



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

MAESTRIA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

ESTUDIO SISTEMÁTICO DE LOS PECES EUTELEÓSTEOS DE LA CANTERA MUHI
(ALBIANO-CENOMANIANO) ZIMAPÁN, HIDALGO, MÉXICO

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

PRESENTA

BIÓL. OLGA LORENA PORRAZ-ÁLVAREZ

DIRECTOR DE TESIS

DRA. KATIA ADRIANA GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO

2014



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

Dirección

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
DIR. ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado "Estudio sistemático de los peces Euteleosteos de la cantera Muhi (Albiano-Cenomaniano) Zimapán, Hidalgo, México", que presenta la alumna de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, Biól. Olga Lorena Porraz Álvarez, 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: Dr. Víctor M. Bravo Cuevas
VOCAL: Dra. Katia A. González Rodríguez
PRIMER SUPLENTE: M. en C. 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., a 18 de enero del 2014.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
DIRECTOR I.C.B.I.



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. 2230 y 2231, Fax 2109
avilap@uaeh.edu.mx



A mis padres **Héctor y Olga**
porque estoy muy agradecida y orgullosa de ser su hija

*You gave me wings and made me fly
You touched my hand I could touch the sky
I lost my faith, you gave it back to me
You said no star was out of reach
You stood by me and I stood tall
I had your love I had it all
I'm grateful for each day you gave me
Maybe I don't know that much
But I know this much is true
I was blessed because I was loved by you*

*You were my strength when I was weak
You were my voice when I couldn't speak
You were my eyes when I couldn't see
You saw the best there was in me
Lifted me up when I couldn't reach
You gave me faith 'coz you believed
I'm everything I am
Because you loved me*

*You were always there for me
The tender wind that carried me
A light in the dark shining your love into my life
You've been my inspiration
Through the lies you were the truth
My world is a better place because of you*

BECAUSE YOU LOVED ME
(Diane Warren)
CELINE DION
Falling into you. 1996

DEDICATORIA

A mis abuelos Rafa, Tito, Ita y Lala. Por todo lo que me enseñaron y por su amor. Donde sea los amo ★★★★★. A Andy por hacerme tan feliz ★.Y a Lila por creer en mi ✨.

A mi papá Héctor Porraz Arellanos por ser mi héroe, tu apoyo, tu amor y siempre cuidar de mí, te amo papi; a mi mamá Olga J. Álvarez Montoya gracias por ser tan inteligente, bella, siempre reír conmigo o de mí y ser la mujer que aspiro ser algún día te amo eternamente mami. Gracias a mis padres por darme la vida y por dejarme soñar y pelear por mí.

A mis padrinos Mario S. Velázquez e Irma Bautista por ser como unos segundos padres, por creer en mí y sus sabios consejos los quiero con todo mi corazón.

A Soledad Álvarez, porque por ti amo los colores y la belleza, y por permanecer.

A mis hermanos: Héctor por ser tan divertido y enseñarme a reír ante cualquier circunstancia; Marlen por ser mi mejor amiga, mi hermana, por emprender este viaje juntas y por el amanecer; Mario por ser tan creativo e inspirarme a siempre hacer nuevas cosas y tu fortaleza; y a mi cuñada Verónica, por hacer feliz día a día a mi hermano. Los amo muchísimo.

A Lety Hernández y Ana Alfaro por ser mis más grandes amigas, por ser mis compañeras de vida, escucharme y aconsejarme siempre y por ser tan divertidas, las adoro BRUJAS. Christian y Fernando por ser mis amigos y siempre estar presentes los quiero.

A Jorge González y Octavio Hernández por empezar la aventura de la biología juntos, las pláticas filosóficas con mucho café, por el arte, la música y las risas. Por su amistad gracias totales.

A Laura, Roció y Citlalli mis paleoamigas, gracias por aguantarme y escuchar todas mis ocurrencias, enseñarme y compartir conmigo no solo el espacio sino también un tiempo, me las llevo muy dentro de mi corazón.

Pinky aunque no puedas leer esto gracias, porque quiero ser la humana que crees que soy.

A los testigos de mi sueño GRACIAS...

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Katia A. González-Rodríguez, por arriesgarse y darme una segunda oportunidad, por su infinita paciencia, enseñarme tanto y dirigir la presente tesis.

A el Mtro. en Ciencias Jesús M. Castillo Cerón, por su amistad, críticas, enseñanzas y consejos.

A la Dra. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea, muchas gracias por sus críticas, por su tiempo y paciencia para enseñarme.

A el Dr. Víctor M. Bravo Cuevas, por sus críticas para este trabajo y enseñarme tanto.

Al Dr. Julián Bueno Villegas, por ser mi maestro de sistemática, por todas las asesorías, por su gran paciencia respondiendo todas mis preguntas y por toda su ayuda en la realización de esta tesis.

A la Dra. Consuelo Cuevas Cardona, por ayudarme a alcanzar este sueño de hacer mi maestría con sus enseñanzas y su recomendación.

A la Dra. Gloria Arratia, por ayudarme con las primeras observaciones y confirmación de la identificación de los ejemplares.

A mis compañeros del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, a Samara, Lupita, Arturo, Luis, Raúl, Miguel, Pablo, Albino, Gloria, Jessica, Rosalía, Manuel, Eli, Jaime y Nuria.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo económico y el impulso al desarrollo científico.



ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	5
Justificación	12
Objetivos	12
Material y Método	13
Área de estudio	13
Bosquejo geológico	14
Material de Estudio	16
Análisis cladísticos	17
Abreviaturas	19
Resultados	20
Paleontología sistemática	20
Género A especie a	20
Genero A especie b	31
Análisis cladístico	37
Discusión	48
Conclusiones	54
Literatura	55
Anexos	68

ÍNDICE DE FIGURAS

1.- Esqueleto caudal de <i>Pateroperca libanica</i> (modificado de Gaudant, 1978).	4
2.- Hipótesis de las relaciones filogenéticas de los teleósteos, propuesta por Arratia en 1999 y 2000.	7
3.- Esqueleto completo del euteleósteo <i>Pateroperca libanica</i> (Woodward, 1942).	8
4.- Mapa de localización del Área de Estudio, Cantera Muhi, Zimapán, Hidalgo, México.	13
5.- Litología de la Cantera Muhi.	16
6.- Fotografía e ilustración del esqueleto completo del ejemplar UAHMP-718.	21
7.- Cráneo del ejemplar UAHMP-653.	23
8.- Cráneo del ejemplar UAHMP-718.	24
9.- Aleta caudal UAHMP 718.	27
10.- Fotografía e ilustración del esqueleto completo del ejemplar UAHMP-653.	29
11.- Fotografía e ilustración del ejemplar completo UAHMP-2135.	32
12.- Cráneo del ejemplar UAHMP-2135.	34
13.- Cladograma de consenso estricto a partir de la búsqueda heurística.	38
14.- Configuración de los cladogramas 1, 3, 5 y 7 de la búsqueda heurística.	46
15.- Configuración de los cladogramas 2, 4, 6 y 8 de la búsqueda heurística.	47
16.- Mapa paleogeográfico de la Tierra durante el Cretácico medio.	53

ÍNDICE DE ANEXOS

1.- Listado de caracteres y estados de carácter para el análisis cladístico.	68
2.- Matriz de caracteres y estados de carácter.	84
3.- Mapeo de caracteres de los nodos del cladograma de consenso estricto.	85
4.- Cladogramas de la búsqueda heurística.	88

RESUMEN

La Subcohorta Euteleostei (Cohorte Clupecocephala), es un grupo de peces poco estudiado, dentro de este se encuentran algunos de los teleósteos más primitivos, además de especies recientes como los salmones y atunes. Durante décadas se han agrupado un sin número de especies en los euteleósteos; sin embargo, muchas de ellas no pertenecen a este grupo. En la cantera Muhi, municipio de Zimapán, Hidalgo, se encontraron tres ejemplares de euteleósteos del orden Salmoniformes los cuales representan el primer registro de estos peces del Albiano-Cenomaniano de México. Los ejemplares fueron sometidos a un análisis cladístico utilizando caracteres morfológicos, con el fin de conocer más acerca de sus relaciones filogenéticas. Como resultado de las observaciones morfológicas se obtuvieron dos especies diferentes de euteleósteos nuevas para el registro paleoictiológico, resultados respaldados por el análisis cladístico basado en anteriores trabajos de Arratia (1999 y 2000). Reflejando un nuevo grupo monofilético, conformado por los taxones de la cantera Muhi, un taxón del Turoniano canadiense y otros cuatro taxones pertenecientes al Cenomaniano del Este del mar de Tethys. Este trabajo amplía el conocimiento de la paleofauna de la cantera Muhi y sienta las bases para futuros estudios.

INTRODUCCIÓN

En nuestro país, la investigación paleontológica ha cobrado mayor importancia en las últimas décadas, debido a hallazgos cada vez más interesantes que exponen nuevos datos acerca de la taxonomía, ecología, geografía, distribución, evolución y relaciones filogenéticas de las especies.

Por lo anterior, la ubicación de nuevas localidades fosilíferas es clave en el desarrollo de la investigación en esta área del conocimiento; una de las localidades fosilíferas de mayor importancia y relativamente nueva, es la cantera del cerro Muhi (Albiano-Cenomaniano) del municipio de Zimapán, en el estado de Hidalgo, la cual cuenta con una vasta diversidad de invertebrados y peces condriictios y neopterigios (González-Rodríguez y Bravo-Cuevas, 2005; Bravo-Cuevas *et al.*, 2009; González-Rodríguez y Fielitz, 2009). Esta diversidad es comparable con la de otras localidades de México, Líbano, Marruecos, España, Portugal, el sur del Reino Unido, Estados Unidos y Canadá (González-Rodríguez y Bravo-Cuevas, 2005; Bravo-Cuevas *et al.*, 2012).

Además, la cantera del cerro Muhi cobra mayor relevancia, debido al óptimo nivel de preservación fosilífera y a su diversidad, por lo que ha sido considerada como un “Fossil Lagerstätte” o venero fosilífero (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012); por otro lado, es la primera localidad con peces, reportada en México como parte del Albiano-Cenomaniano con una edad aproximada de 100 millones de años (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

Dentro de los peces neopterigios, los teleósteos son los peces más abundantes en la cantera. Los teleósteos son el grupo más diversificado y abundante de los vertebrados, los cuales habitan en todos los cuerpos de agua del mundo y tienen una historia que data del Triásico Medio o Tardío, hace aproximadamente 220 a 200 millones de años (Nelson, 2006, Arratia, 1997). La División Teleostei se divide en cuatro grandes grupos: Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Clupeomorpha, y Euteleostei (Patterson, 1977; Nelson, 2006; Arratia, 2010).

En la Subcohorta Euteleostei se incluyen algunos de los grupos de teleósteos más primitivos, así como otros grupos de peces actuales de gran importancia económica, como es el caso de los salmones, atunes y lenguados, entre otros (Nelson, 1994). Dentro de la Subcohorta Euteleostei se encuentran 28 órdenes, como por ejemplo los Esociformes, Aulopiformes, Lampriformes, Mugiliformes, Beryciformes, Salmoniformes, con más de 346 familias, 2,935 géneros y 17,419 especies aproximadamente (Nelson, 2006); estos peces, presentan una variada morfología, comportamiento, ecología y fisiología (Helfman *et al.*, 1997) y tienen una distribución cosmopolita (Chang, 1999).

En el registro fósil se tiene la presencia de numerosos peces que han sido identificados como euteleósteos (Patterson, 1970; Gaudant, 1978; Gayet, 1988a, b; Arratia, 1987, 1995; Fielitz, 2002, entre otros), provenientes de distintas localidades cretácicas; sin embargo, debido a que la Subcohorta Euteleostei comprende 28 órdenes y a que no se han realizado estudios sobre la filogenia de estos taxones fósiles, muchos de éstos no han sido asignados a ninguna familia o a un taxón supraespecífico. Más aún, debido a que hasta antes de Arratia (2010) no se había determinado la única sinapomorfía del grupo hasta ahora: reducción o ausencia del arco neural del primer centro ural, en la aleta caudal (Fig. 1) y a que como la autora nota, la mayoría de los caracteres que soportan al grupo son homoplásicos, numerosos peces han sido incluidos en la Subcohorta Euteleostei, sin tener la certeza de ello.

En la cantera Muhi se detectó la presencia de peces euteleósteos, los cuales se describieron taxonómicamente. Por otro lado, se realizó un análisis filogenético para conocer la posición de estos ejemplares y de otros taxones cretácicos dentro de la Subcohorta Euteleostei, con el fin de conocer un poco más acerca de las relaciones filogenéticas de los euteleósteos.

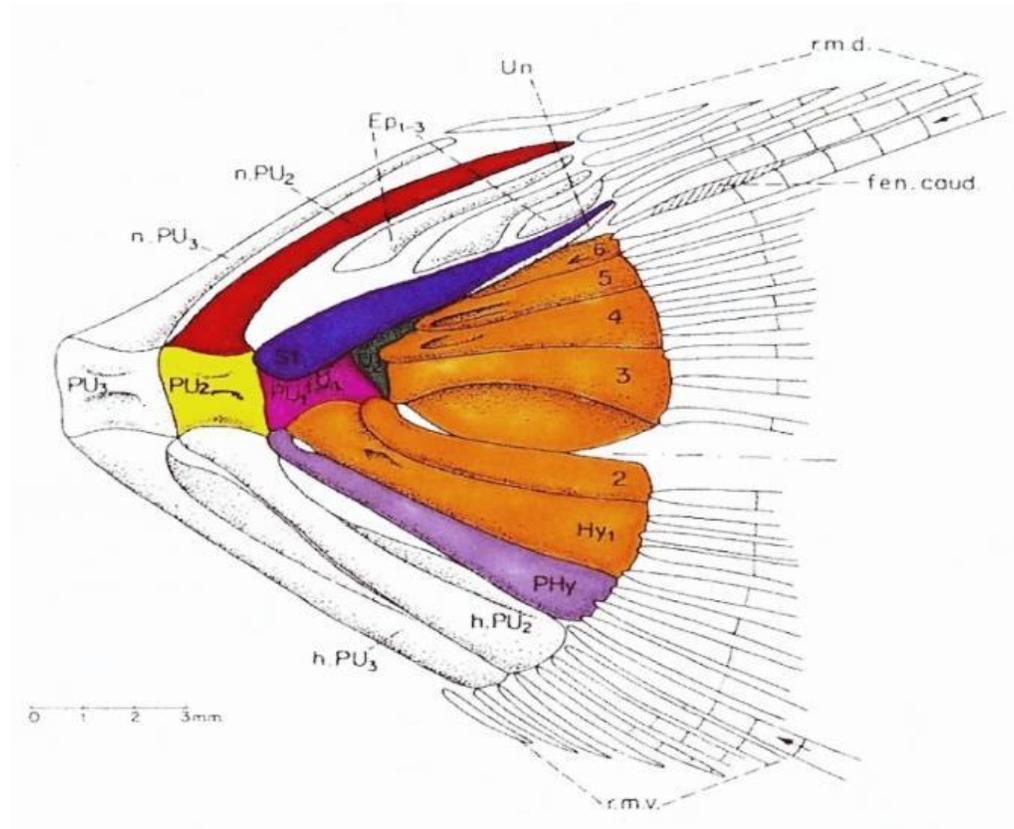


Figura 1. Esqueleto caudal de *Pateroperca libanica* (modificado de Gaudant, 1978). **PU3** vértebra preural 3, **PU2** vértebra preural 2, **PU1** vértebra preural, **U1** vértebra ural 1, **U2** vértebra ural 2, **nPU3** espina neural de la vértebra preural 3, **nPU2** espina neural de la vértebra preural 2, **Ep1-3** epurales 1-3, **Un** uroneural, **St** estegural, **hPU3**, espina hemal de la vértebra preural 3, **hPU2** espina hemal de la vértebra preural 2, **PHy** parahipural, **Hy1-6** hipurales.

ANTECEDENTES

Clasificación Subcohorte Euteleostei

Existe el consenso de que la División Teleostei comprende cuatro grandes grupos: Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Clupeomorpha, y Euteleostei (Patterson, 1977; Patterson y Rosen, 1977; Nelson, 2006; Arratia, 1999, 2010, entre otros), los cuales han sido estudiados principalmente con base en caracteres morfológicos que se observan en su mayoría, en organismos recientes.

No obstante la clasificación de los teleósteos no ha sufrido cambios significativos en los últimos años, hacia el interior de los grupos ha habido modificaciones, sobre todo en cuanto a los taxones basales. Esto se debe principalmente a los nuevos estudios morfológicos que incluyen a fósiles del Jurásico (p. e. Arratia, 1987, 1996, 1997, 1999, 2000, 2001, 2008), pero sobre todo a los trabajos moleculares (Diogo *et al.*, 2008; Zou *et al.*, 2012). Sin embargo, aún existen problemas en la clasificación, ya que algunos caracteres morfológicos no han sido revisados en detalle y varios de ellos que han sido considerados como sinapomorfías de los grupos, son en realidad homoplasias (Arratia, 2010).

Greenwood y colaboradores (1967) designaron el término Euteleostei, para referirse a los verdaderos teleósteos. A este trabajo le siguieron otros como los de Nelson (1966, 1968, 1969, 1973), Patterson (1970) y Patterson y Rosen (1973, 1974) quienes respaldaron las conclusiones de Greenwood *et al.* (1966).

Así mismo, Greenwood (1970) destacó muchos de los caracteres de los Clupeomorfos y decidió darles un nuevo estatus como Cohorte Clupeocephala, dentro de la cual incluye a los Euteleósteos, con una relación estrecha con los Elopomorfos.

Los principales trabajos acerca de las relaciones filogenéticas y de las sinapomorfías de los euteleósteos comenzaron con Nybelin (1971), quien es el primero en notar la reducción del arco neural de la vértebra preural 2 y de una posible migración del arco neural de la preural 1, probablemente hacia la preural 2, y

que el hueso estegural fuese tal vez una fusión entre el uroneural y el arco neural de la vértebra ural 1, principalmente en los euteleósteos y salmónidos. Forey en 1973, respaldó estas hipótesis a partir de sus observaciones con fósiles de una especie de clupeomorfo del Cenomaniano libanés.

En 1977, Patterson propuso las primeras cinco sinapomorfías de la División Teleostei (modificación de los arcos urales en uroneurales, premaxila móvil que descansa sobre el hueso rostral, foramen interno de la carótida encerrado en el parasfenoides, hueso propterigio pectoral fusionado con el primer radio pectoral, y siete epurales) e incluyó algunas especies antes consideradas dentro de la División Holostei, lo que cambió significativamente la composición de los Teleostei y se obtuvo como resultado una primera hipótesis de las relaciones filogenéticas de este grupo que dio la base para trabajos en años posteriores. Sin embargo, Arratia (1999) menciona que la única sinapomorfía de Teleostei es la presencia del cuadrado con un proceso posteroventral alargado y que todos los caracteres antes mencionados son homoplasias.

En 1982, Fink y Weitzman publicaron algunas hipótesis de las relaciones filogenéticas de los euteleósteos primitivos. Rosen (1985) realizó la primera clasificación de los Euteleostei, basada en caracteres óseos, concentrándose en la región postcraneal y caudal de peces recientes y fósiles.

En 1992, Johnson propuso una hipótesis filogenética al interior de los euteleósteos y casi simultáneamente, Arratia y Schultze (1992) se enfocaron en el estudio del desarrollo ontogenético de las aletas caudales de la familia Salmonidae, concluyendo que las más avanzadas son las especies del género *Salmo* y del género *Oncorhynchus* ya que en etapas tempranas, desarrollan el autocentro de las vértebras como dos delgados anillos del hueso pericordal y en los euteleósteos extintos, el desarrollo de esta estructura es más tardío en la ontogenia.

De acuerdo con la clasificación de Arratia (1999, 2000), la cual es la más aceptada hasta el momento (Fig. 2), la División Teleostei incluye a la Supercohorte

Elopomorpha y a la Supercohorte Osteoglossocephala que se su vez comprende a la Cohorte Osteoglossomorpha y a la Cohorte Clupeocephala. Esta última se divide en dos Subcohortes, Ostarioclupeomorpha y Euteleostei).

Una década más tarde, Arratia (2010) realizó un estudio con caracteres morfológicos y ontogenéticos de algunas especies clasificadas dentro del Cohorte Clupeocephala, del cual se desprenden varias conclusiones, entre ellas, la confirmación de las primeras aproximaciones de Greenwood (1970) y las realizadas por ella en los años 1999 y 2000, sobre la posición de los euteleósteos dentro del Cohorte Clupeocephala, junto con la Subcohorta Ostarioclupeomorpha u Otocephala y reafirma que los ostarioclupeomorfos (clupeomorfos y ostariópsidos) son el grupo hermano de los Euteleostei (Fig. 1).

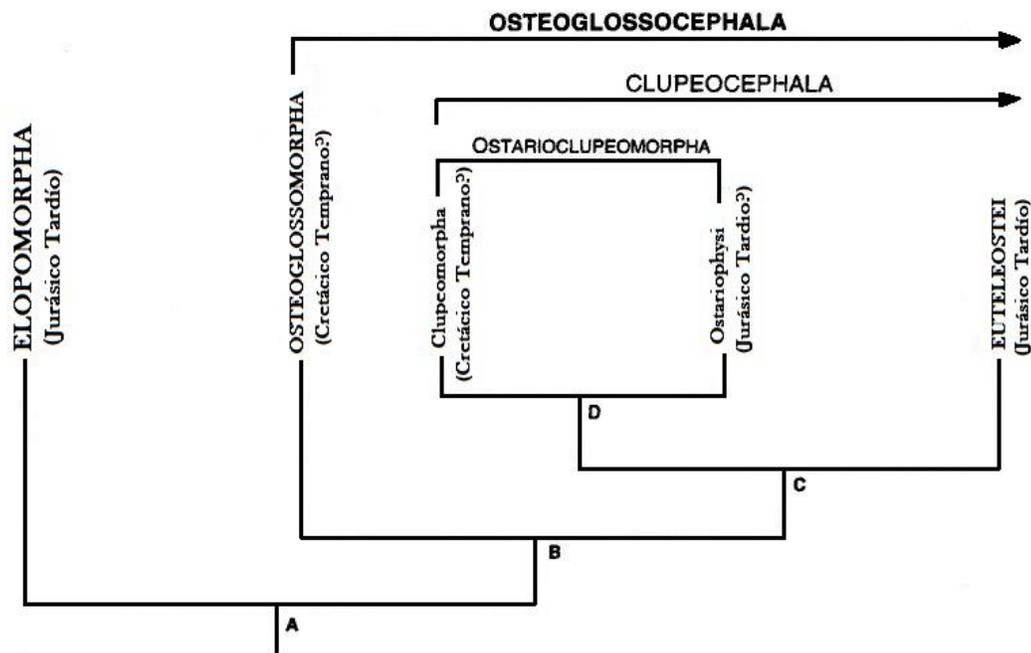


Figura 2. Hipótesis de las relaciones filogenéticas de los teleósteos, propuesta por Arratia en 1999 y 2000.

Algunos de los órdenes incluidos en Euteleostei desde la designación de la subcohorta (Greenwood *et al.*, 1967) son: Argentiniformes, Osmeriformes, Salmoniformes, Esociformes, Aulopiformes, Myctophiformes, Lampriformes, Percopsiformes, Atheriniformes, Beryciformes, Zeiformes, Gasterosteiformes,

Synbranchiformes, Scorpaeniformes, Perciformes, Pleuronectiformes y Tetraodontiformes. Sin embargo, varios de estos no presentan la sinapomorfía propuesta por Arratia (2010) y deben ser revisados.

Descripciones taxonómicas de euteleósteos

Entre los primeros y más relevantes estudios de euteleósteos se encuentran los de Patterson (1962, 1970), quien realizó análisis completos y minuciosos en cuanto a la descripción de caracteres morfológicos y a la clasificación entre los órdenes, familias y especies de los euteleósteos. Patterson (1970) describió a *Gaudryella gaudryi* y a *Humbertia operta*, ya incluidas dentro de los Euteleostei, como especies del orden Salmoniformes; además, describió parte de la gran diversidad de peces del Cenomaniano libanés. También en 1970, se publicó el trabajo de Cavender y colaboradores, en el cual se declaran dos nuevas especies fósiles del género *Esox* (euteleósteos aparentemente del Plioceno), encontradas en Estados Unidos de Norteamérica y actualmente distribuidos en el Hemisferio Norte.

En 1977, Chang y Liu complementaron la descripción taxonómica original de *Manchurichthys uwatokoi* especie del Aptiano-Cenomaniano de China, referida inicialmente por Saito (1936) en Chang y Liu (1977), como euteleósteo. Por su parte, Gaudant (1978), describió a la familia de euteleósteos Pateropercidae y a las especies *Pateroperca robusta* y *P. libanica* (Fig. 3), ambas de Líbano y con edad del Cenomaniano.

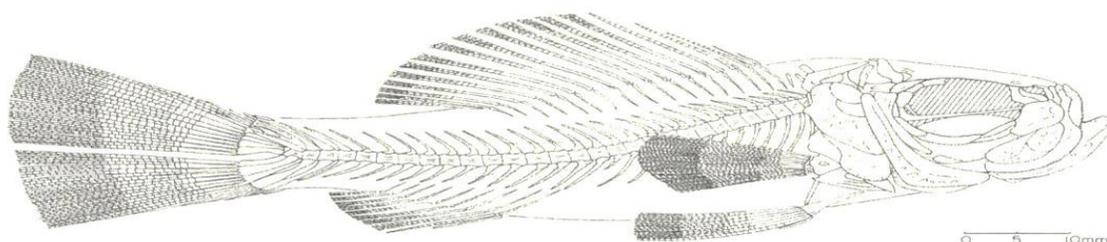


Figura 3. Esqueleto completo del euteleósteo *Pateroperca libanica* (Woodward, 1942) de la localidad cenomaniana de Hajula, Líbano (Tomado de Gaudant, 1978).

Chalifa (1985) analizó taxonómicamente un nuevo euteleósteo fósil del Cenomaniano, en una localidad de Jerusalén, denominado *Saurorhamphus judeaensis*. Arratia (1987) detalló a *Orthogonikleithrus leichi*, perteneciente al Jurásico Tardío de Alemania y que hoy en día es considerado uno de los euteleósteos más basales. Finalizando la década de los 80, Gayet (1988a, b) describió a *Barcarenichthys joneti* de Portugal y a *Gharbouria libanica* de Líbano, ambas del Cenomaniano. En el último trabajo, comparó las similitudes y diferencias de las especies anteriores, con *Gaudryella gaudryi* y *Humbertia operta*, descritas por Patterson en 1970.

