



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO**

---

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA**

**ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA**

**MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

**“Revisión taxonómica y análisis filogenético de la familia  
Pachyrhizodontidae en México”**

**TESIS**

Que para obtener el Título de:

**Maestra en Biodiversidad y Conservación**

P R E S E N T A

**Biol. Citlalli Hernández Guerrero**

CO-DIRECTORAS DE TESIS: Dra. Katia Adriana González Rodríguez  
Dra. Gloria Arratia



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
 INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
 Área Académica de Biología  
 Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

**M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO  
 DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR  
 PRESENTE.**

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado **“Revisión taxonómica y análisis filogenético de la familia Pachyrhizodontidae en México”**, que presenta la alumna de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **Biól. Citlalli Hernández Guerrero**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

- |            |  |
|------------|--|
| PRESIDENTE | Dra. Irene Goyenechea Mayer Goyenechea |
| SECRETARIO | Dra. Gloria Arratia                    |
| VOCAL      | Dra. Katia A. Rodríguez González       |
| SUPLENTE   | M. en C. Jesús M. Castillo Cerón       |

*Irene Goyenechea Mayer Goyenechea*  
 Gloria Arratia  
 Katia Rodríguez González  
 Jesús M. Castillo Cerón

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración

ATENTAMENTE  
 “Amor, Orden y Progreso”  
 Mineral de la Reforma, Hgo., Febrero 03 de 2015.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS  
 DIRECTOR DEL ICBI



Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,  
 Carretera Pachuca - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento,  
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184  
 Tel. +52 771 7172000 exts 66744  
 Maestria-biodiversidad@hotmail.com



## ÍNDICE GENERAL

	Pág.
RESUMEN.....	VII
AGRADECIMIENTOS.....	IX
DEDICATORIA.....	X
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	3
JUSTIFICACIÓN.....	11
OBJETIVOS.....	12
MATERIAL Y MÉTODO.....	13
LISTA DE ABREVIATURAS.....	18
RESULTADOS.....	20
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	
SUBORDEN PACHYRHIZODONTOIDEI.....	20
FAMILIA PACHYRHIZODONTIDAE.....	21
Nuevo género y especie A.....	22
DISCUSIÓN TAXONÓMICA.....	31
<i>Pachyrhizodus</i> sp. A.....	33
DISCUSIÓN TAXONÓMICA.....	38
<i>Pachyrhizodus</i> sp. B.....	39
DISCUSIÓN TAXONÓMICA.....	46
<i>Pachyrhizodus</i> sp. C.....	47
DISCUSIÓN TAXONÓMICA.....	55
ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	56
COMPARACIÓN ENTRE ANÁLISIS.....	76

DISCUSIÓN.....	77
CONCLUSIONES.....	85
LITERATURA CITADA.....	86

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Representaciones esquemáticas de las variaciones de los huesos hipurales del esqueleto caudal.	4
Figura 2. A) Evolución del esqueleto caudal y B) evolución de la serie circumorbital de los Crossognathiformes.	6
Figura 3. Relaciones filogenéticas del género <i>Notelops</i> con los géneros de la familia Pachyrhizodontidae.	7
Figura 4. Filogenia propuesta por Cavin (2001) con base en las características de los cráneos y de las aletas caudales.	8
Figura 5. Distribución geográfica de la familia Pachyrhizodontidae durante el Cretácico.	10
Figura 6. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral derecha del ejemplar UAHMP-600.	24
Figura 7. Premaxila del ejemplar UAHMP-600, se muestra la ornamentación de los dientes.	25
Figura 8. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral izquierda del ejemplar UAHMP-600.	28
Figura 9. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-1205, nueva especie del género <i>Pachyrhizodus</i> .	36
Figura 10. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-3759, una nueva especie del género <i>Pachyrhizodus</i> .	41
Figura 11. Dentario y angular del ejemplar UAHMP-3759, donde se muestra el cartílago de Meckel y los huesos condrales.	43
Figura 12. Comparación de los cráneos en vista lateral de: A) Nueva especie de <i>Pachyrhizodus</i> de la Cantera Muhi (reconstrucción), B) <i>Pachyrhizodus salmoneus</i> .	45
Figura 13. A) Fotografía y B) Dibujo del cráneo, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-3851, nueva especie del género <i>Pachyrhizodus</i> .	50
Figura 14. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-3851.	52
Figura 15. A) Fotografía y B) Dibujo de la aleta caudal, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-3851.	54
Figura 16. Árbol de consenso estricto a partir de los 10 árboles más parsimoniosos obtenidos con los caracteres del cráneo.	63
Figura 17. Árbol de consenso estricto a partir de los 10 árboles más parsimoniosos	73

obtenidos con los caracteres del cráneo y esqueleto axial.

Figura 18. Árboles más parsimoniosos obtenidos a partir de los datos del cráneo.	<b>100</b>
Figura 19. Distribución de sinapomorfías de los caracteres del cráneo.	<b>101</b>
Figura 20. Soporte de grupos de re-muestreo con Bootstrap.	<b>102</b>
Figura 21. Soporte de grupos de Bremer.	<b>103</b>
Figura 22. Árboles más parsimoniosos obtenidos a partir de los datos del cráneo y esqueleto axial.	<b>104</b>
Figura 23. Distribución de sinapomorfías de los caracteres del cráneo y esqueleto axial.	<b>105</b>
Figura 24. Soporte de grupos de re-muestreo con Bootstrap.	<b>106</b>
Figura 25. Soporte de grupos de Bremer.	<b>107</b>
Figura 26. Cráneos de los géneros de la familia Pachyrhizodontidae en vista lateral izquierda.	<b>108</b>
Figura 27. Cráneos de las especies de <i>Goulmimichthys</i> .	<b>110</b>
Figura 28. Cráneos de las especies de <i>Pachyrhizodus</i> en vista lateral izquierda.	<b>111</b>
Figura 29. Cráneos de las especies de <i>Elopopsis</i> en vista lateral izquierda.	<b>112</b>
Figura 30. Comparación de las aletas caudales.	<b>113</b>
Figura 31. Comparación de la serie hiopalatina.	<b>114</b>
Figura 32. Cráneo de la especie <i>Pachyrhizodus minimus</i> (Holotipo KUV-300)	<b>116</b>
Figura 33. Fotografías de ejemplares de Lawrence, Kansas, A) KUV-61654 y B) KUV- 12003.	<b>117</b>
Figura 34. Ilustraciones de las aletas caudales, de los ejemplares de Lawrence, Kansas, A) KUV-61654 y B) KUV- 12003.	<b>118</b>
Figura 35. A) Ilustración de dentario del ejemplar KUV- 65615, y B) Fotografía.	<b>119</b>
Figura 36. Fotografía e Ilustración del cráneo y mandíbulas del ejemplar KUV-65145 (VP-2189).	<b>121</b>
Figura 37. Comparación de la forma del cuerpo.	<b>122</b>
Figura 38. Comparación del cráneo del holotipo IGM-9028, A) Imagen modificada de (Alvarado-Ortega <i>et al.</i> 2008) y B) Imagen de la revisión del holotipo IGM-9028.	<b>124</b>
Figura 39. Revisión de los ejemplares asignados a <i>Michin csernai</i> , (A) Cráneo ejemplar IGM-9030, B) hiopalatino del ejemplar IGM-9029.	<b>125</b>
Figura 40. Revisión de los ejemplares asignados a <i>Michin csernai</i> .	<b>126</b>

## ÍNDICE DE ANEXOS

	<b>Pág.</b>
Anexo 1. Listado de caracteres	<b>92</b>
Anexo 2. Matriz de caracteres	<b>99</b>
Anexo 3. Árboles más parsimoniosos, mapeo sinapomorfias y soportes de grupo.	<b>100</b>
Anexo 4. Géneros de la familia Pachyrhizodontidae.	<b>108</b>
Anexo 5. Especies del género <i>Goulimimichthys</i> .	<b>110</b>
Anexo 6. Especies del género <i>Pachyrhizodus</i> .	<b>111</b>
Anexo 7. Especies del género <i>Elopopsis</i> .	<b>112</b>
Anexo 8. Revisión de las aletas caudales.	<b>113</b>
Anexo 9. Comparación de la serie hiopalatina.	<b>114</b>
Anexo 10. Revisión de ejemplares de Lawrence, Kansas.	<b>115</b>
Anexo 11. Comparación de las formas del cuerpo.	<b>122</b>
Anexo 12. Revisión de <i>Michin csernai</i> .	<b>123</b>
Anexo 13. Catálogo de ejemplares de paquirizodóntidos de Kansas.	<b>127</b>

## RESUMEN

La familia Pachyrhizodontidae está representada por diez géneros, todos extintos. Se conoce muy poco acerca de la taxonomía de la familia y de sus relaciones filogenéticas, debido principalmente al carácter fragmentario de muchos de sus representantes. El objetivo de este trabajo fue realizar una revisión taxonómica de los paquirizodóntidos encontrados en México, incluyendo los taxones de Hidalgo, para conocer su diversidad en el país y para ubicarlos dentro de la familia Pachyrhizodontidae, a través de un análisis filogenético. En el estudio taxonómico se revisaron 152 ejemplares de paquirizodóntidos de Puebla, Nuevo León, Kansas, Estados Unidos y otras localidades del mundo, a través de la literatura relacionada y de visitas a museos, para compararlos con los peces de Hidalgo. A partir de las revisiones de los ejemplares, se construyó una matriz de 30 taxones y 89 caracteres, de los que se propusieron 32 nuevos caracteres. Se seleccionó como grupo externo a *Leptolepis* y como grupo interno a: *Varasichthys*; *Crossognathus*; *Chongichthys*; *Apsopelix*; *Notelops*; pertenecientes al orden Crossognathiformes, y a todos los géneros de la familia Pachyrhizodontidae, incluidos los ejemplares de la cantera Muhi, Hidalgo. El análisis filogenético se realizó en el programa TNT y la matriz de caracteres se construyó usando el programa WINCLADA, se realizaron dos análisis filogenéticos: uno sólo con caracteres del cráneo y el otro con caracteres del cráneo y del esqueleto axial; para cada uno se obtuvo un árbol de consenso estricto. De acuerdo con los resultados de los dos análisis filogenéticos, la familia Pachyrhizodontidae es un grupo monofilético. El árbol de consenso estricto mostró que el ejemplar UAHMP-600 pertenece a un nuevo género de la familia, y los ejemplares UAHMP-1205, UAHMP-3851 y UAHMP-3759, se sitúan dentro del género *Pachyrhizodus* como nuevas especies. Estos cuatro nuevos taxones se encuentran más relacionados con *Michin*, *Rhacolepis* y *Goulmimichthys*. Debido a que existen problemas en la identidad taxonómica de algunos peces paquirizodóntidos encontrados en otras localidades de México y del mundo, es necesario continuar descubriendo nuevos ejemplares, así como nuevos caracteres que ayuden a conocer la diversidad de la familia y a determinar las relaciones filogenéticas dentro del grupo.

## AGRADECIMIENTOS

Me gustaría que estas líneas sirvieran para expresar mi más profundo y sincero agradecimiento a todas aquellas personas que con su ayuda han colaborado en la realización del presente trabajo, en especial a la Dra. Katia A. González Rodríguez, co-directora de esta investigación, por la orientación, el seguimiento y la supervisión constante de la misma, pero sobre todo por la motivación, el apoyo y la amistad recibida a lo largo de estos años.

Especial reconocimiento merece el interés mostrado por mi trabajo y las sugerencias recibidas de la Dra. Gloria Arratia, co-directora de esta tesis, con la que me encuentro en deuda por el ánimo infundido, la confianza, las enseñanzas y el tiempo en mí depositados, en especial agradezco su paciencia.

Me gustaría agradecer la ayuda recibida y comentarios de la Dra. Irene Goyenechea Mayer y del Mtro. Jesús M. Castillo Cerón asesores de la tesis.

Quisiera hacer extensiva mi gratitud a la Lic. María del Perpetuo Socorro Villareal Escárrega, Coordinadora Nacional del INAH y al Lic. Omar Meza del INAH Hidalgo, por su apoyo y orientación con los trámites de exportación del material fósil de la Cantera Muhi, Hidalgo a la Universidad de Lawrence, Kansas.

También deseo dar las gracias a CONACYT por otorgarme la beca nacional y la beca mixta que permitieron la realización de esta investigación.

Un agradecimiento muy especial y con todo el corazón merece la comprensión, paciencia, el amor y el ánimo recibidos de mi familia, compañeros y amigos.

Mamá, gracias por tu apoyo durante este proceso, por tus consejos, por tu amor, por alentarme a hacer siempre mejor en todo lo que hago, gracias por tu confianza, tu cariño, te amo mucho.

Hermano, sé que la vida esta llena de retos, sacrificios y resistencia, gracias por tus consejos, tu confianza y amor, te quiero muchísimo.

A mis mejores amigos y amigas, mis hermanos, gracias por su afecto, por su apoyo, sus consejos y por considerarme parte de su familia, los quiero mucho.

A mis dos amores, mis hijitas, Lobina y Misha las amo mucho, gracias por formar parte de mi vida, por hacerme feliz día a día, espero poder hacerlas felices también.

Gracias a todos aquellos familiares Q.E.P.D por su amor.

Este trabajo te lo dedico principalmente a ti, tío Chucho porque me diste la lección de vida más grande que puede existir, el amor, gracias por existir, por contagiarme las ganas de vivir, por ser parte de mi vida, por siempre darme alegría y enseñarme a luchar ante las adversidades, hemos recuperado el tiempo perdido, te quiero mucho.

A todos ellos, infinitas gracias.

**El registro fósil imperfecto es como un libro que preserva solo unas cuantas páginas, de estas páginas pocas líneas, de las líneas pocas palabras y de estas palabras pocas letras.**

**Stephen Jay Gould.**

**¡Gracias por la paciencia, por la espera y principalmente por el amor!**

**Gracias a mi familia y amigos.**

## INTRODUCCIÓN

La familia Pachyrhizodontidae comprende peces extintos que vivieron en el mar de Tetis durante el Cretácico y se distingue de otros grupos de peces por presentar un diente interno en la premaxila (Forey, 1977). La familia pertenece al orden Crossognathiformes (Teleostei) y se encuentra constituida por 10 géneros: *Rhacolepis* Agassiz, 1841; *Pachyrhizodus* Dixon, 1850 (= *Thrissopater* Günther, 1872); *Elopopsis* Heckel, 1856; *Greenwoodella* Taverne, 1973; *Platinx* Taverne, 1980; *Goulmimichthys* Cavin 1995; *Tingitanichthys* Taverne, 1996; *Michin* Alvarado-Ortega *et al.*, 2008; *Nardopiscis* Taverne 2008 y *Aquilopiscis* Cumbaa y Murray 2008.

Dentro del orden Crossognathiformes se encuentran las familias Chongichthyidae, Crossognathidae, Notelopidae, Pachyrhizodontidae y Varasichthyidae (Arratia y Tischlinger, 2010); sin embargo, las relaciones filogenéticas del orden no están establecidas claramente, ya que al interior de las familias antes mencionadas existen sinonimias y problemas taxonómicos, sobre todo por la naturaleza fragmentaria de muchas especies, lo que no ha permitido establecer correctamente la identidad taxonómica y la filogenia del grupo.

Los paquirizodóntidos eran peces teleósteos carnívoros de cuerpo hidrodinámico, de tamaños variables, considerados como depredadores de otros peces y de una variedad de presas pequeñas (Taverne, 1989) y se cree que se desplazaban grandes distancias para alimentarse (Applegate, 1970; Cavin, 2001; Cavin y Blanco-Piñón, 2003; Taverne, 2008).

La mayoría de los géneros pertenecientes a la familia Pachyrhizodontidae tienen un rango estratigráfico amplio dentro del Cretácico. Debido a que la distribución geográfica y temporal de la familia es amplia, se considera un taxón cosmopolita (Cavin, 2008). Se han encontrado prácticamente en todos los continentes excepto en Asia, la Antártida y en la India (Taverne, 1989).

La familia se conoce en sedimentos del Cretácico Superior de Norteamérica, Sudamérica, Europa, África y Oceanía, con una extensión temporal desde el Aptiano hasta el Maastrichtiano (Leriche, 1929; Taverne, 1989; Cavin, 1997). En México, la familia Pachyrhizodontidae se encuentra registrada en

sedimentos Cretácicos de Puebla, Nuevo León, Guerrero, Coahuila y Oaxaca, además de Hidalgo (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006, 2008; Blanco-Piñón, 2003; Applegate y Comas, 1980; González-Rodríguez y Fielitz, 2009; Hernández-Guerrero y González-Rodríguez, 2010); sin embargo, algunos de estos registros no han sido asignados a nivel de género y especie.

A pesar de la información recabada a través de varios años de estudio, se conoce muy poco acerca de la taxonomía de la familia Pachyrhizodontidae y mucho menos de sus relaciones filogenéticas, debido principalmente al carácter fragmentario de muchos de sus representantes, es por eso que en este trabajo se propone realizar una revisión taxonómica de los paquirizodóntidos encontrados en México, incluyendo los taxones de la cantera Muhi (Albiano-Cenomaniano) de Zimapán, Hidalgo y realizar un análisis filogenético para ubicar a los taxones de la cantera Muhi, Hidalgo, dentro de la familia Pachyrhizodontidae.

## ANTECEDENTES

La familia Pachyrhizodontidae es un grupo de teleósteos primitivos extintos, establecido por Cope en 1872 para agrupar a *Pachyrhizodus* con otras formas relacionadas, este autor la asoció a las familias Saurodontidae e Ichthyodectidae.

Se conocen en Norteamérica y Australia, otras especies de *Pachyrhizodus*. En Norteamérica se describieron ocho especies por Cope (1872, 1874, 1875) Loomis (1900) y Stewart (1898, 1899). Varias de estas descripciones están basadas en fragmentos aislados de la mandíbula.

Woodward (1901) describió ejemplares de *Pachyrhizodus* en depósitos de Norteamérica, Inglaterra y Australia; reconoció dos especies del género *Pachyrhizodus* en el Cenomaniano de Inglaterra: *P. basalis* y *P. gardneri*; sin embargo, en 1907, reconoció que *P. gardneri* es sinónimo de *P. basalis*.

Fowler en 1911, asignó el nombre de Raphiosauridae para la familia Pachyrhizodontidae, basado en la concepción errónea de que *Raphiosaurus* era sinónimo de *Pachyrhizodus*, y que había sido descrito con ese nombre por vez primera. En 1923, Jordan corroboró que la familia Raphiosauridae es sinónimo de Pachyrhizodontidae.

Dunkle (1940) incluyó a *Notelops* y *Elopopsis* en el grupo que llamó "Elopine", por presentar los parietales medianamente unidos y a *Rhacolepis* y *Pachyrhizodus*, nombrando a este último como *Thissopater*, en el grupo "Spaniodontidae".

Más adelante, Applegate (1970) reconoció tres especies de *Pachyrhizodus* en Alabama, Estados Unidos: *P. caninus*, *P. kingi* y *P. minimus* y descartó a las otras cinco especies descritas anteriormente para Norteamérica, debido a que las diferencias representarían variación intraespecífica; con base en el estudio que realizó de la estructura de las escamas y en secciones transversales de las vértebras. Unió a *Elopopsis* en conjunto con *Thissopater* = *Pachyrhizodus* y *Rhacolepis* en la superfamilia Pachyrhizodontidae, con base en la presencia de

parietales separados por el supraoccipital; dientes bien desarrollados y una enorme placa arriba del opérculo.

Taverne (1976, p. 493, fig. 6) comenta que el esqueleto caudal de *Elopopsis microdon* presenta similitudes, que lo sitúan dentro de la familia Pachyrhizodontidae, como la independencia de la vértebra preural I y la presencia de dos urales (Figura 1).

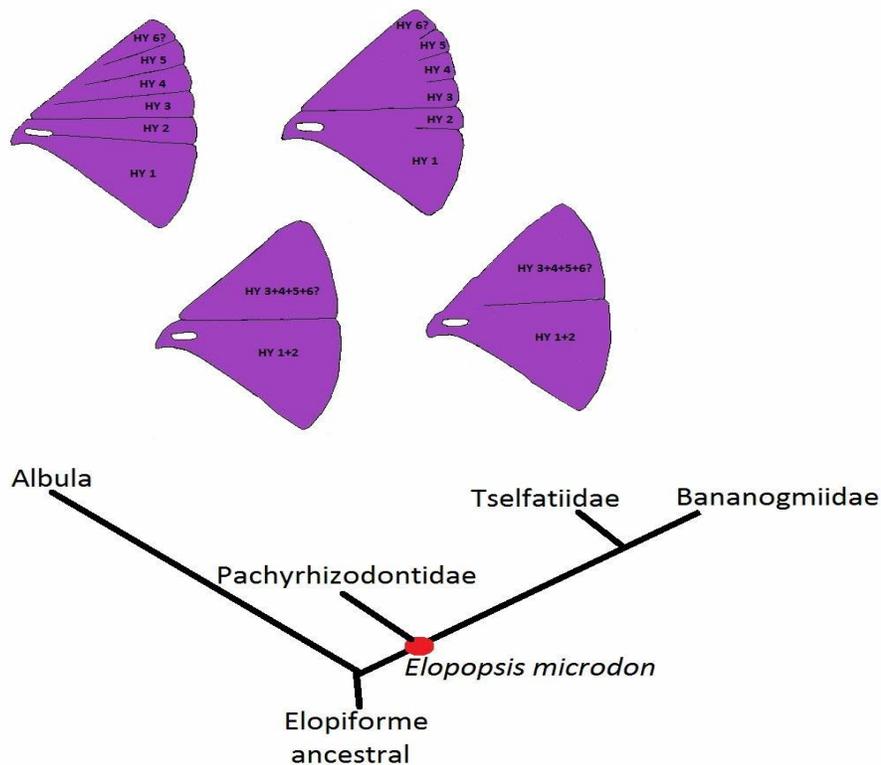


Figura 1. Representaciones esquemáticas de las variaciones de los huesos hipurales del esqueleto caudal (Cenomaniano inferior de Djebel, Tselfatia, Marruecos) y evolución del esqueleto caudal de los *Elopiiformes* y sus relaciones con Albulidae, Pachyrhizodontidae, Tselfatiidae y Bananogmiidae (Modificado de Taverne, 1976: figs. 4-6, p. 493).

En 1977, Forey realizó una revisión de la osteología de numerosos teleósteos cretácicos, referidos a los géneros *Notelops* Woodward 1901, *Rhacolepis* Agassiz 1841, y *Pachyrhizodus* Dixon 1850, e identificó a este último

género como *Thissopater*. Asimismo, creó el suborden Pachyrhizodontoidei y a la familia Notelopidae, para la única especie *Notelops brama*, estableciéndolo como grupo plesiomórfico hermano de Pachyrhizodontidae, e incluyó a los géneros *Rhacolepis*, *Pachyrhizodus* y *Elopopsis* en esta familia. Forey (1977) consideró al suborden Pachyrhizodontoidei (Pachyrhizodontidae y Notelopidae) como Teleostei *incertae sedis*.

Además, propuso a los géneros *Notelops*, *Rhacolepis* y *Pachyrhizodus* como un grupo monofilético, por las características compartidas en los huesos circumorbitales y en el esqueleto caudal. También mencionó que el género *Elopopsis* se conoce en el Cenomaniano de Yugoslavia, Checoslovaquia, Marruecos y en el Turoniano de Inglaterra, además del Campaniano de Westfalia en Alemania.

En 1980, Taverne incluyó a *Platinx macropterus*, *Greenwoodella tockensis* y *Tingitanichthys heterodon* en los paquirizodóntidos y en 1989, agrupó a Pachyrhizodontoidei y Crossognathoidei en el orden Crossognathiformes para incluir a las familias Crossognathidae y Pachyrhizodontidae y propuso que los Crossognathiformes son grupo hermano de Clupeomorpha-Euteleostei.

Taverne (1989), sugirió las tendencias evolutivas de dos estructuras morfológicas: la serie circumorbital y el esqueleto caudal de los Crossognathiformes (Figura 2).

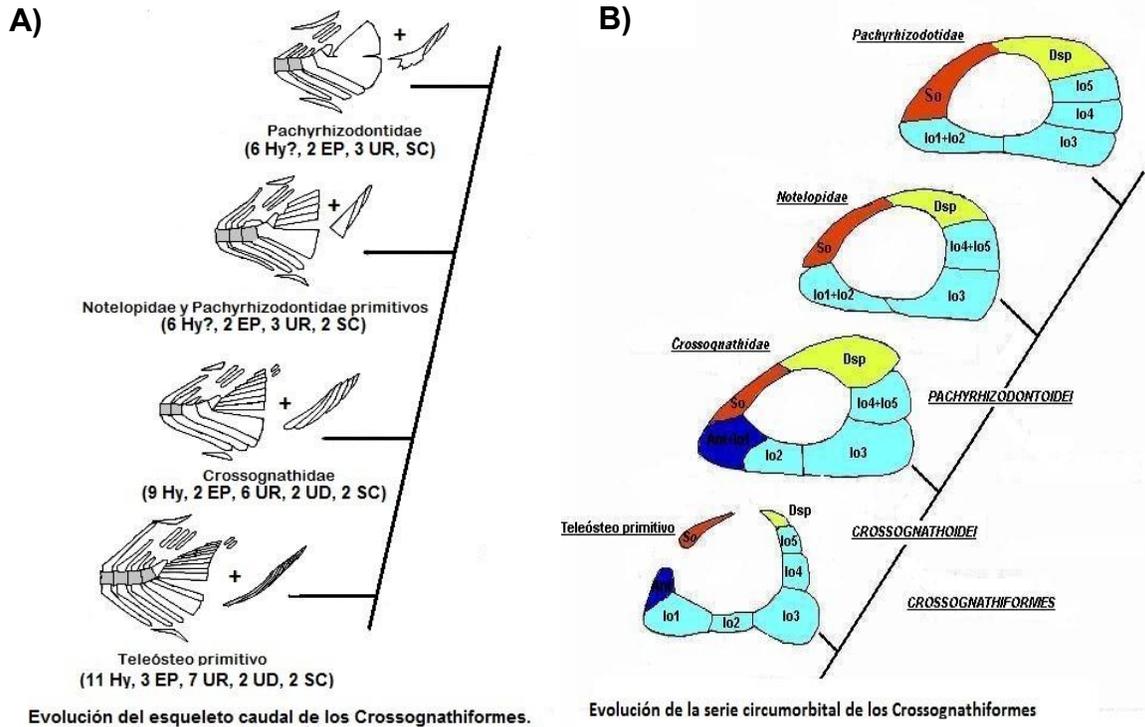


Figura 2. A) Evolución del esqueleto caudal y B) evolución de la serie circumorbital de los Crossognathiformes según Taverne (1989: figs. 7-8, p. 90-91). A) Evolución del esqueleto caudal de Crossognathidae, (Notelopidae + Pachyrhizodontidae) y Pachyrhizodontidae; se observa la fusión de los hipurales y uroneurales; B) Evolución de la serie circumorbital; se observa que en el teleósteo primitivo la serie circumorbital está completamente cerrada y los 3 postorbitales y el dermosfenótico (Dsp) se amplían, además existen 5 infraorbitales (lo) libres, posteriormente en los Crossognátidos y Paquirizodóntidos el Infraorbital 1 y el antorbital se fusionan y este último hueso se pierde.

Maisey y Blum (1991) rechazaron la monofilia de los paquirizodóntidos y establecieron sinapomorfías compartidas por *Praelops*, los paquirizodóntidos y los notelópidos y consideran a estos tres taxones como *Elopomorpha incertae sedis*.

En 1995, Cavin incluyó a *Goulimichthys arambourgi* como paquirizodóntido, de acuerdo a la diagnosis de la familia propuesta por Forey (1977). Cavin (2001, 2005) propuso al suborden Pachyrhizodontoidei, incluyendo

a Pachyrhizodontidae y Notelopidae (Figura 3), así como a *Elopopsis*, *Tingitanichthys* y *Platinx* e hizo énfasis en que los paquirizodontoides (Figura 4) y los paquirizodóntidos no tienen relación con Elopomorpha, más bien son Clupeocephala *sensu stricto* y se asemejan a euteleósteos primitivos. Los resultados de los análisis filogenéticos sugieren que el orden Crossognathiformes no es un grupo monofilético.

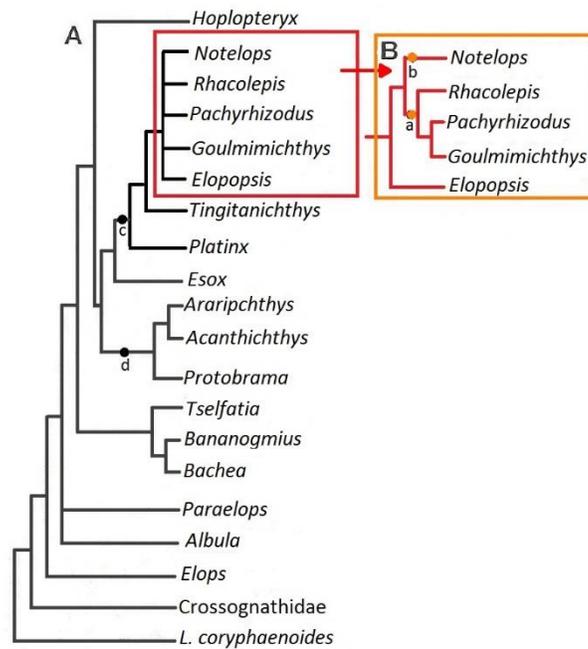


Figura 3. Relaciones filogenéticas del género *Notelops* con los géneros de la familia Pachyrhizodontidae, de acuerdo con Cavin (2001: fig. 15, p. 529). A) Consenso estricto de los seis árboles más parsimoniosos: 196 pasos: CI 0.43, RI 0.53, B) Árbol de consenso con la regla-mayor 50%.

Arratia (2010) refiere que el orden Crossognathiformes incluye cinco familias extintas (Chongichthyidae, Crossognathidae, Notelopidae, Pachyrhizodontidae y Varasichthyidae) y numerosos géneros.

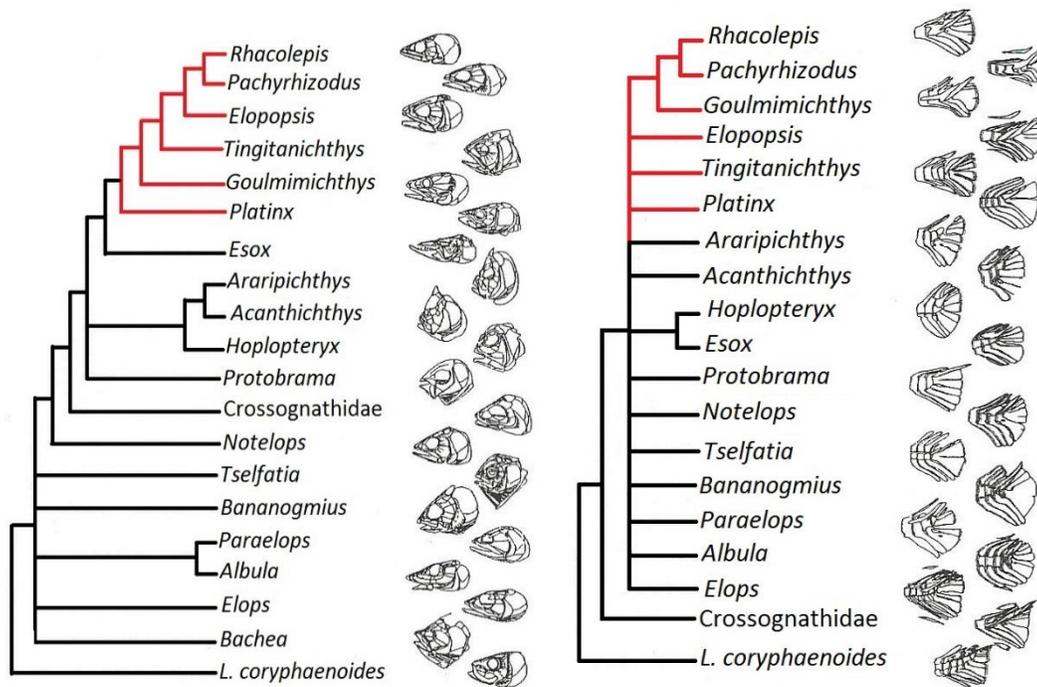


Figura 4. Filogenia propuesta por Cavin (2001: fig. 17 b, c, p. 531) con base en las características de los cráneos y de las aletas caudales. Las líneas en rojo señalan a los géneros de la familia Pachyrhizodontidae.

En 2008, Arratia registró a los Crossognatiformes más antiguos, en el Oxfordiano de Chile. Asimismo, Arratia (2010) realizó un análisis filogenético en donde muestra que el orden Crossognathiformes es monofilético y que las características que para Forey (1977) eran sinapomórficas para los Pachyrhizodontiformes, los son también para los Crossognathiformes. Sin embargo, menciona que los paquirizodontoideos se conocen por muchas especies que se encuentran dentro de las familias Pachyrhizodontidae y Notelopidae, con una amplia distribución geográfica y temporal (Figura 5), las que son incompletamente conocidas.

Del Albiano de Europa, se describió *Elopopsis* de Yugoslavia, Checoslovaquia e Inglaterra (Taverne, 1976); *Pachyrhizodus* de Inglaterra (Forey, 1973); y *Rhacolepis* de Inglaterra (Patterson, 1967) y de Italia (Sorbini 1976). Wiffen (1983) describió al género *Pachyrhizodus* en Queensland, Australia y en 1985, Günther describió a *Pachyrhizodus salmoneus* de Francia.

En el Aptiano de Alemania se encuentra *Greenwoodella* (Taverne 1991, 1993).

Arambourg (1954) registró a *Histiothrissa* en el norte de Marruecos (Cenomaniano), género que actualmente lleva el nombre de *Tingitanichthys*.

En el Turoniano de Colombia se registraron cinco ejemplares pertenecientes a la familia Pachyrhizodontidae, cuatro de estos, asignados a una nueva especie de *Goulmimichthys*: *G. gasparini* y el quinto ejemplar fue referido a la nueva especie *Pachyrhizodus etayoi* (Páramo-Fonseca, 2001).

Blanco y Cavin (2003) registraron a los géneros *Rhacolepis* y *Notelops* en el Albiano de Nuevo León y Alvarado-Ortega *et al.* (2008) a *Michin csernai* de Puebla.

Solo en el Turoniano, se registra a *Goulmimichthys* de Goulmima, África (Arambourg, 1954; Cavin, 1995, 2001) y a *Goulmimichthys roberti* de Nuevo León (Blanco, 2002). Recientemente, *Aquilopiscis wilsoni* fue descrito por Cumbaa y Murray (2008) en el Turoniano de Lac des Bois, Canadá.

Wiffen (1983) también registró a *Pachyrhizodus* en el Maastrichtiano-Campaniano de Australia y Nueva Zelanda. Taverne (2008) describió a *Nardopiscis cavini* del Maastrichtiano–Campaniano en Nardo, Italia. Algunos géneros representativos como *Pachyrhizodus*, se han registrado en depósitos maastrichtianos de Estados Unidos (Cavin, 1997) y el género *Tingitanichthys* en Alemania e Inglaterra (Leriche, 1929; Taverne, 1996).

Otros ejemplares de paquirizodóntidos se han encontrado en el Cerro de la Virgen, Tlaxiaco, Oaxaca del Berriasiano (Applegate y Comas, 1980) y en las canteras cercanas a Múzquiz, en Coahuila, con una edad del Turoniano (Blanco y Cavin 2003), los cuales no han sido identificados a nivel de género.

Bartholomai (2012), realizó una revisión y la re-descripción de la especies *Pachyrhizodus basalis* y *P. marathonensis*, colectadas en Queensland, Australia y propone a la nueva especie *P. grawi* por presentar infraorbitales más angostos y pequeños que otros paquirizodóntidos y por tener el diámetro de la órbita mayor.

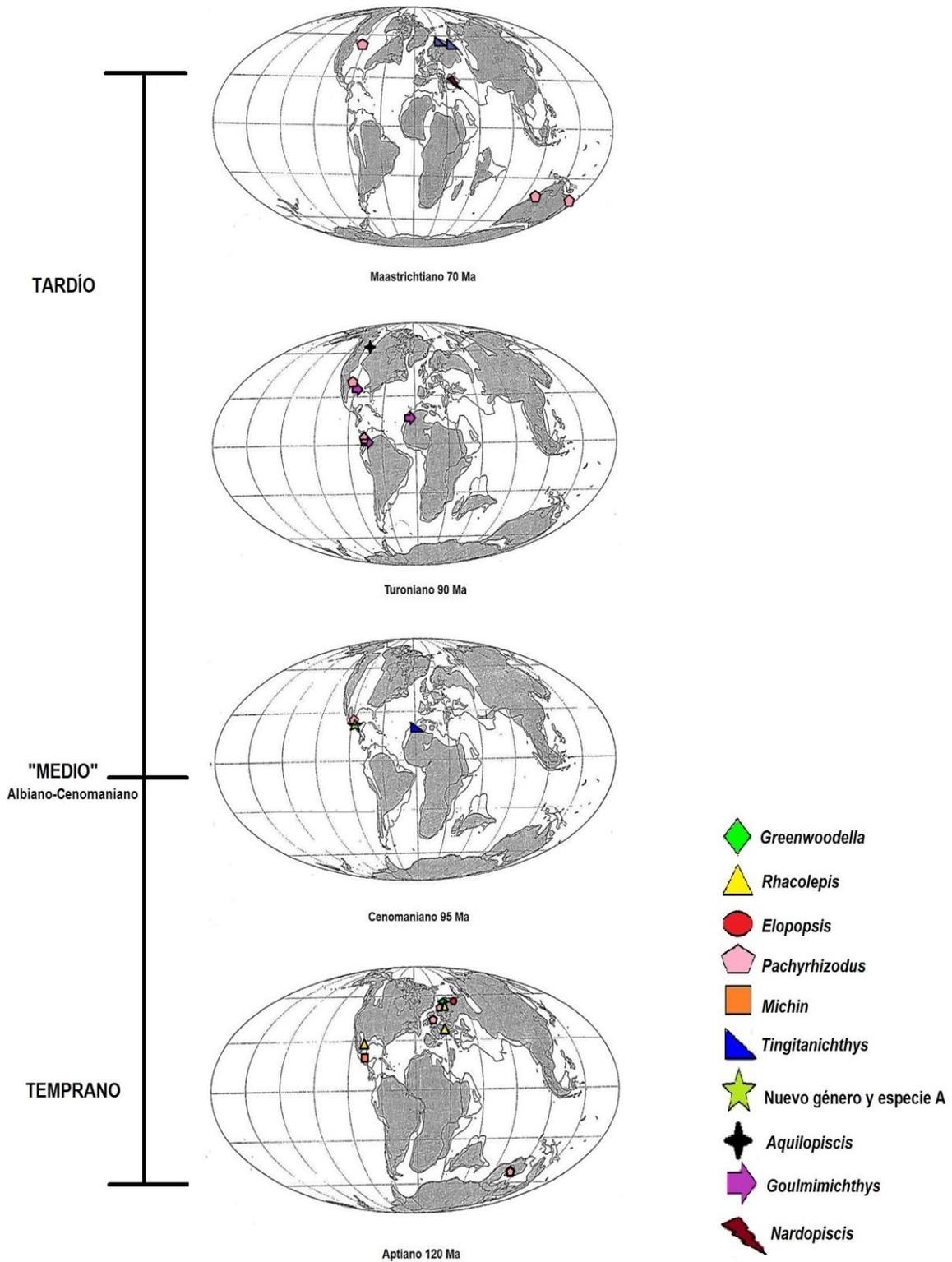


Figura 5. Distribución geográfica de la familia Pachyrhizodontidae durante el Cretácico. Mapas modificados de Smith, *et al.*, (1994).

