



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

---

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Estudio sistemático de los peces Pycnodontiformes  
(Neopterygii) del Turoniano de Xilitla, San Luis Potosí**

**T E S I S**

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

PRESENTA:

**IHORY JAZEL PONCE BUSTOS**

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. KATIA ADRIANA GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

CODIRECTOR:

M. EN C. GUILLERMO ALVARADO VALDEZ

MINERAL DE LA REFORMA, HGO., 2026.



# Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Mineral de la Reforma, Hgo., a 28 de mayo de 2026

Número de control: ICBI-AAB/457/2026

Asunto: Autorización de impresión de tesis.

**MTRA. OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO**  
**DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UA EH**

El Comité Tutorial del nombre del producto que indique el documento curricular del programa educativo de posgrado titulado **"Estudio sistemático de los peces Pycnodontiformes (Neopterygii) del Turoniano de Xilitla, San Luis Potosí"**, realizado por la sustentante **Ihory Jazel Ponce Bustos** con número de cuenta **509437** perteneciente al programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

## AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

Atentamente

"Amor, Orden y Progreso"

El Comité Tutorial

Dra. Katia Adriana González Rodríguez  
Vocal

Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas  
Presidente

Dra. Norma Leticia Manríquez Moran  
Secretaria

M. en C. Guillermo Alvarado Valdez  
Suplente

LFRP/DEGL

"Amor, Orden y Progreso"



Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo  
Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,  
México. C.P 42184  
Teléfono: 52 (771) 71 720 00 Ext. 40063, 40064 y 40065  
aab\_icbi@uaeh.edu.mx

uaeh.edu.mx

## ÍNDICE GENERAL

|                                                                                                                |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>RESUMEN</b> .....                                                                                           | 1   |
| <b>ABSTRACT</b> .....                                                                                          | 2   |
| <b>AGRADECIMIENTOS</b> .....                                                                                   | 3   |
| <b>DEDICATORIA</b> .....                                                                                       | 4   |
| <b>INTRODUCCIÓN</b> .....                                                                                      | 5   |
| <b>ANTECEDENTES</b> .....                                                                                      | 7   |
| Características generales de los Pycnodontiformes Berg, 1937 .....                                             | 14  |
| Características generales de la familia Pycnodontidae Agassiz, 1833 .....                                      | 16  |
| - Caracteres diagnósticos de la familia Pycnodontidae Agassiz, 1833 .....                                      | 16  |
| - Caracteres diagnósticos de la subfamilia Nursallinae Blot, 1987 .....                                        | 17  |
| Registro de peces de la familia Pycnodontidae en México .....                                                  | 18  |
| <b>JUSTIFICACIÓN</b> .....                                                                                     | 20  |
| <b>OBJETIVO GENERAL</b> .....                                                                                  | 21  |
| <b>ÁREA DE ESTUDIO</b> .....                                                                                   | 22  |
| Marco geológico del área de estudio (Xilitla, San Luis Potosí) .....                                           | 23  |
| - Marco geológico regional .....                                                                               | 23  |
| <b>MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....                                                                                | 27  |
| Material examinado.....                                                                                        | 27  |
| Métodos para el estudio taxonómico .....                                                                       | 28  |
| Análisis filogenético .....                                                                                    | 29  |
| Lista de abreviaturas .....                                                                                    | 32  |
| <b>RESULTADOS</b> .....                                                                                        | 34  |
| 1. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA .....                                                                             | 34  |
| FAMILIA PYCNODONTIDAE .....                                                                                    | 34  |
| SUBFAMILIA NURSALLINAE .....                                                                                   | 35  |
| 2. ANÁLISIS FILOGENÉTICO .....                                                                                 | 95  |
| <b>DISCUSIÓN</b> .....                                                                                         | 99  |
| - Relación filogenética de las nuevas especies A, B y C .....                                                  | 99  |
| - Diferencias entre los géneros Nursallia y Paranursallia e influencia de las nuevas especies de Xilitla ..... | 100 |
| <b>CONCLUSIONES</b> .....                                                                                      | 106 |

|                           |     |
|---------------------------|-----|
| <b>BIBLIOGRAFÍA</b> ..... | 107 |
| <b>ANEXOS</b> .....       | 119 |

## Índice de figuras

|                                                                                         |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1. Cladograma de las interrelaciones de Pycnodontiformes .....                   | 9  |
| Figura 2. Mapas paleocosteros de la distribución de Pycnodontiformes .....              | 10 |
| Figura 3. Relaciones filogenéticas del orden Pycnodontiformes.....                      | 11 |
| Figura 4. Relaciones filogenéticas al interior de Pycnodontiformes .....                | 12 |
| Figura 5. Reconstrucción de pycnodontos .....                                           | 14 |
| Figura 6. Estructuras endocraniales y proceso parietal en forma de cepillo.....         | 16 |
| Figura 7. Reconstrucción de <i>Akromystax tilmachiton</i> .....                         | 17 |
| Figura 8. Localidades cretácicas de México.....                                         | 19 |
| Figura 9. Mapa de localización de la zona de estudio .....                              | 22 |
| Figura 10. Mapa geológico del área de estudio y sus alrededores .....                   | 23 |
| Figura 11. Perfil estratigráfico de la localidad “La Cantera” en Xilitla .....          | 26 |
| Figura 12. Holotipo de la Nueva especie A.....                                          | 37 |
| Figura 13. Cráneo del ejemplar LP-PX-01.....                                            | 39 |
| Figura 14. Cráneo del ejemplar LP-PX-44.....                                            | 41 |
| Figura 15. Diente dentario y premaxilar del ejemplar LP-PX-28.....                      | 42 |
| Figura 16. Dientes premaxilares y dentarios del ejemplar LP-PX-49.....                  | 43 |
| Figura 17. Dientes de la primera fila lingual del vómer.....                            | 44 |
| Figura 18. Alternancia entre los dientes del prearticular.....                          | 44 |
| Figura 19. Dientes del prearticular presentes en ejemplar juvenil y adulto.....         | 45 |
| Figura 20. Cintura pélvica ejemplar LP-PX-01 .....                                      | 47 |
| Figura 21. Sección dorsal del ejemplar LP-PX-44 .....                                   | 48 |
| Figura 22. Morfología de aleta dorsal tipo B en el ejemplar LP-PX-42.....               | 49 |
| Figura 23. Morfología de aletas dorsales propuestas por Poyato-Ariza & Wenz (2002) ...  | 50 |
| Figura 24. Aleta caudal ejemplar LP-PX-44.....                                          | 51 |
| Figura 25. Morfologías de aletas caudales propuestas por Poyato-Ariza & Wenz (2002). 52 |    |
| Figura 26. Cintura pélvica ejemplar LP-PX-44.....                                       | 53 |
| Figura 27. Holotipo de la Nueva especie B.....                                          | 57 |
| Figura 28. Cráneo ejemplar LP-PX-22 .....                                               | 58 |
| Figura 29. Cráneo ejemplar LP-PX-16 .....                                               | 60 |
| Figura 30. Dientes dentarios con diferentes morfologías .....                           | 62 |
| Figura 31. Dentición del ejemplar joven LP-PX-26 .....                                  | 63 |
| Figura 32. Dentición completa del ejemplar LP-PX-16.....                                | 63 |
| Figura 33. Dentición completa del ejemplar LP-PX-35.....                                | 64 |
| Figura 34. Sección cloacal y hueso postcelómico del ejemplar LP-PX-35 .....             | 66 |
| Figura 35. Esqueleto axial del ejemplar LP-PX-33.....                                   | 67 |
| Figura 36. Aleta dorsal del ejemplar LP-PX-38 .....                                     | 68 |
| Figura 37. Aleta anal del ejemplar LP-PX-38.....                                        | 69 |

|                                                                                         |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 38. Aleta caudal ejemplar LP-PX-16 .....                                         | 71 |
| Figura 39. Holotipo de la Nueva especie C .....                                         | 77 |
| Figura 40. Cráneo del ejemplar LP-PX-23 .....                                           | 78 |
| Figura 41. Dientes dentarios y premaxilares del ejemplar LP-PX-56 .....                 | 80 |
| Figura 42. Ornamentaciones fuertes presentes en dientes vomerinos y prearticulares .... | 80 |
| Figura 43. Dientes vomerinos y prearticulares del ejemplar LP-PX-23 .....               | 81 |
| Figura 44. Dientes dentarios y prearticulares .....                                     | 81 |
| Figura 45. Dentición completa del ejemplar LP-PX-56 y su contraparte .....              | 82 |
| Figura 46. Esqueleto axial del ejemplar LP-PX-08 .....                                  | 84 |
| Figura 47. Aletas pélvicas del ejemplar LP-PX-23 .....                                  | 85 |
| Figura 48. Interdigitaciones de los arcos neurales y hemales .....                      | 86 |
| Figura 49. Aleta dorsal del ejemplar LP-PX-51 con morfología tipo A2 .....              | 87 |
| Figura 50. Aleta dorsal del ejemplar LP-PX-29 con morfología tipo B .....               | 88 |
| Figura 51. Aleta anal del ejemplar LP-PX-23 .....                                       | 88 |
| Figura 52. Aleta caudal del ejemplar LP-PX-23 .....                                     | 90 |
| Figura 53. Escamas anteriores y posteriores modificadas en mosaico .....                | 91 |
| Figura 54. Árbol de consenso estricto .....                                             | 98 |

## LISTA DE ANEXOS

|                                                                |            |
|----------------------------------------------------------------|------------|
| <b>ANEXO 1. Lista de caracteres .....</b>                      | <b>119</b> |
| <b>ANEXO 2. Matriz de datos .....</b>                          | <b>126</b> |
| <b>ANEXO 3. Datos merísticos de todos los ejemplares .....</b> | <b>131</b> |

## RESUMEN

Los peces Pycnodontiformes son un orden extinto de neopterigios que alcanzó una diversidad morfológica alta durante el Cretácico Superior. A pesar de que se han descrito más de 650 especies, la naturaleza fragmentaria del registro fósil ha generado problemas en su taxonomía y en la resolución de sus relaciones filogenéticas. El objetivo de este trabajo fue analizar sistemáticamente a los Pycnodontiformes provenientes de la localidad “La Cantera” (Turoniano) de Xilitla, San Luis Potosi con el fin de establecer su identidad taxonómica y su posición evolutiva dentro del grupo. Se realizó un análisis morfológico comparativo basado en material fósil, complementado con revisión bibliográfica y comparación con ejemplares de la localidad Vallecillo, Nuevo León (Turoniano) con condiciones geológicas similares. A partir de las revisiones de los ejemplares se construyó una matriz de 37 taxones y 104 caracteres, de los que se propusieron nuevos estados de carácter y un nuevo carácter (104). El análisis filogenético se realizó utilizando el programa TNT y la matriz de caracteres se construyó usando el programa Mesquite. Los resultados permitieron identificar características diagnósticas relevantes y redefinir las relaciones filogenéticas dentro del grupo. El análisis filogenético indica que los ejemplares de Xilitla corresponden a tres nuevas especies, las cuales se ubican dentro del género *Nursallia* y muestran afinidad con *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa*. Estos hallazgos contribuyen al conocimiento de la diversidad de los Pycnodontiformes en América y resaltan la necesidad de continuar con el estudio de nuevos ejemplares y caracteres para resolver las relaciones filogenéticas de los grupos y mejorar la comprensión de sus relaciones evolutivas.

## ABSTRACT

Pycnodontiformes are an extinct order of neopterygian fish that reached a high level of morphological diversity during the Late Cretaceous. Although more than 650 species have been described, the fragmentary nature of the fossil record has created challenges in their taxonomy and in resolving their phylogenetic relationships. The objective of this study was to systematically analyze the Pycnodontiformes from the “La Cantera” site (Turonian) in Xilitla, San Luis Potosí, in order to establish their taxonomic identity and evolutionary position within the group. A comparative morphological analysis was conducted based on fossil material, supplemented by a literature review and comparison with specimens from the Vallecillo site in Nuevo León (Turonian), which has similar geological conditions. Based on the examination of the specimens, a matrix of 37 taxa and 104 characters was constructed, from which new character states and a new character (104) were proposed. The phylogenetic analysis was performed using the TNT program, and the character matrix was constructed using the Mesquite program. The results made it possible to identify relevant diagnostic characteristics and redefine certain taxonomic relationships. Phylogenetic analysis indicates that the specimens from Xilitla belong to three new species, which are classified within the genus *Nursallia* and show affinity with *Nursallia tethysensis* and *Paranursallia spinosa*. These findings contribute to our understanding of the diversity of Pycnodontiformes in the Americas and highlight the need to continue studying new specimens and characters to resolve the phylogenetic relationships of certain genera and improve our understanding of their evolutionary relationships.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero hacer un agradecimiento extensivo a todas las personas que hicieron posible la realización de este trabajo, el cual marcó un antes y un después en mi vida. Expreso mi agradecimiento al Sistema Estatal de Ciencia, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca 4022518, que hizo posible el desarrollo de esta investigación.

Le agradezco enormemente a la Dra. Katia Rodríguez González por aceptar ser mi directora, por orientarme en todo aquello que me resultaba difícil al aventurarme a un mundo tan extenso y maravilloso como lo es la paleoictiología y, sobre todo, por ser mi apoyo incondicional en todo momento. Agradezco que ahora la pueda considerar una gran amiga.

Quiero agradecerle infinitamente a mi codirector M. C. Guillermo Alvarado Valdez por su apoyo invaluable no solo en este proyecto, sino a lo largo de toda mi carrera profesional; por poner toda su confianza en mí cuando ni yo sabía de lo que era capaz, por abrirme las puertas y darme ese empujón que necesitaba para aventurarme a nuevos retos en mi vida. Si estoy aquí ahora, es gracias a él.

Le extiendo un cálido agradecimiento a la Dra. Norma Leticia Manríquez Moran por su dirección, por su confianza y por la enorme paciencia que tuvo conmigo al adentrarme a un tema tan nuevo para mí como lo es la sistemática; le agradezco gigantemente que siempre estuvo disponible para mí, retándome a pensar más allá y guiándome cuando me sentía perdida. De igual forma le agradezco al Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas su apoyo y orientación en temas que yo desconocía, su paciencia y asertividad a lo largo del proyecto fueron de muchísima ayuda para mí.

Me gustaría agradecer al maestro Manuel Padilla y a la maestra Martha Aguillón del Museo del Desierto por abrirme las puertas para aprender más de los peces fósiles que hay en México; el haber sido tan pacientes, amables y considerados conmigo es algo que siempre recordaré.

Deseo agradecer muchísimo a mis padres y a mis hermanitas por no dejarme sola y darme el abrazo que no sabía que necesitaba. Gracias a los alumnos y profesores que conocí dentro del programa de la maestría, del laboratorio, en los congresos y estancias. A mis amigas Glenda y Eli, gracias por sostenerme y escucharme cuando lo necesite, a pesar de la distancia y el tiempo, supieron estar ahí. Gracias a mi amigo Beto, por hacer de la maestría algo más llevadero y lleno de anécdotas.

Agradezco a Michael Jackson y BIGBANG, por inspirarme con su música y estar todo el tiempo conmigo. Y finalmente, agradezco al universo que me permitiera vivir para seguir aprendiendo, que fuera mi auxilio ante la duda y, sobre todo, me agradezco a mí, porque no rendirme jamás.

## DEDICATORIA

Le dedico esta investigación a mi madre, Ihory Elizabeth Bustos Pérez, por inspirarme a ser mejor, por darme los empujones necesarios para salir adelante a pesar de las adversidades para que todo valiera la pena.

Se las dedico a mis hermanitas: Samantha Elizabeth, quien siempre estuvo ahí para sacarme una carcajada, escucharme cuando me sentía terrible conmigo misma y con mi trabajo, pero no me dejó rendirme a pesar de querer renunciar. Y a mi Julietta, quien siempre me recibía con un abrazo y me daba su sincera opinión de mis dibujos y mi trabajo.

**Las extrañé mucho, pero siempre los llevo conmigo, por muy lejos que esté de casa.**

## INTRODUCCIÓN

Los peces Pycnodontiformes (Neopterygii) son un grupo monofilético de peces muy exitoso, actualmente extinto (Poyato-Ariza, 2015; Cooper & Martill, 2020) cuyo registro fósil y rango estratigráfico abarca 200 millones de años, desde el Ladinense (final del Triásico Medio) hasta el Priabonense (final del Eoceno; Ebert et al., 2023). Fueron particularmente diversos durante el Cretácico Superior, cuando mostraron el mayor grado de diversidad morfológica (Marrama et al., 2016a; Cawley & Kriwet, 2018).

Actualmente, el orden de los Pycnodontiformes está conformado por siete familias (Arratia, 2019; Cawley et al., 2020): Brembodontidae, Coccodontidae, Gebrayelichthyidae, Gladiopycnodontidae, Gyrodontidae, Mesturidae, Pycnodontidae y Trewavasiidae. Aunque todas estas familias están definidas mediante sinapomorfías, se ha reconocido un alto grado de homoplasia y frecuentes reversiones evolutivas, lo que ha dificultado la resolución de sus relaciones internas (Capasso & Cantrell, 2021).

Se han descrito más de 650 especies Pycnodontiformes, pero el 70 % se conocen únicamente por sus restos dentales, debido a que los esqueletos completos son mucho más raros que los restos dentales aislados (Kriwet, 2008; Shimada et al., 2010; Stumpf et al., 2017; Shimada et al., 2020). Aun así, se han encontrado especímenes completos y bien conservados en los depósitos de Konservat-Lagerstätten del Mesozoico y del Cenozoico temprano en el área del Tetis y sus alrededores (Ebert, 2013, 2018; Vullo et al., 2017). Pero, a pesar de su abundancia en el registro fósil, su posición filogenética dentro de Neopterygii aún presenta incertidumbres, siendo considerados neopterigios basales *incertae sedis* (Poyato-Ariza, 2015; Arratia, 2019).

Los Pycnodontiformes tuvieron una distribución cosmopolita y prosperaron en hábitats marinos, salobres y de agua dulce (Capasso, 2021b). Son conocidos en extensas áreas geográficas de Europa como Italia, Alemania, Marruecos; así como en el Sur y Oeste de Europa, África central, América del Norte (New Jersey, México), Chile, Argentina y Brasil.

Morfológicamente, los pichodontos se caracterizan por un cuerpo profundo y lateralmente comprimido, así como por un aparato mandibular altamente especializado asociado con hábitos alimenticios durofágicos (Kriwet, 2001b, 2005; Poyato-Ariza, 2005). Habitaban ambientes poco profundos, cerca de arrecifes (Martín-Abad & Poyato-Ariza, 2013; Marramá et al., 2016; Ebert et al., 2023) y algunos habitaban aguas abiertas con una vida pelágica (Kriwet & Schmitz, 2005). Aunque Poyato-Ariza et al., en 1998 indicaron que también vivieron en ambientes lacustres, por su presencia en la localidad Las Hoyas (Cretácico Inferior) de España.

Dentro de este orden, la familia Pycnodontidae representa el clado más derivado y diverso, con al menos 26 géneros descritos (Ebert, 2019). Sus integrantes presentan características diagnósticas particulares, como la reducción de la escamación corporal (Ebert, 2019) y la presencia de un proceso parietal en forma de cepillo, estructura relacionada con la musculatura y la conexión cráneo-corporal (Ebert, 2019; Cawley & Kriwet, 2019). Dentro de esta familia, la subfamilia Nursallinae es de especial interés sistemático debido a la diversidad morfológica de sus representantes y a la incertidumbre existente sobre sus relaciones filogenéticas (Poyato-Ariza & Wenz, 2002; Capasso, 2023).

En México, los Pycnodontidae han sido reportados en diversas localidades cretácicas, entre ellas “La Cantera” (Turoniano: 94 Ma), de Xilitla San Luis Potosí, de la Formación Agua Nueva, cuyo rango estratigráfico comprende del Cenomaniano al Turoniano, ha proporcionado numerosos ejemplares de la familia. Este intervalo de edad coincide con el periodo de mayor diversificación del grupo

Revisiones preliminares del material proveniente de esta localidad han evidenciado una notable variación morfológica en estructuras craneales, dentales y postcraneales, así como diferencias de tamaño entre los ejemplares, lo que sugiere la posible presencia de múltiples especies dentro del mismo grupo taxonómico. En este contexto, un estudio sistemático detallado resulta fundamental para determinar la identidad taxonómica de los ejemplares, así como para establecer sus relaciones filogenéticas con otros miembros de la familia.

## ANTECEDENTES DE ESTUDIO

El orden de los Pycnodontiformes fue reconocido en la descripción de Agassiz (1833-44) en “*la famille des pycnodontes*”. El nombre como tal fue propuesto por Berg en 1937 y en 1940 el mismo autor da un pequeño diagnóstico y una disposición familiar reconociéndolos como un grupo monofilético. Lehman (1996: 170-181) presentó un relato muy exhaustivo, con todos los géneros conocidos en la época, incluyendo su distribución geográfica y temporal.

Sin embargo, estos estudios comenzaron con clasificaciones particulares (ej. *Coelodus toncoensis* Benedetto & Sánchez, 1971 y 1972; *Brembodus ridens* Tintori, 1981; *Coelodus subdiscus* Wenz 1989 y; *Tepexichthys aranguthyrorum* Applegate, 1992) y aspectos como su distribución y ecología fueron descritos en términos muy generales por Schaeffer (1970). Fue hasta algunos años después (Nursall, 1996a) que esos aspectos se estudiaron de forma más detallada. Posteriormente el mismo autor publicó las primeras revisiones sobre la filogenia de los Pycnodontiformes y su bauplan (Nursall, 1996b; 1999b).

Poyato-Ariza et al. (1998) revisaron las implicaciones ambientales de los Pycnodontiformes y los coelacantos mediante estudios paleogeográficos, estratigráficos, sedimentológicos, tafonómicos y paleoecológicos de los depósitos de la localidad Las Hoyas de España. Los autores propusieron un ambiente lacustre, modificando el pensamiento común respecto a que los ambientes de los Pycnodontiformes eran únicamente marinos arrecifales.

A pesar de que las descripciones y determinaciones de nuevos géneros y especies de pycnodontes continuaron (ej. *Coelodus subdiscus* Wenz 1989, Kriwet et al., 1999; *Anomoeodus nursalli* Kriwet, 1999) no se habían realizado análisis filogenéticos, puesto que las hipótesis obtenidas en el estudio de Nursall (1996a) estaban basadas en las sinapomorfias propuestas, pero no incluía un análisis cladístico sensu stricto. Fue hasta el año 2002 que Poyato-Ariza & Wenz realizaron un estudio filogenético y definieron familias y géneros que Nursall (1996a) había catalogado como *incertae sedis*, además de proponer una lista de caracteres con

todos los géneros y especies conocidos hasta ese momento, dicha lista fue un punto de partida y la base de muchos de los análisis que se realizan hoy en día.

Por otra parte, Kriwet (2001) analizó la paleobiogeografía de los pichodontos y argumentó que los factores que determinaron su distribución fueron la dispersión y no la vicarianza como se había sugerido.

La lista de caracteres del análisis de Poyato-Ariza & Wenz (2002) fue modificada por los mismos autores en 2004 y se añadió el grupo de *Turbomesodon*. Los estados de carácter fueron repolarizados usando como grupo externo a otros Pycnodontiformes basales que para ese tiempo eran los más antiguos y mejor preservados: *Mesturus*, *Gyrodus* y *Macromesodon* (formalmente *Eomesodon* y *Apomesodon*). Esta lista de caracteres del 2004 fue modificada nuevamente y se añadieron dos caracteres nuevos. Además, se añadieron y modificaron nuevos estados de carácter para incluir a una especie nueva para ese momento, *Akromystax tilmachiton* (Poyato-Ariza & Wenz, 2005).

Kriwet (2005) presentó un estudio riguroso acerca del esqueleto y dentición de los Pycnodontiformes, en el que realizó un análisis cladístico utilizando los mismos caracteres propuestos por Poyato-Ariza & Wenz (2002, 2003, 2004) obteniendo resultados similares a los autores anteriores y describiendo cada característica y variación intraespecífica e intragenérica en la morfología y dentición.

Poyato-Ariza (2005) estudió la variación morfológica, plasticidad ecomorfológica y la historia evolutiva de los Pycnodontiformes. Además de esclarecer distintos términos mal utilizados en estos peces, propuso la primera causa de su extinción: la ocurrencia y competencia con los teleósteos, además de su incapacidad de cambiar a estrategias de alimentación primaria durante su historia evolutiva.

Machado & Brito (2006) describieron el género *Potiguara* y añadieron a los géneros *Iemanja* y *Neoproschinetes* en un análisis filogenético, con la lista de caracteres y codificaciones de Poyato-Ariza & Wenz (2004).

Martín-Abad & Poyato-Ariza (2013b) realizaron un análisis comparativo del registro fósil entre los Amiiformes y los Pycnodontiformes, donde utilizaron un enfoque ecomorfológico para determinar la diversidad y disparidad de ambos grupos con respecto a los Teleósteos (Figura 1). Posteriormente, emplearon un enfoque paleobiogeográfico más detallado que el propuesto por Kriwet (2001) y establecieron patrones históricos de distribución de los Pycnodontiformes y Amiiformes en el contexto del movimiento de las placas tectónicas (2013a), compararon sus historias biogeográficas y determinaron los eventos de dispersión, radiación y vicarianza que afectaron a cada grupo (Figura 2).

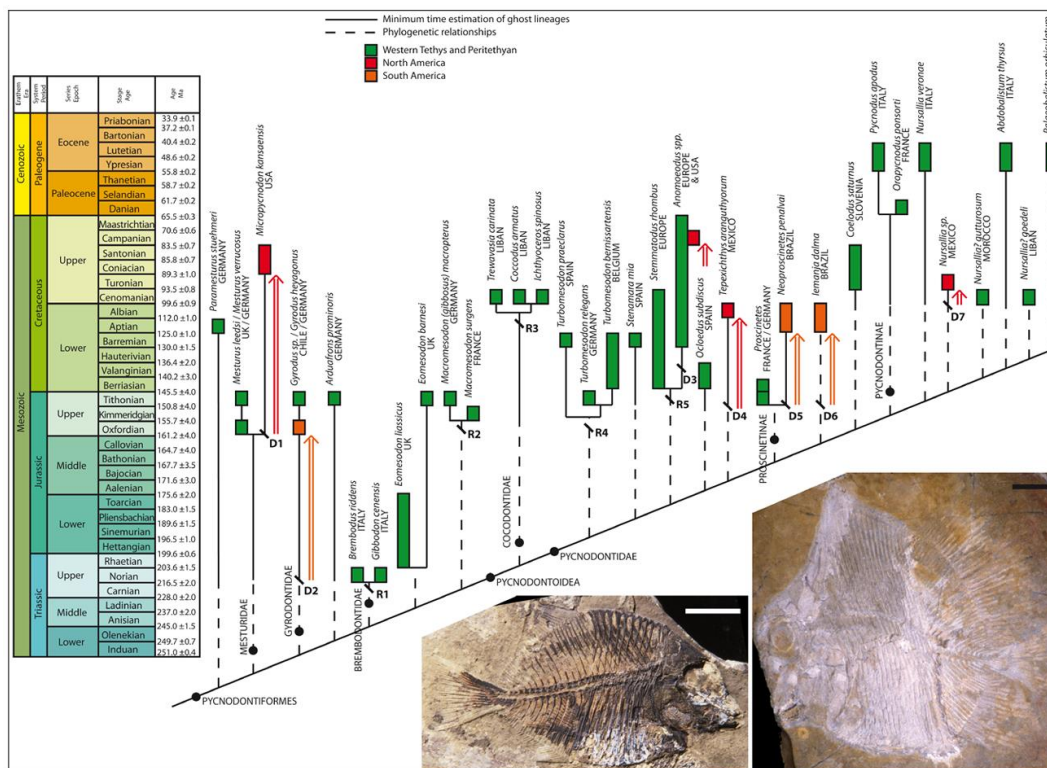


Figura 1. Cladograma que muestra las interrelaciones de los Pycnodontiformes, las flechas y la letra D indican eventos de dispersión (1 a 4 eventos); la letra R indican eventos de radiación (1 a 6 eventos). Obtenida de Poyato-Ariza y Martín-Abad (2013b).

Ebert (2013, 2016) estudió los pycnodontos de Francia y Alemania, reestructuró al género *Proscinetes* (Ebert, 2013) y propuso el nuevo género *Turboscinetes* (Ebert, 2016); con este último, que es uno de los grupos de pycnodontos más basales y mejor conocidos, modificó la lista de caracteres

propuesta por Poyato-Ariza & Wenz (2004), añadió estados de carácter y propuso tres nuevos caracteres, para ser aplicados únicamente en la familia Pycnodontidae.

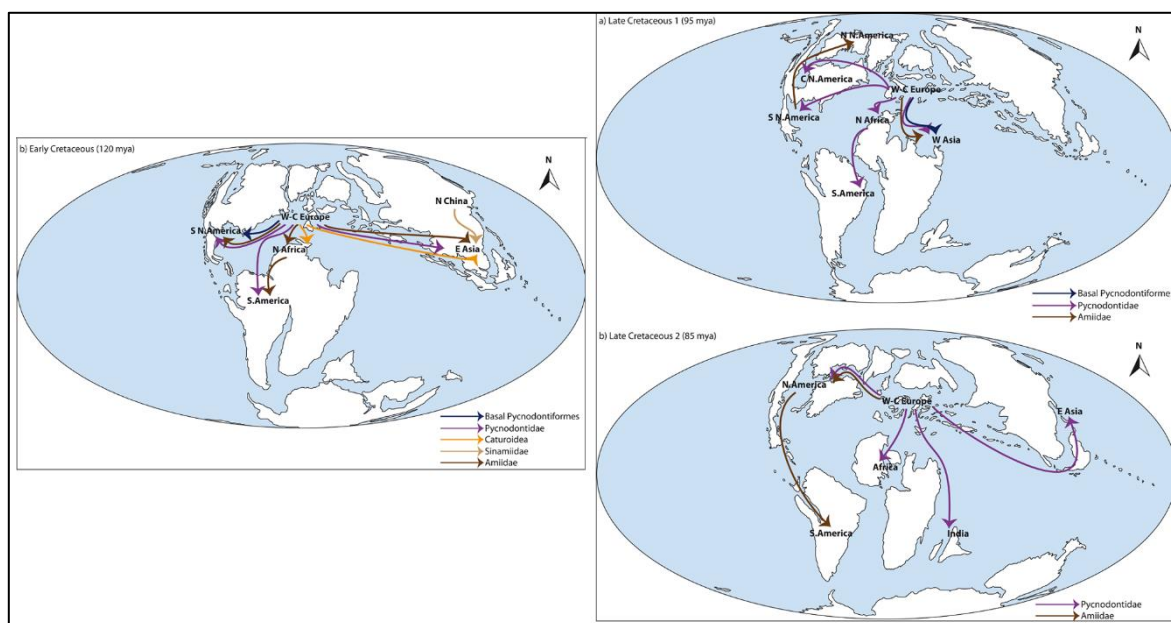


Figura 2. Mapas paleocosteros de la Tierra que muestran la distribución de Pycnodontiformes. Obtenido de Poyato-Ariza y Martín-Abad (2013b).

Poyato-Ariza (2015) realizó un estudio filogenético del orden de los Pycnodontiformes con respecto a los actinopterygios (Figura 3), utilizó los caracteres propuestos por Poyato-Ariza & Wenz (2002, 2003, 2004, 2005), ubicando así al orden Pycnodontiforme en la subclase Neopterygii, pero como grupo hermano de Halecostomi. Esta última afirmación era motivo de debate, puesto que primero se les ubicaba dentro de Actinopterygii (Berg, 1940) y después se les ubicó como grupo hermano de Teleostei (ej. Bavarria, 1993; Nursall, 1996b; Nursall, 2010; Taverne & Capasso, 2013), pero otros autores mencionaron que la relación aún no era clara (ej. Arratia, 2001).

Vullo et al. (2017) describieron una familia nueva, Serrasalmimidae y la especie *Serrasalmimus secans*; además reiteraron que los Pycnodontiformes no son un grupo hermano de los Teleostei como se proponía comúnmente, pero tenían una posición basal entre los Neopterygii. Actualmente, se les menciona como un grupo de neopterygios basales *incertae sedis* (Martín-Abad & Poyato-Ariza, 2013; Arratia, 2019). Esta especie fue estudiada más tarde por Matsui & Kimura (2022) y

encontraron un modo vertical de reemplazo dental con implantación tecodonta, característica que se creía exclusiva de mamíferos, lo que refleja un desarrollo en la morfología dental carnívora convergente a pesar de ser de ecosistemas separados y una ocupación simultánea de nichos tróficos superiores vacantes en reinos marino-terrestre.

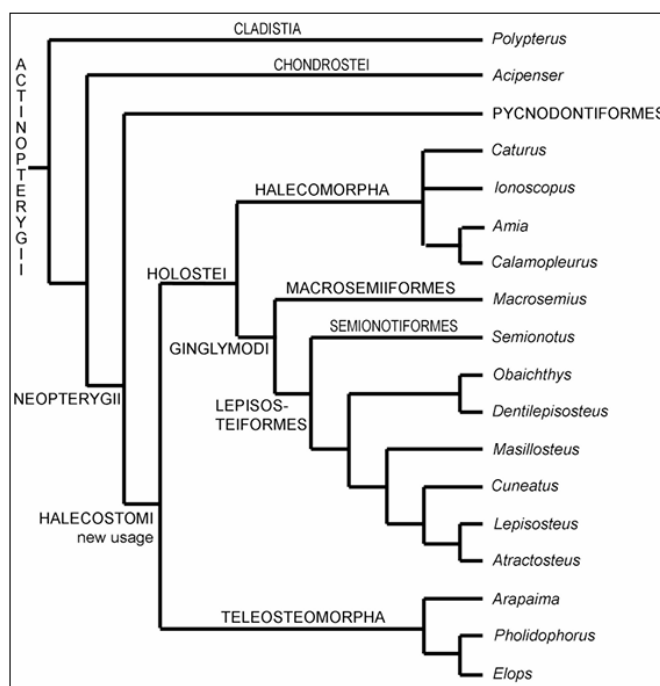


Figura 3. Relaciones filogenéticas del orden Pycnodontiformes. Tomado de Poyato-Ariza (2015).

Ebert (2019) describió el nuevo género *Thiollierepynodus* (Figura 4) y con ello realizó un nuevo análisis filogenético, añadió tres nuevos caracteres a la lista original de Poyato-Ariza & Wenz (2002), descartó algunos caracteres y añadió o modificó estados de carácter que habían sido incluidos y recodificados por Kölb-Ebert et al. (2018).

Cayley et al. (2020) describieron a la especie *Njoerdichthys dyckerhoff* y, además del análisis filogenético, establecieron los patrones de distribución de los Pycnodontiformes desde el Cretácico Inferior hasta el Superior, así como las condiciones ambientales que causaban esas distribuciones.

Ebert et al. (2023) estudiaron a los Pycnodontiformes como presa, explorando su nicho ecológico y su papel en la red trófica, restos de pycnodontos fueron encontrados en coprolitos y en el contenido estomacal de depredadores, también se encontraron evidencias de mordiscos en aletas y cuerpo, y especímenes parcialmente consumidos por carroñeros.

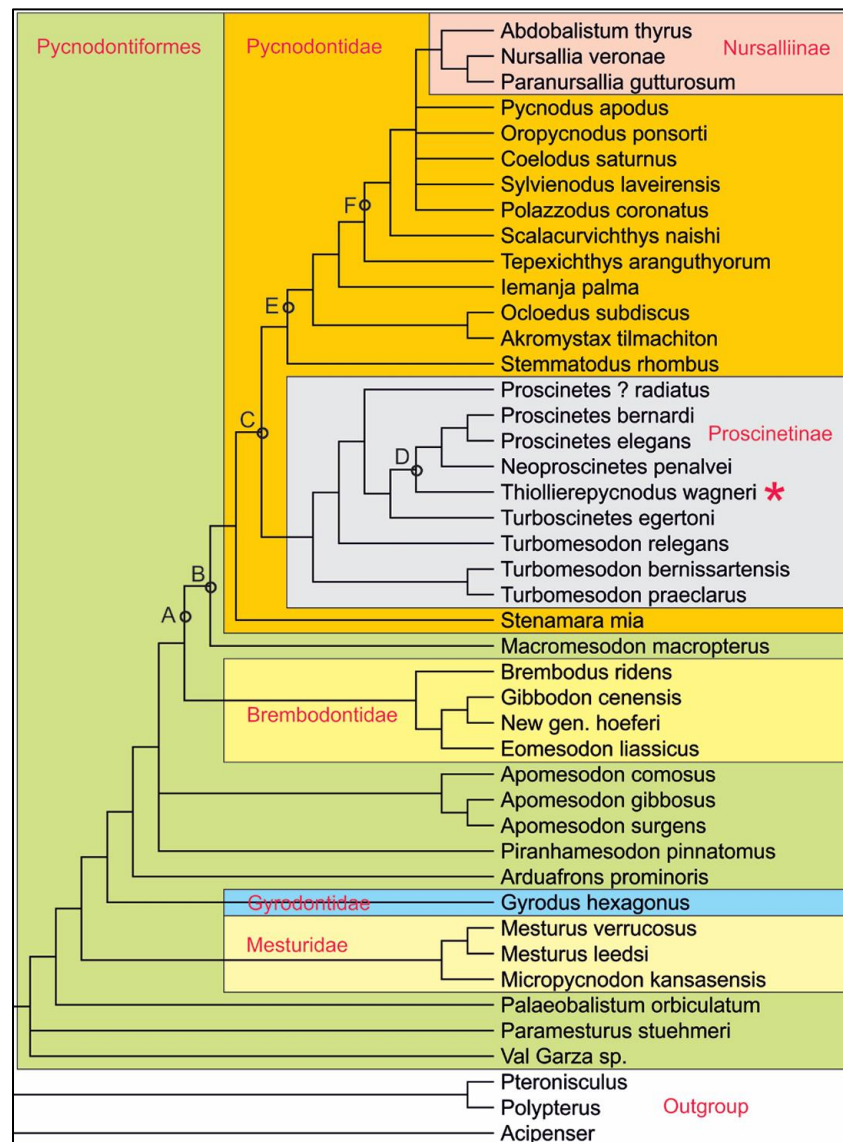


Figura 4. Relaciones filogenéticas al interior de Pycnodontiformes. Tomado de Ebert (2019).

En estudios más recientes, Capasso et al. (2024a, 2024b) identificaron paleopatologías dentales y corporales en especies con rango estratigráfico del Triásico al Eoceno como: anomalías congénitas (con atrofias e hipertrofias),

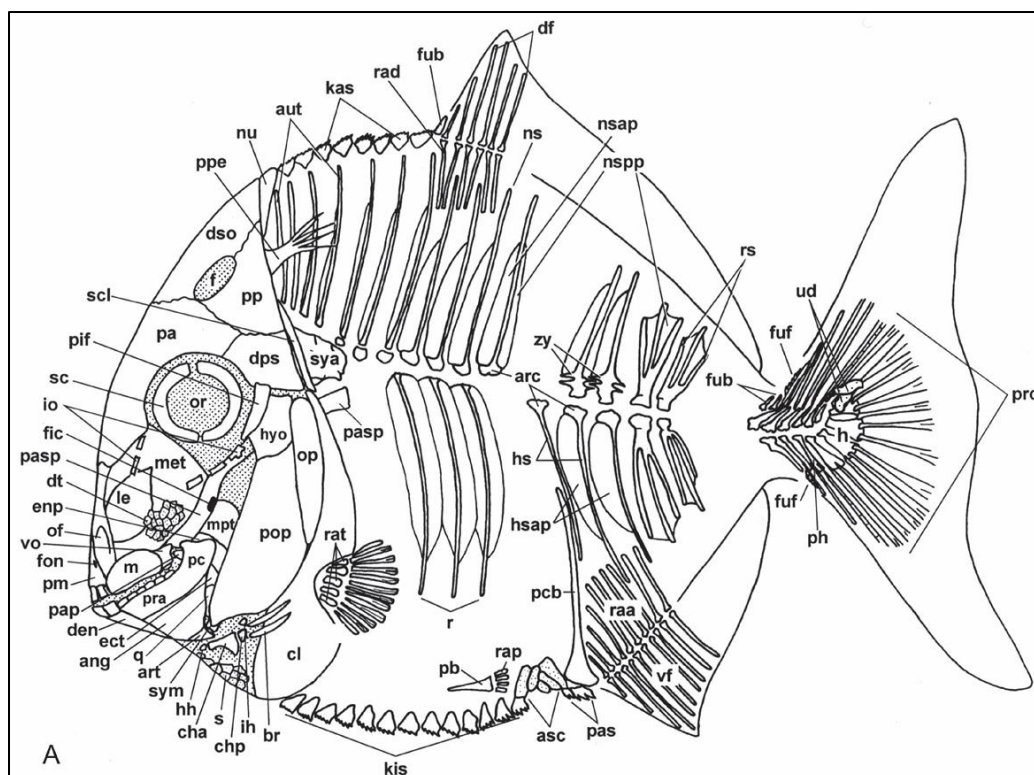
traumas (fracturas), evidencias de envejecimiento y e incluso posibles tumores. En la sección dental identificaron anomalías en número (hipodontia e hiperodontia) y volumen (microdontia y macrodontia), así como anomalías en la forma y posición.

