

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

## INSTITUTO DE GEOLOGÍA

### SISTEMÁTICA DE LOS PECES ICHTHYODECTIFORMES DE LA CANTERA TLAYÚA, PUEBLA, MÉXICO

# T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A :

**JESÚS ALVARADO ORTEGA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. SHELTON PLEASANTS APPLIGATE

MÉXICO, D. F.



JUNIO, 2005

COORDINACIÓN

m. 345662



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE:

Jesús Alvarado Ortega

FECHA:

31 Mayo - 2005

FIRMA:

Juan José Morrone Lupi

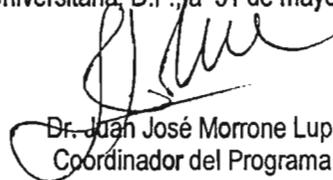
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de mayo del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **ALVARADO ORTEGA JESÚS** con número de cuenta **88205425** y número de expediente **3991172**, con la tesis titulada: **"Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa, Puebla, México"**, bajo la dirección del Dr. Shelton Pleasants Applegate.

Presidente:	Dr. Shelton Pleasants Applegate
Vocal:	Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales
Vocal:	Dr. Mouloud Benammi
Vocal:	Dra. Marisol Montellano Ballesteros
Secretario:	Dr. Luis Zambrano González
Suplente:	Dr. Oscar Flores Villela
Suplente:	Dr. Pedro García Barrera

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 31 de mayo del 2005.

  
Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

**En memoria de**  
**Francisco Tenorio Pluma**  
**(1968-2005)**

**Mi entrañable amigo y hermano**  
**“John Rambo”**

# CONTENIDO

Resumen .....	iii
Abstract .....	v
Abreviaciones y acrónimos.....	vii
Créditos y agradecimientos .....	ix
PRESENTACIÓN .....	1
CAPÍTULO 1 — INTRODUCCIÓN .....	5
CAPÍTULO 2 – ÁREA DE ESTUDIO: LA CANTERA TLAYÚA	
Localización .....	13
Historia de Tlayúa .....	13
Geología .....	16
Paleogeografía y modelos paleoambientales de la Cantera Tlayúa .....	20
La asociación fósil de la Cantera Tlayúa .....	30
CAPÍTULO 3 – MATERIALES Y MÉTODOS	
Recolecta de material y datos de campo .....	35
Preparación del material fósil .....	36
Modos de conservación .....	36
Técnicas de preparación .....	37
Mirística .....	40
Material fósil de comparación .....	41
Métodos numéricos .....	43
CAPÍTULO 4 – MONOGRAFÍA DE LA DIVERSIDAD PREVIAMENTE CONOCIDA DEL ORDEN ICHTHYODECTIFORMES.	
<i>Allothrissops</i> Nybelin, 1964 .....	45
<i>Antarctithrissops</i> Arratia, Scasso y Kiessling, 2004 .....	46
<i>Cladocycclus</i> Agassiz, 1841 .....	46
Cooyoo Lee y Bartholomai, 1987 .....	48
<i>Chirocentrites</i> Heckel, 1849 .....	49
<i>Chiromystus</i> Cope, 1885 .....	50
<i>Eubiodectes</i> Hay, 1903 .....	51
<i>Faugichthys</i> Taverne y Chanet, 2000 .....	52
<i>Gillicus</i> Hay, 1898 .....	53
<i>Ichthyodectes</i> Cope, 1870 .....	54
<i>Occithrissops</i> Schaeffer y Patterson, 1984 .....	56
<i>Proportheus</i> Jeakel, 1909 .....	57
<i>Prosaurodon</i> Stewart, 1999 .....	57
<i>Prymnetes</i> Cope, 1871 .....	59
<i>Saurocephalus</i> Harlan, 1824 .....	60
<i>Saurodon</i> Hays, 1830 .....	60
<i>Thrissops</i> Agassiz, 1833 .....	61
<i>Vallecillichthys</i> Blanco y Cavin, 2003 .....	63
<i>Xiphactinus</i> Leidy, 1870 .....	64

## CAPÍTULO 5 – PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.

Forma A a .....	67
Forma A b .....	80
Forma B a .....	82
Forma C a .....	95
Discusión .....	97

## CAPÍTULO 6 – ANÁLISIS FILOGENÉTICO.

Historia de la taxonomía del Orden Ichthyodectiformes .....	107
Caracteres analizados en el presente estudio filogenético .....	113
Proporciones generales del cuerpo y las aletas.....	114
Cráneo .....	120
Aparato hiomandibular .....	140
Serie orbital .....	142
Mandíbulas y dientes .....	144
Estructura interna de las cinturas y de la aleta caudal .....	155
Caracteres de otras regiones del cuerpo .....	160
Caracterización del análisis filogenético .....	165
Resultados .....	171
Primer análisis.....	171
Segundo análisis .....	174
Caracterización taxonómica de los grupos dentro del Orden ichthyodectiformes .....	176
Diferencias entre las optimizaciones ACCTAN y DELTRAN .....	189
Comentarios sobre la problemática de la presente hipótesis filogenética .....	192
Filogenia <i>versus</i> distribución del registro fósil del Orden Ichthyodectiformes .....	195

## CAPÍTULO 7 – OTROS ICTIODECTIFORMES MEXICANOS

Notas sobre los primeros reportes de ictiodectiformes en México .....	201
Primer registro de <i>Saurodon sp.</i> en México .....	205
Otros ictiodectiformes de las canteras al noroeste de Múzquiz, Coahuila .....	208
Los ictiodectiformes de la Cantera Arroyo las Bocas .....	210
El unamictido de la Cantera Muhi .....	210
Comentarios sobre la diversidad de los peces ictiodectiformes en México .....	212

## CAPÍTULO 8 – CONCLUSIONES

Diversidad .....	215
Taxonomía sistemática .....	216
Filogenia y patrones de distribución temporal y espacial del Orden Ichthyodectiformes .....	218
BIBLIOGRAFÍA .....	221
Anexo I: Catálogo ilustrado de los fósiles de la Cantera Tlayúa .....	243
Anexo II: Descripción original de <i>Unamichthys espinosai</i> y notas adicionales .....	267

## RESUMEN

En este trabajo se describen 4 especies nuevas (incluidas en tres géneros nuevos) que, en conjunto con *Unamichthys espinosai* Alvarado-Ortega, 2004, forman el registro fósil de peces del Orden Ichthyodectiformes de las calizas litográficas del Cretácico Temprano (Albiano) de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

*Unamichthys espinosai* Alvarado-Ortega, 2004, descrito como parte de los resultados de esta investigación, se caracteriza por un número elevado y único de vértebras totales (78-81) que permite diferenciarlo fácilmente de los ichthyodectiformes cretácicos y jurásicos conocidos. En la cabeza de *Unamichthys* los parietales no están fusionados, la cresta supraoccipital está bien desarrollada (es grande y triangular), un hueso esclerótico basal con bordes serrados ocupa la orbita ocular y la mandíbula muestra una forma rectangular con una sínfisis mandibular profunda; mientras que, su aleta caudal muestra 5 urales, 3 epural y carece de urodermales. Esta combinación de rasgos en la cabeza y la aleta caudal es única y también permite diferenciar a *Unamichthys* de todos los otros géneros ictiodectiformes denominados previamente.

Las otras cuatro especies ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa son descritas y por el momento son llamadas informalmente Forma A a, Forma A b, Forma B a y Forma C a. Las Formas A y B presentan los mismos rasgos de la cabeza y la aleta caudal descritos en *Unamichthys*, pero se diferencian de éste por presentar un número notablemente distinto de vértebras totales. La Forma A es el ictiodectiforme norteamericano con el menor número de vértebras conocido (entre 55-57) y la Forma B con sus 68 vértebras totales muestra un número más común de vértebras respecto a otros ictiodectiformes del Cretácico Temprano (i.e. *Chirocentrites* y *Cladocycclus*). Además, la articulación mandibular de *Unamichthys* se compone del articular y angular, en la Forma B el retroarticular también forma parte de esta estructura; mientras que, en las formas A y C ésta no se conoce.

La Forma A a se diferencia de la Forma A b sólo por el aspecto de sus dientes. En A a los dientes son relativamente pequeños y estilizados y en A b los dientes son más robustos y menos numerosos.

El ictiodectiforme identificado como Forma C a es descrito a partir de un dentario aislado que muestra la característica profunda sínfisis mandibular y el tamaño irregular de los dientes (como en otros ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, *Cladocycclus* y

*Chiromystus* y *Proportheus*). Sin embargo, la superficie lingual de este hueso muestra mellas en la base dental de los dientes posteriores. Mellas dentales semejantes a las de la Forma C están presentes en *Saurodon* y *Saurocephalus*, donde en cambio, éstas se encuentran presentes en todos la base de todos los dientes del maxilar, premaxilar y dentario, en donde adicionalmente los dientes son de talla regular.

Se llevó a cabo un análisis filogenético del Orden Ichthyodectiformes, incluyendo las formas descritas de la Cantera Tlayúa. En este análisis se reúnen por primera vez a todos los géneros ictiodectiformes conocidos (23) y los distintos caracteres empleados en análisis previos (48). Aunque la hipótesis filogenética generada está sólo parcialmente resuelta, revela que *Unamichthys*, la Forma A y la Forma B comparten un rasgo único, una muesca o mella en la región anterior de la sección dentada del maxilar, que es un adelgazamiento óseo que se extiende casi hasta la mitad de la altura del maxilar. Este rasgo permite identificar estos peces de la Cantera Tlayúa como miembros de un grupo natural, la Familia Unamichthyidae. En esta misma hipótesis filogenética se concluye que existen tres grandes grupos o subórdenes de peces ichthyodectiformes cuyas relaciones no están resueltas: Allothrissopoidei (*Allothrissops*+*Antarctithrissops*), Occithrissopoidei (*Occithrissops*) e Ichthyodectoidei (*Thrissops* + resto de los ictiodectiformes).

Adicionalmente, este trabajo incluye una revisión del registro fósil de ictiodectiformes recolectados en otras localidades de México, en donde se reconoce que el registro fósil de estos peces incluye sólo formas cretácicas cuya diversidad comprende entre 7–9 géneros que representan entre el 30 y el 39 % de la diversidad reconocida de estos peces en el mundo, de los cuales 6 géneros representan formas encontradas sólo en este país.

## ABSTRACT

This work provides the description of four new species (included into three new genera), which added to *Unamichthys espinosai* Alvarado-Ortega, 2004, constitute the fossil record of the Order Ichthyodectiformes collected from the Early Cretaceous (Albian) lithographic limestones of the Tlayúa Quarry, in Tepexi de Rodriguez, Puebla state, Mexico.

The published description of *Unamichthys espinosai* Alvarado-Ortega, 2004, is a partial result of this, a major research on the ichthyodectiforms of Tlayúa Quarry. The high number of vertebrae (78-81) is a unique and distinctive character never found in any other Jurassic or Cretaceous ichthyodectiform. In the head of *Unamichthys* the parietals are unfused, the supraoccipital crest is high and triangular, there is rounded basal sclerotic bone with serrated borders occupying the orbital cavity, and the lower jaw is rectangular because it has a deep mandibular symphysis; whereas, the tail of this fish have five urals and three epurals but it do not show urodermal. The unusual mixture of head and tail characters is also unique and distinctive of *Unamichthys* among ichthyodectiform genera previously known

The other four ichthyodectiform species from the Tlayúa Quarry are described and temporally informal named as Forma A a, Forma A b, Forma B a y la Forma C a. Those ichthyodectiforms belonging to Forma A and Forma B share the tail and head characters found in *Unamichthys*. These fishes differ each other mainly by their total vertebra number. Forma A is the North American Ichthyodectiform fish with the lower total vertebra amount ever known (it has 55-57 vertebrae); Forma B, which has 68 vertebrae, shares a common total vertebra amount with other Early Cretaceous ichthyodectiforms (i.e. *Chirocentrites*, and *Cladocycclus*). In another hand, *Unamichthys* has an articular facet of the lower jaw formed with the participation of articular and angular; whereas in Forma B these facet also involves the participation of the retroarticular. This facet is unknown in Forma A and Forma C.

Both species recognized within the Forma A differ each other only by the aspect of the teeth; these are smaller and thinner in A a, but they are less and stout in A b. The fish named as Forma C a, which description is based only on a single specimen, an insolate dentary bone, that shows the characteristic deep symphysis and the irregular in size teeth found in others genera (those from the Tlayúa Quarry, *Cladocycclus*, *Chiromystus*, and

*Proportheus*). Nevertheless, its lingual surface has a foramen or notch in the base of each tooth located in the posterior half of the alveolar border. Similar teeth foramina have been described in *Saurodon* and *Saurocephalus*, but in these fishes, these foramina are located in the base of all the maxilla, premaxilla, and dentary teeth, which additionally are regular in size and shape.

To determinate the relationships into the Order Ichthyodectiformes a phylogenetic analysis is included in this work, which includes the total ichthyodectiform genera as far known (23) as well those characters used previously in similar analysis (48). The result shows a phylogenetic hypothesis partially resolved that *Unamichthys*, Forma *A*, and Forma *B* forming part of a natural group, the Family Unamichthyidae, which is characterized by the occurrence of a notch below of the anterior external surface of the teeth bearing section of maxilla, almost extended until the middle depth of this bone. These hypothesis also shows the existence of three suborder into the Order Ichthyodectiformes, which resolution of their relationships have not been successful resolved in these work: Occithrissopoidei (*Occithrissops*), Allothrissopoidei (including *Allothrissops* and *Antarctithrissops*), and Ichthyodectoidei (*Thrissops* + rest of the ichthyodectiformes).

Additionally, this work includes the review of the fossil record of ichthyodectiforms collected in other localities along the country. These review shows that all the record of these fishes in Mexico belong to Cretaceous localities and their diversity, which is reaching about 7–9 genera, represents 30 to 39 % of the total ichthyodectiform genera diversity known along the world, with six of them represented only by Mexican specimens.

## ABREVIATURAS Y ACRÓNIMOS

Las siguientes abreviaturas fueron retomadas de Bardack (1965), Patterson y Rosen (1977), Maisey (1991), Stewart (1999) y Alvarado-Ortega (2004):

aa	Aleta anal
ad	Aleta dorsal
ap	Pterigióforo anal (Anal pterygiphore)
apec	Aleta pectoral
apel	Aleta pélvica
ang	Angular
ao	Anterorbital
ar	Radio(s) anal(es) [Anal ray(s)]
art	Articular
boc	Basioccipital
bpp	Proceso basipterigoideo
bsc	Esclerótico basal
cl	Cleitro
cor	Coracoides
crm	Coronomeckeliano
csc	Escudo caudal
cta	Área de dientes encimados (area of crowded teeth)
den	Dentario
dp	Pterigióforo dorsal (dorsal pterygiophore)
dsp	Dermoesfenótico
e	Endopterigoideo
ep	Epurales
epi	Epioccipital
etpa	Etmopalatino
exo	Exoccipital
faq	Foseta articular para el cuadrado
f	Foramen en la base de los dientes
fm	Foramen magnum
fh	Fosa hiomandibular
fr	Frontal
h 1-8	Hipurales
hym	Hiomandibular
ic	Intercalar
io	Infraorbital
iop	Interopérculo
le	Lateroetmoideo (= etmoideo lateral)
mcf	Fosa meckeliana en el dentario

mes	Mesetmoideo (rostrodermetmoideo) y supraetmoideo fusionados
ms	Mesepterigoideo (= ectopterigoideo)
mt	Metapterigoideo
mx	Maxilar
na	Nasal
npit	Cápsula nasal
npu	Arco neural del pleural 1-2
nu 1	Arco neural del Ural 1
op	Opérculo
pa	parietal
pal	Palatino
pcl	Postcleitro
pd	Predentario
ph	Parhipural
pop	Preopérculo
prh	Proceso postventral del primer hipural
pro	Prootico
prp	Proceso postarticular del angular
psp	Paraesfenoideo
pto	Pterótico
ptt	Supraescapular o hueso posttemporal
pu 1-6	Centros vertebrales preurales
pvr	Radios(s) pélvico(s) [pelvic ray(s)]
q	Cuadrado
rar	Retroarticular
rode	Rostrodermetmoideo
s	Simplético
sc	Esclerótico
sca	Escápula
scl	Supracleitro
sco	Abertura del canal sensitivo mandibular en el angular
sma	Supramaxilar anterior
smp	Supramaxilar posterior
soc	Supraoccipital
sop	Subopérculo
spo	Esfenótico
stm	Supratemporal (ó extraescapular) medio
stt	Supratemporal o extraescapular
sue	Supraetmoideo
suo	Supraorbital
u	Urales
un	Uroneurales

- vc Vértebra (vertebral centhrum)
- vo Vómer
- ⊗ Rayos principales de la aleta caudal

Los acrónimos mencionados a lo largo de este trabajo son:

- AMNH Museo Americano de Historia Natural (American Museum of Natural History), New York, USA.
- CT Colección Tlayúa [número informal que representa el número de campo registrado en los fósiles provenientes de la Cantera Tlayúa depositados dentro de la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM (IGM)].
- FCT Colección de Paleontología, Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Nuevo León, *campus* Linares, México
- IGM Colección Nacional de Paleontología (anteriormente sólo Instituto de Geología o Instituto Geológico de México), Instituto de Geología, Ciudad Universitaria Universidad Nacional Autónoma de México.
- JAO Esta abreviación del nombre del autor de este trabajo es empleada para referirse a los ejemplares que actualmente están siendo estudiados por el mismo, que son mencionados en esta investigación y que en un futuro próximo serán integrados formalmente a una colección científica.
- PAS Colección de Paleontología, Paleontólogos Aficionados de Sabinas A. C. (PASAC), Sabinas, Coahuila, México.
- UAHMP Museo de Paleontología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- USNM Museo de Historia Natural de los Estados Unidos, Instituto Smithsonian (United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institute), Washington D. C., USA.

## CRÉDITOS Y AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al esfuerzo y apoyo de muchas personas e instituciones a las que deseo expresar un sincero y profundo agradecimiento.

En primer lugar, hago una mención especial para todos y cada uno de los miembros de la Familia Aranguthy y sus trabajadores de la Cantera Tlayúa, por su desinteresada amistad y ser ellos los verdaderos descubridores de los extraordinarios fósiles de esta localidad. A mi director de tesis Dr. Shelton P. Applegate, y miembros de mi comité tutorial, Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales y Dr. Oscar Flores Villela, así como a la Dra. Marisol Montellano Ballesteros, Dr. Mouloud Benammi, Dr. Pedro García Barrera y Dr. Luis Zambrano González, quienes se sumaron a este equipo y participaron como revisores de la tesis, les agradezco sus múltiples, valiosas y atinadas sugerencias que mejoraron significativamente este trabajo.

A mi amigo Shelton P. Applegate también le doy las gracias por la oportunidad y la confianza que me brindó para llevar a cabo este trabajo, por sus invaluable e innumerables enseñanzas y por su total apoyo y amistad. De la misma manera, les agradezco a mis hermanos académicos mayores y "gurus científicos", M. C. Luis Espinosa Arrubarrena y Dra. Katia A. González Rodríguez, quienes siempre me enseñaron y me apoyaron de manera incondicional en todo momento durante mi formación profesional.

A mi "siempre maestro y amigo", Dr. Pedro García Barrera, le agradezco infinitamente por dejarse sentir como mi ángel guardián en todo momento y ser él, quién me contagió esta loca pasión por la paleontología.

A las siguientes personas les agradezco su constante apoyo al proyecto Tlayúa: Dr. Dante J. Morán Zenteno y Dr. Gustavo Tolson Jones, quienes fueron Directores del Instituto de Geología durante los años en los que fue elaborado este trabajo. De la misma manera, agradezco el esfuerzo que la Dra. Ma. del Socorro Lozano, Dr. Sergio Cevallos Ferriz y Dra. Ana Bertha Villaseñor, Jefes del Departamento de Paleontología durante este mismo periodo, quienes apoyaron de manera incondicional mi desarrollo profesional. También, le doy gracias al personal del Instituto de Geología y de la Facultad de Ciencias de la UNAM que, de alguna manera u otra, estuvo involucrado con este trabajo: a la Dra. Ma. del Carmen Perrilliat Montoya y al M. en C. José M. Padilla Gutiérrez por

salvaguardar y darme acceso a los fósiles de Tlayúa; al M. en C. Enrique González Torres porque siempre nos brindó todas las facilidades para llevar a cabo todos los trabajos de campo; a los señores Antonio Altamira y Gregorio Chávez quienes fueron los encargados de elaborar el material fotográfico aquí presentado; a la Dra. Marisol Montellano Ballesteros y al Sr. Gerardo Álvarez Reyes por permitirme hacer uso del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados en todo momento que lo requerí; a Diego y Joaquín Aparicio, Técnicos laminadores, por su invaluable colaboración profesional; a la Lic. Rosario Flores y Lic. Francisco Montaña por resolver mis múltiples problemas informáticos; a la M. C. Margarita Reyes Salas quien me asistió en todo momento en las breves pero productivas sesiones ante el microscopio electrónico que compartimos; a Leonora Martín Medrano por su asesoría y apoyo técnico durante la preparación de los fósiles aquí estudiados; a Itzia Nieto por asesorarme en la identificación de algunos invertebrados de la Cantera Tlayúa; a la M. en C. Ana María Rocha por su invaluable asistencia técnica en múltiples aspectos involucrados con este trabajo, por su apoyo moral y amistad; a las damas Emma Gloria Núñez Hernández, Rosa Erika Lemus Enriquez y Yolanda Gómez, secretarias del Departamento de Paleontología, por su infinita paciencia, su agradable e invaluable ayuda y por sus constantes transfusiones de café; al Sr. "Jerry" Gerardo Álvarez Reyes y Dr. Oscar Carranza Castañeda por su camaradería en el campo, por su inquebrantable amistad y por sus múltiples enseñanzas en el trabajo de recolecta y preparación del material fósil.

A mis padres, Altagracia Ortega Reyes y Antonio Alvarado Alfaro, les agradezco mi educación y esta oportunidad de estar vivo, a mis hermanos Antonio, Luis Manuel, Virginia, Javier, Altagracia, Josefina y Armando les manifiesto mi alegría porque ellos sean eso, mis hermanos. A Ma. Eugenia Garfias Guerrero y a nuestros hijos Alberto y Ernesto les agradezco el amor y los maravillosos años que compartimos y compartiremos.

Agradezco al M. en C. Luis Espinosa, Dr. Oscar Carranza, Dra. Ana Luisa Carreño, Dr. Francisco Vega, Dra. Marisol Montellano, Dr. Francisco Sour, Dra. Sara Quiroz, Dra. Blanca E. Buitrón, Dr. Mouloud Benammi, Dr. Sergio Cevallos, Dr. Ismael Ferrusquía y Dr. Enrique Martínez, por haberme brindado en innumerables ocasiones su apoyo académico y moral, y por compartir conmigo sus conocimientos empíricos, adquiridos arduamente, necesarios para transitar en el Mundo de la Paleontología en México; en especial a la Dra. Ana Luisa Carreño por haberme colgado sin matarme. De igual manera, se agradece a

los colegas del Museo del Desierto, a su director Biól. Arturo H. González, y sus colaboradores Alfredo De Stéfano, Martha C. Aguillón y Rubén Rodríguez, por considerarme en los varios eventos de difusión científica a los que fui invitado. A mis colegas y amigos Dr. Alberto Blanco, M. en C. Luis Garibay, y a los biólogos Ernesto Ovalles, Marco Antonio Coutiño y Gerardo Carbot con quienes he disfrutado el placer de explorar nuevos yacimientos fosilíferos; así como a los amigos y compañeros de PASAC, en especial a Héctor Porras, por su desinteresado esfuerzo por salvaguardar el patrimonio paleontológico de México. A Carlos Castañeda y Alejandro Cristin les agradezco que compartieran conmigo la neurosis de los días previos antes de la impresión de este manuscrito.

A Malú Medrano y Raúl Martínez, la pareja perfecta, les agradezco el dejarme sentir como su verdadero hijo en los momentos que más lo necesité. A Leonora Martín Medrano le agradezco infinita y eternamente el amor y el hogar que me obsequió. A mis amigos Mouloud Benammi, Gerardo Álvarez, Alejandro Cristin y Carlos Castañeda les doy las gracias porque sus casas, cantinas, cocinas y sonrisas siempre fueron francos para mí.

También deseo agradecer a todos mis compañeros estudiantes, trabajadores y amigos de la Facultad de Ciencias y del Instituto de Geología y su Museo por las ricas discusiones científicas, sociales y mundanas, y por los inolvidables momentos que compartimos en salas de estudiantes, aulas, campo, laboratorios y durante las noches de taco, tarro y tabaco: a Alejandro Cristin, Amílcar Amaya, Ángel A. Ramírez, Arturo Ávila, Adriana Y. Miranda, Azucena Coria, Balam R. Pérez, Hugo Castro Azuara, Carlos Castañeda, Carlos Miranda, Carlos Núñez, Claudia Serrano, Daniel Navarro, Diego y Joaquín Aparicio, Eduardo Jiménez, Edgar Ángeles, Edgar Juárez, Elia Martínez, Elia M. Martínez, Emilio Estrada, Erandi García, Federico Alonso, Gerardo Álvarez "el abuelito", Hugo Beraldi, Hugo I. Martínez, Javier Avendaño, José Luis Rodríguez "Joe", José M. Padilla "Tommy", Juan Carlos Suarez, Karla de la Cuadra, Karla P. Olvera, Leticia Martínez, Luis Garibay, Leonora Martín, Patricia Andrade, Pilar Melgarejo, Roberto García, Rosa Tovar, Rosalía Guerrero, Rubén Rodríguez, Saúl Gutiérrez, Yanci Anahid Márquez, Yesenia Hidalgo, Yolanda Fajardo, Victor Cárdenas, Violeta Amparo Romero y a las permanentes habitantes de la barriga del elefante blanco, Laura Méndez, Margarita Ramírez, Isabel López, Iriliana López y Perla López.

No puedo dejar de agradecer a los amigos y trabajadores del Museo del Instituto de Geología, por los esfuerzos compartidos en innumerables jornadas laborales, en especial a los jefes del museo que logré sobrevivir, Dr. Rodolfo Corona y M. C. Luis Espinosa; así como a mi compañera y amiga Ing. Karla P. Olvera, al M. en C. René Hernández, Ing. Oscar Irazaba, Ing. Julio Caballero, Lic. Isabel Ponce, Silvia Castañeda, Rosa María Alvarado, Ma. del Carmen Castillo, Virginia Chávez, Salomón García, Martín Sánchez, Juan Carlos Eurosa, Ma. de Lourdes Guerrero, Yolanda Karina Reyes, Juan Carlos Sánchez, Justino Yera, José Luis Vázquez, Adalberto Reyes, Andrés Vázquez, Gerardo Bernal, Javier Barón, Elías Estrampolitis, Ángel López, Tarsicio Gutiérrez, Martha Lilia Reyes, al bonito matrimonio formado por Juan Manuel Iglesias y Martha Mancilla, y a los hermanos Pedro, Laura y Ma. Eugenia Flores.

Agradezco al Dr. John Maisey y a Ivy Rutzky por brindarme todas las facilidades posibles durante mi estancia en el American Museum of Natural History en 1999. Al matrimonio Smith, comandado por el Dr. Gerard Smith, quienes me abrieron las puertas de su hogar en septiembre del año 2004, durante mi fructífera estancia en el Museo de Zoología de la Universidad de Michigan. De igual manera, agradezco al Dr. Mouloud Benammi por comandar nuestro trabajo sobre la paleomagnetoestratigrafía de la Cantera Tlayúa. Al Dr. Louis Taverne y al Dr. Rubens da Silva Santos les agradezco los valiosos artículos que me obsequiaron y complementaron la bibliografía estudiada en esta tesis.

Finalmente, las siguientes instituciones brindaron el soporte económico para llevar a cabo este trabajo: El Instituto Nacional Indigenista (INI), la UNAM, la familia Aranguthy y la comunidad de Tepexi de Rodríguez compartieron esfuerzos para construir el Museo Pie de Vaca; a la National Geographic Society (NGS) por su apoyo a los trabajos de recolecta de fósiles durante 1985-1986 (proyecto N° 2580-82); a la National Science Foundation (NSF), que entre 1986 y 1988, subvencionó las investigaciones sobre Tlayúa; al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) que apoyó la explotación de Tlayúa durante 1991-1993 (proyectos 0626T9109 y P221CCON 892313); al Consejo Nacional de la Biodiversidad (CONABIO) que subvencionó la extracción y preparación de fósiles de Tlayúa durante 1994-1997 (proyectos EO-11 y JO-86); a la DGAPA que hizo posible la continuación del rescate, limpieza y descripción de los fósiles tlayuanos en el período 1994-1997 y 1999 (proyectos IN210394 e INI210398); y finalmente la DGEP que me otorgó una Beca personal.

## PRESENTACIÓN

El Orden Ichthyodectiformes es un grupo extinto de peces teleósteos primitivos que está ampliamente representado en el registro fósil de la Cantera Tlayúa, Puebla, México. Los objetivos de esta trabajo son describir estos fósiles, presentar una hipótesis de sus relaciones filogenéticas y discutir las implicaciones que esta nueva información genera en los campos del conocimiento de la diversidad, la taxonomía, la evolución y la distribución temporal y geográfica de estos peces. A lo largo de este manuscrito los antecedentes, discusión y conclusiones que permiten cumplir con estos objetivos están ordenados de la siguiente manera:

### Capítulo 1 — Introducción

Se describe la importancia de la Cantera Tlayúa como la localidad más importante de peces fósiles hasta ahora conocida en México. Entre los miles de fósiles recolectados en la Cantera Tlayúa, representantes de una amplia diversidad, se incluyen ejemplares extraordinariamente bien conservados de peces ictiodectiformes, los cuales forman la colección de ejemplares de este orden de peces más numerosa del país. Al mismo tiempo se establece un marco contextual que incluye la caracterización morfológica básica de estos peces y se enlistan los géneros que actualmente son considerados como parte del Orden Ichthyodectiformes.

### Capítulo 2 — Área de estudio: La Cantera Tlayúa

Se describe la ubicación geográfica, la geología y algunos aspectos históricos del descubrimiento científico de la Cantera Tlayúa. Se presentan las distintas hipótesis que han sido propuestas para explicar el paleoambiente o medio de depósito de las rocas calizas de la Cantera Tlayúa y se muestra la asociación fósil encontrada en esta localidad. El Anexo I complementa este capítulo al mostrar un catálogo ilustrado de los fósiles de la Cantera Tlayúa.

## Presentación

### Capítulo 3 — Materiales y métodos

Se describen los métodos de recolecta y preparación de los fósiles de la Cantera Tlayúa; así como, las consideraciones metodológicas y el material fósil empleado en el estudio de anatomía comparada y el análisis filogenético que son parte de los capítulos 5 y 6 de este trabajo.

### Capítulo 4 — Monografía de la diversidad previamente conocida del Orden Ichthyodectiformes

Para establecer un contexto sobre la diversidad y complejidad morfológica que los ictiodectiformes desarrollaron a lo largo de su historia, en esta sección se presenta siguiendo un orden alfabético a todos los géneros formalmente establecidos dentro de este orden (excepto las formas encontradas en la Cantera Tlayúa, discutidas en el capítulo 5 y Anexo II de este trabajo), incluyendo las ilustraciones (como imágenes de algunos holotipos, ejemplares revisados en este trabajo ilustrados otros trabajos), diagnosis y la ocurrencia geográfica y temporal.

### Capítulo 5 — Paleontología sistemática

Se describen 4 nuevas especies (incluidas en 3 géneros nuevos) de peces ictiodectiformes representadas en la Cantera Tlayúa. El Anexo II complementa este capítulo e incluye la publicación original donde se describe a *Unamichthys espinosai* y algunas notas adicionales sobre esta especie. Se presentan los resultados de un breve análisis de anatomía comparada de los géneros ictiodectiformes que permite caracterizar a estos peces de Cantera Tlayúa como nuevos géneros.

### Capítulo 6 — Análisis filogenético

Se presenta la historia taxonómica del Orden Ichthyodectiformes, desde la descripción de la primera especie hasta la publicación de las últimas hipótesis filogenéticas que intentan describir la historia evolutiva del grupo, pasando por el descubrimiento de la singularidad de este grupo de peces y el establecimiento del mismo como un orden nominal dentro de los teleósteos. Se discuten y describen los caracteres (y sus respectivos estados de carácter) que son empleados en el análisis filogenético. Se describen las condiciones en las que se lleva dicho análisis y los resultados obtenidos.

## Capítulo 7 — Otros ictiodectiformes mexicanos

A la luz de los resultados obtenidos en el análisis filogenético del Orden Ictiodectiformes llevado a cabo en el capítulo 6, se discute la afinidad taxonómica de otros ejemplares ictiodectiformes mexicanos nunca antes estudiados.

## Capítulo 8 — Conclusiones

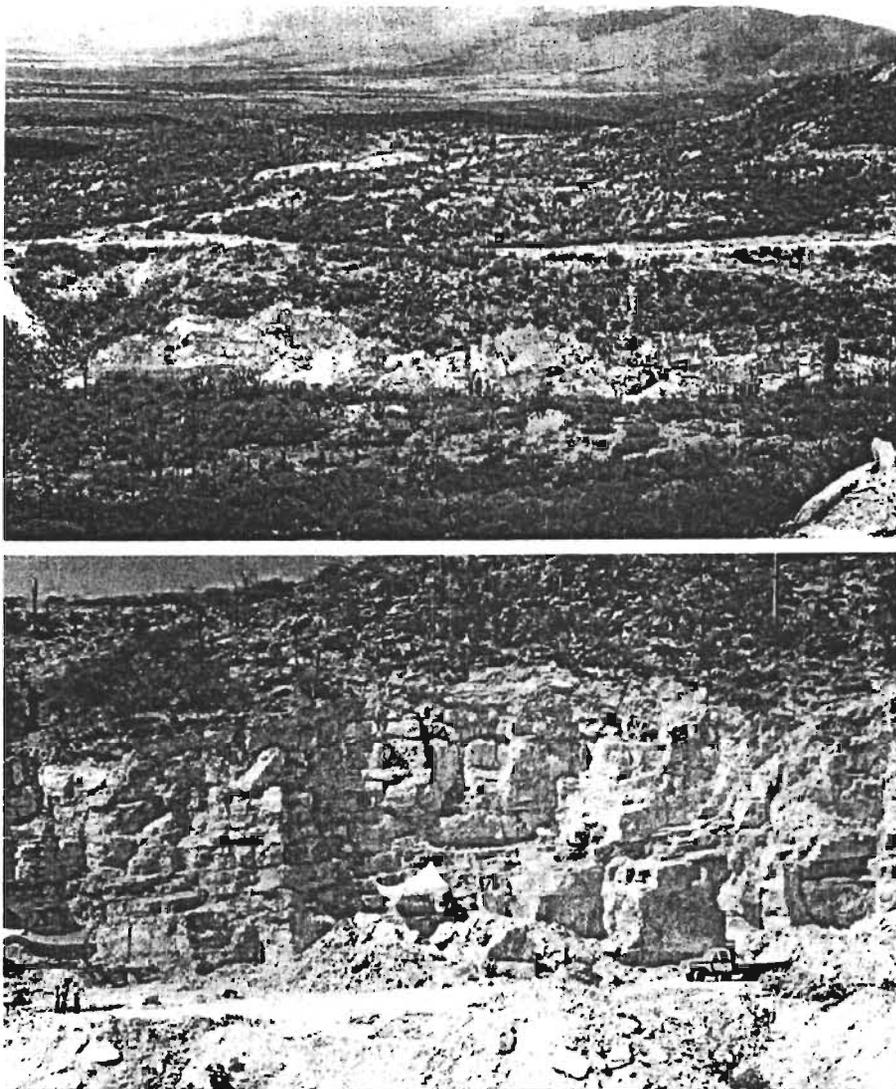
Con base en los resultados de los capítulos anteriores, se concluye que el presente trabajo aporta una nueva categorización taxonómica al interior del Orden Ichthyodectiformes, y se le contrasta la importancia que tienen los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa en los campos de la diversidad historia evolutiva y en la distribución geográfica y temporal de este orden de peces.

# INTRODUCCIÓN

La Cantera Tlayúa es la localidad de peces fósiles más importante de México (Figura 1.1). En este sitio, ubicado al Este del pueblo Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla, se explotan con fines comerciales las rocas calizas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa, las cuales son obtenidas en forma lajas y son empleadas para cubrir muros y pisos y se caracterizan por mostrar superficies de distintas tonalidades del color rojo.

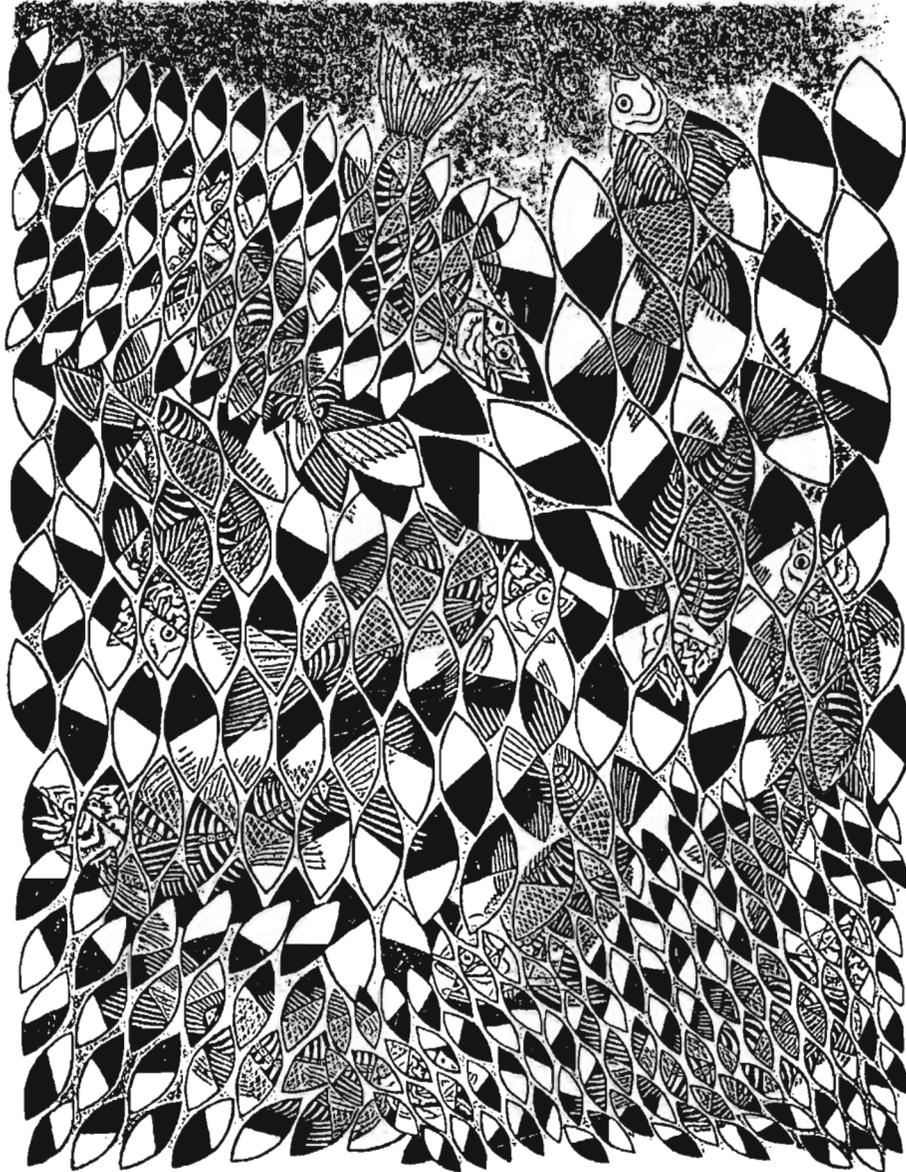
La extraordinaria conservación, abundancia y amplia diversidad del registro fósil rescatado en la Cantera Tlayúa han motivado que se le denomine como la "Lagerstätte Mexicana" (Applegate et al., 1982; Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996). Sin embargo, el término "Konservat-Lagerstätte" define mejor la naturaleza de esta localidad, ya que la extraordinaria conservación de los peces de Tlayúa, incluso permite observar los detalles microscópicos de escamas, agallas y estructuras celulares de los músculos y paredes de las cavidades del sistema digestivo (Alvarado-Ortega y Espinosa-Arrubarrena, 2004). Todas estas características fueron consideradas por Seilacher (1970) para definir los yacimientos fosilíferos del tipo "Konservat-Lagerstätten" [términos que en Alemán significan "venero fosilífero" (Lagerstätte) "de conservación" (Konservat)]. Por otro lado, las rocas extraídas de la Cantera Tlayúa son denominadas como calizas litográficas (Vila, 1999) debido a que su pureza química (98 % de Carbonato de Calcio) y su fina textura han permitido la reciente elaboración de litografías de gran calidad (Figura 1.2).

El Departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), con conocimiento pleno del valor científico de los fósiles de la Cantera Tlayúa, ha apoyado desde 1981 diversos proyectos, liderados por S. P. Applegate y L. Espinosa-Arrubarrena, cuyo objetivo es rescatar, conservar y estudiar estos fósiles. Hasta ahora, cerca de 6500 ejemplares microfósiles han sido colectados en Tlayúa y casi todos ellos forman parte de la Colección Nacional de Paleontología (IGLUNAM), instalada en el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.



*Figura 1.1.- La Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla (Junio, 2004). Aspecto general visto desde la Meseta Pito Real al Sureste de la cantera (arriba) y acercamiento de la misma visto desde el borde Sureste de la Barranca Tlayúa (abajo).*

De acuerdo con Applegate (1996), los macrofósiles hasta ahora recolectados en la Cantera representan más de cien taxa (ver Anexo I), de los cuales cerca del 70 % pertenecen a diversos tipos de peces óseos (principalmente teleósteos) y casi el 4.3 % son ejemplares del Orden Ichthyodectiformes (Alvarado-Ortega, 1998 a, b, c, 2000; Applegate et al., 2000).



"Tlayuha"

Cesar Vila. 97.

Figura 1.2.- "Tlayuha". Litografía en roca caliza de la Cantera Tlayúa  
(Cesar Vila, México, 1997).

Los ictiodectiformes, comúnmente llamados "Peces Bulldog" debido a la forma chata de su cabeza y al aspecto feroz de sus fauces, forman un orden extinto de teleósteos primitivos establecido por Bardack y Sprinkle (1969), cuyos rasgos distintivos se concentran en la distribución y la forma de sus aletas, así como en las características de

sus mandíbulas, cintura pectoral y esqueleto caudal (Figura 1.3). Externamente, estos peces se caracterizan por presentar cuerpos alargados, fusiformes o uniformemente profundos; sus aletas están dispuestas sobre los bordes corporales; las aletas dorsal y anal son opuestas y están colocadas en la parte posterior del cuerpo; su aleta caudal es amplia y profundamente furcada; sus coracoides están bien desarrollados y se unen en un plano medio ventral (sífnisis medio ventral o midventral); sus dientes forman una hilera en el maxilar, premaxilar y dentario. Adicionalmente, estos peces se caracterizan por presentar el etmopalatino, hueso impar que ocupa la base de la cápsula nasal en la región etmoidea del cráneo, y por la disposición de sus uroneurales, los cuales se extienden cubriendo la cara lateral de las primeras vértebras preurales (Bardack, 1965; Patterson y Rosen, 1977; entre otros).

La diversidad taxonómica conocida de los peces ictiodectiformes (véase Capítulo 4), sin tomar en cuenta a las formas presentes en la Cantera Tlayúa (véase Capítulo 5 y Anexo II), incluye los siguientes 19 géneros que agrupan al menos 37 especies): *Saurocephalus* Harlan, 1824; *Saurodon* Hays, 1830; *Thrissops* Agassiz, 1833; *Cladocycclus* Agassiz, 1841; *Chirocentrites* Jaekel, 1849; *Xiphactinus* Leidy, 1870; *Ichthyodectes* Cope, 1870; *Prymnetes* Cope, 1871 a; *Chiromystus* Cope, 1885; *Gillicus* Hay, 1898; *Eubiodectes* Hay, 1903; *Proportheus* Jaekel, 1909; *Allothrissops* Nybelin, 1964; *Occithrissops* Schaeffer y Patterson, 1984; *Cooyoo* Lees y Bartholomai, 1987; *Prosaurodon* Stewart, 1999; *Faugichthys* Taverne y Chanet, 2000; *Vallecillichthys* Blanco y Cavin, 2003; y *Antarctithrissops* Arratia et al., 2004.

El registro fósil de los ictiodectiformes muestra que en el Jurásico estos peces ya estaban presentes en Norteamérica, Europa y la Antártica (Schaeffer y Patterson, 1984; Arratia et al., 2004), como formas relativamente pequeñas que se alimentaban de peces u otro tipo de organismos de menores (Nybelin, 1958; Patterson y Rosen, 1977; Maisey, 1996 a). Durante el Cretácico, los ictiodectiformes llegaron a ser un grupo exitoso de grandes depredadores pelágicos con una amplia distribución a través de las mares que rodeaban los márgenes de lo que hoy es América, África, Medio Oriente, Australia y Europa (Jordan, 1908; Maisey, 1994, 2000; Cressey y Patterson, 1973; entre otros). Aunque, durante el Cretácico estos peces llegaron a ser relativamente más abundantes y diversos que durante el Jurásico, éstos casi se extinguieron al final del Mesozoico excepto *Cladocycclus*, que logró sobrevivir hasta el Eoceno en Sudamérica (Maisey, 1996 a y b).

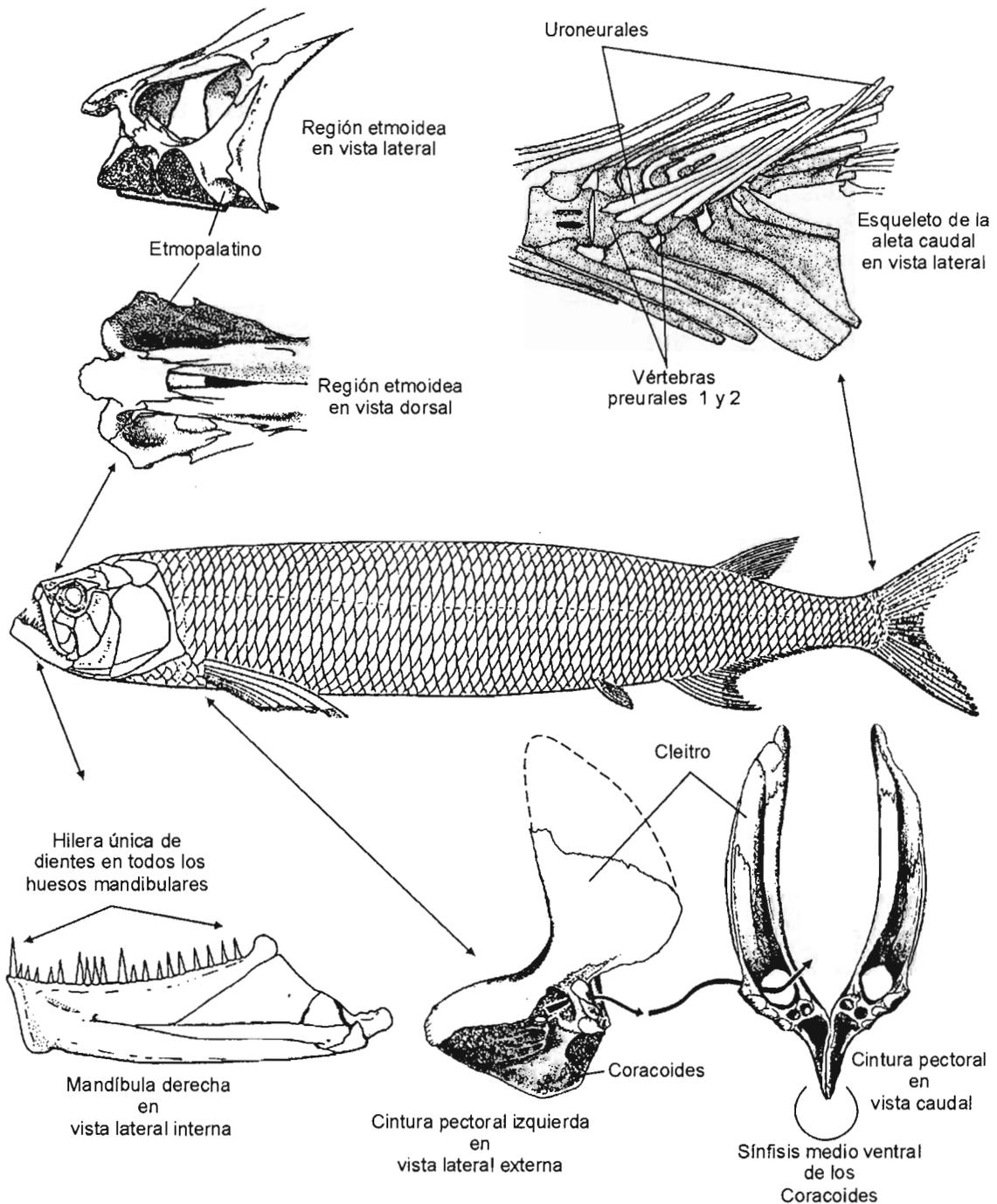


Figura 1.3.- Características diagnósticas de los ictiodectiformes representadas en *Cladocycilus* (basado en Maisey, 1991, fig. en pág. 190; Patterson y Rosen, 1977, figs. 6, 18C y 19) excepto la cintura pectoral que pertenece a *Xiphactinus* (modificada de McLung, 1908, pls. X y XI).

Los ictiodectiformes fueron peces que se desarrollaron preferentemente en el medio marino; sin embargo, algunos de ellos habitaron aguas salobres (Bardack, 1965), e incluso *Cladocyclus*, el mejor conocido de los ictiodectiformes sudamericanos, fue capaz de habitar en aguas de distintas concentraciones salinas, desde mar abierto hasta agua dulce (Maisey, 1991, 1996 b).

A pesar de que los primeros ictiodectiformes fueron descubiertos hace casi 200 años, la singularidad del grupo fue reconocida hasta hace poco más de 35 años (Bardack y Sprinkle, 1969). Desde entonces y después de la publicación de al menos cinco propuestas sobre las relaciones filogenéticas de estos peces (Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986; Maisey, 1991; Stewart, 2000, Taverne y Chanet, 2000), su evolución y relaciones filogenéticas continúan siendo motivo de controversias. Las contradicciones y relaciones filogenéticas no-resueltas expresadas en distintas hipótesis son generadas parcialmente por la escasa información de un gran número de especies, representadas por ejemplares escasos, mal conservados y/o que en muchos casos requieren ser sometidos a estudios descriptivos más detallados.

En México, los ictiodectiformes conocidos antes de 1981, año del descubrimiento científico de la Cantera Tlayúa, son sumamente escasos (Barrios Rivera, 1985; González-Rodríguez, 1990; Alvarado-Ortega, 1998 a, 2004; Alvarado-Ortega et al., en prensa), y por lo tanto habían sido objeto de poco interés. Cope (1871a) describió a *Prymnetes longiventer*, aún conocido por un solo ejemplar proveniente de una localidad incierta en el Estado de Chiapas, fue el primer teleósteo fósil de México en ser descrito. La dudosa ocurrencia de *Thrissops* fue reportada en sedimentos jurásicos de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca (Félix, 1891). Maldonado-Koerdell (1956) descubrió en sedimentos cretácicos de Xilitla, Estado de San Luis Potosí, una escama que asignó a *Xiphactinus* y los restos de una columna vertebral que determinó como parte de un ejemplar del género *Ichthyodectes*. En Vallecillo, localidad turoniana en el Estado de Nuevo León, fueron recolectados algunos ejemplares ictiodectiformes (Blanco-Piñon et al., 2001, 2003), de entre los cuales, fue descrito *Vallecillichthys multivertebratum* Blanco y Cavin, 2003. Garibay-Romero y Alvarado-Ortega (2002) descubrieron un radio pectoral y vértebras de ictiodectiformes indeterminados en los sedimentos turonianos del Arroyo las Bocas, en el Estado de Guerrero. Otros fósiles de grandes ictiodectiformes (con longitudes estimadas que podrían ser mayores a 1 metro) han sido colectados recientemente en localidades

Cretácicas al Noroeste de Múzquiz, Estado de Coahuila (Blanco-Piñon et al., 2004), entre los que se ha identificado la presencia del primer un ictiodectiforme saurodóntido conocido en México. Entre los peces fósiles recolectados en la Cantera Muhi, Municipio de Zimapán, Estado de Hidalgo (González-Rodríguez y Applegate, 2000; González-Rodríguez et al., 2000), existen al menos dos ejemplares ictiodectiformes bien conservados.

En el contexto anterior, el estudio de los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa depositados en la Colección Nacional de Paleontología (IGLUNAM), representa una oportunidad única. La descripción de estos peces, la revisión de la amplia literatura disponible y el análisis de algunos de los géneros mejor conocidos y conservados, aportan nuevos elementos que permiten ampliar nuestra visión de los patrones evolutivos y la diversidad taxonómica que tuvieron los ictiodectiformes durante el Cretácico.

# ÁREA DE ESTUDIO: LA CANTERA TLAYÚA

## LOCALIZACIÓN

La Cantera Tlayúa, la localidad de peces fósiles más importante de México y uno de los afloramientos conocidos del Miembro Medio de la Formación Tlayúa, se localiza en las coordenadas 18°35' latitud Norte y 97°55' longitud Oeste (Applegate, 1987), al Sureste de la Colonia Morelos del pueblo Tepexi de Rodríguez, una Cabecera Municipal de la región Alta Mixteca, el extremo Sur del Estado Puebla, México (Figura 2.1).

## HISTORIA DE TLAYÚA

El territorio que ocupa actualmente el Municipio de Tepexi de Rodríguez, fue dominado por tres grupos culturales prehispánicos: popolocas, mixtecos y mexicas. Los mexicas, quienes dominaron militarmente la región antes de la llegada de los europeos, fueron los que le dieron el nombre de "Tepexi" (*tetl* = roca y *pexic* = partir), que en la lengua Náhuatl significa "roca partida" o "lugar barrancoso" (Applegate et al., 1984), debido a que en la época precolombina la población estaba asentada en una ciudad fortificada bordeada casi completamente por barrancas que ahora es conocida como "Tepexi el Viejo", ubicada a unos 10 Km al Oeste del asentamiento actual del pueblo Tepexi de Rodríguez (Aguilar-Miranda, 1999).

Durante la época colonial, la población de Tepexi se mudó hacia su posición actual; allí los frailes franciscanos promovieron el cultivo del gusano de seda, su éxito llevó a Tepexi a convertirse en el primer productor de seda del Imperio Español motivando que su nombre se convirtiera en Tepexi de la Seda. Sin embargo, poco después de que México conquistara su independencia, este poblado adquirió su nombre actual -Tepexi de Rodríguez- para honrar al Coronel Prudencio Rodríguez, leal y aguerrido defensor del régimen republicano del Presidente Benito Juárez durante la Guerra de Reforma (Aguilar-Miranda, 1999).

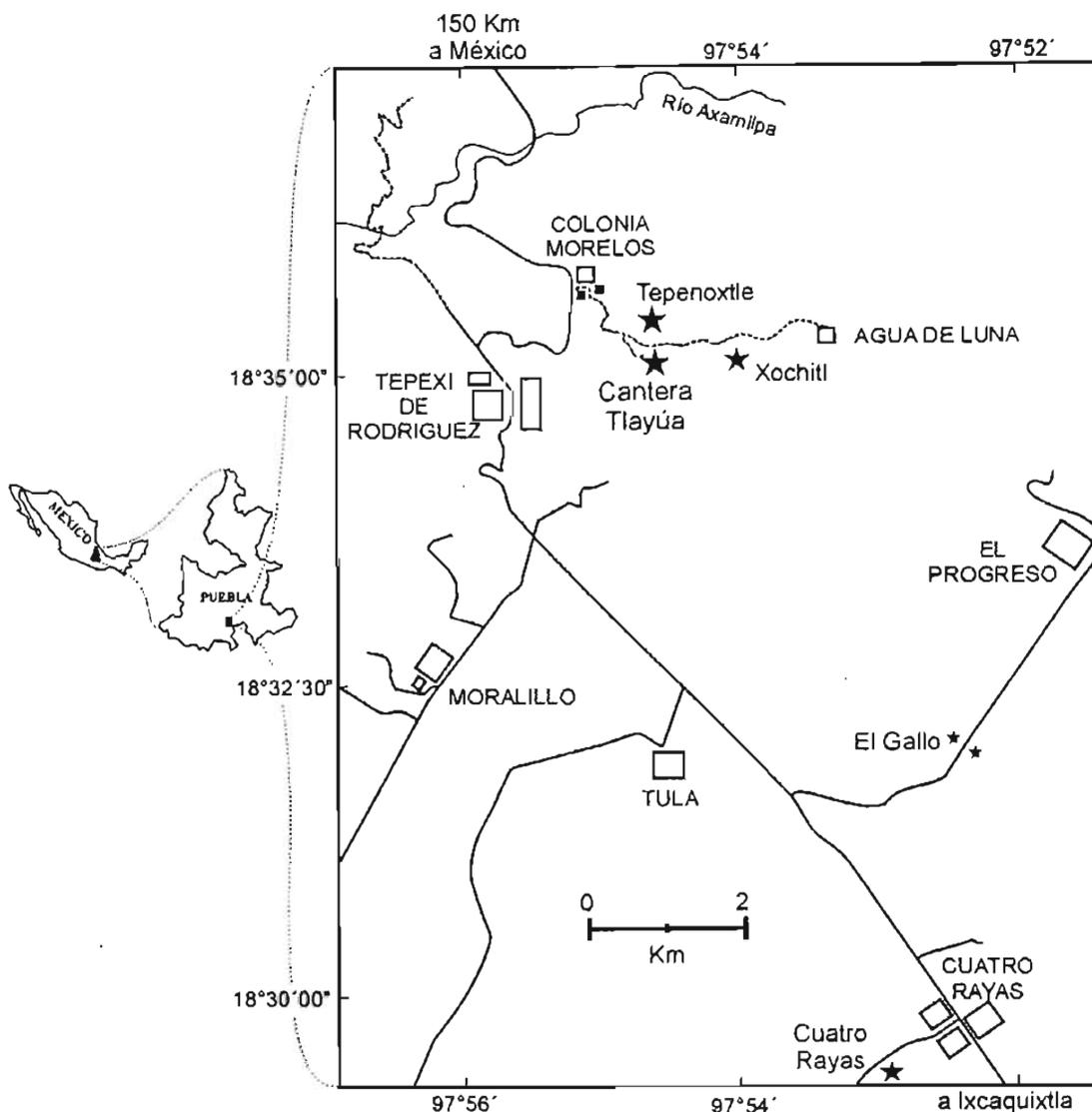


Figura 2.1.- Localización de la Cantera Tlayúa y otros afloramientos del Miembro Medio de la Formación Tlayúa (estrellas negras).

A finales de la década de 1950, Don Miguel Aranguthy (Figura 2.2) y su familia, habitantes de Tepexi de Rodríguez, comenzaron a extraer con fines comerciales un tipo singular de rocas expuestas en una parte barrancosa de su propiedad, conocida como la Barranca Tlayúa, palabra Náhuatl que significa "lugar de la oscuridad" o "lugar del crepúsculo" (Applegate et al., 1984). La familia Aranguthy (y/o Aranguti) desconocían que más tarde esta localidad, denominada por ellos mismos como la Cantera Tlayúa, sería considerada como una de las localidades paleontológicas más importantes en México.



*Figura 2.2.- Don Miguel Aranguthy (enero 1985), descubridor de la Cantera Tlayúa.*

Al mismo tiempo que los Aranguthy extralaban lajas de roca caliza de la Cantera Tlayúa, frecuentemente encontraban que algunas dejaban expuestos esqueletos e impresiones de seres vivos que no siempre lograban reconocer entre los animales y plantas que hoy sobreviven en este territorio. Desde estos primeros descubrimientos, Don Miguel sospechó que estos objetos tenían un valor científico, su espíritu altruista le permitió concebir que los tesoros paleontológicos de Tlayúa pertenecen a México. Aunque reiteradamente, este hombre y sus hijos intentaron dar a conocer estos hallazgos, sus primeros esfuerzos por atraer la atención de las autoridades gubernamentales o de los científicos no fueron exitosos; hasta que finalmente, el periodista H. Möller (1980) publicó un reportaje difundido a escala nacional sobre su encuentro con esta peculiar familia, su Cantera Tlayúa y sus extraordinarios fósiles.

Atraídos por la noticia de la existencia de los fósiles de la Cantera Tlayúa, S. P. Applegate, L. Espinosa-Arrubarrena y P. López-Neri (1984); [véase también Applegate y Espinosa-Arrubarrena (1982) y Applegate et al. (1982)] visitaron Tepexi de Rodríguez y establecieron contacto con Don Miguel y su familia. Desde entonces, los miembros de la familia Aranguthy han apoyado intensamente a la UNAM en los estudios paleontológicos y geológicos de la Cantera Tlayúa y sus alrededores.

En 1989 fue inaugurado el Museo Pie de Vaca, ubicado a tres kilómetros de la Cantera Tlayúa, en la Colonia Morelos de Tepexi de Rodríguez, Puebla. En éste, el primer museo de paleontología regional construido en México, se exhiben los fósiles de la Cantera Tlayúa y otras localidades de la región.

Sin duda alguna, el logro más significativo obtenido desde el descubrimiento de la Cantera Tlayúa, es el resguardo de los fósiles ahí recolectados dentro de la Colección Nacional de Paleontología, albergada en el Instituto de Geología de la UNAM (IGLUNAM). En el catálogo de esta colección se incluye casi la totalidad de los ejemplares fósiles encontrados en la Cantera Tlayúa desde 1981 excepto por aquellos que de manera controlada se encuentran depositados permanente o temporalmente en otras colecciones dentro y fuera del país. En este trabajo, el término "Colección Tlayúa" (cuya abreviación en el texto es CT) es empleado de manera informal y como referencia de los ejemplares de la Cantera Tlayúa conocidos y depositados en la Colección Nacional de Paleontología.

## GEOLOGÍA

Desde 1981, tras el descubrimiento científico de la Cantera Tlayúa, los trabajos dedicados a esta localidad y áreas circunvecinas incluyen estudios de la geología general (Fernández-Becerra, 1985; Martill, 1989) y análisis de facies y tectónicos (Pantoja-Alor, 1992; Pantoja-Alor *et al.*, 1989; Malpica-Cruz *et al.*, 1989; Galguera-Rosas *et al.*, 1989; y Kashiyama *et al.*, 2003, 2004), y un análisis magnetoestratigráfico (Benammi *et al.*, 2003, 2004, y en prep.); así como, diversos informes inéditos, en donde han sido presentados los avances en la extracción, conservación y estudio de los fósiles tlayuanos y otros aspectos geológicos de esta localidad.

En los alrededores de la Cantera Tlayúa los esquistos y filitas de edad Cámbrica-Devónica del Complejo Acatlán son las rocas más antiguas (Ortega-Gutiérrez, 1978). Estas rocas paleozoicas están cubiertas en discordancia angular por capas rojas terrígenas y lentes calcáreos cuya edad varía entre el Jurásico Superior y el Cretácico Inferior (Neocomiano–Aptiano) (Ortega-Guerrero, 1989).

Por arriba de la secuencia anterior, se encuentra la unidad de al menos 300 metros de espesor de rocas calizas que Pantoja-Alor (1992) describió como Formación Tlayúa, misma que consta de tres miembros, siendo el Miembro Medio el que comprende las calizas fosilíferas de la Cantera Tlayúa.

La Formación Tlayúa está cubierta en discordancia angular por un paquete de conglomerados continentales cenozoicos (Eoceno-Oligoceno) de la Formación Tepexi el Viejo y de la Formación Balsas. Finalmente, las rocas más recientes en el área de la Cantera Tlayúa son sedimentos continentales fluvio-lacustres y aluviales correspondientes a las formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna (Figura 2.3), cuya edad del Plioceno y Pleistoceno respectivamente (Cabral-Perdomo, 1995; Castro-Azuara, 1997).

La Formación Tlayúa fue descrita por Pantoja-Alor (1992) con base en los afloramientos de la Cantera Tlayúa y sus alrededores. A pesar de que sus límites inferior y superior no se conocen, este autor considera que su espesor total podría ser de al menos 300 metros y lo divide en los tres miembros descritos a continuación:

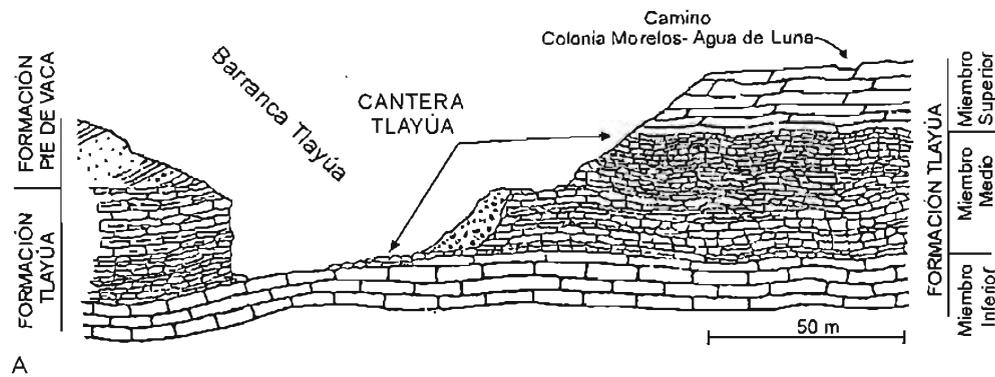


Figura 2.3.- A) Sección transversal de la Barranca Tlayúa y los tres miembros de la Formación Tlayúa (modificado de Pantoja-Alor, 1992). B) Aspecto del Miembro Medio de la Formación Tlayúa explotado en la Cantera Xochitl (al frente) y Cantera Tlayúa (atrás).

**Miembro Inferior** - Consta de estratos de calizas micríticas (mudstone y wackestone) de gruesas a masivas y de color gris-cremoso, que contienen concreciones de sílice blanco y negro, interclastos y pedernal oscuro, además de bioestromas de rudistas de la especie *Toucasia polygira* (Alencaster, 1973), ostreoides del género *Chondrodonta* y miliólidos. El límite inferior de este miembro es desconocido (Pantoja-Alor *et al.*, 1992).

**Miembro Medio** – Originalmente el Miembro Medio de la Formación Tlayúa fue descrito a partir de las rocas que afloran en la Cantera Tlayúa (Figuras 1.1 y 2.3). Nuevos hallazgos de estas rocas demuestran que la extensión de este miembro es de al menos 10 Km en dirección Noroeste-Sureste y cerca de 2.5 Km en dirección Oeste-Este. Applegate y colaboradores (1991) observaron estas rocas al pie del Cerro El Gallo, cerca de Tula y en el Cerro Tepenoxtle. Durante el año 2002, el autor de este trabajo participó con S. P. Applegate y F. Aranguthy en la colecta de estas mismas rocas al Suroeste del Poblado Cuatro Rayas; durante el 2004 M. Benammi participó con este equipo en la exploración de la Barranca Xochitl, un kilómetro al Este de la Cantera Tlayúa, en donde se observa la continuación de los estratos fosilíferos característicos de Tlayúa (Figura 2.1).

De acuerdo con Pantoja-Alor (1992), el Miembro Medio de la Formación Tlayúa comprende una secuencia de 48-50 m de estratos de calizas micríticas laminada de color crema, delimitadas por intercalaciones de estratos arcillosos ricos en hematita con distintas tonalidades rojizas. Sin embargo, la secuencia estratigráfica de la Cantera Tlayúa (Figura 2.4), reconstruida a partir de un núcleo completo de la cantera estudiado por Kashiyama y colaboradores (2003 y 2004, fig. 3) y del muestreo de núcleos llevado a cabo en este sitio por Benammi y colaboradores (2003, 2004), muestran que el grosor de este miembro de la Formación Tlayúa en esta localidad es cercano a 30 m.

La presencia de los belemnites *Neohibolites* (Seibertz y Buitrón, 1987 a y b; Seibertz y Spaeth, 2002) y de los amonites *Mortonoceras*, *Hysteroceas* y *Anisoceras* (Cantú-Chapa, 1987) en la Cantera Tlayúa, permiten definir que el Miembro Medio de la Formación Tlayúa es de edad Albiana media-tardía. Kashiyama y colaboradores (2004:155), basados en la asociación de foraminíferos, sugirieron que esta secuencia podría tener una edad aptiana. Sin embargo, recientemente Benammi y colaboradores (2003 a y b), al llevar a cabo un análisis magnetoestratigráfico en la Cantera Tlayúa, identificaron una serie de cuatro inversiones del campo magnético pertenecientes al Crón C34n.1r, que indican que el depósito estas rocas ocurrió en la parte media y terminal del Albiano (Figura 2.4).

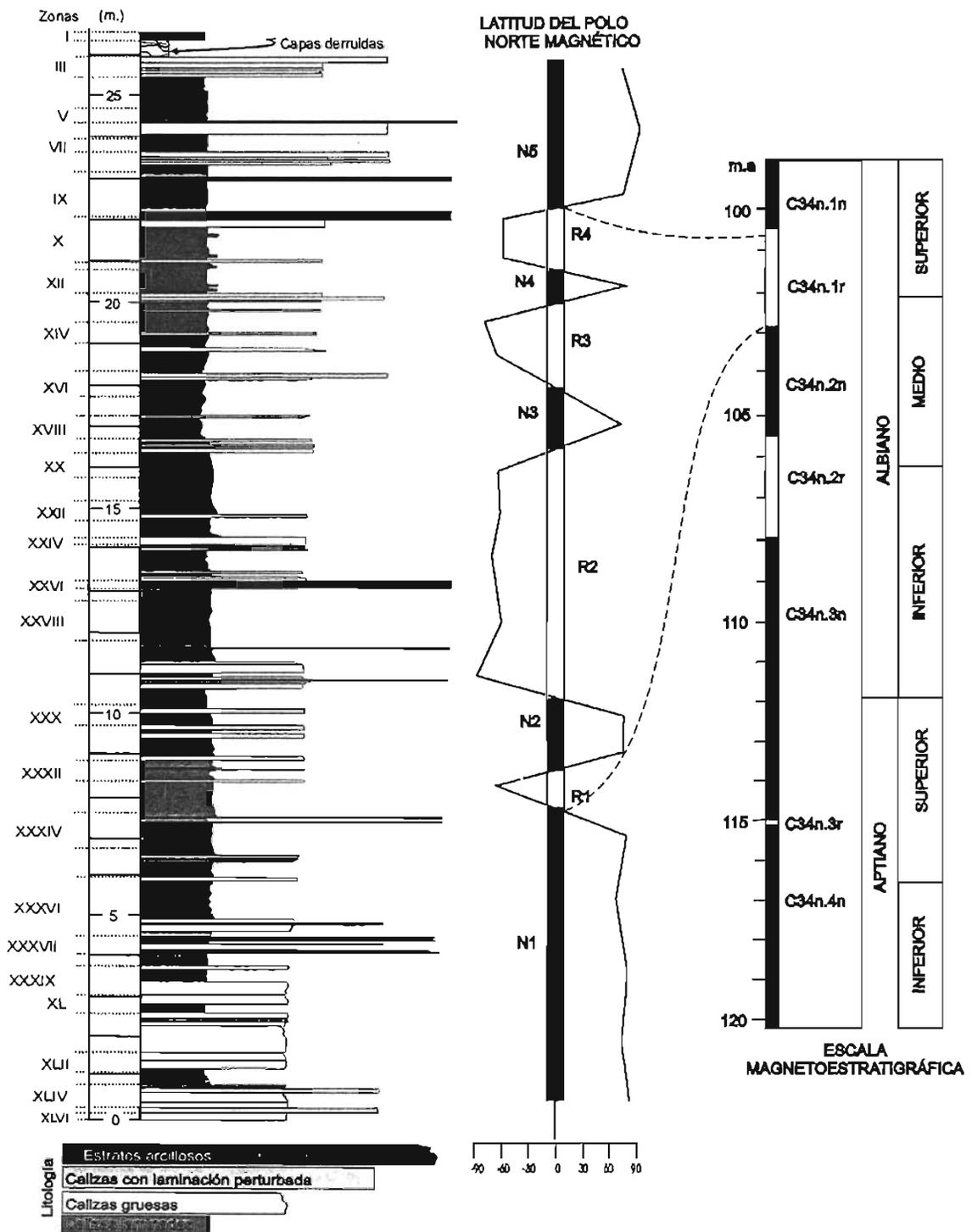


Figura 2.4.- Columna estratigráfica y perfil paleomagnético de la Cantera Tlayúa (modificado de Kashiyama et al., 2003, fig. 3; y Benammi et al., en prensa, fig. 2). N= polaridad normal, R = polaridad reversa o inversa.

**Miembro Superior** – Esta es una secuencia incompleta de capas de dolomía [que cambian progresivamente a calizas de grano fino, micríticas (mudstone)] de color crema-rosado de estratificación delgada a media y caliza dolomítica de tonalidades grisáceas, de grosor mediano y grueso (Pantoja-Alor *et al.*, 1989). De acuerdo con Fernández-Becerra (1985), los miliólidos de la especie *Dicyclina schlumbergeri* encontrados en este miembro indican que se depositó durante el Cenomaniano; sin embargo, Pantoja-Alor (1992) considera que una edad albiana tardía es más adecuada.

## PALEOGEOGRAFÍA Y MODELOS PALEOAMBIENTALES DE LA CANTERA TLAYÚA

De acuerdo con el análisis paleomagnetoestratigráfico de la Cantera Tlayúa llevado a cabo por Benammi y colaboradores (2003, 2004, en prensa), este sitio estaba ubicado a 18°30' latitud Norte y 97°54' longitud Oeste. Esta posición paleogeográfica es ligeramente distinta a la posición actual de esta localidad (18°35' latitud Norte y 97°55' longitud Oeste) y concuerdan con las observaciones de Besse y Courtillot (1991), quienes señalaron que la posición geográfica de Norteamérica no ha cambiado significativamente desde el Cretácico.

En términos generales, los resultados obtenidos en otros trabajos corroboran que el depósito de las rocas de la Cantera Tlayúa tuvo lugar en una posición geográfica comparable a la actual (Figura 25). Por un lado, Bohel (1991), tras llevar a cabo un análisis paleomagnético en rocas cretácicas de la región Mixteca de Oaxaca (al sur de la Cantera Tlayúa), encontró que desde entonces la región sur de México no se ha desplazado de forma significativa. Por otro lado, Reynoso-Rosales (1998), quien analizó las implicaciones paleobiogeográficas de los reptiles de la Cantera Tlayúa, señaló que estas rocas se depositaron en una zona tropical, al Suroeste de los 20 ° latitud Norte y 100 ° longitud Oeste (Figura 2.5 B) [esta conclusión fue basada en el mapa de la distribución los mares someros presentes en México durante el Cretácico Inferior (Albiano-Cenomaniano) elaborado por Alencaster (1987) con base en la distribución de moluscos marinos fósiles]. Y finalmente, Kashiyama y colaboradores (2003), también señalaron que esta localidad estaba ubicada en una región tropical al Norte del Ecuador (Figura 2.5 A), en donde monzones provenientes del Norte y del Sur influyeron de manera significativa su depósito.

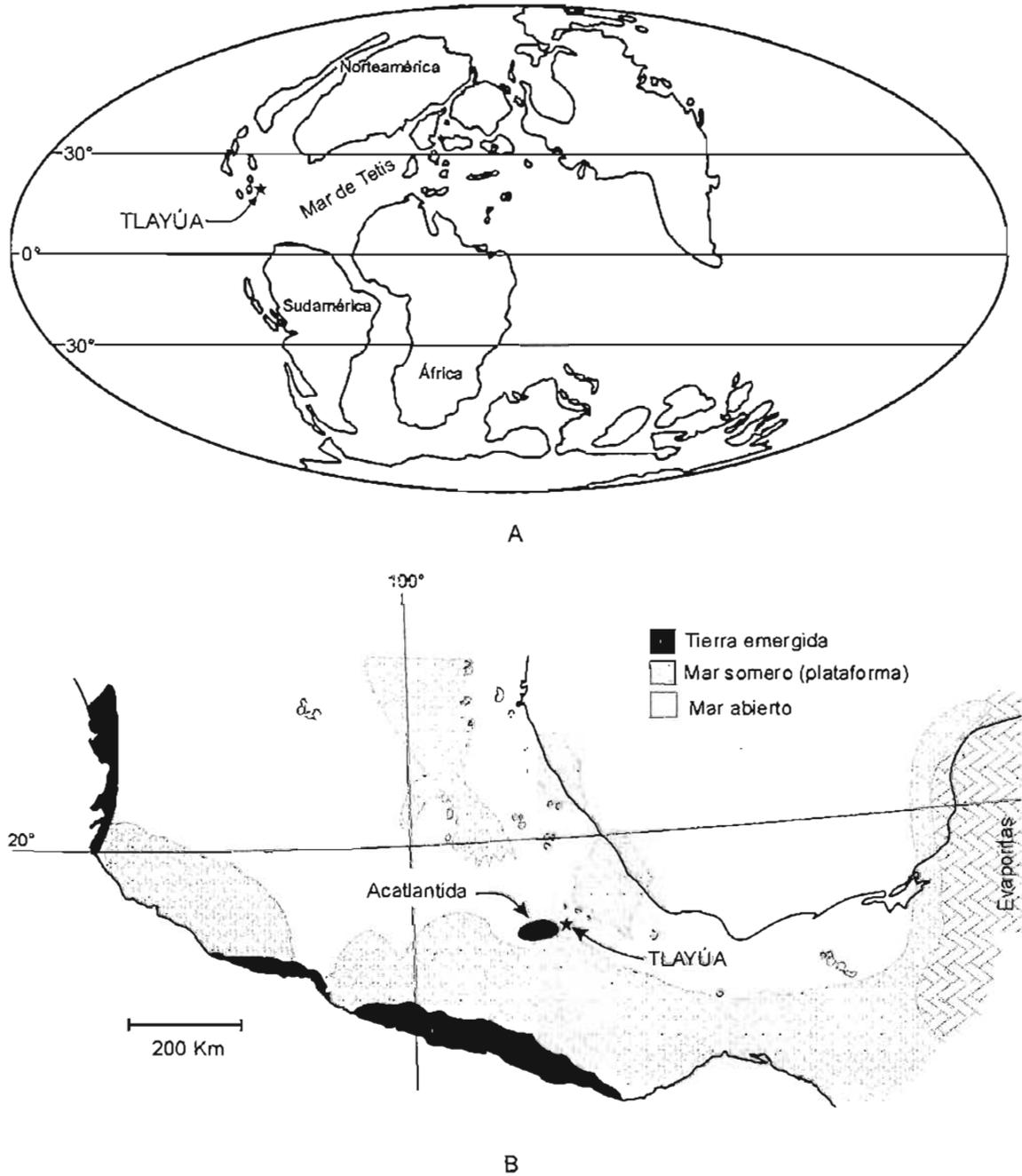


Figura 2.5.- A) Posición paleogeográfica del sitio de depósito de las calizas de la Cantera Tlayúa según Kashiyama y colaboradores (2003, fig. 12). B) Ubicación del sitio de depósito de las calizas de la Cantera Tlayúa en el Albiano (modificado de Reynoso-Rosales, 1998, fig. 1).

Respecto a la naturaleza del paleoambiente en donde tuvo lugar el depósito de las calizas de la Cantera Tlayúa, correspondientes al Miembro Medio de la Formación Tlayúa, las siguientes hipótesis o modelos han sido publicados (Figura 2.6):

- 1) **Modelo de las pozas en una laguna post-arrecifal** – De acuerdo con las conclusiones de Malpica-Cruz y colaboradores (1989) y de Pantoja-Alor (1992), el Miembro Medio de la Formación Tlayúa se depositó en un ambiente no restringido, correspondiente a la zona intermareal detrás de una laguna post-arrecifal; en donde, al bajar la marea los organismos quedaban atrapados en oquedades, pozas o trampas presentes en la planicie de inundación.

Citando a Pantoja-Alor (1992:165) y considerando un punto de vista regional, este modelo supone que el medio de depósito estaba ubicado en “una plataforma amplia, cubierta de mar somero, de energía cinética de moderada a débil, con áreas positivas” que generaban “ambientes litorales y lagunares, de plataforma interna, de plataforma intermedia o de mar abierto, con barras, cayos e islas de poco relieve sobre un sustrato calcáreo”, cuyas características de depósito son comparables a “las que actualmente se desarrollan en las Bahamas o en el Borde costero de la península de Yucatán”.

- 2) **Modelo de depresiones en una superficie con bajorrelieve** – Recientemente, Guerrero-Arenas (2004:33) sugirió un modelo paleoambiental semejante al anterior. En esta hipótesis, las depresiones topográficas [oquedades de Pantoja-Alor (1992)] se encontraban en una planicie de inundación con un relieve topográfico de muy bajo ángulo y eran alimentadas con agua dulce proveniente de pequeños arroyos y agua marina durante las mareas altas.
- 3) **Modelo de la Laguna Tlayúa** – Poco después del descubrimiento científico de la Cantera Tlayúa, Applegate (1987) y Martill (1989) señalaron que sus estratos rocosos y la asociación fósil son comparables a los encontrados en Solnhofen, yacimiento fosilífero alemán reconocido por la abundancia y extraordinaria conservación de diversos grupos de peces jurásicos (véase Barthel et al., 1990; Lambers, 1992, 1999).

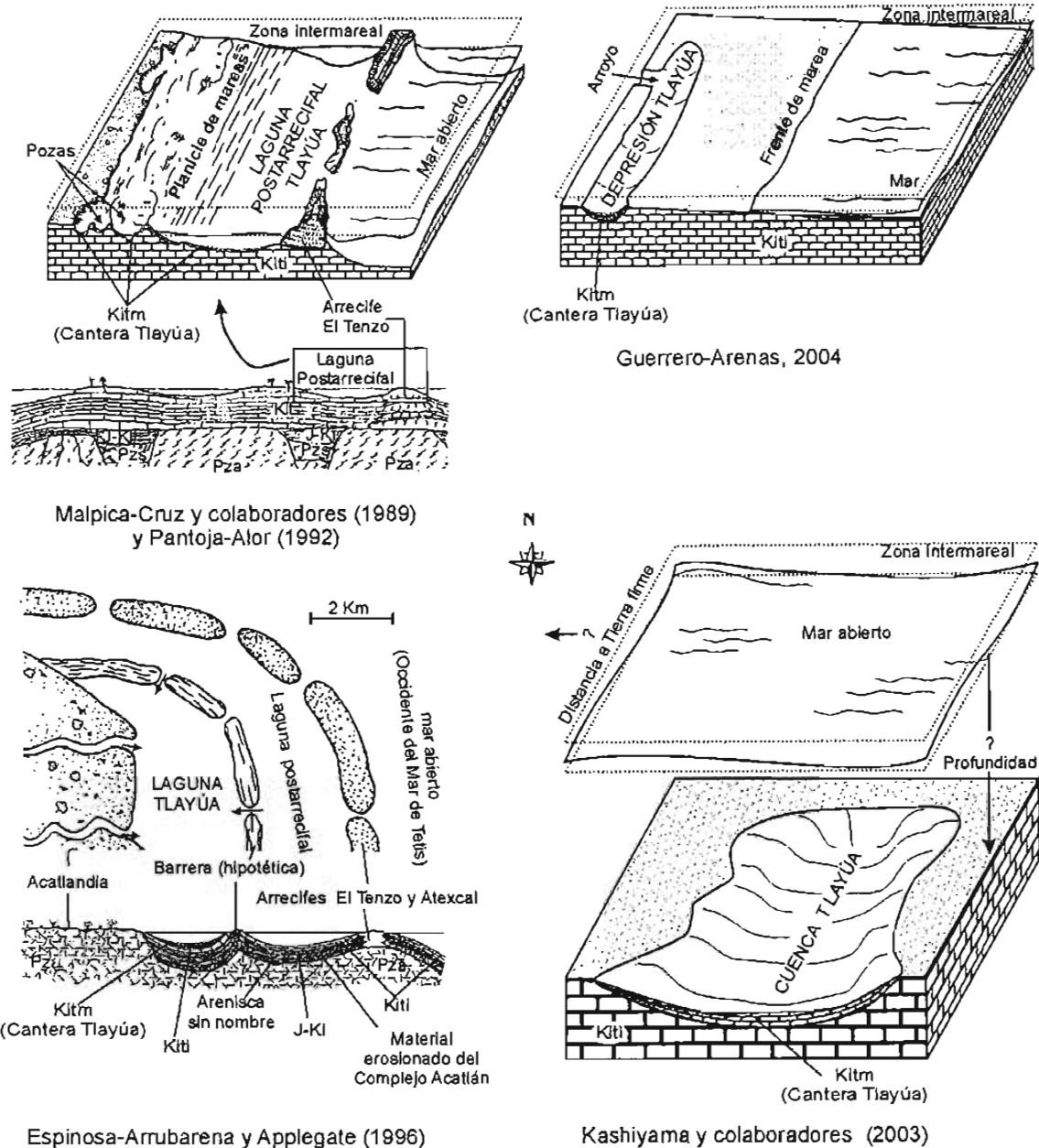


Figura 2.6.- Modelos paleoambientales propuestos el depósito de las calizas de la Cantera Tlayúa. (modificados de Pantoja-Alor, 1992, figs. 12 y 14; Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996, fig. 6; Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al., en prensa, fig. 6; Guerrero-Arenas, 2004, fig. 24; y Kashiyama et al., 2003, texto). J-Ki, Unidad sin nombre de edad Jurásica o Cretácico Inferior; Kit; Formación Tlayúa; Kiti, Miembro Inferior de Kit; Kitm, Miembro Medio de Kit; Pza, Complejo Acatlán; Pzs, Formación Morelos.

Más tarde, Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996), retomaron estas ideas y consideraron que el depósito de las calizas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa ocurrió en una laguna, a la que llamaron Laguna Tlayúa (Figura 2.6). Esta laguna ocupaba una cuenca limitada al Este por una barrera hipotética (posiblemente un arrecife muerto), que la separaba de una laguna post-arrecifal y más allá de mar abierto, y al Oeste por una masa de tierra emergida llamada Acatlandia, en donde predominaba un clima semiárido y desde donde fluyen algunos ríos [Reynoso-Rosales (1998) sugirió que esta masa de tierra pudo ser parte de una isla, a la que nombró Acatlántida (Figura 2.5 B)].

En esta hipótesis paleoambiental [considerada como el Modelo de Solnhofen en Kashiya y colaboradores (2003)], la Laguna Tlayúa era alimentada con agua dulce proveniente de ríos y al mismo tiempo, durante tormentas o mareas altas, el agua marina proveniente de la Laguna post-arrecifal y de mar abierto lograba pasar la barrera hipotética. Las corrientes de agua dulce y marina transportaban cadáveres y algunos organismos que lograron sobrevivir durante algún tiempo en la Laguna Tlayúa, como lo indican la abundancia de coprolitos y contenidos estomacales de algunos peces reportados por González-Rodríguez y Vega-Vera (1993) y Alvarado-Ortega (2004), antes de que las elevadas tasas de evaporación produjeran un ambiente letal, anóxico e hipersalino.

Por otro lado, Applegate (1987) y Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) notaron que todos los microfósiles hasta ahora encontrados en Tlayúa están depositados en los delgados estratos arcillosos, ricos en hematita e intercalados en las calizas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa. Este peculiar sitio de depósito de los microfósiles de Tlayúa condujo a estos autores a proponer que poco después de las tormentas las corrientes de agua dulce provenientes de Acatlandia transportaron los sedimentos arcillosos enriquecidos con hematita. Estos sedimentos arcillosos al depositarse cubrieron los cadáveres de los organismos que habitaban en la Laguna Tlayúa o que al mismo tiempo fueron arrastrados hasta allí desde los ambientes circundantes descritos.

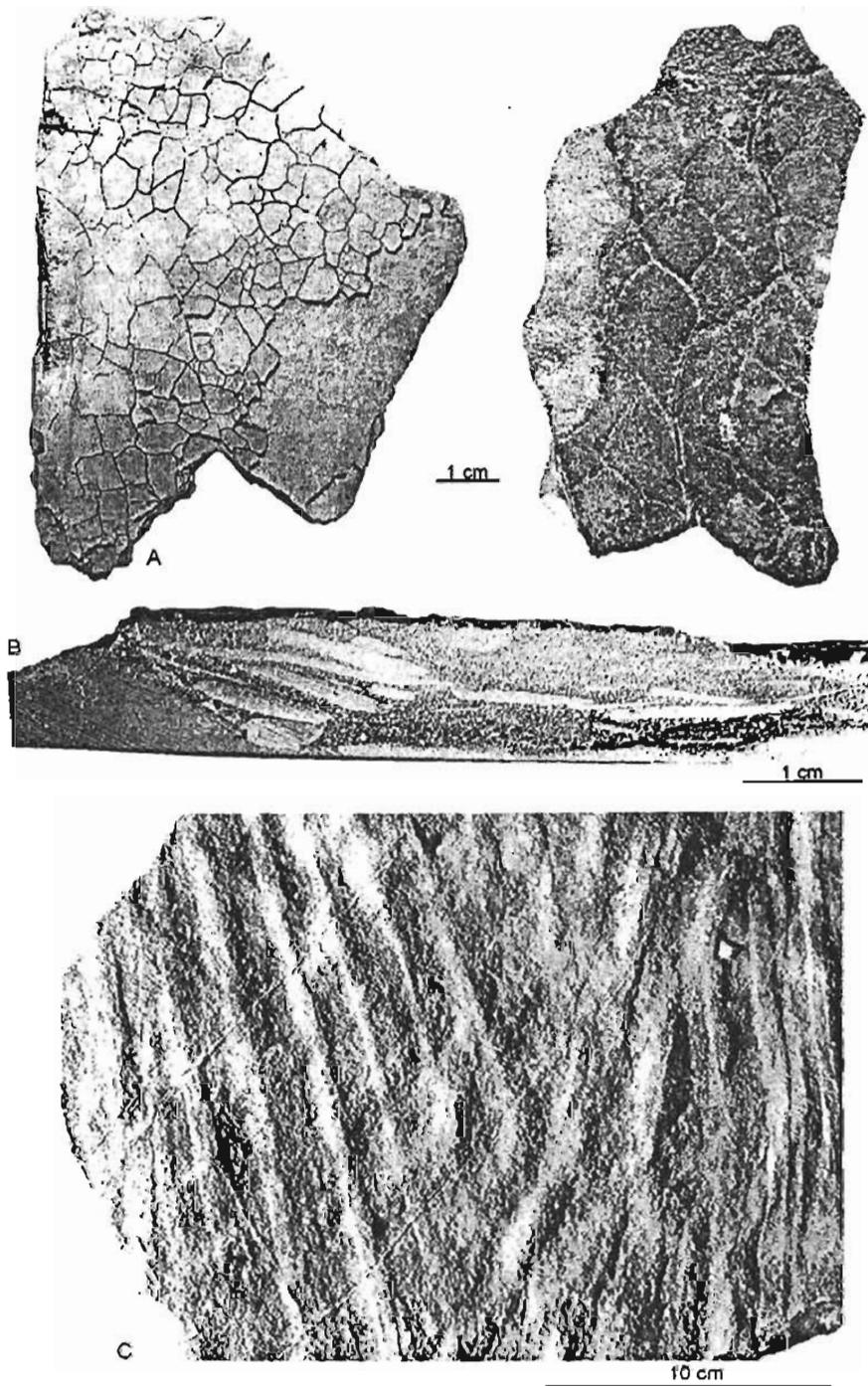
- 4) ***Modelo de la cuenca profunda en mar abierto*** – Kashiya y colaboradores (2003) descubrieron Ciclos de Milancovitch en la secuencia estratigráfica de la

Cantera Tlayúa, señalando que esto excluye la posibilidad de que estas calizas fosilíferas fueran depositadas en un medio intermareal. En oposición a los otros modelos señalados, estos autores propusieron que el depósito de estas rocas tuvo lugar en una cuenca ubicada en mar abierto cercana a tierra firme, tan profunda que la influencia de las mareas fue nula, en donde la circulación fue restringida y la sedimentación fue influida por tormentas. Desgraciadamente, en esta hipótesis no son señaladas ni la posible profundidad de la cuenca ni la distancia que la separaba de Tierra firme; sin embargo, según este modelo, la conservación de los fósiles de Tlayúa fue posible en sedimentos no bioturbados depositados en un ambiente con bajas concentraciones de oxígeno, semejante al propuesto para Mowry Shale, una formación rocosa de areniscas gradadas depositadas en mar profundo durante el Cretácico Inferior en lo que hoy es Wyoming, USA.

De acuerdo con Kashiyama y colaboradores (2003:173), la cuenca en donde se depositaron las calizas fosilíferas de la Cantera Tlayúa, pudo estar ubicada en la plataforma continental o bien representar un mar intracratónico.

Recientemente, Applegate, Espinosa-Arrubarrena y colaboradores (en prensa) revisaron los argumentos que sustentan los distintos modelos paleoambientales de Tlayúa arriba descritos. Como recomendación final de ese trabajo, sus autores reconocen que es necesario incluir toda la información posible (disponible o generada en estudios geológicos y/o paleontológicos futuros) en la elaboración o actualización de un modelo paleoambiental que permita explicar con mayor precisión la historia de las calizas de la Cantera Tlayúa y sus fósiles; y al mismo tiempo, exigen contrastar cualquier hipótesis generada con un ambiente actual que reúna las condiciones sedimentarias y una biodiversidad análogas a aquellas encontradas en Tlayúa.

Aunque el objetivo de este trabajo no es generar un modelo paleoambiental, a continuación se presentan algunos de los elementos discutidos en la elaboración de los modelos ya existentes y se documentan algunas estructuras superficiales de las rocas de la Cantera Tlayúa (Figuras 2.7 y 2.8), mismas que aún requieren ser analizadas con mayor detalle.



*Figura 2.7. Estructuras superficiales observadas en las calizas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa. A) Grietas producidas por sinaéresis provenientes de la Cantera Tlayúa (izquierda) y la Cantera Xochitl (derecha). B) Canal relleno con fragmentos de estratos calizos y arcilla. C) Marcas aquí interpretadas como ondulitas o marcas de oleaje.*

- a) Respecto a la naturaleza de las huellas o polígonos de desecación que Pantoja-Alor (1992:160) señaló como evidencia de “una exposición aérea de la superficie de sedimentación durante periodos de tiempo corto”, otros autores han señalado que estas huellas fueron producidas por sinaéresis (Kashiyama et al., 2003; Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al., en prensa); es decir, estas grietas o fracturas fueron producidas por la deshidratación subterránea de los estratos en algún momento temprano de su diagénesis (Figura 2.7 A).
- b) Pantoja-Alor (1992:160 y fig. 6) reportó la presencia de caliche y algunas marcas de piso (sole marks) como evidencias adicionales de la exposición aérea temporal de la superficie de sedimentación del Miembro Medio de la Formación Tlayúa. Kashiyama y colaboradores (2003:170) rechazaron estas observaciones al señalar la ausencia de caliche y de cualquier tipo de estructura sedimentaria atribuible al transporte o tracción de sedimentos y/o fósiles en estas rocas (lo que fue considerado como evidencia de que este depósito ocurrió en una cuenca profunda con circulación restringida alejada del área de influencia de las mareas).

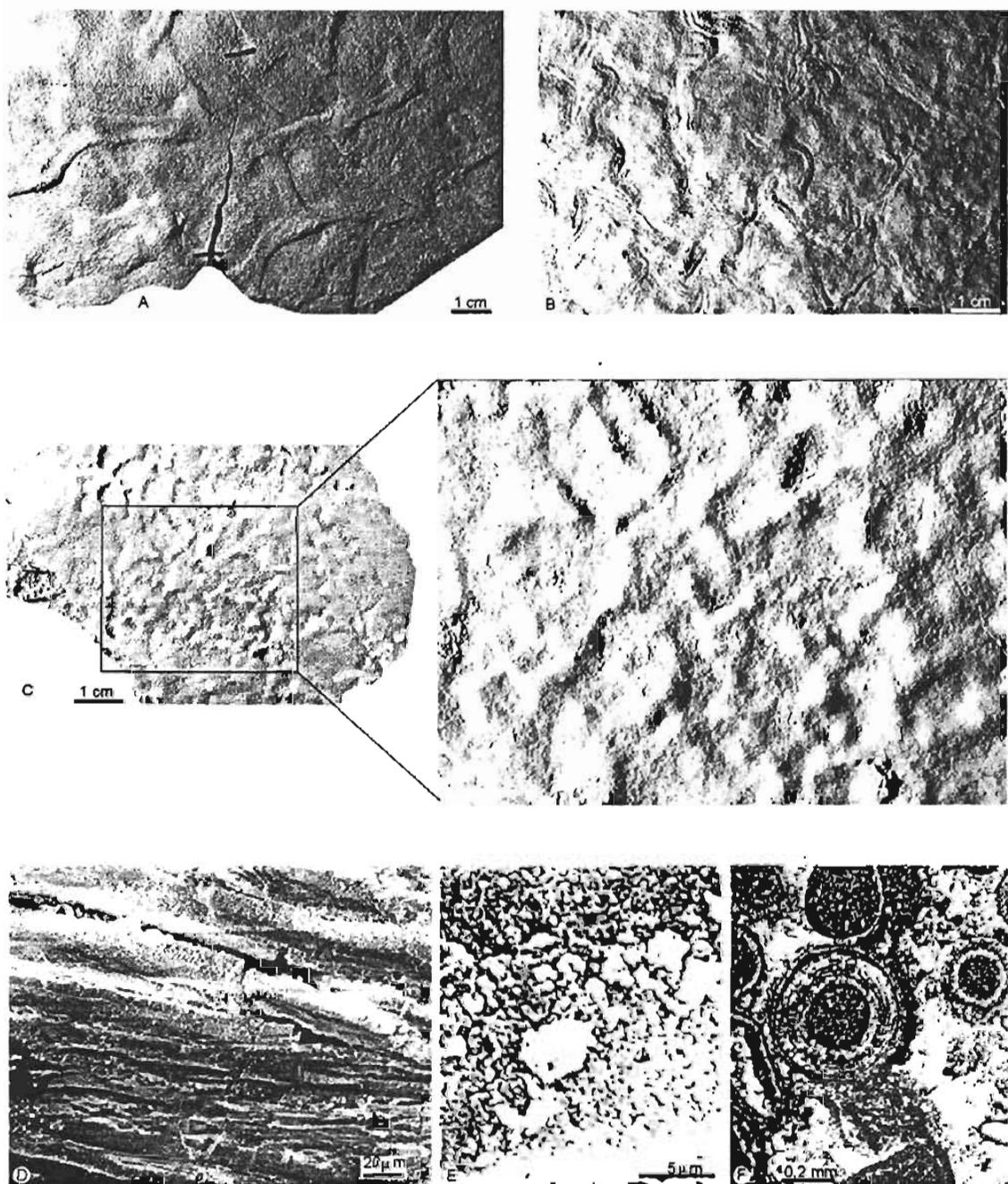
En este punto, es necesario señalar que el estudio de Kashiyama y colaboradores (2003) está basado en un tajo o núcleo rocoso, cuyo diámetro es cercano a 10 cm obtenido por el Sr. Ranulfo Aranguthy en varias secciones de la Cantera Tlayúa (Alvarado-Ortega, observación personal 1998). Por lo tanto, en el trabajo de estos autores, el análisis de las características superficiales expresadas en áreas mayores a esos 10 cm, presentes en las superficies de contacto de los estratos rocosos de esta localidad, no fue posible. Significa que dichos autores pudieron ignorar algunas estructuras simplemente porque éstas no fueron encontradas en la pequeña muestra rocosa que ellos estudiaron.