## JUSTIFICACIÓN

La familia Pachyrhizodontidae tuvo una amplia distribución en el Mar de Tetis durante el Cretácico y se encuentra principalmente representada por el género *Pachyrhizodus*; sin embargo, debido a que a las descripciones de varias de las especies son incompletas, porque están basadas en fragmentos de mandíbulas o dientes aislados, se tiene poca información de la anatomía del resto del cuerpo. Esto ha conducido a la designación errónea de nuevas especies y ha creado problemas de sinonimia, además de que las relaciones filogenéticas de la familia no están establecidas. Por lo anterior, es importante realizar una revisión taxonómica del grupo, que permita dar una idea más representativa del contenido del grupo y que a la vez, sirva para recopilar caracteres morfológicos y proponer hipótesis de interrelación dentro de la familia y con otros grupos de peces teleósteos.

## **OBJETIVO GENERAL**

Realizar la revisión taxonómica de la familia Pachyrhizodontidae en México, a través del estudio de los peces paquirizodóntidos depositados en distintas colecciones del país, para proponer hipótesis de interrelación del grupo.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Describir los peces paquirizodóntidos de la cantera Muhi (Albiano-Cenomaniano) de Zimapán, Hidalgo, para conocer su diversidad en la localidad.
- Examinar los peces paquirizodóntidos de Puebla (Albiano), depositados en la Colección Nacional de Paleontología (UNAM), para compararlos con los peces de la cantera Muhi.
- Reconocer los peces paquirizodóntidos de Nuevo León, a través de la revisión de la bibliografía, para compararlos con los peces del centro de México.
- Ubicar dentro de la familia Pachyrhizodontidae, los taxones estudiados, a través de un análisis cladístico.

## MATERIAL Y MÉTODOS.

Se estudiaron cuatro ejemplares provenientes de la cantera Muhi de Zimapán, Hidalgo, depositados en el Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH). Asimismo, se revisó la colección del Museo de Paleontología en busca de nuevos ejemplares y se realizaron colectas adicionales; sin embargo no se encontraron más peces paquirizodóntidos.

UAHMP-600 fue colectado en el año 1998, cuando se realizó la primera exploración a la cantera Muhi. Los ejemplares restantes UAHMP-1205, UAHMP-3759 y UAHMP-3851, se encontraron en dos diferentes colectas durante el 2012.

Se revisaron los peces paquirizodóntidos de Puebla, depositados en el Museo “Ma. Carmen Perrilliat”, del Instituto de Geología (IGM) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM); los peces de la localidad Vallecillos (Turoniano) de Nuevo León, a través de la literatura relacionada y los peces de Niobrara Chalk (Cenomaniano–Turoniano) de Kansas depositados en el Museo de Historia Natural, Colección Paleontológica de Vertebrados de la Universidad de Lawrence, Kansas (KUVP).

### Material examinado:

Los ejemplares Cretácicos examinados como parte del presente estudio se enlistan a continuación.

Ejemplares utilizados para comparación y análisis filogenético: IGM-9028, IGM-9029, IGM-9030, IGM-9031, IGM-9032, IGM-9033, IGM-9034, KUVP-61654, KUVP-12003, KUVP-65615, KUVP-65145 (VP-2189), KUVP-300, *Aquilopiscis wilsoni*, *Elopopsis crassus*, *Elopopsis microdon*, *Goulmimichthys arambourgi*, *Goulmimichthys roberti*, *Goulmimichthys gasparini*, *Greenwoodella tockensis*, *Nardopiscis cavini*, *Pachyrhizodus basalís*, *Pachyrhizodus caninus*, *Pachyrhizodus dibleyi*, *Pachyrhizodus etayoi*, *Pachyrhizodus grawii*, *Pachyrhizodus magnus*, *Pachyrhizodus marathonensis*, *Pachyrhizodus megalops*, *Pachyrhizodus minimus*, *Pachyrhizodus salmoneus*, *Pachyrhizodus subulidens*, *Platinx macropterus*,

*Rhacolepis buccalis*, *Tingitanichthys heterodon*, *Leptolepis*, *Varasichthys*, *Crossognathus*, *Chongichthys*, *Apsopelix*, *Notelops*.

### **Métodos para el estudio taxonómico**

El estudio taxonómico de los peces paquirizodóntidos comenzó con la preparación y limpieza de los ejemplares de la cantera Muhi, con apoyo de herramientas como: navajas marca Trupper, agujas de disección y pinceles, para retirar el sedimento. Después de haber sido preparados los ejemplares, se tomaron fotografías con una cámara digital marca Sony. Asimismo, se realizaron observaciones y dibujos de los peces, con ayuda de un microscopio estereoscópico marca Leica, con un aditamento de dibujo.

En el caso de las ilustraciones de los peces de la cantera Tlayúa de Puebla, depositados en la UNAM, se revisaron los ejemplares tipo de *Michin csernai* y se realizaron dibujos con un microscopio estereoscópico marca Zeiss. Se realizaron visitas al Instituto de Geología de la UNAM para revisar los siete ejemplares con números de catálogo (IGM-9028 a 9034) de la cantera Tlayúa, Puebla, asignados al género y especie *Michin csernai*, gracias a la revisión se reinterpretaron algunos caracteres que se ven reflejados en la diagnosis y el análisis filogenético.

En el mes de noviembre del 2013 se realizó una estancia en la Universidad de Lawrence, Kansas, para revisar y comparar los ejemplares de la familia Pachyrhizodontidae de la formación Niobrara Chalk (Cretácico Superior), depositados en el Museo de Historia Natural, Colección Paleontológica de Vertebrados de la Universidad de Lawrence, Kansas (KUVF); se muestran en el Anexo 10.

Se revisó un total de 145 ejemplares, de los cuales 82 se encuentran catalogados como *Pachyrhizodus* sp., 19 como *Pachyrhizodus caninus*, 41 como *Pachyrhizodus minimus* y tres como *Pachyrhizodus leptopsis*. La mayoría de los ejemplares revisados corresponden a fragmentos de mandíbulas o vertebras aisladas (Ver Anexo 13).

Con base en la revisión de los ejemplares de México, de Kansas y de la literatura relacionada, se elaboraron en total 60 ilustraciones, de algunas regiones del cráneo y cuerpo para hacer las comparaciones entre taxones. Con excepción de dos ilustraciones (KUVP-16154 asignado a *P. caninus* y KUVP-65615 asignado a *P. leptopsis*) que se hicieron con base en fotografías de los peces de Niobrara Chalk, todas las figuras fueron elaboradas por la autora de esta tesis. Estas ilustraciones ayudaron a llevar a cabo las descripciones de los taxones y la asignación taxonómica de los ejemplares de la cantera Muhi.

Se realizó una comparación de las aletas caudales que tienen escudos en la parte dorsal y ventral, para observar la fusión de los hipurales y uroneurales. Se realizaron comparaciones de las especies de los géneros de paquirizodóntidos con más afinidades a los ejemplares de Zimapán (*Pachyrhizodus* y *Goulimimichthys*) así como una verificación de las formas del cuerpo de algunos taxones (UAHMP-3851, *Pachyrhizodus* sp., *Pachyrhizodus minimus*, *Goulimimichthys*, *Michin*, *Elopopsis*, *Rhacolepis*, *Tingitanichthys* y *Platinx*) para revisar el punto de origen de las aletas y el tamaño y forma del cuerpo. A cada ilustración se le colocó la abreviatura de cada hueso identificado.

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO.

A partir de las revisiones de los ejemplares de Kansas, Tlayúa, Nuevo León e Hidalgo y con el apoyo de los trabajos realizados por Cavin (2001), Arratia, (2008) y Arratia y Tischlinger, (2010) se construyó una matriz de taxones y sus caracteres. Los caracteres tomados de Cavin (2001) son: caracteres 1, 3 a 6, 9 a 14, 19 a 22, 24 y 25, 35 a 39, 42, y 86 y de Arratia, (2008), Arratia y Tischlinger, (2010): caracteres 2, 7 y 8, 16 a 19, 23, 26, 33, 46 a 65, 84 y 85, 88 y 89. La matriz de datos se presenta en el Anexo 1.

Se seleccionó como grupo externo a *Leptolepis coryphaenoides* (Jurásico Inferior) y a los taxones pertenecientes al orden Crossognathiformes, como grupo interno: *Varasichthys* Arratia, 1982; *Crossognathus* Cavin, 2005; *Chongichthys* Arratia, 1981; *Apsopelix* Yabumoto, 2012; *Notelops* Forey, 1977; todos fósiles.

Presentan características sinapomórficas en el cráneo como: cresta supraoccipital bien desarrollada, paraesfenoides sin dientes, retroarticular excluido de la faceta del cuadrado (Cavin, 2001) y a todos los géneros pertenecientes a la familia Pachyrhizodontidae: *Rhacolepis* Agassiz, 1841; *Pachyrhizodus* Dixon, 1850; *Elopopsis* Heckel, 1856; *Greenwoodella* Taverne, 1973; *Platinx* Taverne, 1980; *Goulmimichthys* Cavin 1995; *Tingitanichthys* Taverne, 1996; *Michin* Alvarado-Ortega *et al.*, 2008; *Nardopiscis* Taverne 2008 y *Aquilopiscis* Cumbaa y Murray 2008; incluidos los ejemplares de la cantera Muhi.

El análisis filogenético se realizó en el programa TNT (Tree Analysis Using New Technology) (Goloboff *et al.*, 2008) (versión 1.1) para 32-bits, sistema operativo Microsoft Windows (Goloboff y Nixon, 2003). La matriz de caracteres se construyó usando el programa WINCLADA (versión 1.00) para 32-bits, sistema operativo Microsoft Windows. Todos los caracteres se trataron, sin peso, desordenados y se consideraron independientes uno del otro.

Se obtuvo un total de 89 caracteres y 30 taxones, con base en los trabajos realizados por Cavin (2001), Arratia (2008) y Arratia y Tischlinger (2010), y se propusieron 32 nuevos caracteres con base en las revisiones realizadas. Se efectuaron dos análisis filogenéticos, utilizando diferentes conjuntos de caracteres: uno solo con caracteres del cráneo y el otro incluyendo caracteres del cráneo y del esqueleto axial; para cada uno se obtuvo un árbol de consenso estricto.

Se utilizó el programa TNT (Goloboff *et al.* 2003, 2008) para la búsqueda heurística de soluciones óptimas, siguiendo el método propuesto para menos de 100 taxones (Goloboff, 1999): creación de árboles de Wagner con secuencias de adición al azar de los taxones o RAS (“Random Addition Sequences”), con combinación de permutaciones de ramas tipo TBR (“Tree Bisection Reconnection”). Para ambos análisis se realizaron 1000, 000 RAS + TBR, y en cada réplica se almacenaron 10 árboles. Este método permite evaluar óptimos locales en distintos puntos de inicio, y con ello “saltar” entre posibles islas de árboles, y eventualmente encontrar el óptimo global (Goloboff, 1996, 1999).

En los cladogramas óptimos se mapearon utilizando TNT (Nixon, 1999), los caracteres sinapomórficos y autapomórficos, además se calcularon los índices

de consistencia (grado de homoplasia) y retención (grado de sinapomorfía aparente) para cada árbol. Finalmente se realizó el consenso estricto para resumir la información no contradictoria de los grupos monofiléticos presentes.

Para estimar el soporte de grupos, se utilizó TNT, se realizó el método de remuestreo, con el criterio de Bootstrap y el soporte de Bremer (Goloboff, 1999; Goloboff y Farris, 2001)

El Bootstrap está basado en intervalos de confianza estadística que revelan la frecuencia con la que un nodo es encontrado en reconstrucciones aleatorias del mismo set de datos, seleccionando caracteres desde un subyacente universo de posibilidades (Freudenstein y Davis, 2010). Mediante este proceso se realizaron 1000 réplicas, que fueron analizadas en la búsqueda más parsimoniosa.

El soporte de los nodos se midió, utilizando el índice de soporte de Bremer (Bremer 1988, 1994), se calculó forzando búsquedas heurísticas en las que los árboles guardados tuvieran cada vez un número de pasos mayor que el de los árboles más parsimoniosos previamente encontrados. Es decir, forzando que las nuevas búsquedas den árboles cada vez menos parsimoniosos. De esta manera, los clados que habiendo aparecido en la búsqueda inicial desaparecen al aumentar en un paso la longitud final del árbol, se consideran clados poco apoyados (y vendrían determinados por un valor de 1). Por el contrario, aquellos clados que siguen recuperándose independientemente del número de pasos que añadamos (2, 3, 4 más), se consideran clados robustos (y vendrían apoyados respectivamente por valores de 2, 3 y 4 respectivamente).

**Abreviaturas Institucionales:** IGM, Colección Nacional de Paleontología, Museo “Carmen Perrilliat”, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México; **KUVP**, Division of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence, Kansas, Estados Unidos; **UAHMP**, Museo de Paleontología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

Lista de abreviaturas utilizadas en este trabajo, basadas en Cavin (2001) y Schultze (2008).

Abreviatura	
<b>Al</b>	Alvéolo
<b>An-Ar</b>	Angulo-Articular
<b>Asp</b>	Autoesfenótico
<b>Art. f</b>	Faceta articular
<b>Brstg</b>	Radios branquióstegos
<b>Chon. b</b>	Hueso condral
<b>Cl</b>	Cleitrum
<b>D (L. D, R. D)</b>	Dentario, (dentario izquierdo, dentario derecho)
<b>D. sc</b>	Escudo dorsal
<b>Deth</b>	Dertmetmoide
<b>Dsp</b>	Dermoesfenótico
<b>Ent</b>	Entopterigoide
<b>Ep</b>	Epural
<b>Exc</b>	Extraescápula
<b>Fr=Pa</b>	Frontal= Parietal (Schultze, 2008).
<b>Hy</b>	Hiomandíbula
<b>H</b>	Hipurál
<b>lo</b>	Infraorbital
<b>lo. Int</b>	Infraorbitales interdigitados
<b>lop</b>	Interopérculo
<b>l.p.t</b>	Diente interno de la premaxila
<b>M. c</b>	Cartílago de Meckel
<b>Mx</b>	Maxila
<b>Op</b>	Opérculo
<b>Orb</b>	Orbitosfenoide
<b>Pa=Ppa</b>	Parietal=Postparietal (Schultze, 2008).

<b>Par</b>	Parasfenoides
<b>PHY</b>	Parhipural
<b>Pect. fin;</b>	Aleta pectoral
<b>Pop</b>	Preopérculo
<b>Pto</b>	Pterótico
<b>Ptt</b>	Posttemporal
<b>PU</b>	Preural
<b>Q</b>	Cuadrado
<b>Rar</b>	Retroarticular
<b>Scl</b>	Supracleitro
<b>Scl. r</b>	Anillo esclerótico
<b>Smx</b>	Supramaxila
<b>So</b>	Hueso supraorbital
<b>Sy</b>	Simpléctico
<b>T</b>	Diente
<b>T. b</b>	Base del diente
<b>U</b>	Centro Ural
<b>UR</b>	Uroneural
<b>V</b>	Vértebra
<b>V. sc</b>	Escudo caudal ventral

## RESULTADOS

### 1. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Los cuatro ejemplares estudiados UAHMP-600 y UAHMP-1205, UAHMP-3759 y UAHMP-3851, constan principalmente de la cabeza y aletas pectorales; El ejemplar UAHMP-3851 es el único que está completo, mostrando incluso la aleta caudal. Todos ellos presentan características diagnósticas de la familia Pachyrhizodontidae, por lo cual fueron asignados a este taxón. La posición taxonómica y la diagnosis se muestran a continuación.

**Clase** ACTINOPTERYGII Cope, 1887

**Infraclase** TELEOSTEI sensu Arratia, 1999

**Orden** CROSSOGNATHIFORMES sensu Arratia, 2008

**Suborden** PACHYRHIZODONTOIDEI Forey, 1977

**Familia** Pachyrhizodontidae Cope, 1872.

**SUBORDEN PACHYRHIZODONTOIDEI** (sensu Forey, 1977).

**Diagnosis.** Peces paquirizodontoideos, de cuerpo fusiforme; con boca terminal y mandíbulas grandes; frontales grandes; dermoetmoide grande; parietales pequeños; rama parietal del canal sensorial del supraorbital ausente; nasales cortos y tubulares; supraoccipital pequeño con una cresta bien desarrollada; supratemporal grande; fosa posttemporal cerrada; orbitoesfenoide y basiesfenoide presentes; cóndilo occipital formado por el basioccipital; paraesfenoides sin dientes o proceso basipterigoide; autoesfenótico producido lateralmente como una espina prominente; supraorbital ancho en la parte posterior y alargado en la parte anterior; primer infraorbital alargado y delgado; segundo y tercer infraorbitales fusionados, más pequeños que el primero; cuarto y quinto infraorbitales anchos, no fusionados; anillo esclerótico muy marcado; hiomandíbula con cabeza articulada simple; palatino corto; con una sola fila de dientes de forma curva, más largos que los presentes en la maxila; premaxila con un proceso dorsal pequeño; maxila larga con una cabeza articular simple y una sola hilera de

aproximadamente 35 dientes de forma curva y puntiaguda, los dientes anteriores son pequeños y se presentan juntos; un diente interno largo y puntiagudo en la premaxila; una supramaxila; ancha en la porción posterior y delgada en la parte anterior; mandíbula inferior con angulo-articular y retroarticular; dentario alargado y ancho; angulo-articular formando un proceso postarticular bien desarrollado; aparato opercular completo, preopérculo en forma triangular, con un brazo dorsal; interopérculo, opérculo, subopérculo presentes; supracleitro largo y curvo; cleitro con brazo dorsal curvo, márgenes posterior y anterior paralelos y margen posterior cóncavo; radios branquióstegos numerosos; aleta pectoral compuesta por 13 radios.

#### **FAMILIA PACHYRHIZODONTIDAE** (sensu Forey, 1977).

**Diagnosis.** Peces teleósteos primitivos con la cubierta del cráneo ancha y convexa en la región ótica; sin comisura cerrada en el etmoide; margen del hueso frontal [= parietal; Schultze, 2008] excavado por encima de la espina del autoesfenótico; parietales pequeños y separados por el supraoccipital; fosa subtemporal ausente; intercalar pequeño que no alcanza el proótico; foramen trigeminal que se abre directamente hacia la órbita; miodomo abierto posteriormente; paraesfenoides profundo debajo de la región ótica; palatino corto; ectopterigoide con dientes; mandíbula inferior con angulo-articular y retroarticular; dentario con una sola hilera de dientes; placa gular ausente.

## Nuevo género y especie A

(Figuras 6 a 8)

**Diagnosis.** Pez paquirizodóntido con la presencia de los caracteres únicos: infraorbitales 1 y 2 fusionados (1+2), presenta interdigitaciones a lo largo del hueso; infraorbitales 3, 4 y 5 (3+4+5) con interdigitaciones, formando un hueso amplio que cubre parte del preopérculo; huesos del techo craneano fuertemente ornamentados; supramaxila larga y delgada, abarca una longitud equivalente al 10% de la longitud total de la maxila; con la combinación de caracteres: posttemporal y pterótico bien desarrollados; órbita pequeña y anillo esclerótico parcialmente cerrado; hiomandíbula con cabeza articular simple y pequeña, ligeramente inclinada en la parte media del brazo hacia la región posterior del cráneo; dientes de la premaxila, maxila y dentario fuertemente ornamentados con al menos cinco estriaciones longitudinales; dentario con una prolongación anteroventral reducida.

**Holotipo:** Ejemplar UAHMP-600 (Figura 6 y 8); pez en vista lateral, que consta de la cabeza, las aletas pectorales, y algunas vértebras; el esqueleto axial no está preservado. En la región posteroventral de la cabeza se observa parte del tracto digestivo. La longitud cefálica es de 150 mm.

### Observaciones:

El ejemplar UAHMP-600 se encuentra incluido en resina cristal, por lo que se pueden observar ambos lados. La descripción de este taxón está basada en ambos lados del ejemplar.

## DESCRIPCIÓN

### Bóveda craneana

El cráneo está preservado en vista lateral (Figuras 6 y 8), los huesos se encuentran completamente ornamentados con estriaciones paralelas; la porción rostral es alargada y poco profunda; la extraescápula grande y alargada, como en

la mayoría de los miembros de la familia. La superficie del hueso presenta estriaciones en forma radiada, comenzando en el centro del mismo. El borde dorso-posterior se encuentra en contacto con el posttemporal. En la porción ventral se observa un borde que corre a lo largo del hueso y probablemente representa el canal sensorio de la línea lateral; el hueso frontal = parietal (Schultze, 2008) es alargado y se ensancha hacia la parte posterior; el parietal = post-parietal (Schultze, 2008) es un hueso pequeño con forma rectangular. No es posible observar si ambos parietales están separados por el supraoccipital, o no lo están. El autoesfenótico está producido lateralmente como una espina muy prominente. El pterótico tiene forma rectangular y presenta una rama o espina posteroventral a nivel de la faceta articular del hueso hiomandibular. El borde dorsal del pterótico está en contacto con la extraescápula. El paraesfenoides es un hueso alargado y delgado que no presenta dientes. Se observa un anillo esclerótico robusto, parcialmente cerrado, que rodea al ojo, contrario a lo que sucede en otros géneros de la familia.

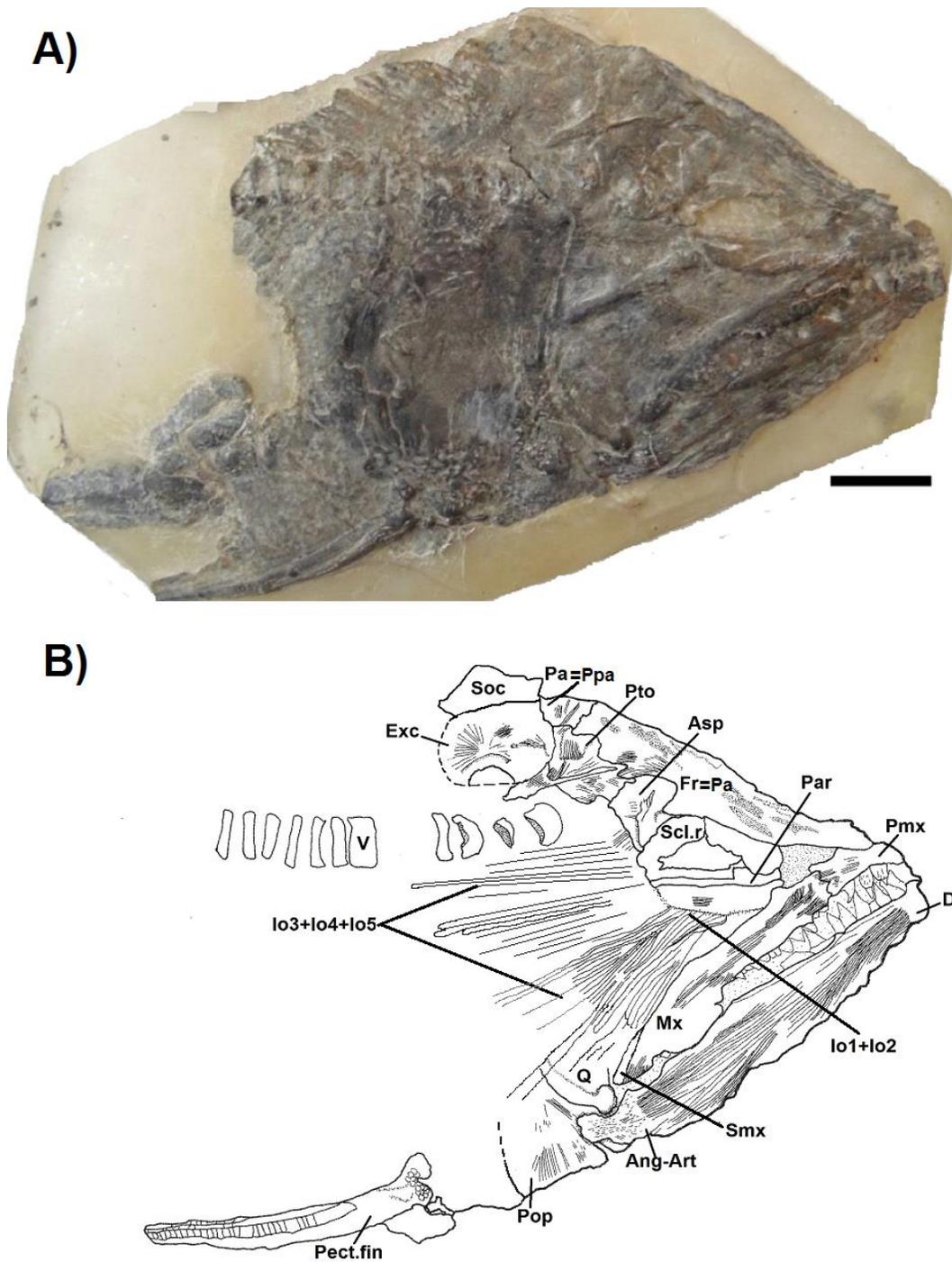


Figura 6. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral derecha del ejemplar UAHMP-600. Escala = 20 mm.

### Mandíbula superior

La premaxila es ancha y corta, con forma rectangular y no se observa un proceso ascendente; se observan algunas estriaciones en la superficie del hueso; presenta una hilera de aproximadamente 10 dientes largos y ligeramente curvos; el diente interno característico de paquirizodóntidos, es más largo y curvo que los anteriores, aproximadamente dos veces el tamaño y se localiza en la parte media del borde ventral. En la punta de todos los dientes se observan ornamentaciones en forma de estrías longitudinales. La presencia de estriaciones en los dientes de ambas mandíbulas es un carácter que no se había descrito en otros géneros de la familia; sin embargo, en la revisión que se hizo de los caracteres de *Michin scernai* del Albiano de Puebla (Alvarado-Ortega *et al.*, 2008), se encontró que en los dientes de la maxila del holotipo IGM-9028 existen estriaciones similares a las del Nuevo género y especie A, carácter que no fue mencionado por los autores (Figura 7).

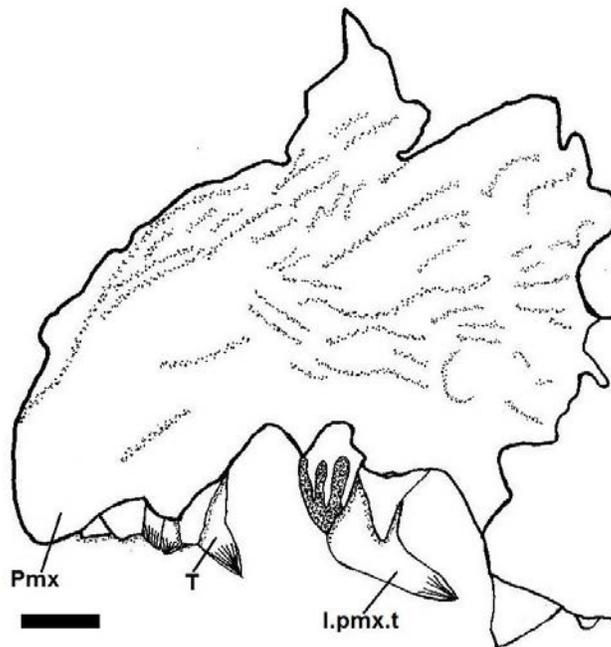


Figura 7. Premaxila del ejemplar UAHMP-600, se muestra la ornamentación de los dientes. Escala = 10 mm

La maxila es de forma aproximadamente rectangular y se ensancha hacia la porción posterior; se observan ornamentaciones rectas y paralelas que corren a lo largo del hueso; presenta una sola hilera de aproximadamente 20 dientes rectos, del mismo tamaño que los de la premaxila; los dientes posteriores se encuentran más cercanos unos de otros y son más anchos que los anteriores. Cada diente presenta de 2 a 3 estriaciones muy marcadas que lo ornamentan de manera evidente. Esta característica no ha sido descrita en otros paquirizodóntidos; sin embargo, en la descripción de *Aquilopiscis wilsoni* (Cumbaa y Murray, 2008), los autores muestran una ornamentación similar en los dientes del ectopterigoide. La supramaxila es corta y alargada, en forma de barra; ocupa el 10% de la longitud total de la maxila, en el borde dorso-posterior de la misma.

### **Mandíbula inferior**

El dentario es rectangular, con la misma profundidad a todo lo largo, no se observa un proceso coronoide; presenta una sola hilera de 10 dientes cónicos y ligeramente curvos hacia atrás, más grandes que los dientes de la maxila. El hueso presenta líneas de ornamentación en la parte anterior e inferior, y no presenta ornamentación en la parte media superior (Figura 8); mide aproximadamente dos tercios de la longitud de la cabeza y presenta una ligera prolongación anteroventral que es característica del género *Pachyrhizodus*.

El ángulo-articular tiene un proceso post-articular bien desarrollado; sin embargo, no se observa la sutura de este hueso con el dentario. Tampoco se observa el retroarticular.

### **Serie circumorbital**

La serie circumorbital comprende un hueso supraorbital, cinco huesos infraorbitales fusionados en dos grandes placas. El supraorbital tiene forma triangular, con una porción ventral ancha, en contacto con el primer infraorbital (lo1). Los Infraorbitales 1 (lagrimal) e lo2 están fusionados (lo1+lo2), formando un hueso rectangular delgado, que constituye la parte anteroventral de la órbita. Los

lo3, lo4 e lo5 (lo3+lo4+lo5) se encuentran fusionados, formando un gran hueso de forma rectangular detrás de la órbita, que se extiende más allá del borde del preopérculo. Cada infraorbital presenta interdigitaciones angostas y tenues, que corren a lo largo del hueso. Durante la revisión de los ejemplares de Niobrara Chalk (KUVP-300 y KUVP-36032), asignados a *Pachyrhizodus minimus* (Figura 32), y mediante la revisión bibliográfica de *Goulimimichthys arambourgi* (Figura 27A), *Pachyrhizodus salmoneus* (Figura 12B), *Pachyrhizodus etayoi* (Figura 28C), y del Crossognathiforme *Crossognathus sabaudianus*, se observó que existen interdigitaciones anchas en la mitad posterior de los infraorbitales lo3, lo4 y lo5, las cuales son diferentes a las presentes en el Nuevo género y especie A, que las presenta tenues, angostas y que corren a largo del hueso. Además de presentar interdigitaciones en el infraorbital lo3 + lo4 + lo5, el Nuevo género y especie A, las presenta en los infraorbitales lo1 + 2 (Figura 6 y 8), carácter único dentro de los géneros de la familia Pachyrhizodontidae.

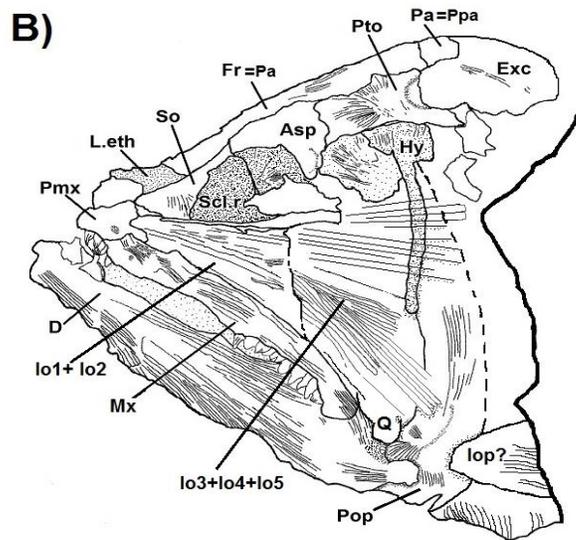


Figura 8. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral izquierda del ejemplar UAHMP-600. Escala = 20 mm.

### Serie hiopalatina

El hiomandibular presenta una cabeza articular simple y ancha; la región ventral es larga y angosta. El cuadrado es de forma triangular, con un cóndilo articular grande. Los demás huesos de la serie no se observan porque están cubiertos por los infraorbitales, así que la descripción se restringe a los huesos que se observan.

### **Serie opercular**

La serie opercular no se observa claramente en ambos lados del ejemplar, debido a que está cubierta por los infraorbitales y a que existe sedimento que no fue posible remover sin dañar al ejemplar; sin embargo, es posible observar que el brazo dorsal es angosto y la región ventroposterior del brazo ventral no se ensancha como en otros paquirizodóntidos. Se observan al menos tres ramas del canal sensorio en la porción ventral del hueso. La superficie está completamente ornamentada con estriaciones longitudinales. Cubriendo parcialmente la región ventroposterior del preopérculo se observa un hueso fragmentado que posiblemente corresponda al interopérculo; la superficie se encuentra ornamentada con estriaciones que corren en dirección contraria a las del preopérculo. El subopérculo y el opérculo no se observan.

### **Cintura y aleta pectoral**

Después de la preparación química y mecánica del ejemplar y de su inclusión en resina, algunos fragmentos del cleitro y supracleitro se perdieron; sin embargo, antes de este proceso se podía observar sólo la porción ventral del cleitro, con una forma triangular; el borde dorso-posterior está cubierto por el supracleitro (no ilustrado), el cual es un hueso recto, alargado y delgado que presenta pequeñas ornamentaciones paralelas en el extremo ventroposterior. La aleta pectoral consta de 10 radios segmentados; debido a que la aleta está incompleta, no se puede determinar si los radios se ramifican. Sólo se observa un hueso radial distal con forma rectangular.

### **Columna vertebral**

A partir del borde posterior de la hiomandíbula se observan 44 vértebras abdominales angostas bien osificadas, con una altura de 10 mm, en la superficie lateral de los centros abdominales no se observan crestas o surcos que la ornamenten. Se notan algunos restos de los arcos neurales en la región medio dorsal del centro abdominal, los cuales aparentan ser delgados; la impresión de

algunas espinas neurales se observa en la parte posterior de la cabeza y a lo largo de la serie vertebral (no ilustrado).

## DISCUSIÓN TAXONÓMICA

Para llegar a una asignación taxonómica se comparó la forma, tamaño y posición de los huesos del cráneo del ejemplar UAHMP-600 (Figura 6) con otros géneros de la familia (Figura 27).

A pesar de que el ejemplar UAHMP-600 solo consta de la cabeza, aletas pectorales y la parte anterior de la columna vertebral, presenta ciertas características diagnósticas de la familia Pachyrhizodontidae, las cuales incluyen: hueso frontal (= parietal) largo con margen incrustado sobre la espina autoesfenótica; paraesfenoides sin dientes; infraorbitales fusionados; diente interno de la premaxila presente; una supramaxila alargada; angulo-articular formando un proceso post-articular bien desarrollado. Por lo anterior, el ejemplar UAHMP-600 se asignó a la familia Pachyrhizodontidae y a un nuevo género y a una nueva especie.

Es importante mencionar que aunque hasta ahora solo se ha encontrado un ejemplar incompleto (UAHMP-600) de este taxón en la cantera Muhi, el estudio de los huesos del cráneo del ejemplar permitió la asignación taxonómica, sobre todo por la comparación que se realizó con los otros géneros de la familia.

El Nuevo género y especie A se relaciona principalmente con los géneros *Rhacolepis* (Figura 26A), *Goulmimichthys* (Figura 26D) y *Pachyrhizodus* (Figura 26E). En particular con *Rhacolepis* comparte las siguientes características: órbita pequeña, forma y tamaño de la serie opercular, tamaño y forma del ángulo-articular y dentición en una sola hilera. Se relaciona con *Pachyrhizodus* (Figura 26E) porque presenta una prolongación anteroventral en el dentario, y con *Goulmimichthys* (Figura 26D) porque que ambos géneros presentan infraorbitales interdigitados cubriendo gran parte del preopérculo, a diferencia de los demás pachyrhizodontidos.

Los caracteres únicos de la familia Pachyrhizodontidae que permitieron asignar al ejemplar UAHMP-600 a un nuevo género y especie incluyen: presencia de una fusión entre los infraorbitales lo1+lo2 y entre los infraorbitales lo3+lo4+lo5; presencia de interdigitaciones en los dos infraorbitales, las cuales se extienden

desde el borde anterior y alcanzan el borde posterior y la presencia de ornamentaciones en todos los huesos del techo craneano.

El Nuevo género y especie A se diferencia de *Elopopsis* (Figura 26B) y *Nardopiscis* (Figura 26G) porque en estos dos géneros, los infraorbitales  $lo_2+lo_3$ , no están fusionados, además de que los huesos son más cortos que en UAHMP-600. Con respecto a los géneros *Greenwoodella* (Figura 26H) y *Aquilopiscis* (Figura 26F), la principal diferencia con el nuevo género y especie, es que estos géneros no presentan dientes en la premaxila y maxila; el taxón de la cantera Muhi, los presenta de manera uniforme en la mandíbula. Es importante mencionar que el nuevo género y especie no presenta ninguna característica similar con el género *Platinx* (Figura 26I).

El Nuevo género y especie A es similar a *Rhacolepis*, *Pachyrhizodus* y *Goulimimichthys*; sin embargo, exhibe los siguientes caracteres que son diagnósticos para este nuevo taxón: cráneo fuertemente ornamentado; anillo esclerótico pronunciado; dientes con dos o tres estriaciones longitudinales; infraorbitales anteriores (1+2) y posteriores (3+4+5) fusionados e interdigitados; supramaxila pequeña y delgada, maxila curva en la parte posterior; dentario con una prolongación anteroventral en el dentario; estos caracteres lo separan de los otros géneros y permiten asignarlo a un nuevo género y nueva especie.

### ***Pachyrhizodus* Dixon 1850**

#### **Diagnosis enmendada (Forey, 1977).**

Pez pachyrhizodóntido en el que el cráneo está marcado por una depresión frontal, dermetmoide ancho, fosa dilatatoria con una base posteriormente; pterótico no producido en espina; exoccipitales encontrándose sobre pero no debajo del foramen magnum; elementos endocondrales de la región ótica del cráneo unidos por suturas interdigitadas; no hay fenestra entre el autoesfenótico y pterótico; foramen de la arteria orbital y la abertura posterior del canal jugular en contacto con la cara lateral del prootico; borde oral de la maxila recto; sínfisis con prolongación anteroventral del dentario; ceratohial anterior con o sin fenestra; infraorbitales posteriores interdigitados, usualmente muy anchos llegando al preopérculo y regularmente la mayoría del opérculo; preopérculo expandido posteroventralmente y con un brazo ventral puntiagudo; canal sensorial del preopérculo profundamente ramificado; opérculo con un margen ventral oblicuo; interopérculo más largo que profundo; postcleitro ventral expandido posteriormente; radio exterior de la aleta pectoral grande; radios de la aleta caudal cruzando los hipurales en ángulo perpendicular.

#### ***Pachyrhizodus* sp. A (Figura 9)**

**Diagnosis.** Pez paquirizodóntido en el que el pterótico no se encuentra producido en espina dorsoposterior como en otros paquirizodóntidos (Forey, 1977), diámetro de la órbita aproximadamente 20% de la longitud total del techo del cráneo; hiomandíbula con cabeza articular simple y pequeña, inclinada hacia la región anterior del cráneo, la porción ventral es larga; prolongación anteroventral en el dentario muy pronunciada; infraorbitales 2 y 3 formando un hueso largo que cubre gran parte del preopérculo, infraorbitales posteriores (lo4 e lo5) interdigitados cubriendo el preopérculo.