Capasso & Witzmann (2025) realizaron un estudio sobre los atavismos presentes en Pycnodontomorpha, tema presentado por Regan (1923) sobre los “Palaeopterygii” (actinopterigios no neopterigios) pues recientemente se dieron a notar anomalías existentes en los radios y pterigióforos de las aletas dorsal y anal.

El dimorfismo sexual se ha estudiado en los pichodontos por ser especialmente pronunciado y las descripciones podrían revelar que taxones similares actualmente clasificados como especies distintas podrían ser únicamente diferencias entre sexos (Cawley & Kriwet, 2017). El primer caso fue reportado por Capasso et al., (2009) donde la morfología y el número de espinas en la escama de la cresta dorsal en *Nursallia tethysensis* mostraban un posible dimorfismo sexual. El segundo caso se trató en la descripción de la especie *Hensodon spinosus* por Capasso et al. (2010), donde las diferencias en los patrones de los huesos frontales y cuernos entre ejemplares representaron otro presunto dimorfismo sexual.

Un tercer caso de dimorfismo sexual se estudió al describirse un ejemplar de la especie *Pankowskichthys libanicus* por Cawley & Kriwet (2017), cuyas variaciones en cráneo y cintura pélvica no se consideran tan relevantes para tratarse como especie nueva, pero si un posible dimorfismo. Taverne & Capasso (2020) mencionan diferencias sexuales más remarcables en la especie *Pankowskichthys libanicus* que en *Hensodon spinosus*. Un cuarto caso de posible dimorfismo es mencionado por Stinnesbeck et al. (2018) en la especie referida en ese tiempo como “*Nursallia gutturosum*” (ahora *Paranursallia gutturosum*) cuyas diferencias son evidentes, pero fueron vinculadas a un sexo en específico, cuando ese aspecto es difícil de determinar en fósiles. Finalmente, Capasso et al. (2021) encontraron rasgos de dimorfismo sexual en una población de Pycnodontiformes indeterminados del Aptiano en el Líbano, Italia.

Desde el punto de vista anatómico, los picnodontos representan un grupo relativamente uniforme. Se caracterizan por tener un cuerpo profundo, comprimido lateralmente, contorno más o menos redondeado (Kriwet, 2005; Capasso & Cantrell, 2021), una flexión frontal del cráneo en vista de perfil, hocico más o menos prognato, aletas dorsal y anal alargadas ubicadas posteriormente, que junto con la aleta caudale forman un cuerpo hidrodinámico (Kriwet, 2005). La mayoría de picnodontos fósiles son peces de tamaño pequeño a mediano, con una longitud corporal estándar de unos 25 cm o menos, solo se conocen unas pocas formas grandes con una longitud estándar de más de 50 cm (Kriwet, 2005).



El cráneo de los picnodontos se reduce considerablemente en comparación con lo observado en *Ginglymodi*, *Halecomorphi* y teleósteos (Kriwet, 2005). El patrón estándar del cráneo dérmico de los adultos (Figura 5) incluye un dermosupraoccipital impar, frontales (antes mencionados como parietales según

Kriwet, 2005) bien desarrollados, dermopterosfenóticos (huesos compuestos o fusionados), preopérculo hipertrofiado, subopérculo e interopérculo ausentes, opérculo reducido e infraorbitales posteriores (Poyato-Ariza & Wenz, 2002; Kriwet, 2005). Además, muestran un mesetmoides en forma de T en sección transversal, proceso premaxilar largo y superficial, así como una sínfisis mandibular larga y robusta (Poyato-Ariza & Wenz, 2002).

Aunque la dentadura de los Pycnodontiformes ha sido considerada como única por varios autores en el sentido de que el set de dientes dado en un individuo es el resultado de una generación dental individual (Capasso, 2023). Características como la dentadura polifiodonta presente en los pycnodontos (Capasso, 2021c), el reemplazamiento dental (Collins & Underwood, 2021), fases de maduración dental de joven a adulto (Capasso, 2023) y paleopatologías dentales (Capasso et al., 2024a) han causado que la identificación y clasificación de especies, únicamente por baterías dentales, sea puesta en duda y debe ser realizada con mayor precaución.

Una característica anatómica común en todos los Pycnodontiformes, desde los más arcaicos (Gyrodontidae) hasta los más antiguos (Brembodidae), es una órbita grande (Figura 5; Capasso, 2021a). Esta condición es más pronunciada en los individuos jóvenes, debido a una ligera atenuación al alcanzar la fase adulta, hasta el punto de que los jóvenes de algunas especies tienen el aspecto de peces nocturnos, con ojos que incluso se extienden desde las órbitas óseas (Pankhurst & Montgomery, 1990; Capasso, 2021a).

En contraste con otros neopterigios, los Pycnodontiformes carecen de supra- y suborbitales, rostrales, supramaxilas, subopérculo, interopérculo, huesos gulares y posttemporales (Kriwet, 2005). Los elementos endocraneales de los pycnodontos están menos osificados que los de otros neopterigios. La preservación del endocráneo es escasa en la mayoría de los especímenes y solo algunos elementos parecen ser consistentes en todo el orden (Kriwet, 2005). Poseen un gran hueso mesetmoides medial, un supraótico y orbitopteroides impares, y exoccipitales, proóticos, pteróticos, esfenóticos y epioccipitales (Kriwet, 2005).

## Características generales de la familia Pycnodontidae Agassiz, 1833

La familia Pycnodontidae constituye una de las familias de Pycnodontiformes más derivada y diversa, pues incluye a más de la mitad de los géneros de pycnodontes descritos basados en especímenes completos (Poyato-Ariza & Wenz, 2002). Se subdivide en tres subfamilias: Proscinetinae (Gisl, 1848), Pycnodontinae (Agassiz, 1833) y Nursallinae (Blot, 1987). Las subfamilias Pycnodontinae y Nursallinae son las más especializadas de la familia Pycnodontidae (Poyato-Ariza & Wenz, 2002).

### - Caracteres diagnósticos de la familia Pycnodontidae Agassiz, 1833

El carácter más relevante que define a esta familia es la presencia de un proceso parietal en forma de cepillo (Figura 6), propuesta por Nursall (1996b) y tomada como un carácter diagnóstico por Poyato-Ariza & Wenz (2002).

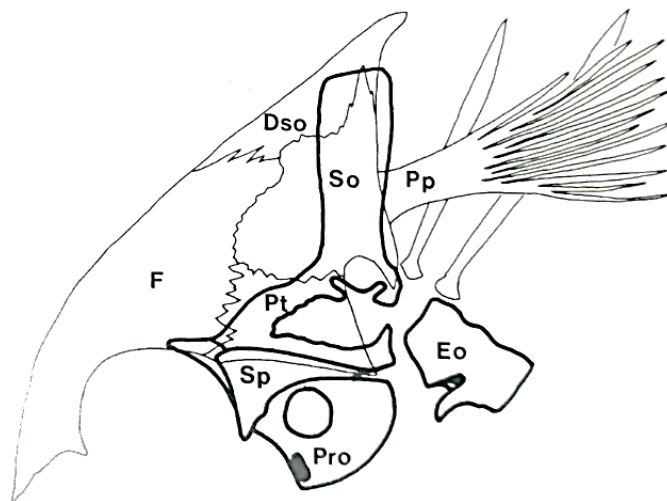


Figura 6. Estructuras endocraniales y proceso parietal en forma de cepillo típico de la familia Pycnodontidae. Tomado de Nursall (1996b). Abreviaturas: **Dso**, dermasupraoccipital; **F**, (frontal según la nomenclatura tradicional, también llamado parietal por Kriwet, 2005); **Pp**, postparietal (al final de este hueso se encuentra el proceso Postparietal en forma de cepillo); **So**, Supraótico; **Pt**, posttemporal; **Sp**, esfenótico; **Pro**, Proótico; **Eo**, exoccipital.

Además, se consideran características diagnósticas la presencia de escamas incompletamente osificadas, al menos en la región dorsal y abdominal del cuerpo (Figura 7; peltate y clatrate según Nursall, 1996b); el infraorbital más posterior está agrandado y con ornamentación presente, espinas en cada escama de la quilla

ventral en contacto entre sí y un dermohiomandibular presente (Poyato-Ariza & Wenz, 2002); aletas dorsal y anal fuertemente falcadas, y aleta caudal bifurcada, con una convexidad baja en el centro (Nursall, 1996b).

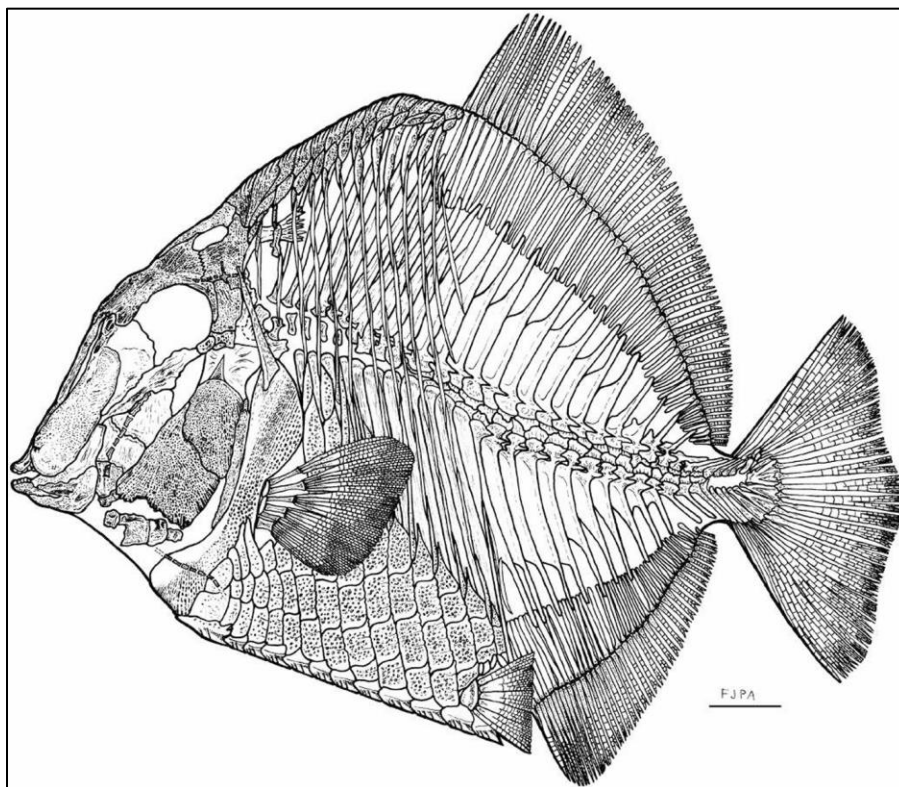


Figura 7. Reconstrucción de *Akromystax tilmachiton* en la que se muestra el bauplan típico de los Pycnodontiformes. Tomado de Poyato-Ariza & Wenz (2005).

- **Caracteres diagnósticos de la subfamilia Nursallinae Blot, 1987**

Nursallinae aparece en el Cenomaniano (Cretácico Superior) y se extingue en el Ypresiano (Eoceno), sobreviviendo a la gran extinción masiva del tránsito Cretácico–Paleógeno (Capasso 2021). En Nursalliinae, el frontal es curvo y muy ancho, la última espina neural antes de la serie epicordal es vestigial, algunos elementos hipocordales están hipertrofiados y la aleta caudal es vertical (Taverne & Capasso, 2013), además, hay escamas presentes en las regiones caudal y abdominal del cuerpo, y los arcocentros neurales y hemales adyacentes están en contacto complejo a hipercomplejo (Poyato-Ariza & Wenz, 2002).

## Registro de peces de la familia Pycnodontidae en México

El registro de peces de la familia Pycnodontidae en México incluye distintos géneros de diferentes edades (Figura 8):

- Cantera Tlayúa de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Albiano; Applegate, 1992; 2001; Espinosa-Arrubarrena y Alvarado-Ortega, 2010): *Tepexichthys aranguthyorum* y *Neoproscinetes*.
- Cerro de la Virgen (Cretácico inferior), Tlaxiaco-Oaxaca, sin identificar (Alvarado et al., 2011).
- Cantera El Espinal (Aptiano-Santoniano), Chiapas, sin identificar (Alvarado et al., 2009);
- Cantera San José de Gracia (Turoniano), Molcaxac, Puebla, *Paranursallia gutturosa* (Pacheco-Ordaz et al., 2025).
- Cantera Huehuetla (Turoniano) de Chiapas (Alvarado et al., 2019),
- Vallecillos (Turoniano), Nuevo León (Blanco, 2003; Ifrim et al., 2005, 2010) *Paranursallia gutturosum*.
- Cantera Muhi (Albiano-Cenomaniano), Zimapán, Hidalgo (Carranza-Castañeda & Applegate, 1994; González-Rodríguez et al., 2016)
- Cantera El Rosario (Turoniano-Coniaciano; Stinnesbeck et al., 2005) y Muzquiz, Coahuila (Stinnesbeck et al., 2005), sin identificar.
- En Xilitla, San Luis Potosí (Blanco-Piñón et al., 2006; Galavíz-Hernández & Alvarado-Valdez, 2022), descritas en este estudio.



Figura 8. Localidades cretácicas de México. Modificada de Ponce-Bustos & Alvarado-Valdez (2023).

## JUSTIFICACIÓN

Los Pycnodontiformes constituyen uno de los linajes más especializados y ecológicamente exitosos durante el Mesozoico, con una amplia distribución paleogeográfica y una notable diversificación morfológica. Estas características los convierten en un grupo clave para comprender los procesos evolutivos de los vertebrados marinos en ecosistemas tropicales del pasado. Sin embargo, a pesar de su relevancia, el conocimiento sobre la diversidad taxonómica y las relaciones filogenéticas de los Pycnodontiformes en América, y particularmente en México, permanece limitado y fragmentario en comparación con registros clásicos de Europa, África del Norte y Medio Oriente. Esta situación se ve agravada por la escasez de ejemplares completos bien preservados, lo que ha ocasionado que algunas descripciones previas presenten caracteres ambiguos y, en consecuencia, problemas en la clasificación del grupo. México posee depósitos marinos del Cretácico Superior con un alto potencial para contribuir al conocimiento sistemático de los Pycnodontiformes, entre los que destaca la Formación Agua Nueva y, en particular, la localidad conocida como “La Cantera” en Xilitla, San Luis Potosí, la cual constituye un depósito marino de gran importancia debido a su preservación y a la diversidad de vertebrados que contiene. Por lo tanto, el análisis morfológico detallado y la evaluación filogenética de los ejemplares provenientes de la localidad adquieren relevancia científica, ya que permiten establecer con mayor precisión su identidad taxonómica y proponer hipótesis sobre sus relaciones evolutivas dentro de los Pycnodontiformes. De esta manera, el presente estudio contribuye a fortalecer el conocimiento sistemático del grupo en México y a mejorar su integración dentro del marco evolutivo global de los vertebrados marinos mesozoicos, reduciendo los sesgos geográficos existentes en el conocimiento del grupo.

## **OBJETIVO GENERAL**

Realizar el estudio sistemático de los Pycnodontiformes de la localidad “La Cantera”, Xilitla (Turoniano), San Luis Potosí, mediante la caracterización morfológica y la evaluación de sus relaciones filogenéticas para establecer su identidad taxonómica y su posición filogenética dentro del grupo, lo que incrementará el conocimiento del taxón en México y en el mundo.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Caracterizar anatómicamente a los ejemplares de Pycnodontiformes provenientes de la localidad “La Cantera”, mediante la descripción detallada de sus estructuras morfológicas, para establecer su identidad taxonómica.
- Evaluar las relaciones filogenéticas de los taxones identificados mediante un análisis cladístico comparativo con otros representantes del grupo, para proponer una hipótesis de relaciones evolutivas.

## ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se ubica en la cabecera municipal de Xilitla, en la porción sureste del estado de San Luis Potosí, aproximadamente a 370 km de la capital potosina. Geográficamente, “La Cantera” se sitúa entre las coordenadas  $21^{\circ}23'19.88''$  latitud Norte y  $98^{\circ}59'48.61''$  longitud Oeste (Figura 9).

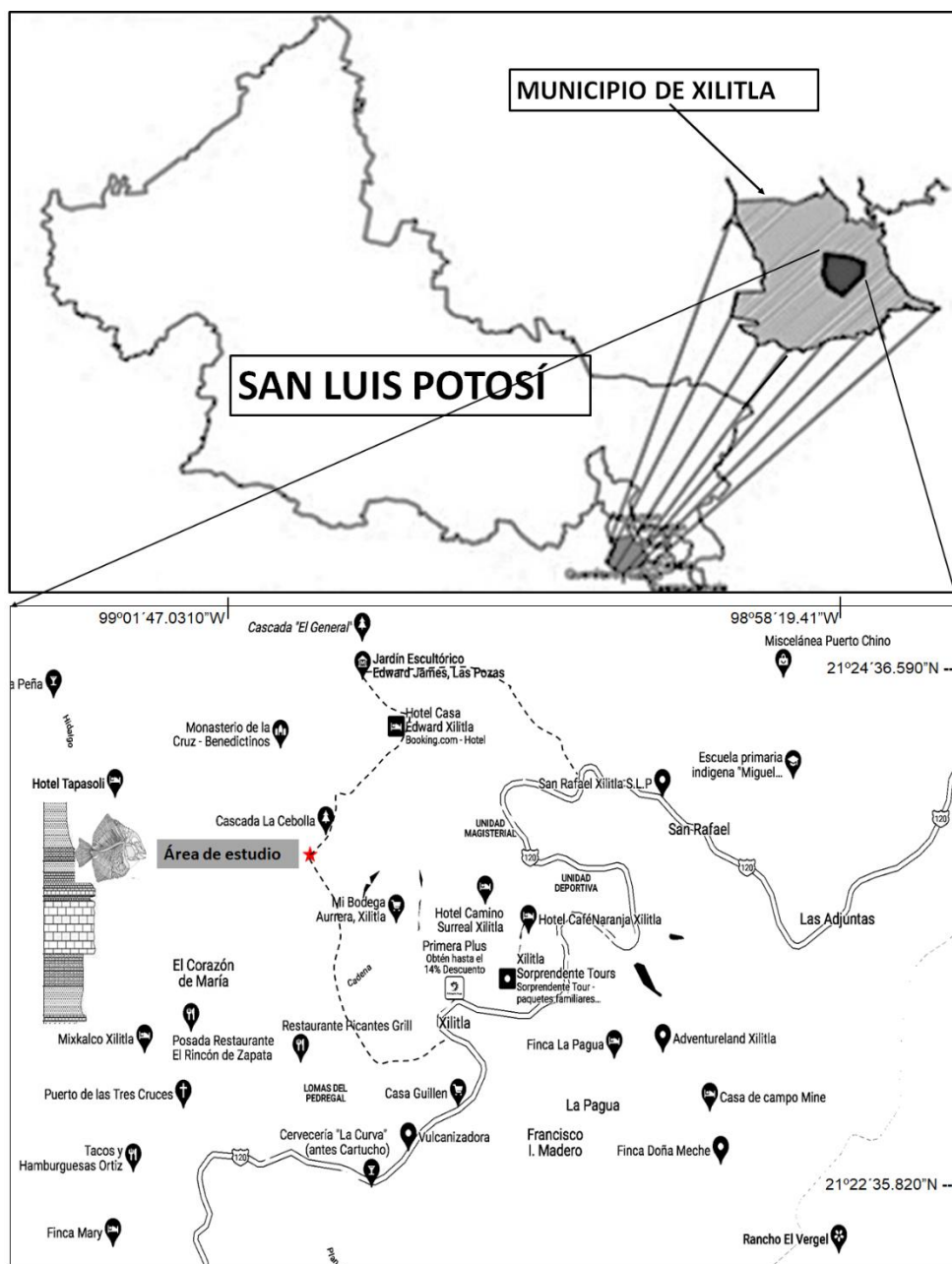


Figura 9. Mapa de localización de la zona de estudio (Tomado de Ponce-Bustos & Alvarado-Valdez, 2023).

Figura 10. Mapa geológico del área de estudio y sus alrededores. Tomado de Coronado-Coronado & Alvarado-Valdez (2021).

En los primeros estudios sobre su contenido paleontológico, se registraron algunas escamas y dientes de peces (*Ptychodus mortoni*, *Xiphactinus molossus* y *Ichthyodectes* sp.; Maldonado-Koerdell 1956), así como foraminíferos de los géneros *Heterohelix* y *Phitonella* (Carrillo-Bravo, 1971); otros foraminíferos, calciesferas, radiolarios y algunos fragmentos de moluscos, ostrácodos y fragmentos de cefalópodos (Ice & McNulty, 1980). Pemex (1988) reportó macrofaunas de *Inoceramus*, *Phylloceras*, *Mantelliceras* y microfaunas de *Rotalipora*, *Hedbergella*, *Pithonella*, *Calciesphaerula*, *Stomiosphaera*, *Marginotruncana*, *Whiteinella*, *Globotruncana* y *Dicarinella*. Seibetz & Buitrón (1988) reportaron la presencia de cefalópodos del género *Mammites* y moluscos del género *Inoceramus* (*Mytiloides*); mientras que Blanco-Piñón et al. (2006, 2014a, 2014b) reportaron *Enchodus* sp., *Tselfatia* sp., *Rhynchodercetis* sp., elementos de Pycnodontiformes, vértebras y escamas de Ichthyodectiformes y dientes de tiburón, así como evidencias petrográficas de estructuras de origen algal/bacteriano.

La edad de la Formación Agua Nueva en Xilitla se ha documentado como Cenomaniano (tardío)-Turoniano (temprano) tanto por datación absoluta con circones concordantes (Núñez-Useche et al., 2016) como datación relativa (Carrillo-Bravo, 1971; Ontiveros-Tarango, 1973; López-Ramos, 1979; Seibertz & Buitrón, 1988; PEMEX, 1988; Omaña, 2011; Omaña et al., 2013; Blanco et al., 2014b; Coronado-Coronado & Alvarado-Valdez, 2021), determinándose en ambos casos una edad de  $94.1 \pm 1.6$  Ma.

Carrillo-Bravo (1971) señaló que la alternancia rítmica de lutita y caliza arcillosa sugiere el depósito de la Formación Agua Nueva en condiciones inestables, en un ambiente nerítico, cerca de una fuente de material terrígeno.

Padilla & Sánchez (1978) sugirieron que dicha unidad representa un ambiente de depósito marino normal intranerítico y que la profundidad de los mares durante el Turoniano era mayor hacia el este-noreste en donde se depositó la unidad.

PEMEX (1988) interpreta que estos sedimentos se depositaron en ambientes que varían de plataforma externa a cuenca; y que la presencia de material

bentónico, indica el vulcanismo contemporáneo del lado Pacífico correspondiente al arco magmático, reflejo de la subducción de las Placas de Farallón bajo la de la América del Norte.

En la localidad “La Cantera” de Xilitla se ha encontrado una gran diversidad de organismos (Figura 11), que comprende peces como Pachyrizodontiformes, Tselfatiiformes, Pycnodontiformes y Clupeiformes (Blanco-Piñón et al., 2006; Galaviz-Hernández & Alvarado-Valdez, 2021), así como tiburones del orden Lamniformes (Salazar-Macías & Alvarado-Valdez, 2021) e invertebrados del phylum Mollusca: ammonites de los cuales destacan *Vascoceras* sp. (Nagm et al., 2010), *Watinoceras devonense* (Wright & Kennedy, 1981), *Mammites nodosoides* (Heim, 1940); de la clase Pelecipoda como *Inoceramus labiatus* (Seibertz & Sánchez, 1987) y foraminíferos tales como *Rotalisphora cushmani* (Morrow, 1934) y *Heterohelix helvética* (Premoli Silva & Sliter, 1994), y en algunos horizontes se ha reportado la presencia de icnofauna *Thalassinoides* (Seibertz & Buitrón, 1988; Coronado-Coronado & Alvarado-Valdez, 2021).

Blanco-Piñón et al. (2008) mencionan que el grado de preservación que presentan los fósiles es un indicador de que la Formación Agua Nueva se depositó en condiciones anóxicas y disóxicas. Esto se respalda por la presencia del foraminífero *Heterohelix helvética* y del microfósil *Rotalisphora cushmani*, indicadores de los límites del evento anóxico (Ponce-Bustos & Alvarado-Valdez; Figura 11).

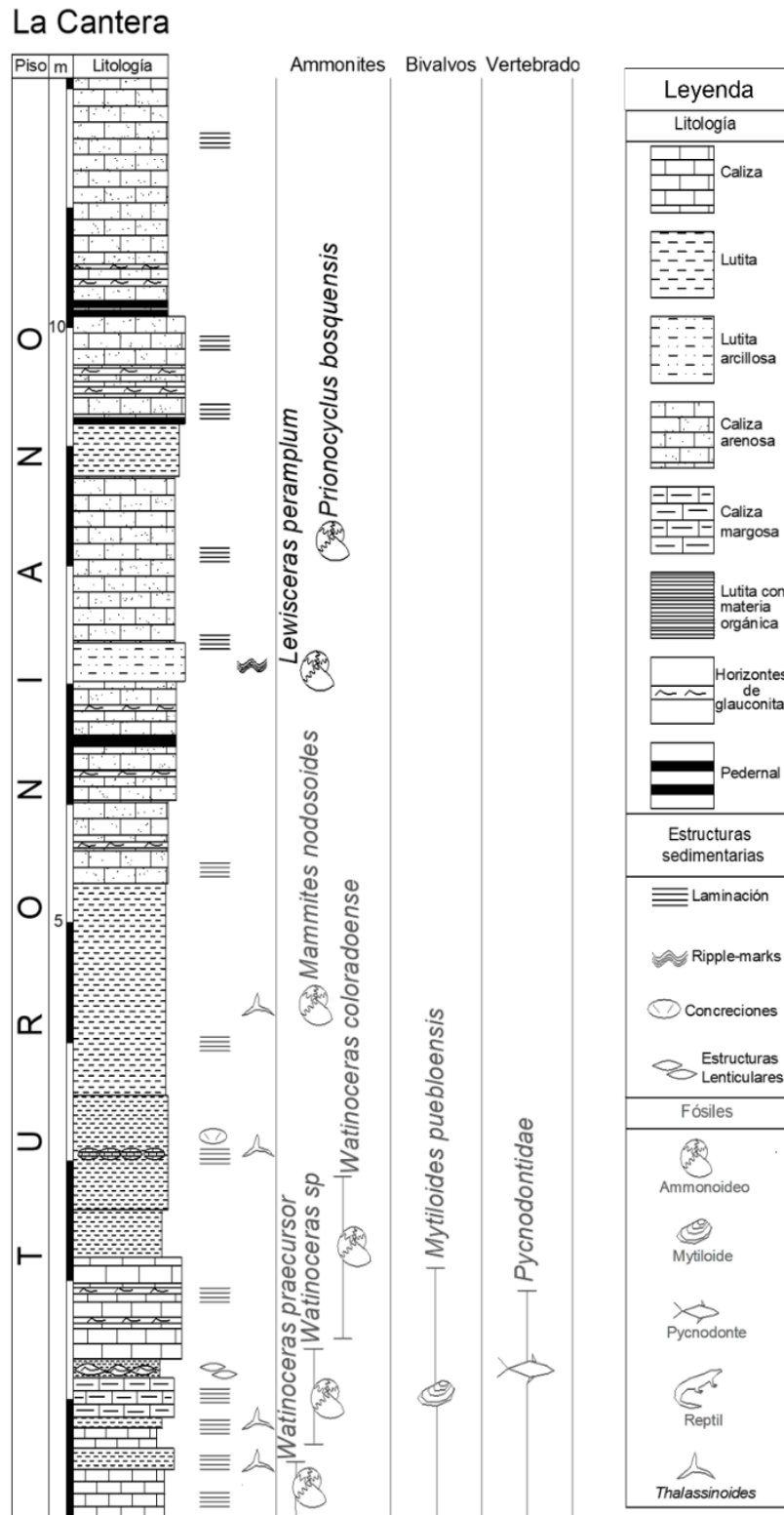


Figura 11. Perfil estratigráfico de la localidad “La Cantera” en Xilitla, San Luis Potosí (Tomado de Ponce-Bustos & Alvarado-Valdez, 2023).

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 59 ejemplares recuperados de la localidad “La Cantera” en Xilitla, San Luis Potosí, depositados en el Laboratorio de Paleontología de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí (UASLP). Constan en 14 ejemplares completos (cinco con sus contrapartes negativas), siete ejemplares jóvenes (solo uno tiene contraparte negativa), 25 ejemplares que constan de cráneos con dientes (cinco con contrapartes negativas), partes del esqueleto caudal, costillas y/o aletas. La mayoría se preserva en buen estado para observar sus características diagnósticas; sin embargo, algunos se encuentran un poco recubiertos por una matriz margosa (lutita calcárea) de poco espesor. Los ejemplares conformados por elementos sueltos (partes de aletas y costillas) se contaron solo por cuestiones de abundancia, pues no tienen un estado de preservación de utilidad para la identificación taxonómica.

La mayoría de los Pycnodontiformes estudiados presentan una longitud total de 80mm a 250 mm. Algunos ejemplares muestran desarticulación y/o fragmentación parcial, lo cual impide obtener la longitud total correcta. Se realizó la toma de datos merísticos como conteo de radios, dientes y medición de longitudes (Anexo 3). Todos los ejemplares presentan un aplanamiento en sentido lateral a consecuencia de la compactación del sedimento y se disponen de manera paralela al plano de estratificación.

### Material examinado

Las especies utilizadas para la comparación y análisis filogenético pertenecen a la familia Pycnodontidae (exceptuando a las utilizadas como grupo externo) y se enlistan a continuación.

**Abreviaturas institucionales:** **LP-PX**, Laboratorio de Paleontología-Proyecto Xilitla; **MUDE**, Museo del Desierto; **UASLP**, Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

Ejemplares estudiados: LPPX01, LPPX07, LPPX08, LPPX09, LPPX10, LPPX14, LPPX15, LPPX16, LPPX17, LPPX18, LPPX19, LPPX20, LPPX21,

LPPX22, LPPX23, LPPX25, LPPX26, LPPX28, LPPX29, LPPX30, LPPX31, LPPX32, LPPX33, LPPX34, LPPX35, LPPX36, LPPX37, LPPX38, LPPX41, LPPX42, LPPX44, LPPX45, LPPX46, LPPX47, LPPX48, LPPX49, LPPX50, LPPX51, LPPX52, LPPX53, LPPX54, LPPX55, LPPX56, LPPX57, LPPX58, LPPX59.

Ejemplares revisados en el Museo del Desierto: MUDE-S42, MUDE-S47, MUDE-902, MUDE-K38, MUDE-CPC-523, MUDE-39A, MUDE-S49, MUDE-906, MUDE-X10, MUDE-118AB, MUDE-141A, MUDE-VIII32, MUDE-VCI-176, MUDE-S38, MUDE-CPC-XX6, MUDE-XX8, MUDE-VXX, MUDE-922, MUDE-S37, MUDE-220, MUDE-905, MUDE-CPC-428.

Especies utilizadas para comparación: *Gyrodus hexagonus*, *Mesturus verrucosus*, *Mesturus leedsi*, *Abdopalistum thyrus*, *Njoerdichthys dyckerhoff*, *Nursallia veronae*, *Paranursallia gutturosum*, *Pycnodus apodus*, *Oropycnodus ponsorti*, *Coelodus Saturnus*, *Sylvienodus laveirensis*, *Polazzodus coronatus*, *Scalacurvichthys naishi*, *Ocloedus subdiscus*, *Tepexichthys aranguthyorum*, *Iemanja palma*, *Stemmatodus rhombus*, *Proscinetes ? radiatus*, *Proscinetes bernardi*, *Proscinetes elegans*, *Proscinetes itieri*, *Neoproscinetes penalvei*, *Thiollierepycnodus wagneri*, *Turboscinetes egertoni*, *Turbomesodon relegans*, *Turbomesodon bernissartensis*, *Turbomesodon praeclarus*, *Akromystax tilmachiton*, *Stenamara mia*, *Palaeopalistum orbiculatum*, *Potiguara rosadoi*, *Rhinopycnodus gabriellae*, *Nursallia tethysensis*, *Paranursallia spinosa*.

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

El estudio taxonómico de los Pycnodontiformes comenzó con la preparación y limpieza de los ejemplares para retirar el sedimento que los cubría parcialmente, con herramientas rotatorias como dremel y exploradores dentales. En algunos casos se usó ácido acético al 10% para eliminar parte del sedimento, con base en el método de Tombs & Rixon (1959). Se tomaron fotografías con cámaras Redmi Note 13 Pro y microscopio digital VHX 7000 Keyence. Se realizaron ilustraciones directamente de los cráneos y elementos óseos con la ayuda de un microscopio estereoscópico con cámara de dibujo marca LEICA con aumentos de 6X y 12X, que

posteriormente fueron digitalizados con el programa de dibujo “Inkscape Open-Source Scalable Vector Graphics Editor” v. 1.02-2.

La descripción anatómica de los ejemplares se realizó a través de la observación directa, al microscopio y con los dibujos obtenidos. Finalmente, se hizo una comparación con ejemplares de literatura especializada (eg. *Nursallia tehtysensis* Capasso et al., 2009 y *Paranursallia spinosa* Taverne et al., 2015), así como los peces Pycnodontiformes de la localidad Vallecillos (Turoniano), Nuevo León depositados en el Museo del Desierto (MUDE) en Saltillo, Coahuila por las edades y condiciones similares de depósito con respecto a Xilitla.

La terminología empleada para las aletas y parte del esqueleto caudal se basa en Poyato-Ariza & Wenz (2002) y Arratia (2008). Para mantener la coherencia con la mayoría de la literatura reciente sobre Pycnodontiformes, se utilizó la terminología de los huesos craneales empleada por Poyato-Ariza & Wenz (2002), siendo el frontal (Fr=parietal) y parietal (Pa=postparietal) los huesos nombrados como en la nomenclatura tradicional; a pesar de que Kriwet (2001b) menciona que el hueso parietal es el hueso dérmico del cráneo llamado frontal en actinopterigios por muchos autores, (p.e. Jollie 1984a, Nursall 1981b, 1989a y Grande & Bemis 1998) pero no es homólogo al frontal de los sarcopterigios (p.e. Schultze & Arsenault 1985, Arratia & Cloutier 1996), aunque corresponde al parietal de los tetrápodos.

### **Análisis filogenético**

Se realizó una recopilación de los caracteres empleados en trabajos previos de los Pycnodontiformes (Poyato-Ariza & Wenz, 2002, 2003, 2004, 2005; Kriwet, 2005; Kölbl-Ebert et al., 2018; Ebert, 2020), para comparar los caracteres y los estados de carácter empleados por los distintos autores, así como la codificación propuesta por cada uno de ellos. Los caracteres que se utilizaron en el análisis fueron los propuestos por Poyato-Ariza & Wenz (2002, 2005), Kölbl-Ebert et al. (2018), Ebert (2019) y Cawley et al. (2020) y se listan en el Anexo 1. La matriz de datos fue construida en el programa Mesquite ver. 3.81 (Maddison & Maddison, 2023) y se presenta en el Anexo 2.

Se seleccionó como grupo externo a los géneros de Pycnodontiformes más basales mejor estudiados: *Gyrodus hexagonus* (Jurásico medio), *Mesturus verrucosus* (Jurásico Superior) y *Mesturus leedsi* (Jurásico), pues el estudio se enfoca en la familia Pycnodontidae, específicamente en sus dos subfamilias, además, estos dos géneros también se tomaron en cuenta en el estudio de Ebert (2019).

Por edad, condiciones de depósito y ambiente, hubo un enfoque mayor en algunas de las especies de la subfamilia Nursallinae, además de agregarse por primera vez en un estudio filogenético a las especies *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa*. Los datos de estos taxones se obtuvieron a partir de las publicaciones de Taverne et al. (2015) y Capasso et al. (2009). Las especies pertenecientes a esta subfamilia que no se tomaron en cuenta por la gran cantidad de datos indeterminados o cuya descripción se basa en elementos aislados como baterías dentales fueron *Nursallia goedeli* (Heckel, 1854), *Paranursallia cavini* (Cooper & Martill, 2020) y *Nursallia flabellatum* (Cope, 1886).

Se obtuvo un total de 104 caracteres y 37 taxones, con base en los trabajos realizados por Poyato-Ariza & Wenz (2002, 2005), Kölbl-Ebert et al. (2018), Ebert (2019) y Cawley et al. (2020), se propuso un nuevo carácter **104** (hueso frontal y parietal en contacto) y seis nuevos estados en carácter en los caracteres **28** (morfología de los dientes premaxilares, estado 4: robusto apenas incisiforme a forma de gancho), **29** (morfología de los dientes dentarios, estado 4: robusto apenas incisiforme a forma de gancho), **41** (morfología de los dientes prearticulares, estado 6: contorno cuadrado con protuberancia), **50** (arcocentro adyacente neural y hemal, estado 4: contacto complejo a hipercomplejo), **55** (desarrollo relativo de los elementos hipocordales del endoesqueleto caudal, estado 4: tres elementos hipertrofiados) y **58** (cleitro, estado 4: curvado, muy expandido) por las características que se observaron en los ejemplares revisados, se encuentran marcados por un asterisco (\*) en el Anexo1. En el resto de los taxones (listados en material examinado) se determinaron los estados de carácter mediante sus descripciones publicadas, en algunos casos se clasificó como indeterminado.

Los caracteres 32 (orfología de los dientes premaxilares y dentarios) y 33 (corona de los dientes premaxilares y dentarios) de Poyato-Ariza & Wenz (2002) se dividieron en dos, de la siguiente manera: **28** (morfología de los dientes premaxilares), **29** (morfología de los dientes dentarios), **30** (corona de los dientes premaxilares) y **31** (corona de los dientes dentarios) debido a que se tomaban las morfologías y coronas de los dientes premaxilares y dentarios como iguales en ambas partes, pero según lo observado en los ejemplares de Xilitla, pueden ser distintos unos de otros. Los caracteres del 89 al 92 se aplicaron solo a ejemplares adultos. Los caracteres fueron considerados como desordenados, sin peso e independientes uno del otro.

Es común que se tengan taxones que muestren más de un estado de carácter, por ello, aquellos ejemplares que presentaban más de un estado se codificaron con letras, quedando de la siguiente forma: A (0 y 1), B (1 y 2), C (2 y 3) y D (0 y 2).

Se eliminaron los caracteres: 8 (regiones antorbitales y etmoidales), 33 (fila de dientes más externa del vómer), 41 (fila de dientes más externa del prearticular), 59 (espinas en cleitro), 74 (ganoína en escamas), 80 (placas nucales) y 81 (espinas dorsal formada por placas nucales) de Ebert (2019), pues fueron añadidos o modificados con base en el grupo externo que trabajó el autor para analizar al orden de los Pycnodontiformes. Se corrigió un error de codificación en el carácter original 38 (dentario) de Ebert (2019), donde están invertidos los estados de carácter.

El análisis filogenético se llevó a cabo con el programa TNT ver. 1.6 (Goloboff & Morales, 2023) para realizar el análisis filogenético. La búsqueda del árbol se realizó mediante el método de máxima parsimonia; se utilizó el método de búsqueda tradicional (heurística), con un árbol inicial construido con el criterio de Wagne. Se mapearon los caracteres sinapomórficos y autapomórficos utilizando TNT ver. 1.6 (Goloboff & Morales, 2023), además se calcularon los índices de consistencia y retención. Finalmente se realizó el consenso estricto para resumir la información no contradictoria de los grupos monofiléticos presentes.