En 1995, Arratia realizó un estudio filogenético de los teleósteos, incluyendo a los euteleósteos, entre ellos a *Orthogonikleithrus* y *Leptolepides*. En 1996, la misma autora continuó su trabajo anterior, y declaró a estos géneros del Jurásico como más basales que *Erichalcis* [*Esox*+Salmoniformes] y a los Salmoniformes como grupo hermano de los Ostariophysi. En 1999 y 2000, Arratia analizó la monofilia de los teleósteos y recapituló los estudios de Nelson (1969, 1994), Patterson (1977), Patterson y Rosen (1977), Lauder y Liem (1983), y de Pinna (1996), conformando una matriz de 201 caracteres morfológicos de 48 taxones. Estos últimos estudios, confirman las conclusiones de trabajos anteriores.

Fielitz (2002) describió a *Avistosmerus canadensis* del Turoniano canadiense y lo incluyó dentro de los euteleósteos, solo por la presencia del hueso estegural. Taverne y Filleul (2003) analizaron taxonómicamente a *Spaniodon latus* y *S. enlongatus* propios del Santoniano del Líbano, y concluyeron que estas especies pertenecen al orden Salmoniformes y pueden estar estrechamente relacionadas con los Osmeroidei, además comentaron que las relaciones filogenéticas a nivel de la Subdivisión Teleostei, aún no están bien definidas.

Hermus y colaboradores (2004) hicieron una revisión del género *Erichalcis* del Albiano de Canadá, con la confirmación de los caracteres antes señalados por Forey (1973) y agregaron una nueva especie al género, *E. conspicua*, pero no detallaron el esqueleto caudal por no estar bien conservado. A este trabajo le siguieron más

descripciones de euteleósteos, como el de Figuereido (2005), quien describió a *Scombroclupeoides scutata* del Neocomiano de Brasil. Taverne en 2006, analizó taxonómicamente a *Ichthyotringa africana* y Cavin en el 2010, reportó la presencia de un euteleósteo indeterminado de Marruecos del Turoniano.

Estudios moleculares

A partir del año 2003, comenzaron a realizarse estudios moleculares con euteleósteos, entre ellos se encuentra el trabajo de Crespi y Fulton (2003), quienes realizaron un análisis molecular con DNA nuclear y con información mitocondrial de especies de la familia Salmonidae. Estos autores llegaron a la conclusión de que los géneros *Oncorhynchus* y *Salmo* no son taxones hermanos y que existe mayor relación entre *Oncorhynchus* y *Salvelinus*, de acuerdo a los valores obtenidos en los análisis bayesianos realizados. Ishiguro *et al.* (2003) trabajaron con los peces del Superorden Protacanthopterygii (Euteleostei), analizando 34 especies a nivel del genoma mitocondrial. Estos autores concluyeron que los Esociformes + Salmoniformes son más basales que los Argentinoides y los Osmeroides.

Grande *et al.* (2004), trabajaron con especies del género *Esox*, utilizando caracteres morfológicos y DNA mitocondrial. Sus resultados señalan la posibilidad de hibridación de algunas de las especies y la confirmación de que el género *Umbra* es el grupo hermano de *Esox*.

Steinke y colaboradores (2006) analizaron siete órdenes de euteleósteos, con 42 genes ortólogos, concluyendo que los Salmoniformes y los Ostariophysi son grupos hermanos y que muy probablemente ambos grupos tuvieron su origen a mediados del Triásico.

En el año 2008, Arratia y por su parte Diogo y colaboradores, retomaron estudios filogenéticos anteriores de los teleósteos (Nelson, 1969, 1994; Patterson, 1977; Patterson y Rosen, 1977; Lauder y Liem, 1983; de Pinna, 1996; Arratia, 1999,

2000), para proponer las sinapomorfías que definen los grupos al interior de Teleostei, incluyendo a Euteleostei.

Davis y Fielitz (2010) realizaron un análisis con relojes moleculares en euteleósteos basales y recientes, estimando que los Aulopiformes tuvieron su origen en el Cretácico Temprano o hasta en el Jurásico Tardío y tuvieron mayor diversificación durante mediados del Cretácico.

No obstante los estudios sobre aspectos morfológicos, fisiológicos, moleculares, y de la biología del desarrollo de los euteleósteos se han incrementado en los últimos años, la sistemática del grupo no está completamente definida, debido principalmente al gran número de taxones incluidos en Euteleostei y a que no se habían determinado los caracteres que definen al grupo.

JUSTIFICACIÓN

Los euteleósteos son uno de los grupos más diversos dentro de los peces teleósteos. La Subcohorta Euteleostei comprende varios órdenes y familias, cuyos miembros vivientes, han sido objeto de estudios morfológicos y moleculares; sin embargo, aún existen discrepancias con respecto a la sistemática del grupo. Por otro lado, a pesar de que existen varios estudios de euteleósteos fósiles, estos taxones no han sido asignados a nivel de familia u orden. El hallazgo y estudio de ejemplares fósiles de euteleósteos de la cantera Muhi, permite incorporar nuevos datos sobre los peces euteleósteos que vivieron en el oeste del mar de Tethys durante el Cretácico Tardío, y el desarrollo de un análisis filogenético, permite proponer nuevas hipótesis de interrelación dentro del grupo. Además, este estudio incrementa el conocimiento de la paleofauna de la cantera Muhi.

OBJETIVO GENERAL

Realizar el estudio sistemático de los peces euteleósteos de la cantera Muhi de Zimapán, Hidalgo, para incrementar al conocimiento del grupo en México y para situar a los ejemplares Muhi dentro de la Subcohorta Euteleostei.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Describir los peces euteleósteos de la cantera Muhi, a través del estudio morfológico de los ejemplares colectados.
2. Realizar un análisis cladístico de los peces euteleósteos de la cantera Muhi, para observar sus relaciones dentro de la Subcohorta Euteleostei y para proponer una hipótesis de interrelación del grupo.

MATERIAL Y MÉTODO

AREA DE ESTUDIO

La cantera Muhi se encuentra ubicada en el municipio de Zimapán, al noroeste del estado de Hidalgo, entre los 20°40'-20°50' latitud Norte y 99°15'-99°25' longitud Oeste (Figura 4). En la última década ha sido reconocida como una de las localidades fosilíferas más importantes de México (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009); esto principalmente debido a que se le considera como un “Fossil Lagerstätte” (venero fosilífero) con una edad aproximada de 100 ma., correspondiente al Albiano-Cenomaniano (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012).

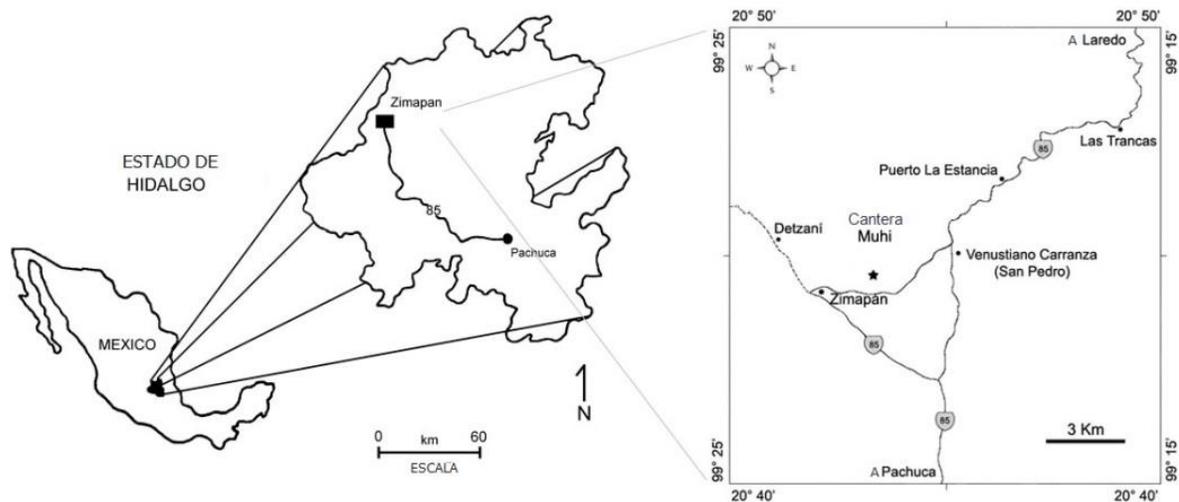


Figura 4. Mapa de localización del Área de Estudio, Cantera Muhi, Zimapán, Hidalgo, México (Modificado de Bravo-Cuevas *et al.*, 2009)

La diversidad de la cantera Muhi, se compara con otras canteras de los estados de Puebla (Applegate, 1996; Applegate *et al.*, 2006); Chiapas (Vega *et al.*, 2006, Alvarado-Ortega y Ovalles-Damián, 2008); Guerrero (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006), Nuevo León (Blanco-Piñón *et al.*, 2002; Ifrim *et al.*, 2010); y Coahuila (Blanco-Piñón y Alvarado Ortega, 2005; Stinnesbeck *et al.*, 2005; González-Barba y Espinosa-Chávez, 2005; González-Barba y Porras-Múzquiz, 2009). Esto es debido a que durante el Cretácico, estas regiones, e Hidalgo, se encontraban sumergidas por

el Mar de Tethys, haciendo posible un ecosistema común para una gran diversidad de especies acuáticas.

En la cantera Muhi se encuentran presentes diversos restos fósiles de crinoideos planctónicos (comatúlidos), espinas de equinodermos, amonites (*Mortonicerax* sp.), crustáceos (*Aeger hidalguensis* y *Palinurus* sp. Feldman *et al.*, 2007, además de Thylacocéfalos), cuantiosos coprolitos y remanentes aún no determinados de invertebrados. Los más abundantes son los peces, representados por condriictios, entre ellos tiburones (*Squalicorax* sp. y *Ptychodus* sp.) y rayas del orden Rajiformes. Los peces actinoptergios comprenden al menos 12 taxones distintos, entre ellos: Aspidorhynchiformes, Crossognatiformes (Pachyrhizodontidae), Ichthyodectiformes, Clupeiformes, Tselfatiformes, Aulopiformes (Ichthyotringidae, Dercetidae, Halecidae, Enchodontidae) y tres Acanthomorpha, incluyendo a la nueva subfamilia Pseudomonocentridae (González-Rodríguez y Bravo-Cuevas, 2005; Fielitz y González-Rodríguez, 2008, 2010; González-Rodríguez y Fielitz, 2008, 2009; González-Rodríguez *et al.*, 2013). Dentro de los teleósteos, además se han encontrado peces de la Subcohorta Euteleostei (Greenwood *et al.*, 1966), los cuales son objeto de este estudio. Las diferentes especies son en su mayoría características de aguas profundas, diferentes a las de los arrecifes fósiles. Asimismo, el grado de preservación de los fósiles es muy alto, lo cual indica que el aporte de aguas neríticas y de aguas oceánicas provocó fluctuaciones en los niveles de oxígeno y de salinidad, favoreciendo los procesos de fosilización (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012).

Bosquejo Geológico

Como parte del sistema del Cretácico del estado de Hidalgo, se encuentra la Formación El Doctor, identificada primeramente por Wilson y colaboradores (1955) y cuyos límites no se conocen con precisión (Mendoza-Rosales y Silva-Romo, 2001). A su vez, este banco calcáreo forma parte de la Plataforma Valles-San Luis Potosí (PVSLP), la cual incluye los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009). Esta plataforma es del tipo carbonatada, aislada, con cambios de facies bien marcados, desde la plataforma interna, la zona arrecifal, el borde exterior de la plataforma, el talud hasta la cuenca; éstas se

formaron en Cretácico medio, cuando la PVSLP tuvo su mayor extensión (López-Doncel, 2003).

La Formación El Doctor está compuesta por calizas micríticas, características del Albiano-Cenomaniano (Wilson *et al.*, 1955); contiene miliólidos en estratos de un promedio de 0.70 m de espesor y presenta abundancia de rudistas y gasterópodos característicos del borde de las plataformas (Carrillo-Martínez, 1989).

La formación posee cuatro facies: Cerro Ladrón, El Socavón, San Joaquín y La Negra. Esta última, de aguas más profundas que las anteriores, con oleaje de baja intensidad y con ubicación postarrecifal más cercana al borde de la plataforma (Wilson *et al.*, 1955); esta facies tienen una extensión territorial que va desde el noreste del estado de Querétaro, a la porción sur-centro de Hidalgo (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

Los sedimentos de la cantera Muhi (Fig. 5) corresponden a la facies La Negra y comprenden calizas micríticas de color gris claro, nódulos o bandas de pedernal, margas blanquiazules y amarillas, y algunas secuencias de arcillas. En general, la estratificación es delgada de entre 3 a 10 cm de grosor, y bandeada cíclica, con líneas estilolíticas perpendiculares a los estratos y parecidas a suturas entre las rocas (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009, 2012).

La evidencia paleontológica sugiere que la fauna de la cantera Muhi fue depositada en una plataforma nerítica distal. La ausencia de plantas como las encontradas en otras localidades del Cenomaniano libanés, explica una lejanía con las costas (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012). Los amonoideos, espinas de equinodermos, crustáceos, así como crinoideos planctónicos (estos últimos considerados como el grupo más abundante dentro de la localidad), están relacionados con las plataformas distales del Cretácico en el este del Mar de Tethys (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

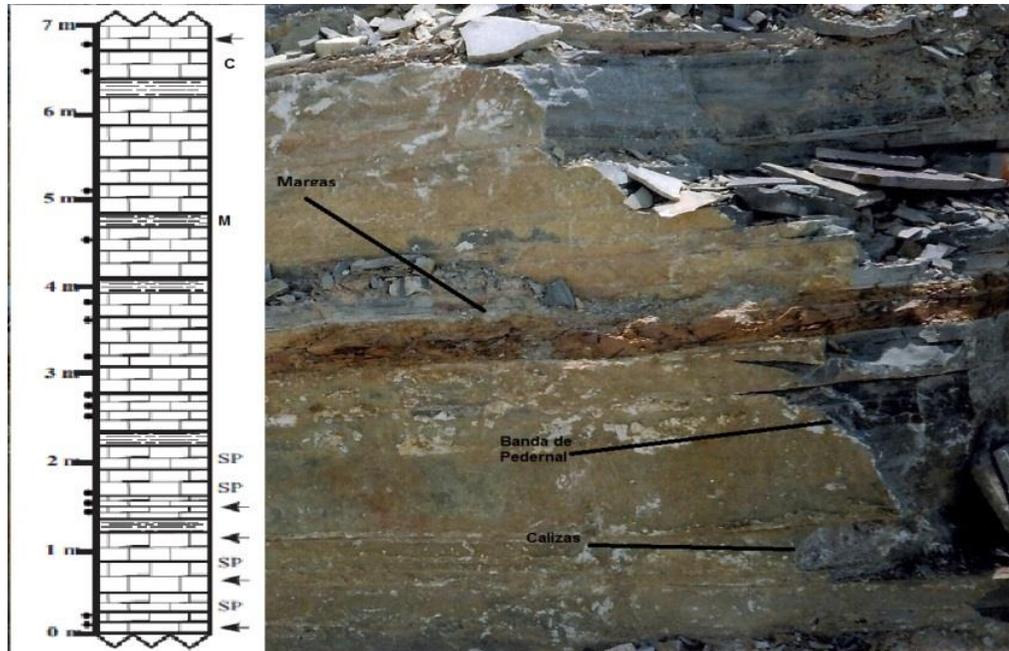


Figura 5. Litología de la cantera Muhi, donde se observan las bandas de pedernal, las margas (M), los estratos de calizas (C), y los planos de sutura (SP) de estratificación delgada y bandeada (Modificada de Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

Material de estudio

Se revisaron tres ejemplares determinados como miembros de la Subcohorta Euteleostei, el primero (UAHMP-718) está completo, del segundo (UAHMP-2135) solo se observan la cabeza, las aletas pectorales, pélvicas y parte de la caudal; y el tercer ejemplar (UAHMP-653) que está completo, es una impresión. Estas muestras se prepararon mediante métodos mecánicos removiendo el sedimento usando agujas de disección, herramientas dentales y navajas de precisión, bajo el microscopio estereoscópico marca Leica, limpiando con sumo cuidado cada hueso para no perder estructuras importantes que posteriormente se analizarían.

Posteriormente, se realizaron ilustraciones de cada ejemplar con lápiz, las cuales se llevaron a cabo mediante un tubo de dibujo integrado al microscopio estereoscópico; estas imágenes ayudaron a realizar la identificación y descripción de los huesos. Las ilustraciones, de los ejemplares UAHMP-718 y UAHMP-653 se hicieron con un objetivo de 3.2x y el taxón UAHMP-2135 con uno de 2.0x. Posteriormente, los dibujos se pasaron a tinta y se rotularon los nombres de los

huesos; además se tomaron fotografías con una cámara digital Nikon Coolpix P4, las cuales permiten obtener detalles de la anatomía de los peces.

Análisis Cladístico

En el análisis cladístico se utilizó el programa WINCLADA (Nixon, 1999, 2000) versión 1.0000, se utilizaron 191 de los caracteres empleados en los trabajos de Arratia (1999 y 2000), sin darles ningún peso u orden específico (Optimización de Fitch) y se le agregó un carácter adicional presente en los taxones de la cantera Muhi y en los peces del Cenomaniano del mar de Tethys (extensión y posición del hueso estegural) (Anexo 1).

Arratia (1999), propuso como posibles grupos externos a 13 taxones pertenecientes a siete órdenes de no teleósteos (Aspidorhynchiformes, Pycnodontiformes, Lepisosteiformes, Semionotiformes, Pachycormiformes, Parasemionotiformes y Amiiformes), así como a teleósteos basales, entre ellos, *Leptolepis coryphaenoides* y *Pholidophorus bechei*, siendo este último el que se ubicó al inicio de la matriz, por ser el taxón elegido como el OTU externo, debido a que se le conoce como el taxón más basal de los teleósteos.

La matriz se complementó con los 48 taxones originales del estudio antes mencionado, más siete OTU's euteleósteos, cuatro del Cenomaniano del este del mar de Tethys: †*Gaudryella gaudryi*, †*Gharbouria libanica*, †*Pateroperca libanica* y †*Barcarenichthys joneti* (los tres primeros colectados en el Líbano y el último en Portugal), †*Avitosmerus canadensis* del Turoniano canadiense y las dos especies de Muhi del Albiano-Cenomaniano, siendo un total de 55 taxones, de los cuales 41 son fósiles identificados con el signo † precediendo su nombre y el resto son taxones recientes. Se consideró el signo de interrogación ? para aquellos estados donde se desconoce o es indeterminada la información (Anexo 2).

Debido al alto número de OTU's y de caracteres, se realizó la búsqueda heurística, con 1000 árboles para mantener, 500 réplicas, 1000 árboles de inicio, un random seed muy elevado, y múltiple TBR+TBR (mult*max*). Los valores de

confianza son los de Bootstrap (el cual toma al azar algunas de las columnas de los caracteres y los extrae o los reacomoda formando nuevas matrices y de esta manera observa si el clado de estudio cambia) y Jackknife (donde se toma al azar uno o varios taxones y se extraen del clado y tras varias réplicas se observan varios cladogramas y se comprueba el número de veces que se repite el clado de estudio) (Morrone, 2013), ambos análisis con igual número de árboles que mantener, replicas, de inicio y random seed, pero con el máximo de TBR y salvando todos los consensos.

ABREVIATURAS

Ac	Aleta caudal	Op	Opérculo
A dorsal	Aleta dorsal	Pas	Paraesfenoides
Ang	Angular	Pcl	Postcleitrum
Apect	Aleta pectoral	Phy	Parahipural
Apel	Aleta pélvica	Pmx	Premaxila
Cl	Cleitrum	Pop	Preopérculo
Cor	Coracoides	Ppa	Postparietal
D	Dentario	Pto	Pterótico
E	Epurales	Ptt	Posttemporal
Enpt	Endopterigoide	Pu	Preural
Ethm lat	Etmoides lateral	Q	Cuadrado
F=Pa	Parietal	R. br	Radios branquióstegos
Him	Hiomandíbula	Ros	Rostral
Hspu	Espina hemal de la preural	Sca	Escápula
Hy	Hipural	Scl	Supracleitrum
Io	Infraorbital	Sclr	Esclerótico
Iop	Interopérculo	Sop	Subopérculo
La	Lagrimal	Smx	Supramaxila
Met	Mesetmoide	Sph	Esfenótico
Mpt	Metapterigoide	St	Estegural
Mx	Maxila	U	Ural
Nspu	Espina neural de la preural	Un	Uroneural

RESULTADOS

Se realizó la descripción y asignación taxonómica de los tres peces estudiados, la cual se muestra en esta sección. La clasificación que se utiliza está basada en Arratia, 2010 y es la siguiente:

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Subdivisión Teleostei Müller, 1845

Cohorte Clupeocephala Patterson & Rosen, 1977

Subcohorte Euteleostei Greenwood *et al.*, 1967

Superorden Protacanthopterygii Greenwood *et al.*, 1966

Orden [Salmoniformes]

Familia *insertae sedis*

Género **A especie a**

Holotipo: UAHMP-718 (Fig. 6). Ejemplar completo, con la cabeza en vista dorsolateral.

Paratipo: UAHMP-653 (Fig. 10). Ejemplar completo en impresión. Se realizó un contramolde para observar la anatomía del ejemplar.

Diagnosis: Cuerpo fusiforme, 23 vértebras abdominales y 21 caudales, con la superficie ornamentada; huesos del esqueleto caudal no fusionados; ural 1 con un seno o hueco en el centro vertebral; cinco hipurales que dan sostén a 21 radios.

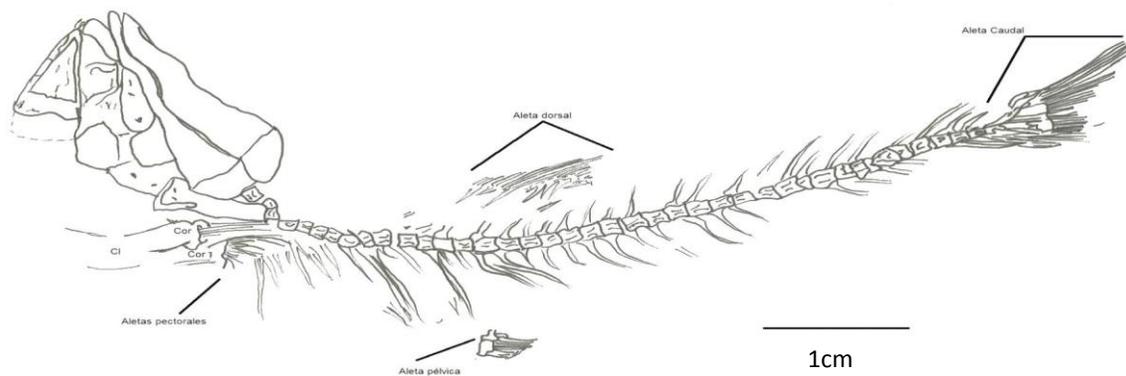
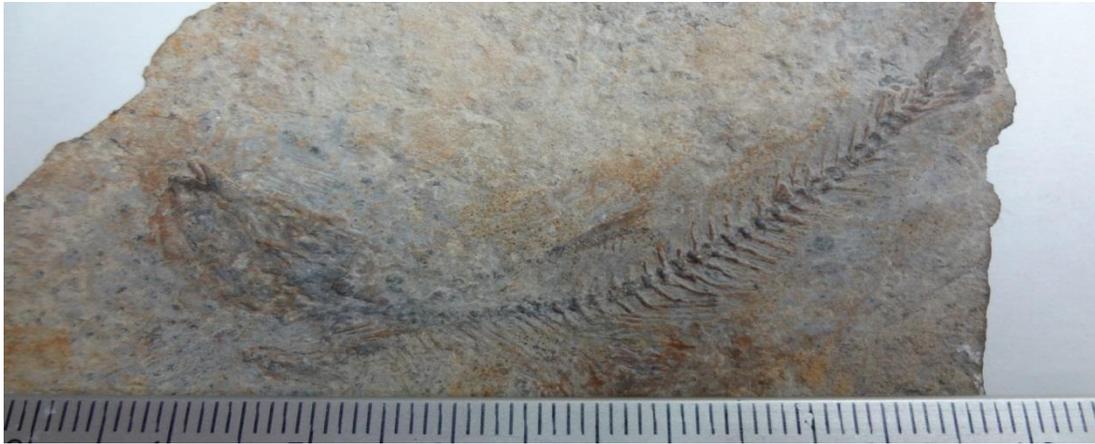


Figura 6. Fotografía e ilustración de esqueleto completo del ejemplar UAHMP-718, donde se observan las aletas pares e impares, las vértebras y espinas neurales y hemales.

Descripción

Esqueleto Craneal

El mesetmoide (Mes) tiene forma triangular (Fig. 7), se observan un par de facetas en el extremo anterior, donde se articula la maxila. Dorsalmente se une a los frontales [F=Pa; Frontal=Parietal (Schultze, 2008)], los cuales tienen forma triangular, siendo su margen anterior el más angosto y la parte posterior la más ancha, como en *Gaudryella gaudryi*. En el margen ventral del frontal izquierdo del ejemplar UAHMP-653 se observa un borde grueso que representa el canal sensorio de la línea lateral. Posterior a estos huesos se encuentran los parietales [P=Ppa; Parietal=Postparietal (Schultze, 2008)], los cuales tienen forma rectangular, son más anchos que largos; ambos huesos se unen en la línea media, con una sutura recta. En el ejemplar UAHMP-653 se observa el parietal izquierdo (P=Ppa) en contacto lateral con el

pterótico (Pto) que es un hueso alargado y angosto. Los demás huesos de la bóveda craneana no están preservados.

La serie infraorbital está compuesta por cinco huesos (Fig. 7). El lacrimal (La) está muy desarrollado, tiene forma rectangular y es ligeramente más ancho en la parte posterior, característica común entre los Salmoniformes (Patterson, 1970); se observan algunas ramas del canal infraorbital en la porción dorsal del hueso. El infraorbital 2 (Io2) tiene forma rectangular y es más angosto que el lagrimal, cuatro ramas del canal sensorio también se muestran en la superficie lateral del hueso. El infraorbital 3 (Io3) es más grande que el Io2 y se extiende posteriormente hasta el borde anterior del preopérculo, dos ramas del canal sensorio son visibles. Los infraorbitales 4 y 5 se encuentran detrás de la órbita, ambos tienen forma rectangular y se extienden hasta el borde anterior del preopérculo (Pop).