- c) Por otro lado, aunque Kashiyama y colaboradores (2003) documentaron la presencia de estilolitas en las calizas fosilíferas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa, estos autores fueron incapaces de diferenciar dichas estructuras, producidas por disolución y presión, de las carpetas algales ilustradas en la Figura 2.8 y anteriormente identificadas por otros autores (Applegate, 1987; Applegate y Alvarado-Ortega, 1999; Martill, 1989; Seibertz y Buitrón, 1987 b; y Seibertz y Spaeth, 2002). Recientemente, Alvarado-Ortega y Espinosa-Arrubarrena (2004) documentaron el posible efecto de las carpetas algales

[incluidas en el modelo paleoambiental de Tlayúa propuesto por Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) y Pantoja-Alor (1992)], en la conservación de los tejidos blandos fosfatizados en peces de la Cantera Tlayúa (Figura 2.8).

Las carpetas algales, que en la Cantera Tlayúa están conservadas como impresiones amorfas que siguen ciertos patrones superficiales (Figura 28 A-C), también actuaron como adhesivos que permitieron la desarticulación de las aletas en algunos peces (Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al., en prensa). Las impresiones superficiales de las carpetas algales de Tlayúa, así como su efecto adhesivo en aletas de algunos peces y su participación en la conservación de tejidos blandos fosfatizados (Figura 28 D-E), son comparables a estos mismos efectos reportados en otras localidades de peces fósiles originadas en ambientes marinos poco profundos [i.e. Solnhofen (Alemania) y Cerin (Francia) (véase Barthel et al., 1990; Bernier et al., 1991; Briggs, 2003; Wilby et al., 1996; entre otros)].

- d) De acuerdo con Guerrero-Arenas (2004), quien llevó a cabo un análisis de isótopos estables de oxígeno y carbón en calizas de la parte superior de la Cantera Tlayúa, durante su formación el agua estuvo afectada por fuertes fluctuaciones de la salinidad, existiendo estratos que se depositaron en condiciones dulceacuícolas y otros que lo hicieron en condiciones marinas. Aunque esta autora vagamente abordó el desarrollo de un modelo paleoambiental, sus resultados son abiertamente contrarios a la idea que señala el posible origen de estas rocas en el fondo de una cuenca profunda alejada de la costa (Kashiyama et al., 2003), y a la idea que señala que "la falta de material clástico grueso, dentro de la secuencia de la Formación Tlayúa, se podría explicar por la presencia de una topografía cárstica incipiente...sin arroyos o ríos de corrientes fuertes que desemboquen al mar" (Pantoja-Alor, 1992:160). Por otro lado, los resultados de esta autora apoyan la idea de que el depósito de estas calizas de Tlayúa tuvo lugar en un ambiente cercano a la costa, donde eventualmente corrientes de agua dulce desembocarían y afectaron las condiciones ambientales y el depósito de sedimentos, como lo sugieren los modelos de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) y Guerrero-Arenas (2004).



*Figura 2.8.- A-C) Impresiones de carpetas algales en rocas calizas de la Cantera Tlayúa. D) Tejido muscular fosfatizado de un pez ictiodectiforme indeterminado de la Cantera Tlayúa. E) núcleo celular fosfatizado (acercamiento de imagen mostrada en D). F) Oolita y pellets encontrados en estratos de la parte superior del Miembro Medio de la Formación Tlayúa.*

Entre los cuatro modelos paleoambientales propuestos para explicar el depósito de las calizas fosilíferas explotadas en la Cantera Tlayúa (Figura 2.6), sólo los de Guerrero Arenas (2004) y Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) señalan la presencia de corrientes de agua dulce. Sin embargo y de acuerdo con el descubrimiento de nuevos afloramientos de las calizas del Miembro Medio de la Formación Tlayúa (Figura 2.1), se reconoce que este fenómeno tuvo magnitudes geográficas amplias (que se expresan aisladamente en al menos un área de 10 Km en dirección Noroeste-Sureste y 2.5 Km en dirección Oeste-Este). Esta observación apoya la idea de que el sitio de depósito fue una laguna, la Laguna Tlayúa, propuesta por Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) y no las “depresiones” propuestas por Guerrero Arenas (2004), cuya extensión geográfica es poco clara.

#### LA ASOCIACIÓN FÓSIL DE LA CANTERA TLAYÚA

De acuerdo con las observaciones de numerosos autores (Alvarado-Ortega, 1998 a, 2004; Applegate, 1998, 1992, 1996, 2001; Applegate y Espinosa-Arrubarrena, 1982; Applegate et al., 1982, 1984, 1987, 2000; Buitrón y Malpica-Cruz, 1987; Brito, 1997; Cantú-Chapa, 1987; Espinosa-Arrubarrena et al., 1996; Espinosa-Arrubarrena y Alvarado-Ortega, 2002; Feldmann et al., 1998; Grande y Bemis, 1998; González-Rodríguez, 1989, 1996, 2000, 2004; González-Rodríguez y Reynoso, 2004; González-Rodríguez et al., 1996; González-Rodríguez, Applegate et al., 2004; Martill, 1989; Martín-Medrano, 2003; Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996 a y b; Reynoso, 1998, 2000; Reynoso y Callison, 2000; Seibertz y Buitrón, 1987 a y b; Seibertz y Spaeth, 2002; entre otros) que han identificados organismos de diversos ambientes [terrestres, dulceacuícolas y marinos (ver Anexo I)] es posible definir que el conjunto de fósiles recolectados en la Cantera Tlayúa representa una asociación fósil del tipo exótico.

A pesar de que en las asociaciones fósiles del tipo exótico, los elementos alóctonos pueden ser identificados por presentar signos de transporte, en el caso de la Tlayúa la mayoría de los fósiles no muestran indicios de ello y por el contrario su extraordinario estado de conservación ha sido interpretado como evidencia de que estos fueron poco transportados (Applegate, 1987).

De acuerdo con Applegate (1996), la diversidad fósil de la Cantera Tlayúa, incluye más de cien taxa en donde están involucrados micro y macrofósiles, así como plantas,

invertebrados y vertebrados. En esta asociación fósil los peces representan cerca del 70 % de los macrofósiles (Applegate, 1996; Applegate et al., 2002), por lo que Tlayúa ha sido considerada principalmente como una localidad de peces. Sin embargo, un análisis detallado de la asociación fósil de esta Konservat-Lagerstätte Mexicana revela una composición biológica más compleja y diversa (véase Apéndice I).

En la asociación fósil de Tlayúa los elementos autóctonos están representados por: 1) foraminíferos, cianobacterias, nannoplancton calcáreo y calciesferas reportados por Applegate, Espinosa-Arrubarrena y colaboradores, en prensa; 2) los icnofósiles descritos por Guerrero-Arenas (2004) que demuestran que "por lo menos en ciertos periodos de tiempo, algunos animales (vermiformes, gasterópodos, crustáceos y probablemente equinodermos) se establecieron en Tlayúa y explotaban el sustrato con fines de habitación, alimentación y forrajeo"; 3) los organismos que vivieron en Tlayúa y dejaron coprolitos y regurgitaciones que representan un número aún indeterminado de contenidos, formas y tamaños; y 4) los peces que servían de alimento y que se alimentaban poco antes de morir y ser sepultados [tal y como puede ser comprobado por los fragmentos de peces y peces completos han sido encontrados en la cavidad estomacal de algunos ictiodectiformes (ver Capítulo 5), el ámido *Pachyamia mexicana* (véase Grande y Bemis, 1998, fig. 274) y los copépodos fragmentados que han sido encontrados en la cavidad estomacal de algunos de los clupeidos (González-Rodríguez y Vega-Vera, 1993)]. Entre los reptiles de Tlayúa, Reynoso y colaboradores (2000) señalaron que *Ankylosphenodon pachyostosis* tuvo hábitos subacuáticos, lo cual hace posible sugerir que éste esfenodonte pudo llevar a cabo ciertas actividades en las aguas que cubrían el sitio de depósito de las calizas de la Cantera Tlayúa.

Los organismos alóctonos con hábitos terrestres presentes en la asociación fósil de Tlayúa están representados por: 1) las lagartijas *Huehuecuetzpalli mixtecus* y *Tepexisaurus tepexi*; 2) la araña y los insectos descritos por Feldmann y colaboradores (1998) y el díptero típúlido reportado por Y. Popov (en Pantoja-Alor, 1998, fig. 7); y 3) los diversos fragmentos de plantas y el polen encontrados en esta localidad (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996 a y b).

De acuerdo con Applegate, Espinosa-Arrubarrena y colaboradores (en prensa), hay peces que sobrevivieron en los distintos ambientes definidos en torno al sitio donde de

depósito de las calizas fosilíferas de la Cantera Tlayúa, como fue definido en el modelo paleoambiental de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996).

Los peces tlayuanos que pudieron formar parte de una comunidad arrecifal están caracterizados, entre otras cosas, por presentar dientes trituradores con los cuales pudieron alimentarse de organismos con esqueletos duros, tales como los corales y moluscos (de los cuales hay muy pocos representantes en la Cantera Tlayúa). En esta categoría de peces pueden ser incluidos los pycnodontes (*Tepexichthys aranguthyrorum* y *Neoprosclinetes* sp., entre otros), macrosémidos (*Macrosemuicotzus americanus* y *Notagogus novomundi*, entre otros) y ionoscopiformes (*Teoichthys kallistos*).

En cambio, peces tlayuanos identificados como aspidorhynchiformes (*Belenostomus*, *Vinctifer*), semionotiformes (*Lepidotēs*), elopomorfos (*Megalops*, *Notelops*) y pholidophoridos, pudieron tener una distribución costera más amplia.

Por otro lado *Racolephis*-like (ver Anexo I) muestra las características de los peces nadadores activos (su forma es muy parecida a la de un Atún moderno) y por lo tanto, éstos representan una forma proveniente de mar abierto. Finalmente, los peces dulceacuícolas en Tlayúa podrían estar restringidos a formas relacionadas con los Clupeidos, las cuales representan el grupo más abundante encontrado en la cantera y está representando por formas juveniles agrupadas (school-fishes).

Es necesario hacer notar que la anterior categorización de los peces de Tlayúa está basada en los hábitos que estos peces pudieron tener y que han sido documentados en otras localidades [i.e. Solnhofen (Alemania), Cerin (Francia), Cuenca (España) y Santana (Brasil), entre otras]. Sin embargo, con objeto de corroborar y precisar estas ideas, actualmente los investigadores del proyecto Tlayúa tienen el plan de llevar a cabo análisis de isótopos estables (por ejemplo estroncio, oxígeno, carbón) en los dientes y vértebras de los distintos grupos de peces para reconocer las características de los cuerpos de agua donde estos organismos se desarrollaron.

En los fósiles de Tlayúa han sido identificados organismos invertebrados con forma de vida sedentaria, tales como corales (gorgónidos), crinoideos y esponjas; sin embargo, en ningún caso han sido observados completos, sus partes anatómicas involucradas con su fijación al sustrato no han sido encontradas. Adicionalmente, los sedimentos de Tlayúa no muestran ningún tipo de bioturbación relacionada con la fijación de organismos con estos

hábitos. Estas observaciones llevaron a Applegate, Espinosa-Arrubarrena y colaboradores (en prensa) a la conclusión de que durante las tormentas estos organismos fueron arrastrados de los sitios donde se desarrollaron hasta el sitio de depósito de Tlayúa, es decir, forman parte de los elementos alóctonos encontrados en esta localidad.

Adicionalmente, hay evidencias que señalan que los cadáveres de algunos otros organismos pudieron llegar flotando hasta Tlayúa, en donde sus partes desarticuladas eran eventualmente depositadas a lo largo de su trayectoria (Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996). Ninguna amonita de la Cantera Tlayúa hasta ahora conocida presenta el *aptichi*, ya que posiblemente esta estructura se perdió durante su descomposición de las amonitas antes de llegar y ser sepultados en Tlayúa (Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al., en prensa).

Finalmente y como conclusión de este capítulo, es necesario señalar que resta por hacer un mayor esfuerzo en diversas disciplinas paleontológicas y geológicas para entender mejor el origen y conservación de los tesoros paleontológicos cotidianamente encontrados en la Cantera Tlayúa.

# MATERIALES Y MÉTODOS

## RECOLECTA DEL MATERIAL Y DATOS DE CAMPO

Hasta este momento la Cantera Tlayúa ha sido explotada sólo de manera artesanal. Al principio, un gran bloque de roca caliza (con un espesor cercano a 20 cm y hasta 3.5 m<sup>2</sup> de superficie) es separado del afloramiento, antes de obtener lajas más delgadas y menores. Este proceso de explotación es posible porque estos estratos calizos son separados fácilmente al golpear con cincel y martillo los planos de interestratificación (enriquecidos por arcillas rojizas) que los delimitan. Todos los fósiles encontrados en la Cantera Tlayúa, excepto la gran cantidad de microfósiles, están depositados en los planos de interestratificación cuya superficie es expuesta al momento de separar las lajas o son atravesados cuando las lajas son cortadas antes de su venta. Las lajas con fósiles de la Cantera Tlayúa son preparadas (cortadas, marcadas con los datos de campo y apropiadamente empaquetadas) para su traslado a la Colección Nacional de Paleontología (Instituto de Geología, UNAM), donde son catalogados y depositados de manera permanente. Los datos de campo considerados en estos fósiles son:

**Localidades** –La Cantera Tlayúa es un afloramiento continuo de casi 700 metros de largo en la Barranca Tlayúa que ha sido dividido en distintas localidades (Figura 3.1), formalmente nombradas y numeradas en el catálogo de localidades de la Colección Nacional de Paleontología (Localidad-IGM). Esta división se ha establecido siguiendo los distintos criterios planteados en proyectos científicos vinculados en la recolecta de fósiles y al interés de los miembros de la familia Aranguthy que actualmente explotan la cantera.

**Zonas** – La secuencia estratigráfica explotada en la Cantera Tlayúa, correspondiente al Miembro Medio de la Formación Tlayúa, está dividida en 46 zonas o niveles numerados desde el techo a la base como Z-I hasta Z-XLVI (Figura 1.4). Las zonas están delimitadas por la aparición de estratos característicos (debido a su grosor, color o portador de ciertas

estructuras como abundancia de pedernal o arcilla) fácilmente reconocibles. Esta zonación es hasta ahora el control estratigráfico que se registra en los fósiles de Tlayúa.

**Número consecutivo** – En la Colección Nacional de Paleontología cada ejemplar fósil de la Cantera Tlayúa es registrado con un número consecutivo de colecta (número CT, rotulado en cada fósil con tinta verde dentro de un rectángulo). Cuando los ejemplares son formalmente publicados como material de referencia o tipos, se les asigna un número formal del Catálogo de la Colección Nacional de Paleontología (número IGM).

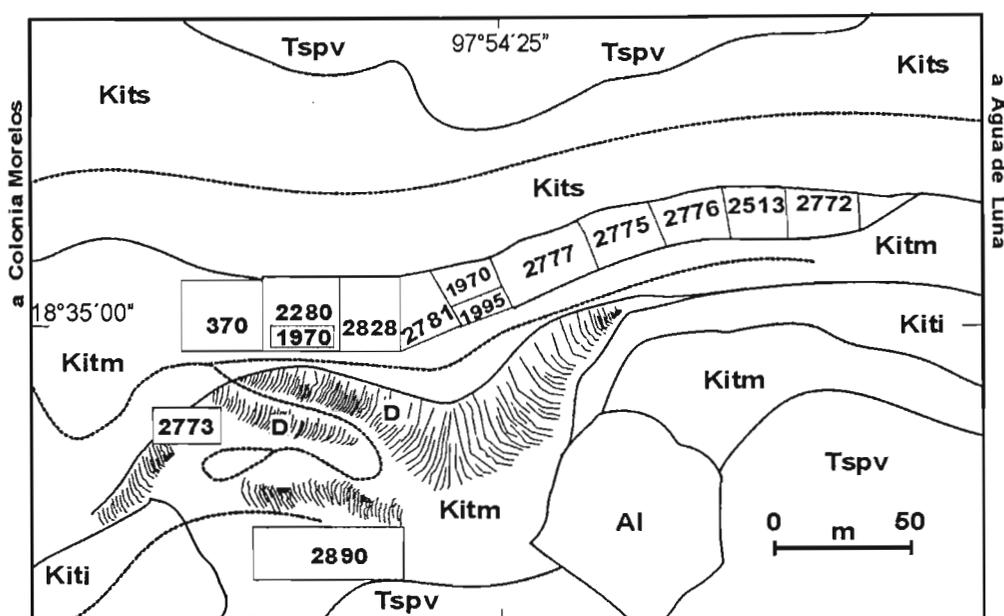


Figura 3.1.- Localidades-IGM (numeradas) en la Cantera Tlayúa. Cuando no se cuenta con datos de campo completos los ejemplares son asignados dentro de la localidad-IGM 2432 que corresponde a toda el área de la Cantera. Línea continua = límite entre unidades geológicas; línea punteada = caminos; AI = Aluvión cuaternario; D = Desechos rocosos de la Cantera; Kiti = Formación Tlayúa, Miembro Inferior; Kitm = Formación Tlayúa, Miembro Medio; Kits = Formación Tlayúa, Miembro Superior; Tppv = Pie de Vaca (modificado de González-Rodríguez, 1996, fig. 5).

## PREPARACIÓN DEL MATERIAL FÓSIL

### Modos de Conservación

La inclusión de esta sección obedece al hecho de que el modo de preservación de los vertebrados fósiles de la Cantera Tlayúa ha determinado el desarrollo de un proceso

general de limpieza, mismo que puede ser modificado al considerar las características particulares de cada ejemplar fósil.

Hasta ahora, todos los vertebrados fósiles recolectados en la Cantera Tlayúa han sido descubiertos en los planos de interestratificación y presentan distintos grados de deformación por compresión. En los peces esta deformación es más notable y provoca que sus finas estructuras sean aún más delicadas.

Los planos de interestratificación entre los estratos calizos de la Cantera Tlayúa presentan diferentes espesores, lo que provoca que la matriz rocosa que forma el soporte físico de los fósiles sea variable (Alvarado-Ortega, 1998 a); la capa de arcilla-rojiza en estos planos puede ser tan delgada que los estratos de caliza adyacentes participan de manera importante en el soporte físico de los fósiles, o bien, puede ser tan gruesa que los fósiles prácticamente están envueltos sólo por la arcilla-rojiza. Es por eso que, de acuerdo con el método de colecta de los fósiles de esta localidad, los vertebrados frecuentemente sufren daños que van desde simples fracturas hasta la pérdida de la totalidad de los restos óseos.

La adecuada preparación de los vertebrados de la Cantera Tlayúa debe considerar los materiales que forman la matriz rocosa que actúa como soporte de los restos fósiles; es decir, su naturaleza química y su grosor (Alvarado-Ortega, 1998 b).

El análisis por difracción de rayos X elaborado por Alvarado-Ortega (1999), reveló la composición química general de los elementos litológicos y de los vertebrados fósiles del Miembro Medio de la Formación Tlayúa (Tabla 3.1). Los elevados porcentajes de calcio observados en las calizas de la Cantera Tlayúa corresponden con la notable abundancia de carbonato de calcio señalada por Applegate (1996), que representa el 95-98 % del peso total de estas rocas. Los planos de interestratificación formados por las arcillas rojizas, donde están depositados los vertebrados fósiles tlayuanos, están compuestos por distintos óxidos, en donde el hierro oxidado, que genera las distintas tonalidades rojizas de estas rocas, es el cuarto componente más importante. Finalmente, el elevado porcentaje de fósforo y calcio observados en los huesos de los vertebrados de Tlayúa puede ser interpretado como una prueba de que la conservación de estos fósiles es esencialmente duripártica.

Componentes		Rocas		Restos esqueléticos de Vertebrados
Elemento	Fórmula	Calizas	Arcillas rojizas	
Si	SiO <sub>2</sub>	0.70 %	64.56 %	0-0.07 %
Ti	TiO <sub>2</sub>		0.54 %	0-0.27 %
Al	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	0.02 %	12.29 %	0-0.5 %
Fe	FeO	0.08 %	4.92 %	0.11-0.36 %
Mg	MgO	1.10 %	3.39 %	0.07-0.22 %
Mn	MnO		0.03 %	0.-0.35 %
Ca	CaO	98.08 %	9.41 %	54.39-55.07 %
Na	Na <sub>2</sub> O	0.02 %	1.39 %	
K	K <sub>2</sub> O		3.42 %	
Cr	Cr <sub>2</sub> O <sub>3</sub>		0.05 %	
S	SO <sub>3</sub>			4.11-5.71 %
P	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>			38.72-39.59 %

Tabla 3.1.- Composición química de las rocas y los vertebrados fósiles de la Cantera Tlayúa determinados por difracción de Rayos X.

#### Técnicas de preparación

Dadas las características químicas y físicas de los vertebrados fósiles de la Cantera Tlayúa y en particular de los ictiodectiformes, Alvarado-Ortega (1998 b) configuró un proceso general de limpieza que incluye las siguientes técnicas (Figura 3.2):

**Limpieza con ácido acético** - El funcionamiento de esta técnica de preparación, utilizada y documentada por diversos autores (Toombs y Rixon, 1959; Maisey, 1991; Grande y Bemis, 1998, entre otros); se basa en la notable diferencia entre las velocidades de reacción que presenta un ácido ante los materiales que constituyen la matriz rocosa y el registro fósil. El carbonato de calcio de las calizas de Tlayúa reacciona rápidamente en presencia de ácidos débiles [como el ácido acético (reacción 1) o el ácido fórmico]; mientras que, la reacción de estos ácidos en presencia del fosfato de calcio de los restos fósiles es significativamente más lenta (reacción 2); de esta manera, el fósil puede conservarse prácticamente intacto mientras que la matriz rocosa es total o parcialmente removida.



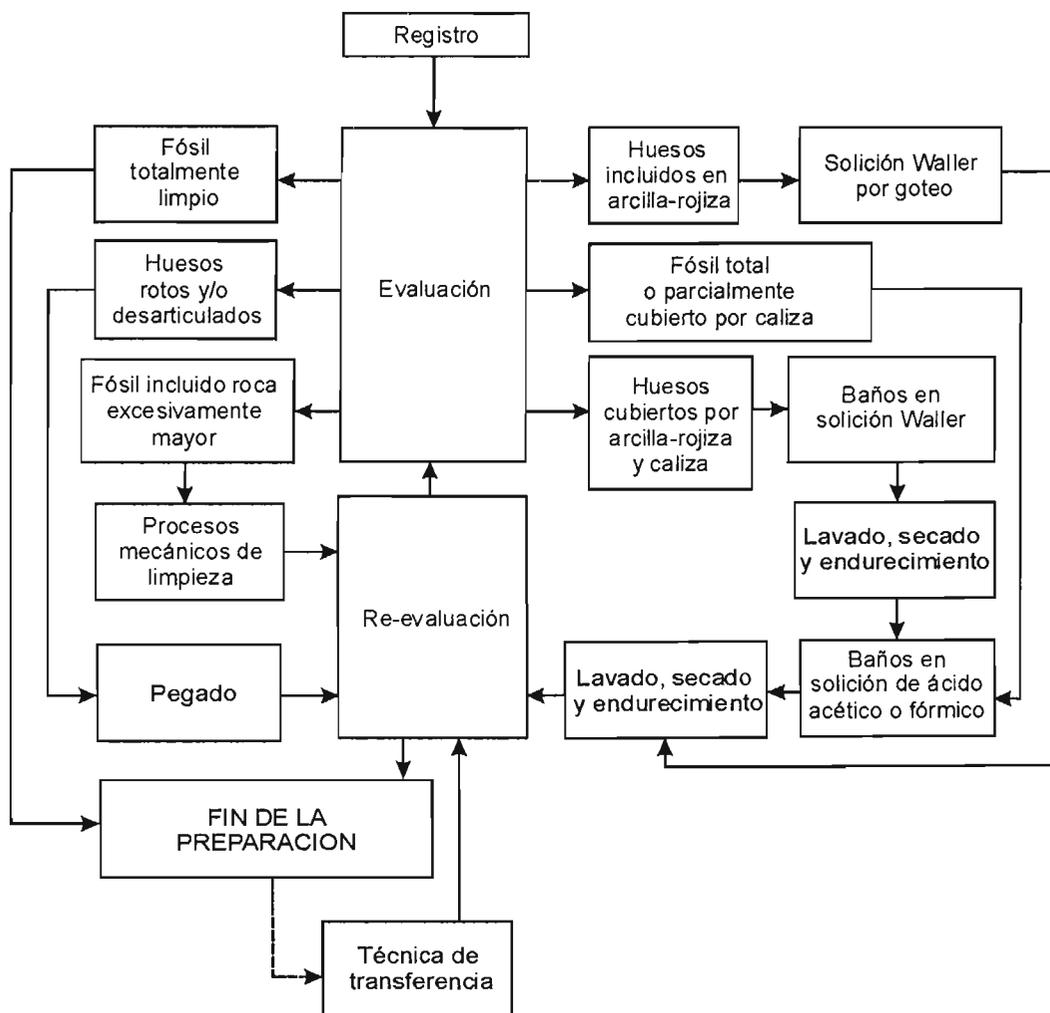


Figura 3.2.- Proceso general de preparación de los vertebrados fósiles de la Cantera Tlayúa (tomado de Alvarado-Ortega, 1998 b, fig. 7).

**Técnica Waller** - La Técnica Waller es un proceso de limpieza de material fósil que aplica los principios y reactivos de la Técnica de Mhera y Jackson, empleada para determinar la abundancia de óxidos en suelos (Waller, 1980). En esta técnica de naturaleza no corrosiva, una solución que contiene Bicarbonato de Sodio, Citrato de Sodio y Ditionita de Sodio, cuyo pH es ligeramente alcalino, permite que los óxidos de hierro sean suspendidos sin alterar la composición química de los fósiles y otros minerales. En los fósiles de la Cantera Tlayúa se emplea para eliminar el material arcilloso-rojizo de los planos de interstratificación en donde están depositados los fósiles.

**Técnica de transferencia** – El objetivo de esta técnica es sustituir la matriz rocosa de los fósiles con un soporte de resina que garantice su conservación y el mayor aprovechamiento; en esta técnica se crea un soporte físico sólido y transparente (de resina) que permite observar los finos detalles de toda la superficie de los fósiles al mismo tiempo que la matriz rocosa que los envolvía es eliminada. Esta técnica incluye a la limpieza química con ácidos para eliminar toda la matriz rocosa original del fósil. En el caso de los vertebrados fósiles de la Cantera Tlayúa se ha empleado la Resina Cristal (comercializada por Polyformas Plásticas S.A.) para llevar a cabo la técnica de transferencia (Alvarado-Ortega, 1998 b), aplicando los lineamientos generales de esta técnica diseñada por Rixon (1976).

### MERÍSTICA

Se siguieron los criterios de Lagler y colaboradores (1984) en la toma de medidas utilizadas en la descripción de los peces fósiles descritos en este trabajo (Capítulo 5), los criterios considerados en el registro de otras medidas se muestran en la Figura 3.3. Las medidas fueron tomadas con un calibrador vernier y bajo el microscopio estereoscópico. Todas las medidas se expresan en milímetros.

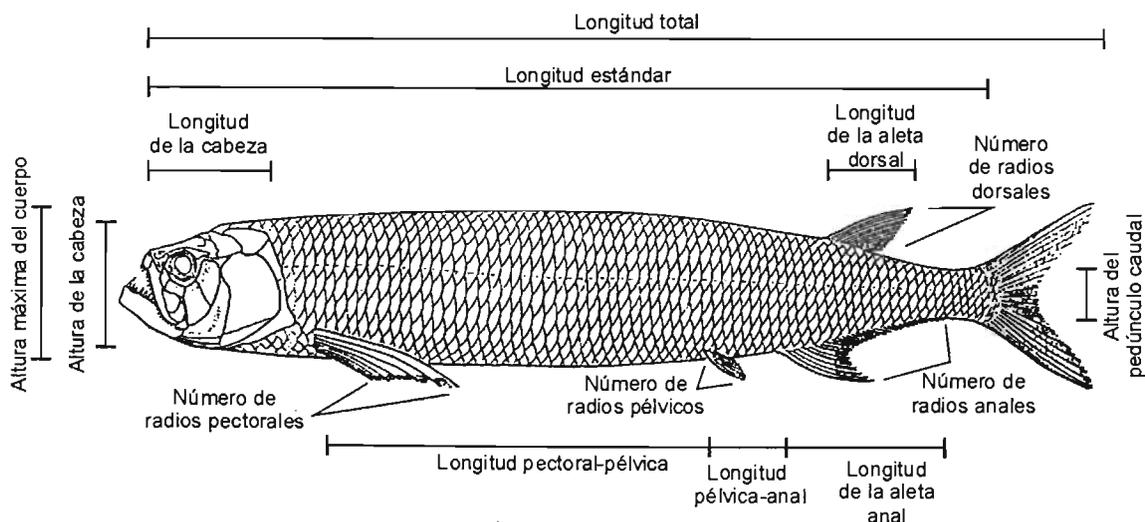


Figura 3.3.- Esquema de las medidas consideradas en la descripción de los peces Ictiodectiformes en este trabajo ilustradas en *Cladocyclus*, un Ictiodectiforme típico del Cretácico Inferior (modificado a partir de Lagler et al., 1984, fig. 13.1).

### MATERIAL FÓSIL DE COMPARACIÓN.

El análisis de anatomía comparada llevado a cabo en este trabajo, incluye a los Ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, ejemplares citados a continuación y la información bibliográfica disponible y citada a lo largo del texto (consultar sobre los acrónimos en la sección correspondiente):

*Chiromystus alagoensis*: AMNH 10015, AMNH 10016; ejemplares completos provenientes de Riacho Doce, Alagoas, Brasil.

*Cladocycclus gardneri*: AMNH 1841: AMNH 11877, AMNH 11992, AMNH 19129 y AMNH 19528; ejemplares completos provenientes de la Formación Santana, Caerá, Brasil. Ejemplares no catalogados (denominados como A, E y D) provenientes del Miembro Crato de la Formación Santana, Caerá Brasil.

*Cladocycclus sp.*: AMNH 3875, AMNH 11868, AMNH 11877 (R y L), AMNH 11897, AMNH 11927, AMNH 11992 (R y L), AMNH 12709, AMNH 13964, AMNH 19129, AMNH 19131, AMNH 19164, AMNH 19166, AMNH 19167 (R y L), AMNH 19528, AMNH-2982 y AMNH 19528, ejemplares incompletos provenientes de la Formación Santana, Caerá, Brasil.

*Eubiodectes libanicus*: AMNH 576, radios pectorales; AMNH-3899 cráneo y parte anterior del cuerpo, Hakel y Haula, Líbano.

AMNH "Eubiodectes", ejemplar completo no catalogado ni estudiado formalmente, presuntamente colectado en los mismos estratos del Líbano de donde proviene *Eubiodectes* (Maisey, 1998, com. pers.).

*Gillicus arcuatus*: AMNH 8571; Cabeza y parte anterior del cuerpo, proveniente de la Formación Niobrara, Kansas, USA.

*Ichthyodectes ctenodon*: AMNH 2005, AMNH 2005 (*Ichthyodectes anaides* Cope). Porción del cráneo y cráneo y parte anterior del cuerpo, respectivamente; ejemplares colectados en la Formación Niobrara, en el Condado Gove, Kansas, USA.

*Occithrissops willsoni*: AMNH 10873, impresión de un pez casi completo, Miembro Stockade Beaver Shale de la Formación Sundance, cerca de Hulett, Wyoming, USA.

*Proportheus kameruni*: AMNH 6302, esqueleto completo con el cráneo mal conservado; AMNH-8394 espécimen sin la aleta caudal; ambos ejemplares provenientes Río San Benito, Camerún.

*Prymnetes longiventer*: USNM 4090, ejemplar completo sin parte de la aleta anal; proveniente de una localidad imprecisa en las cercanías de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Se analizó un molde de caucho silicón del único ejemplar conocido depositado en la Colección Nacional de Fósiles, Instituto de Geología, UNAM.

*Saurodon leanus*: AMNH 9907, huesos mandibulares y fragmentos del cráneo provenientes de Kansas, USA.

*Saurodon sp.* PAS 1147, dentario, parte de la mandíbula superior y primer radio pectoral de un saurodóntido indeterminado, recolectado en la Cantera La Mula, Noreste de Múzquiz, Coahuila, México.

*Vallecillichthys multivertebratum*: FCT 079, Holotipo, ejemplar articulado casi completo, sin la región caudal; FCT 127, mandíbula y cráneo. Ejemplares colectados en Vallecillo, Nuevo León, México.

*Xiphactinus audax*: AMNH 1639 (*Xiphactinus* sp.), AMNH 8547, AMNH 8574, AMNH 7350 (*Portheus melosus* Cope), AMNH 19528 y AMNH 1973; distintos fragmentos del cráneo provenientes de la Formación Niobrara, Kansas, USA.

#### Ictiodectoidei indeterminado

UAHMP 1255, cabeza y parte del opérculo y la columna vertebral articulados, recolectado en la Cantera Muhi, Zimapán, Hidalgo, México.

#### Ictiodectiformes indeterminados :

JAO 1, radio pectoral aislado; JAO 6, vértebras desarticuladas aisladas (estos ejemplares actualmente están siendo estudiados por el autor de este trabajo y aún no se integran a una colección formal); recolectados en la Cantera Las Bocas, en las cercanías de Taxco, Guerrero, México.

JAO 2, aleta caudal articulada y aislada (este ejemplar actualmente están siendo estudiado por el autor de este trabajo y aún no se integran a una

colección formal); recolectado en la Cantera La Rosaria, al Noreste de Múzquiz, Coahuila, México.

JAO 3, cama de escamas (este ejemplar actualmente están siendo estudiado por el autor de este trabajo y aún no se integran a una colección formal), recolectado en la Cantera La Mula, Noreste de Múzquiz, Coahuila, México.

PAS 1140, radio pectoral completo y aislado, colectado en la Localidad La Mula, al noreste de Múzquiz, Coahuila.

### MÉTODOS NUMÉRICOS

Para obtener una hipótesis de relaciones filogenéticas de los géneros previamente considerados como parte del Orden Ichthyodectiformes (Capítulo 4), incluyendo las formas de la Cantera Tlayúa (Capítulo 5), se emplearon los datos reportados por otros autores (Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986; Maisey, 1991; Alvarado-Ortega, 1998 b, 2004; Taverne y Chanet, 2000; y Stewart, 1999; entre otros) y aquellos obtenidos tras un análisis comparativo. Las consideraciones para definir los caracteres estudiados, sus distintos estados de carácter, así como la matriz de datos obtenida y los resultados obtenidos de su análisis con los programas MacClade [versión 3.05 (Maddison y Maddison, 1992)] y PAUP [Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Versión 3.1.1 (Swofford, 1993)] están especificados en el Capítulo 6 de este trabajo.

## MONOGRAFÍA DE LA DIVERSIDAD PREVIAMENTE CONOCIDA DEL ORDEN ICHTHYODECTIFORMES

En esta sección se presentan las diagnósicos de los géneros que forman parte del Orden Ichthyodectiformes según los análisis filogenéticos de Taverne (1986), Maisey (1991), Stewart (1999), Taverne y Chanet (2000) y Alvarado-Ortega (2004). Las diagnósicos de los géneros encontrados en la Cantera Tlayúa forman parte del Capítulo 5 y el Anexo I de este trabajo.

*ALLOTHRISOPS* Nybelin, 1964.

Especie tipo: *Allothrissops (Clupea) salmoneus* Blanville, 1818.

Ocurrencia: Kimeridgiano, Solnhofen, Kelheim y Eichstätt en la región Franconian Alb de Alemania, y Cerin, Francia.

Otras especies: *Allothrissops (?Thrissops) mesogaster* Agassiz, 1833-1844 (Figura 4.1).

Ocurrencia: Kimeridgiano, Solnhofen, Kelheim y Eichstätt, todas en la región Franconian Alb de Alemania.

*Allothrissops (Thrissops) regleyi* Thiollière, 1854.

Ocurrencia: Kimeridgiano, Cerin, Francia.

Diagnósico: Pez con la cabeza más larga que alta. Cresta supraoccipital pequeña [se corrige el texto de Bardack (1965: 65) quien señaló "cresta supraoccipital desarrollada" en *Allothrissops*; sin embargo, en este género estructura esta es pequeña (Maisey, 1991; Alvarado-Ortega, 1998 a)]. Parietales parcialmente separados por el supraoccipital. Fosa post-parietal presente. Unión cuadrado-mandibular debajo de la mitad de la órbita. Boca dirigida anteriormente. Mandíbulas con una sola fila de dientes que son más débiles que en *Thrissops*. Proceso coronoideo alargado pero menos elevado que en *Leptolepis*. Área

post-ventral del preopérculo posteriormente expandida. Vértebrae 58-63, 31-35 abdominales y 26-29 caudales. Aleta dorsal con 13 a 15 radios. Aleta anal no acuminada con 25 a 32 radios (Bardack, 1965, p. 32).

Sinonímias disponibles en Nybølin (1964), Bardack (1965) y Taverne, 1977.

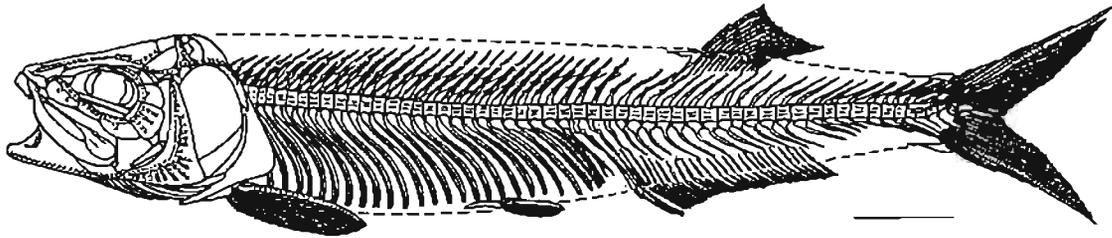


Figura 4.1.- *Allothrissops mesogaster* (tomado de Taverne, 1975, fig. 2). Escala = 10 mm.

#### ANTARCTITHRISOPS Arratia, Scasso y Kiessling, 2004.

Especie tipo: *Antartithrissops australis* (Figura 4.2).

Ocurrencia: Titiánico (Jurásico), Formación Ameghino, Península Antártica, Antártica.

Diagnosis: Pez de cuerpo alargado como el visto en *Occithrissops*, *Allothrissops* y *Thrissops*; preopérculo largo y ancho con las ramas vertical y ventral iguales en tamaño y formando un ángulo casi recto; el borde posterior de la rama preopercular vertical carece de mella; ramas del canal sensitivo preopercular extendidas hasta el borde ventral de este hueso; 55 o 56 vértebras; arcos hemales y neurales de la región posterior caudal fusionados con los centros vertebrales; centros vertebrales ornamentados con cretas; epineurales extendidos hasta los primeros pterigióforos dorsales; escamas cicloides grandes y ovales o casi rectangulares, con *ciculi* en la parte anterior y *radi* en la parte posterior y anterior; una fina cubierta ósea cubre cada escama (Arratia et al., 2004).

#### CLADOCYCLUS Agassiz, 1841.

Especie Tipo: *Cladocyclus gardneri*, Agassiz, 1841 (Figura 4.3).

Ocurrencia: Cretácico Inferior (Aptiano) - Paleógeno (Eoceno) (según Maisey, 1996); Formación Santana, Noreste de Brasil.

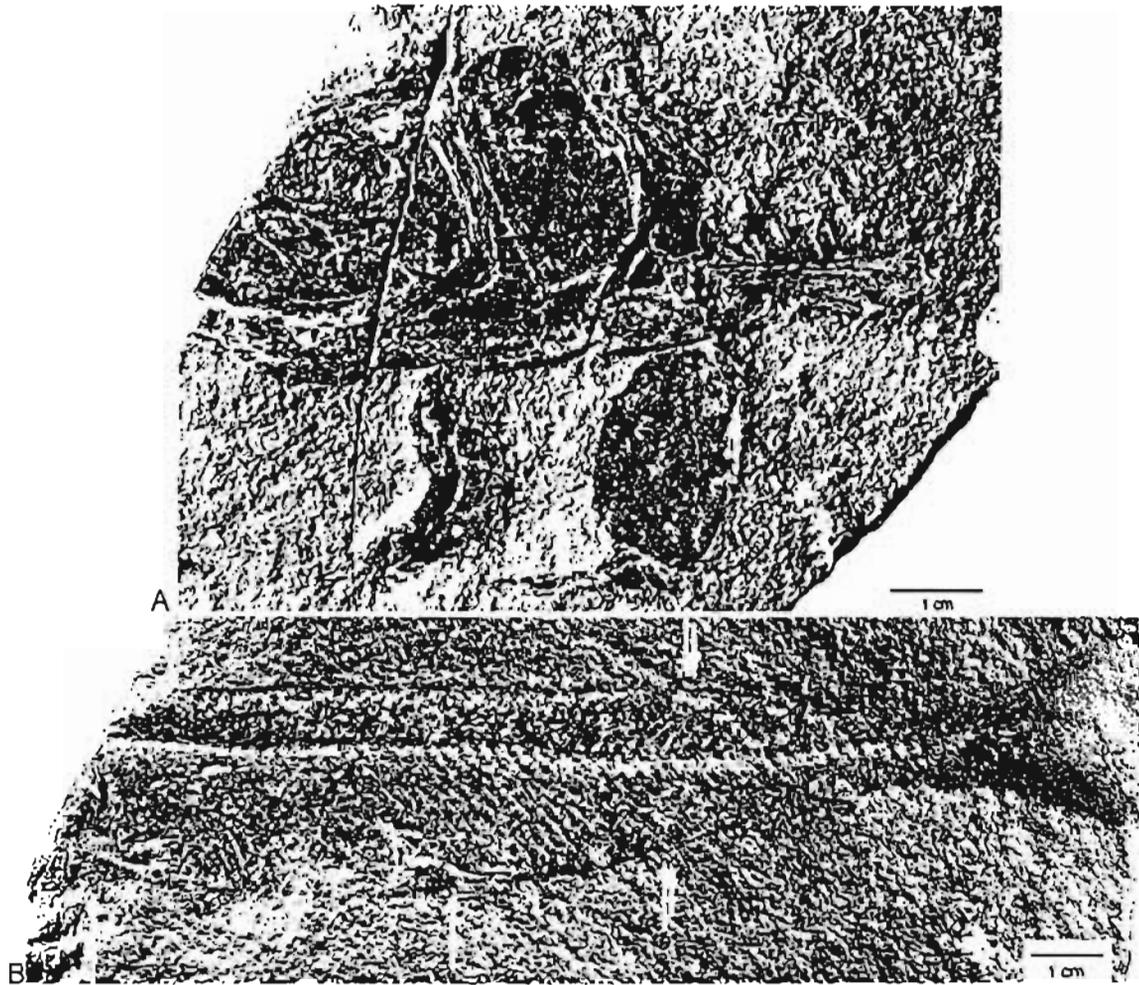


Figura 4.2.- *Antarctithrissops australis*. (A) Cráneo (Holotipo) y (B) cuerpo (Paratipo). Las flechas indican la posición de las cinturas [pectoral (izquierda) y pélvica (centro)] y de las aletas [dorsal (arriba) y anal (abajo derecha)] (tomadas de Arratia et al. (2004, fig. 5 y 6 respectivamente))

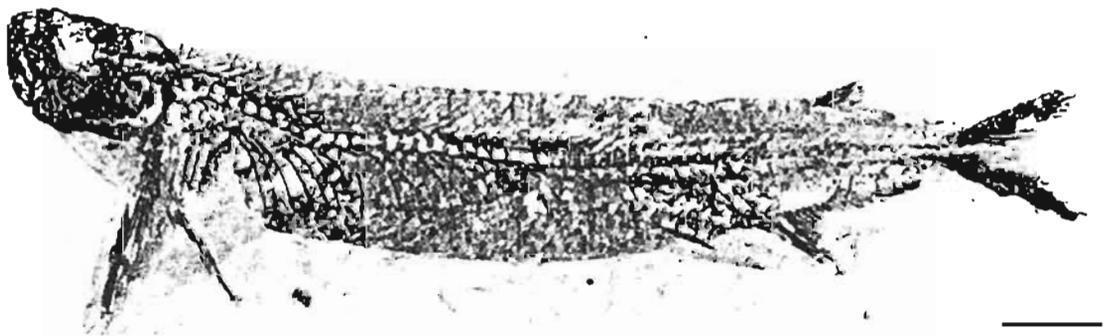


Figura 4.3.- *Cladocycclus gardneri*, ejemplar E, Formación Santana, Brasil. Escala = 25 mm.

Diagnosis: Ictodectiforme con longitud estándar máxima cercana a un metro. Altura máxima del cuerpo un poco mayor que la cabeza. Cresta supraoccipital grande. Dientes huecos redondos, de talla irregular en el premaxilar y el dentario, y menor y de talla uniforme en el maxilar. Los dientes dentarios de talla irregular siendo mayores los de la región sinfisial - y parte media mandibular. 64 vértebras. Posición de las aletas pélvicas en el último cuarto de la LS. Aleta dorsal corta, alta y opuesta a la larga y acuminada aleta anal (Maisey, 1991).

Sinonímias discutidas en: Silva-Santos (1950); Bardack (1965); Patterson y Rosen (1977); Mones (1986); Maisey (1991); Castro-Leal y Brito (2004) y Alvarado-Ortega (2004).

COOYOO Lee y Bartholomai, 1987.

Especie tipo: *Cooyoo (Portheus) australis* Woodward, 1894 (Figura 4.4).

Ocurrencia: Albiano (Cretácico Inferior); Formaciones Toolebuc y Allaru Mudstone, Queensland, Australia.

Diagnosis: Pez de talla mediana (cerca de 1.1 m. de longitud). Cresta supraoccipital formando un ángulo que en promedio es de 15° con respecto a la superficie dorsal del cráneo. Parietales fusionados no ornamentados. Frontales con bordes medianamente cóncavos, unidos a los parietales y divergiendo para formar parte del margen dorso-lateral del cráneo; anteriormente convergen completando una forma oval que limita la superficie antero-dorsal del neurocráneo; entre estos bordes los frontales son lisos y su unión se eleva formando un reborde en la línea media; los frontales presentan un proceso lateral con forma triangular. Esfenóticos con una proyección lateral truncada. Fosa hiomandibular dirigida oblicuamente en el cráneo y que involucra a los huesos esfenótico, proótico, pterótico e intercalar. Fosa subtemporal de forma alargada y romboide, por abajo de la fosa hiomandibular. La fosa temporal lateral, colocada arriba de la fosa hiomandibular, está formada en una depresión con forma de arco del pterótico que surge desde un punto por medio de la fosa hiomandibular y se extiende hacia arriba hasta encontrar los frontales. Los dientes son de talla media a pequeños (altura promedio de 4 mm) y con poca variación. Premaxilar con forma rectangular, alargado dorsoventralmente; su borde alveolar curvo y con seis alveólos (Lee y Bartholomai, 1987: 178-179).

Sinonímias disponibles en: Woodward (1894) y Lees y Bartholomai (1987)

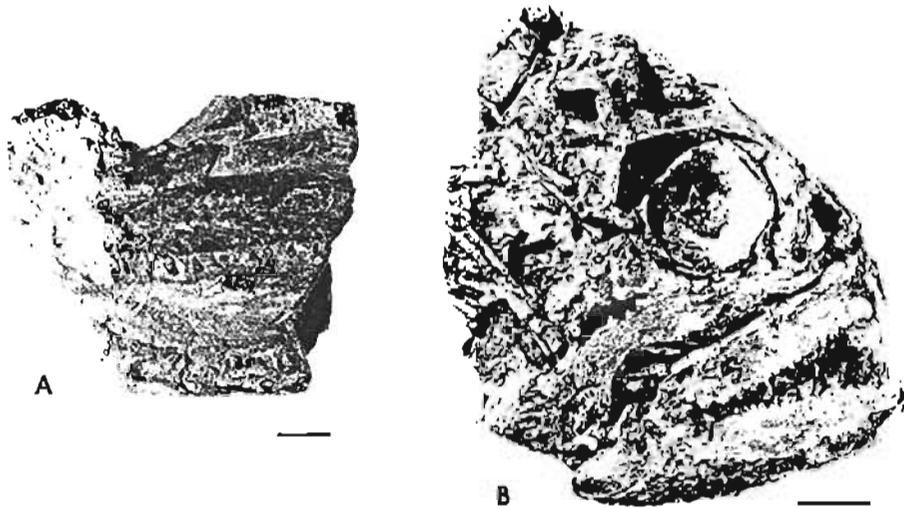


Figura 4.4.- *Cooyo australis*. A) Holotipo, fragmento del hocico. B) Cabeza casi completa (tomados de Lees y Bartholomai, 1987, figs. 7 y 13, respectivamente). Escalas = 20 mm

#### CHIROCENTRITES Heckel, 1849.

Especie tipo: *Chirocentrites coroninii* Heckel, 1849.

Ocurrencia: Cenomaniano, Gorizia, Italia; Albiano, Pietraroja, Italia; Cenomaniano, Lesina, Yugoslavia.

Otras especies: *Chirocentrites (Thrissops) vexillifer* Heckel, 1856 (Figura 4.5).

Ocurrencia: Neocomiano, Djebel Tselfat, Marruecos.

*Chirocentrites (Sphatodactylus) neocomiensis* Pictet, 1858.

Ocurrencia: Neocomiano, Voïrons, Suiza.

*Chirocentrites? calvolini* Costa, 1865.

Ocurrencia: Cretácico Superior, Pietraroja, Italia.

Diagnosis: Tronco alargado lateralmente comprimido, cabeza contenida cerca de 6 veces en la longitud total y es menos alta que la máxima altura del tronco. Dientes cónicos. Articulación mandibular por debajo del borde anterior orbital. El preopérculo tiene la rama vertical corto y la horizontal largo. El número vertebral próximo a 60 (cerca de 35 abdominales). Las aletas pareadas con pocos rayos muy expandidos, el largo de la aleta pectoral no excede el de la cabeza y aparato opercular, aleta dorsal corta y opuesta a la

anal, la cual es muy extendida y elevada en un lóbulo anterior acuminado. 15 radios dorsales, al menos 34 radios anales y 5 pectorales (Bardack, 1965).

Sinonímias en: Arambourg (1954), Bardack (1965), Taverne (1986) y Maisey (1991).

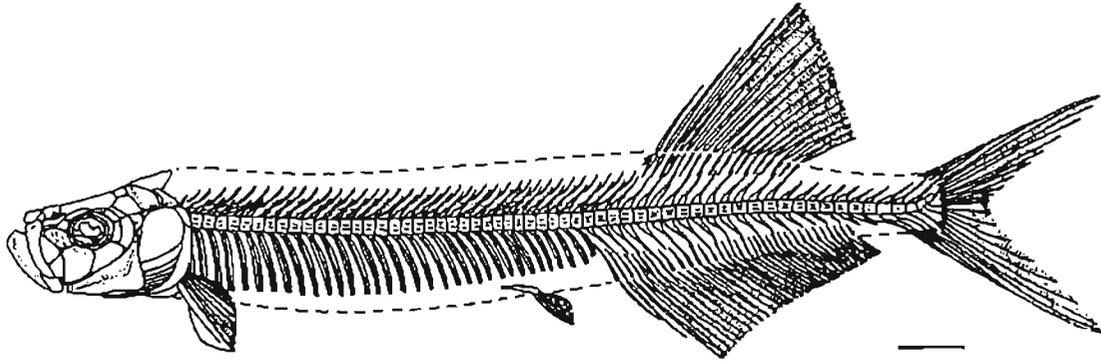


Figura 4.5.- *Chirocentrites vexillifer* (tomada de Taverne, 1986, fig. 1). Escala = 10mm.

#### *CHIROMYSTUS* Cope, 1885.

Especie tipo: *Chiromystus mawsoni*, Cope, 1885 (Figura 4.6 A).

Ocurrencia: Neocomiano, Serie Bahía, Oeste de la orilla de la Bahía de Todos los Santos, cerca de la Bahía Agua Comprimida, Brasil.

Otras especies: *Chiromystus woodwardi* Silva-Santos, 1949 (Figura 4.6 B).

Ocurrencia: Cretácico Superior, Serie Bahía de la Formación Ilhas, Mangulnhos, Ilha de Itaparica, Bahía, Brasil.

*Chiromystus alagoensis* Jordan, 1910 (Figura 4.6 C).

Ocurrencia: Cretácico Superior, Serie Alagoas, cerca de Riacho Doce, Alagoas, Brasil.

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

Sinonímias disponibles en: Silva-Santos (1950, 1986), Patterson y Rosen (1977), Maisey (1991) y Alvarado-Ortega (2004).

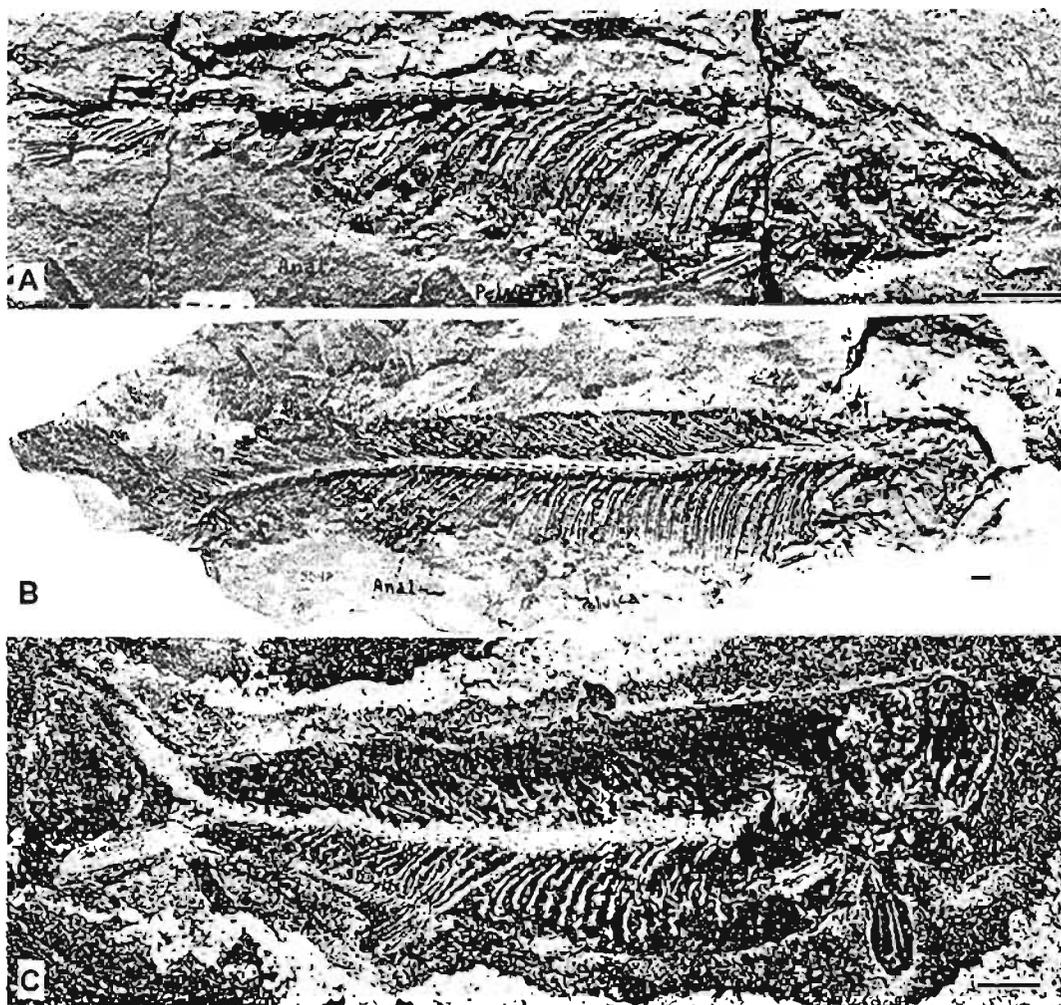


Figura 4.6.- A) *Chiromystus mawsoni*. B) *Ch. woodwardi*. C) *Ch. alagoensis*, AMNH 10015, analizado en este trabajo (tomado de Schaeffer, 1947). (A y B tomados de Silva-Santos, 1949, estampa III, fig. 1 y fig. 2, respectivamente). Escalas = 10 mm.

*EUBIODECTES* Hay, 1903.

Especie tipo: *Eubiodectes (Chirocentrites) libanicus* Pictet y Humbert, 1866 (Figura 4. 7).

Ocurrencia: Cenomaniano, Mt. Hakei y Mt. Hajula, Líbano.

Diagnosis: Pez alargado y esbelto. Dientes cónicos firmes, los dentarios y maxilares aproximadamente la misma talla, esbeltos y cercanamente espaciados. Aleta dorsal con 12-15 radios colocados en la mitad o el último tercio de la longitud de la aleta anal que

tiene cerca de 35 radios y es acuminada. Radios pectorales expandidos distalmente y divididos longitudinalmente (Bardack, 1965).

Sinonímias propuestas en: Hay (1903) y Bardack (1965).

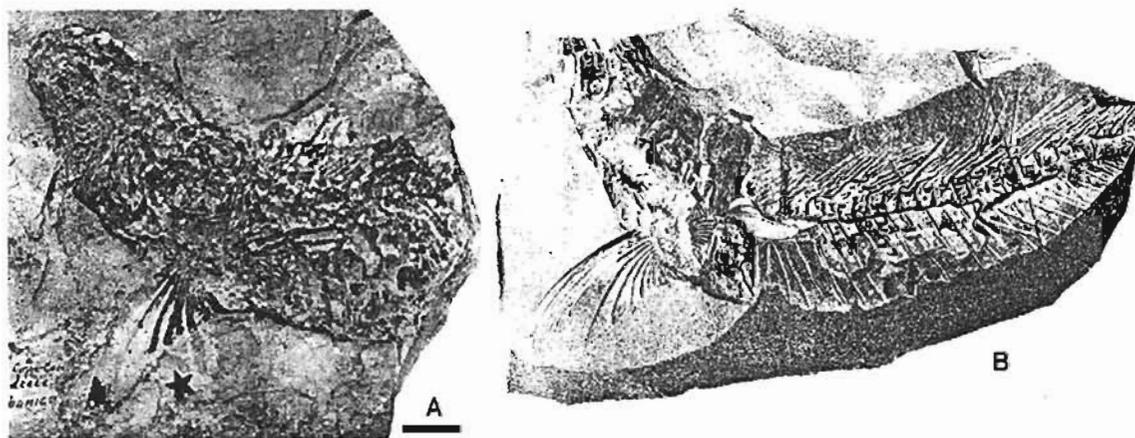


Figura 4.7.- *Eubiodectes ilbanicus*. A) AMNH 3899, cráneo y parte anterior del cuerpo. B). Ejemplar de *Eubiodectes* (= *Chirocentrites*) ilustrado por Pictet y Humbert (1866). A y B previamente ilustrados por Hay (1903). Escalas = 25 mm.

#### *FAUGICHTHYS* Taverne y Chanet, 2000.

Especie tipo: *Faugichthys loryi* Taverne y Chanet, 2000 (Figura 4.8).

Ocurrencia: Albiano; Vallon de la Fauge. Francia.

Diagnosis: Pez ictiodectiforme de gran talla, Cráneo largo. Parietales impares muy grandes que se alargan anteriormente hasta la región etmoidea separando los frontales entre sí y que se proyecta posteriormente en dos largos procesos que enmarcan el supraoccipital. Epioccipitales [epióticos en el uso de Taverne y Chanet (2000)], cortos y desprovistos de crestas. Orbitoesfenoide alargado y en contacto con los lateroethmoideos. Basiesfenoide masivo, situado adelante de los proóticos. En vista dorsal los esfenóticos cubiertos completamente por los frontales. Eje de la fosa hiomandibular inclinado hacia el hocico. El hueso intercalar no participa en la formación de la fosa hiomandibular. Sin fosa subtemporal. La parte condilar del basioccipital forma una fuerte proyección en la parte posterior del cráneo (Taverne y Chanet, 2000:25).

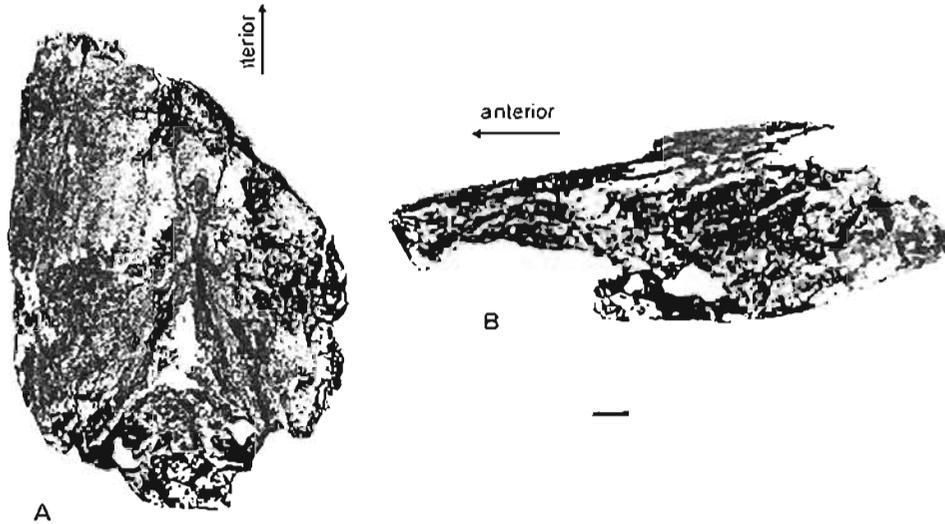


Figura 4.8.- Holotipo y único ejemplar de *Faugichthys loryi*. Vista dorsal (A) y lateral derecha (B) (tomado de Tøverne y Chanet, 2000, figs. 1, 3). Escala = 10 mm.

*GILLICUS* Hay, 1898.

Especie tipo: *Gillicus (Portheus) arcuatus* Cope, 1875.

Ocurrencia: Cretácico (Albiano-Campaniano); Formación Carlile Shale, Minassota y Dakota de Sur; Grupo Austin, Texas; Formación Niobrara, Kansas; Formación Pierre Shale, Wyoming; todas las localidades en Estados Unidos de Norteamérica (Bardack, 1965:62).

Otra especie: *Gillicus (Ichthyodectes) serridens* Woodward, 1901 (Figura 4.9).

Ocurrencia: Cretácico Temprano (Albiano), Folkstone, Kent, Inglaterra.

Diagnosis: Su longitud estándar no mayor de 2 m. La longitud de la cabeza cabe aproximadamente 6.5 veces en la longitud estándar y la profundidad máxima del cuerpo sólo 6 veces. Cresta supraoccipital ocupa media altura del neurocráneo. Parietales fusionados formando una joroba en medio. Paraesfenoideo en la región orbital cuadrilateral en sección transversal. Ángulo de 130° en promedio entre las partes ótica y ocular del paraesfenoideo. Intercalar formando parte de la fosa hiomandibular. Fosa subtemporal como en *Xiphactinus*. Premaxilar con 10-17 alveólos. Las coronas de los dientes premaxilares menores de 3 mm de altura. Maxilar en forma de sable terminando debajo de la zona media orbital. Maxilar con dientes pequeños y cerca de 150 alvéolos.

Sínfisis mandibular casi vertical, contenida 1.4-1.7 veces en la longitud del borde alveolar, el dentario contiene cerca de 65 alvéolos en un borde alveolar ligeramente cóncavo. Aproximadamente 70 vértebras, la altura de su borde central igual a la anchura de los canales por debajo y encima de éste. Todos los radios de la aleta pectoral divididos longitudinalmente. Aleta pélvica originada en el último tercio de la distancia entre la base de la aleta pectoral y origen de la anal. Escamas circulares y ovoides, con densos *punctae* en la mitad posterior y *radii* cortos en la anterior (Bardack, 1965).

Sinonímias propuestas disponibles en: Bardack (1965).

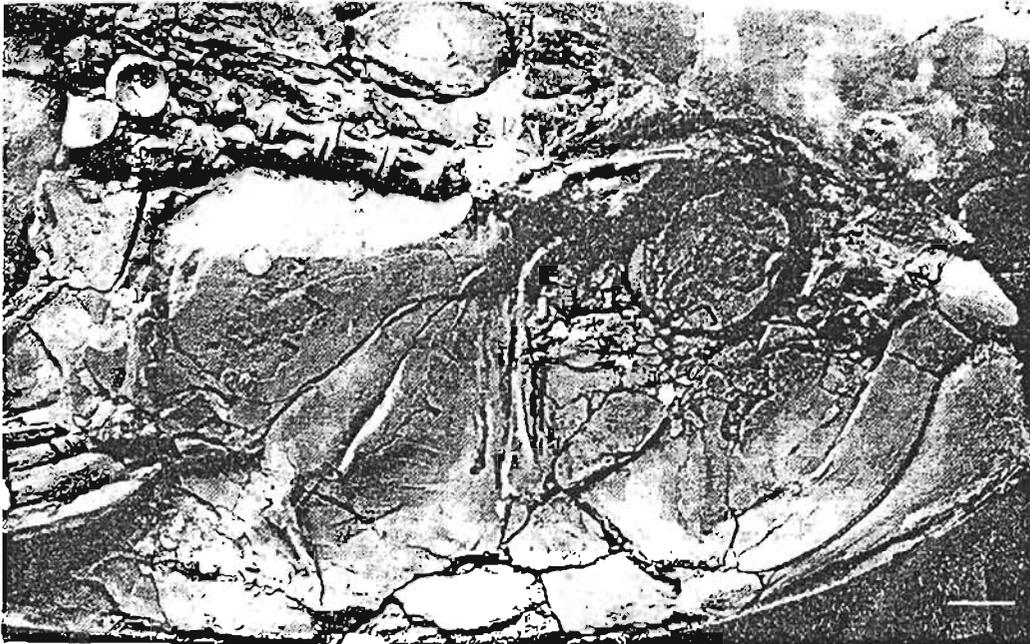


Figura 4.9.- Único ejemplar conocido de *Gillicus serridens* (tomado de Bardack, 1965, pl. 2, fig. A). Escala = 10 mm.

#### ICHTHYODECTES Cope, 1870.

Especie tipo: *Ichthyodectes ctenodon* (?*Cladocylus occidentalis*) Ledy, 1857 (Figura 4.10).

Ocurrencia: Cretácico (Albiano-Campaniano); Carlisle Shale, Dakota del Sur; Eagle Ford Shale, Texas; Formación Niobrara (Miembro Smoky Hill Chalk), Kansas; Selma Chalk, Alabama; Pierre Shale (Miembro Sharon

Springs), Kansas, Wyoming y Dakota del Sur; todas las localidades en Estados Unidos de Norteamérica (Bardack, 1965:62).

Otra especie: *Ichthyodectes minor* Egerton, 1850.

Ocurrencia: Cretácico (Albiano-Campaniano); Folkstone (Kent)- Dorking (Surrey), Bonham, Dover, Upper Halling y Maidstone en Kent y Sussex, Inglaterra; Anzin y Lezzenes, Francia (Bardack, 1965).

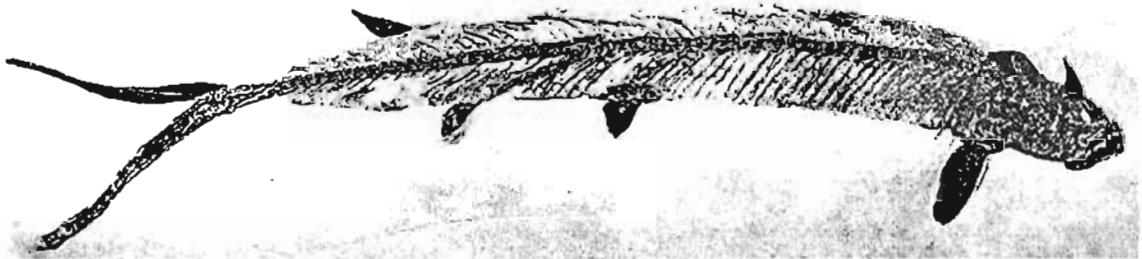


Figura 4.10.- *Ichthyodectes ctenodon* (longitud total aproximada 1.25 m., tomado de Everhart, 2004).

Diagnosis: Ictiodectiforme con casi 2 m de longitud estándar. Longitud de la cabeza contenida 6.5-7 veces en la longitud estándar. Altura máxima del cuerpo cabe 6 veces en longitud estándar. Cresta supraoccipital ocupa un tercio de la altura del neurocráneo. Prominente proceso basiapterigoideo. La sección ótica y orbital del paraesfenoideo forman un ángulo medio de 140°. Superficie ventral del paraesfenoideo plana. El intercalar forma sólo la cara posterior de la fosa hiomandibular. Fosa subtemporal como en *Xiphactinus*. El canal para la vena yugular pasa por la parte trasera del neurocráneo dentro de la fosa subtemporal. Número promedio de alveólos premaxilares 7 (rango 3-12), los dientes premaxilares no exceden de 1 cm en la altura de su corona. Longitud del borde alveolar maxilar promedio 11.2 cm. Dientes maxilares cónicos, con la altura de sus coronas uniforme. Número alveolar maxilar promedio 48 (rango 40-58). Sínfisis mandibular contenida 2.0-2.9 veces en la longitud del borde alveolar. Número promedio de alvéolos dentarios 31 (rango 22-28). Vértabras 68-72 (41-44 abdominales + 26-27 caudales). Aleta dorsal con 10 radios. Aleta anal con ?10-11 radios. Aleta pectoral con 8-11 radios. Todos los radios pectorales divididos longitudinalmente. La aleta pélvica se origina en el último

tercio de la distancia entre la base de las pectorales y el origen de la anal. Escamas ovaladas con numerosos *radi* y *puntae* posteriores (Bardack, 1965).

Sinonímias propuestas disponibles en: Bardack (1965).

*OCCITHRISOPS* Schaeffer y Patterson, 1984.

Especie tipo: *Occithrissops willsoni* Schaeffer y Patterson, 1984 (Figura 4.11).

Ocurrencia: Bathoniano Superior (Jurásico Medio), Miembro Stockade Beaver Shale de la Formación Sundance, en las cercanías de Hulett, Wyoming, USA.

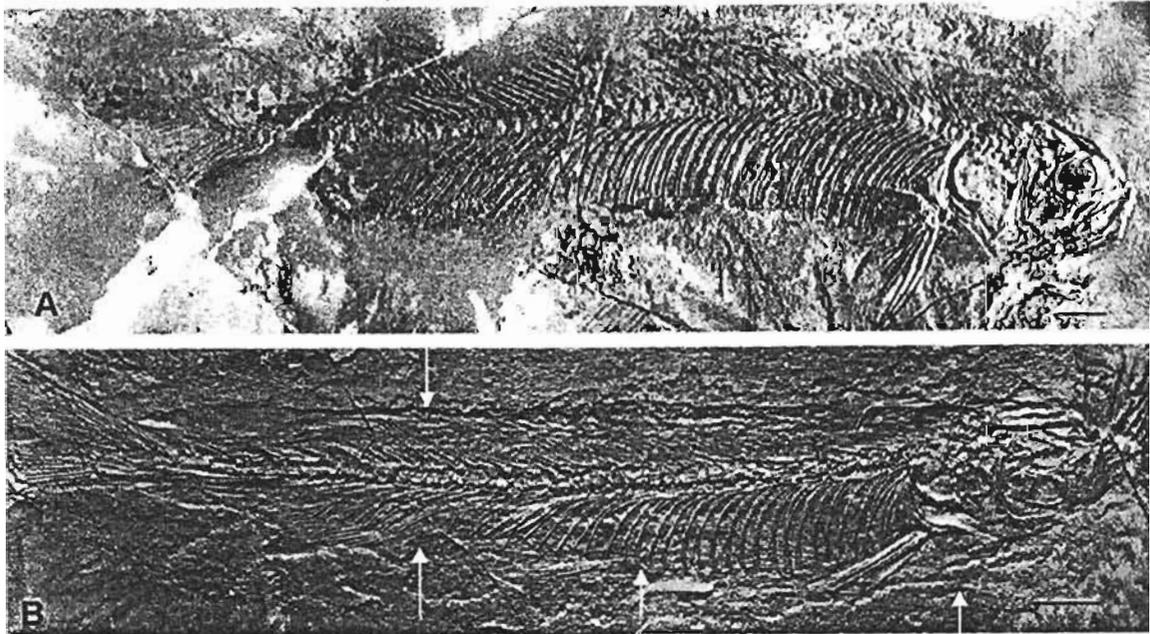


Figura 4.11.- *Occithrissops willsoni*. A) Holotipo; y B) paratipo, las flechas indican la posición de las cinturas [pectoral (derecha) y pélvica (centro)] y aletas [anal (izquierda abajo) y dorsal (arriba)]. (tomado de Schaeffer y Patterson (1984, fig. 22). Escalas = 10 mm.

Diagnosis: Pez con longitud estándar cercana a 200 mm. Profundidad del cuerpo, longitud de la región etmoidea y boca con tamaños intermedios entre *Allothrissops* y *Thrissops*. Cordocentros solamente, sin osificación pericordal en individuos mayores de 80 mm de longitud estándar. La superficie lateral de las primeras vértebras preurales no está cubierta por los uroneurales. Terminación anterior de los uroneurales 1-4 regularmente

espaciadas. Supraneurales solo en las vértebras abdominales. Vértebras 58 (33-34 abdominales + 22-23 caudales + 2 urales). Aleta anal fuertemente falcada, iv-v, 18-20. Aleta dorsal iii, 10-11. Aleta pectoral 14?. Aleta pélvica, 9. Aleta caudal viii, i, 9, 8, i, vii (Schaeffer y Patterson, 1984).

*PROPORTHEUS* Jaekel, 1909.

Especie tipo: *Proportheus kameruni* Jaekel, 1909 (Figura 4.12).

Ocurrencia: Cretácico Superior (Turoniano o Cenomaniano); Formación Cocobeach, Guinea Española; Mamfe, Camerún; Río San Benito, Guinea Ecuatorial (Jaekel, 1909; Weiler, 1922, 1961).

Diagnosis: Pez alargado y con cuerpo poco profundo. La mayor profundidad del cuerpo igual a la longitud de la cabeza y contenido cerca de 4.5 veces en la longitud estándar. Articulación mandibular debajo de la mitad de la cavidad ocular. Boca dirigida hacia arriba. Premaxilar un poco más largo que alto; primeros dientes alargados y proyectados ventralmente. Maxilar con numerosos dientes cónicos y cortos. Largas y anchas aperturas del canal sensitivo en la superficie lateral del mandibular. Sin proceso coronoideo. Dientes mandibulares mayores que los del maxilar. Superficie lateral del preopérculo con cerca de una docena de aperturas sensitivas que se extienden ventral y posteriormente. Cerca de 60 vértebras. Aleta dorsal elevándose justo detrás del origen de la aleta anal. Al menos 30 radios anales. Aleta pectoral robusta, con los primeros dos radios planos y divididos dorsalmente. Aleta pélvica más cercana a la aleta anal que a la base de las pectorales (Bardack, 1965, p. 36).

Sinónimos discutidos por: Patterson y Rosen (1977), Maisey (1991) y Alvarado-Ortega (2004).

*PROSAURODON* Stewart, 1999.

Especie tipo: *Prosaurodon (Saurodon) pygmeus* Loomis, 1900 (Figura 4.13).

Ocurrencia: Santoniano-Campaniano (Cretácico Superior), Formación Niobrara Chalk, Wyoming y Kansas, USA.

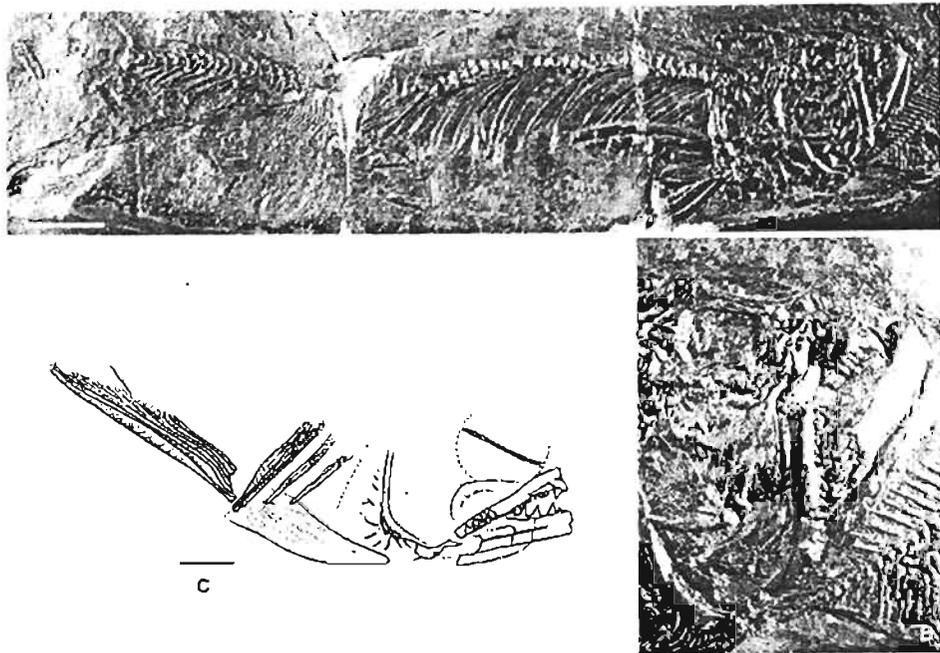


Figura 4.12.- *Proportheus kameruni*. A y B) Ejemplar AMNH 6302. C) Ejemplar ilustrado por Weiler [1961, fig. 1 (descrito como *Chirocentrites guinensis*)], Escalas = 50 mm.



Figura 4. 13.- *Prosaurodon pygmeus*, holotipo (tomado de Stewart, 1999, fig. 3).

Diagnosis: Saurodóntido pequeño diferente de *Saurodon* y *Saurocephalus* por los siguientes caracteres. Sin forámenes o mellas labiales en la base dental de la dentición oral; predentario con forma de triángulo recto, con el ángulo recto en la esquina posteroventral, con el borde ventral continuo respecto al borde ventral del mandibular, provocando que el predentario este dirigido hacia abajo con relación al dentario; dientes dentarios anteriores más pequeños e inclinados posteriormente; dientes dentarios

posteriores más grandes e inclinados anteriormente; dientes estiliformes y más bien cónicos, pero con ligeros bordes cortantes (Stewart (1999) llama “carinae” a estos bordes cortantes en los dientes) anterior y posteriormente excepto en los premaxilares. Generalmente dientes maduros ocupan alveólos alternados. Autapomorfias: Rostrodermetmoideo con una terminación anterior atenuada. Rama ventral del supramaxilar con una extensión posterior mayor a aquella presente en otros Ictiodectiformes. Maxilar con un canal dorso lateral para recibir la rama ventral del supramaxilar posterior (Stewart, 1999:337).

Sinonímias discutidas por: Stewart (1999).

*PRYMNETES* Cope, 1871.

Especie tipo: *Prymnetes longiventer* Cope, 1871 a (Figura 4.14).

Ocurrencia: Cretácico?; Chiapas (cerca de Tuxtla Gutiérrez), México.

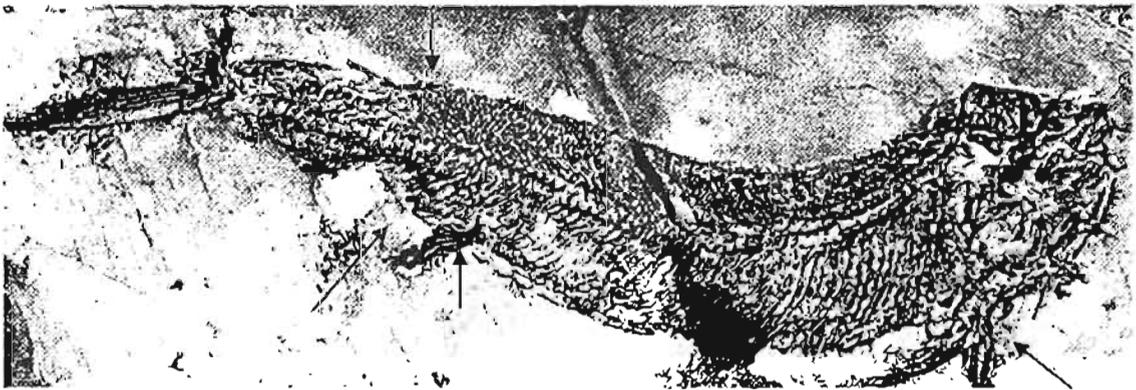


Figura 4.14.- *Prymnetes longiventer*, único ejemplar conocido (tomado de Bardack, 1965, pl. 1 B). Las flechas indican la posición de las cinturas [pectoral (derecha) y pélvica (centro)] y aletas [anal (izquierda abajo) y dorsal (arriba)]

Diagnosis: Pez alargado y esbelto. Longitud estándar (LS) entre 400–450 mm. Longitud de la cabeza contenida cerca de 5 veces en LS y excediendo un poco la altura máxima del cuerpo. Maxilar parecido al de *Gillicus*. Boca dirigida hacia arriba. Mandíbula con un canal ventrolateral amplio y largo como en *Cladocyclus*. Cerca de 75 vértebras (50 abdominales + 25 caudales). Centros vertebrales con un fuerte borde centrolateral, las abdominales tan altas como fargas, las caudales más largas que altas. Aleta dorsal con al

menos 12 radios. Aleta pectoral robusta, el primer radio ancho y plano. Aleta pélvica cerca de la aleta anal. Al menos 20 pterigióforos anales. Escamas dorsoventralmente alargadas, con numerosos *circuli* y algunos *radi* anteriores (Bardack, 1965).

*SAUROCEPHALUS* Harlan, 1824.

Especie tipo: *Saurocephalus lanciformis* Harlan, 1824 (Figuras 4.15 A y B).

Ocurrencia: Cretácico Superior (Turoniano), Fm. Niobrara, Fm. Selma Chalk, Fm. Pierre Shale y Fm. Nevesink, USA (Bardack y Sprinkle, 1969); Maastrichtiano, Forno de Cal, en las cercanías de la Ciudad de Olinda, Pernambuco, Brasil (Silva-Santos y Figueiredo, 1987).

Otra especie: *Saurocephalus woodwardi* Davies, 1878.

Ocurrencia: Cretácico Superior, Holanda (Bardack y Sprinkle, 1969).

Diagnosis: Forma que se diferencia de *Saurodon* por la forma casi de triángulo equilátero del predentario. Cara posterior del predentario articulado a la parte de los dentarios con dos pares de articulaciones prominentes. Superficie de la sínfisis dentaria con series irregulares de canales y salientes poco desarrolladas que entrelazan los dentarios. Remplazo de los dientes dentro de las mandíbulas a través de forámenes que no se conectan con el margen (borde alveolar) mandibular. Cabeza articular del palatino no tan delgada como en *Saurodon*; superficie lateral de la cabeza del palatino cóncava. Faceta maxilar de la cabeza del palatino cóncava, y la faceta para articular con el etmopalatino es plana y con cerca de la mitad de longitud que la faceta maxilar (Bardack y Sprinkle, 1969).

Sinónimos disponible en Bardack y Sprinkle (1969).

*SAURODON* Hays, 1830.

Especie tipo: *Saurodon leanus*, Hays, 1830, p. 475 (Figura 4.15 C).

Ocurrencia: Cretácico Superior (Cenomaniano–Campaniano), Fm. Niobrara, Grupo Austin, Fm. Selma Chalk, Fm. Pierre Shale y Fm. Nevesink, USA; Vermilion River, Canadá (Bardack y Sprinkle, 1969).

Otra especie: *Saurodon intermedius* Newton, 1878.

Ocurrencia: Cenomaniano, English Chalk, Inglaterra.

Diagnosis: Pez que se diferencia de *Saurocephalus* por la forma de triángulo isósceles del predentario, cuya cara posterior es romboide. Facetas articulares en la cara opuesta del predentario no bien definidas, las facetas son un par lateral y un par borroso dorsoventral. La superficie sinfisial de los dentarios rugosa pero sin salientes y canales definidos. El reemplazo dental se lleva a cabo en alveólos a través de canales que usualmente se conectan al borde alveolar (Bardack y Sprinkle, 1969).

Sinonimias disponibles en: Newton (1877) y Bardack y Sprinkle (1969).

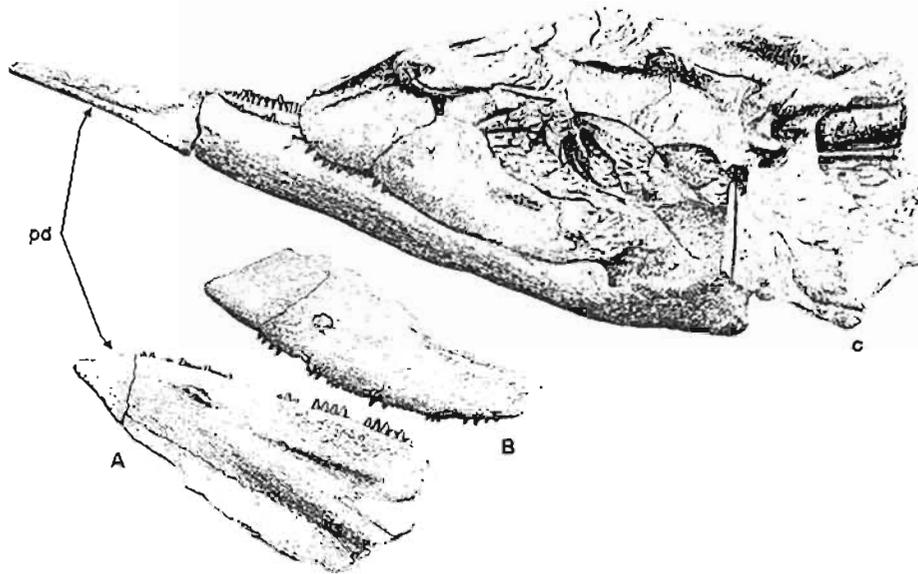


Figura 4.15.- A y B) Mandíbulas inferior y superior de *Saurocephalus lanciformis*. C) Cabeza de *Saurodon leanus* (tomadas de Stewart, 1900, pls. LV y LVIII, figs. 3 a-b, respectivamente). Nótese la forma diferente del predentario (pd).

#### *THRISOPO*s Agassiz, 1833.

Especie tipo: *Thrissops formosus* Agassiz, 1833 (Figura 4.16 A).

Ocurrencia: Jurásico (Kimmeridgiano), Solnhofen, Kelheim, región Franconian Alb, Alemania.

Otras especies: *Thrissops subovatus* Münster (en: Agassiz, 1833-44) (Figura 4.16 B).

Ocurrencia: Jurásico (Kimmeridgiano), Solnhofen, Kelheim, región Franconian Alb, Alemania.

*Thrissops cirinensis* Nybelin, 1964.

Ocurrencia: Jurásico (Kimmeridgiano), Kelheim y Eichstätt, región Franconian Alb, Alemania.

Diagnosis: Longitud estándar máxima cercana a 500 mm. Cabeza contenida 4-6.5 veces en la LS. Supraoccipital no separa los parietales y con cresta desarrollada. Unión cuadrado-mandibular debajo de la mitad o del margen anterior de la órbita. Boca dirigida hacia arriba. Proceso ventro-posterior en premaxilar. Borde dental maxilar recto. Dientes cónicos, en premaxilar más largos que en maxilar. Dientes dentarios irregulares, el mayor igual a los premaxilares. Las ramas vertical y horizontal preoperculares forman un ángulo posterior. Vertebral 56-63. Aleta dorsal y anal con 30-35 y 12-18 radios respectivamente. Escamas verticalmente alargadas con finos *circuli* (Bardack, 1965, p. 33).

Sinonímias disponibles en: Nybelin (1964).

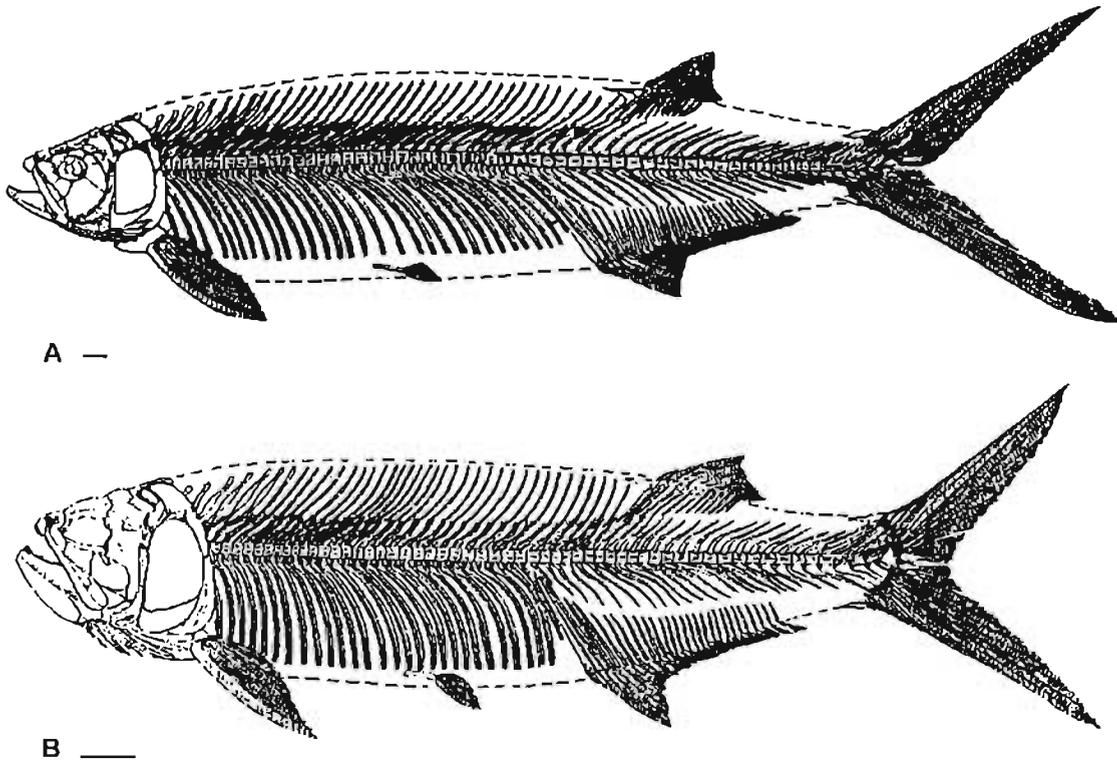


Figura 4.16.- A) *Thrissops formosus*. B) *T. subovatus*. Imágenes tomadas de Taverne (1977, figs. 1 y 4 respectivamente). Escala = 10 mm.

Las siguientes especies de *Thrissops* son reconocidas por varios autores (i.e. Bardack, 1965; Nybelin, 1958; Arratia, 1997) pero no fueron incluidas en las revisiones del género (Nybelin, 1964; Taverne, 1977) son:

*Thrissops costalis* Egerton, 1845 (Ocurrencia: Oxfordiano, Christian Malford en Wiltshire, Inglaterra).

*T. cephalus* Agassiz, 1844 (Ocurrencia: Oxfordiano, Christian Malford, Inglaterra).

*T. exiguus*, Bassani, 1879 (Ocurrencia: Cenomaniano, Lesina, Yugoslavia, y Comen, Italia).

*T. rochei*, Sauvage, 1893. Ocurrencia: Kimmeridgiano, Orbaugnoux, Francia).

*T. portlandicus* Woodward, 1895 (Ocurrencia: Portlandiano, Dorsetshire, Inglaterra).

*T. curtus* Woodward, 1919 (Ocurrencia: Portlandiano, Dorsetshire, Inglaterra).

*T. volganensis* Koslov, 1928 (Ocurrencia: Portlandiano, Gorodische, ex-URSS).

*T. microdon* Heckel, 1849 (Ocurrencia: Barremiano, Tolfa, Italia; Albiano, Pietraraja y Crespano de Gorizia, Italia; Cenomaniano, Lesina, Yugoslavia).

*T. gracilis*, Heckel, 1849 (Ocurrencia: Comen, Italia, Cenomaniano).

#### VALLECILLICHTHYS Blanco y Cavin, 2003.

Especie tipo: *Vallecillichthys multivertebratum* Blanco y Cavin, 2003 (Figura 4.17).

Ocurrencia: Cretácico Superior (Turoniano), Vallecillo, Nuevo León, Noroeste de México.

Diagnosis: Ictiodectiforme fusiforme con longitud estándar (LS) próxima a 1220 mm. Longitud del cráneo contenida cerca de siete veces en la longitud total del cuerpo. Cresta supraoccipital bien desarrollada proyectada posteriormente más allá del margen posterior de la base craneal y representando casi tan alto como el resto del cráneo. Parietales fusionados y no participan en la formación de la cresta supraoccipital. Ángulo formado en la región orbital posterior del paraesfenoideo cercano a 150°. Superficie ventral del paraesfenoideo plana. Retroarticular excluido de faceta articular de la mandíbula. Dientes anisodontos en maxilares y mandibulares cuya corona nunca excede de 6 mm.

Epineurales occipitales largos, excediendo la longitud de 10 centros vertebrales de la región anterior de la columna. Centros vertebrales tan altos como largos. Al menos 100 vértebras forman la columna vertebral. Aletas pectorales con 8-9 radios. Aletas pélvicas colocadas al inicio del último cuarto de la distancia entre las aletas pectorales y el origen de la aleta anal. Aleta anal con 11-13 radios. (Blanco y Cavin, 2003:301-302).

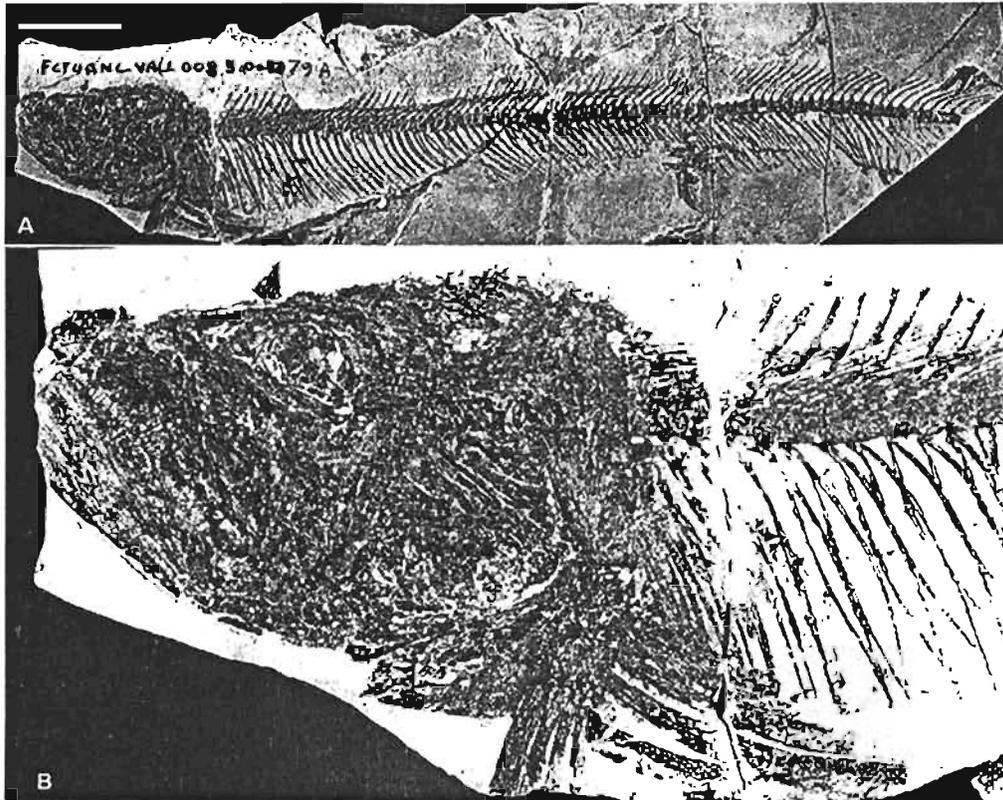


Figura 4.17.- Vista general (A) y acercamiento de la cabeza (B) del ejemplar FCT 079, holotipo de *Valleciflichthys multivertebratum*.

#### *XIPHACTINUS* Leidy, 1870.

Especie tipo: *Xiphactinus audax* Leidy, 1870 (Figura 4.18).