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

**Lista de abreviaturas utilizadas en este trabajo, basadas principalmente en la nomenclatura de Kriwet (2005) y algunas en Poyato-Ariza & Wenz (2002) \*.**

| Abreviatura  | Significado                                                                 |
|--------------|-----------------------------------------------------------------------------|
| <b>ANG</b>   | Hueso angular                                                               |
| <b>ART</b>   | Hueso articular                                                             |
| <b>ASC</b>   | Escamas modificadas flanqueando la abertura cloacal                         |
| <b>AUT</b>   | Espinas neurales autógenas anteriores                                       |
| <b>BR*</b>   | Radios branquiostegos                                                       |
| <b>CHA</b>   | Ceratohial anterior                                                         |
| <b>CHP</b>   | Ceratohial posterior                                                        |
| <b>CL</b>    | Cleitro o cleitro                                                           |
| <b>CSC*</b>  | Escamas completas                                                           |
| <b>CV*</b>   | Vestíbulo cloacal                                                           |
| <b>DEN</b>   | Dentario                                                                    |
| <b>DF</b>    | Radios de la aleta dorsal                                                   |
| <b>DPS</b>   | Dermopterosfenótico (fusión de DPT + DSP)                                   |
| <b>DPT</b>   | Dermopterótico                                                              |
| <b>DSO</b>   | Dermosupraoccipital                                                         |
| <b>DSP</b>   | Dermosfenótico                                                              |
| <b>ENP</b>   | Endopterigoide                                                              |
| <b>EPEL*</b> | Elementos epicordales                                                       |
| <b>FR*</b>   | Frontal (Parietal según Schultze, 2008)                                     |
| <b>H</b>     | Huesos hipurales                                                            |
| <b>HA*</b>   | Arcocentros hemales                                                         |
| <b>HMC</b>   | Cóndilo hiomandibular                                                       |
| <b>HS</b>    | Espinas hemales                                                             |
| <b>HSAP</b>  | Expansión anterior de las espinas hemales en forma de reborde (flange-like) |
| <b>HYEL*</b> | Elementos hipocordales                                                      |
| <b>HYO</b>   | Hiomandibular                                                               |
| <b>KAS</b>   | Escamas de la cresta dorsal                                                 |
| <b>KIS</b>   | Escamas de la quilla ventral                                                |
| <b>M</b>     | Maxilar                                                                     |

|              |                                                                                                        |
|--------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>MCLS*</b> | Mosaico de escamas cloacales                                                                           |
| <b>MET</b>   | Hueso mesetmoide                                                                                       |
| <b>MPT</b>   | Metapterigoide                                                                                         |
| <b>NA*</b>   | Arcocentros neurales                                                                                   |
| <b>NS</b>    | Espina neural                                                                                          |
| <b>NSAP</b>  | Expansión anterior de las espinas neurales en forma de reborde (flange-like)                           |
| <b>OP</b>    | Opérculo                                                                                               |
| <b>PA*</b>   | Parietal (Postparietal según Schultze, 2008)                                                           |
| <b>PAS</b>   | Escamas postanales                                                                                     |
| <b>PB</b>    | Hueso pélvico                                                                                          |
| <b>PC</b>    | Proceso coronoide                                                                                      |
| <b>PCB</b>   | Hueso postcelómico                                                                                     |
| <b>PFR*</b>  | Radios procurrentes                                                                                    |
| <b>PIF</b>   | Infraorbital posterior                                                                                 |
| <b>PM</b>    | Premaxilar                                                                                             |
| <b>POP</b>   | Preopérculo                                                                                            |
| <b>PPE</b>   | Proceso postparietal                                                                                   |
| <b>PRA</b>   | Hueso prearticular                                                                                     |
| <b>PRC</b>   | Radios caudales principales                                                                            |
| <b>PS*</b>   | Paraesfenoide                                                                                          |
| <b>PT</b>    | Hueso posttemporal                                                                                     |
| <b>Q</b>     | Cuadrado                                                                                               |
| <b>R</b>     | Costillas                                                                                              |
| <b>RAA</b>   | Pterigióforos de la aleta anal                                                                         |
| <b>RAD</b>   | Pterigióforos de la aleta dorsal                                                                       |
| <b>RAP</b>   | Radiales de la aleta pélvica                                                                           |
| <b>RAT</b>   | Radiales de la aleta pectoral                                                                          |
| <b>RS</b>    | Crestas que refuerzan las expansiones sagitales anterior y posterior en las espinas hemales y neurales |
| <b>SC</b>    | Elementos del anillo esclerótico                                                                       |
| <b>SCL</b>   | Supracleitro o supracleitro                                                                            |
| <b>ST</b>    | Hueso supratemporal                                                                                    |
| <b>SYM</b>   | Simpléctico                                                                                            |
| <b>UD</b>    | Urodermales                                                                                            |
| <b>VF</b>    | Radios de la aleta anal                                                                                |
| <b>VO</b>    | Vómer                                                                                                  |
| <b>ZY</b>    | Apófisis articulares                                                                                   |

## RESULTADOS

### 1. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Los ejemplares revisados se clasificaron en tres grupos morfológicamente distintos con base a las características observadas que los separa del resto de las especies, por lo cual se consideraron especies distintas en el siguiente análisis.

**Clase** OSTEICHTHYES Huxley, 1880

**Subclase** ACTINOPTERYGII Cope, 1887 *sensu* Rosen et al. 1981

**Serie** NEOPTERYGII Regan, 1923 *sensu* Rosen et al. 1981

**Superorden** Pycnodontomorpha Nursall, 2010

**Orden** Pycnodontiformes Berg, 1937 *sensu* Nursall 2010

**Familia** Pycnodontidae Agassiz, 1833 *sensu* Nursall 1996b

**Subfamilia** Nursalliinae Blot, 1987 *sensu* Poyato-Ariza & Wenz, 2002

**Género** *Nursallia* Blot, 1987

**FAMILIA PYCNODONTIDAE** Agassiz, 1833 *sensu* Nursall 1996b

**Diagnosis.** Peces pycnodontos con un carácter autapomórfico, presencia de un proceso parietal similar a un peniculus, y con la siguiente combinación única de caracteres derivados: ornamentación de infraorbitales presente solo en el más posterior y agrandado; suborbitales ausentes, por lo tanto con mejillas desnudas; maxila de forma ovalada a reniforme sin dientes; dos o tres dientes dentarios; 10 o menos espinas neurales anteriores autógenas; escamas incompletamente osificadas, al menos en la región abdominal dorsal; espinas de cada escama en la quilla ventral en contacto entre sí.

### **SUBFAMILIA NURSALLIINAE** Blot, 1987 *sensu* Poyato-Ariza & Wenz, 2002

**Diagnosis.** Peces pycnodontidos con la combinación única de características: dientes premaxilares y dentarios apenas incisiformes, no *sensu stricto*; arcocentros neurales y hemales correspondientes que rodean la notocorda parcial o completamente; arcocentros neurales y hemales adyacentes en contacto complejo a hipercomplejo; elementos hipocordales en el endoesqueleto caudal agrandados hasta hipertrofiados; y escamas presentes en las regiones abdominal y caudal del cuerpo.

#### **Género** *Nursallia* Blot, 1987

**Diagnosis.** Pez nursalliino con las siguientes autapomorfias: frontales fuertemente curvados, muy anchos, dando al cráneo una forma hemiesférica dorsalmente y ubicando la órbita aproximadamente a la mitad entre los bordes dorsal y ventral de la cabeza; dientes premaxilares con morfología robusta, apenas incisiforme a forma de gancho; arcocentros neurales y hemales adyacentes en contacto hipercomplejo; aleta caudal vertical, muy corta, cinco a seis veces más alta que larga, con los lóbulos superior e inferior prácticamente perpendiculares al eje del cuerpo y definiendo un eje vertical en la aleta, cuyo borde distal es ligeramente convexo. Combinación única de caracteres: pedúnculo caudal diferenciado; dientes vomerinos (sub)circulares en contorno; arcocentros neurales y hemales correspondientes rodeando completamente la notocorda; la última espina neural que no soporta radios de la aleta caudal precurrentes es vestigial; seis a ocho elementos hipocordales en el endoesqueleto caudal.

### ***Nursallia***

#### **Nueva especie A**

(Figuras 12 a 19)

**Diagnosis.** Pez pichnodonto con la presencia de los caracteres únicos: cuerpo profundo, con relación altura máxima/longitud estándar mayor al 100%; frontal y parietal en contacto; maxila reniforme con borde oral recto; el dentario es pequeño y bífido en la parte posterior; dientes vomerinos muy circulares a ovalados; ornamentaciones débiles en dientes vomerinos y prearticulares; dientes premaxilares robustos, en forma de columna a gancho; no hay alternancia en la fila principal de dientes vomerinos; hueso postcelómico con elongaciones anteriores y posteriores presentes; pterigióforos dorsales ensanchados; 35 a 46 axonostos anales; aletas pélvicas del 45% al 57% (con respecto a la distancia prepélvica/longitud estándar); aletas anales del 65% al 75% (con respecto a la longitud preanal/longitud estándar); tres escamas cloacales posteriores modificadas; dos urodermales; de seis a ocho elementos epicordales. Con la combinación de caracteres de los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*: hueso frontal curvo y muy ancho; seis a ocho elementos hipocordales; axonosto dorsal que no soporta lepidotriquia; aleta caudal tipo vertical (corta y alta); dientes vomerinos dispuestos en filas regulares; arcoCentro adyacente neural y hemal en contacto complejo a hipercomplejo; escamas osificadas abdominales completas e incompletas en sección caudal; 7 a 10 espinas neurales anteriores autógenas; una a dos espinas en escamas de la cresta dorsal; presencia de escama bífida en cloaca y los tres últimos elementos hipocordales hipertrofiados.

**Holotipo:** Ejemplar No. LP-PX-01; pez en vista lateral, casi completo, aleta dorsal no preservada completa. Longitud total de 250 mm, longitud estándar de 205 mm, máxima profundidad del cuerpo 220 mm. Región abdominal bien desarrollada. Región del frontal prominente en la parte anterior. Margen inferior del cleitro, prearticular y parte posterior del angular forman perfil con una muesca en forma de "V". No hay presencia de ápice dorsal ni ventral.

**Paratipos:** Ejemplares: LP-PX-44, LP-PX-42, LP-PX-41, LP-PX-48, LP-PX-28, LP-PX-20, LP-PX-57, LP-PX-49, LP-PX-09, LP-PX-54.

## DESCRIPCIÓN

### CRÁNEO Y DENTICIÓN (Figuras 12 a 19)

#### Cráneo (Figuras 12, 13 y 14)

El cráneo (Figura 12, 13 y 14) está mejor preservado en los ejemplares LP-PX-01, LP-PX-44, LP-PX-48 y LP-PX-28. La longitud de la cabeza (LC) es en promedio el 33.35% de la longitud estándar (LS). La cabeza es más profunda que larga; el hueso frontal (parietal según Schultze, 2008) es poco curvado a recto y más largo que ancho, se encuentra ornamentado con crestas y tubérculos.



Figura 12. Holotipo de la Nueva especie A, ejemplar LP-PX-01. Barra de escala: 10 mm.

El dermosupraoccipital es un hueso rectangular de gran tamaño, se encuentra bien preservado en los ejemplares LP-PX-48, LP-PX-28 y LP-PX-09. En el ejemplar LP-PX-01 (Figura 13) presenta ornamentaciones en forma de crestas en la parte posterior; la parte anterior del dermosupraoccipital presenta la espina de la primera escama de la cresta dorsal. El parietal (postparietal según Schultze, 2008) tiene forma triangular, con la porción anterior más ancha que la posterior, muy ornamentado, tiene indicios de la terminación en forma de cepillo (Figura 12 y 13) y como es característico de los pycnodontos, tiene contacto con el frontal.

El paraesfenoide es grande, la parte supranterior está cubierta por el mesetmoide y la parte infranterior por el vómer, posee un tipo de consistencia propia del cartílago. En el ejemplar LP-PX-44 (Figura 14) el paraesfenoide está poco preservado y no es claro el límite con respecto al mesetmoide.

### **Región etmoidal (Figuras 13 y 14)**

En general el mesetmoide está hipertrofiado (Figura 13 y 14), se encuentra entre el frontal y el paraesfenoide, pero está de forma fragmentaria cerca de la órbita. Tiene una forma rectangular, presenta estructuras tipo ornamentación cartilaginosa. No hay presencia de fenestra dermocraneal.

La región del dermopterótico no se encuentra bien preservado, pero parece que está fusionado con el dermosfenótico para formar un solo hueso (denominado dermopterofenótico; Kriwet, 2005). Solo en el ejemplar LP-PX-01 se presenta un tipo de ornamentación en la parte superior de este elemento.

El metapterigoide se encuentra entre el preopérculo y paraesfenoide, tiene forma rectangular al igual que el entopterigoide, el cual se encuentra justo debajo. En LP-PX-44 no se observa claramente la división de estas dos estructuras y son mucho más pequeños en comparación con LP-PX-01.

Hay presencia de la línea sensorial en la parte media del frontal, del parietal y del preopérculo, con algunas ornamentaciones circulares alrededor (Figura 13).

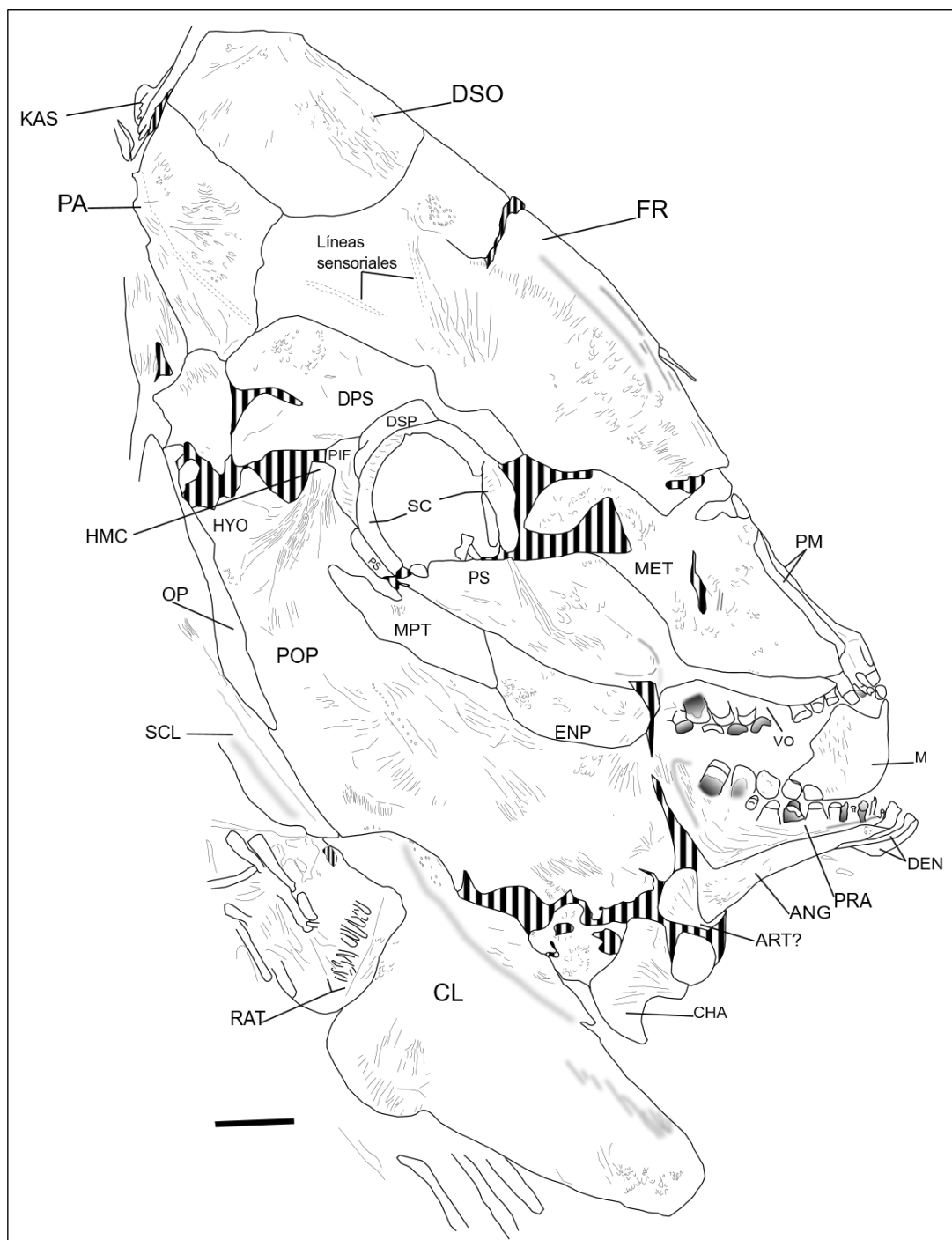


Figura 13. Cráneo del ejemplar LP-PX-01. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas: **ART**, articular; **ANG**, angular; **CL**, cleitro; **DEN**, dentario; **DPS**, dermopterosfenótico; **DSO**, dermosupraoccipital; **DSP**, dermosfenótico; **ENP**, endopteroigoide; **FR**, frontal; **HMC**, cóndilo hiomandibula; **HYO**, hiomandibula; **KAS**, escamas de la cresta dorsal; **M**, maxila; **MET**, mesetmoide; **MPT**, metapterigoide; **OP**, opérculo; **PA**, parietal; **PIF**, infraorbital posterior; **PM**, premaxila; **POP**, preopérculo; **PRA**, prearticular; **PS**, paraesfenoide; **RAT**, radiales de la aleta pectoral; **SC**, elementos del anillo esclerótico; **SCL**, supracleitro; **VO**, vómer.

### **Serie circumorbital (Figuras 13 y 14)**

Solo los ejemplares LP-PX-01 y LP-PX-48 conservan el infraorbital posterior agrandado característico de la familia Pycnodontidae, el resto de los infraorbitales son difíciles de observar por la preservación y presencia de cristales. El ejemplar LP-PX-01 (Figura 13) presenta un anillo esclerótico completo de gran tamaño, presente alrededor de la órbita con ornamentaciones en forma de línea y concreciones de calcita ovalada en la parte superior e inferior, mientras que el ejemplar LP-PX-44 (Figura 14) tiene el anillo esclerótico dividido en tres, con ornamentación en forma de línea solo en la sección inferior; el diámetro de la órbita es de 20 mm.

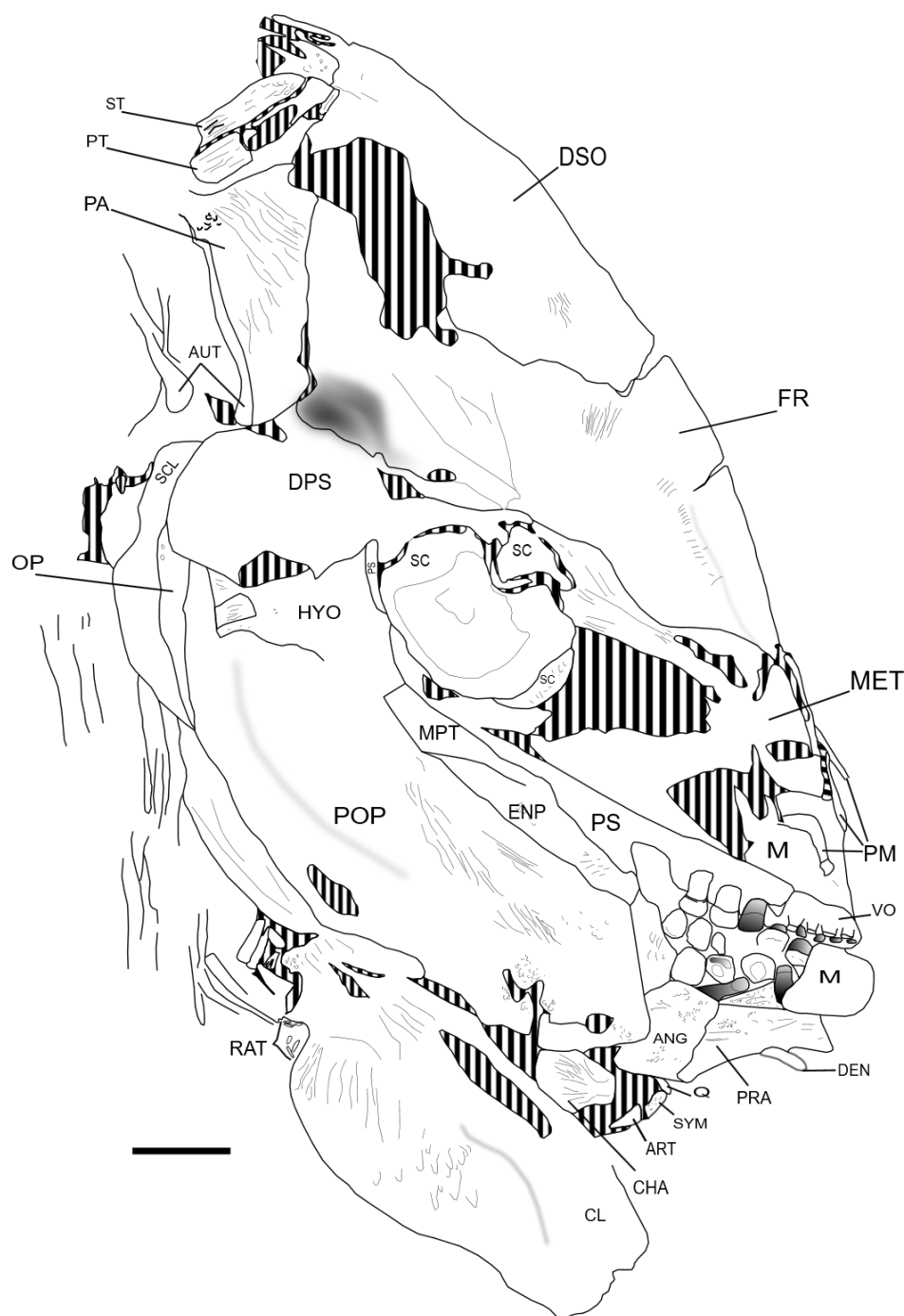


Figura 14. Cráneo del ejemplar LP-PX-44. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas; **ANG**, angular; **ART**, articular; **AUT**, espinas neurales autógenas anteriores; **CHA**, ceratohial anterior; **CL**, cleitro; **DEN**, dentario; **DPS**, dermopterosfenótico; **DSO**, dermosupraoccipital; **ENP**, endopterygoide; **FR**, frontal; **HYO**, hiomandibula; **M**, maxila; **MET**, mesetmoide; **MPT**, metapterigoide; **OP**, opérculo; **PA**, parietal; **PM**, premaxila; **POP**, preopérculo; **PRA**, prearticular; **PS**, paraesfenoide; **PT**, hueso posttemporal; **Q**, cuadrado; **RAT**, radiales de la aleta pectoral; **SC**, elementos del anillo esclerótico; **SCL**, supracleitro; **ST**, supratemporal; **SYM**, simpléctico; **VO**, vómer.

### Mandíbula superior e inferior (Figuras 13 a 19)

Los ejemplares LP-PX-01, LP-PX-48 y LP-PX-28 tienen mejor preservados la totalidad de sus dientes, mientras que los ejemplares LP-PX-49, LP-PX-48 y LP-PX-09 conservan los dientes dentarios, premaxilares y/o dientes del prearticular. La premaxila es pequeña, con una protuberancia larga y delgada que se extiende desde el borde anterior del cuerpo principal del hueso.

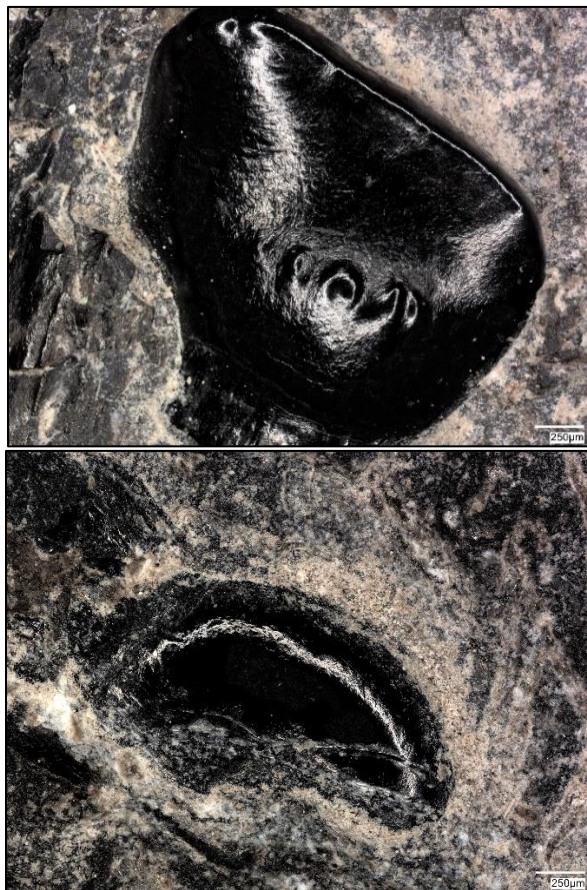


Figura 15. Diente dentario (izquierda, morfología robusta incisiforme) y diente premaxilar (derecha, morfología en forma de gancho) del ejemplar LP-PX-28 con corona simple. Barra de escala: 1000 micrómetros, fotografía tomada a 100x de aumento.

Los dientes premaxilares (Figura 13 a 16) presentan dos morfologías: en forma de gancho y robustos, apenas incisiformes, mientras que los dientes del dentario (Figura 13 a 16) son totalmente robustos incisiformes. La corona de los

dientes premaxilares y dentarios es simple. Poseen tres dientes premaxilares y tres dientes dentarios, aunque solo se conservan dos elementos, puede observarse un sitio más de evidencia para un tercer elemento. El dentario es pequeño y bífido en la parte posterior.



Figura 16. Dientes premaxilares (izquierda) con dos morfologías y dientes dentarios (derecha) donde se observa el dentario bífido del ejemplar LP-PX-49. Fotografías tomadas a 20x de aumento en microscopio óptico.

La maxila tiene una forma reniforme con el borde oral recto. El contorno de los dientes vomerinos es subcircular a ovalado (Figura 13, 14 y 17), mientras que los dientes prearticulares tienen un contorno cuadrado con protuberancia. Los dientes vomerinos y prearticulares se disponen en tres filas, con 8 a 9 dientes en la fila principal y no tienen alternancia de dientes. Tanto los dientes vomerinos como prearticulares presentan ornamentaciones levemente fuertes a muy fuertes, sin tener algún surco o papila central (Figura 18). El proceso coronoide es alto y recto.



Figura 17. Dientes de la primera fila lingual del vómer del ejemplar LP-PX-28. Barra de escala: 1000 micrómetros, fotografía tomada a 20x de aumento.

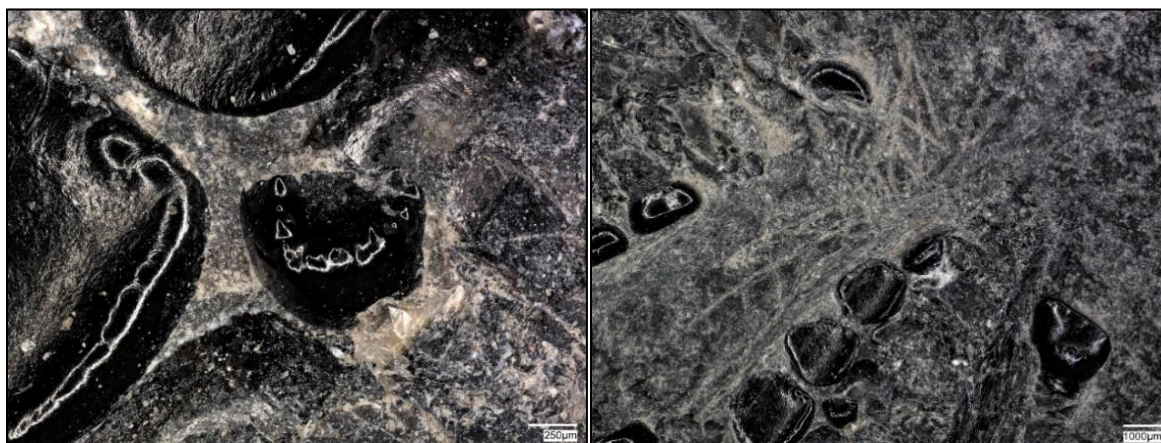


Figura 18. Alternancia entre los dientes del prearticular presente en la dentadura del ejemplar LP-PX-28. Barra de escala: 1000 micrómetros, fotografías tomadas a 100x y 20x de aumento, respectivamente.

El prearticular está fragmentado (Figura 19) por preservación en los ejemplares LP-PX-01 y LP-PX-44, debajo se encuentra un fragmento del articular, junto al simpléctico y el cuadrado, de tamaño pequeño, mucho más que el ceratohial posterior. El simpléctico tiene una textura que Poyato-Ariza & Wenz (2002) denominan ornamentación al observarse en otros pichodontos. El angular es

alargado y termina en forma filiforme, conectándose con el dentario, presenta la ornamentación mencionada por Poyato-Ariza & Wenz (2002) en paralelo al prearticular y debajo de este.

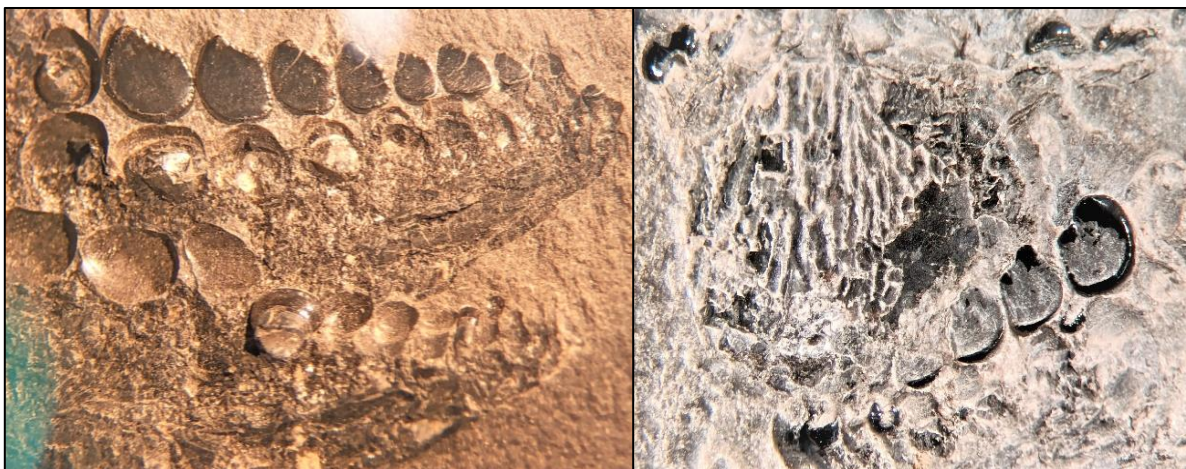


Figura 19. Dientes del prearticular presentes en ejemplar juvenil (LP-PX-48, izquierda) y adulto (LP-PX-01, derecha). Fotografías tomadas a 10x de aumento en microscopio óptico.

### **Serie del hiopalatino (Figuras 13 y 14)**

La hiomandibula en el ejemplar LP-PX-01 (Figura 13) está del lado anterior de la órbita; el cóndilo hiomandibular se encuentra en contacto con el infraorbital anterior agrandado. La sutura entre la hiomandibula y el preopérculo no se distingue en ninguno de los ejemplares. El ejemplar LP-PX-44 (Figura 14) no se observa bien el cóndilo, sin embargo, hay una ligera protuberancia en su parte anterior, lo cual podría tratarse del cóndilo o del basioccipital que no está bien desarrollado.

En el espacio entre el cleitro, preopérculo y angular se encuentra el ceratohial posterior, con forma rectangular y de tamaño pequeño. Debajo se encuentra el ceratohial anterior, el cual es más grande que el posterior, tiene forma de almeja y con ornamentación radiada. No hay evidencia de hipohial.

### **Serie opercular (Figuras 13 y 14)**

El preopérculo (Figura 13 y 14) es una lámina muy ancha, característico de los pichodontos; el borde anterior es recto y tiene una ligera curvatura en la región

posterior donde cambia la ornamentación; es alargado en la dimensión supero-inferior, esta sección es más larga y grande que el opérculo. En la parte final está fragmentado y hay reemplazamiento de calcita en el ejemplar LP-PX-44 (Figura 14). Se extiende desde la esquina posterior de la mandíbula inferior hasta el nivel de la parte media de la órbita.

El opérculo es una lámina pequeña, de menor tamaño que el supracleitro, pero puede deberse a preservación ya que se encuentra roto hacia la parte ventral. Se observan dos radios branquiestegos alargados en estrecho contacto entre sí.

### **CINTURA Y ALETA PECTORAL (Figuras 13 y 14)**

El cleitro es de los elementos más grandes (Figura 13 y 14), se encuentra muy ornamentado y en ciertas partes fragmentado. Es más ancho en la parte ventral y se va adelgazando hacia la parte dorsal, con dos miembros formando un ángulo y el miembro anteroventral subhorizontal. La extremidad ventral es redondeada y se encuentra en contacto con la primera escama de la cresta ventral. No hay evidencia de espinas en la superficie.

El hueso posttemporal tiene forma de rectángulo, la superficie está ornamentada con líneas paralelas, debajo del supratemporal, que tiene la misma forma y ornamentación. El supracleitro (hipercleitro) tiene forma alargada, de la misma anchura que la parte superior del cleitro. En la parte inicial del supracleitro se encuentra un hueso que podría corresponder al exoccipital, el cual es pequeño, de forma casi rectangular en el ejemplar LP-PX-44 (Figura 14).

Se conservan cuatro radios de la aleta pectoral en el ejemplar LP-PX-44 y ocho en LP-PX-01, hay preservación parcial de radiales; debido a que la aleta está incompleta, no se puede determinar si los radios se ramifican. El resto de los ejemplares tienen mal preservadas o destruidas las aletas pectorales para su conteo.

### **CINTURA Y ALETA PÉLVICA (Figuras 20 y 26)**

El ejemplar LP-PX-44 tiene preservada una aleta pélvica, de aproximadamente 12 mm, en la parte anterior de la cloaca y cuenta con un estimado

de 10 radios. La relación de la distancia prepélvica y la longitud estándar tiene un valor de 47.44% (medido desde el inicio de la boca hasta donde inicia la aleta pélvica, ya que en algunos ejemplares no se observa el soporte de la aleta). El soporte no está muy claro porque la región está cubierta por escamas ventrales de la quilla.

En el ejemplar LP-PX-01 la aleta pélvica preservada mide 17 mm, en la parte anterior de la cloaca (Figura 20). La relación distancia prepélvica/longitud estándar tiene un valor de 63.41%. No está claro el soporte porque la región está cubierta por escamas de la quilla, pero se ven un par de huesos pélvicos verticales.

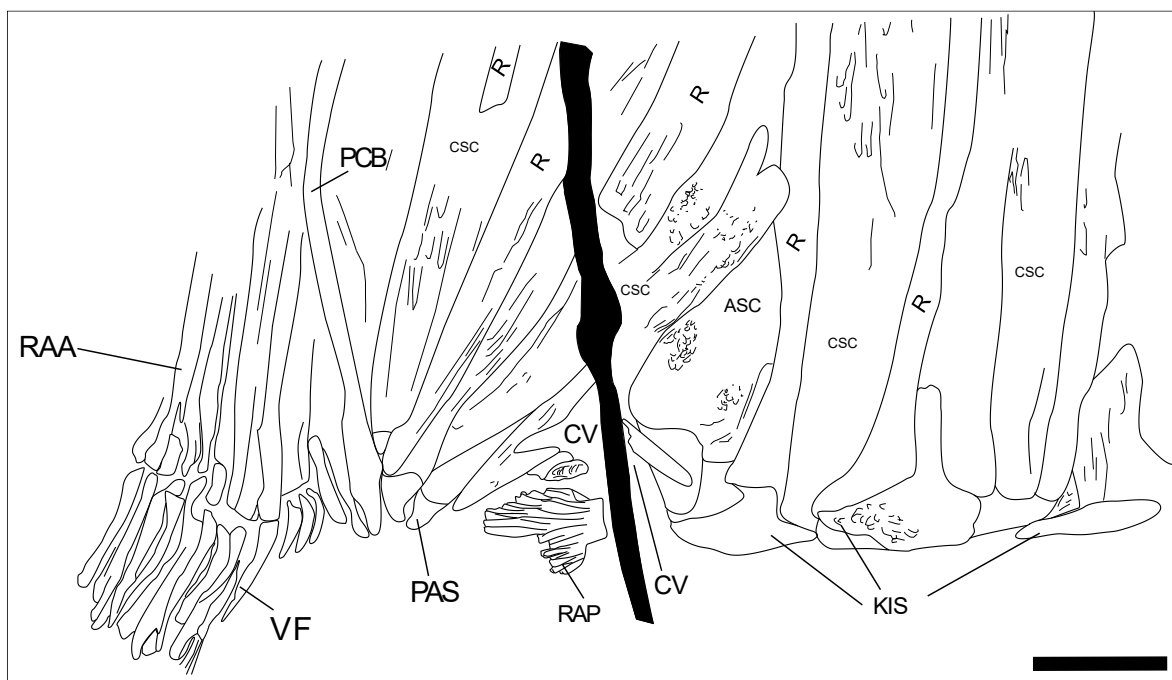


Figura 20. Cintura pélvica ejemplar LP-PX-01. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas: **ASC**, escamas modificadas flanqueando la abertura cloacal; **CSC**, escamas completas; **CV**, vestíbulo cloacal; **KIS**, escamas de la quilla ventral; **PAS**, escamas postanales; **PCB**, hueso postcelómico; **R**, costillas; **RAA**, pterigióforos de la aleta anal; **RAP**, radiales de la aleta pélvica; **VF**, radios de la aleta anal.

### ESQUELETO AXIAL (Figuras 21 y 25)

El esqueleto axial es visible en casi todos los ejemplares. A partir del pedúnculo caudal, la notocorda se mantiene recta, siguiendo el eje general del cuerpo hasta el nivel de la órbita. Hay aproximadamente de 30 a 32 vértebras excluyendo a los elementos epicordales del endoesqueleto caudal. Los arcos

neurales y hemales rodean completamente la notocorda desde el principio y cerca del pedúnculo caudal se separan ligeramente, teniendo un contacto hipercomplejo a complejo. Las banderas sagitales son grandes y largas, desarrolladas en los márgenes anteriores. Las costillas son delgadas, alargadas, poco curvadas anteriormente y tienen rebordes sagitales estrechos tanto en el margen anterior como en el posterior. Las puntas de cada costilla tienen una terminación en pico.

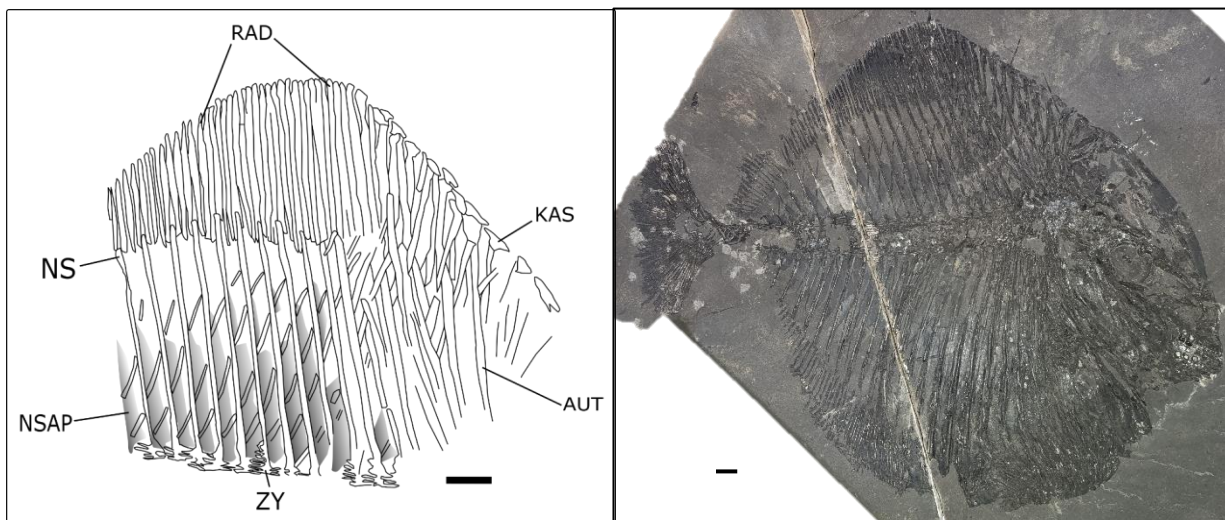


Figura 21. Sección dorsal del ejemplar LP-PX-44. Pterigióforos ensanchados presentes en la Nueva especie A. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas: **AUT**, espinas neurales autógenas anteriores; **KAS**, escamas de la cresta dorsal; **NS**, espinas neurales; **NSAP**, expansión anterior de la espina neural en forma de reborde (flange-like); **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal; **ZY**, apófisis articulares.