**Holotipo:** UAHMP-1205 (Figura 9) ejemplar incompleto en vista lateral izquierda, consta de la cabeza y aleta pectoral; carece de las regiones axial y caudal. La longitud cefálica es de 65 mm.

El ejemplar se asignó al género *Pachyrhizodus* por presentar la siguiente combinación de características: infraorbitales posteriores anchos no fusionados; premaxila de forma rectangular, similar a la presente en *Pachyrhizodus*; maxila con borde dorsal recto; prolongación anteroventral en el dentario; infraorbitales posteriores (lo4 e lo5) interdigitados, cubriendo parte del preopérculo; preopérculo expandido posteroventralmente y con un brazo ventral angosto; radio exterior de la aleta pectoral más grande que los demás radios de la aleta.

## **DESCRIPCIÓN**

### **Bóveda craneana**

Los parietales [= postparietales; Schultze, 2008] son angostos y están parcialmente separados por la cresta supraoccipital, el frontal [= parietal; Schultze, 2008) no está preservado totalmente pero se observan algunos fragmentos en la parte posterior del cráneo, los cuales sugieren que el hueso es angosto; una espina prominente del autoesfenótico se observa detrás de la órbita, en contacto con el margen ventral del frontal y con el pterótico posteriormente; el paraesfenoides es angosto y largo sin dientes; el pterótico tiene forma rectangular y carece de una espina dorsoposterior. El etmoides lateral está parcialmente preservado en posición anteroventral del frontal [= parietal; Schultze, 2008). El resto de los huesos del cráneo están mal preservados y no se observan sus características.

### **Serie circumorbital**

El infraorbital 1 [=lagrimal] se observa debajo de la órbita pero no está completo, es pequeño en proporción a los demás infraorbitales, mientras que los infraorbitales lo2 e lo3 se encuentran fusionados (lo2+lo3), formando un hueso ancho y largo que cubre el preopérculo; los lo4 e lo5 se encuentran detrás de la órbita, son huesos independientes uno del otro, con forma rectangular y

ligeramente más angostos que  $lo_2+lo_3$ ; estos infraorbitales presentan numerosas interdigitaciones, que comienzan en la mitad anterior de la longitud del hueso y se extienden hasta cubrir el preopérculo.

### **Mandíbula superior**

La premaxila no está completa; sin embargo, presenta una base ancha con una hilera de al menos cinco dientes cónicos ligeramente curvados en dirección posterior; el diente interno de la premaxila se observa como un diente curvo ligeramente más largo que el resto de los dientes premaxilares; sin embargo, la base del diente no está preservada. La maxila es larga y angosta con los bordes dorsal y ventral paralelos, siendo el borde dorsal completamente recto, como en otras especies de *Pachyrhizodus* y con una sola hilera de al menos 30 dientes cónicos ligeramente más largos que los de la premaxila; la superficie lateral de la maxila está ornamentada con tres estriaciones que corren a lo largo del hueso. No se observa la supramaxila.

### **Mandíbula inferior**

El dentario es largo, extendiéndose hasta detrás de la órbita, no existe un proceso coronoides; en la región anteroventral presenta una protuberancia similar a la de otras especies de *Pachyrhizodus*. En la región anterior del borde dorsal del hueso se observan al menos cinco dientes cónicos que aparentan ser más pequeños que los de la maxila, debido a que se encuentran embebidos en la matriz; sin embargo, no se puede establecer su tamaño real. El retroarticular no está preservado.

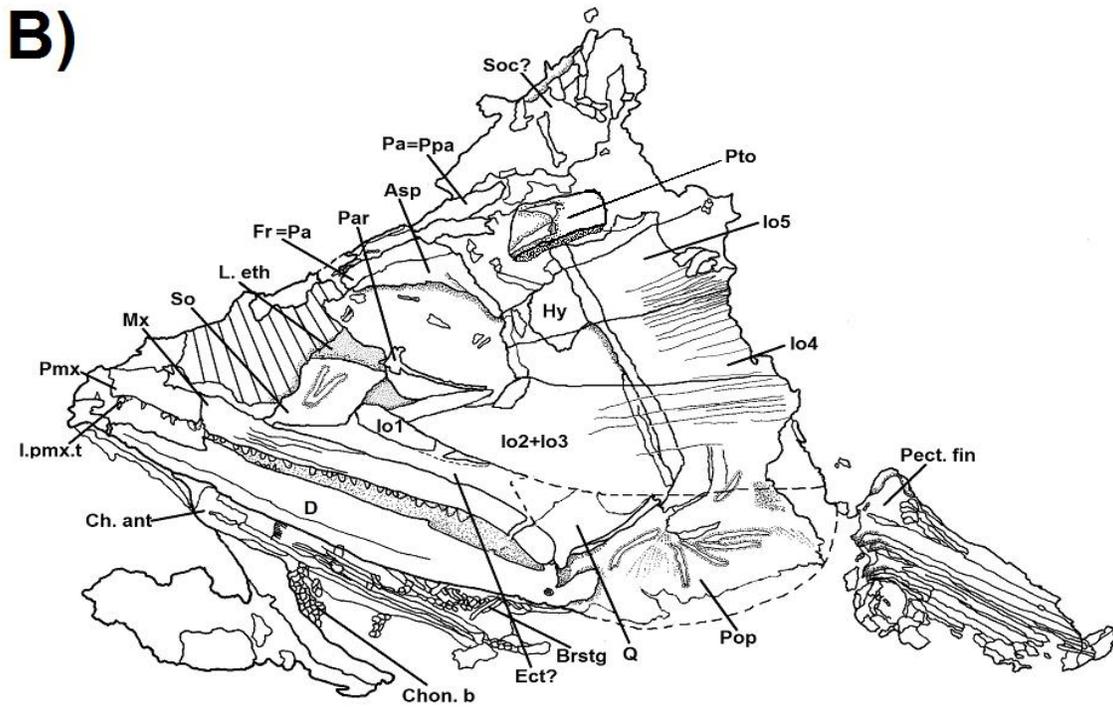


Figura 9. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-1205, perteneciente a una nueva especie del género *Pachyrhizodus*. Escala = 20 mm.

### **Serie del hiopalatino**

El hiomandíbular presenta una cabeza articular simple y grande, la porción ventral es larga y angosta de manera inusual, como lo es el grado de inclinación hacia la región anterior del cráneo; este carácter no se ha observado en otros paquirizodóntidos (Ver Anexo 9, Figura 31A). El cuadrado es grande y ancho, de forma triangular; el simpléctico no se observa porque está cubierto por otros huesos. Una porción del ceratohial anterior se nota soportando alrededor de ocho radios branquióstegos largos y delgados.

### **Serie opercular**

El preopérculo está cubierto casi en su totalidad por los infraorbitales posteriores; sin embargo, se observa una porción del brazo ventral con al menos cinco ramas del canal sensorio. El opérculo, interopérculo y subopérculo no se encuentran preservados.

### **Cintura y aleta pectoral**

La cintura pectoral no está preservada. La aleta pectoral está compuesta por alrededor de 13 radios, el primero es más ancho que los demás radios, como en todas las especies de *Pachyrhizodus*; la extensión de la aleta pectoral no se conoce debido a que se encuentra incompleta, por lo tanto, no se puede determinar si los radios están segmentados distalmente.

## DISCUSIÓN TAXONÓMICA

Para llegar a la asignación taxonómica se comparó la forma, tamaño y posición de los huesos del cráneo del ejemplar UAHMP-1205 (Figura 9) con otras especies del género *Pachyrhizodus* (Figura 28). El género *Pachyrhizodus* comprende diez especies reconocidas: *Pachyrhizodus basalis*; *P. caninus*; *P. dibleyi*; *P. magnus*; *P. marathonesis*; *P. megalops*; *P. grawii*; *P. salmoneus*; *P. subulidens* y *P. etayoi* (Forey, 1977; Parámo-Fonseca, 2001; Bartholomai, 2012).

Las características diagnósticas que separan a las especies del género *Pachyrhizodus*, propuestas por Forey (1977) que incluyen entre otras: la anchura del techo craneano a nivel del autoesfenótico; el diámetro de la órbita con respecto a la longitud craneal y el tamaño de los dientes; no se pueden evaluar en el ejemplar UAHMP-1205 debido a su estado de preservación.

Por otro lado, características como: pterótico no expresado como una espina dorsoposterior; presencia de una protuberancia anteroventral en el dentario; borde dorsal de la maxila recto; infraorbitales posteriores a la órbita usualmente muy anchos, llegando a cubrir la mayor parte del preopérculo; preopérculo expandido posteroventralmente y radio exterior de la aleta pectoral grande, permiten asignar el ejemplar UAHMP-1205 al género *Pachyrhizodus* y a una nueva especie por presentar.

El ejemplar UAHMP-1205 presenta una combinación de caracteres presentes en otras especies de *Pachyrhizodus*, tales como: presencia de una prolongación anteroventral en el dentario, fusión de infraorbitales, presencia de un radio exterior en la aleta pectoral más ancho que los demás radios, entre otras; sin embargo, exhibe el carácter único: hiomandíbula con la porción ventral larga y angosta, con una inclinación posteroventral y con un ángulo de 210° con respecto al techo craneano.

Cabe mencionar que las descripciones de las especies de *Pachyrhizodus* tienen algunos problemas de interpretación. Forey (1977) distingue a las especies americanas de *Pachyrhizodus* de las inglesas, principalmente porque las primeras son más grandes, aunque son similares. Además, comenta que algunas especies

ya descritas, pueden estar en sinonimia debido a que han sido asignadas a nuevos taxones, sin serlo, con base en ejemplares juveniles.

***Pachyrhizodus* sp. B**  
**(Figuras 10 a 12)**

**Diagnosis.** Pez paquirizodóntido con el diámetro de la órbita de aproximadamente el 50% de la longitud total del techo del cráneo y anillo esclerótico abierto; además de la combinación de caracteres: borde de la maxila recto; prolongación anteroventral en el dentario presente; todos los dientes de la mandíbula con el mismo tamaño y altura; cinco infraorbitales no fusionados; infraorbitales posteriores interdigitados, cubriendo la parte anterior del opérculo; preopérculo con la porción posteroventral expandida; canal sensorial del preopérculo con numerosas ramas que terminan en el borde ventroposterior del preopérculo; interopérculo ancho y alargado.

**Holotipo:** UAHMP-3759 (Figura 10) ejemplar incompleto en vista lateral izquierda, se preserva la cabeza y la aleta pectoral, carece de las regiones axial y caudal. La longitud cefálica es de 98 mm.

**DESCRIPCIÓN:**

**Bóveda craneana**

El frontal [= parietal; Schultze, 2008] es delgado y se ensancha ligeramente hacia la parte posterior del cráneo, donde se sutura con el parietal [= postparietal; Schultze, 2008] que aunque no está completo, se nota que es angosto y pequeño. Los demás huesos del cráneo no se observan debido a que están cubiertos por los infraorbitales.

**Serie circumorbital**

El infraorbital 1 [= lagrimal] es largo y angosto, ocupa aproximadamente el ancho de la base del supraorbital. Los infraorbitales 2 y 3 (lo2, lo3) no se encuentran

fusionados. El lo2 es largo y angosto pero más pequeño que el lo1 y se encuentra en la porción anterior de la órbita. Los infraorbitales restantes son más largos y anchos que los anteriores y presentan interdigitaciones que se extienden por encima de la serie opercular, cubriendo hasta la porción anterior del opérculo. El lo3 se encuentra en la región ventroposterior de la órbita y los lo4 e lo5 están detrás de la órbita. Las interdigitaciones de cada infraorbital corren a lo largo del hueso y se extienden casi al nivel del canal sensorio infraorbital; éste carácter no se había encontrado hasta ahora en otros peces paquirizodóntidos.

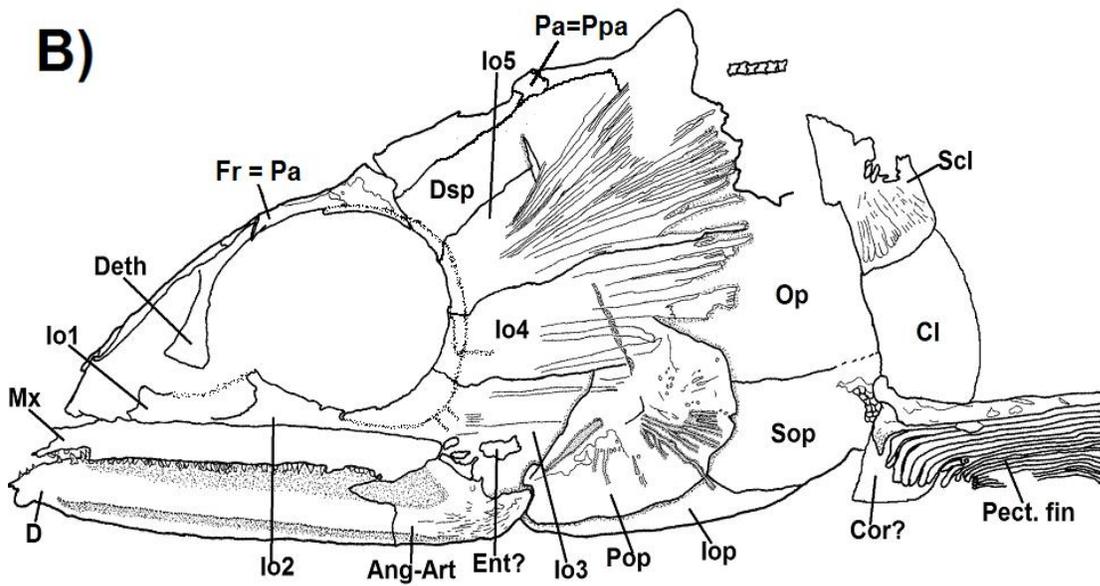


Figura 10. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-3759, perteneciente a una nueva especie del género *Pachyrhizodus*. Escala = 20 mm.

### **Mandíbula superior.**

La premaxila no está preservada; la maxila es recta y larga con los bordes dorsal y ventral paralelos y se extiende hasta el nivel del margen posterior de la órbita, la región articular anterior produce dos proyecciones, la proyección ventral corresponde al proceso externo de la maxila y es más larga que el proceso interno que se articula con el palatino. El borde oral de la maxila presenta una hilera de al menos 25 dientes cónicos de 2mm de tamaño, ligeramente curvos hacia la parte posterior de la maxila.

### **Mandíbula inferior**

El dentario es largo, al nivel de la sínfisis mandibular presenta dos proyecciones que se dirigen hacia la región ventral. La proyección superior es de forma triangular y la inferior es redondeada. Se observan en la parte anterior del hueso, al menos siete dientes puntiagudos y ligeramente curvos de 2 mm de altura, similares a los presentes en la maxila; los dientes posteriores no se observan completamente ya que la maxila cubre la parte dorsal del dentario. El dentario derecho se encuentra desarticulado y desplazado en vista media (Figura 11); se observan aproximadamente 20 dientes del mismo tamaño y altura a lo largo del borde dorsal. El estado de preservación permite observar el cartílago de Meckel y parte del retroarticular; sin embargo, no es posible determinar si se encuentra incluido en la faceta articular. La presencia de cartílago de Meckel en la región del angulo-articular sugiere que este ejemplar es un juvenil. El angulo-articular se encuentra bien desarrollado, en la parte posterior del hueso se observa la faceta articular.

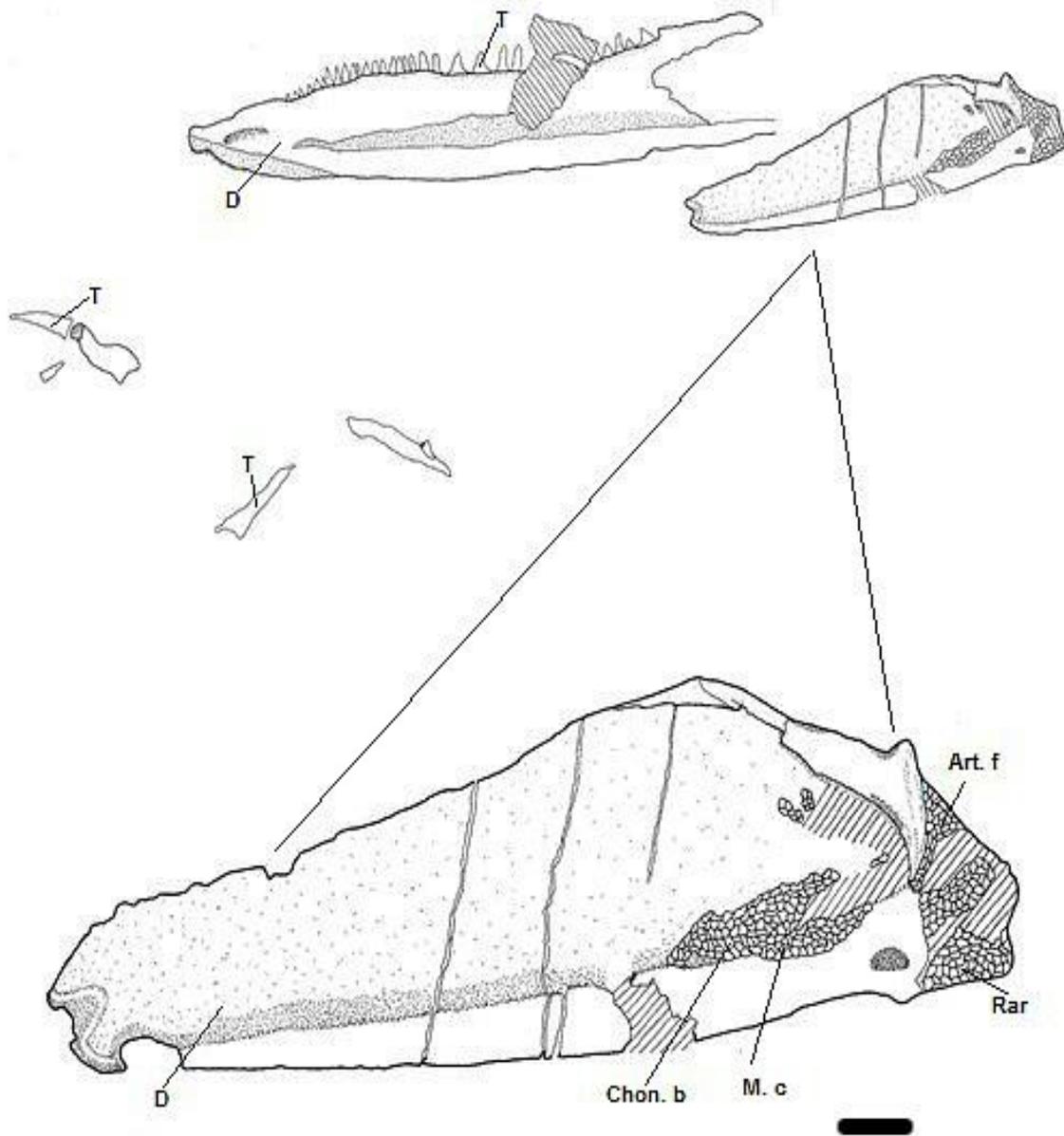


Figura 11. Dentario y angular del ejemplar UAHMP-3759, donde se muestra el cartílago de Meckel y los huesos condrales. Escala = 20 mm.

### Serie del hiopalatino

La serie hiopalatina está cubierta por los infraorbitales.

### **Serie opercular**

El preopérculo está parcialmente cubierto por los infraorbitales por lo que no es posible determinar su forma; sin embargo, la región posteroventral se observa expandida, con numerosas ramas del canal sensorio que se extienden hasta el borde ventral. La forma del opérculo no se puede determinar con exactitud, debido a que la parte anterior está cubierta por los infraorbitales y la porción posterior está fragmentada; no obstante, se observa que el borde posterior es redondeado. El subopérculo tiene forma rectangular, con el borde posterior redondeado y el interopérculo es ligeramente triangular, más largo que ancho, en comparación con otros paquirizodóntidos.

### **Cintura y aleta pectoral**

El supracleitro tiene forma rectangular; el borde dorsal no está preservado y el borde ventral se nota redondeado. La superficie del hueso está ornamentada con estriaciones longitudinales. El cleitro es ancho y corto; el brazo dorsal no está tan desarrollado como el brazo ventral, aunque no se aprecia su extensión total debido a que la porción ventral está cubierta por los radios de la aleta pectoral. La escápula no se observa y solo una pequeña parte del coracoides asoma debajo de los radios de la aleta pectoral pero no es posible determinar su extensión. La aleta pectoral está constituida por alrededor de 16 radios segmentados y bifurcados distalmente; el primer radio es más ancho que los demás.

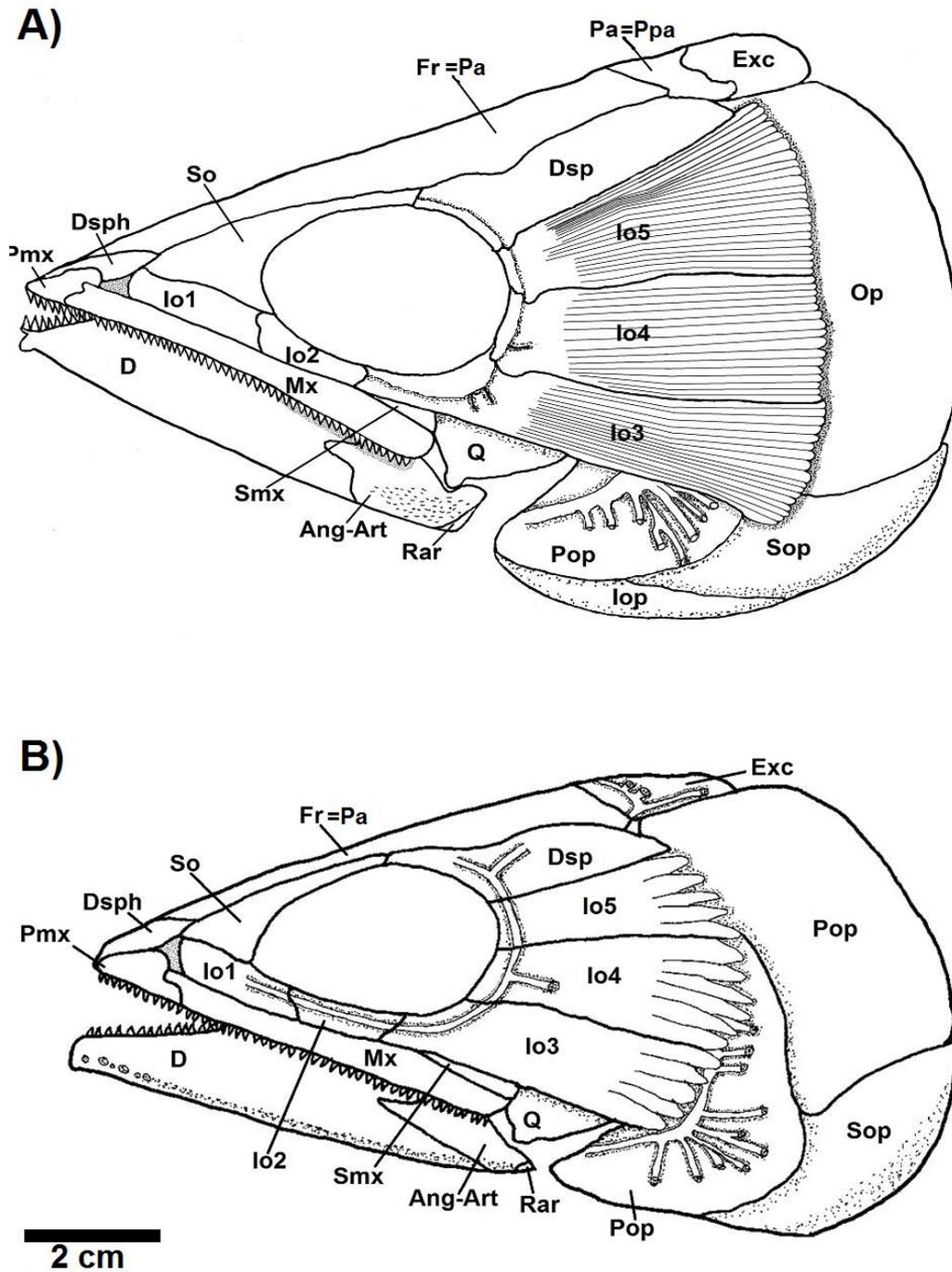


Figura 12. Comparación de los cráneos en vista lateral de: A) Nueva especie de *Pachyrhizodus* de la Cantera Muhi (reconstrucción), B) *Pachyrhizodus salmoneus* (Modificado de Wenz y Fricot: 1985, fig. 1a, p.8).

## DISCUSIÓN TAXONÓMICA

Para llegar a la asignación taxonómica se comparó la forma, tamaño y posición de los huesos del cráneo del ejemplar UAHMP-3759 (Figura 10) con otras especies del género *Pachyrhizodus* (Figuras 12B y 28). El ejemplar se asignó al género *Pachyrhizodus*, debido a que presenta infraorbitales posteriores anchos con interdigitaciones, cubriendo gran parte del preopérculo; maxila recta; preopérculo expandido posteroventralmente; radio exterior de la aleta pectoral grande. Se encontraron características morfológicas similares a la especie *Pachyrhizodus salmoneus* (Günther, 1872), como: dermoesfenótico que se alarga anteroposteriormente; maxila y dentario con dientes curvos y de la misma longitud y tamaño; prolongación anteroventral en el dentario; órbita grande de aproximadamente 30% de la longitud neurocraneal; preopérculo con al menos cinco ramas del canal sensorio que se dividen en ramas secundarias.

No obstante estas similitudes, se asignó a una nueva especie de *Pachyrhizodus*, ya que el ejemplar UAHMP-3759 presenta una prolongación anteroventral en el dentario, más pronunciada que la de *P. salmoneus*; el diámetro de la órbita es mayor; además, la extensión y la forma de la serie opercular es diferente, ya que el opérculo es más largo y rectangular; el preopérculo tiene el borde ventral más redondeado y el interopérculo es largo y angosto, además la extensión de los infraorbitales alcanzan a cubrir parte el opérculo y en *P. salmoneus* se extienden solo hasta el preopérculo.

Otras especies de este género se encuentran descritas por fragmentos aislados de la mandíbula, de los dientes y de la posición de la raíz. El ejemplar UAHMP-3759 presenta una raíz dentaria recta como en *P. caninus*; sin embargo, la base del diente no se encuentra cubierta por un hueso como en *P. caninus* y *P. basalis* (Giersh *et al.*, 2010).

***Pachyrhizodus* sp. C**

**(Figuras 13 a 15)**

**Diagnosis.** Pez paquirizodóntido con pterótico producido en espina; paraesfenoides largo; parietales pequeños; diámetro de la órbita de aproximadamente 30% de la longitud total del techo del cráneo; hiomandíbula con cabeza articular simple y grande, la porción ventral es corta; dientes mandibulares del mismo tamaño a lo largo del hueso; presencia de una prolongación anteroventral en el dentario; infraorbitales no fusionados; infraorbitales posteriores 4 y 5 interdigitados, cubriendo parte del opérculo; porción posterodorsal del cuadrado ligeramente expandida; preopérculo en forma de riñón, expandido posteroventralmente; canal sensorial del brazo ventral del preopérculo con numerosos túbulos cortos; radio exterior de la aleta pectoral más ancho que los demás radios, primer centro preural fusionado con el parhipural; dos uroneurales grandes que se extienden hasta el preural II; fusión de los hipurales 1 y 2, además de la fusión de los hipurales 3+4+5.

**Holotipo:** UAHMP-3851 (Figura 13); ejemplar completo en vista lateral izquierda, se preserva la cabeza, el esqueleto axial y caudal. Longitud estándar 350 mm y longitud cefálica = 105 mm.

**DESCRIPCIÓN:**

**Bóveda craneana**

El ejemplar UAHMP-3851 presenta un anillo esclerótico pequeño, cubre la parte ventral de la órbita; frontales largos y anchos que se expanden ligeramente ventroposteriormente; el parietal izquierdo está parcialmente preservado y parece tener forma rectangular; el pterótico no se encuentra producido en espina, forma la pared lateral y la mitad posterior de la faceta de la hiomandíbula; la extraescápula es larga y ancha; el autoesfenótico está producido lateralmente como una espina prominente; el paraesfenoides es un hueso largo y angosto mide 45 mm de longitud y carece de dientes.

### **Mandíbula superior**

Se preserva una pequeña parte de la premaxila, este hueso es de forma triangular y se encuentra volteado y ligeramente desplazado, se observa un diente curvo; la maxila tiene la misma profundidad a lo largo de extensión, el margen oral es recto, mide 60 mm; se observa una faceta articular muy larga con la premaxila, presenta una sola hilera de 29 dientes de 2 mm de tamaño, ligeramente curvos; presenta una supramaxila pequeña y larga de aproximadamente 10% de la longitud total de la maxila.

### **Mandíbula inferior**

La articulación cuadrado-mandibular está situado posterior al nivel de la órbita; el dentario izquierdo es largo, tiene una longitud de aproximadamente 55 mm, se observa una ligera prolongación anteoventral y no se observa un proceso coronoide desarrollado; se observan por lo menos 12 dientes ligeramente curvos de 2 mm de tamaño similares a los presentes en la maxila, en una sola hilera, los dientes no se observan completos ya que la maxila cubre la parte dorsal del dentario. El dentario derecho está ligeramente desarticulado y desplazado, se observa también una prolongación anteroventral y aproximadamente 12 dientes. El angulo-articular izquierdo, forma un proceso post-articular bien desarrollado; la región posteroventral esta ornamentada con pequeñas estriaciones como en *Goulmimichthys* y *Rhacolepis* (Forey, 1977 y Cavin, 2001); no se conoce el retroarticular, posiblemente se encuentre excluido de la faceta articular de la mandíbula.

### **Serie circumorbital**

El supraorbital es grande y de forma triangular, se expande en su región anterior, en la región posterior se alarga y se curva ligeramente; se observa un pequeño hueso en la parte inferior de la órbita que se identificó como un anillo esclerótico; el diámetro de la órbita es de 29 mm; no se observa el dermoesfenótico; el infraorbital 1 [= lagrimal] está roto, se observa solo un pequeño fragmento por lo

que no es posible determinar su extensión; mientras que el infraorbital 2 (lo2) es de forma rectangular; los tres infraorbitales subsecuentes lo3, lo4, lo5) se encuentran libres y bien desarrollados posteriormente, y cubren completamente el brazo ascendente del preopérculo y la parte anterior del opérculo; el lo3 presenta interdigitaciones, es más ancho y de forma cuadrada, el lo4 es más angosto que el lo3, también presenta interdigitaciones, cubriendo al preopérculo, el lo5 es ancho y largo, cubre parte del opérculo, también presenta interdigitaciones; las interdigitaciones de los infraorbitales lo3, lo4, lo5 abarcan más de la mitad posterior de los huesos. Generalmente, los paquirizodóntidos presentan infraorbitales posteriores muy anchos y bien desarrollados, pero hasta ahora solo se han observado interdigitaciones en *Goulmimichthys* y *Pachyrhizodus*.

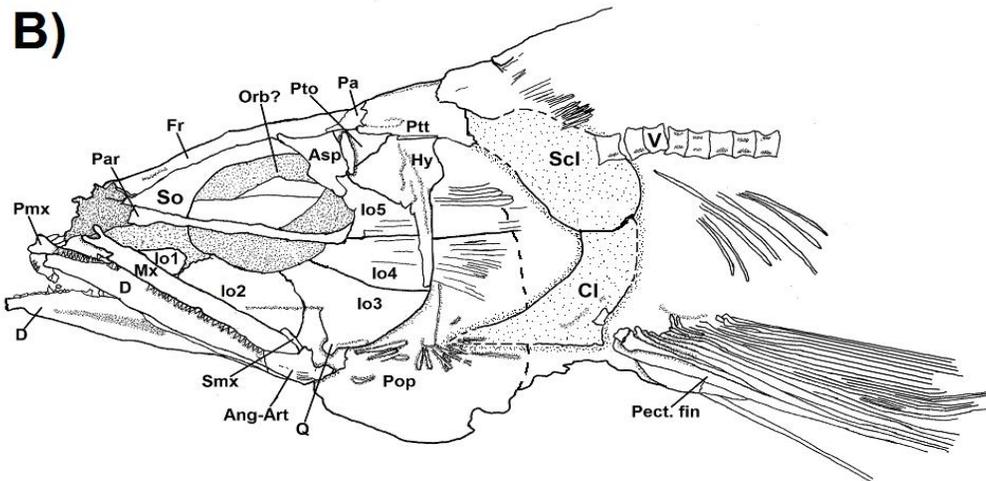


Figura 13. A) Fotografía y B) Dibujo del cráneo, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-3851, perteneciente a una nueva especie del género *Pachyrhizodus*. Escala = 20 mm.

### Serie del hiopalatino

La hiomandíbula presenta una cabeza articular ancha; el cuadrado esta incompletamente preservado.

### Serie opercular

El preopérculo tiene forma de media luna, como en *Pachyrhizodus*, se encuentra expandido posteroventralmente, el brazo dorsal no se observa con claridad

porque está cubierto por los infraorbitales, el canal preopércular presenta al menos diez pequeñas ramas, separadas y divididas; el opérculo está incompleto, el borde anterior es curvo, el borde posterior no es visible debido a que está cubierto por los huesos de la cintura pectoral, el interopérculo y el subopérculo no están preservados.

### **Cintura y aleta pectoral**

El posttemporal se encuentra bien desarrollado, la prolongación posterior se encuentra en contacto con el supracleitro; el cleitro es ancho y corto, el brazo dorsal aparenta ser más largo que el ventral, el borde dorso-posterior está en contacto con el supracleitro que es un hueso ancho y grande; la aleta pectoral está compuesta por 16 radios, el primer radio es más ancho que los demás radios, similar al de *Pachyrhizodus*. Esta característica se ha usado como diagnóstica para *Pachyrhizodus*.

### **Cintura y aleta pélvica**

El origen de la aleta pélvica se sitúa posterior al origen de la aleta dorsal, se origina en la vértebra abdominal número 41; posteriormente se observan pequeños radiales, en la base de los radios se observan fragmentos de cartílago. La aleta pélvica se compone de 12 radios.



Figura 14. A) Fotografía y B) Dibujo, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-3851, perteneciente a una nueva especie de *Pachyrhizodus*. Escala = 20 mm.

### Esqueleto axial

Presenta 74 vértebras, 46 abdominales y 28 caudales; los centros son tan largos como altos; los arcos neurales son autógenos en la región abdominal; la superficie lateral de los centros abdominales está ornamentada por estriaciones longitudinales, no se observan los huesos epineurales.

### Aleta dorsal

La aleta dorsal se origina a partir de la vértebra número 32, no se observan los pterigióforos, pero se observan al menos 18 radios segmentados en la aleta dorsal.

### **Aleta anal**

La aleta anal se origina a partir de la vértebra 47, la aleta es larga; se observan dos pterigióforos anchos y al menos 11 radios ligeramente segmentados y ramificados.

### **Esqueleto caudal**

La aleta caudal se encuentra desplazada; el arco hemal del parahipural está fusionado con el primer centro preural; los hipurales 1 y 2 se encuentran completamente fusionados; la placa hipural dorsal es ancha y es el resultado de la fusión hipurales 3+4+5 como se observa en otras especies de *Pachyrhizodus* (Stewart, 1899; Giersch, 2010), los hipurales dorsales y ventrales se fusionan en su base, pero no se observa el centro ural 1; dos uroneurales grandes e incompletos se observan arriba de los hipurales.

Los radios de la aleta caudal cubren parte de los hipurales, no se observan los epurales; se notan al menos 34 radios en la aleta caudal segmentados y ramificados, con no más de 20 radios principales y diez procurrentes.

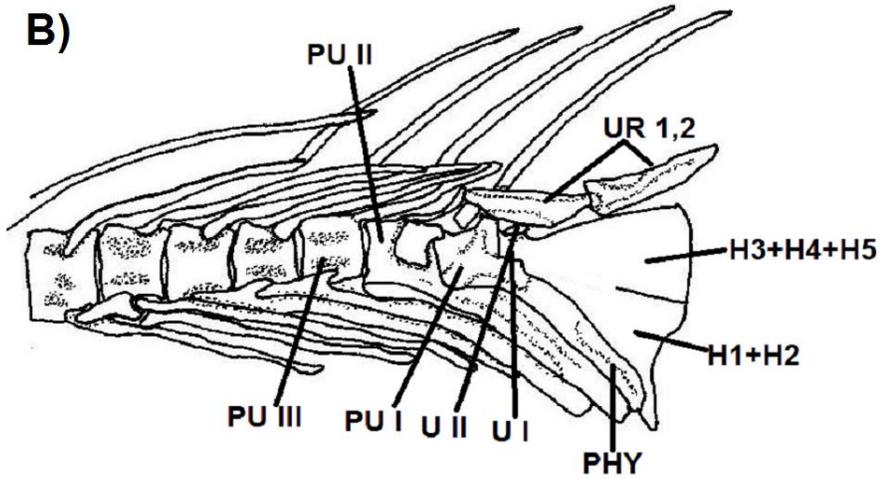


Figura 15. A) Fotografía y B) Dibujo de la aleta caudal, en vista lateral izquierda, del ejemplar UAHMP-3851. Escala: 20 mm

## DISCUSIÓN TAXONÓMICA

Se comparó la forma, tamaño y posición de los huesos del cráneo, esqueleto axial y caudal del ejemplar UAHMP-3851 (Figuras 13 a 15) con otras especies del género *Pachyrhizodus* (Figura 28). Se observa gran afinidad al género *Pachyrhizodus* y a *Goulmimichthys*, ya que ambos géneros presentan infraorbitales posteriores interdigitados muy anchos; así como infraorbitales libres. Se relaciona con *Pachyrhizodus* por presentar pterótico no producido como una espina dorsoposterior, una maxila con el borde dorsal recto, preopérculo ligeramente expandido; un radio externo más ancho que los demás radios en la aleta pectoral, así como radios de la aleta caudal que cubren parte de los hipurales, fusión de los hipurales H1 y H2 y de los hipurales 3+4+5; además de esta combinación de características, presenta infraorbitales muy desarrollados llegando cubrir gran parte del opérculo.

Se descartó del género *Goulmimichthys*, ya que la aleta caudal es mas corta, la fusión de los hipurales no es igual a las que se presentan en este género. La fusión que presenta los hipurales es característica de las especies del género *Pachyrhizodus*.

El ejemplar UAHMP-3851 es el primer ejemplar de la cantera Muhi, perteneciente a la familia Pachyrhizodontidae que se encuentra completo, gracias a esto se pudieron observar y comparar otras estructuras, principalmente la aleta caudal.

## 2.- ANÁLISIS FILOGENÉTICO

### Caracteres del cráneo

El análisis cladístico realizado con una matriz de 66 caracteres del cráneo, en el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003, 2008) y a través de una búsqueda heurística, dio como resultado 10 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud (L=208 pasos) e índice de consistencia IC= 0.435 y de retención IR= 0.574, respectivamente (Ver Anexo 3, Figura 18). Estos árboles fueron encontrados en 11,000 de las 100,000 réplicas, con lo cual se exploraron 1, 084, 051 re-arreglos.