Ocurrencia: Cretácico Superior (Cenomaniano-Campaniano) Greenhorn Limestone (Kansas), Formaciones Carlilie Shale y Niobrara (Kansas y Nebraska), Eagle Ford Shale (Texas), Austin Chalk (Texas), Selma Chalk (Alabama y Arkansas); en USA. Formación Vermillion River (Manitoba), Canadá.

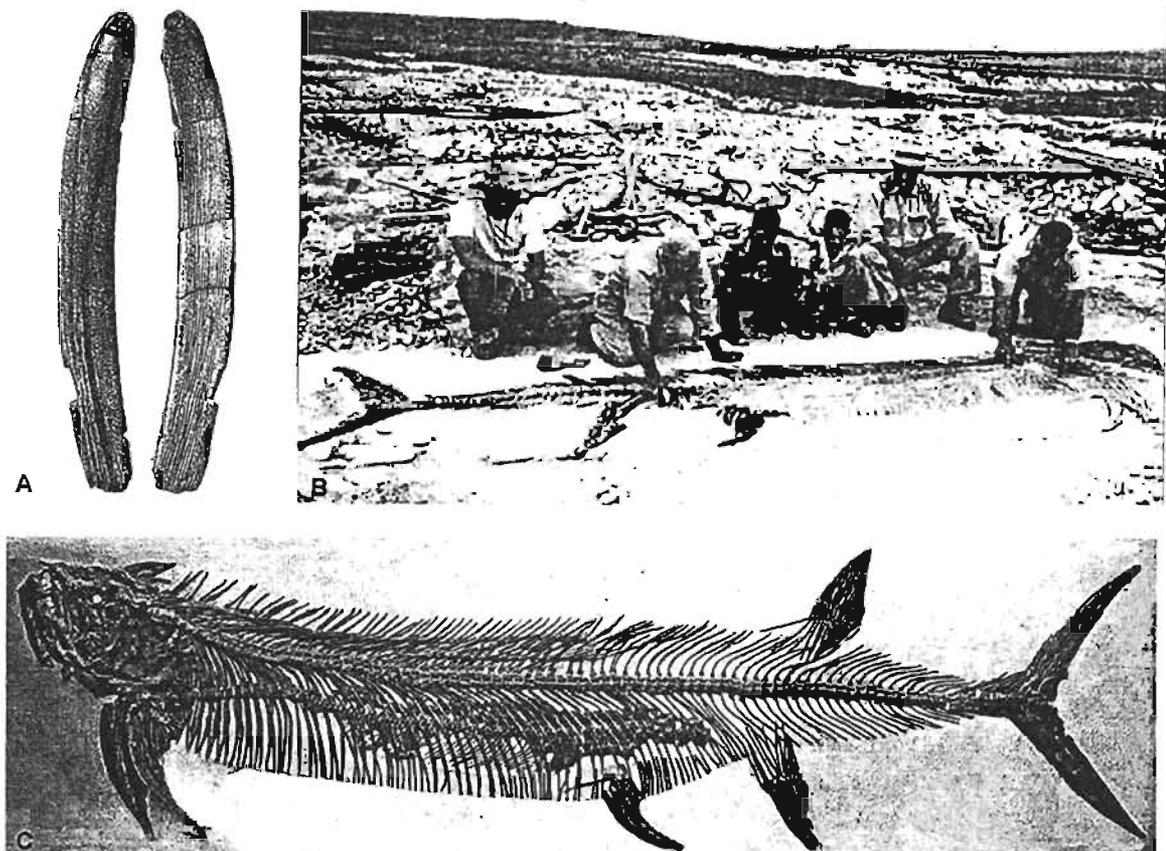


Figura 4.18.- *Xiphactinus audax* Leidy, 1870. A) Holotipo, radio pectoral derecho en vistas lateral externa (derecha) e interna (izquierda); B- C) el más famoso ejemplar de *Xiphactinus*, colectado por G. Sternberg en 1952 (B), que contiene a un ejemplar completo de *Gillicus* en el estomago (C) (tomados de Everhart, 2004).

Otras especies: *Xiphactinus (Polygodon) vetus* Leidy, 1870.

Ocurrencia: Campaniano-Maastrichtiano Inferior (Cretácico Superior) dentro de Estados Unidos de Norteamérica; Formación Dermopolis (Missisipi), Formación Blufftown (Alabama y Georgia), Formación Black River (North Carolina), Formación Marshalltown? (Delaware), localidades Green Sand, Big Brook y Ellisdale (New Jersey) (Schwimmer et al., 1997:613).

*X. mantelli* Newton, 1877.

Ocurrencia: En Inglaterra, Cenomaniano de Burham, Halling y Dover en Kent; Turoniano, Burham, Kent. Cenomaniano-Turoniano, Warmister

(Wiltshire), Gulfore (Surrey), Maidstone y Gravesend (Kent). Cenomaniano-Turoniano, Strhelin, Polonia, y cerca de Praga, Checoslovaquia. Santoniano, Lonzè, Belgica. Coniciano, Lezennes, Francia. Turoniano-Senoniano, Cangrey.

*X. gaultinus* Newton, 1877.

Ocurrencia: Albiano, Folkstone y Cenomaniano, Halling, Kent, Inglaterra.

Diagnosis: Pez alargado, alcanzando una longitud estándar (LS) mayor a 4 m. Profundidad máxima del cuerpo contenida 5.5 veces en LS. Longitud de la cabeza contenida 5.5-6 veces en LS y casi igual a la máxima profundidad del cuerpo. Cresta supraoccipital formando un tercio de la altura del neurocráneo. Parietales fusionados mostrando un grupo alargado de protuberancias en la línea media. Proceso basipterigoideo prominente. Ángulo medio de 160° formado por las secciones ótica y orbital del paraesfenoideo. Superficie ventral del paraesfenoideo un poco convexo. El intercalar forma parte de la cara lateral y posterior de la fosa hiomandibular. Número promedio de alvéolos premaxilares 2.6 (2-5). Dientes premaxilares dirigidos ventralmente, un diente puede alcanzar 6 cm de altitud en su corona. Longitud promedio del borde alveolar maxilar 20 cm. Número promedio de alvéolos maxilares 33 (22-39). Dientes maxilares fuertes, cónicos y de talla irregular. Sífnisis mandibular incluida 2.0-2.9 veces en la longitud del borde alveolar del dentario. 22 (16-25) alvéolos dentarios en promedio. Dientes dentarios de talla irregular. 85-89 vértebras, 52-57 abdominales y 29-33 caudales. Vértebras con un borde central longitudinal en medio de dos canales longitudinales profundos, la altura dorsoventral de este borde iguala el doble de la anchura de cada uno de estos canales. Aleta dorsal con 15 radios, la longitud de la aleta dorsal está contenida 2 veces en su altura máxima. Aleta anal con 12-14 radios localizada enfrente de la aleta dorsal. La base de la aleta anal contenida dos veces en su altura máxima. Aleta pectoral con 8-9 radios, el primero no está dividido y tiene forma de sable. Aleta pélvica colocada en el último cuarto de la distancia entre la base de la aleta pectoral y el origen de la anal. Escamas de la mitad del cuerpo con 4-5 cm de altura y 2-3 cm de longitud, con pocos *radi* cortos colocados en el centro en escamas colocadas detrás de la cabeza, no en las escamas de la mitad del cuerpo. Pequeños *puntae* irregularmente espaciados en la mitad posterior de las escamas (Bardack, 1965).

Sinonímias disponibles en: Bardack (1965) y Schwimmer y colaboradores (1997).

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

En esta sección se describen cuatro nuevas especies ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, mismas que, al estar en el proceso de ser publicadas formalmente, siguiendo los lineamientos del Capítulo 3 (artículos 7-9) del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Ride et al., 2000), son nombradas informalmente siguiendo un orden alfabético. Las asignaciones taxonómicas por arriba del nivel de género son discutidas en el Capítulo 7 y se ajustan a los resultados del análisis filogenético del Orden Ichthyodectiformes desarrollado en este trabajo (Capítulo 6). El artículo donde se erige a *Unamichthys espinosai* Alvarado-Ortega, 2004, único ictiodectiforme de la Cantera formalmente descrito, es mostrado en el Anexo II de este trabajo, en conjunto con algunas notas adicionales.

Orden ICHTHYODECTIFORMES Bardack y Sprinkle, 1969.

Suborden: ICHTHYODECTOIDEI Romer, 1966.

FORMA A, género nuevo

**Especie Tipo** — A a, nueva especie

**Diagnosis** — Como en la especie tipo.

FORMA A a, especie nueva

**Holotipo** — CT 4467, ejemplar completo con su lado derecho expuesto y con la aleta caudal y partes de la región abdominal conservadas sólo por su impresión, recolectado en la localidad IGM-2781, Zona XIII (Figura 5.1).

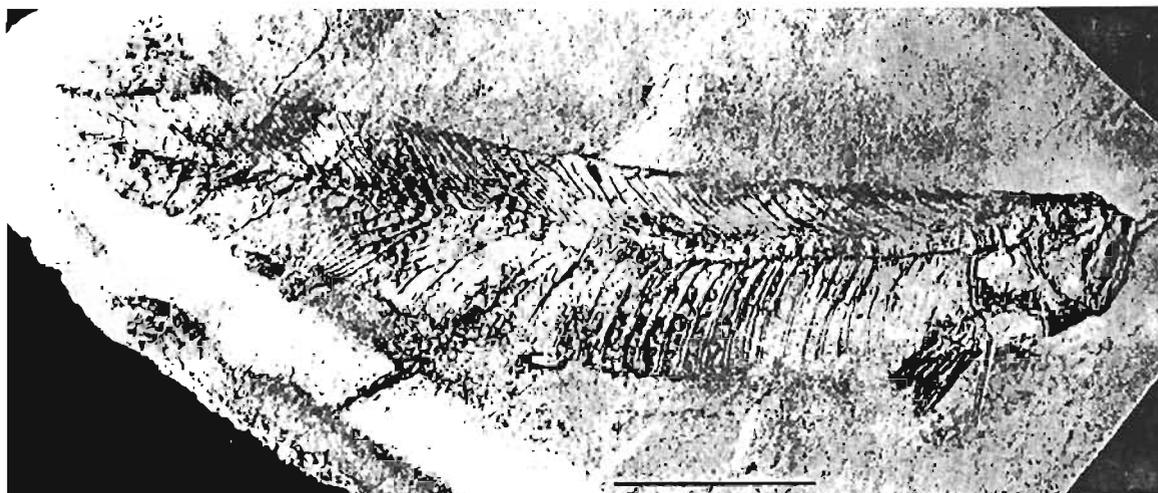


Figura 5.1. Holotipo de *A. a.* CT 4467. Escala igual a 50 mm.

**Especímenes referidos** — CT 326, ejemplar completo, localidad IGM-370, sin zona definida (Figura 5.2 A). CT 830, cabeza y parte anterior del cuerpo exponiendo lateralmente el costado izquierdo, recolectado en la localidad IGM-370, sin zona definida (Figura 5.2B). CT 3140, cráneo desarticulado, localidad IGM 2432, zona XII (Figura 5.3) CT 1956, ejemplar completo, localidad IGM-2432, zona indefinida. CT 746, ejemplar completo con la parte anterior de la columna vertebral torcida, colectado en la localidad IGM-370, zona desconocida (Figura 5.4) CT 4903, mandíbula derecha aislada articulada con un fragmento del cuadrado derecho, colectado en la localidad IGM-2774, zona desconocida (Figura 5.5).

**Etimología** — Actualmente, la descripción de esta especie está en proceso de revisión para su publicación formal y en este trabajo simplemente será asignada como Forma *A. a.*

**Ocurrencia** — Miembro Medio de la Formación Tlayúa (Pantoja-Alor, 1992), Cretácico Temprano, Albiano.

**Diagnósis** — Pez ictiódectiforme con los epioccipitales y supraoccipital extendidos anteriormente, con cresta supraoccipital grande y con los parietales no fusionados; el borde alveolar dentario extendido a lo largo dos tercios de la longitud total de la mandíbula; el borde alveolar del maxilar y dentario con una trayectoria sinuosa mostrando distintas áreas con dientes encimados; los dientes maxilares y premaxilares son cónicos; en el dentario los dientes más largos tienen aspecto de colmillos, están dispersos a lo

largo de todo el borde alveolar y en los casos más extremos sobrepasan la altura de la sínfisis dentaria y del proceso coronoideo; el número total de vértebras es de 55-57, 32 abdominales, de 21 a 23 caudales y dos urales; la aleta pélvica está colocada más cerca de la base de la anal que de la aleta pectoral; en la aleta caudal hay cinco uroneurales y tres epurales; la superficie externa de las escamas cubierta con finos y abundantes *circuli* concéntricos.



Figura 5.2.- Paratipos de la Forma A a. A) CT 326. B) CT 830. Escala = 15 mm.

### Descripción

**Características generales** – La longitud estándar (LS) en CT 4467 es de 242 mm (Figura 5.1). La longitud de cabeza está contenida 6.5 veces en LS. La cabeza es casi tan alta como larga. La altura máxima del cuerpo incluye entre 1.15-1.3 veces la longitud de la cabeza y se presenta entre las aletas pectorales y pélvicas en la región media del cuerpo. Las aletas impares están colocadas en el margen ventral del cuerpo. La corta aleta dorsal se ubica por detrás del origen de una larga aleta anal en la parte posterior del cuerpo. La aleta caudal es ampliamente bifurcada. Las aletas pélvicas están colocadas a la mitad de la LS y se encuentran 1.7 veces más alejadas de las aletas pectorales que del origen de la aleta anal. La longitud de la aleta anal es larga y cerca de 0.25 veces la LS. La aleta dorsal tiene su origen por atrás del último tercio de la LS y más de la mitad de la longitud de la aleta anal.

**Cráneo** – La posición de los huesos en el cráneo de *A a* son semejantes a los de otras formas ictiodectiformes cretácicas descritas (Bardack, 1965; Bardack y Sprinkle, 1967; Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986; Maisey, 1991; entre otros), la siguiente descripción incluye sólo aquellos rasgos que presentan ciertas variantes distintivas.

Las figuras 5.3 y 5.4 permiten observar algunos aspectos de la región dorsal del cráneo de la especie *A a*. Los parietales no están fusionados y puede observarse que su superficie muestra un aspecto rugoso debido a la presencia de los poros sensitivos parietales (Figura 5.3). El extremo anterior del supraoccipital y los epioccipitales se extiende hasta la parte media del techo del cráneo, desplazado a los parietales que se ubican justo en el inicio de la región postorbital del cráneo. En el mismo ejemplar puede observarse con claridad que la cresta supraoccipital está formada exclusivamente por el supraoccipital. Los epioccipitales, que son más cortos que el supraoccipital forman, un par de masivas crestas ubicadas a cada uno de los lados del supraoccipital. La cresta supraoccipital es grande y su borde posterior no puede definirse en los ejemplares estudiados debido a que este hueso tiende a ser más fino en su parte posterior y siempre aparece cubierto por el supratemporal.

La región etmoidea del cráneo de *A a* ilustrada en la Figura 5.3 es comparable a la descrita en *Cladocycclus* por Patterson y Rosen (1977, fig. 6).

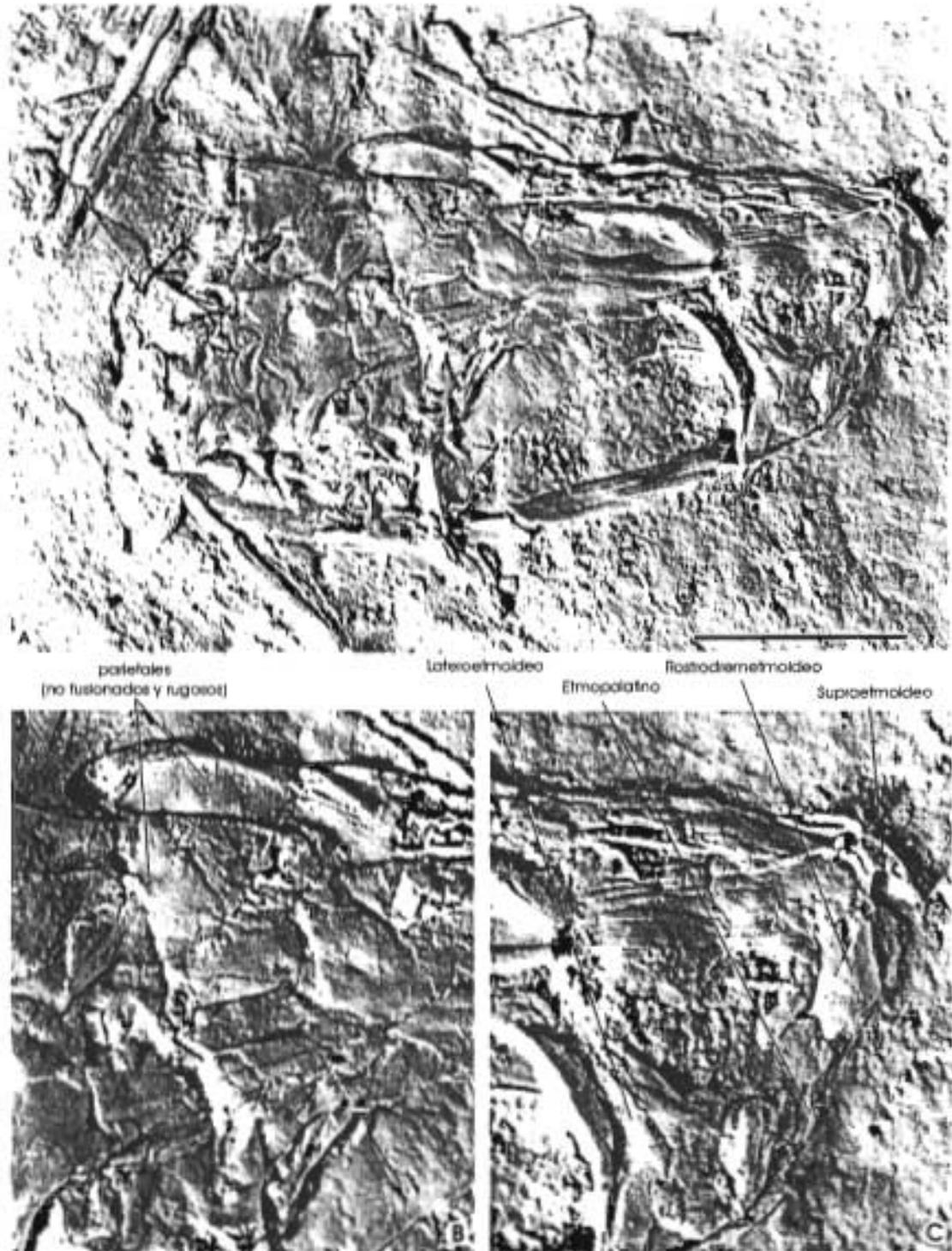


Figura 5.3.- A) vista general de CT 3140, cráneo completo desarticulado asignado a la especie A a, detalle del techo del cráneo (B) y región etmoidea (C). Escala 10 mm.

**Huesos orbitales** – Los huesos circumorbitales (anteorbital, cuatro infraorbitales, el dermoesfenótico, el supraorbital y el suborbital) forman un anillo cerrado de finos huesos (Figura 5.1). El anteorbital cubre la región etmoidea posterior, presenta una forma aproximadamente rectangular y aunque sus contornos no están totalmente conservados en los ejemplares referidos, se puede definir que este hueso es un poco más alto que ancho.

Todos los infraorbitales presentan bordes enteros, los infraorbitales 1 y 2 son los menores en la serie, su forma rectangular es más larga que alta, cubren lateralmente al palatino y se unen ventralmente a los supramaxilares. El mayor infraorbital es el tercero, mismo que cubre toda la mejilla hasta alcanzar el preopérculo, anteriormente se une al borde posterior de los supramaxilares y del segundo infraorbital, mientras que dorsalmente se une al cuarto infraorbital. En CT 830 el cuarto infraorbital es de forma rectangular, más largo que alto y cubre la región postorbital del cráneo hasta alcanzar el hiomandibular.

La forma y dimensiones del suborbital en la Forma A a no pueden ser terminadas con exactitud, debido a que sólo fragmentos de este hueso pueden ser observados bordeando la parte posterior de la cavidad orbital de los ejemplares analizados.

Las características del canal sensitivo circumorbital no se aprecia en los huesos orbitales; sin embargo, en los infraorbitales 3 y 4 se disponen 10-13 y 3-4 ramas respectivamente, dispuestas en orden radial a partir de su borde ocular en donde el canal sensitivo se dispone cerca del margen de ambos huesos. Finalmente, se encuentran dos delicados huesos cerrando el anillo orbital dorsalmente, adelante el supraorbital presenta un aspecto alargado más alta su extremo anterior y por atrás el esfenótico de forma triangular con uno de sus ángulos extendido hasta el pterótico.

El hueso esclerótico basal es circular y serrado en todo su perímetro. Los huesos escleróticos rodean a éste y aunque solo se conservan fracturados es posible que sean un par de ellos como en otras formas ictiodectiformes (Patterson y Rosen, 1977).

**Huesos hiomandibulares** – En todos los ejemplares estudiados de A a, los huesos hiomandibulares están casi totalmente cubiertos por la serie de huesos infraorbitales; sin embargo, es posible resaltar algunos de sus rasgos.

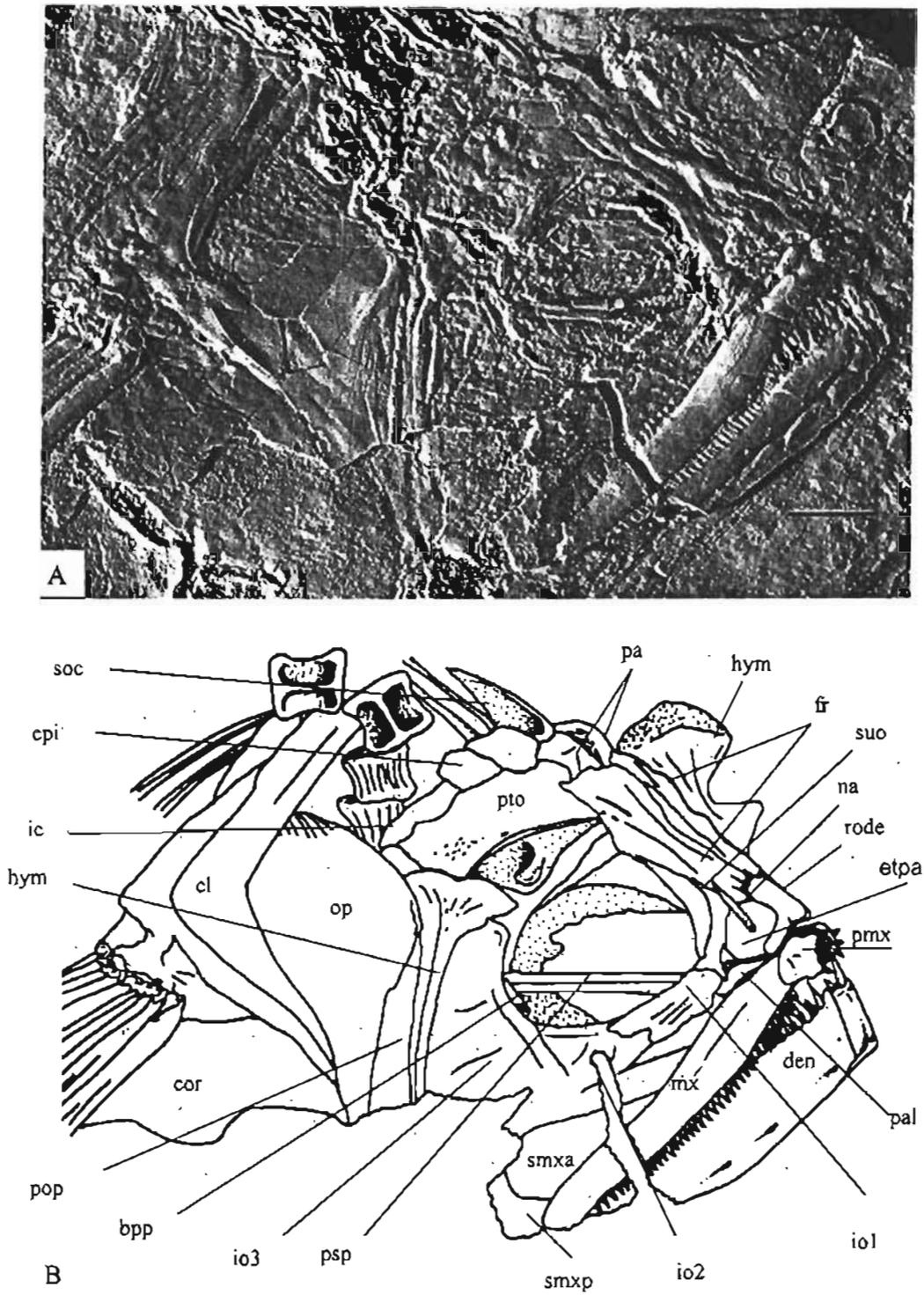


Figura 5.4.- Ejemplar CT 746. referido aquí a la especie A a., A) Detalle de la cabeza.  
 B) Reconstrucción de A. Escala = 10 mm.

La articulación del palatino que tiene la forma de maléolo o de “cabeza de martillo”, como ha sido descrita anteriormente en otros ictiodectiformes (Patterson y Rosen, 1977; Maisey, 1991), se articula dorsalmente con el etmopalatino y ventralmente con el proceso articular posterior del maxilar. Del hiomandibular tiene la cabeza articular con forma rectangular, más ancha que alta, y se estrecha progresivamente en dirección ventral.

Numerosos alveolos pequeños revelan la presencia de pequeños dientes en la superficie interna del endopterigoideo. El cuadrado tiene forma triangular, su cabeza articular está ligeramente inclinada hacia delante y su margen dorsal es recto. El simpléctico tiene la forma típica de clavo, es más corto que el cuerpo del cuadrado y se inserta entre éste y el proceso cuadratoyugal.

La disposición de la cabeza del hiomandibular permite saber que el eje de la fosa hiomandibular forma un ángulo respecto al paraesenoideo que se dispone en la base del cráneo. La proyección hacia adelante del eje de la fosa hiomandibular a traviesa la región etmoidea del cráneo.

**Mandíbula superior** – El premaxilar es romboidal, con bordes redondeados y casi tan largo como alto (Figura 5.2 y 5.4). Los dientes en el premaxilar son al menos 7, todos ellos son cónicos y de talla irregular, los mayores se presentan indistintamente formando un grupo en la parte anterior, media o posterior del borde alveolar.

El maxilar es alargado y recto en toda su longitud excepto en su extremo posterior, donde se curva ligeramente hacia arriba. Anteriormente este hueso presenta una mella en el borde ventral, justo por debajo de sus dos procesos articulares. El maxilar es tan alto como el premaxilar y la articulación entre ambos huesos incluye toda su altura (Figura 5.4).

Los dientes maxilares son cónicos. Su talla es variable y tiende a decrecer en dirección antero-posterior. Los primeros son similares a los premaxilares, algunos dientes pequeños aparecen intercalados entre largos dientes en distintas regiones alveolares del maxilar. Un par de supramaxilares se ubican por arriba del maxilar, ambos son alargados, su extremo anterior es estrecho y el borde posterior redondeado y entero (Figura 5.4).

**Mandíbula inferior** – En A a la mandíbula inferior es rectangular (Figura 5.5). La sínfisis dentaria es alta, aunque ligeramente menos profunda que el proceso coronoideo, el cual es reducido y de aspecto redondeado. El borde alveolar se extiende cerca de dos tercios

de la longitud de la mandíbula y en vista lateral sigue una trayectoria irregular que tiende a elevarse progresivamente a partir de la mitad posterior de la mandíbula. El borde ventral de la mandíbula es ligeramente convexo y anteriormente forma un ángulo de 90-110 grados con el borde anterior. En la superficie externa del mandibular aparecen entre cinco y seis aperturas del canal sensitivo mandibular dispuestos cerca del borde ventral de la mandíbula. El arreglo de los huesos en la superficie lingual de la mandíbula no se observa en ninguno de los ejemplares referidos como *A a*.

Los dientes mandibulares son huecos y de talla irregular, los mayores tienen forma de colmillos y los más cortos tienen el aspecto mostrado por los dientes maxilares, algunos dientes están delicadamente curvos hacia atrás (Figura 5.5). Los dientes mandibulares más largos son más altos que la altura mandibular en la región de la sínfisis y aunque están concentrados en la primera mitad del borde alveolar algunos dientes posteriores también muestran tallas considerables y llegando a sobrepasar la altura del proceso coronoideo. Como fue descrito en el caso de los dientes maxilares, en el dentario también se presentan algunas áreas con dientes encimados que muestran un borde alveolar sinuoso.

**Serie opercular** – El opérculo tiene forma arriñonada, es ligeramente más largo que alto, su borde ventral es más largo que el dorsal y su posterior es entero aunque en su porción superior está franjado. En la superficie externa de este hueso existen perforaciones y estrías dispuesta en orden radial desde la región anterosuperior (Figuras 5.2 y 5. 4).

El preopérculo tiene forma de L con su rama dorsal tan alta como el opérculo y la ventral más corta y proyectada anteriormente. El margen posterior de este hueso es entero, redondeado en su ángulo posterior ventral y en la parte superior muestra lo que en *Chirocentrites* Taverne (1986) llamó “la dentición posterior preopercular”, la cual se reconoce como una mella en el borde posterior de la rama dorsal de este hueso. Entre 10 y 12 aperturas del canal sensitivo opercular se extienden por toda la rama ventral y sólo dos ó tres de estas aperturas se aprecian en la rama dorsal. Los otros huesos de la serie opercular no son visibles en los ejemplares identificados como parte de la Forma *A a*.

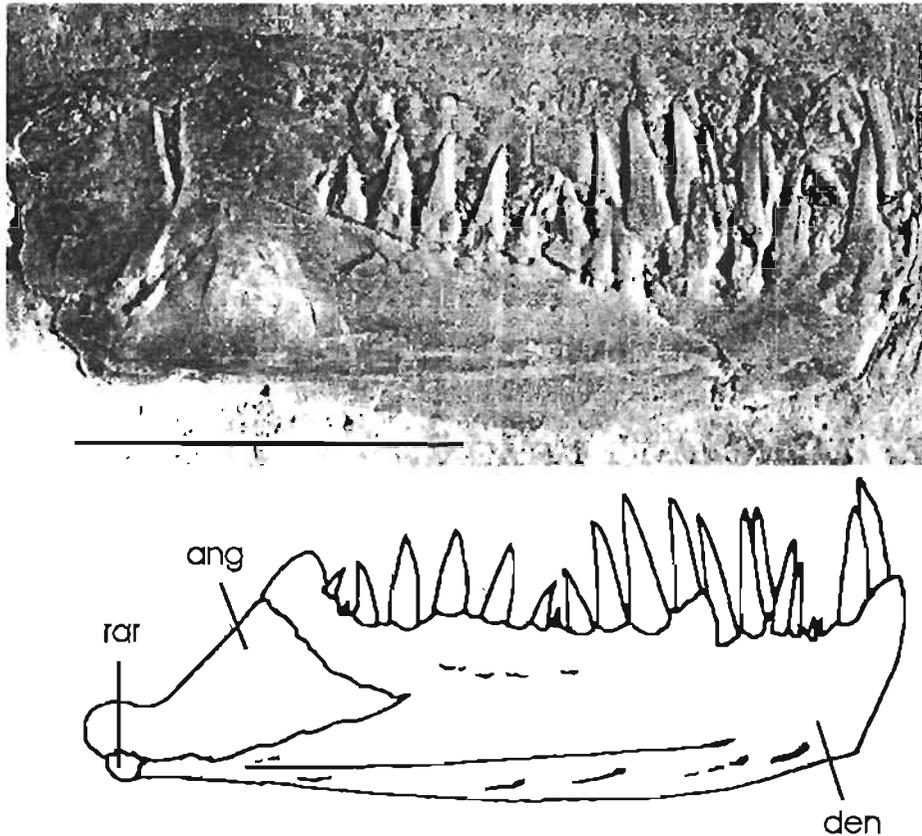


Figura 5.5.- CT 4903, imagen y reconstrucción de la mandíbula de la Forma A a. Escala = 10 mm.

**Aleta y cintura pectoral** – El conjunto de los huesos de la cintura pectoral forma una estructura en forma de "L" dirigida hacia delante, tan larga como alta, formando un ángulo recto interno (Figura 5.2). Por debajo de la rama ventral del cleitro se encuentra el coracoides formando una barra que tiende a ser más fina en su extremo anterior; a pesar de que no es posible observar que los coracoides se unan entre sí en un plano medio ventral, su forma y proporciones son comparables a las observadas en otros ictiodectiformes (i.e. *Xiphactinus*) donde esta unión ha sido observada (Bardack, 1965). Debido a que en todos los ejemplares estudiados de A a, la escápula siempre aparece cubierta parcialmente por el cleitro y los radios pectorales, es difícil definir sus características; aunque es posible señalar que éste es un hueso con las mismas características de otros ictiodectiformes. En CT 830 es posible apreciar 10 radios

pectorales, los primeros son notablemente planos y anchados, características que tienden a ser menores en los últimos radios, los cuales son tienden también a ser más cortos.

**Aletas y cintura pélvicas** – En la Forma A a, como en otros ictiodectiformes, la cintura y las aletas pélvicas aparecen como estructuras pequeñas y delicadas (Figura 5.1). En los ejemplares estudiados, el número de radios en la aleta pélvica no pudo ser observado, debido a que los radios se conservaron encimados entre sí. Esta cintura está compuesta por dos pequeños huesos pélvicos que están colocados por debajo de los centros vertebrales 23 y 24.

**Aleta anal** – La aleta anal en A es larga y presenta un lóbulo acuminado anterior formado por los primeros ocho radios. Los dos primeros pterigióforos están colocados entre las espinas hemales de las vértebras 32 y 33; sin embargo, los primeros radios de esta aleta aparecen por debajo de las vértebras 36-37. Los últimos radios anales aparecen por encima de las vértebras 51-52. El número de radios anales observados en CT 4467 es de 37, los primeros tres son cortos y no segmentados como el resto de los radios; los siguientes cinco, que son los más largos, forman el lóbulo acuminado, mientras que el resto de los radios son relativamente menores.

El número total de pterigióforos anales es próximo a 37. El primer pterigióforo anal es el más largo de todos, iguala la longitud de 7 vértebras abdominales y su extremo distal casi se sitúa muy cerca de la columna vertebral. El resto de los pterigióforos tienden a ser más cortos progresivamente, la longitud del último de éstos es casi igual a la mitad de la longitud de una vértebra abdominal.

**Aleta dorsal** – La aleta dorsal es corta, se compone 15 radios ubicados a partir de la segunda mitad de la longitud de la aleta anal y se ubica por encima de las vértebras 45 - 48. Los dos primeros radios dorsales son cortos y no están segmentados o ramificados, mientras que los siguientes tres radios que son los más largos están ramificados distalmente al igual que el resto de los radios cuyo tamaño disminuye progresivamente. Los primeros tres pterigióforos están colocados entre las neuroespinas de los centros vertebrales 40 y 41.

Los pterigióforos dorsales están menos desarrollados que los de la aleta anal, la longitud del primero de ellos, que también es el más largo, es igual a la longitud de dos

vértebras abdominales. El resto de los pterigióforos dorsales tienden a ser más cortos y delicados.

**Aleta caudal** – La aleta caudal es diural y profundamente furcada. Cuatro espinas neurales y cuatro hemales participan en el soporte de la aleta caudal (Figura 5.6). Cinco uroneurales se disponen sobre la superficie lateral de los uralos y los tres primeros preurales, el primer uroneural es más delgado y corto, mientras que, el segundo de ellos es el más largo y se extiende hasta la tercera vértebra preural. El primer ural y la primera vértebra preural muestran una espina neural corta. Tres epurales están presentes. Los dos primeros hipurales se articulan con el ural 1 y el resto de los hipurales con el ural 2. El ural 1 no presenta ningún rasgo sobresaliente excepto por un par de pequeñas muescas en donde se articulan las superficies articulares de los hipurales 1 y 2, cuyo aspecto es corto y redondeado. No hay restos del urodermal en ningún ejemplar estudiado.

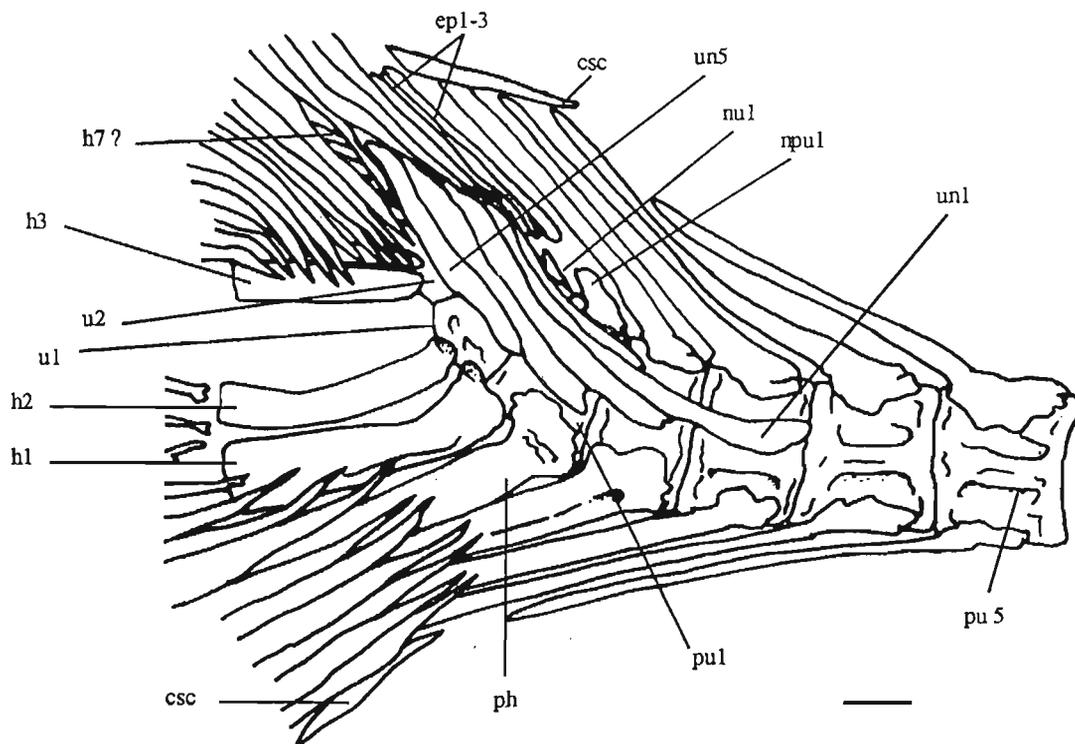


Figura 5. 6.- Aleta caudal de A a, reconstrucción basada en los ejemplares analizados.

Escala = 10 mm.

**Columna vertebral** – Los centros vertebrales en *A a* son como en los otros ictiodectiformes, muestran un par de perforaciones laterales. Las vértebras son un poco más largas que altas aunque las últimas vértebras caudales (colocadas atrás de la aleta dorsal) tienden a igualar estas magnitudes. Todos los arcos neurales y hemales son autógenos. Largos epineurales están colocados a lo largo de las vértebras abdominales y el extremo anterior de cuatro de ellos se articulan con la parte posterior del cráneo. Las costillas son tan largas que encierran casi completamente toda la cavidad abdominal, excepto por aquellas colocadas atrás de la cintura pélvica que tienden a ser más cortas. El número total de vértebras es de 55 – 57, 31-33 de ellas son abdominales, 22-23 caudales y 2 urales.

**Escamas** – El cuerpo está cubierto totalmente por delgadas escamas cicloides más altas que anchas, semejantes a las descritas para *Thrissops* (Taverne, 1977, fig. 17) y *Chirocentrites vexillifer* (Taverne, 1986, p. 42). Las escamas presentan finos circuli concéntricos, escasos radi anterior y puntae en la región central.

### **Comentarios**

Tan sólo considerando el número de vértebras totales y algunos rasgos de la mandíbula y el cráneo de la Forma *A a* (55-57 vértebras totales, sínfisis mandibular profunda y cresta supraoccipital grande), se concluye que este género representa una forma distinta a todos los ictiodectiformes cretácicos previamente conocidos, en donde el número de vértebras es mayor (63 hasta más de 100) o menor (50-40), y a todos las formas Jurásicas (en donde se combinan la presencia de una sínfisis mandibular poco profunda y una cresta supraoccipital pequeña).

La Forma *A a* y *Unamichthys espinosai* (ver anexo II), ambos provenientes de la Cantera Tlayúa, pueden diferenciarse fácilmente entre sí por el número de vértebras (55-57 vs. 78-80 respectivamente) y por el aspecto de la superficie dorsal de sus parietales (intensamente rugosos vs poco rugosos).

FORMA *A b*, especie nueva.

**Holotipo** — CT 3144, pez completo con el lado derecho expuesto, procedente de la localidad IGM-2432, Zona XII (Figura 5.7 y 5.8).

**Etimología** — Como en el caso de la especie tipo de este género (*A a*), la descripción de *A b* está en proceso de revisión para su futura publicación, por consiguiente, y siguiendo los términos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica que impide asignar nombres científicos en publicaciones como ésta, esta especie es llamada simplemente *A b*.

**Ocurrencia** — Miembro Medio de la Formación Tlayúa (Pantoja-Alor, 1992), Cretácico Temprano, Albiano.

**Diagnosis** — En comparación con la *A a*, especie tipo del género (ver especie arriba), *A b* se diferencia por presentar dientes más robustos y en menor cantidad (cerca de 23 dientes maxilares y cerca de 14 dientes dentarios).

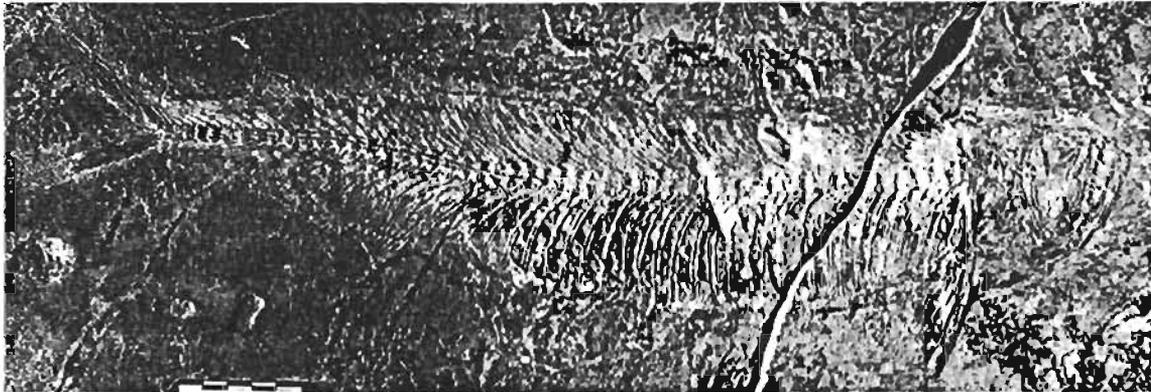


Figura. 5.7.- CT 3144, único ejemplar conocido de la especie *A b*. Escala = 50 mm.

NOTA: La parte dorsal del cráneo no está expuesta en el único ejemplar de esta especie y, por lo tanto, no es posible corroborar la presencia parietales no fusionados, como están presentes en *A a*, especie tipo de este forma. Sin embargo, en términos generales *A b* y *A a* presenta las mismas características en el cuerpo, la cabeza y aletas (Figuras 5.7 y 5.8) y la descripción de esta especie simplemente reúne los rasgos que permiten diferenciarla de *A a*.

**Descripción** – En CT 3144 existen 6 dientes premaxilares y cerca de 23 dientes maxilares (Figura 5.8). Aunque, en ambos huesos los dientes son triangulares y cónicos, en el maxilar su talla es mas o menos regular, mientras que en el premaxilar, su talla decrece en sentido anteroposterior, siendo notablemente mayores los primeros que los posteriores.

Aunque no todos los dientes mandibulares en *A b* son totalmente visibles, el conteo de los dientes expuestos presentes en la parte anterior de la mandíbula y la base de los dientes (cubiertos) en la parte posterior, muestra que en esta especie hay cerca de 14 dientes mandibulares. Al igual que en *A a*, en *A b* algunos de los dientes mandibulares anteriores son tan largos que llegan a ser casi tan altos que la sínfisis dentaria (Figura 5.8).



*Fig. 5. 8.- Cráneo de CT 3144, único ejemplar conocido de la especie A b.*

FORMA *B a*, género y especie nuevos

**Holotipo** CT 2950, ejemplar sin la aleta anal y aleta caudal, conservado en parte y contraparte (a y b), proveniente de la localidad-IGM 2432 (Figuras 5.9 y 5.11).

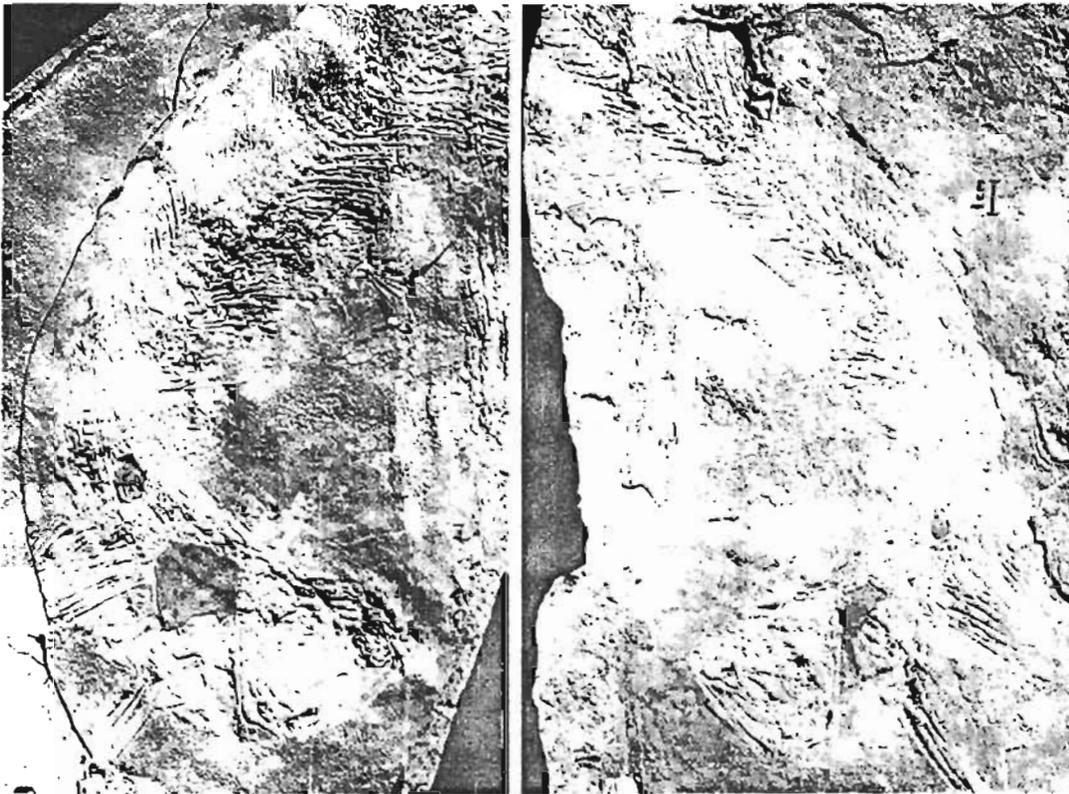


Figura 5.9.- Parte (izquierda) y contraparte (derecha) de CT2950, holotipo designado como la especie *B a*. Escala = 10 mm.

**Especímenes referidos** CT 3550, ejemplar completo conservado en tres partes y con cerca de diez pececitos en la cavidad estomacal, colectado en la localidad-IGM 2432 (Figura 5.10). CT 4467, CT 326, CT 3144 y CT 4601, ejemplares completos provenientes de la localidad-IGM 2432 CT 3590, ejemplar sin aleta caudal y con la parte anterior del cuerpo fuertemente distorsionada, proviene de la localidad-IGM 2432. CT 343, consta de la porción anterior del cuerpo hasta las aletas pectorales expuestas en posición lateral, proviene de la localidad-IGM 1970. CT 1538, aparato mandibular desarticulado,

proveniente de la localidad-IGM 1970. CT 829, opérculo aislado, proviene de la localidad-IGM 1970.

**Ocurrencia** Miembro Medio de la Formación Tlayúa (Pantoja-Alor, 1992), Cretácico temprano, Albiano.

**Diagnos** Ictiodectiforme con parietales no fusionados; articulación mandibular formada por el articular, retroarticular y angular; columna vertebral con 68 vértebras, 40 abdominales y 28 caudales (con dos 2 urales incluidas); cinco urales; tres epurales; articulación “Ball-and-socket” entre el ural 1 y los hipurales 1 y 2; escamas con circulli en la superficie externa.

### **Descripción**

**Cráneo** En lo general la forma y disposición de los huesos del cráneo son semejantes a los de los otros ictiodectiformes aquí descritos (Figura 5.10). Los parietales que están desplazados anteriormente justo por detrás del nivel del margen posterior de la órbita ocular, no participan en la formación de la cresta supraoccipital y muestran un área rugosa formada por los poros del canal sensitivo parietal. La cresta supraoccipital está bien desarrollada y sobrepasa el margen posterior del cráneo.

Los pteróticos son los huesos de mayor tamaño en la región occipital del cráneo, dorsalmente cada uno de ellos tienen contacto con los parietales y los epioccipitales, mientras que su porción anterior se une con los frontales. En la parte basal de este hueso el canal sensitivo temporal se abre en forma de abundantes poros y en la porción anterosuperior por un sólo poro justo en su unión con el frontal. La región anteroventral de los esfenóticos se une a los pteróticos y forman la fosa temporal. El esfenótico porta un proceso lateral de aspecto triangular. El paraesfenoides es edentado y tiene la forma de una barra recta y en la base de su porción posterior, este hueso presenta un proceso basipterigoideo de aspecto triangular que se proyecta hacia delante y abajo.

En los ejemplares analizados la región basal y posterior del cráneo no son visibles y el arreglo de los huesos de esta región se desconoce. El supratemporal medio cubre lateralmente a la cresta supraoccipital. El supratemporal cubre parte de la región epioccipital y porta un canal sensitivo que se ramifica y se abre en tres canales. La forma

de ambos huesos es triangular, siendo algo mayor el supratemporal, y sus bordes posteriores son intensamente franjados (Figura 5.10).

**Región etmoidea** – La estructura y composición de esta región de la cabeza es similar a la descrita por otros autores para (Bardack, 1965; Patterson y Rosen, 1977, figs. 1-3 y 6; y Maisey, 1991) para los otros géneros agrupados en el Suborden ichthyodectoidei (Figura 5.10).

El rostrodermetmoideo cubre anteriormente la región etmoidea y su unión dorsal y lateral con los frontales es sinuosa; además, presenta un par de procesos laterales que se extienden ventralmente hasta unirse con el etmopalatino. Los lateroetmoideos se unen a cada uno de los frontales y constituyen el límite anterior de la órbita ocular. El lateroetmoideo y el rostrodermetmoideo están separados por un crecimiento con márgenes membranosos del etmopalatino, este hueso ocupa la base de la región etmoidea donde presenta una superficie cóncava que se articula con la cabeza del palatino.

Los nasales, que son huesos tubulares completos con varias aperturas del canal sensitivo dispuestas anteriormente, están dispuestos oblicuamente a partir de cada lado de la fosa olfatoria. El supraetmoideo y el vómer se observan sólo parcialmente en la región etmoidea, por lo que no es posible definirlos con claridad hasta el momento.

**Huesos orbitales** — El anillo circumorbital es cerrado y está formado por siete huesos: el anterorbital, cuatro infraorbitales, el dermoesfenótico, el suborbital y el supraorbital.

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

Los infraorbitales 1 y 2 son los más pequeños, su forma es rectangular, cubren lateralmente al palatino y se unen ventralmente a ambos supramaxilares.

El tercer infraorbital es el mayor de todos los huesos circumorbitales, cubre toda la mejilla hasta unirse con el preopérculo, anteriormente se une al borde posterior de los supramaxilares y el segundo infraorbital, y dorsalmente se une al cuarto infraorbital. El borde posterior de este hueso es intensamente franjado.

En el material estudiado no es posible establecer la extensión y los límites del cuarto infraorbital y del suborbital, debido a que estos huesos están seriamente distorsionados. Sin embargo, el borde posterior del último de los huesos infraorbitales es franjado al igual que el tercer infraorbital (Figuras 5.10).

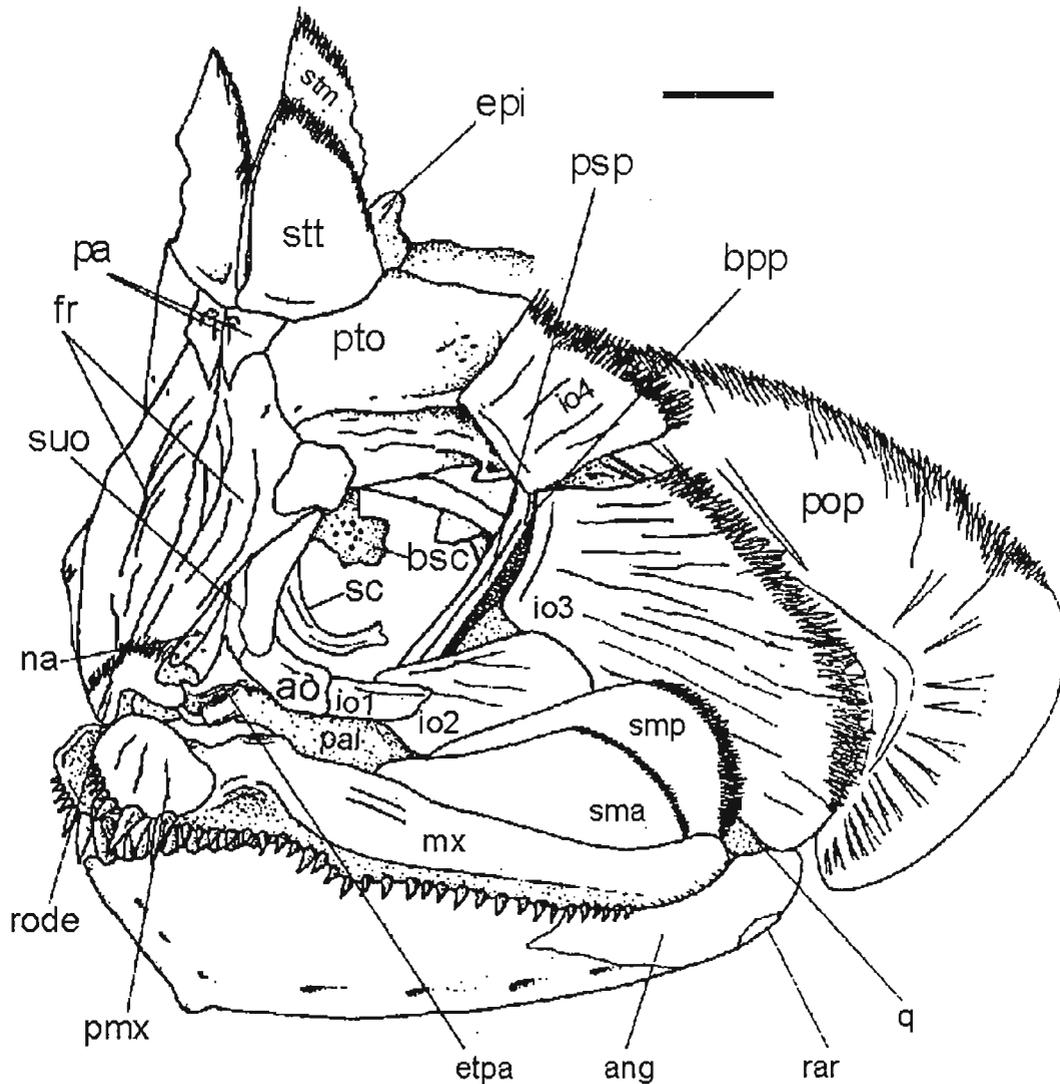


Figura 5. 10.- Reconstrucción del cráneo de CT 2950, holotipo de la especie B a.  
Escala = 5 mm.

El canal sensitivo circumorbital no se aprecia en todos los huesos infraorbitales, sin embargo, en los infraorbitales 3 y 4 se disponen aproximadamente 10-13 y 3-4 ramas respectivamente, dispuestas de manera radial a partir del borde ocular donde el canal

sensitivo es claramente visible como una brecha que corre cerca y a lo largo del borde ocular de estos huesos.

En todos los ejemplares estudiados el dermoesfenótico está mal conservado, generalmente aparece intensamente fracturado o deformado por ser esta una estructura muy delgada y delicada: sin embargo, su forma es triangular (más ancha que alta, siendo su extremo posterior más alto que el anterior) es discernible.

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

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

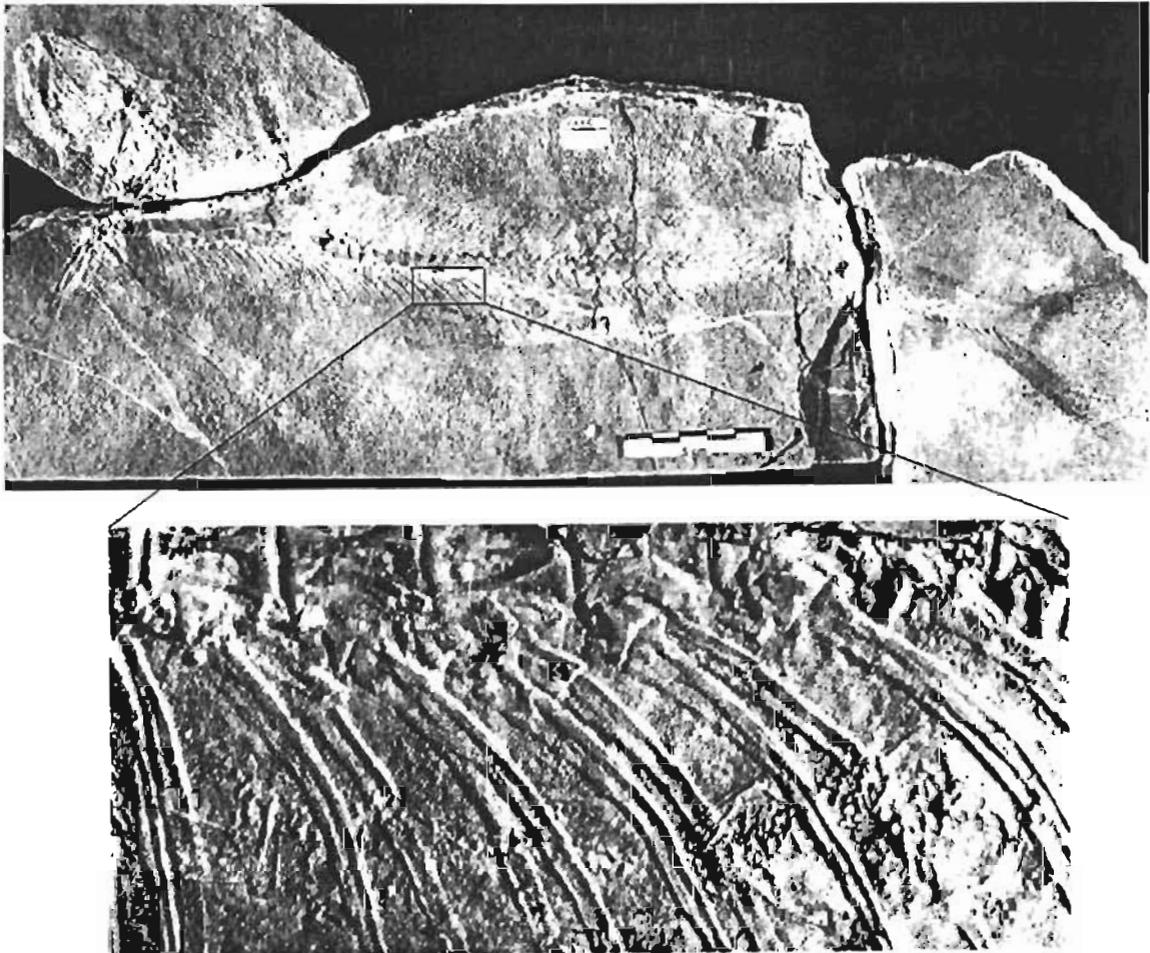
El palatino anteriormente tiene desarrollada la cabeza en forma de maléolo (martillo), el cual se articula dorsalmente con el etmopalatino y ventralmente con el proceso articular posterior del maxilar, además, el palatino penetra entre el endopterigoideo y ectopterigoideo hasta el nivel medio de la órbita ocular (Figura 5.10).

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

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

El cuadrado presenta una forma triangular, su cabeza articular está dirigida hacia delante y presenta una inclinación cercana a los 45°. La región dorsal de este hueso tiene contacto con el metapterigoideo y con el hiomandibular, y anterodorsalmente se une al ectopterigoideo. El simpléctico tiene la forma típica de clavo, se inserta en la ranura posterior entre el cuerpo del cuadrado y el proceso cuadratoyugal del cuadrado.

La cabeza articular del hiomandibular (que se articula con la fosa hiomandibular en el cráneo) es de aspecto rectangular, más ancho que alto. A partir de esta zona el hiomandibular se estrecha progresivamente en dirección ventral formando una proyección o brazo ventral, el cual en su porción anterior se une al metapterigoideo y presenta una estría o ranura en donde se articula con el preopérculo.



*Figura 5. 11.- CT 3550, ejemplar referido a la especie B a que contiene cerca de diez peces pequeños en su cavidad estomacal (abajo). Escala = 50 mm.*

**Mandíbula superior** – Los premaxilares presentan bordes redondeados y son más largos que anchos. La talla de los dientes premaxilares es irregular y es mayor progresivamente, es decir, los dientes posteriores son los más anchos y largos, mientras que, los dientes anteriores son los menores (Figura 5. 10).

Los maxilares son largos y uniformemente delgados, su forma es delicadamente curva, en especial en la parte terminal de este hueso, el cual se extiende hasta cerca del nivel del margen posterior orbital. Los dientes maxilares son menores que los mayores del premaxilar y a diferencia de aquellos, su talla es regular. La articulación entre el maxilar y el premaxilar es amplia, abarca toda la altura de ambos huesos.

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

**Mandíbula inferior** – La mandíbula inferior es de forma casi rectangular, la profundidad en la región del proceso coronoideo es ligeramente mayor que la sínfisis dentaria (Figura 5.12).

El dentario es más largo que alto, su borde alveolar es ligeramente sinuoso y cóncavo, mientras que, el borde ventral es un poco convexo; el proceso coronoideo es reducido y de aspecto redondeado. Externamente el dentario presenta siete u ocho aberturas para las ramas del canal sensitivo, cinco de ellas se disponen ventralmente y el resto cerca del borde anterior. En la superficie lingual, la fosa meckeliana se abre cerca del vértice anterior del angular; en la base de la sínfisis dentaria hay una serie de pliegues longitudinales.

El angular es de forma triangular, en su superficie lingual se articula entre las dos ramas posteriores del dentario, penetrando anteriormente hasta cerca de la mitad de la longitud total de la mandíbula, tiene un engrosamiento ventral (dermangular según Bardack, 1965, fig. 10) que corre a todo lo largo de este hueso; si hay participación del angular en la formación de la articulación mandibular. Hay tres perforaciones visibles de las ramas del canal sensitivo mandibular en el angular; la primera en el margen posterior muy cerca de la unión de este hueso con el angular, otra cercana al borde ventral en la región en donde se une al retroarticular, mientras que la apertura del canal sensitivo del canal postarticular se dispone lateralmente en esta estructura colocándose en la cavidad formada entre el proceso postarticular y el retroarticular.

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

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

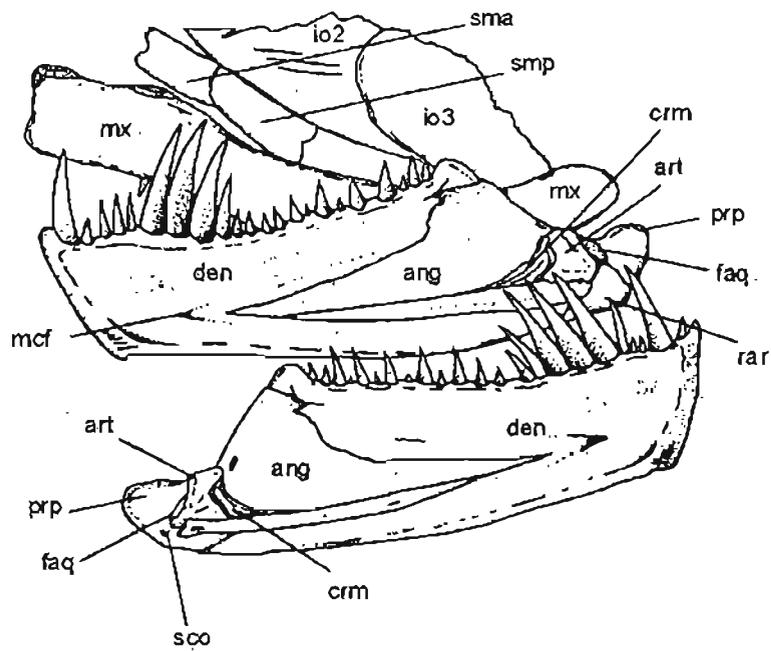
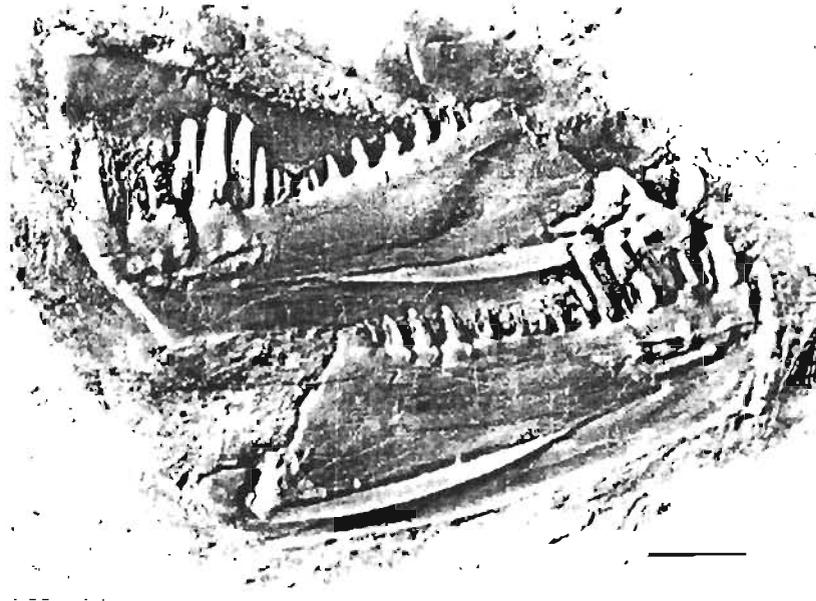


Figura 5. 12.- CT 1538, que muestra ambas ramas mandibulares de la especie B a. Escala = 5 mm.

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

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

**Serie opercular** – La serie opercular completa consta de un preopérculo, un opérculo, un subopérculo, un interopérculo y de radios branquióstegos.

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

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

Aunque la cantidad de radios branquióstegos no ha sido determinada con exactitud en ninguno de los ejemplares analizados, en CT 2950 son visibles al menos 3 o 4 de estos con forma de espátula seguidos por otros cuatro con forma de flagelo.

**Aleta y cintura pectoral** – A pesar de que en los especímenes analizados el coracoides está parcialmente cubierto por los radios pectorales, es posible observar que es un hueso

largo de forma triangular que se une a un escapular pequeño. El cleitro, con forma de hoz, es el hueso más grande de la cintura pectoral.

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

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

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

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

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

**Aleta dorsal** – La aleta dorsal es corta y está colocada atrás del origen de la anal. El primer pterigióforo de esta aleta está colocado entre las neuroespinas de las vértebras 42 y 43, sin embargo, sus radios están colocados a la altura de las vértebras 47-50. El primer radio dorsal es corto y no está segmentado o ramificado, mientras que los siguientes tres

radios que son los más largos están ramificados distalmente, al igual que el resto de los radios cuyo tamaño disminuye progresivamente.

**Aleta caudal** – Cinco espinas hemales y neurales participan en el soporte de la aleta caudal, la cual muestra la forma típica encontrada en otros ictiodectífomes, es decir es profundamente bifurcada (Figura 5.13). En esta es posible observar 5 urodermales y tres epineuralales. Aparentemente no hay urodermales presentes. Los hipurales 1 y 2 muestran procesos anteriores bien desarrollados para articularse con el ural 1.

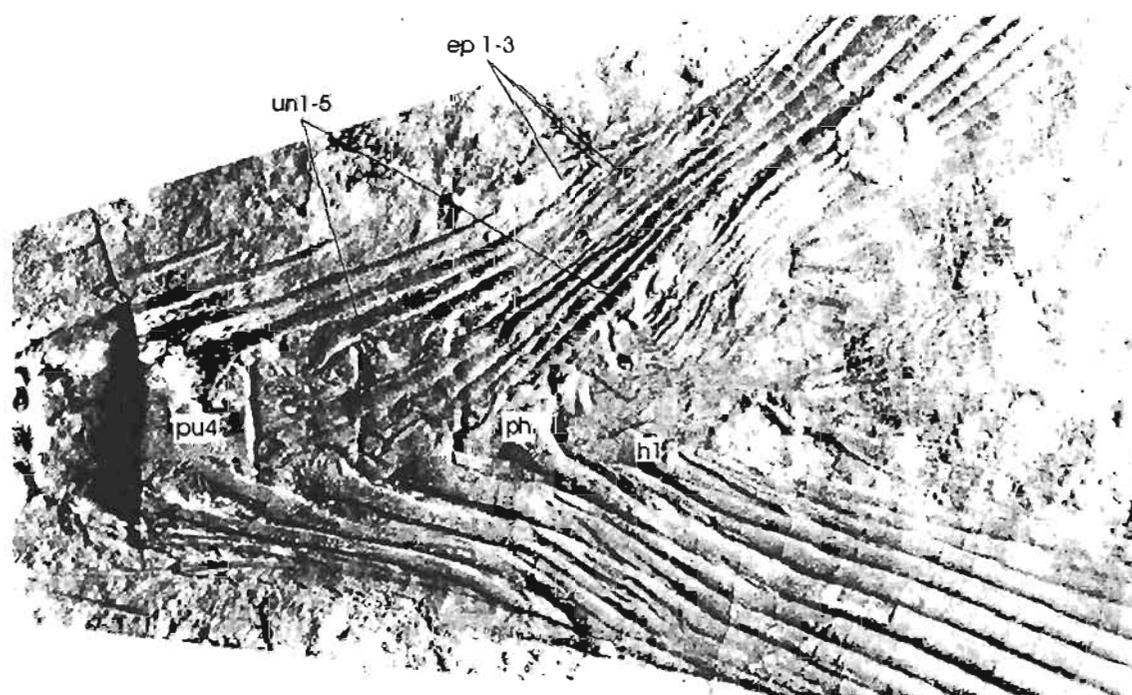


Figura 5.13. Aleta caudal de CT 3550, ejemplar referido a la especie B a.

**Columna vertebral** – 68 vértebras totales componen la columna vertebral de CT 3550, 40 de ellas son abdominales, 28 caudales (con las dos urales incluidas). Las vértebras son un poco más anchas que altas, sus costados presentan un par de huecos doblemente más anchos que el reborde longitudinal en el centro del cuerpo vertebral. El número total de vértebras es desconocido, en CT 2950 y CT 3590, sin embargo las abdominales son cerca de 37 y las caudales son 26 (en CT 3590).

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

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

**Escamas** – El cuerpo está cubierto totalmente por delgadas escamas cicloides más altas que anchas, semejantes a las descritas para *Thrissops* (Taverne, 1977, fig. 17) y *Chirocentrites vexillifer* (Taverne, 1986, p. 42). Las escamas presentan finos círculos concéntricos, con algunos radi anteriores y posteriores y puntas en la región central. La línea media está muy cerca de la columna vertebral, al menos en la región abdominal posterior y en la región caudal.

### **Comentario**

La Forma *B* es propuesta como un género distinto a de cualquier género conocido y a las formas encontradas en la Cantera Tlayúa previamente descritas en este trabajo debido a la siguiente combinación de caracteres. Por un lado, la Forma *B* comparte con *Unamichthys* y la Forma *A*, la peculiaridad de presentar parietales no fusionados en una cabeza cuyo aspecto es semejante al encontrado en otros géneros ictiodectiformes cretácicos (en donde los parietales están fusionados). En este sentido, la cabeza de los ictiodectiformes cretácicos, incluyendo a las formas de la Cantera Tlayúa hasta aquí descritas, se caracteriza por presentar al mismo tiempo una cresta supraoccipital bien desarrollada, una sínfisis mandibular alta y una articulación maxilar-premaxilar que abarca toda la altura de estos huesos. En contraste, los ictiodectiformes jurásicos presentan una cabeza en donde la cresta supraoccipital puede no estar bien desarrollada en combinación con un aparato mandibular poco desarrollado, en donde la sínfisis mandibular es poco profunda y la articulación maxilar-premaxilar es comparativamente reducida.

La Forma *B*, se diferencia claramente de otros ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa por el número de vértebras; sus 68 vértebras totales divididas en 40 abdominales y 28 caudales (incluyendo 2 urales), representan una condición incluida en el rango de otros

ictiodectiformes cretácicos (entre 63 y más de 100) e intermedia entre *Unamichthys* (78-80) y la Forma A (55-57). Adicionalmente, esta forma (B a) se caracteriza por presentar una articulación mandibular conformada por el articular, angular y retroarticular. En contraparte, en *Unamichthys* esta articulación está restringida a la participación del articular y angular; mientras que en la Forma A esta articulación aún se desconoce.

La singular composición de la articulación mandibular encontrada en la Forma B sólo había sido observada en *Cladocyclus* (Patterson y Rosen, 1977), una forma sudamericana, de la cual la Forma se diferencia por dos rasgos adicionales; en primer lugar, la Forma B y los otros ictiodectiformes tlayuanos hasta aquí descritos presentan radi anteriores y puntae posteriores, como en *Thrissops*, *Allothrissops*, *Chiromystus* y *Chirocentrites*, mientras que *Cladocyclus* esta cubierto con escamas cuya superficie está ocupada por radi y puntae; por otro lado, la aleta pélvica de *Cladocyclus* esta colocada por atrás de la mitad de la LS, muy cerca de la base de la aleta anal (Figura 4.3); mientras que en *Unamichthys* y las Formas A y B, esta aleta está colocada a la mitad del cuerpo (0.5 SL) y relativamente más alejada de la base de la aleta anal.

FORMA C a, género y especie nuevos

**Holotipo** – CT 4017, hueso dentario izquierdo completo, desarticulado y aislado, recolectado en la localidad IGM-2774, zona XVI (Figura 5.14).

**Ocurrencia** Miembro Medio de la Formación Tlayúa (Pantoja-Alor, 1992), Cretácico temprano, Albiano.

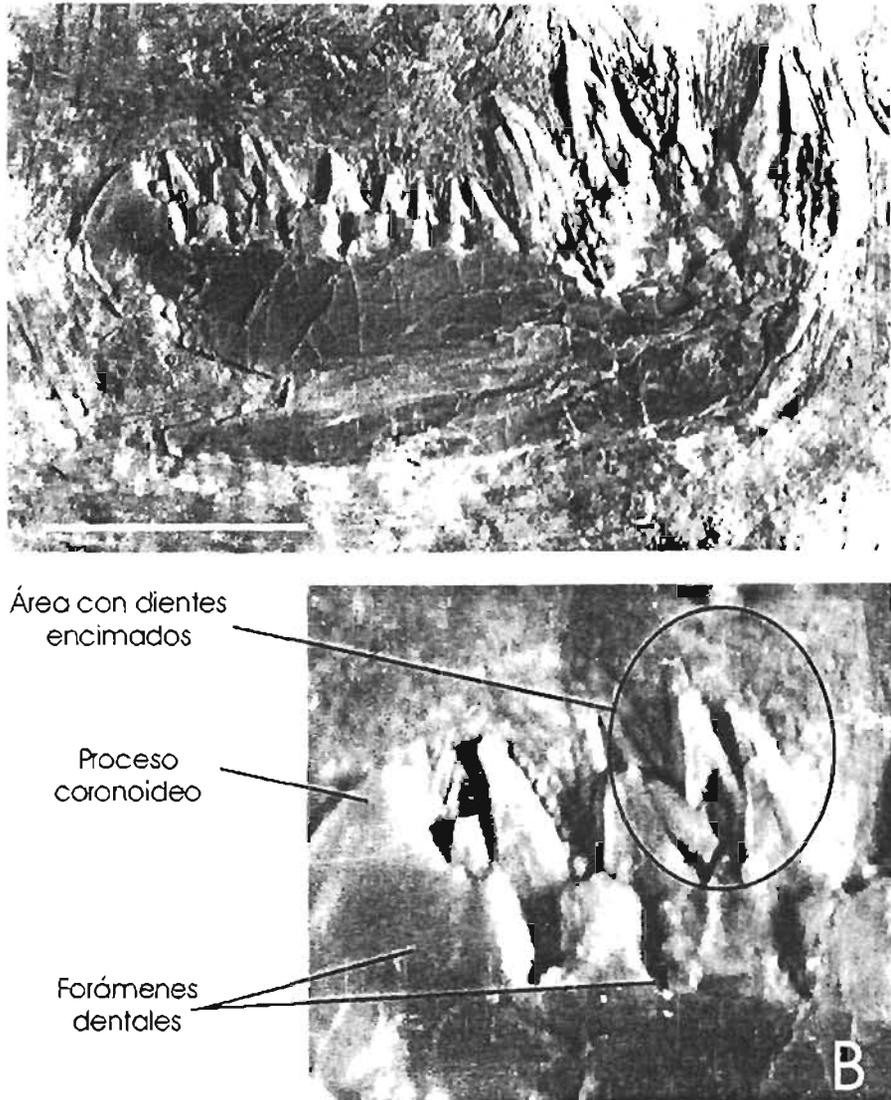


Figura 5.14.- A) CT 4017, único ejemplar conocido de la Forma C a. B) Detalle de los dientes encimados y de los forámenes dentales. Escala 12 mm.

**Diagnosis** Ictiodectiforme con dientes cónicos en el dentario formando zonas en donde están encimados, los anteriores son largos y de talla irregular y los posteriores son cortos y regulares en talla; un foramen dental expuesto en la cara lingual del dentario está presente en cada los dientes posteriores.

**Descripción-** La forma del dentario es rectangular; su longitud medida a lo largo es de 27 mm., el proceso ventral posterior de este hueso no está completo y su altura máxima es de 12.5 mm. en la región del proceso coronoideo (Figura 5.14). El borde ventral es ligeramente convexo. La sínfisis es profunda, ligeramente convexa, un poco menos elevada que el proceso coronoideo y forma un ángulo cercano a los 100° respecto al borde ventral de la mandíbula. El proceso coronoideo es pequeño y redondeado. El borde alveolar es ligeramente cóncavo, casi recto y elevado en la mitad anterior. El borde posterior es bifurcado, la proyección dorsal es más larga que la ventral, la cual podría estar incompleta, ambas ramas se separan a partir del último cuarto de la longitud del dentario.

Los dientes son cónicos y ligeramente curvados hacia atrás. En total hay 19 dientes, los ocho anteriores son largos (el mayor de ellos tiene una corona que mide 5 mm. de altura) y en forma de colmillos de talla irregular, algunos de ellos son tan anchos en la base que llegan a encimarse entre sí. Los dientes restantes que son menores y de talla más regular (las coronas miden entre 1 y 2 mm de altura), muestran en la base un foramen o mella en la superficie lingual del dentario.

### **Comentario**

El dentario aquí asignado como Forma C a muestra rasgos que permiten asignarlo como parte del grupo de los ictiodectiformes cretácicos, con los cuales este nuevo taxon comparte la presencia de una sínfisis mandibular alta y un proceso coronoideo poco desarrollado, así como, la presencia de dientes formando una hilera y profundamente implantados en la mandíbula. Adicionalmente, es posible confirmar que este nuevo taxón presenta dientes mandibulares de talla irregular, formando largos colmillos anteriores y pequeños y regulares dientes posteriores, muy parecidos a los encontrados en *Chiromystus*, *Cladocyclus*, *Proportheus*, *Unamichthys* y las Formas A y B de la Cantera Tlayúa.

Aún cuando el limitado material asignado a la Forma *C a* no permita elaborar una mayor descripción, éste es propuesto como un nuevo taxon debido a otro rasgo, la presencia de mellas en la superficie lingual sólo en la base de los dientes pequeños y regulares colocados en la parte posterior del mandibular. Estas mellas han sido observadas los saurodóntidos ocupando la base de todos los dientes mandibulares, premaxilares y maxilares (Bardack y Sprinkle, 1969); en donde además, todos los dientes son de aspecto y talla regulares.

## DISCUSIÓN

Existen numerosos rasgos que permiten diferenciar las formas ictiodectiformes aquí descritas de aquéllas previamente establecidas (ver Capítulo 4). Dado que, estas diferencias son discutidas ampliamente en el Capítulo 6, la presente discusión sólo incluye los rasgos más sobresalientes que demuestran la singularidad de los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa y permiten reconocerlas como nuevos taxa.

La inclusión de las especies descritas en este trabajo dentro del Orden ictiodectiformes está bien fundamentada. Los rasgos diagnósticos de este orden (Bardack y Sprinkle, 1969; Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986; Maisey, 1991; entre otros), discutidos e ilustrados en la introducción de este trabajo (Figura 1.2), están presentes parcial o totalmente en las especies ictiodectiformes provenientes de la Cantera Tlayúa. Por un lado, *Unamichthys espinosai* y las formas llamadas *A a*, *A b* y *B a* son conocidos por ejemplares completos y bien conservados que muestran los rasgos externos distintivos de este orden. En estas especies, como el resto de los ictiodectiformes en donde la forma del cuerpo es conocida, el cuerpo es alargado y uniformemente profundo, las aletas están dispuestas sobre los bordes corporales, las aletas dorsal y anal que están opuestas entre sí y colocadas en la parte posterior del cuerpo, y la aleta caudal es amplia y profundamente furcada (Figura 5.15, también véase Figura 1 en el Anexo II y Figuras 5.1, 5.2, 5.7, 5.11). Adicionalmente, es posible observar en todas estas formas ictiodectiformes tlayuanas la presencia de un etmopalatino bien osificado (Figura 5.3 en Anexo II y Figuras 5.2, 5.4, 5.8, 5.10) y urales extendidos lateralmente cubriendo la cara lateral de las primeras vértebras preurales (Figura 7 en Anexo II y Figuras 5.6 y 5.13).

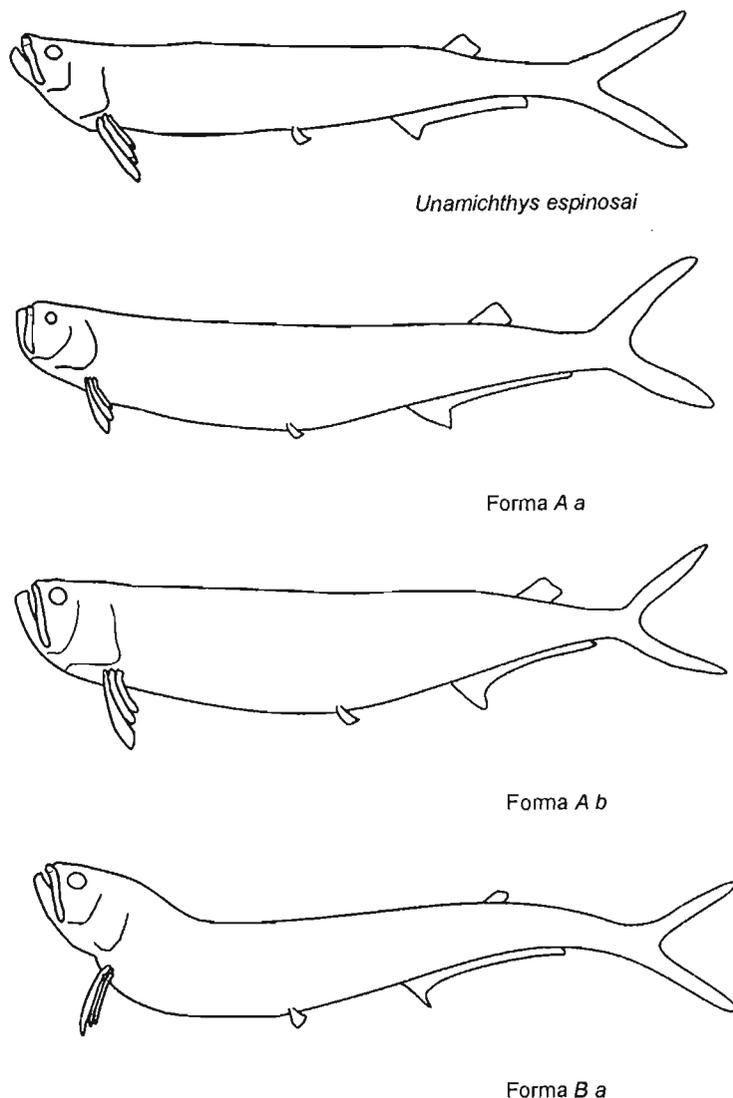


Figura 5.15.- Esquemas de los géneros ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa

Respecto a la unión medio ventral de los coracoides, es necesario notar que este rasgo es difícil de observar en fósiles no conservados en tercera dimensión, como ocurre con las formas ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa aquí descritas (que se conservan preferentemente en posición lateral y que están fuertemente comprimidos); sin embargo, el aspecto general del coracoides en *Unamichthys espinosai*, *A a*, *A b* y *B a* (Figure 4 en el anexo II y Figuras, 5.2, 5.8 es comparable a aquel encontrado en otras formas ictiodectiformes bien establecidas en donde esta unión entre coracoides esta ampliamente documentada (i.e. *Cladocycclus* (AMNH 3875, AMNH 19129; AMN H11992; Maisey, 1991,

fig. en pág. 197)., lo que sugiere que estas especies tlayuanas los coracoides también debieron estar unidos en un plano medio ventral.

Los ictiodectiformes se caracterizan por presentar una sola hilera de dientes en el maxilar, premaxilar y dentario (Patterson y Rosen, 1977). Esto ocurre con los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa; sin embargo, en estos peces los dientes del maxilar y dentario presentan un arreglo peculiar, ya que a lo largo de su única línea de dientes hay regiones en donde éstos están tan cercanamente implantados que eventualmente se enciman o sobrepone entre sí (Figuras 3 y 5 en Anexo II y Figuras 5.5, 5.12 y 5.14). Aunque este rasgo es muy frecuente en los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, eventualmente también puede ser observado en *Cladocyclus* (en AMNH 12709) y *Thrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 27).

*Unamichthys espinosai* fue identificado como una forma intermedia entre los ictiodectiformes jurásicos y cretácicos (Alvarado-Ortega, 2004). Por un lado, en las formas Jurásicas los parietales no están fusionados, el maxilar es estrecho, curvo y su articulación con el premaxilar se lleva a cabo a través de un proceso pequeño que es notablemente menos profundo que el resto del maxilar y la forma del dentario es burdamente triangular debido a que su borde alveolar es curvo e inclinado anteriormente debido a que la sínfisis dentaria es poco profunda con respecto al proceso coronoideo (Figuras 5.16 y 5.17). Por otro lado, en los ictiodectiformes cretácicos previamente conocidos, los parietales están fusionados, el proceso articular anterior del maxilar es tan elevado como la porción media de este hueso (por lo que su forma aunque ligeramente curva es uniformemente profunda) y el dentario es rectangular (la sínfisis es profunda, aproximadamente igual a la presente en el proceso coronoideo). *Unamichthys* fue propuesto como un nuevo género por ser el primer ictiodectiforme en donde se observó la presencia conjunta de parietales no fusionados, dentario rectangular y maxilar uniformemente profundo.

En los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa el maxilar, que es recto y uniformemente profundo como en otros géneros cretácicos, presenta una mella o muesca sobre la región dentada anterior (Figura 5.18), en donde la superficie de este hueso es más delgada. En otros ictiodectiformes esta muesca no está presente, el maxilar presenta una superficie externa continua o lisa.

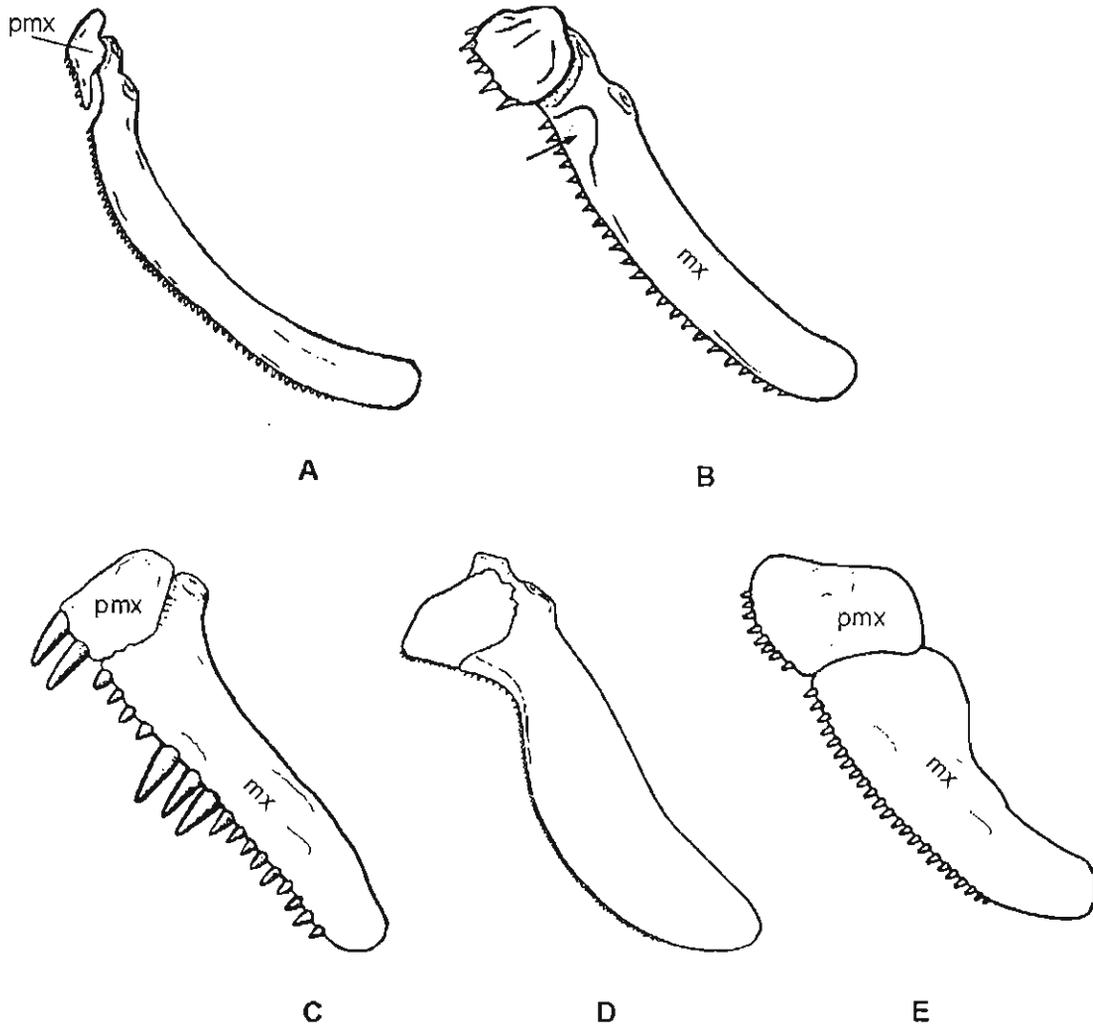


Figura 5.16.- Tipos de mandíbula superior en los ictiodectiformes. A) Estrecho anteriormente (en *Allothrissops*, basado en Patterson y Rosen, 1977, fig. 5). B) Uniformemente profundo con mella semicircular en la superficie externa (indicado por la flecha) (reconstrucción a partir de Forma B a de la Cantera Tlayúa aquí descrita, basado en CT 2950, Fig. 5.11). C) Profunda e la parte anterior (en *Xiphactinus*, basado en Bardack, 1965, fig. 9). D) Anteriormente profunda con dentición reducida (en *Gillicus*, basado en Bardack, 1965, fig. 20 A). E) Anteriormente muy profundo (en *Saurodon*, basado en Stewart, 1900, pl. LV).

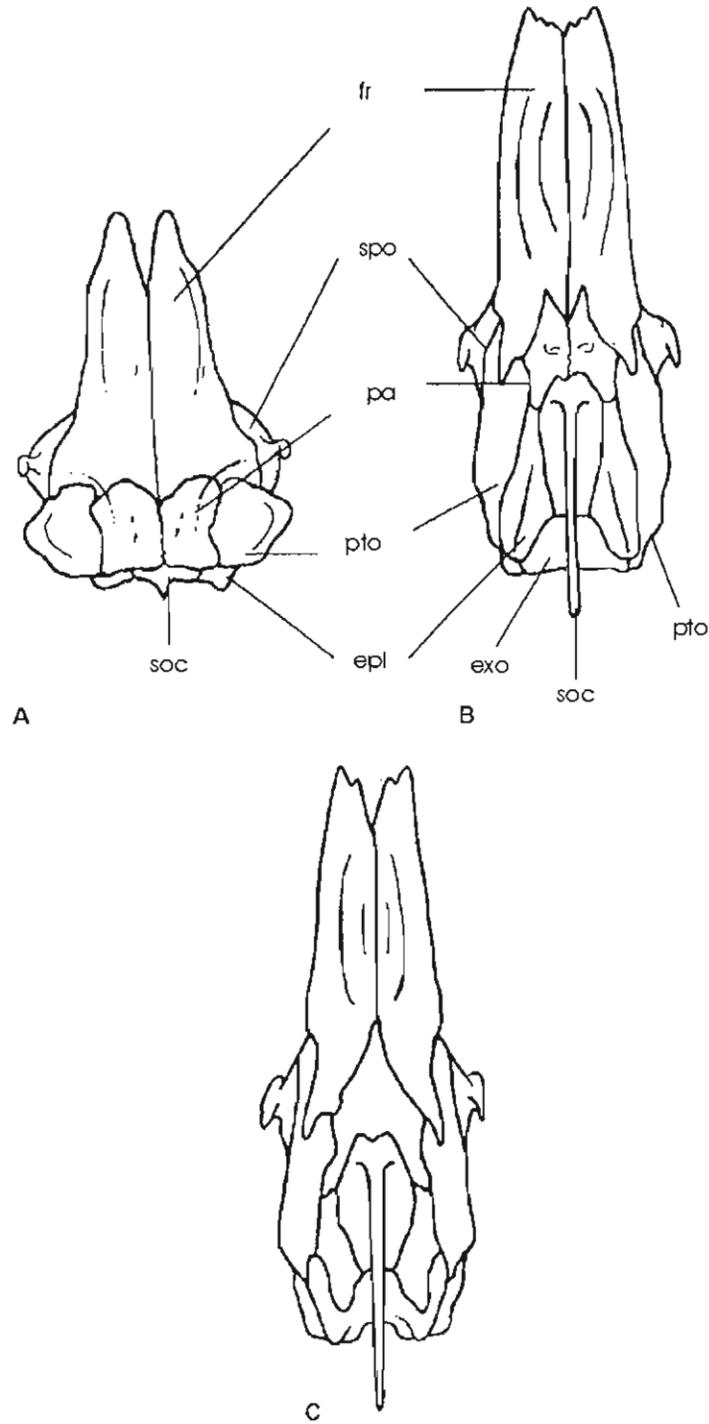
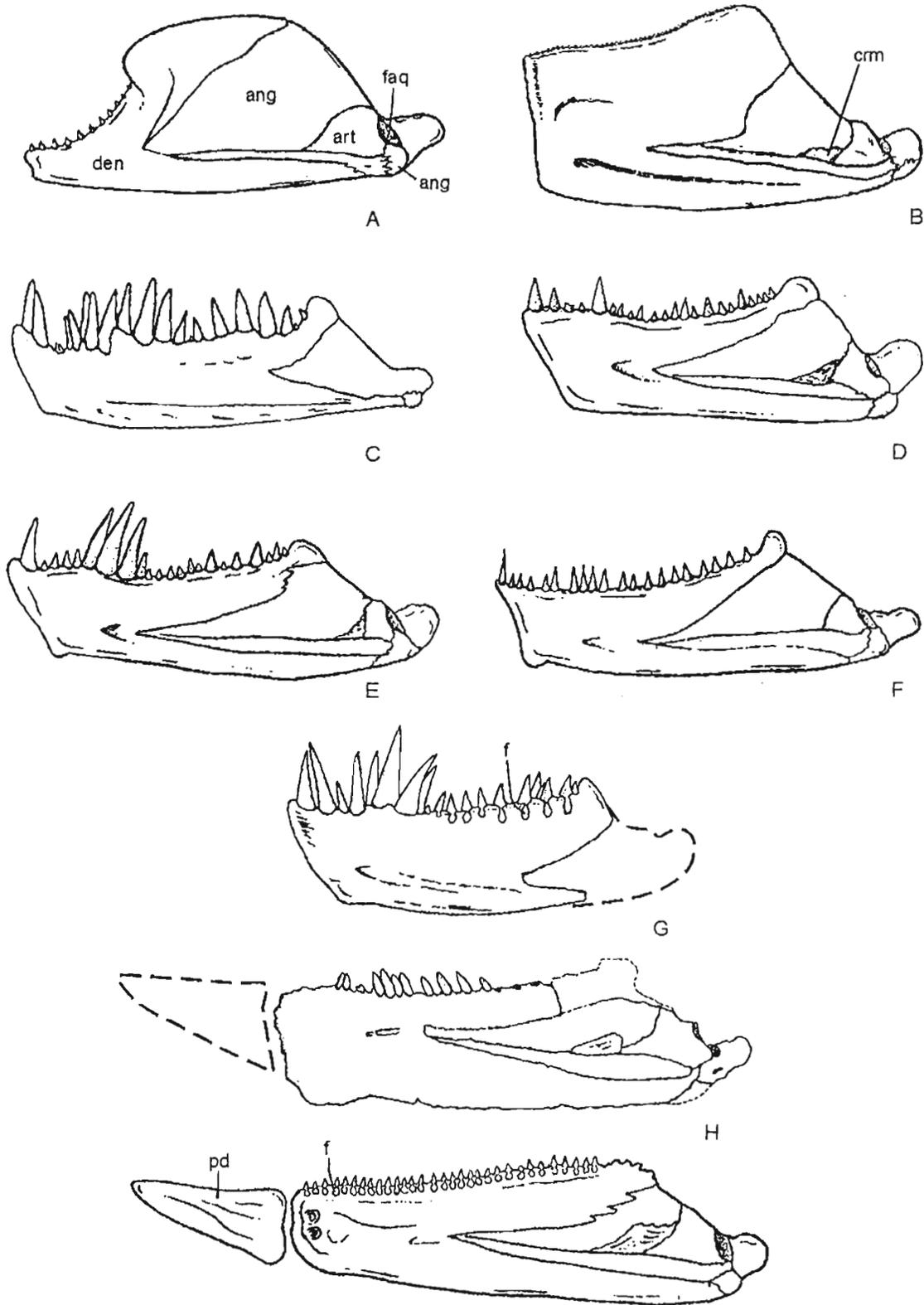


Figura 5.17.- Cráneos en los ictiodectíformes en vista dorsal, A) *Occithrissops* (tomado de Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 25). B) en CT 2950, aquí nombrado como forma B a, Fig. 5.11). C) *Cladocycclus* (tomado de Patterson y Rosen, 1977, fig. 4).