El esfenótico (Sph) es un largo hueso triangular que descansa detrás de la órbita, un corto brazo posterior está en contacto con el pterótico (Pto); no se observa con claridad el canal sensorio.

Huesos hiopalatinos

La hiomandíbula (Hym) tiene una porción dorsal ancha y redondeada, el brazo ventral parece ser más angosto y está inclinado hacia adelante como ocurre en *Pateroperca libanica* (Gaudant, 1978); sin embargo, no se observa su terminación porque está cubierto por los infraorbitales. El tamaño del metapterigoide (Mpt) no se puede definir debido a que se encuentra parcialmente cubierto por el Io2, pero el borde ventral descansa sobre el cuadrado que tiene forma triangular. El sinfilético no se observa y el cuadrado (Q) está ligeramente inclinado hacia adelante como en *Gaudryella gaudryi* y *Humbertia operta* (Patterson, 1970, figs. 6 y 20). En el ejemplar UAHMP-653 se observa el endopterigoide (End) como una lámina triangular sin dientes, que se adelgaza hacia la parte anterior que está cubierta por la supramaxila (Smx). El ectopterigoide y el palatino no están visibles.

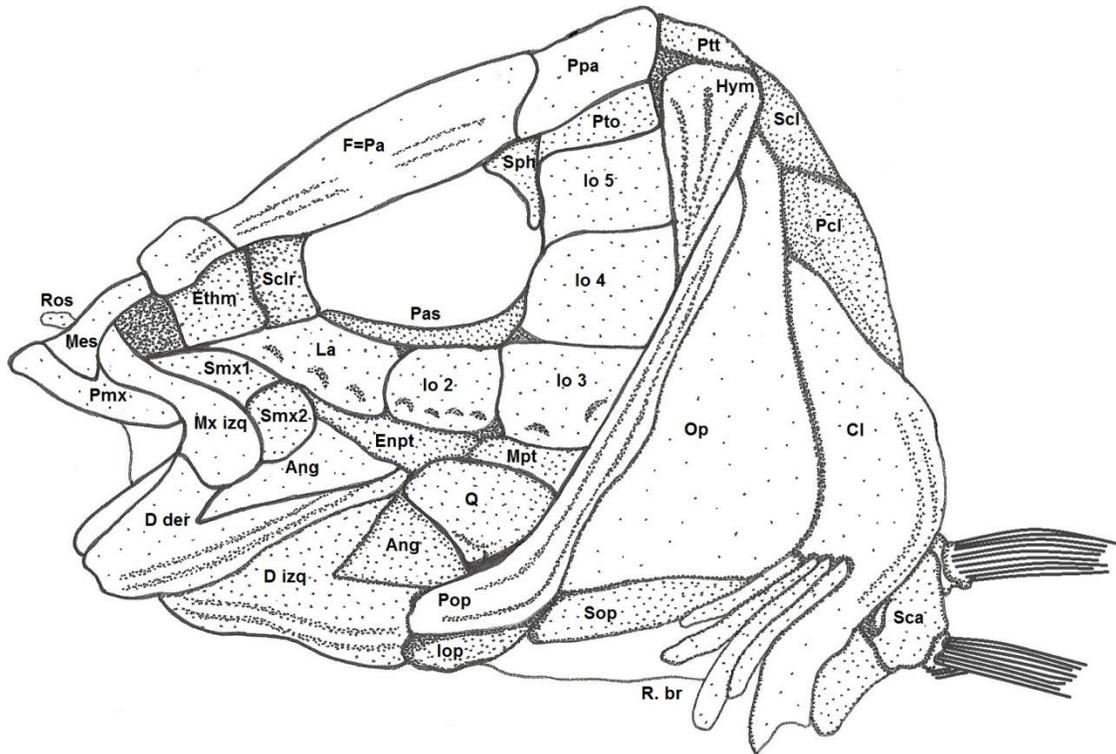


Figura 7. Cráneo del ejemplar UAHMP-653, donde se observan las principales estructuras, así como los canales sensoriales que atraviesan los huesos.

Mandíbula superior

La premaxila (Pmx) se observa casi completa en el ejemplar UAHMP-718; es un hueso alargado y cóncavo pero no se nota el proceso articular (Fig. 8). El borde ventral presenta un solo diente cónico que da el aspecto de un pico como el que ilustra Gayet (1988a, fig. 1) en *Barcarenichthys joneti*. La maxila (Mx) es larga y más ancha en la porción posterior, terminando al nivel del borde anterior de la órbita; la cabeza de la maxila es redondeada y ensancha ligeramente al nivel de la articulación con el palatino, no se observan dientes en el borde oral. Hay dos supramaxilas, la primera (Smx1) es larga y angosta y descansa sobre el borde dorsal anterior de la maxila; la supramaxila 2 (Smx2) es ligeramente redondeada y cubre parcialmente la Smx1.

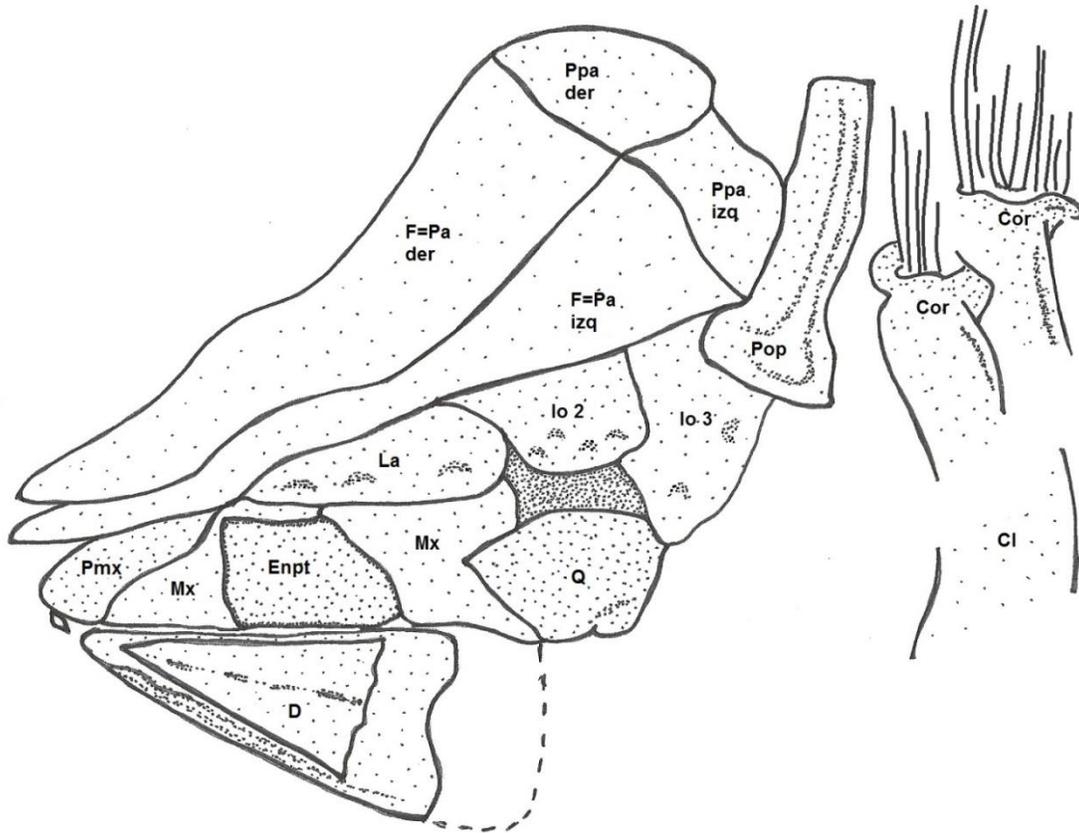


Figura 8. Cráneo incompleto del ejemplar UAHMP-718, en él se observa la serie infraorbital incompleta y el diente de la premaxila (Pmx).

Mandíbula inferior

Se observan ambos dentarios (D) de forma triangular en el ejemplar UAHMP-653 (Fig. 7), con un proceso coronoide ancho y la sínfisis mandibular ligeramente profunda, como ocurre en *Gaudryella gaudryi* (Patterson, 1970; fig. 8). En el ejemplar UAHMP-718 (Fig. 8) se nota el canal sensorio mandibular como un tubo cerrado; no se observan dientes en el borde oral. El anguloarticular se inserta en la parte posterior del dentario y no se observa un proceso reatroarticular. La articulación con el cuadrado no es visible.

Serie opercular

El preopérculo (Pop) es largo y angosto (Fig. 7); el brazo ventral es relativamente corto, en comparación con el brazo dorsal; el canal sensorio es visible en ambos brazos y en el ejemplar UAHMP-718 (Fig. 9) se notan al menos tres poros de las ramas del canal sensorio en el brazo ventral. El opérculo (Op) tiene forma triangular, con el borde anterior recto y el borde posterior redondeado; la porción dorsal se adelgaza al nivel del proceso preopercular de la hiomandíbula. El subopérculo (Sop) es angosto y largo; el interopérculo (Iop) también es largo y angosto, pero más pequeño. Se observan cuatro radios branquióstegos (R. br) en forma de barra.

Esqueleto Postcraneal

La columna vertebral está compuesta por 44 vértebras. Existen 23 vértebras abdominales y 21 vértebras caudales (Fig. 6). Los centros vertebrales son ligeramente más largos que anchos y están bien osificados. Los autocentros están ornamentados con bordes gruesos y se observa el canal para la notocorda (arcocentro) amplio como los del género *Pateroperca*. Los arcos neurales (Na) y hemales (Ha) a lo largo de todo el pez no están fusionados al centro vertebral. Debido al estado de preservación del fósil, no se aprecia la longitud total de los arcos ni la existencia de supraneurales por encima de las primeras vértebras. No se observan huesos epineurales, epipleurales o interhemales. Los arcos neurales correspondientes a las vértebras preurales (Pu), disminuyen progresivamente en longitud y ancho conforme a su posición con respecto a la aleta caudal característica común entre los euteleósteos. Las vértebras del esqueleto caudal no están fusionadas.

Esqueleto caudal

A diferencia de muchos de los euteleósteos, este taxón cuenta con independencia en lo que respecta a los huesos en la aleta caudal a diferencia de otros Salmoniformes,

como por ejemplo: *Gharbouria libanica* donde existe la fusión del parahipural+ hipurales 1 y 2 (Gayet, 1988); *Humbertia operta*, con la fusión del preural 1 y ural 1 (Patterson, 1970); *Pateroperca libanica* con la fusión del preural 1 y ural 1 (Gaudant, 1978); *Barcarenichthys joneti*, con la fusión del preural 1 y ural 1 (Gayet, 1988b); *Orthogonikleithrus leichi*, con la fusión del ural 1 y ural 2 (Arratia, 1987); *Leptolepides sprattiformes*, con la fusión del ural 1 + ural 2 y centros de los hipurales 1 y 2 y *Avistosmerus canadensis*, con la fusión del preural 1+ ural 1+ parahipural+ hipurales 1 y 2 (Fielitz, 2002).

Las espinas neurales (Nspu) y hemales (Hspu) de los centros preurales son autógenas, sencillas con pequeñas proyecciones membranosas. La vértebra preural 1 (Pu1) tiene una espina neural en forma de espada (como se observa en la espina neural del centro preural 2 (Pu2) de *Barcarenichthys joneti* y de *Gharbouria libanica*) y un arco neural de menor desarrollo que sus homólogas anteriores; también la preural 1 da sostén al parahipural (PH) ubicado en la parte ventral y entre las vértebras preural 1 y el ural 1 (U1). El hueso parahipural, se extiende hasta el nivel de los radios caudales y no existe parahipófisis en este hueso a diferencia de *Gaudryella gaudryi* (Patterson, 1970).

Ambos ejemplares estudiados muestran la presencia de dos vértebras urales independientes, la ural 1 carece de espina neural y por lo tanto, de arco neural; este centro vertebral posee un hueco o seno similar al que presenta en la preural 1 de la especie *Orthogonikleithrus leichi* (Arratia, 1991); el ural 1 da sostén a los primeros hipurales (Hy). El segundo ural (u2) se observa parcialmente debido a que está cubierto casi en su totalidad por el hueso estegural (S) y da soporte a los hipurales superiores. El estegural es un hueso con mayor grosor que el de las espinas neurales y se extiende desde el preural 1 hasta alcanzar los primeros radios superiores (Fig. 9).

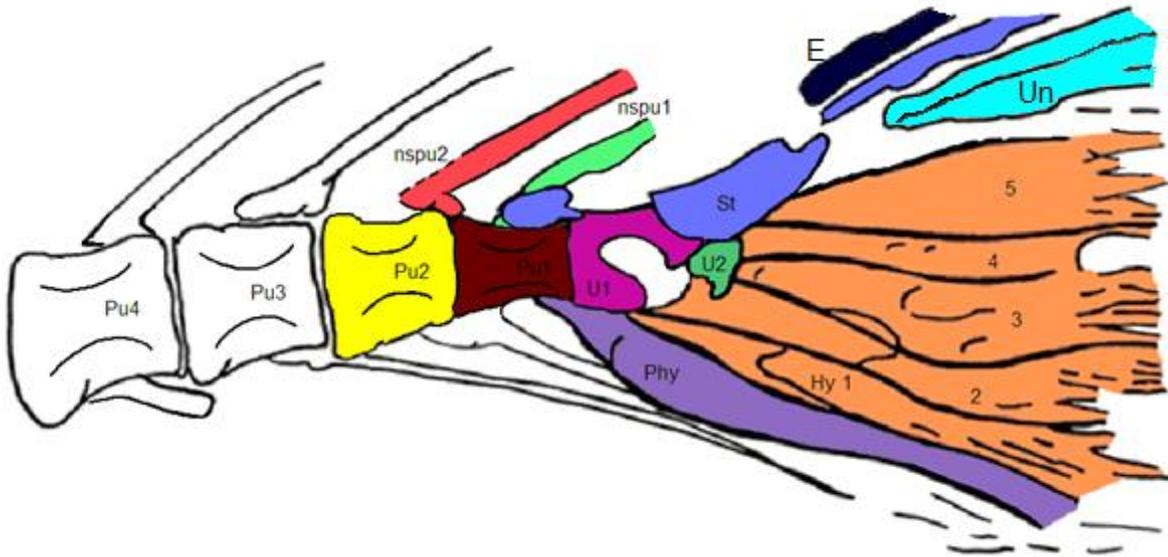


Figura 9. Aleta caudal del ejemplar UAHMP 718. En amarillo la vértebra preural; en color pardo la preural 1; en rosa la ural 1; en rojo la espina neural de la preural 2; en verde claro la espina neural de la preural 1; en azul el estegural; en turquesa los dos uroneurales; en azul oscuro el epural; en morado el parahipural y en anaranjado la serie hipural (Hy 1-5).

La serie hipural cuenta con cinco hipurales independientes como en *Humbertia aperta*, sin diastemas o separaciones entre ellos y sostenidos por los centros urales. Sobre los hipurales descansan en forma vertical y posterior al estegural, dos uroneurales (Un). Existe un epural (E) alargado en la parte dorsal del estegural.

Los radios de la caudal se ubican posteriores a la serie hipural y muestran parte de una aleta bifurcada; al menos se observan 21 radios delgados. El lóbulo superior de la aleta tiene 11 radios principales, los primeros tres no segmentados y el resto con segmentación recta. Los 10 radios restantes corresponden al lóbulo inferior de la aleta.

Cintura pectoral

El posttemporal (Ptt) tiene forma triangular, con el brazo dorsal curvo, pero el brazo ventral no se observa. El supracleitrum (Sci) es largo y ancho y se inclina hacia el borde dorsal del cleitrum, el canal sensorio no está visible (Fig. 8). El cleitrum (Cl) es largo y se ensancha hacia el borde posterior del brazo dorsal; el brazo ventral es

largo y más angosto. El coracoides (Cor) tiene forma ligeramente triangular como el de *Pateroperca libanica* y la escápula no se observa. La aleta pectoral (A. pect) comprende 11 radios no rameados y segmentados, siendo el primero el de mayor grosor, el cual se extiende hasta el nivel de la cuarta vértebra.

Cintura pélvica

Se observa la aleta pélvica del lado izquierdo; tiene su origen en la decimoséptima vértebra. La cintura pélvica está formada por un hueso largo y plano, en conjunto con un pedúnculo en forma de jota que sirve de soporte fuertemente osificado muy parecido al de la especie *Gaudryella gaudryi* (Patterson, 1970). Cuenta con nueve radios delgados y más cortos que los que se observan en las aletas pectorales.

Aleta dorsal

La aleta dorsal se origina en la decimoquinta vértebra y se extiende hasta la vigésimo primera, su extensión es mucho más corta en comparación con otras especies de Salmoniformes, por ejemplo: en *Pateroperca libanica*. Bajo los tres primeros radios dorsales se observa el primer pterigióforo proximal (Pt), alargado y sencillo, se preservaron un total de nueve pterigióforos proximales a lo largo de toda la aleta dorsal. A partir del séptimo radio se observan pterigióforos medios y en los últimos radios también se observan pterigióforos distales. La aleta cuenta con un total de 12 radios largos, no segmentados ni rameados.

La aleta anal no se preservó en ninguno de los ejemplares.

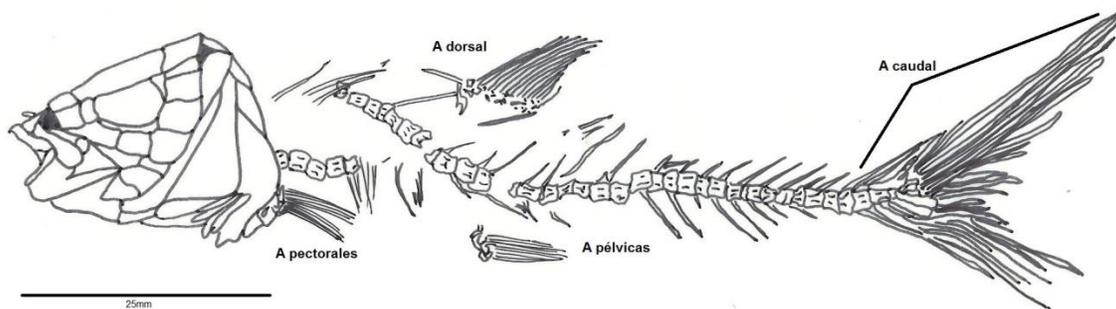


Figura 10. Fotografía e ilustración del esqueleto completo del ejemplar UAHMP-653, en el cual se observa con claridad las aletas pectorales, pélvicas, dorsal y caudal, así como las vértebras de bordes gruesos y esculpidos.

Discusión

La sinapomorfía de los Euteleostei es la ausencia o reducción del arco neural del primer centro ural (Arratia, 2010), y los ejemplares UAHMP-718 y UAHMP-653 presentan este carácter, por lo que se incluyen dentro de esta Subcohorta. Por otro lado, exhiben varios caracteres de los Salmoniformes, como es la presencia de infraorbitales extendidos, pequeña premaxila dentada, preopérculo en forma de boomerang, la presencia de dos centros urales, un estegural bien desarrollado, y ausencia de escamas de la fulcra. Otra de las características que los relacionan con algunos euteleósteos, es la presencia de una espina neural en forma de espada en el último preural, como en las especies de *Barcaenichthys joneti* o *Gharbouria libanica* (Gayet, 1988 a,b); por último, se encuentra un estegural muy desarrollado cuyo origen es en el nivel de la vértebra preural 1 como en los peces del Cenomaniano del este del mar de Tethys.

Por otro lado, existen caracteres en los ejemplares de estudio, que no se observan en ninguna especie de Salmoniformes, y esta combinación única de caracteres distingue a estos peces de la cantera Muhi como una nueva especie. Esta combinación de caracteres incluye: la menor extensión de la aleta dorsal, la cual abarca la longitud de seis vértebras, ya que comúnmente es más larga en otros euteleosteos como *Pateroperca libanica* o *Gharbouria libanica*. La presencia de un seno o hueco en el centro ural 1 solo se ha observado en el preural 1 de la especie *Orthogonikleithrus leichi* (Arratia, 1991). Además, presentan cinco hipurales cuando en promedio los Salmoniformes tienen seis o siete (Patterson y Rosen, 1977) junto con 21 radios principales de la caudal.

Género A, especie b

Holotipo: UAHMP-2135 (Figs. 11 y 12).

Diagnosis: Exhibe una combinación de caracteres presentes en otros euteleósteos que incluye: infraorbitales extendidos posteriormente, lagrimal en forma de riñón, premaxila cóncava con un diente cónico en extremo anterior, dentario alargado y sin proceso coronoide y preopérculo en forma de boomerang, con estriaciones en la superficie ventral del hueso.

Descripción

Esqueleto craneal

La bóveda craneana no se preservó en el ejemplar, por lo que no es posible describir esta zona del cráneo.

La serie infraorbital está compuesta por un lagrimal en forma de riñón, algunas ramas del canal sensorio se notan de manera tenue; el infraorbital 2 (Io2) es largo y tubular y ocupa el resto de la parte ventral de la órbita. Los infraorbitales 3, 4 y 5 se encuentran detrás de la órbita, son más largos que anchos y se extienden hasta el borde anterior de la hiomandíbula, a diferencia de los de *Gaudryella gaudryi* en la cual se observan los infraorbitales 4 y 5 fusionados (Patterson, 1970).

Huesos hiopalatinos

La hiomandíbula (Hm) presenta los bordes anterior y posterior rectos; sin embargo, el brazo dorsal está inclinado ligeramente hacia adelante a nivel de la cabeza articular, la cual no está extendida. El metapterigoide es una lámina delgada de forma trapezoidal y descansa sobre un cuadrado con la forma típica triangular. El endopterigoide (End) y el palatino (PI) son delgados y alargados y en ninguno se observan dientes (Fig. 12).



Figura 11. Fotografía e ilustración del ejemplar completo UAHMP-2135, donde se nota la cabeza, aletas pectorales y pélvicas, algunas vértebras y parte de la aleta caudal.

Mandíbula superior

La premaxila es corta, con el borde dorsal en forma curva aunque se encuentra rota en un extremo anterior, donde se observa un diente cónico de igual tamaño que los de la premaxila. Este diente es similar al que se presenta en *Barcarenichthys joneti*. La maxila se encuentra desplazada de su posición original; sin embargo, se nota como un hueso largo con los bordes dorsal y ventral paralelos y el borde posterior redondeado, se nota un par de dientes cónicos y robustos en el borde oral. En el borde dorsal posterior descansa una supramaxila alargada y delgada, ocupando casi la mitad de la longitud de la maxila.

Mandíbula inferior

El dentario es ancho, con los bordes oral y ventral paralelos; en el nivel del proceso coronoide es ligeramente más ancho. En el borde oral se observan al menos tres dientes cónicos de igual tamaño que los de la maxila. La articulación con el cuadrado se encuentra detrás del nivel de la órbita como en *Salmo* sp., no se observa el articular y el retroarticular.

Serie opercular

La serie opercular se encuentra casi completa, con un preopérculo (Pop) en forma de boomerang que muestra al menos seis ramas del canal mandibular, el brazo ventral es ancho y redondeado y el brazo dorsal se adelgaza hacia la parte superior. El opérculo (Op) es más largo que ancho, con forma de media luna; el interopérculo (Iop) tiene forma rectangular y el subopérculo (Sop) no se observa.

Esqueleto Postcraneal

El número total de vértebras no se puede determinar debido a que el ejemplar está incompleto, sólo se observan 15 vértebras gruesas con ornamentaciones. No se preservaron las espinas neurales, ni hemales. Tampoco son perceptibles huesos supraneurales, epineurales, epipleurales o interhemales.

Cintura pectoral

El cleitro (Cl) es angosto, pero no se observa su extensión real debido a que se encuentra incompleto. No hay evidencias de la presencia de supracleitro como ocurre en otras especies de euteleósteos. Se presentan ambas escapulas (Sca) con un foramen en la parte media, muy similares a las de *Gharbouria libanica* y *Gaudryella gaudryi*; éstas son semiovaladas y con ligeros pliegues que le dan sostén a los radiales. Se notan al menos seis radiales rectangulares que dan sostén a los

radios de la aleta pectoral y en total existen 11 radios segmentados en cada aleta, los cuales ocupan la longitud de cuatro vértebras.

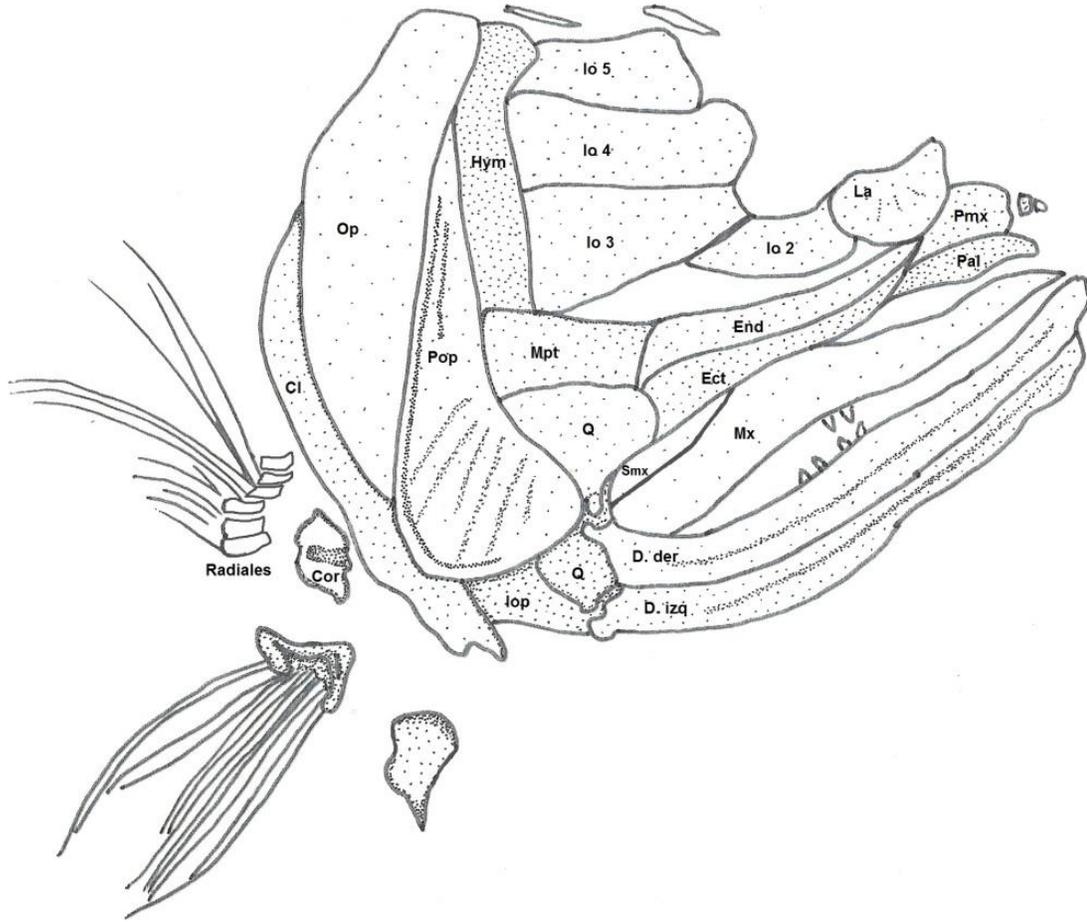


Figura 12. Cráneo del ejemplar UAHMP-2135, en el cual se observan las principales estructuras craneales, entre ellos la premaxila con un diente cónico en su extremo anterior, las estriaciones del preopérculo, los infraorbitales 3, 4 y 5 muy extendidos y los dentarios sin un proceso coronoide amplio y con dientes cónicos.