En el consenso estricto (Figura 16) se muestra la conformación de parte del orden **Crossognathiformes** (*Varasichthys* + *Apsopelix* + *Crossognathus* + *Chongichthys* + *Tingitanichthys* + *Platinx* + *Nardopiscis* + *Greenwoodella* + *Aquilopiscis* + *Elopopsis* + *Notelops* + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION + *Pachyrrhizodus marathonensis* + *Pachyrrhizodus dibleyi* + *Pachyrrhizodus subulidens* + *Pachyrrhizodus magnus* + *Pachyrrhizodus salmoneus* + *Pachyrrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *Pachyrrhizodus etayoi* + *Pachyrrhizodus grawii* + *Pachyrrhizodus basalis* + *Pachyrrhizodus megalops* + *Pachyrrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) + *Pachyrrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *Pachyrrhizodus caninus* + *Pachyrrhizodus minimus* y de la familia **Pachyrrhizodontidae** (*Tingitanichthys* + *Platinx* + *Nardopiscis* + *Greenwoodella* + *Aquilopiscis* + *Elopopsis* + *Notelops* + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION + *Pachyrrhizodus marathonensis* + *Pachyrrhizodus dibleyi* + *Pachyrrhizodus subulidens* + *Pachyrrhizodus magnus* + *Pachyrrhizodus salmoneus* + *Pachyrrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *Pachyrrhizodus etayoi* + *Pachyrrhizodus grawii* + *Pachyrrhizodus basalis* + *Pachyrrhizodus megalops* + *Pachyrrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) + *Pachyrrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *Pachyrrhizodus caninus* + *Pachyrrhizodus minimus*).

En el mapeo de caracteres para el árbol de consenso de caracteres del cráneo (Figura 18), se observa la siguiente distribución de sinapomorfias: ***Leptolepis coryphaenoides***: sin autapomorfias; **NODO 1 *Varasichthys*** presenta: carácter 34(1): supracleitro con línea lateral principal emergida, en su mayoría en

el margen posteroventral; carácter 35(1): post-supracleitro presente; carácter 36(1): cuatro o más post-cleitros; carácter 38 (1): aleta anal puntiaguda presente; carácter 39(1): aleta dorsal puntiaguda presente; carácter 51(1): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita de 180°-190°; carácter 54(2): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 10-20%. **NODO 4 *Apsopelix***: presenta: carácter 15(1): articulación cuadratomandibular en la mitad anterior de la órbita; carácter 16 (0): articular fusionado con angular y retroarticular; carácter 22(2): lo2 e lo3 fusionados; carácter 38 (1): aleta anal puntiaguda presente; carácter 39(1): aleta dorsal puntiaguda presente; carácter 54(2): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 10-20%; carácter 65(2): número de infraorbitales (lo) igual a tres. **NODO 2 *Crossognathus*** presenta: carácter 5(0): antorbital presente; carácter 44(2): infraorbitales posteriores con interdigitaciones; carácter 51(1): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita de 200°-210°. **NODO 3 *Chongichthys*** presenta carácter 40(1): margen posterior de la maxila afilado; carácter 57(2): tres hileras de dientes en la mandíbula inferior. **NODO 11 *Tingitanichtys*** presenta carácter 18(1): aletas anal y dorsal bien desarrolladas terminando posteriormente cerca del pedúnculo caudal presente; carácter 22(1): lo1 e lo2 fusionados; carácter 23(1): lo4 e lo5 fusionados; carácter 26(1): basisfenoide ausente; carácter 35(1): postsupracleitro presente; carácter 40(1): margen posterior de la maxila afilado; carácter 53(2): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila de 50-60%. **NODO 6 *Platinx***: presenta carácter 15(1): articulación cuadrado-mandibular en la mitad anterior de la órbita; carácter 51(1): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita de 200°-210°. **NODO 13 *Nardopiscis*** presenta: carácter 32(1): margen frontal escavado a través de la espina del autoesfenótico presente. **NODO 9 *Greenwoodella***: carácter 52(2): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo de 40%. **NODO 14 *Aquilopiscis*** presenta carácter 9(1): dientes en ectopterigoide presentes; carácter 54(2): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo de 10-20%; carácter 61(1): dientes del ectopterigoide ornamentados presentes. **NODO 8 *Elopopsis***: carácter 8(1): dientes en

entopterigoide presentes; carácter 20(1): posttemporal bien desarrollado; carácter 51(2) ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita de 200°- 210°. **NODO 5 *Notelops***: carácter 0(0) pterótico con espina dorsoposterior ausente; carácter 8(1): dientes en entopterigoide presentes; carácter 16(2): articular no fusionado con angular y retroarticular; carácter 23(1): lo4 e lo5 fusionados; carácter 31(0): placa gular presente; carácter 39(1): aleta dorsal puntiaguda presente; carácter 40(1): margen posterior de la maxila afilado; carácter 57(2): tres a cuatro hileras de dientes en la mandíbula inferior. **NODO 10 *Goulmimichthys***: carácter 2(0): vómer con más de dos dientes; carácter 45(1): interdigitaciones de los infraorbitales posteriores extendiéndose a lo largo de todo el infraorbital; carácter 50(1): dentario ornamentado presente; carácter 64(1): primer pterigioforo de la aleta dorsal como estructura sola. **NODO 7 *Rhacolepis***: carácter 9(1): dientes en ectopterigoide presentes; carácter 10(0): premaxila con un proceso ascendente desarrollado (notorio) presente; carácter 39(1): aleta dorsal puntiaguda presente; carácter 40(1): margen posterior de la maxila afilado; carácter 44(0): infraorbitales sin interdigitaciones. **NODO 15 Nuevo género y especie A (UAHMP-600)**: presenta los caracteres: 21(0): maxila con borde dorsal curvo; carácter 22(1,3): lo1 e lo2 fusionados, lo3, lo4 e lo5 fusionados formando un hueso amplio; carácter 44(1): infraorbitales anteriores y posteriores con interdigitaciones; carácter 45(1): interdigitaciones de los infraorbitales posteriores extendiéndose a lo largo de todo el infraorbital; carácter 46(1): huesos del techo craneano ornamentados presentes; carácter 47(1): supramaxila ornamentada presente; carácter 48(1): premaxila ornamentada presente; carácter 49(1): maxila ornamentada presente; carácter 51(2): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita de 200°-210°; carácter 55(1): prolongación anteroventral del dentario presente y reducida. **NODO 12 *Michin***  
**REVISION**: carácter 20 (0): posttemporal pobremente desarrollado; carácter 42(0): Infraorbitales posteriores lo4 e lo5 pequeños y no superponiéndose o ligeramente superpuestos al margen anterior del preopérculo. **NODO 25 *Pachyrhizodus marathonensis***: carácter 23(1): lo4 e lo5 fusionados. **NODO 24 *Pachyrhizodus dibleyi***: no aparecen autapomorfías. **NODO 22 *Pachyrhizodus subulidens***:

carácter 53(2): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila del 50-60%. **NODO 21 *Pachyrhizodus magnus***: sin autapomorfías. **NODO 20 *Pachyrhizodus salmoneus***: carácter 52(2): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 40%. **NODO 17 *Pachyrhizodus sp. B (UAHMP-3759)***: carácter 11(1): longitud total de la premaxila menor del 10% del total de la longitud de la mandíbula superior presente; carácter 13(0): borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta ausente; carácter 33(1): canal sensorial del preopérculo con numerosos túbulos en el brazo ventral, alcanzando el margen ventral y ventroposterior del hueso presente. **NODO 28 *Pachyrhizodus etayoi***: carácter 55(2): prolongación anteroventral del dentario presente y pronunciada. **NODO 27 *Pachyrhizodus grawii***: carácter 52(0): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 30%. **NODO 23 *Pachyrhizodus basalis***: no hay autapomorfías. **NODO 19 *Pachyrhizodus megalops***: carácter 42(0): Infraorbitales posteriores lo4 e lo5 pequeños y no superponiéndose o ligeramente superpuestos al margen anterior del preopérculo. **NODO 18 *Pachyrhizodus sp. C (UAHMP-3851)***: carácter 46(1): huesos del techo craneano ornamentados presentes; carácter 49(1): maxila ornamentada presente. **NODO 16 *Pachyrhizodus sp. A (UAHMP-1205)***: carácter 13(0): borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta ausente; carácter 51(4): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita de 220°-230°. **NODO 29 *Pachyrhizodus caninus***: carácter 28(1): paraesfenoide largo extendiéndose posterior al basioccipital. **NODO 26 *Pachyrhizodus minimus***: no hay autapomorfías.

El **NODO 32** corresponde a la rama entre ***Apsopelix* y *Crossognathus***: se encuentra soportado por los caracteres: 11(1): longitud total de la premaxila menor del 10% del total de la longitud de la mandíbula superior presente; carácter 20(1): posttemporal bien desarrollado; carácter 23(1): lo4 e lo5 fusionados; carácter 29(1): supraorbital grande con una porción anteroventral expandida presente; carácter 37(1): aleta dorsal originada anterior a la aleta pélvica presente; carácter 41(1): dermoesfenótico muy grande y bien desarrollado.

**NODO 33** (*Apsopelix* + *Crossognathus*) + (Grupo hermano del **NODO 34**): soportado por el carácter 10(1): Premaxila con un proceso ascendente desarrollado (notorio) ausente; carácter 31(1): placa gular ausente; carácter 52(1): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 20%; carácter 53(1): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila del 70-80%

**NODO 34** (*Chongichthys* + **NODO 37**): soportado por los caracteres: 0(1): pterótico con espina dorsoposterior presente; carácter 15(2): articulación cuadrado-mandibular posterior a la órbita; carácter 56(1): diferente tamaño de los dientes a lo largo de la mandíbula.

La familia Pachyrhizodontidae se encuentra en el **NODO 37** que corresponde al clado entre (*Tingitanichthys* + (*Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*))) + (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) + *Notelops* + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + (Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + las especies de *Pachyrhizodus*: soportado por los caracteres: 5(1) antorbital ausente; carácter 17(1): abertura posterior del canal sensorial mandibular lateral a la porción angular de la mandíbula; carácter 51(1): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita del 180°-190°.

**NODO 39** corresponde a la rama entre (*Tingitanichthys* + (*Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*))) **NODO 38**): soportado por los caracteres, 27(1): orbitoesfenoide grande; carácter 52(0): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 30%.

**NODO 38** corresponde al clado de (*Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*)): soportado por los caracteres: 3(1): margen frontal escavado a través de la espina del autoesfenótico presente; carácter 56(2): sin dientes en las mandíbulas superior e inferior.

**NODO 44** corresponde a la rama entre (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*): soportado por el carácter 24(1): dientes en la mandíbula superior ausentes; carácter 25(1): dientes en la mandíbula inferior ausentes; carácter 54(1): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 50-60%; carácter 57(3): sin dientes.

**NODO 36** corresponde al clado entre (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) + (**NODO 35**): soportado por: carácter 21(1): maxila con borde dorsal recto; carácter 37(1): aleta

dorsal originada anterior a la aleta pélvica presente; carácter 53(3): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila del 30-40%.

**NODO 43** corresponde al clado entre (***Aquilopiscis + Elopopsis***): soportado por: carácter 11(1): longitud total de la premaxila menor del 10% del total de la longitud de la mandíbula superior presente; carácter 52(2): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 40%.

**NODO 35** corresponde a la rama entre (***Notelops + grupo hermano del NODO 42***): soportado por el carácter 13(1): borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta presente; carácter 29(1): supraorbital grande con una porción anteroventral expandida presente; carácter 56(0) mismo tamaño de los dientes a lo largo de la mandíbula.

**NODO 42** corresponde a (***Goulmimichthys + NODO 41***): soportado por el carácter 3(1): margen frontal escavado a través de la espina del autoesfenótico presente; carácter 32(1): región ventroposterior del preopérculo expandida ampliamente; carácter 41(1): dermoesfenótico muy grande y bien desarrollado; carácter 42(1): infraorbitales posteriores lo4 e lo5 expandidos, superponiéndose al margen anterior del preopérculo; carácter 44(2): solo infraorbitales posteriores interdigitados.

**NODO 41** corresponde al clado entre (***Rhacolepis + el grupo hermano conformado por el Nuevo género y especie A (UAHMP-600) y Michin REVISION***) + **NODO 48**): soportado por el carácter 20(1): posttemporal bien desarrollado.

**NODO 40** corresponde al clado (***Rhacolepis + (Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + Michin REVISION)***): soportado por el carácter 58(1): dientes de la premaxila ornamentados presentes; carácter 60(1): dientes de la mandíbula inferior ornamentados presentes.

**NODO 45** corresponde a la rama entre (***Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + Michin REVISION***): soportado por el carácter 13(0): borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta ausente; carácter 29 (0): supraorbital grande con una porción anteroventral expandida

ausente; carácter 50(1): dentario ornamentado presente; carácter 54(2): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 10-20%.

El género *Pachyrhizodus* se encuentra en el **NODO 48** formando una politomía, contempla las especies (*P. marathonensis* + *P. dibleyi* + *P. subulidens* + *P. magnus* + *P. salmoneus* + *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + (*P. etayoi* + *P. grawii*) + (*P. basalis* + *P. megalops*) + *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) + *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205 + *P. caninus* + *P. minimus*): soportado por los caracteres 54(1): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 50-60%; carácter 55(2): prolongación anteroventral del dentario pronunciada.

**NODO 51** corresponde al clado entre (*Pachyrhizodus etayoi* y *P. grawii*): soportado por los caracteres 0(0): pterótico con espina dorsoposterior ausente; carácter 19(1): radio exterior de la aleta pectoral más ancho que los demás radios, presente; carácter 26(1): basisfenoide ausente; carácter 37(0): aleta dorsal originada anterior a la aleta pélvica ausente.

**NODO 49** corresponde a (*Pachyrhizodus basalis* + *P. megalops*): soportado por el carácter 52(3): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 50%; carácter 53(4): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila del 10-20%.

**NODO 47** corresponde al clado entre (*Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) + **NODO 46**): soportado por los caracteres 46(1): huesos del techo craneano ornamentados presentes; carácter 49(1): maxila ornamentada presente.

**NODO 46** corresponde al clado entre (*Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205 + *P. caninus* + *P. minimus*): soportado por el carácter 52(0): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 30%; carácter 54(0): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 30-40%.

**NODO 50** corresponde al clado entre (*Pachyrhizodus caninus* + *P. minimus*): soportado por los caracteres 43(0): anillo esclerótico presente parcialmente cerrado; carácter 54(2): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 10-20%; carácter 55(1): prolongación anteroventral del dentario reducida.

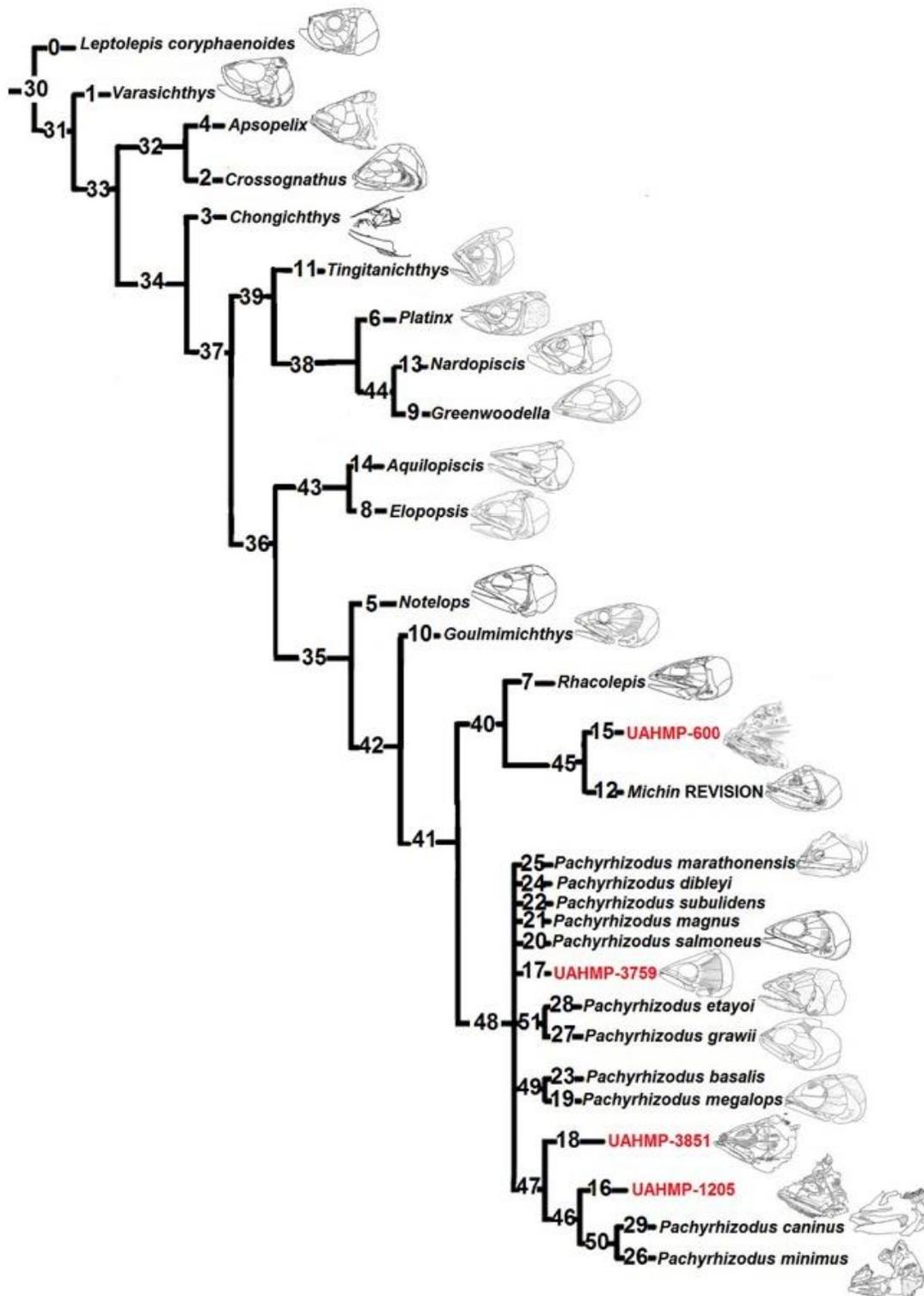


Figura 16. Árbol de consenso estricto a partir de los 10 árboles obtenidos con la matriz de caracteres del cráneo. Número en las ramas indica el nodo.

### Soporte de grupos

El soporte de grupos de re-muestreo con Bootstrap (Ver Anexo 3, Figura 20) del cladograma completo indicó un apoyo del 14% del 100% respectivamente. De este grupo destaca el clado conformado por *Varasichthys* + ((*Apsopelix* + *Crossognathus*) + *Notelops* + (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) + *Tingitanichthys* + *Chongichthys*) + *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*) + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + (Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + *P. marathonensis* + *P. dibleyi* + *P. subulidens* + *P. magnus* + *P. salmoneus* + *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *P. etayoi* + *P. grawii* + *P. basalis* + *P. megalops* + *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-385) + *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *P. caninus* + *P. minimus*)) con un apoyo igual al 100%; posteriormente el clado conformado por *Nardopiscis* + *Greenwoodella* con un 62%; *P. caninus* + *P. minimus* con un apoyo del 56%. La rama *Apsopelix* + *Crossognathus*) + *Notelops* + (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) + *Tingitanichthys* + *Chongichthys*) + *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*) + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + (Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + *P. marathonensis* + *P. dibleyi* + *P. subulidens* + *P. magnus* + *P. salmoneus* + *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *P. etayoi* + *P. grawii* + *P. basalis* + *P. megalops* + *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-385) + *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *P. caninus* + *P. minimus*)) presenta un 44% de soporte y el clado de *Apsopelix* + *Crossognathus* presenta un soporte 29%.

El clado conformado por *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*) presenta un soporte del 24%; todas las especies de *Pachyrhizodus* presentan un soporte del 18%. *P. etayoi* + *P. grawii* tiene un soporte de 13%, mientras que el clado (Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION) presenta un 12% de soporte. Los clados *Aquilopiscis* + *Elopopsis* y *Tingitanichthys* + *Chongichthys* con un apoyo del 6%.

*Notelops* + (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) + *Tingitanichthys* + *Chongichthys*) + *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*) + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + (Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + *P. marathonensis* + *P. dibleyi* + *P. subulidens* + *P. magnus* + *P. salmoneus* +

*Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *P. etayoi* + *P. grawii* + *P. basalis* + *P. megalops* + *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-385) + *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *P. caninus* + *P. minimus*) presenta un soporte del 4%.

Además con TNT 1.1 (Goloboff et al., 2008) se determinó el grado de soporte o la robustez de las ramas empleando: el soporte absoluto de Bremer (Felsenstein, 2004). Los valores del soporte se definieron como: “soporte débil” valores de Bremer de 1-6, “soporte moderado” con valores entre 6-16, “soporte bueno” con valores entre 17-22. Las relaciones de los géneros la familia Pachyrhizodontidae y de algunos Crossognathiformes, se encuentran moderadamente soportadas, con un valor de 9, conformando un grupo monofilético. El soporte de Bremer de las ramas se muestra en la Figura 21 del Anexo 3.

## Caracteres del cráneo y esqueleto axial

El análisis cladístico realizado a la matriz de 89 caracteres del cráneo y esqueleto axial, obtuvo 10 árboles (Ver Anexo 3, Figura 22) igualmente parsimoniosos con una longitud (L=260 pasos) e índice de consistencia IC= 0.443 y de retención IR= 0.541, respectivamente. Estos árboles fueron encontrados en 10,000 de las 100,000 réplicas, con lo cual se exploraron 1 24392 re-arreglos.

En el consenso estricto (Figura 17) se muestra se muestra la conformación de parte del orden **Crossognathiformes** (*Varasichthys* + *Apsopelix* + *Crossognathus* + *Chongichthys* + *Tingitanichthys* + *Platinx* + *Nardopiscis* + *Greenwoodella* + *Aquilopiscis* + *Elopopsis* + *Notelops* + *Rhacolepis* + Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION + *Goulmimichthys* + *Pachyrrhizodus marathonensis* + *Pachyrrhizodus dibleyi* + *Pachyrrhizodus basalis* + *Pachyrrhizodus subulidens* + *Pachyrrhizodus magnus* + *Pachyrrhizodus salmoneus* + *Pachyrrhizodus megalops* + *Pachyrrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *Pachyrrhizodus etayoi* + *Pachyrrhizodus grawii* + *Pachyrrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) + *Pachyrrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *Pachyrrhizodus caninus* + *Pachyrrhizodus minimus* y de la familia **Pachyrrhizodontidae** (*Tingitanichthys* + *Platinx* + *Nardopiscis* + *Greenwoodella* + *Aquilopiscis* + *Elopopsis* + *Notelops* + *Rhacolepis* + Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION + *Goulmimichthys* + *Pachyrrhizodus marathonensis* + *Pachyrrhizodus dibleyi* + *Pachyrrhizodus basalis* + *Pachyrrhizodus subulidens* + *Pachyrrhizodus magnus* + *Pachyrrhizodus salmoneus* + *Pachyrrhizodus megalops* + *Pachyrrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *Pachyrrhizodus etayoi* + *Pachyrrhizodus grawii* + *Pachyrrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) + *Pachyrrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *Pachyrrhizodus caninus* + *Pachyrrhizodus minimus*). En el mapeo de caracteres para el árbol de consenso de caracteres del cráneo y esqueleto axial (Ver Anexo 3, Figura 23), se observa la siguiente distribución de sinapomorfias: **NODO 1** *Varasichthys* presenta: carácter 24(2): espina neural del centro preural 2 ausente; carácter 55(1): supracleitro con la línea lateral principal emergida en su mayoría en el margen posteroventral; carácter 56(1): post-supracleitro presente; carácter 57(1): número de postcleitros cuatro o más; carácter 59(1): aleta anal puntiaguda

presente; carácter 60(1): aleta dorsal puntiaguda presente; carácter 75(2): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 10-20%. **NODO 4** *Apsopelix* presenta los caracteres: 15(1): articulación cuadrado-mandibular en la mitad anterior de la órbita; carácter 16(0): articular fusionado con el angular y retroarticular; carácter 43(2): infraorbitales lo2 e lo3 fusionados; carácter 59(1): aleta anal puntiaguda presente; carácter 60(1): aleta dorsal puntiaguda; carácter 75(2): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 10-20%; carácter 86(2): número de infraorbitales, tres. **NODO 2** *Crossognathus*: carácter 5(0): antorbital presente; carácter 19(1): centros abdominales con arcos neurales fusionados excepto los primeros; carácter 20(1): asociación de los últimos huesos epineurales con vértebras caudales; carácter 33(0): hipural 10 ausente; carácter 34(0): hipural 9 presente; carácter 35(0): hipural 8 presente; carácter 65(2): solo los infraorbitales posteriores con interdigitaciones. **NODO 3** *Chongichthys*: carácter 78(2): tres hileras de dientes en la mandíbula inferior. **NODO 11** *Tingitanichthys*: carácter 18(1): aletas anal y dorsal largas, terminando posteriormente cerca del pedúnculo caudal presente; carácter 43(1): lo1 e lo2 fusionados; carácter 47(1): basisfenoide ausente; carácter 56(1): post-supracleitro presente; carácter 74(2): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila de 50-60%; carácter 87(2): autocentro vertebral grueso y liso. **NODO 6** *Platinx*: carácter 15(1): articulación cuadrado-mandibular en la mitad anterior de la órbita; carácter 20(1): asociación de los últimos huesos epineurales con vértebras caudales; carácter 72(2): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita del 200°-210°. **NODO 13** *Nardopiscis*: carácter 53(1): región ventroposterior del preopérculo expandida ampliamente. **NODO 9** *Greenwoodella*: carácter 73(2): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 40%. **NODO 14** *Aquilopiscis*: carácter 9(1): dientes en ectopterigoide presentes; carácter 25(1): número de epurales tres a cuatro; carácter 37(1): hipural 6 ausente; carácter 38(0): hipurales 1 y 2 no fusionados; carácter 75(2): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 10-20%; carácter 82(1): dientes del ectopterigoide ornamentados presentes. **NODO 8** *Elopopsis*: carácter 8(1): dientes en entopterigoide presentes; carácter 40(1): posttemporal bien

desarrollado; carácter 41(1): radios de la aleta caudal cruzan los hipurales ventrales en un ángulo perpendicular; carácter 72(2): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita del 200°-210°. **NODO 5** ***Notelops***: carácter 0(0): pterótico con espina dorsoposterior ausente; carácter 16(2): articular no se fusiona con angular y retroarticular; carácter 22(0) hipurapófisis ausente; carácter 44(1): lo4 e lo5 fusionados; carácter 52(0): placa gular presente; carácter 59(1): aleta anal puntiaguda presente; carácter 60(1): aleta dorsal puntiaguda presente; carácter 78(2) tres o cuatro hileras de dientes en la mandíbula inferior. **NODO 7** ***Rhacolepis***: carácter 2(1): vómer con dos dientes; carácter 8(1): dientes en entopterigoide presentes; carácter 24(0): espina neural del centro preural 2 más corta que la espina neural del preural 3; carácter 30(1): uroneural 3 ausente; carácter 80(1): dientes de la maxila ornamentados presentes. **NODO 15** **Nuevo género y especie A (UAHMP-600)**: carácter 42(0): maxila con borde dorsal curvo; carácter 43(1,3): lo1 e lo2 fusionados, lo3, lo4 e lo5 fusionados, formando un hueso amplio; carácter 65(1): infraorbitales anteriores y posteriores con interdigitaciones; carácter 66(1): interdigitaciones de los infraorbitales posteriores extendiéndose a lo largo de todo el infraorbital; carácter 67(1): huesos del techo craneano ornamentados presentes; carácter 68(1): supramaxila ornamentada presente; carácter 69(1): premaxila ornamentada presente; carácter 70(1): maxila ornamentada presente; carácter 72(2): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita 200°-210°; carácter 76(1): prolongación anteroventral del dentario presente, reducida; carácter 80(1): dientes de la maxila ornamentados presentes. **NODO 12** ***Michin*** **REVISION**: carácter 40(0): posttemporal pobremente desarrollado; carácter 63(0): Infraorbitales posteriores 4 y 5 pequeños y no superponiéndose o ligeramente superpuestos al margen anterior del preopérculo. **NODO 10** ***Goulmimichthys***: carácter 2(0): vómer con más de dos dientes; carácter 30(1): uroneural 3 ausente; carácter 66(1): interdigitaciones de los infraorbitales posteriores extendiéndose a lo largo de todo el infraorbital; carácter 85(1): primer pterigióforo de la aleta dorsal como estructura sola. **NODO 25** ***Pachyrhizodus marathonensis***: carácter 44(1): lo 4 y e lo5 fusionados; carácter 74(3): longitud de la supramaxila respecto a la

longitud de la maxila del 30-40%. **NODO 24 *Pachyrhizodus dibleyi***: no aparecen autapomorfías. **NODO 23 *Pachyrhizodus basalis***: carácter 77(1): tamaño diferente de los dientes a lo largo de la mandíbula. **NODO 22 *Pachyrhizodus subulidens***: carácter 74(2): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila del 50-60%. **NODO 21 *Pachyrhizodus magnus***: sin autapomorfías. **NODO 20 *Pachyrhizodus salmoneus***: carácter 73(2) diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 40%. **NODO 19 *Pachyrhizodus megalops***: carácter 63(0): Infraorbitales posteriores lo4 e lo5 pequeños y no superponiéndose o ligeramente superpuestos al margen anterior del preopérculo; carácter 72(0): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita del 160°-170°; carácter 73(3): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 50%; carácter 77(1): tamaño diferente de los dientes a lo largo de la mandíbula. **NODO 17 *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759)**: carácter 11(1): longitud total de la premaxila menor del 10% del total de la longitud de la mandíbula superior presente; carácter 13(0): borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta ausente; carácter 54(1): canal sensorial del preopérculo con numerosos túbulos en el brazo ventral, alcanzando el margen ventral y ventroposterior del hueso presente; carácter 73(3): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 50%; carácter 75(1): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 50-60%; carácter 76(2): prolongación anteroventral del dentario presente. **NODO 28 *Pachyrhizodus etayoi***: carácter 77(1): tamaño diferente de los dientes a lo largo de la mandíbula. **NODO 27 *Pachyrhizodus grawii***: carácter 73(0): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 30%. **NODO 18 *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-3851)**: carácter 67(1): huesos del techo craneano ornamentados presentes; carácter 70(1): maxila ornamentada presente; carácter 76(2): prolongación anteroventral del dentario reducida. **NODO 16 *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205)**: carácter 13(0): borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta ausente; carácter 72(4): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita de 220°-230°. **NODO 29 *Pachyrhizodus caninus***: carácter 49(1): paraesfenoide largo extendiéndose

posterior al basioccipital; carácter 73(2): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 40%. **NODO 26 *Pachyrhizodus minimus***: no hay autapomorfías.

Parte del orden Crossognathiformes se encuentra en el **NODO 31** y corresponde al clado entre (***Varasichthys*** y **NODO 33** (otros **Crossognathiformes**): sin sinapomorfías.

**NODO 33** corresponde a la rama entre (***Apsopelix + Crossognathus***) + (**NODO 34**) soportado por los caracteres: 10(1): premaxila con un proceso ascendente desarrollado (notorio) ausente; carácter 26(1): uroneural 7 ausente; carácter 52(1): placa gular ausente; carácter 74(1): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila del 70-80%.

**NODO 32** corresponde a la rama entre (***Apsopelix + Crossognathus***): soportado por: carácter 11(1): longitud total de la premaxila menor del 10% del total de la longitud de la mandíbula superior presente; carácter 40(1): posttemporal bien desarrollado; carácter 50(1): supraorbital grande con una porción anteroventral expandida presente; carácter 58(1): aleta dorsal originada anterior a la aleta pélvica presente.

**NODO 34** corresponde a la rama entre (***Chongichthys*** y el **NODO 38**), soportado por los caracteres: 0(1): pterótico con espina dorsoposterior presente; carácter 15(2): articulación cuadrado-mandibular posterior a la órbita y carácter 77(1): tamaño diferente de los dientes a lo largo de la mandíbula.

La familia Pachyrhizodontidae se encuentra en el **NODO 38** que corresponde al clado de (***Tingitanichthys + (Platinx + (Nardopiscis + Greenwoodella) + Aquilopiscis + Elopopsis + Notelops + Rhacolepis + (Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + Michin REVISION) + Goulmimichthys + las especies de Pachyrhizodus*** soportado por el carácter 5(1): antorbital ausente.

**NODO 37** corresponde al clado del ((***Platinx + (Nardopiscis + Greenwoodella) + su grupo hermano el NODO 36***): soportado por el carácter 4(1): septo interorbital ausente; carácter 22(1): hipurapófisis presente; carácter 24(1): espina neural del centro preural 2 del mismo tamaño (largo) de la PU3.

**NODO 39** corresponde al clado de **((*Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*))**: soportado por el carácter 3(1): margen frontal escavado a través de la espina del autoesfenótico presente; carácter 77(2): sin dientes en las mandíbulas superior e inferior.

**NODO 42** corresponde a la rama de **(*Nardopiscis* + *Greenwoodella*)**: soportado por los caracteres: 45(1): dientes en la mandíbula superior ausentes; carácter 46(1): dientes en la mandíbula inferior ausentes; carácter 75(1): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo 50-60%; carácter 78(3): sin dientes.

**NODO 36** corresponde a la rama de **(*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) + (NODO 35)**: soportado por los caracteres: 21(0): huesos epipleurales ausente; carácter 43(2): lo2 e lo3 fusionados; carácter 74(3): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila de 30-40%.

**NODO 41** corresponde al clado **(*Aquilopiscis* + *Elopopsis*)**: soportado por: carácter 11(1): longitud total de la premaxila menor del 10% del total de la longitud de la mandíbula superior presente; carácter 32(1): uroneural 1 (UN1) alcanza el PU2; carácter 73(2): diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 40%.

**NODO 35** corresponde al clado de ***Notelops* + su grupo hermano conformado por el NODO 40**: soportado por los caracteres: 13(1): borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta presente; carácter 50(1): supraorbital grande con una porción anteroventral expandida presente; carácter 63(1): infraorbitales posteriores lo4 e lo5 expandidos, superponiéndose al margen anterior del preopérculo; carácter 77(0): mismo tamaño de los dientes a lo largo de la mandíbula.

**NODO 40** corresponde a la rama de **(*Rhacolepis* + NODO 44)**: soportado por los caracteres: 3(1): margen frontal escavado a través de la espina del autoesfenótico presente; carácter 40(1): posttemporal bien desarrollado; carácter 53(1): región ventroposterior del preopérculo expandida ampliamente; carácter 55(1): supracleito con la línea lateral principal emergida en su mayoría en el margen posteroventral.

**NODO 44** corresponde a la rama de ((Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + NODO 43): soportado por los caracteres, 57(2) sin postcleitros, carácter 65(2) solo los infraorbitales posteriores con interdigitaciones, carácter 73(1) diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo del 20%.

**NODO 45** corresponde a Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION: soportado por los caracteres: 13(0): borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta ausente; 50(0): supraorbital grande con una porción anteroventral expandida ausente.

**NODO 43** corresponde a *Goulmimichthys* + Politomía de las especies de *Pachyrhizodus* NODO 48: soportado por el carácter 32(0): uroneural 1 (UN1) alcanza el centro preural 4 o 3.

El género *Pachyrhizodus* se encuentra en el **NODO 48**, corresponde a una politomía y se encuentra soportado por los caracteres: 0(0): pterótico con espina dorsoposterior ausente; carácter 39(1): radio exterior de la aleta pectoral más ancho que los demás radios presente; carácter 58(0): aleta dorsal originada anterior a la aleta pélvica ausente; carácter 64(0): anillo esclerótico presente, parcialmente cerrado; carácter 76(1): prolongación anteroventral del dentario presente.

**NODO 50** corresponde a *Pachyrhizodus etayoi* + *Pachyrhizodus grawii* soportado por el carácter 49(1): paraesfenoide largo, alcanzando el margen posterior del basioccipital; carácter 74(3): longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila del 30-40%; carácter 75(0): distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo del 30-40%.

**NODO 47** corresponde al clado de *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) + y NODO 46 ((*Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + (*Pachyrhizodus caninus* + *Pachyrhizodus minimus*)): soportado por el carácter 67(1): huesos del techo craneano ornamentados presentes; carácter 70(1): maxila ornamentada presente; carácter 76(2): prolongación anteroventral del dentario presente.

**NODO 49** corresponde al clado de (*Pachyrhizodus caninus* + *Pachyrhizodus minimus*): soportado por el carácter 68(1): supramaxila ornamentada presente; carácter 69(1): premaxila ornamentada presente.

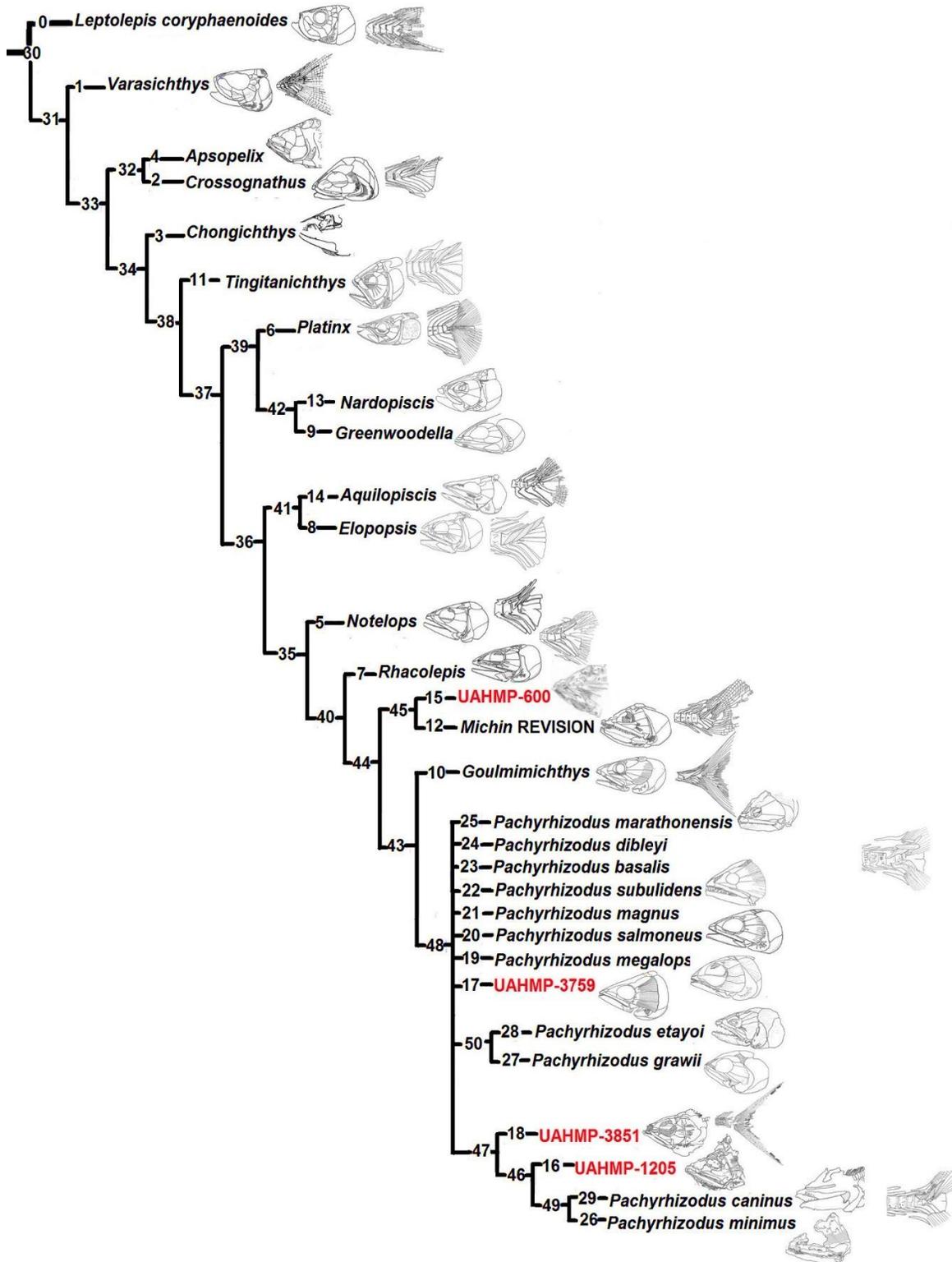


Figura 17. Árbol de consenso estricto a partir de los 10 árboles obtenidos con la matriz de caracteres del cráneo y esqueleto axial. El número en las ramas indica el nodo.