*Unamichthys espinosai* y las formas *A* y *B*, comparten la combinación de caracteres arriba mencionada, descrita parcialmente por Alvarado-Ortega (2004). La distinción entre estas formas ictiodectiformes está fundamentada en el número de centros vertebrales (veáse Tabla 5.1 y Figura 5.16); *Unamichthys* es uno de estos ictiodectiformes que mayor número de vértebras presenta (78-80), seguido por la Forma *B a* (68) y las dos especies descritas como parte de la Forma *A* (55-57). Por otro lado, las dos especies agrupadas en la Forma *A*, se diferencian por el aspecto de los dientes, *A a* presenta dientes más finos mientras que en *B a* los dientes son notablemente más fuertes.

El número total de vértebras mostrado por *Unamichthys* (78-80) representa un carácter único (Alvarado-Ortega, 2004). Por un lado, esta cantidad no se había sido reportada anteriormente en ningún otro Ictiodectiforme (Figura 5.18). Por otra parte, *Unamichthys* posee 45-46 vértebras abdominales que representa una condición intermedia entre el número encontrado en *Ichthyodectes* (41-44), *Prymnetes* (50) y *Xiphactinus* (52-57). Además, esta especie posee 32-34 vértebras caudales que representan el mayor número hasta ahora registrado, rebasando registro máximo anterior de 29-33 vértebras caudales observado en *Xiphactinus*.

Aunque el número total de vértebras mostrado por la Forma *A* (incluyendo *A a* y *A b*) (55-57) es cercana al rango encontrado en ictiodectiformes jurásicos (*Thrissops*, *Allothrissops*, *Occithrissops* y *Antarctithrissops*), el cual es poco usual entre los ictiodectiformes cretácicos (Tabla 5.1 y Figura 5.19). Por un lado, esta cantidad de vértebras de la Forma *A* es intermedia entre *Chiromystus* (género con 40-50 vértebras totales (menor cantidad conocida en este Orden) y las otras formas Cretácicas que presentan cantidades mayores (desde 63 hasta 100 o más) (Tabla 5.1).

---

Página anterior:

*Figura 5. 18.- Mandíbula inferior en los ictiodectiformes en vista lateral interna excepto C. A) Allothrissops (reconstruido a partir de Patterson y Rosen, 1977, figs. 8A y 9A). B) Gillicus (tomado de Bardack, 1965, fig. 20B). C) CT 4903, especie A a de Tlayúa (ver Fig. 5.5). D) Xiphactinus (tomado de Stewart, 1900, pl. XXXV). E) CT 1538, especie B a de Tlayúa (ver Fig. 5.11). F) Cladocyclus (tomado de Patterson y Rosen, 1977, fig. 8C). G) CT 4017, especie C a de Tlayúa (basado en Fig. 5.13, invertido). H) Prosaurodon (modificado de Stewart, 1999, figs. 2-4). I) Saurodon (tomado de Bardack y Sprinkle, 1969, Figs. 5-6).*

Especies:	VERTEBRAS			Referencias:
	Abdominales	Caudales	Totales	
<i>Allothrissops mesogaster</i>	30-33	26-29	58-61	1
<i>Allothrissops regleyi</i>	27-29	25-28	53-54	1
<i>Allothrissops salmonelus</i>	35	27-28	62-63	1
<i>Antarctithrissops</i>	33-35	22-23	56-57	2
<i>Cladocyclus gardneri</i>	37	27	64	3
<i>Cooyoo australis</i>	≈ 38	?	más de 65	4
<i>Chirocentrites coroninii</i>	33	28	61-62	5
<i>Chirocentrites neocomiensis</i>	28	32	60?	5
<i>Chirocentrites vexillifer</i>	36	28	64	6
<i>Chiromystus alagoensis</i>	21-23	27	48-50	7
<i>Chiromystus mawsoni</i>	28	22	50	8
<i>Chiromystus woodwardi</i>	19	21	40	8
<i>Eubiodectes libanicus</i>	37	28	65	3
<i>Faugichthys loryi</i>	?	?	?	8
<i>Gillicus arcuatus</i>	42	27	69	5
<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	41-44	26-27	68-72	5
<i>Occithrissops willsoni</i>	33	25	58	8
<i>Proportheus kameruni</i>	32	26	63	3
<i>Prosaurodon pygmeus</i>	?	?	?	15
<i>Prymnetes longiventer</i>	50	25	75	10
<i>Saurocephalus lanciformis</i>	?	?	?	11
<i>Saurodon leanus</i>	?	?	99-101	11
<i>Thrissops cirinensis</i>	28	25	53	12
<i>Thrissops formosus</i>	33-35	26-28	59-61	12
<i>Thrissops subovatus</i>	32-34	28-29	61-63	1, 12
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	70	más de 30	prox. 100	13, 16
<i>Xiphactinus audax</i>	52-57	29-33	85-90	5
Saurodóntido de Nardo	59	31	92	14
ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa				
<i>Unamichthis espinosai</i>	45-46	32-34	78-80	16
Forma A a	31-33	22-23	55-57	Este trabajo
Forma A b	33	23	55	
Forma B a	40	28	68	
Forma C a	?	?	?	

Tabla 5.1.- Distribución de vértebras en los ictiodectiformes. El número dado en la columna de vértebras caudales incluye las dos vértebras urales. Mismos datos utilizados en la Figura 5.18.

Referencias: 1) Nybelin (1964); 2) Arratia et al. (2004); 3) Maisey (1991); 4) Lees y Bartholomai (1986, p. 185 y fig. 8); 5) Bardack (1965); 6) Taverne (1986); 7) Schaeffer (1947); 8) Silva-Santos (1949); 9) Taverne y Chanet (2000); 10) Schaeffer y Patterson (1984, fig. 8); 11) Bardack y Sprinkle, 1969); 12) Taverne (1977); 13) Blanco y Cavin (2003); 14) Taverne (2000); 15) Stewart, 1999; 16) Alvarado-Ortega, 2004, observaciones personales.

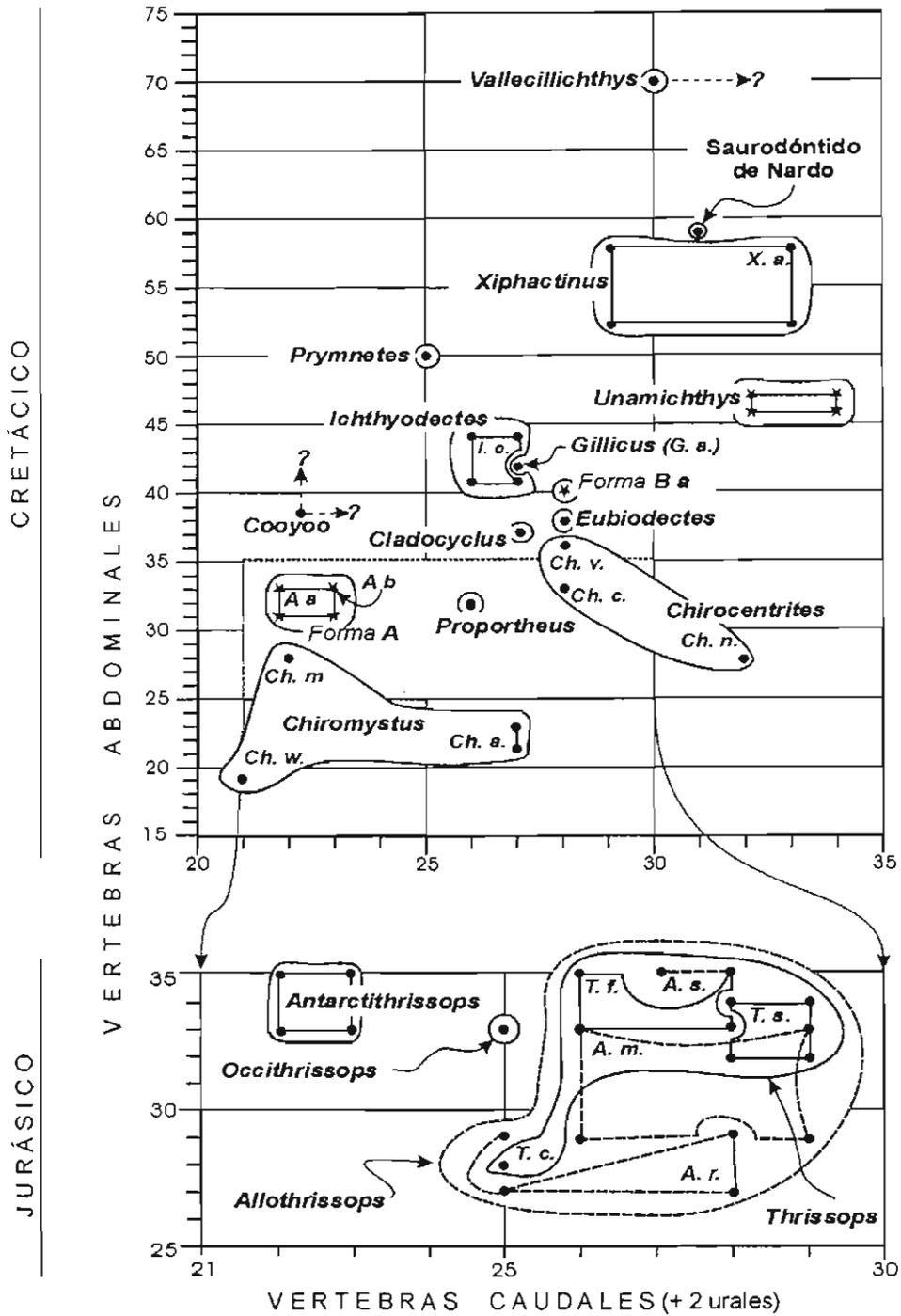


Figura 5.19.- Número de vértebras caudales (incluyendo las urales) versus vértebras abdominales en los ictiodectiformes. Las áreas y barras representan el rango conocido de las especies referidas. Las formas de la Cantera Tlayúa están marcadas con estrellas (abreviaciones basadas en especies de la Tabla 5.1).

En relación con el número de vértebras de la forma *B a* de la Cantera Tlayúa (65-69), cabe señalar que, este rango difiere de aquel observado en otros ictiodectiformes tlayuanos y es comparable al observado en *Eubiodectes* e *Ichthyodectes*, géneros ictiodectiformes cretácicos (Figura 5.19).

A pesar de que la Forma *C a* es descrita tan sólo por un hueso dentario aislado, es posible reconocerla como un nuevo género Ictiodectiforme dadas las características peculiares que presenta este taxón y que permiten diferenciarla fácilmente de cualquiera de los otros géneros ictiodectiformes (véanse Figuras 5.14 y 5.18). Respecto a la presencia de forámenes en los dientes dentarios posteriores de *C a*, es necesario señalar que, forámenes semejantes han sido previamente observados y reconocidos como un rasgo derivado compartido por *Saurodon* y *Saurocephalus* (Bardack y Sprinkle, 1969, Stewart, 1999), no observado hasta ahora en ninguna otra forma Ictiodectiforme. En estos géneros tales forámenes están presentes en la base de todos los dientes del maxilar, premaxilar y dentario, no tan sólo en algunos de ellos como ocurre en la forma *C a* de la Cantera Tlayúa. Por otro lado, en la Forma *C a* de la Cantera Tlayúa no hay rasgos que señalen la presencia de un hueso predentario; en cambio en *Saurodon*, *Saurocephalus* y *Prosaurodon* este hueso edentado está presente y es considerado como un rasgo diagnóstico de la Familia Saurodontidae *sensu* Stewart (1999).

### ANÁLISIS FILOGENÉTICO

#### Historia de la taxonomía del Orden Ichthyodectiformes

Es necesario revisar la historia de la taxonomía de los ictiodectiformes debido a que este grupo está constituido por un mosaico de formas que no siempre fueron consideradas como parte de un mismo taxón, a las cuales ahora se agregan las 5 especies de la Cantera Tlayúa aquí descritas.

Cuando *Saurocephalus* Harlan, 1824, el primer ictiodectiforme en ser nombrado, fue descrito a partir de un fragmento de maxilar con sólo algunos dientes recolectado en una localidad incierta en Nebraska o Iowa, Estados Unidos de Norteamérica, se pensó que éste pertenecía a algún reptil del grupo de los ichthyosaurios (Harlan, 1824). Algunos años después, una forma semejante, *Saurodon* Hays, 1830, fue considerada y descrita como un pez. Cope (1871 b) y Stewart (1899) agruparon a estos dos géneros en la Familia Saurodontidae; sin embargo, Zittel (1888) y Berg (1940) consideraron que este taxón debería llamarse Familia Saurocephalidae. Aunque, Bardack y Sprinkle (1969) reconocieron que el nombre de este grupo debería ser el adoptado por Berg y Zittel, dado que *Saurocephalus* fue descrito en primer lugar, en este trabajo se prefiere el uso del término Saurodontidae debido a que ha sido ampliamente utilizado por otros autores más recientes (i.e. Patterson y Rosen, 1977; Taverne, 1986; Maisey, 1991; Taverne, 1997; Stewart, 1999).

La Familia Ichthyodectidae fue establecida por Crook (1892), para incluir a *Ichthyodectes*, *Xiphactinus* y *Gillicus*. Las similitudes y posibles relaciones entre esta familia y los saurodóntidos fueron reconocidas rápidamente y aún antes del establecimiento formal del Orden Ichthyodectiformes, se hicieron varios intentos por dejar manifiesto este hecho.

Poco después, Loomis (1900) y Woodward (1901) retomaron las ideas de Heckel (1849) uniendo a los saurodóntidos e ictiodéctidos hasta entonces conocidos a la Familia

Chirocentridae, caracterizada por Cuvier y Valenciennes (1846) a partir de *Chirocentrus dorab*, un clupeido reciente habitante del Océano Indico. De acuerdo con Woodward (1901), la Familia Chirocentridae agrupa algunas otras formas fósiles (*Cladocyclus* Agassiz, 1841; *Chirocentrites* Heckel, 1849; *Chirocentrus* Cuvier, 1817; *Chiromystus* Cope, 1886; *Ichthyodectes* Cope, 1870; *Platinx* Agassiz, 1835; *Portheus* Cope, 1872; *Saurocephalus* Harlan, 1824; *Saurodon* Hays, 1830; y *Spathodactylus* Pictet, 1858). Años más tarde, a los chirocéntridos de Woodward (1901) fueron agregados *Proportheus* Jaekel, 1909, y *Pachythrissops* Woodward, 1919.

Aunque la similitud entre saurodóntidos e ictiodéctidos quedó registrada en la hipótesis de Woodward (1909, 1919); casi medio siglo después Berg (1940) separó a estos grupos. Este último autor, separó a los saurodóntidos (= Familia Saurocephalidae) de otras formas fósiles que fueron reagrupadas en la Familia Ichthyodectidae; mientras que las formas recientes quedaron reunidas en la Familia Chirocentridae; en este nuevo orden taxonómico las familias Ichthyodectidae y Chirocentridae fueron agrupadas en el Suborden Chirocentroidea.

A finales de la primera mitad del siglo XX, Saint Seine (1949) reconoció que *Thrissops* (hasta entonces considerado como un leptolépido) forma parte de la Familia Chirocentridae de Woodward (1919), tal y como lo habían sospechado otros autores (Heckel, 1856; Woodward, 1895). Este autor, también estableció una hipótesis evolutiva de esta familia a partir de teleósteos más primitivos (leptolépidos) sin reconocer o mencionar a *Saurodon* y *Saurocephalus* (Figura 6.1). Pocos años más tarde, Chang (1963) incluyó a *Mesoclupea* Ping y Yen, 1933, como un chirocéntrido, y Nybelin (1964) erigió el género *Allothrissops* a partir de formas anteriormente consideradas como parte del género *Thrissops*.

Justo a la mitad de la década de 1960, Bardack (1965) realizó un estudio monográfico de la Familia Chirocentridae *sensu* Saint-Seine (1949), considerándola como parte del Suborden Chirocentroidea *sensu* Berg (1940). Además este autor, elaboró una hipótesis alterna para explicar las relaciones evolutivas de los chirocéntridos y colocó a *Platinx* fuera parte del grupo (Fig. 6.1).

Cavender (1966) comparó la aleta caudal de *Xiphactinus*, *Ichthyodectes*, *Gillicus*, *Chirocentrus* y otros teleósteos, comprobando que sólo en los primeros tres géneros los

urales están dispuestos sobre la superficie lateral de las vértebras preurales. Desgraciadamente, este autor, no llevó más lejos sus observaciones; sin embargo, más tarde este rasgo de la aleta caudal fue reconocido como una sinapomorfía (Patterson y Rosen, 1977), lo cual permitió reconocer por primera vez la naturaleza singular de los ictiodectiformes y separarlos de cualquier otro grupo de teleósteos.

Greenwood y colaboradores (1966:360) rechazaron la idea de que los chirocéntridos fósiles de Saint-Seine (1949) y Bardack (1965) estén relacionados con los clupeomorfos y sugirieron que éstos (a los que llaman simplemente Ichthyodectidae) podrían estar relacionados con los Osteoglossomorfos. Rápidamente esta idea fue retomada por Romer (1966), quien propuso unificar a los Ichthyodectidae [chirocéntridos fósiles de Bardack (1965)] y Saurocephalidae *sensu* Berg (1940) en el Suborden Ichthyodectoidei, dentro del Orden Osteoglossomorfos. Este nuevo esquema de las relaciones de los ictiodéctidos fue apoyada por Taverne (1973, 1975 a y b, 1979, 1986).

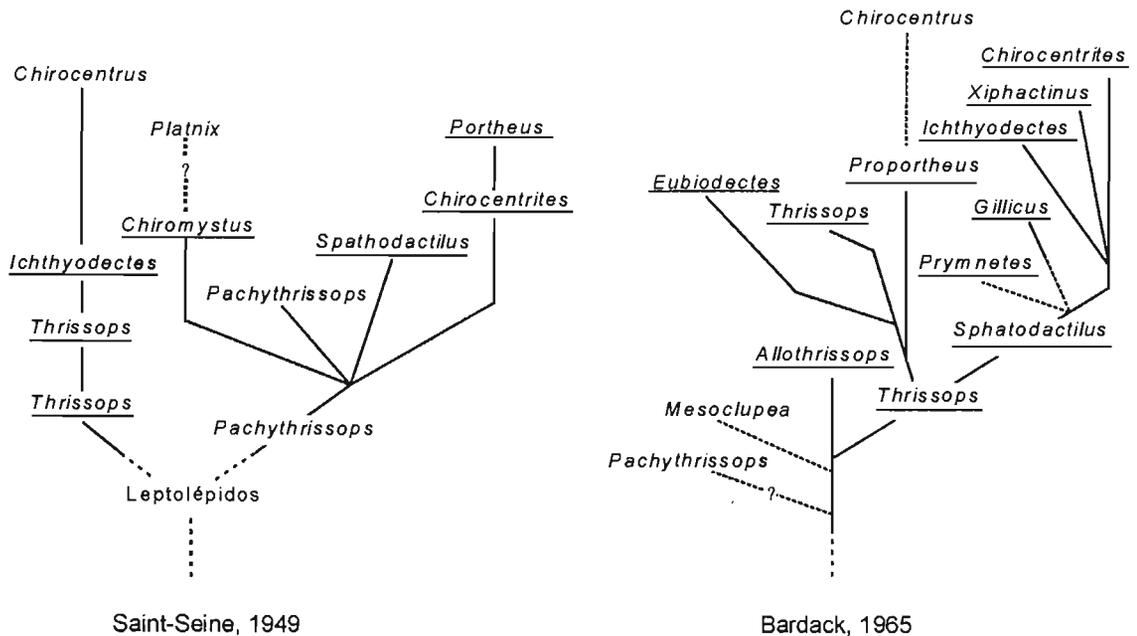


Figura 6.1. Hipótesis de las relaciones evolutivas de algunos géneros ictiodectiformes (subrayados) anteriormente considerados como parte de la Familia Chirocentridae (modificado a partir de Bardack, 1965, figs. 2 y 3 respectivamente) que incluye formas que actualmente son consideradas como parte del ictiodectiformes (ver texto).

Cuando, Bardack y Sprinkle (1969) establecieron el Orden Ichthyodectiformes, considerando a los Ictiodectoidei de Romer (1966), señalaron que no existían elementos suficientes para unir este grupo dentro de los grandes taxones de teleósteos reconocidos (i.e. Clupeomorfos, Osteoglossomorfos, Elopomorfos) considerándolo como un grupo *incertae sedis*.

Danilchenco (1968) y Forey (1977) señalaron que *Platinx* no es parte de la Familia Chirocentridae *sensu* Saint-Seine (1949). En la década de 1970, quedó demostrado que *Pachythrissops* no es un Ictiodectiforme (Nybelin, 1971; Forey, 1973). Aunque, Taverne (1975) propuso que *Allothrissops* no es un Ictiodectiforme sino un leptolépido; poco después, Patterson y Rosen (1977:162) confirmaron que esta forma jurásica es parte de este orden de peces, excluyendo de éste a *Mesoclupea*.

Patterson y Rosen (1977) lograron reconocer las sinapomorfías que sustentan la naturalidad o monofilia del Orden Ichthyodectiformes. Al mismo tiempo, este par de autores también se dieron a la tarea de descubrir las relaciones filogenéticas entre géneros ictiodectiformes (Figura 6.2), estableciendo que este grupo está conformado por dos subgrupos: 1) Suborden Ichthyodectoidei, nombrado previamente por Romer (1966), que reúne a todos los ictiodectiformes, y 2) Suborden Allothrissopoidei, que incluye a *Allothrissops*. Desde que fue publicado éste, el primer análisis filogenético que involucró al Orden Ichthyodectiformes, nuevos géneros han sido incluidos en este grupo y consecuentemente nuevas hipótesis filogenéticas han surgido (Figura 6.3). *Occithrissops* fue descrito y establecido como un género *incertae sedis* (Schaeffer y Patterson, 1984). Taverne (1986) colocó a *Spathodactylus* como sinónimo de *Chirocentrites*.

Silva-Santos (1949) sugirió que *Chiromystus* es sinónimo de *Cladocyclus* y propuso el género *Itaparica* para incluir a *Chiromystus (Cladocyclus) woodwardi* (Silva-Santos, 1986). Aunque la primera de estas propuestas fue aceptada por algunos autores (i.e. Patterson y Rosen, 1977); recientemente, Maisey (1991) restableció el género *Chiromystus* incluyendo a *Ch. woodwardi*, consideró que *Proportheus* es sinónimo de *Cladocyclus* y colocando a estos peces junto a *Chirocentrites* dentro de la Familia Cladocyclidae. Recientemente, Alvarado-Ortega (2004) analizó esta propuesta demostrando que *Proportheus* es un taxón válido, distinto de *Cladocyclus*, y señaló que Cladocyclidae es un grupo artificial o no natural.

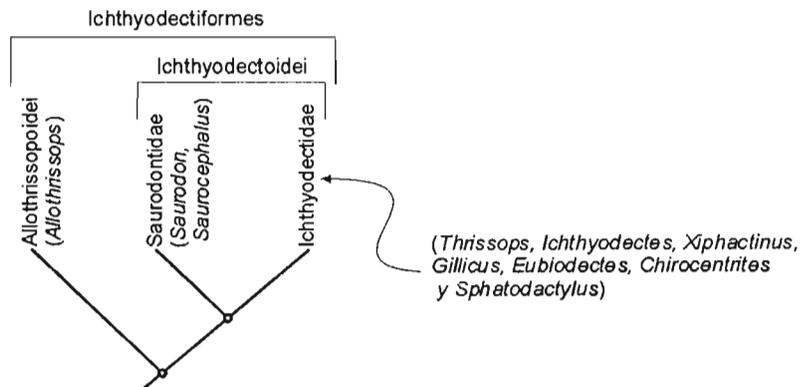


Figura 6.2. Relaciones filogenéticas de los ictiodectiformes según Patterson y Rosen (1977, texto).

Aunque, *Prosaurodon* Stewart, 1999, y *Faugichthys* Taverne y Chanet, 2000, fueron incluidos como parte del Orden Ichthyodectiformes con base en análisis filogenéticos; la inclusión de *Vallecillichthys* Blanco y Cavin, 2003, *Antarctithrissops* Arratia et al., 2004, y *Unamichthys* Alvarado-Ortega, 2004, como formas de este mismo grupo sólo fue apoyada en la revisión de los rasgos diagnósticos ictiodectiformes y de los taxones que incluye.

En términos generales, las relaciones filogenéticas de los ictiodectiformes propuestas por Taverne (1986) y Maisey (1991) son semejantes (Figura 6.3). En ambos trabajos, *Gillicus*, *Ichthyodectes* y *Xiphactinus* forman el grupo más derivado, mientras que *Thrissops* está ubicado como una forma primitiva y *Cladocyclus*, *Chiromystus* y *Chirocentrites* aparecen como formas intermedias. Ambos esquemas difieren en cuanto a la inclusión de *Allothrissops*, para Taverne (1975,1977,1986) esgrime como argumento de esta exclusión la aparente inexistencia del etmopalatino en este género; sin embargo, otros autores (Patterson y Rosen, 1977) indican que este carácter existe en dicho género, al cual incluyen como una forma primitiva del orden. En el árbol filogenético publicado por de Taverne (1986), la posición de los saurodóntidos no se presenta, pero según el autor éstos debieron ramificarse en el árbol a partir de la posición de *Thrissops* (Figura 6.3). En la hipótesis propuesta por Maisey (1991), los saurodóntidos (*Saurodon* y *Saurocephalus*) se sitúan como el grupo hermano de los ictiodéctidos (*Gillicus*, *Ichthyodectes* y *Xiphactinus*), se erige la Familia Cladocyclidae (incluyendo *Cladocyclus*, *Chiromystus* y *Chirocentrites*) y, además, las formas más primitivas (*Allothrissops* y *Thrissops*) o desconocidas (*Eubiodectes*) se reúnen en una politomía.

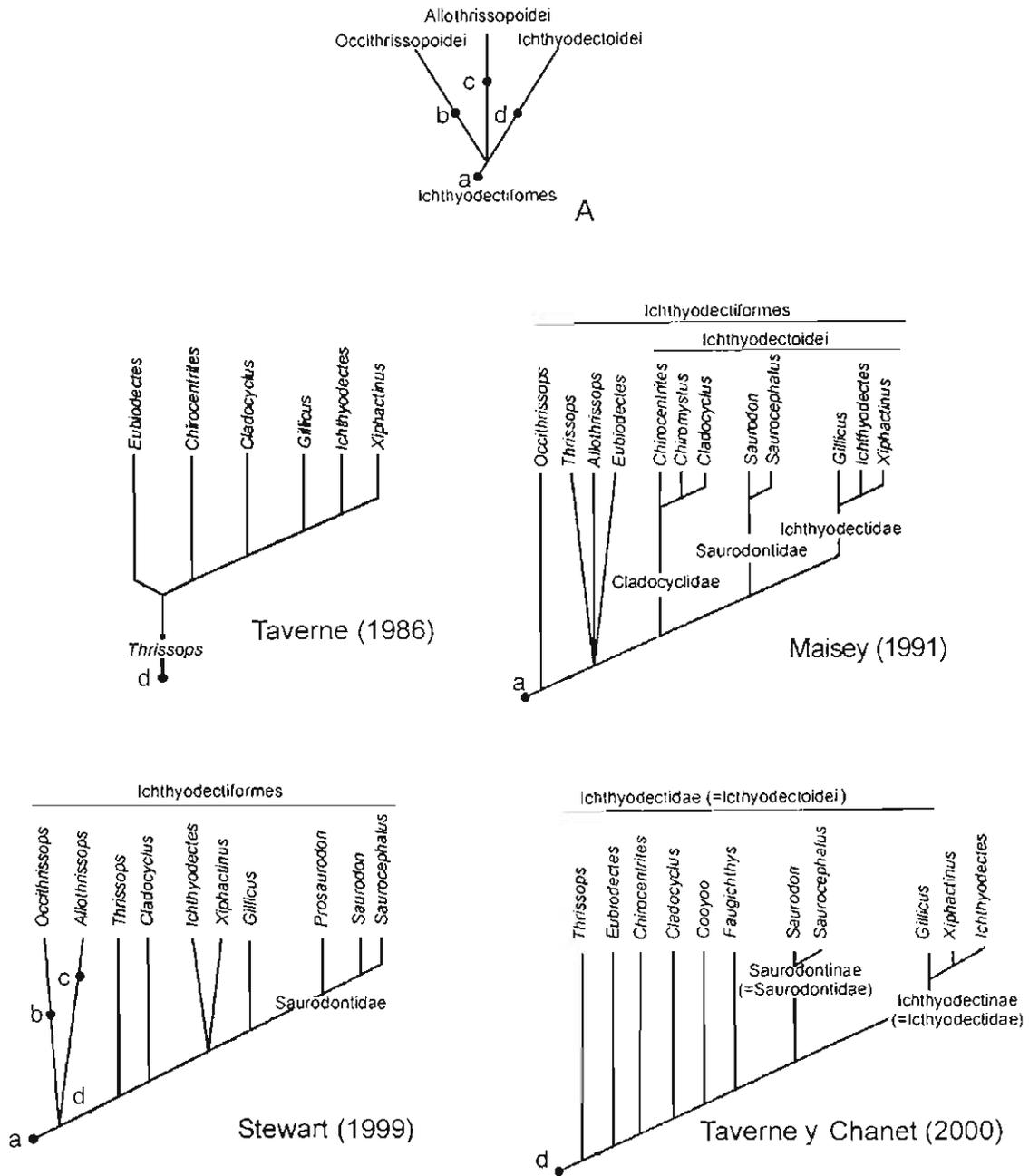


Figura 6.3. Hipótesis filogenéticas de los ictiodectiformes. A) Esquema general de las relaciones de los ictiodectiformes (tomado de Alvarado-Ortega, 2004, fig. 9) Las rangos taxonómicos mayores son indicados por las letras: a = Orden Ichthyodectiformes, b = Suborden Occithrissopoidei, c = Suborden Allothrissopoidei, d = Suborden Ichthyodectoidei.

Stewart (1999) llevó a cabo el análisis filogenético del Orden Ichthyodectiformes más formal que hasta el momento se haya elaborado; en sus resultados (Figura 6.3) sobresale la presencia de una nueva composición de la Familia Saurodontidae (*Prosaurodon*, *Saurodon* y *Saurocephalus*) y la disgregación de *Xiphactinus*, *Gillicus* e *Ichthyodectes*, que según otros autores forman la Familia Ichthyodectidae.

La inclusión de *Faugichthys* como un ictiodectiforme fue sostenida por un análisis filogenético en donde Taverne y Chanet (2000) retomaron parte de las ideas plasmadas en las hipótesis de Taverne (1986) y Maisey (1991) (Figura 6.3).

De acuerdo con Arratia (1977, 2000 a y b) y Arratia y colaboradores (2004), dos teleósteos jurásicos de Europa, *Pachythrissops propterus* y *Ascalabos voelki*, forman parte del Orden Ichthyodectiformes. En el presente estudio *Pachythrissops* es excluido como parte de este grupo siguiendo las conclusiones de Nybelin (1971), Forey (1973) y Stewart (1999). Respecto a *A. voelki*, los autores señalados mantienen a esta especie como parte del género *Ascalabos*, que de acuerdo con Stewart (1999) no es un ictiodectiforme; además estos autores incluyen a esta especie como la forma basal de los ictiodectiformes sin señalar un cambio de la diagnóstico del orden que permita tal inclusión.

Recientemente, Cavin y Forey (2004) reportaron que emprendieron la revisión y redescrición de *Eubiodectes*; sin embargo, hasta ahora no se han publicado los resultados de su trabajo.

#### CARACTERES INCLUIDOS EN EL PRESENTE ESTUDIO FILOGENÉTICO

Gran parte de los caracteres y estados de carácter incluidos en el análisis filogenético elaborado en el presente trabajo y discutidos a continuación fueron previamente utilizados en análisis semejantes por Taverne (1986); Taverne y Chanet (2000), Maisey (1991), Stewart (1999) y Alvarado-Ortega (2004). En este trabajo *Chirocentrites* se caracterizó a partir de *Chirocentrites vexillifer*, dado que *Ch. neocomiensis*, *Ch. calvolini?* y *Ch. coroninii* (especie tipo de este género) no se conocen bien.

## Proporciones generales del cuerpo y las aletas

**1. Posición de la aleta dorsal** — Este carácter fue incluido en los análisis filogenéticos llevados a cabo por Maisey (1991:207, carácter 3) y Stewart (1999).

En diversos grupos de teleósteos primitivos (por ejemplo, los leptolépidos, según Arratia, 1997; Lauder y Liem, 1983) el cuerpo es fusiforme y la aleta dorsal está colocada en oposición a las aletas pélvicas, en la región abdominal y media del cuerpo. La modificación en la forma del cuerpo y distribución de las aletas está vinculada con cambios en la forma de nadar de los peces y con sus hábitos alimenticios.

De acuerdo con Webb (1984), los peces especialistas en la aceleración tienen un cuerpo alargado y poco profundo con aletas impares (anal y dorsal) colocadas en la parte posterior del cuerpo y un pedúnculo caudal poco profundo (ver Capítulo 4 y Figura 6.4). Estas características están presentes en los ictiodectiformes y son consideradas como rasgos derivados entre los teleósteos primitivos y diagnósticos de este orden de peces Mesozoicos (Patterson y Rosen, 1977).

La posición posterior de las aletas impares en los peces ictiodectiformes fue señalada por Bardack y Sprinkle (1969) y Patterson y Rosen (1977) como un rasgo diagnóstico de este orden. Esta característica está bien documentada en todos los ictiodectiformes excepto en *Saurodon*, *Prosaurodon*, *Saurocephalus*, *Faugichthys* y *Cooyoo*, en donde las aletas dorsal y anal no han sido adecuadamente observadas. A pesar de que, en la descripción de *Occithrissops* se señala que la aleta dorsal está colocada por arriba de las vértebras 39-40, justo por detrás del origen de la aleta anal, sus autores ilustran un ejemplar que muestra los orígenes de estas aletas completamente opuestos (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 22 B). En otros ictiodectiformes, el origen de la aleta dorsal está colocado por detrás del origen de la aleta anal (ver descripciones y figuras en el Capítulo 4 de este trabajo; Arratia et al., 2004, fig. 6; Teverne, 1997, fig. 1; y Weiler, 1922, fig. 1).

De acuerdo con lo anterior, quedan definidos los siguientes estados de carácter:

- 0) Aleta dorsal en la parte media del cuerpo, opuesta al abdomen y adelante de la aleta anal.

- 1) Aleta dorsal en la parte posterior del cuerpo, atrás del abdomen, su origen se opone al origen de la aleta anal.
- 2) Aleta dorsal colocada en la parte posterior del cuerpo, atrás del abdomen, su origen está por detrás del origen de la aleta anal.

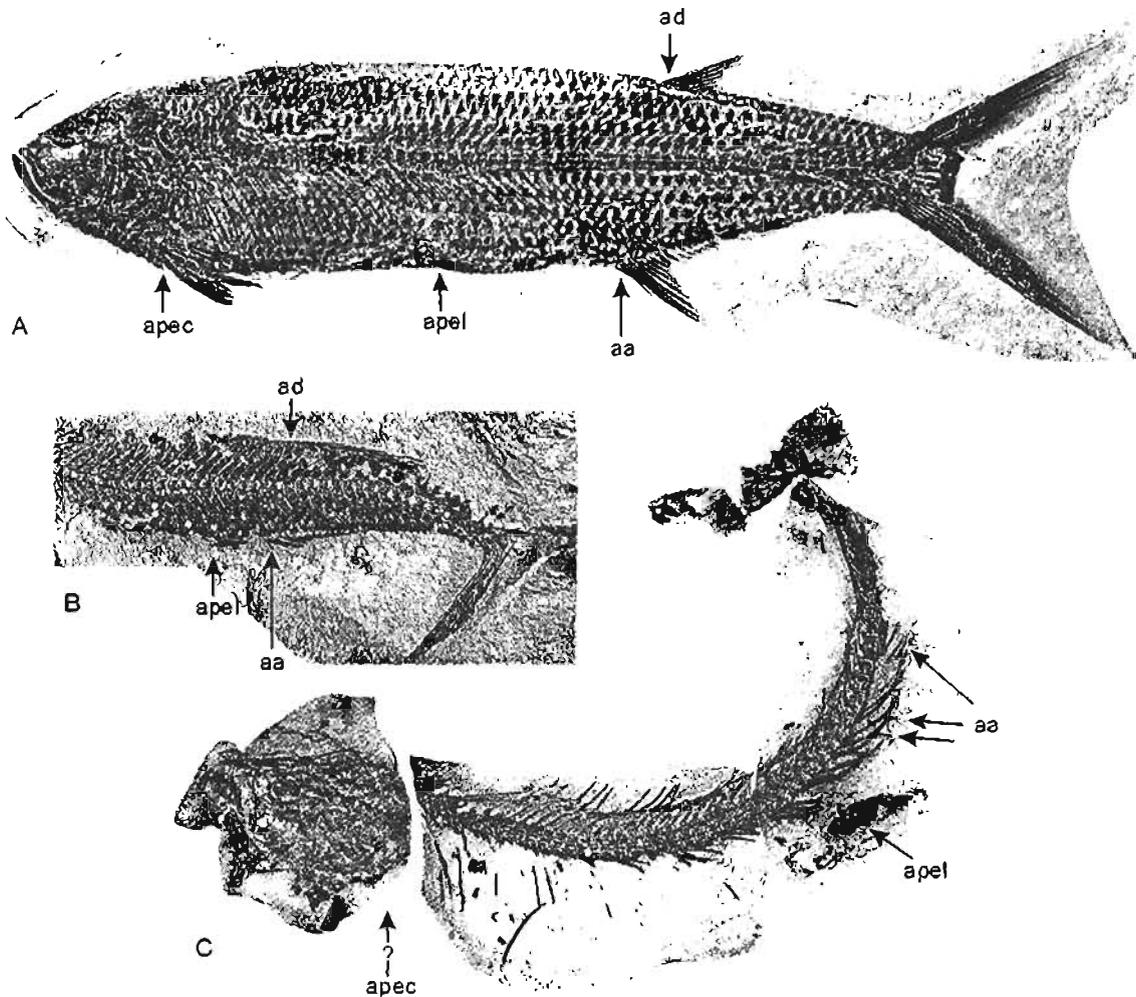


Figura 6.4. Posición de las aletas pélvicas en los ictiodectiformes. Las aletas pélvicas pueden estar colocadas en la parte media del cuerpo, cerca de dos veces más alejadas de la cintura pectoral que del origen de la aleta anal, como en *Thriops formosus* (A), o estar colocadas aún más cerca de la anal como en *Chirocentrites vexillifer* (B) y *Cooyoo australis* (C). En C la posición de la aleta anal está definida por los pterigióforos anales señalados (tomadas de Tischlinger, 1998, taf. 3; Arambourg, 1954, pl. VI, fig. 4; Lees y Bartholomai, 1987, fig. 8, respectivamente).

**2. Posición de la cintura pélvica** — Este carácter fue incluido en la hipótesis de las relaciones filogenéticas de *Unamichthys* publicado por Alvarado-Ortega (2004).

Al igual que en el caso anterior, este rasgo puede ser polarizado tras observar las hipótesis filogenéticas de los teleósteos recientemente publicadas (i.e. Arratia, 1996, 1997; Lauder y Liem, 1983; Patterson y Rosen, 1977). En estas hipótesis los teleósteos basales (i.e. leptolépidos) presentan la cintura pélvica colocada en la parte media del cuerpo aproximadamente a la mitad de la longitud estándar, lo que permite definir como estados derivados a cualquier posición de la cintura pélvica distinta a ésta. De acuerdo con Webb (1984), los peces especialistas en la aceleración muestran cinturas pectorales colocadas en la parte posterior del cuerpo, estando más cercanas al origen de la aleta anal que a la cintura pectoral; mientras que en aquellos peces altamente especializados en maniobrar, la cintura pélvica esta colocada anteriormente, más cerca de la cintura pectoral que de la aleta anal.

En los ictiodectiformes donde la posición de la cintura pectoral está documentada, ésta siempre está colocada más cerca del origen de la aleta anal que de la cintura pectoral. En *Allothrissops*, *Chiromystus*, *Eubiodectes* (observado en AMNH "Eubiodectes"), *Occithrissops*, *Thrissops*, *Proportheus* (observado en AMNH 8394), la cintura pectoral está colocada muy cerca de la mitad de la longitud estándar del cuerpo y la distancia cintura pectoral-cintura pélvica es casi dos veces la distancia cintura pectoral-origen de la aleta anal, (Alvarado-Ortega, 2004). Esta observación es igualmente válida para *Antarctithrissops* (Arratia, et al, 2004, fig. 6), los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa aquí descritos excepto la Forma C a, caracterizada sólo por un dentario aislado (Figura 5.22) y *Saurodon* [la posición de la cintura pélvica en LACM 127978 (\*), también citado por Stewart (1999:350), está colocada muy cerca de la mitad de la longitud estándar del cuerpo].

De acuerdo con Alvarado-Ortega (2004), en *Cladocycclus*, *Ichthyodectes*, *Xiphactinus*, *Gillicus* y *Prymnetes*, así como en *Vallecillichthys* (Figura 4.17), *Chirocentrites* y *Cooyoo* (Figura 6. 4), la cintura pélvica está colocada más cerca de la aleta anal, siendo la distancia cintura pectoral-cintura pélvica 3 veces o más la

---

\* Imágen publicada en la página [www.nhm.org](http://www.nhm.org) que está a cargo de The Natural History Museum of Los Angeles County Foundation.

distancia cintura pectoral-origen de la aleta anal (Véase descripciones y figuras en el Capítulo 4). La posición de la cintura pélvica no se conoce en *Prosaurodon*, *Saurocephalus*, *Faugichthys* y la Forma C de la Cantera Tlayúa.

De acuerdo con lo anterior, los estados de carácter que muestra la posición de la aleta dorsal considerados en este trabajo son los siguientes (ver Figura 6.4):

- 0) Cintura pélvica en la parte media del cuerpo (la distancia cintura pectoral-cintura pélvica es dos veces o menos la distancia cintura pélvica-origen de la aleta anal).
- 1) Cintura pélvica colocada atrás de la parte media del cuerpo (la distancia cintura pectoral-cintura pélvica es tres veces o más la distancia cintura pélvica-origen de la aleta anal).

**3. Longitud de la aleta anal** — Stewart (1999, carácter 2 en parte) llevó a cabo una revisión de este carácter, mismo que previamente fue incluido en las hipótesis filogenéticas por Taverne (1986:carácter 25), Maisey (1991: carácter 27) y Taverne y Chanet (2000:carácter 38).

De acuerdo con Stewart (1999:350 y 351) en *Gillicus*, *Ichthyodectes*, *Saurodon* y *Xiphactinus* la aleta anal es corta y comprende alrededor de 15 radios y además toda la base de la aleta anal está colocada por delante de la aleta dorsal y se extiende por debajo de 7 vértebras o menos. Esta condición también fue encontrada en *Vallecillichthys* cuya aleta anal comprende entre 11 y 13 radios (Blanco y Cavin, 2003).

En cambio en *Occithrissops*, *Allothrissops*, *Thrissops* y *Cladocyclus* la aleta anal es relativamente más larga (Stewart, 1999:351). Esto también ocurre en los ictiodectiformes de Tlayúa descritos a partir de ejemplares completos, en *Antarctithrissops* (Arratia et al, 2004:fig. 6), *Eubiodectes* (observado en AMNH "Eubiodectes" y Bardack, 1965:35), *Proportheus* (observado en AMNH 8394; y Weiler, 1922:fig. 1, 191961:fig. 3), *Chirocentrites* y *Chiromystus* (Figuras 4.5-4.6). En estos peces la aleta anal está formada de más de 30 radios y su base se extiende más allá de la aleta dorsal. Aunque la aleta anal del único ejemplar conocido de *Prymnetes* no está suficientemente bien conservada y sólo cerca de 12 pterigófilos anales están presentes, es posible deducir que la aleta anal es larga dado que estos elementos

están colocados adelante y atrás de la posición de la aleta dorsal (Figura 4.14). La aleta anal no se conoce en *Cooyoo*, *Faugichthys*, *Prosaurodon* y *Saurocephalus*.

De acuerdo con Wenz (1967:226), en *Leptolepis coryphaenoides* (Teleósteo primitivo considerados como grupo externo en el presente análisis) la aleta anal está compuesta de nueve o diez radios, lo que representa un número menor a aquellos encontrados en los ictiodectiformes donde la aleta anal se conoce. En este contexto, las condiciones de la longitud de la aleta anal de los ictiodectiformes, descritas en el párrafo anterior, se consideran derivadas respecto a la observada en *L. Coryphaenoides*, es decir:

- 0) Aleta anal muy corta (formada por 9-10 radios anales).
- 1) Aleta anal larga (formada alrededor de 30 o más radios anales).
- 2) Aleta anal corta (formada por 13-15 radios anales).

**4. Forma de los primeros radios de las aletas pectorales y pélvicas** — Este carácter fue incluido por primera vez en un análisis filogenético por Taverne y Chanet (2000, caracteres 11 y 12).

Citando a Taverne y Chanet (2000:30-31), los primeros radios pectorales y los radios pélvicos de *Thrissops* tienen “el aspecto general de los teleósteos” y “guardan las proporciones normales” respectivamente; es decir, estos autores proponen que el estado primitivo de la forma de los primeros radios pectorales y pélvicos es el mostrado por los teleósteos primitivos y modernos.

Los radios o lepidotriquios, son elementos de origen dérmico que surgieron de la modificación de las escamas que alguna vez cubrieron los radios espinosos de las aletas de peces muy primitivos (Whithear, 1986). Los lepidotriquios o radios blandos, encontrados comúnmente en los peces actinoptergios, están compuestos de numerosos elementos o segmentos colocados consecutivamente formando dos líneas que se unen lateralmente. Adicionalmente, en el lepidotriquio típico estas dos líneas laterales compuestas de segmentos suelen ramificarse (Figura 6.5 A).

En la mayor parte de los ictiodectiformes, los primeros radios pectorales y pélvicos presentan una sección basal plana (sin segmentos ni ramificaciones) inusualmente ancha y de bordes casi paralelos que abarca casi toda la extensión de esta estructura,

la cual está rematada por una porción distal segmentada y ramificada; la inusual extensión y anchura de esta sección basal, que brinda a estos radios el aspecto de la hoja de una daga (Figuras 4.18 A y 6.5 B), permite caracterizarlos como estructuras derivadas respecto al "aspecto general y las proporciones normales" que los radios pectorales y pélvicos presentan entre los teleósteos.

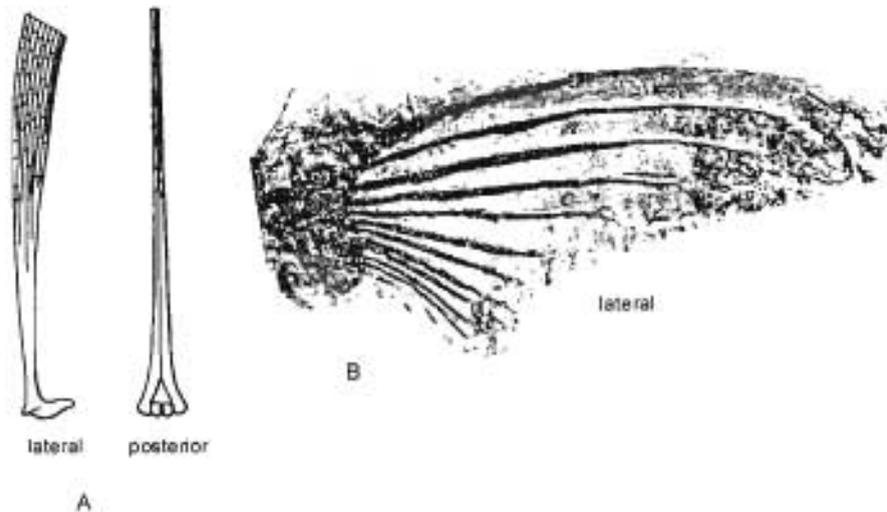


Figura 6.5.- Comparación de los radios pectorales y pélvicos "típicos de los teleósteos" (A) y aquellos radios planos encontrados en la mayoría de los ictiodectiformes (B), aquí mostrados en la aleta pectoral *Chiromystus woodwardi* (tomados respectivamente de Bond, 1996, fig. 2-26, y Silva-Santos, 1949, est. IV, fig. 3).

A pesar de que, Taverne y Chanet (2000) consideraron que los primeros radios pélvicos y pectorales de *Thrissops* poseen la forma primitiva arriba descrita; en este trabajo se considera que este género comparte con otros ictiodectiformes el aspecto ancho y plano en estos radios, de acuerdo con las ilustraciones proporcionadas por Nybelin (1964, 1958) y Tischlinger (1998). Por otro lado, en los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa excepto la Forma C a, caracterizada a partir de un dentario aislado, se ha observado la forma de hoja de daga en los primeros radios pectorales y pélvicos, tal y como ocurre en, *Cladocyclus*, *Chirocentrites*, *Chiromystus*, *Gillicus*, *Eubiodectes*, *Occithrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984: fig. 23 A), *Proportheus*, *Vallecillichthys*, *Xiphactinus* (véase descripciones genéricas e ilustraciones en el Capítulo 4 de este trabajo) y *Allothrissops* (Nybelin, 1964: tlf. VII). Este rasgo también ha sido descrito en *Saurodon* (Bardack y Sprinkle, 1969: 323), *Prosaurodon* (Stewart, 1999: 347) y *Cooyoo*

(Lees y Bartholomai, 1987:184-185, fig. 8). Por otro lado, aunque en *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004: 47) los primeros radios de la aleta pectoral son los más gruesos no es posible definir si estos tienen el aspecto plano y ancho de otros ictiodectiformes arriba descritos. Finalmente, las aletas pectorales y pélvicas tampoco se conocen en *Faugichthys*, *Saurocephalus*.

Dado en contexto anterior, los estados de carácter definidos arriba para el aspecto de los primeros radios pectorales y pélvicos son (Figura 6.5):

- 0) Primeros radios pectorales y pélvicos con el aspecto general presente en los teleósteos.
- 1) Primeros radios pectorales y pélvicos con el aspecto de daga (anchos y planos).

#### Cráneo

**5. Posición de los huesos del techo del cráneo** — Alvarado-Ortega (1998 a, 2004) y Taverne y Chanet (2000, carácter 4) reconocen dos condiciones distintivas de los huesos que conforman el techo del cráneo de los ictiodectiformes. En la primera de estas condiciones, presente en *Leptolepis coryphaenoides* (Wenz, 1967: pl. XLI) (considerado como grupo externo en este trabajo), *Occithrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 25), *Allothrissops* y *Antarctithrissops* (Arratia, et al., 2004: 46, figs. 5 y 7), el supraoccipital y los epioccipitales son huesos relativamente pequeños y cortos que se ubican sobre el borde posterior del cráneo, por lo que los parietales están colocados cerca de este borde (Figura 5.17 A). En la otra condición, considerada derivada, el supraoccipital y los epioccipitales son relativamente más largos (vistos dorsalmente), lo que provoca que el extremo anterior de los parietales, que están alejados del borde posterior del cráneo, este colocado más cerca del borde posterior de la órbita ocular (Figura 5. 24 B y C; Stewart, 1999, fig. 7; visible lateralmente en Figura 6.6).

Es posible reconocer el estado derivado de la posición de los huesos del techo del cráneo, arriba descrito, en las ilustraciones y/o descripciones publicadas de prácticamente todos los ictiodectiformes conocidos (Silva-Santos, 1949, 1950; Patterson y Rosen, 1977; Lees y Bartholomai, 1987; Taverne, 1977, 1986; Taverne y Chanet, 2000; Stewart, 1999, Alvarado-Ortega, 2004; entre otros), incluyendo a los descritos en este trabajo, excepto por el ejemplar llamado Forma C a y *Prymnetes*.

El techo del cráneo no se conoce en *Thrissops*; sin embargo, los parietales colocados justo por detrás de la órbita ocular (Figura 6.6), que puede ser tomado como evidencia de que los epioccipitales y el supraoccipital son huesos relativamente largos, han sido documentados por diversos autores (Nybelin, 1964; Taverne, 1977; Schaeffer y Patterson, 1984; entre otros). El mismo caso ocurre con *Eubiodectes*, en el que Patterson y Rosen (1977:92) observaron un supraoccipital alargado (también observado en el ejemplar AMNH “Eubiodectes”).

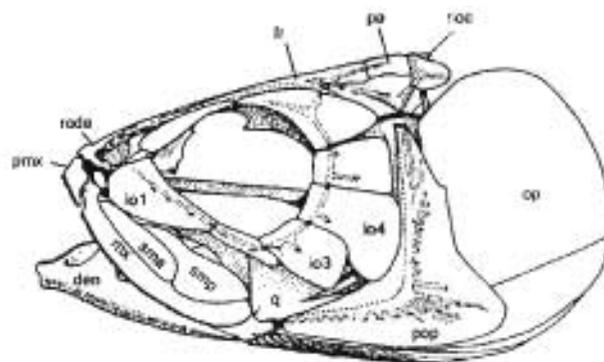
Los estados de carácter del tamaño de la cresta supraoccipital arriba definidos son (Figuras 5.17 y 6.6):

- 0) Epioccipitales y supraoccipital cortos, parietales cerca del borde posterior del cráneo.
- 1) Epioccipitales y supraoccipital relativamente más largos, parietales colocados justo por detrás del borde posterior de la órbita ocular (alejados del borde posterior del cráneo).

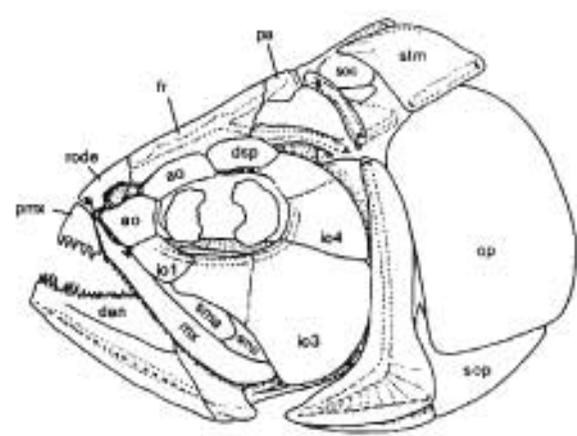
**6. Tamaño de la cresta supraoccipital** — Un carácter que posiblemente esté ligado a la modificación de los huesos del techo del cráneo (arriba descrito como estado derivado del carácter 5) involucra el desarrollo de una cresta supraoccipital triangular y grande en los ictiodectiformes en donde el supraoccipital es un hueso alargado (Figuras 5.17 y 6.6).

En *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004), así como en *Occithrissops* y *Allothrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984) el supraoccipital está reducido y la cresta supraoccipital es muy pequeña o prácticamente inexistente, tal y como ocurre entre los teleósteos primitivos, incluyendo a los leptolépidos.

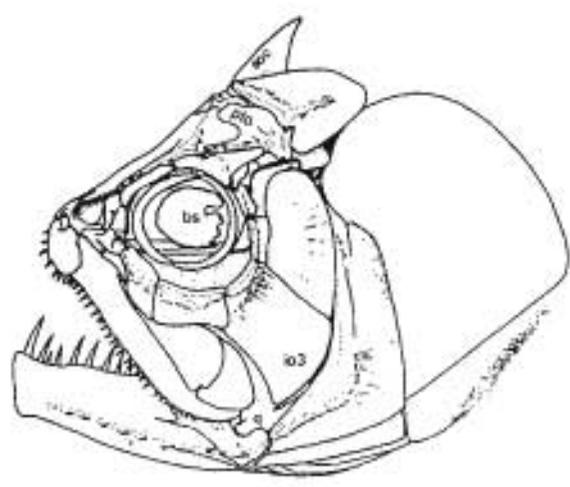
Maisey (1991, carácter 6) consideró que la presencia de una cresta supraoccipital grande y triangular es un rasgo derivado. Esta condición ha sido documentada en *Thrissops*, *Ichthyodectes*, *Xiphactinus*, *Gillicus*, *Chiromystus*, *Chirocentrites*, *Proportheus*, *Cladocyclus*, *Cooyoo*, *Vallecillichthys*, *Eubiodectes*, *Saurodon* (Bardack y Sprinkle, 1969; Blanco y Cavin, 2003; Lee y Bartholomai, 1984; Patterson y Rosen, 1977; Silva-Santos, 1949; Taverne, 1986; entre otros), así como en *Prosaurodon* y *Saurocephalus* (Stewart, 1999). La cresta supraoccipital está bien desarrollada en



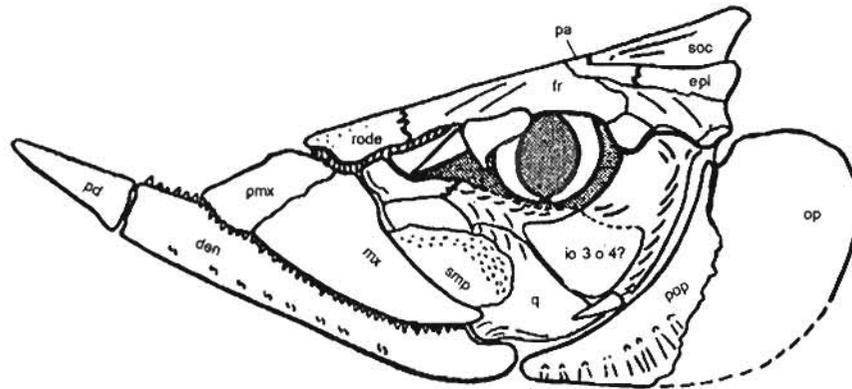
*Aliothrissops mesogaster*



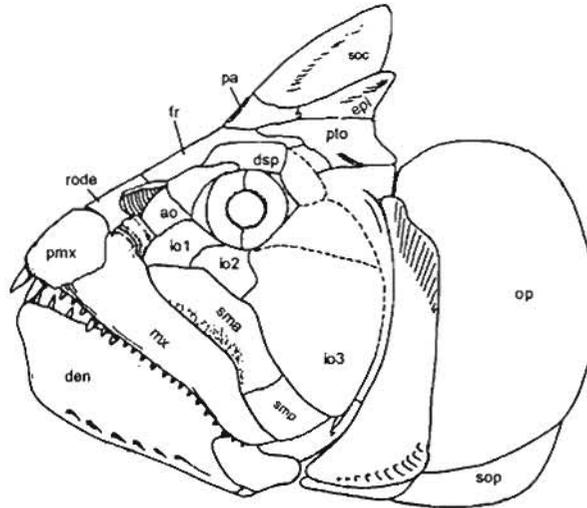
*Thrissops formosus*



*Cladocyclus*



*Saurodon leanus*



*Xiphactinus audax*

Figura 6.6 - Reconstrucción de la cabeza de varios ictiodectiformes (en orden desde la página anterior a la presente y de arriba para abajo, estas imágenes fueron tomadas de Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 24 A; Taverne, 1977, fig. 5; Patterson y Rosen, 1977, fig. 1; Bardack y Sprinkle, 1969, fig. 5; Bardack, 1965, fig. 9)

todos los ictiodectiformes hasta ahora reconocidos en la Cantera Tlayúa excepto por la Forma C a, caracterizada a partir de un dentario aislado (Figura 3 y 4 en Anexo II, Figuras 5.4 y 5.10). En *Faugichthys* y *Prymnetes* (Figura 4.8 y 4.14, respectivamente), ambos géneros monoespecíficos conocidos por ejemplares únicos, el tamaño de la cresta supraoccipital no puede discernirse con precisión, aunque en el primero de éstos géneros el supraoccipital es alargado y en su plano longitudinal dorsal puede

observarse la base de una cresta supraoccipital grande (Taverne y Chanet, 2000, fig. 3).

Los estados de carácter definidos arriba para el tamaño de la cresta supraoccipital son (Figuras 5.17 y 6.6):

- 0) Cresta supraoccipital no desarrollada o muy pequeña.
- 1) Cresta supraoccipital bien desarrollada (triangular y comparativamente muy grande).

**7. Fusión de los parietales** — En los teleósteos primitivos, como los leptolépidos, los parietales son huesos pareados y en vista dorsal están unidos a través de una sutura media; la fusión de estos huesos es considerada como un rasgo derivado (Patterson y Rosen, 1977:93; Stewart, 1999:353) que genera una sola estructura que algunos autores (i.e., Taverne, 1986) llaman mesoparietal (véase Figura 5.17).

Entre los ictiodectiformes se han observado ambos estados (Figura 5.17); los parietales están separados en *Allothrissops* (Patterson y Rosen, 1977:93), *Thrissops* (Saint-Seine, 1949:288), *Occithrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 25) y los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, *Unamichthys* y las formas *A a*, *A b* y *B a* (Figuras 3 y 4 en Anexo II, 5.3, 5.4 y 5.10).

Por otro lado, los parietales están fusionados en *Eubiodectes* (Patterson y Rosen, 1977: 92-93), *Chirocentrites* (Taverne, 1986), *Cooyoo* (Lees y Bartholomai, 1987), *Faugichthys* (Taverne y Chanet, 2000). Bardack (1965) ilustró parietales fusionados en *Xiphactinus*, *Ichthyodectes* y *Gillicus*. Stewart (1999:340) confirmó esta condición en *Saurodon*, *Prosaurodon* y *Saurocephalus*. Recientemente, Blanco y Cavin (2003) reconocieron los parietales fusionados en *Vallecillichthys*. Aunque, el hecho de que *Chiromystus* y *Proportheus* hayan sido propuestos repetidas veces como sinónimos de *Cladocyclus* (Silva-Santos, 1950; Bardack, 1965; Maisey, 1991, en parte; entre otros) sugiere que estos dos géneros presentan parietales fusionados, como en el caso bien documentado de *Cladocyclus* (Patterson y Rosen, 1977), después de revisar los ejemplares incluidos como material comparativo en este trabajo y la literatura disponible, no hay evidencias que demuestren la condición de los parietales en ambos géneros. Finalmente, la condición de los parietales no se conoce en el material

disponible de *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004), *Prymnetes* (Figura 4.14), y la Forma C a, proveniente de la Cantera Tlayúa y descrita en este trabajo.

Los estados de carácter definidos para la condición de los parietales arriba descritos son:

- 0) Parietales no fusionados.
- 1) Parietales fusionados (formando el mesoparietal).

**8. Canal sensitivo parietal** — Este rasgo fue incluido en la hipótesis filogenética de Taverne y Chanet (2000, carácter 10). De acuerdo con estos autores, en *Thrissops* los poros del canal sensitivo parietal están alineados formando líneas de poros ("pit-lines") en la superficie dorsal de estos huesos. Esta línea de poros del canal sensitivo también está presente en *Leptolepis coryphaenoides* (Wenz, 1967:199 y fig. 86), especie considerada en el presente trabajo como grupo externo. Aunque, Schaeffer y Patterson (1984), no describieron pit-lines en los parietales de *Occithrissops*, sus ilustraciones muestran que en este género al menos hay algunos poros del canal sensitivo presentes en la parte dorsal (véase Figura 5.17). Todos los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa conocidos por ejemplares completos, también muestran, en mayor o menor medida, poros del canal sensitivo en la superficie dorsal de los parietales (Figuras 5.3, 5.4 y 5.10).

El aspecto liso de la superficie dorsal de los parietales se debe a que los poros del canal sensitivos desaparecen. De acuerdo con Taverne y Chanet (2000), esta es una condición derivada de los ictiodectiformes cretácicos (Figura 5.17), incluyendo a *Chirocentrites*, *Cladocycclus*, *Cooyoo*, *Eubiodectes*, *Ichthyodectes*, *Faugichthys*, *Gillicus*, *Saurocephalus*, *Saurodon* y *Xiphactinus*. Aunque, Stewart (1999) no describe la disposición del canal sensitivo parietal en *Prosaurodon*, las ilustraciones que proporciona muestran que la superficie de este hueso es lisa.

La superficie dorsal de los parietales de la Forma C a de la Cantera Tlayúa, *Allothrissops*, *Antarctithrissops*, *Proportheus*, *Prymnetes* y *Vallecillichthys* no se conoce.

Los estados de carácter arriba descritos son:

0) Poros del canal sensitivo parietal presentes formando pit-lines.

1) Poros del canal sensitivo parietal ausentes (parietales con el borde dorsal liso)

**9. Formación de la cresta supraoccipital** — Este rasgo fue previamente discutido por Maisey (1991, carácter 28) y por Stewart (1999, carácter 14).

En los ictiodectiformes con supraoccipital de tamaño reducido (*Allothrissops*, *Occithrissops* y *Antarctithrissops*), tal y como ocurre entre los teleósteos primitivos, como los leptolépidos, no hay participación alguna de los parietales en la formación de la cresta supraoccipital (Figuras 5.17 y 6.6).

En *Ichthyodectes* y *Xiphactinus*; en donde la cresta supraoccipital está bien desarrollada, la parte anterior de esta estructura cuenta con la participación del mesoparietal (= parietales fusionados) (Figuras 5.17 y 6.6). En estos peces, la parte posterior del mesoparietal se eleva posteriormente y se pliega lateralmente formando una delgada quilla media que anteriormente continua la trayectoria seguida por la quilla del supraoccipital que se eleva notablemente en la porción posterior de la cresta supraoccipital (véase además a Bardack, 1965, figs. 5, 6, 9, 14-16). Stewart (1999:354, tabla 2, carácter 14) estableció la participación de los parietales en la formación de la cresta supraoccipital también ocurre en *Saurodon*, *Saurocephalus*, *Prosaurodon* y *Gillicus*. Es notable que en el cráneo de *Prosaurodon* puede observarse una condición aún más extrema, ya que el plegamiento lateral y la elevación que forma la parte posterior de esta cresta involucra la totalidad del mesoparietal y parte anterior de los frontales (Stewart, 1999, figs. 3-5).

Citando a Lees y Bartholomai (1987:180), en *Cooyoo* “los parietales fusionados... forman un domo en la parte media de la superficie del neurocráneo”. Aunque esta descripción no aclara si los parietales de *Cooyoo* forman parte de la cresta supraoccipital o no, este “domo” es muy diferente al delgado pliegue en la parte media del mesoparietal (= parietales fusionados) que se eleva en la parte posterior formando la parte anterior de la cresta supraoccipital, observada en *Xiphactinus* y descrito arriba como una condición derivada. En otros ictiodectiformes con cresta supraoccipital bien desarrollada, la estructura de “domo” observada en el mesoparietal de *Cooyoo* está presente, evidenciando que la cresta supraoccipital esta formada exclusivamente por el plegamiento del supraoccipital. Otras formas en donde los parietales no forman parte

de la cresta supraoccipital son: *Thrissops* (Taverne, 1977), *Vallecillichthys* (Blanco y Cavin, 2003:301), *Cladocycclus* (Patterson y Rosen, 1977, fig. 4), *Chirocentrites* (Taverne, 1986, fig. 2), *Faugichthys* (Taverne y Chanet, 2000, fig. 1 B), *Proportheus* (observado en AMNH 6302, Figura 4.12), los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa aquí descritos a partir de ejemplares completos (Figuras 3 en el Anexo II, 4 5.3) y posiblemente *Prymnetes* (observado con duda en USNM 4090).

Aunque Silva-Santos (1949:6), basado en la comparación de *Chiromystus* con *Portheus* (= *Xiphactinus*), reporta la presencia de “la usual cresta supraoccipital grande” en el primero, sin aclarar como está constituida; sin embargo, AMNH 10016, un ejemplar de *Ch. alagoensis* donde se conserva la impresión de la parte postorbital del cráneo, los parietales no participan en la formación de la cresta supraoccipital. Algo parecido ocurre en el caso de *Eubiodectes* [a pesar de que Patterson y Rosen (1977:92) reportaron la ocurrencia de una cresta supraoccipital grande, no queda claro como está constituida esta estructura], en donde tampoco existe la participación de los parietales (observado en AMNH “Eubiodectes”).

Dado el contexto anterior, los estados de carácter que definen la formación de la cresta supraoccipital son los siguientes (Figuras 5.17 y 6.6):

- 0) Cresta supraoccipital formada por el supraoccipital.
- 1) Cresta supraoccipital formada por el supraoccipital y la parte posterior del mesoparietal (= parietales fusionados).

**10. Cresta epioccipital** – Este carácter fue previamente discutido por Alvarado-Ortega (1998 b) Stewart (2000, carácter 8) y Taverne y Chanet (2000, carácter 5).

En los teleosteos primitivos, incluyendo *Leptolepis* (Patterson, 1975), los epioccipitales son pequeños y están confinados a la parte posterior del cráneo, en donde forman una superficie dorsal continua y lisa, carentes de cualquier estructura sobresaliente. Esta condición primitiva entre los teleosteos también está presente entre los ictiodectiformes más antiguos reconocidos hasta ahora; de acuerdo con las descripciones e ilustraciones disponibles (Nybelin, 1964; Patterson y Rosen, 1977; Schaeffer y Patterson, 1984; Arratia et al., 2004), en *Antarctithrissops*, *Allothrissops* y

*Occithrissops*, los epioccipitales están colocados en la parte posterior del cráneo (véase carácter 5 y Figuras 5.17 y 6.5) y no forman ninguna estructura sobresaliente.

En cambio, en los ictiodectiformes en donde los epioccipitales y el supraoccipital se alargan anteriormente, los parietales (fusionados o no) y los epioccipitales se articulan a ambos lados del supraoccipital y eventualmente se elevan sobre la superficie del cráneo formando un par de masivas crestas epioccipitales a ambos lados de la cresta supraoccipital. Aunque, estas crestas epioccipitales masivas no se conocen en *Pymnetes*, y la Forma C a (aquí descrita); al parecer, éstas están presentes en *Eubiodectes* (observado en AMNH "Eubiodectes"), *Thrissops* y todos los ictiodectiformes cretácicos, incluyendo los otros ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa aquí descritos (Figuras 3 del Anexo II, 5.4) excepto en *Faugichthys* (Taverne y Chanet, 2000:26).

Los estados de carácter que definen la presencia de crestas epioccipitales en los ictiodectiformes son:

- 0) Los epioccipitales no forman crestas.
- 1) Los epioccipitales forman crestas masivas.

**11. Extensión anterior de los epioccipitales** — La extensión anterior que los epioccipitales presentan entre los ictiodectiformes fue analizada previamente por Maisey (1991, caracteres 25 y 29) y Stewart (1999:357)

En *Occithrissops* (Figura 5.17) los epioccipitales son pequeños, cortos y están colocados muy cerca del borde posterior del cráneo (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 25), tal y como ocurre en *Leptolepis coryphaenoides* (Wenz, 1967), otros teleósteos primitivos (Patterson 1975), *Allothrissops* (Patterson y Rosen, 1977, fig. 5) y tal vez *Antarctithrissops* (Figura 4.2). En cambio, entre los ictiodectiformes con cresta supraoccipital grande y los huesos del techo del cráneo alargados (caracteres 6 y 5) los epioccipitales son relativamente más grandes y pueden ser tan largos como el supraoccipital como en *Thrissops* (Taverne, 1977, figs. 6-9), ligeramente más cortos que el supraoccipital como en *Ichthyodectes* (Bardack, fig. 15); o bien, extenderse hasta la mitad del supraoccipital como en *Xiphactinus* (Bardack, 1965, fig. 6), *Cladocyclus* (Patterson y Rosen, 1977, fig. 4), *Cooyoo* (Lees y Bartholomai, 1987, fig.

3), *Vallecillichthys* (Blanco y Cavin, 2003, fig. 2 b3), *Gillicus* (Bardack, 1965, fig. 18), *Saurodon* (Bardack y Sprinkle, 1969, fig. 3), *Prosaurodon* y *Saurocephalus* (Stewart, 1999, figs. 3-7), así como en los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa excepto la Forma C a (Figuras 4 del Anexo II y 5.4,) y muy probablemente en *Chirocentrites* (Taverne, 1986); o aún ser más cortos como en *Faugichthys* (Taverne y Chanut, 2000, fig. 1). En el ejemplar AMNH 6302, representante de *Proportheus kameruni* (Figura 4.12), los epioccipitales están extendidos hasta cerca de la mitad del supraoccipital, tal y como en *Chiromystus* (observado en AMNH 10015) y *Eubiodectes* (observado en AMNH "Eubiodectes" ). Finalmente las características de los huesos del techo del cráneo no son conocidas en *Prymnetes* ni en la Forma C a (descrita en este trabajo), dada la naturaleza fragmentaria del segundo y la fuerte distorsión de la cabeza del único ejemplar conocido del primero.

Dadas las observaciones descritas en los párrafos anteriores los estados de la extensión anterior del epioccipital , aquí reconocidos, son los siguientes:

- 0) Epioccipitales pequeños y cortos, tan largos como el supraoccipital.
- 1) Epioccipitales grandes, alargados hasta el extremo anterior del supraoccipital.
- 2) Epioccipitales grandes y ligeramente más cortos, casi tan extendidos como el supraoccipital.
- 3) Epioccipitales grandes y medianamente alargados, extendidos hasta cerca de la mitad del supraoccipital.
- 4) Epioccipitales grandes y cortos, extendidos por detrás de la mitad del supraoccipital.

**12. Ángulo del paraesfenoideo** — Basado en la información proporcionada por Bardack (1965) y Bardack y Sprinkle (1969), Taverne (1986:48, carácter 23), Lees y Bartholomai (1987), Maisey (1991, carácter 30), Blanco y Cavin (2003), entre otros, y en la revisión del ángulo que se forma entre la sección orbital del paraesfenoideo y la región ótica del cráneo en los ictiodectiformes (Figura 6.7), se concluye que *Xiphactinus* (cerca de 160°), *Ichthyodectes* (149-150°), *Cooyoo* (149°) *Vallecillichthys* (150°) y *Faugichthys* (160°) se distinguen por presentar un ángulo amplio (cerca de 160° y respectivamente) respecto al ángulo es cercano a 130° encontrado en los

leptolépidos (incluyendo incluye a *Leptolepis coryphaenoides* utilizado como grupo externo en el presente análisis), *Cladocyclus*, *Gillicus*, *Saurodon*, y posiblemente *Allothrissops* y *Chirocentrites* (Maisey, 1991:195). Recientemente, Stewart (1999:340) reportó que este ángulo es cercano a  $145^\circ$  en *Saurodon* y *Prosaurodon*.

En AMNH 10964, un ejemplar de *Occithrissops* ilustrado por Schaeffer y Patterson (1984, fig.23 A), es posible observar los rasgos generales de la parte posterior del cráneo incluyendo este ángulo que resulta ser próximo a los  $130^\circ$ . Un ángulo semejante está presente en *Thrissops formosus* (Nybelin, 1964, tfl. 2, fig. 2) y en AMNH 6302, ejemplar de *Proportheus* que muestra la cabeza bien conservada; así como en *Unamichthys*, y las Formas *A a*, *A b* y *B a* de la Cantera Tlayúa, aquí tratadas.

El ángulo del paraesfenoideo es desconocido en *Antarctithrissops*, *Chiromystus*, *Prymnetes*, *Eubiodectes*, *Saurocephalus* y la Forma *C a* de la Cantera Tlayúa, aquí descrita.

Los estados de carácter que definen el ángulo formado entre el paraesfenoideo y el basioccipital (región postorbital del cráneo) en los ictiodectiformes son (Figura 6.7):

- 0) Ángulo del paraesfenoideo agudo (entre  $130^\circ$  y  $145^\circ$ )
- 1) Ángulo del paraesfenoideo plano (entre  $149^\circ$  y  $160^\circ$ )

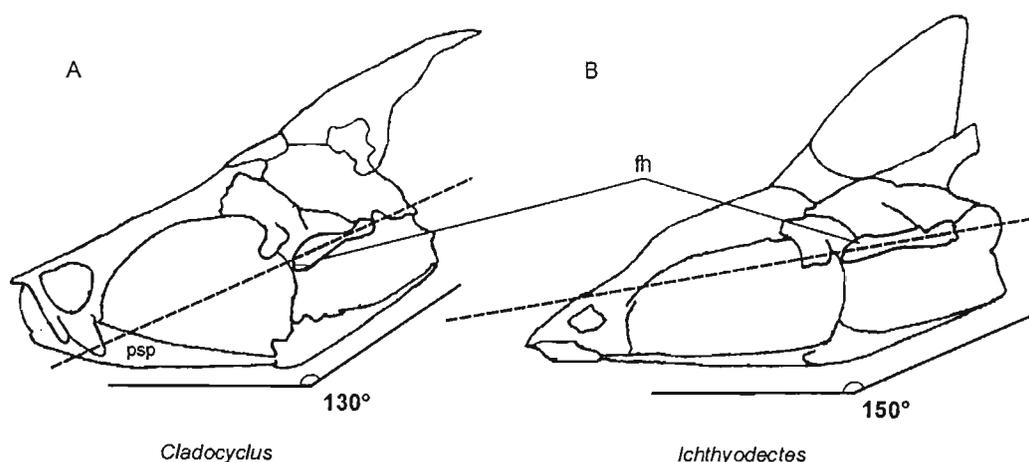


Figura 6.7. Vista lateral del cráneo de *Cladocyclus* e *Ichthyodectes* mostrando los distintos ángulos de la orientación de la fosa hiomandibular (*fh*) y del paraesfenoideo (*psp*) (modificado de Maisey, 1991: fig. superior en página 199).

**13. Cresta paraesfenoideo-basioccipital** — Stewart (1999:357, tab. 2 y carácter 26) observó que en *Saurodon* y *Saurocephalus* la cresta paraesfenoideo-basioccipital es plana y que en *Xiphactinus*, *Gillicus*, *Ichthyodectes*, *Prosaurodon* y *Leptolepis* es aguda. Desgraciadamente este autor no incluyó una descripción amplia de este carácter ni proporcionó una ilustración que pudiera servir como base para llevar un análisis comparativo con otros ictiodectiformes. De acuerdo con este autor los estados de carácter son:

- 0) Cresta paraesfenoideo-basioccipital fuerte y aguda.
- 1) Cresta paraesfenoideo-basioccipital plana

**14. Orientación de la fosa hiomandibular** — Este carácter fue discutido previamente por Maisey (1991, carácter 31), quien consideró que el eje de la fosa hiomandibular orientado de forma casi paralela a la sección orbital del paraesfenoideo observado en *Xiphactinus* e *Ichthyodectes* (Figura 6.7) es un rasgo derivado. Recientemente este rasgo también fue encontrado en *Vallecillichthys* (Blanco y Cavin, 2003, fig. 2b3).

Por otro lado, el eje de esta fosa hiomandibular tiene una disposición oblicua con respecto a la sección orbital del paraesfenoideo en teleósteos primitivos, así como en *Allothrissops*, *Cladocycclus* (Figura 6.7 A), *Chirocentrites*, *Saurodon* y *Gillicus* (Maisey, 1991:195). Esta disposición oblicua también está presente en *Thrissops* (Taverne, 1977, fig. 9), *Cooyoo* (Lees y Bartholomai, 1987:189-190) y *Faugichthys* (Taverne y Chanut, 2000, fig. 3); así como en las formas de la Cantera Tlayúa conocidas por ejemplares completos. Aunque, la orientación de la fosa hiomandibular no ha sido descrita apropiadamente en otros géneros, las ilustraciones disponibles muestran que el eje longitudinal de la región del cráneo que aloja la cabeza del hiomandibular (que se articula con la fosa hiomandibular) es oblicua en *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004, fig. 7), *Chiromystus* (Silva-Santos, 1949, est. II, fig. 2) *Occithrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 23 B), *Prosaurodon* (Stewart, 1999, fig. 3).

La condición primitiva de la fosa hiomandibular también podría estar presente en *Proportheus* (observado en AMNH 6302, Figura 4.12 A) y *Eubiodectes* (observado en AMNH "Eubiodectes". En *Prymnetes* y *Saurocephalus*, como en la Forma C a

proveniente de la Cantera Tlayúa no hay evidencias que permitan conocer la orientación de la fosa hiomandibular.

Los estados de carácter que definen las dos condiciones de la fosa hiomandibular presentes en los ictiodectiformes son (Figura 6.7):

- 0) Eje de la fosa hiomandibular orientado de manera oblicua con respecto a la sección orbital del paraesfenoideo (si su eje longitudinal se proyecta anteriormente atraviesa el paraesfenoideo por abajo de la región etmoidea del cráneo).
- 1) El eje longitudinal de la fosa hiomandibular es casi paralelo a la sección orbital del paraesfenoideo (cuando este eje se proyecta anteriormente atraviesa el paraesfenoideo en la región etmoidea del cráneo).

**15. Intercalar** — Este carácter fue incluido anteriormente en los análisis filogenéticos del Orden Ichthyodectiformes publicados por Maisey (1991, carácter 9), Stewart (1999:353, carácter 9) y Taverne y Chanet (2000, carácter 9) (Figura 6.3). De acuerdo con estos autores, en *Allothrissops* el intercalar es relativamente pequeño, no envuelve el paso de la vena yugular ni forma parte de la fosa hiomandibular, la cual está formada exclusivamente por el proótico, esfenótico, y pterótico, tal y como ocurre en teleósteos primitivos como *Leptolepis* (considerado aquí como grupo externo).

Por otro lado, la condición derivada del intercalar puede ser observada en *Cladocycclus*, *Saurocephalus*, *Saurodon*, *Prosaurodon*, *Gillicus*, *Ichthyodectes* y *Xiphactinus* cuyo intercalar es relativamente más grande, llegando a participar en la formación de la fosa hiomandibular e incorporando el llamado canal yugular, que da paso a la vena yugular y al nervio vago (nervio craneal X), también llamado neumogástrico (Romer et al., 1981) (Figura 6.8). La condición derivada del intercalar también ha sido observada en *Cooyoo* (Lees y Bartholomai, 1987, fig. 4) y *Faugichthys* (Taverne y Chanet, 2000).

Stewart (1999) señaló que el intercalar de *Thrissops* presenta las características primitivas arriba descritas; sin embargo, tal afirmación está basada en las ilustraciones publicadas por Taverne (1977, fig. 9), autor que un año más tarde contribuyó con un nuevo análisis filogenético en donde afirma que el intercalar de *Thrissops* presenta las características derivadas (Taverne y Chanet, 2000:30, carácter 9).

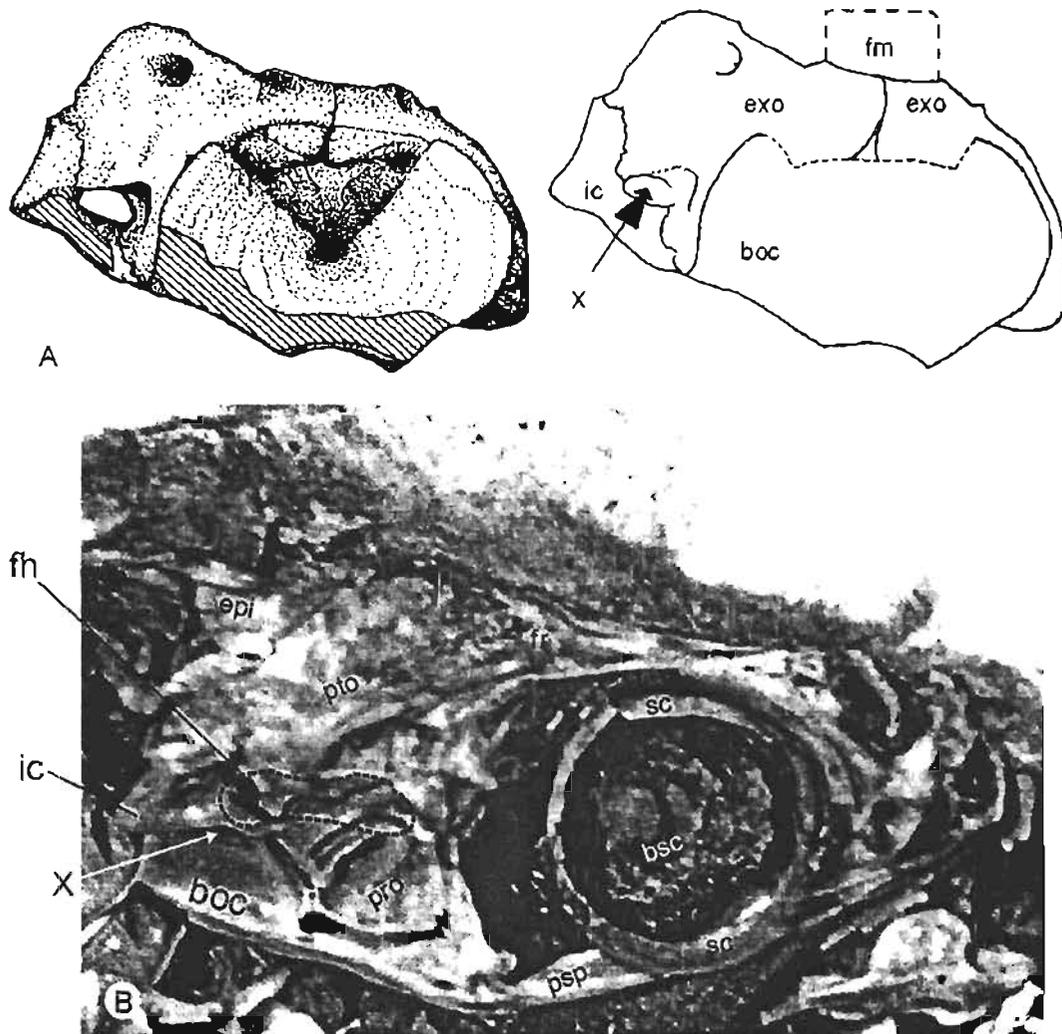


Figura 6.8. Condición primitiva del cóndilo occipital (con la región ventral plana (arriba)) y aspecto derivado del Intercalar (formando parte de la fosa hiomandibular y encerrando un pasaje o canal para la vena yugular y nervio craneal X) en *Gillicus sp.* (A, tomado de Stewart, 1999, fig. 11) y en *Cladocyclus sp.* (B, AMNH 19129).

La constitución de la fosa hiomandibular y la trayectoria de la vena yugular se desconoce en *Antarctithrissops*, *Chirocentrites*, *Chiromystus*, *Eubiodectes*, *Occithrissops*, *Proportheus*, *Prymnetes* y *Vallecillichthys*, así como en *Unamichthys* y los otros ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa aquí descritos.

Los estados de carácter que definen la variación conocida del intercalar en los ictiodectiformes son:

0) Intercalar pequeño (no llega a tener ninguna participación en la formación de la fosa hiomandibular ni presenta un canal para el paso de la vena yugular y el nervio craneal X).

1) Intercalar grande, forma parte de la fosa hiomandibular y presenta un canal para la vena yugular y el nervio craneal X.

**16. Forma del cóndilo occipital** — Stewart (1999:355, carácter 21), reconoció que entre los ictiodectiformes la forma del cóndilo occipital presenta dos condiciones. De acuerdo con este autor, la condición primitiva, presente en *Leptolepis* (Teleósteo primitivo aquí considerado como grupo externo) y *Pholidophorus* y que se caracteriza porque el borde ventral de este cóndilo es entre plano y redondeado, está presente en *Cladocyclus*, *Gillicus*, *Ichthyodectes* y *Xiphactinus*. De acuerdo con las ilustraciones de *Cooyoo* proporcionadas por Lees y Bartholomai (1987, figs. 4 y 9 C), en este pez la forma del cóndilo occipital es primitiva. Por otro lado, Stewart (1999:355) señaló que, la trayectoria cóncava-aguda o indentada que muestra el borde ventral de este cóndilo en *Prosaurodon*, *Saurocephalus* y *Saurodon*, constituye una condición derivada.

Dado que la región post-craneal es de difícil acceso, la forma de este cóndilo occipital se desconoce en peces fósiles bien articulados y/o deformados lateralmente por compresión durante la diagénesis, tal y como es el caso del resto de los ictiodectiformes hasta ahora conocidos, incluyendo a los provenientes de la Cantera Tlayúa aquí descritos. Sin embargo, los estados de carácter que definen las distintas formas que el cóndilo occipital presenta entre los ictiodectiformes son los siguientes (Figura 6.8, en parte):

0) Margen ventral plano o redondeado.

1) Margen ventral con una cavidad aguda.

**17. Forma del rostrodermetmoideo** (en vista dorsal) — La forma de este hueso fue analizada por primera vez por Stewart (2000, carácter 15), quien observó que en vista dorsal el rostrodermetmoideo presenta una constricción notable por detrás de la expansión anterior que forma los procesos laterales que articulan a este hueso con el etmopalatino en *Leptolepis coryphaenoides* (aquí considerado grupo externo), así como en *Allothrissops*, *Cladocyclus*, *Ichthyodectes* y *Xiphactinus*; mientras que, una

condición considerada como derivada, en donde esta constricción lateral es prácticamente inexistente, fue encontrada en *Gillicus*, *Prosaurodon*, *Saurocephalus* y *Saurodon*.

Al analizar las fuentes citadas por Stewart (1999), la forma del rostrodermetmoideo considerada como primitiva puede ser descrita burdamente como una estrella, en donde el par de procesos laterales que articulan a este hueso con el etmpopalatino están bien desarrollados y anteriormente forman un ángulo entre agudo y recto con el proceso medio-anterior; mientras que, los bordes laterales por detrás de estos procesos son entre rectos y cóncavos y su máxima anchura es menor a la presente entre ambos procesos laterales. En contraste, en *Prosaurodon*, *Saurodon* y probablemente *Saurocephalus* los procesos laterales del rostrodermetmoideo son marcadamente más reducidos lo que provoca que este hueso sea triangular (Figura 6.9).

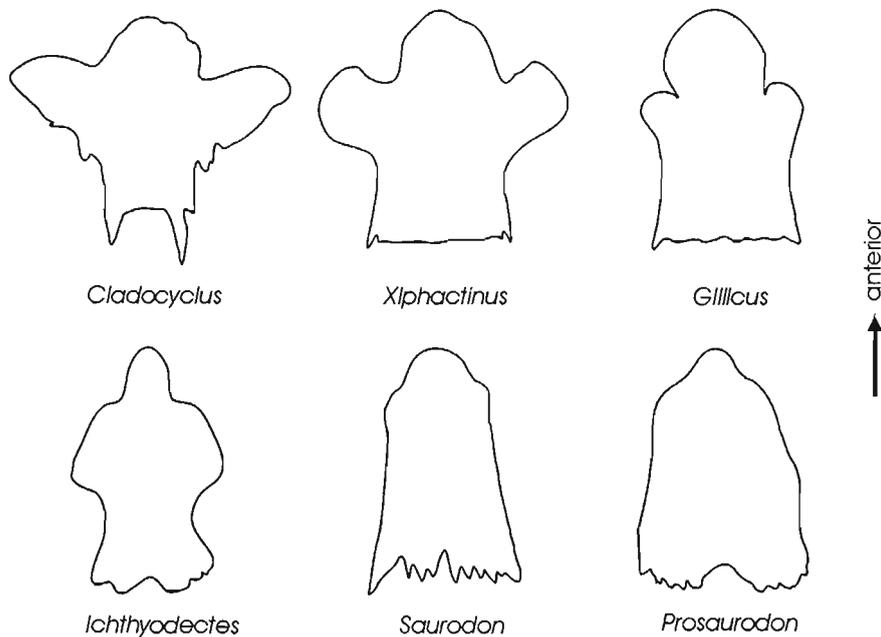


Figura 6.9. Forma del rostrodermetmoideo (en vista dorsal) en los ictiodectiformes (las imágenes fueron tomadas respectivamente y en orden de izquierda-derecha y de arriba-abajo de los siguientes trabajos: Patterson y Rosen, 1977, fig. 4; Bardack, 1965, figs. 5, 18 y 15; Bardack y Sprinkle, 1969, fig.2; Stewart, 1999, fig. 7).

En *Gillicus* el rostrodermetmoideo tiene forma de estrella, sus bordes laterales son cóncavos, es portador de un proceso medio-anterior prominente e incluso es portador de la “constricción” propuesta por Stewart (1999:354), por lo que en este trabajo se considera que este género presenta el estado primitivo de este carácter en oposición a lo propuesto por el mismo autor. Un rostrodermetmoideo con forma de estrella también está presente en *Unamichthys* y las Formas A y B de la Cantera Tlayúa (Figuras 3 del Anexo II, 5.3, 5.4), así como probablemente en *Eubiodectes* (observado en AMNH “Eubiodectes”), *Chiomystus* (observado en AMNH 10015). En el resto de los géneros ictiodectiformes conocidos, la forma de este hueso (observado en vista dorsal) no se conoce con precisión.

Como conclusión, los estados del carácter que definen las distintas formas del rostrodermetmoideo encontradas entre los ictiodectiformes son (Figura 6.9):

- 0) Rostrodermetmoideo con forma de estrella (en vista dorsal los procesos laterales están bien desarrollados).
- 1) Rostrodermetmoideo con forma de triángulo (en vista dorsal los procesos laterales son poco desarrollados o están ausentes y el borde lateral es prácticamente recto).

**18. Constitución del etmopalatino** — Patterson y Schaeffer (1984) describieron a *Occithrissops* como miembro del Orden Ichthyodectiformes, idea que posteriormente ha sido apoyada y seguida por otros autores (Maisey, 1991; Stewart, 1999; Arratia et al., 2004), a pesar de que en este pez no ha sido observado el etmopalatino. De acuerdo con Patterson y Schaeffer (1984), la forma y posición del lateroetmoideo y el rostrodermetmoideo en *Occithrissops*, que es similar a aquella observada en otros ictiodectiformes, sugiere que en vida este pez poseía un etmopalatino formado de cartílago, sustancia que generalmente se pierde durante los procesos de fosilización.

A pesar de que, la presencia o ausencia de los etmopalatinos no se menciona en la descripción de *Antarctithrissops*; las deducciones, arriba mencionadas, que señalan la naturaleza cartilaginosa del etmopalatino, también pueden ser aplicadas en este género. De acuerdo con Arratia y colaboradores (2004, fig. 7), en *Antarctithrissops* la forma y arreglo del rostrodermetmoideo es como en *Occithrissops*, similar al de otros ictiodectiformes pero sin el etmopalatino osificado. Esta observación obliga a la

inclusión del presente carácter, pues antes sólo se había considerado que la presencia de un etmopalatino bien osificado como un rasgo diagnóstico y/o sinapomórfico de los ictiodectiformes (Bardack y Sprinkle, 1969; Patterson y Rosen, 1997; entre otros).

De acuerdo con Patterson y Rosen (1977:97-98), Maisey (1991:206, carácter 10 en parte), Stewart (1999:351, carácter 1 en parte), Taverne y Chanet (2000:30) y Blanco y Cavin (2003) la presencia de un par de etmopalatinos bien osificados formando parte del piso de la fosa nasal y una superficie articular para la cabeza articular del palatino han sido ampliamente documentados en *Allothrissops*, *Cladocyclus*, *Chirocentrites*, *Chiromystus*, *Eubiodectes*, *Gillicus*, *Ichthyodectes*, *Prosaurodon*, *Saurocephalus*, *Saurodon*, *Thrissops*, *Vallecillichthys* y *Xiphactinus*. En la descripción de Cooyoo Lees y Bartholomai (1987:181), quienes siguiendo a Bardack (1965) y Bardack y Sprinkle (1969), emplearon el término “parethmoids” para referirse a los etmopalatinos bien osificados. Entre los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa descritos en este trabajo los etmopalatinos son estructuras bien osificadas en *Unamichthys* y las formas A y B (Figuras 3 del Anexo II, 5.3 y 5.4).

Según Taverne (1975, 1977, 1986), *Allothrissops* carece de etmopalatino y debe ser excluido del Orden Ichthyodectiformes; sin embargo, Patterson y Rosen (1977) rechazaron tal observación al confirmar la presencia de esta estructura en este género.

Finalmente, la presencia y composición del etmopalatino se desconoce en *Faugichthys*, *Prymnetes* y la Forma C a de la Cantera Tlayúa aquí descrita.

Los estados de carácter que definen la presencia y existencia del etmopalatino en la región etmoidea del cráneo son los siguientes (Figura 6.10):

- 0) Etmopalatino inexistente.
- 1) Etmopalatino cartilaginoso.
- 2) Etmopalatino bien osificado.

**19. Uniones del etmopalatino** — Este carácter que fue recientemente analizado por Maisey (1991, carácter 10 en parte) y Stewart (2000, carácter 1 en parte) con base en las observaciones de Patterson y Rosen (1977:98).