Las bases de los arcos y espinas neurales y hemales se entrelazan con los sucesivos a través de complejas suturas interdigitadas. Las digitaciones visibles son tres y disminuye a dos en ambos lados de los arcos en la región posterior. Las digitaciones son difíciles de ver en el pedúnculo caudal. Tiene de 7 a 10 espinas neurales autógenas casi verticales con respecto al eje del cuerpo, no están en contacto a los arcos correspondientes, tienen un inicio cilíndrico, son robustas y se adelgazan hacia la parte dorsal.

En la región caudal, las puntas distales de las espinas neurales están en contacto con varios de los axonostos de la aleta dorsal. Las espinas hemales son similares a las neurales y todas tienen rebordes sagitales bien desarrollados, con las puntas en contacto con los axonostos de la aleta anal.

El hueso postcelómico es delgado, sinuoso y está en contacto por debajo con la segunda escama postanal de la quilla ventral. Es ligeramente más grueso que las costillas, está en contacto con el margen anterior de las primeras espinas hemales y con las puntas de los primeros axonostos anales reducidos. Dorsalmente no llega al esqueleto axial, pero se acerca. Tiene presente elongaciones anterior y posterior ventralmente.

### ALETAS DORSAL Y ANAL (Figuras 22, 23, 25 y 26)

La aleta dorsal se origina a nivel de la 8ª vértebra. Hay aproximadamente 70 axonostos dorsales, los cuales se encuentran ensanchados.

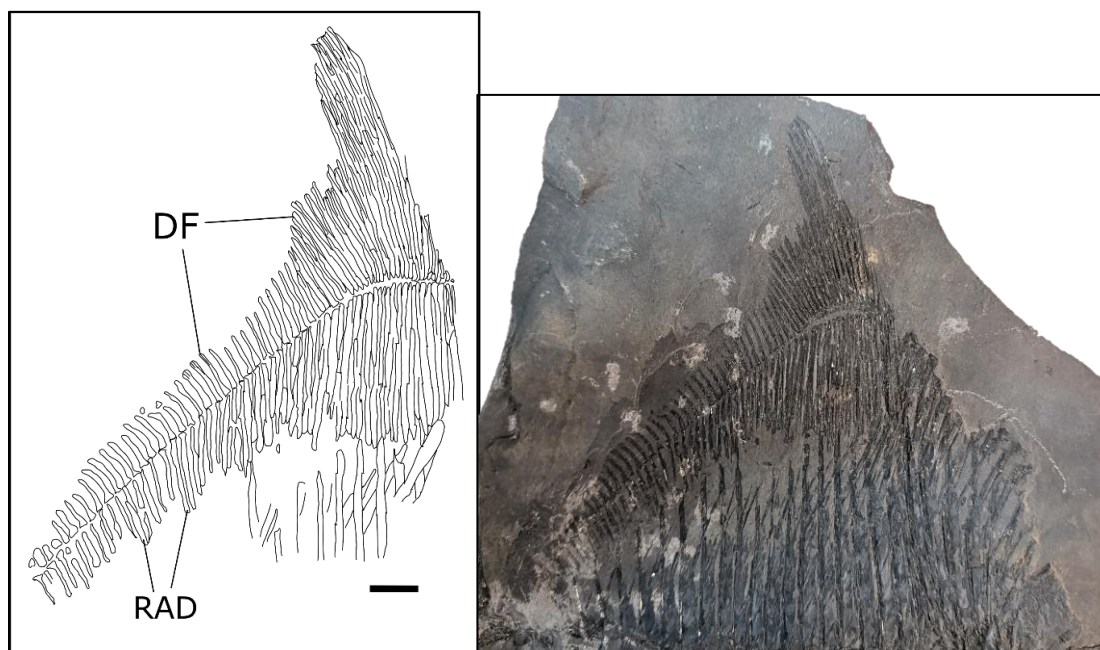


Figura 22. Morfología de aleta dorsal tipo B presente en el ejemplar LP-PX-42. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **DF**, radios de la aleta dorsal; **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal.

Los ejemplares LP-PX-42, LP-PX-49, LP-PX-28 y LP-PX-20 tienen bien preservada la aleta dorsal, con una morfología acuminada (tipo B; figura 22), según las morfologías propuestas de Poyato-Ariza & Wenz (2002; figura 23).

De tres a dos axonostos se insertan en el espacio entre dos espinas neurales subsiguientes, cada axonosto se articula con un solo radio de la aleta dorsal, al menos en la sección visible. Los extremos superiores de los axonostos están

aplanados y agrandados, pero los extremos inferiores son puntiagudos, de forma casi triangular.

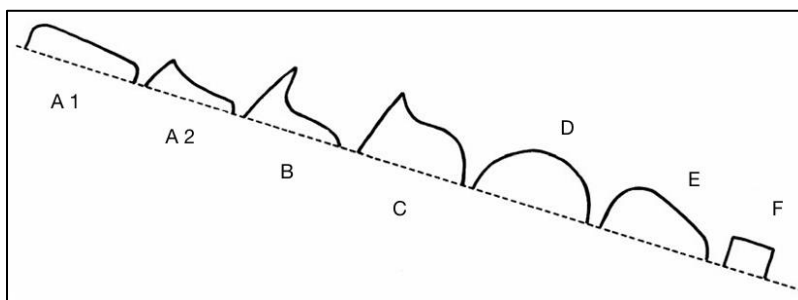


Figura 23. Morfología de aletas dorsales propuestas por Poyato-Ariza & Wenz (2002); tipo A, en forma de tira (A1 como en *Mesturus* y A2 como en *Pycnodus*); tipo B, falcada a acuminada; tipo C, sigmoidea; tipo D, redondeada en el centro; tipo E, Redondeada anteriormente; tipo F, cuadrada.

La aleta anal del ejemplar LP-PX-44 (Figura 24) se origina a la altura de la 15ª o 16ª vértebra, pero en LP-PX-01 se origina en la 14ª o 15ª. Se cuentan aproximadamente 49 axonostos, se insertan de dos a tres en el espacio entre dos espinas hemales subsiguientes. La morfología no es visible totalmente, pero se infiere un tipo A2 o B, siendo el mismo caso de la dorsal, que solo conserva los axonostos sin radios más que en la parte caudal.

### ESQUELETO Y ALETA CAUDAL (Figura 24 y 25)

El pedúnculo caudal está bien desarrollado y alargado. Las tres a cuatro espinas neurales no están en contacto con los radios procurrentes son más cortas y delgadas que las anteriores (Figura 24), en contraparte, el ejemplar LP-PX-01 tiene solo dos espinas neurales, muy cortas y delgadas. Esto indica una condición vestigial [carácter 47 (2)] de Poyato-Ariza y Wenz (2005). Los elementos epicordales (espinas neurales que sostienen radios caudales procurrentes) son más largos que las espinas neurales inmediatas anteriores, hay de 4 a 5 elementos.

Hay aproximadamente de seis a ocho elementos hipocordales (espinas hemales en contacto con los radios caudales procurrentes), los últimos tres elementos están hipertrofiados, siendo el penúltimo más marcado que los otros dos (Figura 24). Los tres muestran una cresta longitudinal bien marcada y exhiben una disposición en forma de abanico. Hay presentes al menos dos urodermales.

La aleta caudal se encuentra bien desarrollada pero las secciones finales de los lóbulos superior e inferior está poco preservada. Es corta y alta, pero con cierta tendencia diagonal, los lóbulos superior e inferior son similares en tamaño y tienen un margen convexo, correspondiendo al tipo F (Figura 24) según las morfologías propuestas de Poyato-Ariza & Wenz (2002; figura 25).

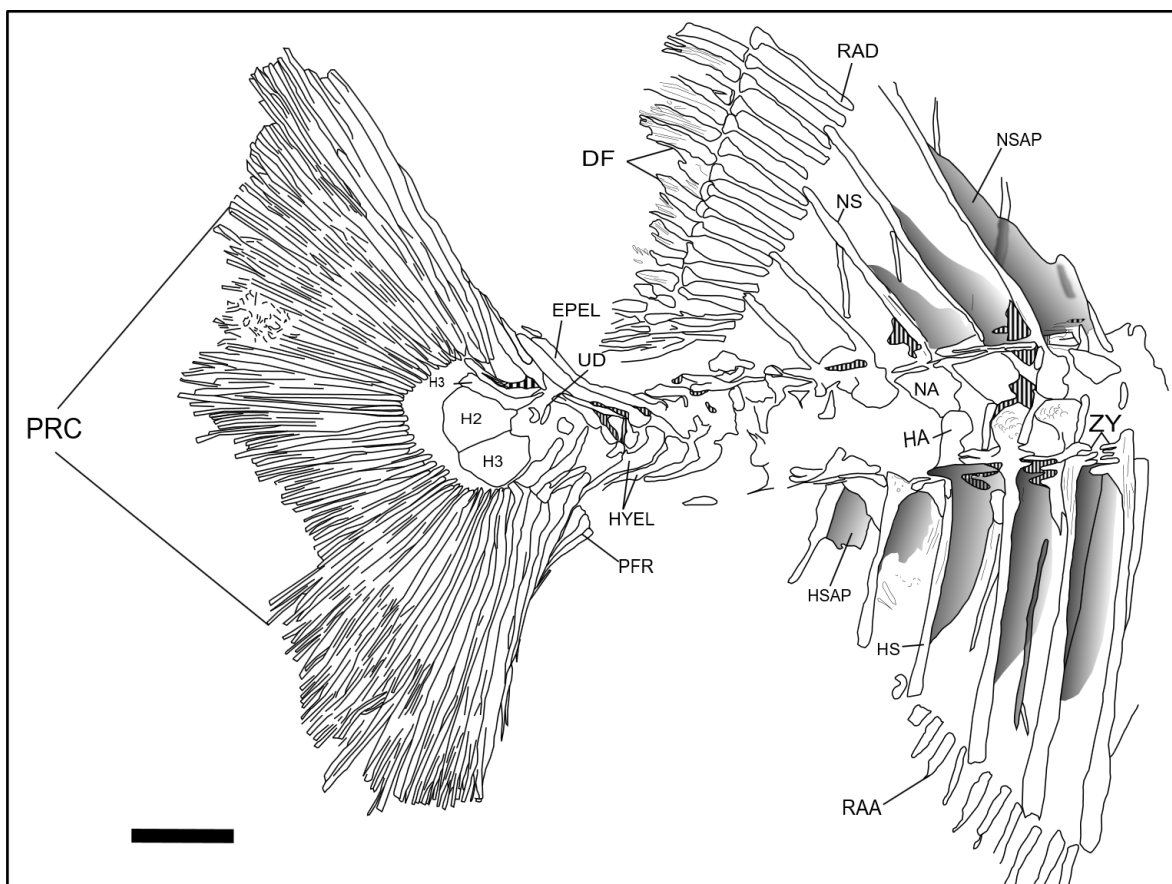


Figura 24. Aleta caudal ejemplar LP-PX-44. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas: **DF**, radios de la aleta dorsal; **EPEL**, elementos epicordales; **H**, huesos hipurales; **HA**, arcocentros hemales; **HS**, espinas hemales; **HSAP**, expansión anterior de las espinas hemales en forma de reborde (flange-like); **HYEL**, elementos hipocordales; **NA**, arcocentros neurales; **NS**, espinas neurales; **NSAP**, expansión anterior de las espinas neurales en forma de reborde (flange-like); **PFR**, radios procurrentes; **PRC**, radios caudales principales; **RAA**, pterigióforos de la aleta anal; **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal; **UD**, urodermales; **ZY**, apófisis articulares.

El número de radios principales de la aleta caudal de LP-PX-44 son aproximadamente 68, los radios procurrentes presentes son tres en el lóbulo superior y cuatro en el lóbulo inferior.

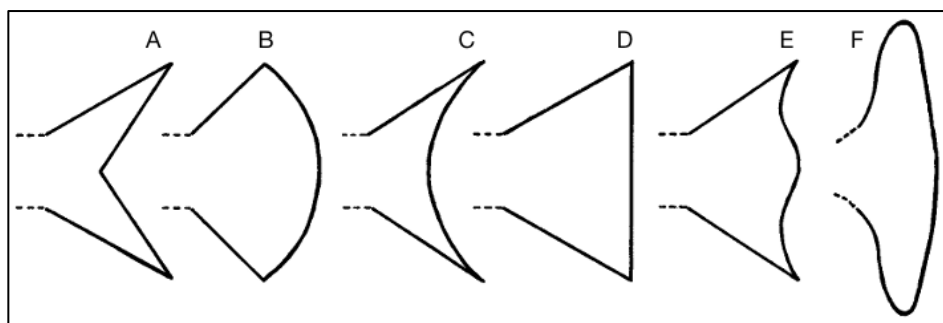


Figura 25. Morfologías de aletas caudales propuestas por Poyato-Ariza & Wenz (2002); A, pediculada (*Gyrodus*); B, borde distal convexo (*Mesturus*); C, borde distal cóncavo (*Proscinetes*); D, borde distal recto (*Apomesodon gibbosus*); E, doblemente emarginada (*Pycnodus*); F, vertical (*Nursallia*)

### ESCAMAS DERMALES (Figura 20 y 26)

Están presentes de 10 a 14 escamas (escudos) en la cresta dorsal. El tamaño de estas escamas de la cresta aumenta de anterior a posterior y la escama más grande es la penúltima, siendo la última la menos desarrollada. Al menos en el espécimen LP-PX-44 está coronada la escama por una espina con una punta redondeada y va dirigida anteriormente. Todas las escamas presentan espinas de tamaño similar y centradas.

Hay de 15 a 17 escamas ventrales de la quilla. Las escamas ventrales de la quilla precloacal están en estrecho contacto entre sí, con un par de espinas en el margen libre. Dirigidas anteriormente. La primera escama de la serie preanal está apenas conectada con el margen inferior del cleitro. Las escamas sucesivas de esta serie preanal tienen un tamaño similar, incrementan de adelante hacia atrás. Las dos escamas postcloacales presentan un margen libre denticulado. No se distingue bien una de otra, en ambos se ven los márgenes lisos, no serrados. La que puede ser la segunda escama post anal está claramente en contacto con el margen inferior del hueso postcelómico.

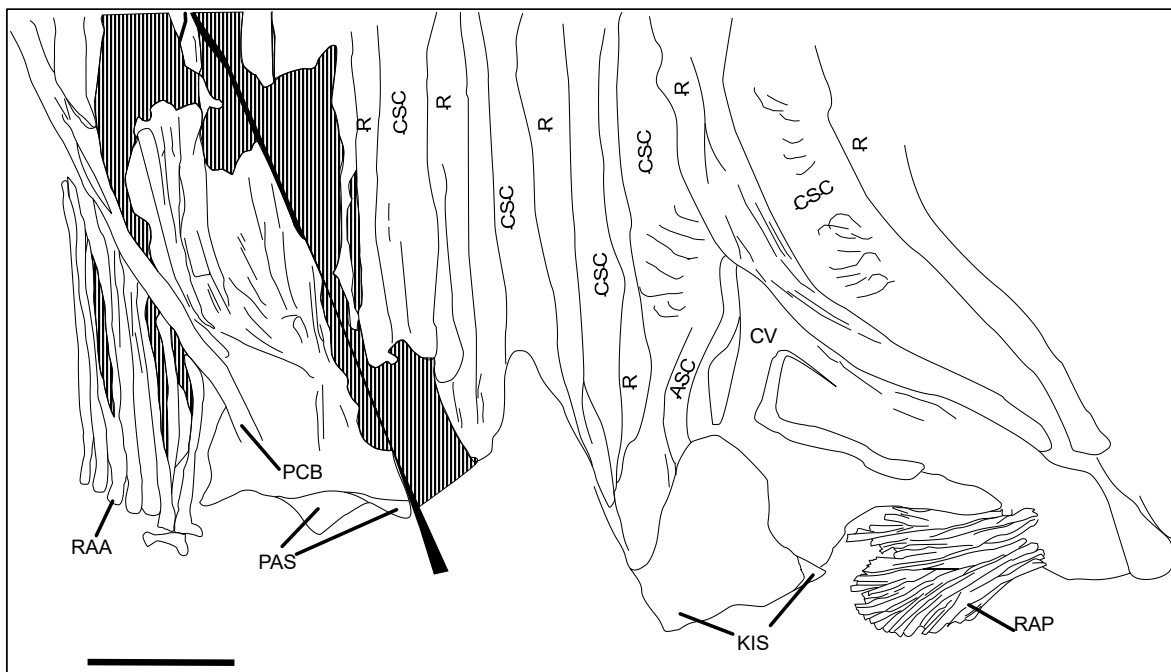


Figura 26. Cintura pélvica ejemplar LP-PX-44. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **ASC**, escamas modificadas flanqueando la abertura cloacal; **CSC**, escamas completas; **CV**, vestíbulo cloacal; **KIS**, escamas de la quilla ventral; **PAS**, escamas postanales; **PCB**, hueso postcelómico; **R**, costillas; **RAA**, pterigióforos de la aleta anal; **RAP**, radiales de la aleta pélvica.

La escamación corporal es tipo peltado. En la parte inferior de la región abdominal, en el área entre el margen posterior del cleitro y la cloaca, se puede observar una serie de escamas completas, dispuestas longitudinalmente (escamas-barra), en estrecho contacto entre sí. En la región dorsal, las escamas son filiformes. Se extienden en la región caudal, algunas están presentes inmediatamente antes del pedúnculo caudal. Entre la cabeza y la aleta dorsal, las escamas dorsales del cuerpo están emparejadas con las escamas de la quilla dorsal, de una a dos pares de escamas-barra se originan en el margen inferior de cada escama de la cresta. En la parte anterior del cuerpo, estas escamas dorsales, originadas en la cresta, no cruzan la columna. En el área caudal, estas escamas se originan inferiormente en relación con la cresta en el contacto entre las espinas neurales y axonostos dorsales.

## DISCUSIÓN TAXONÓMICA

Para llegar a una asignación taxonómica se comparó la forma, tamaño y posición de los huesos del cráneo, aletas y esqueleto axial, así como la forma y tamaño de los dientes vomerinos y prearticulares. La Nueva especie A está conformada por 11 ejemplares; LP-PX-01 y LP-PX-44 son los más completos, exceptuando por la aleta dorsal, la cual se observa en los ejemplares LP-PX-54, LP-PX-49, LP-PX-20, LP-PX-28 y LP-PX-42. Esta especie se comparó con otros géneros de la subfamilia Nursallinae.

Los 11 ejemplares muestran ciertas características diagnósticas de la familia Pycnodontidae las cuales incluyen: presencia de proceso parietal en forma de cepillo; escamas incompletas en la región dorsal del cuerpo; infraorbital posterior agrandado; espinas de la quilla ventral en contacto; dermohiomandíbula presente. De igual forma, muestran características diagnósticas de la subfamilia Nursallinae, las cuales incluyen: frontal curvo y ancho; última espina neural vestigial; elementos hipocordales hipertrofiados; aleta caudal vertical; arcocentros neurales y hemales adyacentes en contacto complejo a hipercomplejo.

La Nueva especie A se relaciona con los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*. Se relaciona con *Nursallia* porque presenta un pedúnculo caudal diferenciado, el arcocentro neural y hemal correspondiente rodean completamente la notocorda y presenta una escama bífida en la cloaca. Se relaciona con *Paranursallia* porque tiene de seis a ocho elementos hipocordales y presenta los tres últimos elementos hipocordales hipertrofiados.

De entre las especies pertenecientes a los género *Nursallia* y *Paranursallia*, la Nueva especie A comparte las siguientes características en particular con las especies *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa*: ornamentaciones en dientes trituradores vomerinos y prearticulares; los huesos frontal y parietal están en contacto (carácter de *Paranursallia spinosa*); presencia de espinas en cresta dorsal, distribuidas de forma centrada en contacto entre sí; de 7 a 10 espinas neurales anteriores autógenas; de 27 a 32 vértebras.

La Nueva especie A se diferencia de *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa* porque estas especies presentan ornamentación craneal con espinas y tubérculos; el ápice ventral está antes del punto de inserción de la aleta anal; el dentario es pequeño, alargado posteriormente y simple; dos dientes premaxilares y dos dientes dentarios; dientes prearticulares con morfología ovalada; no presentan urodermales; dos escamas de la quilla ventral post-cloacal.

La Nueva especie A es similar a *Nursallia tethysensis*, sin embargo, exhibe los siguientes caracteres que son diagnósticos para este nuevo taxón: maxila reniforme con borde oral recto; el dentario es pequeño y bífido en la parte posterior; morfología de dientes vomerinos muy circulares a ovalados; dientes premaxilares con morfología robusta, apenas incisiforme a forma de gancho; no hay alternancia en la fila principal de dientes vomerinos; hueso postcelómico con elongaciones anteriores y posteriores presentes; pterigióforos dorsales ensanchados; 35 a 46 axonostos anales; aletas pélvicas del 45% al 57% (con respecto a la distancia prepélvica/longitud estándar); aletas anales del 65% al 75% (con respecto a la longitud preanal/longitud estándar); tres escamas cloacales posteriores modificadas; presenta dos urodermales y de seis a ocho elementos epicordales. Estos caracteres la separan de otras especies pertenecientes al género *Nursallia* y permiten asignarla como una nueva especie.

## ***Nursallia***

### **Nueva especie B**

**Diagnosis.** Pez pichnodonto con la presencia de los caracteres únicos: cuerpo de forma discoide a intermedia; maxila ovoide a reniforme; dientes vomerinos subcirculares y reniformes; cuatro filas de dientes prearticulares principales; más de 10 dientes en la fila principal del vómer y prearticular; alternancia de dientes en fila principal de dientes vomerinos; de dos a cuatro dientes en la premaxila y el dentario; dentarios con corona bifurcada; dientes prearticulares con morfología cuadrada con una protuberancia a sigmoideos con forma de gota; más de tres dientes premaxilares en una fila; ornamentaciones muy débiles en dientes vomerinos y prearticulares; aleta dorsal del 58% al 68% (con respecto a la distancia predorsal/longitud estándar); cleitro es curvado, expandido con dos miembros en ángulo y el miembro anteroventral subvertical: de 9 a 11 elementos hipocordales; mosaico de escamas cloacales anteriores modificadas con dos escamas sobresalientes y dos posteriores; presenta dos urodermales; de seis a ocho elementos epicordales; hueso postcelómico con elongaciones anteriores y posteriores presentes; pterigióforos dorsales ensanchados. Con la combinación de caracteres de los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*: huesos frontales curvos, cortos y muy anchos; dos radios branquiostegos, relativamente largos y en contacto; última espina neural vestigial a menos de la mitad de larga que las espinas anteriores; aleta dorsal con forma de tira; de 14 a más de 15 escamas de la cresta dorsal diferenciadas; huesos frontal y parietal no están en contacto; presencia de escama bífida en cloaca y presenta los tres últimos elementos hipocordales hipertrofiados.

**Holotipo:** Ejemplar No. LP-PX-16; pez en vista lateral, completo desde cráneo hasta aleta caudal. Longitud total de 227 mm, longitud estándar de 195 mm, máxima profundidad del cuerpo 160 mm. Región abdominal bien desarrollada. No tiene ápice dorsal ni ventral. El margen inferior del cleitro, prearticular y parte posterior del angular forman el perfil con una muesca en forma de “V”.

**Paratipos:** Ejemplares: LP-PX-38, LP-PX-22, LP-PX-35, LP-PX-15, LP-PX-50, LP-PX-19, LP-PX-30, LP-PX-53, LP-PX-31, LP-PX-07, LP-PX-25, LP-PX-32, LP-PX-18, LP-PX-10, LP-PX-51, LP-PX-14, LP-PX-26, LP-PX-55, LP-PX-33, LP-PX-46, LP-PX-52, LP-PX-47, LP-PX-56, LP-PX-59, LP-PX-34, LP-PX-36.

## DESCRIPCIÓN

### CRÁNEO Y DENTICIÓN (Figuras 27 a 33)

#### Cráneo (Figuras 27, 28 y 29)

En esta especie hay varios ejemplares jóvenes (LP-PX-26, LP-PX-14, LP-PX-55, LP-PX-26) y ejemplares adultos (LP-PX-38, LP-PX-22, LP-PX-51, LP-PX-16) en los cuales el tamaño de la cabeza es más grande en comparación al tamaño del cuerpo, característica que al parecer se conserva independientemente de la etapa ontológica. La descripción se hará entonces con base en los ejemplares adultos, a menos que haya algún elemento que cambie entre ambos estadios.

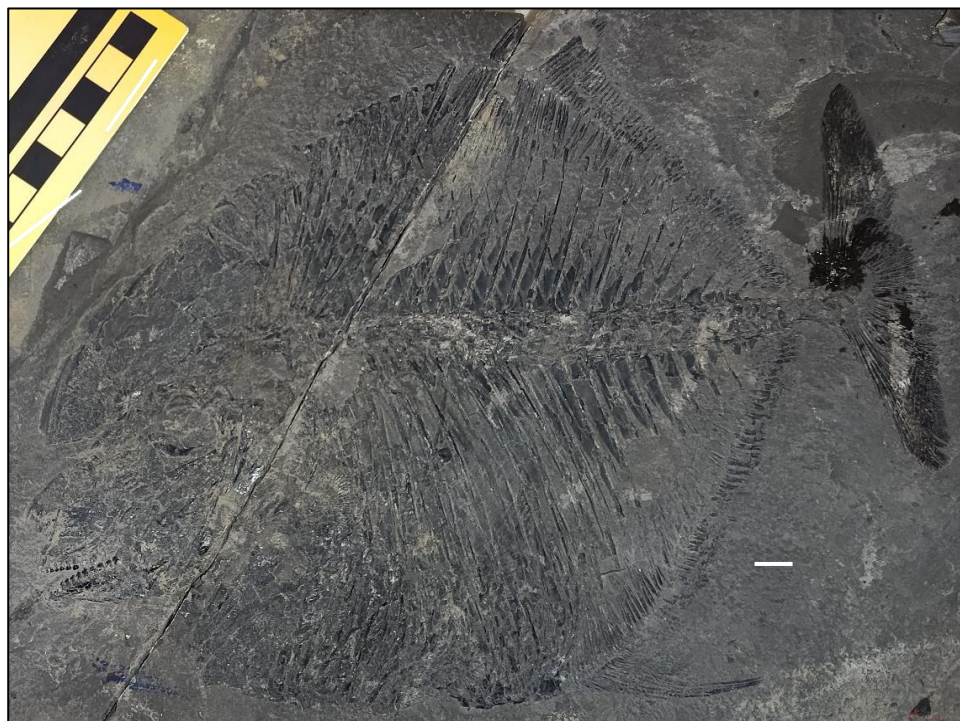


Figura 27. Holotipo de la Nueva especie B, ejemplar LP-PX-16. Barra de escala: 10 mm.

La longitud de la cabeza (LC) es el 37.04% de la longitud estándar (LS). El cráneo casi igual de profundo que largo; el hueso frontal (parietal según Schultze, 2008) es corto y poco curvado, más ancho que largo, muy ornamentado en la sección anterior con líneas y crestas.

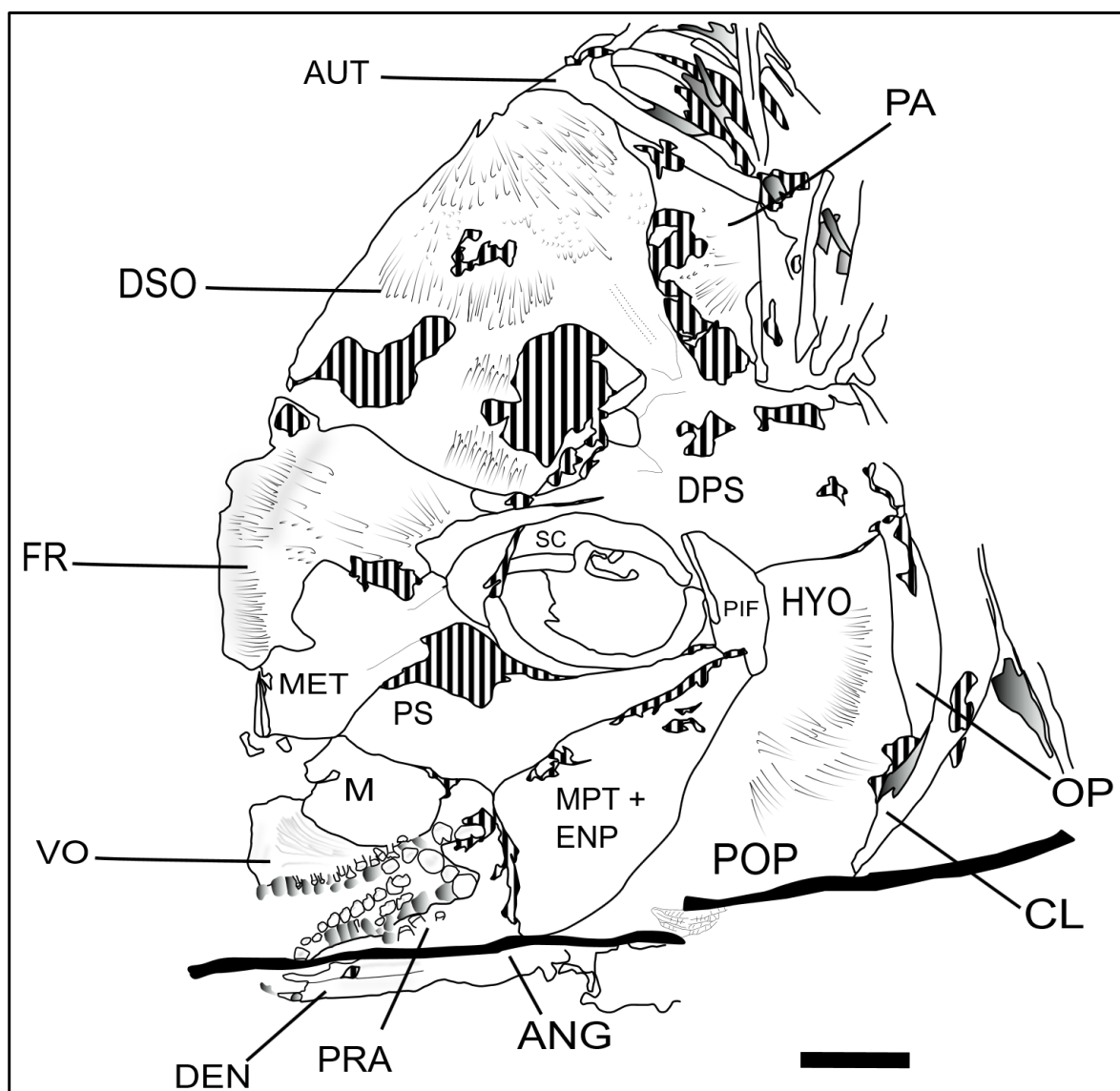


Figura 28. Cráneo ejemplar LP-PX-22. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas: **ANG**, angular; **AUT**, espinas neurales autógenas anteriores; **CL**, cleitro; **DEN**, dentario; **DPS**, dermopterosfenótico; **DSO**, dermosupraoccipital; **ENP**, endopterigoide; **FR**, frontal; **HYO**, hiomandibula; **M**, maxila; **MET**, mesetmoide; **MPT**, metapterigoide; **OP**, opérculo; **PA**, parietal; **PRA**, prearticular; **PIF**, infraorbital posterior; **POP**, preopérculo; **PS**, paraesfenoide; **SC**, elementos del anillo esclerótico; **VO**, vómer.

El dermosupraoccipital se encuentra muy bien preservado en la mayoría de los ejemplares, está hipertrofiado y se encuentra entre el hueso parietal y frontal, por lo tanto, estos dos huesos no están en contacto; presenta ornamentación con crestas y reticulaciones. El hueso parietal (postparietal según Schultze, 2008) se encuentra en la parte posterior del dermosupraoccipital, de menor tamaño que este último pero muy ornamentado. Está bien preservado en los ejemplares LP-PX-38 y LP-PX-16, donde también puede observarse el proceso parietal con la terminación en cepillo, lo que corrobora su posición como parte de la familia Pycnodontidae.

El paraesfenoide tiene una forma triangular. En el ejemplar LP-PX-16 está en contacto con el mesetmoide en la parte superior y una elongación que podría ser parte de la maxila y vómer en la parte inferior.

### **Región etmoidal (Figuras 28 y 29)**

El mesetmoide se encuentra mejor preservado en el ejemplar LP-PX-16, LP-PX-15 y LP-PX-38; está hipertrofiado entre el frontal y paraesfenoide, tiene una forma rectangular con estructuras en la sección inferior propias del cartílago. No hay presencia de fenestra dermocraneal. La región del dermopterótico es alargado, teniendo contacto desde el frontal hasta el parietal; no se observa la sutura entre el dermopterótico y el dermosfenótico, pero luce como una fusión. El ejemplar LP-PX-38 muestra un elemento a la altura de la premaxila que podría tratarse del mesetmoide del lado derecho, por la forma y la ornamentación.

En el ejemplar LP-PX-22 no se observa la diferencia entre el metapterigoide y entopterigoide como en el ejemplar LP-PX-16; el entopterigoide es más grande y mejor preservado que el metapterigoide. Ambos tienen una forma triangular alargada. Hay presencia de la línea sensorial en la parte media del parietal, preopérculo con ornamentaciones circulares; en el ejemplar LP-PX-22 solo se observan en el dermosupraoccipital.

### **Serie circumorbital (Figuras 28 y 29)**

Los ejemplares LP-PX-36, LP-PX-34, LP-PX-59, LP-PX-52, LP-PX-22, LP-PX-17 y LP-PX-38 conservan el infraorbital posterior agrandado característico de la

familia Pycnodontidae. En el ejemplar LP-PX-38 se observan algunas estructuras tubulares parecidas al resto de los infraorbitales.

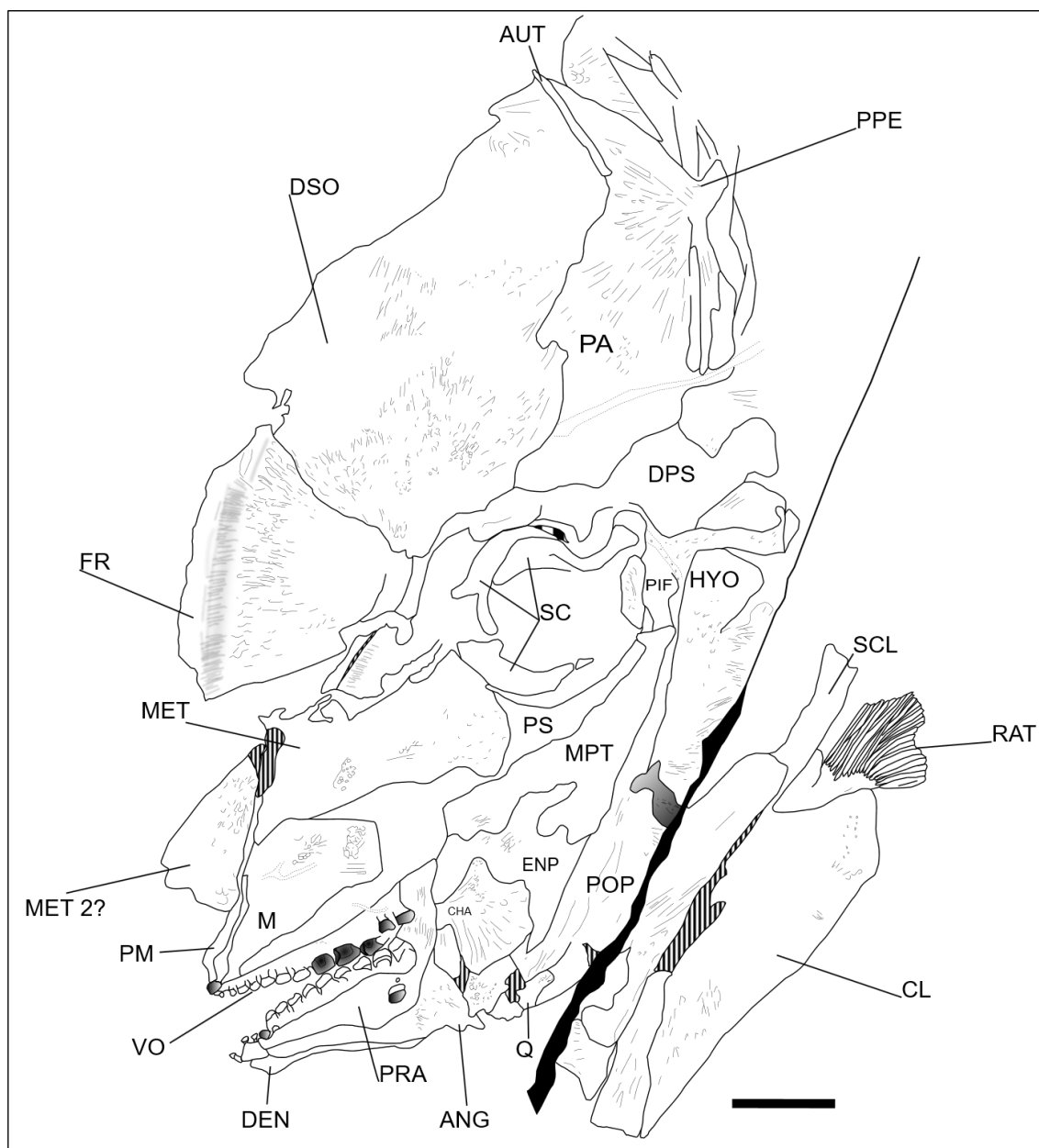


Figura 29. Cráneo ejemplar LP-PX-16. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas: **ANG**, angular; **AUT**, espinas neurales autógenas anteriores; **CHA**, ceratohial anterior; **CL**, cleitro; **DEN**, dentario; **DPS**, dermopterosfenótico; **DSO**, dermosupraoccipital; **ENP**, endopterigoide; **FR**, frontal; **HYO**, hiomandibula; **M**, maxila; **MET**, mesetmoide; **MPT**, metapterigoide; **PA**, parietal; **PIF**, infraorbital posterior; **PM**, premaxila; **POP**, preopérculo; **PPE**, proceso postparietal; **PRA**, prearticular; **PS**, paraesfenoide; **Q**, cuadrado; **RAT**, radiales de la aleta pectoral; **SC**, elementos del anillo esclerótico; **SCL**, supracleitro; **VO**, vómer.

La órbita está centrada, es grande, de forma circular a ovalada, pero puede deberse a la preservación. Todos los ejemplares anteriores presentan al menos dos huesos escleróticos rodeando la órbita o un hueso rodeando completamente. El ejemplar LP-PX-38 presenta ornamentaciones en el anillo esclerótico anterior en forma de líneas. El diámetro de la órbita es en promedio 19 mm.

### **Mandíbula superior e inferior (Figuras 28 a 33)**

Los ejemplares LP-PX-38, LP-PX-22, LP-PX-35, LP-PX-16, LP-PX-15, LP-PX-14, LP-PX-52, LP-PX-47, LP-PX-59 y LP-PX-26 tienen casi todos sus dientes bien preservados. El hocico es muy corto comparado con el resto de los elementos craneales (Figura 28 y 29).

El proceso premaxilar es pequeño, con una protuberancia larga y delgada que se extiende desde el borde anterior del cuerpo principal del hueso, casi alcanza la altura de la órbita. Tiene de tres a cuatro dientes premaxilares y dentarios, los dientes premaxilares son robustos incisiformes, pero los dentarios tienen una alternancia de en forma de gancho a robusto incisiforme (Figura 30, 32 y 33). El dentario es pequeño y bífido posteriormente (Figura 30). La corona de los dientes premaxilares y dentarios es también una alternancia de simple y bifurcada.

La maxila tiene forma ovoide a reniforme. Los dientes vomerinos tienen un contorno ovalado y reniforme, están dispuestos en tres filas con 9 a más de 10 dientes en la fila principal, la cual también presenta alternancia de dientes (Figura 31, 32 y 33). Los dientes prearticulares son de contorno cuadrado con protuberancia, dispuestos en cuatro filas con más de 10 dientes en la fila principal.

El proceso coronoide tiene un borde dorsal alto y recto. Los dientes vomerinos y prearticulares presentan ornamentaciones levemente fuertes a muy fuertes, sin algún surco o papila central. En la parte posterior de la mandíbula, son visibles el angular y el articular. El ejemplar LP-PX-16 muestran un diente en la parte inferior del prearticular, lo cual podría tratarse de preservación o bien del reemplazamiento dental que ha mencionado Capasso (2024) en otros pycnodontos.