### Soporte de grupos

El soporte de grupos de re-muestreo con Bootstrap (Ver Anexo 3, Figura 24) indicó un apoyo de 10.0% del 100% respectivamente. De este grupo destaca el clado conformado por *Varasichthys* + ((*Apsopelix* + *Crossognathus*) + *Chongichthys* + *Tingitanichthys* + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + *Notelops* + (Nuevo género y especie A: UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) +) *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*) + *P. marathonensis* + *P. dibleyi* + *P. subulidens* + *P. magnus* + *P. salmoneus* + *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *P. etayoi* + *P. grawii* + *P. basalis* + *P. megalops* + *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-385) + *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *P. caninus* + *P. minimus*)) con un apoyo igual al 100%; posteriormente el clado conformado por *Nardopiscis* + *Greenwoodella* con un 68%; *P. caninus* + *P. minimus* con un apoyo igual al 53%. El clado conformado por *Apsopelix* + *Crossognathus*) + *Chongichthys* + *Tingitanichthys* + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + *Notelops* + (Nuevo género y especie A: UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) +) *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*) + *P. marathonensis* + *P. dibleyi* + *P. subulidens* + *P. magnus* + *P. salmoneus* + *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *P. etayoi* + *P. grawii* + *P. basalis* + *P. megalops* + *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-385) + *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *P. caninus* + *P. minimus*)) presenta el 49% de soporte.

El 30% de soporte lo tiene el clado de (*Chongichthys* + *Tingitanichthys* + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + *Notelops* + (Nuevo género y especie A: UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) +) *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*) + *P. marathonensis* + *P. dibleyi* + *P. subulidens* + *P. magnus* + *P. salmoneus* + *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *P. etayoi* + *P. grawii* + *P. basalis* + *P. megalops* + *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-385) + *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *P. caninus* + *P. minimus*). La rama de *Apsopelix* + *Crossognathus* presenta el 27% de apoyo. El 19% de soporte lo presenta *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*), y la politomía de las especies de *Pachyrhizodus* tiene el 17% de apoyo; el clado entre *P. etayoi* + *P. grawii* tiene el 16% de soporte

y *Aquilopiscis* + *Elopopsis* un 15%; la rama conformada por Nuevo género y especie A (UAHMP-600) + *Michin* REVISION tienen el 12%.

El clado conformado por (*Tingitanichthys* + *Goulmimichthys* + *Rhacolepis* + *Notelops* + (Nuevo género y especie A: UAHMP-600) + *Michin* REVISION) + (*Aquilopiscis* + *Elopopsis*) + *Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*) + *P. marathonensis* + *P. dibleyi* + *P. subulidens* + *P. magnus* + *P. salmoneus* + *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759) + *P. etayoi* + *P. grawii* + *P. basalis* + *P. megalops* + *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-385) + *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205) + *P. caninus* + *P. minimus*) tienen el 7% de apoyo, el clado *P. basalis* + *P. megalops* tienen el 3% de soporte.

De igual manera, con TNT 1.1 (Goloboff et al., 2008) se determinó el grado de soporte de las ramas empleando: el soporte absoluto de Bremer (Felsenstein, 2004). Los valores del soporte se definieron como: “soporte débil” valores de Bremer de 1-6, “soporte moderado” con valores entre 6-16, “soporte bueno” con valores entre 17-22.

Las relaciones de los géneros la familia Pachyrhizodontidae y de algunos Crossognathiformes se encuentran moderadamente soportadas con un valor de 11, conformando un grupo monofilético que se muestra en la Figura 25 del Anexo 3.

## COMPARACIÓN ENTRE ANÁLISIS

La comparación entre los dos análisis cladísticos (cráneo y cráneo + esqueleto axial) mostró que la relación entre algunos taxones se mantiene; este es el caso de los grupos conformados por: *Apsopelix* + *Crossognathus*; *Chongichthys* + (((*Tingitanichthys* + (*Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*))); *Aquilopiscis* + *Elopopsicis*, Nuevo género A (UAHMP-600) y *Michin* REVISIÓN) y *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) + ((*Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP- 1205) + (*Pachyrhizodus caninus* + *Pachyrhizodus minimus*)).

En el análisis de caracteres de cráneo, el taxón *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMMP- 3759), se encuentra más relacionado con *Pachyrhizodus salmoneus*. En el análisis de caracteres de cráneo y esqueleto axial, *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMMP- 3759) se relaciona con *Pachyrhizodus megalops*. Sin embargo, el clado que corresponde a *Rhacolepis* + Nuevo género A (UAHMP-600) y *Michin* REVISIÓN) en el análisis de cráneo se encuentra cercanamente relacionado con las especies de *Pachyrhizodus*, mientras que en el análisis de cráneo y esqueleto axial este mismo clado se encuentra relacionado con *Goulmimichthys*.

## DISCUSIÓN

El análisis filogenético, junto con la descripción taxonómica de los peces de la familia Pachyrhizodontidae, de la cantera Muhi, indican la presencia de cuatro diferentes taxones, uno correspondiente a un nuevo género y tres nuevas especies de *Pachyrhizodus* en el centro de México y en el oeste del mar de Tetis, los cuales están relacionados con *Michin*, *Rhacolepis*, *Pachyrhizodus*, y *Goulimimichthys*.

Tradicionalmente, la familia Pachyrhizodontidae ha sido situada en el suborden Pachyrhizodontoidei (Applegate, 1970; Taverne 1989; Cavin, 2001), junto con la familia Notelopidae, considerada como un grupo plesiomórfico.

Forey (1977) consideró al orden Pachyrhizodontoidei como Teleostei *incertae sedis*; sin embargo, Taverne (1989) agrupó a las familias Pachyrhizodontidae y Crossognathidae en el orden Crossognathiformes; propuso a este orden como grupo hermano de Clupeomorpha-Euteleostei y consideró a los géneros *Notelops*, *Rhacolepis* y *Pachyrhizodus* como un grupo monofilético, por las características compartidas en los huesos circumorbitales y en el esqueleto caudal.

Maisey y Blum en 1991, rechazaron la monofilia de los paquirizodóntidos y establecieron sinapomorfías compartidas con *Paraelops* (taxón extinto) + paquirizodóntidos + notelópidos, y consideraron a estos tres taxones como Elopomorpha *incertae sedis*. Por otro lado, Cavin (2001, 2005) hizo énfasis en que los paquirizodontoides y los paquirizodóntidos no tienen relación con Elopomorpha, más bien son Clupeocephala *sensu stricto* y Euteleostei primitivos.

Cumba y Murray en 2008, realizaron un análisis filogenético donde muestran que la familia Pachyrhizodontidae es monofilética, y utilizaron los caracteres propuestos por Cavin (2001); no obstante, no incluyen en este análisis al *Greenwoodella*, *Michin* y *Nardopisiscis*, géneros pertenecientes a la familia.

En el análisis cladista aquí realizado con los taxones pertenecientes a la familia Pachyrhizodontidae, de acuerdo con Cavin (2001), Alvarado-Ortega *et al.* (2008), Cumbaa y Murray (2008) y Taverne (2008), se incluyeron: *Rhacolepis*

Agassiz, 1841; *Pachyrhizodus* Dixon, 1850; *Elopopsis* Heckel, 1856; *Greenwoodella* Taverne, 1973; *Platinx* Taverne, 1980; *Goulimimichthys* Cavin 1995; *Tingitanichthys* Taverne, 1996; *Michin* Alvarado-Ortega, de Mayrinck y Brito, 2008; *Nardopiscis* Taverne 2008 y *Aquilopiscis* Cumbaa y Murray 2008; así como a algunos taxones hermanos que forman el orden Crossognathiformes (*Varasichthys* Arratia, 1982; *Crossognathus* Cavin, 2005; *Chongichthys* Arratia, 1981; *Apsopelix* Yabumoto, 2012; *Notelops* Forey, 1977). Asimismo, algunos caracteres modificados de estudios previos de *Goulimimichthys arambourgi* (Cavin, 2001) y de Crossognathiformes (Arratia, 2008; Arratia y Tischlinger, 2010), fueron utilizados.

Los estudios filogenéticos de Cavin (2001), Arratia (2008), Cumbaa y Murray (2008) y Arratia y Tischlinger (2010), contemplan algunos de los géneros de la familia Pachyrhizodontidae mencionados arriba. Sin embargo, en ninguno de estos análisis se incluye a *Greenwoodella* y a *Platinx*, debido principalmente a la falta de información de estos taxones. Cavin (2001) menciona que posiblemente al añadir a *Platinx* en un análisis filogenético de la familia Pachyrhizodontidae, se podría influir en la conformación de otros taxones, por lo que no lo toma en cuenta.

De acuerdo con los resultados del análisis filogenético realizado en este trabajo, la familia Pachyrhizodontidae como un grupo monofilético conformado por 12 taxones. Las relaciones filogenéticas entre los taxones son similares a las propuestas por Cavin (2001) y por Cumbaa y Murray (2008), con excepción de la presencia de *Notelops* dentro de la familia Pachyrhizodontidae en los análisis realizados en este trabajo. En los análisis previos de Cavin (2001) y Cumbaa y Murray (2008), *Notelops* (Notelopidae) es grupo hermano de Pachyrhizodontidae, como el suborden Pachyrhizodontoidei, y *Notelops* aparece más relacionado con *Rhacolepis* y *Goulimimichthys*. Posiblemente, la inclusión de *Notelops* dentro de la familia Pachyrhizodontidae en el análisis aquí realizado, se deba a la falta de algunos caracteres que no se tomaron en cuenta, por ejemplo: parietales unidos o medianamente unidos lateralmente y no separados por el supraoccipital; esta es una característica diagnóstica la familia Notelopidae que no se incluyó por no ser

informativa para establecer hipótesis de interrelación entre la familia Pachyrhizodontidae.

El árbol de consenso estricto obtenido en el análisis de caracteres del cráneo y del cráneo y esqueleto axial, mostró como nuevo género de la familia Pachyrhizodontidae al ejemplar UAHMP-600, quien es grupo hermano de *Michin* REVISION, con base en los caracteres: 21(0): maxila con borde dorsal curvo; carácter 22(1,3): lo1 y e lo2 fusionados; carácter 23(3) lo3, lo4 e lo5 fusionados formando un hueso amplio; carácter 44(1): infraorbitales anteriores y posteriores con interdigitaciones; carácter 45(1): interdigitaciones de los infraorbitales posteriores extendiéndose a lo largo de todo el infraorbital; carácter 46(1): huesos del techo craneano ornamentados presentes; carácter 47(1): supramaxila ornamentada presente; carácter 48(1): premaxila ornamentada presente; carácter 49(1): maxila ornamentada presente; carácter 51(2): ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita de 200°-210°; carácter 55(1): prolongación anteroventral del dentario presente y reducida. Este clado se encuentra estrechamente relacionado con *Rhacolepis*, *Goulmimichthys* y *Pachyrhizodus*, soportados por los caracteres 3(1) margen frontal escavado a través de la espina del autoesfenótico presente, carácter 40(1) posttemporal bien desarrollado, carácter 53(1) región ventroposterior del preopérculo expandida ampliamente.

Por otro lado, los taxones *Pachyrhizodus* sp. B. (UAHMP-3759), (*Pachyrhizodus* sp. C. (UAHMP-3851) + (*Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205)) soportado por los caracteres 0(0) pterótico con espina dorsoposterior ausente, carácter 39(1) radio exterior de la aleta pectoral más ancho que los demás radios presente, carácter 58(0) aleta dorsal originada anterior a la aleta pélvica ausente, carácter 64(0) anillo esclerótico presente, parcialmente cerrado y carácter 76(1) prolongación anteroventral del dentario presente, prolongada; situándolos dentro de *Pachyrhizodus* como nuevas especies.

El clado conformado por *Pachyrhizodus* sp. C: UAHMP-3851 + *Pachyrhizodus* sp. A: UAHMP-1205 se ubica dentro de *Pachyrhizodus* y aparece

como grupo hermano de *Pachyrhizodus caninus* y de *Pachyrhizodus minimus* por la presencia de ornamentaciones en la premaxila, maxila y dentario.

El consenso estricto de los caracteres del cráneo y cráneo y esqueleto axial muestra una politomía de las especies de *Pachyrhizodus* y más del 50% de datos faltantes debido principalmente a la naturaleza fragmentaria de los taxones y a que la anatomía postcranial está incompleta, en consecuencia, algunos caracteres no se conocen y en el análisis filogenético se codificaron con un signo de interrogación en la matriz de datos (Anexo 2). En este sentido, se propone revisar los caracteres de cada una de la especies y corroborar la validez de las mismas, además de buscar características que ayuden a establecer su asignación.

A pesar de que en los análisis realizados con la cabeza y esqueleto axial no se obtuvo la misma topología, es evidente que el clado conformado por el Nuevo género y especie A (UAHMP-600) y *Michin* REVISIÓN se conserva en ambos análisis. Asimismo, las especies de *Pachyrhizodus* sp. B (UAHMP-3759), *Pachyrhizodus* sp. C (UAHMP-3851) y *Pachyrhizodus* sp. A (UAHMP-1205), se muestran como nuevas especies de *Pachyrhizodus*.

Los taxones basales de Pachyrhizodontidae que se mantienen en ambos análisis son: *Tingitanichthys* + (*Platinx* + (*Nardopiscis* + *Greenwoodella*)), soportados por el carácter 5(1): antorbital ausente.

Los resultados del análisis cladístico de este estudio sugieren que la topología resultante de los caracteres del cráneo se encuentra más soportada; ya que existe mayor información de la morfología del cráneo, de los taxones estudiados y las relaciones que se muestran en esta topología son consistentes con los resultados taxonómicos, especialmente en los clados que corresponden a los taxones de la cantera Muhi (UAHMP-600, UAHMP-3759, UAHMP-3851 y UAHMP-1205).

En los análisis realizados de los caracteres del cráneo y del cráneo y esqueleto axial, se observa que el taxón *Platinx* es grupo hermano de *Nardopiscis* y *Greenwoodella* y se ubica casi en la base de la familia Pachyrhizodontidae.

Además este clado se mantiene en ambos análisis, soportado por la ausencia de dientes en la premaxila, maxila y dentario.

Las topologías de los estudios mencionados en párrafos anteriores, se asemejan a los resultados presentados en este estudio, esencialmente en las relaciones filogenéticas de los taxones *Rhacolepis*, *Goulimimichthys* y *Pachyrhizodus*, que se muestran como grupos hermanos.

Por otro lado, se observa que existen más similitudes en la topología de del análisis filogenético de este estudio, con el realizado por Arratia y Tischlinger (2010).

Al comparar la topología de Cavin (2001, fig. 17B) con el análisis de caracteres del cráneo del presente estudio, no se observan similitudes, esto puede deberse a que los taxones utilizados por Cavin, son peces fósiles y recientes y a que contempla solo a Crossognathidae como parte del grupo externo.

En análisis de esqueleto caudal realizado por Cavin (2001) y el análisis filogenético de este estudio muestran que las relaciones entre los taxones no están claramente establecidas y por tanto se observan politomías; esto debido fundamentalmente a la escasa o nula información sobre las estructuras anatómicas del esqueleto axial, ya que los paquirizodóntidos y crossognátidos están especialmente representados en el registro fósil por el cráneo.

Como resultado de la revisión taxonómica de los ejemplares asignados a *Michin csernai* de la cantera Tlayúa y de *Pachyrhizodus caninus* y *P. minimus* de Kansas, se encontraron caracteres que no habían sido descritos con anterioridad y que se utilizaron en este trabajo; entre éstos se encuentra la ornamentación de los dientes y del techo craneano y las interdigitaciones de los infraorbitales.

Por otro lado, es necesario realizar una revisión taxonómica exhaustiva de los paquirizodóntidos de otras localidades del mundo y sobre todo de los ejemplares tipo depositados en otros museos de México y del mundo, ya que en este trabajo se detectó que existen inconsistencias en ciertos caracteres de algunas especies descritas con anterioridad, tal es el caso de *Michin scernai*. Los ejemplares asignados a este género que se revisaron en la colección de la UNAM, muestran algunas características que no fueron descritas por Alvarado-Ortega *et*

*al.* (2008), así como algunos caracteres que no corresponden a la descripción hecha en la publicación, tales como: tres hileras de dientes en la mandíbula, en el holotipo (IGM-9028), sin embargo se observó una hilera de dientes; la maxila descrita es muy delgada, al revisar el ejemplar se observa que es ancha; la serie infraorbital no se observa de la misma manera, de la descrita ya que los autores mencionan que el lo 2+3, y 4+5 están fusionados, en la revisión de holotipo se observa la sutura entre el lo4 e lo5 por lo que estos infraorbitales no están fusionados; así como otras características que se expresan en el Anexo 12, y se tomaron en cuenta en la matriz de datos para el análisis filogenético.

Cuando se realizó la revisión de los ejemplares de *Michin scernai* depositados en Museo Ma. Carmen Perrilliat del Instituto de Geología (IGM) de la UNAM, se observó que el holotipo IGM-9028 tiene una ornamentación en los dientes de la maxila, similar a la del Nuevo género y especie A (UAHMP-600). Además el ejemplar IGM-9029 es el único que presenta interdigitaciones en los infraorbitales posteriores 4 y 5, sin embargo, Alvarado-Ortega *et al.* (2008) no hacen referencia a estos caracteres.

Para corroborar la asignación de todos los ejemplares de *Michin scernai*, además de revisar las características diagnósticas descritas, hacer mediciones e ilustraciones de algunas estructuras taxonómicas, se compararon la forma del cuerpo y el origen y forma de las aletas de los ejemplares que estaban completos o casi completos (Ver Anexo 11), como resultado de esto se encontraron al menos tres taxones diferentes, no obstante se propone revisar nuevamente cada ejemplar asignado a *Michin*, para corroborar estos resultados.

En la revisión taxonómica se observó interdigitaciones en los infraorbitales 3, 4 y 5 en los ejemplares de *Pachyrhizodus* de Kansas, la revisión bibliográfica y fotográfica de *Goulmimichthys arambourgi* de Marruecos y *P. etayoi* de Colombia y los ejemplares de la cantera Muhi UAHMP-600, UAHMP-1205, UAHMP-3759 y UAHMP-3851, sin embargo la extensión de los infraorbitales de la cantera Muhi cubren gran parte del opérculo.

Se observó que las especies de *Pachyrhizodus* de Kansas revisadas presentaron una prolongación anteroventral en el dentario y ornamentaciones en

huesos del techo craneano, premaxila y maxila y dentario, estas características antes mencionadas no se habían descrito anteriormente para algunos de los taxones revisados fundamentalmente la ornamentación de los dientes, huesos del techo craneano, maxila, dentario y la prolongación del dentario. (Ver Anexo 10).

Se encontró también en la revisión bibliográfica algunas omisiones en las descripciones, por ejemplo en *Aquilopiscis wilsoni*, Cumbaa y Murray (2008, fig. 9b, p. 237) muestran una ornamentación similar en los dientes del ectopterigoide, La presencia de fuertes ornamentaciones en los dientes de la premaxila, maxila y dentario del Nuevo género y especie A (UAHMP-600) es un carácter único e importante, este tipo de ornamentación no ha sido descrito en ningún otro paquirizodóntido; sin embargo, en la revisión bibliográfica se encontró un resumen de congreso en el que los autores (Voltani y Bertini, 2012) mencionaban que en *Rhacolepis buccalis* habían observado una ligera ornamentación o estriación en los dientes de la maxila.

La reconstrucción de *Aquilopiscis wilsoni* de Cumbaa y Murray (2008: fig. 7, p. 236), muestra que el segundo infraorbital (Io2) tiene una depresión o curvatura en el margen dorsal; sin embargo, estos huesos presentan un margen completamente recto, probablemente este hueso está fracturado o incompleto y su margen dorsal original es recto (Ver Anexo 4, Figura 26F).

Otro de los géneros en los que se observaron inconsistencias es en *Nardopiscis cavini* ya que Taverne (2008: fig. 3. p. 21), menciona en parte de la descripción que este taxón solo presenta dientes en el margen posterior de la maxila y en el dentario presenta dientes en la parte anterior y en la parte media de diferente longitud, pero posiblemente la preservación del ejemplar influya en las interpretaciones del autor (Ver Anexo 4, Figura 26G).

En el esquema de *Pachyrhizodus marathonensis* (Bartholomai, 2012:fig.1B, p.129) no se ve claramente la forma y fusión de los infraorbitales y se observan seis infraorbitales, además este autor propone una nueva especie de *Pachyrhizodus*: *Pachyrhizodus grawii* (Bartholomai, 2012:fig. 9B, p.137), de ejemplares que antes estaban asignados a *Pachyrhizodus marathonensis*, y menciona que la premaxila de *P. grawii* es más angosta y corta; sin embargo, al

analizar los esquemas de ambas especies no se observan diferencias taxonómicas significativas y seguramente los huesos del ejemplar que el autor asigna a *P. grawii* se encuentran ligeramente deformados por preservación, por lo que se propone revisar cuidadosamente estos ejemplares y realizar una reinterpretación de estos taxones que pueden pertenecer a la misma especie (Ver Anexo 6, figura 28F).

Al realizar la revisión de las especies de *Pachyrhizodus* de Kansas y al hacer un análisis bibliográfico de *Goulimimichthys*, se observaron algunas características similares en ambos taxones, como: infraorbitales posteriores interdigitados que alcanzan a cubrir parte del preopérculo, infraorbitales libres; no obstante se observa que solo *Pachyrhizodus* presenta una protuberancia anteroventral en el dentario y el pterótico no se produce como una espina dorsoposterior (Ver Anexo 5 y 6).

Por otro lado, es importante señalar que la mayoría de las descripciones de otros paquirizodóntidos del mundo, están basadas en fragmentos y en ocasiones se han establecido especies como son dientes o fragmentos mandíbulas. Por otro lado, como señala Applegate (1970), algunas especies de *Pachyrhizodus* de Niobrara Chalk en Estados Unidos, están basadas en características que pueden caer en el rango de variación individual y algunas pueden ser peces juveniles asignadas como nuevas especies. Asimismo, Forey (1977) indica que las especies americanas son generalmente más grandes que las inglesas pero morfológicamente similares, por lo que algunas pueden llegar a ser conspecíficas. En el caso de las especies de la cantera Muhi, a pesar de que los ejemplares no están completos, las características del cráneo son diagnósticas para determinar que se trata de taxones diferentes y que no se trata de la presencia de variación intraespecífica.

Autores como Giersh *et al.* (2010) y Stewart y Bell Jr. (1994), han realizado descripciones de fragmentos aislados de mandíbulas o dientes de especies de *Pachyrhizodus* que habían sido asignadas a mosasaurios; sin embargo, las diferencias morfológicas no son tan evidentes y sería necesario revisar con detenimiento estos ejemplares para evitar problemas taxonómicos.

## CONCLUSIONES

1.- En la cantera Muhi existen cuatro taxones diferentes de la familia Pachyrhizodontidae. Uno corresponde a un nuevo género y especie y los tres restantes son nuevas especies de *Pachyrhizodus*.

2. La revisión taxonómica de los ejemplares de *Michin scernai* de la Cantera Tlayúa de Puebla, sugiere que corresponden a tres especies diferentes, por lo que es necesario realizar una nueva exploración de los caracteres diagnósticos del género.

3.-Existen problemas en la identidad taxonómica de algunos paquirizodóntidos descritos con anterioridad, por lo que es necesario realizar una revisión de los caracteres de las especies descritas hasta ahora en todo el mundo.

Es preciso hacer una revisión de los peces paquirizodóntidos de otras localidades de México, principalmente de Nuevo León, Oaxaca y Chipas, así como de otras localidades del mundo, para resolver los problemas taxonómicos que aún existen en la familia.

4. La familia Pachyrhizodontidae constituye un grupo monofilético; sin embargo, aún no están establecidas las relaciones dentro del grupo, por lo que se necesita continuar descubriendo nuevos ejemplares y nuevos caracteres.

## LITERATURA CITADA.

Agassiz, L. 1841. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the province of Ceará, in the North of Brasil. Edinburgh New Phil. J., 30:82-84.

Alvarado-Ortega, J., Garibay-Romero, L. M., Blanco-Piñón, A., González-Barba, G. J., Vega, F. y Centeno-García, E. 2006. Los peces fósiles de la formación Mexcala (Cretácico Superior) en el Estado de Guerrero, México. Revista Brasileira de Paleontología, 9(3):261-272.

Alvarado-Ortega, J., de Mayrinck, D. y Brito, P. M. 2008. A basal Pachyrhizodontid fish (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous of the Tlayúa Quarry, Central Mexico. Comptes Rendus Palevol, 7:269–275.

Applegate, S. P. 1970. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Fieldiana, Geology Memoirs. Chicago, 3:383-433.

Applegate, S. P. y Comas, O. 1980. Primera ictiofauna del Cretácico Inferior de México. Estado de Oaxaca. V Congreso Geológico Nacional, Sociedad. Geológica. Mexicana. Resúmenes, p. 10.

Arambourg, C. 1954. Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). Notes et Mémoires, 118:1-188.

Arratia, G. 1981. *Varasichthys ariasi* n. gen. et sp. from the Upper Jurassic of Chile (Pisces, Teleostei, Varasichthyidae n. fam.). Stuttgart. Palaeontographica A 175: 107-139.

Arratia, G. 1982. *Chongichthys dentatus*, new genus and species from the Late Jurassic of Chile (Pisces, Teleostei: Chongichthyidae, new family). Journal of Vertebrate Paleontology, 2:133–149.

Arratia, G. 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. Palaeolchthyologica 7: 1–168.

Arratia, G. 2008. The Varasichthyid and other Crossognathiform fishes, and the break-up of Pangaea. In Cavin, L., Longbottom, A. & Richter, M. (eds). Fishes and the break-up of Pangaea. Special Publication 295. Geological Society, London, p. 71–92.

Arratia, G. 2010. The Clupeocephala re-visited: Analysis of characters and homologies. Revista Biología Marina & Oceanografía. 45:635-657.

Arratia, G. y Tischlinger, H. 2010. The first record of Late Jurassic crossognathiform fishes from Europe and their phylogenetic importance for teleostean phylogeny. WILEY-VCH Verlag GmbH y Co. KGaA, Weinheim. Fossil Record, 13 (2): 317–341.

- Bartholomai, A. 2012. The pachyrhizodontid teleosts from the marine Lower Cretaceous (latest mid to late-albian) sediments of the Eromanga Basin, Queensland, Australia. *Memoirs of Queensland Museum, Nature*, 56 (1): 119-148.
- Blanco, A. 2002. Primer registro de *Araripichthys* Silva Santos, 1985, (Teleostei: Araripichthyidae) en sedimentos Cretácicos (Turoniano) del Noreste de México. VII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana. Paleontología. Ponencias, p. 34.
- Blanco-Pinón, A. 2003. Peces fósiles de la Formación Agua Nueva (Turoniano) en el Municipio de Vallecillo, Nuevo León, NE México. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares. Facultad de Ciencias de la Tierra, p. 345.
- Blanco, A. y Cavin, L. 2003. New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian). Vallecillo (NE México). *Comptes Rendus Palevol*. 2:299-306.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10,295–304.
- Cavin, L. 1995. *Goulmimichthys arambourgi* n. g., n. sp., un Pachyrhizodontidae (Actinopterygii, Teleostei), d'une nouvelle localité & circ; nodules fossiliferes du Turonien inférieur marocain. *Comptes Rendus De l' Académie Sciences. Paris*. t. 321:(ser. II a), 1049-1054.
- Cavin, L. 1997. Nouveaux teleostei du gisement du Turonien inférieur de Goulmima (Maroc). *Comptes Rendus De l' Académie Sciences. Terre et Planètes*, 325: 719-724.
- Cavin, L. 2001. Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 94:509–535.
- Cavin, L. y Grigorescu, D. 2005. A new *Crossognathus* (Actinopterygii-Teleostei) from the Lower Cretaceous of Romania with comments on Crossognathidae relationships. *Geodiversitas*, 27:5–16.
- Cavin, L. 2008. Palaeobiogeography of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii) Fishes and the Break-up of Pangea. En Cavin, L., Longbottom, A. & Richter, M. (eds). *Fishes and the break-up of Pangaea: Special Publication 295*. Geological Society, London, p. 165-183.
- Cope, E. D. 1872. On the families of fishes of the Cretaceous formation in Kansas. *Proceedings of the American Philosophical Society, Philadelphia*, 12:327–357.
- Cope, E. D. 1874. Review of the Vertebrata of the Cretaceous period found west of the Mississippi River. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey Territories*. Washington, 1:3-48.

Cope, E. D. 1875. The Vertebrata of the Cretaceous formations of the West. Report of the United States Geological Survey of the Territories / F.V. Hayden United States Geologist in charge, Washington, 2:1-303.

Cumbaa, S. L. y Murray, A. M. 2008. New Late Cretaceous pachyrhizodontoid fishes and associated ichthyofauna from the Northwest territories, Canada. In Arratia, G., Schultze, H.-P. & Wilson, M. V. H. (eds). Mesozoic Fishes 4. Homology and Phylogeny. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 229–256.

Dixon, F. 1850. The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. London, 40:422.

Dunkle, D. H. 1940. The cranial osteology of *Notelops brama* (Agassiz), an elopid from the Cretaceous of Brazil. Looydia, Cincinnati, Ohio, 3:157–190.

Felsenstein, J. 2004. Inferring phylogenies. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, p. 580

Forey, P. L. 1973. A revision of the Elopiform Fishes, fossil and Recent. Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology Supplement. 10:1-222.

Forey, L. 1977. The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology, 28: 125–204.

Fowler, H. W. 1911. A description of the fossil fish remains of the Cretaceous, Eocene, and Miocene formations of New Jersey. Bulletin Geological Survey New Jersey, Trenton, 4:22-182.

Freudenstein, J. V. & Davis, J. I., 2010. Branch support via resampling: an empirical study. Cladistic 26: 643–656.

Giersch, S., Frey, E., Stinnesbeck, W. y González González, A. H. 2010: *Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872 (Teleostei, Crossognathiformes) from the early Turonian of Vallecillo (Mexico). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen. Stuttgart. 258/2: 219–228.

Goloboff, P. 1996. Nona. Noname ver. 1.50 (versión 32-bits). Disponible en: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.

Goloboff, P. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. Cladistics. 15: 415-428.

Goloboff, P., Farris, J. S. 2001. Methods for Quick Consensus Estimation. Cladistics. 17: S26-S34.

Goloboff, P., Farris, J. S., Nixon, K. 2003. TNT: TREE ANALYSIS USING NEW TECHNOLOGY. Program and documentation, available from the authors. Disponible en <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.

- Goloboff, P., Farris, J. S., Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*. 24: 774-786.
- González-Rodríguez, K. y Fielitz, C. 2009. Los peces fósiles. En: González-Rodríguez, K., Cuevas-Cardona, C. y Castillo-Cerón, J. M. (eds.) Los fósiles del estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México, p. 65-77.
- Günther, A. C. L. G. 1872. *Thrissopater salmoneus*. In Figures and descriptions of British organic remains, dec. I. Memorial Geological Survey of England. London, I: 1-4.
- Günther, A. C. L. G. 1885. Présence de *Pachyrhizodus salmoneus* (Günther) Pisces, Teleostei, Pachyrhizodontidae, dans L' Albien Moyen de l'aube (France) Bulletin d' information des geologues du bassin de Paris, 4:7-10.
- Heckel, J. J. 1856. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Österreichs. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 11:187-274.
- Hernández-Guerrero, C. y González-Rodríguez, K. 2010. The pachyrhizodontid fishes of the Muhi quarry (Albian-Cenomanian), Hidalgo, México. In: K. González-Rodríguez y G. Arratia (comps.). Fifth International Meeting on Mesozoic Fishes. Global Diversity and Evolution. Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, México. Abstract Book and Field Guides, p. 53.
- Jordan, D. S. 1923. A classification of fishes, including families and genera as far as known. Stanford University Publications (Biological Sciences.), Palo Alto, 3:79-243.
- Lerliche, M. 1929. Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (Note préliminaire). Bull. Soc. Belge de Geol. de Pal. et d'hydro, 37:199-299.
- Loomis, F. 1900. Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid und Knochen Fische aus der Kreide Formation von Kansas. Palaeoclimatology Palaeocology Amsterdam, 14:97-118.
- Maisey, J. G. 1991. *Rhacolepis* in: Santana fossils. An illustrated Atlas. T.F.H. Publications, p. 110-115.
- Maisey, J. G., Rutzky, I., Blum, S. y Elvers, W. 1991. Laboratory Preparation Techniques. In John G. Maisey, editor. Santana Fossils: An Illustrated Atlas, p. 99-103.
- Nixon, K. C. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9 published by the author, Ithaca, NY.
- Müller, J. 1845. Über den bau und die grenzen der ganoiden and über das natürliche system der fishche. Archiv Für Naturgeschicthe. 11:91-141.

- Páramo-Fonseca, M. E. 2001. Los peces de la familia Pachyrhizodontidae (Teleostei) del Turoniano del Valle superior del Magdalena, Colombia, dos nuevas especies. *Ingeominas*, 39:51-81.
- Patterson, C. 1967. A second specimen of the Cretaceous teleost *Protobrama* and the relationships of the sub-order Tselfatioidei. *Arkiv för Zoologi*, 19 215-234.
- Pinna, M. de. 1996. Teleostean monophyly. In: Stiassny, M. L. J., Parenti, L. R. & Johnson, G. D. (eds.). *Interrelationships of Fishes*; San Diego Academic Press. 147-162.
- Schultze H-P. 2008. Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians. In: Arratia G, H-P Schultze & MVH Wilson (eds). *Mesozoic fishes 4. Homology and phylogeny*, Verlag Dr. F. Pfeil, München. 23-48.
- Smith, A. G., Smith, D. G., y Funnell, B. M. 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge University Press, USA. 99 p.
- Sorbini, L. 1976. L'ittiofauna Cretacea di Cinto Euganeo (Padova-Nord Italia). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 3:479-567.
- Stewart, A. 1898. A contribution to the knowledge of the ichthyic fauna of the Kansas Cretaceous. *Kansas University Quarterly*, Lawrence, 7:21-29.
- Stewart, A. 1899. Notice of three new Cretaceous fishes with remarks on the Saurodontidae Cope. *Kansas University Quarterly*, Lawrence, 8:107-112.
- Taverne, L. 1973. Sur la position systematique et les affinities de *Greenwoodella tockensis* Taverne, l. et Ross, p. h. 1973 (Pisces elopiformes) de l'aptien inferieur de l'ile d'Helgoland (Allemagne). *Bulletin Institut Recherche Sciences Naturelles Belgique. Sciences de la Terre-Aardwetenschappen*. 49, 9: 1-6.
- Taverne, L. 1976. A propos du poisson fossile *Notelops brama* du Crétacé inférieur du Brésil et de sa position systématique au sein des téléostéens primitifs. *Biology Jaarb Dodonaea*, 44:304-310.
- Taverne, L. 1980. Ostéologie et position systématique du genre *Platinx* (Pisces, Teleostei) de l'éocène du Monte Bolca (Italie). *Academie Royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences. Série (5)*, 66:873-889.
- Taverne, L. 1989. *Crossognathus* Pictet, 1858 du Crétacé inférieur de l'Europe et systématique, paleozoogéographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (Téléostéens) du Crétacé et du Tertiaire. *Palaeontographica*, 207:79-105.
- Taverne, L. 1991. *Greenwoodella tockensis* from the Marine Lower Aptian (Töck) of Helgoland (West Germany), the oldest known Pachyrhizodontid Fish (Teleostei, Crossognathiformes). *Geologisches Jahrbuch Reihe A.*, 120:305-309.

Taverne, L. 1993. Ostéologie et affinités du téléostéen crétacique *Elopopsis microdon* (Psices, Crossognathiformes. Pachyrhizodontidae). *Biology Jaarb Dodonaea*, 61:172-192.

Taverne, L. 1996. Révision de *Tingitanichthys heterodon* nov.gen. (Teleostei. Pachyrhizodontoidei) du Crétace Supérieur marin du Maroc. *Biology Jaarb Dodonaea*, 63:133-151.

Taverne, L. 2008. Les poissons crétacés de Nardó. 29°. *Nardopiscis cavini* gen.et sp. nov. (Teleostei, Crossognathiformes, Pachyrhizodontidae). *Bolettino del Museo civico di Storia Naturale di Verona* 32, *Geologia Paleontologia Preistoria*, p. 19–28.

Voltani, C. G. y Bertini, R. J. 2012. A respeito de ornamentações na estrutura maxilar de *Rhacolepis buccalis* Agassiz, 1841. En: J. C. de Almeida-Marsola y M. Bronzati (ed.). *Reunião Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia. PALEO SP– 2012. APOIO. Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto, São Paulo. Boletim de resumos*, p. 48.

Wiffen, J. 1983. The first record of *Pachyrhizodus caninus* Cope (Order Clupeiformes) from the Late Cretaceous of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 26:109-119.

Wenz, S. y Fricot, C. 1985. Présence de *Pachyrhizodus salmoneus* (Günther), Pisces, Teleostei, Pachyrhizodontidae, dans l' albien moyen de l'aube (France). *Bulletin d' information des geologues du bassin de Paris*, 22(4):7-10.

Woodward, A. S. 1901. *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part 4. British Museum (Natural History). London*, p. 636.

Woodward, A. S. 1907. *The fossil fishes of the English Chalk, 3. Palaeontography. Society. London*. p. 97-12.

Yabumoto, Y., Yoshinori, H., and Takanobu, N. 2012. *Apsopelix miyazakii*, a New Species of Crossognathid Fish (Teleostei) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Paleontological Society of Japan. Paleontological Research*. 16(1):37-46.

## ANEXOS

### Anexo 1. LISTADO DE CARACTERES

Listado de caracteres utilizados para la realización del análisis filogenético, tomados y modificados de Cavin (2001); Arratia (2008) y Arratia y Tischlinger, (2010). Los caracteres marcados con un signo de más (+) son de Cavin (2001) y los caracteres marcados con un signo de mayor que (>) son de Arratia y Tischlinger (2010). Los números entre paréntesis corresponden a los números originales de los caracteres utilizados por los autores. En algunos casos se hicieron modificaciones a los estados de carácter, los cuales están señalados en el texto. Los caracteres propuestos por la autora está marcados con un asterisco (\*).