Entre los ictiodectiformes en donde se ha documentado la presencia de etmopalatinos bien osificados (véase carácter anterior), sólo en *Allothrissops* las

superficies de unión de este hueso con el rostrodermetmoideo y el lateroetmoideo son de cartílago; esta descripción también puede ser aplicada *Antarctithrissops* y *Occithrissops* en donde muy probablemente el etmopalatino estuvo constituido completamente por cartílago. Por otro lado, en el resto de los ictiodectiformes mencionados (*Thrissops*, *Cooyoo*, *Cladocycclus*, *Chirocentrites*, *Chiromystus*, *Eubiodectes*, *Gillicus*, *Ichthyodectes*, *Prosaurodon*, *Saurocephalus*, *Saurodon*, *Thrissops*, *Vallecillichthys* y *Xiphactinus*) el etmopalatino esta firmemente sujeto al rostrodermetmoideo y al lateroetmoideo a través de crecimientos óseos membranosos (Figura 6.10). La segunda condición también está presente en los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa aquí descritos [*Unamichthys*, y formas A y B ((Figuras 3 del Anexo II, 5.3 y 5.4)] excepto por la Forma C, cuyo etmopalatino no se conoce, tal y como ocurre en *Faugichthys* y *Prymnetes*.

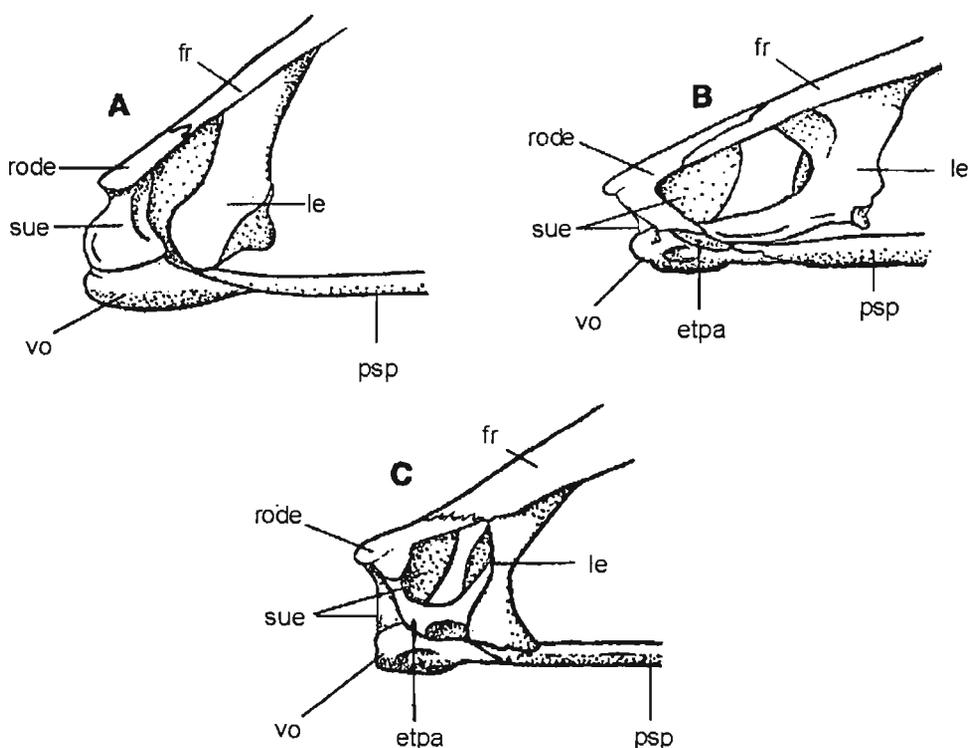


Figura 6.10. El etmopalatino de los ictiodectiformes (tomado de Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 26). En *Occithrissops* (A) el etmopalatino posiblemente este formado por cartílago, en *Allothrissops* (B) esta osificado pero sus uniones aún son cartilaginosas y en otros ictiodectiformes (como *Thrissops* (C)) esta está totalmente osificado incluyendo las membranas con las que se une a otros huesos.

Aunque, Maisey (1991) consideró que *Thrissops* muestra el mismo tipo de uniones del etmopalatino que *Allothrissops*; Stewart (1999, tabla 2) señaló que el etmopalatino de *Thrissops* tiene uniones con crecimientos óseos membranosos como en la generalidad de los ictiodectiformes. En este trabajo se retoman las observaciones de Stewart (1999), considerando sólo dos estados de sus estados de carácter (véase Figura 6.10):

- 0) Uniones del etmopalatino cartilaginosas.
- 1) Uniones del etmopalatino con crecimientos óseos membranosos.

**20. Mella anterior de los frontales** — Este carácter fue analizado previamente por Stewart (1999: 353, carácter 12). Este autor observó que en *Leptolepis* (grupo externo en este trabajo), *Allothrissops*, *Occithrissops* y *Cladocycclus* el margen lateral externo de los frontales, vistos dorsalmente, sigue una trayectoria continua; mientras que, una condición derivada de esta parte de los frontales puede observarse en *Ichthyodectes*, *Xiphactinus*, *Gillicus*, *Prosaurodon*, *Saurodon* y *Saurocephalus*, cuyos frontales presentan una mella o muesca en el borde lateral externo, cerca de su unión con el rostrodermetmoideo y el lateroetmoideo, misma que podría alojar al hueso nasal (Figura 6.11).

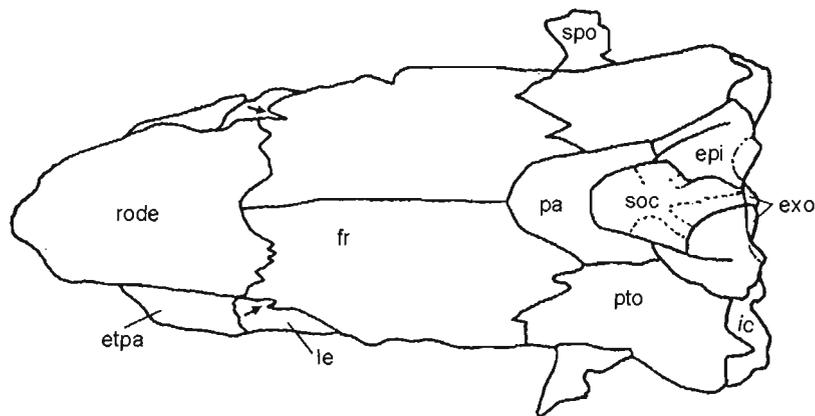


Figura 6.11. Vista dorsal del cráneo de *Saurocephalus lanciformis* mostrando la mella lateral de los frontales, indicada por las flechas (modificado de Stewart, 1999, fig. 7).

Los frontales presentan bordes laterales continuos en *Eubiodectes* (en AMNH "Eubiodectes"), *Proportheus* (en AMNH 6302), *Chiromystus* (en AMNH 10015);

mientras que en otros ictiodectiformes, incluyendo las Formas de la Cantera Tlayúa aquí descritas, la presencia o ausencia de mellas laterales en los frontales no ha sido documentada.

Los estados de carácter observados en el borde lateral de los frontales son (Figura 6.11):

- 0) Mella anterior de los frontales ausente.
- 1) Mella anterior de los frontales presente.

#### Aparato hiomandibular

**21. Forma del borde dorsal del cuadrado** — Este carácter fue analizado por Stewart (2000, carácter 17). De acuerdo con este autor, el borde dorsal del cuadrado es ligeramente convexo en *Leptolepis* (considerado como grupo externo en el presente análisis) y *Thrissops*; recto *Ichthyodectes* y *Cladocyclus*; y ligeramente cóncavo en *Xiphactinus* y *Gillicus*.

En los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, sólo en *Unamichthys* se conoce el borde dorsal del cuadrado, siendo éste ligeramente cóncavo, así como en *Chirocentrites vexillifer* (Taverne, 1986, fig. 4) y *Proportheus* (AMNH 6302). Por otro lado, este borde es casi recto, En *Vallecillichthys* (Blanco y Cavin, 2003, fig. 2a), *Cooyoo* (Lees y Bartholomai, 1987, fig. 7), *Eubiodectes* (en AMNH "Eubiodectes") y *Chiomystus* (Schaeffer, 1947, pl. 3, fig. 2).

En *Antarctithrissops*, *Faugichthys*, *Prymnetes*, *Occithrissops*, así como en las forma A, B y C de la Cantera Tlayúa la forma del borde dorsal del cuadrado está cubierta por los huesos de la serie circumorbital, no se conoce, o no es confiablemente discernible. Stewart (1999, tbl. 2) codificó la condición del borde dorsal del cuadrado de *Allothrissops* como primitiva (0) sin haber señalado la forma que esta presenta.

A pesar de que el borde dorsal del cuadrado muestra la variabilidad aquí señalada, en este trabajo se siguen las consideraciones de Stewart (1999:355), quien codificó como única condición derivada aquella compartida por *Prosaurodon*, *Saurocephalus* y *Saurodon*, en donde el borde dorsal del cuadrado es sinuoso; esto es:

- 0) Borde dorsal del cuadrado recto, ligeramente convexo o cóncavo.
- 1) Borde dorsal del cuadrado sinuoso.

**22. Forma de la cabeza del palatino** — Este rasgo fue discutido previamente por Maisey (1991, carácter 11), Taverne y Chanet (2000, carácter 7) y Stewart (2000, carácter 5). De acuerdo con el último de estos autores, en *Allothrissops* y *Leptolepis* (incluido en el presente análisis como grupo externo) la cabeza articular del palatino es pequeña y redondeada anteriormente [esto provoca que el maxilar y el etmopalatino se articulen entre sí (Patterson y Rosen, 1977:100)]. Por otro lado, en *Cladocyclus*, *Gillicus*, *Ichthyodectes*, *Prosaurodon*, *Saurodon* y *Xiphactinus* (Figura 6.12) la cabeza del palatino se transforma en una articulación masiva o maleólo que separa al etmopalatino y al maxilar, articulándose dorsalmente con un cóndilo desarrollado en el etmopalatino y ventralmente con el cóndilo formado entre un par de procesos ubicados sobre el borde dorsal del maxilar. La condición de la cabeza articular en forma de maleólo, que es considerada como un rasgo derivado de estos ictiodectiformes (Patterson y Rosen, 1977; Maisey, 1991; entre otros), también está presente en *Cooyoo* (Lees y Bartholomai, 1987:183), *Chirocentrites* (Taverne, 1986), *Proportheus* (observado en AMNH 6302), *Vallecillichthys* (observado en FCT 079), así como en todos los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa aquí descritos (Figuras 3 y 4 del Anexo II, 5.4 y 5.10) excepto por la Forma C, caracterizado a partir de un dentario aislado. Taverne (1977:12) describió que la cabeza articular del palatino es voluminosa en *Thrissops*.

En la región anterior de la cabeza de *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004, fig. 7) y *Occithrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 23) no se observa una cabeza del palatino grande, la cual podría indicar que en estos ictiodectiformes esta estructura también es reducida como ocurre en *Allothrissops* y *Leptolepis*. Por otro lado, la cabeza articular del palatino no se conoce en *Chiromystus*, *Eubiodectes*, *Faugichthys*, *Prymnetes*, *Saurocephalus* y la Forma C de la Cantera Tlayúa.

Las formas de la cabeza del palatino encontrada en los ictiodectiformes son:

- 0) Reducida o pequeña.
- 1) Grande (formando un maleólo o articulación con forma de martillo).

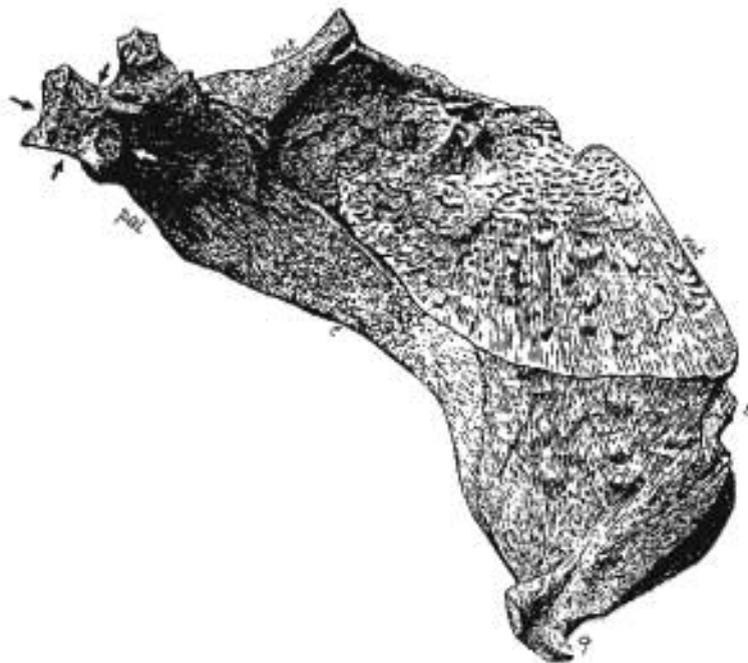


Figura 6.12. Vista lateral interna de la suspensión mandibular derecha de *Xiphactinus* (sin el hiomandibular), en donde se muestra la forma de maleólo de la cabeza articular del palatino, indicado por las flechas (tomado de Stewart, 1900, pl. XLII, fig. 4).

### Serie orbital

**23. Esclerótico basal** — Patterson y Rosen (1977:97), siguiendo las observaciones previas de Bardack (1965) y Bardack y Sprinkle (1969), reconocieron que la presencia en algunos ictiodectiformes del hueso esclerótico basal con bordes serrados es una especialización única entre los teleósteos (Figura 6.6).

La información generada por diversos autores (Silva-Santos, 1950; Taverne, 1986; Maisey, 1991; Alvarado-Ortega, 1998 a, 2004; Stewart, 1999; y el presente trabajo; entre otros), ha permitido reconocer que la presencia de un esclerótico basal bien osificado y con bordes intensamente serrados colocado en el centro de la órbita ocular y bordeado por un par de escleróticos semicirculares, está ampliamente distribuido entre los miembros de este orden, incluyendo a *Thrissops*, *Cooyoo*, *Saurodon*, *Eubiodectes*, *Cladocyclus*, *Chiromystus*, *Gillicus*, *Proportheus*, *Chirocentrites*, *Prosaurodon*, *Xiphactinus*, *Ichthyodectes* y *Vallecillichthys*; así como en *Unamichthys* y las formas A b, A c y B a de la Cantera Tlayúa.

Por otro lado, en *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004), *Allothrissops* y *Occithrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984) el esclerótico basal no está conservado, tal vez debido a que en estos peces la composición de esta estructura fue cartilaginosa, tal y como ocurre en todos los teleósteos excepto en *Pholidophorus germanicus*, en donde este elemento presenta bordes lisos (Patterson, 1975), y en los ictiodectiformes arriba mencionados. En este trabajo se considera que la presencia de un esclerótico basal osificado y con bordes serrados es una condición derivada respecto a la constitución cartilaginosa u ósea lisa de este hueso. La naturaleza fragmentaria de los ejemplares conocidos y asignados a *Saurocephalus*, *Prymnetes*, *Faugichthys*, y la Forma C a (descrita en el presente trabajo) no permite reconocer la presencia o ausencia de esta especialización.

Los estados de carácter que definen la presencia o ausencia del esclerótico basal en los ictiodectiformes son (Figura 6.6, entre otras):

- 0) Esclerótico basal ausente (posiblemente de formado por cartílago) o presente pero con bordes lisos.
- 1) Esclerótico basal presente, con bordes intensamente serrados.

**24. Huesos circumorbitales ventrales** — Este rasgo y los estados de carácter que incluye fueron previamente analizados por Taverne y Chanet (2000, carácter 8). Estos autores encontraron que la presencia de huesos circumorbitales bien desarrollados en la región ventral de la órbita ocular, que cubren la superficie lateral de la mejilla ocultando todos los huesos de la serie hiomandibular, es un rasgo sinapomórfico de lo que consideraron Familia Ichthyodectidae (Figuras 6.3, 6.6). Por el contrario, en *Leptolepis* (considerado como grupo externo en este trabajo) y *Allothrissops* los huesos de la serie circumorbital colocados en la parte ventral de la órbita son relativamente más pequeños, cubren solo parcialmente la superficie de la mejilla exponiendo parte de los huesos de la serie hiomandibular (Patterson, 1966, figs. 2 y 3).

Cabe señalar que los huesos circumorbitales de la parte ventral no se conocen en *Faugichthys*, *Prosaurodon*, *Prymnetes*, *Saurocephalus* y la Forma C de la Cantera Tlayúa descrita en este trabajo. Arratia y sus colaboradores (2004:46-47, figs. 5 y 7), describieron los huesos circumorbitales de *Antarctithrissops* como similares a los encontrados en *Allothrissops* y además ilustran que en este pez el cuadrado sólo está

cubierto parcialmente. El ejemplar "Eubiodectes" depositado en el AMNH (véase el Capítulo 5) presenta la mejilla totalmente cubierta por los delicados huesos circumorbitales. Lo mismo ocurre en *Chiromystus* (observado en AMNH 10015 y 10016), *Occithrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 23), *Proportheus* (observado en AMNH 6302 y parcialmente en AMNH 8394), *Vallecillichthys* (observado en FCT 079) y los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa descritos en este trabajo, *Unamichthys* y las formas A y B ((Figure 3 y 4 en el Anexo II y Figuras 5.2, 5.4, 5.8 y 5.10).

Finalmente, los estado de carácter que definen las variantes del tamaño de los huesos circumorbitales ventrales en los ictiodectiformes son:

- 0) Huesos circumorbitales ventrales relativamente pequeños, que no cubren la mejilla en su totalidad y dejan al descubierto parte de los huesos de la serie hiomandibular.
- 1) huesos circumorbitales ventrales relativamente grandes, que cubren completamente la mejilla y los huesos de la serie hiomandibular.

**25. Suborbital** — Patterson y Rosen (1977) erigieron la Familia Allothrissopidae (Suborden Allothrissopoidei) para incluir a *Allothrissops*, sugiriendo además que la ausencia de suborbital es un rasgo derivado. Recientemente Arratia y colaboradores (2004) incluyeron a *Antarctirhrissops* en esta familia. En *Unamichthys* y los otros ictiodectiformes, en donde se conoce la serie circumorbital, el suborbital está presente (Figura 4 del Anexo II).

- 2) Suborbital presente.
- 3) Suborbital ausente.

#### Mandíbulas y dientes

**26. Articulación del maxilar-premaxilar** — Este carácter fue analizado por primera vez por Taverne (1986, carácter 1) y subsecuentemente por Maisey (1991, carácter, 12), Stewart (1999, caracteres 11 y 22 en parte) y Taverne y Chanet (2000, carácter 19).

De acuerdo con Patterson y Rosen (1977, fig. 5), en *Allothrissops* el maxilar es uniformemente profundo y delicadamente curvo en toda su longitud excepto en la parte anterior, en donde es edentado, menos profundo, se articula con el premaxilar y presenta una mella o muesca discreta entre dos pequeños procesos dorsales que

permiten su articulación con el cráneo (véase Figura 5.16 A). Estas características del maxilar son compartidas por el *Leptolepis*, grupo externo empleado en el presente análisis (Patterson, 1966, fig. 4), así como en dos ictiodectiformes jurásicos, *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004:47) y *Occithrissops* (Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 23).

En *Thrissops* (Taverne, 1977:12 y 17, figs. 5-8), la porción edentada del maxilar adquiere una forma más recta; y aunque, su porción anterior edentada y su cóndilo articular respectivamente conservan su aspecto poco profundo y discreto; el complejo que articula este hueso con el cráneo (los dos procesos y un cóndilo ya mencionados) llega a invadir la sección dentada del maxilar (Figura 6.6).

Por otro lado, en los ictiodectiformes cretácicos hasta ahora descritos la porción dentada del maxilar adquiere un aspecto recto o triangular y además la porción edentada anterior llega a ser igual o más profunda que la porción posterior. Adicionalmente, en estos peces el complejo articular del maxilar [el cóndilo y el par de procesos que permiten la articulación del maxilar con el vomer y el palatino (que en estos peces ya ha adquirido la forma de disco o maleólo y articula el etmopalatino dorsalmente y al maxilar ventralmente (véase carácter 21))] se modifica en distintas formas. Por un lado, el maxilar es casi uniformemente profundo en toda su longitud y el complejo articular está mejor desarrollado (el cóndilo es más profundo y los dos procesos son más grandes respecto a los encontrados en *Allothrissops*), en *Unamichthys* y las formas A y B de la Cantera Tlayúa descritas en este trabajo (Figures 2-4 del Anexo II; Figuras 5.4, 5.8, 5.10 y 5.15), *Chirocentrites* (Taverne, 1986), así como en *Chiromystus* (Silva-Santos, 1949, 1950 y 1986), *Cladocyclus* (Patterson y Rosen, 1977, fig. 1-3), *Gillicus* (Fig. 4.9), *Eubiodectes* (observado en el ejemplar "Eubiodectes" depositado en el AMNH), *Prymnetes* (Cope (1871 a) describe el maxilar de este género como similar al de *Gillicus*), *Ichthyodectes* (Bardack, 1965, fig. 16), *Proportheus* (Figura 4.12), *Vallecillichthys* (observado en FCT 079) y *Xiphactinus* (Figura 5.16). Por otro lado y de acuerdo con Stewart (1999:353 y figs. 3-6), en *Prosaurodon*, *Saurodon* y *Saurocephalus* el extremo anterior del maxilar que articula con el premaxilar es notablemente más profundo que la sección dentada (el maxilar adquiere una forma triangular) y el complejo que articula al maxilar con el cráneo prácticamente desaparece, la sección anterior dorsal de maxilar adquiere un aspecto

redondeado en donde aún persiste el vestigio de los procesos que formaban el complejo articular. Desgraciadamente, en *Faugichthys* y la Forma C de la Cantera Tlayúa, aquí descrita, la mandíbula superior no se conoce.

Los estados de carácter que definen la variación de la articulación maxilar-premaxilar encontrada en los ictiodectiformes son:

- 0) Articulación del maxilar-premaxilar reducida (la articulación por parte del maxilar involucra una sección anterior poco relativamente poco profunda).
- 1) Articulación del maxilar-premaxilar amplia (la sección anterior del maxilar involucrada en la articulación es de la igual o más profunda que el resto de este hueso).

**27. Complejo articular del maxilar** — Se prefiere dar este nombre al complejo anterodorsal del maxilar que esta formado por un cóndilo y dos procesos más o menos desarrollados (Fig. 5.15) y que otros autores describen simplemente como faceta o cóndilo palatino(i.e. Stewart, 1999). Esta propuesta está basada en el hecho de que este complejo siempre se articula con el vomer y en algunos ictiodectiformes también lo hace con el palatino (véase carácter 21); por ejemplo, de acuerdo con Patterson y Rosen (1977:100), cuando la cabeza del palatino es reducida, el maxilar y el etmopalatino se articulan entre sí; mientras que, en *Cladocycclus* la cabeza del palatino bien desarrollada se articula dorsalmente con el etmopalatino y ventralmente con el maxilar.

La estructura del complejo articular del maxilar fue previamente analizada por Stewart (1999, carácter 11 en parte). De acuerdo con este autor y con base en la descripción y los argumentos discutidos en el carácter anterior de este trabajo (carácter 26) se proponen los siguientes estados de carácter:

- 0) Complejo articular reducido (el cóndilo y el par de procesos son poco pronunciados).
- 1) Complejo articular bien desarrollado (cóndilo profundo y procesos prominentes).
- 2) Complejo articular redondeado ( solo persiste un proceso poco elevado y ancho).

**28. Forma de la sección dentada del maxilar** — Los siguientes estados de carácter, que definen las distintas formas de la sección dentada del maxilar encontradas entre los ictiodectiformes, se basan en los argumentos señalados en el carácter 24 (véanse además las Figuras 5.15 y 6.6). Sólo es necesario anotar que, en *Unamichthys* y las Formas *A* y *B* de la Cantera Tlayúa el maxilar presenta una mella superficial semicircular que se extiende por debajo del complejo articular del maxilar, desde el borde ventral hasta casi la mitad de la altura de este hueso (Figures 3-4 en Anexo II; Figuras 5.10 y 5.15).

- 0) Uniformemente profunda y curva.
- 1) Más o menos uniformemente profunda y casi recta (la parte terminal posterior presenta una ligera curvatura y la parte anterior es ligeramente más profunda).
- 2) Más o menos uniformemente profunda y casi recta mostrando una mella superficial semicircular por debajo del proceso articular del maxilar.
- 3) Triangular (anteriormente más profunda).

**29. Proporciones del maxilar** — De acuerdo con Stewart (1999, carácter 22) la proporción longitud:profundidad del maxilar de *Saurocephalus* y *Saurodon* es menor que 3 y notablemente distinta al del resto de los Ictiodectifromes y otros teleósteos primitivos, en donde ésta es entre 3.5 y 7.5, es decir:

- 0) Proporción longitud:profundidad del maxilar mayor que 3.
- 1) Proporción longitud:profundidad del maxilar menor que 3.

**30. Predentario** — La presencia de predentario ha sido ampliamente reconocida como un rasgo diagnóstico de *Prosaurodon*, *Saurocephalus* y *Saurodon* (Bardack y Sprinkle, 1969; Stewart, 1999; entre otros). Este hueso edentado también fue incluido en los análisis filogenéticos de Maisey (1991, carácter 23), Taverne y Chanet (2000, carácter 30) y Stewart (1999, carácter 20).

De acuerdo con Stewart (1999:355), el predentario es un rasgo inusual entre los teleósteos y solo ha sido encontrado en los Aspidorhynchidos, los Istofóridos y los tres géneros ictiodectiformes arriba mencionados. El predentario de estos ictiodectiformes es edentado; mientras que, en los primeros grupos es dentado.

En *Prosaurodon* y *Saurocephalus* el predentario es relativamente largo y su forma es la de un triángulo isósceles; en cambio, en *Saurodon* este hueso es más corto y su forma es la de un triángulo equilátero (Figuras 4.13 y 4.15); es decir:

- 0) Ausente.
- 1) Predentario dentado presente, alargado y con forma de triángulo isósceles.
- 2) Predentario dentado presente, corto y con forma de triángulo equilátero

**31. Longitud de la mandíbula inferior** — Este carácter fue analizado por primera vez por Stewart (2000, carácter 19), quien señaló que en *Prosaurodon*, *Saurodon* y *Saurocephalus* la mandíbula inferior es más larga que la superior, por lo que el extremo anterior del dentario está proyectado anteriormente más allá del borde anterior del premaxilar. Este inusual prognatismo no está presente en ningún otro Ictiodectiforme cuya mandíbula inferior se conozca (y tampoco ocurre en *Leptolepis*, Teleosteó primitivo considerado en este trabajo como grupo externo), en donde los extremos anteriores de las mandíbula inferior y superior están proyectados hasta el mismo nivel.

Los estados de carácter que definen las dos condiciones de la longitud de la mandíbula inferior encontradas entre los ictiodectiformes son (Figura 6.6):

- 0) Corto (el dentario no se proyecta más del margen anterior del premaxilar).
- 1) Largo (el dentario rebasa el margen anterior del premaxilar).

**32. Sínfisis mandibular** — Taverne (1986, carácter 2), Maisey (1991, carácter 13), Stewart (1999, carácter 6), y Taverne y Chanet (2000) analizaron este rasgo.

La unión entre las dos ramas mandibulares o sínfisis mandibular es relativamente poco profunda en *Leptolepis* (considerado grupo externo en este trabajo), *Allothrissops*, *Occithrissops* y *Thrissops* (Stewart, 1999:352), así como en *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004, fig. 7). En el resto de los ictiodectiformes conocidos (incluyendo aquellos de la Cantera Tlayúa aquí descritos) la sínfisis mandibular es más profunda; entre estos es notable que en *Gillicus* la sínfisis mandibular y la mandíbula toda son más profundas que en el resto de los ictiodectiformes (Figuras 5.18 y 6.6).

Dado lo anterior, los estados de carácter que permiten incluir las variantes de la sínfisis mandibular en el presente análisis son:

- 0) Poco profunda.
- 1) Profunda.
- 2) Muy profunda.

**33. Composición de la faceta articular de la mandíbula (faq)** — Este carácter fue incluido en el análisis filogenético del Orden Ichthyodectiformes publicado por Maisey (1991, carácter 14, en parte).

De acuerdo con Nelson (1973) y Patterson y Rosen (1977), un carácter primitivo encontrado entre los teleósteos primitivos, como *Leptolepis coryphaenoides* (grupo externo en este trabajo), la faceta articular de la mandíbula inferior, a través de la cual se articula con el cuadrado, sólo está conformada por el articular y el retroarticular. Entre los ictiodectiformes, este arreglo de la faceta articular solo ha sido observado en *Allothrissops* (Patterson y Rosen, 1977:101).

Por otro lado, en *Ichthyodectes*, *Gillicus*, *Xiphactinus*, *Saurodon* (Patterson y Rosen, 1977; Maisey, 1991), así como en *Prosaurodon* (Stewart, 1999:346), *Unamichthys* (Alvarado-Ortega, 2004:804) y en *Vallecillichthys* esta faceta está formada por el angular y el articular (Blanco-Piñon, 2004, com. pers.).

En cambio, sólo en *Cladocycclus* y la Forma B a de la Cantera Tlayúa se ha observado que el retroarticular se suma al articular y angular para formar la faceta articular de la mandíbula inferior (Figuras 5.18 y 6.13).

Finalmente, la articulación de la mandíbula inferior no se conoce en *Antracithrissops*, *Chirocentrites*, *Chiromystus*, *Cooyoo*, *Eubiodectes*, *Faugichthys*, *Occithrissops*, *Proportheus*, *Prymnetes*, *Saurocephalus*, *Thrissops* y las formas A y C de la Cantera Tlayúa.

Los estados de carácter que definen las diferentes composiciones de la faceta articular de la mandíbula inferior o faq de los ictiodectiformes (Figura 6.13) son:

- 0) Faceta articular de la mandíbula inferior formada por el angular y el retroarticular.
- 1) Faceta articular de la mandíbula inferior formada por el angular y el articular.
- 2) Faceta articular de la mandíbula inferior formada por el angular, el articular y el retroarticular.

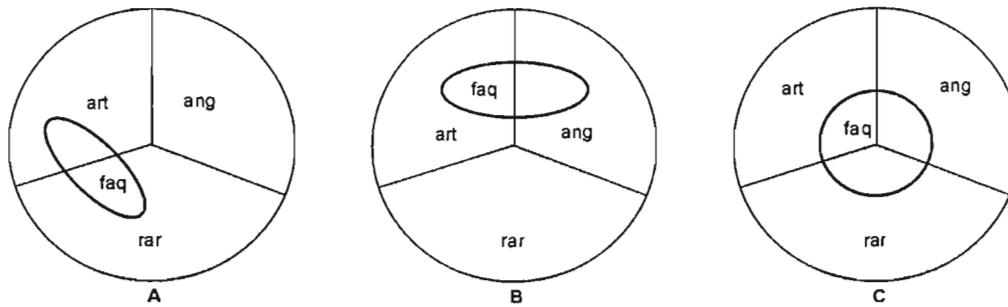


Figura 6.13. Composición de la faceta articular de la mandíbula inferior (faq) en los ictiodectiformes. La condición primitiva (A), en donde faq sólo cuenta con la participación del articular y el retroarticular solo ha sido encontrada en *Allothrissops*. Al menos dos condiciones derivadas (B y C) están presentes en otros géneros (ver texto).

**34. Arreglo de los dientes** — De acuerdo con la diagnosis del Orden Ichthyodectiformes (Bardack y Sprinkle, 1969:333 y 336), estos peces presentan una sola hilera de dientes implantados en alvéolos profundos en el maxilar, premaxilar y dentario (Figura 6.14). A partir de que una interpretación simplificada de esta observación fuera transcrita posteriormente, tanto por Patterson y Rosen (1977:115) y por Maisey (1991:207, carácter 1), quienes escribieron “dientes en una sola hilera en las mandíbulas”, se generó cierta confusión en la comparación del arreglo de los dientes de los ictiodectiformes y otros teleósteos. Las observaciones que fundamentan la definición de este rasgo fueron abordadas brevemente por Greenwood y colaboradores (1966:360) y actualmente son objeto de estudios más detallados. De acuerdo con Trapani (2000:36), el desarrollo extra-óseo de los dientes (fuera del hueso, en el tejido blando) es un rasgo plesiomórfico presente en la mayoría de los teleósteos y otros osteictios (i.e. *Polypterus*, *Lepisosteus*, *Amia*, *Latimeria*, etc.); mientras que, entre los teleósteos recientes, el desarrollo de dientes intra-óseos (dentro de sockets o alvéolos de los huesos) representa un carácter derivado que se estableció de manera definitiva e independiente en al menos tres grupos (Tetradontiformes, Bercyformes y Scorpaeniformes) y fue desarrollado sólo en algunos miembros de otros grupos (Characiformes, Atheriniformes, Elopiformes). Por otro lado, una condición generalizada entre los teleósteos es desarrollar dientes cónicos pequeños alineados en el borde de los huesos mandibulares (Bardack, 1965:28), por lo que, cualquier condición distinta constituye un rasgo derivado.

Considerando la composición del Orden Ichthyodectiformes propuesta por Bardack y Sprinkle (1969:332), la presencia de dientes implantados en alvéolos profundos formando una sola hilera en el borde oclusal de los huesos mandibulares está confirmada en *Xiphactinus*, *Chirocentrites* [excepto *Ch. vexillifer* que es una forma edentada (Arambourg, 1954, Taverne, 1986)], *Sphatodactylus* (= *Chirocentrites neocomensis*, después de Taverne, 1986), *Allothrissops*, *Thrissops*, *Ichthyodectes*, *Gillicus*, *Prymnetes*, *Proportheus*, *Saurodon*, *Saurocephalus* y *Cladocyclus* (incluyendo a *Chiromystus*). A este grupo pueden agregarse *Cooyoo* (Lees y Bartholomai, 1987:182), *Vallecillichthys* (Alvarado-Ortega, 2004, obs. pers.) y todas las formas de la Cantera Tlayúa descritas en este trabajo, en donde la profunda implantación de los dientes puede observarse a través de la superficie deformada (por compresión) y/o fracturada de la superficie lateral del maxilar, premaxilar y dentario (ver Figuras 4 del Anexo II, 5.5, 5.10, 5.14, y 5.18).

Por otro lado, las descripciones hasta ahora disponibles de *Thrissops*, *Allothrissops*, *Occithrissops* y *Antarctithrissops*, no precisan la existencia de alvéolos en los huesos que conforman las mandíbulas. Sin embargo, la probable presencia de alvéolos en el premaxilar de *Occithrissops*, *Thrissops* y *Allothrissops* está ilustrada por Schaeffer y Patterson (1984, fig. 27). A pesar de que, Arratia y colaboradores (2004), siguiendo las sinapomorfías de los ictiodectiformes [citadas por Patterson y Rosen (1977)], no es claro si la hilera de dientes que estos autores identifican en *Antarctithrissops*, están o no implantados en alvéolos profundos [por lo tanto este estado de carácter está representado como una interrogante en la matriz de datos generada en este trabajo (Tabla 6.1)].

A pesar de que los caracteres de *Chirocentrites* considerados en este trabajo están basados en la especie mejor conocida, *Ch. vexillifer*, que se caracteriza por ser totalmente edentada, en este género hay especies con dientes bien desarrollados (*Ch. coroninii*, *Ch. neocomiensis* y *Chirocentrites? calvolini*). Dado el contexto anterior, la polarización de los estados de carácter definidos son:

- 0) Dientes no implantados en alvéolos profundos formando una o más hileras en el maxilar, premaxilar y dentario.
- 1) Dientes implantados en alvéolos profundos formando una hilera en el borde del maxilar, premaxilar y dentario.

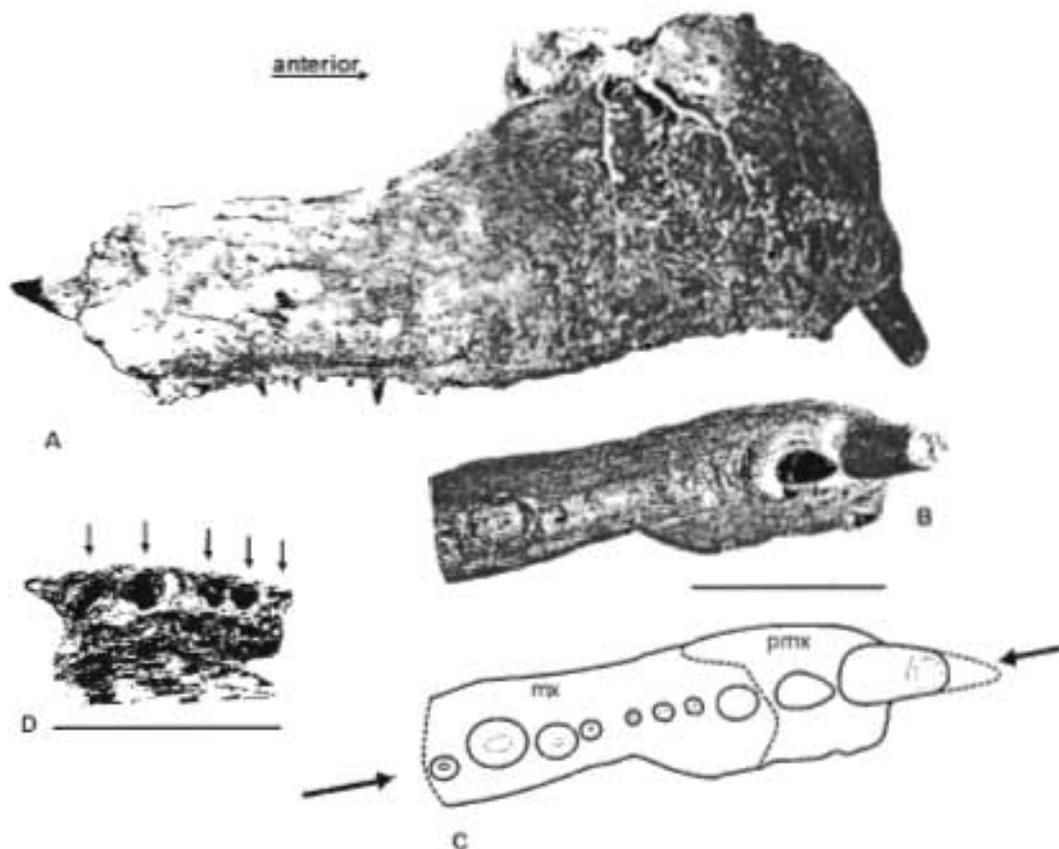


Figura 6.14. Características de la implantación dental en los ictiodectiformes ilustrados en *Xiphactinus*. Los dientes forman una hilera en los huesos mandibulares (flechas encontradas en C); aquí mostrados en el ejemplar AMNH-7350, maxilar y premaxilar derechos articuladas de *X. audax* en vista lateral externa (A) y en vista oclusal (B y C). Los dientes están implantados en alevéolos profundos (huecos mostrados por las flechas en D); este rasgo es mostrado aquí en un fragmento de dentario de *X. vetus* (D). Escala = 50 mm. (B y D tomados de Schwimmer et al., 1997, fig. 2).

35. **Bordes cortantes en los dientes** — Este carácter fue analizado por primera vez por Stewart (2000:355, carácter 18). De acuerdo con este autor, *Prosaurodon*, *Saurocephalus* y *Saurodon* presentan dientes lateralmente comprimidos con bordes cortantes (carinae) anterior y posteriormente. Contrariamente, en *Leptolepis* (considerado grupo externo en este trabajo) y en el resto de las formas ictiodectiformes en donde los dientes se conocen (incluyendo los taxaones de la Cantera Tlayúa aquí descritos), los dientes son cónicos y no presentan bordes cortantes excepto en

*Xiphactinus vetus*, cuyos dientes también son lateralmente comprimidos y bicarinados (Schimmer, et al., 1997:611).

Los dientes no se conocen en *Faugichthys* (Taverne y Chanet, 2000); y *Chirocentrites vexillifer* es una especie completamente edentada (Taverne, 1986).

De acuerdo con este contexto se definen los siguientes estados de carácter:

- 0) Cónicos.
- 1) Lateralmente comprimidos.

**36. Forma de los dientes** — Este carácter fue analizado por primera vez por Stewart (2000, carácter 24, en parte).

De acuerdo con Stewart (1999:346 y 355) y otros autores (i.e., Bardack, 1965; Lees y Bartholomai, 1987; Bardack y Sprinkle, 1969, Maisey, 1991; entre otros) entre los ictiodectiformes los dientes presentan distintas formas, *Allothrissops*, *Antarctithrissops*, *Gillicus* y *Occithrissops* comparten con *Leptolepis* (aquí considerado como grupo externo), la presencia de pequeños dientes cónicos, de talla más o menos regular en todos los elementos óseos de los bordes mandibulares (maxilar, premaxilar y mandibular). En contraste, *Chiromystus*, *Cladocyclus*, *Cooyoo*, *Eubiodectes*, *Ichthyodectes*, *Prosaurodon*, *Prymnetes*, *Thrissops*, *Vallecillichthys*, *Xiphactinus*, así como los formas de la Cantera Tlayúa descritas en este trabajo y *Chirocentrites* (excepto *Ch. vexillifer*, especie totalmente edentada), los dientes están más desarrollados (en menor o mayor grado) y en general su aspecto es estiliforme, es decir, son más largos y ligeramente curvos hacia atrás. La diferenciación en el desarrollo dental presente en estos géneros, es más drástica en los primeros dientes del dentario y en los del premaxilar, los cuales son notablemente más largos y de talla irregular.

Por otro lado y de acuerdo con Bardack y Sprinkle (1969) y Stewart (1999, carácter 24), *Saurocephalus* y *Saurodon* presentan dientes más desarrollados que aquellos observados en *Allothrissops*. En estos dos géneros los dientes son uniformemente anchos en la base y su talla tiende a ser más regular a lo largo del maxilar, premaxilar y dentario.

Finalmente, después de remarcar que *Faugichthys* es el único Ichthyodectiforme donde los dientes no se conocen (Taverne y Chanet, 2000), se establece que los estados de carácter que definen la forma de los dientes de los peces ictiodectiformes son:

- 0) Dientes pequeños y de talla regular.
- 1) Dientes largos, estiliformes, curvos y de talla irregular (formando colmillos en el dentario y premaxilar).
- 2) Dientes largos, anchos y de talla regular.

**37. Mellas o forámenes dentales** — La presencia de mellas (también llamadas muescas o forámenes) en la superficie lingual de todos los alvéolos dentales del maxilar, premaxilar y dentario fue considerada por Cope (1871b) para unir a *Saurodon* y *Saurocephalus* en un mismo taxón (i.e. Tribu o Familia, Figura 6.3). Más tarde este rasgo fue también empleado como un elemento diagnóstico de estos dos ictiodectiformes (Bardack y Sprinkle, 1969; Maisey, 1991, carácter 24; Stewart 1999, carácter 25; Taverne y Chanet, 2000, carácter 31), ya que en ningún otro Ichthyodectiforme, incluyendo parte de las formas de la Cantera Tlayúa aquí descrita, ha sido observado.

Una condición intermedia entre la presencia de forámenes dentales en todos los alvéolos, observada en *Saurodon* y *Saurocephalus*, y la total ausencia de éstos encontrada en otros ictiodectiformes [excepto *Faugichthys*, descrito solo por el cráneo (Taverne y Chanet, 2000)] y *Leptolepis* (aquí considerado como grupo externo), se encuentra en la Forma C a de la Cantera Tlayúa, en donde los forámenes dentales sólo están presentes en los alvéolos de la parte posterior del dentario (Figura 5.14 y 5.17). De seta manera, los estados de carácter que definen la presencia o ausencia de forámenes dentales en los ictiodectiformes son:

- 0) Forámenes dentales ausentes.
- 1) Forámenes dentales sólo en los alvéolos dentales posteriores del dentario.
- 2) Forámenes dentales en todos los alvéolos dentales del maxilar, premaxilar y dentario.

Estructura interna de las cinturas y de la aleta caudal

**38. Coracoides** — Aunque la diagnosis original del Orden Ichthyodectiformes (Bardack y Sprinkle, 1969:336) no incluye ninguna característica del coracoides, elemento óseo pareado de la cintura pectoral, aquella publicada por Patterson y Rosen (1977:115) menciona que “los coracoides son grandes ventralmente” y “se unen entre si en una sínfisis mesoventral” (Figura 6.15). Con excepción de *Faugichthys* y la Forma C de la Cantera Tlayúa, en donde la cintura pectoral no se conoce, el aspecto desarrollado de los coracoides ha sido confirmada en la descripción de prácticamente todos los ictiodectiformes (i.e. Maisey, 1991, carácter 2), incluyendo a las otras formas de la Cantera Tlayúa descritas en el capítulo anterior de este trabajo.

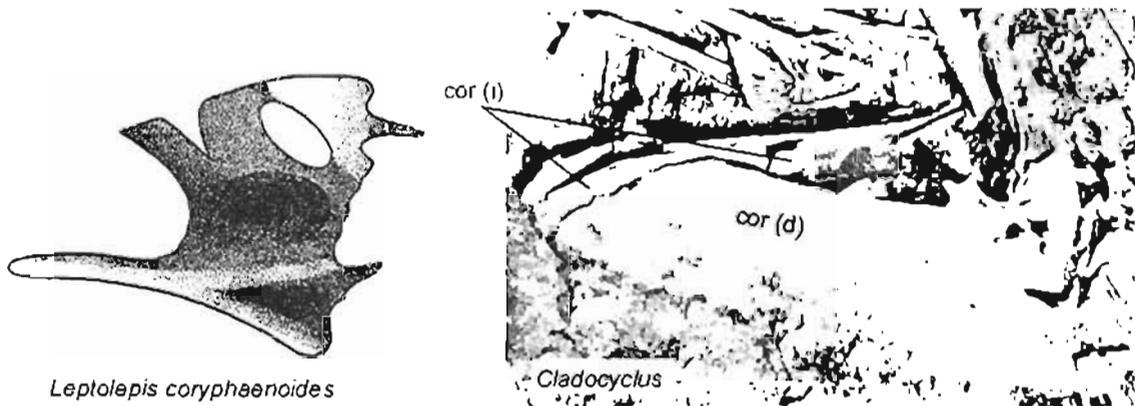


Figura 6.15. Comparación entre la forma primitiva del coracoides de *Leptolepis coryphaenoides* (tomado de Wenz, 1967, fig. 105) y su forma derivada encontrada en *Cladocyclus* (AMNH 11992 L), un Ichthyodectiforme cretácico.

A pesar de que la sínfisis mesoventral de los coracoides es difícil de observar, en todos los ictiodectiformes en donde la cintura pectoral se conoce, es notable que el tamaño de estos huesos es relativamente mayor a aquel observado en *Leptolepis*, considerado aquí como grupo externo (Figura 6.15).

- 0) Coracoides relativamente pequeños.
- 1) Grandes y unidos en una sínfisis mesoventral (= midventral).

**39. Posición de los uroneurales** — La polarización de los estados de carácter dado a este rasgo se basa en el análisis y las conclusiones de Patterson y Rosen (1977, p. 162) y Maisey (1991, carácter 4).

En *Leptolepis* y otros teleósteos primitivos los uroneurales están dispuestos lateralmente por arriba de la columna vertebral, y por lo tanto, la superficie de las vértebras precaudales esta expuesta. Por otro lado, de acuerdo con Schaeffer y Patterson (1984), *Occithrissops* es el único Ichthyodectiforme que comparte este rasgo primitivo con *Leptolepis*. En el resto de los ictiodectiformes en donde la aleta caudal se conoce, los uroneurales se extienden más abajo y cubren la cara lateral de los urales y de las primeras vértebras preurales (Figura 6.16).

Los estados de carácter mostrados por las diversas posiciones que los uroneurales tienen en los ictiodectiformes son (Figura 6.16):

- 0) Los uroneurales se disponen por arriba de la vértebras preurales.
- 1) Los primeros 3 o 4 uroneurales se disponen sobre la superficie lateral de las primeras vértebras preurales (Figura 1.3).

**40. Número de epurales** — Este carácter fue previamente analizado por Taverne (1986, caracteres 4 y 8), Maisey (1991, carácter 15) y Taverne y Chanet (2000, caracteres 13 y 21).

De acuerdo con Alvarado-Ortega (2004:807-808), en *Unamichthys*, *Allothrissops*, *Thrissops*, *Occithrissops*, así como en las Formas A y B de la Cantera Tlayúa y *Chiromystus* (en AMNH 10015), los epurales son tres. En cambio, *Cladocyclus*, *Chirocentrites*, *Ichthyodectes*, *Gillicus*, *Xiphactinus* y *Saurodon* hay sólo un epural. Mientras que, *Eubiodectes* es el único Ichthyodectiforme que posee 2 epurales (Figura 6.16).

De acuerdo con Arratia (1997:136), *Leptolepis coryphaenoides* posee entre tres y cuatro epurales. Esta autora señala que la reducción de este número es una condición derivada que ha ocurrido en diversos grupos de teleósteos, incluyendo los ictiodectiformes. En este sentido, *Eubiodectes*, único Ichthyodectiforme con dos epurales podría representar una condición intermedia entre aquellas formas que presentan 3 y otras que sólo presentan uno, e decir (Figura 6.16):

- 0) Tres epurales.
- 1) Dos epurales
- 2) Uno.

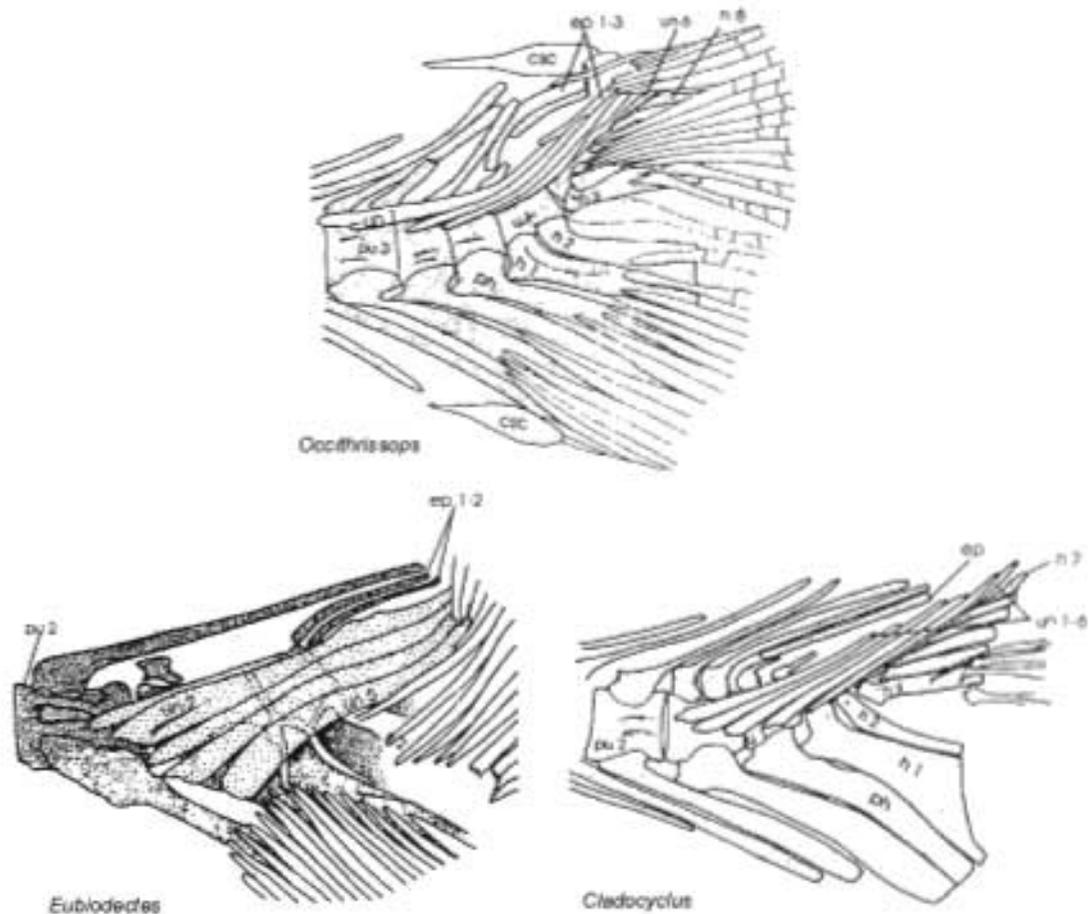


Figura 6.16. Aleta caudal de *Occithrissops* (tomado de Schaeffer y Patterson, 1984, fig. 29), *Eubiodectes* y *Cladocycilus* (tomados respectivamente de Patterson y Rosen, 1977, figs. 20 y 19), mostrando la variación en la posición y número de uroneurales, así como en el número de epineurales.

**41. Cantidad de uroneurales** — Este carácter fue previamente discutido por Taverne (1986, carácter 5), Maisey (1991, carácter 18) y Taverne y Chanet (2000, carácter 14).

De acuerdo con Arratia (1997:137), entre los teleósteos una condición primitiva es presentar entre 7 y 8 uroneurales, tal y como ocurre en *Leptolepis coryphaenoides*,

género considerado como grupo externo en este trabajo. Aunque no se conoce el mecanismo de reducción de este número de uroneurales (que puede ser por pérdida o fusión de estos elementos), se conoce que este número tiende a reducirse en diversos grupos.

*Allothrissops*, *Thrissops*, *Occithrissops* y *Cladocyclus*, poseen 6 uroneurales y se considera que presentan la condición primitiva entre los ictiodectiformes. Contrariamente, *Eubiodectes*, *Gillicus*, *Ichthyodectes*, *Xiphactinus*, *Saurodon*, *Chiromystus* (observado en AMNH 10015), *Unamichthys* y las Formas A y B de la Cantera Tlayúa comparten la única condición derivada de este carácter conocida entre los ictiodectiformes, su aleta caudal sólo muestra cinco uroneurales (Figura 6.16). En otras formas ictiodectiformes el número de los uroneurales no se conoce.

Los estados de carácter que definen el número de los uroneurales presentes entre los ictiodectiformes son:

- 0) 6-7 uroneurales.
- 1) 5 uroneurales.

**42. Urodermales** — Este carácter fue discutido por Taverne y Chanet (2000, carácter 14). De acuerdo con estos autores, la presencia de un urodermal en el lóbulo superior de la caudal de *Thrissops* es un carácter primitivo, compartido con otros teleósteos primitivos; mientras que, en otros ictiodectiformes no hay indicios de la presencia de urodermales.

Alvarado-Ortega (2004:808), analizó la presencia de urodermales en los ictiodectiformes; este elemento está presente tanto en *Allothrissops* como en *Thrissops*, pero está ausente en *Unamichthys*, las Formas A y B de la Cantera Tlayúa aquí descritas, *Eubiodectes*, *Gillicus*, *Cladocyclus*, *Ichthyodectes*, *Xiphactinus*, *Saurodon*, *Chiromystus* (en AMNH 10015), *Proportheus* (en AMNH 8394) y probablemente *Prymnetes* (USNM 4090). En otros géneros ictiodectiformes no se conoce la aleta caudal.

Con base en el párrafo anterior los estados de carácter que definen la ocurrencia de urodermales en la aleta caudal de los ictiodectiformes son polarizados como:

- 0) Urodermales presentes.
- 1) Urodermales ausentes.

**43. Tipo de articulación entre el ural 1 y los hipurales 1 y 2** — Este carácter ha sido ampliamente analizado por Patterson y Rosen (1977), Taverne (1986, carácter 19), Maisey (1991, caracteres 5 y 21) y recientemente por Taverne y Chanet (2000, caracteres 17 y 29).

Entre los teleósteos primitivos los urales y los hipurales se articulan por simple contacto; mientras que, en los ictiodectiformes estos se articulan a través de un mecanismo llamado "Ball-and-Socket" (Patterson y Rosen, 1977:106). En esta articulación especial, considerada como derivada, el primer ural presenta un par de cavidades o "sockets" en donde se articulan los procesos o "ball" que son desarrollados por cada uno de los dos primeros hipurales (Figura 6.17).

De acuerdo con Maisey (1991), en *Allothrissops* y *Occithrissops* la articulación es simple entre el primer ural y los dos primeros hipurales; mientras que, en el resto de los géneros ictiodectiformes donde la aleta caudal se conoce, estos elementos se articulan entre sí, en mayor o menor medida, a través de un mecanismo de tipo "ball-and-socket". Es notable señalar que este autor reconoció que dicho mecanismo está más desarrollado en *Ichthyodectes*, *Gillicus*, *Xiphactinus* y *Saurodon* (el proceso o "ball" es más largo y las cavidades o "socket" en los hipurales 1 y 2 más profundas] respecto a *Chirocentrites*, *Chiromystus* y *Cladocyclus*. En el presente análisis se reconoce que el mecanismo "ball-and-socket" está presente en *Unamichthys*, las Formas A y B de la Cantera Tlayúa, y probablemente en *Proportheus* y *Prymnetes*.

Los estados de carácter que definen los tipos de articulación entre el primer ural y los dos primeros hipurales de los ictiodectiformes son:

- 0) Primer ural y los dos primeros hipurales articulados por contacto.
- 1) Articulación tipo "Ball-and-Socket" entre el primer ural y los dos primeros hipurales poco desarrollada.

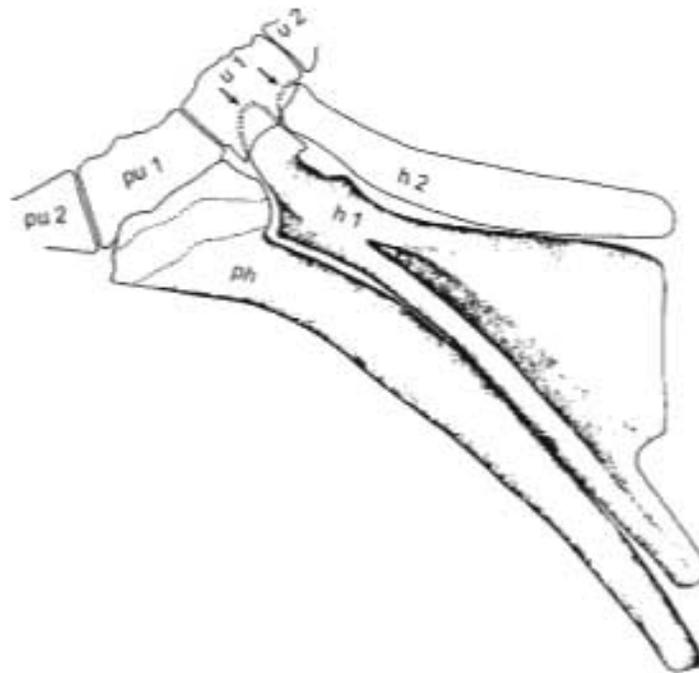


Figura 6.17. Articulación "ball-and-socket (mostrada por las flechas)", entre los hipurales 1 y 2 y el ural 1, presente algunos ictiodectiformes (tomado de Patterson y Rosen, 1977, fig. 16).

#### Caracteres de otras regiones del cuerpo

**44. Vértebras preurales** — Una condición generalizada entre los teleósteos jurásicos, incluyendo a *Leptolepis coryphaenoides*, es que en las formas adultas los arcos hemales y neurales están fusionados con sus respectivos centros vertebrales preurales (Arratia, 1997:135). Entre los ictiodectiformes existen dos condiciones derivadas. De acuerdo con Arratia y colaboradores (2004:48), los arcos hemales están fusionados a las primeras vértebras preurales en *Antarctithrissops* y *Allothrissops*. En otros ictiodectiformes estudiados donde se conoce la región caudal, incluyendo las formas de la Cantera Tlayúa aquí descritas, no hay fusión de los centros vertebrales en ninguno de estos arcos.

Aunque Schaeffer y Patterson (1984:47), sospecharon que en *Thrissops* podría presentarse la fusión de los arcos hemales con las vértebras preurales, en este trabajo

se siguen las observaciones de Taverne (1977), quien no reporta dicha fusión y por el contrario ilustra todas las vértebras preurales no fusionadas con sus respectivos arcos.

Los estados de carácter definidos para este carácter son:

- 0) Primeras vértebras preurales fusionadas con sus respectivos arcos hemales y neurales.
- 1) Primeras vértebras preurales fusionadas a los arcos hemales
- 2) Primeras vértebras preurales no fusionadas con sus respectivos arcos hemales o neurales.

**45. Aspecto del borde posterior del preopérculo** — De acuerdo con Taverne (1986, carácter 13) y Maisey (1991, carácter 16), el preopérculo de los ictiodectiformes presenta dos condiciones. En *Thrissops*, *Allothrissops* y *Occithrissops*, el borde posterior es continuo, tal y como ocurre en *Leptolepis coryphaenoides* (Wenz, 1967, pl. XLII). Por el contrario, estos autores señalan que en *Chirocentrites*, *Chiromystus*, *Cladocycclus*, *Proportheus*, *Gillicus*, *Xiphactinus*, *Saurodon* hay una mella, muesca o indentación en la parte superior del borde superior preopercular.

En *Antarctithrissops* el borde posterior del preopérculo es continuo, como en *Allothrissops* (Figuras 4.1 y 4.2). En las formas de la Cantera Tlayúa, el preopérculo también presenta esta mella o muesca (véase borde posterior del preopérculo de *Unamichthys* en la Figura 4 del Anexo II). En *Eubiodectes* (en AMNH "Eubiodectes") esta estructura también parece estar presente. El material disponible de *Prosaurodon* no permite describir el borde posterior del preopérculo (Stewart, 1999), igualmente ocurre con *Vallecillichthys*, *Faugichthys*, *Cooyoo* y *Prymnetes*.

Dado el contexto anterior los estados de carácter definidos para este rasgo son:

- 0) Borde posterior del preopérculo continuo.
- 1) Borde posterior del preopérculo discontinuo (con una mella o muesca en la parte superior).

**46. Tipo de escamas** — Shultze (1996) demostró que en términos generales entre los teleósteos el estado primitivo en cuanto al tipo de escamas, lo representan las escamas

cicloides que se caracterizan por presentar numerosos *circuli* concéntricos en la superficie externa y eventualmente algunos *radi* (Figura 6.18). Esta condición está presente en *Leptolepis coryphaenoides* (Wenz, 1967) y de acuerdo con Alvarado-Ortega (2004:810) la comparten *Occithrissops*, *Allothrissops*, *Thrissops*, *Chiromystus*, *Chirocentrites*, *Proportheus*, *Prosaurodon* y *Prymnetes*. Este mismo aspecto primitivo de las escamas está presente en *Antarctithrissops* (Arratia et al., 2004: fig. 9), *Eubiodectes* (observado en AMNH "Eubiodectes") y todas las formas presentes en la Cantera Tlayúa descritas en este trabajo (excepto por la Forma C).

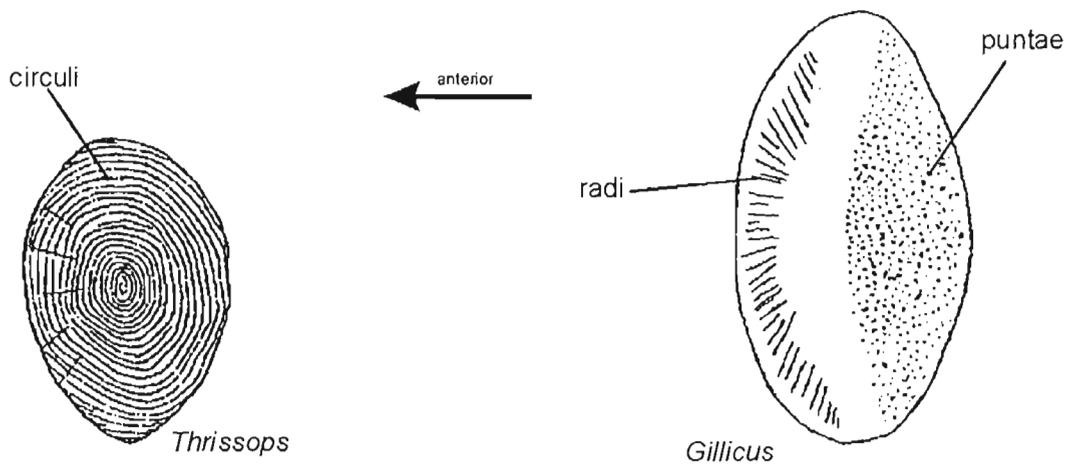


Figura 6.18. Tipos de escamas de los ictiodectiformes (tomado de Bardack, 1965, fig. 13).

En cambio diversos autores (Silva-Santos, 1950; Bardack, 1965; Maisey, 1991; Castro-Leal y Brito, 2004; entre otros), han documentado la presencia de escamas con la superficie externa cubierta por *radi* anteriores y *puntae* posteriores (Figura 6.18) en *Cladocycclus*, *Ichthyodectes*, *Gillicus* y *Xiphactinus*. Este tipo de escamas también está presente en *Vallecillichthys* (Alvarado-Ortega, obs. pers. 2004) y posiblemente en *Saurodon* (Bardack y Sprinkle, 1969). En cambio, las escamas no se conocen *Cooyoo*, *Faugichthys*, *Saurocephalus*, *Saurodon* y la Forma C a de la Cantera Tlayúa.

Los estados de carácter que definen la ornamentación externa de las escamas encontrados entre los ictiodectiformes son los siguientes (Figura 6.18):

- 0) Escamas cubiertas con numerosos *circuli* concéntricos y algunos *radi*.
- 2) Escamas cubiertas con *radi* anteriores y *puntae* posteriores.

**47. – Tamaño de la fenestra del ceratohial anterior** – Este carácter fue analizado por primera vez por Stewart (1999, carácter 13).

En *Leptolepis* (considerado aquí como grupo externo), como en otros teleósteos primitivos, el ceratohial anterior está ampliamente fenestrado, es decir, presenta una amplia perforación ovoide central. Schaeffer y Patterson (1984:469) y Stewart (1999) documentaron la presencia de una fenestra con estas características en el ceratohial anterior de *Allothrissops*, *Thrissops*, *occithrissops* y *Cladocyclus* (Figura 6.19),.

De acuerdo con Stewart (1999:354), la angosta fenestra del ceratohial anterior que está presente en *Prosaurodon* y *Saurodon*, también ocurre en *Ichthyodectes*, *Xiphactinus* y *Gillicus*; sin embargo, de acuerdo con Bardack (1965:67) en el último de estos géneros el ceratohial “es un hueso plano y alargado”.

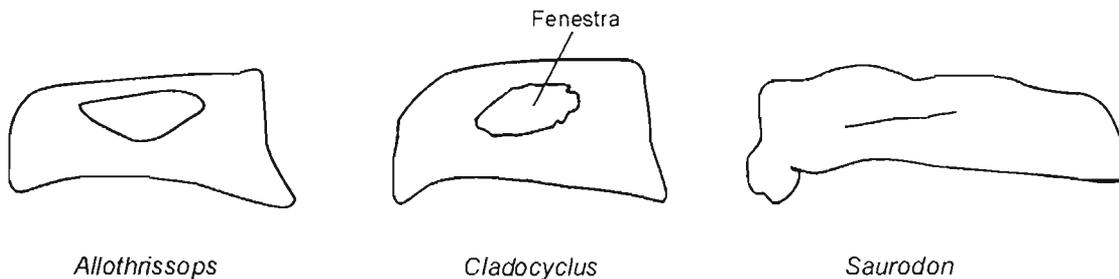


Figura 6. 19. Ceratohial anterior de los ictiodectiformes. Se observa que la forma de la fenestra puede ser amplia como en *Allothrissops* (tomado de Patterson y Rosen, 1977, fig. 9 B) y *Cladocyclus* (ejemplar AMNH 11992 L), o ser angosta o estar reducida a un canal central como en *Saurodon* (tomado de Stewart, 1900: pl. XL, fig. 4).

Los estados de carácter que definen la forma de la fenestra del ceratohial anterior de los ictiodectiformes son (Figura 6.19):

- 0) Ceratohial anterior con una fenestra amplia.
- 1) Ceratohial anterior con una fenestra ausente o reducida a una perforación angosta o un canal central.

**48. – Número total de vértebras**– Taverne y Chanet (2000, carácter 25) consideraron que los ictiodectiformes presentan dos estados de carácter en lo referente al número de vértebras que forman su columna vertebral, el estado primitivo incluye menos de 68 vértebras totales y el estado derivado una cantidad mayor.

Al considerar el número de vértebras que forma la columna vertebral en la totalidad de las formas ictiodectiformes hasta ahora conocidas (Tabla 5.1) y apelando al criterio paleontológico para polarizar los caracteres [al considerar que el estado de carácter observado en las formas más antiguas representan la condición primitiva y que las formas más recientes presentan los estados más avanzados) es posible definir al menos tres estados de carácter: a) el primitivo, mostrado por los ictiodectiformes más antiguos (los géneros jurásicos son: *Allothrissops*, *Antarctithrissops*, *Occithrissops* y *Thrissops*), incluye un rango de 53-63 vértebras totales; b) entre los géneros ictiodectiformes del cretácico *Chiomystus* presenta un rango de 40-50 vértebras totales que es notablemente distinto al de las ictiodectiformes jurásicos; y c) también entre los ictiodectiformes cretácicos surgen formas [*Cladocyclus*, *Chirocentrites vexillifer* (aunque en este análisis filogenético el género *Chirocentrites* esta caracterizado a partir de esta especie, *Ch. coroninii* y *Ch. neocomensis*, especies poco conocidas incluidas en este género, muestran entre 60?-62 vértebras formando su columna vertebral) *Eubiodectes*, *Gillicus*, *Ichthyodectes*, *Prymnetes*, *Saurodon*, *Vallecillichthys*, *Xiphactinus*, *Unamichthys* y la Forma B de la Cantera Tlayúa.

Entre los ictiodectiformes cretácicos sólo *Proportheus* y la Forma A de la Cantera Tlayúa comparten con los géneros jurásicos un número bajo de vértebras totales (53-63). En cambio, en la Forma C de la Cantera Tlayúa, *Faugichthys*, *Saurocephalus*, *Prosaurodon* el número de vértebras conocidas no permite incluir a estos géneros en alguno de los grupos anteriores.

Los estados de carácter que definen el número total de vértebras entre los ictiodectiformes son (véase Tabla 5.1 y Figura 5.19):

- 0) 53-63 vértebras totales.
- 1) 64 o más vértebras totales
- 2) 40-50 vértebras totales

## CARACTERIZACIÓN DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

La matriz de datos en la que se basa el análisis fue obtenida tras llevar a cabo el estudio comparativo de 48 caracteres presentes entre los 23 géneros ictiodectiformes (Tabla 6.1), incluyendo las formas de la Cantera Tlayúa descritas en el Capítulo 5. La polarización de los estados de carácter (Tabla 6.2) está basada principalmente en el método de grupo externo, siendo *Leptolepis coryphaenoides* el taxón empleado con tal finalidad. Siguiendo a Stewart (1999), *L. coryphaenoides*, un leptolépido del Jurásico Temprano (Liásico) de Europa (Arratia, 1997), fue seleccionado como el grupo externo o outgroup debido a que Patterson y Rosen (1977) y Arratia (1997) demostraron que esta especie es un teleósteo más primitivo que los ictiodectiformes.

La matriz de datos generada que contiene un total de 48 caracteres, 34 binarios y 14 multiestado (Tabla 6.1), fue capturada en el programa MacClade versión 3.05 (Maddison y Maddison, 1992) y analizada con el programa PAUP versión 3.1.1 [Phylogenetic Analysis Using Parsimony (Swofford, 1993)] bajo los siguientes lineamientos: La búsqueda del árbol más parsimonioso se llevó a cabo a través del método branch-and-bound, algoritmo exacto utilizado cuando la matriz de datos comprende entre 20 y 30 taxones (Hendy y Penny, 1982; Swofford y Olse, 1990) que garantiza la obtención del (o los) árbol(es) filogenético(s) más corto(s) (Wiley et al., 1991). Los caracteres no fueron ordenados y aquellos con más de un estado derivado (multiestado) fueron considerados polimórficos. La opción de salvar sólo los árboles más cortos (MULPARS), el límite de árboles salvados con incrementos automáticos de 100 y la opción de colapsar las ramas de longitud cero fueron activadas. Fue seleccionada la secuencia de adición simple.

Para determinar la carga de homoplasias en los árboles filogenéticos resultantes fueron considerados los valores resultantes de los siguientes índices: Índice de consistencia (Klugge y Farris, 1969), Índice de retención (Farris, 1989 a) y el índice re-escalado de consistencia (Farris, 1989 b).

El índice de consistencia (IC) de un árbol es el promedio del índice de consistencia de los caracteres que incluye. El IC de un carácter es la razón o cociente del mínimo número de cambios posibles de un carácter, que es el número de estados de carácter de un carácter dado ( $m$ ), sobre el número de cambios que este presenta a lo largo del árbol ( $s$ )

(Wiley et al., 1991). Por otro lado, el índice de homoplasia o IH, indica el comportamiento homoplásico de los caracteres del árbol y es el complemento de CI, es decir:

$$IC = m / s \quad \text{y} \quad IH = 1 - CI$$

El valor adquirido por IC indica el grado de homoplasia de un carácter en un árbol, su valor puede variar entre 0 y 1; cuando IC tiende a 0 el carácter es más homoplásico y cuando IC tiende a 1 éste es menos homoplásico.

El índice de retención o IR de un árbol es el promedio de los índices de retención de los caracteres que incluye, mismos que miden qué fracción de una sinapomorfía aparente se comporta como una verdadera sinapomorfía (Wiley et al., 1991); es decir, nos permite evaluar si los estados derivados de un carácter son sinapomorfías (compartidas por dos o más taxones) o apomorfías (no compartidos). Este índice se calcula involucrando tres elementos: s (número de cambios que presenta un carácter a lo largo de un árbol dado), m (número mínimo de cambios posibles de un carácter o número de estados de carácter de un carácter dado) y g [número de transformaciones que un carácter tiene en el árbol peor resuelto (con el mayor número de politomías posibles)]. IR se calcula como:

$$IR = (g - s) / (g - m)$$

Los valores de IR varían entre 1 y 0. Cuando IR = cero, significa que los estados de carácter de éste no se están expresando como sinapomorfías (sino como apomorfías); en cambio, cuando IR adquiere valores mayores, esto indica que los estados de carácter de un carácter dado se están expresando como sinapomorfías a lo largo del árbol.

Finalmente, el índice de consistencia re-escalado o ICR de un carácter, es un parámetro calculado para reconocer el índice de las expresiones de los estados de carácter como sinapomorfías o sólo como una sinapomorfía aparentes. Este índice es resultado de la multiplicación de IR y IC, y sus valores posibles varían entre 1 y 0. Cuando el valor ICR de un carácter es 1, el estado o estados de carácter derivados de un carácter representan sinapomorfías en el árbol resultante; y cuando es igual a 0, éstos no están expresándose como sinapomorfías; o bien cuando este índice adquiere valores intermedios, indica que parte de este o estos estados de carácter derivados están expresándose como verdaderas sinapomorfías (Wiley et al., 1991).

		1	1111111112	2222222223	3333333334	44444444	#
		1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	12345678	?
	outgroup	0000000000	00000000?0	0000000000	0000000000	00000000	0
1	<i>Allothrissops</i>	2011000?00	00?00?0200	0000100000	0001000110	00010000	3
2	<i>Antarctithrissops</i>	201?00?00	0??0???10?	?000100000	00??0001??	??100?0	18
3	<i>Chirocentrites</i>	2111111101	30?0???21?	0111011100	01?NNN0112	??1210?1	9
4	<i>Chiromystus</i>	201111?101	3??0?0210	0?11?11100	01?1010110	111210?2	9
5	<i>Cladocyclus</i>	2111111101	30?0100210	0111011100	0121010112	01121101	1
6	<i>Cooyoo</i>	?1?1111101	11?010?21?	0111?11100	01?10101??	??????1	16
7	<i>Eubiodectes</i>	2011111101	3??0??0210	0?11?11100	01?1010111	111210?1	8
8	<i>Faugichthys</i>	??1111100	41?01?????	???????????	???????????	?????????	38
9	<i>Gillicus</i>	2121111111	3000100211	0111011100	0211000112	11121111	0
10	<i>Ichthyodectes</i>	2121111111	2101100211	0111011100	0111010112	11121111	0
11	<i>Occithrissops</i>	1011000?00	00?0???100	0001000000	00?100010?	??020000	9
12	<i>Prosaurodon</i>	??11111111	3000111211	111??12301	11111101??	?????01?	13
13	<i>Proportheus</i>	201111?101	30?0???210	0111?11100	01?101011?	?11210?0	11
14	<i>Prymnetes</i>	21111??0?	???????????	?????11100	01?101011?	?112?0?1	24
15	<i>Saurocephalus</i>	??11111111	3?1?111211	1????12311	1?11221??	?????????	21
16	<i>Saurodon</i>	?021111111	3010111211	1111012312	111122112	11121111	1
17	<i>Thrissops</i>	2011110001	10?01?021?	0111000100	00?1?10110	00120000	4
18	<i>Vallecillichthys</i>	2121111101	31?1???21?	0111?11100	01110101??	?????1?1	15
19	<i>Xiphactinus</i>	2121111111	3101100211	0111011100	0111P10112	11121111	0
20	<i>Unamichthys</i>	2011110001	30?0??021?	0111011200	0111010110	111210?1	5
21	Forma A	2011110001	30?0??021?	?111011200	01?1010110	111210?0	7
22	Forma B	2011110001	30?0??021?	?111011200	0121010110	111210?1	6
23	Forma C	??2??2??2??	??2??2??2??	??2??2??2??	01?1011???	??2??2???	41
	#		1 11 1	i	1	1 1	1
	?	6454125612	2673259331	6645022221	1132111270	19767444	259

Tabla 6.1. Matriz de datos empleada en el presente análisis filogenético del Orden Ichthyodectiformes. Outgroup = Grupo externo (*Leptolepis coryphaenoides*); 0 = estado primitivo; 1,2,3 y 4 = estados derivados; ? = estado desconocido; N = no aplicable; P = 0 y 1; # ? = datos desconocidos. Los estados de carácter de *Chirocentrites* están basados en *Ch. vexillifer*.

Tabla 6.2

Caracteres	Estados de carácter
1 Posición de la aleta dorsal	0) En la parte media o abdominal del cuerpo, adelante de la aleta anal 1) En la parte posterior del cuerpo, su origen se opone al origen de la aleta anal 2) En la parte posterior del cuerpo, su origen está por detrás del origen de la aleta anal
2 Posición de la aleta pélvica	0) En la parte media del cuerpo (dos veces o menos más alejada de la cintura pectoral que de la aleta anal) 1) Colocada por atrás de la mitad del cuerpo (más de dos veces más alejada de la cintura pectoral que de la aleta anal)
3 Longitud de la aleta anal	0) Aleta anal muy corta (formada por 9-10 radios anales) 1) Aleta anal larga (formada alrededor de 30 o más radios anales) 2) Aleta anal corta (formada por 13-15 radios anales)

	Caracteres	Estados de carácter
4	Forma de los primeros radios de las aletas pectorales y pélvicas	0) Primeros radios pectorales y pélvicos con el aspecto general presente en los teleósteos 1) Primeros radios pectorales y pélvicos con el aspecto de daga (anchados y planos)
5	Posición de los huesos del techo del cráneo	0) Epioccipitales y supraoccipital cortos, parietales cerca del borde posterior del cráneo 1) Epioccipitales y supraoccipital relativamente más largos, parietales colocados justo por detrás del borde posterior de la órbita ocular (alejados del borde posterior del cráneo)
6	Tamaño de la cresta supraoccipital	0) Cresta supraoccipital no desarrollada o muy pequeña 1) Cresta supraoccipital bien desarrollada (triangular y comparativamente muy grande)
7	Fusión de los parietales	0) Parietales no fusionados 1) Parietales fusionados (formando el mesoparietal)
8	Canal sensitivo parietal	0) Poros del canal sensitivo parietal presentes formando pit-lines 1) Poros del canal sensitivo parietal ausentes (parietales lisos)
9	Formación de la cresta supraoccipital	0) Formada sólo por el supraoccipital 1) Formada por el supraoccipital y la parte posterior del mesoparietal (parietales fusionados)
10	Cresta epioccipital	0) Ausentes 1) Desarrollada y masiva
11	Extensión anterior de los epioccipitales	0) Epioccipitales pequeños y cortos, tan largos como el supraoccipital 1) Epioccipitales grandes, alargados hasta el extremo anterior del supraoccipital 2) Epioccipitales grandes, ligeramente más cortos que el supraoccipital 3) Epioccipitales grandes, medianamente alargados, extendidos hasta la mitad del supraoccipital 4) Epioccipitales grandes y cortos, extendidos posteriormente más allá de la mitad del supraoccipital
12	Ángulo del paraesfenoideo	0) Agudo (entre 130° y 145°) 1) Plano (entre 149° y 160°)
13	Cresta paraesfenoideo-basioccipital	0) Fuerte y aguda 1) Plana
14	Orientación de la fosa hiomandibular	0) Oblicua con respecto a la sección orbital del paraesfenoideo (si su eje longitudinal es proyectado anteriormente atraviesa el paraesfenoideo por abajo de la región etmoidea del cráneo) 1) Casi paralela a la sección orbital del paraesfenoideo (si su eje longitudinal es proyectado anteriormente atraviesa la región etmoidea del cráneo)
15	Intercalar	0) Pequeño (no participa en la formación de la fosa hiomandibular ni presenta un canal para el paso de la vena yugular y el nervio craneal X) 1) Grande, forma parte de la fosa hiomandibular y presenta un canal para la vena yugular y el nervio craneal X
16	Forma del cóndilo occipital	0) Margen ventral plano o redondeado 1) Margen ventral con una cavidad aguda
17	Rostrodermetmoideo (forma en vista dorsal)	0) Con forma de estrella 1) Con forma de triángulo

Caracteres		Estados de carácter
18	Constitución del etmopalatino	0) Etmopalatino inexistente 1) Etmopalatino cartilaginoso 2) Etmopalatino bien osificado
19	Uniones del etmopalatino	0) Uniones del etmopalatino cartilaginosas 1) Uniones del etmopalatino con crecimientos óseos membranosos
20	Mella anterior de los frontales	0) Ausente 1) Presente
21	Forma del borde dorsal del cuadrado	0) Borde dorsal del cuadrado recto, ligeramente convexo o cóncavo 1) Borde dorsal del cuadrado sinuoso
22	Forma de la cabeza del palatino	0) Reducida o pequeña 1) Grande (formando un maleólo o articulación con forma de martillo)
23	Esclerótico basal	0) Esclerótico basal ausente (posiblemente de formado por cartilago) o presente pero con bordes lisos 1) Esclerótico basal presente, con bordes intensamente serrados
24	Huesos circumorbitales ventrales	0) Pequeños, no cubren la mejilla en su totalidad y dejan al descubierto parte de los huesos de la serie hiomandibular 1) Grandes, cubren la mejilla y los huesos de la serie hiomandibular
25	Suborbital	0) Presente 1) Ausente
26	Articulación del maxilar-premaxilar	0) Reducida (la articulación por parte del maxilar involucra una sección anterior poco relativamente poco profunda) 1) Amplia (la sección anterior del maxilar involucrada en la articulación es de la igual o más profunda que el resto de este hueso)
27	Complejo articular del maxilar	0) Reducido (el cóndilo y el par de procesos son poco pronunciados) 1) Bien desarrollado (cóndilo profundo y procesos prominentes) 2) Redondeado (persiste un proceso poco elevado y ancho)
28	Forma de la sección dentada del maxilar	0) Uniformemente profunda y curva 1) Casi uniformemente profunda y casi recta 2) Casi uniformemente profunda y casi recta, con una mella superficial semicircular debajo del proceso articular del maxilar 3) Triangular (anteriormente más profunda)
29	Proporciones del maxilar	0) Mayor que 3 1) Menor que 3
30	Preentario	0) Ausente 1) Presente, edentado, alargado y con forma de triangulo isósceles 2) Presente, dentado, corto y con forma de triangulo equilátero
31	Longitud de la mandíbula inferior	0) Corto (el dentario no se proyecta más del margen anterior del premaxilar) 1) Largo (el dentario rebasa el margen anterior del premaxilar)
32	Sínfisis mandibular	0) Poco profunda 1) Profunda 2) Muy profunda
33	Composición de la faceta articular de la mandíbula (faq)	0) faq formada por el angular y el retroarticular 1) faq formada por el angular y el articular 2) faq formada por el angular, el articular y el retroarticular
34	Arreglo de los dientes	0) Dientes implantados superficialmente formando una o más hileras 1) Dientes implantados en alvéolos profundos formando una sola hilera
35	Bordes cortantes en los dientes	0) Cónicos 1) Lateralmente comprimidos

Caracteres	Estados de carácter
36 Forma de los dientes	0) Pequeños y de talla regular 1) Largos, estiliformes, curvos y de talla irregular (en el dentario y premaxilar) 2) Largos, uniformes en anchura y tamaño
37 Mellas (muescas o forámenes) dentales	0) Ausentes 1) Sólo en los alvéolos dentales posteriores del dentario 2) En todos los alvéolos dentales del maxilar, premaxilar y dentario
38 Coracoides	0) Coracoides relativamente pequeños 1) Grandes y unidos en una sínfisis mesoventral (= medioventral)
39 Posición de los uroneurales	0) Colocados arriba de las vértebras preurales 1) Los primeros 3 o 4 uroneurales se disponen sobre la superficie lateral de las primeras vértebras preurales (Figura 4.2 B)
40 Número de epurales	0) Tres epurales 1) Dos epurales 2) Uno
41 Número de uroneurales	0) 6-7 uroneurales 1) 5 uroneurales
42 Urodermales	0) Presentes 1) Ausentes
43 Articulación ural 1-hipurales 1 & 2	0) Por simple contacto 1) Articulación tipo "Ball-and-Socket"
44 Vértebras preurales	0) Primeras vértebras preurales fusionadas a los arcos hemales y neurales 1) Primeras vértebras preurales fusionadas sólo a los arcos hemales. 2) Primeras vértebras sin fusión alguna
45 Borde posterior del preopérculo	0) Continuo 1) Discontinuo (con una mella o muesca en la parte superior)
46 Tipo de escamas	0) Escamas cubiertas con numerosos <i>circuli</i> concéntricos y algunos <i>radi</i> 1) Escamas cubiertas con <i>radi</i> anteriores y <i>puntae</i> posteriores
47 Tamaño de la ventana del ceratohial anterior	0) Ventana amplia 1) Ventana ausente o reducida a una perforación angosta o canal central
48 Número total de vértebras	0) 53-63 1) 64 o más 2) 50-40

Tabla 6.2. Caracteres y estados de carácter empleados en el análisis filogenético del Orden *Ichthyodectiformes* llevado a cabo en este trabajo.

Dado que la búsqueda branch-and-bound generó múltiples árboles filogenéticos igualmente cortos, se llevó a cabo un consenso estricto, también llamado consenso de Nelson (Sokal y Rohlf, 1962, 1981; Nelson, 1979) y consenso mayoritario o consenso por regla de mayoría (Margush y McMorris, 1981) sólo en Bootstrap.

Para determinar la consistencia de las ramas que conforman la hipótesis filogenética resultante se llevó a cabo un análisis bootstrap con 100 repeticiones al azar (bajo las mismas condiciones de la búsqueda branch-and-bound) y se obtuvieron los índices de decaimiento o valores de soporte de Bremer, a través del cálculo manual por análisis de parsimonia (Bremer, 1988, 1994).

La definición de los caracteres que sustentan las ramas en la hipótesis preferida o seleccionada en este trabajo para explicar las relaciones filogenéticas de los ictiodectiformes, fue determinada a través de los métodos ACCTAN (Transformación Acelerada) y DELTRAN (Transformación Retardada) y los cambios de los estados de carácter que definen cada nodo son comparados en la Tabla 6.3.

## RESULTADOS

De los 1104 estados de carácter (= 48 caracteres X 23 taxones) considerados en las formas ictiodectiformes incluidas en el presente trabajo incluidos en la matriz de datos (Tabla 6.1), 259 o 23.46 % son desconocidos. Este número de datos desconocidos no permitió obtener una hipótesis filogenética del Orden Ichthyodectiformes satisfactoria en un primer análisis, en donde se incluyeron a los 23 géneros conocidos (Figura 6.20). En un segundo análisis, en donde se excluye a la Forma C de la Tlayúa porque representa el género con el menor número de estados de carácter conocidos (7 de 48), fue obtenida una hipótesis filogenética satisfactoria que muestra un árbol filogenético mejor resuelto (Figura 6.21). Los resultados de ambos análisis son discutidos a continuación.

### Primer análisis

En este análisis se incluyeron todos los ictiodectiformes (Tabla 6.1). Las hipótesis filogenéticas (Figura 6.20) resulta del consenso de 952 árboles igualmente cortos con longitud de 76 pasos, en donde los siguientes caracteres son no-informativos: 1, 4, 34, 38. En cada uno de estos árboles IC = 0.855, IH = 0.145, IC excluyendo caracteres no informativos es de 0.845, IR = 0.921 y ICR = 0.788.

El valor elevado de IC (0.834) y valor bajo de IH (0.156) obtenidos en este primer análisis revela que la matriz de datos analizada incluye relativamente un número elevado

de estados de carácter que se están expresando como sinapomorfías. El valor relativamente elevado de ICR (0.771) significa que gran parte de los rasgos incluidos en este trabajo (como estados de carácter derivados) se están expresando como sinapomorfías.

En relación con otros autores que abordan las relaciones filogenéticas de los ictiodectiformes (Figura 6.3), sólo Stewart (1999) proporcionó algunos de los índices obtenidos en su análisis; en su hipótesis filogenética IC = 0.970 y IH = 0.030. Estos valores resultan superiores a los obtenidos en este primer análisis; sin embargo, la matriz de datos empleada por Stewart es comparativamente más simple (26 caracteres y 10 géneros) en contraste con la analizada en este trabajo (48 caracteres y 23 géneros). El elevado valor de IR (0.921) obtenido en el primer análisis de este trabajo revela cuales son los caracteres empleados que contienen un elevado índice de sinapomorfías.

De acuerdo con Wiley y colaboradores (1991) el consenso estricto (que genera un árbol de consenso donde están representados sólo los grupos monofiléticos presentes en todos los árboles igualmente cortos sometidos a esta evaluación) genera una hipótesis de compromiso donde se pierde resolución; sin embargo, provee una idea precisa de que taxones presentan relaciones problemáticas. En este sentido el árbol generado al aplicar la técnica de consenso estricto en este primer análisis filogenético (Figura 6.20) nos revela que sólo pueden definirse 5 grupos monofiléticos con relaciones no conflictivas.

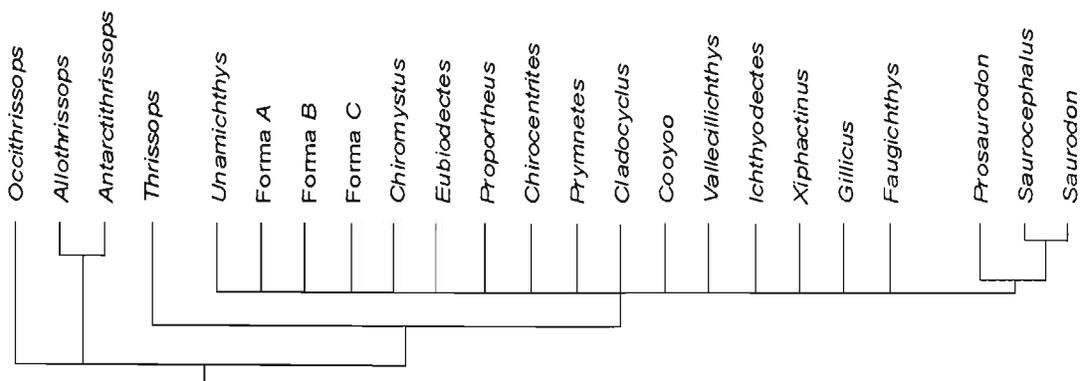


Figura 6.20. Hipótesis filogenéticas resultante primer análisis desarrollado en este trabajo, obtenida por consenso estricto de 952 arboles y que incluye a todos los ictiodectiformes conocidos.

Las hipótesis de consenso estricto obtenidas en el primer análisis no es considerada como la preferida porque no resuelve las relaciones filogenéticas de los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa (Figura 6.20). Sin embargo, esta hipótesis muestran las siguientes coincidencias con las hipótesis filogenéticas de otros autores (Figura 6.3).

- 1) **Posición incierta de *Occithrissops*** – Schaeffer y Patterson (1984) describieron a *Occithrissops* pero fueron incapaces de incluirlo en los grupos ictiodectiformes previamente establecidos. Aunque Maisey (1991) sugirió que este género es el ictiodectiforme más primitivo; más tarde, Stewart (1999) resolvió que sus relaciones son inciertas pero que es una forma basal cercana a *Allothrissops* y *Thrissops* (véase Figura 6.3). Taverne y Chanet (2000) sugirieron vagamente crear una familia para incluir a *Occithrissops* y recientemente Alvarado-Ortega (2004:808) lo colocó como único miembro del Suborden Occithrissopoidei (Figura. 6.3). Este trabajo coincide con las observaciones de Schaeffer y Patterson (1984) y Stewart (1999), al señalar la imposibilidad momentánea de resolver las relaciones filogenéticas entre los ictiodectiformes jurásicos (*Antarctithrissops*, *Allothrissops*, *Occithrissops* y *Thrissops*) que están identificados como las formas basales y/o más primitivas.
- 2) **Integración de la Familia Allothrissopodea** – La inclusión *Antarctithrissops* y *Allothrissops* en un grupo monofilético (Figura 6.20), coincide con la propuesta de Arratia y colaboradores (2004), quienes describieron a *Antarctithrissops* y lo integraron, junto a *Allothrissops*, dentro la Familia Allothrissopidae (Suborden Allothrissopoidei), previamente erigida por Patterson y Rosen (1977).
- 3) **El grupo monofilético formado por *Thrissops* y el resto de los ictiodectiformes** – Este grupo monofilético observado en todos los árboles resultantes del primer análisis de este trabajo (Figura 6.20) corresponde al Suborden Ichthyodectoidei, antes propuesto por Patterson y Rosen (1977) (Figuras 6.2, 6.3 A y 6.17).
- 4) **El grupo monofilético formado por el resto de los ictiodectiformes** – Este clado es grupo hermano de *Thrissops*, que integra a todos los ictiodectiformes cretácicos (que de acuerdo con todos los árboles filogenéticos obtenidos en el primer análisis de este trabajo (Figura 6.20) ahora incluye a todas las formas de la Cantera Tlayúa), ha sido reconocido por otros autores [Taverne, 1986; Stewart, 1999; Taverne y Chanet, 2000;

Alvarado-Ortega, 2004 (nodo X1 en fig. 10); Véase Figura 6.3].; sin embargo, hasta el momento no se ha sugerido el nombre ni el rango taxonómico que este debe ostentar.

**5) Constitución de un grupo monofilético *Prosaurodon* + (*Saurodon* + *Saurocephalus*)** – Este grupo presente en todos los árboles filogenéticos resultantes de este primer análisis, incluido como parte del grupo aquí denominado “resto de los ictiodectiformes” (discutido arriba e ilustrado en la Figura 6.20), corresponde a la Familia Saurodontidae sensu Stewart (1999) y la Tribu Saurodontinae propuesta por Taverne y Chanet (2000), como se ilustra en la Figura 6.3.

#### Segundo análisis

En este segundo análisis la Forma C de la Cantera Tlayúa fue excluida debido a que es el ictiodectiforme menos conocido, con 41 estados de carácter desconocidos de los 48 considerados en este trabajo (Tabla 6.1). En comparación con los resultados obtenidos en el primer análisis discutidos arriba (Figura 6.20), en este segundo análisis se obtuvo un resultado que revela una hipótesis de las relaciones filogenéticas del Orden Ichthyodectiformes mejor resuelta para la mayor parte de los géneros involucrados.

La búsqueda branch-and-bound generó 32 árboles igualmente cortos, cuya longitud es de 75 pasos. En estos árboles se observan los siguientes índices, IC = 0.853, IH = 0.147, ICexcluyendo caracteres no informativos = 0.843, IR = 0.921 y ICR = 0.786. Estos valores, relativamente altos, permiten reconocer que los caracteres empleados en este trabajo presentan índices aceptables y se expresan como sinapomorfías a lo largo de los árboles resultantes. Como en el caso del primer análisis los elevados valores de estos índices demuestran que la mayor parte de los caracteres empleados son informativos y que se están expresando como sinapomorfías en los árboles resultantes.

Un análisis bootstrap con 100 repeticiones al azar de una búsqueda branch-and-bound fue llevada a cabo (con un límite máximo de árboles salvados de 1000) para determinar la consistencia de las ramas en la hipótesis filogenética generada por el consenso estricto (figura 6.21). Los valores más elevados obtenidos por bootstrap (entre 50 y 99 %) sustentan 6 clados; sin embargo, sólo tres muestran valores de soporte de Bremer obtenidos mayores que 1 (entre 2 y 6).

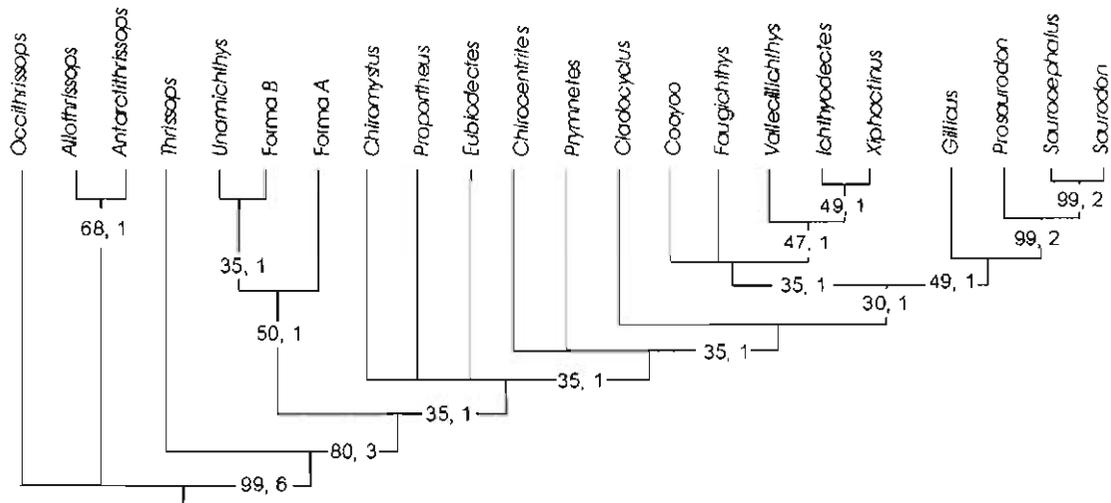


Figura 6.21. Hipótesis filogenética del Orden Ichthyodectiforme, obtenida al aplicar el consenso estricto a los 32 árboles igualmente cortos resultantes del segundo análisis elaborado en este trabajo (donde la Forma C de la Cantera Tlayúa es excluida). Los valores de soporte de ramas de *Bootstrap* (izquierda) y *Bremer* (derecha) están señalados en la base de cada rama.