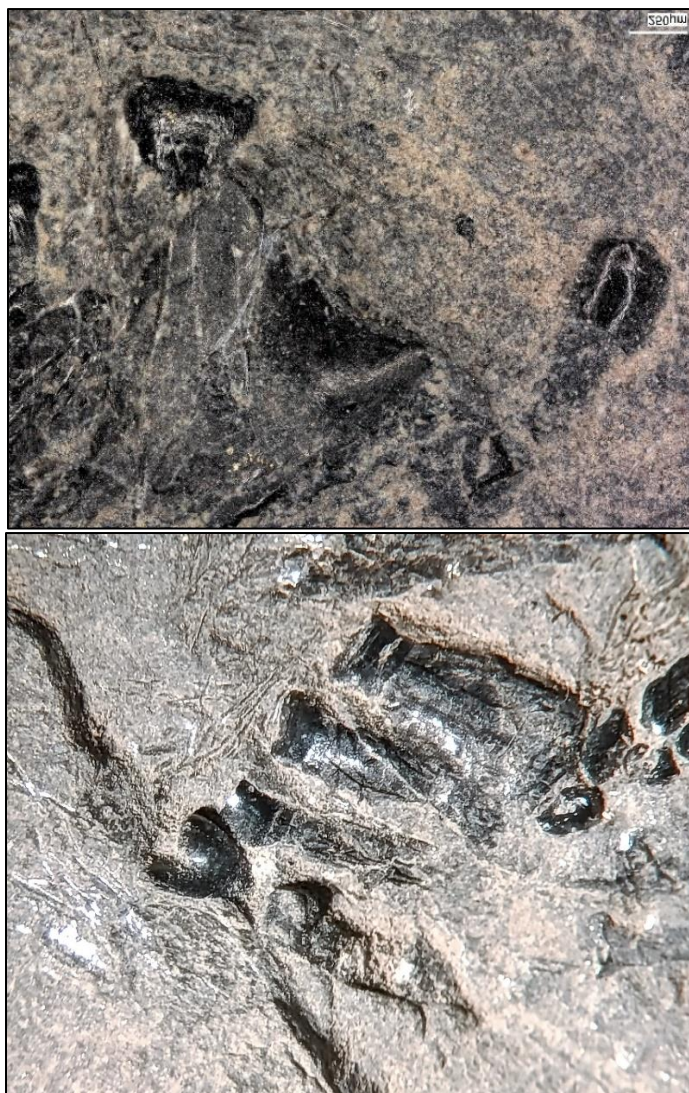


Figura 30. Dientes dentarios con diferentes morfologías del ejemplar LP-PX-16 (izquierda) y LP-PX-14 (derecha). Barra de escala: 250 micrómetros.

El hueso prearticular se encuentra bien preservado en los ejemplares LP-PX-38, LP-PX-35, LP-PX-15, LP-PX-22 y LP-PX-16, con una forma alargada y delgada, separada del dentario y presenta fuerte ornamentación. El articular es alargado y algo cuadrático, ubicándose debajo del dentario. El angular es alargado y muy ornamentado, encontrándose en muchos casos fuera de su sitio.

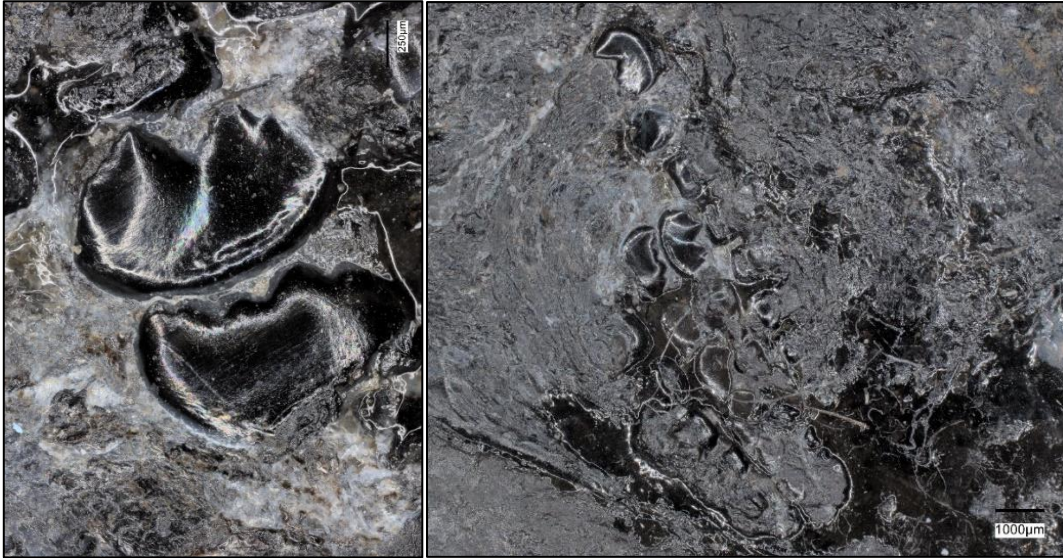


Figura 31. Dentición del ejemplar joven LP-PX-26: dientes prearticulares reniformes (izquierda; barra de escala 250 micrómetros, tomada a 100x de aumento) y dentición completa (derecha; barra de escala 1000 micrómetros, tomada a 20x de aumento).



Figura 32. Dentición completa del ejemplar LP-PX-16. Escala en imagen, tomado a 20x de aumento.



Figura 33. Dentición completa del ejemplar LP-PX-35. Barra de escala: 1000 micrómetros, tomada a 20x de aumento.

### **Serie del hiopalatino (Figuras 28 y 29)**

La hiomandíbula puede observarse mejor en el ejemplar LP-PX-22, aunque no se distingue la sutura de separación con respecto al preopérculo; el cóndilo hiomandibular se observa mejor en los ejemplares LP-PX-16, LP-PX-38 y LP-PX-26, está en contacto con el infraorbital anterior agrandado.

En el ejemplar LP-PX-16 se observa el ceratohial anterior cerca del proceso coronoide y prearticular, y existen leves indicios de este hueso en el ejemplar LP-PX-38, aunque se encuentra mal preservado. No hay evidencia de hipohial.

### **Serie opercular (Figura 28 y 29)**

El preopérculo es una lámina muy ancha y larga, con una ornamentación en forma de crestas, está mejor preservado en LP-PX-16 y LP-PX-22. Tiene una ligera curvatura a la altura del angular, donde comienza a fragmentarse en la mayoría de los ejemplares. Es mucho más pronunciado en los ejemplares juveniles como LP-PX-26, LP-PX-14 y LP-PX-55. En la parte inferior, siguiendo la curvatura, se encuentra la línea sensorial.

El opérculo es una lámina pequeña, de tamaño similar al supracleitro, en forma de aguja rectangular, está en contacto en la parte anterior del preopérculo.

Está reducido en tamaño, como en todos los Pycnodontidae. Posee dos radios branquiostegos relativamente largos en contacto.

### **CINTURA Y ALETA PECTORAL (Figuras 28 y 29)**

El cleitro es grande y está expandido ventralmente, como en todos los demás miembros de los Pycnodontidae (según Nursall, 1996), con dos miembros en ángulo y el miembro anteroventral subhorizontal. Es poco más largo que ancho en LP-PX-16, muy ornamentado con crestas y reticulaciones. El margen inferior mandibular y margen anterior cleitral se unen en un ángulo casi recto, formando una gran muesca en forma de “V” en la unión entre la cabeza y el abdomen.

El postemporal es un hueso pequeño, se encuentra fuera de lugar y mal preservado, presionado contra el margen superior del parietal. El supratemporal está en el margen anterior del postemporal, mal preservado en su sección inferior. El supracleitro se encuentra a un costado del opérculo, es un hueso profundo y largo. Es casi vertical con respecto al eje del cráneo, la extremidad inferior ventral es redondeada y se nota la separación con la primera escama de la cresta ventral.

El supracleitro está cubierto por las costillas hemales y parte de las escamas en placa. No hay evidencia de espinas en la superficie. Se encuentra casi cubierta totalmente por las aletas pectorales. LP-PX-16 tiene mejor preservada la aleta pectoral, aunque solo sea una. Tiene al menos ocho axonostos pectorales, que se ramifican en al menos 16 radios.

### **CINTURA Y ALETA PÉLVICA (Figura 34)**

Pocos ejemplares tienen presentes ambas aletas pélvicas, pero las observadas en LP-PX-38, LP-PX-22, LP-PX-16 y LP-PX-51 usualmente son pequeñas, como en todos los Pycnodontiformes, y tiene aproximadamente de 6 a 8 radios segmentados y ramificados. Se ubican al 40-45% de la longitud estándar, en la parte anterior de la cloaca. No está claro el soporte porque la región tiene presente una fractura que divide al ejemplar en dos.

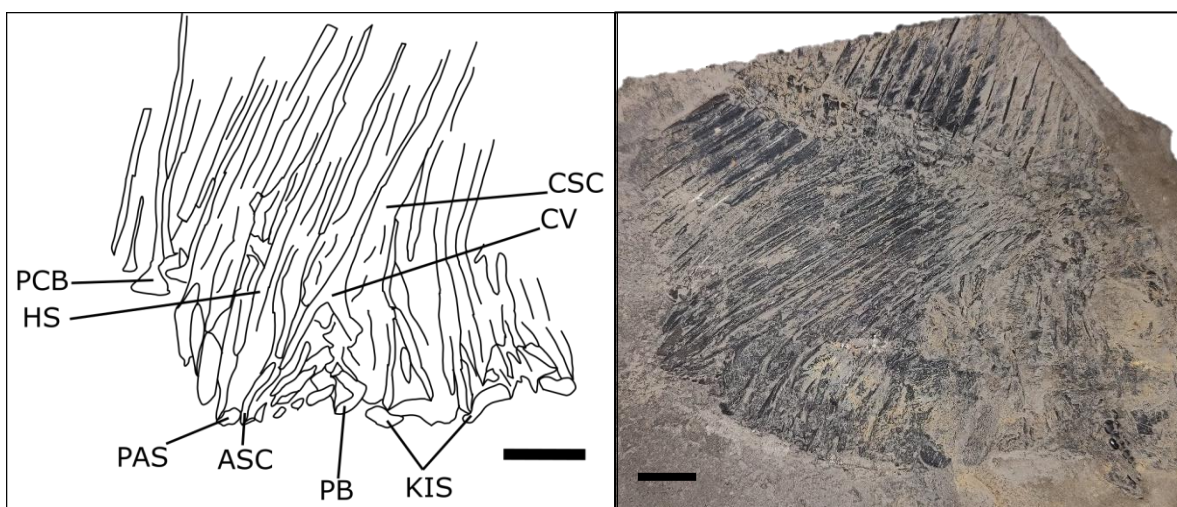


Figura 34. Sección cloacal y hueso postcelómico del ejemplar LP-PX-35. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **ASC**, escamas modificadas flanqueando la abertura cloacal; **CSC**, escamas completas; **CV**, vestíbulo cloacal; **HS**, espinas hemales; **KIS**, escamas de la quilla ventral; **PAS**, escamas postanales; **PB**, hueso pélvico; **PCB**, hueso postcelómico.

### ESQUELETO AXIAL (Figuras 34, 35, 36 y 38)

El esqueleto axial es visible en todos los ejemplares. A partir del pedúnculo caudal, la notocorda se mantiene recta, siguiendo el eje general del cuerpo hasta el nivel de la órbita. Los ejemplares de esta sección tienen de 27 a 32 vértebras. Los arcos neurales y hemales rodean completamente la notocorda desde el principio hasta cerca del pedúnculo caudal, con un contacto de hipercomplejo a complejo.

Las bases de los arcos y espinas neurales y hemales se entrelazan con los sucesivos a través de complejas suturas interdigitadas. Las digitaciones visibles son dos en ambos lados de los arcos en la región posterior. Las digitaciones son difíciles de ver al aproximarse al pedúnculo caudal. Todas las espinas neurales son casi verticales con respecto al eje del cuerpo y se dirigen hacia atrás. Las primeras seis a ocho espinas neurales son autógenas, no están en contacto a los arcos correspondientes, tienen un inicio cilíndrico, son robustas y se adelgazan hacia la parte dorsal.

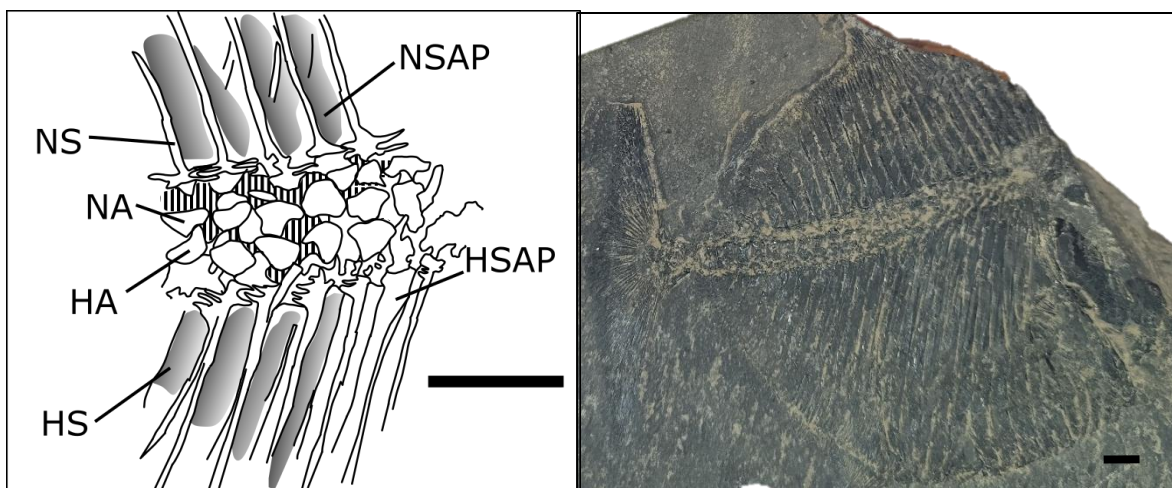


Figura 35. Esqueleto axial del ejemplar LP-PX-33. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **HA**, arcocentros hemales; **HS**, espinas hemales; **HSAP**, expansión anterior de las espinas hemales en forma de reborde (flange-like); **NA**, arcocentros neurales; **NS**, espinas neurales; **NSAP**, expansión anterior de las espinas neurales en forma de reborde (flange-like).

En la región caudal, las puntas distales de las espinas neurales están en contacto a varios de los axonostos de la aleta dorsal. Las espinas hemales son similares a las neurales y todas tienen rebordes sagitales bien desarrollados, con las puntas en contacto con los axonostos de la aleta anal. todas las espinas neurales tienen bandera sagital, como una lámina ósea, desarrollada en márgenes anteriores. Las costillas son delgadas, alargadas, poco curvadas anteriormente y tienen rebordes sagitales estrechos tanto en el margen anterior como en el posterior. Las puntas de cada costilla tienen una terminación en pico.

El hueso postcelómico es un hueso grande, como en todos los Pycnodontidae, situado posterior-ventral a las costillas pleurales, presenta elongaciones anterior y posterior ventralmente. está en contacto con el margen anterior de las primeras espinas hemales y con las puntas de los primeros axonostos anales reducidos.

### ALETAS DORSAL Y ANAL (Figuras 36 a 38)

La aleta dorsal se origina al nivel de la 7ª u 8ª vértebra. Hay de 70 a 71 axonostos dorsales aproximadamente, los cuales se encuentran ensanchados. Los ejemplares LP-PX-38, LP-PX-59, LP-PX-52 y LP-PX-16 tienen la morfología de la

aleta dorsal en forma de tira (tipo B), según las morfologías propuestas de Poyato-Ariza & Wenz (2002; Figura 17). La aleta dorsal se encuentra a 58-68% de la longitud estándar.

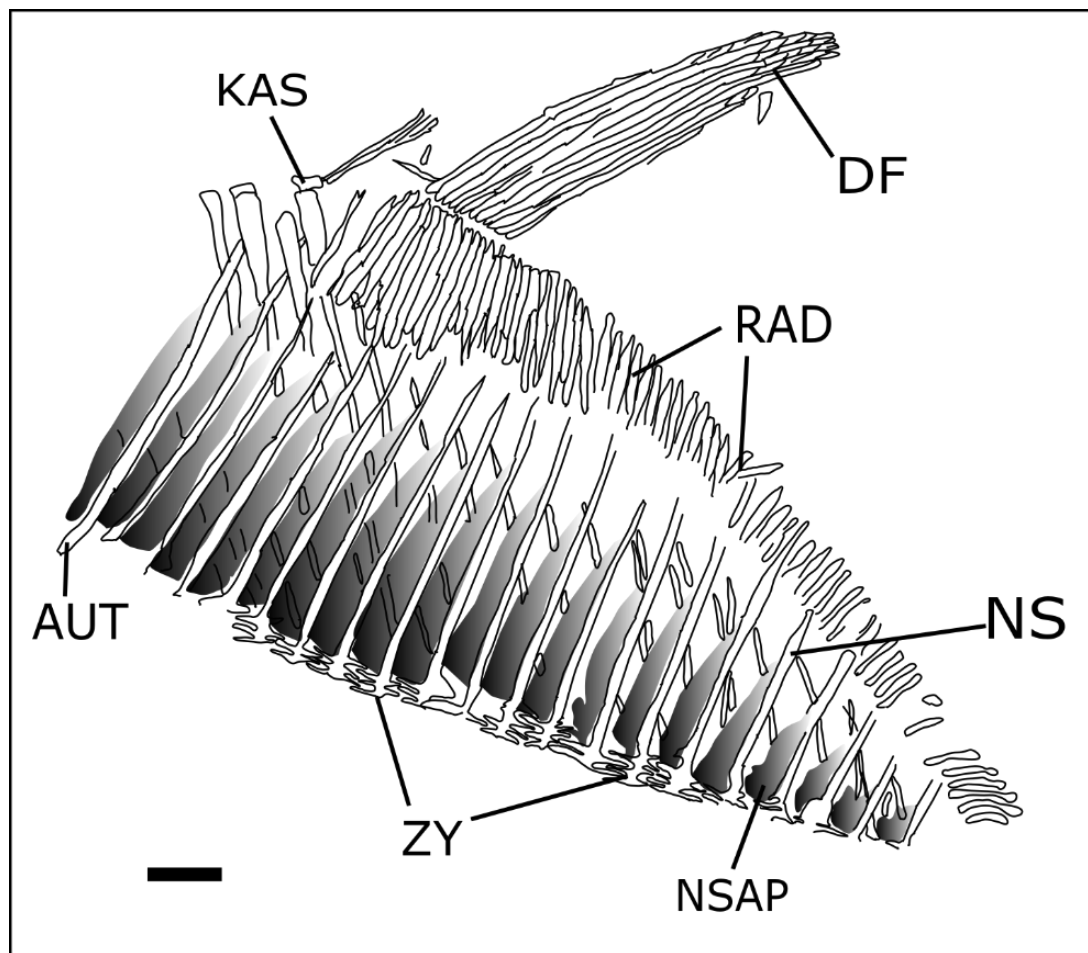


Figura 36. Aleta dorsal del ejemplar LP-PX-38. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **AUT**, espinas neurales autógenas anteriores; **DF**, radios de la aleta dorsal; **KAS**, escamas de la cresta dorsal; **NS**, espinas neurales; **NSAP**, expansión anterior de las espinas neurales en forma de reborde (flange-like); **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal; **ZY**, apófisis articulares.

De tres a dos axonostos se insertan en el espacio entre dos espinas neurales subsiguientes, cada axonosto se articula con un solo radio de la aleta dorsal, al menos en la sección visible. Los extremos superiores de los axonostos están aplanados y agrandados, pero los extremos inferiores de los pero los extremos inferiores de los radios dorsales son puntiagudos, de forma casi triangular. El axonosto dorsal que no soporta lepidotrichium está presente.

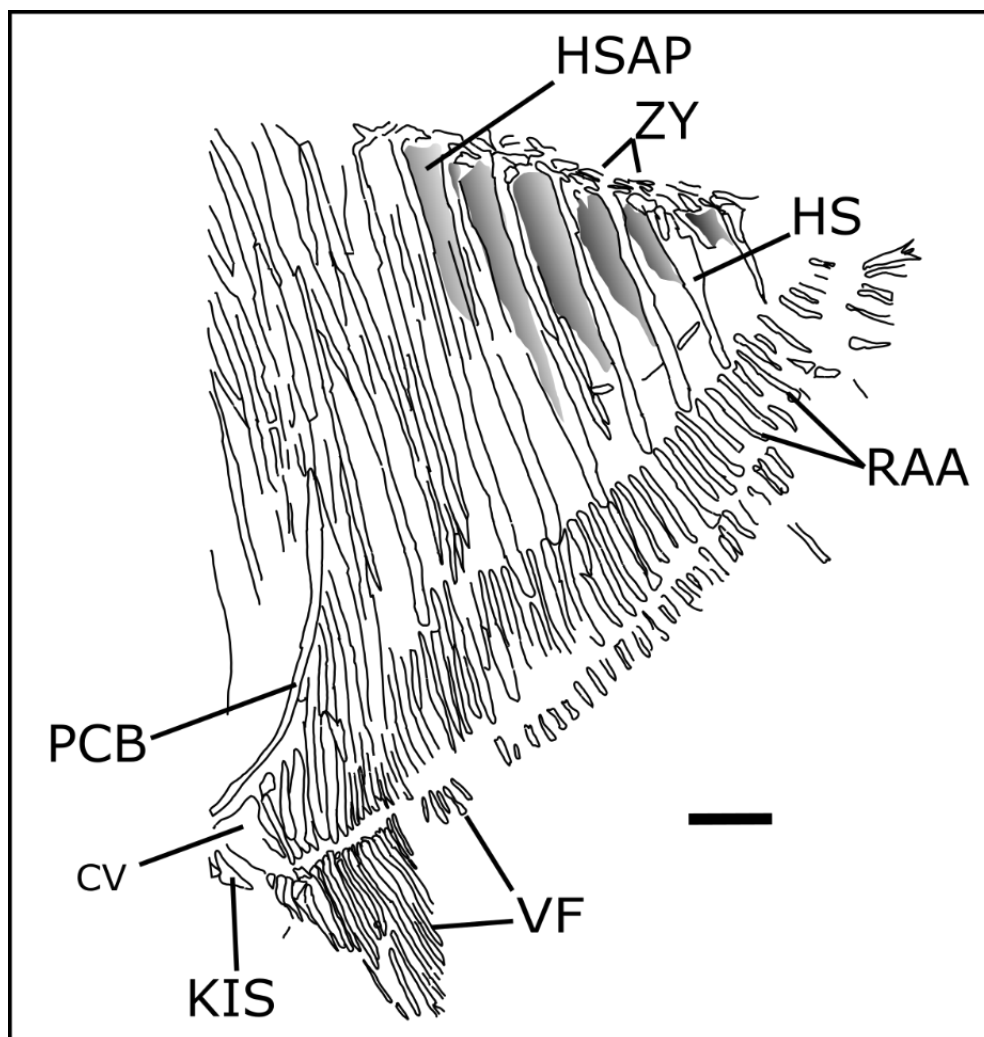


Figura 37. Aleta anal del ejemplar LP-PX-38. Barra de escala: 10 mm. *Abreviaturas:* **CV**, vestíbulo cloacal; **HS**, espinas hemales; **HSAP**, expansión anterior de las espinas hemales en forma de reborde (flange-like); **KIS**, escamas de la quilla ventral; **PCB**, hueso postcelómico; **RAA**, pterigióforos de la aleta anal; **VF**, radios de la aleta anal; **ZY**, apófisis articulares.

La aleta anal del ejemplar LP-PX-38 y LP-PX-16 es acuminada, se encuentra al 64% de la longitud estándar, con 63 axonostos anales. Se origina a la altura de 13<sup>a</sup> 14<sup>a</sup> vértebra. No hay fulcra presente en la aleta dorsal o anal. Posteriormente, existe una relación uno a uno entre los pterigióforos y los radios correspondientes. El tamaño de los primeros seis pterigióforos anteriores aumentan rápidamente hacia la parte posterior en las secciones visibles.

### **ESQUELETO Y ALETA CAUDAL (Figura 39)**

El pedúnculo caudal está bien desarrollado y alargado. Las tres a cuatro espinas neurales no están en contacto a los radios procurrentes son más cortas y delgadas que las anteriores. La última espina neural es menos de la mitad de larga que las espinas anteriores a casi vestigial [carácter 47 (2)] de Poyato-Ariza y Wenz (2005).

Están presentes al menos dos urodermales. La aleta caudal está bien desarrollada incluso en sus secciones finales de los lóbulos inferiores y superiores, apreciándose la segmentación final. Va en dirección casi vertical, pero con cierta tendencia diagonal, el lóbulo superior es más grande que el inferior y tienen un margen convexo, correspondiendo entre los tipos F y B en algunos ejemplares según las morfologías propuestas de Poyato-Ariza & Wenz (2002; Figura 24). En LP-PX-38 pareciera tener una morfología bifurcada, pero se debe a la mala preservación de los axonostos caudales centrales. No hay borde de fulcra.

Presenta de 6 a 8 elementos epicordales (espinas neurales que sostienen radios caudales procurrentes) y de 8 a 11 elementos hipocordales. Los últimos tres elementos hipocordales se encuentran hipertrofiados en forma de abanico, con una cresta longitudinal bien marcada, lo cual corresponde a la condición hipertrofiada [carácter 49 (4\*)] de Poyato-Ariza y Wenz (2002).

Está presente la escama bífida. El número de los radios principales de la aleta caudal se cuentan en promedio de 43 a 55, los radios procurrentes presentes son de dos a seis en el lóbulo superior y de tres a cinco en el lóbulo inferior. No se aprecia el soporte uróforo.

### **ESCAMAS DERMALES (Figura 34 a 38)**

Las escamas cubren todo el cuerpo excepto el pedúnculo caudal. Las escamas completas y masivas solo están presentes en la región abdominal. Las escamas en la parte anterodorsal del cuerpo y en la parte posterior del cuerpo (en el área entre los pterigióforos dorsal y anal) están reducidas y solo se osifican barras

delgadas de escamas. El borde posterior de las grandes escamas del cuerpo es liso y la superficie de las escamas está cubierta por algunos surcos y crestas.

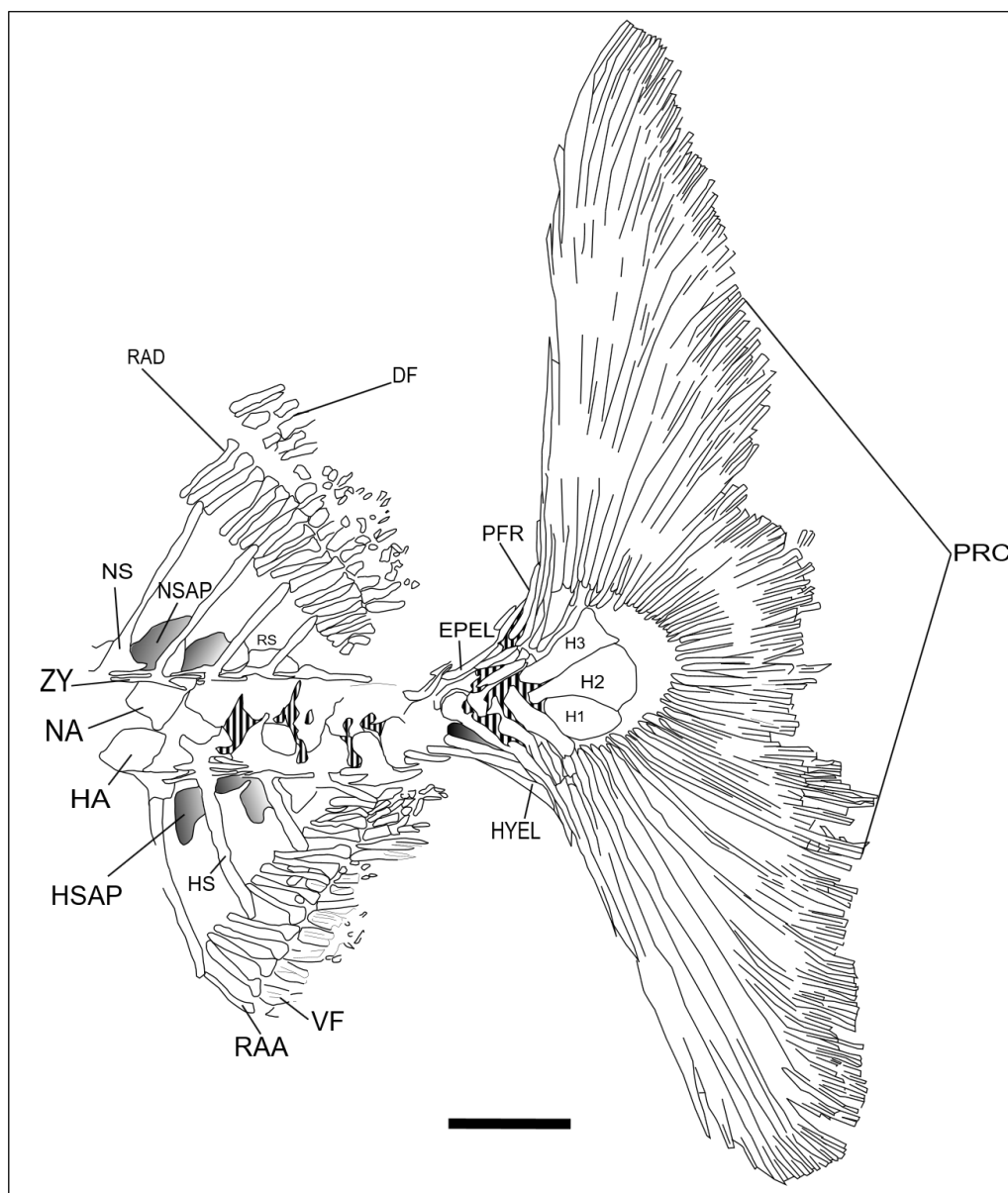


Figura 38. Aleta caudal ejemplar LP-PX-16. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas: **DF**, radios de la aleta dorsal; **EPEL**, elementos epicordales; **H**, huesos hipurales; **HA**, arcocentros hemales; **HS**, espinas hemales; **HSAP**, expansión anterior de las espinas hemales en forma de reborde (flange-like); **HYEL**, elementos hipocordales; **NA**, arcocentros neurales; **NS**, espinas neurales; **NSAP**, expansión anterior de las espinas neurales en forma de reborde (flange-like); **PFR**, radios procurrentes; **PRC**, radios caudales principales; **RAA**, pterigióforos de la aleta anal; **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal; **RS**, crestas que refuerzan las expansiones sagitales anterior y posterior en las espinas hemales y neurales; **VF**, radios de la aleta anal; **ZY**, apófisis articulares.

Están presentes de 10 a 14 escamas (escudos) en la cresta dorsal. El tamaño de estas escamas de la cresta aumenta de anterior a posterior y la escama más grande es la penúltima, siendo la última la menos desarrollada. Están coronadas por una espina con una punta redondeada y va dirigida anteriormente. Todas las escamas presentan espinas de tamaño similar y centradas. Hay de 15 a 17 escamas ventrales de la quilla. Las escamas ventrales de la quilla precloacal están en estrecho contacto entre sí, con un par de espinas en el margen libre. Dirigidas anteriormente.

La escamación corporal es tipo peltado. En la parte inferior de la región abdominal, en el área entre el margen posterior del cleitro y la cloaca, se puede observar una serie de escamas completas, dispuestas longitudinalmente (escamas-barra), en estrecho contacto entre sí. En la región dorsal, las escamas son filiformes. Se extienden en la región caudal, algunos están presentes inmediatamente antes del pedúnculo caudal. Las escamas cloacales anteriores y posteriores modificadas están en forma de mosaico o con dos a tres escamas presentes. No hay escamas entre la mandíbula inferior y la expansión ventral del cleitro. Existen de 3 a 4 filas de escamas completas posteriores a la cloaca.

Entre la cabeza y la aleta dorsal, las escamas dorsales del cuerpo están en relación con las escamas de la quilla dorsal, dos pares de escamas-barra se originan en el margen inferior de cada escama de la cresta. En la parte anterior del cuerpo, estas escamas dorsales, originadas en la cresta, no cruzan la columna. En el área caudal estas escamas se originan inferiormente en relación con la cresta, pero casi de forma inmediata, en el contacto entre las espinas neurales y axonostos dorsales.

## DISCUSIÓN TAXONÓMICA

Para llegar a la asignación taxonómica se comparó la forma, tamaño y posición de los huesos del cráneo, aletas y esqueleto axial, así como la forma y tamaño de los dientes vomerinos y prearticulares. La Nueva especie B está conformada por 25 ejemplares; LP-PX-16, LP-PX-22 y LP-PX-38 son los ejemplares completos, desde cráneo hasta aletas caudal y dorsal, el resto de los ejemplares preservan elementos importantes como LP-PX-15, LP-PX-55 y LP-PX-59, los cuales conservan excelentes aparatos dentales.

Los 25 ejemplares muestran ciertas características diagnósticas de la familia Pycnodontidae las cuales incluyen: presencia de proceso parietal en forma de cepillo; escamas incompletas en la región dorsal del cuerpo; infraorbital posterior agrandado; espinas de la quilla ventral en contacto; dermohiomandíbula presente. De igual forma, muestran características diagnósticas de la subfamilia Nursallinae, las cuales incluyen: frontal curvo y ancho; última espina neural vestigial; elementos hipocordales hipertrofiados; aleta caudal vertical; arcocentros neurales y hemales adyacentes en contacto complejo a hipercomplejo.

La Nueva especie B se relaciona con los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*. Se relaciona con *Nursallia* porque: presenta un pedúnculo caudal diferenciado, el arcocentro neural y hemal correspondiente rodean completamente la notocorda, presenta una escama bífida en la cloaca, aleta dorsal con forma de tira, dos radios branquiostegos, relativamente largos y en contacto, los huesos frontal y parietal no están en contacto. Se relaciona con *Paranursallia* porque presenta huesos frontales curvos y cortos, más de 47 axonostos anales, la última espina neural es vestigial a menos de la mitad de larga que las espinas anteriores y presenta los tres últimos elementos hipocordales hipertrofiados.

De entre las especies pertenecientes a los género *Nursallia* y *Paranursallia*, la Nueva especie B comparte las siguientes características en particular con las especies *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa*: presentan de 27 a 32 vértebras, huesos frontal y parietal no están en contacto (carácter de *Nursallia tethysensis*); ornamentaciones muy fuertes en los dientes vomerinos y

prearticulares; de 6 a 10 espinas neurales anteriores autógenas; presencia de espinas en cresta dorsal, distribuidas de forma centrada en contacto entre sí.

La Nueva especie B se diferencia de *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa* porque estas especies presentan ornamentación craneal con espinas y tubérculos; dientes vomerinos subcirculares a ovalados; poseen de 6 a 8 elementos hipocordales; de cuatro a cinco elementos epicordales; el ápice ventral está antes del punto de inserción de la aleta anal; el dentario es pequeño, alargado posteriormente y simple; dientes prearticulares con morfología ovalada; dos dientes premaxilares; no presentan pterigióforos ensanchados; no presentan hueso postcelómico con elongaciones ni urodermales.

La Nueva especie B es similar a *Paranursallia spinosa*, sin embargo, exhibe los siguientes caracteres que son diagnósticos para este nuevo taxón: cuerpo de forma discoide a intermedia; maxila ovoide a reniforme; dientes vomerinos subcirculares y reniformes; cuatro filas de dientes prearticulares principales; más de 10 dientes en la fila principal del vómer y prearticular; alternancia de dientes en fila principal de dientes vomerinos; de dos a cuatro dientes en la premaxila y el dentario; dentarios con corona bifurcada; dientes prearticulares con morfología cuadrada con una protuberancia a sigmoideos con forma de gota; más de tres dientes premaxilares en una fila; ornamentaciones muy débiles en dientes vomerinos y prearticulares; aleta dorsal del 58% al 68% (con respecto a la distancia predorsal/longitud estándar); cleitro curvado, expandido con dos miembros en ángulo y el miembro anteroventral subvertical: de 9 a 11 elementos hipocordales; mosaico de escamas cloacales anteriores modificadas con dos escamas sobresalientes y dos posteriores; presenta dos urodermales; de seis a ocho elementos epicordales; hueso postcelómico con elongaciones anteriores y posteriores presentes; pterigióforos dorsales ensanchados. Estos caracteres la separan de otras especies del género *Paranursallia* y permiten asignarla a una nueva especie.

### ***Nursallia***

#### **Nueva especie C**

**Diagnosis.** Pez pichnodonto con la presencia de los caracteres únicos: cuerpo en forma discoide; huesos frontales curvos y largos; de 9 a más de 10 dientes en la fila principal del vómer; maxila ovoide; de dos a tres dientes premaxilares y dentarios; dentario pequeño y bífido en la parte posterior; dientes premaxilares con morfología robusta, apenas incisiforme a forma de gancho; morfología reniforme a ovalada en dientes vomerinos; crenulaciones fuertes presentes en la mayoría de los dientes vomerinos y prearticulares; alternancia en la fila principal de dientes vomerinos; dientes prearticulares con morfología cuadrada con protuberancia; de ocho a nueve dientes prearticulares; dientes dentarios con corona simple; de 33 a 36 vértebras; de 9 a 11 elementos hipocordales; más de 15 escamas diferenciadas en la cresta dorsal y de 17 a 21 escamas en la quilla ventral; hueso postcelómico con elongaciones ventrales en la parte posterior y anterior; pterigióforos dorsales ensanchados; la última espina neural que no soporta los radios procurrentes de la aleta caudal es menos de la mitad de larga que las espinas anteriores; aletas pélvicas entre el 45% a 55% de la longitud estándar; morfología acuminada a forma de tira en las aletas anal y dorsal; aleta dorsal se encuentra a menos del 49% de la longitud estándar; aleta anal se encuentra entre el 70% a 79% de la longitud estándar; escamas cloacales anteriores y posteriores modificadas en mosaico de escamas pequeñas; dos urodermales. Con la combinación de caracteres de los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*: hueso frontal y parietal no están en contacto; de cuatro a cinco elementos epicordales; aleta caudal tipo vertical (corta y alta); más de 47 axonostos anales; disposición de dientes vomerinos en filas regulares; tres filas de dientes prearticulares; arcocentro neural y hemal en contacto hipercomplejo; escamas osificadas abdominales completas e incompletas en sección caudal; presencia de escama bífida en cloaca y los tres últimos elementos hipocordales hipertrofiados.

**Holotipo:** Ejemplar No. LP-PX-23; pez en vista lateral completo. Longitud total de 226 mm, longitud estándar de 195 mm, máxima profundidad del cuerpo 192 mm. Región abdominal bien desarrollada. Margen inferior del cleitro, prearticular y parte posterior del angular forman perfil con una muesca en forma de “V”. No hay presencia de ápice dorsal ni ventral.

**Paratipos:** Ejemplares: LP-PX-17, LP-PX-45, LP-PX-58, LP-PX-08, LP-PX-21, LP-PX-29, LP-PX-37.

## DESCRIPCIÓN

### CRÁNEO Y DENTICIÓN (Figuras 39 a 45 y 48)

#### Cráneo (Figuras 39, 40 y 48)

El cráneo está bien preservado en los ejemplares LP-PX-17, LP-PX-29 y LP-PX-51.; el ejemplar LP-PX-23 no tiene preservado en su totalidad parte del frontal y dermosupraoccipital. La longitud de la cabeza (LC) es el 30.77% de la longitud estándar (LS).

La cabeza es más larga que profunda; el hueso frontal (parietal según Schultze, 2008) es poco curvado a recto y más largo que ancho, se encuentra muy ornamentado. Los huesos dérmicos del cráneo están ornamentados con crestas alargadas, especialmente en el frontal, parietal, dermosupraoccipital y el preopérculo.

El dermosupraoccipital se encuentra bien preservado en el ejemplar LP-PX-29, ornamentado e hipertrofiado, es más profundo que largo. El hueso parietal (postparietal según Schultze, 2008) tiene una forma triangular, con una porción anterior más ancha a la posterior, conserva un gran tamaño, aunque es más pequeño que el dermosupraoccipital. Tiene un proceso parietal que está en el punto medio de su borde posterior, es más largo que alto y muestra la terminación típica en cepillo.

No hay fenestra dermocraneal. Contrario a lo que se observa en otros pycnodontos, el hueso frontal y parietal no están en contacto. El paraesfenoide es rectangular, más largo que ancho, aunque no está claro el límite con respecto al mesetmoide y la maxila en el ejemplar LP-PX-23, inicia a media órbita.



Figura 39. Holotipo de la Nueva especie C, ejemplar LP-PX-23.

#### **Región etmoidal (Figura 40)**

El mesetmoide se encuentra fracturado la parte visible está hipertrofiada en comparación al paraesfenoide. El dermopterótico está casi preservado totalmente, aunque no es clara la sutura con el dermosfenótico, pero parece que están fusionados para formar un solo hueso (denominado dermoptererosfenótico; Kriwet, 2005), está muy ornamentado con reticulaciones. Lo que puede pertenecer al dermosfenótico presenta estructuras circulares en la parte media.