1. (3)<sup>+</sup>**Pterótico con espina dorsoposterior:** ausente (0), presente (1).
2. (10)<sup>></sup>**Paraesfenoides:** con dientes pequeños (0), sin dientes pequeños (1). Modificado de Arratia y Tischlinger (2010), debido a que ninguno de los taxones incluidos en la matriz presentan un estado de carácter adicional: con dientes grandes (2).
3. (11)<sup>+</sup>**Vómer:** con más de dos dientes (0), con dos dientes (1), con un diente (2), sin dientes (3). Modificado de Cavin (2001).
4. (15)<sup>+</sup>**Margen frontal escavado a través de la espina del autoesfenótico:** ausente (0), presente (1).
5. (17)<sup>+</sup>**Septo Interorbital:** presente (0), ausente (1).
6. (23)<sup>+</sup>**Antorbital:** presente (0), ausente (1).
7. (30)<sup>></sup>**Suborbital:** dos o tres (0), uno (1), ninguno (2). Modificado de Arratia y Tischlinger (2010), debido a que ninguno de los taxones incluidos en la matriz presenta el estado de carácter: numerosos (0).
8. (34)<sup>></sup>**Dermopalatino dentado:** presente (0), ausente (1).
9. (27)<sup>+</sup>**Dientes en entopterigoide:** ausentes (0), presentes (1). Modificado de Cavin (2001).
10. (27)<sup>+</sup>**Dientes en ectopterigoide:** ausentes (0), presentes (1). Modificado de Cavin (2001).

11. (30)<sup>+</sup>**Premaxila con un proceso ascendente desarrollado (notorio):** presente (0), ausente (1).
12. (31)<sup>+</sup>**Longitud total de la premaxila menor del 10% del total de la longitud de la mandíbula superior:** ausente (0), presente (1). Modificado de Cavin (2001).
13. (32)<sup>+</sup>**Un diente interno en la premaxila prominente:** ausente (0), presente (1).
14. (33)<sup>+</sup>**Borde oral de la maxila cubierta lateralmente por una lámina de hueso delgada y angosta:** ausente (0), presente (1). Cavin (2001) menciona que el ejemplar 10964 MNHN de Paris (*Platinx*) muestra este hueso, y se observa en los ejemplares revisados de *Pachyrhizodus* de Kansas un hueso que cubre la base de los dientes. Modificado de Cavin (2001).
15. \***Supramaxila:** dos (0), una (1).
16. (46)<sup>></sup>**Articulación cuadrado-mandibular:** en la mitad posterior de la órbita (0), en la mitad anterior de la órbita (1), posterior a la órbita (2), anterior a la órbita (3).
17. (48)<sup>></sup>**Articular:** fusión con el angular y retroarticular (0), fusión con angular (1), no hay fusión con angular y retroarticular (2).
18. (51)<sup>></sup>**Abertura posterior del canal sensorial mandibular:** en posición media o posterior (0), lateral a la porción angular de la mandíbula (1).
19. (41)<sup>+</sup>**Aletas anal y dorsal largas, terminando posteriormente cerca del pedúnculo caudal:** ausente (0), presente (1).
20. (46)<sup>+</sup>**Centros abdominales:** con arcos neurales no fusionados (0), con arcos neurales fusionados excepto los primeros (1), con arcos neurales fusionados (2)
21. (48)<sup>+</sup>**Asociación de los huesos epineurales:** con vértebras abdominales únicamente (0), últimos huesos epineurales asociados con vértebras caudales (1), ausentes (2)
22. (49)<sup>+</sup>**Huesos epipleurales:** ausentes (0), presentes (1)
23. (101)<sup>></sup>**Hipurapófisis:** ausente (0), presente (1)

24. (51)<sup>+</sup>**Fusión del PU1 y parahipural:** presente (0), ausente (1).
25. (52)<sup>+</sup>**Espina neural del centro preural 2:** más corta que la espina neural del PU3 (0), del mismo tamaño (largo) de la PU3 (1), espina neural ausente (2).
26. (111)<sup>></sup>**Número de epurales:** 4 o más (0), tres a 4 (1), Dos (2) un epural (3), ausentes (4).
27. \***Uroneural 7:** presente (0), ausente (1)
28. \***Uroneural 6:** presente (0), ausente (1)
29. \***Uroneural 5:** presente (0), ausente (1)
30. \***Uroneural 4:** presente (0), ausente (1)
31. \***Uroneural 3:** presente (0), ausente (1)
32. \***Uroneural 2:** presente (0), ausente (1)
33. (116)<sup>></sup>**Uroneural 1 (UN1):** alcanza el centro preural 4 o 3 (0), alcanza el PU2 (1) alcanza el PU1, (2). Modificado de Arratia y Tischlinger (2010), debido a que ninguno de los taxones incluidos en la matriz presenta el estado de carácter: no alcanza ningún centro preural (4). Aquí quite el carácter de no presenta (0), la Dra, lo tenía codificado con 0, por eso lo había codificado así, pero ya revise la caudal y llega al PU3 en *Leptolepis coryphaenoides*
34. \***Hipural 10:** presente (0) ausente (1).
35. (59)<sup>+</sup>**Hipural 9:** presente (0) ausente (1).
36. (60)<sup>+</sup>**Hipural 8:** presente (0) ausente (1).
37. (61)<sup>+</sup>**Hipural 7:** presente (0) ausente (1).
38. (62)<sup>+</sup>**Hipural 6:** presente (0) ausente (1).
39. (64)<sup>+</sup>**Hipurales 1 y 2:** no fusionados (0), extremidades proximales fusionadas (1), fusionados en más de la mitad de su longitud (2).

40. **\*Radio exterior de la aleta pectoral más ancho que los demás radios:** ausente (0), presente (1).
41. **\*Posttemporal:** pobremente desarrollado (0), bien desarrollado (1).
42. (67)**+Radios de la aleta caudal:** No cruzan los hipurales ventrales (0), Cruzan los hipurales ventrales en un ángulo perpendicular (1).
43. **\*Maxila:** con borde dorsal curvo (0), con borde dorsal recto (1).
- 44.- **\*Infraorbitales 1, 2 y 3:** libres (0), 1 y 2 fusionados (1), 2 y 3 fusionados (2), 3, 4 y 5 fusionados formando un hueso amplio (3)
45. **\*Infraorbitales 4 y 5:** libres (0), 4 y 5 fusionados (1).
46. (40)**>Dientes en la mandíbula superior:** presentes (0) ausentes (1). Modificado de Arratia y Tischlinger (2010).
47. (40)**>Dientes en la mandíbula inferior:** presentes (0) ausentes (1). Modificado de Arratia y Tischlinger (2010).
48. (5)**>Basiesfenoide:** presente (0), ausente (1).
49. (8)**>Orbitoesfenoide:** reducido o ausente (0), grande (1).
50. (11) **>Paraesfenoide:** corto, apenas alcanzando el basioccipital (0), largo, alcanzando el margen posterior del basioccipital (1), largo, extendiéndose posterior al basioccipital (2).
51. (32)**>Supraorbital grande con una porción anteroventral expandida:** ausente (0), presente (1).
52. (48)**>Proceso postarticular de la mandíbula inferior:** pobremente desarrollado (0), bien desarrollado (1).
53. (54)**> Placa gular:** presente (0), ausente (1).
54. (63) **>Región ventroposterior del preopérculo:** expandida ligeramente (0), expandida ampliamente (1).

55. (64) <sup>></sup>**Canal sensorial del preopérculo con numerosos túbulos en el brazo ventral, alcanzando el margen ventral y ventroposterior del hueso:** ausente (0), presente (1).

56. (84) <sup>></sup>**Supracleitro con la línea lateral principal emergida:** en su mitad superior (0), en su mayoría en el margen posteroventral (1), línea lateral no corre a través del supracleitro (2)

57. (85) <sup>></sup>**Post-supracleitro:** ausente (0), presente (1).

58. (86) <sup>></sup>**Número de postcleitros:** uno a tres (0), cuatro o más (1), ninguno (2).

59. (92) <sup>></sup>**Aleta dorsal originada anterior a la aleta pélvica:** ausente (0), presente (1).

60. (96) <sup>></sup>**Aleta anal puntiaguda:** ausente (0), presente (1). Modificado de Arratia (2008).

61. (96) <sup>></sup>**Aleta dorsal puntiaguda:** ausente (0), presente (1). Modificado de Arratia (2008).

62. (151) <sup>></sup>**Margen posterior de la maxila:** convexamente redondeado o recto (0), afilado (1). Modificado de Arratia y Tischlinger (2010), debido a que ninguno de los taxones incluidos en la matriz presenta el estado de carácter: cóncavo o con una muesca.

63. (180) <sup>></sup>**Dermoesfenótico:** pequeño (0), muy grande y bien desarrollado (1).

64. (182) <sup>></sup>**Infraorbitales posteriores 4 y 5:** pequeños y no superponiéndose o ligeramente superpuestos al margen anterior del preopérculo (0), expandidos superponiéndose al margen anterior del preopérculo (1).

65. (179) <sup>></sup>**Anillo esclerótico:** presente, parcialmente cerrado (0), presente, completamente cerrado, sin espacio entre huesos (1).

66. <sup>\*</sup>**Infraorbitales con interdigitaciones:** ausentes (0), infraorbitales anteriores y posteriores con interdigitaciones (1), solo los infraorbitales posteriores con interdigitaciones (2).

67. <sup>\*</sup>**Interdigitaciones de los infraorbitales posteriores extendiéndose:** a partir de la mitad posterior del hueso (0), a lo largo de todo el infraorbital (1).

68. **\*Huesos del techo craneano ornamentados:** ausentes (0), presentes (1).
69. **\*Supramaxila (s) ornamentada (s):** ausente (0), presente (1).
70. **\*Premaxila ornamentada:** ausente (0), presente (1).
71. **\*Maxila ornamentada:** ausente (0), presente (1).
72. **\*Dentario ornamentado:** ausente (0), presente (1).
73. **\*Ángulo de inclinación de la hiomandíbula con respecto al borde posterior de la órbita:** 160°-170° (0), 180°-190° (1), 200°-210°, (2), 140°- 150° (3).
74. **\*Diámetro de la órbita respecto a la longitud del cráneo:** 30% (0), 20% (1), 40% (2), 50% (3), 10% (4).
75. **\*Longitud de la supramaxila respecto a la longitud de la maxila:** 90-100%(0), 70-80% (1), 50-60% (2) 30-40% (3) 10-20% (4).
76. **\*Distancia preorbital respecto a la longitud del cráneo:** 30-40% (0), 50-60% (1), 10-20% (2).
77. **\*Prolongación anteroventral del dentario:** ausente (0), presente, reducida (1), presente, prolongada (2).
78. **\*Tamaño de los dientes a lo largo de la mandíbula:** mismo tamaño (0), tamaños diferentes (1), sin dientes (2).
79. **\*Hilera de dientes en la mandíbula inferior:** una (0), dos (1), tres (2), sin dientes (3).
80. **\*Dientes de la premaxila ornamentados:** ausentes (0), presentes (1).
81. **\*Dientes de la maxila ornamentados:** ausentes (0), presentes (1).
82. **\*Dientes de la mandíbula inferior ornamentados:** ausentes (0), presentes (1).

83. \* **Dientes del ectopterigoide ornamentados:** ausentes (0), presentes (1).
84. (38)<sup>></sup> **Hiomandíbula con un proceso preopercular en su margen posterior:** presente (0), ausente (1).
85. (178)<sup>></sup> **Extraescapula grande, bien desarrollada, extendiéndose caudalmente cerca del margen posterior del opérculo:** ausente (0), presente (1).
86. (40)<sup>+</sup> **Primer pterigioforo de la aleta dorsal:** bipartito o tripartito (0), simple (1).
87. \* **Número de infraorbitales:** cinco (0), cuatro (1), tres (2).
88. (70)<sup>></sup> **Autocentro vertebral:** delgado y liso (0), grueso y esculpido (1), grueso y liso (2). Modificado de Arratia y Tischlinger (2010), debido a que ninguno de los taxones incluidos en la matriz presenta el estado de carácter: ausente.
89. (72)<sup>></sup> **Autocentro vertebral:** no constriñe la notocorda (0), constriñe fuertemente la notocorda (1). Modificado de Arratia y Tischlinger (2010), debido a que ninguno de los taxones incluidos en la matriz presenta el estado de carácter: ausente.

Anexo 2

	NTAX = 30;	{0}	NCHAR = 89	{0}	€0.Pterótico con espina dorsoposterior	€30	€40	€50	€60	€70	€80	€90
[0. <i>Leptolepis coryphaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
[1. <i>Varasichthys</i>	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[2. <i>Crossognathus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[3. <i>Chongichthys</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[4. <i>Apopelax</i>	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[5. <i>Notelops</i>	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[6. <i>Platinx</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[7. <i>Rhacolepis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
[8. <i>Elopopsis</i>	1	1	3	0	1	2	1	0	2	0	1	0
[9. <i>Greenwoodella</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[10. <i>Goulimichthys</i>	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	2	0
[11. <i>Tingitanichthys</i>	?	1	3	0	1	2	0	1	0	0	1	0
[12. <i>Michin REVISION</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[13. <i>Nardopiscis</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[14. <i>Aquilopiscis</i>	?	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[15. <i>UAHMP-600</i>	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[16. <i>UAHMP-1205</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[17. <i>UAHMP-3759</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[18. <i>UAHMP-3851</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[19. <i>Pachyrhizodus megalos</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[20. <i>Pachyrhizodus salm</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[21. <i>Pachyrhizodus mag</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[22. <i>Pachyrhizodus sub</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[23. <i>Pachyrhizodus bas</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[24. <i>Pachyrhizodus dib</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[25. <i>Pachyrhizodus mar</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[26. <i>Pachyrhizodus min</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[27. <i>Pachyrhizodus grav</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[28. <i>Pachyrhizodus etay</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?
[29. <i>Pachyrhizodus can</i>	0	1	3	1	1	2	?	?	?	?	?	?

MATRIZ DE CARACTERES



Anexo 3. ÁRBOLES MÁS PARSIMONIOSOS, MAPEO SINAPOMORFÍAS Y SOPORTES DE GRUPO.

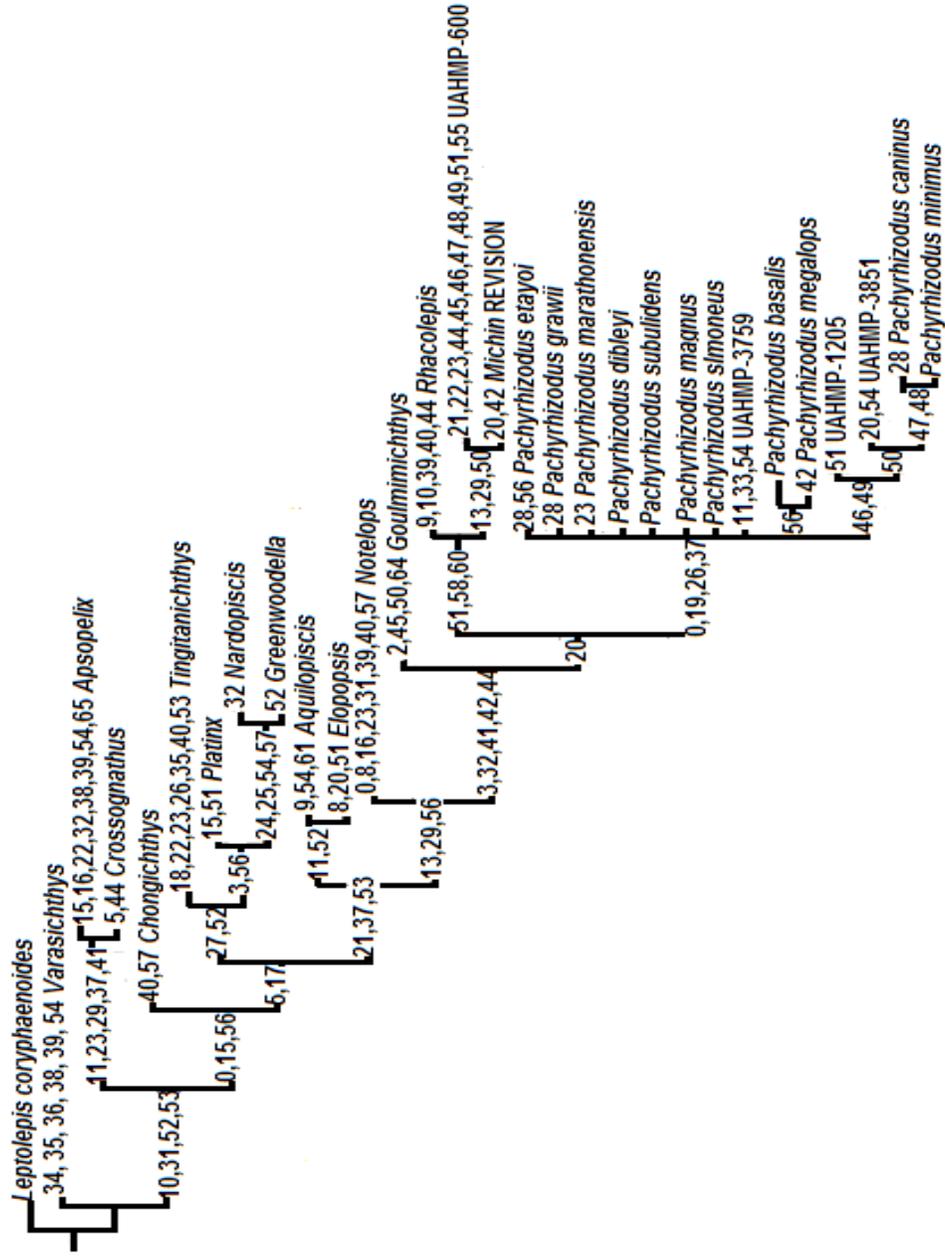


Figura 19. Distribución de sinapomorfías de los caracteres del cráneo.

Anexo 3. ÁRBOLES MÁS PARSIMONIOSOS, MAPEO SINAPOMORFÍAS Y SOPORTES DE GRUPO.

GC values, 1000 replicates, cut=1 (tree 0) - Standard Bootstrap

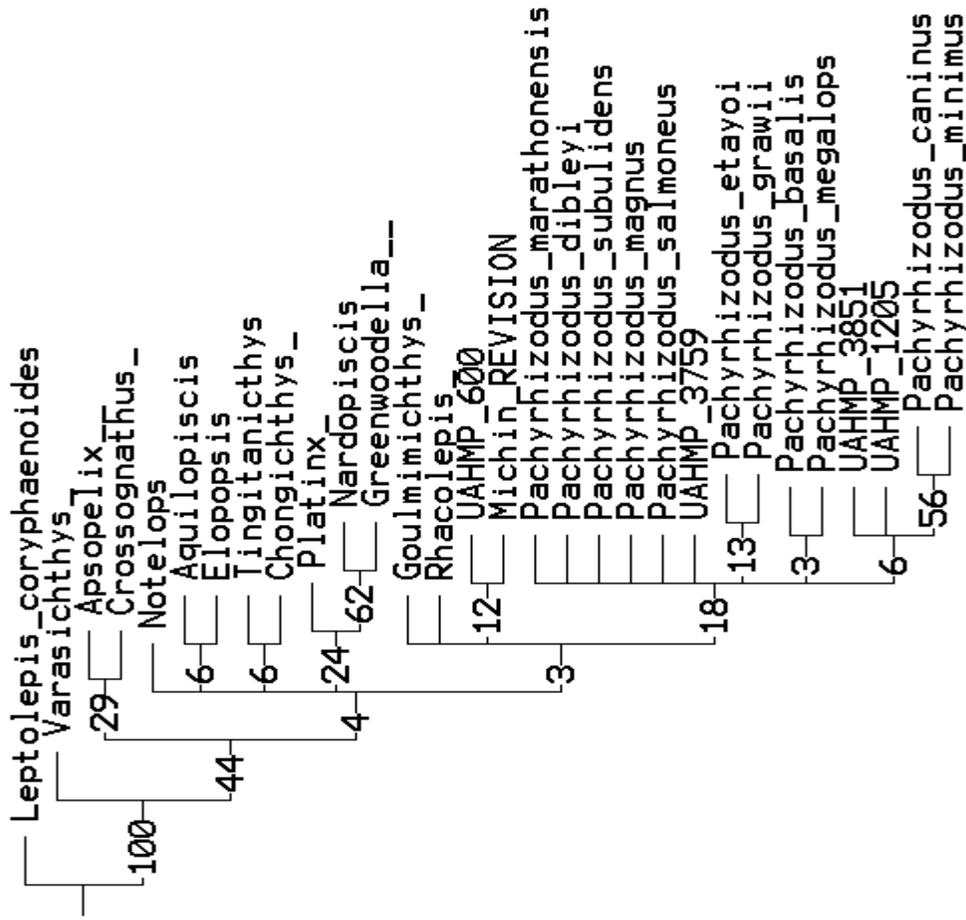


Figura 20. Soporte de grupos de re-muestreo.

Anexo 3. ÁRBOLES MÁS PARSIMONIOSOS, MAPEO SINAPOMORFÍAS Y SOPORTES DE GRUPO.

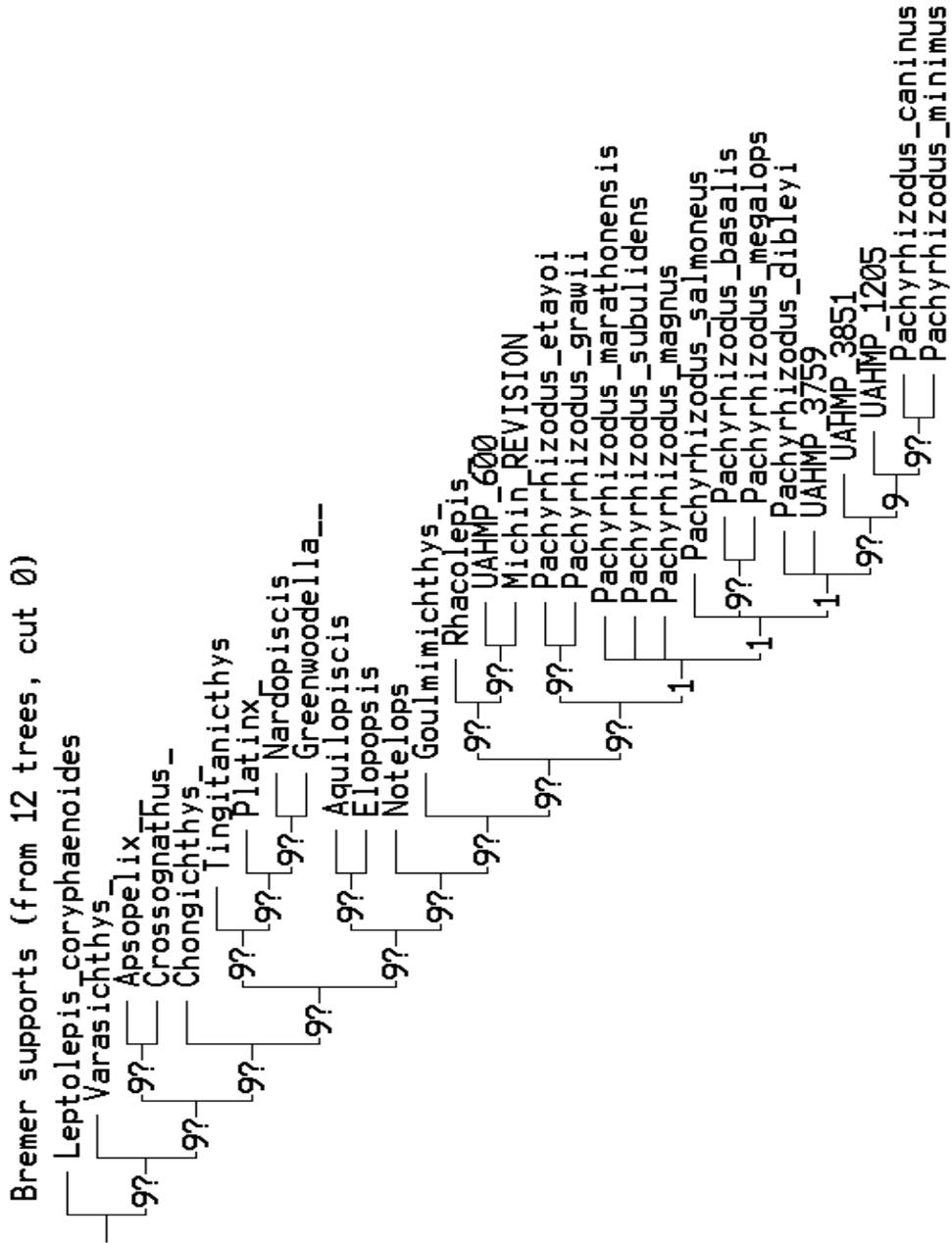


Figura 21. Soporte de Bremer de los caracteres del cráneo.



Anexo 3. ÁRBOLES MÁS PARSIMONIOSOS, MAPEO SINAPOMORFIAS Y SOPORTES DE GRUPO.

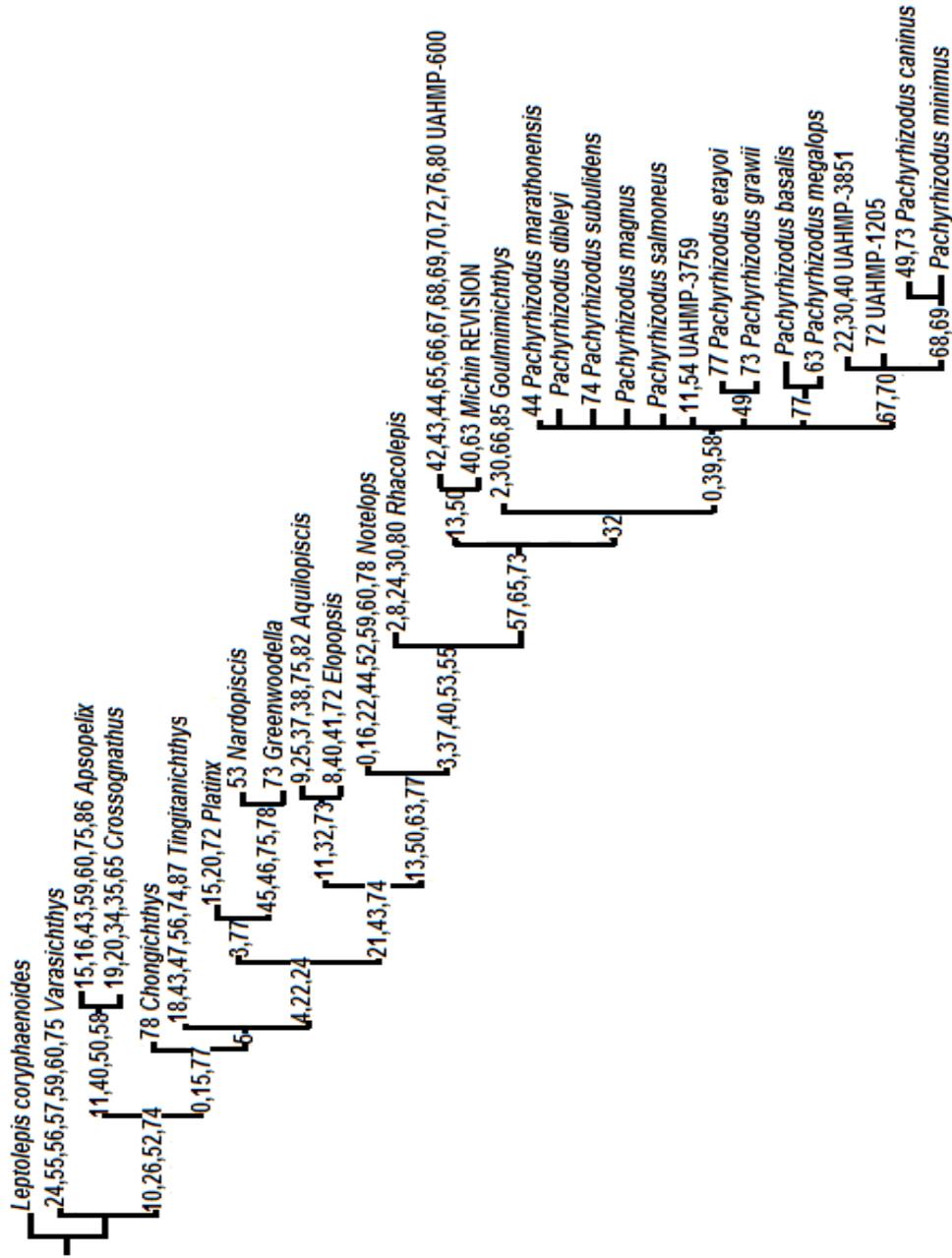


Figura 23. Distribución de sinapomorfias de los caracteres del cráneo y esqueleto axial.

ANEXO 3. ÁRBOLES MÁS PARSIMONIOSOS, MAPEO SINAPOMORFÍAS Y SOPORTES DE GRUPO.

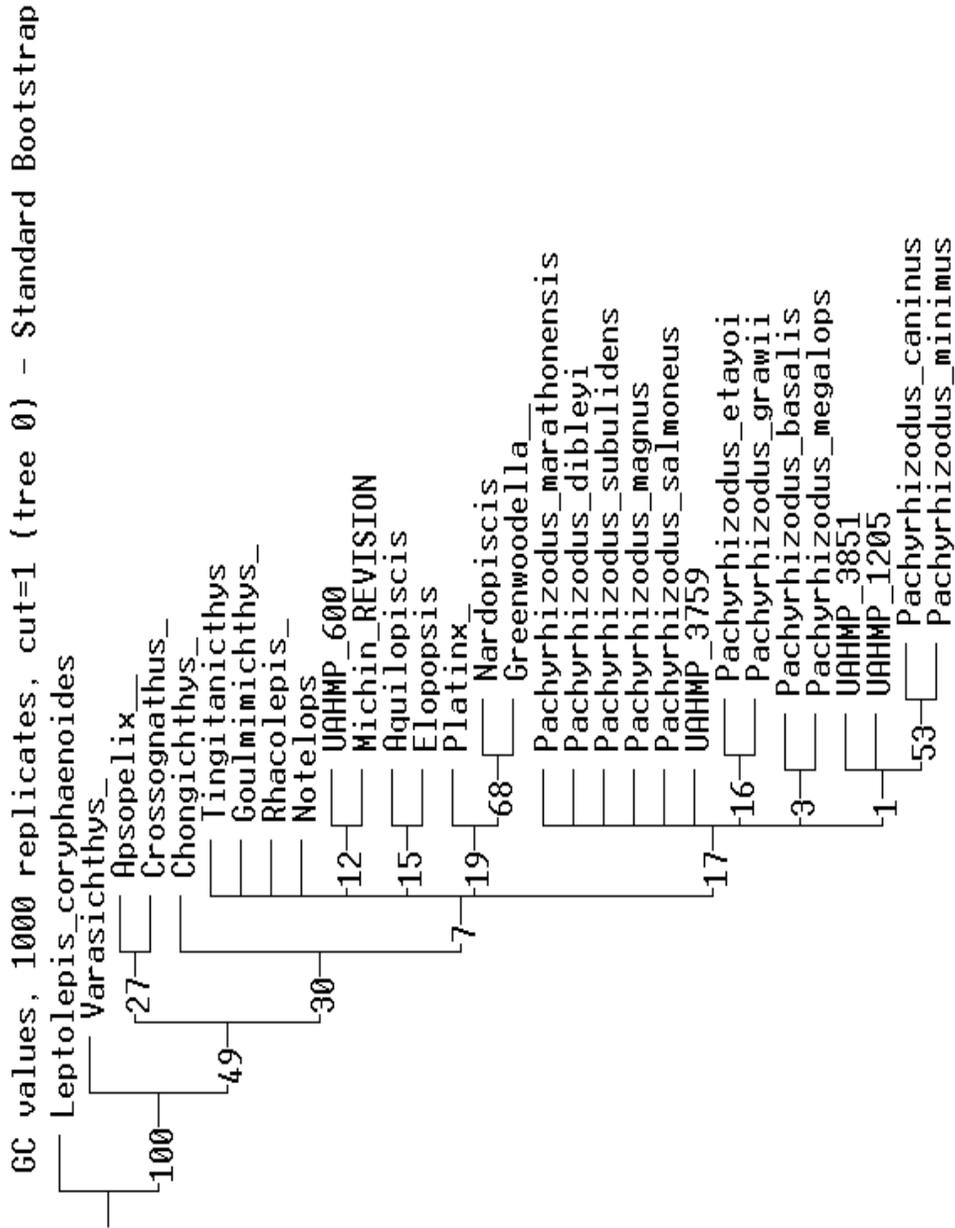


Figura 24. Soporte de grupos de re-muestreo.

Anexo 3. ÁRBOLES MÁS PARSIMONIOSOS, MAPEO SINAPOMORFÍAS Y SOPORTES DE GRUPO.

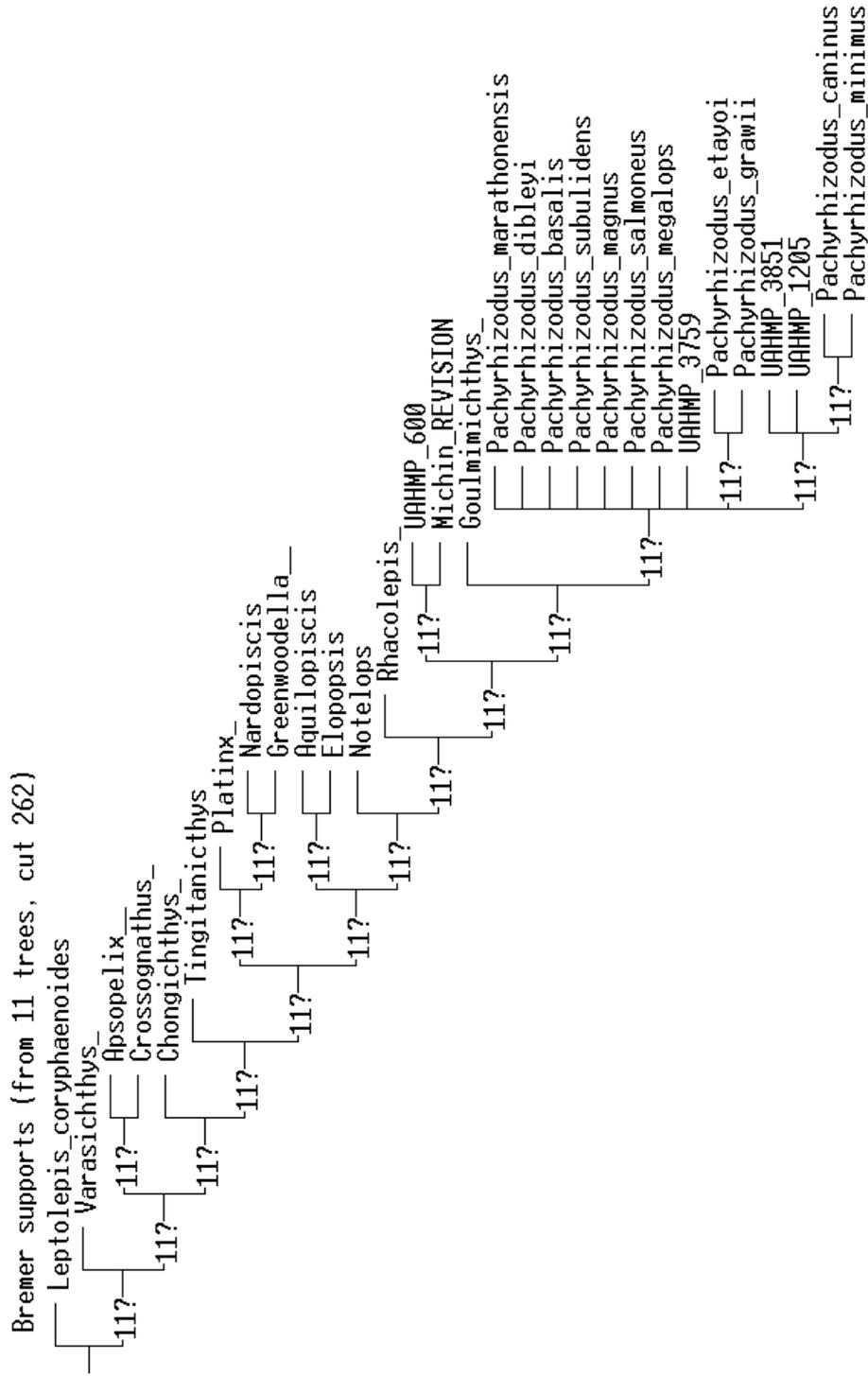


Figura 25. Soporte de Bremer de caracteres del cráneo y esqueleto axial.

Anexo 4. GÉNEROS DE LA FAMILIA PACHYRHIZODONTIDAE.

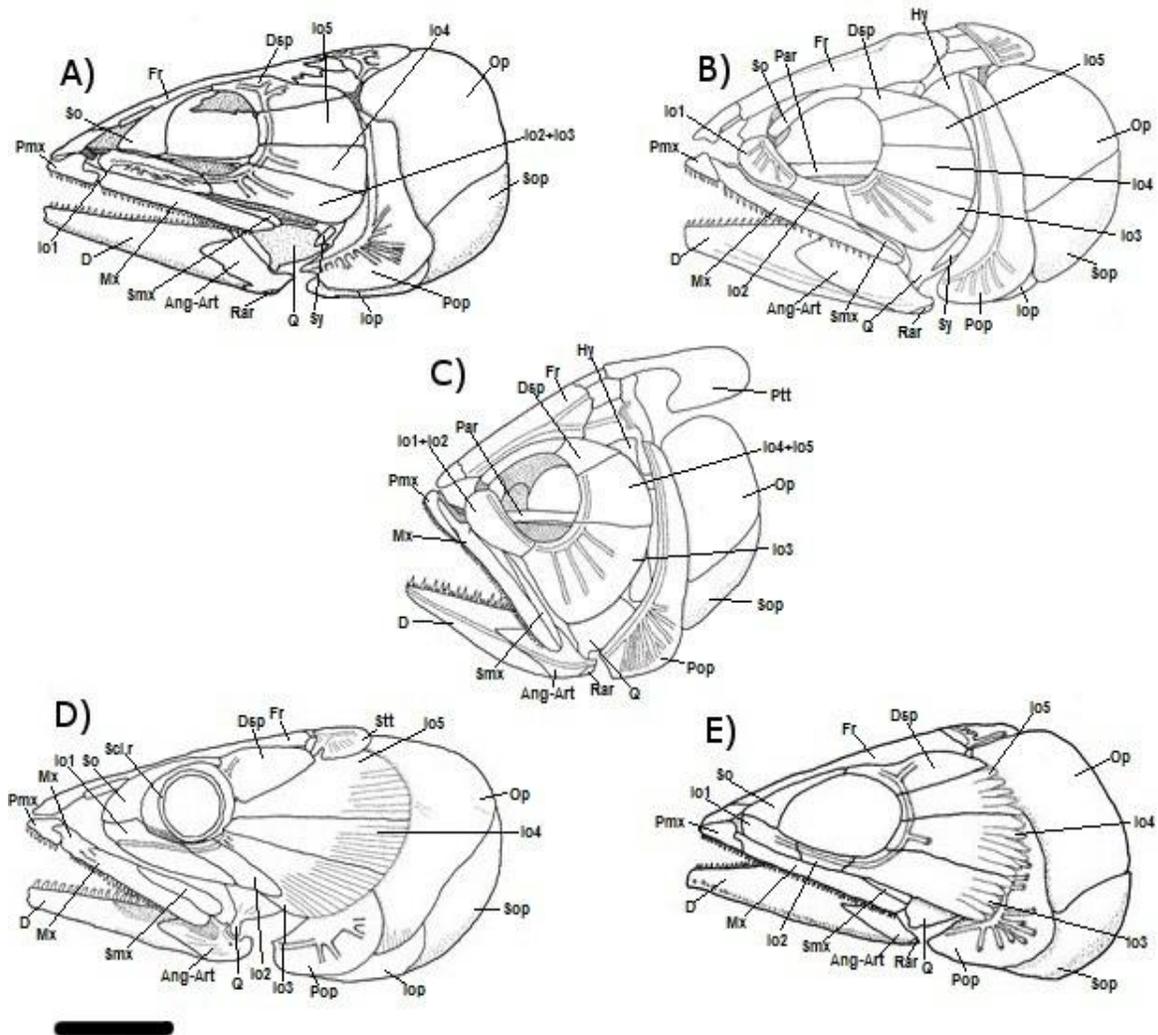


Figura 26. Cráneos de los géneros de la familia Pachyrhizodontidae en vista lateral izquierda, A) *Rhacolepis buccalis*, B) *Elopopsis microdon*, C) *Tingithanichthys heterodon*, D) *Goulmimichthys arambourgi*, E) *Pachyrhizodus salmoneus*. Escala: 20 mm (Modificados de: Forey, 1977, fig. 20. p.156; Taverne, 1994, fig. 2. p.176; Taverne, 1996, fig. 2. p.138; Cavin, 2001, fig. 5. p.515)

Anexo 4. GÉNEROS DE LA FAMILIA PACHYRHIZODONTIDAE.