Cintura pélvica

Las aletas pélvicas tienen el hueso basipterigio (B) alargado y completo, la aleta derecha presenta 10 radios más cortos y delgados que los radios pectorales. Ésta aleta está parcialmente cubierta por la aleta pélvica izquierda que también presenta el basipterigio y 12 radios iguales a los de su par. Los radios son finos y sin segmentaciones.

Aletas impares

Las aletas dorsal y anal no se observan debido al estado de preservación del ejemplar.

Solo se conserva el lóbulo inferior de la aleta caudal, compuesto por 16 radios principales largos y poco segmentados, la forma da la impresión de que esta aleta era bifurcada.

Discusión

El ejemplar UAHMP 2135 exhibe una combinación de caracteres presentes en otros euteleósteos como son, los infraorbitales extendidos posteriormente, el lagrimal en forma de riñón, la premaxila cóncava con un diente cónico en extremo anterior, el dentario alargado y sin proceso coronoide y el preopérculo en forma de boomerang y con estriaciones en la superficie ventral.

No se puede corroborar la presencia de la sinapomorfía de *Euteleostei* (reducción o ausencia del arco neural del primer centro ural, en la aleta caudal) sensu Arratia (2010), ya que el esqueleto caudal está parcialmente preservado; sin embargo, el ejemplar exhibe caracteres de los subórdenes de Salmoniformes (Wiley y Johnson, 2010) como son: presencia de una supramaxila alargada, aletas pélvicas en posición abdominal, con más de seis radios y separadas de la cintura pectoral, mesocoracoide con un arco, aleta pectoral en posición ventral, además de los caracteres mencionados en el párrafo anterior. Es necesario encontrar nuevos ejemplares para completar la descripción de esta nueva especie.

Con base en el estudio de la morfología de los euteleósteos de la cantera Muhi, se tiene que existen dos especies diferentes (Muhi Aa y Ab) que conforman un género definido por la presencia de un canal preopercular que desemboca en la región ventroposterior de un preopérculo de forma de boomerang; un lagrimal muy desarrollado; la articulación de la mandíbula con el cuadrado es posterior a la mitad

de la órbita, justo por debajo del infraorbital 3 y aleta caudal bifurcada; no obstante, presentan diferencias, como es el caso de la forma y tamaño de los dentarios, las extensión de los infraorbitales, el número de radios, la extensión de las aletas pectorales y las estrías en la zona ventral del preopérculo, entre otros. Conclusiones que son respaldadas con el análisis cladístico.

ANÁLISIS CLADÍSTICO

A partir de la búsqueda heurística resultaron ocho cladogramas, cada uno con 878 pasos (Anexo 3) y de estos se obtuvo el consenso estricto, con 893 pasos (Fig. 13). Los cladogramas, incluyendo el consenso estricto, son similares a los presentados por Arratia (1999), donde se muestra que Teleostei es un grupo monofilético. Por su parte, la rama de los Euteleostei, es la que presenta algunos cambios principalmente al incluir a los peces de este estudio, los del Cenomaniano del mar de Tethys y a *Avistosmerus canadensis* de Canadá. En este trabajo se muestra la topología de cada nodo de la Subcohorta Euteleostei. Las sinapomorfias en cada grupo se marcan con números en negrillas. Los caracteres que definen los nodos restantes de Teleostei se muestran en el Anexo 3.

NODO g. Nodo basal de la Subcohorta Euteleostei, presenta una sinapomorfía: el carácter **133[1]** presencia del hueso estegural en el esqueleto caudal; más tres caracteres, el **100[2]** arco hemal del parahipural en adultos sin fusión a su autocentro, estado que comparte con los taxones *Allothrissops*, *Pachythrissops*, *Thrissops*, *Varasichthys*, *Luisichthys*, *Protoclupea*, *Elops*, *Tharsis*, *Tischlingerichthys*, y *Engraulis*; **106[2]** ausencia de la espina neural del centro preural 1 al igual que el género *Chanos*; y **107[1]** ausencia o reducción del arco neural del centro preural 1 como en *Belonostomus* y *Aspidorhynchus*.

NODO h. En este nodo se encuentran dos miembros de los euteleósteos recientes [orden Esociformes (familias Umbridae y Essocidae) y familia Salmonidae] compartiendo cinco homoplasias: **67[1]** presencia del canal preopercular con cuatro o menos túbulos cortos y simples, ubicados en el brazo ventral del hueso también presente en la familia Orthogonikleithridae y la posible nueva familia compuesta los taxones Muhi, *Avistosmerus canadensis* y los taxones del Cenomaniano del este del Mar de Tethys; **81[1]** presencia del primer supraneural anterior a la espina neural de la vértebra 1 se desarrolla independientemente, y los restantes se diferencian en gradientes rostrales y caudales desde un foco a la mitad de la distancia entre el occipucio y el origen de la aleta dorsal; el carácter **114[1]** primer centro ural

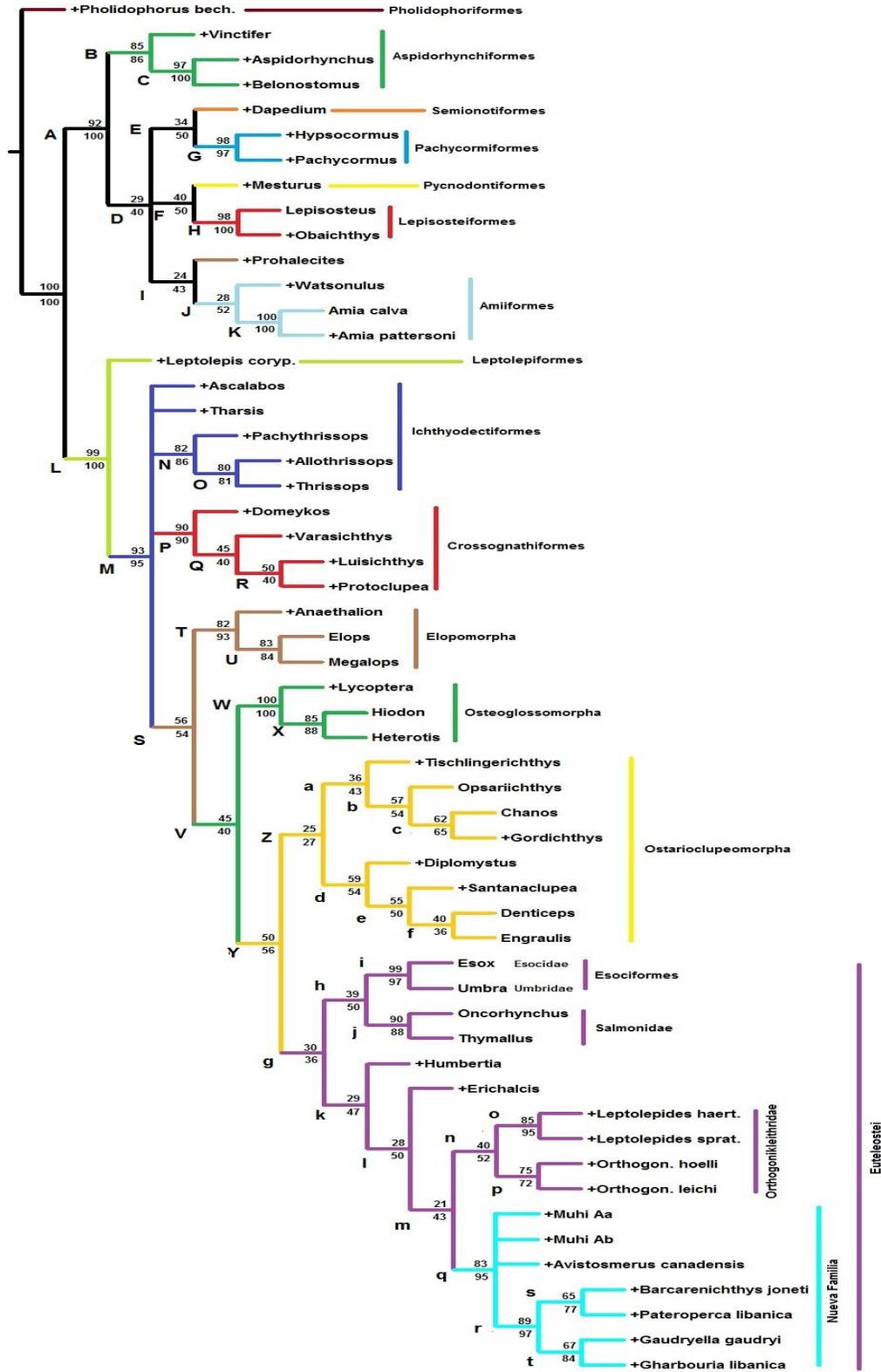


Figura 13. Consenso estricto a partir de los ocho árboles igualmente parsimoniosos, con 893 pasos CI 31 y RI 66. Muestra las relaciones filogenéticas de la Subdivisión Teleostei y en especial de la subcohorte Euteleostei, con los valores de Bootstrap por encima de la línea de cada nodo y Jackknife por debajo de la misma.

corresponde al centro ural 2 tal como en el género *Engraulis*; 115[1] segundo centro ural corresponde al centro ural 4 compartido con *Denticeps*, *Engraulis* y los taxones Muhi, *Avitosmerus canadensis* y los del este del Mar de Tethys; el carácter 118[4] tres o cuatro arcos neurales urales modificados en uroneurales *Aspidorhynchus*, *Belonostomus*, *Vinctifer*, *Opsariichthys*, *Chanos*, *Gordichthys*, *Orthogonikleithrus hoelli* y los miembros de la nueva familia a excepción de *Barcarenichthys joneti* y Muhi Ab.

NODO i. Este nodo describe los caracteres del orden Esociformes los cuales incluyen una sinapomorfía, **53[1]** ausencia de la sección posterior del canal mandibular; y 12 caracteres homoplásicos más: 1[1] presencia de dos osificaciones endoesqueléticas en el etmoidal también presente en *Allothrissops*, *Trissops*, y con los euteleósteos del Cenomaniano del este del mar de Tethys; el 22[1] componentes del canal sensorial cefálico interrumpidos tal como en *Pateroperca libanica*; 45[1] ausencia de maxila dentada como en *Opsarichthys*, *Chanos*, *Gordichthys* y en *Orthogonikleithrus hoelli*; 47[2] la articulación cuadrado-mandibular se encuentra por debajo de la mitad anterior de la órbita tal y como *Dapedium*, *Heterotis*, *Denticeps*, *Opsariichthys*, *Leptolepides haerti* y *Pateroperca libanica*; 54[1] ausencia del canal mandibular encerrado en hueso a lo largo de toda la mandíbula, compartido con los euteleósteos del Cenomaniano del este del mar de Tethys; 76[1] los arcos neurales de la mayoría de las vértebras abdominales con mitades fusionadas al arco neural, formando una espina neural media igual que en los géneros de *Mesturus*, *Heterotis*, *Denticeps*, *Engraulis*, *Tischligerichthys*, *Opsarichthys*, *Chanos*, *Gaudryella gaudryi* y *Gharbouria libanica*; 77[1] ausencia de cartílagos supradorsales en las vértebras abdominales, presente en los osteoglossomorfos y *Opsariichthys*; 82[0] ausencia de un proceso epineural largo y sólido del arco neural en individuos adultos, presente en los géneros del grupo externo desde *Aspidorhynchus* hasta *Pholidophorus*; 83[0] ausencia en individuos adultos, del último proceso epineural del arco neural perteneciente a las vértebras caudales; este estado de carácter lo comparten con prácticamente todo el clado a excepción de los ostarioclupeomorfos y el resto de los euteleósteos; 94[1] aletas dorsal y anal ubicadas posteriormente, también presente en *Aspidorhynchus*, *Belonostomus*, *Vinctifer*, *Mesturus*, *Lepisosteus*, *Obaichthys*,

Watsonulus, *Allothrissops*, *Trissops*, los *Osteoglossomorpha*, *Denticeps* y *Barcarenichthys joneti*; 116[2] dos epurales, como en *Denticeps*, *Engraulis*, *Gordichthys*, *Gaudryella gaudryi* y *Gharbouria libanica*; 123[3] el primer uroneural se extiende hasta el centro preural 1, tal como en los géneros de *Clupeomorpha*, *Opsariichthys*, *Chanos*, *Orthogonikleithrus hoelli*, *Gaudryella gaudryi* y *Gharbouria libanica*.

NODO j. Este nodo presenta dos sinapomorfías y seis homoplasias familia Salmonidae: **136[1]** cartílagos caudales medios presentes, y **159[1]** presencia de una aleta adiposa; 16[1] presencia del miodomo posterior especialmente profundo, con la musculatura ocular unida a los músculos del tronco, también observado en *Gaudryella gaudryi*; 64[1] la presencia del hueso suprapreopérculo, carácter compartido con *Chanos*, *Gordichthys*, y la familia de Muhi-Cenomaniano del este del mar de Tethys; 84[1] presencia de huesos intermusculares epipleurales en la parte anterior de la región caudal, como en los géneros *Tharsis*, *Ascalabos*, *Domeykos*, *Varasichthys*, *Luisichthys*, *Tischligerichthys*, *Gordichthys*, *Orthogonikleithrus leichi* y *Leptolepides spratifformes*; 93[2] presencia del proceso axial pélvico formado por una combinación de elementos óseos y escamas modificadas, al igual que *Leptolepis*, *Elops*, *Megalops*, *Barcarenichthys* y *Pateroperca*; 101[1] presencia de hipurapófisis en el hueso parahipural, como en *Anaethalion*, *Elops*, *Megalops*, *Engraulis*, *Opsariichthys*, *Chanos*, *Humbertia*, *Gaudryella gaudryi* y *Gharbouria libanica*; 158[0] laminillas olfatorias primarias a un lado de las laminillas secundarias presentes, así como en *Lepisosteus*.

NODO k. Este nodo alberga a algunos taxones del orden Salmoniformes, presentando cuatro caracteres, el primero una sinapomorfía **34[1]** forma de coma del antorbital, y el resto son caracteres homoplásicos: 105[0] la espina neural del centro preural 2 es más corta que la espina neural de la preural 3 tal como en *Vinctifer*, casi todos los taxones de teleósteos fuera del Cohorte Clupeocephala, *Tischligerichthys* y *Thymalus*; 124[2] un uroneural presente, extendiéndose hacia el segundo centro ural, al igual que en los géneros de *Vinctifer*, *Luisichthys*, *Protoclupea*, *Anaethalion*, *Elops*, *Megalops* y *Tischligerichthys*, y el carácter 137[2] un solo urodermal, el cual

también comparte con los géneros *Anaethalion*, *Elops*, *Megalops* y *Tischlingerichthys*.

NODO l. En este punto se encuentran cuatro caracteres que reúnen a los taxones terminales de *Erichalcis*, familia Orthogonikleithridae, taxones Muhi, taxones Cenomaniano del este del Mar de Tethys y *Avistosmerus canadensis*, los cuales son: 35[1] ausencia de un dermopalatino dentado, como en los géneros de *Mesturus*, *Allothrissops*, *Heterotis*, *Chanos* y *Gordichthys*; 50[0] proceso postarticular de la mandíbula inferior pobremente desarrollado, presente para todos los géneros externos a la Subdivisión Teleostei, *Varasichthys*, *Chanos*, *Tischlingerichthys*, *Gordichthys* y en *Umbra*; 102[1] espinas neurales de las vértebras preurales 5-3 distalmente expandidas por finos crecimientos membranosos anteriores y posteriores, presente también en el género *Oncorhynchus*; y 131[0] ausencia de un espacio o diastema entre los hipurales 2 y 3, así como en *Tharsis*.

NODO m. Este nodo une a la familia Orthogonikleithridae y a una posible nueva familia conformada por los taxones Muhi + taxones del este del Mar de Tethys + *Avistosmerus canadensis*. El nodo está sustentado por tres caracteres: 8[1] presencia de un hueso orbitoesfenoides grande, al igual que en *Dapedium*, *Hypsocormus*, *Pachycormus*, *Denticeps*, *Opsarichthys*, *Esox* y los miembros de la familia Salmonidae; 67[1] canal preopercular presente, con cuatro o menos túbulos cortos y simples, ubicados en el brazo ventral del hueso, compartido con los miembros del nodo j; 106[0] espina neural del centro preural 1 rudimentaria o corta presente en prácticamente todos los teleósteos excepto los Osteoglossomorpha, Esociformes, *Humbertia*, *Erichalcis* y los taxones del Cenomaniano del este del mar de Tethys.

NODO n. Este nodo presenta una sinapomorfía y una homoplasia de la familia Orthogonikleithridae: **98[1]** el primer pterigóforo de la aleta anal ubicado posterior a la 4ta. o 5ta. espina hemal. El carácter 107[0] presencia del arco neural de centro preural 1; esta condición se encuentra en todo el árbol a excepción de los euteleósteos.

NODO o. Este nodo se recupera por la combinación única de diez caracteres que establecen las características que las dos especies del género *Leptolepides*: 10[0] paraesfenoides con dientes pequeños, como en casi todos los géneros del grupo externo, *Pholidophorus*, *Leptolepis*, *Pachythrissops*, *Allotrissops*, *Luisischthys*, los Elopomorpha, *Tischlingerichthys* y *Gordichthys*; 56[0] presencia de placa gular, presente desde *Dapedium* hasta *Tharsis*, en *Varasichthys*, *Luisichthys*, en los Elopomorpha, *Lycoptera* y *Tischlingerichthys*; 72[3] el autocentro de las vértebras de la región caudal media es grueso y suave, solo compartido con *Opsarichthys*; 100[1] parahipural (en adultos) con el arco hemal lateralmente fusionado a su autocentro, como en *Leptolepis*, *Ascalabos*, *Domeykos*, *Anaethalion*, *Megalops*, *Lycoptera*, *Hiodon*, *Diplomystus*, *Santanaclupea*, *Denticeps* y *Chanos*; 108[0] presencia de una espina neural del centro ural 1 y 2 o del primer centro ural, presente desde *Vinctifer* hasta *Heterotis* y *Gordichthys*; 109[0] presencia del arco neural del centro ural 1 y 2, igual que en todo el clado a excepción de *Pachycormus*, *Hypsocormus*, *Santaclupea*, *Engraulis*, *Tischlingerichthys*, *Opsariichthys*, *Chanos* y todos los euteleósteos menos en este nodo; 110[0] arco neural completo sobre el primer centro ural, todos en el grupo de no-teleósteos, desde *Vinctifer* hasta *Amia calva* y de los teleósteos, excepto en los Ostariophysi, los Clupeomorpha y parte de los Euteleostei; 126[0] presencia del hipural 7, se encuentran en la mayoría de los géneros no-teleósteos, en *Pholidophorus* y hasta los Osteoglossomorpha; 140[0] proximidad de la fulcra o de los radios dorsales precurrentes a los epurales y uroneurales posteriores, este carácter se encuentra desde el nodo que une a algunos no-teleósteos con los teleósteos, hasta los Osteoglossomorpha; 146[1] presencia de procesos dorsales de las bases de los radios principales más interiores del lóbulo superior de la caudal, carácter común desde *Pholidophorus* hasta *Domeykos*, incluyendo a *Anaethalion*.

NODO p. Nodo que tiene dos caracteres que soportan al género *Orthogonikleithrus*: 104[1] la espina neural de la vértebra preural 3 se encuentra inclinada en dirección horizontal, en un ángulo superior a los 45°, presente también en los géneros *Prohalecites*, *Diplomystus*, *Oncorhynchus* y *Pateroperca*; y 105[1] la espina neural del centro preural 2 es tan larga como la espina neural de la preural 3, igual que *Dapedium*, *Prohalecites*, *Amia Calva*, *Pachythrissops*, *Allotrissops*, *Domeykos* y en el

nodo que une a Osteoglossomorpha, Clupeomorpha, Ostariophysi, Euteleostei y en *Pateroperca libanica*.

NODO q. Este nodo se soporta por una combinación particular de 15 caracteres, esta configuración respalda la propuesta de una nueva familia formada por los taxones Muhi, *Avitosmerus canadensis* y los taxones del este del Mar de Tethys (nueva familia): 4[1] hueso supraoccipital confinado a la región occipital; 40[1] hiomandíbula con un proceso preopercular en su margen posterior, carácter compartido con *Leptolepides*, *Allotrissops* y *Tharsis*; 43[1] presencia de una premaxila muy amplia, cóncava-convexa, como *Chanos* y *Gordichthys*; 64[1] suprapreopérculo presente, igual que en *Chanos*, *Gordichthys* y los integrantes de la familia Salmonidae; 66[1] presencia de un canal preopercular con numerosos túbulos en el extremo ventral, que alcanzan el margen ventral y ventroposterior del hueso, al igual que los Crossognathiformes; 69[1] opérculo en forma de paralelogramo irregular, oval, o como riñón, carácter que también tienen *Heterotis* y *Hiodon*; 79[0] espinas neurales pareadas de la región caudal, al igual que los géneros *Lepisosteus* e *Hypsocormus*; 99[0] independencia de la vértebra preural (sin centro preural 1) de individuos adultos, con los arcos hemales, carácter presente en los no-teleósteos y en el género *Pholidophorus*; 100[0] parahipural autógeno con el arco hemal, de igual manera como en los no-teleósteos, *Pholidophorus*, *Heterotis* y *Opsariichthys*; 115[1] el segundo centro ural corresponde al centro ural 4, tal como los géneros *Denticeps*, *Engraulis* y el nodo e; 118[4] tres o menos arcos neurales de los urales, modificados como uroneurales, igualmente presente en *Aspidorhynchus*, *Belonostomus*, *Vinctifer*, *Denticeps*, *Engraulis*, casi todos los Ostariophysi, y dentro de los euteleósteos en el nodo B, además de *Orthogonikleithrus hoelli*; 120[3] menos de dos uroneurales inclinados en dirección horizontal, uno a lado del otro, como en *Santanaclupea*, *Denticeps*, *Engraulis*, *Opsariichthys*, *Chanos*, *Gordichthys*, y los integrantes del nodo e; 123[4] la extensión del primer uroneural no alcanza ningún centro preural, presente en *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* y *Pholidophorus*; 140[2] ausencia de fulcra o de los radios dorsales precurrentes, coincidiendo con *Mesturus*, *Dapedium* y *Prohalecites*; y 141[0] ausencia de largos radios dorsales precurrentes segmentados,

como en la mayor parte de los taxones de los no-teleósteos, *Pholidophorus*, *Leptolepis*, *Pachytrissops*, *Tharsis*, *Anaethalion* y *Tischligerichthys*.

NODO r. Taxones del Cenomaniano del este del Mar de Tethys. Nodo con 12 caracteres en configuración única dentro del cladograma general: 2[1] huesos parietales fusionados en un elemento medio, igual que en *Prohalecites*, *Amia calva*, *Pachytrissops*, *Allotrissops* y *Trissops*; 31[0] uno o más huesos suborbitales, como *Heterotis*, *Varasichthys*, y desde *Pholidophorus* hasta *Leptolepis*, 50[1] proceso postarticular de la mandíbula inferior bien desarrollado, presente desde el nodo anterior a *Leptolepis* abarcando a prácticamente todos los teleósteos excepto *Varasichthys*, los Ostariophysi y los demás euteleósteos; 54[1] ausencia del canal mandibular cerrado en hueso a lo largo de toda la mandíbula, al igual que en los Esociformes; 65[1] región ventroposterior del preopérculo ampliamente expandido, tal como en *Allotrissops*, *Domeykos*, *Varasichthys*, *Protoclupea*, *Elops*, *Megaelops* y Muhi Aa; 68[1] presencia de un preopérculo distintivamente largo; como en *Chanos*, *Gordichthys* y Muhi Ab; 91[0] ausencia del propterigio pectoral fusionado con el primer radio pectoral, como en el grupo externo desde *Aspidorhynchus* hasta *Amia*; 92[1] proceso axilar de la pectoral formado por elementos óseos pequeños, igual que en *Domeykos*, *Varasichthys*, *Protoclupea*, *Elops* y *Chanos*; 106[2] ausencia de la espina neural del centro preural, al igual que en *Aspidorhynchus*, *Belonostomus*, Esociformes, Salmonidae, *Humbertia*, y *Erichalcis*; 143[3] menos de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal, presente también en *Belonostomus*, *Vinctifer*, *Prohalecites*, *Lycoptera*, *Hiodon*, *Heterotis* y *Umbrina*; 162[1] parietales relativamente cortos, con una relación anchura-longitud de rango inferior a 0.90, al igual que en *Lepisosteus*, *Amia pattersoni* y *Hiodon*.