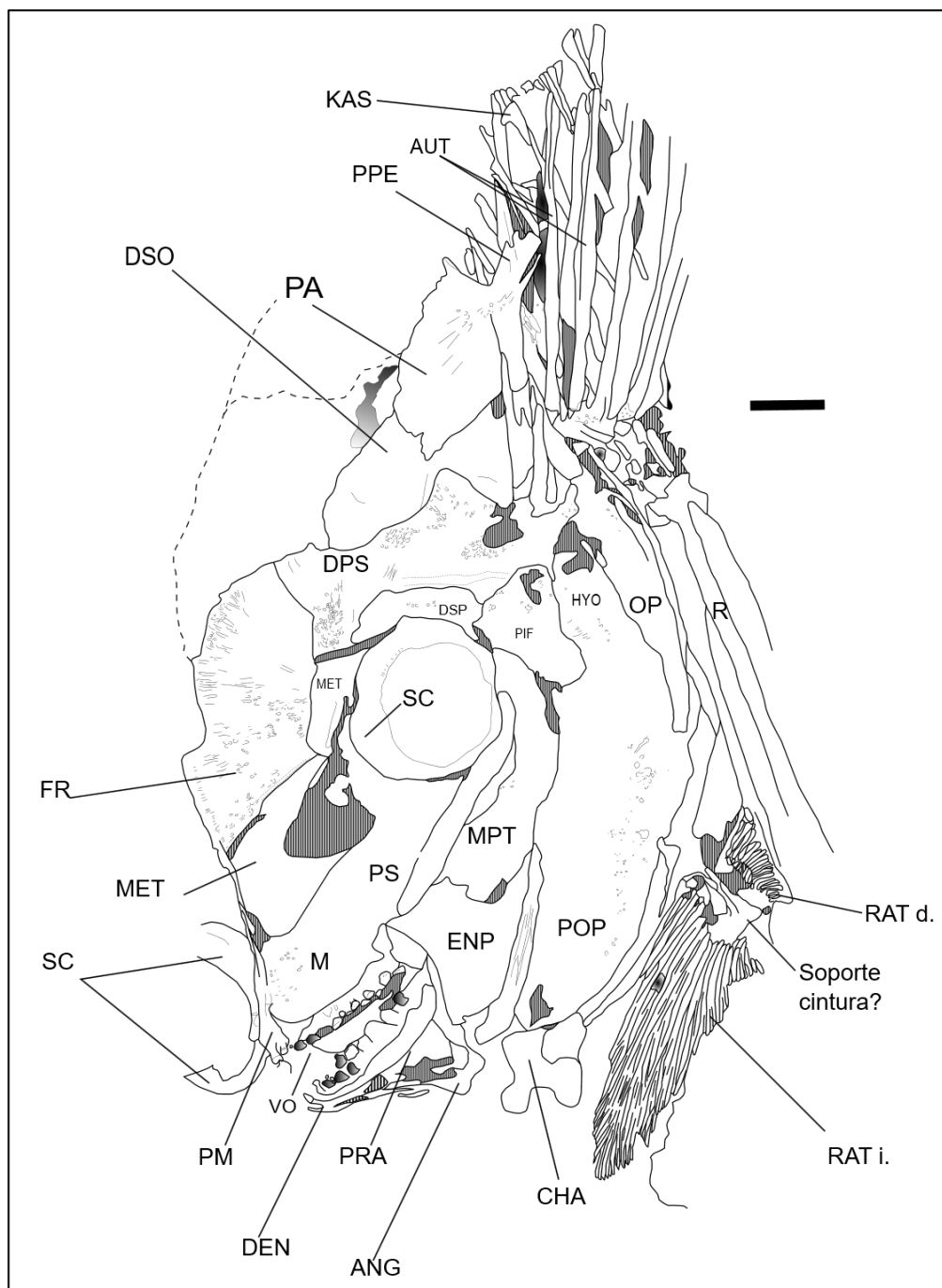


Figura 40. Cráneo del ejemplar LP-PX-23. Barra de escala 10 mm. Abreviaturas: **ANG**, angular; **AUT**, espinas neurales autógenas anteriores; **CHA**, ceratohial anterior; **DEN**, dentario; **DPS**, dermopterosfenótico; **DSO**, dermosupraoccipital; **DSP**, dermosfenótico; **ENP**, endopterigoide; **FR**, frontal; **HYO**, hiomandibula; **KAS**, escamas de la cresta dorsal; **M**, maxila; **MET**, mesetmoide; **MPT**, metapterigoide; **OP**, opérculo; **PA**, parietal; **PIF**, infraorbital posterior; **PM**, premaxila; **POP**, preopérculo; **PPE**, proceso postparietal; **PRA**, prearticular; **PS**, paraesfenoide; **R**, costillas; **RAT**, radiales de la aleta pectoral (**d.** es derecha e **i.** es izquierda); **SC**, elementos del anillo esclerótico; **VO**, vómer.

El metapterigoide tiene una forma alargada y rectangular, pero se dificulta observar su separación con respecto al paraesfenoide y endopterigoide en el ejemplar LP-PX-23. El endopterigoide es más cuadrado, pero no se encuentra bien preservado. Hay presencia de una línea sensorial en el borde ventral cerca del dermosfenótico y parte del preopérculo, con ornamentaciones alrededor.

#### **Serie circumorbital (Figura 40)**

En el ejemplar LP-PX-23 la órbita está centrada, con el hueso esclerótico rodeando completamente la órbita, mientras que un segundo hueso esclerótico está al nivel del vómer y paraesfenoide, tienen forma semicircular. Todos los ejemplares presentan un infraorbital agrandado en la parte anterior de la órbita, característico de la familia Pycnodontidae; se observa otro más pequeño en la parte posterior, el resto de los infraorbitales son difíciles de observar por la preservación y la cristalización. El diámetro de la órbita es de 17 a 20 mm.

#### **Mandíbula y dentición (Figuras 40 a 45)**

Los ejemplares LP-PX-23, LP-PX-08, LP-PX-56 y LPPX-51 son los que tienen los dientes mejor preservados. La premaxila es pequeña, con una protuberancia larga y delgada que se extiende desde el borde anterior del cuerpo principal del hueso, casi alcanza la altura de la órbita. Los dientes premaxilares presentan una morfología en forma de gancho robusto, mientras que los dientes dentarios presentan dos morfologías; en forma de gancho a robusto, apenas incisiforme (Figura 41). Poseen de dos a tres dientes premaxilares y de dos a tres dientes dentarios. El dentario es pequeño y bífido posteriormente. La corona de los dientes premaxilares y dentarios es simple.

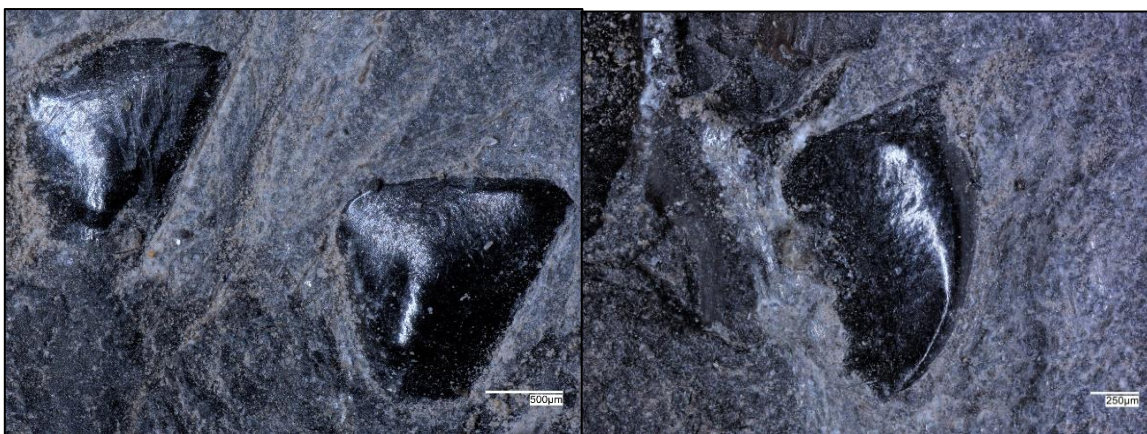


Figura 41. Dientes dentarios (izquierda) y premaxilares (derecha) del ejemplar LP-PX-56. Barra de escala en imagen. Fotografía tomada a 80x y 100x de aumento respectivamente.

La maxila tiene forma ovoide y el borde oral recto (Figuras 40, 42 y 43). Los dientes vomerinos tienen un contorno ovalado y reniforme, están dispuestos en tres filas con nueve a más de 10 dientes en la fila principal, la cual también presenta alternancia de dientes (Figura 42, 43 y 45).



Figura 42. Ornamentaciones fuertes presentes en dientes vomerinos y prearticulares; diente prearticular del ejemplar LP-PX-56 (izquierda) y dientes vomerinos del ejemplar LP-PX-51 (derecha) con morfología reniforme. Barra de escala en imagen. Fotografía tomada a 80x y 10x, respectivamente.

Los dientes prearticulares (Figuras 41 a 45) son de contorno cuadrado con protuberancia, la cual es una característica que no comparte con algún otro pycnodonto fuera de las especies A y B, dispuestos en tres filas con 8 a 9 dientes en la fila principal. El proceso coronoide tiene un borde dorsal alto y recto. Los dientes

vomerinos y prearticulares presentan ornamentaciones levemente fuertes a muy fuertes, sin algún suco o papila central (Figura 42). En la parte posterior de la mandíbula, son visibles el angular y el articular.



Figura 43. Dientes vomerinos y prearticulares del ejemplar LP-PX-23. Barra de escala: 1000 micrómetros, tomado a 20x de aumento.

El prearticular se encuentra poco preservado, tiene forma alargada, separada del dentario. Se encuentra unido al angular y una sección pequeña que parece el cuadrado. El angular es alargado y termina en forma filial con el dentario, presenta la ornamentación mencionada por Poyato-Ariza & Wenz (2002) en paralelo al prearticular y debajo de este.



Figura 44. Dientes dentarios y prearticulares: del ejemplar LP-PX-51. (izquierda) y del ejemplar LP-PX-08 (derecha). Barra de escala en imágenes. Fotografías tomadas a 10x y 50x de aumento, respectivamente.



Figura 45. Dentición completa del ejemplar LP-PX-56 y su contraparte. Barra de escala en imagen. Fotografías tomadas a 20x de aumento.

### **Serie del hiolapatino (Figura 40)**

La hiomandíbula se encuentra en la parte superior del preopérculo, pero no se observa la sutura de separación, en la parte posterior se observan leves restos del cóndilo hiomandibular. En el espacio entre el cleitro, preopérculo y angular se encuentra el ceratohial anterior, con forma de trébol, sin ornamentación. No hay evidencia del hipohial.

### **Serie opercular (Figura 40)**

El preopérculo es una lámina más larga que ancha, pero mucho más grande que el opérculo, característico de los pycnodontos, está poco ornamentado en la sección media inferior; el borde anterior es recto y tiene una ligera curvatura en la región posterior donde cambia la ornamentación; es alargado en la dimensión supero-inferior, esta sección es más larga y grande que el opérculo.

El opérculo es un hueso alargado posdorsal al preopérculo. Está reducido en tamaño, como en todos los Pycnodontidae. El borde anterior del opérculo que se sutura con el preopérculo es recto y el borde posterior tiene forma de arco y cubre parcialmente el supracleitro. Posee dos radios branquiostegos delados y separados.

### **CINTURA Y ALETA PECTORAL (Figuras 40 y 46)**

El cleitro es grande y expandido ventralmente, como en todos los demás miembros de los Pycnodontidae (Nursall, 1996), con dos miembros en ángulo y el miembro anteroventral subhorizontal. Se encuentra bien preservado. No hay evidencia de espinas en la superficie. Su forma se encuentra casi cubierta totalmente por las aletas pectorales.

El supracleitro está cubierto por las costillas hemales y parte de las escamas en placa, tiene forma alargada, del mismo grosor que la parte superior del cleitro. El ejemplar LP-PX-23 es el único que tiene ambas aletas pectorales, estando más completa la aleta izquierda que la derecha. Tiene de 10 a 11 radiales pectorales, con una dimensión aproximada de 12mm. El ejemplar LP-PX-08 solo preserva una completa pero fragmentada en tres partes. El resto de ejemplares tiene mal preservadas las aletas pectorales.

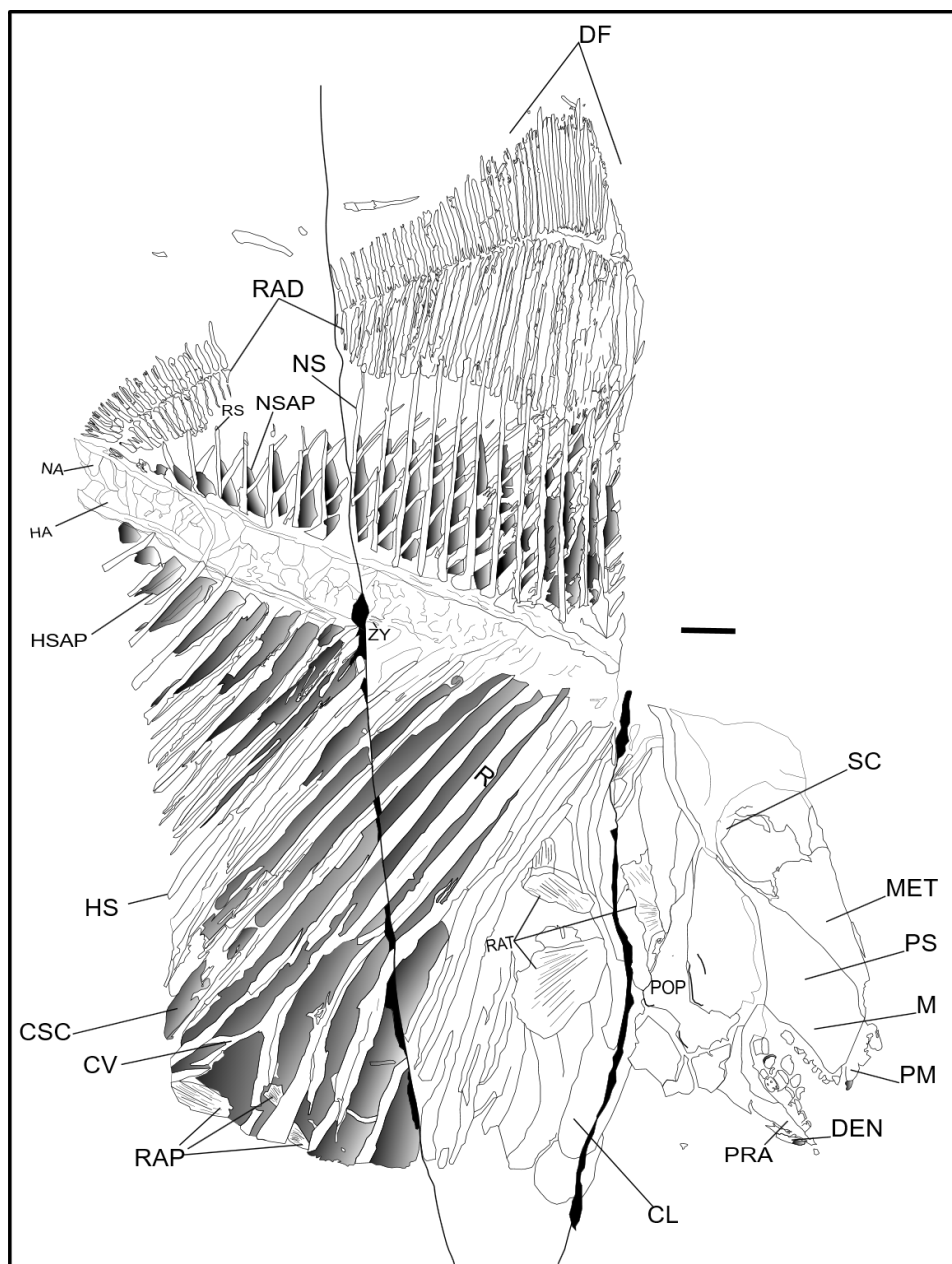


Figura 46. Esqueleto axial del ejemplar LP-PX-08. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **CL**, cleitro; **CSC**, escamas completas; **CV**, vestíbulo cloacal; **DEN**, dentario; **DF**, radios de la aleta dorsal; **HA**, arcocentros hemales; **HS**, espinas hemales; **HSAP**, expansión anterior de las espinas hemales en forma de reborde (flange-like); **M**, maxila; **MET**, mesetmoide; **NA**, arcocentros neurales; **NS**, espinas neurales; **NSAP**, expansión anterior de las espinas neurales en forma de reborde (flange-like); **PM**, premaxila; **POP**, preopérculo; **PRA**, prearticular; **PS**, paraesfenoide; **R**, costillas; **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal; **RAP**, radios de la aleta pélvica; **RAT**, radiales de la aleta pectoral; **RS**, crestas que refuerzan las expansiones sagitales anterior y posterior en las espinas hemales y neurales; **SC**, elementos del anillo esclerótico; **ZY**, apófisis articulares.

### **CINTURA Y ALETA PÉLVICA (Figuras 46 y 47)**

Las aletas pélvicas son pequeñas, como en todos los Pycnodontiformes, y tienen aproximadamente 17 radios segmentados y ramificados. Se ubican al 50.36% de la longitud estándar, en la parte anterior de la cloaca, que está poco preservada.

En el ejemplar LP-PX-23 se observa una aleta pélvica, pegada a la aleta anal, pero puede deberse a la preservación. No está claro el soporte porque la región está cubierta por las primeras filas de escamas hemales. El ejemplar LP-PX-08 y LP-PX-17 solo muestran una aleta pélvica, pero están bien preservadas.

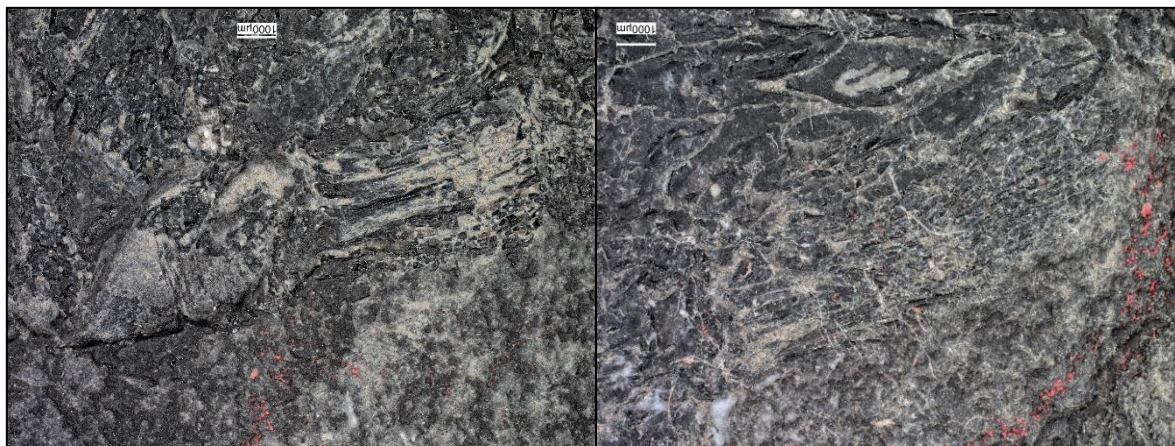


Figura 47. Aletas pélvicas del ejemplar LP-PX-23. La fotografía izquierda muestra el hueso pélvico, la fotografía de la derecha es la aleta cercana a la aleta anal. Barra de escala en imagen, fotografías tomadas a 20x de aumento.

### **ESQUELETO AXIAL (Figuras 46 y 48)**

El esqueleto axial es visible en casi todos los ejemplares, exceptuando LP-PX-56 y LP-PX-58. A partir del pedúnculo caudal, la notocorda se mantiene recta, siguiendo el eje general del cuerpo hasta el nivel de la órbita. Es visible debido a la reducción de la escamación. Hay de 33 a 36 vértebras excluyendo los elementos epicordales de la serie caudal. Los arcocentros rodean completamente la notocorda y tiene un contacto hipercomplejo a complejo. Las banderas sagitales son largas y grandes, ubicadas en la parte anterior de las costillas. Las costillas son delgadas, alargadas, poco curvadas anteriormente y tienen rebordes sagitales estrechos tanto

en el margen anterior como en el posterior. Las puntas de cada costilla tienen una terminación en pico.

Las 7 a 10 espinas neurales más anteriores son autógenas de sus arcos neurales, casi verticales con respecto al eje del cuerpo, tienen un inicio cilíndrico, son robustas y se adelgazan hacia la parte dorsal. Las bases de los arcos y espinas neurales y hemales se entrelazan con los sucesivos a través de complejas suturas interdigitadas (Figura 48). Las digitaciones visibles son tres y disminuye a dos en ambos lados de los arcos en la región posterior.



Figura 48. Interdigitaciones de los arcos neurales y hemales del ejemplar LP-PX-23. Barra de escala: 1000 micrómetros. Fotografía tomada en aumento a 20x.

En la región caudal, las puntas distales de las espinas neurales están en contacto a varios de los axonostos de la aleta dorsal. Las espinas hemales son similares a las neurales y todas tienen rebordes sagitales bien desarrollados, con las puntas en contacto con los axonostos de la aleta anal.

El hueso postcelómico es un hueso grande, como en todos los Pycnodontidae, situado posterior-ventral a las costillas pleurales, presenta elongaciones anterior y posterior ventralmente. está en contacto con el margen anterior de las primeras espinas hemales y con las puntas de los primeros axonostos anales reducidos.

## ALETAS DORSAL Y ANAL (Figuras 46, 49 y 50)

La aleta dorsal se origina al nivel de la 7ª vértebra. Hay 71 axonostos dorsales aproximadamente, los cuales se encuentran ensanchados. Los ejemplares LP-PX-17 y LP-PX-08 tienen la morfología de la aleta dorsal en forma de tira (tipo A), mientras que los ejemplares LP-PX-23 y LP-PX-29 tienen una morfología acuminada (tipo B), según las morfologías propuestas de Poyato-Ariza & Wenz (2002; Figura 21). La aleta dorsal se encuentra a menos del 49% de la longitud estándar.

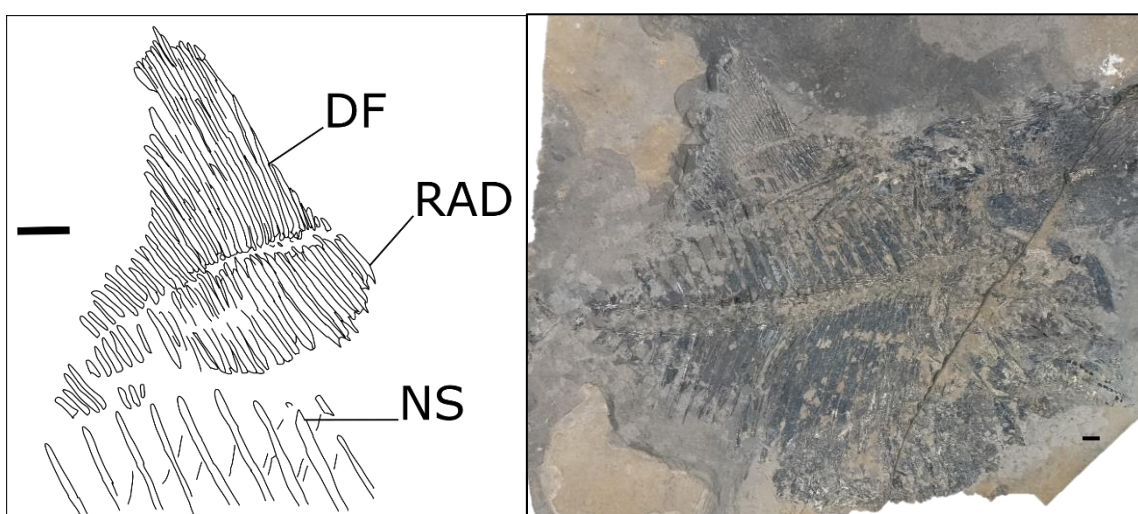


Figura 49. Aleta dorsal del ejemplar LP-PX-51 con morfología tipo A2. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **DF**, radios de la aleta dorsal; **NS**, espinas neurales; **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal.

De tres a dos axonostos se insertan en el espacio entre dos espinas neurales subsiguientes, cada axonosto se articula con un solo radio de la aleta dorsal, al menos en la sección visible. Los extremos superiores de los axonostos están aplanados y agrandados, pero los extremos inferiores de los radios dorsales son puntiagudos, de forma casi triangular. El axonosto dorsal que no soporta lepidotrichium está ausente.

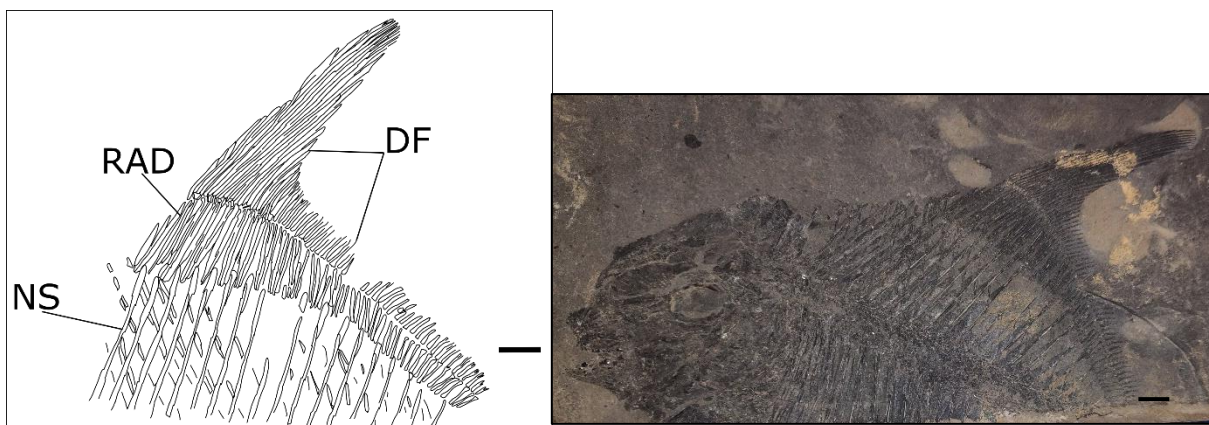


Figura 50. Aleta dorsal del ejemplar LP-PX-29 con morfología tipo B. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **DF**, radios de la aleta dorsal; **NS**, espinas neurales; **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal.

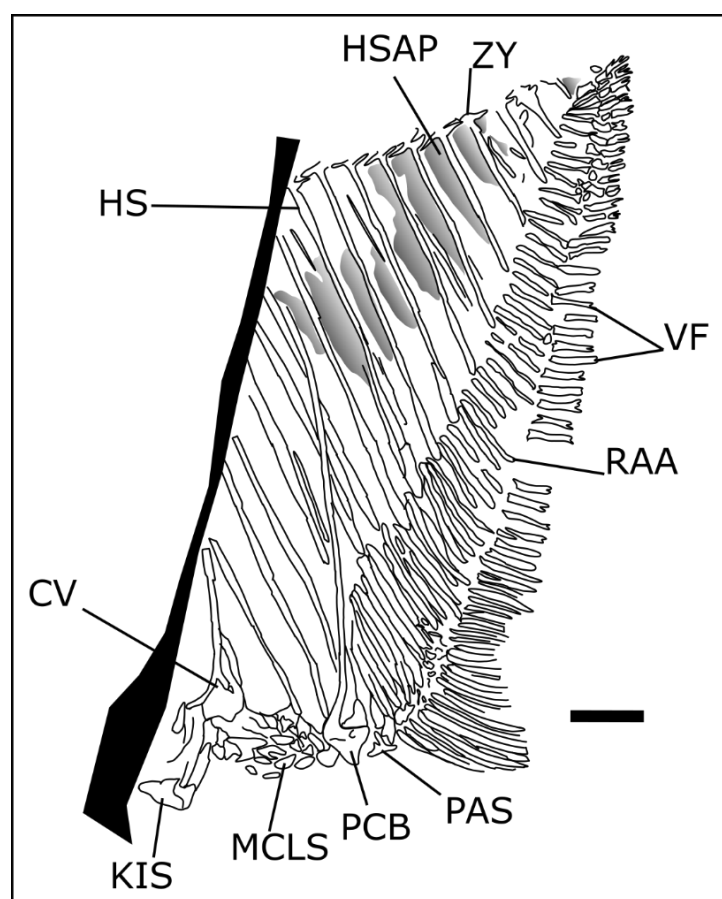


Figura 51. Aleta anal del ejemplar LP-PX-23. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **CV**, vestíbulo cloacal; **HS**, espinas hemales; **HSAP**, expansión anterior de las espinas hemales en forma de reborde (flange-like); **KIS**, escamas de la quilla ventral; **MCLS**, mosaico de escamas cloacales; **PAS**, escamas postanales; **PCB**, hueso postcelómico; **RAA**, pterigióforos de la aleta anal; **VF**, radios de la aleta anal; **ZY**, apófisis articulares.

La aleta anal del ejemplar LP-PX-23 y LP-PX-08 es acuminada, se encuentra del 70-79% de la longitud estándar, con 60 axonostos anales. No hay fulcra presente en la aleta dorsal o anal. Posteriormente, existe una relación uno a uno entre los pterigióforos y los radios correspondientes. La morfología es en forma de tira (tipo A2) según las morfologías propuestas de Poyato-Ariza & Wenz (2002; figura 21). Está presente la escama bífida.

### **ESQUELETO Y ALETA CAUDAL (Figura 52)**

El pedúnculo caudal está bien desarrollado y alargado. Las tres a cuatro espinas neurales no están en contacto a los radios procurrentes son más cortas y delgadas que las anteriores.

La última espina neural es menos de la mitad de larga que las espinas anteriores. Los elementos epicordales (espinas neurales que sostienen radios caudales procurrentes) son más largos que las espinas neurales inmediatas anteriores, hay de 4 a 5 elementos.

Presenta de 9 a 11 elementos hipocordales (espinas hemales en contacto con los radios caudales procurrentes), los últimos tres elementos hipocordales se encuentran hipertrofiados en forma de abanico, lo cual corresponde a la condición hipertrofiada [carácter 49 (4\*)] de Poyato-Ariza y Wenz (2002). Los tres muestran una cresta longitudinal bien marcada y exhiben una disposición en forma de abanico. Hay presentes al menos dos urodermales.

La aleta caudal se encuentra bien desarrollada, hasta los lóbulos superior e inferior. La morfología es vertical, corta y alta, cuyos lóbulos superiores e inferiores son totalmente rectos, correspondiendo al tipo F (según las morfologías propuestas de Poyato-Ariza & Wenz, 2002; Figura 24). No hay borde de fulcra. El número de radios principales de la aleta caudal son aproximadamente de 71 a 75, los radios procurrentes son tres a cinco en el lóbulo superior y siete en el lóbulo inferior.

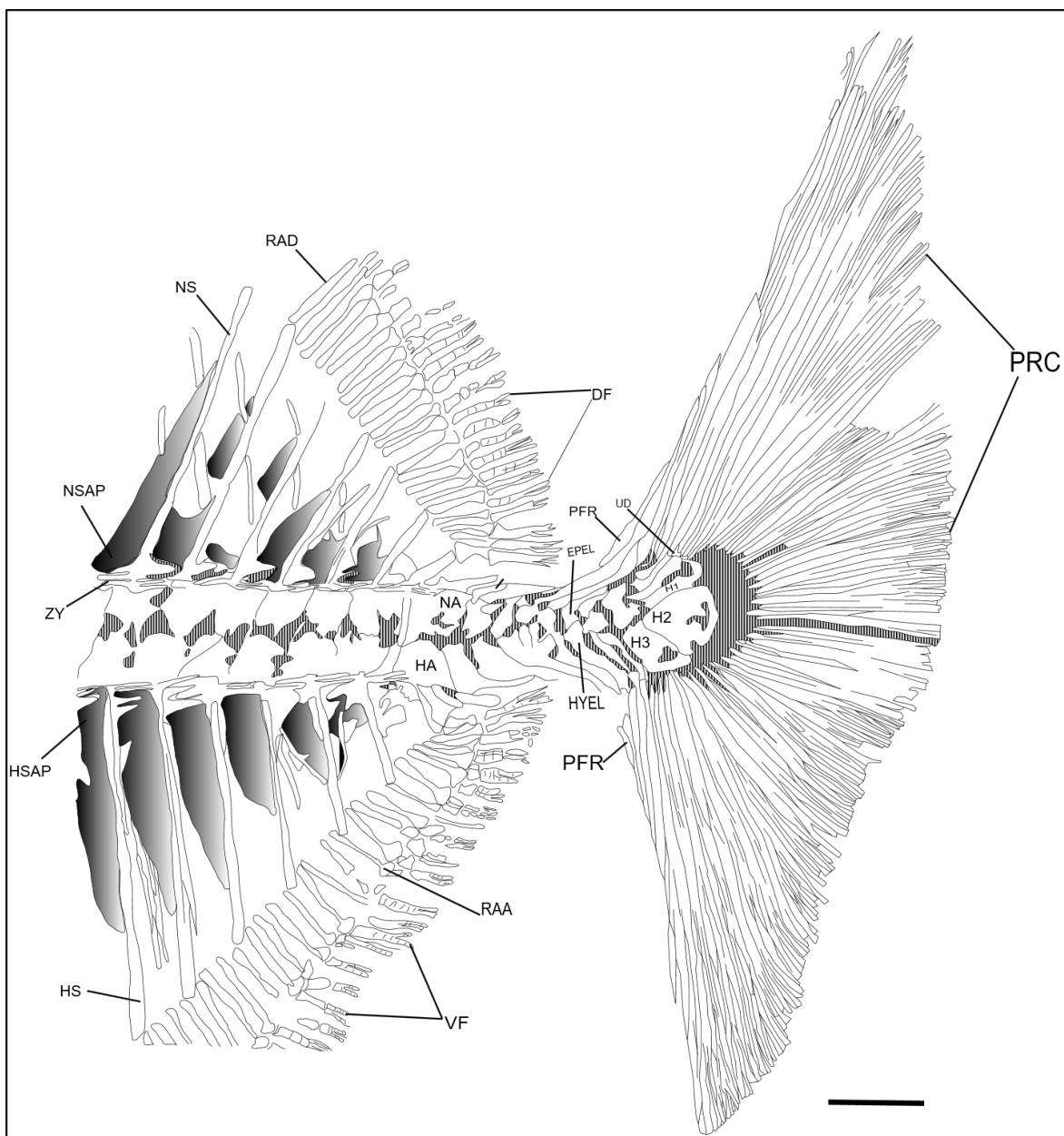


Figura 52. Aleta caudal del ejemplar LP-PX-23. Barra de escala: 10 mm. Abreviaturas: **DF**, radios de la aleta dorsal; **EPEL**, elementos epicordales; **H**, huesos hipurales; **HA**, arcocentros hemales; **HS**, espinas hemales; **HSAP**, expansión anterior de las espinas hemales en forma de reborde (flange-like); **HYEL**, elementos hipocordales; **NA**, arcocentros neurales; **NS**, espinas neurales; **NSAP**, expansión anterior de las espinas neurales en forma de reborde (flange-like); **PFR**, radios procurrentes; **PRC**, radios caudales principales; **RAA**, pterigióforos de la aleta anal; **RAD**, pterigióforos de la aleta dorsal; **UD**, urodermales; **VF**, radios de la aleta anal; **ZY**, apófisis articulares.

### ESCAMAS DERMALES (Figuras 46 y 53)

Están presentes más de 15 escamas (escudos) en la cresta dorsal; se encuentran diferenciadas, cada una con una espina centrada, todas de tamaño similar y en estrecho contacto entre sí. El tamaño de estas escamas aumenta de anterior a posterior y la escama más grande es la penúltima, siendo la última la menos desarrollada.

Hay de 15 a 18 escamas de la quilla ventral, con una espina central, todas de tamaño similar, en estrecho contacto. La primera escama de la serie preanal está apenas conectada con el margen inferior del cleitro. Las escamas sucesivas de esta serie preanal tienen un tamaño similar, incrementan de adelante hacia atrás. Las escamas cloacales anteriores y posteriores modificadas están en forma de mosaico. No hay escamas entre la mandíbula inferior y la expansión ventral del cleitro. Existen de 3 a 4 filas de escamas completas posteriores a la cloaca. Las filas de escamas son simples sin sutura dentada

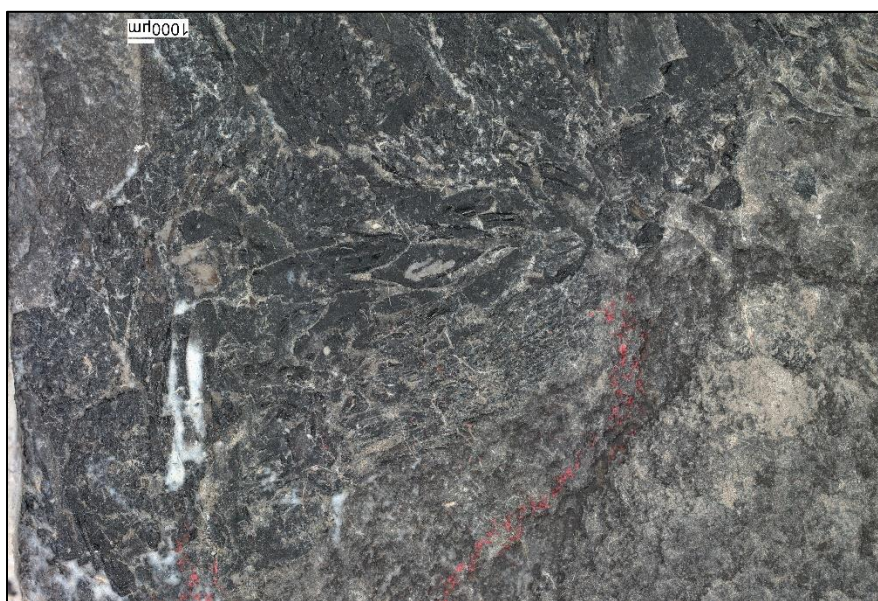


Figura 53. Escamas anteriores y posteriores modificadas en mosaico del ejemplar LP-PX-23. Escala en imagen, tomado a 20x de aumento.

Las escamas cubren todo el cuerpo excepto el pedúnculo caudal. Las escamas completas y masivas solo están presentes en la región abdominal. Las escamas en la parte anterodorsal del cuerpo y en la parte posterior del cuerpo (en

el área entre los pterigióforos dorsal y anal) están reducidas y solo se osifican barras delgadas de escamas. El borde posterior de las grandes escamas del cuerpo es liso y la superficie de las escamas está cubierta por algunos surcos y crestas.

La escamación corporal es tipo peltado. En la parte inferior de la región abdominal, en el área entre el margen posterior del cleitro y la cloaca, se puede observar una serie de escamas completas, dispuestas longitudinalmente (escamas-barra), en estrecho contacto entre sí. En la región dorsal, las escamas son filiformes. Se extienden en la región caudal, algunos están presentes inmediatamente antes del pedúnculo caudal.

## DISCUSIÓN TAXONÓMICA

Para llegar a la asignación taxonómica se comparó la forma, tamaño y posición de los huesos del cráneo, aletas y esqueleto axial, así como la forma y tamaño de los dientes vomerinos y prearticulares. La Nueva especie C está conformada por 10 ejemplares; LP-PX-23, LP-PX-17 y LP-PX-51 que son ejemplares completos, desde cráneo hasta aletas caudal y dorsal, el resto de los ejemplares preservan elementos importantes como LP-PX-56, LP-PX-08 y LP-PX-29 conservan excelentes aparatos dentales.

Los 10 ejemplares muestran características diagnósticas de la familia Pycnodontidae, las cuales incluyen: presencia de proceso parietal en forma de cepillo; escamas incompletas en la región dorsal del cuerpo; infraorbital posterior agrandado; espinas de la quilla ventral en contacto; cóndilo de hiomandíbula presente. De igual forma, muestran características diagnósticas de la subfamilia Nursallinae, las cuales incluyen: frontal curvo y ancho; elementos hipocordales hipertrofiados; aleta caudal vertical.

La Nueva especie C se relaciona con los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*. Se relaciona con *Nursallia* porque: presenta un pedúnculo caudal diferenciado, el arco centro neural y hemal correspondiente rodean completamente la notocorda y en contacto hipercomplejo, presenta una escama bífida en la cloaca, aleta dorsal con forma de tira, dos radios branquiostegos, relativamente largos y en contacto. Se relaciona con *Paranursallia* porque presenta más de 47 axonostos anales, la última espina neural es menos de la mitad de larga que las espinas anteriores y presenta los tres últimos elementos hipocordales hipertrofiados; presenta de 4 a 5 elementos epicordales.