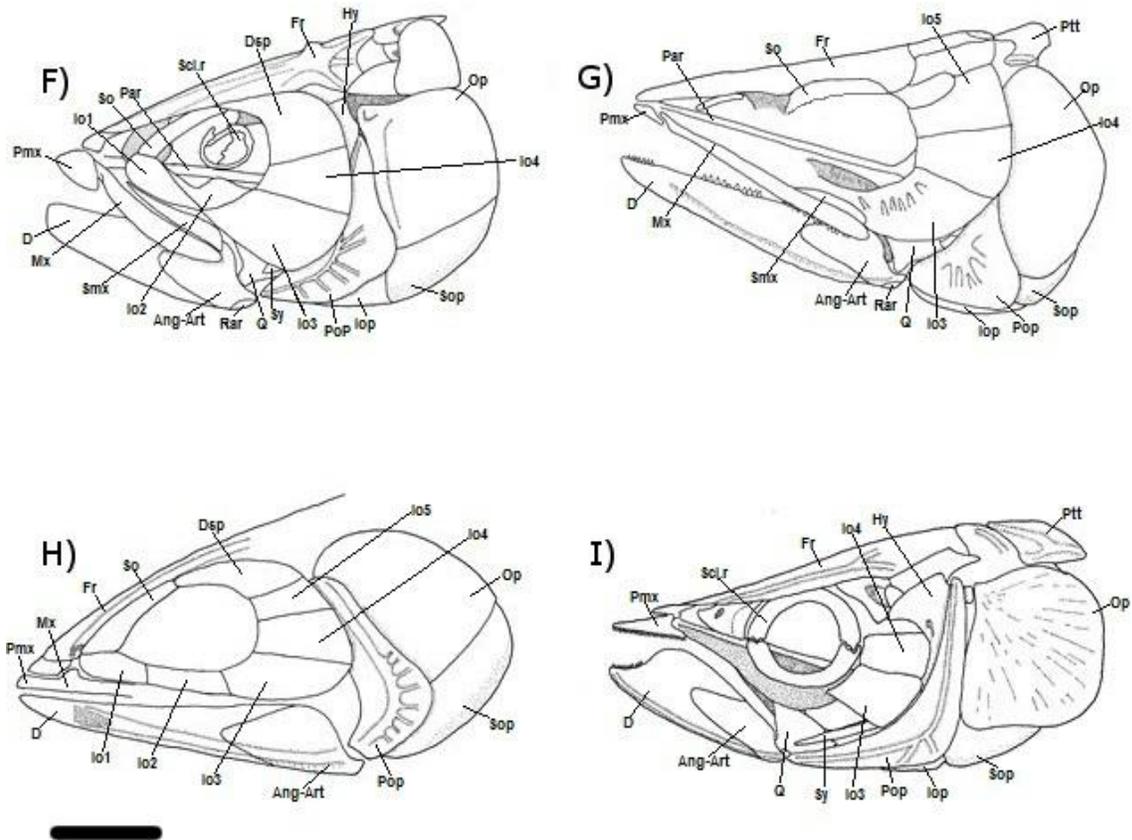


Figura 26. Continuación. Cráneos de los géneros de la familia Pachyrhizodontidae F) *Nardopiscis cavini*, G) *Aquilopiscis wilsoni*, H) *Greenwoodella tockensis*, I) *Platinx macropterus*. Escala: 20 mm. (Modificados de: Taverne, 2008, fig. 3. p. 21; Cumbaa y Murray, 2008, fig. 7. p.236; Taverne, 1991, fig. 1. p. 307); Taverne, 1980, fig. 1. p.877)

Anexo 5. ESPECIES DEL GÉNERO *GOULMIMICHTHYS*.

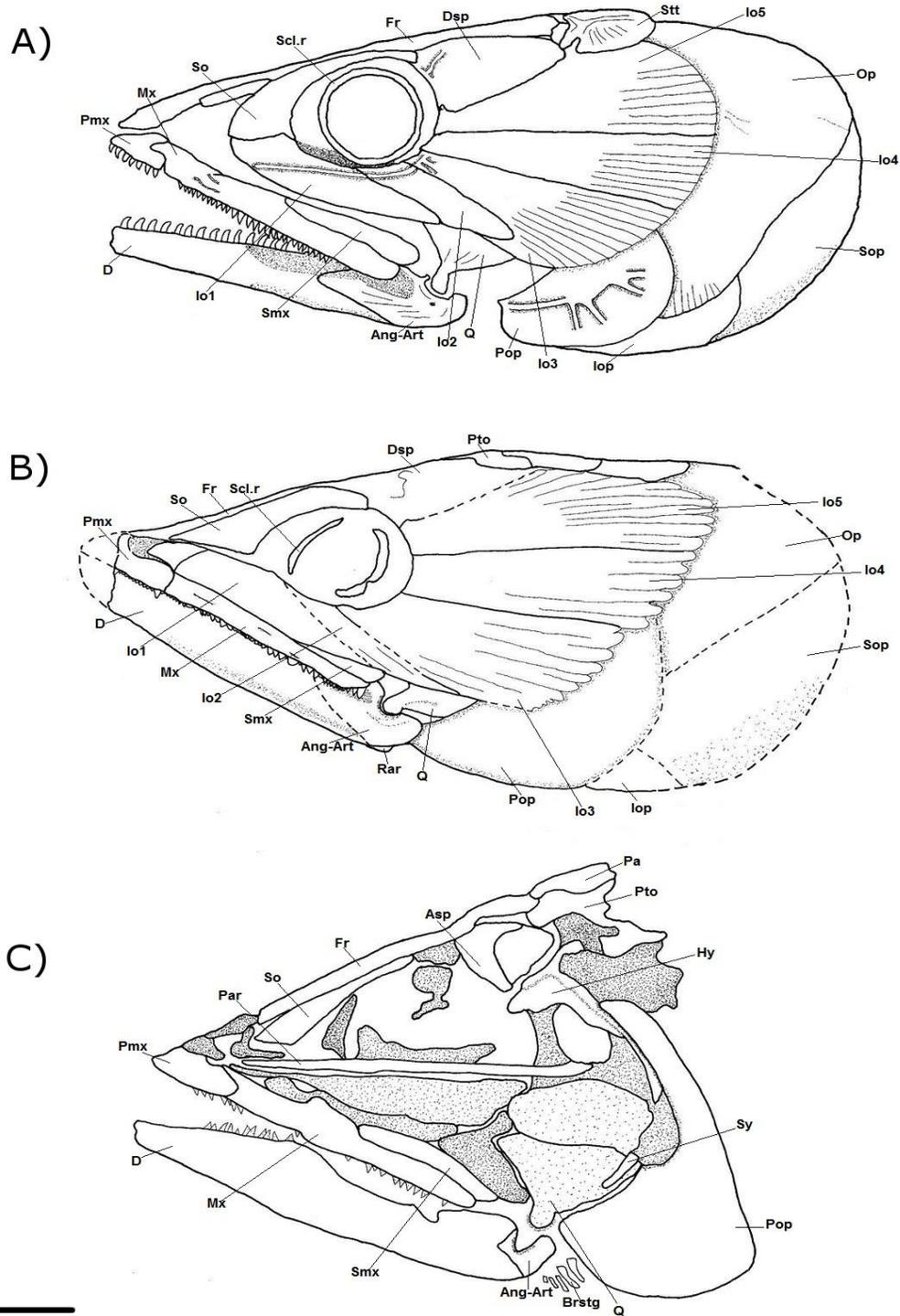


Figura 27. Cráneos de las especies de *Goulmimichthys* en vista lateral izquierda, A) *Goulmimichthys arambourgi*, B) *Goulmimichthys gasparini* y C) *Goulmimichthys roberti*. Escala= 20 mm. (Modificados de: Cavin, 2001, fig. 5. p.515; Páramo-Fonseca, 2001, fig. 7.p.64; Cavin y Blanco, 2003, fig 3a. p.303)

Anexo 6. ESPECIES DEL GÉNERO *PACHYRHIZODUS*.

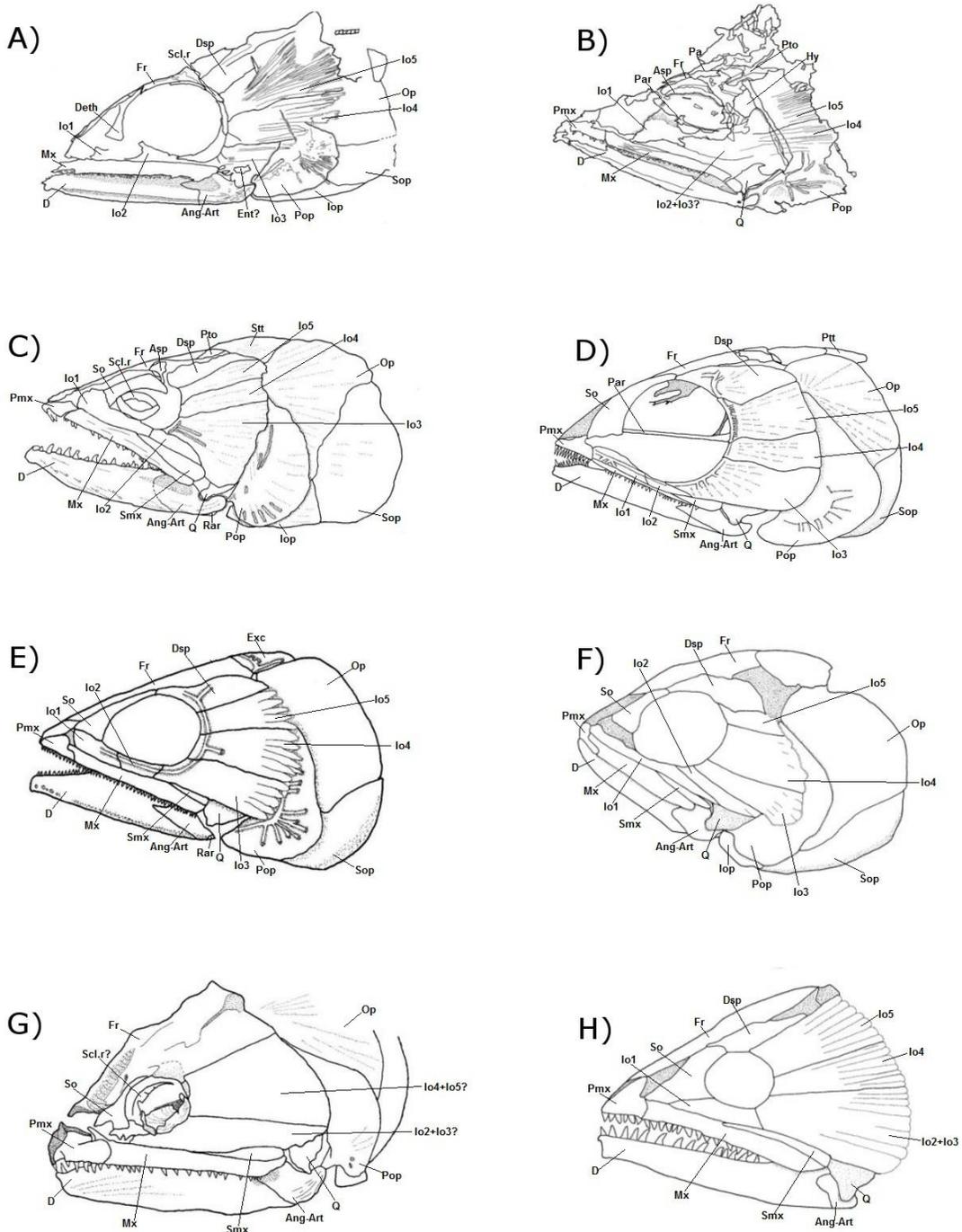


Figura 28. Cráneos de las especies de *Pachyrhizodus* en vista lateral izquierda, A) UAHMP-3759, B) UAHMP-1205, C) *P. etayoi*, D) *P. megalops*, E) *P. salmoneus*, F) *P. grawii*, G) *P. marathonensis*, y H) *P. subulidens*. Escala: 20 mm. (Modificados de: Páramo-Fonseca, 2001, fig. 10 p. 71; Forey 1977, fig. 30. p.170; Wenz y Fricot, 1985, fig.1a p.8; Bartholoma, 2012, fig. 9b p.137; Forey, 1977, fig. 33. p. 179).

Anexo 7. ESPECIES DEL GÉNERO *ELOPOPSIS*.

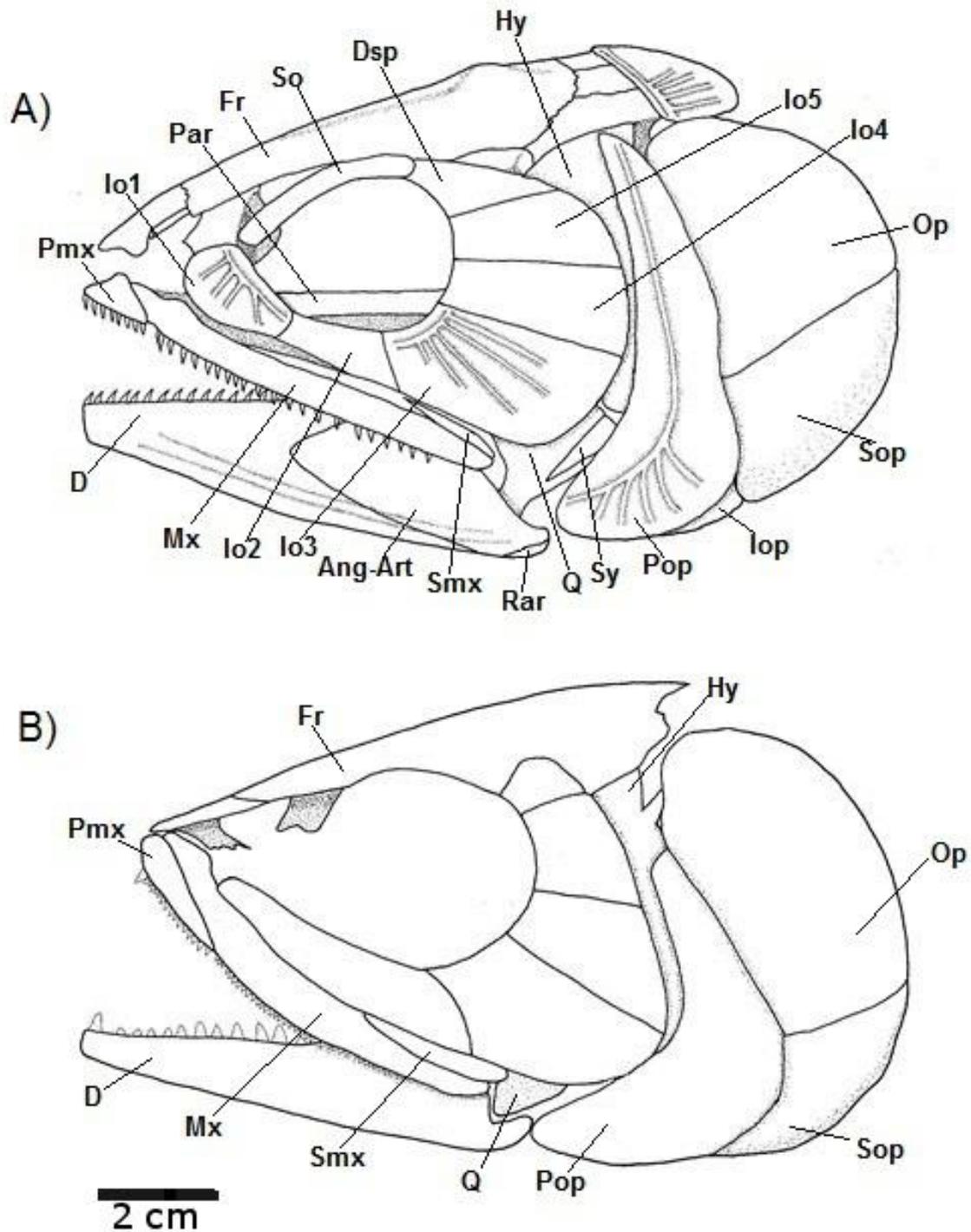


Figura 29. Cráneos de las especies de *Elopopsis* en vista lateral izquierda, A) *E. microdon* y B) *E. crassus*. (Modificados de: Taverne, 1994, fig. 2. p.176; Forey, 1977, fig. 35A p.182)

Anexo 8. REVISIÓN DE LAS ALETAS CAUDALES.

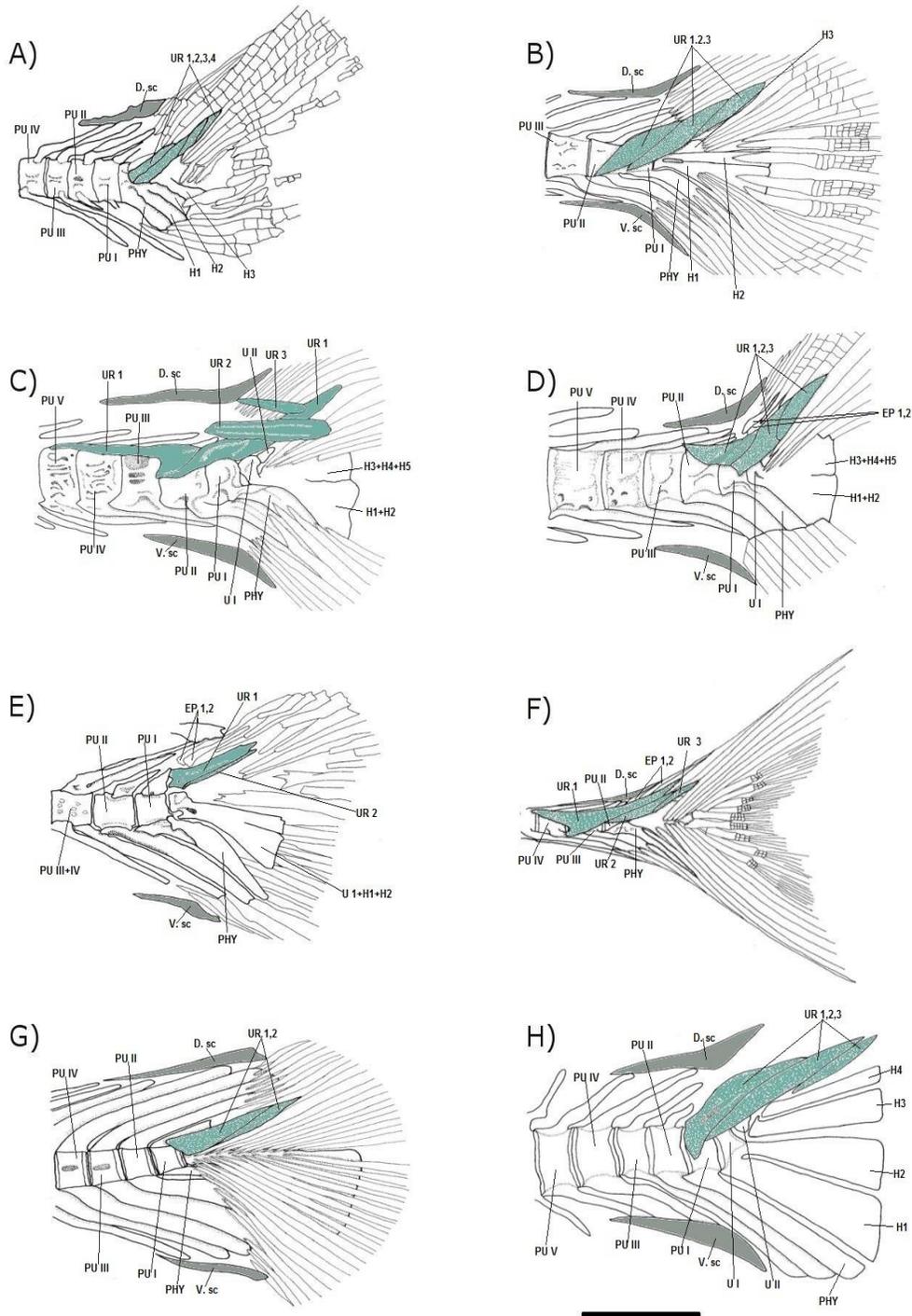


Figura 30. Comparación de las aletas caudales de A) IGM-9030, B) *E. microdon*, C) *Pachyrhizodus* sp. D) *Pachyrhizodus* sp. E) *Rhacolepis buccalis*, F) *G. gasparini*, G) *P. macropterus*, y H) *Tingitanichthys heterodon*. Escala: 10 mm. (en color gris se muestran los escudos y en azul los uroneurales)

Anexo 9. COMPARACIÓN DE LA SERIE HIOPALATINA.

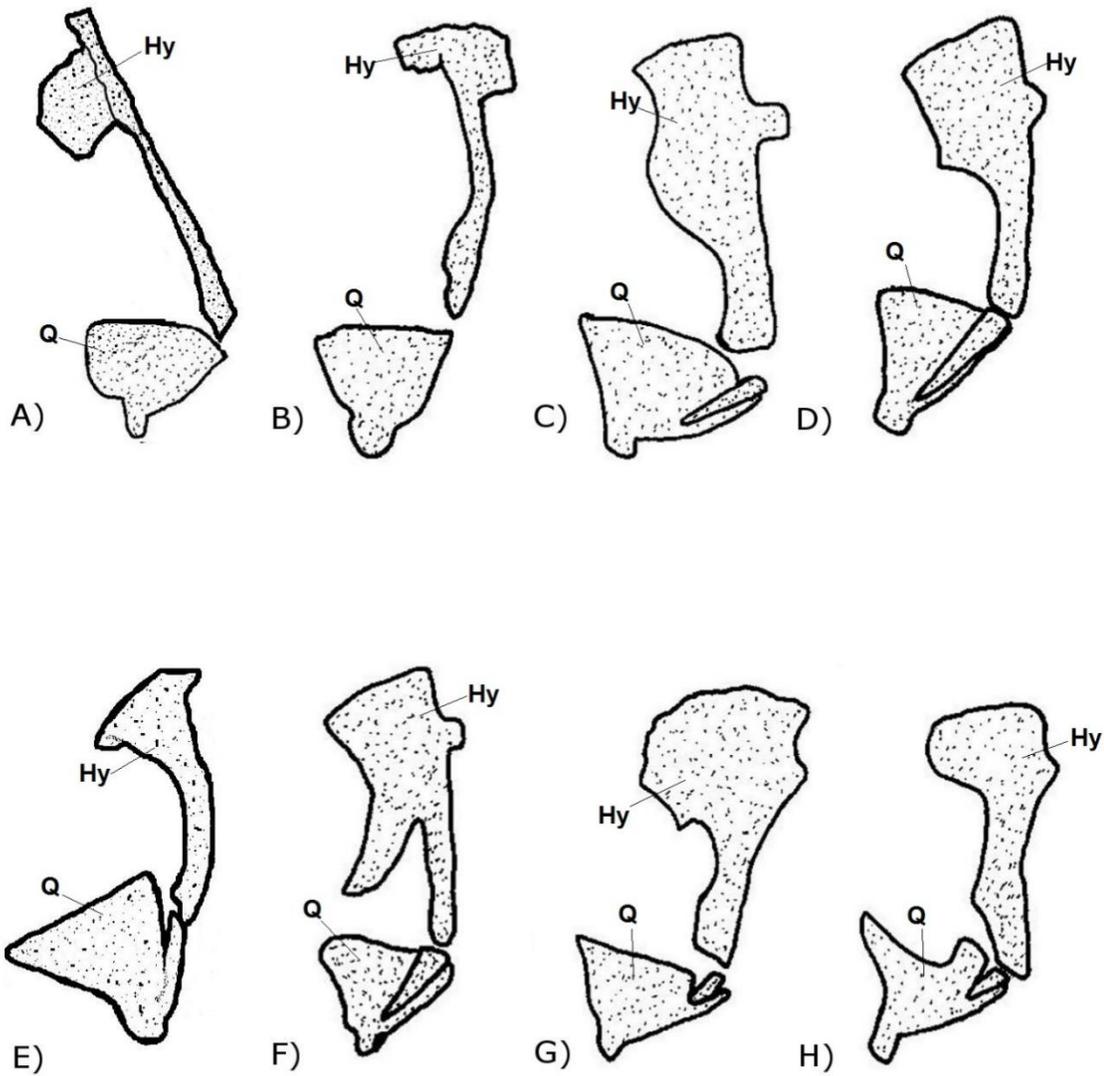


Figura 31. Comparación de la serie hiopalatina de, A) UAHMP-1205, B) UAHMP-600, C) *T. heterodon*, D) *E. microdon*, E) IGM-9029, F) *A. wilsoni*, G) *R. buccalis* y H) *G. arambourgi*. (Modificados de: Taverne, 1996, figura 4. p.140; Taverne, 1994, figura 5. p.180; Cumbaa y Murray, 2008, figura 8. p.236; Forey, 1977, figura 10. p.151; Cavin, 2001, figura 6. p.516)

## **Anexo 10. REVISIÓN DE EJEMPLARES DE LAWRENCE, KANSAS.**

### ***Pachyrhizodus minimus* Stewart (1900). (Figuras 32 a 34)**

Descrito por la mandíbula inferior, presenta escamas grandes; el opérculo muestra líneas radiadas, el preopérculo es grande en comparación con *Elops* y presenta una serie de estriaciones basales; la premaxila es solo 1/5 de la longitud de la maxila, presenta un etmoide grande en forma de flecha; la aleta pectoral está compuesta por 17 radios; existe evidencia de un anillo esclerótico; los dientes son muy pequeños y rectos (una de las mejores características para distinguir esta especie).

Las vértebras muestran externamente estrías longitudinales muy finas; en sección transversal las vértebras muestran en el centro un pequeño fragmento de hueso lamelar, a la mitad de su centro se observa un hueso anillado. La otra superficie de la vértebra presenta un pequeño anillo de hueso lamelar; la región apical de las escamas tienen externamente un área triangular con 17 radios que cubren el centro de la escama, el resto de la escama está cubierta por el circuli.

En la revisión de los ejemplares asignados a *P. minimus*, de la Universidad de Lawrence, Kansas, se observaron las siguientes características: prolongación anteroventral del dentario; infraorbitales interdigitados; ornamentaciones en los huesos del cráneo, dentario, maxila, angulo-articular y cuadrado (estriaciones longitudinales); hiomandíbula con cabeza articular simple inclinada hacia la parte anterior del cráneo y con brazo corto; parahipural fusionado con el primer centro preural; los H1 y H2 se encuentran completamente fusionados; fusión hipurales H3+H4+H5.

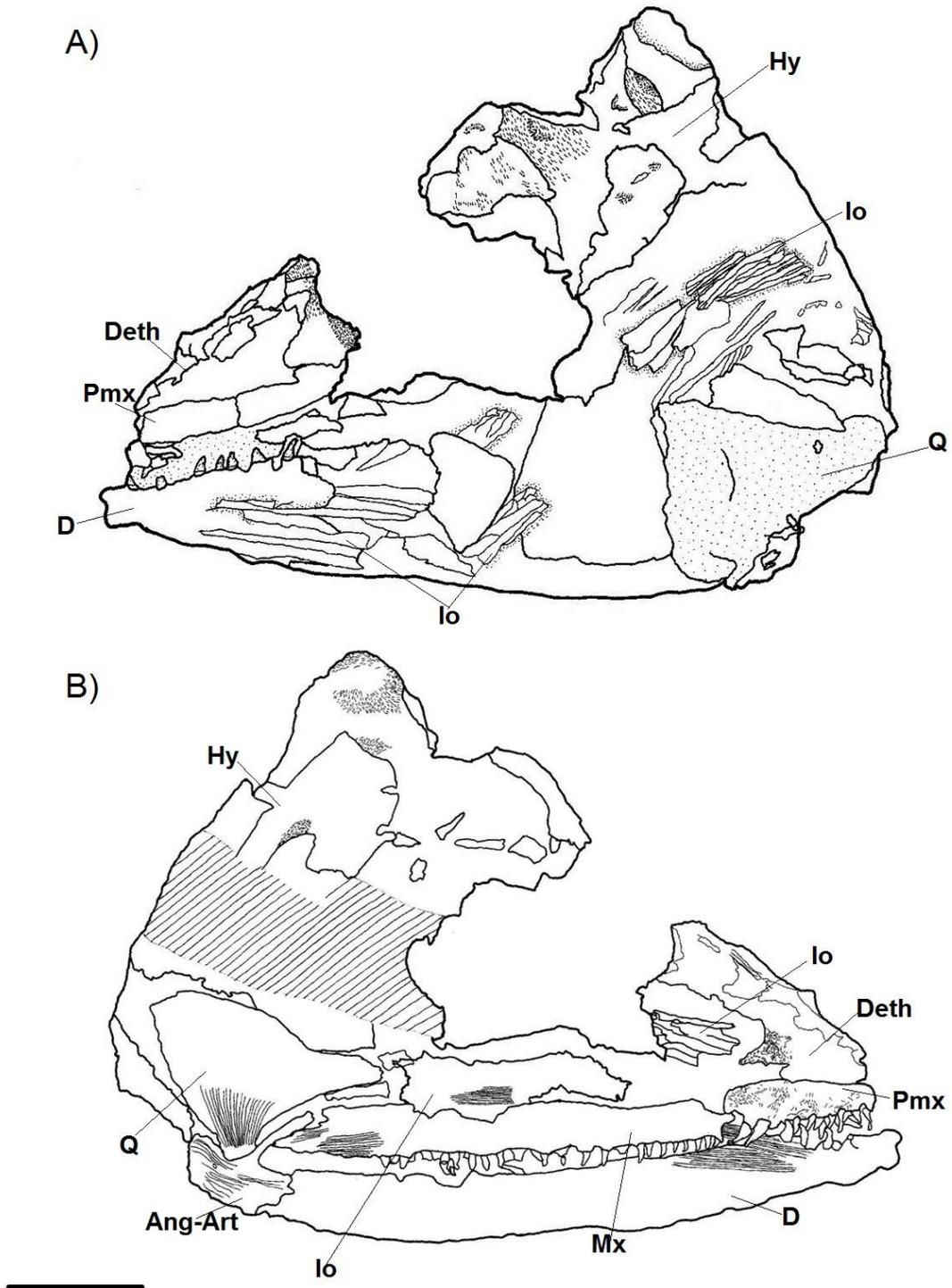


Figura 32. Cráneo de la especie *Pachyrhizodus minimus* (Holotipo KUPV-300), A) vista lateral derecha, B) vista lateral izquierda. Escala: 20 mm.



Figura 33. Fotografías de ejemplares de Lawrence, Kansas, A) KUVP-61654 y B) KUVP-12003. Escala: 20 mm

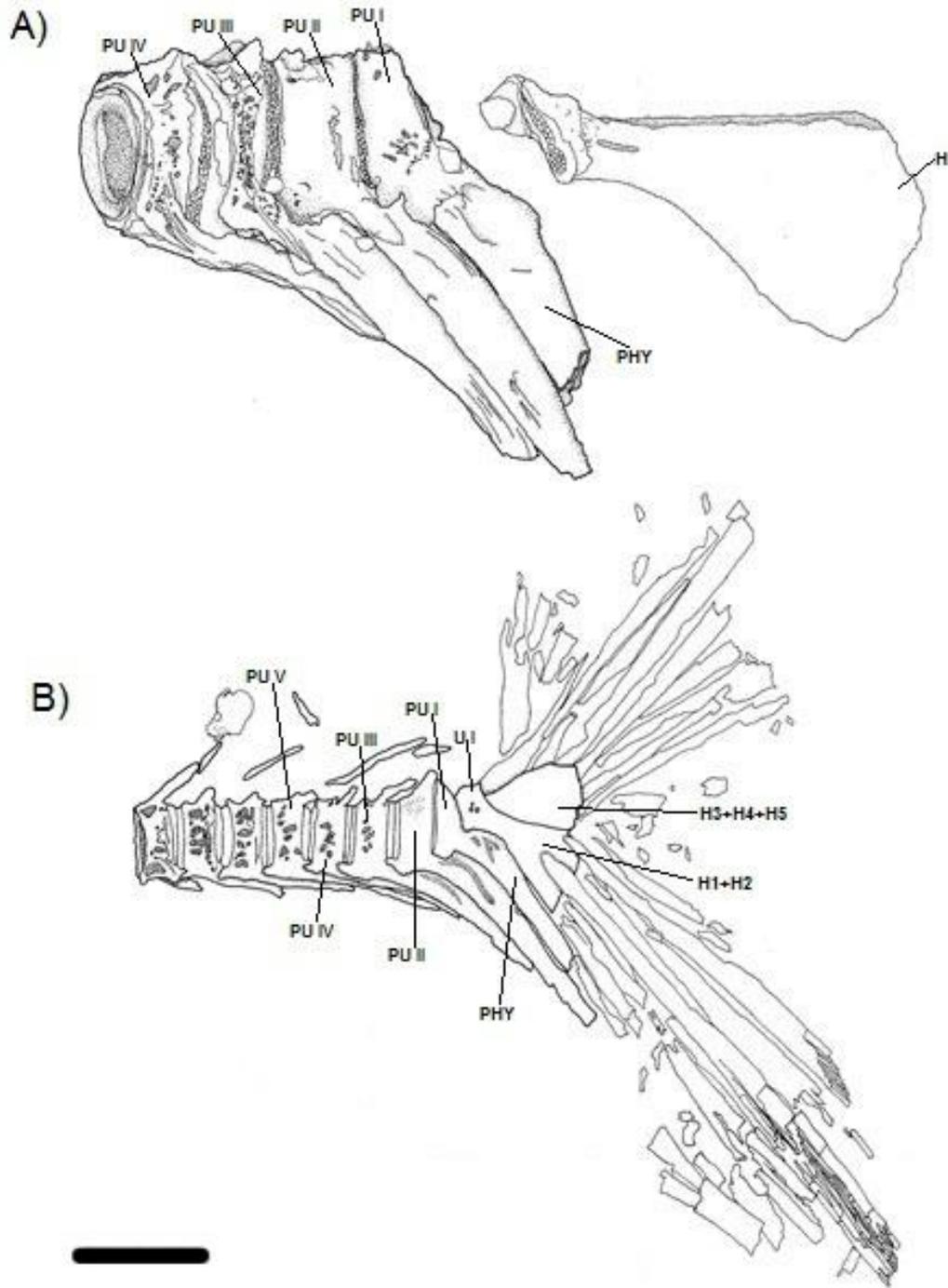


Figura 34. Ilustraciones de las aletas caudales, de los ejemplares de Lawrence, Kansas, A) KUV-61654 y B) KUV- 12003. Escala: 20 mm

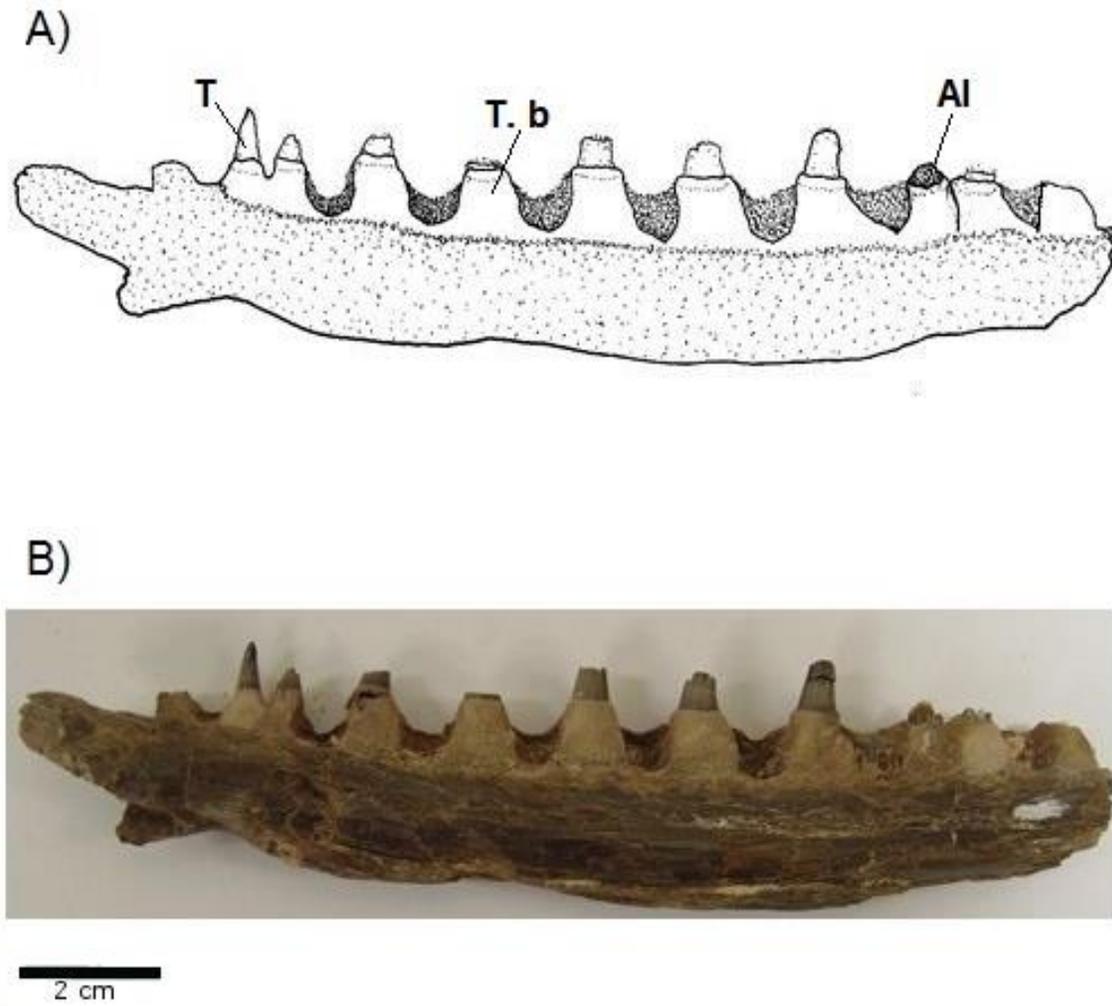


Figura 35. A) Ilustración de dentario del ejemplar KUV- 65615, y B) Fotografía.