NODO s. Nodo que agrupa a dos taxones terminales nunca antes relacionados entre sí, *Pateroperca libanica* y *Barcarenichthys joneti* con cinco caracteres: 95[0] el origen de la aleta dorsal es posterior al de las aletas pélvicas, presente en todo el clado a excepción de la familia Orthogonikleithridae y en los taxones Muhi, así como en *Gaudryella gaudryi* y *Gharbouria libanica*; 129[0] las bases de los hipurales 1 y 2 no están unidas por cartílago en ninguno de los estados del desarrollo, presente en

Lepisosteus, *Obaichthys*, *Prohalecites*, el género *Amia*, los Clupeomorpha y los Ostariophysi; 134[0] ausencia de crecimiento membranoso del estegural cubriendo lateralmente los bordes ventrales de los epurales, carácter presente en *Oncorhynchus*, *Humbertia*, *Orthogonikleithrus leichi*, Muhi Aa, *Avitosmerus canadensis* y el nodo t; 167[1] el margen posterior de la aleta caudal está convexamente redondeado, tal y como en *Mesturus*, *Amia* y *Heterotis*; 185[0] ausencia de cuatro radiales proximales en la aleta pectoral, ausente también en *Mesturus*, *Lepisosteus*, *Dapedium*, *Watsonulus* y *Amia calva*.

NODO t. Nodo terminal que agrupa a las especies *Gaudryella gaudryi* y *Gharbouria libanica* que respalda una combinación única de seis caracteres: 84[2] varios huesos intermusculares epipleurales desarrollados a lo largo de las regiones abdominal y caudal anterior, presentes también en *Pachytrissops*, los Elopomorpha, *Opsariichthys*, *Chanos*, *Diplomystus*, *Denticeps*, *Engraulis*, Esociformes, *Humbertia* y *Leptolepides haerti*; 101[1] presencia de hipurapófisis en el parahipural, al igual que en *Tharsis*, los Elopomorpha, *Engraulis*, *Opsariichthys*, *Chanos*, *Humbertia* y la familia Salmonidae; 116[2] tres o cuatro epurales, también en *Denticeps*, *Engraulis*, *Gordichthys* y los Esociformes; 123[3] primer uroneural alcanza al centro preural 1, compartido con los Clupeomorpha, *Opsariichthys*, *Chanos*, los Esociformes, y *Orthogonikleithrus hoelli*; 169[2] fusión de hipurales, por lo cual no es equilibrada la distribución de los radios caudales, como en *Hypsocormus* y *Pachycormus*; y 171[2] fusión de los dos primeros hipurales con el centro preural 1 y el ural 1, al igual que en *Hypsocormus*, *Pachycormus*, *Engraulis*, *Opsariichthys* y *Chanos*.

En los ocho árboles obtenidos en la búsqueda heurística y en el consenso estricto, se observa a los ejemplares de la cantera Muhi siempre dentro de la Subdivisión Teleostei, la Cohorte Clupeocephala, la Subcohorte Euteleostei y en el Orden Salmoniformes. Además, siempre están en asociación con los taxones del Cenomaniano del este del Mar de Tethys y de *Avitosmerus canadensis*.

A continuación se describen los movimientos de las especies de Muhi en los ocho cladogramas resultantes de la búsqueda heurística y sus valores de confianza.

En los cladogramas 1, 3, 5 y 7 (Fig. 14), el nodo “q” que une a estos taxones, posee 13 caracteres: 40[1], 64[1], 66[1], 69[1] 99[0], 100[0], 115[1], 118[4], 120[3], 123[4], 134[1], 140[2] y 141[0]. Después se encuentran tres nodos al interior de este último, el primero el que involucra a los taxones Muhi, sostenido por un solo carácter 188[1], el segundo nodo da sostén a *A. canadensis* y al tercer nodo que incluye a los taxones del Cenomaniano con cinco caracteres 75[1], 80[0], 108[2], 114[2] y 130[1]. Finalizando con el nodo que une a los taxones del este del Mar de Tethys con nueve caracteres 2[1], 31[0], 44[1], 50[1], 54[1], 65[1], 68[1], 92[1] y 106[2]; también se observa que esta familia tiene valores de confianza de Bootstrap y Jackknife de 84.

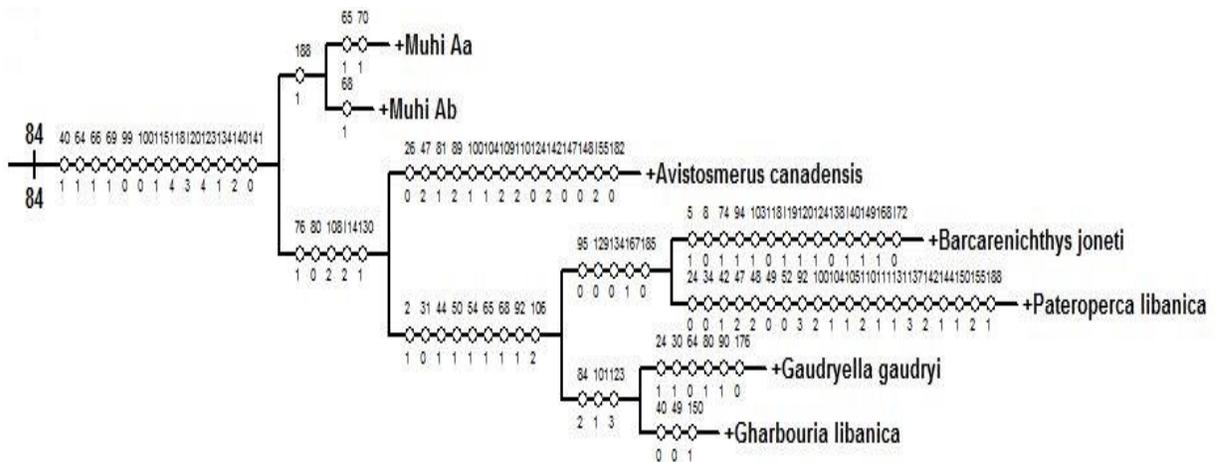


Figura 14. Configuración de los cladogramas 1, 3, 5 y 7 como resultado de la búsqueda heurística, en el nodo de los taxones Muhi, *Avistosmerus canadensis* y los del Cenomaniano y con los valores de confianza arriba Bootstrap y abajo Jackknife.

Por su parte, los árboles 2, 4, 6 y 8 (Fig. 15) tienen diferente combinación, empezando desde el nodo “q”, con 10 caracteres: 99[0], 100[0], 115[1], 118[4], 120[3], 123[4], 134[1], 140[2], 141[0] y 177[1]. Después se observa el taxón terminal de Muhi Aa y posteriormente un nodo con *Avistosmerus canadensis*, soportado por cinco caracteres 75[1], 80[0], 108[2], 114[2] y 130[1]. Posteriormente se encuentra el nodo que da soporte a Muhi Ab y a los del Cenomaniano del este del Mar de Tethys con un solo carácter que los une 68[1], Finalmente el nodo de los taxones del

Cenomaniano con cinco caracteres: 50[1], 65[1], 91[0], 92[1] y 177[2], y al igual que en la figura anterior se observan valores de confianza de 84 para Bootstrap y Jackknife cada uno.

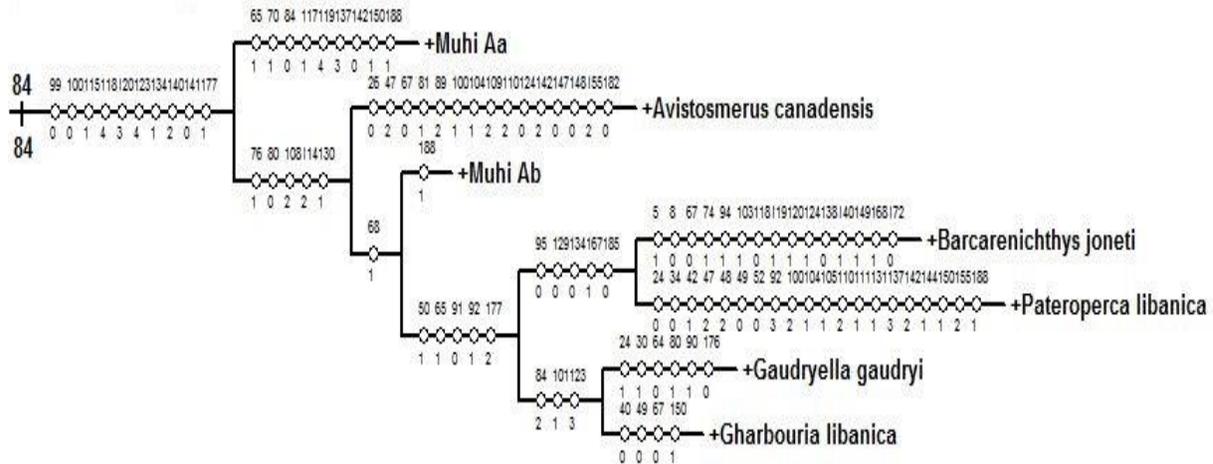


Figura 15. Configuración de los cladogramas 2, 4, 6 y 8 de la búsqueda heurística, en el nodo de los taxones Muhi, *Avistosmerus canadensis* y los del Este del Mar de Tethys, con sus respectivos valores de Bootstrap (arriba) y Jackknife (abajo).

Los taxones Muhi + *Avistosmerus canadensis* + los taxones del Cenomaniano del este del Mar de Tethys forman un grupo monofilético que está definido por 15 caracteres. De acuerdo con Morrone (2000), un grupo monofilético se reconoce por compartir una o más sinapomorfías o por presentar una combinación particular de caracteres, como es claro tanto en los cladogramas de la búsqueda heurística como por el cladograma de consenso estricto. Con base en esto, también se nota la formación de una probable nueva familia con al menos tres géneros dentro del orden Salmoniformes, así como de la Subcohorta Euteleostei, la familia está estrechamente relacionada con la familia Orthogonikleitridae (Jurásico Tardío), e incluye taxones del Albiano-Cenomaniano, del Cenomaniano y del Turoniano.

Asimismo, valores altos de Bootstrap y Jackknife se observan en Amiidae y Esociformes, grupos en los que la monofilia está ampliamente reconocida (Grande y Bemis, 1998; Diogo *et al.*, 2008; Arratia, 2010).

Discusión

La Subcohorta Euteleostei es el grupo más diverso de los peces teleósteos, que comprende 27 órdenes y más de 15,000 especies (Nelson, 1994). Desde que fue establecido por Greenwood *et al.* (1967), se han hecho diversos estudios para establecer sus límites y sus relaciones filogenéticas con datos morfológicos (Nelson, 1966, 1968, 1969, 1973; Patterson, 1970; Nybelin, 1971; Rosen, 1973, 1974, 1985; Johnson, 1992, Johnson y Patterson, 1996, entre otros) y datos moleculares (p. e. Ishiguro *et al.*, 2003; Crespi y Fulton, 2003; Steinke *et al.*, 2006; Broughton, 2010). Sin embargo, aún no existe un consenso en cuanto al arreglo de los grupos monofiléticos en su interior, ni a las especies que deben ser incluidas en ellos. Por otro lado, es importante señalar que estos trabajos se han basado principalmente en el análisis de caracteres blandos morfológicos y/o moleculares de euteleósteos recientes y muy pocos incluyen representantes fósiles.

Por lo anterior, varias especies fósiles que han sido incluidas en la Subcohorta Euteleostei, no han sido consideradas en los análisis filogenéticos y su inserción en el grupo han sido inciertas. Asimismo, las sinapomorfías que definen a Euteleostei han sido cuestionadas por varios autores como Arratia (2010), Wiley y Johnson (2010), Broughton (2010), Zaragüeta *et al.* (2012). Patterson y Rosen (1977) definieron a Euteleostei por tres sinapomorfías controversiales: presencia de una aleta adiposa posterior a la aleta dorsal, presencia de tubérculos nupciales en la cabeza y el cuerpo durante la época de reproducción, y un componente membranoso en el primer uroneural, todas estas son características que se encuentran presentes en otros teleósteos y que no se observan en los fósiles.

Más adelante, Johnson y Patterson (1996) proponen que la monofilia de Euteleostei se soporta por el patrón de desarrollo de los supraneurales y la presencia de un estegural y de cartílagos caudales medios en el esqueleto caudal; sin embargo, estos caracteres también se presentan en otros teleósteos.

En el estudio llevado a cabo por Arratia (2010) en el que hace una revisión de la cohorte Clupeocephala, donde están incluidos los euteleósteos, la autora encuentra que varias de las sinapomorfías previamente propuestas para Euteleostei

son en realidad homoplasias que fueron adquiridas independientemente en diferentes grupos de teleósteos y considera que hasta este momento, la única sinapomorfía verdadera de los euteleósteos es la reducción o ausencia del arco neural del primer centro ural, en la aleta caudal. Al mismo tiempo, comenta que es necesario hacer estudios morfológicos, ontogenéticos y filogenéticos que incluyan numerosas especies de elopomorfos, osteoglosomorfos y clupeocéfalos, tanto primitivos como avanzados, para entender el significado y distribución de los caracteres homoplásticos y para analizar a los que se consideran como únicos en la evolución de ciertos grupos de teleósteos.

Un ejemplo de lo anterior, es el presente trabajo donde la inserción de nuevos taxones fósiles generó movimientos al interior de algunos grupos y en los caracteres que los definen, con base en el análisis de Arratia (2010). Tal es el caso del nodo de la Subcohorta Euteleostei, donde el carácter 133[1] presencia del estegural se observa como la única sinapomorfía de los euteleósteos y no el carácter 109[1] (ausencia del arco neural del centro ural 1 y 2 o del primer centro ural) que es la sinapomorfía que señala Arratia (2010). Esto se debe principalmente a que la presencia de un estegural se consideraba como la única sinapomorfía de los euteleósteos. Sin embargo, en 2010, Arratia señala que es un carácter dudoso, debido a que no está claro si el estegural es una modificación del hueso uroneural de los Clupeocephala, haciendo que la homología de esta estructura sea poco probable. En este análisis, el carácter 109[1] también es compartido con *Santanaclupea*, *Aspidorhynchus* y *Belonostomus*, que son taxones fuera de Euteleostei. Arratia (2010) hizo observaciones del desarrollo temprano con algunos grupos de clupeomorfos y engraulidos y descubrió que en las primeras etapas del desarrollo se encuentra una espina neural completa del ural 1. Por lo tanto, este carácter se sostiene durante todo el desarrollo de los euteleósteos existentes, y es también perceptible en los fósiles.

En el nodo de los Esociformes “i”, dos de las sinapomorfías que definen al grupo según el análisis de Arratia (2010), no aparecen en este análisis; la primera es el carácter 22[1]: componentes interrumpidos del canal sensorial cefálico, debido a

que este carácter también se encuentra presente en *Pateroperca libanica*. La segunda sinapomorfía es 54[1]: ausencia del canal mandibular cerrado en hueso a lo largo de toda la mandíbula, es un carácter que exhiben también los taxones del Cenomaniano del este del Mar de Tethys.

En el nodo “j” el carácter que no aparece es el 16[1]: presencia del miodomo posterior, especialmente profundo con la musculatura ocular unida a los músculos del tronco porque también se presenta en *Gaudryella gaudryi* (Patterson, 1970).

Por su parte, la inclusión de *Avistosmerus canadensis* en el análisis, cambia la sinapomorfía que define al nodo “h”, el carácter 81[1]: presencia del primer supraneural anterior a la espina neural de la vértebra 1, mismo que agrupa a los Esociformes y a los géneros de la familia Salmonidae. También debido al mismo taxón, el carácter 169[2]: arreglos de hipurales y radios de la aleta caudal con fusión de algunos hipurales que define a los Pachycormiformes cambia, debido a que.... Por último, *Avistosmerus canadensis* y *Pateroperca libanica* comparten la autopomorfía de *Leptolepides haerti* señalada por Arratia (2010), carácter 155[2]: escamas cicloides desconocidas por la preservación incompleta o la ausencia de escamas, aunque este carácter es poco informativo si se estudian fósiles, quienes regularmente no conservan este tipo de datos.

Asimismo, ocurrieron algunos cambios en las sinapomorfías que definen a otros grupos de teleósteos (p. e. Ostarioclupeomorpha), definidas en el trabajo de Arratia (2010), al incluir a los euteleósteos fósiles estudiados en este trabajo. Esto se puede deber a que existen muchos caracteres que son desconocidos y fueron marcados como interrogaciones.

El alto grado de homoplasias en el nodo de los taxones de Muhi, *Avistosmerus canadensis* y los del Cenomaniano del este del Mar de Tehtys, así como de los nodos internos de este clado, se debe principalmente a que las descripciones originales de los taxones del Líbano y de Portugal omitieron muchos detalles e incluso se puede encontrar algunos pequeños errores de identificación de las

estructuras, como es el caso de *Gharbouria libanica* (Gayet, 1988b), donde se observa que el uroneural 1 podría ser el hueso estegural, como lo señaló Forey y colaboradores (2003). Los autores sugieren que *G. libanica* y *Gaudryella gaudryi* pertenecen a la misma especie y que deben ser revisadas en detalle. Sin embargo, en el análisis filogenético de este trabajo, aparecen como dos taxones hermanos soportados por varios caracteres. Es necesario estudiar los ejemplares tipo de Líbano, sobre todo porque existen dudas relacionadas con la identificación de los huesos.

Dos especies que antes nunca estuvieron relacionadas entre sí, son *Pateroperca libanica* y *Barcarenichthys joneti*, la primera del Líbano y la segunda de Portugal, ambas del Cenomaniano. El análisis cladístico muestra que están estrechamente relacionadas, pero existen varias diferencias, como: presencia del basiesfenoides, ausencia del hueso orbitoesfenoides, o ausencia del canal preopercular con cuatro túbulos cortos en la parte ventroposterior del preopérculo en *Barcarenichthys joneti*, mientras que en *Pateroperca libanica*, la ausencia del antorbital, mandíbulas sin dientes y ausencia del retroarticular entre otros caracteres. Es necesario realizar la revisión de los ejemplares tipo de cada una de estas especies pues podrían existir algunas dudas con respecto a las descripciones originales por los continuos cambios de terminología o por confusión de las estructuras.

Estudios moleculares como los de Zaragüeta (2002), Diogo (2008), Zou *et al.*, (2012), Betancur-R. *et al.* (2013) y Broughton *et al.* (2013), confirman los resultados del trabajo original de Arratia en 1999, 2000 y de este estudio inclusive, lo que indica que las observaciones morfológicas y ontogenéticas son igual de efectivas que los estudios con material genético.

La inclusión de otros taxones fósiles en el análisis filogenético, principalmente del Cenomaniano, y del Turoniano, junto con la revisión taxonómica de los mismos, ayudará a encontrar nuevos caracteres para establecer las relaciones entre estos grupos. Así mismo, la revisión de los caracteres homoplásicos en distintos grupos de

teleosteos, a través de estudios morfológicos, ontogenéticos y filogenéticos, permitirá entender su significado y distribución, como lo menciona Arratia (2010) y ayudará a resolver muchas interrogantes que aún existen.

Distribución geográfica

Desde la apertura del Mar de Tethys a principios del Triásico, en el margen sur de Asia y las costas este y oeste de África, hasta su extensión posterior al oeste, que incluyó el Mar Caribe y sus márgenes continentales, la costa oeste de América, desde el norte de Perú hasta Baja California (Kauffman, 1973), constituyó un ecosistema de aguas cálidas y poco profundas, que albergó una gran diversidad de biota marina.

Al igual que muchos otros grupos de peces, los euteleosteos se diversificaron ampliamente en el Mar de Tethys durante el Cretácico. La nueva familia propuesta en este trabajo, está compuesta por taxones que vivieron en el Mar de Tethys durante el Albiano-Cenomaniano en México (Muhi Aa y Ab), en el Cenomaniano de Líbano y de Portugal (*Gaudryella gaudryi*, *Gharbouria libanica*, *Pateroperca libanica*, y *Barcarenichthys joneti*); sin embargo, también incluye a *Avitosmerus canadensis* del Turoniano de Canadá, que se localiza en una latitud fuera de los límites del Tethys.

Esto sugiere que los euteleosteos de esta nueva familia pudieron habitar las cálidas aguas del Mar de Tethys (Fig. 16) durante el Albiano y Cenomaniano y posteriormente migrar hacia mayores latitudes y aguas más frías, cuando sucedió la apertura del Mar Interior de Norteamérica (Fig. 16) durante el Cretácico medio (Nicholls y Russell, 1990). La situación geográfica de *Avitosmerus canadensis* en el Mar Interior de Norteamérica sugiere que este taxón pudo haber especiado a partir de otros euteleosteos que vivieron en el Mar de Tethys desde el Albiano-Cenomaniano y su posición filogenética en los cladogramas obtenidos en este trabajo, apoya este supuesto. Es probable que se encuentren otros representantes de esta familia en el norte de México, Estados Unidos y Canadá, solo hace falta realizar más colectas en otras localidades fosilíferas de estas regiones.

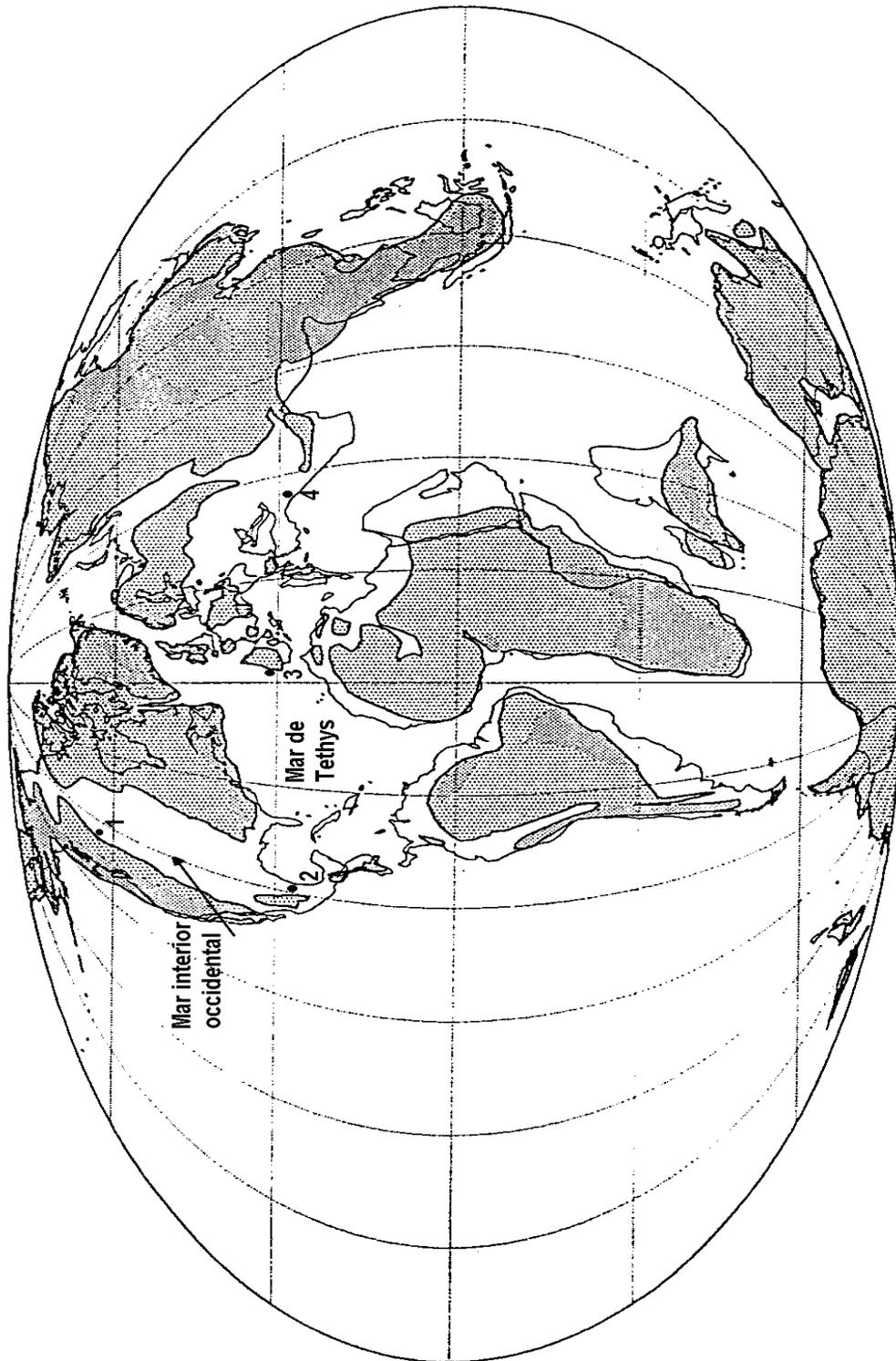


Figura 16. Mapa paleogeográfico de la Tierra hace 100 ma., durante el Cretácico medio, donde se observa la distribución de las especies de la nueva familia integrada por 1 *Avitosmerus canadensis*, 2 las dos especies de la cantera Muhi, 3 *Barcarenichthys joneti* y 4 *Gaudryella gaudryi*, *Gharbouria libanica* y *Pateroperca libanica* (Modificado de Nicholls y Russell, 1990).

CONCLUSIONES

Se realizaron las descripciones morfológicas de los tres ejemplares encontrados en la cantera Muhi, concluyendo que se trata de dos nuevas especies de peces pertenecientes al orden Salmoniformes. Siendo este el primer registro de peces de la Subcohorte Euteleostei del Albiano-Cenomaniano de México y en especial de la cantera Muhi Zimapán, Hidalgo.

Con el análisis cladístico se determina que estas especies estudiadas son nuevas, pertenecen a la Subcohorte Euteleostei, y se encuentran estrechamente relacionadas entre sí y con las especies *Avistosmerus canadensis*, *Gaudryella gaudryi*, *Gharbouria libanica*, *Pateroperca libanica* y *Barcarenichthys joneti*; formando en común una posible nueva familia perteneciente al Orden Salmoniformes y hermana de la familia Orthogonikleithridae del Jurásico Tardío.

LITERATURA CITADA

Alvarado-Ortega, J., L. M. Garibay-Moreno, A. Blanco-Piñón, G. González-Barba, F. Vega-Vera y E. Centeno-García. 2006. "Los fósiles de la Formación Mexcala (Cretácico Superior) en el estado de Guerrero, México". *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 9(3): 261-272.

Alvarado-Ortega, J., y E. Ovalles-Damián. 2008. "*Triplomystus applegatei*, sp. nov. (Teleostei: Ellimichthyiformes), a rare "triple armored herring" from el Espinal quarry Early Cretaceous), Chiapas, southeastern Mexico". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(1): 53-60.

Applegate, S. P. 1996. "An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México", p. 529-538. En: Arratia, G., G. Viohl (eds.), *Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology*: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

Applegate, S. P., L. Espinosa-Arrubarrena, J. Alvarado-Ortega y M. Benammi. 2006. "Revision of recent investigations in the Tlayúa quarry", p. 276-304. En: Vega, F. J., T. G. Nyborg, M. C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S. R. S. Cevallos-Ferriz y S. A. Quiroz-Barroso (eds.), *Studies on Mexican Paleontology: Series Topics on Geobiology*, Kluwer Academic Publishers B. V., 24.