De entre las especies pertenecientes a los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*, la Nueva especie C comparte las siguientes características en particular con las especies *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa*: fuertes ornamentaciones en los dientes vomerinos y prearticulares; presencia de espinas en cresta dorsal y en la quilla ventral, distribuidas de forma centrada en contacto entre sí; huesos frontal y parietal no están en contacto (carácter de *Nursallia tethysensis*).

La Nueva especie C se diferencia de *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa* porque estas especies presentan ornamentación craneal con espinas y tubérculos; dientes vomerinos subcirculares a ovalados; el ápice ventral está antes del punto de inserción de la aleta anal; los dientes prearticulares tienen morfología ovalada; presentan dos dientes premaxilares; el arcocentro hemal y neural correspondiente rodean parcialmente la notocorda; presentan de 26 a 35 radios principales en la aleta caudal; las espinas de la cresta dorsal están separadas; el dentario es pequeño, alargado posteriormente y simple; no presentan pterigióforos ensanchados; no presentan hueso postcelómico con elongaciones ni urodermales.

La Nueva especie C es similar a *Nursallia tethysensis*, sin embargo, exhibe los siguientes caracteres que son diagnósticos para este nuevo taxón: cuerpo en forma discoide; huesos frontales curvos y largos; de 9 a más de 10 dientes en la fila principal del vómer; de dos a tres dientes premaxilares y dentarios; dentario pequeño y bífido en la parte posterior; dientes premaxilares con morfología robusta, apenas incisiforme en forma de gancho; morfología reniforme a ovalada en dientes vomerinos; crenulaciones fuertes presentes en la mayoría de los dientes vomerinos y prearticulares; alternancia en la fila principal de dientes vomerinos; dientes prearticulares con morfología cuadrado con protuberancia; de ocho a nueve dientes prearticulares; de 33 a 36 vértebras; de 9 a 11 elementos hipocordales; más de 15 escamas diferenciadas en la cresta dorsal y de 17 a 21 escamas en la quilla ventral; hueso postcelómico con elongaciones ventrales en la parte posterior y anterior; pterigióforos dorsales ensanchados; la última espina neural que no soporta los radios procurrentes de la aleta caudal es menos de la mitad de larga que las espinas anteriores; presenta dos urodermales; escamas cloacales anteriores y posteriores modificadas en mosaico de escamas pequeñas. Estos caracteres la separan de otras especies del género *Nursallia* y permiten asignarla como una nueva especie.

## 2. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

El análisis cladístico realizado a partir de la matriz con 104 caracteres del cráneo, esqueleto axial, dorsal y caudal, resultó en 138 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 619 pasos, índice de consistencia (CI) de 0.399 e índice de retención (RI) de 0.583. Se obtuvo el árbol de consenso estricto (Figura 54) donde se muestra la conformación de la familia Pycnodontidae (Figura 54, color amarillo), de la subfamilia Nursallinae (Figura 54, color morado) y el grupo de las nuevas especies A, B y C (Figura 54, color verde).

De acuerdo con el análisis filogenético, la subfamilia Nursallinae (clado A) se compone de dos grupos, *Abdopalistum thyrus* y el clado B que presentan una relación de grupos hermanos. El clado B está bien apoyado (BS = 93 / IB = 6) y los taxones que lo integran, *Paranursallia gutturosum*, *Nursallia veronae* y clado C, se encuentran formando una politomía. Dentro del clado C (BS = 35 / IB = 2), se encuentran los taxones *Paranursallia spinosa*, *Nursallia tethysensis* y el clado D, formando una politomía. Finalmente, el clado D (BS = 96 / IB = 6), está conformado por las nuevas especies A, B y C, formando una politomía. En el mapeo de caracteres para el árbol de consenso, se observa la siguiente distribución de sinapomorfias, siguiendo el grupo de interés:

**NODO A** corresponde a la rama de (*Abdopalistum thyrus* + NODO B), definida como la subfamilia Nursallinae, definida por los caracteres 28 (1) morfología de los dientes premaxilares robustos apenas incisiformes; carácter 29 (1) morfología de los dientes dentarios robustos apenas incisiformes; carácter 47 (1) surco y papila central de dientes vomerinos y prearticulares ausentes; carácter 67 (4) 36 o más radios de la aleta principal caudal; carácter 71 (1) distribución de escamas en todo el cuerpo excepto en pedúnculo caudal; 92 (0) tamaño relativo de las espinas anterior y posterior en cada escama de quilla ventral de especímenes adultos no diferenciadas; 100 (4) más de seis filas de escamas completas posteriores a la cloaca.

**NODO B** corresponde a la politomía de (*Paranursallia gutturosum* + *Nursallia veronae* + NODO C) soportado por los caracteres 8 (3) morfología de los huesos

frontales curvos, muy anchos; carácter 18 (0) porción anterior del canal sensorial infrorbitario rodea estrechamente la órbita; carácter 25 (2) sin osificaciones en la región gular; carácter 35 (1) disposición de los dientes vomerinos en filas regulares; carácter 41 (0) morfología de los dientes prearticulares circular; carácter 43 (2) tres filas de dientes prearticulares; carácter 56 (2) seis a ocho elementos hipocordales del endoesqueleto caudal; carácter 70 (1) osificación de escamas completa en las escamas abdominales, incompleta en escamas caudales; carácter 87 (0) primera escama de a quilla ventral más pequeña que las escamas posteriores.

**NODO C** corresponde a la politomía de (*Paranursallia spinosa* + *Nursallia tethysensis* + NODO D) soportado por los caracteres 46 (3) fuertes ornamentaciones presentes en la mayoría de los dientes trituradores vomerinos y prearticulares; carácter 52 (1) siete a diez espinas neurales anteriores autógenas; carácter 82 (2) una o dos espinas en cada escama de la cresta dorsal; carácter 83 (0) espinas distribuidas de forma centrada en cada escama de la cresta dorsal; carácter 84 (2) espinas en contacto entre sí en cada escama de la cresta dorsal; carácter 91 (2) espinas en contacto entre sí en cada escama de quilla ventral; carácter 92 (3) espinas de tamaño creciente en sentido cefalocaudal anterior y posterior en cada escama de quilla ventral en especímenes adultos; carácter 100 (2) tres a cuatro filas de escamas completas posteriores a la cloaca.

**NODO D** corresponde a la politomía de las tres nuevas especies (Nueva especie C + Nueva especie B + Nueva especie A) soportada por los caracteres 4 (0) ápice ventral ausente; 32 (1) tres dientes premaxilares; 34 (2) morfología de los dientes vomerinos ovalada muy alargada; carácter 39 (2) dentario pequeño, bífido posteriormente; carácter 40 (3) tres dientes dentarios; carácter 41 (6) dientes prearticulares con morfología cuadrada con protuberancia; carácter 66 (1) dos urodermales; carácter 85 (0) tamaño similar de las espinas anterior y posterior en cada escama de la cresta dorsal; carácter 92 (2) tamaño similar de las espinas anterior y posterior de la quilla ventral de especímenes adultos; carácter 94 (4) tres a cuatro escamas de la quilla ventral postcloacal; carácter 101 (1) hueso

postcelómico con elongaciones anterior y posterior ventralmente; carácter 102 (1) pterigióforos dorsales ensanchados.

La **Nueva especie A** está definida por los siguientes caracteres: carácter 1 (3) cuerpo en forma profunda; carácter 33 (3) maxila con borde oral recto; carácter 34 (A) dientes vomerinos con morfología circular a ovalada; carácter 46 (2) débiles ornamentaciones en los dientes vomerinos y prearticulares; carácter 59 (A) aletas pélvicas posicionadas del 45% a más de 55% de la longitud del cuerpo; carácter 64 (B) aleta anal posicionada del 60% al 70% de la longitud del cuerpo; carácter 65 (4) 35 a 46 axonostos anales; carácter 96 (2) tres escamas cloacales posteriores modificadas; carácter 104 (0) hueso frontal y parietal en contacto.

La **Nueva especie B** está definida por los siguientes caracteres: carácter 1 (A) forma del cuerpo discoide a intermedio; carácter 31 (1) corona bifurcada de dientes dentarios; carácter 32 (0) más de tres dientes premaxilares en una fila; carácter 40 (2) cuatro dientes dentarios; carácter 43 (3) cuatro filas de dientes prearticulares; carácter 44 (3) 10 o más dientes en la fila de dientes prearticulares; carácter 52 (B) de 6 a 10 espinas neurales anteriores autógenas; carácter 59 (D) aletas pélvicas posicionadas del 45% a menos de 45% de la longitud del cuerpo; carácter 64 (1) aleta anal posicionada del 60% al 69% de la longitud del cuerpo; carácter 76 (0) ornamentación craneal con crestas y reticulaciones; carácter 95 (1) dos escamas cloacales anteriores modificadas.

La **Nueva especie C** está definida por los siguientes caracteres: carácter 1 (0) forma del cuerpo discoide; carácter 48 (1) de 33 a 36 vértebras; carácter 53 (1) última espina neural que no soporta los radios procurrentes de la aleta caudal menos de la mitad de larga que las espinas anteriores; carácter 63 (A) morfología falcada a forma de tira de las aletas dorsal y anal; carácter 80 (1) 15 o más escamas diferenciadas de la cresta dorsal; carácter 86 (B) 17 a 20 escamas de la quilla ventral; carácter 95 (0) escamas cloacales anteriores modificadas en mosaico.

El resto de los taxones pertenecientes a la familia Pycnodontidae forman una politomía como se ha observado en estudios anteriores (eg. Poyato-Ariza & Wenz, 2004; 2005; Ebert, 2020; Cawley et al., 2020); exceptuando las especies



## DISCUSIÓN

El análisis filogenético junto con la descripción taxonómica de los peces de la familia Pycnodontidae, específicamente de la subfamilia Nursallinae de Xilitla indican la presencia de tres grupos con combinaciones de caracteres diferentes, que se proponen como tres nuevas especies pertenecientes al género *Nursallia*, que también están relacionadas con el género *Paranursallia*. Se relacionan más cercanamente con *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa*.

### - Relación filogenética de las nuevas especies A, B y C

Las nuevas especies A, B y C pertenecen al orden de los Pycnodontiformes por la presencia de un cuerpo comprimido lateralmente, con un contorno más o menos redondeado y dentición durofaga bien desarrollada. Los dientes se encuentran restringidos al vómer impar, los prearticulares pares, la premaxila y mandíbula.

Pertenecen a la familia Pycnodontidae por presentar la autapomorfía representante de esta familia, que es un proceso en forma de cepillo en el punto medio del borde posterior del parietal (Poyato-Ariza & Wenz, 2002). El auge de esta familia fue durante el Cretácico, por lo cual no es extraño que exista una gran variedad de especies en un mismo sitio, pues los nutrientes y el ambiente eran óptimos para el desarrollo de los organismos.

Existen algunos otros Pycnodontidae con patrones de escamas similares, dentición y forma corporal que las especies aquí estudiadas. Estos son principalmente los Nursalliinae Blot, 1987 con: *Nursallia veronae* Blot, 1987, del Eoceno temprano a medio de Bolca, Italia; *Nursallia? goedeli* Heckel, 1854, del Cenomaniano de Hakel, Líbano; *Paranursallia gutturosum* Arambourg, 1954 y *Nursallia tehtysensis* Capasso et al., 2009, del Cenomaniano inferior de Jebel Tselfat, Marruecos y Turoniano de Vallecillo, México (Girsch, 2014); *Paranursallia spinosa* Taverne et al., 2015, del Cenomaniano superior de Dir Oulad Yahia, Jebel Bargou, Túnez; y *Abdopalistum thyrsus*, del Eoceno temprano a medio de Bolca, Italia.

Las nuevas especies A, B y C comparten caracteres con dos especies de los géneros *Paranursallia* y *Nursallia*: ornamentaciones en los dientes trituradores vomerinos y prearticulares como *Nursallia tethysensis*; la presencia, distribución y contacto de las espinas en la cresta dorsal y en la quilla ventral como en *Paranursallia spinosa* y *Nursallia tethysensis*; el número de espinas neurales anteriores autógenas como *Paranursallia spinosa* y *Nursallia tethysensis*.

De acuerdo con los análisis realizados, las nuevas especies A, B y C varían entre ellas en los siguientes caracteres: la forma del cuerpo, la corona en los dientes dentarios, la morfología de los dientes premaxilares, la forma de la maxila, el número de filas y número de dientes prearticulares, la posición de las aletas pélvicas, la posición de la aleta dorsal y anal, la ornamentación craneal, el número de escamas de la cresta dorsal y de la quilla ventral, el número de escamas cloacales anteriores y posteriores modificadas.

Presentan caracteres que pertenecen al género *Nursallia*: el pedúnculo caudal diferenciado, el arcocentro neural y hemal correspondiente rodeando completamente la notocorda, la última espina neural que no soporta los radios precurrentes de la aleta caudal es vestigial; la aleta caudal vertical; escama bífida en cloaca. Por tanto, las tres nuevas especies se asignan al género *Nursallia* por las características mencionadas anteriormente en las discusiones taxonómicas respectivas. Sin embargo, la dentición cuadrada con protuberancia, su escama bífida, pterigióforos dorsales ensanchados, espinas en las escamas de la cresta dorsal y de la quilla ventral, así como los huesos frontales y parietales en contacto, son algunas de las características principales que separan a las especies A, B y C de pertenecer a alguna de las especies más cosmopolitas de los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*.

**- Diferencias entre los géneros *Nursallia* y *Paranursallia* e influencia de las nuevas especies de Xilitla**

Según las descripciones de Taverne et al. (2015), lo que une a las especies de *Paranursallia* y *Nursallia* es un hocico muy corto y una muesca tan grande como profunda en forma de “V” en la unión ventral entre la cabeza y el cleitro. El resto de

las especies pertenecientes a la subfamilia Nursallinae (*Abdohalastum thyrus*, *Nursallia goedeli* y *Palaeohalastum orbiculatum* cuando esta última especie aún pertenecía a la subfamilia) tienen un hocico corto y no presentan dicha muesca, pero en el mismo artículo, al comparar las especies de *Nursallia* y *Paranursallia* para justificar la posición de *Paranursallia spinosa* como una nueva especie, mencionan que las especies de *Nursallia* tienen una mandíbula más larga que profunda, tomándola como característica distintiva.

Las características que separan al género *Nursallia* del género *Paranursallia* según la descripción de Taverne et al. (2015) son los huesos prefrontales pareados anchos que cubre el mesetmoide y la fusión de los primeros arcos neurales al sinarcual que incluye los exoccipitales, articulados en la parte posterior del cráneo, presentes en *Paranursallia spinosa* y *Paranursallia gutturosum*. Sin embargo, dichos elementos no pueden considerarse exclusivos del género *Paranursallia* como se menciona en el estudio de Taverne et al. (2015), pues también se encuentran en los géneros *Ichthyoceras* y *Trewavasina*. Poyato-Ariza & Wenz (2002) mencionan que estos elementos no se pueden verificar en *Nursallia veronae* y *Nursallia goedeli* por la preservación.

Taverne et al. (2015) mencionan que el mesetmoide y el paraesfenoide deben ser cortos para pertenecer al género *Paranursallia*, pero esta característica fue observada en un ejemplar mal preservado y con un tamaño que podría considerarse joven. Por ende, al compararse con ejemplares jóvenes de Xilitla, se observa esa característica, pero en los adultos de la misma especie estos huesos se hacen más largos, tomando una forma triangular a rectangular, por lo que esta otra característica se descarta como exclusiva.

La presencia de una escama cloacal bífida se toma como característica del género *Nursallia*, sin embargo, la sección donde debe estar presente en *Paranursallia spinosa* no se encuentra bien preservada para poder negar su existencia, mientras que la situación se desconoce en *Paranursallia gutturosum*, por lo que esta característica se podría descartar como distintiva del género *Nursallia*.

La muesca en forma de “V” en la unión ventral entre el cráneo y el cleitro se atribuyen a *Paranursallia*, pero en el texto de Taverne et al. (2015) se menciona que tanto *Nursallia veronae*, *Nursallia tethysensis*, *Paranursallia gutturosum* y *Paranursallia spinosa* la presentan, a diferencia de las especies *Abdopalistum thyrus*, *Nursallia goedeli* y *Palaeopalistum orbiculatum*; por lo que esta característica debe revisarse para descartar su existencia en *Nursallia*, si quiere considerarse como particular de *Paranursallia*.

Taverne et al. (2015) mencionan que las espinas neurales autógenas deben ser de seis a siete para pertenecer al género, sin embargo, *Paranursallia gutturosum* no cumple esta característica al poseer menos de seis espinas neurales; contrariamente, en la descripción de *Nursallia tehtysensis* (Capasso et al., 2009) se menciona esta característica, por lo que entra en incongruencia. Se menciona que los arcos neurales y hemales están entrelazados por dos pre y dos postzigapófisis en este género, sin embargo, no es particular de *Paranursallia*, ya que en la descripción de *Nursallia tehtysensis* (Capasso et al., 2009) también se observan estos elementos, pero no se nombran como tal.

En la diagnosis que se tomó de Poyato-Ariza & Wenz (2002) para *Nursallia*, hay características que *Paranursallia gutturosum* presenta, pues su ubicación original era en el género *Nursallia*: los arcos adyacentes neurales y hemales están en contacto hipercomplejo, el pedúnculo caudal diferenciado, los arcos neurales y hemales correspondientes rodeando completamente la notocorda son algunos de los elementos que muestran que la especie *Paranursallia gutturosum* tiene una afinidad mayor con el género *Nursallia*. Cabe mencionar que Taverne et al. (2015) en la diagnosis de *Paranursallia spinosa* omitió caracteres que se encontraron aquí, por lo que se recomienda una revisión más exhaustiva de esta especie.

Las características que tiene en común *Paranursallia spinosa* con *Paranursallia gutturosum*, son las mismas que tiene *Paranursallia spinosa* con *Nursallia tethysensis*, exceptuando que con *Paranursallia gutturosum* comparte los extraescapulares no fusionados al parietal y el infraorbital anterior agrandado. A pesar de ello no puede descartarse que las especies tengan dichos caracteres

faltantes, pues están codificados con indeterminado (?) por posible preservación. Con *Nursallia tethysensis* comparte la porción anterior del canal sensorial infraorbitario, característica que también presenta *Paranursallia gutturosum* y el número de axonostos dorsales, carácter que también presenta *Paranursallia gutturosum* y *Nursallia veronae*.

Según lo descrito por Taverne et al. (2015), *Paranursallia spinosa* se diferencia de *Paranursallia gutturosum* porque presenta cuatro espinas en el dermosupraoccipital, el frontal y parietal están en contacto, la aleta caudal tiene 29 radios, la cresta dorsal tiene ocho escudos y la quilla ventral tiene 10; el preopérculo y el miembro ventral del cleitro son menos anchos y el parietal es menor que en *Paranursallia gutturosum*, pero su dermosfenótico es más grande y el opérculo más largo. Sin embargo, debe tomarse en cuenta que la descripción de la especie *Paranursallia spinosa* se realizó en un ejemplar joven, por lo que al compararse con *Paranursallia gutturosum* es más que claro que existirán diferencias, pues existen características que cambian, dependiendo del estado ontogenético (eg. Capasso, 2023a). Así mismo, algunas de estas variaciones pueden deberse por preservación e incluso ser intraespecíficas.

Según el análisis aquí propuesto, *Paranursallia gutturosum* se diferencia de *Paranursallia spinosa* por: el número de espinas neurales anteriores autógenas, la ornamentación craneal, el número de escamas y espinas en la cresta dorsal y su distribución, el número de escamas en la quilla ventral, así como el contacto y tamaño de sus espinas; el arcocentro correspondiente y adyacente neural y hemal, los radios de la aleta caudal, el hueso postcelómico con elongaciones, la escama cloacal bífida, el número de vértebras y el contacto entre los huesos frontal y parietal.

*Paranursallia spinosa* tiene al menos cuatro espinas en el dermosupraoccipital, mientras que *Paranursallia gutturosum* tiene una o ninguna. Otra diferencia son los radios principales en la aleta caudal, ya que *Paranursallia gutturosum* tiene 40 y *Paranursallia spinosa* tiene 30; el mismo caso ocurre con las escamas de la cresta dorsal y de la quilla ventral. No obstante, estos caracteres

deben revisarse, pues los ejemplares comparados no están en el mismo estadio ontogenético y las diferencias podrían ser derivadas de la preservación.

En la diagnosis de *Paranursallia gutturosum* se menciona que posee una aleta caudal vertical, pero en el análisis y descripción de Taverne et al. (2015) demostraron que *Paranursallia spinosa*, *Nursallia veronae* y *Nursallia tehtysensis* poseen este carácter, mientras que *Paranursallia gutturosum* no; otros elementos que son diagnósticos de *Paranursallia gutturosum* pero que a la vez también entran en las dos especies de *Nursallia* y *Paranursallia spinosa* son: más de 60 axonostos dorsales, más de 47 axonostos anales, de 6 a 8 elementos hipocordales, de 4 a 5 elementos epicordales y el número de vértebras. Por lo que esta diagnosis, más que separar a la especie, da otra evidencia de que *Paranursallia gutturosum* tiene mayor similitud con las especies del género *Nursallia*.

Según el análisis aquí propuesto, *Paranursallia gutturosum* se diferencia de *Paranursallia spinosa* por: el número de espinas neurales anteriores autógenas, la ornamentación craneal, el número de escamas y espinas en la cresta dorsal y su distribución, el número de escamas en la quilla ventral, así como el contacto y tamaño de sus espinas, el arcocentro correspondiente y adyacente neural y hemal, los radios de la aleta caudal, el hueso postcelómico con elongaciones, la escama cloacal bífida, el número de vértebras y el contacto entre los huesos frontal y parietal.

Con base en las características presentadas en las diagnosis, no hay evidencia suficiente para separar a estas especies además del carácter de los huesos frontales-parietales; pero si se toman en cuenta los caracteres obtenidos en el presente análisis, ambas especies se separan por: el contacto de las espinas en cada escama de la quilla ventral, el número de espinas neurales anteriores autógenas, la distribución de las espinas en cada escama de la cresta dorsal, el tamaño relativo de las espinas anteriores y posteriores en cada escama de la quilla ventral, las filas de escamas completas posteriores a la cloaca y el hueso frontal-parietal en contacto. Sin embargo, los caracteres que involucran a las espinas de la quilla ventral solo pueden ser aplicados a ejemplares adultos y hasta el momento

solo se conoce un ejemplar de *Paranursallia spinosa*, por lo que, usando de guía la longitud total y estándar del fósil, no puede considerarse candidato para aplicarse, por lo que las diferencias disminuyen.

Tomando en cuenta las diagnosis de ambos géneros se encontraron similitudes suficientes y falta de datos en ciertos caracteres como para proponer una revisión de las especies de *Paranursallia*, particularmente a *Paranursallia spinosa*, pues podría formar parte del mismo género que *Nursallia tehtysensis*, ya que las tres nuevas especies de Xilitla presentan una combinación de características de ambas especies.

En estudios recientes se ha demostrado que los géneros *Nursallia* y *Paranursallia* muestran un patrón de crecimiento somático, en el que los individuos jóvenes tienen un cuerpo más redondeado y tienden a alargarse más en la etapa adulta y visceversa (Capasso, 2023). Este patrón fue uno de los elementos importantes para la definición de las nuevas especies A, B y C, pues cada una de ellas tienen ejemplares jóvenes y adultos con los cuales se puede revisar y comprobar esta condición, donde crecen de forma proporcional. Caso contrario de la especie *Paranursallia spinosa*, que no tiene un ejemplar adulto o juvenil (dependiendo del estado ontogenético en el que se encuentre el holotipo) para ser comparado y por ende revisar dicha condición que define al género *Paranursallia* según Capasso (2023).

Además, el mismo paleoambiente donde coexistieron estos taxones con otras especies reportadas dan una prueba más, pues al tratarse de un ambiente arrecifal-plataforma abierta no tan profunda, es normal que exista una gran variedad de especies y géneros, si se compara con las comunidades de peces actuales. Las condiciones ambientales y geológicas fueron óptimas para tener un excelente ambiente donde proliferaron una gran cantidad de organismos, desde ammonites hasta tiburones.

Con base en estas evidencias, podría descartarse la existencia del género *Paranursallia* y por principio de prioridad, reasignar a las especies del género *Paranursallia* al género *Nursallia*.

## CONCLUSIONES

1. Se categorizó a los 59 ejemplares Pycnodontiformes provenientes de la localidad La Cantera de Xilitla, San Luis Potosí en tres nuevas especies pertenecientes al género *Nursallia* mediante la descripción morfológica, toma de datos métricos, así como la comparación con otros ejemplares provenientes de localidades con condiciones ambientales y rango estratigráfico similar (Vallecillo, Nuevo León) resguardados en colecciones paleontológicas.
2. Se analizaron las relaciones filogenéticas de los 59 ejemplares mediante la agrupación en base a sus características, para posteriormente realizar el análisis cladístico con otros miembros de la familia Pycnodontidae, corroborando su posición como especies pertenecientes al género *Nursallia*, formando un grupo con las especies *Nursallia tethysensis* y *Paranursallia spinosa*, cuyo análisis fue discutido y se recomienda una revisión de dichas especies y de los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*.

## BIBLIOGRAFÍA

- Allison, P. A. (1988a). The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils: *Paleobiology*, 14(2), 139- 154.
- Allison, P. A. (1988b). Konservat-Lagerstätten—cause and classification: *Paleobiology*, 14(4), 331-344
- Alvarado-Ortega, J., González-Rodríguez, K. A., Blanco-Piñón, A., Espinosa-Arrubarrena, L., & Ovalles-Damián, E. (2006). Mesozoic osteichthyans of Mexico. *Studies on Mexican Paleontology*, 169-207.
- Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E. & Blanco-Piñón, A. (2009). The fossil fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocoautla, Chiapas, southern Mexico. *Palaeontologia Electronica* 12 (2): 1-22.
- Alvarado-Ortega, J., Severiano, K. C., Barrientos-Lara, J. I., Díaz-Cruz, J. A., & Than-Marchese, B. A. (2019). The Huehuetla quarry, a Turonian deposit of marine vertebrates in the Sierra Norte of Puebla, central Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 22(13), 1-20.
- Amalfitano, J., Giusberti, L., Fornaciari, E., & Carnevale, G. (2020). Upper Cenomanian fishes from the Bonarelli level (OAE2) of Northeastern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 126, 261-314.
- Anderson, P. (2019). What you can discover on an ancient Cretaceous beach, a geosite in Emery County, Utah. *Geosites*, 48, 1-9.
- Applegate, S. P. (1992). A new genus and species of Pycnodont, *Tepexichthys aranguthyrum* from the Cretaceous (albian) of Central Mexico, tepexi de Rodríguez, Puebla: *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, UNAM*. 10, 2, pp 164-178.
- 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. In: Arratia G, Schultze H-P, Wilson MVH, eds. *Mesozoic fishes 4, homology and phylogeny*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 49–101.
- Arratia, G. (2019). Osteichthyes or bony fishes. *Encyclopedia of geology 2nd ed.. Amsterdam: Elsevier*. DOI: 10.1016/B978-0-12-409548-9.12082-2

- Benedetto, J. I., & Sánchez, T. M. (2013). *Coelodus toncoensis* nov. sp. (Pisces, Holostei, Pycnodontiformes) de la Formación Yacoraite (Cretácico Superior) de la provincia de Salta. *Ameghiniana*, 9(1), 59–71. <https://www.ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/1366>
- Berg, L. S. (1937). — A classification of fish-like vertebrates. Bulletin de l'Académie des Sciences de l'URSS. *Classe des Sciences mathématiques et naturelles* 4: 1277-1280
- Blanco, A., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J. G., Frey, E., Adatte, T., & González, A. H. (2001). Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noreste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 18(2), 186-199.
- Blanco-Piñón, A. & Frey, E. (2001). First occurrence of *Nursallia* sp. (Pycnodontoidei) in marine sediments of the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo, NE Mexico and its significance, *VI European Workshop on Vertebrate Paleontology*, Abstract volume, p. 20.
- Blanco-Piñón, A., Alvarado-Ortega, J., Rojas-León, A. & Camargo-Cruz, T. (2006). Xilitla, una asociación fosilífera del Cretácico Superior (Turoniano), San Luis Potosí, Mexico Central. *X Congr. Nac. Paleontol. & libreta guía excursión a Tepexi de Rodríguez, Puebla*. Univ. Nac. Autónoma de México, Publ. Esp. 5: 25.
- Blanco-Piñón, A., Ambrocio-Cruz, S. P., Casas, J. C. E., Chávez, E. C., Ortiz-Hernández, L. E. & Cázares, A. F. (2014b). Filamentos fósiles en caliza de la formación agua nueva y su relación con actividad microbiana. *Tópicos de Investigación en Ciencias de la Tierra y Materiales* 1(1), 88-93.
- Blanco-Piñón, A., Maurrasse, F. J. M. R., Zavala Díaz-de la Serna, F. J., López-Doncel, R. A., Ángeles-Trigueros, S. A., Hernández-Ávila, J., & Juárez Arriaga, E. (2014a). Evidencias petrográficas de estructuras de origen algal/bacteriano en carbonatos de la Formación Agua Nueva (Cenomaniano/Turoniano: Cretácico Superior) en Xilitla, SLP México central. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(2), 397-412.
- Capasso, L. (2007). Segnalazione dell'Actinopterygion *Nursallia gutturosum* (Arambourg, 1954) nelle radiolariti bituminose cenomaniane del Passo del Furlo, Pesaro. *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste*, 53, 187-196.
- Capasso, L. (2017). The history and the situation of the world famous fossil fish quarries in Lebanon. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 41(2017), 53-76.

- Capasso, L. (2019). *Anomoeodus* (Neopterygii, Pycnodontiformes) In The Turonian Marly Limestone Of The 'azilé Series', Of The Surroundings Of Owendo, Gabon. *Thalassia Salentina*, 41.
- Capasso, L. (2020a). † Pycnodonts (Neopterygii, † Pycnodontiformes) From The Del Rio Formation (Early Cenomanian, Cretaceous) Of Waco Lake, Texas (Usa). *Thalassia Salentina*, 42.
- Capasso, L. (2020b). Segnalazione del pycnodontiforme *Paranursallia gutturosa* (Arambourg, 1954) nei calcari dolomitici del Cretaceo superiore di Gara Sbaa, Marocco sudorientale. *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste*, 61, 153-162.
- Capasso, L. (2021a). Pycnodonts: an overview and new insights in the Pycnodontomorpha Nursall, 2010. University Museum of Chieti, *Monographic Publication*, 1: 223 pp
- Capasso, L. (2021b). Pycnodonts were polyphyodont animals. *Thalassia Salentina*, 43.
- Capasso, L. (2023). Structural anatomy of some Pycnodont eyes. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Geologia Paleontologia Preistoria*, 45, 19-30.
- Capasso, L. (2024a). Biodiversity of † pycnodonts (Actinopterygii) during the Cenomanian–Turonian (Upper Cretaceous). *Historical Biology*, 36(8), 1557-1569.
- Capasso, L. (2024b). Growth and aging in † pycnodonts (Actinopterygii: † pycnodontomorpha). *Paleontological Research*, 28(3), 314-336.
- Capasso, L. L., Abi Saad, P., & Taverne, L. (2009). *Nursallia tethysensis* sp. nov., a new pycnodont fish (Neopterygii: † Halecostomi) from the Cenomanian of Lebanon. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 79(11).
- Capasso, L. L., Del Re, M. C., Bravi, S., & Taverne, L. P. (2021). Sexual dimorphism in a population of † Pycnodontiformes of the Aptian (Lower Cretaceous) from Profeti (province of Caserta, Southern Apennines, Italy). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, Geologia Paleontologia Preistoria*, 45, 31-41.
- Capasso, L. L., Taverne, L., & Nohra, R. (2010). A re-description of *Hensodon spinosus*, a remarkable coccodontid fish (Actinopterygii, † Pycnodontiformes) from the Cenomanian (Late Cretaceous) of Haqel, Lebanon. *Bulletin de*

- l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 80, 145-162.
- Capasso, L., & Witzmann, F. (2025). Atavisms in† Pycnodontomorpha (Osteichthyes: Actinopterygii). *Palaeodiversity*, 18(1), 35-49.
- Capasso, L., Ebert, M., & Witzmann, F. (2024). Dental paleopathologies in† Pycnodontiformes (Osteichthyes: Actinopterygii). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 299-341.
- Carrillo-Bravo, J. (1971). La Plataforma de Valles San Luis Potosí: *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 23 (1-6), 1-102.
- Cavin, L. (2008). Palaeobiogeography of cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii). *Geological Society, London, Special Publications*, 295(1), 165-183.
- Cawley, J. J. & Kriwet, J. (2017a). New information about Late Cretaceous pycnodont fishes (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the near east. *Research & Knowledge*, 3(1), 47.
- Cawley, J. J., & Kriwet, J. (2017b). Possible sexual dimorphism in Pankowskichthys libanicus (Neopterygii, Pycnodontiformes) from the Cenomanian of Lebanon. *Research & knowledge*, 3(1), 33.
- Cawley, J. J., & Kriwet, J. (2018). A new pycnodont fish, Scalacurvichthys naishi gen. et sp. nov., from the Late Cretaceous of Israel. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16(8), 659-673.
- Cawley, J. J., & Kriwet, J. (2019). A new genus and species of pycnodontid fish Flagellipinna rhomboides, gen. et sp. nov.(Neopterygii, Pycnodontiformes), from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of Lebanon, with notes on juvenile form and ecology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(2), e1614012.
- Cawley, J. J., Marramà, G., Carnevale, G., Villafañá, J. A., López-Romero, F. A. & Kriwet, J. (2021). Rise and fall of †Pycnodontiformes: Diversity, competition and extinction of a successful fish clade. *Ecology and Evolution*, 11(4), 1769–1796. <https://doi.org/10.1002/ece3.7168>
- Cawley, J., Lehmann, J., Wiese, F., & Kriwet, J. (2020). Njoerdichthys dyckerhoffi gen. et sp. nov.(Pycnodontiformes, lower Turonian) northward migration caused by the Cretaceous Thermal Maximum. *Cretaceous research*, 116, 104590.
- Cawley, J.J., Marramà, G., Carnevale, G., Kriwet, J. (2018). A quantitative approach to determine the taxonomic identity and ontogeny of the pycnodontiform fish

- Pycnodus* (Neopterygii, Actinopterygii) from the Eocene of Bolca lagerstätte, Italy. *Peerj* 6: e4809. <https://doi.org/10.7717/peerj.4809>
- Coccioni, R., & Luciani, V. (2004). Planktonic foraminifera and environmental changes across the Bonarelli Event (OAE2, latest Cenomanian) in its type area: a high-resolution study from the Tethyan reference Bottaccione section (Gubbio, Central Italy). *The Journal of Foraminiferal Research*, 34(2), 109-129.
- Cooper, S. L. A. & Martill, D. M. (2020). Pycnodont fishes (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the Upper Cretaceous (lower Turonian) Asfla, Morocco. *Cretaceous Research*, 116, 104607. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104607>.
- Cooper, S. L., & Martill, D. M. (2020). A diverse assemblage of pycnodont fishes (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the mid-Cretaceous, continental Kem Kem Group of south-east Morocco. *Cretaceous Research*, 112, 104456.
- Dunkle, D. H., & Maldonado-Koerdell, M. (1953). Notes on some Mesozoic fossil fish remains from Mexico, *J. Wash. Acad. Sci.*, 43:311-317.
- Ebert, M. (2013). The Pycnodontidae (Actinopterygii) in the Late Jurassic: 1) The genus *Proscinetes gistel*, 1848 in the Solnhofen archipelago (Germany) and Cerin (France). *Archaeopteryx*. 31. 22-43.
- Ebert, M. (2016). The Pycnodontidae (Actinopterygii) in the late Jurassic: 2) *Turboscinetes* gen. nov. in the Solnhofen Archipelago (Germany) and Cerin (France). *Archaeopteryx*, 33, 12-53.
- Ebert, M. & Kölbl-Ebert, M. (2019). Enlarging the Phylogeny of Pycnodontiformes - New Genera from the Upper Jurassic and Cretaceous. 10.13140/RG.2.2.14205.17123.
- Ebert, M. (2020). A new genus of Pycnodontidae (Actinopterygii) from the Upper Jurassic of France and Germany, included in a phylogeny of Pycnodontiformes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 188(2), 434-454.
- Espinosa-Arrubarrena, L., & Alvarado-Ortega, J. (2010). Field trip to the Tlayúa Quarry. In *Fifth International Meeting on Mesozoic Fishes: Global Diversity and Evolution, Abstracts Book and Field Guides, Ciencia al Día, compiled by: González-Rodríguez, K. and Arratia, G., Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mexico* (Vol. 19, pp. 93-113).
- Gallo, V., Figueiredo, F. J., & Carvalho, M. S. S. (2012). Síntese da paleoictiofauna marinha das bacias costeiras do Brasil e comentários sobre a paleoictiofauna

- cronocorrelata da margem oeste da África. *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. Editora Interciência, Rio de Janeiro, 175-206.
- Goatley, C. H. R., Bellwood, D. R. & Bellwood, O. (2010). Fishes on coral reefs: changing roles over the past 240 million years. *Paleobiology* 36(03):415–427 DOI 10.1666/09035.1.
- Goloboff, P. A. & Morales, M. E. (2023). TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*, 39(2), 144-153. DOI 10.1111/cla.12524
- González-Rodríguez, K. A., Espinosa-Arrubarrena, L., & González-Barba, G. (2013). An overview of the Mexican fossil fish record. *Mesozoic fishes*, 5, 9-24.
- González-Rodríguez, K. A., Fielitz, C., Bravo-Cuevas, V. M., & Baños-Rodríguez, R. E. (2016). Cretaceous osteichthyan fish assemblages from Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 71, 1-14.
- Gouiric-Cavalli, S., Remírez, M., & Kriwet, J. (2019). New pycnodontiform fishes (Actinopterygii, Neopterygii) from the Early Cretaceous of the Argentinian Patagonia. *Cretaceous research*, 94, 45-58.
- Heckel, J. (1854). *Über den Bau und die Eintheilung der Pycnodonten, nebst Kurzer Beschreibung einiger neuen Arten derselben: (Separatabdruck aus den Sitzberichten der K. Ak. d. W., math.-nat. Cl., Bd. XII, p. 433.)*.
- Heim, A. (1940). The Front Ranges of Sierra Madre Oriental, Mexico, from Ciudad Victoria to Tamazunchale. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 33(2), 313-352.
- Ice, R.G, McNulty, C.L. (1980). Foraminifers and calcispheres from the Cuesta del Cura and Lower Agua Nueva (?) formations (Cretaceous) in east central Mexico: Gulf Coast. *Association of Geologic Societies Transactions*, 30, 403-425.
- Ifrim, C., & Stinnesbeck, W. (2008). Cenomanian-Turonian high-resolution biostratigraphy of north-eastern Mexico and its correlation with the GSSP and Europe. *Cretaceous Research*, 29(5-6), 943-956.
- Ifrim, C., E. Frey, W. Stinnesbeck, M.-C- Buchy, A. H. González González, & J. G. López Oliva. (2005). The fish assemblage in Early Turonian carbonates at Vallecillo, N. L., Mexico. *Paleos Antiguo*, 1:43-51.
- Ifrim, C., Giersch, S., González-González, A. H., Stinnesbeck, W., Frey, E., & López-Oliva, J. G. (2010). The Turonian platy limestone at Vallecillo, Nuevo León, Mexico, and its fishes. *González Rodríguez, K. & Arratia, G.(compilers). Fifth*