## **Anexo 10. REVISIÓN DE EJEMPLARES DE LAWRENCE, KANSAS.**

### ***Pachyrhizodus caninus* (Figura 36)**

Es una de las especies más grandes pertenecientes a la familia Pachyrhizodontidae. Las escamas presentan numerosos circuli finos; los radii apicales son más numerosos y no bien definidos que en *P. minimus*, la ornamentación granular es más prominente y las escamas son relativamente más grandes; presentan ceratohiales y cuadrado grandes, y presenta un proceso anterior marcado.

Las vértebras se caracterizan externamente por sus lados lisos. En la sección transversal tienen un centro sólido rodeado por un anillo interno y uno superficial que manda un gran proceso irregular interior, formando un elaborado patrón similar a un cordón fino.

El total de la sección transversal es básicamente similar, como en *P. minimus* excepto por que tiene un patrón más complejo. Las mandíbulas de esta especie tienen unos dientes relativamente grandes.

En la revisión de los ejemplares asignados a *P. caninus*, de la Universidad de Lawrence, Kansas, se observaron las siguientes características:

Prolongación anteroventral del dentario; infraorbitales interdigitados; ornamentaciones en los huesos del cráneo, dentario, premaxila, maxila angulo-articular; además de que en proporción con los huesos de otras especies los huesos son mucho más grandes en *P. caninus*.

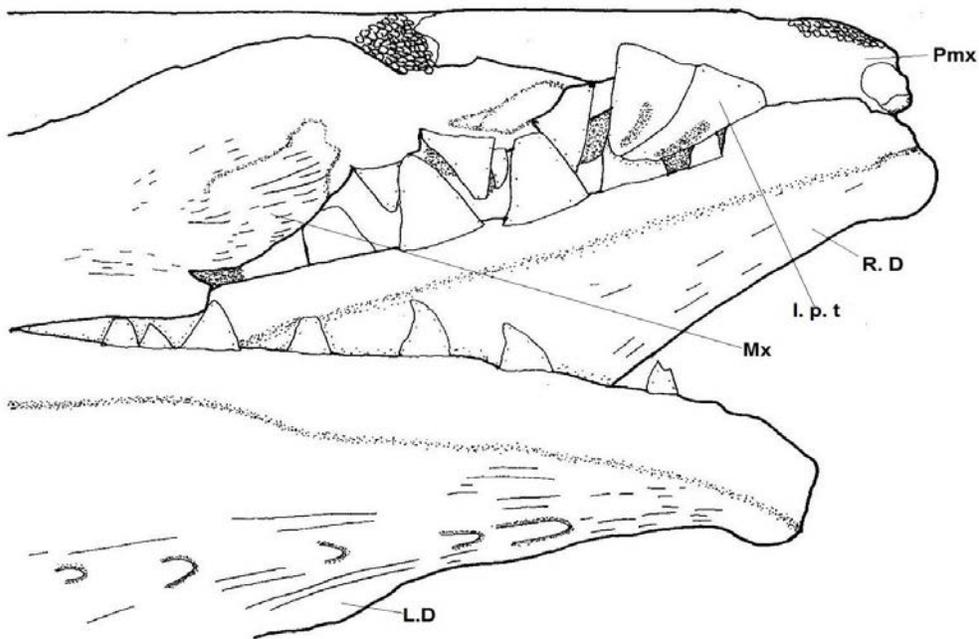
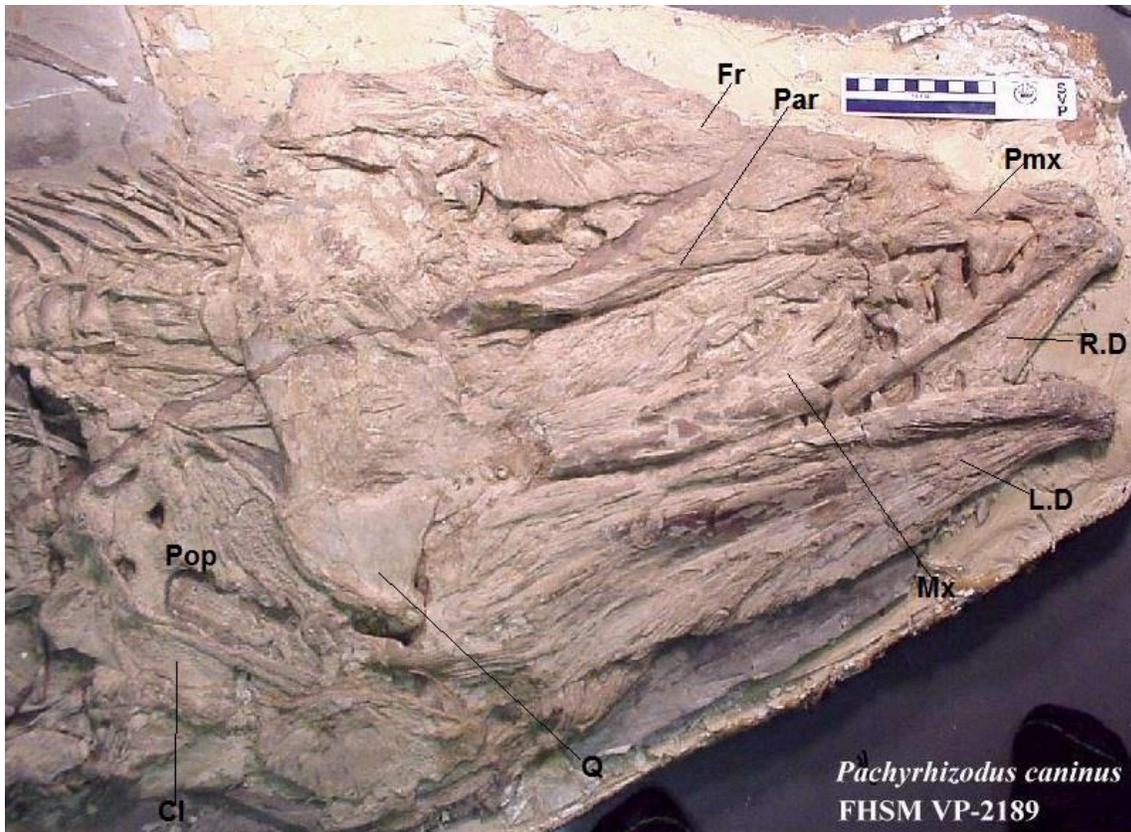


Figura 36. Fotografía e ilustración del cráneo y mandíbulas del ejemplar KUVF-65145 (VP-2189).

Anexo 11. COMPARACIÓN DE LAS FORMAS DEL CUERPO.

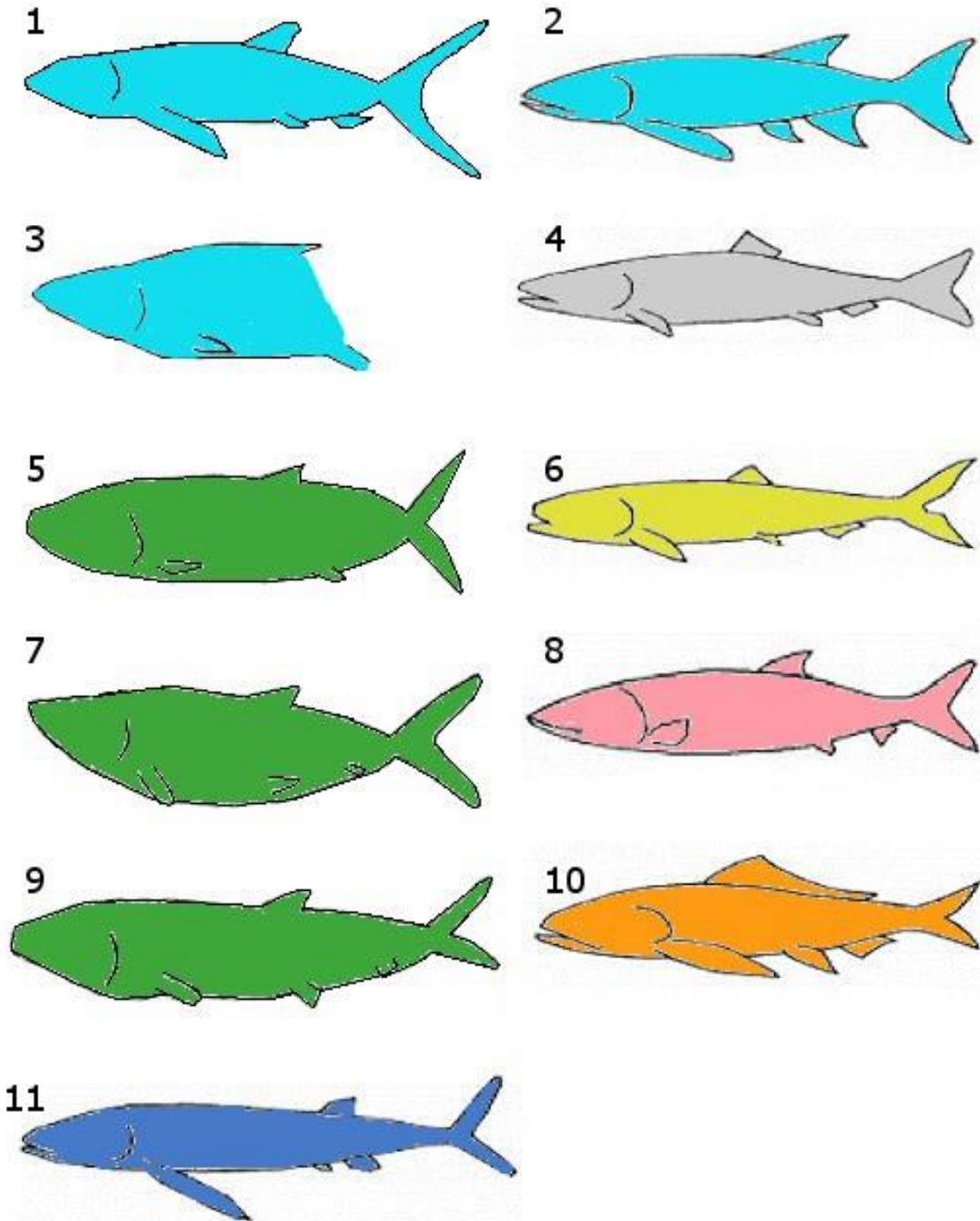


Fig 37. Comparación de la forma del cuerpo, en azul cielo está representado el género *Pachyrhizodus*, 1) UAHMP-3851, 2) *Pachyrhizodus* sp. 3) *Pachyrhizodus minimu*, en gris, 4) *Goulmimichthys*, en verde, 5, 7, 9) "*Michin*", en amarillo, 6) *Elopopsis*, en rosa, 8) *Rhacolepis*, en naranja, 10) *Tingitanichthys*, y en azul 11) *Platinx*. (Modificado de: Cavin, 2001, fig.14 p. 526)

## **Anexo 12. REVISIÓN DE *Michin csernai*.**

**REVISIÓN DE EJEMPLARES DE *Michin csernai* Alvarado-Ortega *et al.*, 2008 (IGM-9028 a IGM- 9034, Figura 38 a 40)**

### **DIAGNOSIS CORREGIDA.**

Pez Pachyrhizodontoidei con parietales separados por el supraoccipital; angular y articular fusionados, formando la articulación de la mandíbula inferior; postcleitro ventral amplio y triangular, escudos precaudales ventral y dorsal grandes y de forma lenticular; cuatro uroneurales.

### **DESCRIPCIÓN (Figura 37 y 38)**

Al revisar los ejemplares asignados al género *Michin csernai* y comparar la descripción de (Alvarado-Ortega *et al.*, 2008), se observaron algunas diferencias, se menciona en la descripción que este género presenta tres hileras de dientes, pero al revisar al holotipo (IGM-9028) se observa una hilera de dientes y se observa dientes de la maxila derecha que se encuentran ligeramente desplazados; la maxila descrita es muy delgada, al revisar el ejemplar se observa que es ancha; la serie infraorbital no se observa de la misma manera, de la descrita ya que los autores mencionan que el lo 2+3, y 4+5 están fusionados, en la revisión de holotipo se observa la sutura entre el lo4 e lo5 por lo que estos infraorbitales no están fusionados; la serie opercular se observa muy diferente a la descrita, ya que el preopérculo está más extendido y desarrollado del brazo anterior, el interopérculo está desarticulado y desplazado; otra de las diferencias es que, en la descripción mencionan que los parietales se encuentran unidos; sin embargo, al analizar el ejemplar IGM-9030 se observa claramente que los parietales se encuentran separados por el supraoccipital; en el ejemplar IGM-9029 se observan pequeñas estriaciones cerca del preopérculo, que pueden ser interdigitaciones en los infraorbitales; sin embargo, no se menciona en la descripción; en este mismo ejemplar se observan cuatro uroneurales y en la descripción describen cinco. El ejemplar IGM-9034, que pertenece a una aleta caudal en esta revisión, se descartó de la asignación del género *Michin* y de los paquirizodóntidos.

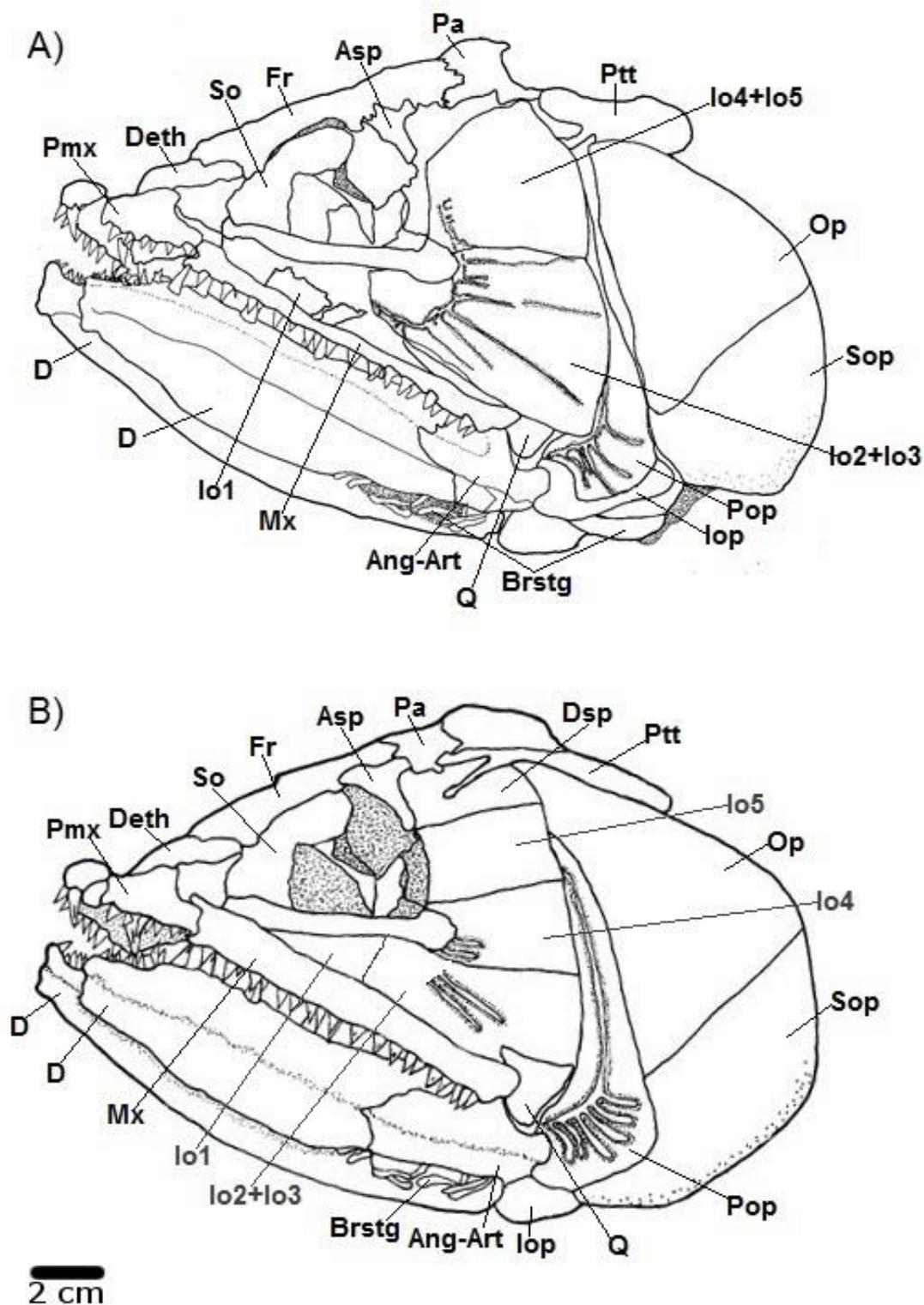


Figura 38. Comparación del cráneo del holotipo IGM-9028, A) Imagen modificada de (Alvarado-Ortega *et al.* 2008, fig. 2c. p. 271) y B) Imagen de la revisión del holotipo IGM-9028.

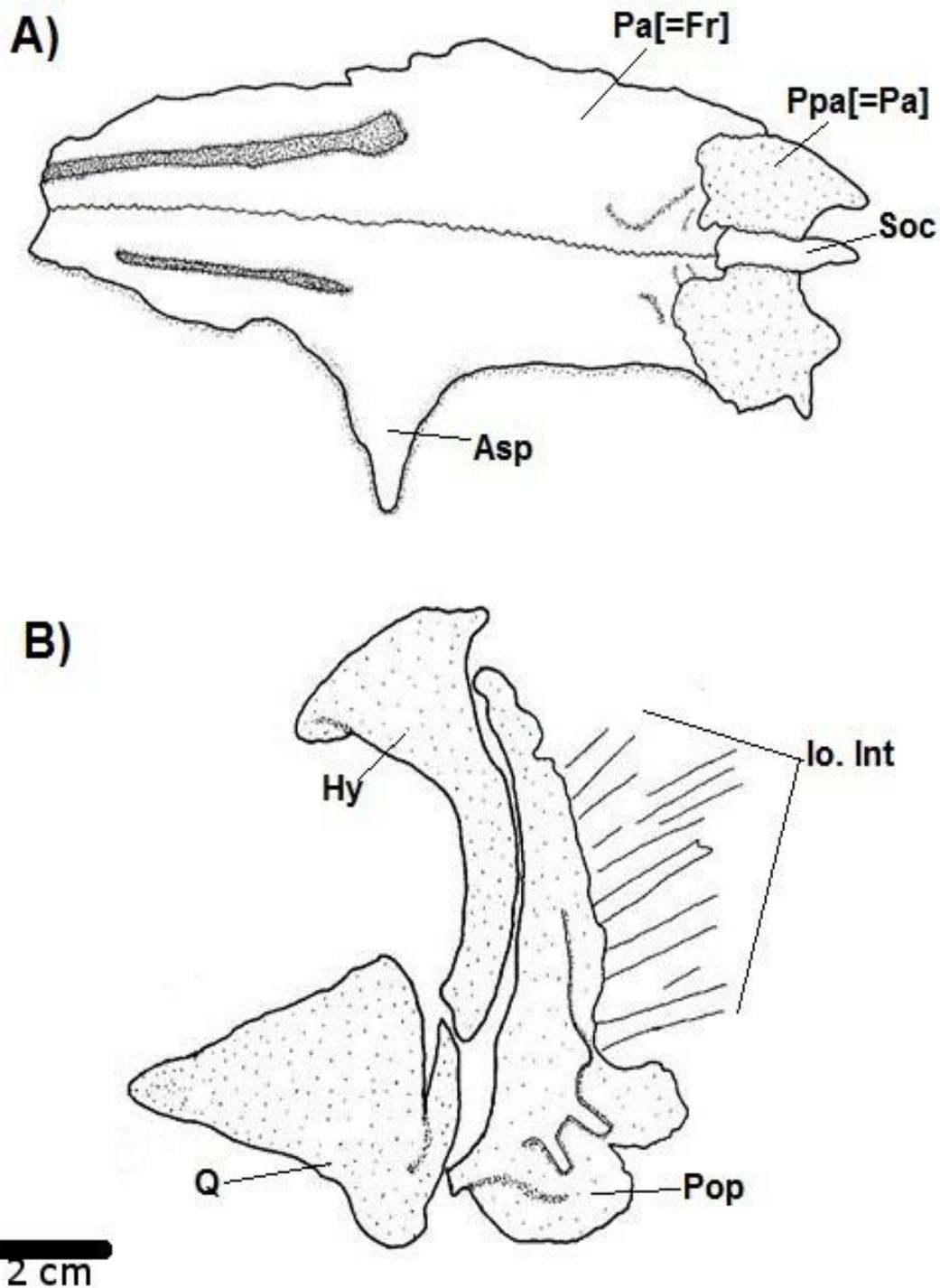


Figura 39. Revisión de los ejemplares asignados a *Michin csernai*, (A) Cráneo ejemplar IGM-9030, B) hiopalatino del ejemplar IGM-9029.

Anexo 12. REVISIÓN DE *MICHIN CSERNAI*.

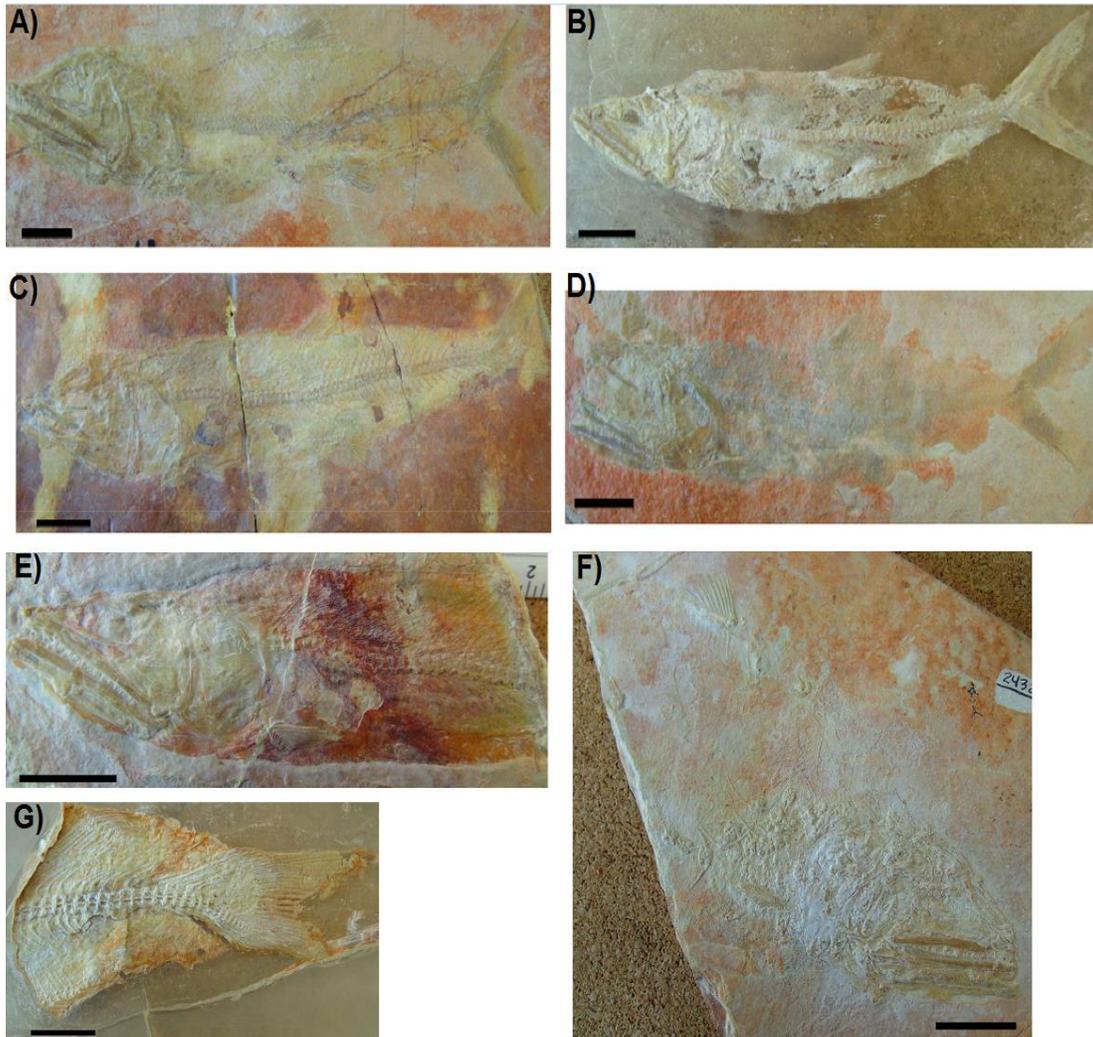


Figura 40. Revisión de los ejemplares asignados a *Michin csernai* (IGM-9028 e IGM-9034). A) IGM-9028 holotipo utilizado en la descripción de Alvarado- Ortega *et al.*, 2008); B) Fotografía del ejemplar IGM-9029, en vista lateral, en único en el que se observaron interdigitaciones en los infraorbitales; C) Ejemplar IGM-9030, en vista lateral, se observan los parietales separados por el supraoccipital; D) Ejemplar IGM-9031, en vista lateral casi completo, se observa un diente vomeriano; E) IGM-9032, en vista lateral, consta del cráneo, aleta pectoral y escamas; F) IGM-9033, en vista lateral derecha, consta del cráneo, vértebras desarticuladas, y aleta dorsal; G) IGM-9034, aleta caudal en vista lateral. Escala: 20 mm

## Anexo 13. CATÁLOGO DE EJEMPLARES DE PAQUIRIZODÓNTIDOS DE KANSAS.

No. catálogo	Asignación	Descripción, observaciones	Localidad
KUVP-32415	<i>P. sp</i>	Vértebra del extremo caudal	Niobrara, Kansas
KUVP-49416	<i>P. sp</i>	Maxila	Niobrara, Kansas
KUVP-69014	<i>P. sp</i>	cráneo, fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-84828	<i>P. sp</i>	Vértebra	Niobrara, Kansas
KUVP-85127	<i>P. sp</i>	supraorbital	Niobrara, Kansas
KUVP-86210	<i>P. sp</i>	Dentario derechos (alveolos)	Niobrara, Kansas
KUVP-87698	<i>P. sp</i>	fragmentos de cráneo, mandíbula inferior derecha	Niobrara, Kansas
KUVP-496	<i>P. sp</i>	ceratohial	Niobrara, Kansas
KUVP-68974	<i>P. sp</i>	vértebras anchas	Niobrara, Kansas
KUVP-68976	<i>P. sp</i>	Dentario (alveolos)	Niobrara, Kansas
KUVP-68986	<i>P. sp</i>	fragmento de dentario	Niobrara, Kansas
KUVP-68987	<i>P. sp</i>	Angular y dentario	Niobrara, Kansas
KUVP-68994	<i>P. sp</i>	1 vértebra, fragmentos premaxila, maxila, dentario y paraesfenoides	Niobrara, Kansas
KUVP-68997	<i>P. sp</i>	cuadrado, escapula, coracoides	Niobrara, Kansas
KUVP-69009	<i>P. sp</i>	fragmentos de mandíbula inferior, superior	Niobrara, Kansas
KUVP-69400	<i>P. sp</i>	Dentario, angular, dientes con alveolo	Niobrara, Kansas
KUVP-69407	<i>P. sp</i>	Dentario izq. Con sinfisis mandibular	Niobrara, Kansas
KUVP-69408	<i>P. sp</i>	fragmentos cráneo, dientes y mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-69702	<i>P. sp</i>	cuadrado y metapterigoides	Niobrara, Kansas
KUVP-84887	<i>P. sp</i>	Hueso?	Niobrara, Kansas
KUVP-84891	<i>P. sp</i>	4 vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-84890	<i>P. sp</i>	vértebras con espinas	Niobrara, Kansas
KUVP-84889	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-15	<i>P. sp</i>	fragmentos de aleta caudal y vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-98	<i>P. sp</i>	fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas

KUVP-274	<i>P. sp</i>	<i>P. latimentum</i> , fragmentos de mandíbula inferior y superior	Niobrara, Kansas
KUVP-271	<i>P. sp</i>	fragmentos mandíbula, 3 vértebras, ceratohial, metapterigoides	Niobrara, Kansas
KUVP-276	<i>P. sp</i>	mandíbula inferior, fragmentos ceratohial, premaxila	Niobrara, Kansas
KUVP-279	<i>P. sp</i>	6 vértebras, fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-280	<i>P. sp</i>	aleta pectoral	Niobrara, Kansas
KUVP-289	<i>P. sp</i>	vértebras aisladas	Niobrara, Kansas
KUVP-297	<i>P. sp</i>	fragmentos mandíbula inferior y superior, vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-389	<i>P. sp</i>	<i>P. velox</i> , fragmentos de mandíbula, angular, alevolos	Niobrara, Kansas
KUVP-316	<i>P. sp</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-391	<i>P. sp</i>	fragmentos de maxila y dentario	Niobrara, Kansas
KUVP-392	<i>P. sp</i>	fragmentos de mandíbula con alveolos	Niobrara, Kansas
KUVP-489	<i>P. sp</i>	vértebras y fragmentos de cráneo	Niobrara, Kansas
KUVP-611	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-1003	<i>P. sp</i>	fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-1025	<i>P. sp</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-9887	<i>P. sp</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-12033	<i>P. sp</i>	fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-12034	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-12041	<i>P. sp</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-12042	<i>P. sp</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-13718-738	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13737	<i>P. sp</i>	fragmento de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-13736	<i>P. sp</i>	fragmento de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-13725	<i>P. sp</i>	Cuadrado	Niobrara, Kansas
KUVP-13733	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13732	<i>P. sp</i>	3 vértebras aisladas	Niobrara, Kansas
KUVP-13731	<i>P. sp</i>	2 vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13723	<i>P. sp</i>	Paraesfenoides	Niobrara, Kansas
KUVP-13719	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas

KUVP-13729	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13721	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13726	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13730	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13735	<i>P. sp</i>	fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-13727	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13728	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13739	<i>P. sp</i>	caudal fragmento, parte radios	Niobrara, Kansas
KUVP-13924	<i>P. sp</i>	parte del cráneo y vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-13965	<i>P. sp</i>	fragmento del angular	Niobrara, Kansas
KUVP-16154	<i>P. sp</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-16237	<i>P. sp</i>	cráneo	Niobrara, Kansas
KUVP-27836	<i>P. sp</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-40007	<i>P. sp</i>	fragmento mandíbulas	Niobrara, Kansas
KUVP-40014	<i>P. sp</i>	palatino con denticulos, fragmento mandíbula 2 hileras de dientes	Niobrara, Kansas
KUVP-49403	<i>P. sp</i>	vértebra, caudal y basibranquial	Niobrara, Kansas
KUVP-49592	<i>P. sp</i>	vértebras y mandíbulas	Niobrara, Kansas
KUVP-49600	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-49601	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-49602	<i>P. sp</i>	2 vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-55457	<i>P. sp</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-55458	<i>P. sp</i>	vértebras, radios desplazados	Niobrara, Kansas
KUVP-49599	<i>P. sp</i>	cóndilo occipital, vértebra	Niobrara, Kansas
KUVP-55461	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-55467	<i>P. sp</i>	fragmentos de dentario, ceratohial	Niobrara, Kansas
KUVP-55470	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-59032	<i>P. sp</i>	contenido estomacal, cráneo, fragmentos de mandíbulas	Niobrara, Kansas
KUVP-59371	<i>P. sp</i>	ectopterigoide, maxila, fragmentos de cráneo, mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-59329	<i>P. sp</i>	Vértebras	Niobrara, Kansas

KUVP-65008	<i>P. sp</i>	dentario con sinfisis	Niobrara, Kansas
KUVP-65009	<i>P. sp</i>	vértebras, mandíbulas, caudal	Niobrara, Kansas
KUVP-67767	<i>P. sp</i>	vértebras, parte de la aleta caudal, mandíbulas	Niobrara, Kansas
KUVP-68732	<i>P. sp</i>	fragmento mandíbulas	Niobrara, Kansas
KUVP-68733	<i>P. sp</i>	caudal, vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-68903	<i>P. sp</i>	angular, fragmento de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-68952	<i>P. sp</i>	fragmento mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-164	<i>P. caninus</i>	fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-278	<i>P. caninus</i>	paraefenoides con dentículos, dentario	Niobrara, Kansas
KUVP-12951	<i>P. caninus</i>	techo craneano, frontales, dentario, cuadrado, angular y hiomandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-13689	<i>P. caninus</i>	fragmento mandíbula alveolos dientes	Niobrara, Kansas
KUVP-40316	<i>P. caninus</i>	2 vértebras, premaxila derecha, maxila, dentario y angular	Niobrara, Kansas
KUVP-47262	<i>P. caninus</i>	7 vértebras, cuadrado, ceratohial	Niobrara, Kansas
KUVP-55462	<i>P. caninus</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-55463	<i>P. caninus</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-55468	<i>P. caninus</i>	10 vértebras, fragmentos de huesos	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-57279	<i>P. caninus</i>	10 vértebras	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-64988	<i>P. caninus</i>	premaxila izq, maxila, fragmento articular	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-64989	<i>P. caninus</i>	maxila, vértebra fragmentos de mandíbula	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-87201	<i>P. caninus</i>	cuadrado y metapterigoides	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-65006	<i>P. caninus</i>	pedazos de mandíbulas con alveolos	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-65007	<i>P. caninus</i>	mandíbula derecha con sínfisis y angular	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-64614	<i>P. caninus</i>	hipural 1+2 fusionados y vértebras caudales	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-65727	<i>P. caninus</i>	mandíbula inferior izquierda	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-66112	<i>P. caninus</i>	no se encuentra	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-66118	<i>P. caninus</i>	fragmento mandíbula	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-66160	<i>P. caninus</i>	hipural, centro vertebra, espina hemal	Niobrara, Pierre, Kansas
KUVP-16154	<i>P. caninus</i>	cráneo casi completo (duplicado)	Greenhorn, Russell , Kansas

KUVP-9887	<i>P. caninus</i>	aleta caudal, con radios	Niobrara, Trego, Kansas
KUVP-151	<i>P. leptopsis</i>	Mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-40336	<i>P. leptopsis</i>	dentario con 27 dientes muy juntos en la parte posterior puntiagudos y curvados hacia atrás	Niobrara, Kansas
KUVP-65615	<i>P. leptopsis</i>	maxila derecha	Niobrara, Kansas
KUVP-249	<i>P. minimus</i>	holotipo, cráneo y aleta pectoral	Niobrara, Kansas
KUVP-54	<i>P. minimus</i>	fragmentos de mandíbula y vómer con numeros dientes	Niobrara, Greenhorn, Kansas
KUVP-264	<i>P. minimus</i>	aleta caudal, aletas pélvicas y pectoral	Niobrara, Greenhorn, Kansas
KUVP-330	<i>P. minimus</i>	aleta caudal	Niobrara, Greenhorn, Kansas
KUVP-12003	<i>P. minimus</i>	aleta caudal con vértebras	Niobrara, Greenhorn, Kansas
KUVP-327	<i>P. minimus</i>	no se encuentra	Niobrara, Greenhorn, Kansas
KUVP-12079	<i>P. minimus</i>	esqueleto axial y aleta caudal con escamas en la parte dorsal	Niobrara, Greenhorn, Kansas
KUVP-12080	<i>P. minimus</i>	esqueleto axial, parte de aletas, cubierto de escamas en tercera dimensión	Austin, Texas
KUVP-300	<i>P. minimus</i>	holotipo, esqueleto casi completo, infraorbitales interdigitados, cubren parte de opérculo	Niobrara, Kansas
KUVP-12517	<i>P. minimus</i>	cráneo y parte de vértebras no bien preservado (aleta pectoral)	Niobrara, Kansas
KUVP-13851	<i>P. minimus</i>	aleta caudal solo radios	Niobrara, Kansas
KUVP-13861	<i>P. minimus</i>	aleta caudal	Niobrara, Kansas
KUVP-13914	<i>P. minimus</i>	escamas, esqueleto desarticulado, vértebras, parte de radios de aleta	Niobrara, Kansas
KUVP-13979	<i>P. minimus</i>	mandíbulas inferiores con sinfisis mandibular	Niobrara, Kansas
KUVP-16468	<i>P. minimus</i>	parte del neurocráneo, frontales, vómer e hiomandibular	Niobrara, Kansas
KUVP-36032	<i>P. minimus</i>	cráneo incompleto, Infraorbitales interdigitados, parte axial con escamas, aleta pectoral	Niobrara, Kansas
KUVP-36035	<i>P. minimus</i>	esqueleto axial, parte de aletas, cubierto de escamas	Niobrara, Kansas
KUVP-40006	<i>P. minimus</i>	fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas

KUVP-40313	<i>P. minimus</i>	cráneo aplanado dorsoventralmente casi completo	Niobrara, Kansas
KUVP-40314	<i>P. minimus</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-40349	<i>P. minimus</i>	maxila derecha con 11 dientes	Niobrara, Kansas
KUVP-43016	<i>P. minimus</i>	hipurales fusionados	Niobrara, Kansas
KUVP-49428	<i>P. minimus</i>	maxila derecha con 4 dientes completos y aleveolos	Niobrara, Kansas
KUVP-49524	<i>P. minimus</i>	aleta caudal con hipurales y vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-57278	<i>P. minimus</i>	aleta caudal incompleta	Niobrara, Kansas
KUVP-64985	<i>P. minimus</i>	aleta caudal rota	Niobrara, Kansas
KUVP-64986	<i>P. minimus</i>	aleta caudal y vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-64987	<i>P. minimus</i>	aleta caudal con hipurales y vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-119861-3	<i>P. minimus</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-119872	<i>P. minimus</i>	no se encuentra	Niobrara, Kansas
KUVP-65010	<i>P. minimus</i>	aleta caudal y vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-65011	<i>P. minimus</i>	aleta caudal fragmentos de radios	Niobrara, Kansas
KUVP-66143	<i>P. minimus</i>	esqueleto caudal y vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-66146	<i>P. minimus</i>	6 vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-66147	<i>P. minimus</i>	maxila izq, ceratohial y angular	Niobrara, Kansas
KUVP-67768	<i>P. minimus</i>	vértebras desplazadas y aleta caudal	Niobrara, Kansas
KUVP-67773	<i>P. minimus</i>	fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-84303	<i>P. minimus</i>	vértebras y parte de huesos caudales	Niobrara, Kansas
KUVP-112806	<i>P. minimus</i>	esqueleto caudal y vértebras	Niobrara, Kansas
KUVP-84886	<i>P. minimus</i>	hipurales o fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-84897	<i>P. minimus</i>	fragmento maxila	Niobrara, Kansas
KUVP-85008	<i>P. minimus</i>	aleta caudal incompleta	Niobrara, Kansas
KUVP-84885	<i>P. minimus</i>	radios de aleta	Niobrara, Kansas
KUVP-119595	<i>P. minimus</i>	hipurales o fragmentos de mandíbula	Niobrara, Kansas
KUVP-119688	<i>P. minimus</i>	maxila derecha	Niobrara, Kansas