Arratia, G. 1987. "*Orthogonikleithrus leichi* n. gen., n. sp. (Pisces: Teleostei) from the Late Jurassic of Germany". *Palaont. Z.* 61(3/4): 309-320.

Arratia, G. 1991. "The caudal skeleton of Jurassic teleosts; a phylogenetic analysis" pp. 249-340. En: Chang, M-M, Y-H. Liu y G. R. Zhang (eds.). *Early Vertebrates and Related Problems in Evolutionary Biology*, Science Press, Beijing.

Arratia, G. 1992. "Development and variation of the suspensorium of primitive catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships". *Bonner zoologische Monographien* 24:1-120.

Arratia, G. 1995. "Importance of specific fossils in Teleostean phylogeny". *Geobios*. 19: 173-176.

Arratia, G. 1996. "Reassessment of the phylogenetic relationships of certain Jurassic teleosts and their implications on teleostean phylogeny". Pp. 219-242. En: G. Arratia & G. Viohl (eds.). *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

Arratia, G. 1997. "Basal teleosts and teleostean phylogeny". *Palaeo Ichthyologica*. 7: 5-168.

Arratia, G. 1999. "The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements" pp. 265-334. En: G Arratia G & H-P Schultze (eds.). *Mesozoic Fishes 2 and Fossil Record*. Verlag Dr. F. Pfeil, München.

Arratia, G. 2000. "Phylogenetic Relationships of Teleostei: Past and Present". *Revista de Estudios Oceanológicos*. 19: 19-51.

Arratia, G. 2001. "The sister-group of teleostei: consensus and disagreements". *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21(4): 767-773.

Arratia, G. 2008. "Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity of fin ray elements, and the problem of identifying homologies" pp. 49-101. En: Arratia G, H-P Schultze y M. V. H. Wilson (eds.). *Mesozoic fishes 4 –Homology and Phylogeny*, Verlag Dr. F. Pfeil, München.

Arratia, G. 2010. "The Clupeocephala re-visited: Analysis of characters and homologies". *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45(S1): 635-657.

Arratia, G. y H. P. Schultze. 1990. "The urohyal: Development and homology within osteichthyans". *Journal of Morphology* 203: 247-382.

Arratia, G. y H. P. Schultze. 1991. "Development and homology of the palatoquadrate in osteichthyans". *Journal of Morphology* 208: 1-81.

Arratia, G. y H. P. Schultze. 1992. "Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes. III. Salmonidae. Homologization of caudal skeletal structures". *Journal of Morphology* 214:187-249.

Arratia, G. y G. Gayet. 1995. "Sensory Canals and related bones of Tertiary siluriform crania from Bolivia and North America and comparison with recent forms". *Journal of Vertebrate Paleontology*. 15(3): 482-505.

Betancur-R. R., R. E. Broughton, E. O. Wiley, K. Carpenter, J. A. López, C. Li, N. I. Holcroft, D. Arcila, M. Sanciangco, J. C. Cureton II, F. Zhang, T. Buser, M. A. Campbell, J. A. Ballesteros, A. Roa-Varón, S. Willis, W. C. Borden, T. Rowley, P. C. Reneau, D. J. Hough, G. Lu, T. Grande, G. Arratia y G. Ortí. 2013. "The tree of life and a new classification of bony fishes". *PLOS Currents Tree of Life*. <http://currents.plos.org/treeoflife/article/the-tree-of-life-and-a-new-classification-of-bony-fishes/>. 11-12-2013.

Blanco-Piñón, A., E. Frey, W. Stinnesbeck y J. G. López-Oliva. 2002. "Late Cretaceous (Turonian) fish assemblage from Vallecillo, northeastern Mexico". *Neues Jahrbuch fur Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 225(1): 39-54.

Blanco-Piñón, A., J. Alvarado-Ortega. 2005. "Fishes from La Mula quarries, a new Late Cretaceous locality from the vicinity of Múzquiz, Coahuila, NE Mexico", p. 37-41. En: Poyato-Araiza, F. J. (ed.). *Fourth International Meeting on Mesozoic Fishes—Systematics, Homology, and Nomenclature, Extended Abstracts: Madrid, Servicio de Publicaciones de la Universidad Autónoma de Madrid/UAM Ediciones*.

Bone, Q. y R. H. Moore. 2008. "Biology of fishes". 3ra. Edición. Taylor & Francis. USA.

Bravo-Cuevas, V. M., K. A. González-Rodríguez, C. Esquivel-Macías y C. Fielitz. 2009. "Advances on Stratigraphy and Paleontology of the Muhi Quarry from the Mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Hidalgo, Central Mexico". *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61(2): 155-165.

Bravo-Cuevas, V. M., K. A. González-Rodríguez, R. Baños-Rodríguez y C. Hernández-Guerrero. 2012. "The Muhi Quarry: A Fossil-Lagerstätte from the Mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Hidalgo, Central México" pp. 107-122. En: Ömer Elitok (eds). *Stratigraphic Analysis of Layered Deposits*. InTech Rijeka, Croatia.

Brito, P. 1997. "Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques". *Geodiversitas* 19(4): 681-772.

Broughton, R. E. 2010. "Phylogeny of teleosts based on mitochondrial genome sequences". pp. 61-76. En: J. S. Nelson, H.-P. Schultze y M. V. H. Wilson (eds). *Original and Phylogenetic Interrelationships of Teleost*. Verlag Dr. F. Pfeil, München, Germany.

Broughton, R. E., R. Betancur-R., C. Li, G. Arratia y G. Ortí. 2013. "Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution". *PLOS Currents Tree of Life*. <http://currents.plos.org/treeoflife/article/multi-locus-phylogenetic-analysis-reveals-the-pattern-and-tempo-of-bony-fish-evolution/>. 4-16-2013.

Carrillo-Martínez, M. 1989. "Estratigrafía y Tectónica de la parte Centrooriental del Estado de Querétaro". *Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Geología* 8(2): 188-193.

Cavender T. M., J. G. Lundberg y R. L. Wilson. 1970. "Two New Fossil Records of the Genus *Esox* (Teleostei' Salmoniformes) in North America". *Northwest Science*. 44 (3):176-183.

Cavin, L., H. Tong, L. Boudad, C. Meister, A. Piuz, J. Tabouelle, M. Aarab, R. Amiot, E. Buffetaut, G. Dyke, S. Hua, y J. Le Loeuff. 2010. "Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: An overview". *Journal of African Earth Sciences*. 57 (2010): 391–412.

Chalifa, Y. 1985. "*Saurorhamphus judeaensis* (Salmoniformes: Echodontidae), A new Longirostrine fish from the Cretaceous (Cenomanian) of Ein-Yabrud, Near Jerusalem". *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 5(3): 181-193.

Chang, M-M. 1999. "Mid'-Cretaceous fish faunas from northeast China" pp. 469-480. En: Arratia G. y H.-P. Schultze (eds.). *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record, Extended Abstracts*: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

Chang, M-M. y C. C. Liu. 1977. "Two primitive Euteleostei--- *Manchurichthys uwatokoi* and *Sungarichthys*. The fish fossils of Cretaceous period in the Northeast (III)". *Vertebrate Pal. Asiatica*, 15: 184-193.

Crespi, B. J. y M. J. Fulton. 2003. "Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny". *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 1-22.

Davis, M. P. y C. Fielitz. 2010. "Estimating divergence times of lizardfishes and their allies (Euteleostei: Aulopiformes) and the timing of deep-sea adaptations". *Molecular Phylogenetics and Evolution* pp. 1-15.

Diogo, R., I. Doadrio y P. Vandewalle. 2008. "Teleostean Phylogeny Based on Osteological and Myological Characters Filogenia de Teleosteos Basada en Características Osteológicas y Miológicas". *International Journal Morphology*, 26(3):463-522.

Feldmann, R. M., F. J. Vega, L. Martínez-López, K. González-Rodríguez, O. González-León y M. R. Fernández-Barajas. 2007. "Crustacea from the Muhi quarry (Albian-Cenomanian), and a review of Aptian Mecochiridae (Astacidea) from Mexico". *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*, 76(3): 145-156.

Fielitz, C. 2002. "A new Late Cretaceous (Turonian) basal euteleostean fish from Lac des Bois of the Northwest Territories of Canada". *Canadian Journal of Earth Sciences*, 39: 1579-1590.

Fielitz, C. y K. González-Rodríguez. 2010. "A new species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Zimapan, Hidalgo, Mexico". *Journal of Vertebrate Paleontology*. 30(5): 1343-1351.

Figueiredo, F. J. 2005. "Reassessment of the Morphology of *Scombroclupeoides scutata* Woodward, 1908, a Teleostean fish from the Early Cretaceous of Bahia, with comments on its relationships". *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63(3): 507-522.

Fink, S. y W. L. Fink. 1981. "Interrelationships of ostariophysan fishes (Teleostei)". *Zoological Journal of Linnean Society of London* 72: 297-358.

Fink, W. L. y S. H. Weitzman. 1982. "Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei), with a description of *Diplophos*". *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 150 (2): 31-93.

Forey, P.L. 1973. "A primitive clupeomorph fish from the Middle Cenomanian of Hakel, Lebanon". *Canadian Journal of Earth Science*. 10: 1302-1318.

Forey, P. L., L. Yi, C. Patterson y C. E. Davies. 2003. "Fossil Fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon". *Journal of Systematic Paleontology*, 1(4): 227-330.

Gaudant, M. 1978. "Nouvelles observations sur l'anatomie et sur la position systématique d'un poisson téléostéen du Cénomanién du Liban: *Pateroperca* Woodward". *Geobios*, 11(2): 189-211.

Gayet, M. 1988a. "Relations Phylogénétiques de *Barcarenichthys joneti* Gayet du Cenomanien de Barcarena (Portugal) au sein des «Salmoniformes»". *Comunicacões dos Servicos Geológicos de Portugal*, 74: 85-103.

Gayet, M. 1988b. "*Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. Salmoniforme nouveau en provenance d'Ain-el-Ghârboûr, nouveau gisement cenomanien du Liban". Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, 4(10): 199-225.

González-Barba, G. y B. Espinosa-Chávez. 2005. "Cenomanian-Turonian fish fauna from the Boquillas Formation at Jaboncillos, north-west Coahuila, Mexico", p. 105-107. En: Poyato-Ariza, F. J. (ed.), Fourth International Meeting on Mesozoic Fishes-Systematics, Homology, and Nomenclature, Extended Abstracts: Servicio de Publicaciones de la Universidad Autónoma de Madrid/UAM Ediciones.

González-Barba, G. y H. Porras-Múzquiz. 2009. "Primer registro de *Squalicorax* (Lamniformes: Anacoracidae) en la cantera Los Temporales, Coahuila, México" (abstract), p. 29. En: XI Congreso Nacional de Paleontología: Querétaro, Quo., México, Sociedad Mexicana de Paleontología.

González-Rodríguez, K. A. y V. M. Bravo-Cuevas, 2005. "Potencial fosilífero de la Cantera Muhi (Formación El Doctor: Albiano-Cenomaniano) de la región de Zimapán, estado de Hidalgo". Paleos Antiguo, 1: 27-42.

González-Rodríguez, K. A. y Fielitz, C. 2008. "A new species of acanthomorph fish from the Upper Cretaceous Muhi Quarry, Hidalgo, Central Mexico". p. 399-411. En: Arratia, G., H.-P Schultze y M. V. H. Wilson (eds.). Mesozoic Fishes 4- Homology and Phylogeny. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

González-Rodríguez, K. A. y Fielitz, C. 2009. "Los peces fósiles", p. 65-78. En: K. González-Rodríguez, C. Cuevas-Cardona, y J. Castillo-Cerón, (eds.). Los fósiles del estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

González-Rodríguez, K. A., L. Espinosa-Arrubarrena y G. González-Barba. 2013. "An Overview of the Mexican fossil fish record". pp. 9-34. En: Arratia, G., H.-P Schultze y M. V. H. Wilson (eds). Mesozoic Fishes 5- Global Diversity and Evolution. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

Grande, L. y W. Bemis. 1998. "A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history". *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, supplement 1, Memoir 4:1-690.

Grande, T., H. Laten, y J. A. López. 2004. "Phylogenetic Relationships of Extant Esocid Species (Teleostei: Salmoniformes) Based on Morphological and Molecular Characters. *Copeia*, 2004(4): 743–757.

Greenwood, P. H. 1970. "On the genus *Lycoptera* and its relationships with the family Hiodontidae (Pisces, Osteoglossomorpha)". *Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology*, 19: 259-285.

Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman, and G. S. Myers. 1966. "Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms". *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 131:339–456.

Greenwood, P. H., G. S. Myers, D. E. Rosen, y S. H. Weitzman. 1967. "Named main divisions of teleostean fishes". *Proceeding of the Biological Society of Washinton*, 80: 227-228.

Helfman G. S., B. B. Collette, D. E. Facey. 1997. "The diversity of fish". Blackwell Science, Cambridge, MA.

Hermus, C. R., M. V. H. Wilson y A. Macrae. 2004. "A new species of the Cretaceous teleostean fish *Erichalcis* from Arctic Canada, with a revised diagnosis of the genus" pp. 449-461. En: G. Arratia y A. Tintori (eds.) *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

Ifrim, C., W. Stinnesbeck, E. Frey, S. Giersch, J. G. López-Oliva y A. H. González-González. 2010. "Research into the Turonian (Late Cretaceous) fossils from the Platy Limestone at Vallecillo, Nuevo León, Mexico- State of the Art" pp. 56. En: González-Rodríguez, K. A. y G. Arratia (eds). *Abstract book and field guides of the Fifth*

International Meeting on Mesozoic Fishes –Global Diversity and Evolution. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México.

Ishiguro, N. B., M. Miya, y M. Nishida. 2003. Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the “Protacanthopterygii” Molecular, Phylogenetics and Evolution, 27:476–488.

Johnson, G. D. 1992. “Monophyly of the Euteleostean Clades: Neoteleostei, Eurypterygii, and Ctenosquamata”. Copeia. 1992 (1): 8-25.

Johnson, G. D. y C. Patterson. 1996. “Relationships of lower euteleostean fishes”. En: Interrelationships of Fishes MLJ Stiassny, LR Parenti & GD Johnson (eds.) pp. 251-332. Academic Press, San Diego.

Kauffman, E. G. 1973. Cretaceous Bivalvia. En: Hallam, A. (ed.). Atlas of Palaeobiogeography, Elsevier Scientific Publishing Company, p. 353-383.

Lauder, G. V. y K. F. Liem. 1983. “The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes”. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University 150: 95-197.

Li G. Q. y M. V. H. Wilson. 1996. “Phylogeny of Osteoglossomorpha”. En: Interrelationships of Fishes MU Stiassny, LR Parenti & GD Johnson (eds.) pp. 163-174. Academic Press, San Diego.

López-Doncel, R. 2003. “La Formación Tamabra del Cretácico medio en la porción central del margen occidental de la Plataforma Valles-San Luis Potosí, centro-noreste de México”. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 20(1): 1-19.

Mendoza-Rosales, C. y G. Silva-Romo. 2001. “Tectonosomas del Cretácico Superior en la región de Zimapán, Hgo., México”. Memorias en CD del XI Congreso Latinoamericano de Geología, Montevideo, Uruguay.

Morrone, J. J. 2000. "El lenguaje de la cladística". Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología, Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera'. Distrito Federal, México.

Morrone, J. J. 2013. "Sistemática. Fundamentos, métodos y aplicaciones". Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología, Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera'. Distrito Federal, México.

Nelson, G. J. 1966. "Gill arches of teleostean fishes of the order Anguilliformes". *Pacific Science* 20: 391-408.

Nelson, G. J. 1968. "Gill arches of teleostean fishes at the division Osteoglossomorpha". *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 4: 261-277.

Nelson, G. J. 1969. Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 141(4): 475-552.

Nelson, G.J. 1973. "Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes" pp. 333-349. En: *Interrelationships of Fishes* P. H. Greenwood, R. S. Miles y C. Patterson (eds.). *Zoological Journal of the Linnean Society*, Supplement 1; London, Academic Press.

Nelson, J. S. 1994. "Fishes of the World". 3rd. Edition. Wiley, New York.

Nelson, J. S. 2006. "Fishes of the World". John Wiley & Sons, Hoboken.

Nicholls, E. L. y A. P. Russell. 1990. "Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 79: 149-169.

Nixon, K. C. 1999-2002. WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA.

Nybelin, O. 1971. "On the caudal skeleton in *Elops*, with remarks on other teleostean fishes". Acta Regiae Societatis Scientiarum et litterarum Gothoburgensis. Zoologica, 7: 1-52.

Patterson, C. 1962. "A review of Mesozoic Acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk". Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 247(739): 213-482.

Patterson, C. 1970. "Two Upper Cretaceous Salmoniform fishes from the Lebanon". Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology. 19 (5): 208-296.

Patterson, C. 1973. "Interrelationships of holosteans". En: Interrelationships of Fishes Pigreenwood, R. S. Miles y C. Patterson (eds.) pp. 233-305 Zoological Journal of the Linnean Society, Supplement 1. Academic Press, London.

Patterson, C. 1977. "The contribution on paleontology to teleostean phylogeny" pp. 579-643. En: Hecht, P. C., P. C. Goody y B. M. Hecht (eds.). Major Patterns in Vertebrate Evolution Plenum Press, New York.

Patterson, C. y D. E. Rosen. 1977. "Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. Bulletin of the American Museum of Natural History 158: 83-172.

Pinna, M. de. 1996. "Teleostean monophyly" pp. 147-162. En: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti y G. D. Johnson (eds.) Interrelationships of Fishes Academic Press, San Diego.

Poyato-Ariza, F. J. 1996. "A revision of the ostariophysian fish family Chanidae, with special reference to the Mesozoic forms". Paleo Ichthyologica 6: 5-52.

Rosen, D. E. 1973. "Interrelationships of higher euteleostean fishes". Pp. 397-513. En: Greenwood, P. H., R. S. Miles, and C. Patterson (eds.), Interrelationships infishes. London, Academic.

Rosen, D. E. 1974. "Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides*". Bulletin of the American Museum of Natural History. 153(2): 265-326.

Rosen, D. E. 1985. "An Essay on Euteleostean Classification" American Museum Novitates Bulletin of the American Museum of Natural History. 2827: 1-57.

Saito, K. 1936. Mesozoic Leptolepid fishes from Jehol and Chientao, Manchuria. Rep. Ist. Scient. Exped. Manchuria. Sec. 2, pt. 3: 1-23.

Schultze, H.-P. 2008. Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians, p. 23-48. En: Arratia, G., H.-P. Schultze y M. V. H. Wilson (eds.). Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

Schultze, H.-P. y G. Arratia. 1989. "The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes)". Zoological Journal of the Linnean Society of London 97:189-231.

Steinke, D., W. Salzburger y A. Meyer. 2006. "Novel Relationships Among Ten Fish Model Species Revealed Based on a Phylogenomic Analysis Using ESTs". Journal of Molecular Evolution. 62:772–784.

Stinnesbeck, W., C. Ifrim, H. Schmidt, A. Rindfleisch, M. C. Buchy, E. Frey, A. H. González-González, F. J. Vega, L. Cavin, G. Keller y K. T. Smith. 2005. "A new lithographic limestone deposit in Upper Cretaceous Austin Group at El Rosario, county of Muzquiz, Coahuila, northeastern Mexico". Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 22(3): 401-418.

Taverne, L. 2006. "Revisión d'*Ichthyotringa africana*, poisson marin (Teleostei, Aulopiformes) du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricane. Considérations sur les relations phylogénétiques du genre *Ichthyotringa*.- Belgian Journal of Zoology, 136: 31-41.

Taverne, L. y A. Filleul. 2003. "Osteology and Relationships of the Genus *Spaniodon* (Teleostei, Salmoniformes) from the Santonian (Upper Cretaceous) of Lebanon". *Palaeontology*, 46(5): 927-944.

Vega, F. P. García-Barrera, M. C. Perrilliat, M. A. Coutiño, R. Mariño-Pérez. 2006. "El Espinal, a new plattenkalk facies locality from lower Cretaceous Sierra Madre Formation, Chiapas, southeastern Mexico". *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23(3): 323-333.

Wiley, E. O. y G. D. Johnson. 2010. "A teleost classification based on monophyletic groups". pp. 123-182. En: Nelson, J. S., H.-P. Schultze y M. V. h. Wilson (eds.): *Origin and Phylogenetic Relationships of Teleosts*. Verlag Dr. Pfiel, Munich.

Wilson B.W., P. Hernández, y T. E. Meave. 1955. "Un banco calizo del Cretácico en la parte oriental del Estado de Querétaro". *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 18: 1, p. 1-10.

Zaragüeta-Bagils R., V. Ung, A. Grand, R. Vignes-Lebbe, N. Cao y J., Ducasse. 2012. "LisBeth: New cladistics for phylogenetics and biogeography". *Palevol.* 11(8): 563-566.

Zou, M., B. Guo, W. Tao, G. Arratia y S. He. 2012. "Integrating multi-origin expression data improves the resolution of deep phylogeny of ray-finned fish (Actinopterygii)". *Nature Scientific Reports.* 2 (665): 1-7.

ANEXO 1

LISTADO DE CARACTERES

0.- Osificación del etmopalatino en el piso de la capsula nasal articulada con el autopalatino: [0] ausente; [1] presente (Patterson y Rosen, 1977).

1.- Dos osificaciones endoesqueléticas en el etmoidal: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

2.- Huesos parietales fusionados en un elemento medio: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

3.- Huesos parietales: [0] bien desarrollados; [1] reducidos o ausentes; [2] parietales fusionados entre ellos o con otros huesos craneales (Arratia, 1999).

4.- Hueso Supraoccipital: [0] ausente; [1] confinado a la región occipital; [2] se extiende hacia adelante en el techo de la región ótica (Arratia, 1999).

5.- Basiesfenoides: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

6.- Suturas entre todos los cartílagos de los huesos de la caja craneana conservados durante toda la vida, en lugar de perderse ontogenéticamente: [0] ausente; [1] presente (Patterson y Rosen, 1977).

7.- Sutura interfrontal poco evidente: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

8.- Hueso orbitoesfenoides grande: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

9.- Hueso orbitoesfenoides parcial o completamente en contacto ventralmente con el paraesfenoides: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

10.- Paraesfenoides: [0] con dientes pequeños; [1] sin dientes; [2] con dientes largos (Arratia, 1999).

11.- Paraesfenoides alargado que se extiende posterior al basioccipital: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

12.- Canal aórtico osificado: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

- 13.- Canales de las arterias occipitales en el basioccipital: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).
- 14.- Canal espiracular: [0] desarrollado; [1] muy reducido; [2] ausente (Arratia, 1999).
- 15.- Miodomo anterior: [0] como un compartimento medio; [1] pareado; [2] ausente (Arratia, 1999).
- 16.- Miodomo posterior especialmente profundo, con la musculatura ocular unida a los músculos del tronco: [0] ausente; [1] presente; [2] sin miodomo (Nelson, 1994).
- 17.- Receso lateral "Recessus lateralis": [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 18.- Conexión otofísica envolviendo un divertículo de la vejiga natatoria que penetra el occipital lateral y se extiende dentro del proótico con la pared lateral del cráneo: [0] ausente; [1] presente (Patterson y Rosen, 1977; Grande, 1985).
- 19.- Fosa pro-epiótica: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 20.- Foramen del nervio glosofaríngeo en el occipital lateral: [0] ausente; [1] presente (Patterson y Rosen, 1977).
- 21.- Foramen para el nervio vago colocado en la cara posterolateral del occipital lateral: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 22.- Componentes del canal sensorial cefálico: [0] continuo; [1] interrumpidos (Arratia, 1999).
- 23.- Canales sensoriales cefálicos con túbulos: [0] ramificados; [1] reducidos (Arratia, 1999).
- 24.- Antorbital con una porción del canal sensorio infraorbital encerrada en hueso: [0] sin antorbital; [1] presente; [2] ausente (Arratia, 1999).
- 25.- Comisura etmoidal que penetra y corre a lo largo de un amplio mesetmoides: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

- 26.- Ranura de la línea media cruzando el pterótico: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).
- 27.- Comisura supratemporal (primitivamente) pasando a través de los parietales o entre los parietales y el supraoccipital: [0] ausente; [1] presente (Patterson y Rosen, 1977; Grande, 1985).
- 28.- Anquilosis o fusión entre el extraescapular mesial y el parietal o parietal y supraoccipital: [0] ausente; [1] presente (Arratia y Gayet, 1995).
- 29.- Infraorbital 1 como un tubo delgado o un amplio antorbital más el infraorbital 1, combinados con el tercer y cuarto infraorbitales y/o el cuarto y quinto de otros teleósteos: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 30.- Infraorbitales 4 y 5: [0] separados; [1] fusionados formando un hueso expandido (Li y Wilson, 1996).
- 31.- Hueso(s) suborbitales: [0] uno o más; [1] ninguno (Arratia, 1999).
- 32.- Hueso(s) supraorbitales: [0] dos o más; [1] uno; [2] ninguno; [3] otra condición (ejemplo supraorbitodermosfenótico) (Arratia, 1999).
- 33.- Supraorbitales largos con la porción anteroventral expandida: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 34.- Antorbital en forma de coma: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 35.- Dermopalatino dentado: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).
- 36.- Autopalatino: [0] osificado hasta el final de la ontogenia; [1] osificado al principio de la ontogenia; [2] autopalatino ausente (Arratia y Schultze, 1991).
- 37.- Alargamiento parasagital del suspensorio debido a la separación entre el cuadrado y la hiomandibular y el alargamiento del sinfilético: [0] ausente; [1] presente (Fink y Fink, 1981, Arratia, 1992).