Dado que las relaciones filogenéticas de los Ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa son resultados de manera satisfactoria en este segundo análisis, fue seleccionada la hipótesis obtenida en el consenso estricto como la hipótesis filogenética preferida en este trabajo (Figura 6.22), en la que está basada la explicación de la filogenia y la categorización taxonómica de los ictiodectiformes discutida en las siguientes páginas.

Los métodos de optimización ACCTRAN y DELTRAN se emplearon para reconocer la distribución de caracteres en los árboles 1, 10, 15 y 32 obtenidos por búsqueda branch-and-bound del segundo análisis, mismos que presentan topologías parecidas a la presente en la hipótesis preferida (de la cual difieren únicamente en el arreglo de las ramas basales). De esta manera, se obtuvo un mapa de 77 pasos en la hipótesis preferida (de los cuales 65 están sustentados por ambos métodos de optimización, y la posición de 12 es diferente en DELTRAN y en ACCTRAN). La expresión de los caracteres que definen estos 77 pasos en la hipótesis preferida son utilizados en la caracterización taxonómica de los clados incluidos en el Orden Ichthyodectiformes (Figura 6.22. y Tabla 6.3). Cabe señalar que, en este ejercicio se evitó asignar categorías a los clados anexos a las politomías y a aquellos poco sustentados por los resultados de los

análisis de soporte de ramas [bootstap y valores de soporte de Bremer (Figura 6.21)], a los cuales se les denominó siguiendo un orden alfabético desde los grupos mayores a los grupos menores (i.e. A, B, C, D, etc. en la Figura 6.22 y Tabla 6.3). Adicionalmente, se procuró emplear las categorías reconocidas por otros autores, siempre y cuando éstas coincidieran con los grupos monofiléticos observados en las hipótesis preferida.

#### Caracterización taxonómica del Orden Ichthyodectiformes

En esta sección se caracterizan los grupos monofiléticos que forman parte del Orden Ichthyodectiformes, de acuerdo con la hipótesis filogenética preferida y con base en el mapa de distribución de caracteres obtenida en ambos métodos de optimización (Figura 6.22 y Tabla 6.3). Adicionalmente se discute la posibilidad representada por la hipótesis generada por consenso estricto (una de las no preferidas) que difiere de la hipótesis preferida tan solo por uno o dos pasos (Figura 6.23). La interpretación de los estados de carácter cuya distribución no es común en ambos métodos de optimización se discuten en la siguiente la sección “diferencias entre las optimizaciones ACCTRAN y DELTRAN”:

#### Orden Ichthyodectiformes Bardack y Sprinkle, 1969:

El Orden Ichthyodectiformes está caracterizado por las siguientes seis sinapomorfias (Tabla 6.3) y según la optimización ACCTRAN, posiblemente por otros tres rasgos.

- ξ La aleta dorsal se ubica en la parte posterior del cuerpo, su origen está por detrás del origen de la aleta anal [1(2[0o 2]). Este carácter se transforma en *Occithrissops*.
- ξ Aleta anal larga, formada por 30 radios o más [3(1)]. De manera secundaria en las formas más derivadas la aleta anal se torna más corta (nodo D).
- ξ Primeros radios pectorales anchos y planos [4(1)].
- ξ Dientes implantados en alvéolos profundos formando una sola hilera [34(1)].
- ξ Coracoides grandes y unidos en una sínfisis mesoventral [38(1)].
- ξ Primeras vértebras preurales no fusionadas con los arcos hemales o neurales [44(2)]. De acuerdo con esta hipótesis la condición de vértebras preurales no fusionadas surgió directamente de la condición plesiomórfica, es decir de las vértebras preurales

fusionadas a los arcos hemales y neurales se separaron de los arcos preurales o 44(2[0o 2]).

Según la optimización ACCTTRAN el nodo que define al Orden Ichthyodectiformes también está soportado por los rasgos 18(2), 24(1) y 39(1); por otro lado la optimización DELTRAN sugiere que el rasgo 18(1) también podría estar participando de este modo. En todos estos rasgos la interpretación de su posible naturaleza sinapomórfica u homoplásica depende del método de optimización considerado (véase sección "diferencias entre las optimizaciones ACCTTRAN y DELTRAN").

#### Suborden Occithrissopoidei Alvarado-Ortega, 2004.

El Suborden Occithrissopoidei contiene a un sólo género, *Occithrissops*, que presenta una autapomorfía y posiblemente otros 3 caracteres señalados por ACCTTRAN y DELTRAN:

ξ La aleta dorsal está colocada en la parte posterior del cuerpo, en oposición y directa a la aleta anal, los orígenes de ambas aletas se oponen directamente entre sí [1(1)]. Esta autapomorfía surge directamente desde el estado de carácter adquirido en el nodo que define el Orden Ichthyodectiformes [1(2)], es decir 1(1[2o 1]).

Según ACCTTRAN el Suborden Occithrissopoidei también podría estar sustentado por los rasgos 18(1) y 39(0); mientras que en DELTRAN ésto lo hace el rasgo 24(1). Una discusión amplia de las posibles generadas por ambos métodos de optimización se presenta en la sección "diferencias entre las optimizaciones ACCTTRAN y DELTRAN".

#### Suborden Allothrissopoidei Patterson y Rosen, 1977.

Este suborden está sustentado por la presencia de dos sinapomorfías y posiblemente un rasgo más señalado por la optimización ACCTTRAN (Figura 6.22 y Tabla 6.3):

ξ No hay hueso suborbital [25(1)].

ξ Primeras vértebras preurales fusionadas con sus arcos hemales [44(1)]. De acuerdo con esta hipótesis, este rasgo es una modificación de la condición adquirida en el nodo

que define al Orden Ichthyodectiformes, donde las vértebras preurales no están fusionadas a ninguno de sus arcos, es decir 44(1[2o 1]).

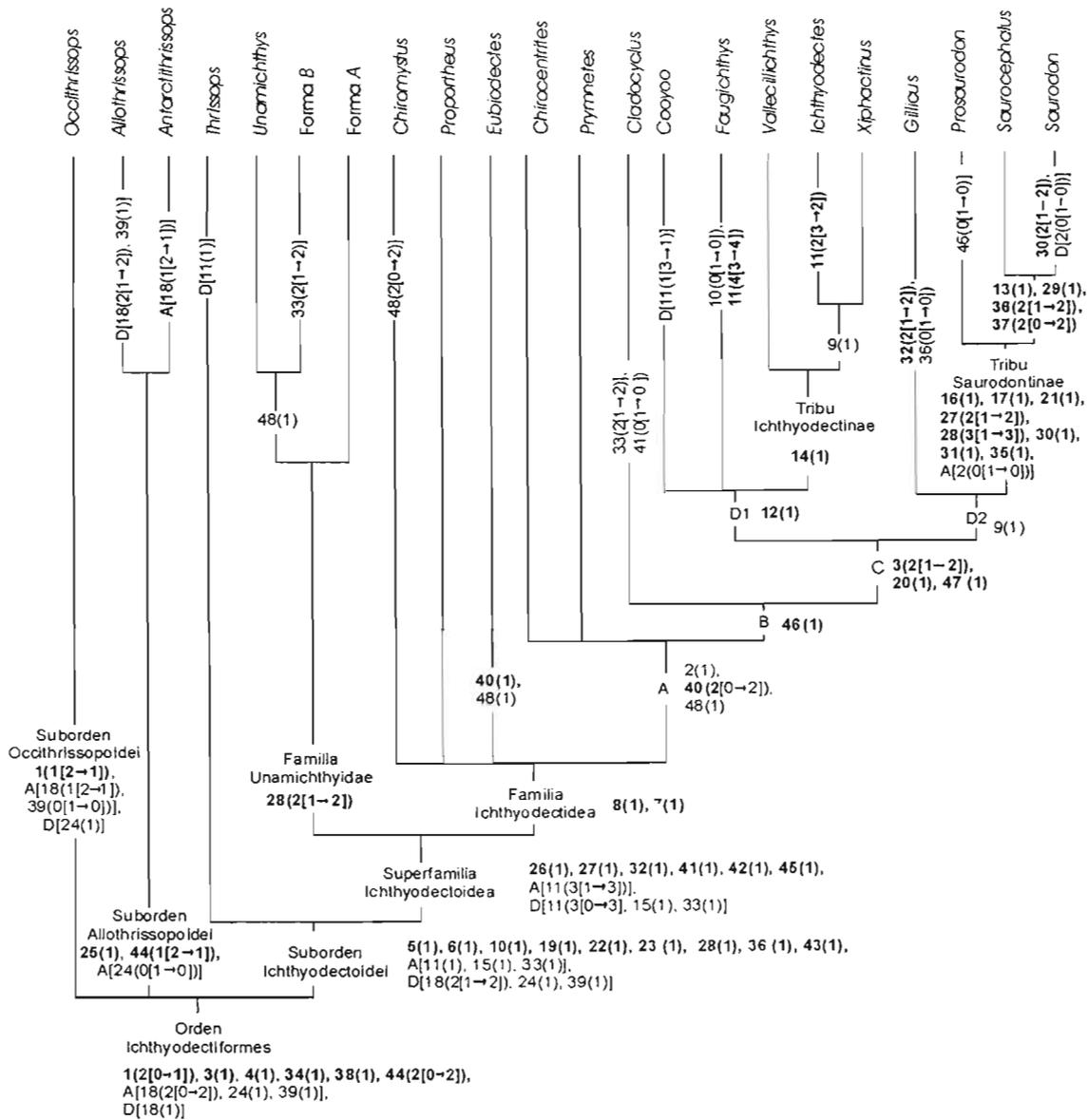


Figura 6.22. Hipótesis filogenética del Orden Ichthyodectiformes preferida en este trabajo señalando los rangos taxonómicos asignados a cada grupo monofilético obtenido. En negritas se señalan los caracteres sinapomórficos; A y D preceden a los caracteres compartidos señalados sólo por las técnicas de optimización ACCTRAN o DELTRAN respectivamente (las distintas interpretaciones de estos rasgos se ilustran en la Figura 6.23).

Taxa		ACCTRAN	AMBOS	DELTRAN
Orden Ichthyodectiformes		18(2[0o 2]) 24(1) 39(1)	1(2[0o 2]) 3(1) 4(1) 34(1) 38(1) 44(2[0o 2])	18(1)
Suborden Occithrissopoidei	<i>Occithrissops</i>	18(1[2o 1]) 39(0[1o 0])	1(1[2o 1])	24(1)
Suborden Allothrissopoidei		24(0[1o 0])	25(1) 44(1[2o 1])	
	<i>Allothrissops</i>			18(2[1o 2]) 39(1)
	<i>Antarctithrissops</i>	18(1[2o 1])		
Suborden Ichthyodectoidei		11(1) 15(1) 33(1)	5(1) 6(1) 10(1) 19(1) 22(1) 23(1) 28(1) 36(1) 43(1)	18(2[1o 2]) 24(1) 39(1)
	<i>Thrissops</i>			11(1)
Superfamilia Ichthyodectoidea		11(3[1o 3])	26(1) 27(1) 32(1) 41(1) 42(1) 45(1)	11(3[0o 3]) 15(1) 33(1)
Familia Unamichthyidae	Forma C (i. s.)			
	Forma A			
	<i>Unamichthys</i> +Forma B		48(1)	
	Forma B			
	<i>Unamichthys</i>		33(2[1o 2])	
Familia Ichthyodectidae			8(1) 7(1)	
GRUPO "Chiomystidos"				
	<i>Chiomystus</i>		48(2[0o 2])	
	<i>Proportheus</i>			
	<i>Eubiodectes</i>		40(1) 48(1)	
NODO A			2(1) 40(2[0o 2]) 48(1)	
GRUPO "Chirocentrites"				
	<i>Chirocentrites</i>			
	<i>Prymnetes</i>			
NODO B			46(1)	
-----	<i>Cladocyclus</i>		33(2[1o 2]) 41(0[1o 0])	
NODO C			3(2[1o 2]) 20(1) 47(1)	
NODO D1			12(1)	
GRUPO "Cooyoo" (i. s.)				
	<i>Cooyoo</i>		11(1[3o 1])	
	<i>Faugichthys</i>		10(0[1o 0]) 11(4[3o 4])	
Tribu Ichthyodectinae				
-----	<i>Vallecillichthys</i>		14(1)	

	<i>Ichthyodectes+Xiphactinus</i>	9(1)	
	<i>Ichthyodectes</i>	11(2[3o 2])	
	<i>Xiphactinus</i>		
NODO D2		9(1)	
----- Gillicus		32(2[1o 2])	
		36(0[1o 0])	
Saurodontinae	2(0[1o 0])	16(1)	
		17(1)	
		21(1)	
		27(2[1o 2])	
		28(3[1o 3])	
		30(1)	
		31(1)	
		35(1)	
----- <i>Prosaurodon</i>		46(0[1o 0])	
<i>Saurodon+Saurocephalus</i>		13(1)	
		29(1)	
		36(2[1o 2])	
		37(2[0o 2])	
Saurodon		30(2[1o 2])	2(0[1o 0])
Saurocephalus			

Tabla 6.3. Caracterización de los grupo taxonómicos ictiodectiformes definidos en este trabajo conforme y resultados de las optimizaciones ACCTTRAN y DELTRAN.

De acuerdo con la optimización DELTRAN el rasgo 24(0), que representa una regresión, podría sustentar a este suborden.

#### Suborden Ichthyodectoidei Romer, 1966.

De acuerdo con la hipótesis filogenética preferida en este trabajo (Figura 6.22), el Suborden Ichthyodectoidei contiene dos grupos, siendo *Thrissops* el grupo hermano de la Superfamilia Ichthyodectoidea, la cual contiene a todos los ictiodectiformes cretácicos (incluyendo a la Forma C de Tlayúa (como una taxón *incertae sedis*). El Suborden Ichthyodectoidei está caracterizado por 9 sinapomorfías y posiblemente por otros rasgos señalados por las optimizaciones ACCTTRAN y DELTRAN:

- 1) Los epioccipitales y supraoccipital se alargan anteriormente, los parietales están colocados justo arriba de la parte posterior de la orbita ocular [5(1)].
- 1) El supraoccipital presenta una cresta (cresta supraoccipital) bien desarrollada, grande y triangular [6(1)].
- 1) Los epioccipitales desarrollan crestas masivas (colocadas en posición lateral a la cresta supraoccipital [10(1)]. Secundariamente, en *Faugichthys* las crestas epioccipitales desaparecen [10(0)].

- 1) La unión del etmopalatino con otros huesos es a través de crecimientos óseos membranosos [19(1)].
- 1) La cabeza articular del palatino presenta la forma de maléolo [22(1)]
- 1) Esclerótico basal con bordes intensamente serrados [23(1)].
- 1) La forma de la sección dentada del maxilar es uniformemente profunda y casi recta [28(1)]. Dos transformaciones independientes de este rasgo ocurren posteriormente en Unamichthyidae [28(1o 2)] y Saurodontinae [28(1o 3)].
- 1) Los dientes son largos, estiliformes y de talla irregular (principalmente en el dentario) [36(1)]. En grupos más derivados, este rasgo se modifica; en *Gillicus* ocurre una regresión de este carácter [36(0o 1)] y en la Tribu Saurodontinae, los dientes conservan su aspecto alargado pero su anchura y tamaño son uniformes [36(1o 2)]. Como una nota adicional, es necesario aclarar que en *Thrissops* el desarrollo de dientes largos y de talla irregular ocurre apenas de manera incipiente.
- 1) El ural 1 y los hipurales 1 y 2 se presentan la articulación descrita como "Ball-and-Socket" [43(1)]. Aquí también es necesario señalar que en los ictiodectiformes más derivados (i.e. *Gillicus*, *Sarodon*, *Ichthyodectes* y *Xiphactinus*) esta articulación es prominente (Bardack, 1965; Maisey, 1991).

De acuerdo con los resultados de la optimización ACCTRAN (Tabla 6.3), la naturalidad del Suborden Ichthyodectoidei también podría estar sustentada por los rasgos 11(1) 15(1) y 33(1), y por otro lado, según la optimización DELTRAN, este soporte podría ser brindado por los rasgos 18(2), 24(1) y 39(1).

#### Superfamilia Ichthyodectoidea (nuevo rango).

La Superfamilia Ichthyodectoidea agrupa todos los ictiodectiformes cretácicos incluyendo a los de la Cantera Tlayúa aquí descritos (Figuras 6.20 y 6.22). Mientras que, la Forma C de Tlayúa es un taxón con posición incierta dentro de esta superfamilia, dos grupos monofiléticos están bien diferenciados, la Familia Unamichthyidae (que incluye a las formas de la Cantera Tlayúa) y la Familia Ichthyodectidae, cuya composición no corresponde a la expresada en otras teorías filogenéticas (Figura 6.3). Esta superfamilia está caracterizada por los siguientes seis rasgos sinapomórficos:

- 1) Articulación amplia entre el maxilar y el premaxilar [26(1)].
- 1) Complejo articular del maxilar bien desarrollado [27(1)].
- 1) Sínfisis mandibular profunda [32(1)].
- 1) Cinco uroneurales [41(1)]. Una condición homoplásica regresiva de este carácter aparece en *Cladocyclus*.
- 1) Uroneurales ausentes [42(1)]
- 1) Borde posterior del preopérculo mellado [45(1)].

De acuerdo ACCTTRAN y DELTRAN, la naturalidad de esta superfamilia podría estar sustentada por los rasgos 11(3); sin embargo, en el origen de este rasgo derivado difiere en los dos métodos de optimización. Adicionalmente, la optimización DELTRAN señala que otros rasgos que podrían estar involucrados en el soporte de este grupo son 15(1) y 33(1).

#### Familia Unamichthyidae Alvarado-Ortega, 2004.

Esta familia, propuesta por Alvarado-Ortega (2004), reúne a los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, excepto a la Forma C que fue excluida del segundo análisis a partir del cual se generó la hipótesis que apoya la presente caracterización de los grupos al interior del Orden Ichthyodectiformes y que se considera como un género de posición incierta al interior de la Superfamilia Ichthyodectoidea (Tabla 6.3). La naturalidad de esta familia está sustentada por la siguiente sinapomorfía:

- 1) Sección dentada del maxilar casi uniformemente profunda y recta con una mella superficial semicircular abajo del proceso articular [28(2)].

#### Grupo *Unamichthys* + Forma B

*Unamichthys* y la Forma B están colocados como grupos hermanos y formas más derivadas de la Familia Unamichthyidae (Figura 6.22 y Tabla 6.3), esta posición está soportada por un la presencia de el siguiente rasgo:

- 1) En total hay 64 o más vértebras [48(1)]. Este rasgo es una homoplasia que aparece en el grupo definido por el nodo A y *Eubiodectes*.

#### Familia Ichthyodectidae.

Este grupo incluye al grupo artificial "Chiomystus", formado por *Proportheus*, *Eubiodectes* y *Chiomystus*, y al grupo monofilético definido por el nodo A (Figura 6.22 y Tabla 6.3). La naturalidad de esta familia está fundamentada por la presencia de dos sinapomorfias:

- 1) Parietales lisos (poros del canal sensitivo parietal ausentes) [8(1)].
- 1) Parietales fusionados [7(1)].

#### Nodo A

Este clado incluye al grupo "Chirocentrites", que involucra a *Chirocentrites* y *Prymnetes* como formas *incertae sedis*, y al clado definido por el nodo C. La naturalidad de este nodo está soportada por los siguiente caracteres:

- 1) La aléas pélvicas esán colocadas atrás de la mitad de la mitad del cuerpo (la distancia cintura pectoral-cintura pélvica es tres veces o más la distancia cintura pélvica-origen de la anal) [(2(1))]. Este rasgo presenta una condición regersiva en *Saurodon* o posiblemente en toda la Tribu Saurodontinae.
- 1) Los epurales se reducen hasta uno [40(2)]
- 1) En total hay 64 o más vértebras [48(1)]. Este rasgo es una homoplasia que aparece en *Eubiodectes* y el grupo *Unamichthys* + Forma B.

#### Nodo B

La naturalidad de este clado, que incluye como grupos hermanos a *Cladocycclus* y al grupo definido por el nodo C, está sustentada por el siguiente sinapomorfia (Tabla 6.3):

- 1) Escamas cubiertas con *circuli* anteriores y *puntae* posteriores [46(1)]. Este rasgo presenta una regresión en *Prosaurodon*.

### Nodo C

La naturalidad de este clado, que incluye a dos grupos hermanos definidos por los nodos D1 y D2, está sustentada por tres sinapomorfias (Tabla 6.3):

- 1) Aleta anal corta [3(2)].
- 1) Frontales con mella anterior [20(1)].
- 1) Fenestra del ceratohial anterior ausente o reducida a una perforación angosta o canal central [47(1)].

### Nodo D1

La naturalidad de este grupo que incluye al grupo no-natural "Cooyoo" (*Cooyoo* y *Faugichthys* como formas *incertae sedis*) y a la Tribu Ichthyodectinae, está definida por:

- 1) Ángulo del parasfenoideo plano [12(1)].

Tribu Ichthyodectinae Taverne y Chanet, 2000.

Esta tribu contiene tres géneros, siendo *Vallecillichthys* la forma basal y grupo hermano de un clado formado por *Xiphactinus* e *Ichthyodectes*. La naturalidad de esta tribu está definida por una sinapomorfía (Tabla 6.3):

- 1) Fosa hiomandibular orientada de manera paralela a la sección orbital de paraesfenoideo [12(1)].

### Grupo *Ichthyodectes* + *Xiphactinus*

Este grupo se caracteriza por la presencia de una homoplasia (Tabla 6.3):

- 1) El mesoparietal (parietales fusionados) forman parte de la cresta supraoccipital [9(1)]. Éste no es un rasgo exclusivo de este clado, pues también está presente en el grupo definido por el nodo E2.

## Nodo D2

La naturalidad de este clado, que incluye a *Gillicus* y a la Tribu Saurodontinae como grupos hermanos, está definida por una homoplasia (Tabla 6.3):

- 1) El mesoparietal (parietales fusionados) forma parte de la cresta supraoccipital [9(1)]. Éste rasgo no es único, también está presente en *Ichthyodectes*+*Xiphactinus*.

## Tribu Saurodontinae Taverne y Chanet, 2000

Esta tribu contiene tres géneros, siendo *Prosaurodon* la forma basal y grupo hermano del caldo formado por *Saurodon* y *Saurocephalus*. La naturalidad de esta tribu está definida por ocho sinapomorfías y posiblemente por un rasgo señalado por la optimización ACCTTRAN (Tabla 6.3):

- 1) Margen ventral del cóndilo occipital con una cavidad aguda [16(1)].
- 1) Rostridermetmoideo triangular en vista dorsal 17(1)].
- 1) Borde dorsal del cuadrado sinuoso [21(1)].
- 1) Proceso dorsal del maxilar redondeado [27(2)].
- 1) Sección dentada del maxilar de forma triangular, anteriormente más profunda [28(3)]. Este rasgo se deriva de la condición adquirida en el nodo que define al Suborden Ichthyodectoidei [28(3)], es decir en la Tribu saurodontinae este rasgo es adquirido por el proceso 28(3[1o 3]).
- 1) Prementario con forma de triángulo isósceles presente [30(1)]. Este rasgo surge una segunda transformación (prementario con forma de triángulo equilátero) en *Saurodon*.
- 1) Mandíbula inferior alargada, anteriormente proyectada más allá del premaxilar [31(1)]
- 1) Los dientes son lateralmente comprimidos y presentan bordes cortantes [35(1)].

De acuerdo con los resultados de la optimización ACCTTRAN (Figura 6.22 y Tabla 6.3), este nodo también está definido por la condición regresiva 2(0).

Grupo *Saurodon* + *Saurocephalus*

Estos géneros hermanos se caracterizan por compartir tres sinapomorfías (Tabla 6.3):

- 1) Cresta paraesfenoideo-basioccipital plana [13(1)].
- 1) Maxilar más de tres veces más alto de largo [29(1)].
- 1) Dientes largos, uniformes en anchura y talla [36(2)].

Caracterización de géneros

Aunque en el presente trabajo, sólo los siguientes géneros fueron caracterizados, la singularidad de cada uno de los ictiodectíforos incluidos en este análisis filogenético se expresa por sus respectivas diagnósis (véanse capítulos 4 y 5).

*Allothrissops*

Según la optimización DELTRAN (Figura 6.22 y Tabla 6.3), este género podría estar definido por la presencia de dos rasgos no exclusivos o autapomórficos [18(2) y 39 (1)].

*Antarctithrissops*

Según la optimización ACCTTRAN (Figura 6.22 y Tabla 6.3), este género podría estar definido por la presencia del rasgo, 18(2).

*Chiromystus*

Diversos autores (Silva-Santos, 1959; Maisey, 1991, entre otros) han reconocido que un rasgo exclusivo de este género, aquí expresado como una apomorfía de este género es el siguiente:

- 1) Número total de vértebras entre 50 y 40 [48(2)].

*Cooyoo*

Este género se caracteriza por la siguiente condición regresiva (Tabla 6.3):

- 1) Epioccipitales grandes, medianamente alargados, extendidos hasta el extremo anterior del supraoccipital [11(1)]. Este es un rasgo homoplásico regresivo respecto a la condición adquirida en el nodo que define a la Superfamilia Ichthyodectoidea o la Familia Ichthyodectidae [11(3)].

#### *Cladocyclus*

Este género se caracteriza por presentar dos homoplasias (Figura 6.22 y Tabla 6.3):

- 1) Faceta articular de la mandíbula compuesta por el articular, angular y retroarticular [33(2)]. En la Forma B este rasgo también está presente.
- 1) Seis uroneurales [41(0)]. Este rasgo es una condición regresiva respecto a la reducción hasta 5 uroneurales presente en el nodo Superfamilia Ichthyodectoidea.

#### *Eubiodectes*

De acuerdo con la optimización DELTRAN, este género se define por la presencia de dos epurales [40(1)].

#### *Faugichthys*

Este género se caracteriza por la presencia de dos rasgos (Tabla 6.3):

- 1) Epioccipitales grandes y cortos, extendidos posteriormente por detrás de la mitad del supraoccipital [11(4)]. Esta sinapomorfía surgió de la modificación de la condición adquirida en la Superfamilia Ichthyodectoidea o la Familia Ichthyodectidae [11(3)].
- 1) Cresta supraoccipital reducida [10(0)]. Este rasgo representa una regresión respecto a la condición adquirida en el nodo que define el Suborden Ichthyodectoidei [10(1)].

#### Forma B

Este género está definido por la presencia de una homoplasia compartida con *Cladocyclus* (Figura 6.22 y Tabla 6.3):

- 1) Faceta articular de la mandíbula compuesta por el articular, angular y retroarticular [33(2)]. En *Cladocyclus* este rasgo también está presente, por lo tanto, éste puede considerarse como una homoplasia convergente.

#### *Gillicus*

Este género está definido por la presencia de dos rasgos (Figura 6.22 y Tabla 6.3):

- 1) Sínfisis mandibular muy profunda [32(2)]. Esta sinapomorfía representa una condición más extrema de aquella surgida en el nodo que define la Superfamilia Ichthyodectoidea [32(1)].
- 1) Dientes pequeños y de talla regular [36(0)]. Esta condición representa una regresión respecto a la adquisición de dientes grandes, estiliformes, curvos y de talla irregular ocurrida en el nodo que define el Superorden Ichthyodectoidei [36(1)].

#### *Ichthyodectes*

Este género se caracteriza por la presencia de dos rasgos (Tabla 6.3):

- 1) Epioccipitales, grandes, medianamente alargados, ligeramente más cortos que el supraoccipital [11(2)]. Este es un rasgo sinapomórfico surgido de la modificación de un rasgo adquirido en el nodo que define la Superfamilia Ichthyodectoidea o bien en la Familia Ichthyodectidae [11(3)].

#### *Prosaurodon*

Este género se caracteriza por la presencia de un rasgo (Tabla 6.3):

- 1) Escamas cubiertas por numerosos *circuli* concéntricos [46(0)]. Este rasgo representa una homoplasia o regresión respecto a la aparición en el nodo C de escamas con *radi* anteriores y *puntae* posteriores [46(1)].

#### *Saurodon*

Este género se caracteriza por la presencia de uno o posiblemente de dos rasgos (Figura 6.22 y Tabla 6.3):

- 1) Predentario con forma de triángulo equilátero [30(2)]. Esta sinapomorfía representa una condición más derivada respecto a la aparición de un predentario con forma de triángulo isósceles en el nodo que define la Tribu Saurodontinae.

De acuerdo con la optimización DELTRAN, Saurodon se caracteriza por presentar la cintura pectoral en la parte media del cuerpo [2(0)], condición que podría representar una regresión respecto al nodo B, en donde esta cintura llega a estar colocada una región más posterior del cuerpo [2(1)].

#### *Thrissops*

De acuerdo con la optimización DELTRAN (Figura 6.22 y Tabla 6.3) este género podría estar definido por la presencia del rasgo 11(1).

#### Diferencias entre las optimizaciones ACCTAN y DELTRAN

En los resultados obtenidos de la aplicación de los métodos de optimización ACCTAN y DELTRAN algunas o todas las condiciones mostradas (estados de carácter) por los caracteres 2, 11,15, 18, 24, 33, 39 en la hipótesis preferida (Figura 6.22) no son comunes para ambos métodos. En esta sección se discute la posible naturaleza homoplásica y/o sinapomórfica de cada uno de ellos y como guía la Figura 6.23 muestra dichos cambios.

**Carácter 2.-** Este carácter muestra sólo un estado derivado que es adquirido en el nodo B. Una condición regresiva del mismo (es decir se observa el cambio: 1o 0). Esta documentada en *Saurodon*, pero no en los otros miembros de la Tribu Saurodontinae. De acuerdo con ACCTAN esta homoplasia está afectando a toda la tribu; en cambio, los resultados arrojados por DELTRAN sugieren que la aparición de esta regresión sólo afecta a *Saurodon*.

**Carácter 11.-** Este carácter multiestado tiene cuatro estados derivados posibles (1-4), dos de ellos, 11(2) y 11(4), fueron definidos como autapomorfías de *Ichthyodectes* y *Faugichthys* respectivamente.

De acuerdo con ACCTAN una primera condición derivada, 11(1), aparece en el nodo que define el Suborden Ichthyodectoidei, y es modificado inmediatamente al estados

11(3) en el nodo que define la Superfamilia Ichthyodectoidea. A partir de esta última condición, 11(3), se generan las autapomorfias descritas para *Ichthyodectes* y *Faugichthys*, y además en *Cooyoo* se presenta una regresión desde esta codición hasta el primer estado derivado adquirido en la base del Suborden Ichthyodectoidei.

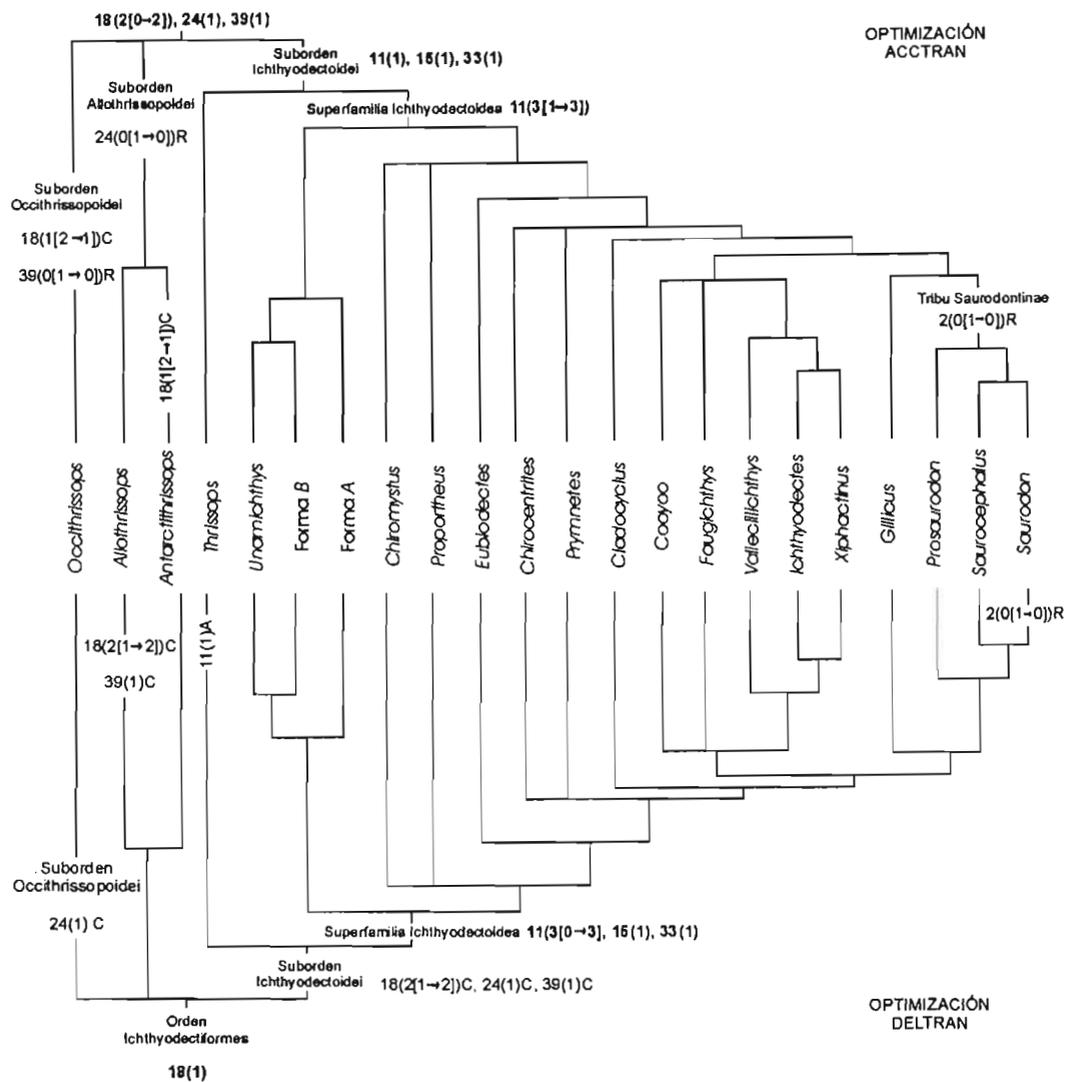


Figura 6.23. Comparación de la contradicción de la posición y naturaleza de algunos rasgos como sinapomorfias u homoplasias observados en la optimización ACCTRAN y DELTRAN de la hipótesis filogenética del Orden Ichthyodectiformes preferida en este trabajo. En negritas están remarcadas las sinapomorfias, A = autapomorfía, C = convergencias, R = regresión.

La interpretación generada por DELTRAN, sugiere que tres de los cuatro estados de carácter están representados autapomorfía en los puntos terminales del árbol filogenético; 11(2) de *Ichthyodectes*, 11(4) de *Fauichthys* y 11(1) es un rasgo homoplásico convergente compartido por *Thrissops* y *Cooyoo*. Es interesante aclarar que según este método de optimización, la condición derivada 11(1) se genera a partir de dos estados de carácter distintos: desde la condición plesiomórfica en *Thrissops* [es decir, 11(1[0o 1])] y desde una condición derivada 11(3) en *Cooyoo* [es decir, 11(1[3o 1])]. En cambio, en este caso la condición derivada 11(3) aparece como una sinapomorfía de la Superfamilia Ichthyodectoidea que posteriormente da lugar a las autapomorfías y a la condición homoplásica regresiva compartida mencionadas.

**Carácter 15.-** La condición derivada de este carácter binario [15(1)] no es conocida en todos los ictiodectiformes; sin embargo, la optimización ACCTAN sugiere que esta condición puede representar una sinapomorfía del Suborden Ichthyodectoidei, mientras que los resultados obtenidos en DELTRAN, muestran que a esta sinapomorfía le corresponde a la Superfamilia Ichthyodectoidei.

**Carácter 18.-** Este carácter multiestado tiene dos estados derivados posibles. De acuerdo con ACCTAN el estado derivado 18(2) surge directamente del estado plesiomórfico y se expresa como una sinapomorfía del Orden Ichthyodectiformes; y además da lugar a una condición derivada 18(1) que se expresa como una convergencia compartida por *Occithrissops* y *Antactithrissops*. En cambio, la optimización DELTRAN, sugiere que el estado 18(1) es una sinapomorfía de este orden de la cual surge una segunda condición derivada, 18(2), que se expresa como una convergencia entre *Allothrissops* y el Suborden Ichthyodectoidei.

**Carácter 24.-** El carácter 24 es binario y de acuerdo con ACCTAN, su estado derivado podría representar una sinapomorfía del Orden Ichthyodectiformes que sufre una regresión en el Suborden Allothrissopoidei; o bien, según la optimización DECTAN, el estado derivado de este carácter, 24(1), representa una convergencia compartida por los subórdenes Occithrissopoidei e Ichthyodectoidei.

**Carácter 33.-** De acuerdo con la optimización ACCTAN, la condición derivada de este carácter binario [33(1)], puede representar una sinapomorfía del Suborden

Ichthyodectoidei; o bien, de acuerdo con la optimización DELTRAN, ésta podría tener el misma cualidad en la Superfamilia Ichthyodectoidea.

**Carácter 39.-** El estado derivado de este caracter binario está bien documentado en *Allothrissops* y gran parte de los miembros del Suborden Ichthyodectoidei. De acuerdo con la optimización ACCTAN esta condición podría representar una sinapomorfía del Orden Ichthyodectiformes que da lugar a una regresión en el Suborden Occithrissopoidei. Sin embargo, de acuerdo con la optimización DELTRAN, la condición derivada de este caracter, 39(1), representa una convergencia entre *Allothrissops* y el Suborden Ichthyodectoidei.

## COMENTARIOS SOBRE LA PROBLEMÁTICA DE LA PRESENTE HIPÓTESIS FILOGENÉTICA

La exploración de las posibles soluciones de las politomías presentes en la hipótesis filogenética del Orden Ichthyodectiformes preferida en este trabajo, revela que la información disponible no es suficiente para resolver las relaciones de *Cooyoo*, *Chirocentrites*, *Prymnetes* y *Faugichthys*, al ser los dos últimos algunos de los ictiodectiformes menos conocidos después de la Forma C de la Cantera Tlayúa (Tabla 6.1) y ser formas cercanas a los dos primeros géneros. En cuanto a la posición incierta de *Cooyoo*, dentro del clado C1 (Figura 6.22), es posible señalar que al excluir a *Faugichthys* y llevar a cabo un estudio semejante al segundo análisis, ésta condición desaparece y *Cooyoo* es reconocido como el elemento basal de un grupo monofilético que lo incluye a la Tribu Ichthyodectinae aquí definida. Lo mismo ocurre con *Faugichthys* si *Cooyoo* es excluido del análisis (en ambos casos el resultado de la búsqueda bootstrap genera la 16 árboles igualmente cortos). Algo semejante ocurre con los miembros del grupo “Chirocentrites”, *Prymnetes* y *Chirocentrites* (ambos conservan su posición dentro de la topología general de la hipótesis filogenética preferida), siendo en este caso la escasez de información de *Prymnetes* lo que podría estar generando su relación no-resuelta. Se intentó ordenar cada uno de los caracteres relacionados que definen los nodos contiguos a estas politomías (véase Figura 6.22) sin lograr obtener una hipótesis con estas politomías resueltas.

En cuanto a la solución de la politomía basal que involucra a los tres subórdenes ictiodectiformes, cabe señalar que los datos disponibles de los géneros basales analizados en este trabajo no permiten visualizar una solución posible, pues esta persiste aún cuando se llevó a cabo un análisis (en donde se obtuvieron dos árboles igualmente parsimoniosos), en donde se incluyeron sólo los géneros jurásicos directamente involucrados (*Occithrissops*, *Allothrissops*, *Antarctithrissops* y *Thrissops*). Cuando el caracteres 1 y 44 son ordenados (sólo se permite el cambio de estados de carácter: 0o 1o 2o etc.) y de manera individual se repite la búsqueda branch-and-bound bajo las condiciones descritas en el segundo análisis de este trabajo; en este caso *Occithrissops* se coloca como la forma basal del orden y *Allothrissopoidei* (*Allothrissops* + *Antarctithrissops*) e *Ichthyodectoidei* (*Thrissops* + resto de los ictiodectiformes) se colocan como grupos hermanos derivados.

Finalmente, en cuanto a la politomía del Grupo “Chiromystus”, integrada por *Eubiodectes*, *Chiromystus* y *Proportheus*, cabe señalar que, a pesar de que los tres géneros son formas relativamente bien conocidas [con menos de 12 estados de carácter desconocidos (Tabla 6.1)], no es posible obtener una hipótesis con sus relaciones totalmente resueltas excepto bajo dos condiciones:

- 1) Al excluir a *Chiromystus* del análisis — En tal caso, bajo las condiciones descritas en el segundo análisis de este trabajo (Figura 6.22), son obtenidos sólo 8 árboles igualmente parsimoniosos de 75 pasos, cuyo consenso resuelve satisfactoriamente las relaciones de los otros miembros de este grupo. *Proportheus* es colocado como el miembro basal de la Familia Ichthyodectidae, seguido de *Eubiodectes* y el resto de los grupos definidos a partir del nodo A de la hipótesis filogenética aquí preferida.
- 1) Al ordenar el carácter 40 [número de epurales (cuyos estados de carácter son: 0= 3 epurales, 1=2 epurales, 3= 1 epural)] — En el presente trabajo todos los caracteres fueron no-ordenados, si esta condición persiste excepto para el carácter 40 (con una ordenación que permite su transformación: 0o 1o 2) y se lleva a cabo un búsqueda bajo las condiciones descritas en la segundo análisis de este trabajo; se obtienen 22 árboles igualmente cortos de 76 pasos, cuyo consenso estricto revela la misma topología descrita en el punto anterior. En este caso, el estado de carácter 1 representaría una sinapomorfía surgida en el nodo del que se deriva la rama que

soporta a *Eubiodectes* y que se transforma inmediatamente (en el nodo A) y no es una autapomorfía, como es considerado en la hipótesis preferida en este trabajo. En términos estrictos la condición 40(1) representa una autapomorfía, ya que es un carácter derivado no compartido exclusivo de *Eubiodectes* (Figura 6.22); sin embargo, la condición de este carácter no se conoce en *Proportheus*, mientras que *Chiromystus* presenta el estado plesiomórfico de este carácter (Maisey, 1991).

Por otro lado, los índices de consistencia considerados y obtenidos en el presente estudio (IC, IR y ICR) representan valores relativamente elevados que permiten reconocer la bondad de los caracteres empleados en el presente estudio [sus estados de carácter derivados están, en términos generales, expresándose como sinapomorfías a lo largo de la hipótesis filogenética preferida (Figura 6.22)]; sin embargo, las pruebas de soporte de ramas (bootstrap y soporte de Bremer) demuestran que dentro del Orden Ichthyodectiformes sólo los grupos aquí definidos como Suborden Ichthyodectoidei, Superfamilia Ichthyodectoidei, Tribu Saurodontinae y Grupo *Saurodon* + *Saurocephalus* están relativamente bien soportadas (Figura 6.21).

Las causas de esta aparente contradicción entre la buena selección de caracteres analizados y la obtención de una hipótesis filogenética con pocas ramas bien soportadas, se debe en gran medida al escaso conocimiento de una buen aparte de los géneros incluidos [i.e. *Antarctithrissops*, *Cooyoo*, *Faugichthys*, *Prymnetes*, *Chiromystus*, *Eubiodectes*, *Saurocephalus* y la Forma C de la Cantera Tlayúa (véanse el número de datos desconocidos para cada uno de estos géneros en la Tabla 6.1)]. Por otro lado, esto también está fuertemente influenciado por la concentración de los caracteres sinapomórficos en una cuantas ramas (i.e. aquellas de los grupos arriba mencionados).

Por otro lado, al graficar los pasos evolutivos que sustentan cada una de las ramas de la hipótesis filogenética preferida se genera un filograma (Figura 6.24), en el que se observa con mayor precisión la diferenciación morfológica entre los distintos clados a lo largo de la evolución de los ictiodectiformes. En este filograma *Thrissops* y el resto de los ictiodectiformes (= Suborden Ichthyodectoidei) forman un grupo notablemente distinta de los otros subórdenes; y al mismo tiempo, la Superfamilia Ichthyodectoidea (que reúne a todos los ictiodectiformes cretácicos, incluyendo a todos aquellos de la Cantera Tlayúa) es notablemente distinta de su grupo hermano jurásico, *Thrissops*. Distintos grados de

diferenciación, pero en menor medida (con 1-3 pasos evolutivos), son observados entre las ramas que definen algunos de los clados en esta hipótesis. Un grupo derivado fuertemente soportado por los resultados de los análisis de ramas (consenso estricto en Figura 6.21) y por el número de pasos observados en el filograma es la Tribu Saurodontinae, originalmente propuesto por Taverne y Chanet (2000).

Como conclusión a este comentario, es necesario señalar que de acuerdo con diversos autores (Bardack, 1965; Maisey, 1991; Beamon, 2001; entre otros), los ictiodectiformes cretácicos forman un grupo de depredadores altamente especializado y conservador, que aparentemente sufrió pocos cambios en su anatomía ósea a lo largo de su evolución (excepto entre los miembros que integran la Tribu Saurodontinae). Esto ha provocado que la observación de los posibles rasgos que permitan establecer una clara diferenciación entre sus grupos y/o especies se haya convertido en una labor difícil, y en el caso de de las formas conocidas por ejemplares escasos y mal conservados, en algo literalmente imposible. Es por ello que, en los futuros esfuerzos por tratar de entender la evolución de los ictiodectiformes, será necesario contar con estudios descriptivos más detallados de todos aquellos géneros poco conocidos, que en el mejor de los casos se ajusten a los resultados de análisis filogenéticos ampliamente documentados, en donde se señala la importancia de ciertos rasgos como posibles apomorfías y/o sinapomorfías que facilitan la elaboración de diagnósis y permitan resolver sus relaciones filogenéticas.

#### FILOGENIA *VERSUS* DISTRIBUCIÓN DEL REGISTRO FÓSIL DEL ORDEN ICHTHYODECTIFORMES

Con base en los resultados del análisis filogenético del Orden Ichthyodectiformes descrito en este capítulo, es posible señalar, en términos generales, que la topología del árbol preferido en este trabajo es congruente con distribución temporal y espacial del registro fósil conocido de estos peces (Figuras 6.25 y 2.26).

Las formas jurásicas, que representan a los ictiodectiformes más antiguos (*Antractithrissops*, *Allothrissops*, *Occithrissops* y *Thrissops*), han sido recolectadas en puntos aislados de una amplia región que abarca desde la península Antártica hasta Europa, pasando por Norteamérica (Figura 6.25); sin que sea posible reconocer un patrón claro que, al ser comparado con la filogenia del Orden Ichthyodectiformes, poco

resuelta en su base, sólo puede señalarse que *Allothrissops* que en conjunto con *Antarctithrissops* forman el Suborden Allothrissopoidei, tienen una distribución más afín con *Thrissops*. De acuerdo con la distribución de las formas basales de los Ichthyodectiformes es posible definir que durante el Jurásico los Ichthyodectiformes tuvieron una amplia distribución geográfica que incluyó ambos hemisferios. En este sentido, la resolución de las relaciones filogenéticas entre los Ichthyodectiformes jurásicos plantea el problema de que en esta amplia distribución geográfica pudieron existir un sinnúmero de formas aún desconocidas.

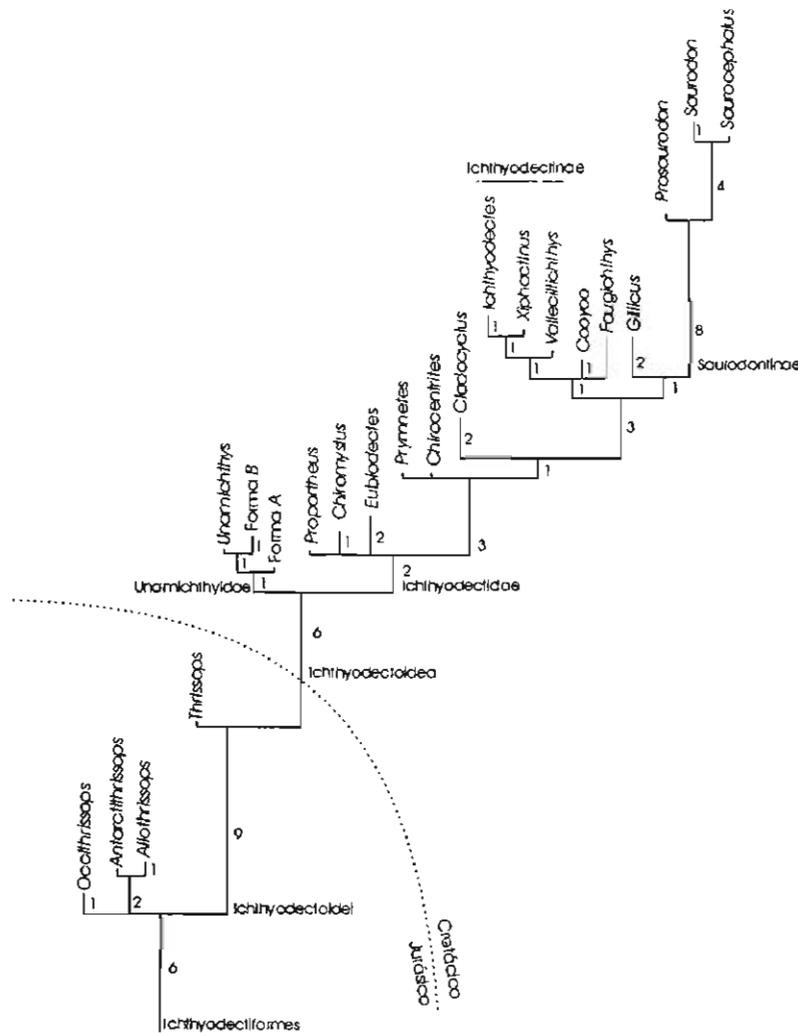


Figura 6.24. Filograma de la hipótesis filogenética preferida en este trabajo (la longitud de cada rama (representada por los números) corresponde a los estados de carácter obtenidos por los dos modos de optimización (ACCTRAN y DELTRAN, en Tabla 6.3).

Algunas formas derivadas de ictiodectíformes cretácicos (i.e. *Xiphactinus*, *Gillicus*, *Ichthyodectes* y *Cladocyclus*), reunidas en la Superfamilia Ichthyodectoidei presentan alcances estratigráficos muy amplios, que incluso llegan a sobrelaparse o extenderse hasta con formas más primitivas. Esto indica que el grupo tuvo un periodo de diversificación anterior a cualquiera de los alcances inferiores de cualquiera de ellos, que pudo tener lugar a finales de Jurásico o tal vez durante la parte más temprana del Cretácico. Desgraciadamente, en el registro fósil conocido de los ictiodectíformes no hay formas conocidas de este periodo de tiempo y por el momento sólo es posible señalar que la Superfamilia Ichthyodectoidea pudo tener su origen en ese periodo de tiempo.

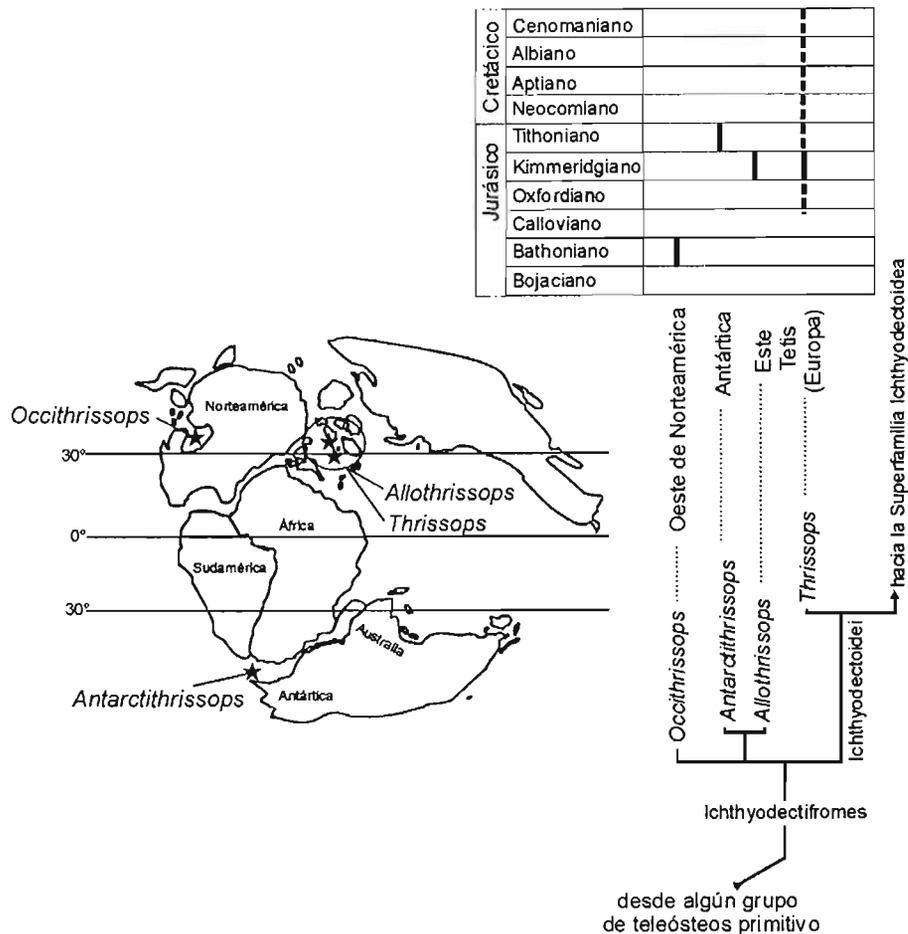


Figura 6.25. Distribución y alcances estratigráficos de los ictiodectíformes jurásicos.

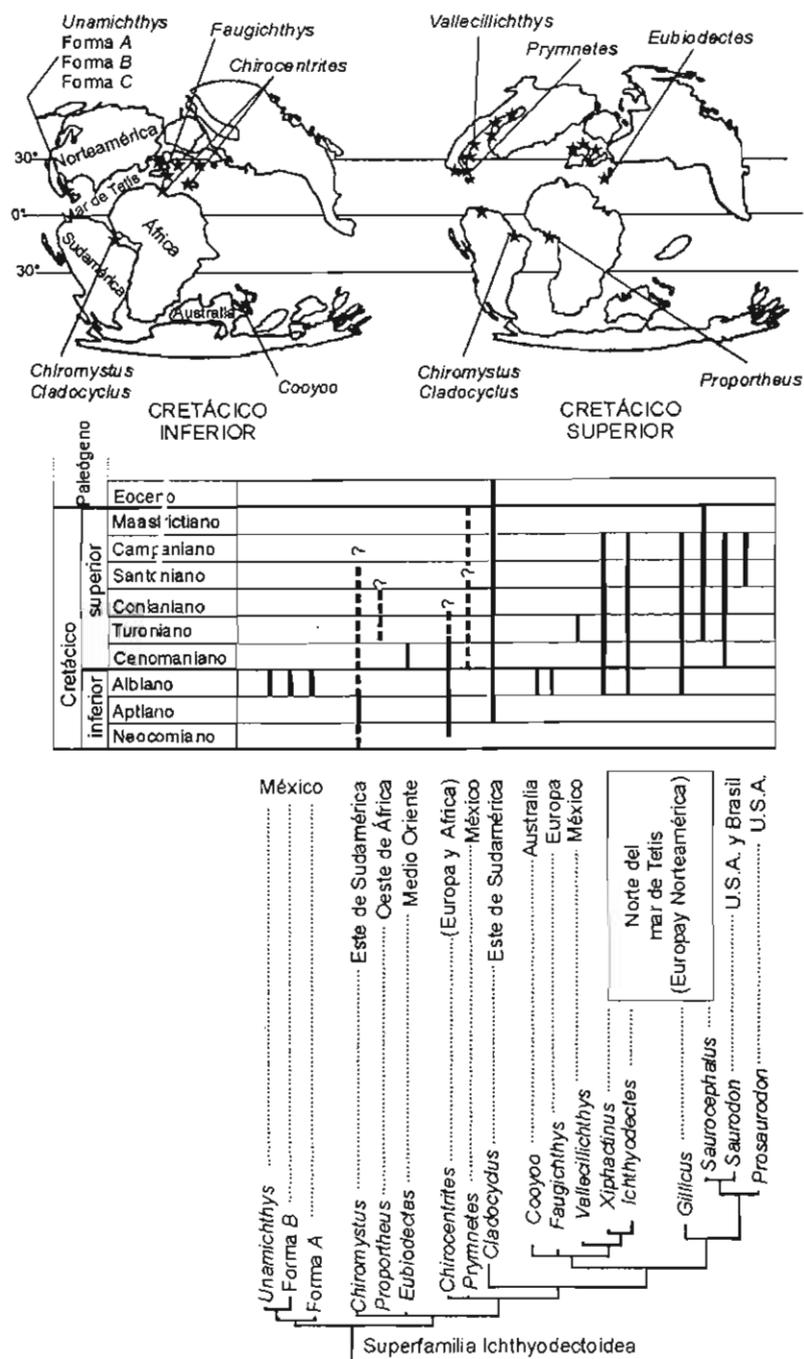


Figura 6.26. Distribución paleogeográfica y los alcances estratigráficos de los ictiodectiformes cretácicos (los géneros con amplia distribución no aparecen en el mapa).

Como puede observarse en la Figura 6.26, los ictiodectiformes cretácicos tuvieron una amplia distribución a lo largo y ancho del Mar de Tetis durante este periodo de tiempo; sin embargo, no es posible establecer patrones de distribución claros, salvo en Sudamérica que se caracteriza por ser el sitio donde lograron sobrevivir *Cladocyclus* y *Chiromystus*. En otras regiones, como Norteamérica, Europa y la parte norte de África, se ha registrado reiteradamente la presencia de los ictiodectiformes de grandes tallas (*Gillicus*, formas afines a *Saurodon*, *Xiphactinus* e *Ichthyodectes*). Por otro lado, gran parte de los ictiodectiformes cretácicos se conocen por formas provenientes de una sola localidad, como es el caso de la Cantera Tlayúa, Vallecillos (México) y Río San Benito en Camerún; el escaso conocimiento de la distribución que estas poblaciones pudieron tener no permite establecer claramente su distribución temporal y geográfica. Sin embargo, a pesar de estos inconvenientes, se observa que la hipótesis filogenética del Orden Ichthyodectiformes preferida en este trabajo es congruente con su distribución temporal, teniendo la Superfamilia Ichthyodectoidei una distribución posterior a las formas más primitivas de este orden.

### OTROS ICTIODECTIFORMES MEXICANOS

Como ya se mencionó (capítulos 1, 3 y 4), el registro de ictiodectiformes en México incluye diversos ejemplares, descubiertos desde el siglo antepasado hasta tiempos recientes en localidades distribuidas a lo largo de la región oriental de país, desde Chiapas hasta Coahuila (Figura 7.1). Esta sección incluye una revisión de este registro fósil a la luz de la hipótesis filogenética del Orden Ichthyodectiformes planteada en este trabajo, que ofrece, entre otras cosas, un listado de sinapomorfías sobre los que se fundamenta una nueva categorización taxonómica, en la cual son incluidos otros ictiodectiformes mexicanos provenientes de localidades distintas a la Cantera Tlayúa. El objetivo de esta revisión es generar una visión más clara y actualizada de la diversidad taxonómica que los ictiodectiformes mexicanos representan y señalar su importancia respecto a una revisión similar previamente publicada por Alvarado-Ortega (1998 a).

#### NOTAS SOBRE LOS PRIMEROS ICTIODECTIFORMES MEXICANOS

##### *Prymnetes longiventer*

A pesar de que éste, el primer ictiodectiforme descrito en México, que además también representa el primer pez teleósteo descrito en el país, continua siendo conocido por un ejemplar único. En el manuscrito, donde Cope (1971 a) describe esta especie, no hay indicios que señalen como este ejemplar fue llevado a los Estados Unidos de Norteamérica, en donde hasta la fecha está depositado en la colección del United States National Museum of Natural History (en el Smithsonian Institute), y tampoco hay detalles precisos sobre la localidad donde fue recolectado excepto por una vaga referencia que señala las cercanías de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Actualmente existen proyectos de exploración y recolecta de material paleontológico en todo Chiapas (Avendaño-Gil et al., 198, 1999; Ovalles-Damián, 2004; Alvarado-Ortega et al., en prensa); sin embargo, aún no se ha descubierto nuevo material de peces de esta especie o de este orden.

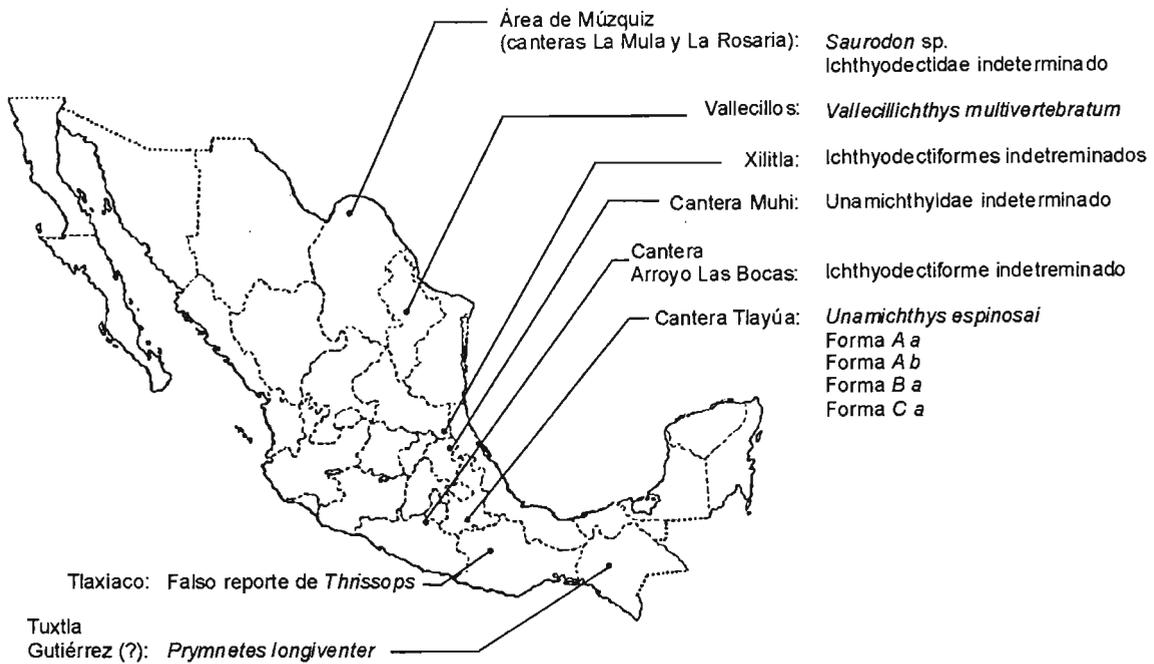


Figura 7.1. Localidades donde han sido reportados peces ictiodectiformes en México.

Hasta el presente trabajo, *Prymnetes* (figura 4.14), que fue excluido de todos los análisis filogenéticos desarrollados antes del presente trabajo (Figuras 6.2 y 6.3), es reconocido como un taxón suficientemente caracterizado que forma parte de la Familia Ichthyodectoidei [Capítulo 6 (véanse Figura 6,22 y Tabla 6.3)]; y aunque, su anatomía continúa siendo mal conocida, la distribución de sus aletas y las escasas características reconocibles en el cráneo de este fósil mexicano, permiten reconocer que éste pez es una forma cercana a *Chirocentrites* y *Cladocyclus*, con posición filogenética intermedia entre las formas basales (*Chiromystus*, *Proportheus* y *Eubiodectes*) y las más derivadas (tribus Saurodontinae e Ichthyodectinae y formas afines) de esta familia.

*Thrissops* ? sp.

Félix (1891) consideró que un fragmento aislado de un radio (posiblemente de la aleta caudal) recolectado en sedimentos jurásicos de Tlaxiaco, Oaxaca, posiblemente era parte de una especie de *Thrissops*. Este reporte ha sido reiteradamente señalado como

impreciso o dudoso (Bardack, 1965) ya que este autor no explicó las observaciones que le hicieron llegar a tal conclusión.

Por otro lado, desde la publicación de Félix (1891), la composición de *Thrissops* ha cambiado (Arambourg, 1954; Nybelin, 1964; Taverne, 1986). Recientemente, de aquellas especies de *Thrissops* nombradas hasta la de cada de 1950, sólo tres especies Europeas han sido incluidas formalmente en este género [*T. formosus*, *T. subovatus* y *T. cirinensis* (Nybelin, 1964; Taverne, 1986)]; otras, han sido reconocidas como pertenecientes a otros géneros (i.e. *Allothrissops*, *Chirocentrites*); y aún queda por definir si las especies nominales restantes son o no parte d este género (véase “*Thrissops* Agassiz, 1833” en Capítulo 4). Adicionalmente, para coincidir con las conclusiones de Félix (1891), sería necesario llevar a cabo un análisis comparativo de los radios de las aletas de *Thrissops*, de otros ichthyodectiformes y teleósteos; sin embargo, el material original estudiado por Félix esta perdido (Alvarado-Ortega et al., en prensa) y hasta el momento ninguno de los autores hasta ahora citados, u otros que haya estudiado a *Thrissops* (Bardack, 1965; Patterson y Rosen, 1977; Maisey, 1991, entre otros), han mencionado la posibilidad de que los radios de las aletas de estos peces muestren características diagnósticas.

Con base al conocimiento actual sobre *Thrissops* se rechaza la posibilidad de que el material estudiado por Félix (1891) represente restos de este género, por lo que se considera eliminarlo de la lista de ictiodectiformes mexicanos hasta ahora conocidos.

#### Los ictiodectiformes de Xilitla:

##### *Ichthyodectes* sp? y *Xiphactinus* molossus.

Maldonado-Koerdell (1956) reportó la presencia de *Ichthyodectes* y *Xiphactinus* en sedimentos cretácicos de Xilitla, San Luis Potosí (figura 7.2). Aunque éstos son dos de los ictiodectiformes mejor conocidos en toda Norteamérica, actualmente es difícil confirmar su ocurrencia en México; las razones de ello son las siguientes:

- 1) No hay posibilidad de analizar los ejemplares estudiados por Maldonado-Koerdell (1956), ya que no es claro si estos fósiles fueron integrados o no en alguna de las colecciones paleontológicas de México o el extranjero (Barrios-Rivera, 1985).
- 2) Respecto a la ocurrencia de *Ichthyodectes* en Xilitla, esto fue sugerido a partir de dos impresiones fósiles, la primera de ellas (Figura 7.2 A), muestra parte de la

región abdominal de una columna vertebral (no de la regio media-caudal como sugirió (Maldonado-Koerdell, 1956:33) y el segundo una parte de las aletas pectorales (Maldonado-Koerdell, 1956:34). El primero de estos fósiles muestra centros vertebrales con el par mellas laterales como los encontrados entre los ictiodectiformes; sin embargo, estos elementos óseos no muestran caracteres diagnósticos de nivel genérico. En cuanto al fragmento de la aleta pectoral mencionada, ningún comentario puede hacerse al respecto debido a que no se cuenta con su descripción ni con su ilustración.

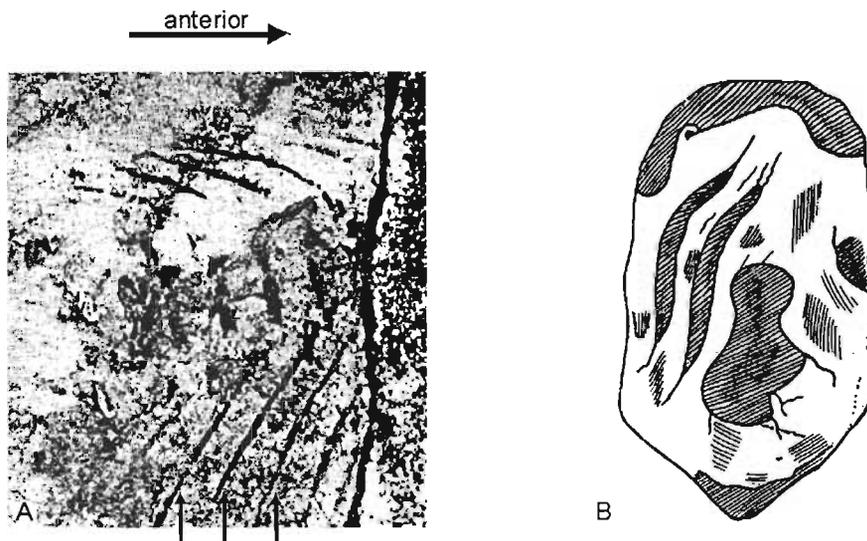


Figura 7.2. Ictiodectiformes de Xilitla, San Luis Potosí. A) Fragmento de la región abdominal de una columna vertebral (las flechas indican la impresión de las costillas) identificado como *Ichthyodectes* B) Dibujo de una escama de identificada como *Xiphactinus*. (tomadas de Madonado-Koerdell, 1956, figs. 4 y 3, respectivamente).

- 3) La ocurrencia de *Xiphactinus molossus* (sinónimo de *X. audax*) en Xilitla se basa en el hallazgo de una escama mal conservada en un fragmento rocoso observado en la construcción de una casa (Figura 7.2 B). Aunque Bardack (1965) señaló algunas variaciones en la disposición de los *radi* y *punctae* que ornamentan las escamas de *Xiphactinus*, *Gillicus* e *Ichthyodectes*, actualmente se conoce una que este tipo de escamas están presentes en *Cladocyclus* y *Vallecillichthys* (ver

Capítulo 6, carácter 46). Y además, por el momento no hay ningún estudio que permita reconocer claramente las diferencias de las escamas entre los géneros que las posees. Finalmente, es necesario señalar que la escama ilustrada por Maldonado-Koerdell (1956) no muestra ninguna ornamentación que señale la posibilidad de que ésta pertenezca a *Xiphactinus*.

Desgraciadamente, Xilitla, localidad en donde fueron recolectados los restos de estos ictiodectiformes, volvió a ser objeto del estudio de los paleontólogos hasta hace poco, cuando el autor de este trabajo y el Dr. Alberto Blanco comenzaron a explorar esta área del Estado de San Luis Potosí con la intención de ubicar con precisión esta localidad y otros afloramientos que potencialmente contengan fósiles semejantes. Desgraciadamente, hasta este momento no se cuenta con nuevos ejemplares de peces ictiodectiformes provenientes de los sedimentos turonianos de Xilitla o sus alrededores.

#### *Vallecillichthys multivertebratum.*

Los restos de peces ictiodectiformes de Vallecillo, Nuevo León, que finalmente fueron descritos como *Vallecillichthys multivertebratum* Blanco y Cavin, 2003, fueron reportados inicialmente por Blanco-Piñon (1998) el mismo año que Alvarado-Ortega (1998 a, b y c) publicó los primeros resultados de las investigaciones sobre los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa. Cuando fue descrito *Vallecillichthys* (Figura 4.17), sus autores reconocieron a este ictiodectiforme del Norte de México, como una forma afín a los ictiodéctidos de Norteamérica (*Ichthyodectes*, *Gillicus* y *Xiphactinus*). Es en este trabajo, que *Vallecillichthys* es integrado a la Tribu Ictiodectinae como el grupo hermano de del par *Ichthyodectes* + *Xiphactinus*.

#### PRIMER REGISTRO DE SAURODON SP. EN MÉXICO

Recientemente, el autor de este trabajo descubrió el primer ejemplar de *Saurodon* en México. Este fósil fue recolectado por los trabajadores de la Cantera La Mula, ubicada al Noroeste de Múzquiz, Coahuila, y actualmente forma parte de la Colección Paleontológica de PASAC (ejemplar: PAS 1147). Aunque este espécimen sólo muestra la parte anterior del cráneo, su identificación taxonómica está basado en los siguientes rasgos (Figura X.X 25 mm):

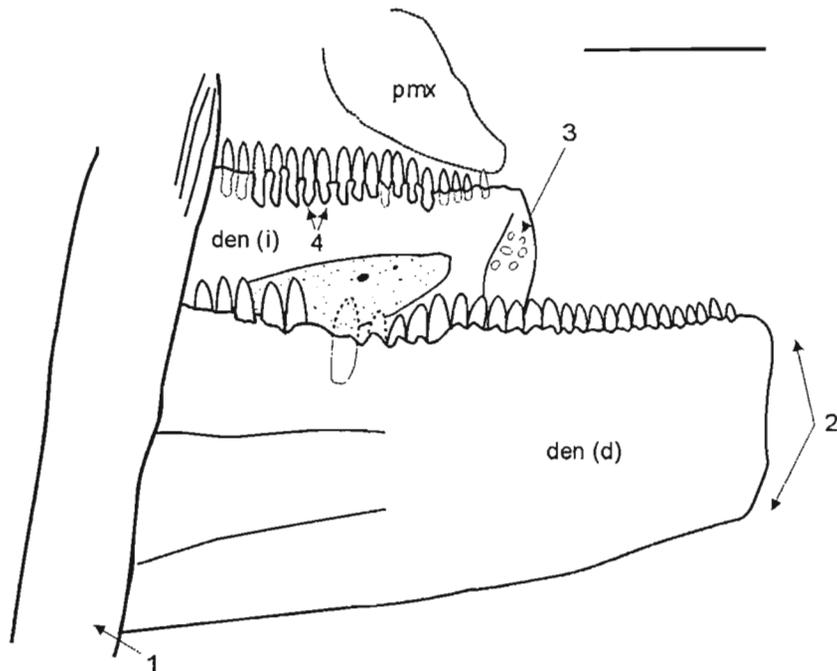
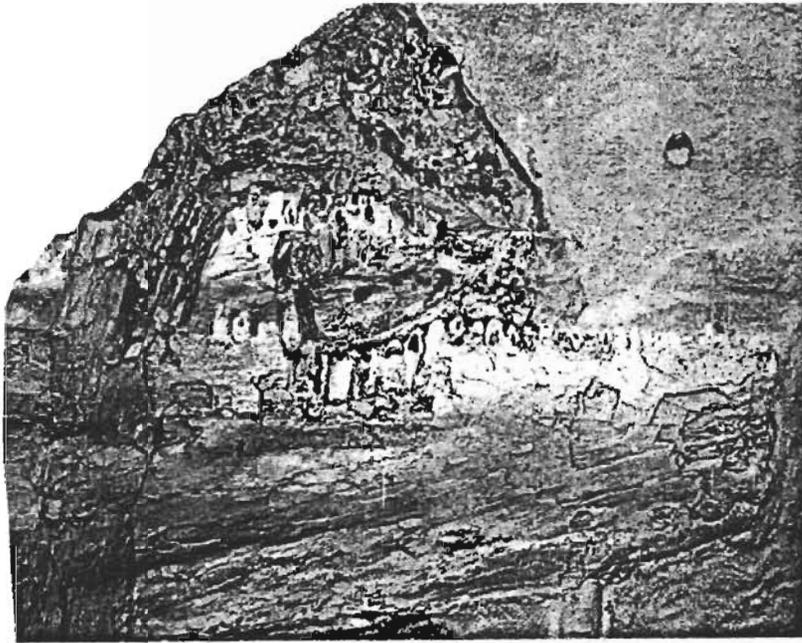


Figura 7.3. PAS 1147, primer ejemplar *Saurodon* sp. recolectado en México, encontrado en la Cantera La Mula, al Noroeste de Múzquiz, Coahuila. En el dibujo se señalan algunos de los elementos diagnósticos mostrados por el ejemplar y discutidos en el texto: 1 = radio pectoral ancho y plano, 2 = sínfisis mandibular profunda, 3 = superficie articular rugosa de la sínfisis mandibular, 4 = forámenes dentales continuos hasta el borde alveolar. Escala = 25 mm.

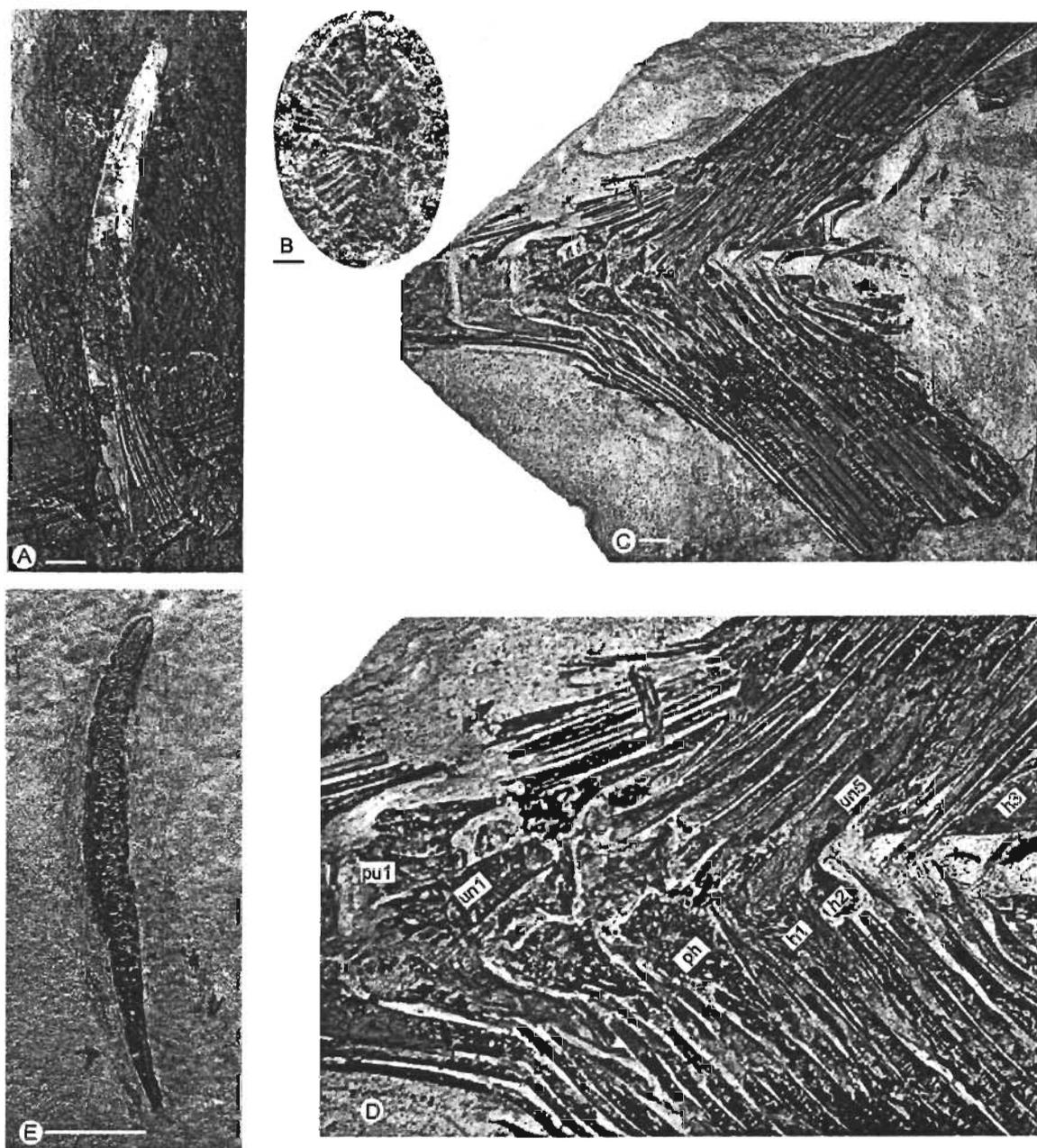
- 1) La presencia de un radio pectoral (posiblemente el primero) ancho y plano. En este trabajo, este rasgo es definido como una sinapomorfía del Orden Ichthyodectiformes (carácter 4(1) en Tablas 6.2 y 6.3).
- 2) El dentario muestra una sínfisis profunda. Este rasgo es una sinapomorfía de la Superfamilia Ichthyodectoidea (carácter 32(1) en Tablas 6.2 y 6.3).
- 3) El dentario es prognato (anteriormente extendido más allá que el premaxilar). Este rasgo es una sinapomorfía de la Tribu Saurodontinae (carácter 31(1) en Tablas 6,2 y 6.3).
- 4) Los dientes lateralmente comprimidos. Este rasgo es una sinapomorfía de la Tribu Saurodontinae (carácter 35(1) en Tablas 6,2 y 6.3).
- 5) Dientes largos (relativamente) y uniformes en anchura y talla. Este rasgo es una sinapomorfía del grupo definido dentro de la Tribu Saurodontinae como *Saurodon*+*Saurocephalus* ((carácter 36(1) en Tablas 6,2 y 6.3).)
- 6) En la superficie linguales de los huesos de la mandíbula (al menos en el dentario) hay mellas o forámenes labiales en la base de los dientes. Este rasgo también es una sinapomorfía del grupo *Saurodon*+*Saurocephalus* ((carácter 37(2) en Tablas 6,2 y 6.3).)
- 7) Superficie articular de la sínfisis dentaria mostrando una superficie rugosa. Este rasgo fue incluido en la diagnosis del género *Saurodon* (en contraste *Saurocephalus* presenta una superficie sinfisial articulada a través de canales y salientes poco profundas (véanse diagnosis de *Saurodon* y *Saurocephalus* en Capítulo 4).
- 8) Mellas o forámenes dentales abiertos superficialmente hasta el borde alveolar. Este es uno de los rasgos que permite diferencias a *Saurodon* de *Saurocephalus* (en donde contrariamente, las mellas dentales forman una línea de poros colocada por debajo del borde alveolar (Harlan, 1824, fig. 1, pl XII; Bardack y Sprinkle, 1969).

En la Cantera La Mula, noroeste de Coahuila, son explotadas rocas calizas que podrían estar formando parte del Grupo Austin, cuya edad está comprendida entre el Coniaciano y el Campaniano (Blanco-Piñón et al., 2004).

OTROS ICTIODECTIFORMES DE LAS CANTERAS AL  
NOROESTE DE MÚZQUZ, COAHUILA.

Como ya se mencionó, en la Cantera La Mula son explotadas rocas calizas que podrían estar formando parte del Grupo Austin, cuya edad está comprendida entre el Coniaciano y el Campaniano (Blanco-Piñón et al., 2004). Otras afloramientos, posiblemente pertenecientes a este grupo, son explotados en canteras ubicadas en la misma región al noroeste de Múzquiz, Coahuila; una de ellas es la Cantera La Rosaria, en donde también han sido recuperados restos de peces ictiodectiformes, cuyo estudio formal ha sido abordado recientemente por el autor de este trabajo. Entre estos fósiles (todos ellos pertenecientes a la Colección paleontológica de PASAC) se han identificado los siguientes grupos:

- 1) Ejemplar PAS 1140 (Figura 7.4 A). Este ejemplar recolectado en la Cantera La Mula que representa uno de los primeros radios de la aleta pectoral de un ictiodectiforme indeterminado de gran tamaño (posiblemente de entre 1.20 y 1.50 metros de longitud), que muestra claramente una ramificación posterior como fue observada en *Eubiodectes libanicus* por Hay (1903, fig. 1 pl. XXX). De acuerdo con la hipótesis filogenética obtenida en este trabajo, los radios pectorales anchos y planos representan una sinapomorfía del Orden Ichthyodectiformes [carácter 4(1) en Tablas 6.2 y 6.3].
- 2) Ejemplar JAO 3 (Figura 7.4 B). Este ejemplar fue recolectado en la Cantera La Mula y muestra una cama de escamas entre las cuales es posible observar varias escamas con la superficie externa expuesta mostrando un patrón de *radi* anteriores y *puntae* posteriores aquí descrito como sinapomorfía del grupo definido por el nodo C [Figura 6.22 y Tablas 6.2 y 6.3]. Por el momento los ejemplares ictiodectiformes recolectados en las localidades ubicadas en el área de la Cantera La Mula son tan fragmentarios que no se ha logrado identificar el grupo al que pertenecen estas escamas y por lo tanto son reconocidas como parte de un miembro indeterminado de la Familia Ichthyodectidae.



*Figura 7.4.* Retos de ictiodectiformes recolectados en las canteras al Noreste de Múzquz, Coahuila (A-D) y en la Cantera las Bocas, al norte del Guerrero. A) PAS 1140, radio pectoral de un ictiodectiforme indeterminado. B) JAO 3, escama de un ictiodéctido indeterminado. C) JAO 2 . D) acercamiento de C. E) JAO 1, radio pectoral de un ictiodectiforme. *Escala = 10 mm.*

- 3) Ejemplar JAO 2 (Figura 7.4 C y D). Este espécimen recolectado en la Cantera La Rosaria que comprende una aleta caudal articulada en donde se observan cinco vértebras preurales completas. Este ejemplar puede ser reconocido como miembro del Orden Ichthyodectiforme porque muestra los uroneurales extendido anteriormente cubriendo la cara lateral de los urales y las primeras vértebras preurales, característica reconocida por Bardack y Sprinkle (1969) y Patterson y Rosen, (1977) como un rasgo diagnóstico y sinapomorfía de este grupo de peces. Además, los cinco uroneurales mostrados por este ejemplar y la ausencia de urodermales en él, caracteres 41(1) y 42(1) respectivamente en Tablas 6.2 y 6.3, indican que se trata de un miembro de la Superfamilia Ichthyodectoidea.

#### LOS ICTIODECTIFORMES DE LA CANTERA ARROYO LAS BOCAS

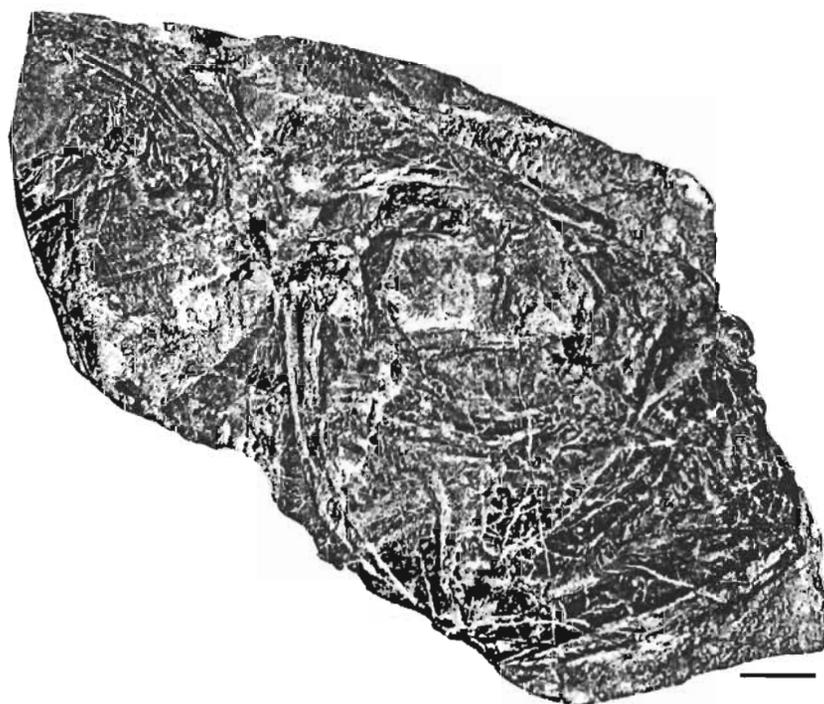
Recientemente, Garibay-Romero y Alvarado-Ortega (2003) identificaron los restos más completos de peces óseos fósiles encontrados en el Estado de Guerrero, provenientes de una localidad denominada como Cantera Arroyo Las Bocas, donde son explotadas las calizas del Cretácico Superior (Turoniano) de la Formación Mexcala. Entre los fósiles de esta localidad han sido identificados algunos restos aislados de peces ictiodectiformes indeterminados, que incluyen el ejemplar JAO 1 que representa uno de los primeros radio de la aleta pectoral (Figura 7.4 E), caracterizados por ser anchos y planos [carácter 4(1) en Tablas 6.2 y 6.3], que fue encontrado a menos de un metro de distancia y en el mismo estrato que el ejemplar JAO 6 que consiste en una vértebra aislada que muestra el típico par de perforaciones laterales encontradas en otros ictiodectiformes.

#### EL UNAMÍCTIDO DE LA CANTERA MUHI

Recientemente, dos ejemplares ictiodectiformes fueron descubiertos en la colección de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAHMP) (Alvarado Ortega et al., en prensa). Aunque ambos ejemplares aún requieren de un análisis más detallado, al menos uno de ellos, UAHMP 1255 (Figura 7.5), muestra características que permiten incluirlo como miembro de la Familia Unamichthyidae.

Las sinapomorfías del Suborden Ichthyodectoidei mostradas por el ejemplar UAHMP 1255 son las siguientes:

- 1) La presencia de etropalatinos bien osificados. En UAHMP 1255, el etropalatinos es de composición ósea lo que permite identificarlo como parte del Suborden Ichthyodectoidei (carácter 18(2) en Tablas 6.2 y 6.3).
- 2) El etropalatinos presenta crecimientos membranosos en su unión con el rostrodermetmoideo y lateroetmoideo [carácter 19(1) en Tablas 6.2 y 6.3].
- 3) El palatinos muestra una cabeza articular en forma de maleolo [carácter 22(1) en Tablas 6.2 y 6.3].
- 4) La orbita ocular está ocupada por un hueso esclerótico basal redondeado con bordes intensamente serrados [carácter 22(1) en Tablas 6.2 y 6.3].
- 5) La sección dentada del maxilar es casi uniformemente profunda y recta [carácter 32(1) en Tablas 6.2 y 6.3].
- 6) Los dientes son largos, estiliformes y de talla irregular [carácter 36(1) en Tablas 6.2 y 6.3].



*Figura 7.5. UAHMP 1255, ejemplar identificado como una forma indeterminada de la Familia Unamichthyidae, recolectado en la Cantera Muhi, Zimapán, Hidalgo. Las flechas indican el rasgo diagnóstico de esta familia (mella superficial del maxilar por debajo del proceso articular). Escala = 10 mm.*

Las sinapomorfias de la Superfamilia Ichthyodectoidea mostradas por el ejemplar UAHMP 1255 son las siguientes:

- 7) Articulación amplia entre el maxilar y el premaxilar [carácter 26(1) en Tablas 6.2 y 6.3].
- 8) Complejo articular del maxilar bien desarrollado [carácter 27(1) en Tablas 6.2 y 6.3].
- 9) El dentario muestra una sínfisis profunda [carácter 32(1) en Tablas 6.2 y 6.3].

La única sinapomorfia de la Familia Unamichthyidae es mostrada por el ejemplar UAHMP 1255 es la sección dentada del maxilar es casi uniformemente profunda y recta, mostrando una mella superficial anterior, abajo del proceso articular [carácter 28(2) en Tablas 6.2 y 6.3].

De acuerdo con González-Rodríguez y colaboradores (2004), en la Cantera Muhi, región de Zimapán, Hidalgo, son explotadas rocas calizas oscuras de textura micrítica y estratificación variable, intercaladas por sedimentos terrígenos identificadas como parte de las Facies San Joaquín de la Formación El Doctor, cuya edad esta comprendida entre el Albiano y el Cenomaniano.

La conservación parcial del ejemplar analizado en este trabajo no permite observar los rasgos diagnósticos de los géneros que en este trabajo fueron identificados como parte de la Familia Unamichthyidae, por lo tanto el ejemplar UAHMP es identificado como un unamictido de afinidad aún indeterminada, cuya presencia en las calizas de la Formación el Doctor permite reconocer que la distribución temporal y geográfica de esta familia fue más amplia y rebasó los límites descritos de las calizas litográficas del miembro Medio de la Cantera Tlayúa.

#### COMENTARIOS SOBRE LA DIVERSIDAD DE LOS PECES ICTIODECTIFORMES EN MÉXICO

Hasta ahora la diversidad de los peces ictiodectiformes mexicanos fue ignorada por los autores que habían abordado el estudio de este grupo de peces teleósteos (Bardack, 1965; Bardack y Sprinkle, 1969; Patterson y Rosen, 1977; entre otros). Aunque Alvarado-

Ortega (1998 a), señaló algunos aspectos importantes derivados de los estudios de la diversidad de estos peces y que son parcialmente reiterados en este trabajo, como son: la inclusión de *Prymnetes* y *Eubiodectes* como formas relativamente primitivas entre los ictiodectiformes más derivados [Suborden Ichthyodectoidei *sensu* Maisey (1991); Figura 6,3]; la posible posición de los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa (basado en el número de vértebras, este autor consideró que estos peces podrían ser formas cercanas a los ictiodéctidos y saurodóntidos); y el reconocimiento de que la Familia Cladocyclidae, propuesta por Maisey (1991), es en realidad un grupo parafilético; el presente análisis de la diversidad, actualmente conocida, de los ictiodectiformes mexicanos contribuye con lo siguiente:

- 1) Se demuestra que los restos fósiles previamente identificados como *Thrissops?* (Felix, 1891), *Ichthyodectes* y *Xiphactinus* (Maldonado-Koerdell, 1956), no contienen elementos diagnósticos que permitan confirmar sus identidades taxonómicas; por lo tanto, son eliminados de la lista de ictiodectiformes mexicanos (Tabla 7.1); sin que este señalamiento implique la imposibilidad de que en el futuro sean encontrados fósiles de cualquiera de estos tres géneros en territorio mexicano.
- 2) Se concluye que el registro fósil de ictiodectiformes en México está limitado al Cretácico (Albiano-Turoniano), provenientes de al menos 8 localidades que en orden de importancia son: Cantera Tlayúa (Puebla), Vallecillos (Nuevo León), canteras La Rosaria y La Mula (Coahuila), Muhi (Hidalgo), Xilitla (San Luis Potosí), Cantera las Bocas (Guerrero) y Una localidad desconocida en los alrededores de Tuxtla Gutierrez, Chiapas.
- 3) Aunque los ictiodectiformes mexicanos aún son poco conocidos y están pobremente representados en cuanto al número de ejemplares (excepto *Unamichthys*, la Forma A a y la Forma B a de la Cantera Tlayúa) su diversidad comprende al menos 7 géneros (incluyendo un total de 8 especies) de los cuales 6 son conocidos solo por ejemplares mexicanos (Tabla 7.1). En términos comparativos con los 23 géneros ictiodectiformes incluidos en este trabajo, en México están representados el 30.43 % de los ictiodectiformes hasta ahora conocidos en todo el mundo, de los cuales el 26 % están representados sólo por ejemplares mexicanos. Estos números permiten reiterar la importancia del registro fósil de los ictiodectiformes en México, señalada

previamente por Alvarado-Ortega (1998 a). Además, estos números podrán verse incrementados en un futuro cercano cuando se logre determinar la identidad taxonómica de los otros ictiodectiformes mexicanos arriba señalados, incluyendo los reportes de ictiodectiformes e ictiodéctidos indeterminados de Arroyo Las Bocas (Guerrero), Cantera la Rosaria y Cantera La Mula (Múzquiz, Coahuila); y el reporte de un unamíctido indeterminado de la Cantera Muhi (Hidalgo).

- 4) Con base en el conocimiento actual de los ictiodectiformes, es posible confirmar que en México están presentes los siguientes géneros:

*Prymnetes longiventer* (monoespecífico)

*Vallecillichthys multivertebratum* (monoespecífico)

*Unamichthys espinosai* (monoespecífico)

Forma A (2 spp.)

Forma B (monoespecífico)

Forma C (monoespecífico)

*Saurodon* sp.

### CONCLUSIONES

Las conclusiones que pueden derivarse del presente estudio de los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa son discutidas bajo los siguientes rubros:

#### DIVERSIDAD

Antes de este trabajo y sin considerar a los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, el registro fósil de estos peces en México se limitaba a un reporte dudoso de *Thrissops* en Tlaxiaco, Oaxaca; al registro de *Ichthyodectes* y *Xiphactinus* en Xilitla, San Luis Potosí; a la presencia de *Prymnetes*, género monoespecíficos y monotípico proveniente de una localidad incierta cercana a Tuxtla Gutiérrez, Chiapas; y al recientemente descrito, *Vallecillichthys* recolectado en Vallecillo, Nuevo León. En este trabajo, se concluye que los restos fósiles identificados como *Thrissops* por Félix(1891) y como *Ichthyodectes* y *Xiphactinus* por Maldonado-Koerdell (1956), no muestran suficientes rasgos que sustenten tales determinaciones taxonómicas y por lo tanto, estos géneros son eliminados del listado de ictiodectiformes mexicanos.

En este trabajo se incluye la descripción de los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, que son identificados como parte de 4 géneros y 5 especies, entre los cuales sólo *Unamichthys espinosai* ha sido descrito formalmente (en la publicación *Journal of Vertebrate Paleontology*, volumen 24, número 4, páginas 802-813); mientras que los otros taxones son momentáneamente nombrados de manera informal como Forma A a, Forma A b, Forma B a, y Forma C a. Adicionalmente, se reportan los hallazgos más recientes de ictiodectiformes en otras localidades mexicanas (canteras La Mula y La Rosaria al noroeste de Coahuila; Cantera Muhi, Zimapán, Hidalgo; y Cantera Arroyo las Bocas, en las cercanías de Taxco, Guerrero), entre los cuales han sido identificados el primer resto de *Saurodon* sp. en México y otros grupos ictiodectiformes conocidos, pero que no pueden ser definidos hasta el nivel de género o especie, cuya descripción formal aún requiere de mayor trabajo de recolecta y preparación de material fósil.

Bajo el contexto anterior, se concluye que la diversidad de peces ictiodectiformes mexicanos involucra al menos 7 géneros, número que representa el 30.43 % de la diversidad total de este orden de peces mesozoicos (que comprende 23 géneros). Excepto por *Saurodon* sp. el resto de los ictiodectiformes mexicanos son formas encontradas sólo en este país; es decir, el 26 % de la totalidad de ictiodectiformes conocidos son formas mexicanas, lo cual permite vislumbrar la importancia de este grupo para entender los patrones de diversificación distribución que estos peces tuvieron a lo largo de su evolución.

Finalmente, los cuatro géneros ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa, aquí descritos, representan el 17 % de la diversidad mundial del grupo, lo que hace de esta localidad una de las paradas más importantes en el desarrollo de investigaciones futuras sobre el Orden Ichthyodectiformes.

#### TAXONOMÍA SISTEMÁTICA

Al incorporar a los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa en un análisis filogenético de este orden de peces mesozoicos, en donde se incluye a todos los géneros conocidos de este orden (23) y la mayor cantidad de caracteres nunca antes considerada (48), el resultado obtenido es una hipótesis filogenética de la cual pueden derivarse las siguientes conclusiones:

1. El Orden Ichthyodectiformes es un grupo monofilético.
2. Tres de los ictiodectiformes de la Cantera Tlayúa (*Unamichthys*, Forma A y Forma B) forman un grupo monofilético, al que se le denomina Familia Unamichthyidae.
3. La Familia Unamichthyidae es el grupo hermano del resto de los ictiodectiformes cretácicos hasta ahora conocidos, mismos que en este trabajo son incluidos como parte de la Familia Ichthyodectidae.
4. En conjunto las familias Unamichthyidae e Ichthyodectidae forman un grupo monofilético denominado Superfamilia Ichthyodectoidea.
5. La Forma C de la Cantera Tlayúa es reconocida como un taxón *incertae sedis* dentro de la Superfamilia Ichthyodectoidea.

6. *Thrissops*, una forma jurásica de Europa, es el grupo hermano de la Superfamilia Ichthyodectoidea y en conjunto definen el Suborden Ichthyodectoidei.
7. Finalmente, con base en la hipótesis filogenética obtenida en este trabajo se propone la siguiente categorización taxonómica ( en donde se procura utilizar las categorías taxonómicas propuestas previamente por otros autores).

---

Orden Ichthyodectiformes Bardack y Sprinkle, 1969	
Suborden Occithrissopoidei Alvarado-Ortega, 2004	<i>Occithrissops</i>
Suborden Allothrissopoidei Patterson y Rosen, 1977	<i>Allothrissops</i> <i>Antarctithrissops</i>
Suborden Ichthyodectoidei Romer, 1966	<i>Thrissops</i>
Superfamilia Ichthyodectoidea (nuevo rango)	Forma C (i. s.)
Familia Unamichthyidae Alvarado-Ortega, 2004	Forma A <i>Unamichthys</i> +Forma B
Familia Ichthyodectidae Crook 1892 (nueva composición)	Forma B <i>Unamichthys</i>
GRUPO "Chiromystidos"	<i>Chiromystus</i> <i>Proportheus</i> <i>Eubiodectes</i>
NODO A	
GRUPO "Chirocentrites"	<i>Chirocentrites</i> <i>Prymnetes</i>
NODO B	
NODO C	<i>Cladocycclus</i>
NODO D1	
GRUPO "Cooyoo"	<i>Cooyoo</i> <i>Faugichthys</i>
Tribu Ichthyodectinae Taverne y Chanet, 2000	<i>Vallecillichthys</i> <i>Ichthyodectes</i> + <i>Xiphactinus</i>
NODO D2	<i>Ichthyodectes</i> <i>Xiphactinus</i>
Saurodontinae Taverne y Chanet 2000	Gillicus <i>Prosaurodon</i>
<i>Saurodon</i> + <i>Saurocephalus</i>	<i>Saurodon</i> <i>Saurocephalus</i>

---

## FILOGENIA Y PATRONES DE DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL DEL ORDEN ICTHYODECTIFORMES

Aunque la hipótesis filogenética obtenida en este trabajo no está totalmente resuelta (Figura 6.22), en comparación con los resultados de análisis previos del Orden Ichthyodectiformes (Figura 6.3), y como conclusión de esta investigación, en ésta es posible reconocer los patrones filogenéticos o evolutivos de este grupo, en donde se observa que las formas más antiguas (jurásicas) se derivan de la base de esta hipótesis, y que las formas más recientes (cretácicas) forman parte de distintos grupos monofiléticos derivados. Sin embargo, al parecer este patrón se pierde entre los ictiodectiformes cretácicos, en particular con la Familia Unamichthyidae que reúne a tres de los cuatro géneros aquí descritos provenientes de la Cantera Tlayúa (*Unamichthys*, Forma A y Forma B), cuya edad Albiana resulta ser más reciente que géneros más derivados (i.e. *Cladocyclus* de edad Aptiana). Sin embargo, la posición primitiva de la Familia Unamichthyidae entre los ictiodectiformes cretácicos está sólidamente fundamentada en rasgos primitivos (i.e. parietales no fusionados, aleta pélvica en la parte media del cuerpo, escamas ornamentadas con *circulli*, etc.) y esta aparente contradicción podría ser resultado de una diversificación explosiva de los ictiodectiformes que pudo tener lugar a finales del Jurásico o principios del cretácico.

Con respecto a la distribución paleobiogeográfica del Orden Ichthyodectiformes, se concluye que este es un grupo que durante su evolución tuvo una amplia distribución geográfica que nunca estuvo restringido a los márgenes de lo que fue el Mar de Tetis.

Finalmente, puede señalarse que los estudios paleontológicos del Orden Ichthyodectiformes están aún lejos de resolver muchas de las incógnitas planteadas respecto a su historia biológica; basta observar que el esfuerzo llevado a cabo en este trabajo no permitió generar una hipótesis filogenética totalmente resuelta, en parte porque aún existe una enorme cantidad de detalles anatómicos que no son conocidos en muchos de los géneros nominales; y por otro lado, varios de estos géneros son conocidos por ejemplares muy escasos o mal conservados. Cualquier estudio futuro sobre los ictiodectiformes deberá contemplar una revisión de la descripción anatómica de muchos de estos peces y deberá procurarse definir con mayor precisión la distribución espacial y temporal de las localidades donde estos han sido recolectados.

La mayor contribución del modesto esfuerzo desarrollado en la presente investigación, vertido en en estas páginas, deja patente que México fue un lugar que durante el Cretácico albergó una importante diversidad de formas pertenecientes al Orden Ichthyodectiformes, y abre una ventana nuna antes vislumbrada en donde los paleontólogos de esta y otras partes del Mundo, así como los hombres y niños del futuro podrán admirar y tratar de entender a estas magníficas criaturas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adams, E. N. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Systematic Zoology*, 37:27-29.
- Agassiz, L. 1833-1844. *Recherches sur les poisons fossiles*. Neuchâtel et Soleure, 5 volúmenes, 1420 p.
- Aguilar-Miranda, Y. A. 1999. Tepexi de Rodríguez. [www.geocites.com/tepexiderodriguez](http://www.geocites.com/tepexiderodriguez) (2001-2005).
- Alencaster, G. 1973. Una nueva especie de *Toucasia* en el Cretácico medio de los estados de Oaxaca y Puebla. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana*, 36:4-20.
- Alencaster, G. 1987. Moluscos bentónicos de la mitad meridional de México durante el Cretácico. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1:1-23.
- Alvarado-Ortega, J. 1998 a. Ichthyodectiformes mexicanos: Una análisis de su diversidad, p. 109-119 in: Carranza-Castañeda O. y D. A. Córdoba-Méndez (eds.) *Avances en Investigación -Paleontología de Vertebrados-*. Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Publicación especial.
- Alvarado-Ortega, J. 1998 b. Descripción preliminar de un género nuevo Ichthyodectiforme (Neopterygii: Teleostei) de la Cantera Tlayúa (Cretácico temprano) en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 88 p.
- Alvarado-Ortega, J. 1998 c. Avances en el Estudio de los Ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. VI Congreso Nacional de Paleontología; Sociedad Mexicana de Paleontología; D. F., México, Resúmenes, p. 3-4.
- Alvarado-Ortega, J. 1999. The fossil conservation on the Tlayúa quarries, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. 33rd Annual Meeting of the Geological Society of America, South-Central Section. March 15-16, Lubbock, Texas, U. S. A., Abstracts with program, *Geological Society of America*, 31(1):A1.
- Alvarado-Ortega, J. 2000. The characterization of the Ichthyodectiforms of the Tlayúa

## Bibliografía

- quarry, in Puebla state, Mexico. Society of Ichthyologists and Herpetologists. 80th Annual Meeting. La Paz, Baja California Sur, Mexico, Abstracts, p. 171.
- Alvarado-Ortega, J. 2004. Description and relationships of a new Ichthyodectiform fish from the Tlayúa Formation (Early Cretaceous: Albian), Puebla, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(4):502-813.
- Alvarado-Ortega, J. y L. Espinosa-Arrubarrena. 2001. Los ionoscopidos de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Reunión Anual 2001 de la Unión Geofísica Mexicana y XII Reunión Nacional SELPER, Puerto Vallarta, Jalisco, México, Programa y resúmenes, p. A 3.
- Alvarado-Ortega, J. y L. Espinosa-Arrubarrena. 2004. Conservación de tejidos blandos en los fósiles de la Cantera Tlayúa. IX Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Libro de resúmenes, p. 16.
- Alvarado-Ortega, J., K. A. González-Rodríguez, A. Blanco-Piñon, L. Espinosa-Arrubarrena y E. Ovalles-Damián (en prensa). Mesozoic Osteichthyans of Mexico, in: F. J. Vega, T. G. Nyborg, Ma. del C. Perrilliat, M. Montellano, S. Cevallos y S. Quiroz (eds.) *Studies on Mexican Paleontology*, Springer, the Netherlands.
- Applegate, S. P. 1987. A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1:40-50.
- Applegate, S. P. 1988. A new genus and species of a holostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous, near Tepexi de Rodríguez, Puebla: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 7(2): 200-205.
- Applegate, S. P. 1992. A new genus and species of pycnodont, *Tepexichthys aranguthyrorum* from the Cretaceous (Albian) of Central Mexico, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 10(2): 164-178.
- Applegate, S. P. 1996. An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, p. 529-538 in: Arratia G. y G. Viohl (eds.), *Mesozoic Fishes- Systematics and Paleoecology-* Verlag Dr. Friedrich Pfeil. München, Alemania.

- Applegate, S. P. 1999. Recent advances in our knowledge of the Lagerstätte that occurs in the Tlayúa Quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico, p. 9-10 in: S. Renesto (ed.), Third International Symposium on Litographic Limestones, Bergamo, Italy. *Revista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, suplemento al Volumen 20.
- Applegate, S. P. 2001. The Pycnodont fauna from the Lower Cretaceous of Tepexi de Rodríguez (Puebla, México), p. 3 in: Andrea Tintori (ed.) Abstract book, III International Meeting on Mesozoic Fishes -Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity-, Serpiano-Monte San Giorgio (TI-CH).
- Applegate, S. P., y J. Alvarado-Ortega. 1999. Update of the Tlayúa Model. 33rd Annual Meeting of the Geological Society of America South-Central Section. March 15-16, Lubbock, Texas, U. S. A., Abstracts with program, Geological Society of America, 31(1): A2.
- Applegate, S. P., B. E. Buitrón y P. López-Neri. 1982. La Cantera Tlayúa en la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, El Solnhofen de México. VI Congreso Nacional de Zoología, Universidad Autónoma de Sinaloa, Resúmenes (no paginado).
- Applegate, S. P., B. E. Buitrón y M. F. Solís. 1996. Seven new taxa of holoturians: Echinodermata from the Tlayúa quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *The Paleontological Society, Special Publication no. 8, Washington, USA*, p. 10
- Applegate, S. P. y L. Espinosa-Arrubarrena. 1982. Litographic limestone like deposits in Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. 42th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Mexico City, Field guide for the excursion, 39 pp.
- Applegate, S. P., L. Espinosa-Arrubarrena y López-Neri, P. 1984. Las calizas litográficas de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Sociedad Geológica Mexicana, Libreto guía de la excursión de la VII Convención Geológica Nacional*, 83 pp.
- Applegate, S. P., K. A. González-Rodríguez y J. Alvarado-Ortega. 2000. Fish fauna of the Tlayúa quarries; p. 95-105 in: Espinosa-Arrubarrena, L., Montellano-Ballesteros, and M. and Applegate, S. P. (coordinators.): *Paleontological highlights of the Mixteca Poblana in Central Mexico. Field Guide, 60th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology*, editado por la Universidad Nacional Autónoma de México y la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. *Avances en*

## Bibliografía

Investigación, Publicación especial.

- Applegate, S. P., Luis Espinosa-Arrubarrena, J. Alvarado-Ortega, y M. Benammi. (en prensa). Revision of recent Investigations in the Tlayúa Quarry, In: F. J. Vega, T. G. Nyborg, Ma. del C. Perrilliat, M. Montellano, S. Cevallos y S. Quiroz (eds.) *Studies on Mexican Paleontology*, Springer, The Netherlands.
- Applegate, S. P., B. E. Buitrón, F. A. Solis-Marin y A. Longoria-Figueras. (en prensa). Two Lower Cretaceous (Albian) Holoturians (Echinodermata) from Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *Journal of Paleontology*.
- Arambourg, C., 1954. Les poissons Crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires, 118:1-185 p. +20 pl.
- Arratia G., R. A. Scasso y W. Kiessling. 2004. Late Jurassic fishes from Longing Gap, Antarctic Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 24(1):41-51.
- Arratia, G. 1997. Basal teleost and teleostean phylogeny. *Palaeoichthyologica* 7, 166 pp.
- Arratia, G. 2000 a. The Sister-Group of Teleosteo: Consensus and Disagreements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(4):767–773.
- Arratia, G. 2000 b. Remarkable Teleostean fishes from the Late Jurassic Southern Germany and their phylogenetic relationships *Mitt. Mus. Nat. kd. Berlin. Geowiss. Reihe*, 3:137-179.
- Avendaño-Gil, M. J., M. A. Coutiño-José y F. Pimentel-Zepeda. 1998. Rescate del patrimonio paleontológico de la Carretera Ocozocuautila-Cosoleacaque, Estado de Chiapas, México. VI Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, D. F. México, Resúmenes, p. 7-8.
- Avendaño-Gil, M. J., F. Pimentel-Zepeda y M. A. Coutiño-José. 1999. Cretaceous vertebrates from Chiapas, Southern Mexico. 33<sup>rd</sup> Annual Meeting of Geological Society of America, South-Central Section. Marzo 15-16 Lubbock, Texas, USA. Abstracts with Programs, Geological Society of America, 31(1):A2,
- Bardack, D., 1965. Anatomy and evolution of Chirocentrid fishes. *The University of Kansas Paleontological Contributions, Vertebrata*,10:1-88.
- Bardack, D., 1968. Fossil vertebrates from the marine Cretaceous of Manitoba. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 5: 145-153.
- Bardack, D. y G. Sprinkle, 1969. Morphology and relationships of Saurocephalid fishes.

- Fieldiana, *Geology*, 16(12): 297-340.
- Barrios-Rivera, 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 474 pp.
- Bassani, F. 1874. Annotazioni sui pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca. *Acad. Sci. Veneto-Trentino-Istriana*, Atti 3:169-191.
- Barthel, W., S. C. Morris y N. C. Swinburne, N. C. 1990: *Solnhofen: A study in Mesozoic Paleontology*. 2nd ed. Cambridge University Press. 236 p.
- Beamon, J. C. 2001. Possible prey acquisition behavior for the Cretaceous fish *Xiphactinus*. North American Paleontological Convention 2004, University of California, Berkeley, Museum of Paleontology; Abstracts (disponible en la dirección electrónica: [www.ucmp.berkeley.edu/napc/mainabs](http://www.ucmp.berkeley.edu/napc/mainabs)).
- Benammi, M, J. Urrutia-Fucugauchi y J. Alvarado-Ortega. 2003. Magnetic polarity stratigraphy of the Tlayúa Formation near Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, Mexico. Reunión Anual 2003 de la Unión Geofísica Mexicana. Puerto Vallarta, Jalisco. Libro de resúmenes, p. 56.
- Benammi, M, J. Urrutia-Fucugauchi y J. Alvarado-Ortega. 2004. Magnetic polarity stratigraphy of the "Mexican Solnhofen", the Tlayúa Formation near Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, Mexico. *European Geosciences Union 2004, Geophysical Research Abstracts*, 6: 56.
- Benammi, M, J. Urrutia-Fucugauchi y J. Alvarado-Ortega. (en prensa). Magnetic polarity stratigraphy of the "Mexican Solnhofen", Tlayúa Formation near Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, Mexico. *Cretaceous Research*.
- Berg, L. S. 1940. *Classification of Fishes both Recent and Fossil (English and Russian)*. J. W. Edwards, Publisher, Inc., Ann Arbor, Michigan; 307 p.
- Bernier, P., C. Gaillard, J. C. Gall, G. Barale, J. P. Bourseau, E. Buffetaut, y S. Wenz. 1991. Morphogenetic impact of microbial mats on surface structures of Kimmeridgian micritic limestones (Cerin, France). *Sedimentology*, 38: 127-136
- Besse, J. y V. Courtillot. 1991. Revised and Synthetic apparent polar wander paths of the African, Asian North American and Indian Plates and true polar wander since 200 M. a. *Journal of Geophysical Researches*, 96:4092-4050.

## Bibliografía

- Blainville, H. D. 1818. Poissons fossils. *Nouv. Dict. Historie Nat.*, vol. 27. Paris.
- Blanco-Piñon, A. 1998. Vallecillo, Nuevo León: Yacimiento fosilífero del Noreste de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Nuevo León, Campus Linares, México. 148 p.
- Blanco, A., y L. Cavin. 2003. New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico). *C. R. Paleovol*, 2 (2003):299-306.
- Blanco-Piñón, A., E. Frey, W. Stinnesbeck, y J.G. López-Oliva, 2002. Late Cretaceous (Turonian) fish assemblage from Vallecillo, Northeastern Mexico. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 225(1):39-54.
- Blanco-Piñón, A., W. Stinnesbeck, J. G. López-Oliva, E. Frey, T. Adatte, y A. H. González. 2001. Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico tardío en el noreste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 18(2):186-199.
- Blanco-Piñón, A., H. Porras, F. Vega-Vera, K. A. González-Rodríguez, y J. Alvarado-Ortega. 2004. IX Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Libro de resúmenes, p. 23.
- Bohel, H. 1991. Paleomagnetic study of Jurassic and Cretaceous rocks from Mixteca terreña (Mexico). *Journal South American Earth Science*, 12:545-556.
- Bond, C. E., 1996. *Biology of Fishes*. Saunders College Publishing, Segunda edición, New York, USA. 750 pp.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 42: 795-803.
- Bremer, K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics*, 6:369-372.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10:295-304.
- Briggs, D. E. G. 2003. The role of decay and mineralization in the preservation of Soft-bodied fossils. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, 31:275-301.
- Brito, P. 1997 Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas*, 19: 681-672.
- Buitrón, B. E. 1991. Los equinodermos del Cretácico Temprano. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Información Científica y Tecnológica, 13(179-180):15-18.

- Buitrón, B. E., y S. P. Applegate. 1995. El primer hallazgo de holoturias fósiles en México, procedentes de la Cantera Tlayúa (Albiano) de Tepexi de Rodríguez, Puebla. V Congreso Nacional de Paleontología; Sociedad Nacional de Paleontología; D. F., México, Memorias, p. 3-4.
- Buitrón, B. E., y R. Malpica-Cruz. 1987. Tepexi de Rodríguez, Puebla, una Localidad Fosilífera famosa en México. I Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, D. F., México, Libreto guía de la excursión, p. 24.
- Buitrón, B. E., y F. Olivos. 1987. Una holoturia del Cretácico medio de México, p. 125 in: Barbarín, J. M., H. J. Gursky y P. Meiburgb (eds.), Simposio Internacional "El Cretácico de México y América Central", Facultad de Ciencias de la Tierra de la Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Actas de la Facultad de Ciencias de la Tierra, UANL., Linares, volumen 2.
- Buitrón, B. E., M. F. Solís, y S. P. Applegate. 1995. Una nueva especie de holoturia (Echinodermata-Holoturoidea) del Cretácico de Tepexi de Rodríguez, Puebla. XIII Congreso Nacional de Zoología; Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo y Sociedad Mexicana de Zoología; Morelia, Michoacán, Memorias, p. 16.
- Cabral-Perdomo, M. A. 1995. Los icnofósiles de vertebrados terrestres del terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 107 p.
- Cabral-Perdomo, M. A. y S. P. Applegate. 1993. Primer reporte del registro más austral de pterosaurios (Achosauria: Pterodactiloidea) del Cretácico de Norteamérica. IV Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, Libro de resúmenes p. 23
- Cantú-Chapa, A. 1987. Las amonitas del Albiano superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Sociedad Mexicana de Paleontología, 1:159-160.
- Castro-Azuara, H. E. 1997. Descripción de un Gliptodonte (Xenarthra: Mammalia) del Pleistoceno de la Mixteca Alta Poblana, México. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla., México, 98 p.
- Cavender, T. M. 1966. The caudal skeleton of the Cretaceous Teleosts *Xiphactinus*, *Ichthyodectes*, and *Gillicus*, and its bearing on their relationship with *Chirocentrus*. University of Michigan, Occasional Papers of the Museum of Zoology, 650:1-15.

## Bibliografia

- Cavin, L. y P. L. Forey. 2004. Review of Ichthyodectiform fishes. 2<sup>nd</sup> EAVP Meeting. European Association of Vertebrate Paleontologists. Moravian Museum, 19th-24<sup>th</sup> of July, Brno, Czech Republic. Abstracts of papers and posters with program, Excursion Guidebook, p. 9.
- Chang, M.-M. 1963. New material of *Mesoclupea* from southeastern China and on the systematic position of the genus. *Vertebrate Palasiatica*, 7(2):105-122 + 3 pls.
- Chang, M.-M. y L. Grande. 1997. Redescription of *Paraclupea Chetungensis*, an Early Clupeomorph from the Lower Cretaceous of Southeastern China. *Fieldiana (Geology)*, new series, 37:1-19.
- Cope, E. D. 1871 a. On two extinct forms of Physostomi of the Neotropical region: *Proceedings of the American Philosophical Society*, 12:52-55.
- Cope, E. D. 1871 b. On the fossil reptiles and fishes of the Cretaceous rocks of Kansas, US. Geological Survey Wyoming, 4th Annual Report, p. 385-242.
- Cope, E. D. 1885, A contribution of the Vertebrate Paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 17:176-181.
- Costa, O. G. 1865. Nuove osservazioni e scoperte intorno ai fossili della calcarea and ittioliti de Petrarroia. *Royal Acad. Sci. Fis. Mat. Napoli*, 2:1-12 + 4 pl.
- Cressey, R., y C. Patterson, 1973. Fossil Parasitic Copepods from a Lower Cretaceous fish. *Science*, 160:1283-1285.
- Crook, A. R. 1892. Über einige fossile Knochenfische aus der mittlern Kreide von Kansas. *Paleontographica*, 39:107-124 + 3 pls., 1 fig.
- Cuvier, G. 1817. *Le régime animal*, volumen 2. Paris, 523 p.
- Cuvier, G. y A. Valenciennes, 1840. *Histoire Naturelle des Poissons*, vol. 19. Pitois-Levrault, Paris. p. 150-168.
- Danilchenko, P. G. 1968. Bony fishes of the Maikop deposits of the Caucasus, *Proceedings of the Palaeontological Institute of the USSR Academy of Sciences*, 78:1-208.
- Davies, W. 1878. On the nomenclature of *Saurocephalus lancifromis* of British Cretaceous deposits, with description and figures of a new species (*S. woodwardii*). *Geological Magazine*, series 2(5):254-262.
- Egerton, P. G. 1845. On some new species of fossil fish from the Oxford clay at Christian

- Malford. Geol. Soc. London, Quart. Jour., 1:229-232.
- Espinosa-Arrubarrena, L. y J. Alvarado-Ortega. 2002. Las afinidades de los ionoscópidos de la Cantera Tlayúa, Puebla. VIII Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología y Museo de Paleontología de Guadalajara "Federico A. Solorzano Barreto", Ponencias p. 44.
- Espinosa-Arrubarrena, L. y S. P. Applegate. 1996. A possible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México; p. 539-550 in: Arratia, G. y Viohl, G. (eds.); Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology: Verlag Dr. Friedrich Pfeil München, Alemania.
- Espinosa- Arrubarrena, L., S. P. Applegate y K. A. González- Rodríguez. 1996. The first Mexican record of a coelacanth (Osteichthyes : Sarcopterygii) from the Tlayúa quarries near Tepexi de Rodríguez , Puebla, with a discussion on the importance of this fossil. Sixth North American Paleontological Convention Abstracts of papers. Smithsonian Institution, Washington, D. C. The Paleontological Society Special Publication 8: 116.
- Everhart, M. 2004. Oceans of Kansas Paleontology, fossils from the Late Cretaceous Western Interior Sea. Netvision Technologies, [www.oceansofkansas.com](http://www.oceansofkansas.com). (desde1996).
- Farris, J. S. 1989 a. The retention index and homoplasy excess. Systematic Zoology, 38(4): 406-407.
- Farris, J. S. 1989 b. Henning86. Port Jefferson Station, New York.
- Feldman, R. M., F. J. Vega, S. P. Applegate, y G. A. Bishop. 1998. Early cretaceous Arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Journal of Paleontology, 72(1):79-90.
- Felix, J.. 1891. Versteinerungen aus der mexicanischen Jura und Kreide Formation: Palaeontographica 37:140-194.
- Fernández-Becerra, S. 1985. Levantamiento a detalle de columnas estratigráficas en el área de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Cantera Tlayúa, Petróleos Mexicanos, Sup. Graf. Distr. Expl. Petrolera, Zona Centro-Poza Rica, 31 p.
- Forey, P. L., 1973. Relationships of elopomorphs, p. 351-368 in: P.H. Greenwood, R.S. Miles, y C. Patterson (eds.), Interrelationships of fishes, supplement 1, Zoological

## Bibliografía

- Journal of . Linnean Society.
- Forey, P. L. 1977. The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 28(2): 125-204.
- Galgera-Rosas, G., J. Pantoja-Alor y Malpica-Cruz, R. 1989. Análisis estructural en la Cantera Tlayúa, Estado de Puebla, México. Simposium regional de México, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Memorias, 3: 48-50.
- Garibay-Romero, L. M. y J. Alvarado-Ortega. 2002. El hallazgo de peces fósiles en el Arroyo Las Bocas y la Cantera Temazol, Cretácico Superior, en la región Norte del Estado de Guerrero. VIII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología y Museo de Paleontología d Guadalajara "Federico A. Solórzano Barreto"; Guadalajara, Jalisco, Ponencias, p. 104.
- Gómez-Bonilla. A. P. 2003. La posición filogenética del esfenodonte albiano *Ankylosphenodon pachyostosus* (Rhynchodephalia: Reptilia) de la Cantera Tlayúa, Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 80 p.
- González-Rodríguez, K. A. 1989. Descripción preliminar de un nuevo Holósteo (Macrosemiidae) del Cretácico Temprano (Albiano) de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 102 p.
- González-Rodríguez, K. A. 1990. Los peces Cretácicos de México. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Informe interno (Inédito), 11 p.
- González-Rodríguez, K. A. 1996. Taxonomía de la Familia Macrosemiidae (Osteichthyes: Holostei) de la Cantera Tlayúa (Cretácico Temprano) Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 150 p.
- González-Rodríguez, K. A. 2000. Paleoichthyofauna of the Tlayua quarry, Puebla in central Mexico (State of Puebla). *American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 80th Annual Meeting. La Paz, Baja California Sur, Mexico, Abstracts*, p. 171.

- González-Rodríguez, K. A. 2002. Paleictiofauna de la Cantera Muhi, en Zimapán, Hidalgo. VIII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología y Museo de Paleontología de Guadalajara "Federico A. Solórzano Barreto", Guadalajara, Jalisco. Ponencias, p. 109.
- González-Rodríguez, K. A. 2004. Descripción y Sistemática de la Familia Macrosemiidae (Neopterygii-Halecostomi) de la Cantera Tlayúa, Puebla., significancia paleogeográfica y paleoecológica. Tesis de Doctorado, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 157 p.
- González-Rodríguez, K. A. y S. P. Applegate. 2000. Muhi Quarry, a new Cretaceous fish locality in Central Mexico. Journal of Vertebrate Paleontology, 60th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Mexico, Journal of Vertebrate Paleontology 20(3): suplemento p. 45A.
- González-Rodríguez, K. A. y F. J. Vega-Vera. 1993. Registro de Copépodos como parte de la dieta en peces fósiles (Clupeidos) de Tepexi de Rodríguez, Puebla. IV Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, Libro de resúmenes, p. 39-40.
- González-Rodríguez, K., y V. H. Reynoso. 2004. A new *Notagogus* (Macrosemiidae-Halecostomi) species from the Albian Tlayúa Quarry, Central Mexico. P. 265-278 in: G. Arratia y A. Tintori (eds.) Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity- Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Alemania.
- González-Rodríguez, K. A., S. P. Applegate y L. Espinosa-Arrubarrena. 2004. A New World Macrosemiidae (Neopterygii: Halecostomi) genus in the Albian of Tepexi de Rodríguez, Puebla, Central México. Journal of Vertebrate Paleontology, 24(2):281-289.
- González-Rodríguez, K. A., R. Moreno-Tovar, y F. Vega-Vera, 2000. Zimapán, una nueva localidad cretácica marina en el estado de Hidalgo, México. VII Congreso Nacional de Paleontología y I Simposio Geológico en el noreste de México, México, pp. 35-36.
- Grande, L. y Bemis, W. E., 1998. A comprehensive phylogenetic study of Amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy: An empirical search for interconnected patterns of natural history. Society of Vertebral Paleontology,

## Bibliografía

- Memmoir 4, Supplement to Journal of Vert. Paleontology. V. 18, N. 1, 690 p.
- Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman y G. S. Myers. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. Bulletin of American Museum of Natural History, 131:339-455.
- Guerrero-Arenas, R. 2004. Icnofósiles de invertebrados de la Formación Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 49 p.
- Guerrero-Arenas, R., P. García-Barrera, y E. Centeno-García. 2002. Nuevos datos paleoambientales de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Resúmenes de la III Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Unión Geofísica Mexicana, GEOS, Boletín Informativo Época II, 22(2):306.
- Harlan, R. 1824. On a new fossil of genus of the order *Enalio Sauri* (of *Conybeare*). Philadelphia, Journal of Academy of Natural Science, 3:331-337 + 1pl.
- Hay, O. P. 1898 Notes on species of *Ichthyodectes*, including the new species *I. cruentus*, and on the related and herein established genus *Gillicus*. American Journal of Science, series 4, 6:225-232
- Hay, O. P. 1903. On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with description of four new genera and nineteen new species. Bulletin of the American Museum of Natural History, vol. XIX, art. X, 395-451 p., 14 pl.
- Hays, I. 1830. Description of a fragment of the head of a new fossil animal, discovered in a marl pit, near Moorestown, New Jersey. Transactions of the American Philosophical Society, Series 2, 3(18):471-477+ pl. 16.
- Heckel, J. J. 1849. Abhandlung über eine neue fossile Fischgattung, *Chirocentrites*, und die ersten Überraue eines Siluroiden aus der Vorwelt. Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Denkschriften der Kaiserlichen, Sitzungsber, 2(1):16-19.
- Heckel, J. J. 1856. Beiträge zur Kenntniss der fossilen fische Österreich. Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Denkschriften der Kaiserlichen, 11:187-274.
- Hendy, M. D. Y D. Penny. 1982. Branch and bound algorithms to determinate minimal evolutionary trees. Mathematical Bioscience, 59:277-290.

- Jaekel, O. 1909. Beiträge zur Geologie von Kamerun. X. Fischreste aus der Mamfe Schiefen. K. Preuss. Geol. Landesant., Abhandl., new ser., 6:392-398 + 1pl.
- Jordan, D. S., 1908. The Cretaceous fishes of Caerá, Brazil. Smithsonian Miscellaneous Collections, 52(part I):1-29 + pls. I-VIII.
- Jordan, D. S. 1910. Description of a collection of fossil fishes from the bituminous shales of Riacho Doce, State of Alagôas, Brazil. Anales of Cargenie Museum, 7(1):22-34.
- Kashiyama, Y., D. E. Fastovsky, S. Rutherford, J. King y M. Montellano. 2003 [2004]. Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, Mexico), *Cretaceous Research*, 25: 153-177 [la versión corregida de este artículo fue publicada en *Cretaceous Research*, 2004, 24:407-431].
- Kluge, A. G. y J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18(1):1-32.
- Koslov, A. 1928. *Thrissops volgensis* sp. nov., from the Lower Volgian of the Government of Ulianovsk. *Comité Geol. Bull.*, 47:573-580 + 1pl.
- Lagler, K. F., J. E. Bardach, R. R. Miller y D. R. M. Passino. 1984. *Ictiología*. Ed. AGT, México, 489 p.
- Lambers, P. H. 1992. On the Ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany). Tesis Doctoral, Rijksuniversiteit Groningen, Netherlands, 334 p.
- Lambers, P. H. 1999. The actinopterygian fish fauna of the Late Kimmeridgian and Early Tithonian 'Plattenkalk' near Solnhofen (Bavaria, Germany): state of the art. *Geologie en Mijnbouw* 78:215-229.
- Lauder, G. V. y K. F. Liem. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 150:95-197.
- Leal, M. E. C. y P. M. Brito, 2003. The ichthyodectiform *Cladocycclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana Formations, Lower Cretaceous of Araripe Basin, North-Eastern Brazil. *Annales de Paléontologie*, 90(2004):103-113.
- Lees, T. y A. Bartholomai. 1987. Study of a Lower Cretaceous actinopterygian (Class

## Bibliografía

- Pisces) *Cooyoo australis* from Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum*, 25(1): 177-192.
- Leidy, J. 1857. Remarks on *Saurocephalus* and its allies. *Transactions of the American Philosophical Society*, 11:91-95 + pl. vi.
- Leidy, J. 1870. Remarks on ichthyodorulites and on certain fossil Mammalia. *Proceeding of Academy on Natural Science, Philadelphia*, 22:12-13.
- Lipscomb, D. 1998. *Basics of Cladistic Analysis*. George Washington University, Washington D. C., USA, 75 p.
- Loomis, F. B. 1900. Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid - und Knochen Fische aus der Kreide Formation von Kansas. *Palaeontographica*, 46:213-284.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 1992. *MacClade, analysis of phylogeny and character evolution, version 3,04*. Sinauer, Sunderland, MA., 398 p.
- Maisey, J. G. 1991. *Santana Fossils: an illustrated atlas*. T.F.H. Publications Inc, New Jersey, USA, 459 p.
- Maisey, J. G. 1994. Predatory-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environmental Biology of fishes*, 40:1-22.
- Maisey, J. G. 1996 a. *Discovering fossil fishes*. Henry Holt and Company, N.Y., USA. 223 p.
- Maisey, J. G. 1996 b. Non Marine occurrence of Ichthyodectiformes in the Lower Cretaceous of Brazil. *Fifty-sixth Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Abstracts of papers. Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(3):suplemeto p. 50A.
- Maisey, J. G. 2000. Continental break up and the distribution of fishes of western Gondwana during the Warly Cretaceous. *Cretaceous Research*, 21: 281-314.
- Maldonado-Koerdell, M. 1949. Peces fósiles de México II. Dipnoos, Ganoides y Teleosteos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 10:241-245.
- Maldonado-Koerdell, M. 1956. Peces fósiles de México III. Nota preliminar sobre peces del Turoniano superior de Xilitla, San Luis Potosí, México. *Ciencia (México)*, 16(1-3):31-36.
- Malpica-Cruz, R., J. Pantoja-Alor y G. Galguera-Rosas. 1989. Microfacies de la Cantera Tlayúa, Puebla, México. *Simposium Regional de México, Instituto de Geología*,

- Universidad Nacional Autónoma de México, Memorias, 3: 53-56.
- Margush, T. y F. R. McMorris. 1981. Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematic Biology*, 43:239-244.
- Martill, D. M. 1989. A new 'Solenhofen' in Mexico. *Geology today*, 5:25.
- Martín-Medrano, L. 2003. El registro de ofiuridos fósiles de México y la descripción de dos nuevas formas para el Cretácico y el Terciario. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 55 p.
- Martín-Medrano, L., P. García, M. C. Piña y J. Guzmán. 2004. Aplicación de nuevas técnicas en el estudio de los ofiuroideos fósiles de México. IX Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Octubre 2004. Libro resúmenes p. 80.
- Martin-Medrano L. y P. García-Barrera. (en prensa). Fossil ophiuroids of Mexico, in: F. J. Vega, T. G. Nyborg, Ma. del C. Perrilliat, M. Montellano, S. Cevallos y S. Quiroz (eds.) *Studies on Mexican Paleontology*, Spinger, The Netherlands.
- Martínez-Hernández, E. y E. Ramírez Arriaga. 1996 a. Palaeocorología de Angiospermas de la Flora Mexicana Durante el Mesozoico y Terciario: algunas evidencias palinológicas. *Sociedad. Botanica de México, Boletín*, 58:87-97.
- Martínez-Hernández, E. y E. Ramírez Arriaga. 1996 b. Primeras Angiospermas en el Mesozoico de Mexico (Laurasia Meridional) significado Paleogeográfico, cronoestratigráfico y Biológico. IX Coloquio de Paleobotánica y Palinología, Instituto Mexicano del Petróleo, Libro de resúmenes, p. 8.
- McLung, C. E. 1908. Ichthyological Notes of the Kansas Cretaceous I. *Kansas University Science Bulletin*, 4(9): 235-246, plates X-XIII.
- Mones, A. 1986, *Palaeovertebrata Sudamericana*. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía: *Courier Forschungsinst. Senckenberg*. 82 1-625.
- Möller, H. 1980. Bellezas y Misterios por la Alta Mixteca poblana, las huellas del Misterio. *México desconocido* 39:15-24.
- Nelson, G. J. 1973. Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. p. 269-292, in: Greenwood P. H. R. S. Miles y C. Patterson (eds). *Interrelationships of Fishes*. *Zoological Journal of the Linnean Society*,

Supplement 1.

- Nelson, G. J. 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles of definitions, with a historical note on Adamson's *Familles des Plantes* (1763-1764). *Systematic Zoology*, 28:1-29.
- Newton, E. T. 1877. On the remains of *Hypsodon*, *Phortheus* and *Ichthyodectes* from British Cretaceous strata, with description of a new species. Geological Society London. *Quart. Journal*, 33:505-529 + 1pl.
- Newton, E. T. 1878. Remarks on *Saurocephalus*, and on the species which have been referred to that genus. *Quart. Jour. Geol. Soc.* 34:786-796.
- Nybelin, O. 1958. Über die angebliche Viviparität bei *Thrissops formosus* Agassiz. *Arkiv för Zoologi*, Ser. 2, vol. 11, no. 28, p. 447-445, 10 figs.
- Nybelin, O. 1964. Versuch einer taxonomischen revision der jurassischen fischgattung *Thrissops* Agassiz. *Meddeland Från Göteborgs Musei Zoologiska Avdeling*, 135, p. 1-44, 9 pl.
- Nybelin, O. 1971. On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other Teleostean fishes. *Acta Regiae Societatis scientiarum et litterarum Gothoburgensis, Zoologica*, 7:1-52 + 12 pls.
- Ortega-Guerrero, B. 1989. Paleomagnetismo y Geología de las unidades clásticas mesozoicas del area Totoltepec-Ixcaquixtla, Estados de Puebla y Oaxaca. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 134 p.
- Ortega-Gutierrez, F. 1978. Estratigrafía del Complejo Acatlán en la Mixteca Baja, Estados de Puebla y Oaxaca. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, *Revista*, 2:112-131.
- Ovalles-Damián, E. 2004. Determinación taxonómica de un paraclupeido (Teleostei: Clupeomorpha) fósil de la Cantera El Espinal, Ocozocuaula de Espinosa, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Escuela de Biología, Tuxtla, Gutierrez, Chiapas, México; 73 p.
- Pantoja-Alor, J. 1992. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 9(2):156-176.

- Pantoja-Alor, J., R. Malpica-Cruz y G. Galguera-Rosas. 1989. Geología de los alrededores de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Simposio de Geología Regional, México. Memorias, 3:61–67.
- Patterson, C. y D. E. Rosen, 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *American Museum of Natural History, Bulletin*, 158: 81-172.
- Pictet, F. J. 1858. Descriptions des fossils contenus dans terrain Néocomien des Voirons: *Máter Paléontologie Suisse, serie 2* 1:1-54 +7 pls.
- Pictet, F. J. y A. Humbert, 1866. *Nouvelles recherches sur les poissons fossils du Mont Liban*. Gèneva, 115 p. + 19 pls.
- Ping, C. y T. C. Yen. 1933. Description of two new fossil fishes from Chekiang. *Geological Society of China, Bulletin*, 12(2):269-273, + 1 pl.
- Reynoso, V. H. 1998. Acatlántida y el origen insular de la fauna terrestre de Tlayúa. *Avances en Investigación, Paleontología de Vertebrados*, p. 4-11 in: Carranza-Castañeda, O. y D. A. Córdoba-Méndez (eds.) *Avances en Investigación – Paleontología de Vertebrados* -. Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Publicación especial.
- Reynoso, V. H. 2000. An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation (Albian), Central México. *Journal of Paleontology*, 74(1):133-148.
- Reynoso, V. H. y G. Callison, 2000. A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, México. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 183-212.
- Reynoso, V. H., M. A. Cabral-Perdomo y J. Clark. 2000. The reptiles of the Tlayúa Formation, p. 106-110, in: Espinosa-Arrubarrena, L., Montellano-Ballesteros, and M. and Applegate, S. P. (coordinators.): *Paleontological highlights of the Mixteca Poblana in Central Mexico*. Field Guide, 60th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, editado por la Universidad Nacional Autónoma de México y la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. *Avances en Investigación, Publicación especial*.
- Ride W. D. L., C. Dupuis, A. Minelli, P. K. Tubbs, H. G. Cogger, O. Kraus y F. C.

## Bibliografía

- Thompson (eds.). 2000. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Cuarta edición, versión española. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Caja España, The International Commission on Zoological Nomenclature, Sociedad de Amigos del Museo Nacional de Ciencias Naturales., Madrid, España, 156 p.
- Rixon, A. L. 1976. Fossil animal remains: their preparation and conservation. Athlone Press, London. 304 p.
- Romer, A. S. y T. S. Pearson. 1981. Anatomía Comparada. Nueva Editorial Interamericana, México. 428 p.
- Romer, A. S. 1966. Vertebrate Paleontology. Univ. Chicago Press. ix+687 pp.
- Saint-Seine, P. de 1949 Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, 2 :1-357 + 26 pls. +120 figs.
- Sauvage, H. E. 1893. Note sur quelques poissons du calcaire bitumineux d'Orbagnoux (Ain). Societe des. Historie Natural. Autun, Bulletin. 6:427-443 + 2 pl.
- Schaeffer, B., 1947. Cretaceous and Tertiary actinopterygian fishes from Brazil. American Museum of Natural History, Bulletin 89(1):1-39.
- Schaeffer, B. y C. Patterson. 1984. Jurassic fishes from the western United States, with comments on Jurassic fish distributions. American Museum Novitates, 2796:1-86.
- Schwimmer, D. R., J. D. Stewart y G. D. Williams, 1997. *Xiphactinus vetus* and the distribution of *Xiphactinus* in the Eastern United States. Journal of Vertebrate Paleontology, 17(3): 610-615.
- Seibertz, E. y B. E. Buitrón. 1987 a. Paleontología y Estratigrafía de los *Neohibolites* del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Cretácico Medio, Mexico). Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 1:285-299.
- Seibertz, E. y B. E. Buitrón. 1987 b. Investigaciones paleontológicas y aplicación bioestratigráfica de los *Neohibolites* de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Albiano-Genomaniano), p. 121-124 in: Barbarín, J.M., H. J. Gursky y P. Meiburgb (eds.) Simposio Internacioal "El Cretácico de México y América Central" Facultad de Ciencias de la Tierra de la Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, 24-26 de noviembre. Actas de la Facultad de Ciencias de la Tierra, UANL., Linares,

volumen 2.

- Seibertz, E. y C. Spaeth, 2002. Cretaceous belemnites of México III. The Albian Neo- and Mesohibolites of the "Mexican Solnhofen" Tepexi de Rodríguez (state of Puebla) and their biostratonomy (Lower Cretaceous). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 225(1):55-74.
- Seilacher, A. 1970. Begriff und bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 1970, p. 34-39.
- Signore, M., E. M. Bucci, C. Pede y C. Barbera. 2005. A new ichthyodectid fish from the lower Cretaceous of Pietraraja (Southern Italy). [www.PalArch](http://www.PalArch) (Netherlands scientific journal), *vertebrate paleontology*, 2(3):25-30.
- Silva-Santos, R. 1949. Sobre alguns peixes fósseis do Gênero *Chiromystus* da Ilha de Itaparica, Bahia. Ministerio da Agricultura, Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos, Número 50, 12 pp. + v est.
- Silva-Santos, R. 1950. *Anaedopogon*, *Chiromystus* e *Ennelichthys* como sinônimos de *Cladocyclus*, da Família Chirocentridae. *Academia Brasileira de Ciências*, 22(1):123-131.
- Silva-Santos, R., 1986. Posição taxonômica do *Cladocyclus woodwardi* (Silva Santos) do Cretáceo do Brasil. *Anales da Academia Brasileira de Ciências*, 58(2): 229-231.
- Silva-Santos, R. y Figueiredo, F. J., 1987. Sobre um Saurocephalidae da Formação Gramame (Camada de Fosfato), Estado de Pernambuco. *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia*, UFRJ, p 4.
- Sokal R. R. y F. J. Rohlf. 1962. The comparison of dendograms by objective methods. *Taxon*, 11]:33-40.
- Sokal R. R. y F. J. Rohlf. 1981. Taxonomical congruence in the Lepopodomorpha reexamined. *Systematic Zoology*, 30:309-325.
- Stewart, A. 1900. Teleost of the Upper Cretaceous. Kansas University. Geological Survey, 2(2):257-403 + 40 pls.
- Stewart, J. D. 1999. A new genus of Saurodontidae (Teleostei: Ichthyodectiformes) from Upper Cretaceous rocks of the Western Interior of North America. In: *Mesozoic fishes – Systematics and Fossil Record-*, G. Arratia, y H. P. Schultze (eds), pp.

## Bibliografía

- 335-360. verlag Dr. Friedrich Pfiel, Alemania.
- Swofford, D. L. 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3,1,1. Computer program distributed by The Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Swofford, D. L. y G. J. Olse. 1990. Phylogeny reconstruction, p. 411-501 in: Hillis D. M. y C. Moritz (eds.). *Molecular Systematic*. Sinauer Association, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Taverne, L. 1973. Les affinités systématiques des Téléostéens fossiles de l'ordre des Ichthyodectiformes. *Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*. , Sciences de la Terre, 49(6):1-11 + 3 figs.
- Taverne, L. 1974. Sur le «Vomer» des Mormyridae et l'ethmoïe latéro-basal des Ichthyodectiformes (Pisces Osteoglossomorphes). *Rev. Zool. Afr.* 88(4) :832-842.
- Taverne, L. 1975. Considérations sur la position systématique des genres fossils *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des Téléostéens primitives et sur l'origine et le polyphylétisme des Poissons Téléostéens. *Académie Royale de Belgique*, 5e. Série, Tome LXI, 336-371 pp..
- Taverne, L. 1977. Ostéologie et position systématique genre *Thrissops* Agassiz, 1833 (*sensu strictu*), Jurassique supérieur de L'Europe occidentale) au sein des Téléostéens primitives. *Geobios*, 10(1):5-33.
- Taverne, L. 1979. Osteologie, Phylogénèse et Systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super ordre des Osteoglossomorphes. Troisième partie. Evolution des structures ostéologiques et conclusions générales relatives la phylogénèse et la systématique du super ordre. *Académie Royale de Belgique, Mémoires Classe du Science, Bulletin*, 43:1-168.
- Taverne, L. 1986. Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* du Crétacé supérieur de la Mésogée euroafricane. Considérations sur la Phylogénie des Ichthyodectiformes, poissons téléostéens de Jurassique et du Crétacé. *Annales. Soc. R. zool. Belg.* 116(1): 33-54.
- Taverne, L. 1997. Les poissons crétacés de Nardo 3°. L'ordre des Ichthyodectiformes (Pisces : Teleostei). *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 21 :383-400.
- Taverne, L. y B. Chanet, 2000. *Faugichthys loryi* n. gen., n. sp. (Teleostei, Ichthyodectiformes) de l'Albien terminal (Crétacé inférieur marin) du vallon de la

- Fauge (Isère, France) et considérations sur la phylogénie de Ichthyodectidae. *Geodiversitas*, 22(1) : 23-34.
- Thiollère, V. J. 1854. Description des poissons fossils provenant des gisements corallines du Jura des le Bugey. Lyons, 28 p. + 10 pls.
- Thorpe. M. R. 1943. A newly mounted Specimen of *Portheus melossus* Cope. *American Journal of Science*, 28(164): 121-126 + 2 figs.
- Tischlinger, H., 1998. Erstnachweis von pigmentfarben bei Plattenkalk-Teleosteen. *Archeopteryx*, 16:1-18.
- Toombs, H. A. y A. E. Rixon, 1959. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, 2 (4):304–312.
- Trapani, J. 2001. Position of developing replacement teeth in teleosts. *Copeia*, 2001(1):35-51.
- Truker, M. E. y V. P. Wright. 1990. Carbonate sedimentology. Blackwell Science Ltd. Oxford, United Kingdom. 481 p.
- Vila, C. 1999. Litographic Limestone: a close encounter between paleontology and printmaking, p. 133-136 in: Renesto S. (ed.), Third International Symposium on Litographic Limestones, Bergamo, Italy, September 1-5, 1999. *Revista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, suplemento al Volumen 20.
- Waller, R. R. 1980. A rust removal method for mineral specimen. *Mineralogical record*, 11:109-110.
- Webb, P. W. 1984. Forma y locomoción de los peces. *Investigación y Ciencia*, Septiembre, 1984:46-57.
- Weiler, W. 1922. Die Fischreste aus den bituminösen Schiefren vin Ibado bei Bata (Spanisch-Guinea). *Paläont. Z.*, 5:148-160.
- Weiler, W. 1961. Die Fischreste aus der Cocobeach Formation (untere Kreide) in Nord-Gabon, Äquatorial-Afrika. *Paläont. Z.*, 35:191-199.
- Wenz, S., 1967. Compléments á l'étude des poissons Actinopérygiens du Jurassique Français. *Cahiers de Paléontologie*, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique. Paris, France. 276 pp. + XLVIII pls.
- Whithear, M. 1986. Dermis, p. 39-64 in: J. Berester-Hahn, A. G. Matoltsy y K. S. Richards (eds.), *Biology of the integument 2 –Vertebrates–*. Springer-Verlag, Berlin,

## Bibliografía

Alemania.

- Wilby P. W., D. E. G. Briggs, P. Bernier y Ch. Gaillard. 1996. Role of microbial mats in the fossilization of soft tissues. *Geology* (september, 1996), 24(9):787-790.
- Wiley, O. E., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk. 1991. *The complete Cladist*. Publicación especial, Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA. 158 p. + x.
- Woodward A. S. 1894. On some fish-remains of the genera *Portheus* and *Cladocycclus* from Rolling Downs Formation (lower Cretaceous) of Queensland. *Ann. and Mag. of Natural History*, series 6, 14:444-447 + 1pl.
- Woodward, A. S. 1895. *Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History)*. British Museum (Nat. History), London, volumen 3, p. xliii + 544 p., 18 pl., 45 fig.
- Woodward A. S. 1901. *Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History)*. British Museum (Nat. History), London, volumen 4, xxxix + 544 p., 18 pl., 45 fig.
- Woodward A. S. 1909. The fossil fishes of the English Chalk. Part V. *British Museum (Natural History)*, London.. *Monographs of the Palaeontographical Society*, 63 (308): 153-184.
- Woodward, A. S. 1919. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. *Soc. Mon.*, 57:57-96 + 2 pl.
- Woodward, A. S., 1913. A new Specimen of the Cretaceous fish *Portheus melossus*, Cope. *Geological Magazine*, N. S., Decade V, Vol. X., pp. 529-531.
- Woodward, A. S., 1942. Some new and little-known Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon. *Annales and magazine of Natural History*. Ser. 11, vol. IX, pl I-VII, pp. 537-568.
- Zittel, K. A. 1888. *Hanbruch der Palaeontology*, p. 257-436 in: R. Oldenbourg, *Abth. Palaeozoologie*. Bd. III, Vertebrata (Pisces, Amphibians, Reptilia, Aves). München y Leipzig, Alemania.

## CATÁLOGO ILUSTRADO DE LOS FÓSILES DE LA CANTERA TLAYÚA

En esta sección se presenta un listado actualizado (hasta enero del 2005) de los fósiles identificados en la Cantera Tlayúa, incluyendo la revisión de los listados parciales publicados por Applegate (1996); Applegate y colaboradores (1984, 2000); Applegate, Espinosa-Arrubarrena y colaboradores (en prensa); Pantoja-Alor (1992); y Alvarado-Ortega y colaboradores (en prensa) entre otros. En el caso de ser taxones erigidos a partir de fósiles de la Cantera Tlayúa, el nombre específico indica el nombre y año de los autores. Las referencias que aparecen entre paréntesis sólo la o las referencias principales. Cuando la ocurrencia de algún taxón es dudosa en la asociación fósil de la Cantera Tlayúa, se abre un paréntesis con una discusión breve al respecto.

### MONERA

Cianobacterias indeterminadas [Figura A1.1, ver además Figura 2.8 A-C, Seibertz y Buitrón (1987 b); Applegate, Espinosa-Arrubarrena y colaboradores (en prensa, fig. 5)]

### PROTOCTISTA

Calciesferas indeterminadas [ Applegate, Espinosa-Arrubarrena , et al. (en prensa)].

Cocolitofóridos? [Aunque Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al. (1984) reportaron el hallazgo de cocolitofóridos en Tlayúa, actualmente no ha sido corroborado este hallazgo en trabajo que incluyen el análisis de imágenes de estructuras microscópicas de los sedimentos y fósiles de esta localidad (por ejemplo: Kashiyama et al., 2004; Alvarado-Ortega y Espinosa-Arrubarrena, 2004); por lo tanto, en este trabajo se pone en duda tal observación]

Nannoplancton calcáreo indeterminado (en Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al., en prensa).

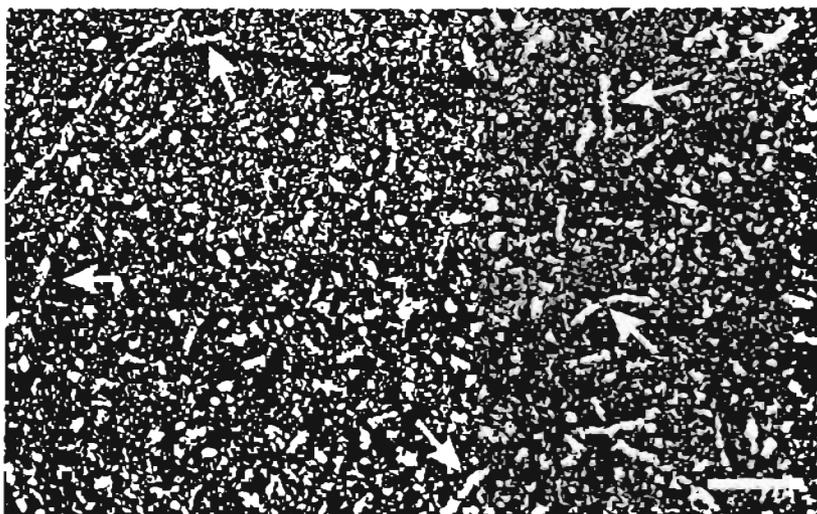


Figura A1.1.- Vista microscópica de filamentos (señalados por flechas) de cianobacterias en una lamina delgada de un estrato de la parte superior de la Cantera Tlayúa (tomado de Applegate, Espinosa-Arrubarrena y colaboradores, en prensa, fig. 5). Escala = 20  $\mu$ m.

#### Foraminiferida (Figura A1.2)

Miliólidos indeterminados [ en Applegate et al. (1984)]

*Derventina filípescui* (en Kashiyama et al.,2004)

*Eartandia? Conradi* (en Kashiyama et al.,2004)

*Nantiloculina* sp. (en Kashiyama et al.,2004)

*Praechrysalidina infracretacea* [probable (en Kashiyama et al.,2004)]

*Rumanoculina robusta* (según Kashiyama et al.,2004)

*Sabaudia minuta* (según Kashiyama et al.,2004)

*Spiroloculina cretacea* (según Kashiyama et al.,2004)

*Trochamminoides coronus* (según Kashiyama et al.,2004)

*Valvulineria* sp. (según Kashiyama et al.,2004).

Nota: Láminas delgadas obtenidas de rocas provenientes de varias zonas de la Cantera Tlayúa, se observan los milóidos arriba señalados y fauna microscópica hasta ahora no descrita que contiene ostrácodos, gasterópodos y microorganismos de afinidad incierta (véase Figura A1.5).

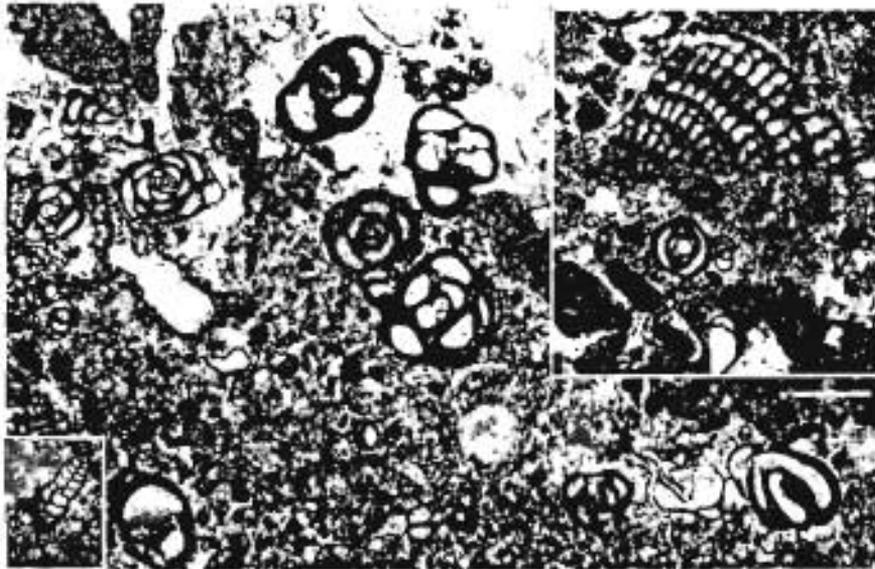


Figura A1.2.- Milóidos del Miembro Medio de la Formación Tlayúa, lámina delgada de una muestra colectada en la Zona XIV de la Cantera Tlayúa. Escala = 0.1 mm.

## PLANTAS

### Figura A1.3

#### Plantas no vasculares

La presencia de algas en Tlayúa fue reportado por diversos autores (Applegate et al., 1984). Aunque el estudio sistemático formal de estos fósiles aún no ha sido abordado, Applegate, Espinosa-Arrubarrena y colaboradores (en prensa) reportaron los siguientes grupos:

#### Formas indeterminadas (microscópicas)

Algas calcáreas (Figura A1.3 A)

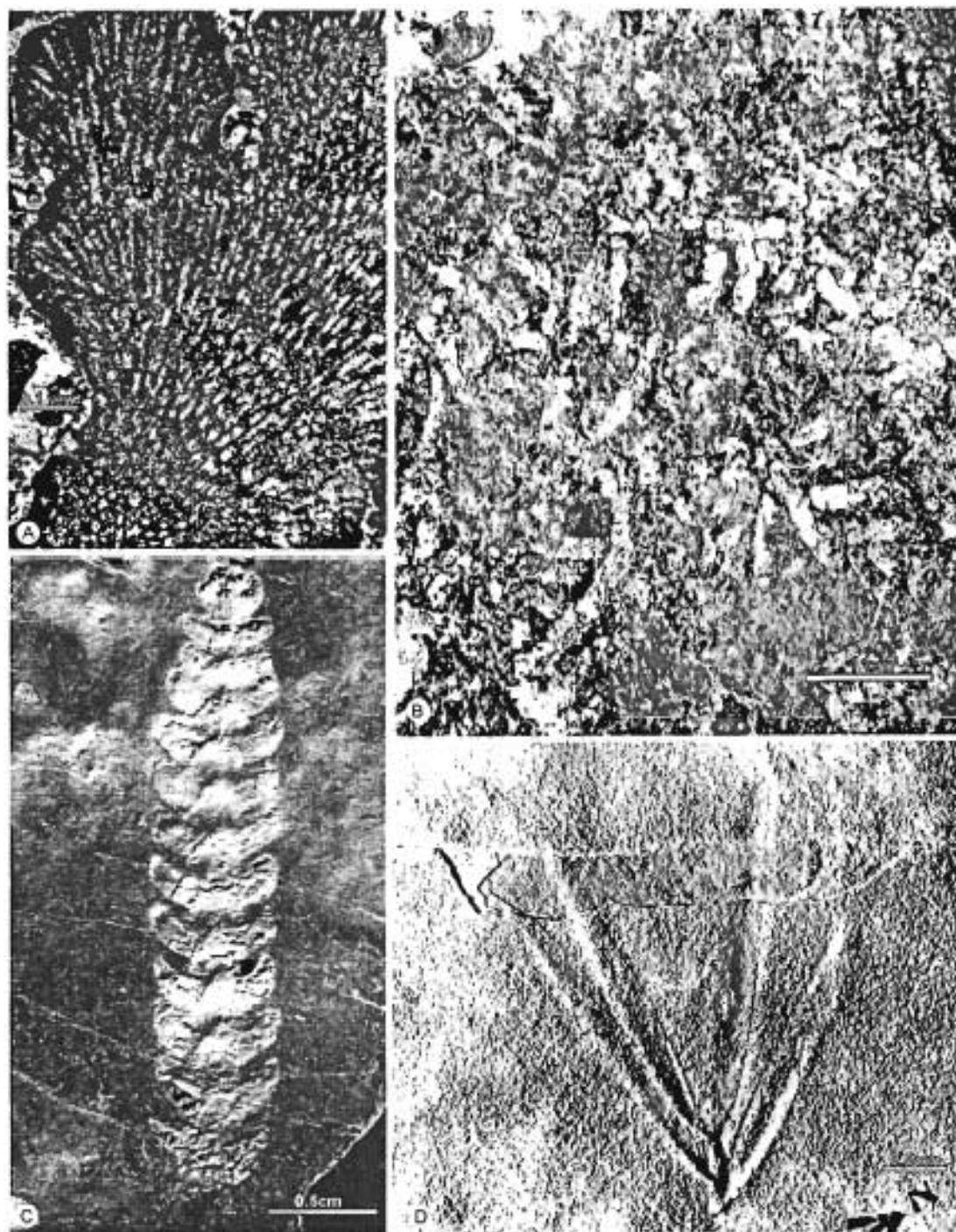


Figura A1.3.- Plantas de la Cantera Tlayúa. A) Alga calcárea indeterminada. B) Alga similar a Sargassum. C) Fragmento de *cf. Brachyphyllum*. D) Fragmento terminal de una rama de *cf. Zamites*.

### **Phaeophyceae**

Similar a *Sargassum* [Figura A1.3 B; en Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al. (en prensa)]

Tipo "taloide" (en Applegate, Espinosa-Arrubarrena, et al., en prensa).

### **Plantas vasculares**

#### **Bennettitales**

cf. *Zamites* [Figura A1.3 D; Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al. (en prensa)]

#### **Coniferophyta**

cf. *Araucaria* (en Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al., en prensa).

cf. *Frenelopsis* [(*Frenolopsis*) en Martill, 1989 y Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al., en prensa].

cf. *Brachyphyllum* [Figura A1.3 C; en Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al. (en prensa)].

#### **Angiosperma (polen)**

cf. *Retimonocolpites* o *Retimonocolpites* sp. [en Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996 a) y Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996 b), respectivamente]

#### **Formas indeterminadas**

Madera (silicificada) indeterminada

Polen y palinomorfos indeterminados (en proceso de estudio por Dr. E. Martínez Hernández, Instituto de Geología, UNAM)

## **ANIMALIA** Figuras A1.4 – A1.11

### **Porifera**

Formas indeterminadas [Según Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al. (en prensa) existen dos formas indeterminadas. Véase Figura A1.4 A]

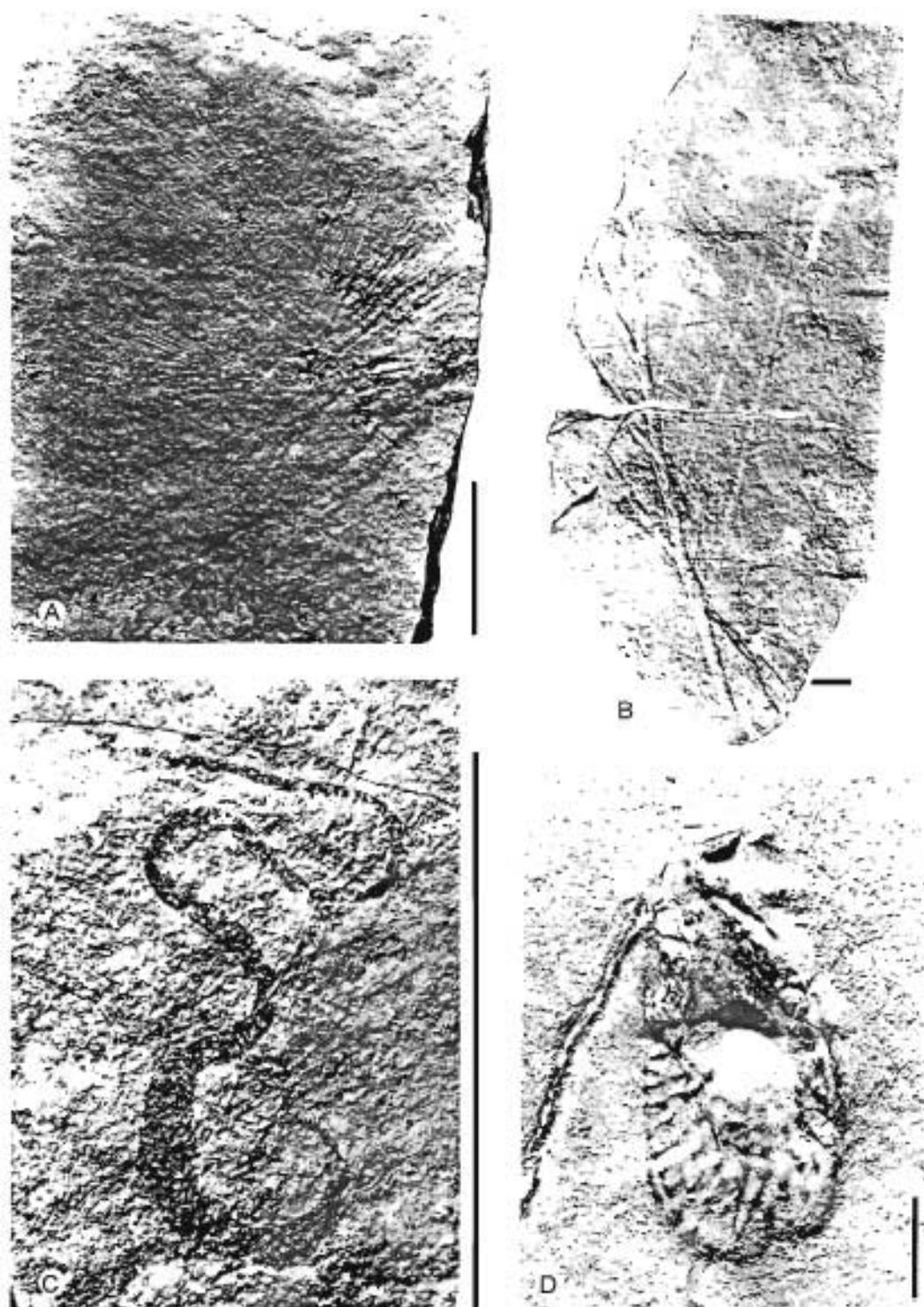


Figura A1.4.- Invertebrados de la Cantera Tlayúa. A) Esponja indeterminada. B) Coral gorgónido indeterminado. C) Anélido indeterminado. D) Ostreido indeterminado. Escalas = 1 cm.

## **Cnidaria**

### **Antozoa**

Gorgónidos indeterminados [reportados como Celenterados por Applegate et al., (1984). Según Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al. (en prensa), actualmente se reconocen al menos dos tipos posiblemente representantes de especies distintas(Figura A1.4 B)]

## **Annelida**

Formas indeterminadas [Figura A1.4 C; también reportadas por Applegate et al. (1984); Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al. (en prensa). En Tlayúa los anélidos están representados por algunos cuantos ejemplares que podrían ser representantes de varias formas.]

## **Mollusca**

### **Bivalvia**

*Inoceramus* (en Applegate, Espinosa et al., en prensa)

Pectinidos indeterminados (en Applegate, Espinosa et al., en presnsa)

Ostreidos indeterminados [Figura A1.4 D; reportados por Applegate, Espinosa et al. (en presnsa)]

### **Gastropoda**

Casiopoidos (en Pantoja-Alor, 1992:165)

Varias formas indeterminadas microscópicas y microscópicas (véase Figura A1.5) [Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996); Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al. (en prensa); entre otros]

## **Cephalopoda**

### **Belemnitidea** (Figura A1.6 A)

*Mesohibolites semicanaliculatus* (en Seibertz y Spaeth, 2002)

*Neohibolites minimus claviformis* Seibertz y Buitrón, 1987 a (también en Seibertz y Buitrón, 1987 b; Seibertz y Spaeth, 2002)

*N. aff. minimus pinguis* (en Seibertz y Buitrón, 1987 a y b)

*N. praeultimus* (en Seibertz y Butrón, 1987 a y b; Seibertz y Spaeth, 2002)

*N. minimus obtusus* (en Seibertz y Buitrón, 1987 1 y b; Seibertz y Spaeth, 2002)

#### Ammonoidea

*Mortoniceras* sp. (en Cantú-Chapa, 1987)

*Hysterocheras* sp. (en Cantú-Chapa, 1987)

cf. *Anisoceras*. [Figura A1. 6 B; en Cantú-Chapa (1987)]

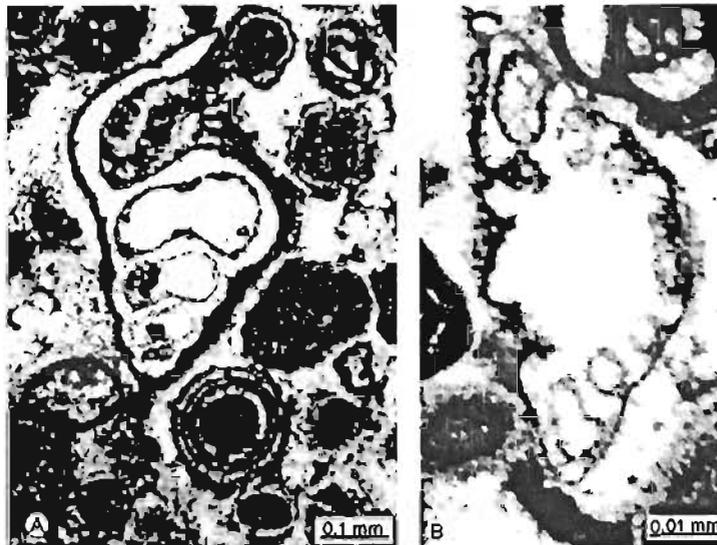
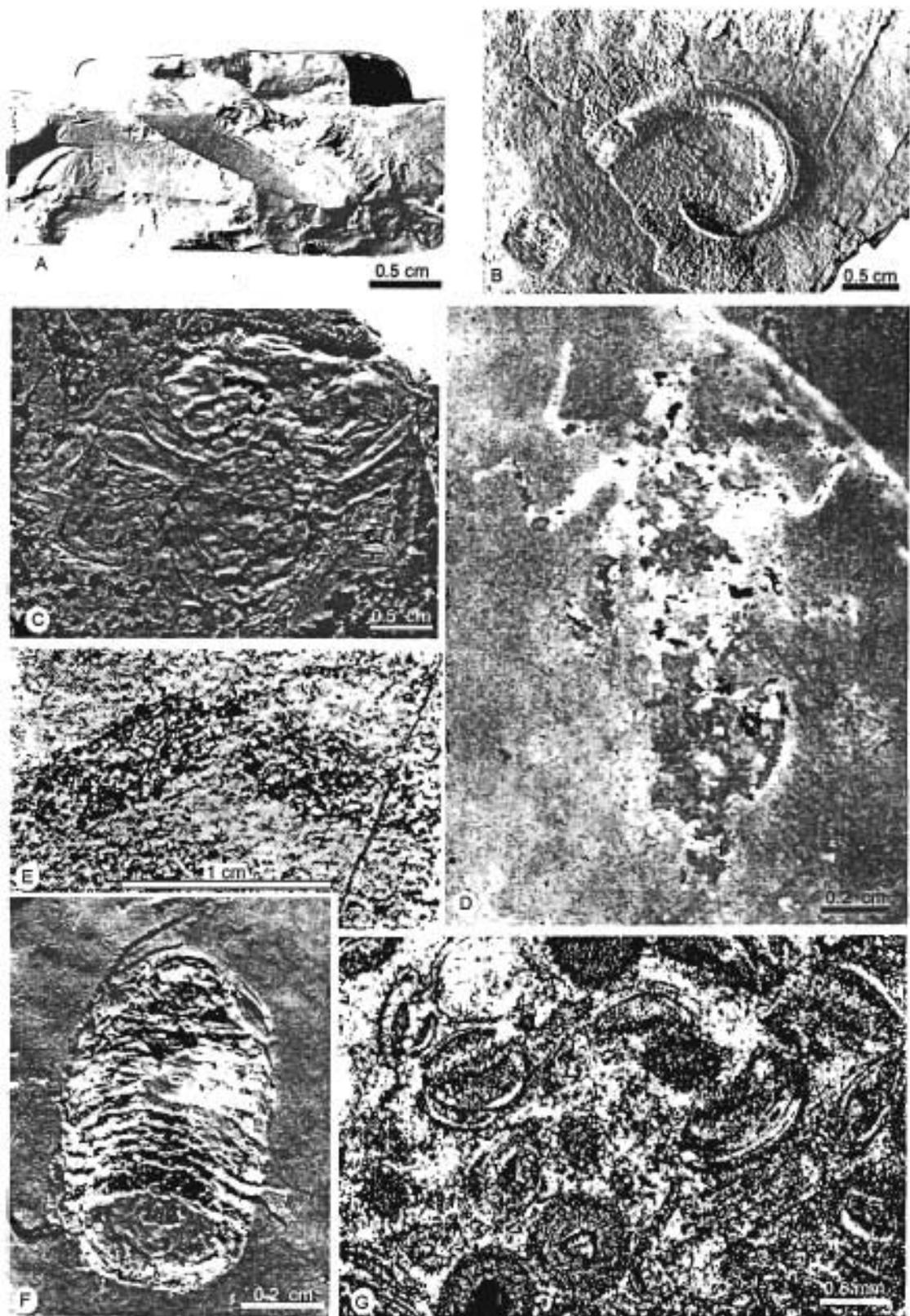


Figura A1.5.- Gasterópodo (A) y microfósil de afinidad incierta (B). Lamina delgada de muestra tomada en la Zona IX de la Cantera Tlayúa.

---

Página siguiente:

Figura A1.6 (página opuesta).- Cefalópodos y artrópodos de la Cantera Tlayúa. A) *Belemnite* indeterminado (tomado de Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996, fig. 4). B) *Amonite* cf. *Anisoceras*. C) Araña *Atocatlis ranulfoi*. D) Insecto odonato *Ixtahua benjamini* E) Alas de díptero tipúlido (tomado de Pantoja-Alor, 1998, fig. 7). F) Malacostraco isópodo *Archaeoniscus aranguthyorum*. G) Ostrácodos indeterminados.



## **Arthropoda**

### **Arachnida**

*Atocatlis ranulfoi* Feldmann, Vega-Vera, Applegate y Bishop, 1998 (Figura A1.6 C).

### **Insecta**

#### **Odonata**

*Ixtahua benjamini* Feldmann, Vega-Vera, Applegate y Bishop, 1998 (Figura A1.6 D)

#### **Diptera**

Tipulidae indeterminado [Y. Popov (en Pantoja-Alor, 1998, fig. 7); Figura A1.6 E)].

Larva indeterminada (Feldmann et al., 1998, fig. 9)

## **Malacostraca**

### **Isopoda**

*Archaeoniscus aranguthyorum* Feldmann, Vega-Vera, Applegate y Bishop, 1998 (Figura A1.6 F)

### **Copepoda**

Formas ideterminadas encontradas en la cavidad estomacal de Clupeidos (en González-Rodríguez y Vega-Vera, 1993).

### **Decapoda**

*Protaegla minuscula* Feldmann, Vega-Vera, Applegate y Bishop, 1998

### **Brachyura**

*Tepexicarcinus tlayuaensis* Feldmann, Vega-Vera, Applegate y Bishop, 1998

## **Ostracoda**

Formas indeterminadas (Figura A1.6 G)

## **Echinodermata (Figura A1.7)**

### **Asteroidea**

Dos o tres formas que posiblemente representen taxones distintos [según Buitrón (1991) y Pantoja-Alor (1992); véase Figura A1.7]

### **Crinoidea**

Forma de vida libre indeterminada posiblemente representante de una especie. [Véase Figura A1.7; Martill (1989); Buitrón (1991); Pantoja-Alor (1992) y Applegate, Espinosa-Arrubarrena, et al (en prensa)]

### **Echinoidea**

Forma de espinas delgadas (Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al, en prensa)

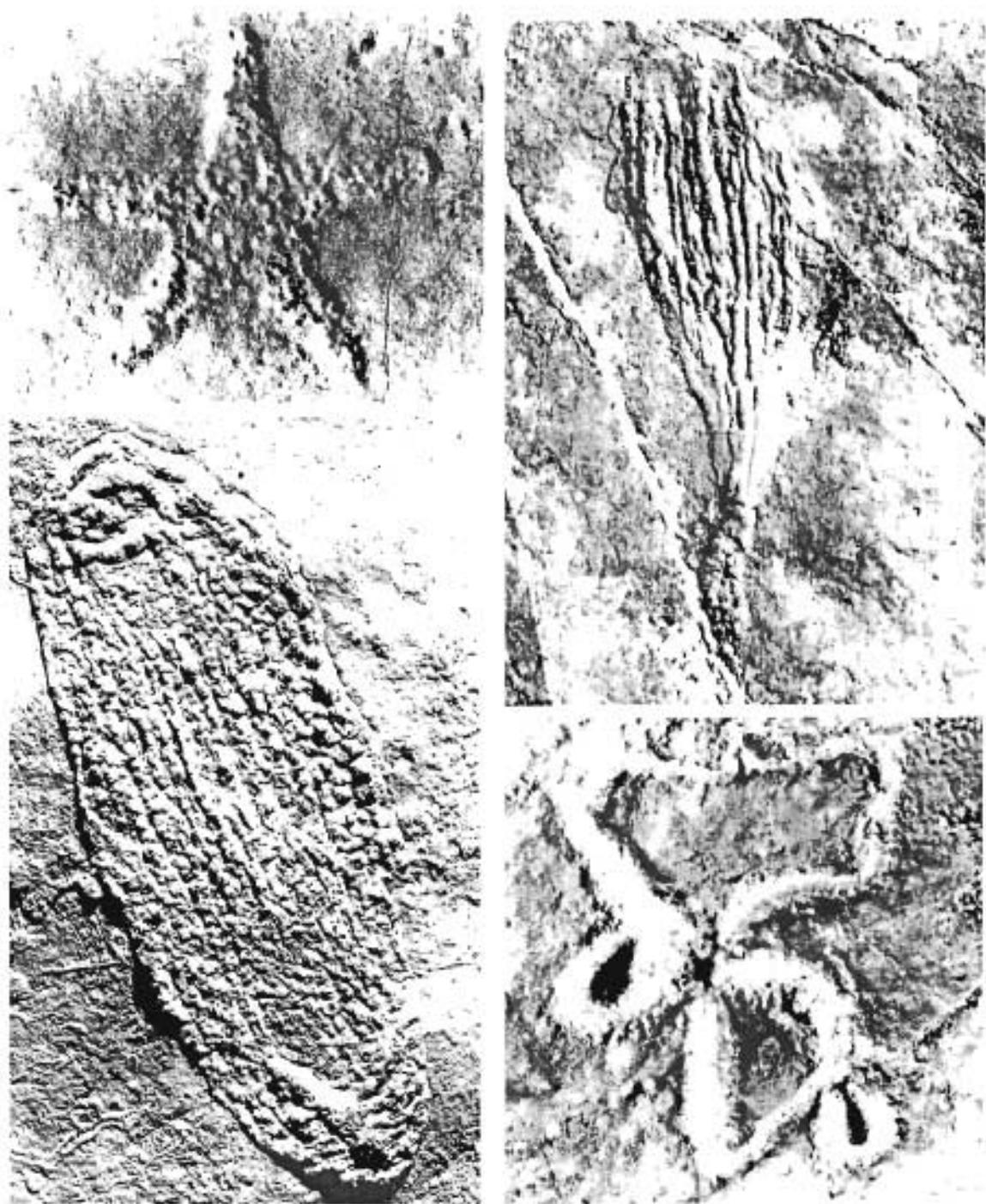
Forma de espinas globosas (Pantoja-Alor, 1992; Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al, en prensa).

### **Holoturoidea**

Existen diversos informes de los holoturidos de Tlayúa (Figura A1.7) que han sido analizadas por diversos autores (Buitrón, 1991; Pantoja-Alor, 1992; Butrón y Applegate, 1995; Butrón et al., 1995; Applegate y Buitrón, 1996; Buitrón y Malpica-Cruz, 1987;.). Aunque, alrededor de 7 especies han sido reportadas en estos trabajos; sin embargo, actualmente la descripción de dos de ellas (que son propuestas como especies nuevas) serán publicadas próximamente (Applegate, Buitrón et al., en prensa).

### **Ophiuroidea**

Diversos autores (Pantoja-Alor, 1992; Applegate, 1996; Applegate, Espinosa-Arrubarrena et al., en prensa; Feldmann y et al, 1998; Martín-Medrano, 2003; Martín-Medrano et al., 2004; y Martín-Medrano y García-Barrera, en prensa) reportaron la existencia de ofiuroides en la Cantera Tlayúa. De acuerdo con los últimos autores, estos ejemplares pertenecen a una sola especie, misma que actualmente es objeto del estudio descriptivo y sistemático por parte de L. Martín-Medrano (Figura A1.7).



*Figura A1.7.- Los equinodermos de la Cantera Tlayúa: Asteroideos o estrellas de mar (arriba izquierda), crinoideos o lirios de mar (arriba derecha), holoturoideos o pepinos de mar (abajo izquierda) y ofiuroides (abajo derecha, cortesía de L. Martín-Medrano).*

## **Chordata**

### **Vertebrados**

#### **Chondrichthyes**

Pantoja-Alor (1992, tb. 1) y Maisey (2000) señalaron la presencia de hibodóntidos y heterodóntidos en la Cantera Tlayúa; sin embargo, después de la revisión de los ejemplares que originalmente fueron referidos a estos grupos es posible afirmar que se trata de restos de peces óseos indeterminados. Actualmente no han sido encontrado fósiles de peces cartilaginosos en la Cantera Tlayúa (Alvarado-Ortega et al., en prensa).

#### **Osteichthyes**

##### **Sarcopterygii**

*Axelrodichthys* cf. *A. araripensis* (en Espinosa-Arrubarrena et al., 1996)

##### **Actinopterygii**

##### *Actinopterygios primitivos*

##### **Amiiformes**

*Caturid*-like [cabeza de un ejemplar aislada, posiblemente se trate de una forma afina los Caturidos (Alvarado-Ortega et al., en prensa), véase Figura A1.8. Aunque, Applegate et al. (1984) reportaron la presencia de dos o más catúridos en Tlayúa actualmente estos ejemplares son referidos como *Rhacolepis*-like (ver más adelante)]

*Pachyamia mexicana* Grande y Bemis, 1998 [Véase Figura A1.8. Estos autores afirman que las dos posibles especies de *Vidalamia* reportadas por Applegate y colaboradores (1984) y Applegate (1996) en Tlayúa pertenecen a *Pachyamia mexicana*].

##### **Ionoscopiformes**

*Teoichthys kallistos* Applegate, 1988

Género y sp. nov. [En proceso de descripción por Alvarado-Ortega y Espinosa-Arrubarrena (véase Figura A1.8). Estos peces fueron reportados por Grande y Bemis (1998:611) como una forma de *Ionoscopus* y por

Applegate et al. (2000) como *Oshunia*-like). La singularidad de su identidad taxonómica fue discutida por Alvarado-Ortega y Espinosa-Arrubarrena (2001) y Espinosa-Arrubarrena y Alvarado-Ortega (2002)]

### **Macrosemiidae**

Este grupo de peces de la Cantera Tlayúa ha sido estudiado en las tesis de Licenciatura, Maestría y Doctorado de K. A. González-Rodríguez (1986, 1996, 2004).

*Macrosemiocotzus americanus* González-Rodríguez, Applegate y Espinosa-Arrubarrena, 2004.

*Notagogus novomundi* González-Rodríguez y Reynoso, 2004.

Género y sp. nov en Revisión [El trabajo descriptivo de este taxón esta en revisión en el Journal of Paleontology (González-Rodríguez, 2004:49-64)]

Género A especie A [en González-Rodríguez (2004:67-77)]

Género A especie B [en González-Rodríguez (2004:77-94)].

### **Pycnodontiformes**

*Neoproscinetes* sp. [Applegate (2001). Véase Figura A1.8.]

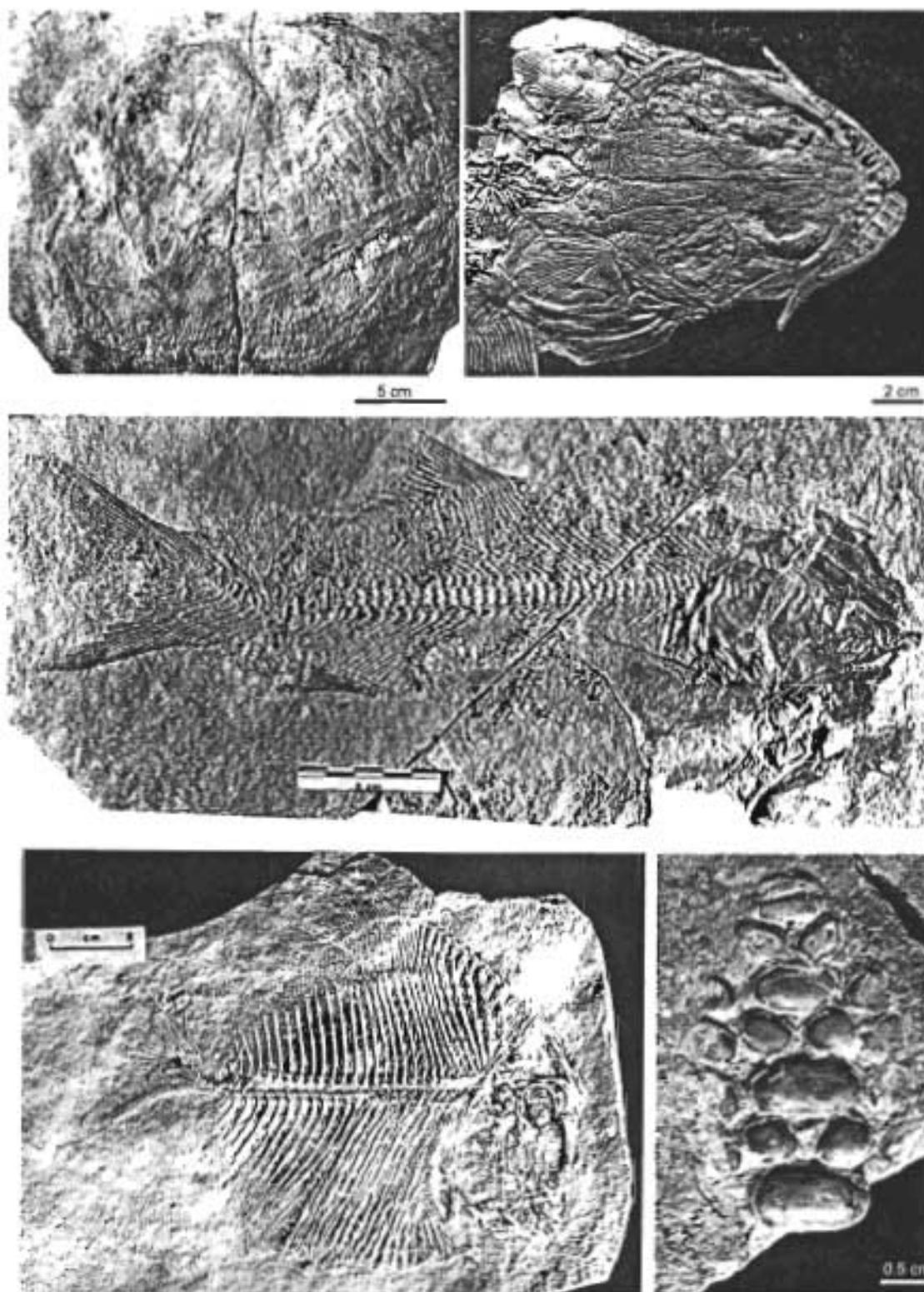
*Tepexichthys aranguthyrorum* Applegate, 1992 (Figura A1.8.)

La descripción de 7 nuevos taxones (géneros y/o especies) está en proceso. Aunque, Applegate (2001) nombró estas formas, hasta el momento sus descripciones formales no han sido publicadas (véase Applegate et al., 2004; Alvarado-Ortega et al, en prensa)].

---

página siguiente:

*Figura A1.8- Peces óseos primitivos de la Cantera Tlayúa de la Cantera Tlayúa. Forma incierta llamada en este trabajo Caturid-like (arriba izquierda). Pachyamia mexicana [arriba derecha (invertida, tomado de Grande y Bemis, 1998, fig. 276)]. Ionoscopifrome, género y especie nuevos (centro). Tepexichthys aranguthyrorum (abajo izquierda). Vista ventral del vomer (el extremo anterior del vomer hacia arriba) de Neoproscinetes sp. (abajo derecha).*



### **Semionotiformes**

*Lepidotes* sp [Figura A1.9 A. Véase también Applegate (1996), Applegate et al. (2000) y Alvarado-Ortega et al (en prensa)]

### ***Teleostei: actinopterygios derivados***

#### **Aspidorhynchiformes**

*Belenostomus* sp.

*Vinctifer* sp.

#### **Beryciformes**

Beryciformes indeterminados (Figura A1.9 B)

#### **Clupeiformes**

*Clupea*? [Figura A1.9 C; Applegate y colaboradores (1984:68) reportaron la posible presencia de *Clupea* y *Syllaemus* en la Cantera Tlayúa. Actualmente ningún trabajo descriptivo ha abordado este grupo de peces; por lo tanto, en este trabajo tal asignación es considerada sólo como probable]

*Syllaemus*? [Igual que en *Clupea*?, arriba]

#### **Ellimmichthyiformes**

*Ellimmichthys* sp. (Chang y Grande, 1997, fig. 7). [Anteriormente Applegate et al (1984) reportó la presencia de formas relacionadas a *Diplomystus*, mismas que Chang y Grande (1997) reconocieron como *Ellimmichthys*. Actualmente, L. Arias-Hernández se encuentra desarrollando una tesis de Maestría con la descripción de los Ellimmichthyiformes de la Cantera Tlayúa, en donde se incluyen al menos tres formas nuevas]

#### **Elopiformes**

Brannerion-like (Figura A1.9 D)

*Megalops* sp.

*Paraelops* sp. [en Maisey (2000)]

### **Gonorhynchiformes**

Formas indeterminadas (Figura A1.9 E)

### **Ichthyodectiformes**

Este grupo fue reportado como Chirocéntridos por Applegate et al. (1984), como *Cladocyclus* por Applegate (1999) y como semejante a *Cladocyclus* por Maisey (2000). Véase también Alvarado-Ortega (1998 a, b, c);

Forma A a (ver capítulo 5 en este trabajo)

Forma A b (ver capítulo 5 en este trabajo)

Forma B a (ver capítulo 5 en este trabajo)

Forma C a (ver capítulo 5 en este trabajo)

*Unamichthys espinosai* Alvarado-Ortega, 2004 (vér Anexo II)

### **Pachirhynchodontiformes**

*Notelops* sp. [en Maisey (2000)]

*Rhacolepis*-like [Figura A1.9 G. Reportado como *Rhacolepis* por Maisey (2000)]

### **Pholidophoriformes**

*Pholidophorid*-like.

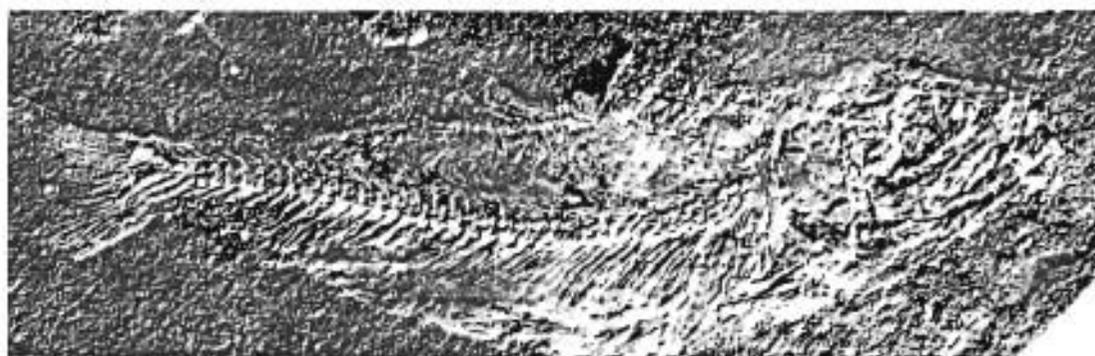
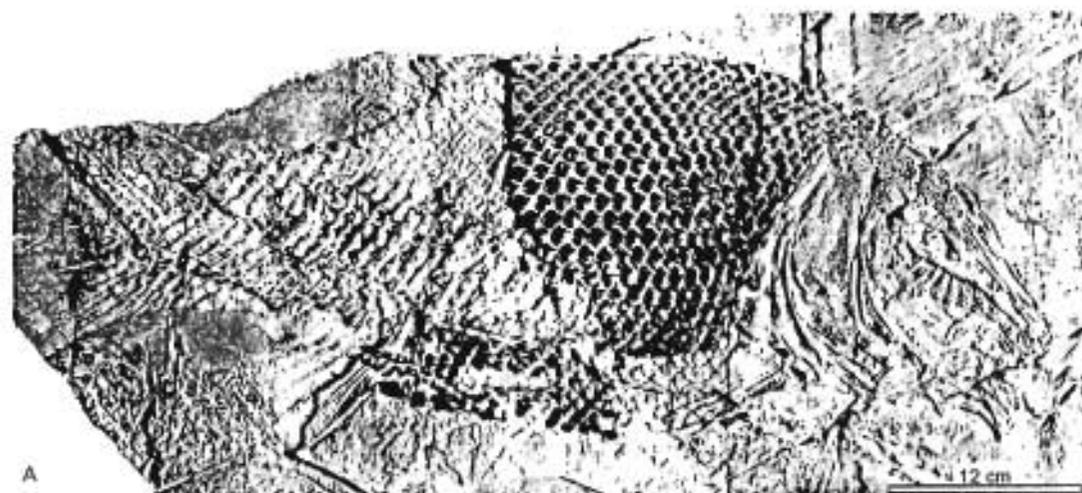
### **Salmoniformes**

Enchodontidos (Figura A1.9 F)

*Yabrudichthys*-like.