- 38.- Alargamiento parcial del parasagital del soporte debido al alargamiento del cuadrado y el simpléctico y la larga y delgada separación entre la parte ventral de la hiomandíbula y el sinfilético: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 39.- Alargamiento del suspensorio debido a la inclinación ventroposterior de la hiomandíbula: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 40.- Hiomandíbula con un proceso preopercular en su margen posterior: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 41.- Mandíbulas largas con numerosos dientes viliformes: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 42.- Mandíbulas: [0] con dientes; [1] sin dientes (Arratia, 1999).
- 43.- Premaxila muy amplia, cóncava-convexa: [0] ausente; [1] presente (Poyato-Ariza, 1996).
- 44.- Proceso articular de la maxila muy largo y de forma irregular: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 45.- Maxila dentada: [0] presente; [1] ausente; [2] otra condición (ejemplo: huesos de la maxila y el infraorbital fusionados) (Arratia, 1999).
- 46.- Supramaxila en posición dorsal en el margen superior de la maxila: [0] presente; [1] ausente; [2] otra condición (ejemplo: posicionada posteriormente) (Arratia, 1999).
- 47.- Articulación cuadrado-mandibular: [0] posterior a la órbita, [1] colocado por debajo de la mitad posterior de la órbita; [2] debajo de la mitad anterior de la órbita; [3] anterior a la órbita (Arratia, 1999).
- 48.- Retroarticular: [0] incluido en la articulación del cuadrado; [1] excluido de la articulación del cuadrado; [2] hueso retroarticular ausente (Arratia, 1999).
- 49.- Articular: [0] no fusionado al angular y retroarticular; [1] fusionado con el angular y retroarticular; [2] fusionado con el angular; [3] parcialmente fusionado con el anguloretroarticular en etapa tardía de la ontogenia (Arratia, 1999).

50.- Proceso postarticular de la mandíbula inferior: [0] pobremente desarrollado; [1] bien desarrollado (Arratia, 1999).

51.- Muesca profunda, en el margen dorsal del dentario: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

52.- Apertura posterior del canal sensorio mandibular: [0] ubicado a la mitad o posterior; [1] ubicado en posición lateral a la porción angular de la mandíbula (Arratia, 1999).

53.- Sección posterior del canal mandibular: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

54.- Canal mandibular cerrado en hueso a lo largo de toda la mandíbula: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

55.- Proceso posteroventral del cuadrado alargado: [0] ausente; [1] presente (Arratia y Schultze, 1991).

56.- Placa gular: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

57.- Arteria hiodea: [0] no perforando los hipohyales; [1] perforando ambos hipohyales; [2] perforando en hipohyal ventral (Arratia, 1999).

58.- Basibranchiales 1-3 y los cartílagos basihiales cubiertos por una placa dental media: [0] ausente; [1] presente (Lauder y Liem, 1983).

59.- Espiráculo branquial: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

60.- Faringobranquiales: [0] dos elementos osificados y uno cartilaginoso uno cubriendo placas dentales; [1] tres elementos osificados y uno cartilaginoso uno cubriendo la placa dental; [2] otra condición (ejemplo: faringobranquiales 1 y 4 ausentes) (Arratia, 1999).

61.- Faringobranquial 1 en individuos de gran tamaño: [0] en forma de varilla o alargado; [1] con una base ósea amplia que se articula con el epibranchial 1 y presentando un proceso dorsal corto; [2] con una base delgada, cartilaginosa u ósea,

manteniendo principalmente o únicamente el proceso dorsal largo osificado; [3] no aplicable (ejemplo: faringobranquial 1 ausente) (Arratia, 1999).

62.- Placa dental del último faringobranquial formada por: [0] confluencia de muchas placas dentales; [1] crecimiento de una placa dental; [2] no aplicable (ejemplo: faringobranquial cartilaginoso 4 de los teleósteos, ausente) (Arratia, 1999).

63.- Placas dentales asociadas con los faringobranquiales 1-3: [0] presente; [1] ausente; [2] no aplicable (ejemplo: faringobranquial 1 ausente) (Arratia, 1999).

64.- Suprapreopérculo: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

65.- Región ventroposterior del preopérculo: [0] Estrecho o con una leve extensión; [1] ampliamente expandido (Arratia, 1999).

66.- Canal preopercular con numerosos túbulos en el extremo ventral, que alcanzan el margen ventral y ventroposterior del hueso: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

67.- Canal preopercular con cuatro o menos túbulos cortos y simples, ubicados en el brazo ventral del hueso: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

68.- Preopérculo distintivamente más largo: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

69.- Opérculo en forma de paralelogramo irregular, oval, o como riñón: [0] ausente; [1] presente (Li y Wilson, 1996).

70.- Centro opistocélico con una superficie articular anterior convexa y una superficie articular posterior cóncava: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

71.- Cada centro vertebral de la región caudal del individuo adulto formado por: [0] cordacentro y arcocentro mineralizados; [1] cordacentro y la parte basal del arcocentra rodeado por autocentro; [2] parte basal del arcocentro rodeado por autocentro (Arratia, 1999).

72.- Autocentro de las vértebras de la región caudal media: [0] ausente; [1] delgado y liso; [2] grueso y esculpido; [3] grueso y suave (Arratia, 1991).

73.- Autocentro de las vértebras de la región caudal media: [0] ausente; [1] sin constricción de la notocorda; [2] fuerte constricción de la notocorda (Arratia, 1999).

74.- Arcos neurales de la región abdominal: [0] no fusionados al centro; [1] fusionados, excepto los primeros cinco o seis; [2] fusionados al autocentro (Arratia, 1999).

75.- Porciones dorsomedias de los arcos neurales anteriores, expandidos y colindantes unas contra otras y con el margen posterior del occipital: [0] ausente; [1] presente (Fink y Fink, 1981).

76.- Arcos neurales de la mayoría de las vértebras abdominales: [0] con mitades separadas del arco neural; [1] con mitades fusionadas del arco neural, formando una espina neural media (Arratia, 1999).

77.- Cartílagos supradorsales en las vértebras abdominales: [0] presentes; [1] ausentes (Arratia, 1999).

78.- Costilla pleural anterior de la tercera vértebra, distintivamente más larga que las siguientes costillas: [0] ausente; [1] presente (Fink y Fink, 1996).

79.- Espinas neurales de la región caudal: [0] pares; [1] impares (Arratia, 1999).

80.- Huesos interhemales: [0] presentes; [1] ausentes (Arratia, 1999).

81.- El primer supraneural anterior a la espina neural de la vértebra 1 se desarrolla independientemente, y los restantes se diferencian en gradientes rostrales y caudales desde un foco a la mitad de la distancia entre el occipucio y el origen de la aleta dorsal: [0] ausente; [1] presente (Johnson y Patterson, 1996).

82.- En individuos adultos, un proceso epineural largo y sólido del arco neural: [0] ausente; [1] presente; [2] no aplicable (un hueso separado está unido al arco neural por un ligamento) (Arratia, 1999).

83.- En individuos adultos, último proceso epineural del arco neural perteneciente a las vértebras caudales: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

84.- Huesos intermusculares epipleurales: [0] ausentes; [1] algunos huesos en la parte anterior de la región caudal; [2] varios huesos desarrollados a lo largo de las regiones abdominal y caudal anterior (Arratia, 1999).

85.- Huesos epineurales complejos: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

86.- Serie de huesos intermusculares dorsales atravesando la región caudal: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

87.- Supracleitro con la línea lateral principal emergiendo: [0] en la parte media superior; [1] en su margen posteroventral; [2] la línea lateral no atraviesa el supracleitro (Arratia, 1999).

88.- Postsupracleitro: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

89.- Postcleitro: [0] tres o menos; [1] cuatro o más; [2] ninguno (Arratia, 1999).

90.- Coracoides alargado ventralmente uniéndose a su homólogo coracoides en una sínfisis medioventral: [0] ausente; [1] presente (Patterson y Rosen, 1977).

91.- Propterigio pectoral fusionado con el primer radio pectoral: [0] ausente; [1] presente (Patterson, 1977).

92.- Proceso axilar de la pectoral: [0] ausente; [1] presente, formado por elementos óseos pequeños; [2] presente, formado por un elemento óseo alargado; [3] presente, formado por escamas modificadas (Arratia, 1999).

93.- Proceso axial pélvico: [0] ausente; [1] presente, formado por un hueso alargado; [2] presente, formado por una combinación de elementos óseos y escamas modificadas; [3] presente, formado por escamas modificadas (Arratia, 1999).

94.- Aletas dorsal y anal ubicadas posteriormente: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

95.- Origen de la aleta dorsal, anterior al de las aletas pélvicas: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

96.- Aletas dorsales y anales puntiagudas: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

- 97.- Aleta anal larga, curvada, opuesta por una corta y remota aleta dorsal: [0] ausente; [1] presente (Patterson y Rosen, 1977).
- 98.- El primer pterigóforo de la aleta anal ubicado posterior a la 4ta. o 5ta. espina hemal: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 99.- Vértebra preural (sin centro preural 1) de individuos adultos, con arcos hemales: [0] autógeno; [1] lateralmente fusionado a su respectivo autocentro; [2] sin fusión lateral a su autocentra (Arratia, 1999).
- 100.- Parahipural (en adultos) con arco hemal: [0] autógeno; [1] lateralmente fusionado a su autocentro; [2] sin fusión a su autocentro, lateralmente (Arratia, 1999).
- 101.- Hipurapófisis: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 102.- Espinas neurales de las vértebras preurales 5-3 distalmente expandidas por finos crecimientos membranosos anteriores y posteriores: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 103.- Espinas neurales al menos de la 4-2 con crecimientos membranosos en forma de hoja: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).
- 104.- Espina neural de la vértebra preural 3: [0] inclinada en dirección horizontal formando un ángulo de menos 45° en relación con el margen dorsal del centra; [1] inclinado en dirección horizontal en un ángulo superior a los 45° (Arratia, 1999).
- 105.- Espina neural del centro preural 2: [0] más corta que la espina neural de la preural 3; [1] tan larga como la espina neural de la preural 3 (Arratia, 1999).
- 106.- Espina neural del centro preural 1: [0] rudimentaria o corta; [1] larga, cerca o alcanzando el margen dorsal del cuerpo; [2] ausente (Arratia, 1999).
- 107.- Arco neural de centro preural 1: [0] presente; [1] ausente o atrofiada (Arratia, 1999).

108.- Espina neural del centro ural 1 y 2 o del primer centro ural: [0] presente; [1] ausente; [2] otra condición (ejemplo: centro preural 1 fusionado al centro ural 1) (Arratia, 1999).

109.- Arco neural del centro ural 1 y 2 o del primer centro ural: [0] presente; [1] ausente; [2] otra condición (ejemplo: fusión de elementos) (Arratia, 1999).

110.- Arco neural sobre el primer centro ural: [0] completo; [1] reducido o ausente; [2] otra condición (ejemplo: fusión de elementos) (Arratia, 1999).

111.- Una masa de cartílago o cartílago uroneural, aparentemente originado por fusión de cartílagos de los arcos neurales urales: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

112.- Un arco neural compuesto formando en una masa de cartílago sobre el centro preural 1 y el centro ural: [0] ausente; [1] presente (Patterson y Rosen, 1977).

113.- Centro ural (desarrollado solamente) como una expansión de la arcualia (cartílago entre la notocorda y la corda) dorsal: [0] ausente; [1] presente (Schultze y Arratia, 1989).

114.- Primer centro ural corresponde a: [0] dos centros separados o fusión del centro ural 1 y el 2; [1] solo el centro ural 2; [2] otra condición (ejemplo: centro ural fusionado al centro preural 1); [3] todos los elementos fusionados (Arratia, 1999).

115.- Segundo centro ural corresponde a: [0] dos o más centros separados o fusión del centro ural; [1] centro ural 4; [2] otra condición (ejemplo: fusión de los elementos) (Arratia, 1999).

116.- Número de epurales: [0] cinco o más; [1] tres o cuatro; [2] dos; [3] uno; [4] ninguno (Arratia, 1999).

117.- Algunos arcos neurales preurales modificados a huesos como los uroneurales: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

118.- Número de arcos neurales de los urales, modificados como uroneurales: [0] ninguno; [1] siete o más; [2] seis; [3] cinco o cuatro; [4] tres o menos (Arratia, 1999).

119.- Uroneurales más anteriores presentes como: [0] ninguno; [1] dos o tres uroneurales largos y separados (pérdida o fusión de uno); [2] dos largos y separados uroneurales (pérdida o fusión de dos); [3] un uroneural largo (pérdida o fusión de tres); [4] un uroneural largo (fusión de cuatro) (Arratia, 1999).

120.- Todos los uroneurales inclinados en dirección horizontal, uno a lado del otro: [0] sin uroneurales presentes; [1] presente; [2] ausente; [3] otra condición (menos de dos uroneurales superiores presentes) (Arratia, 1999).

121.- Seis o siete uroneurales, los primeros tres o cuatro extendiéndose anteroventralmente para cubrir la superficie lateral del primer, segundo o tercer centro preural: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

122.- Los tres uroneurales más superiores formando una serie que se sobre lapa y descansa en ángulo a los más largos y anteriores: [0] no aplicable (sin uroneurales); [1] ausente; [2] presente; [3] otra condición (ejemplo: menos de tres uroneurales superiores) (Patterson y Rosen, 1977).

123.- Primer uroneural alcanza: [0] no aplicable (sin uroneurales presentes); [1] centro preural 3 o 4; [2] centro preural 2; [3] centro preural 1; [4] sin alcanzar ningún centro preural (Arratia, 1999).

124.- Dos uroneurales, o hasta 3 o 4, extendiéndose hacia el segundo centro ural: [0] no aplicable (sin uroneurales presentes); [1] ausente; [2] otra condición (ejemplo, un uroneural presente) (Patterson y Rosen, 1977).

125.- Número de hipurales en individuos adultos: [0] diez, nueve u ocho; [1] siete o menos (Arratia, 1999).

126.- Hipural 7: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

127.- Hipural 6: [0] presente; [1] número desconocido de hipurales fusionados (Arratia, 1999).

128.- Solo el hipural 2 fusionado con el primer centro ural: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

129.- Bases de los hipurales 1 y 2: [0] no unidas por cartílago en ninguno de los estados del desarrollo; [1] unidas por cartílago (y/o hueso) en alguna etapa del desarrollo (Arratia, 1999).

130.- Ambos hipurales 1 y 2 asociados por fusión o articulación con un “componente” central aparentemente formado por el preural 1 y los centros urales: [0] ausente; [1] presente; [2] otra condición (ejemplo, fusión de elementos) (Arratia, 1999).

131.- Un espacio o diastema entre los hipurales 2 y 3: [0] ausente; [1] presente; [2] otra condición (ejemplo, fusión de elementos) (Arratia, 1999).

132.- Primer uroneural fusionado con un “componente” central aparentemente formado por el centro preural 1 y los centros urales: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

133.- Estegural: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

134.- Crecimiento membranoso del estegural cubriendo lateralmente los bordes ventrales de los epurales: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

135.- Pleurostilo: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

136.- Cartílagos caudales medios: [0] ausentes; [1] presentes (Arratia, 1999).

137.- Urodermales: [0] más de 2 urodermales; [1] dos urodermales; [2] un urodermal; [3] ninguno (Arratia, 1999).

138.- Tres o más franjas de la fulcra procedentes del primer radio caudal principal: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

139.- Fulcra basal epaxial e hipoaxial: [0] presente, [1] ausente (Arratia, 1999).

140.- Proximidad de la fulcra o de los radios dorsales precurrentes a: [0] epurales y uroneurales posteriores; [1] espinas neurales, epurales y uroneurales posteriores; [2] no aplicable (ejemplo: ausencia de estructuras) (Arratia, 1999).

141.- Largos radios dorsales precurrentes segmentados: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

142.- Número de los radios principales de la caudal: [0] 20 o más; [1] 19; [2] menos de 19 (Arratia, 1999).

143.- Lóbulo inferior de la aleta caudal con: [0] no aplicable (sin lóbulo inferior definido); [1] más de nueve radios principales; [2] nueve radios principales; [3] menos de nueve radios principales (Arratia, 1999).

144.- Radios ramificados de la aleta caudal: [0] más de 16; [1] 16 o menos (Arratia, 1999).

145.- Bases de los radios principales más dorsales de la aleta caudal, cruzando oblicuamente sobre la serie hipural completa: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

146.- Procesos dorsales de las bases de los radios principales más interiores del lóbulo superior de la caudal: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

147.- Radios principales caudales con segmentos alargados y con: [0] segmentación en Z; [1] segmentación recta (Arratia, 1991).

148.- Flexión abrupta dorsal de la cola iniciando en el centro preural 1 o el primer centro ural: [0] ausente; [1] presente; [2] no aplicable (Arratia, 1999).

149.- Uno o más escudos abdominales, cada uno de un solo elemento el cual cruza la línea ventral: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

150.- Escudos dorsales precediendo a la aleta caudal: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

151.- Escamas amiodeas o escamas con estructuras radiales: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

152.- Escamas del tipo lepidosteoide: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

153.- Escamas cicloides: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

154.- Escamas cicloides posteriores a la cintura pectoral con círculos cruzados por líneas transversales en la parte media: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

155.- Escamas cicloides con margen posterior crenulado: [0] ausente; [1] presente; [2] otra condición (desconocido debido a la preservación incompleta o ausencia de escamas) (Arratia, 1999).

156.- Larva leptocefálica: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

157.- Separación estrecha entre el órgano olfatorio y el ojo: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

158.- Laminillas olfatorias primarias a un lado de las laminillas secundarias: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

159.- Aleta adiposa: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

160.- Mordida primaria entre el paraesfenoides y el basihiel: [0] ausente; [1] presente (Li y Wilson, 1996).

161.- Intestino enrollado a la izquierda del estómago: [0] ausente; [1] presente (Nelson, 1969).

162.- Longitud del parietal: [0] parietales relativamente cortos, con una relación anchura-longitud de rango superior a 0.90; [1] parietales relativamente cortos, con una relación anchura-longitud de rango inferior a 0.90; [2] igual de ancho y largo; [3] no aplicable (fusión de elementos) (Grande y Bemis, 1998).

163.- Margen posterior de la maxila: [0] cóncavo o al menos con muescas; [1] convexamente redondeado o recto; [2] otra condición (Grande y Bemis, 1998).

164.- Simpléctico: [0] articula con la mandíbula inferior; [1] no se articula con la mandíbula inferior (Patterson, 1973).

165.- Centro diplospóndilo sólidamente osificado pericordalmente en individuos adultos: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

166.- Fringing fulcra en las aletas medias: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

167.- Margen posterior de la aleta caudal convexamente redondeado: [0] ausente; [1] presente (Arratia, 1999).

168.- Número de arcos neurales urales osificados: [0] más de dos; [1] dos; [2] uno o ninguno (Arratia, 1999).

169.- Arreglos de hipurales y radios de la aleta caudal: [0] cada hipural normalmente articula con un radio caudal; [1] cada hipural normalmente articula con algunos radios caudales; [2] no aplicable (fusión de hipurales) (Grande y Bemis, 1998).

170.- Número de centros Urales (en adultos): [0] más de dos; [1] dos o uno; [2] sin centros Urales (Patterson, 1977).

171.- Primeros dos hipurales soportados por un solo centro: [0] ausente; [1] presente; [2] no aplicable (fusión de elementos) (Patterson, 1977).

172.- Solo los arcos neurales urales, modificados como uroneurales: [0] ausente; [1] presente (Patterson, 1977).

173.- Dos hipohiales osificados: [0] ausente; [1] presente (Arratia y Schultze, 1990).

174.- Urohial formado como un tendón impar: [0] ausente; [1] presente (Arratia y Schultze, 1990).

175.- Arteria hioidea: [0] no perforando los hipohiales; [1] de alguna manera perforando uno o ambos hipohiales (Arratia y Schultze, 1990).

176.- Esqueleto basihial independiente: [0] ausente; [1] presente; [2] no aplicable (Arratia, 1999).

177.- Premaxila móvil: [0] ausente; [1] probablemente con cierta movilidad; [2] presente (Patterson y Rosen, 1977).

178.- Huesos coronoides en la mandíbula inferior: [0] presente; [1] ausente (Patterson, 1977).

179.- Hueso supra-angular en la mandíbula inferior: [0] presente; [1] ausente (Arratia, 1999).

180.- Miodomo posterior: [0] no excediendo dentro el basioccipital (ejemplo: en prótico); [1] extendiéndose en el basioccipital; [2] ausente (Patterson, 1977).

- 181.- (En Adultos) Vómer: [0] pareado; [1] impar (Patterson, 1977).
- 182.- Huesos frontales: [0] no distintivamente ensanchados entre las partes anterior y posterior; [1] clara ampliación posterior, pero larga y estrecha anteriormente (Pinna, 1996).
- 183.- Músculo craniotemporal: [0] ausente; [1] presente (Pinna, 1996).
- 184.- Sacos nasales accesorios: [0] ausentes; [1] presentes (Pinna, 1996).
- 185.- Cuatro radiales proximales en la aleta pectoral: [0] ausente; [1] presente (Patterson, 1977).
- 186.- Premaxila formando un tubo rostral que proyecta dentro de la región etmoidal: [0] ausente; [1] presente (Brito, 1997)
- 187.- Presencia de un predentario dentado: [0] ausente; [1] presente (Brito, 1997).
- 188.- Posición muy posterior del canal preopercular en un preopérculo de forma peculiar: [0] ausente; [1] presente (Brito, 1997).
- 189.- Hueso interopercular: [0] presente; [1] ausente (Brito, 1997).
- 190.- Un proceso occipital formado por fusión del intercalar y el autopterótico: [0] ausente; [1] presente (Brito, 1997).
- 191.- Extensión y posición del hueso estegural: [0] ausencia de estegural; [1] en el preural 1 hasta los primeros radios caudales; [2] en el preural 2 sin tocar los radios caudales.

Anexo 3

Nodos del cladograma de Consenso Estricto

A continuación se muestran los caracteres y estados de carácter de cada uno de los nodos del cladograma de consenso del análisis cladístico, con énfasis en el Subcohorta Euteleostei. En negrillas se muestran las sinapomorfías y los demás son homoplasias.

NODO A. 24[0], 46[1], 49[0], **55[0]**, 91[0], 106[1], 146[0], **177[0]**, 180[0]

NODO B. 3[2], 7[1], 32[1], 56[1], 89[2], 94[1], 116[4], 125[1], 126[1], 143[3], **186[1]**, **187[1]**, 188[1], 189[1], **190[1]**.

NODO C. 46[2], 106[2], 107[1], 108[1], 109[1], 110[1], 117[1].

NODO D. 119[0], 120[0], 123[0], 124[0], 129[0], 170[0], 185[0].

NODO E. 8[1], 24[1], 143[1], 170[2].

NODO F. 109[2], 110[2], 117[1], **126[2]**, **127[2]**, **130[2]**, **131[2]**, **148[2]**, 151[1], 171[2].

NODO G. 36[2], 47[3], 56[1], 89[2], 94[1], 150[1], **157[1]**, 189[1].

NODO H. 5[1], **45[2]**, 70[1], 181[0].

NODO I. 80[0], 116[1], 142[2], 147[1], 181[0].

NODO J. 46[0].

NODO K. 24[1], 31[1], 32[2], 138[1], 151[1], 163[0].

NODO L. 15[1], 23[1], 47[1], 50[1], 51[1], **71[1]**, **82[1]**, **99[1]**, 100[1], 116[1], **123[1]**, **137[1]**, **142[1]**, **143[2]**, **153[1]**, **171[1]**, 179[1].

NODO M. **6[1]**, **12[1]**, **13[1]**, **20[1]**, **21[1]**, 26[1], 31[1], 32[1], 84[1], 131[1], 138[1], 141[1].

NODO N. **0[1]**, 2[1], 3[2], 51[0], 90[1], 100[2], 108[1], 162[3].

NODO O. 94[1], **97[1]**, 99[2], **121[1]**.

NODO P. 65[1], 66[1], 87[1], 89[1], 92[1], 93[1], 142[0], 143[1], **154[1]**, 155[1].

NODO Q. 100[2], 110[1].

NODO R. 99[2], 118[3], 124[2].

NODO S. 51[0], 84[2], 118[3], 122[3], 123[2], 140[1], 145[1].

NODO T. **25[1]**, **41[1]**, 101[1], **112[1]**, 155[1], **156[1]**.

NODO U. 23[0], 65[1], 86[1], 96[1].

NODO V. 24[2], **52[1]**, 105[1], 147[1].

NODO W. **29[1]**, 32[2], 77[1], 84[0], 94[1], 106[1], 116[3], 142[2], 143[3], 144[1], 150[1], **160[1]**, 182[0].

NODO X. 30[1], 46[1], 69[1].

NODO Y. **48[1]**, **57[2]**, 58[0], **62[1]**, 63[1], 83[1], 108[1], 110[1], 126[1].

NODO Z. **28[1]**, 129[0].

NODO a. 5[1], 46[1], **75[1]**, 76[1], 108[2], 109[2], 110[2], 114[2], 130[1], 132[1].

NODO b. 42[1], 45[1], 116[3], 118[4].

NODO c. **3[1]**, 35[1], **37[1]**, 43[1], 44[1], 51[1], 64[1], 68[1], **78[1]**, 182[0].

NODO d. **18[1]**, **19[1]**, 128[1], 149[1].

NODO e. **17[1]**, 27[1], 47[0].

NODO f. 32[2], 76[1], 115[1].

NODO g. 100[2], 106[2], 107[1], **133[1]**.

NODO h. 67[1], 81[1], 114[1], 115[1], 118[4], 150[1].

NODO i. 1[1], 22[1], 45[1], 47[2], **53[1]**, 54[1], 76[1], 82[0], 83[0], 94[1], 116[2], 123[3].

NODO j. 16[1], 64[1], 84[1], 93[2], 101[1], 136[1], 158[0], **159[1]**.

NODO k. **34[1]**, 105[0], 124[2], 137[2].

NODO l. 35[1], 50[0], 102[1], 131[0].

NODO m. 8[1], 67[1], 106[0].

NODO n. **98[1]**, 107[0].

NODO o. 10[0], 56[0], 72[3], 100[1], 108[0], 109[0], 110[0], 126[0], 140[0], 146[1].

NODO p. 104[1], 105[1].

NODO q. 4[1], 40[1], 43[1], 64[1], 66[1], 69[1], 99[0], 100[0], 115[1], 118[4], 120[3], 123[4], 134[1], 140[2], 141[0], 177[1].

NODO r. 2[1], 31[0], 44[1], 50[1], 54[1], 65[1], 68[1], 91[0], 92[1], 106[2], 143[3], 162[1], 167[2].