### **Tselfatiiformes**

*Bananogmius*-like



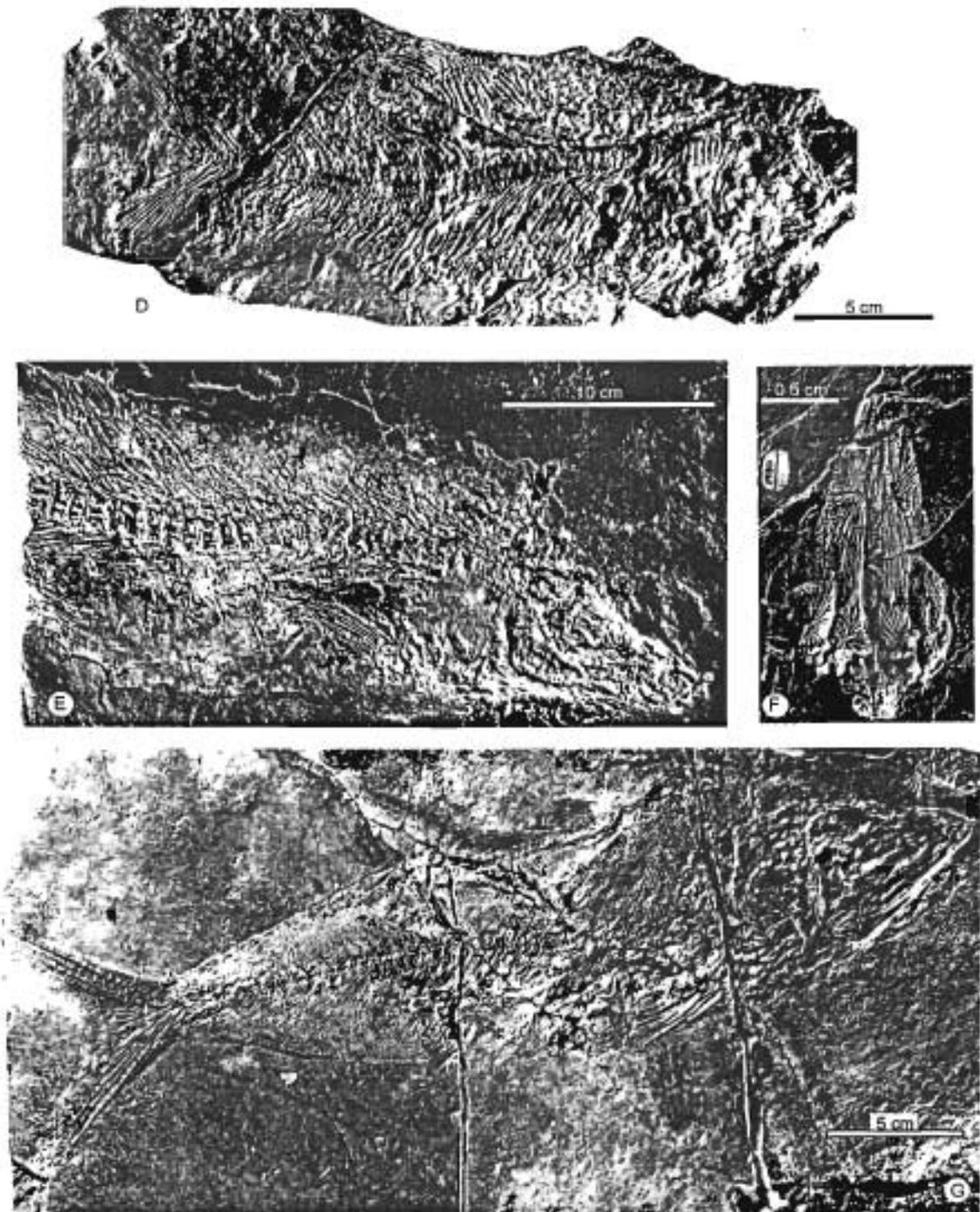


Figura A1.9.- Peces de la Cantera Tlayúa. A) *Lepidotes* sp. B) *Beryciforme* indeterminado. C) *Clupeido* indeterminado. D) Ejemplar nombrado Brannerion-like en este trabajo. E) *Gonorhynchiforme* indeterminado F) Vista dorsal de un *Salmoniforme* (posiblemente un enchodontido). G) *Pachyrhizodontiforme* llamado en este trabajo como *Rhacolepis*-like.

## Reptiles

### Chelonia

Reynoso y colaboradores (2000:107) señalaron las dificultades para reconocer las afinidades taxonómicas de las que las tortugas de Tlayúa. Actualmente este autor y R. García (Instituto de Biología, UNAM) se encuentran desarrollando un trabajo descriptivo de las tortugas de la Cantera Tlayúa.

Taxón 1 [Cráneo grande y caparazón ovalado y vértebras semejantes a las de tortugas criptodiras (Reynoso et al. , 2000)]

Taxón 2 [Caparazón circular semejante al de *Araripemys*, vértebras del cuello cortas como en las tortugas criptodiras (Reynoso et al. , 2000)]

### Pterosauria

Formas similares a *Nychtosaurus* y *Pteranodon* [De acuerdo con Cabral-Perdomo y Applegate (1993) y Reynoso y colaboradores (2000) los restos de pterodáctilos de la Cantera Tlayúa son similares a estos dos géneros Cretácicos de Norteamérica. Actualmente se cuenta con ejemplares mejor conservados que están en proceso de preparación para ser sometido próximamente a un estudio descriptivo detallado]

### Crocodylia

Forma similar a *Crocodyleimus* (en Reynoso et al., 2000)

### Sphenodonta

*Pamizinsaurus tlayuaensis* Reynoso, 1997.

*Ankylosphenodon pachyostosis* Reynoso, 2000 [El estudio detallado del cráneo de este esfenodonte fue llevado a cabo por Gómez-Bonilla (2003)].

### Lacertilia

*Huehuecuetzpalli mixtecus* Reynoso 1998

*Tepexisaurus tepexii*. Reynoso y Callison, 2000.

NOTA: De acuerdo con Applegate et al. (1984), en Tlayúa han sido encontrados dientes de Plasiosaurios, sin embargo esta identificación no fue reconocida o mencionada en la revisión más reciente de los Reptiles de Tlayúa llevada a cabo por Reynoso y colaboradores (2000).

## ICNOFOSILES

### Categoría Agrichnia

Iconoespecie "E" [Huellas irregulares pobremente conservadas semejantes a los grafoglíptidos del tipo *Paleodycton*. (Guerrero-Arenas, 2004)]

### Categoría Domichnia

*Ophiomorpha isp* [madriguera que sirve de vivienda y refugio, semejante a los túneles que fabrican actualmente los crustáceos anomuros de alimentación y/o habitación de organismos oportunistas, como por ejemplo, anélidos poliquetos (Guerrero-Arenas, 2004). Véase Figura A1. 10 A]

*Ophiomorpha nodosa* [Pantoja-Alor, 1992 reportó la presencia de esta especie en la Cantera Tlayúa, desafortunadamente en su trabajo no hizo referencia a ningún ejemplar (con número de catálogo), no describió y tampoco ilustró ningún ejemplar. Aunque Guerrero-Arenas (2004) no citó la identificación de este fósil; en el presente trabajo se establece la posibilidad de que ambos autores se refieren a los mismos fósiles]

### Categoría Equilibrichnia

Iconoespecie "D" [Marca de reposo formada por un grupo de siete rastros lenticulares con forma de flor, posiblemente generada por estrellas de mar u ofiuroideos (Guerrero-Arenas, 2004)]

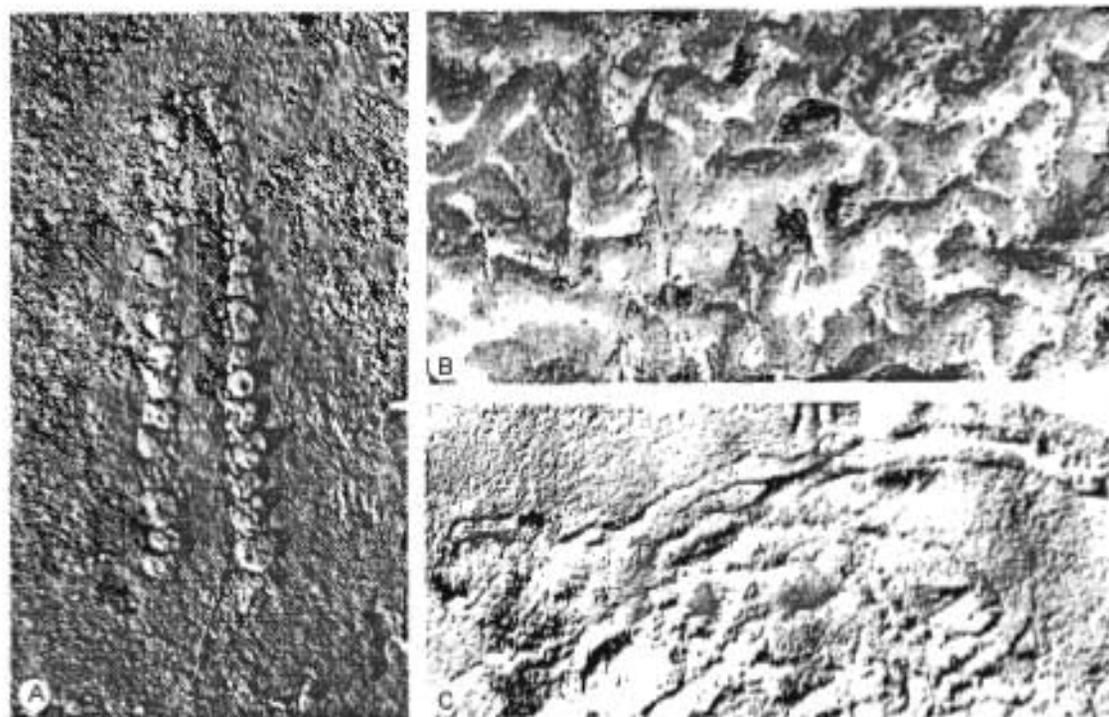


Figura A1.10.- Algunos Icnofósiles de la Cantera Tlayúa. A) Ophiomorpha B) Icnospecie "A". C) Planolites. Figuras tomadas de Guerrero-Arenas (2004, figs. 12, 8 y 18, respectivamente)

#### Categoría Fodinichnia

*Circulichnis isp* [Rastro circular, posiblemente generados por organismos vermiformes al recorrer el sustrato en busca de alimento (Guerrero-Arenas, 2004)]

Icnospecie "A" [Galerías de alimentación y/o habitación de organismos oportunistas, como por ejemplo, anélidos poliquetos (Guerrero-Arenas, 2004). Véase Figura A1.10 B]

#### Categoría Pascichnia

¿*Scolicia*? [Rastros con crestas transversales y superficiales, semejantes a los que forman los gasterópodos modernos, generada mediante alimentación por depósito (Guerrero-Arenas, 2004)]

Iconoespecie "B" [Rastros de trayectoria irregular y serpenteante, generada mediante alimentación por depósito (Guerrero-Arenas, 2004)]

Iconoespecie "C" [Rastros de trayectoria no regular (serpenteante) bilobados y simétricos, generada por gasterópodos durante la alimentación por depósito (Guerrero-Arenas, 2004)]

*Planolites* isp. [Tubo cilíndrico simple sin ramificaciones, posiblemente generado por organismos vermiformes al alimentarse del sustrato (Guerrero-Arenas, 2004). Véase Figura A1.10 C].

### **Formas indeterminadas**

Aunque los icnofósiles de la Cantera Tlayúa más representativos fueron analizados por Guerrero-Arenas (2004), todavía quedan algunas formas de aquellas reportadas por diversos autores (Martill, 1989; Applegate et al., 1984) que requieren ser estudiadas. Lo mismo ocurre con las regurgitaciones y los coprolitos que en Tlayúa representan una múltiples formas y tamaños.

### **Icnofósiles mal-determinados**

Pantoja-Alor (1992:165, fig. 13) reportó e ilustró algunas impresiones lenticulares como huellas de invertebrados o vertebrados. En este trabajo se aclara que, estas impresiones son producto de la formación de cristales lenticulares de calcita en al menos un estrato del tercio superior de la Cantera Tlayúa, mismos que afectan la superficie de este estrato y de los estratos aledaños(en donde quedan registradas las "huellas" señaladas por este autor).

## DESCRIPCIÓN ORIGINAL DE *UNAMICHTHYS ESPINOSAI* Y NOTAS ADICIONALES

A continuación se presenta el manuscrito original, en donde es descrito *Unamichthys espinosai*, que fue sometido para su arbitraje al Journal of Vertebrate Paleontology y que fue publicado por esta revista científica en Diciembre del 2004, en las páginas 802-813 de su volumen 24, número 4. Adicionalmente se agregan algunas notas (al final del anexo) que son incluidas a lo largo de la presente tesis.

DESCRIPTION AND RELATIONSHIPS OF A NEW ICHTHYODECTIFORM FISH FROM  
THE TLAYÚA FORMATION (EARLY CRETACEOUS: ALBIAN), PUEBLA, MEXICO.

By

Jesús Alvarado Ortega

**ABSTRACT** — A new species is described and proposed as a new genus and family belonging to the Order Ichthyodectiformes. The specimens referred to this taxon were collected in limestones of the Middle Member of the Tlayúa Formation of Albian age, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, central Mexico. This new species shows a unique combination of primitive and derived characters. Its head and body proportions resemble those of other Cretaceous ichthyodectiforms, but its parietals are unfused and the caudal fin has three epurals and five uroneurals; it is also characterized by an unusual high total vertebral count, which comprises 78-80 centra, and areas of crowded teeth in dentary and maxilla.

## INTRODUCTION

The Ichthyodectiformes are a primitive extinct group of teleosts. They appeared in the Middle Jurassic that became a diverse and successful group during almost all the Cretaceous and suffered a major decline at the end of the Mesozoic, although some of them may have survived until the Eocene (Maisey, 1996a). Their fossils have been collected in marine deposits of North America, Europe, Lebanon, Australia, South America, and Africa (Bardack, 1965), except for some species that occur in freshwater strata in these two latter continents (Maisey, 1996b, 2000).

The first ichthyodectiforms known were considered as relatives of the living wolf-herring *Chirocentrus* (Woodward, 1901; Saint-Seine, 1949; Bardack, 1965; Applegate, 1970), until their nature started to be recognized when Cavender (1966) discovered some peculiar features in the North America ichthyodectiforms tail. Finally, Bardack and Sprinkle (1969) established the Order Ichthyodectiformes as an incertae sedis group among teleosts, including only fossil forms.

A great deal of knowledge about the anatomy, diversity, and relationships of the ichthyodectiforms has been accumulated since Bardack and Sprinkle (1969) wrote about them, however at the present time, attempts to understand these fishes have not been completely successful. Scarce or poorly preserved fossil specimens represent several ichthyodectiform, whereas recently some others has been erecting among specimens previously referred to other well-known species (see Lees and Bartholomai, 1987; Schwimmer *et al.*, 1997; Stewart, 1999). The descriptions of the first ichthyodectiforms genera are not always appropriate and in most cases, these original descriptions must be reviewed. In addition, those different ichthyodectiform phylogenetic hypotheses are not fully solved (Taverne, 1986; Maisey, 1991; Stewart, 1999; Taverne and Chanet, 2000).

The Tlayúa quarry is the most important Early Cretaceous fossil fish locality in Mexico, where several ichthyodectiforms have been collected. It was discovered at the end of the 1950s, when members of the Aranguthy family began the extraction of flagstones in the Tlayúa ravine, located near Tepexi de Rodríguez, southern Puebla State, Mexico. The Tlayúa quarry is a 30 to 34 m. thick outcrop of thin laminated yellow-brown micritic limestone beds, which was named the Middle Member of the Tlayúa Formation by Pantoja-Alor (1992). A large array of well preserved fossils recovered from the bedding planes of these limestone strata, which are formed by red-orange hematitic layers, includes: algae, foraminifers, sponges, gorgonians, annelids, gastropods, bivalves,

ammonoids, belemnoids, crustaceans, arachnids, insects, echinoids, asteroids, holoturids, crinoids, ophiuroids, fishes, reptiles, poorly preserved wood, pollen, and plant prints (Applegate 1988, 1992, 1996; Applegate *et al.*, 2000; Martínez-Hernández, and Ramírez-Arriaga, 1996; Reynoso, 1997, 1998, 2000; Reynoso and Callison, 200; Grande and Bemis, 1998; and Feldmann, *et al.*, 1998; among others). Based upon the ammonoid and belemnoid evidence middle to late Albian age has been assigned to the Middle Member of the Tlayúa Formation (Seibertz and Buitrón, 1987; Buitrón and Malpica-Cruz, 1987).

Espinosa-Arrubarrena and Applegate (1996) suggest a paleoecological model of the fossil bearing beds in Tlayúa quarry. They proposed that these strata were deposited in Tlayúa lagoon, a backlagoon with lethal bottom, which was separate from a bio-rich lagoon by a barrier. Some rivers flowed into the Tlayúa lagoon from the continental arid land located at the west; to the east, the bio-rich lagoon was surrounded by a coral reef connected to the Tethys Sea. The Tlayúa biodiversity comprises organisms transported from all these environments to Tlayúa during periods of storms, hurricanes, high tides, and through rivers. According to these authors, anoxic and hypersaline conditions in Tlayúa lagoon, produced by elevated rates of evaporation, prevented life development on the bottom (ichnofossils and benthic organisms are scarce and restricted to few beds (pers. obs.)). Nevertheless, the presence of gut contents in several fishes (González-Rodríguez 1996; Grande and Bemis, 1998), school fishes, regurgitation, and coprolites demonstrates that some fishes could survive in Tlayúa lagoon over the toxic bottom. Recently, Kashiyama and collaborators (2003) suggested that the Middle Member of the Tlayúa Formation was deposited into a marine open basin with restricted circulation; nevertheless, based on an isotopic analysis of Carbon and Oxygen from some of these strata performed by Guerrero-Arenas and collaborators (2002), it is demonstrated that during some times the Tlayúa lagoon contained freshwaters.

Since 1981 paleontologists of the Instituto de Geología at the Universidad Nacional Autónoma de México, led by Shelton Applegate, Luis Espinosa-Arrubarrena and members of the Aranguthy family, constantly collect fossils in Tlayúa quarry. This effort allowed the creation of an exclusive Tlayúa fossil collection temporarily exposed in the Field Museum Pie de Vaca and housed in the Colección de Paleontología of this institution, which to date contains more than 200 ichthyodectiform specimens (Applegate *et al.*, 2000).

Prior to this study, the importance of the Mexican ichthyodectiform record was extremely poor because only few remains of these fishes had been discovered in this country. This record includes the unique specimen known of *Prymnetes longiventer* from an uncertain locality of Chiapas State (Cope, 1871); a questionable spine of *Thrissops* from Jurassic sediments of Tlaxiaco, Oaxaca State (Felix, 1891); and an isolated scale and part of a vertebral column found in Turonian sediments in Xilitla, San Luis Potosí State, which were referred to *Xiphactinus* and *Ichthyodectes* by Maldonado-Koerdell (1949, 1956). Since 1997, several fossil fishes had been found in Vallecillo, Nuevo León State; the ichthyodectiforms of this Turonian age locality are still under investigation (Blanco *et al.*, 2001). Recently, an isolated first pectoral fin ray of an indeterminate ichthyodectiform was collected in Upper Cretaceous marine sediments of Arroyo Las Bocas, north Guerrero State (Garibay-Romero and Alvarado-Ortega, 2002).

In the last review of the Tlayúa fossil fish collection, at least three forms belonging to ichthyodectiform were identified (Alvarado-Ortega, 1998; Applegate *et al.*, 2000). This paper deals with the description and relationships of one of these ichthyodectiforms. The description of other two forms and the determination of their marine or freshwater origin (considering these and other Tlayúa fishes), using isotopic techniques, are under process.

## MATERIALS AND METHODS

**Preparation Methods** - The ichthyodectiform specimens of Tlayúa quarry described in this paper were prepared by using the acid technique of Toombs and Rixon (1959) to eliminate the limestone that covers them. When it is necessary, pin vises or needles were used under a binocular microscope to clean these fossils.

**Institutional Abbreviations** - **AMNH**, American Museum of Natural History, New York; **IGLUNAM**, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México; **IGM**, Instituto Geológico de México, previous name of the IGLUNAM, used as an institutional abbreviation in the fossil and locality catalogs of the Museo de Paleontología of IGLUNAM.

**Anatomical Abbreviations** - The abbreviations used here follow Patterson and Rosen (1977) and Bardack (1965): **ang**, angular; **ao**, antorbital; **art**, articular; **bpp**, basipterygoid process on parasphenoid; **bsc**, basal sclerotic; **cl**, cleithrum; **cor**, coracoid; **csc**, caudal scute; **den**, dentary; **dsp**, dermosphenotic; **ep**, epural; **epi**, epioccipital; **epn**, epineural; **etpa**, ethmopalatine; **faq**, facet for quadrate articulation; **fr**, frontal; **h**, hypural; **hpu**, hemal

arch or spine of preural centra; **hym**, hyomandibula; **ic**, intercalar; **io**, infraorbital; **le**, lateral ethmoid; **mx**, maxilla; **na**, nasal; **npu**, neural arch or spine of preural centra; **op**, opercle; **pa**, parietal; **pal**, palatine; **pcl**, postcleithrum; **ph**, parhypural; **pmx**, premaxilla; **pop**, preopercle; **psp**, parasphenoid; **pto**, pterotic; **pu**, preural centra; **qu**, quadrate; **rar**, retroarticular; **rode**, rostrodermethmoid; **sbo**, suborbital; **sca**, scapula; **scl**, supracleithrum; **sma**, supramaxilla anterior; **smp**, supramaxilla posterior; **sn**, supraneural; **soc**, supraoccipital; **spo**, sphenotic; **stm**, medial supratemporal; **stt**, supratemporal; **suo**, supraorbital; **u**, ural centra; **un**, uroneural.

In this paper the following abbreviations are proposed and used: **ap**, anal pterygiophore; **ar**, anal ray or rays; **cta**, crowding teeth area; **dp**, dorsal pterygiophore; **pvr**, pelvic ray; **vc**, vertebral centra (the number that located ahead of this abbreviation indicates the position of the vertebra in the vertebral column following an anterior-posterior direction).

**Comparative Materials Examined - *Occithrissops willsoni*** Schaeffer and Patterson, 1984: AMNH 10873, impression of an almost complete specimen from Sundance Formation, Stockade Beaver Shale Member, near Hulett, Wyoming, USA.

*Chiromystus alagoensis* Jordan, 1910: AMNH 10015 and AMNH 10016 two complete specimens collected near Riacho Doce, Alagoas, Brazil.

*Cladocyclus gardneri* Agassiz, 1841: AMNH 11877, AMNH 11992, AMNH 19129 and AMNH 19528, complete skeletons from Santana Formation, Caerá, Brazil.

*Cladocyclus* sp.: AMNH 19167, AMNH 3875, AMNH 2982, AMNH, 19166, and AMNH, 12709, incomplete specimens; Santana Formation, Caerá, Brazil.

*Proportheus kameruni* Jaekel, 1909: AMNH 8394, a complete skeleton, and AMNH 6302, a specimen lacking the caudal region, both from San Benito River, Equatorial Guinea.

*Xiphactinus audax* Leidy, 1870: AMNH 1673 and AMNH 19528, skulls from Niobrara Formation, Kansas, USA.

#### SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Division HALECOSTOMI *sensu* Patterson, 1973

Subdivision TELEOSTEI *sensu* Patterson, 1973

Order ICHTHYODECTIFORMES Bardack and Sprinkle, 1969

Suborder ICHTHYODECTOIDEI Romer, 1966

Family UNAMICHTHYIDAE nov.  
*UNAMICHTHYS ESPINOSAI* gen. et sp. nov.

**Diagnosis** - Ichthyodectiform fish with unfused parietals, dental arrangement with areas of overlapping teeth in the mandible and maxilla, 45-46 abdominal and 32-34 caudal vertebrae, three epurals, five uroneurals, and abundant circuli over the exterior surface of the scales.

**Holotype** - IGM 8373 (Figs. 1A, 2, 6, 7, and 8), complete skeleton preserved in part and counterpart, collected in a section of the Tlayúa quarry formally cataloged as IGM-locality 2432.

**Referred specimens** - IGM 8374 (Figs. 1B and 3), almost complete skeleton, pectoral fin and part of the girdle are missing, from the section of the Tlayúa quarry cataloged as IGM-locality 2774. IGM 8375 (Figs. 4, 5), head and the pectoral girdle, from the section IGM-locality 2432, Tlayúa quarry. IGM 8376, a complete skeleton in part and counterpart, from the section of the Tlayúa quarry cataloged as IGM- locality 2432.

**Etymology** - The generic name is derived from "UNAM" (Universidad Nacional Autónoma de México) and the Greek "ichthys" (fish); it is dedicated to my *alma mater*. The species epithet is named in honor of my teacher and friend Luis Espinosa-Arrubarrena, an enthusiastic scientist who works the Tlayúa quarry projects since 1981.

**Occurrence** - Middle Member of the Tlayúa Formation (Pantoja-Alor, 1992). Early Cretaceous, Middle or Late Albian age (Seibertz and Buitrón, 1987; Cantú-Chapa, 1987).

**Description**

**General features and proportions** - The body is long and uniformly deep (Fig. 1). The standard length (SL), measured from the anterior border of the nasal area to the caudal peduncle (at the end of the first preural vertebra), is 410 mm in IGM 8373, 185 mm in IGM 8374, and 420 mm in IGM 8376. Laterally, the head (without the opercle) is triangular, slightly deeper than long (around 1.1 times) (Fig. 2). The paired fins are on the ventral border of the body. Measured from the anterior end, the small pelvic fins are positioned at 0.5 of SL., the short dorsal fin is close to 0.8 of SL, and the long anal fin rise at 0.65 of the SL. The pectoral-pelvic fin distance is 1.65 times the pelvic-anal fin distance. The caudal fin is deeply forked and its lower lobe is lightly longer than its upper lobe.

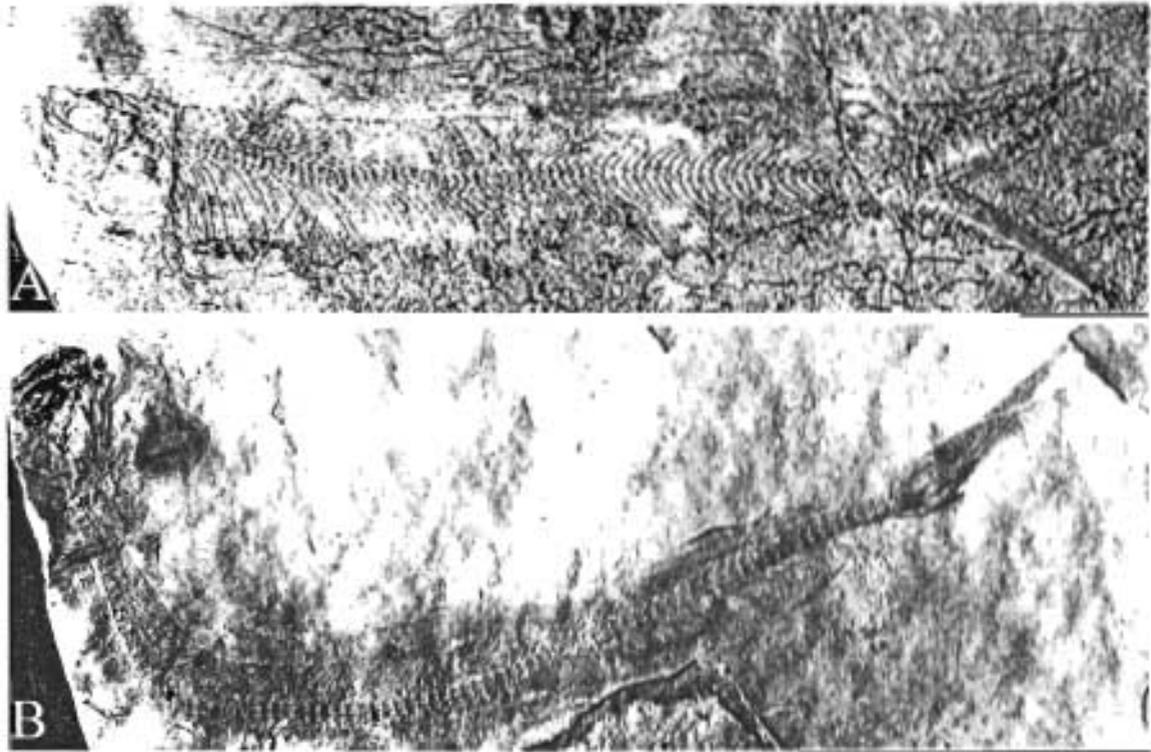


FIGURE 1.- *Unamichthys espinosai* gen. and sp. nov., from the Albian Limestone of the Tlayúa Formation, Tepexi de Rodríguez, Puebla State, Mexico. A) Holotype, IGM 8373, complete skeleton. B) Designated paratype, IGM 8374, almost complete skeleton missing the pectoral fin. Scale bars equal to 50 mm.

**Skull and brain case-** The ethmoid area of *Unamichthys espinosai* (Figs. 2-4) resembles the one described for *Cladocycclus* (Patterson and Rosen, 1977). The rostrodermethmoid has a rounded projection in its anterior tip and two lateroanterior semicircular wings articulating with the ethmopalatine bones laterally, and the join with the frontals shows a zigzag suture. The ethmopalatine is a well-ossified bone with membranous outgrowths separating and suturing with rostrodermethmoid and lateral ethmoid; this bone has a ventral concave articulation jointing the palatine head and form part of another articulation for the anterior articular process in the maxilla, which is mainly formed by the vomer. The nasal is a long single bone with a few sensory openings.



FIGURE 2.- *Unamichthys espinosai* gen. and sp. nov., head in lateral view from the holotype, IGM 8373.

The frontals (Figs. 3 and 4) are large smooth bones slightly expanded laterally above the orbit and extended from the ethmoid area toward its posterior edge; they join each other along their thin internal borders, except for their anterior ends, which are separate. At the back, these bones meet the parietals, pterotics, and sphenotics. The openings of the sensory canal on the frontals lie close to their anterior and posterior borders.

The skull roof bones (parietals, epioccipitals and supraoccipital) of *Unamichthys espinosai* (Fig. 3) are similar in shape and position to those described in other Cretaceous Ichthyodectiforms and *Thrissops* (a Jurassic genus). These fishes have the anterior end of parietals above the posterior part of the orbit; their large epioccipitals and supraoccipital bones form crests and are located in the postorbital area of the skull roof. In contrast *Occithrissops* and *Allothrissops*, the other two Jurassic ichthyodectiforms known, have the parietals located far from the orbit, and small and short supraoccipital and epioccipital bones that do not form crests and located near to the posterior border of the skull (Schaeffer and Patterson, 1984, figs. 24 - 25).

In *Unamichthys espinosai* the parietals are unfused (Figs. 3 and 4). They are smooth bones located over the posterior edge of the orbit, meeting the supraoccipital along the middle line of the skull roof. The parietals join the epioccipitals near the middle point of the supraoccipital. The supraoccipital crest is high, triangular, and formed only by the supraoccipital bone; its posterior border is unknown because it is covered or broken in the holotype and all the referred specimens to *Unamichthys espinosai*. Each of the long epioccipitals bones forms a massive and rounded lateral crest on either side of the supraoccipital.

In lateral view, the intercalar is a complex bone located at the back of the skull that participates in the hyomandibular fossa. The pterotic is a large bone with a long groove forming the dilator fossa, which encloses its suture with the sphenotic (Fig. 4).

VER NOTA 1

The parasphenoid is a large, straight, and apparently toothless rod, which bears a triangular basipterygoid projected anteroventrally (Fig. 3).

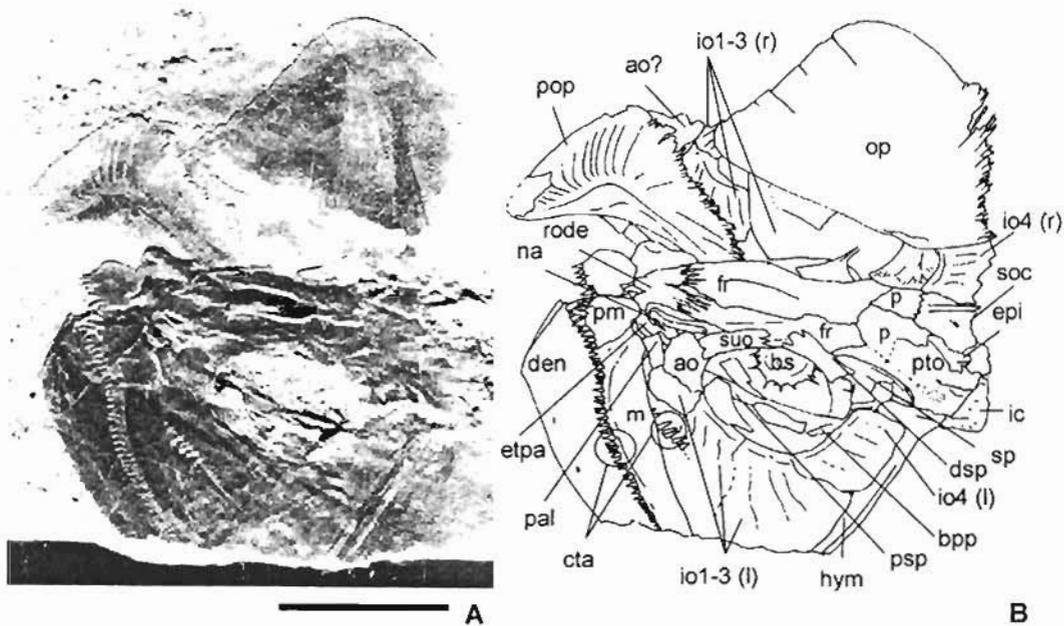


FIGURE 3.- *Unamichthys espinosai* gen. and sp. nov., head showing the skull roof bones. A) Closeup of specimen IGM 8374. B) Drawing of A. Scale bar equals to 15 mm.



**Circumorbital bones-** The circumorbitals form a complete ring of thin and delicate bones around the orbit. The orbital ring is ovoid-shape, longer than high (Fig. 3). All the circumorbital bones have entire borders. The orbital cavity is occupied by two semicircular sclerotics enclose the basal sclerotic bone, which has serrated margin.

The antorbital is rectangular, higher than long, and covers the lateral surface of the posterior ethmoid area. Infraorbital one (the smallest) and two, are larger than high, and cover the lateral surface of the palatine and reach the supramaxillaries (Fig. 3). The other two infraorbitals and the suborbital are deeper than long (Fig. 4). Infraorbital three (the largest) covers all the posterior ventral area of the cheek reaching the preopercle. Infraorbital four and suborbital cover the lateral postorbital area of the skull. The supraorbital and dermosphenotic are elongated bones located over the upper edge of the orbit, closing the circumorbital ring (Fig. 3).

The first right circumorbital bones are disarticulated in IGM 8374 showing their sensory canal branches (Fig. 3). There are two or three on the external surface of infraorbital one and five in infraorbital two. In IGM 8375, probably there are six and five of these sensory branches on the third and fourth infraorbitales respectively.

**Upper and Lower Jaws** - In *Unamichthys espinosai* the lower jaw has a rectangular shape (Fig. 3), the dentary symphysis is deep, the ventral border is convex, and the coronoid process is round and slightly deeper than the symphysis. The teeth are conical and slightly curve backward. The anterior teeth vary in size (Fig. 2), the largest form anterior fangs, and the posterior teeth are smaller and uniform in size. Some alveoli have more than one tooth implanted, forming areas of overlapping teeth in the mandible and maxilla. These do not form an additional tooth row.

In IGM 8375, the articulation of the lower jaw is exposed (Fig. 5). The angular and articular participate in the articulation with the quadrate. The retroarticular is confined to the ventral border of the jaw and is excluded of this articulation.

The premaxilla is as deep as long (Figs. 2- 4). It has rounded borders and a small anterior projection; its alveolar border is straight and has 8-9 small conical teeth that increase in size in an anterior to posterior direction.

The maxilla is long, uniformly deep, and its posterior tip is slightly curved upward. It shows two anterodorsal pronounced processes; the anterior process joints the ethmopalatine-vomer articular cavity and the posterior one meets the ventral surface of the palatine head. The maxilla is firmly articulated to the premaxilla along its posterior border.

The teeth are uniform in size and slightly curved anteriorly; their arrangement, as it occurs in the mandibular dentition, involves some areas of overlapping teeth. There are two supramaxillaries with entire borders and the anterior supramaxilla is slightly smaller than the posterior (Fig. 3 - 5).

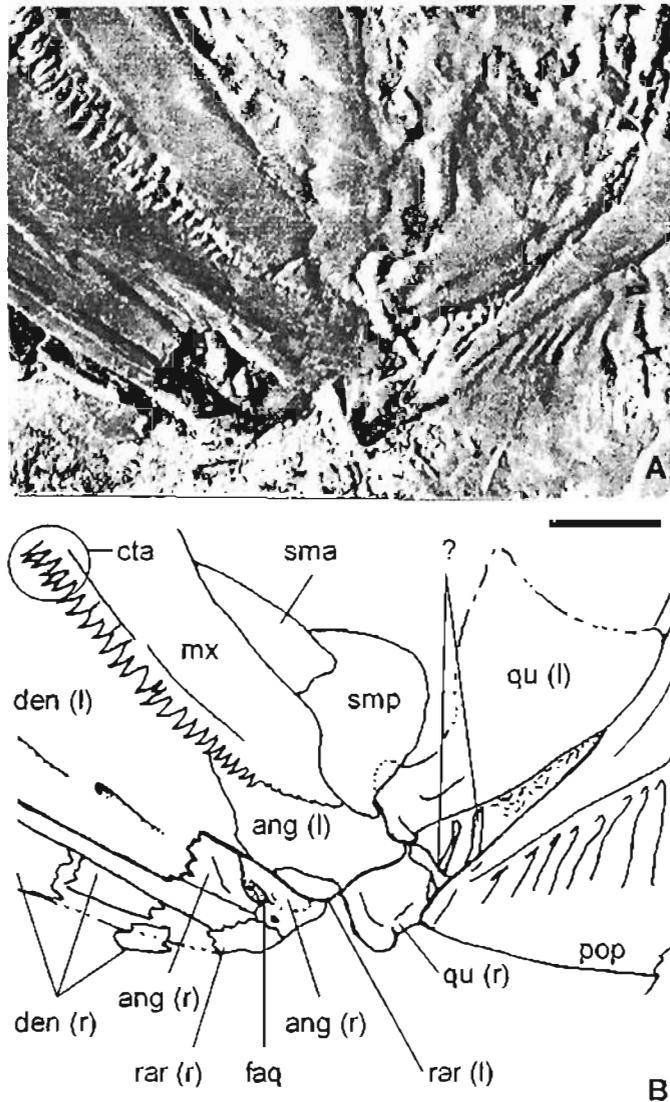


FIGURE 5.- *Unamichthys espinosai* gen. and sp. nov., bones of the lower jaw articulation area showing the participation of the angular and articular and the exclusion of the retroarticular in the facet for quadrate. A) Designated paratype, IGM 8375. B) Drawing of A. Scale bar equals to 10 mm.

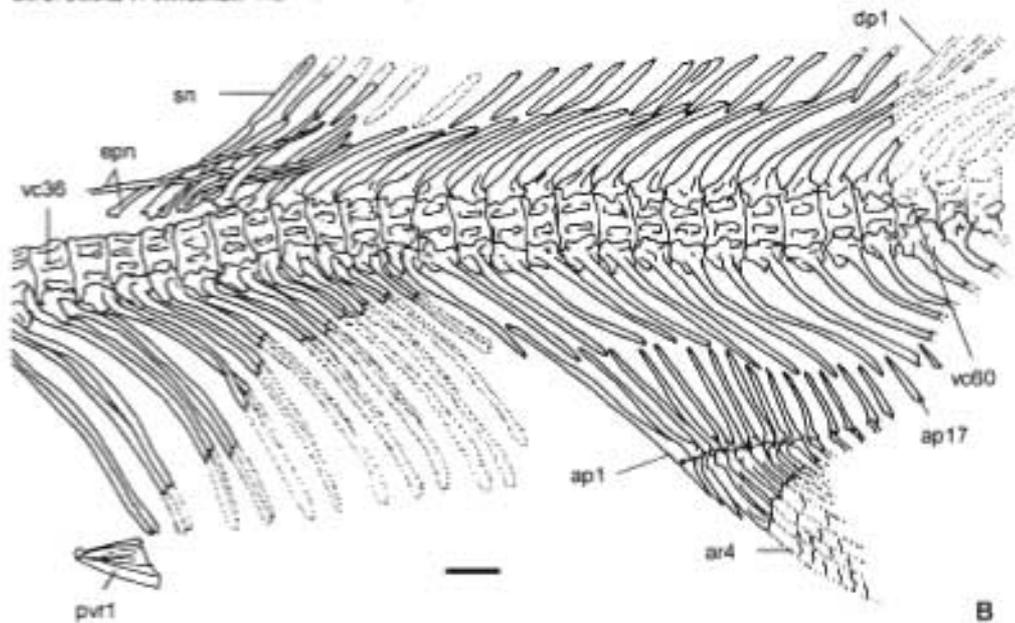
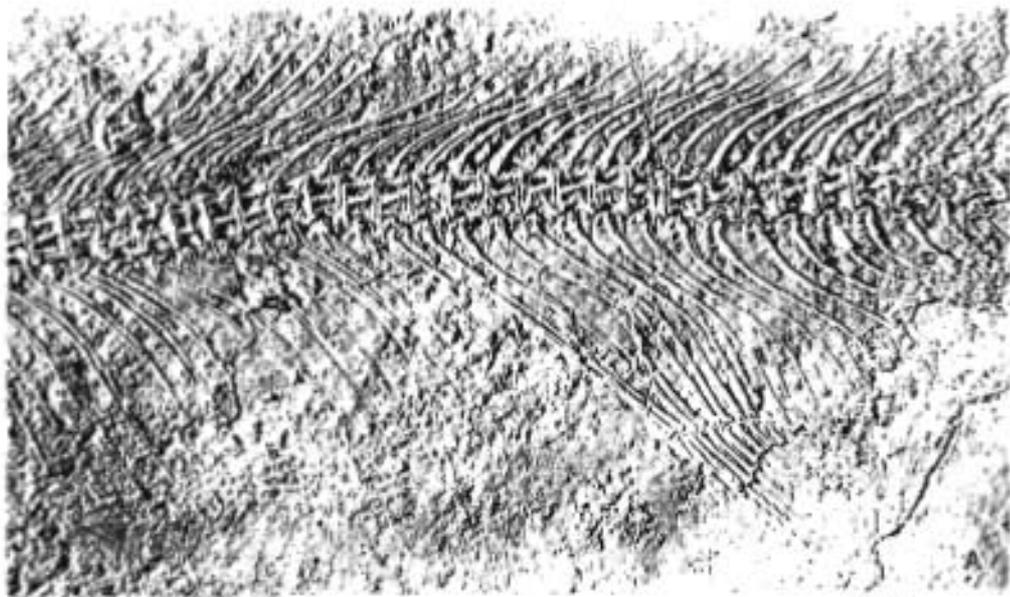


FIGURE 6.- *Unamichthys espinosai* gen. and sp. nov., abdominal skeleton section showing the position of the pelvic, anal, and dorsal fins. A) Holotype, IGM 8373. B) Drawing of A. Scale bar equals to 10 mm. In IGM 8375 the lateral postorbital area of the skull is covered by the infraorbital four and suborbital (Fig 4), whereas in IGM 8374 the presence of suborbital is not clear and this area is covered only by infraorbital four (Fig. 5), as occurs in IGM 8373.

**Opercular series** - The opercle is kidney-shaped, higher than long; its borders are entire, except for the fringed posterodorsal margin (Fig. 3). The preopercle is L- shape, its vertical limb is equal in height to that of the opercle and is almost twice the length of the horizontal limb. The preopercle borders are entire, except by the fringed and indented posterior border. The preopercular sensory canal has 12 grooves on the external surface of the horizontal limb and five in the vertical limb (Fig. 4).

#### VER NOTA 2

**Hyopalatine series** - In *Unamichthys espinosai* a large part of the hyopalatine bones are obscured by infraorbitales. The stout and rectangular articular head of the hyomandibula has a longitudinal axis projected anteroventrally, forming an acute angle with the orbital section of the parasphenoid; the posterior border of the hyomandubula has a groove joint for the preopercle. The head of the palatine forms a malleolus, longer than deep. The quadrate is triangular in shape with a slightly concave dorsal border; its articular condyle is directed forward and located below the middle of the orbit (Fig. 4).

The number and arrangement of the branchiostegals in *Unamichthys* are unclear. In IGM 8373, there are six-eight thread-like impressions of anterior branchiostegal rays and perhaps the last three are spathiform.

**Pectoral fin and girdle** - The pectoral girdle and fin of *Unamichthys espinosai* (Fig. 4) resemble those described in other ichthyodectiforms (see Patterson and Rosen, 1977). In lateral view, the cleithrum has a boomerang shape; its vertical and horizontal limbs show the same length. The coracoid is a semicircular plate jointed with the horizontal limb of the cleithrum. The scapula meets the posterior angle formed by both limbs of the cleithrum and the upper posterior part of the coracoid. There are two ovate postcleithra behind the vertical limb of cleithrum. Large supracleithrum and supratemporal bones meet the girdle to the skull.

IGM 8375 shows both coracoids; the left coracoid is resting on the right one, suggesting that they may meet midventrally each other, as they are in the other ichthyodectiformes (Bardack, 1965; Patterson and Rosen, 1977). This specimen also shows two short and massive proximal pectoral radials, but probably there are more. In IGM 8376, 10 rays can be observed; the anterior four or five rays are broad and flat, with a saber-shape, and the rest are short and narrow; the first ray is the largest and shows longitudinal branches near to the tip.

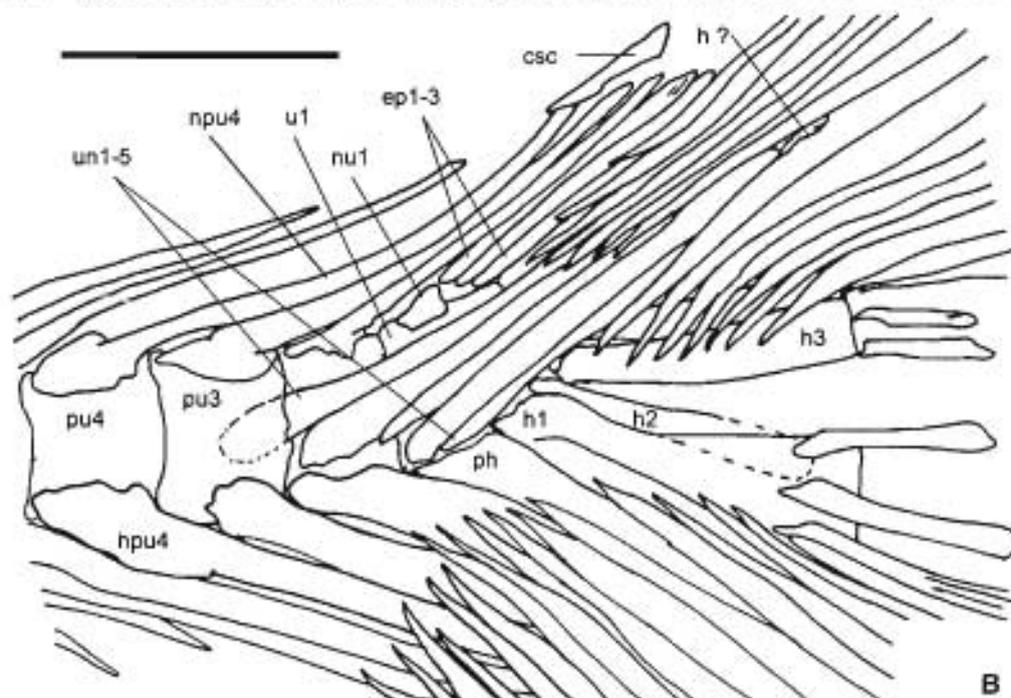


FIGURE 7.- *Unamichthys espinosal* gen. and sp. nov., caudal fin. A) Closeup of the caudal fin from the Holotype, IGM 8373. B) Drawing of A. Scale bar equals to 10 mm.

**Pelvic fin and girdle** - The pelvic girdle is small and slender; scales obscure the details of its internal support and also the pelvic rays count is unknown in all the fossils referred to *Unamichthys*.

In IGM 8373 the first pelvic fin ray is saber-shaped and the pelvic girdle is located in the middle of the body, just below centra 35-36 vertebrae (Fig. 6); a similar pelvic fin position is also present in IGM 8373. Whereas, the pelvic girdle is below centra 40-41 in IGM 8374 (Fig. 1B); nevertheless in this specimen the ribs are not articulated to the centra, suggesting that probably this girdle suffered a postmortem carried back from its original position.

**Anal fin** -The anal fin has a long base, which is located at the back in the body. The anterior rays are behind 50-51 vertebral centra (Fig. 6). The first three unbranched and unsegmented anal rays are followed by at least 29 branched and segmented rays. The first seven anal rays form the anterior acuminate lobe of this fin; the fourth being the longest is equal to about six caudal centra. The anterior pterygiophore is the most prominent and is located between the hemal spines on 45-46 vertebrae. At least 30 pterygiophores form the internal support of the anal fin.

**Dorsal fin** - There is a single short dorsal fin opposed to anal fin. This is located above the centra 59-61 (Fig. 6). Its first pterygiophore is located between the neural spines of the 55-56 vertebrae. There are about 15 dorsal fin rays and a comparable number of pterygiophores forming its internal support. The first three rays are unbranched and unsegmented. The anterior acuminate lobe in the dorsal fin includes first four rays; the fourth is the longest.

**Caudal fin** - In *Unamichthys espinosai* the caudal fin is deeply forked (Fig. 7). The osseous details of the tail in this species resemble those of other ichthyodectiforms, but it has some peculiar features. Four neural and five hemal preural spines take part in its support. There are five uroneurals; the anterior tips of the first three of them cover the lateral surface of the preural centra 1-3. There is a short neural spine on preural 1 and ural 1. Three long and robust epurals are present. An exact count of hypurals is not possible, but the first four, and perhaps the last, are known. The articulation surfaces of the ural one and the first two hypurals are not exposed in the specimens studied. The urodermals are lacking.

**Vertebral column** - The total number of vertebrae is 78 to 80. There are 45-46 abdominal and 32-34 caudal vertebral centra. The centra are slightly longer than deep;

they are well ossified and show two shallow perforations on each side. All the hemal and neural arches are autogenous. The long and stout ribs enclose the abdominal cavity. The supraneurals are present in the predorsal-fin area. There are long epineurals in all the abdominal centra (Fig. 6) and some of them articulate with the posterior part of the skull.

**Scales** - The scales of *Unamichthys espinosai* resemble those found in *Thrissops* (Bardack, 1965). They are ovoid, deeper than long. Their external surfaces show concentric circulli (Fig. 8) and fine pitting in the center. The lateral line extends along the body over the vertebral column.

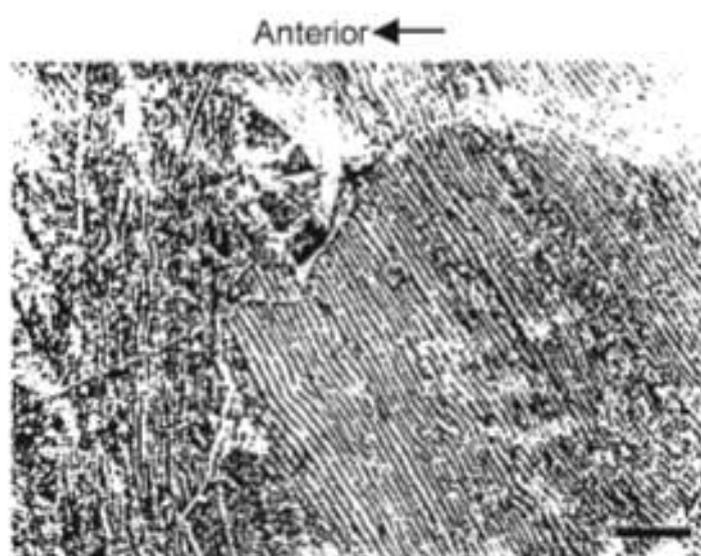


FIGURE 8.- *Unamichthys espinosai* gen. and sp. nov., SEM photograph showing of the scales external surface from IGM 8374 (the sample was obtained from the stomach area). Scale bar equals to 0.1mm.

#### Discussion

*Unamichthys espinosai* is proposed as a new member of the Order Ichthyodectiformes because it shows the synapomorphies that support this group, as they were recognized by Patterson and Rosen (1977: 162): 1) the ethmopalatine, paired bone in the nasal capsule floor, articulating with the palatine; and 2) the uroneurals covering the lateral surfaces of the first preural centra.

The Jurassic and basal ichthyodectiform genera, *Occithrissops*, *Allothrissops*, and *Thrissops* show two remarkable primitive characters: the parietals unfused and a triangular

lower jaw (it involves a small dentary symphysis and a deep coronoid process, so its alveolar border is inclined posteroanteriorly, which additionally is concave and have small teeth). In contrast and prior to this work, the Cretaceous ichthyodectiforms share fused parietals and a rectangular lower jaw (the depth of its dentary symphysis is slightly lower than the coronoid process, the alveolar border is parallel to the ventral border of the mandibular, the alveolar border is about straight, and in several forms the teeth show variable sizes). *Unamichthys* shows a unique combination of these characters; this new form share the unfused parietals, previously known only in Jurassic species, and the rectangular lower jaw distinctive of the Cretaceous forms (Figs. 3 and 4).

The teeth arrangement in *Unamichthys espinosai* resembles that of *Cladocycclus*, *Cooyoo*, and *Chiromystus* (see Silva-Santos, 1949, 1950; Patterson and Rosen, 1977; Lees and Bartholomai, 1987). These Cretaceous ichthyodectiforms have irregular dentary teeth; some anterior teeth form fangs, whereas the posterior teeth are uniformly small; the teeth of *Unamichthys* resemble this arrangement, although it is remarkable in this new species the anterior fang teeth are so close each other that they form areas of crowding teeth on dentary and maxilla, which do not form an additional teeth row (Figs. 3 and 4). Additionally, in *Unamichthys* all the visible alveoli are occupied and some of them bear more than one tooth; this unique character probably is linked to a long time teeth retention during the dental replacement; this feature of *Unamichthys* was noted in other ichthyodectiforms by Stewart (1999). This author found an approximately alternating alveoli occupation in *Occithrissops*, *Thrissops*, *Cladocycclus*, *Prosaurodon*, *Ichthyodectes*, *Gillicus*, and *Xiphactinus* (it was defined as a primitive character); whereas the mostly alveoli occupation was noted in *Saurodon* and *Saurocephalus* (and here described in *Unamichthys*), which was recognized as a derived character.

The caudal fin of *Unamichthys espinosai* also has a distinctive combination of characters; it shows five uroneurals, three epurals and the absence of urodermals (Fig. 7). The Jurassic ichthyodectiforms, show six uroneurals, three epurals (Taverne, 1986; Schaeffer and Patterson, 1984), and perhaps all of them have urodermals. In the other ichthyodectiforms, where the tail is known, the urodermals are absent (Taverne and Chanet, 2000), *Cladocycclus* has six uroneurals and one epural, *Ichthyodectes*, *Gillicus*, *Xiphactinus* and *Saurodon* show five uroneurals and one epural (Bardack, 1965; Bardack and Sprinkle, 1969); and *Eubiodectes* has five uroneurals and two epurals (Patterson and Rosen, 1977).

The total vertebra number of the ichthyodectiforms has been used as a generic diagnostic character (see Bardack, 1965; Lees and Bartholomai, 1987; and Maisey, 1991). In this order, the widespread total vertebra number is 58-65 and is shared by *Occithrissops*, *Allothrissops*, *Thrissops*, *Cladocyclus*, *Chirocentrites*, *Proportheus*, *Eubiodes*, and probably *Cooyoo* (see Bardack, 1965; Maisey, 1991; Less and Bartholomai, 1987; among others); *Chiromystus* shows 40-50 total vertebrae that constitute the lowest number; higher amounts are found in other genera, 70 in *Gillicus*, 68-72 in *Ichthyodectes*, 75 in *Prymnetes*, 85-86 in *Xiphactinus*, and about 100 in *Saurodon*. In this context, *Unamichthys* shows a unique total vertebrae number; its 78-80 vertebrae represent a middling condition between *Xiphactinus* and *Prymnetes*.

The unique combination of characters found in *Unamichthys espinosai* discussed above, supports the creation of a new genus and species designation for this Mexican Cretaceous ichthyodectiform fish.

#### RELATIONSHIPS OF *UNAMICHTHYS ESPINOSAI*

The phylogenetic relationships of the ichthyodectiforms and their taxonomic arrangement were previously dealt by Patterson and Rosen (1977), Schaeffer and Patterson (1984), Taverne (1986), Maisey (1991), Stewart (1999), Taverne and Chanet (2000), and partially reviewed by Alvarado-Ortega (1998). The relationships of *Unamichthys* herein suggested are supported on the following analysis of these previous works. Appendix includes all the synapomorphies integrated and discussed in this section (these characters are numerated and enclosed into parenthesis).

Patterson and Rosen (1977) provided a general view of the relationships of the ichthyodectiformes, recognizing two suborders; Allothrissopoidei (containing *Allothrissops* as the most primitive ichthyodectiform) and Ichthyodectoidei (firstly suggested by Romer (1966), includes the rest of ichthyodectiform genera grouped in two families: Ichthyodectidae (*Thrissops*, *Ichthyodectes*, *Xiphactinus*, *Gillicus*, *Cladocyclus*, *Eubiodes*, *Proportheus*, *Chirocentrites* and *Sphatodactylus*), and Saurodontidae (*Saurodon* and *Saurocephalus*)).

Schaeffer and Patterson (1984) described *Occithrissops* and located it as an incertae sedis ichthyodectiform. Maisey (1991) regarded that it is the most primitive ichthyodectiform known; Stewart (1999) was unwilling to resolve its relationships; and

Taverne and Chanet (2000:32) vaguely suggested the creation of its own family. In this work, *Occithrissops* is located in its own suborder in the general relationship scheme including the major ichthyodectiform groups (Fig. 9A); here, *Occithrissops* differs from *Allothrissopoidei* and *Ichthyodectoidei* by the ossification grade of the ethmopalatine, although some other characters were analyzed by Schaeffer and Patterson (1984).

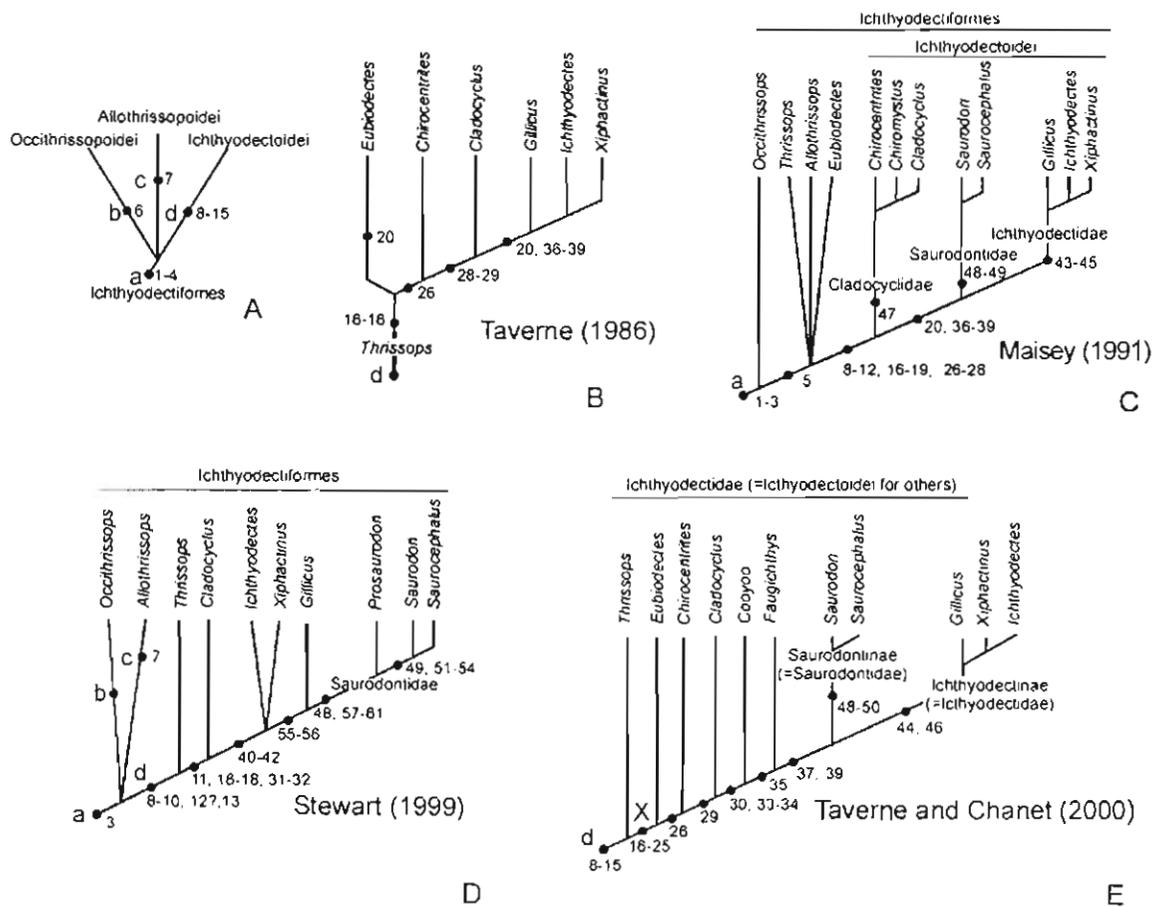


FIGURE 9.- Phylogenetic hypotheses and taxonomic arrangement of the Order Ichthyodectiformes. A) Relationships of the major ichthyodectiform groups. B) Ichthyodectidae relationships according to Taverne (1986). C) Hypothesis of Maisey (1991). D) Hypothesis of Stewart (1999). E) Hypothesis of Taverne and Chanet (2000). See Appendix and text for character descriptions.

Taverne (1986) reviewed the relationships of Ichthyodectidae *sensu* Patterson and Rosen (1977) (Fig. 9B); he regarded *Allothrissops* as a non-ichthyodectiform teleost and roughly indicated the relationship between Ichthyodectidae and Saurodontidae.

Base on a monographic review of *Cladocyclus*, Maisey (1991) indicated that *Occithrissops* is the basal ichthyodectiform group, followed for a monophyletic (unnamed) group containing an unresolved basal polytomy (formed by *Allothrissops*, *Eubiodectes*, and *Thrissops*) and his suborder Ichthyodectoidei, which involves three families, Caldocyclidae, Saurodontidae, and Ichthyodectidae (Fig. 9C).

Stewart (1999) included new characters in his own phylogenetic research (Fig. 9D); although this study involves few genera, it reveals a new ichthyodectiform relationship scheme. According to this author, *Occithrissops* and *Allothrissops* form an unresolved basal group, *Thrissops*, and *Cladocyclus* are respectively located in the next branches, *Ichthyodectes* and *Xiphactinus* form a polytomy followed by *Gillicus*, and Saurodontidae (including *Prosaurodon*, *Saurodon*, and *Saurocephalus*) as the most derived group.

Finally, Taverne and Chanet (2000) described *Faugichthys* and suggested some changes in the taxonomic ranks of multigeneric groups (Fig. 9E), which is avoided in this paper. In this arrangement, *Thrissops* is the basal form, *Eubiodectes*, *Chirocentrites*, *Cladocyclus*, *Cooyoo*, and *Faugichthys* are located in the respective subsequent branches, followed by the tribes Saurodontinae (including *Saurodon*, *Saurocephalus*) and Ichthyodectinae (involving *Ichthyodectes*, *Gillicus*, and *Xiphactinus*).

Figure 9 show the synapomorphies of the clades included into the Order Ichthyodectiformes proposed by different authors. *Unamichthys espinosai* shares the characters 1-5, 8-17, 20-22, 24-25, 27-29, 34, and 38-39; it lacks characters 18, 26, 30, 33, 36, 40, 42-46, 48-53, 55-58, and 60-61 (in this new species the primitive state of these characters are present); and characters 19, 31-32, 37, 41, 47, 49, and 54 still are unknown.

According to Patterson and Rosen (1977), Maisey (1991), and Stewart (1999), the synapomorphies 1-4 define the Order Ichthyodectiformes (Fig. 9 and Appendix); the inclusion of *Unamichthys* as a new member of this order is justified because it shares all these characters. The presence of areas of crowded teeth in *Unamichthys* represents an apomorphic condition that is agreed with the occurrence of a single teeth row in the jaws (1) found in other ichthyodectiforms (see discussion section). The presence of the ethmopalatine (4) is a well-known ichthyodectiform synapomorphy; although Schaeffer and

Patterson (1984) noted the lack of an ossified ethmopalatine in *Occithrissops*, in the specimen AMNH 10873 the arrangement of the ethmoid bones is similar to that found in the ichthyodectoids, suggesting that in this genus the ethmopalatine had was a cartilaginous structure (6), which is different to the partially ossified ethmopalatine with cartilaginous joint (7) and the completely ossified ethmopalatine with membranous outgrowing sutures (8), respectively found in Allothrissopoidei (*Allothrissops*) and Ichthyodectoidei (Fig. 9A). It is remarkable that *Unamichthys espinosai* has a well-ossified ethmopalatine with membranous outgrowing sutures; this fact shows that this new species belongs to the Suborder Ichthyodectoidei (Fig. 10).

In *Unamichthys espinosai* the uroneurals cover the lateral surface of the preural centra (5) as occur in almost all the ichthyodectiforms as Bardack and Sprinkle (1969) noted, considering to this as a diagnostic ichthyodectiform character. Nevertheless, the same uroneurals arrangement is present in crossognathids, a well-known clupeocephalid family (Taverne, 1989). It is remarkable that in *Occithrissops* and *Thrissops curtus* (Schaeffer and Patterson, 1984), the uroneurals arrangement is a widespread condition among primitive teleosts; their uroneurals are located above of preural centra. Based on these facts, this character (5) is not an ichthyodectiform synapomorphy as Patterson and Rosen (1977) suggested; and this sense, the position of uroneurals is plesiomorphic in *Occithrissops* and homoplastic regressive condition in *Thrissops curtus*.

The inclusion of *Unamichthys espinosai*, as member of the suborder Ichthyodectoidei *sensu* Patterson and Rosen (1977) is supported by the presence of characters 8-15 (character 8 is discussed above) in this species (Fig. 10).

Taverne and Chanet (2000) demonstrated that *Thrissops* is member of the Suborder Ichthyodectoidei and the sister group of all the Cretaceous ichthyodectiforms (fig. 9D), including *Unamichthys espinosai* (Fig. 10). This Jurassic genus shows the ichthyodectoid synapomorphies (8- 5) but its lacks the other characters numbered with higher numbers (16-63), shared by *Unamichthys* and the other Ichthyodectoidei genera (Figs. 9D and 10).

Figure 10 shows the phylogenetic position of *Unamichthys espinosai* proposed in this paper. This is supported in the fact that *Unamichthys* shows only part of the characters (16-17, 20- 22, and 24-25 (Fig. 10)) that form part of the node X in the Figure 9D (16-25); at the same time *Unamichthys* shows the primitive state of the characters 18 and 23 also included in this node X (character 19 remains unknown in *Unamichthys*). Additionally, this new species shows the synapomorphies 27-28 and 39, previously included in nodes of

more derived Ichthyodectoidei taxa (Fig. 9), showing a distinct distribution of this characters into this suborder.

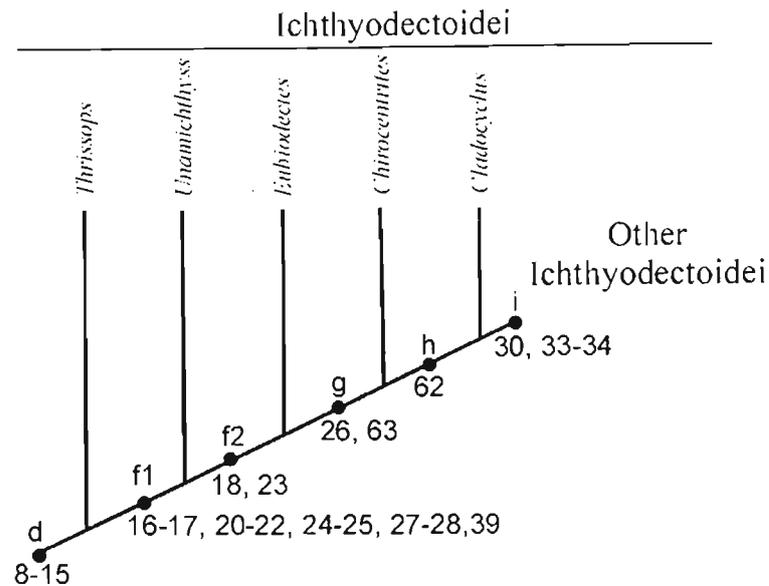


FIGURE 10.- *Unamichthys espinosai* gen. and sp. nov., phylogenetic relationships into the Suborder Ichthyodectoidei; the character numbers and nodes are the same than in Figure 9. See Appendix and text for character descriptions.

Surprisingly, *Unamichthys* show unfused parietals (primitive state in relation to the fused parietal condition (18)); its tail has three epurals (primitive state in relation to the occurrence of two epurals (23) found in *Eubiodectes* and a single epural (26) of the most derived ichthyodectoids). *Occithrissops*, *Allothrissops*, and *Thrissops* share this both *Unamichthys* plesiomorphic characters. Base on this context, here the phylogenetic position of *Unamichthys* is located between *Thrissops* and *Eubiodectes*, at the base of a monophyletic group including all the Ichthyodectoidei genera but *Thrissops* (Fig. 10).

Another odd character found in *Unamichthys* is the presence of the composition of the lower jaw articulation by the angular and articular (27). This find reveals that the angular was incorporated in this articulation during an earlier evolutionary step respecting to previous ideas (compare Fig. 10 and Fig. 9C). This same discovery shows that the

retroarticular was already excluded of this articulation (39) in an earlier than evolutionary step (see character 39 in Fig. 10 and Fig. 9B, C and D). The composition of the lower is unknown in *Occithrissops*, *Thrissops*, *Eubiodectes*, *Chiromystus*, *Chirocentrites*, *Cooyoo*, *Prymnetes*, *Faugichthys*, *Saurocephalus*, and *Proportheus* (a *Cladocyclus* synonymy according to Patterson and Rosen (1977) and others), and their lower jaw composition was supposed in previous works. In this work character 39 is located in node X1 as a derived shared character (fig. 10). Nelson (1973), Patterson and Rosen (1977), Maisey (1991), and Stewart (1999) reviewed the composition of the lower jaw articulation in ichthyodectiforms. They found that the mandibular facet for quadrate is formed by the articular and retroarticular in *Allothrissops*, which is considered as a plesiomorphic condition also present in "leptolepids" (Maisey, 1991), probably also present in *Occithrissops*. In this sense the participation of articular, retroarticular, and angular in the lower jaw articulation of *Cladocyclus* probably represents apomorphic character acquired after the angular was included and the retroarticular was excluded of the mandibular facet for quadrate as occur in *Unamichthys* and other ichthyodectoids, where lower jaw is known.

According to Taverne and Chanet (2000) a preopercle with an indented posterior margin (28), described in *Cladocyclus* and other derived ichthyodectiform genera (Fig. 9B and C), was originated from a preopercle with an almost straight posterior border found in *Thrissops* (Taverne, 1977, figs. 5-8). The presence of this indented condition in the preopercle of *Unamichthys* (Fig. 10) shows that this new genus and other ichthyodectoids are a monophyletic group, except by *Chirocentrites*, whose preopercle is highly modified with a short vertical limb and large horizontal limb (Taverne, 1986, fig. 2), and it remains unknown in *Eubiodectes*.

Unfortunately, the synapomorphies that support more derived clades (18, 26, 30, 33, 36, 40, 42-46, 48-53, 55-58, and 60-61, Figs. 9 and 10) are lacking in *Unamichthys espinosai*; consequently this new ichthyodectiform is a primitive form in relation to *Eubiodectes*, *Chirocentrites*, *Cladocyclus*; The inclusion of *Unamichthys* in this order do not give more data to resolve contradictions of the relationships of the more derived Ichthyodectoidei taxa (Fig. 9B-D). Herein only few commentaries on some of such characters are given.

Maisey (1991) erected the Family Cladocyclidae suggesting that the high supraoccipital crest is overhanging the occiput (47) in *Cladocyclus*, *Chiromystus*, and *Chirocentrites*; nevertheless, the review of this character in all the ichthyodectiform genera shows artificial

nature of this family. *Thrissops* has a high supraoccipital crest overhanging the occiput (Nybelin, 1964, tafel. II, fig. 2; Taverne, 1977, figs. 5-8), as Alvarado-Ortega (1998) and Stewart (1999) noted; a similar condition is present in AMNH 19528, a skull of *Xiphactinus* with a well preserved supraoccipital crest; and in the other genera the real posterior extension of the supraoccipital crest is not clear because the posterior end of this crest is flimsy and usually it is not well preserved or covered with plates of the pectoral girdle in almost all the ichthyodectiform fossils, as occur in all the specimens here referred to *Unamichthys*.

Taverne and Chanet (2000), following Taverne (1986), argued that *Cladocyclus* and other ichthyodectoids share a large opercle, which is as deep as the preopercle (character 29, Fig. 9, node h). Nevertheless specimens of *Cladocyclus* (AMNH 2982, AMNH 3875, AMNH 11927, and AMNH 11992) with a well preserved opercle show a similar size of this bone respect to those illustrated in *Occithrissops* (Schaeffer and Patterson, 1984, fig. 23), *Thrissops* (Taverne, 1977, figs. 5-8), and here found in *Unamichthys*. A major study of this character is needed before it could be included in the studies of the relationships of these fishes.

Other two characters that support the phylogenetic position of *Unamichthys* and other ichthyodectoids are related with the variation of the pelvic fin position and the presence of different external ornamentations in the scales of the ichthyodectiformes, both discussed below (characters 62 and 63, Fig. 10).

A primitive teleosts character is the presence of numerous concentric circulli in the external surface of the scales or cycloid scales (Schultze, 1996). Bardack (1965) recognized this primitive pattern in *Allothrissops*, *Thrissops*, *Proportheus* (proposed as synonymous of *Cladocyclus* by Patterson and Rosen (1977)), and supposedly in *Chirocentrites*; he also found scales without external concentric circulli and having anterior radii and posterior fine pitting (punctae for Bardack, 1965) in *Cladocyclus*, *Gillicus*, *Xiphactinus*, and *Ichthyodectes* (character 62, Fig. 10, and Appendix.). Scales with the concentric circulli pattern has been also found in *Occithrissops* (Schaeffer and Patterson, 1984), now in *Unamichthys*, and probably they are also present *Prosaurodon* (Stewart, 1999); the scales are unknown in *Cooyoo*, *Eubiodectes*, *Faugichthys*, *Saurocephalus*, and *Saurodon*. Other ichthyodectiforms show scales with other external surface patterns; scales with abundant concentric circulli and anterior radii are present in *Prymnetes* (Bardack, 1965: 20) and *Chirocentrites vexillifer* (Arambourg, 1954: 50, pl. VIII, fig. 2);

Silva-Santos (1949: 8 and 10, est. IV, fig. 2; 1986:231) documented scales with concentric circulli, anterior radii, and posterior finest radii in *Chiromystus*. In this scenario, the family Cladocyclidae Maisey (1991) seems to be an unnatural group that includes three genera with different derived scale patterns, as Alvarado-Ortega (1998) noted, probably the scales with the concentric circulli pattern found in *Prosaurodon* represent a regressive condition.

In other hand, the pelvic fin position (PFP) is a variable character among ichthyodectiforms. Due the lack of information about the PFP in relation to others osseous elements (i.e. vertebral centra), in this work the PFP is denoted as the ratio between the pectoral-pelvic fins distance (PPD) and pelvic-anal fins distance (PAD) or  $PFP = PPD/PAD$ . The PFP is about 1.6-1.8 in *Occithrissops* (Schaeffer and Patterson, 1984, fig. 22 B), *Allothrissops* (Taverne, 1975, fig. 2; Patterson and Rosen, 1977, fig. 11), *Thrissops* (Nybelin, 1958, fig. 1; Taverne, 1977, figs. 1-4), *Chiromystus* (Silva-Santos, 1949, estampa III-V; Schaeffer, 1947, pl. 3, fig. 1), *Proportheus* (Weiler, 1922, fig. 1; and specimen AMNH 8394) and *Unamichthys*. Higher PFP ratios are present in other ichthyodectoids; it is almost three in *Chirocentrites* (Arambourg, 1954, fig. 26, and pl. VI, fig. 4; Taverne, 1986, fig. 1), 4.5-4.8 in *Cladocyclus* (measured in AMNH 11877, AMNH 11992, and AMNH 19528), more than two in *Ichthyodectes* (Bardack, 1965: 54), almost three in *Xiphactinus* (Woodward, 1913, pl. XVIII; Bardack, 1965, pl. 1A), six in *Gillicus* (Bardack, 1965: 62), and near to four in *Prymnetes* (Bardack, 1965, pl. 1 B). A primitive condition of the pelvic fin position among teleosts is found in *Leptolepis coryphaenoides*, which was used as an out-group by Stewart (1999) in his ichthyodectiforms phylogenetic analysis; in this species the PFP ratio is slightly lower than two (Taverne, 1975, fig. 1). These data show that the pelvic fin was displaced backward during the evolution of the ichthyodectiformes; *Occithrissops*, *Allothrissops*, *Thrissops*, *Unamichthys*, *Proportheus*, and *Chiromystus* share the plesiomorphic condition of the pelvic fin position (PFP is lower than two); whereas the derived condition (PFP is higher than two) (is shared by *Chirocentrites*, *Cladocyclus*, *Ichthyodectes*, *Xiphactinus*, *Gillicus*, and *Prymnetes* (character 63, Fig. 10). Values of PFP are unknown in *Cooyoo*, *Eubiodectes*, *Saurodon*, *Saurocephalus*, and *Prosaurodon*.

Maisey (1991) reviewed the vertebral number of Jurassic ichthyodectiforms (*Occithrissops*, *Allothrissops*, and *Thrissops*) proposing that the primitive ichthyodectiform vertebral column includes 55- 61 vertebrae (33-35 abdominal + 22-26 caudal centra). Nevertheless, following the same criteria and reviewing the vertebral counts in all the species of these genera published by Nybelin (1964), Taverne (1977), and Schaeffer and

Patterson (1984), it is concluded that these primitive ichthyodectiforms had vertebral columns with 53-63 total, 27-35 abdominal, and 24-29 caudal centra. Among Cretaceous ichthyodectiforms the vertebrae number is markedly variable and at least they show three conditions: *Proportheus* (with 63 total centra) preserve the plesiomorphic condition; *Chiromystus* (with 40-50 total centra) shows a derived decrease vertebral counts; and other ichthyodectiforms have an opposite derived tendency, toward increased vertebral number from 65 to almost 100 (Fig. 9, characters 34, 38 and 50).

The 78-80 total vertebrae found in *Unamichthys* represent a unique character because for the first time it shows a new vertebral count; its 45-46 abdominal centra represent an intermediate condition between those respective counts recognized in *Ichthyodectes* and *Xiphactinus* (the first has 41-44 and the latter has 52-57 (Bardack, 1965)), and its 32-34 caudal centra is the highest caudal count known among ichthyodectiforms, even it exceeds the upper record previously known in *Xiphactinus* (29-33 caudal centra).

## CONCLUSIONS

*Unamichthys espinosai* gen. and sp. nov., from the Albian age limestones of the Middle Member of the Tlayúa Formation, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico, is a well characterized member of the Order Ichthyodectiformes Bardack and Sprinkle (1967) and suborder Ichthyodectoidei *sensu* Patterson and Rosen (1977). This new species is given in its own family because its inclusion it into the ichthyodectoid families proposed is not possible.

The review of characters included in all the phylogenetic analyses performed since the establishment of the Ichthyodectiformes and the inclusion of two new characters (the external ornamentation pattern in the scales and the pelvic fin position), provide evidence showing that Cladocyclidae Maisey (1991) is an unnatural group (as previously noted by Alvarado-Ortega (1998) and Stewart (1999)). This study also reveals the sharp differences between *Chiromystus* and *Proportheus* in respect to *Cladocyclus*, rejecting the synonymies of the first two with the latter, previously proposed by Silva-Santos (1950) and Patterson and Rosen (1977) respectively. In consequence, in this work *Proportheus* and *Chiromystus* are recognized as valid genera, distinct from *Cladocyclus* by the pelvic fin position, the scale external ornamentation, and the number of total vertebrae. The actual analysis also shows that *Prymnetes* and *Chirocentrites* are the unique ichthyodectoids that

share the external surface of scales having concentric circuli and anterior radii and the PFP ratio higher than two, showing their possible close relationship. However, from the data available, the relationships of *Proportheus*, *Chiromystus*, and *Prymnetes* are still unclear and they are left as incertae sedis genera.

Unfortunately, the recognition of *Unamichthys* and the consideration of two new characters in the ichthyodectiforms relationships, discussed in this work, do not resolve the disagreements among previous ichthyodectiforms phylogenetic hypotheses (Fig. 9). Nevertheless, after the review of these propositions, it is suggested that *Unamichthys* is a primitive ichthyodectoid fish located as an intermediate form between *Thrissops* and *Eubiodectes* (Fig. 10) characterized by some unique characters and a singular combination of features.

#### ACKNOWLEDGMENTS

The fulfillment of this paper was made possible by the effort of the Aranguthy family and their Tlayúa quarry workers. I thank to Dr. S. Applegate, Dr. V. H. Reynoso Rosales, A. M. Rocha provided technical support in different aspects that make able this manuscript. E. Jiménez Hidalgo for their useful suggestions on previous versions of the manuscripts. Dr. M. del C. Perrilliant Montoya and J. M. Padilla Gutiérrez kindly arranged the loan of the material. G. Alvarez-Reyes was on charge of the supervision on chemical preparation of the specimen referred. G. Chávez and M. Reyes Salas provided the photographic material. Also I want extend my gratitude to Dr. J. Maisey and I. Rutzky for their help and friendship during my visit to AMNH in 1999. Bibliographic was provided by professors Dr. L. Taverne from Université Libre de Bruxelles, Belgium, and Dr. R. da Silva Santos from Instituto de Biología, Universidade Estadual do Rio de Janeiro, Brazil. The financial support for this project was provided by PAPIIT (grant project INI 210398) and DGEP (personal Ph D grant).

#### LITERATURE CITED

- Agassiz, L. 1833-1844. Recherches sur les poissons fossiles: 5 vols. with atlas (Neuchâtel).
- Alvarado-Ortega, J. 1998. Los Ichthyodectiformes mexicanos: Un análisis de su diversidad. Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Avances en la Investigación, Paleontología de Vertebrados, Publicación especial 1:109-119.

## Anexo II

- Applegate, S. P. 1970. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV The Fishes. *Fieldiana Geology, Geology Memoirs* 3(8): 389-483.
- Applegate, S. P. 1988. A new genus and species of a Holostean belonging to the Family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous near Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista* 7(2): 200-205.
- Applegate, S. P. 1992. A new genus and species of pycnodont from Cretaceous (Albian) of Central Mexico, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista* 10(2):164-178.
- Applegate, S. P. 1996. An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. pp. 529-538 *in* G. Arratia and G. Viohl (eds), *Mesozoic fishes: Systematics and Paleontology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Applegate, S. P., K. González-Rodríguez, and Alvarado-Ortega J. 2000. Fish fauna of the Tlayúa quarries. pp. 97-105 *In* Espinosa-Arrubarrena, L. and M. Montellano-Ballesteros (eds.), *Paleontological Highlights of the Mixteca poblana in central Mexico*. Guidebook Field Trip 60th. Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Mexico. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, *Avances en la Investigación, Special Publication*.
- Arambourg, C., 1954. Les poissons Crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires* 118:1-185.
- Bardack, D. 1965. Anatomy and evolution of chirocentrid fishes, *The University of Kansas Paleontological Contribution, Vertebrata* 10:1-88.
- Bardack, D., and G. Sprinkle. 1969. Morphology and relationships of saurocephalid fishes. *Field Museum of Natural History, Fieldiana Geology* 16(12):297-340.
- Blanco, A., W. Stinnesbeck, J. G. López-Oliva, E. Frey, T. Adette, and A. H. González. 2001. Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noroeste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 18(2): 186-199.
- Buitrón, B. E., and R. Malpica-Cruz. 1987. Tepexi de Rodríguez, Puebla, una localidad fosilífera famosa de México. I Congreso Nacional de Paleontología, Universidad Nacional Autónoma de México, *Sociedad Mexicana de Paleontología, Libro guía de la excursión*, 24 p.
- Cantú-Chapa, A. 1987. Las amonitas del Albiano superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Sociedad Mexicana de Paleontología* 1:159-160.
- Cavender, T. M. 1966. The caudal skeleton of the Cretaceous teleosts *Xiphactinus*, *Ichthyodectes*, and *Gillicus*, and its bearing on their relationship with *Chirocentrus*. *Museum of Zoology, University of Michigan, Occasional Papers* 650: 1-15.
- Cope, E. D. 1871. On two extinct forms of Physostomi of the Neotropical Region. *American Philosophical Society, Proceedings* 12: 52-55

- Espinosa-Arrubarrena, L., and S. P. Applegate. 1996. A paleoecological model of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa Quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. pp. 249-322 in G. Arratia and G. Viohl (eds), *Mesozoic fishes: Systematics and Paleontology*. Verlag Dr. Friedrich Pfiel, München, Germany.
- Felix, J. P. 1891. Versteinerungen aus der mexicanischen Jura-und Kreide-Formationen. *Palaeontographica* 37(30): 22-30.
- Feldmann, R. M., F. J. Vega, S. P. Applegate, and G. A. Bishop. 1998. Early Cretaceous Arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Journal of Paleontology* 72(1): 79-90.
- Garibay-Romero, L., and J. Alvarado-Ortega. 2002. El Hallazgo de peces fósiles en el Arroyo Las Bocas y la Cantera Temazol, Cretácico Superior, en la region Norte del Estado de Guerrero. VIII Congreso Nacional de Paleontología, Museo de Paleontología de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México, noviembre 2002. Libro de Ponencias, p. 104.
- Grande, L., and W. E. Bemis. 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy: An empirical search for interconnected patterns of natural history. Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 4: x + 690 pp; supplement to *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(1).
- Guerrero-Arenas, R., P. García-Barrera, and E. Centeno-García. 2002. Nuevos datos paleoambientales de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Resúmenes de la III Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Unión Geofísica Mexicana, Boletín Informativo Época II, GEOS 22(2):306.
- Jordan, D. S. 1910. Description of a collection of fossil fishes from the bituminous shale at Riacho Doce, State of Alagôas, Brazil. *Annals of Carnegie Museum* 7(1):23-34, pls. 11-12.
- Jaekel, O. 1909. Beiträge zur Geologie von Kamerun: X. Fischreste aus der Mamfe Schiefer. *K. Preuss. Geol. Landesants., Abhandlung, neue serie*, 62:392-398.
- Kashiyama, Y., D. E. Fastovsky, S. Rutherford, J. King, M. Montellano. Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: Paleoenvironment of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, Mexico). *Cretaceous Research* 24(2003):407-431.
- Lees, T., and A. Bartholomai. 1987. Study of a Lower Cretaceous actinopterygian (Class Pisces) *Cooyoo australis* from Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum* 25 (1):177-192.
- Leidy, J. 1870. Remarks on ichthyodorulites and on certain fossil Mammalians. *American Philosophical Society, Proceedings* 22:12-13.
- Maisey, J. G. 1991. *Cladocyclus* Agassiz, 1841. pp. 190-207 in J. G. Maisey (ed), *Santana Fossils*. T.F.H. Publications Inc., New Jersey.
- \_\_\_\_\_. 1996a. *Discovering fossil fishes*. Henry and Company, New York, 223 pp.

## Anexo II

- \_\_\_\_\_. 1996b. Non-marine occurrence of ichthyodectiforms in the Lower Cretaceous of Brazil. Fifty sixth Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History new York, New York. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (supplement to number 3):50A.
- \_\_\_\_\_. 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* 21:281-314.
- Maldonado-Koerdell, M. 1949. Peces Fósiles de México. II. Dipnoos, Ganoideos y Teleósteos: Sociedad Mexicana de Historia Natural, *Revista* 10(1-4):241-246.
- \_\_\_\_\_. 1956. Peces fósiles de México. III. Nota preliminar sobre los peces del Turoniano Superior de Xilitla, San Luis Potosí, México. *Ciencia* 16(13):31-35.
- Martínez-Hernández, E., and E. Ramírez Arriaga, 1996. Palaeocorología de Angiospermas de la Flora Mexicana Durante el Mesozoico y Terciario: Algunas evidencias palinológicas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58:87-97.
- Nelson, G. J. 1973. Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes, pp. 333-349 *in*: Greenwood, P. H., R. S. Miles, and C. Patterson (eds.), *Interrelationships of fishes*. London, Academic Press.
- Nybelin, O. 1958. Über die angebliche viviparität bei *Thrissops formosus* Agassiz, *Arkiv för Zoologi, serie 2*, 11(28):447-455.
- \_\_\_\_\_. 1964. Versuch einer taxonomischen revision der jurassichen fischgattung *Thrissops* Agassiz. *Meddeland Från Göteborgs, Musei Zoologiska Avdeling* 135:1-44.
- Pantoja-Alor, J. 1992. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista* 9(2):156-176.
- Patterson, C., and D. E. Rosen. 1977. Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158(2): 81-172.
- Reynoso, V-H. 1997. A "beaded" sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous limestones of Tepexi de Rodríguez, Central México. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17:52-59.
- \_\_\_\_\_. 1998 *Huehuecuetzpallin mixtecus gen. et sp. nov.* a primitive lizard from the Early Cretaceous limestone of Tepexi de Rodríguez, central México. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 353:477-500.
- \_\_\_\_\_. 2000. An unusual aquatic sphenodontian from Tlayúa Formation (Albian), Central México. *Journal of Paleontology* 74:133-148.
- \_\_\_\_\_. and G. Callison. 2000. A new scincomorph lizard from Early Cretaceous of Puebla, México. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:183-212.

- Saint-Seine, P. 1949. Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (ain). Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, Fascicule II, 357 pp.
- Schaeffer, B. 1947. Cretaceous and Tertiary actinopterygian fishes from Brazil. Bulletin of the American Museum of Natural History 89(1):1-39.
- \_\_\_\_\_ and C. Patterson. 1984. Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic fish distribution. American Museum Novitates 2796: 1-86.
- Schultze, H. P. 1996. The scale of Mesozoic actinopterygians. pp. 83-94 in G. Arratia and G. Viohl (eds), Mesozoic fishes: Systematics and Paleontology. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Schwimmer, D., J. D. Stewart, and G. D. Williams. 1997. *Xiphactinus vetus* and the distribution of the *Xiphactinus* in the eastern United States. Journal of Vertebrate Paleontology 17:610-615.
- Seibertz, E., and B. E. Buitrón. 1987. Paleontología y estratigrafía de los *Neohibolites* del Albano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Cretácico Medio, México). Sociedad Mexicana de Paleontología 1: 285-299.
- Silva-Santos, R. 1949. Sobre alguns peixes fósseis do gênero *Chiromystus* da Ilha de Itaparica, Bahia. D.G.M /D.N.P.M., Rio de Janeiro, Brasil, Notas preliminares e Estudos 50:1- 12.
- \_\_\_\_\_ 1950. *Anaedopogon*, *Chiromystus* e *Enelichthys*, como sinónimos de *Cladocyclus*, da família Chirocentridae. Anais da Academia Brasileira de Ciências 22 (1): 123-134.
- \_\_\_\_\_ 1986. Psição Taxinmica do *Cladocyclus woodwardi* (Silva Santos) do Cretáceo do Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências 58 (2): 229-231.
- Stewart, J. D. 1999. A new Genus of Saurodontidae (Teleostei: Ichthyodectiformes) from the Upper Cretaceous rocks of the Western Interior of North America. pp. 335-360, in: G. Arratia and H. P. Schultze (eds.), Mesozoic Fishes 2: Systematics and fossil record. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Taverne, L. 1975. Considération sur le position des genres *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des Téléostéens primitifs et sur l'origine et le polyophylétisme des poissons Téléostéens. Académie Royale e Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences, 5<sup>e</sup> série, 61: 336-371.
- \_\_\_\_\_ 1977. Ostéologie, phylogenèse et position systématique du genre *Thrissops* Agassiz, 1833, *sensu strictu*, Jurassique Supérieur de l'Europe occidentale au sein des Téléostéens primitifs. Geobios 10 (1):5-33.
- \_\_\_\_\_ 1986. Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* de la Mésogée Eurafrique. Considérations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, poissons Téléostéens du Jurassique et du Crétacé. Annales de la Société royale zoologique de Belgique 116 (1): 33-54.

## Anexo II

- \_\_\_\_\_ 1989. *Crossognathus* Pictet, 1858 du Crétacé Inférieur de L'Europe et systématique, Paléozoogéographie et Biologie des Crossognathiformes nov. ord. (Téléostéens) du Crétacé et du Tertiaire. *Palaeontographica* Abt. A 207: 79-105.
- \_\_\_\_\_ and B. Chanet. 2000. *Faugichthys loryi* n. gen., n. sp. (Teleostei, Ichthyodectiformes) de l'Albien terminal (Crétacé inférieur marin) du vallon de la Fauge (Isère, France) et considérations sur la phylogénie des Ichthyodectidae. *Geodiversitas* 22 (1): 23-34.
- Toombs, H. A., and A. E. Rixon. 1959. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator* 2:304-312.
- Weiler, von W. 1922. Die Fischreste aus den bituminösen Schiefern von Ibado bei Bata (Spanisch Guinea). *Palaeontologischen Zeitschrift* 5:148-160.
- Woodward, A. S. 1901. Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History), Part IV. Trust British Museum (Natural History). London. 636 pp.
- \_\_\_\_\_ 1913. A new specimen of the Cretaceous fish *Portheus melossus*, Cope. *Geological Magazine*, Decade V, 10:529-531.

## APPENDIX.

The following characters are the synapomorphies described in previous phylogenetic hypotheses on Ichthyodectiformes (see Patterson and Rosen, 1977; Taverne, 1986; Maisey, 1991; Stewart, 1999; and Taverne and Chanet, 2000), which are included in Figures 9 and 10 of this paper. Characters 62 and 63 are proposed in this paper and in consequence, their respective plesiomorphic conditions are described.

- 1) The teeth form a single series in the jaws.
- 2) The coracoid enlarged ventrally meeting its fellow in a midventral symphysis.
- 3) Short and remote dorsal fin opposed by the anal fin.
- 4) Presence of the ethmopalatine (see characters 6-8).
- 5) The uroneurals covering the lateral surface of the preural centra.
- 6) The ethmopalatine is cartilaginous.
- 7) The ethmopalatine is partially ossified showing cartilaginous joints.
- 8) The ethmopalatine is completely ossified and has membranous outgrowths separating and saturating with rostrodermethmoid and lateral ethmoid.
- 9) High and triangular supraoccipital crest.
- 10) Basal sclerotic bone with serrate margin.
- 11) The intercalar is a large and massive bone that forms part of the hiomandibular facet and enclosing a canal for the jugular vein.

- 12) Palatine head modified into a malleolus.
- 13) Epioccipital crest.
- 14) Cheek covered by large infraorbitals.
- 15) Parietals and epioccipitals located near to the posterior orbital ream (Alvarado-Ortega, 1998, fig. 2).
- 16) Deep dentary symphysis.
- 17) Deep premaxilla-maxilla attachment (see character 60).
- 18) Parietals fused.
- 19) Ural 1 with two shallow sockets to articulate with the first two hypurals.
- 20) Five uroneurals
- 21) First uroneural covering the lateral surface of the preural II or III (it does not reaches preural IV, as occur in *Occithrissops* (Schaeffer and Patterson, 1984, fig. 29), and *Thrissops* (Patterson and Rosen, 1977, fig. 14). According to Patterson and Rosen (1977, fig. 18) this characters seems to be variable in *Allothrissops*).
- 22) Urodermals absent.
- 23) Two epurals.
- 24) The sensitive pit openings in parietals are lacking or reduced in number.
- 25) Broad firsts pectoral and pelvic rays (which have saber shape).
- 26) One epural.
- 27) Angular contribution in the mandibular facet for quadrate.
- 28) Indented upper posterior margin of preopercle.
- 29) Large opercle.
- 30) Wide preopercle dorsal limb.
- 31) Notochordal pit dividend in six sections (two paired and two unpaired), including four in the exoccipital and two on the basioccipital portion).
- 32) Ceratohial with narrow fenestra.
- 33) High supraoccipital crest shorted in its posterior extension.
- 34) High number of total vertebra (increased at least to 68).
- 35) Pronounced shrink in the dorsal part of the supraoccipital crest.
- 36) Angled coronoid process on dentary.
- 37) Ball-and-socket attachment of the ural 1 and the first two hypurals.
- 38) High vertebral number (approximately 70-100).
- 39) Retroarticular excluded of the mandibular joint.
- 40) Lateral margin of frontal with an anterior-directed notch (which may receive the nasal).
- 41) Anterior ceratohyal with narrow fenestra.
- 42) Parietals participate in supraoccipital crest.

## Anexo II

- 43) Interiorly extended epioccipitals.
- 44) Subdivided nasal bone (Stewart (1999) remarks the presence of complete nasal bones in all the ichthyodectiforms genera).
- 45) Short anal fin.
- 46) Very deep dentary symphysis.
- 47) Large supraoccipital crest overhangs the occiput.
- 48) Prementary.
- 49) Notch or foramen at base of each tooth.
- 50) Near to 100 total vertebrae.
- 51) Maxillary length: depth ratio less than three.
- 52) Alveoli mostly occupied.
- 53) Teeth broad.
- 54) Parasphenoid-basioccipital ridges flattened.
- 55) Rostrodermethmoid with slight constriction behind of its anterior expansion.
- 56) The quadrate head lies ahead of orbit.
- 57) Sigmoid dorsal margin of the quadrate.
- 58) Teeth with carinae.
- 59) Enlarged dentary (it terminates anterior to premaxilla).
- 60) Deep maxilla without a notch at rear of the palatine facet.
- 61) Upward indentation in ventral margin of occipital condyle.
- 62) Scales have anterior radii and posterior fine pitting: In the primitive condition of this character the scales have numerous concentric circuli.
- 63) PFP ratio is higher than two (primitively PFP is lower than two). In this work, the pelvic fin position or PFP is denoted as the ratio between the pectoral-pelvic fins distance (PPD) and pelvic-anal fins distance (PAD) or  $PFP = PPD/PAD$ . The primitive condition of this character involves a PFP ratio lower than 2).

### NOTAS ADICIONALES

NOTA 1: En el ejemplar IGM 8374 los parietales muestran una superficie lisa (Figure 3, en este Anexo), esto es interpretado como producto de un alteración de la condición original de este hueso observada en otros ejemplares (por ejemplo IGM 8375, Figure 4 en este Anexo) donde los parietales muestran una superficie rugosa debido a la presencia de numerosas aperturas del canal sensitivo parietal.

NOTA 2 : Debajo de los procesos articulares del maxilar, este hueso presenta una mella o muesca superficial semicircular donde el grosor de este hueso disminuye. Esta mella o muesca se extiende hasta el borde ventral del maxilar, donde surgen los dientes anteriores de este hueso, y se extiende dorsalmente hasta un poco más allá de la mitad de la altura de este hueso