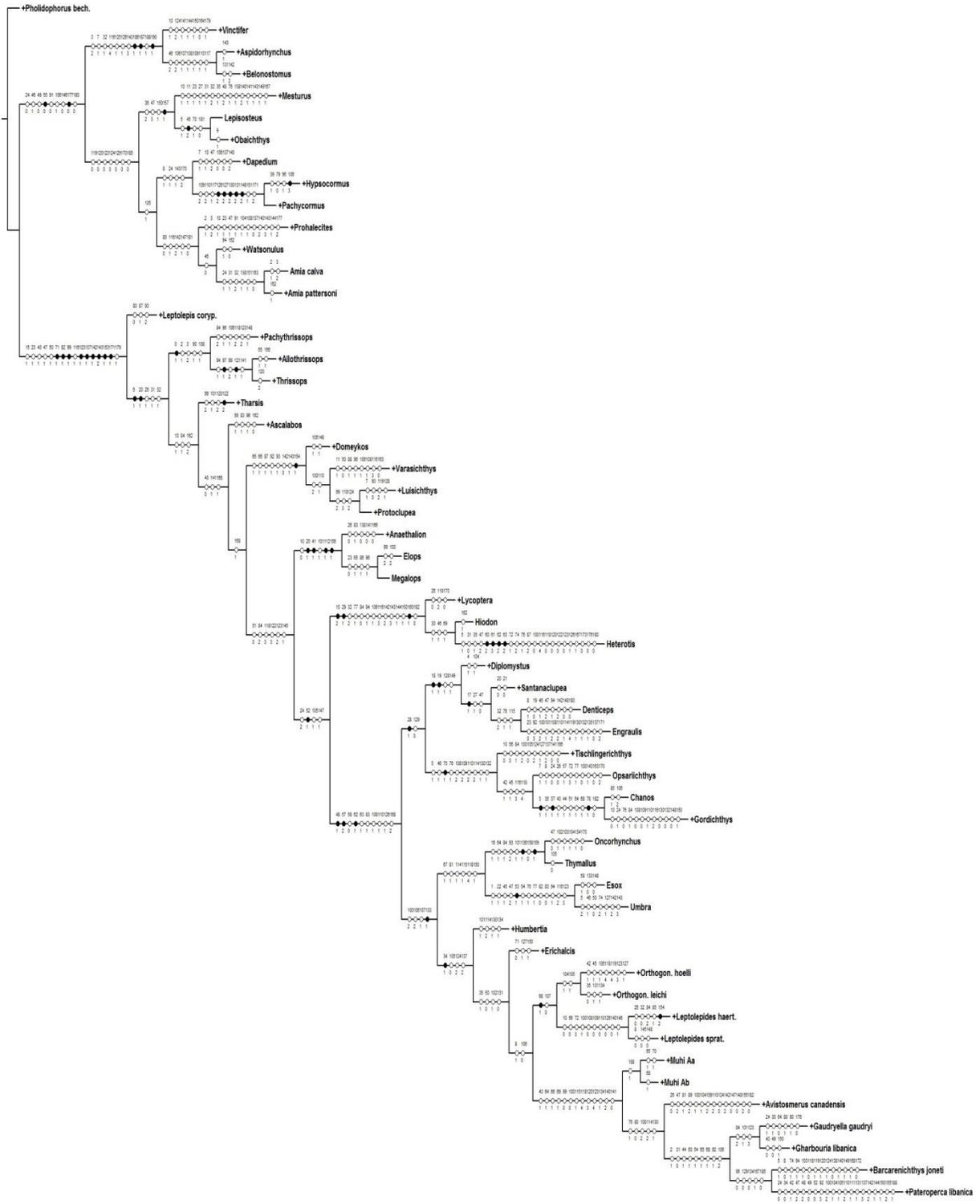
NODO s. 95[0], 129[0], 134[0], 167[1], 185[0].

NODO t. 84[2], 101[1], 116[2], 123[3], 169[2], 171[2].

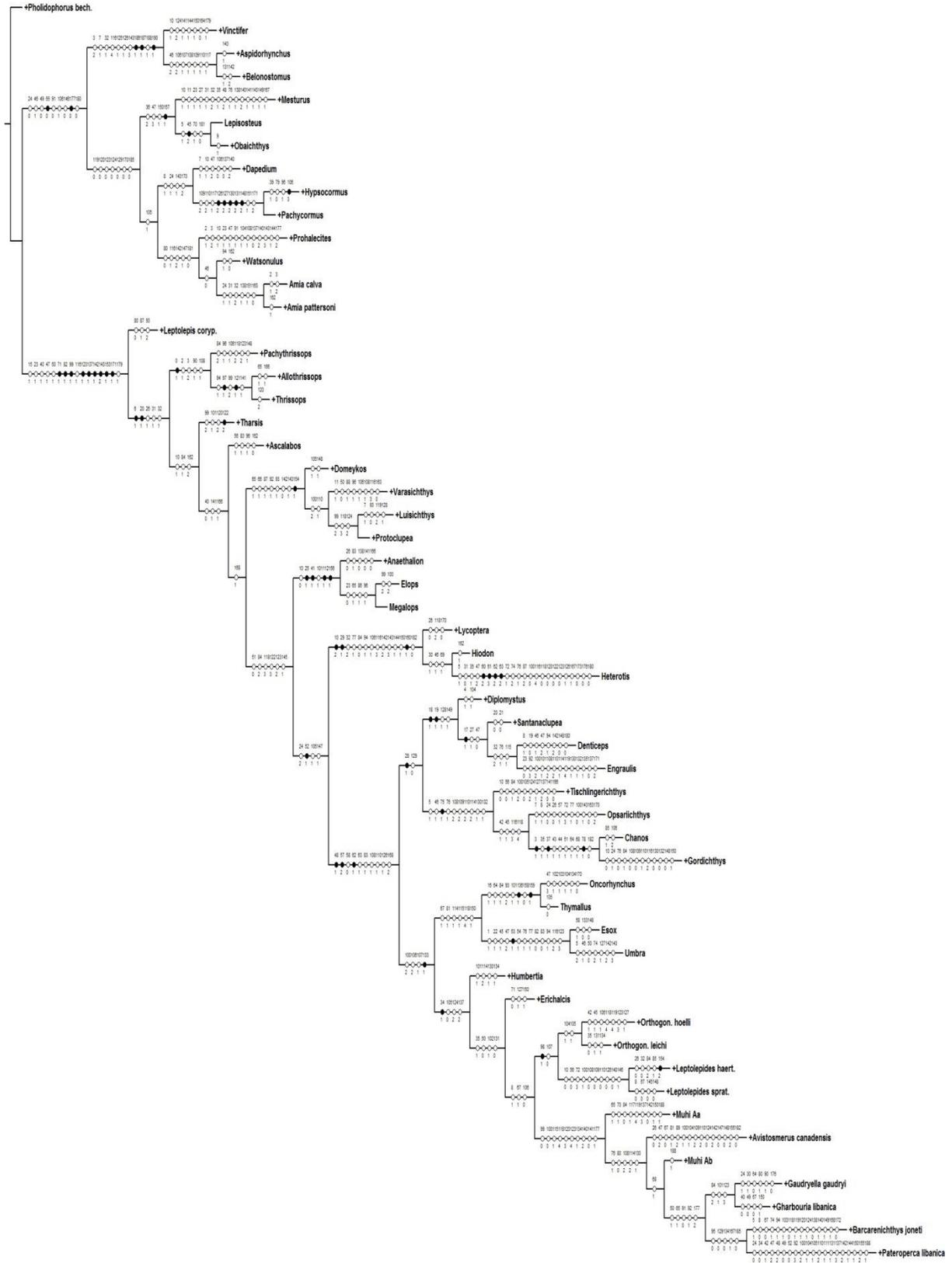
Anexo 4

Cladogramas de la búsqueda heurística cada uno con 878 pasos.

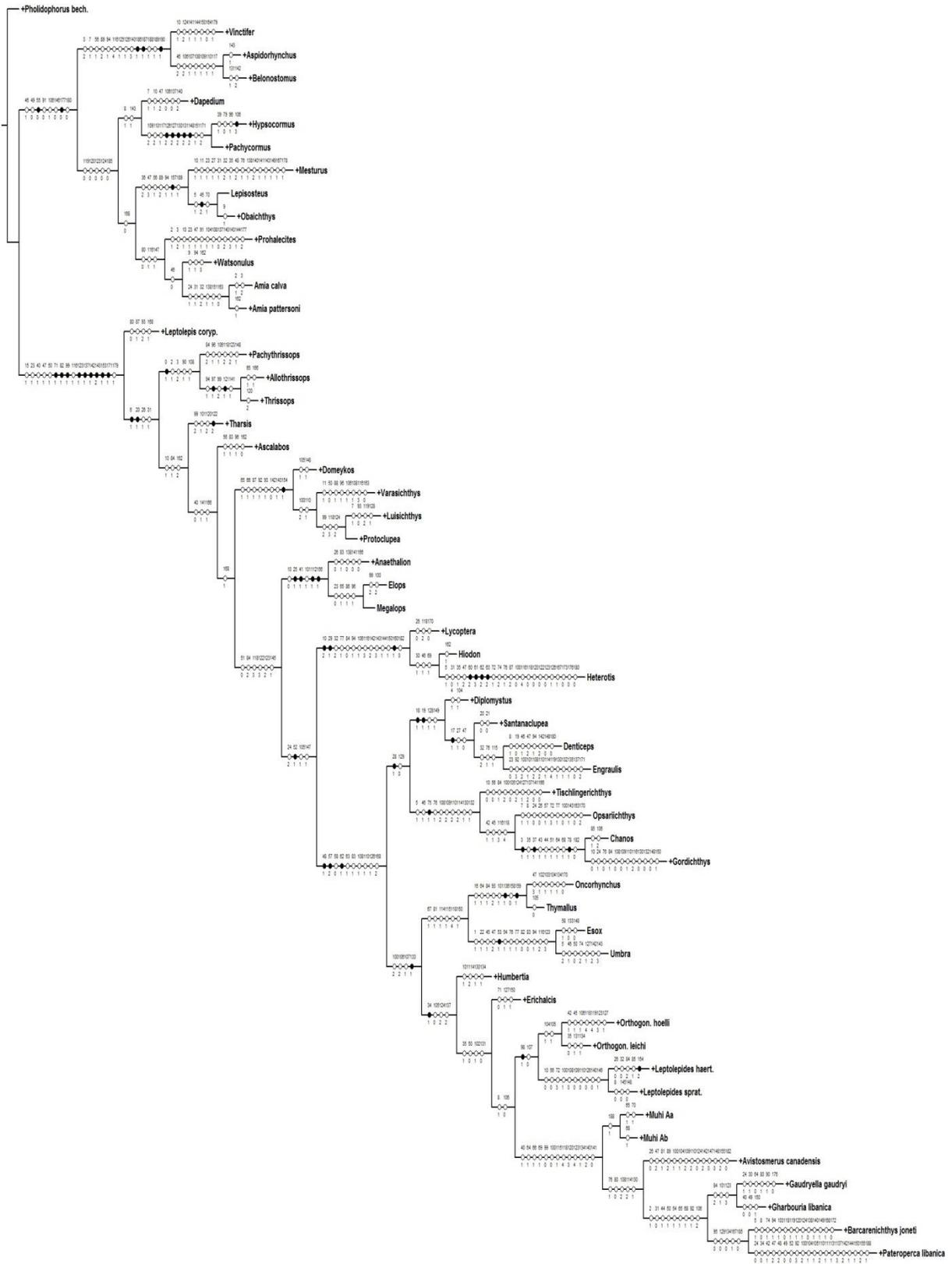
Cladograma No. 1



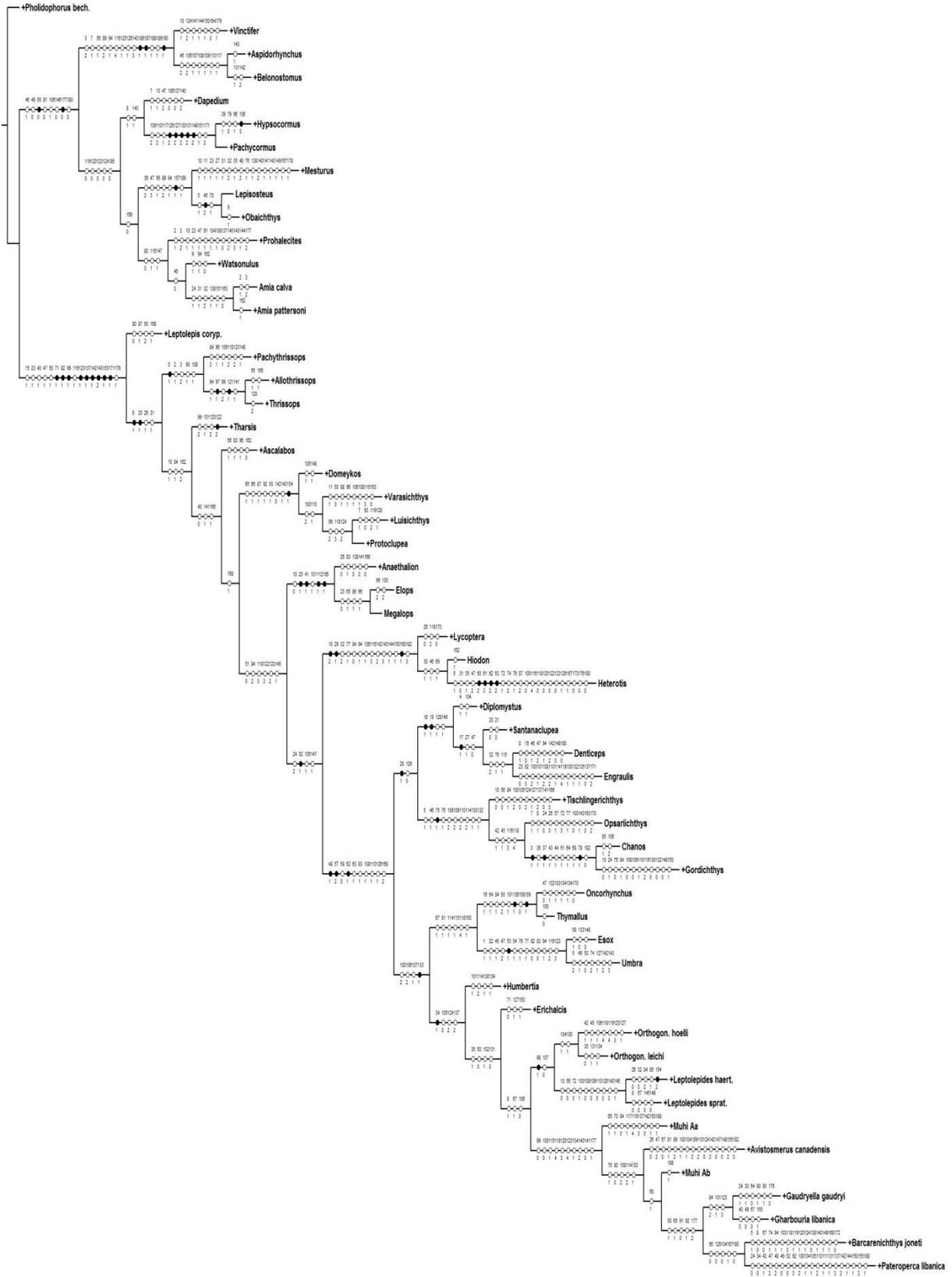
Cladograma No. 2



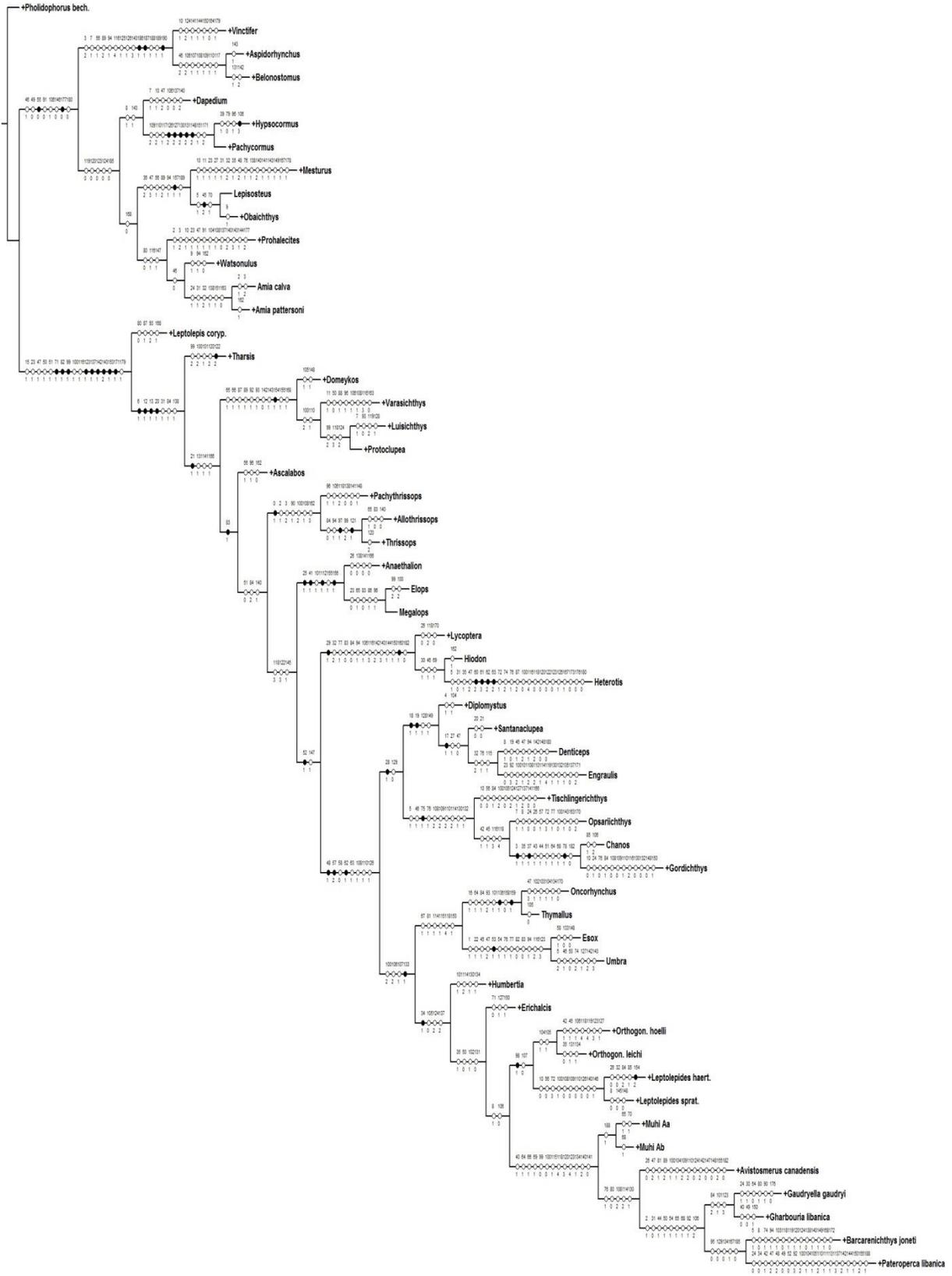
Cladograma No. 3



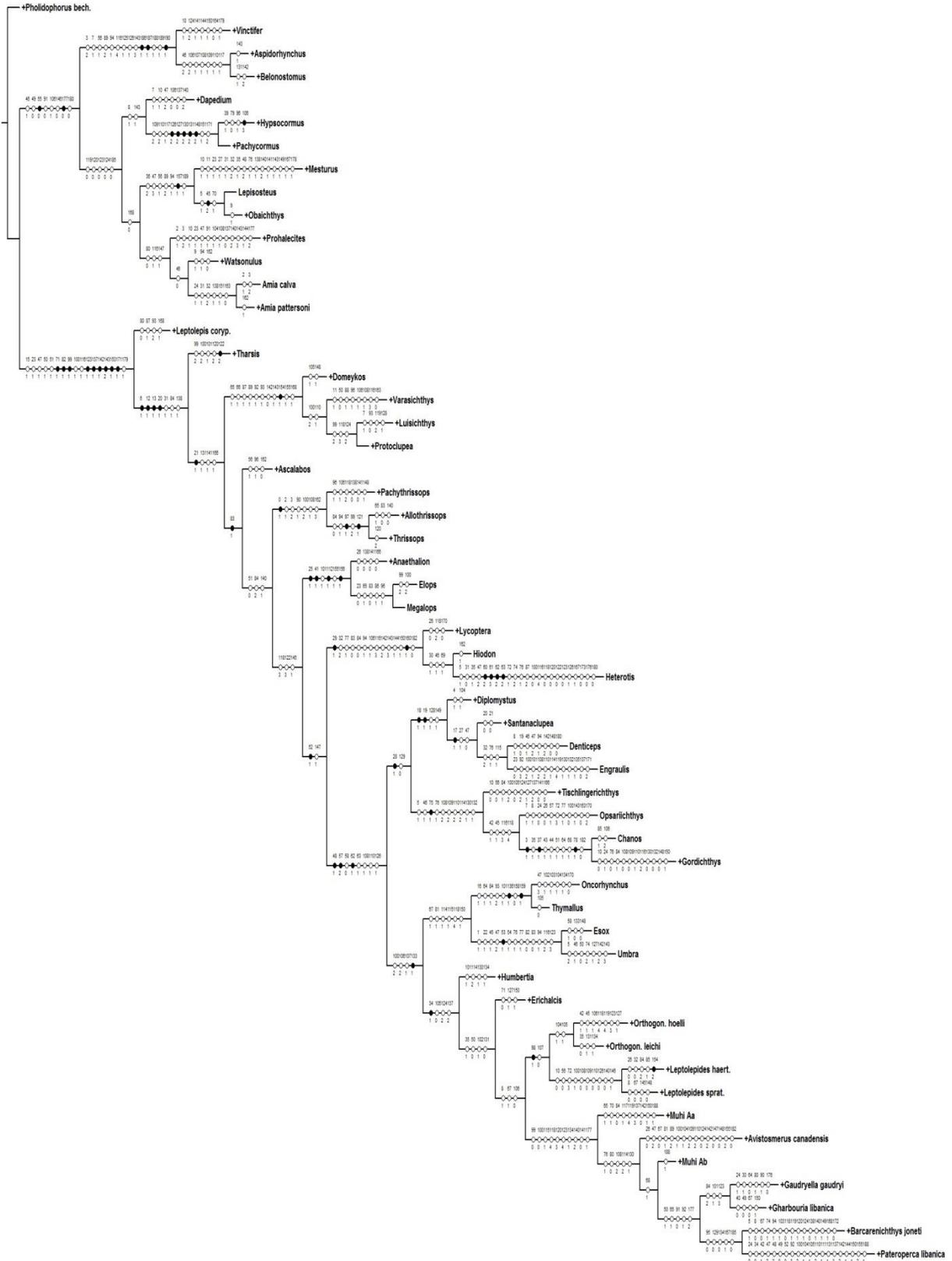
Cladograma No. 4



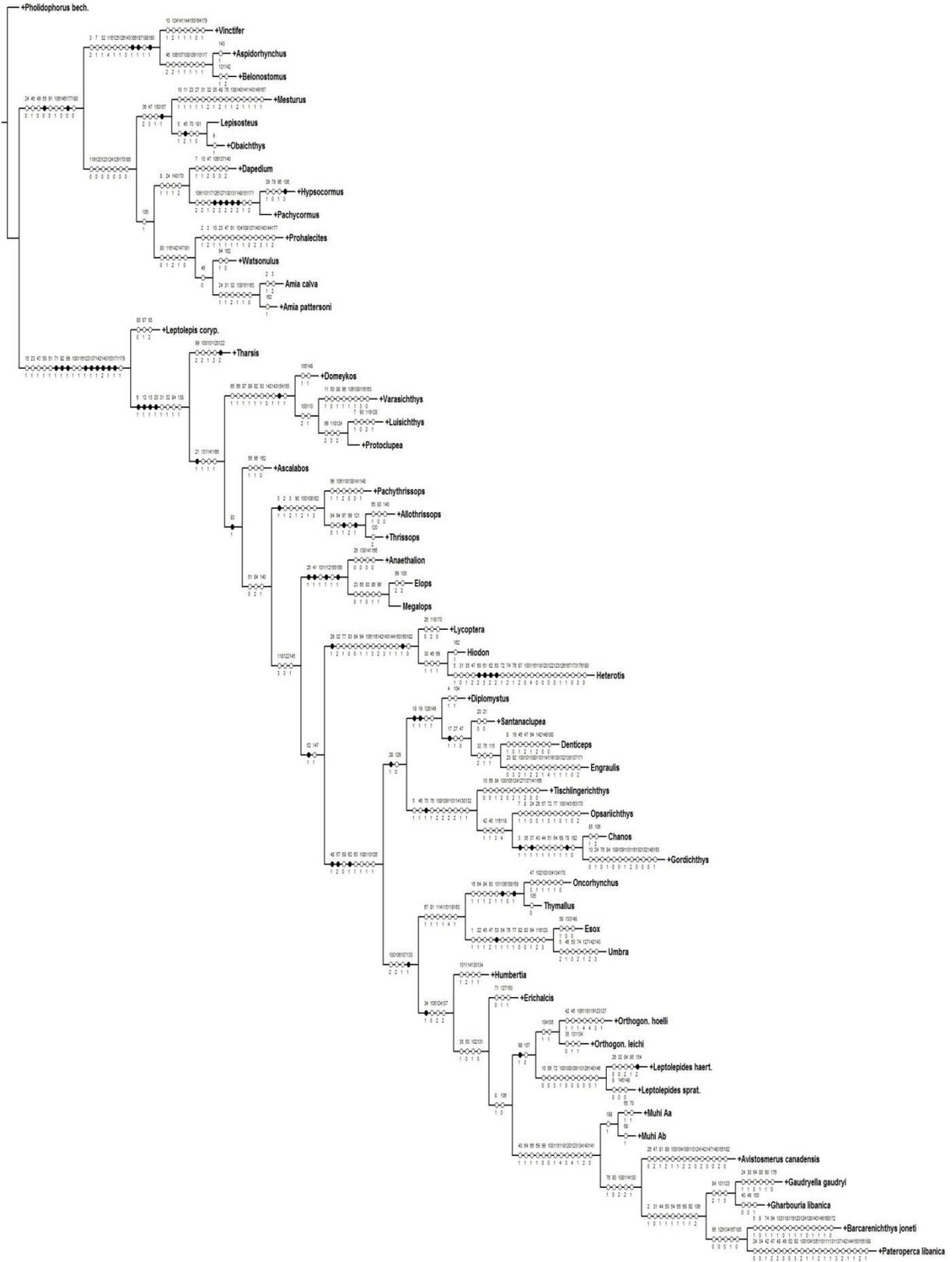
Cladograma No. 5



Cladograma No. 6



Cladograma No. 7



Cladograma No. 8