- Internatl. Mtg. Mesozoic Fishes—Global Diversity and Evolution: abstr. book & field guides. Ciencia al Día*, 19, 119-134.
- Khalloufi, B., Ouarhache, D., & Lelievre, H. (2010). New paleontological and geological data about Jbel Tselfat (Late Cretaceous of Morocco). *Historical Biology*, 22(1-3), 57-70.
- Kölbl-Ebert, M., Ebert, M., Bellwood, D. R., & Schulbert, C. (2018). A piranha-like pycnodontiform fish from the Late Jurassic. *Current Biology*, 28(21), 3516-3521.
- Kriwet, J. (1999). Pycnodont fishes (Neopterygii, Pycnodontiformes) from the Lower Cretaceous of Ufia (E-Spain) with comments on branchial teeth in pycnodontid fishes. In: *Arratia, G. & Schultze, H.-P. (eds.), Mesozoic fishes Systematics and fossil record*: 215-238, 12 figs., 1 tab. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Kriwet, J. (2001a). Palaeobiogeography of pycnodont fishes (Actinopterygii, Neopterygii). *Revista Brasileira de Paleontologia* 121e130.
- Kriwet, J. (2001b). Feeding mechanisms and ecology of pycnodont fishes (Neopterygii, Pycnodontiformes). *Fossil Record*, 4(1), 139-165.
- Kriwet, J. (2002). *Anomoeodus pauciseriale* n. sp. (Neopterygii, Pycnodontiformes) from the White Chalk Formation (Upper Cretaceous) of Sussex, South England. *Paläontologische Zeitschrift*, 76, 117-123.
- Kriwet, J. (2003). Dental morphology of the pycnodontid fish† *Stemmatodus rhombus* (Agassiz 1844) (Neopterygii, † Pycnodontiformes) from the Early Cretaceous, with comments on its systematic position. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 94(2), 145-155.
- Kriwet, J. (2004). A new pycnodont fish genus (Neopterygii: Pycnodontiformes) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Mount Lebanon. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3), 525–532. doi:10.1671/0272-4634(2004)024[0525: anpfgn] 2.0.co.
- Kriwet, J. (2005). A comprehensive study of the skull and dentition of pycnodont fishes. *Zitteliana*, 45, 135-188.
- Kriwet, J. (2008a). Feeding mechanisms and ecology of pycnodont fishes (Neopterygii, Pycnodontiformes). *Fossil Record*, 4(1), 139–165. doi:10.1002/mmng.20010040110

- Kriwet, J. (2008b). The dentition of the enigmatic pycnodont fish, *Athrodon wittei* (Fricke, 1876) (Neopterygii, Pycnodontiformes; Late Jurassic; NW Germany). *Fossil Record*, 11(2), 61–66. doi:10.1002/mmng.200800002
- Kriwet, J., Marrama, G., Carnevale, G., & Cawley, J. J. (2019). Success and demise of pycnodont fishes (Neopterygii, † Pycnodontiformes). In *Paleo & Life: Abstracts of the 90th Annual Meeting of the Paläontologische Gesellschaft, Munich* (pp. 85-85). SNSB-BSPG.
- Lauder, G. V. (1982). Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes. *American Zoologist*, 22(2), 275-285.
- Lebedel, V., Lézin, C., Andreu, B., Ettachfini, E. M., & Grosheny, D. (2015). The upper Cenomanian–lower Turonian of the Preafrican Trough (Morocco): Platform configuration and palaeoenvironmental conditions. *Journal of African Earth Sciences*, 106, 1-16.
- Licht, M., & Kogan, I. (2011). Late Cretaceous pycnodont fishes (Actinopterygii, Neopterygii) from Saxony (Eastern Germany). *Freiberger Forschungshefte C*, 540(79), e90.
- Licht, M., Kriwet, J., & Buchwitz, M. (2015). Body-size variation of pycnodontiform fishes from the Late Jurassic of Lower Saxony (Northern Germany) as a consequence of interspecific competition? *Paläontologische Zeitschrift*, 89, 891-900.
- Longbottom, A. E. (1984). New Tertiary pycnodonts from the Tilemsi valley, Republic of Mali. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 38:1–26.
- López-Ramos, E. (1979). Geología de México, Tomo II, 2da. Edición, México, D.F., 454 p.
- Machado, I. P. C. & Brito, P. M. (2006). The new genus *Potiguara* (Actinopterygii: Pycnodontiformes) from the Upper Cretaceous of Northeast Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(1), 1-6.
- Maldonado-Koerdell, M. (1956). Peces fósiles de Mexico III. Nota preliminar sobre peces del Turoniano superior de Xilitla, San Luis Potosí, Mexico. *Cienc. Mexic.* 16 (1-3): 31-36.
- Maddison, W. P. & D.R. Maddison. (2025). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 4.01. <https://www.mesquiteproject.org>
- Marramà, G., Villier, B., Dalla Vecchia, F. M. & Carnevale, G. (2016). A new species of *Gladiopycnodus* (Coccodontoidea, Pycnodontomorpha) from the Cretaceous of Lebanon provides new insights about the morphological

- diversification of pycnodont fishes through time. *Cretaceous Research*, 61, 34-43.
- Martín-Abad, H. & Poyato-Ariza, F. J. (2013). Historical patterns of distribution in pycnodontiform and amiiform fishes in the context of moving plates. *Geologica Belgica* [En ligne], volume 16 (2013), number 4 - Dispersal of continental vertebrates during the Paleogene, 217-226 URL: <https://popups.uliege.be/1374-8505/index.php?id=4243>.
- Matsui, K., & Kimura, Y. (2022). A “mammalian-like” pycnodont fish: Independent acquisition of thecodont implantation, true vertical replacement, and carnassial dentitions in carnivorous mammals and a peculiar group of pycnodont fish. *Life*, 12(2), 250.
- Muir, J.M. (1936). Geology of the Tampico Region, Mexico: *American Association of Petroleum Geologists*, Memoir, 280 p.
- Nagm, E., Wilmsen, M., Aly M.F. & Hewaidy, A. G. (2010). Biostratigraphy of the Upper Cenomanian-Turonian (lower Upper Cretaceous) successions of the western Wadi Araba. *Newsletters on Stratigraphy*, 44(1), 17-35.
- Nixon, K. C. (2002). Winclada. Version 1.61. Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Núñez-Useche, F., Canet, C., Barragán, R., & Alfonso, P. (2016). Bioevents and redox conditions around the Cenomanian–Turonian anoxic event in Central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449, 205-226.
- Nursall, J. R. (1996a): Distribution and ecology of pycnodont fishes. – In: Arratia, G. & Viohl, G. (Eds), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology; München (Verlag Dr. Friedrich Pfeil)*, 115-124
- Nursall, J. R. (1996b): The phylogeny of pycnodont fishes. – In: Arratia, G. & Viohl, G. (Eds), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology; München (Verlag Dr. Friedrich Pfeil)*, 125-152.
- Nursall, J. R. (1999). The pycnodontiform bauplan: the morphology of a successful taxon. In: Arratia, G. & Schultze, H.-P. (eds), *Mesozoic Fishes 2. Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. F. Pfeil, München: 189-214.
- Omaña, L., Torres, J. R., López Doncel, R., Alencáster, G., & López Caballero, I. (2014). A pithonellid bloom in the Cenomanian-Turonian boundary interval from Cerritos in the western Valles-San Luis Potosí platform, Mexico: Paleoenvironmental significance. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 31(1), 28-44.

- Ontiveros-Tarango, G. (1973). Estudio estratigráfico de la porción noroccidental de la Cuenca Morelos-Guerrero: *Boletín de la Asociación mexicana de Geólogos Petroleros*, 15(4-6), 190-234.
- Padilla y Sánchez, R.J. (1978). Geología y estratigrafía (Cretácico Superior) del límite sureste del estado de Nuevo León: Universidad Nacional Autónoma de México, *Revista del Instituto de Geología*, 2(1), 37-44.
- Pankhurst, N.W. & Montgomery, J. C. (1990). Ontogeny of vision in the Antarctic fish *Pagothenia borchgrevinki* (Nototheniidae). *Polar Biology* 10(6):419–422 DOI: 10.1007/bf00233689.
- Petróleos Mexicanos (PEMEX). (1988). Estratigrafía de la República Mexicana, Mesozoico: México, D.F., Subdirección de Producción Primaria, Coordinación ejecutiva de Exploración, *Informe inédito*, 216 p
- Poyato-Ariza, F. J. (2015). Studies on pycnodont fishes (i): Evaluation of their phylogenetic position among actinopterygians. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 121(3), 329-343.
- Poyato-Ariza, F. J. & Wenz, S. (2002). A new insight into pycnodontiform fishes. *Geodiversitas* 24:139-248
- Poyato-Ariza, F. J. & Wenz, S. (2005). *Akromystax tilmachiton* gen. et sp. nov., a new pycnodontid fish from the Lebanese Late Cretaceous of Haql and Nammoura. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(1), 27-45.
- Poyato-Ariza, F. J. (2003). Dental characters and phylogeny of pycnodontiform fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4), 937-940.
- Poyato-Ariza, F. J. (2005). Pycnodont fishes: morphologic variation, ecomorphologic plasticity, and a new interpretation of their evolutionary history. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A (Natural History)*, 3, 169-184.
- Poyato-Ariza, F. J. (2010). *Polazzodus*, gen. nov., a new pycnodont fish from the Late Cretaceous of northeastern Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3), 650-664.
- Poyato-Ariza, F. J. (2013). *Sylvienodus*, a new replacement genus for the Cretaceous pycnodontiform fish “*Pycnodus*” *laveirensis*. *Comptes Rendus Palevol*, 12(2), 91-100.
- Poyato-Ariza, F. J. (2016). The Cretaceous in the evolutionary history of the Actinopterygii. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*.

- Poyato-Ariza, F. J., & Martín-Abad, H. (2016). The Cretaceous in the evolutionary history of the Actinopterygii. *Cretaceous period: biotic diversity and biogeography. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 71, 275-286.
- Poyato-Ariza, F. J. & Martín-Abad, H. (2020). History of two lineages: comparative analysis of the fossil record in amiiformes and Pycnodontiformes (Osteichthyes, Actinopterygii). *Spanish Journal of Palaeontology*, 28(1), 79-90.
- Poyato-Ariza, F. J., Talbot, M. R., Fregenal-Martínez, M. A., Meléndez, N. & Wenz, S. (1998): First isotopic and multidisciplinary evidence for nonmarine coelacanths and pycnodontiform fishes: palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 144: 65-84.
- Premoli Silva, I., & Sliter, W. V. (1994). Cretaceous planktonic foraminiferal biostratigraphy and evolutionary trends from the Bottaccione section, Gubbio (Italy): *Paleontographia Italica*, v. 82, p. 1–89.
- Seibertz, E., Buitrón, B.E. (1988). La localidad tipo de la Formación Xilitla, San Luis Potosí (Cretácico Superior Basal), Universidad Nacional Autónoma de México, *Revista del Instituto de Geología*, 7(1), 116-118.
- Shimada, K., Williamson, T. E., & Sealey, P. L. (2010). A new gigantic pycnodont fish from the Juana Lopez Member of the Upper Cretaceous Mancos Shale of New Mexico, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(2), 598-603.
- Stinnesbeck, W., Ifrim, C., Schmidt, H., Rindfleisch, A., Buchy, M. C., Frey, E., González-González, A., Vega, F., Cavin, L., Keller, G. & Smith, K. T. (2005): A new lithographic limestone deposit in the Upper Cretaceous Austin Group at El Rosario, county of Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 22 (3): 401-418.
- Taverne, L. & Capasso, L. (2013). Gladiopycnodontidae, a new family of Pycnodontiform fishes from the Late Cretaceous of Lebanon, with the description of three genera. *European Journal of Taxonomy*, no. 57.
- Taverne, L. & Capasso, L. (2014). On the 'Coccodus' lindstroemi species complex (Pycnodontiformes, Gladiopycnodontidae) from the marine Late Cretaceous of Lebanon, with the description of two new genera. *European Journal of Taxonomy*, 101, 1–27.
- Taverne, L., & Capasso, L. (2013). Osteology and relationships of *Rhinopycnodus gabriellae* gen. et sp. nov. (Pycnodontiformes) from the marine Late Cretaceous of Lebanon. *European Journal of Taxonomy*, (67).

- Taverne, L., & Capasso, L. (2020). New data on *Pankowskichthys libanicus* (Pycnodontiformes, Gladiopycnodontidae), a fossil fish from the marine Upper Cretaceous of Lebanon. *Geo-Eco-Trop*, 44(1), 185-193.
- Taverne, L., Capasso, L., & Del Re, M. (2019). The pycnodont fishes from the Lower Cretaceous of the Capo d'Orlando, near Castellammare di Stabia (Naples, Campania, southern Italy), with the description of the new genus *Costapycnodus*. *Geo-Eco-Trop*, 43(1), 53-74.
- Taverne, L., Layeb, M., Layeb-Tounsi, Y. & Gaudant, J. (2015). *Paranursallia spinosa* n. gen., n. sp., a new Upper Cretaceous pycnodontiform fish from the Eurafrican Mesogea. *Geodiversitas*, 37(2), 215-227. <https://doi.org/10.5252/g2015n2a3>
- Tintori, A. (1981). Two new pycnodonts (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy (N.-Italy). *Riv. Ital. Paleont. Strat.*, 86: 795-824, 2 figs., 1 tab., 8 pls. Milano.
- Torres de la Cruz, F. D. J. (2019). Análisis de la progradación de la plataforma cupido en el noreste de México durante el cretácico inferior (*Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León*)
- Veiga, I. M. M. G., Bergqvist, L. P., & Brito, P. M. (2019). The fish assemblage of the Cretaceous (? Albian-Cenomanian) Açú Formation, Potiguar Basin, Northeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 93, 162-173.
- Vermeij, G. J. (1977). The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, 3(3), 245-258.
- Vullo, R., Archambeau, J. P., Bailly, G., & Bénéfice, P. (2018). Reassessment of *Cosmodus* Sauvage, 1879, a poorly known genus of large pycnodont fish (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Western Europe. *Cretaceous Research*, 91, 217-228.
- Vullo, R., Cavin, L., Khalloufi, B., Amaghazaz, M., Bardet, N., Jalil, N. E., Jourani, E., Khaldoune, F. & Gheerbrant, E. (2017). A unique Cretaceous–Paleogene lineage of piranha-jawed pycnodont fishes. *Scientific reports*, 7(1), 6802. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06792-x>
- Webb, P. W. (1984). Form and Function in Fish Swimming. *Scientific American*, 251(1), 72–83. <http://www.jstor.org/stable/24969414>

## ANEXOS

### ANEXO 1.- Lista de caracteres

1. Forma del cuerpo (medida por la relación altura máxima del cuerpo/longitud estándar): discoide, 70-100% (0); intermedio, 40-70% (1); fusiforme, menos del 40% (2); de profundidad, más del 100% (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
2. Posición relativa del ápice dorsal: antes del punto de inserción de la aleta dorsal (0); ápice ausente (1); en el punto de inserción de la aleta dorsal (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
3. Morfología de la prominencia dorsal: ausente (0); más de 100° (1); 90°-100° (2); menos de 90° (3). (Ebert, 2020)
4. Posición relativa del ápice ventral: ápice ausente (0); antes del punto de inserción de la aleta anal (1); en el punto de inserción de la aleta anal (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
5. Boca abierta: horizontal o subhorizontal (<30°) (0); inclinado (30°-60°)(1); subvertical, abriéndose hacia abajo (>60°) (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
6. Prognatismo: ausente (0); presente por elongación de mesetmoides, vómer y prearticular (1); presente por expansión del premaxilar y el dentario (2).
7. Pedúnculo caudal: no diferenciado (0); diferenciado (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
8. Morfología de los huesos frontales: rectangular, largo (0); curvo, largo (1); curvo, corto (2); curvo, muy ancho (3). (Ebert, 2020)
9. Espinas frontales: ausentes (0); presente, simple (1); presente, compuesto (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
10. Fenestra dermocraneal: ausente (0); presente (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
11. Parietal: único (0); dividido (1); ausente (2). (Ebert, 2020)
12. Proceso parietal: ausente (0); presente (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
13. Dermal supraoccipital: ausente (0); solo (1); dividido en dos o más placas no pareadas (2). (Ebert, 2020)
14. Espina supraoccipital: ausente (0); presente, simple (1); presente, compuesto (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
15. Extraescapulares hipertrofiados: no (0); sí (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
16. Extraescapular(es) fusionado(s) a parietal: no (0); sí (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
17. Endocráneo ampliamente expuesto posteriormente: no (0); sí (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
18. Porción anterior del canal sensorial infraorbitario: órbita que rodea estrechamente (0); descendiendo hacia la región etmoidal (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)

19. Infraorbitales: Fila de placas alrededor del borde ventral y posterior de la órbita (0); mosaico de pequeñas placas (teselas) que cubren parcialmente la mejilla (1); reducidas a osificaciones tubulares alrededor del canal sensorial infraorbitario (2); infraorbital anterior agrandado (3). (Ebert, 2020)
20. Ornamentación infraorbitaria: presente en todos los infraorbitarios (0); presente sólo en el más posterior (1); ausente en todos los infraorbitales (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
21. Suborbitales: una o varias filas (0); mosaico de placas pequeñas (1); ausentes como osificaciones independientes (2). (Ebert, 2020)
22. Preopercular e hiomandibular: preopercular único, más pequeño que el opercular; hiomandibular profundo, sin ornamentación (0); preopercular único hipertrofiado; hiomandibular profundo, sin ornamentación (1); un preopercular grande en contacto cercano con una pequeña porción ornamentada del hiomandibular, al mismo nivel superficial (2); preopercular de tamaño similar al de la porción expandida, superficial y ornamentada del hiomandibula (3). (Ebert, 2020)
23. Cóndilo en cabeza articular del hiomandibular: ausente (0); presente (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
24. Hueso opercular: reducido (0); extremadamente reducido (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
25. Osificaciones en región gular: placa gular grande (0); teselas pequeñas y numerosas (1); sin osificación (2). (Ebert, 2020)
26. Radios branquiostegos: más de 3 (0); 3 (1); 2, delgados, separados (2); 2, relativamente largos, en contacto (3); 0 (4). (Ebert, 2020)
27. Morfología de premaxila: grande, redondeada, expandida horizontalmente, con una protuberancia corta y robusta que se extiende desde la región posterior del hueso (0); pequeño, con una protuberancia larga y delgada que se extiende desde el borde anterior del cuerpo principal del hueso (1). (Ebert, 2020)
28. Morfología de los dientes premaxilares: robusto, columnar a forma de gancho (0); robusto, apenas incisiforme (1); muy aplanado, completamente incisiforme (2); molariforme (3); robusto apenas incisiforme a forma de gancho (4\*) (Ebert, 2020 y yo; separado por mi)
29. Morfología de los dientes dentarios: robusto, columnar a forma de gancho (0); robusto, apenas incisiforme (1); muy aplanado, completamente incisiforme (2); molariforme (3); robusto apenas incisiforme a forma de gancho (4\*) (Ebert, 2020 y yo; separado por mi)
30. Corona de dientes premaxilares: simple (0); bifurcado (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002; separado por mi)
31. Corona de dientes dentarios: simple (0); bifurcado (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002; separado por mi)
32. Número de dientes premaxilares: más de tres en una fila (0); 3 (1); 2 (2); 1 (3); 0 (4); al menos 8, dispuestos en al menos dos filas (5). (Ebert, 2020)

33. Maxila: sin dientes, ornamentado alargado (0); sin dientes, ovoide (1); sin dientes, reniforme (2); sin dientes, borde oral recto (3); sin dientes, ovalado alargado (4); sin dientes, ovalado con muesca dorsal (5); sin dientes, en forma de hacha (6). (Ebert, 2020)
34. Morfología de los dientes vomerinos: contorno circular a subcircular (0); contorno ovalado (1); contorno reniforme (2); contorno triangular (3); ovalada, muy alargada (4); de villiforme a cónico (5). (Ebert, 2020)
35. Disposición de los dientes vomerinos en filas regulares: ausente (0); presente (1). (Ebert, 2020)
36. Número de filas de dientes vomerinos: 5 (0); 3 (1); 6 (2); no dispuestos en filas (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
37. Número de dientes en la fila principal de dientes vomerinos: 10 o más (0); 8 o 9 (1); 7 o menos (2); no dispuestos en filas (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
38. Alternancia de dientes en la fila principal de dientes vomerinos: ausente (0); presente (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
39. Dentario: bien desarrollado, relativamente ancho (0), pequeño, alargado posteriormente y simple (1); pequeño, bífido posterior (2). (Ebert, 2020)
40. Número de dientes dentarios: más de 5 (0); 5 (1); 4 (2); 3 (3); 2 (4). (Ebert, 2020)
41. Morfología de los dientes prearticulares: contorno ovalado (0); contorno circular (1); contorno sigmoideo a forma de gota (2); de contorno extremadamente alargado, con el eje mayor perpendicular al eje de la fila (3); Eje de dientes ovalado, alargado y largo que coincide con el eje de la fila (4); villiforme a cónico (5); contorno cuadrado con protuberancia (6\*). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005, Ebert, 2020 y yo)
42. Disposición de los dientes prearticulares en filas regulares: presente (0); ausente (1); ausente anteriormente, presente posteriormente (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
43. Número de filas de dientes prearticulares: no acomodado en filas (0); 2 (1); 3 (2); 4 (3); 5 o 6 (4). (modificado de Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
44. Número de dientes en la fila de dientes prearticulares principales: no acomodados en filas (0); 7 o menos (1); 8 o 9 (2); 10 o más (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002)
45. Apófisis coronoides: borde dorsal alto y recto (0); bajo, curvo (1); alto, en forma de maza (2); borde dorsal bajo y recto (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
46. Ornamentaciones en los dientes trituradores vomerinos y prearticulares: sin dientes trituradores vomerinos y prearticulares (0); ornamentaciones ausentes (1); crenulaciones presentes ocasionalmente, débiles (2); crenulaciones presentes en la mayoría de los dientes, fuertes (3); crestas (4). (Ebert, 2020)
47. Surco y papila central en dientes vomerinos y prearticulares: sin dientes trituradores vomerinos y prearticulares (0); surco y papila central ausentes

- (1); presentes sin papila central (2); presentes con papila central (3). (Ebert, 2020)
48. Número de vértebras (elementos epicordales excluidos del endoesqueleto caudal): 37 o más (0); 33–36 (1); 27–32 (2); 26 o menos (3). (Ebert, 2020)
49. Arcocentro correspondiente neural y hemal: notocorda no circundante (0); notocorda circundante parcialmente (1); rodeando completamente la notocorda (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
50. Arcocentro adyacente neural y hemal: contacto simple (0); contacto complejo (1); contacto hipercomplejo (2); expandido e imbricado (3); contacto complejo a hipercomplejo (4\*). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005; y yo)
51. Bandera sagital en espinas neural y hemal: ausentes (0); anterior, pequeña y corta (1); anterior, grande y larga (2); anteriores y posteriores (al menos algunas) (3); anteriores y posteriores con márgenes reforzados (al menos algunas) (4). (Ebert, 2020)
52. Número de espinas neurales anteriores autógenas: 10 o más (0); 7–10 (1); 6 o menos (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
53. Longitud relativa de la última espina neural que no soporta los rayos precurrentes de la aleta caudal: reducida (0); menos de la mitad de largas que las espinas anteriores (1); vestigial (casi inexistente) (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
54. Número de elementos epicordales del endoesqueleto caudal: 9 o más (0); 6–8 (1); 4 o 5 (2); 3 o menos (3). (Ebert, 2020)
55. Desarrollo relativo de los elementos hipocordales del endoesqueleto caudal: sólo ligeramente agrandados (0); agrandado, en forma de placa (1); un elemento hipertrofiado (2); dos elementos hipertrofiados (3); \*tres elementos hipertrofiados (4)\*. (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y yo)
56. Número de elementos hipocordales del endoesqueleto caudal: 9–11 (0); 12–13 (1); 6–8 (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
57. Diastema: ausente (0); presente (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
58. Cleitro: curvado, miembro anteroventral subvertical, expandido (0); con tres extremidades (1); con cuatro extremidades (2); curvado, miembro anteroventral subhorizontal, ligeramente expandido (3); curvado, muy expandido (4\*); con dos miembros en ángulo, miembro anteroventral subhorizontal (5). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002 y yo)
59. Posición de las aletas pélvicas (relación distancia prepélvica/longitud estándar): 45–55% (0); más del 55% (1); menos del 45% (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
60. Posición de la aleta dorsal (longitud predorsal/longitud estándar): menos de 49% (0); 50–58% (1); 59–67% (2); 68–81% (3); más de 82% (4). (Ebert, 2020)
61. Número de axonostos dorsales: menos de 20 (0); 20–29 (1); 30–39 (2); 40–47 (3); 48–59 (4); 60 o más (5). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002)
62. Axonosto dorsal que no soporta lepidotrichium (axonosto libre): ausente (0); presente (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)

63. Morfología de la aleta dorsal: falcada a acuminada (0); en forma de tira (1); contorno sigmoideo (2); redondeado en el centro (3); redondeado anteriormente (4); cuadrado (5). (Ebert, 2020)
64. Posición de la aleta anal (longitud preanal/longitud estándar): 50%– 59% (0); 60%–69% (1); 70%–79% (2); 80%–89% (3).
65. Número de axonostos anales: 9 o menos (0); 10–19 (1); 20–27 (2); 28–34 (3); 35–46 (4); 47 o más (5). (Ebert, 2020)
66. Urodermales: 1 (0); 2 (1); ausente (2); no diferenciado (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
67. Número de radios de la aleta principal caudal: 9 o menos (0); 10–19 (1); 20–25 (2); 26–35 (3); 36 o más (4). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
68. Morfología de la aleta caudal: forzada (0); convexa (1); cóncava (2); recta (3); doblemente emarginada (4); vertical (aleta caudal corta y alta) (5). (Ebert, 2020)
69. Borde de fulcra: presente, numeroso en las aletas impares (0); presente, entre las fulcras basales y entre los basales y el primer radio segmentado de la aleta dorsal y anal (1); ausente (2). (Ebert, 2020)
70. Osificación de escamas: completa en todas las escamas (0); completo en escamas abdominales, incompleto en escamas caudales (1); completo en escamas ventrales y en algunas escamas dorsales (2); completo en escamas ventrales, incompleto en escamas dorsales (3); incompleto en todas las escamas (4); escamas ausentes (5). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
71. Distribución de escamas: sólo región abdominal (0); todo el cuerpo excepto pedúnculo caudal (1); región abdominal más parte de la región caudal (2); todo el cuerpo (3); cuerpo desnudo (4). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
72. Disposición de las escamas: filas en la misma dirección (0); filas en diferentes direcciones (1); no formar filas (2); escamas ausentes (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
73. Sutura entre escamas de misma fila: no dentada (0); dentada (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002)
74. Filas de escamas: simple (0); doble (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002)
75. Filas de escamas entre bases de lepidotrichia de aletas dorsal y anal: ausente (0); presente (1). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002)
76. Ornamentación craneal: crestas y/o reticulaciones, sin espinas ni tubérculos (0); crestas y/o reticulaciones, junto con tubérculos (1); solo tubérculos y/o espinas (2). (Ebert, 2020)
77. Espinas grandes en escamas: ninguna (0); uno (1); varios (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002)
78. Primera escama de la cresta dorsal: aproximadamente del mismo tamaño que las escamas de la cresta posteriores (0); más grande que las escamas de cresta posteriores (1); ausente (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)

79. Escamas de contorno tipo escutelo: ausente (0); presente, dorsal solamente (1); presente, sólo ventral (2); presente, dorsal y ventral (3); escamas de contorno ausentes (4). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
80. Número de escamas de la cresta dorsal diferenciadas: no diferenciadas (0); 15 o más (1); 10-14 (2); 7-9 (3); 6-3 (4); 1 o 2 (5). (Ebert, 2020)
81. Disposición de las escamas de la cresta dorsal: escamas del contorno dorsal en estrecho contacto entre sí (0); punto de contacto (1); separados entre sí (2); escamas del contorno dorsal no diferenciadas (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
82. Número de espinas en cada escama de la cresta dorsal: 3 o más (0); línea media dentada (1); 1 o 2 (2); sin espinas en las escamas del contorno dorsal (3); escamas del contorno dorsal no diferenciadas (4). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
83. Distribución de espinas en cada escama de la cresta dorsal: a lo largo de la línea media o centrada si solo hay una espina presente (0); sin espinas en las escamas del contorno dorsal (1); región posterior (como máximo dos tercios) de la línea media (2); región anterior (como máximo dos tercios) de la línea media (3); escamas del contorno dorsal no diferenciadas (4). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
84. Contacto de espinas en cada escama de la cresta dorsal: separadas entre sí (0); sin espinas en las escamas del contorno dorsal (1); en contacto entre sí (2); escamas del contorno dorsal no diferenciadas (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
85. Tamaño relativo de las espinas anterior y posterior en cada escama de la cresta dorsal: similar en tamaño (0); sin espinas en las escamas del contorno dorsal (1); espinas de tamaño creciente en sentido cefalocaudal (2); escamas del contorno dorsal no diferenciadas (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
86. Número de escamas de la quilla ventral: 22 o más (0); 18 a 21 (1); 15 a 17 (2); 10 a 14 (3); 2 o 3 (4); escamas de la quilla ventral ausentes (5); 9 a 4 (6). (Poyato-Ariza & Wenz, 2002 y Ebert, 2020)
87. Primera escama de la quilla ventral: más pequeña que las escamas posteriores (0); mayor que las escamas posteriores (1); escamas de la quilla ventral no diferenciadas (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
88. Disposición de las escamas de la quilla ventral: estrecho contacto entre sí (0); punto de contacto (1); escamas de la quilla ventral no diferenciadas (2). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
89. Número máximo de espinas en las escamas de la quilla ventral de los especímenes adultos: 4 o más (0); 1 a 3 (1); sin espinas en las escamas de la quilla ventral (2); escamas de la quilla ventral ausentes (3). (Poyato-Ariza & Wenz, 2005)
90. Distribución de espinas en las escamas de la quilla ventral de especímenes adultos: a lo largo de la línea media o centrada si solo hay una espina

- presente (0); sin espinas en las escamas de la quilla ventral (1); región posterior (como máximo dos tercios) de la línea media (2); escamas de la quilla ventral no diferenciadas (3). (Poyato- Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
91. Contacto de espinas en cada escama de quilla ventral de especímenes adultos: separadas entre sí (0); sin espinas en las escamas de la quilla ventral (1); en contacto entre sí (2); escamas de la quilla ventral no diferenciadas (3); imbricadas (4). (Poyato- Ariza & Wenz, 2005 y Ebert, 2020)
92. Tamaño relativo de las espinas anterior y posterior en cada escama de quilla ventral de especímenes adultos: escamas de la quilla ventral no diferenciadas (0); sin espinas en las escamas de la quilla ventral (1); todas las espinas de tamaño similar (2); espinas de tamaño creciente en sentido cefalocaudal (3). (Ebert, 2020)
93. Varias escamas adjuntas a escamas de contorno: no (0); sí (1); escamas de contorno ausentes (2). (Poyato- Ariza & Wenz, 2002)
94. Número de escamas de quilla ventral poscloacal: escamas cloacales y de contorno no diferenciadas (0); 9 o más (1); 7 u 8 (2); 5 o 6 (3); 3 o 4 (4); 2 (5); 1(6); ninguna (7). (Ebert, 2020)
95. Número de escamas cloacales anteriores modificadas: mosaico de escamas pequeñas (0); 2 (1); 1 (2); escamas cloacales ausentes (3); escamas cloacales anteriores no modificadas (4); 3 (5). (Poyato- Ariza & Wenz, 2005)
96. Número de escamas cloacales posteriores modificadas: escamas cloacales no modificadas (0); mosaico de escamas pequeñas (1); 3 (2); 2 (3); 1 (4); sin escamas, parte posterior de la muesca anal sostenida por una costilla (5); escamas cloacales ausentes (6). (Ebert, 2020)
97. Escama bífida en cloaca: ausente (0); presente (1); presente más varias escamas en forma de coma (2). (Poyato- Ariza & Wenz, 2002)
98. Muesca poscloacal: ausente (0); presente (1). (Poyato- Ariza & Wenz, 2002)
99. Escama supracloacal: ausente (0); presente, contactando sólo con escamas cloacales (1); presente, contactando también con escamas no diferenciadas adyacentes a las escamas cloacales (2). (Poyato- Ariza & Wenz, 2005)
100. Filas de escamas completas posteriores a la cloaca: 1 (0); 2 (1); 3 a 4 (2); 5 a 6 (3); más de 6 (4); 0 (5).
101. Hueso postcelómico con elongaciones anterior y posterior ventralmente: ausente (0); presente (1). (Ebert, 2020)
102. Pterigioforos dorsales ensanchados: ausentes (0); presentes (1). (Ebert, 2020)
103. Ornamentación de escamas: crestas y/o reticulaciones (0); tubérculos y espinas (1); lisas (2); escamas corporales totalmente osificadas ausentes (3). (Ebert, 2020)
104. Hueso frontal y parietal en contacto: si (0); no (1). **Nuevo carácter.**

## ANEXO 2.- Matriz de datos

| Taxón \ Carácter                    | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|-------------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Gyrodus hexagonus</i>            | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| <i>Mesturus verrucosus</i>          | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| <i>Mesturus leedsii</i>             | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0  | 1  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| <i>Abdabalistum thyrus</i>          | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  | 1  | 3  | ?  | ?  |
| <i>Njoerdichthys dyckerhoffi</i>    | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | ? | 0  | ?  | 0  | 1  | ?  | ?  | 1  | 0  | ?  | ?  | ?  | 2  |
| <i>Nursallia veronae</i>            | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  |
| <i>Paranursallia gutturosum</i>     | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 2  |
| <i>Pycnodus apodus</i>              | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 3  | 0  | 2  |
| <i>Oropycnodus ponsorti</i>         | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 2  | ?  | 2  |
| <i>Coelodus saturnus</i>            | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | ? | 0 | ?  | 0  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | 2  |
| <i>Sylvienodus laveirensis</i>      | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | ? | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | ?  | ?  | 2  |
| <i>Polazzodus coronatus</i>         | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | ?  | ?  | ?  | 2  |
| <i>Scalacurvichthys naishi</i>      | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 2  | ?  | 2  |
| <i>Ocloedus subdiscus</i>           | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Tepexichthys aranguthyrorum</i>  | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Iemanja palma</i>                | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  |
| <i>Stemmatodus rhombus</i>          | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Proscinetes ? radiatus</i>       | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ? | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | ?  | 1  | 0  | 1  | 2  | ?  | 2  |
| <i>Proscinetes bernardi</i>         | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Proscinetes elegans</i>          | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | A | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Proscinetes itieri</i>           | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | ?  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | ?  | 2  |
| <i>Neoproscinetes penalvei</i>      | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Thiollierepycnodus wagneri</i>   | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Turboscinetes egertoni</i>       | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Turbomesodon relegans</i>        | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Turbomesodon bernissartensis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  |
| <i>Turbomesodon praeclarus</i>      | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 2  |
| <i>Akromystax tilmachiton</i>       | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | ?  | ?  | ?  | 2  |
| <i>Stenamara mia</i>                | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  | 1  | 2  | ?  | ?  |
| <i>Palaeobalistum orbiculatum</i>   | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | ? | ? | 0  | ?  | 1  | ?  | 0  | 0  | 1  | 0  | ?  | 1  | 0  | ?  |
| <i>Potiguara rosadoi</i>            | 0 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | ? | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  |
| <i>Rhinopycnodus gabriellae</i>     | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | ?  | ?  | 1  | 2  |
| <i>Nursallia tethysensis</i>        | 0 | 2 | 0 | ? | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  |
| <i>Paranursallia spinosa</i>        | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | ?  | 0  | 0  | ?  | 0  | 3  | ?  | ?  |
| <i>Nursallia nueva especie A</i>    | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 2  |
| <i>Nursallia nueva especie B</i>    | A | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 2  |
| <i>Nursallia nueva especie C</i>    | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 2  |

| Taxón \ Carácter                    | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 |
|-------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Gyrodus hexagonus</i>            | 1  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 5  | 0  | 1  | 3  | 0  | 2  | 2  | 5  | 0  |
| <i>Mesturus verrucosus</i>          | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 4  | 5  | 0  | 1  | 3  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  |
| <i>Mesturus leedsi</i>              | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | ?  | 5  | 0  | 1  | 3  | 0  | 2  | 2  | 0  | 0  |
| <i>Abdopalistum thyrus</i>          | ?  | ?  | 0  | 0  | ?  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2  | ?  | 0  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 5  | 0  |
| <i>Njoerdichthys dyckerhoff</i>     | ?  | ?  | ?  | 2  | ?  | 1  | 2  | 2  | ?  | ?  | 2  | 2  | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 3  | 0  | 0  |
| <i>Nursallia veronae</i>            | ?  | ?  | 0  | 2  | ?  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2  | ?  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 4  | ?  | 0  |
| <i>Paranursallia gutturosum</i>     | 2  | 0  | 0  | 2  | ?  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2  | 1  | 2  | 1  | 0  | 2  | 0  | 1  | 4  | 0  | 0  |
| <i>Pycnodus apodus</i>              | 3  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 5  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Oropycnodus ponsorti</i>         | 3  | ?  | 1  | 0  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | ?  | 0  | 0  | ?  | 1  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Coelodus saturnus</i>            | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | ?  | ?  | 0  | 0  | 1  | 3  | 0  | ?  | ?  | 2  | 0  |
| <i>Sylvienodus laveirensis</i>      | 3  | 0  | 1  | 0  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 3  | 6  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | 1  | 4  | ?  | ?  |
| <i>Polazzodus coronatus</i>         | 3  | 0  | 1  | 0  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 3  | 6  | 2  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Scalacurvichthys naishi</i>      | 2  | ?  | ?  | 0  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | ?  | 0  | 0  | ?  | ?  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Ocloedus subdiscus</i>           | 3  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | ?  | 0  | 0  | 1  | 3  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Tepexichthys aranguthyrum</i>    | 2  | 0  | 0  | 0  | 3  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 5  | 0  | 1  | 3  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Iemanja palma</i>                | 2  | 1  | 0  | 0  | ?  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 4  | 1  | 1  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | 0  | 1  |
| <i>Stemmatodus rhombus</i>          | 3  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | 3  | 5  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Proscinetes ? radiatus</i>       | ?  | ?  | 0  | 0  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Proscinetes bernardi</i>         | 2  | 0  | 0  | 0  | 3  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 0  | 0  | 3  | 0  | 1  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Proscinetes elegans</i>          | 2  | 0  | 0  | 0  | 3  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 0  | 0  | 3  | 0  | 1  | 1  | 3  | 5  | 0  |
| <i>Proscinetes itieri</i>           | 2  | 0  | 0  | ?  | ?  | 1  | 2  | 2  | ?  | ?  | 2  | ?  | ?  | ?  | 3  | 1  | 1  | ?  | 4  | 0  | 0  |
| <i>Neoproscinetes penalvei</i>      | 2  | 1  | 0  | 0  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 0  | 0  | 3  | 0  | 1  | 1  | 3  | 5  | 0  |
| <i>Thiollierepynodus wagneri</i>    | 2  | ?  | 0  | 0  | 3  | 1  | 2  | 2  | 1  | 1  | 2  | 5  | 5  | 0  | 0  | 3  | ?  | 1  | 2  | ?  | 2  |
| <i>Turboscinetes egertoni</i>       | 2  | ?  | 0  | 0  | 1  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 3  | 5  | 0  |
| <i>Turbomesodon relegans</i>        | 2  | 0  | 0  | 0  | 3  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Turbomesodon bernissartensis</i> | ?  | ?  | 0  | 0  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | ?  | 0  | 0  | ?  | 0  | ?  | 1  | ?  | 5  | 0  |
| <i>Turbomesodon praeclarus</i>      | 2  | 0  | 0  | 0  | ?  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 0  | 0  | ?  | 0  | 0  | 1  | 4  | 5  | 0  |
| <i>Akromystax tilmachiton</i>       | 3  | 0  | 1  | 0  | ?  | 0  | 3  | 3  | 0  | 0  | 5  | ?  | 3  | 0  | 3  | ?  | 0  | 1  | 2  | 3  | 0  |
| <i>Stenamara mia</i>                | ?  | 0  | 0  | 0  | ?  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 5  | 0  |
| <i>Palaeobalistum orbiculatum</i>   | ?  | ?  | 0  | 0  | ?  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 5  | 0  | ?  | 0  | 0  | ?  | ?  | 5  | 0  |
| <i>Potiguara rosadoi</i>            | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | ?  | 0  | 0  |
| <i>Rhinopycnodus gabriellae</i>     | 2  | 0  | 0  | 0  | ?  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | 3  | 2  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 1  | 4  | ?  | ?  |
| <i>Nursallia tethysensis</i>        | 2  | 1  | 0  | 2  | 3  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | 0  | 1  | 4  | 0  | ?  |
| <i>Paranursallia spinosa</i>        | 2  | 0  | 0  | 2  | ?  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | 2  | ?  | ?  | 1  | ?  | 2  | 0  | 1  | 4  | 0  | 0  |
| <i>Nursallia nueva especie A</i>    | 2  | 1  | 0  | 2  | 2  | 1  | 4  | 1  | 0  | 0  | 1  | 3  | A  | 1  | 1  | 1  | 0  | 2  | 3  | 6  | 0  |
| <i>Nursallia nueva especie B</i>    | 2  | 1  | 0  | 2  | 3  | 1  | 0  | 4  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1  | 1  | A  | 1  | 2  | 2  | 6  | 0  |
| <i>Nursallia nueva especie C</i>    | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 1  | 4  | 4  | 0  | 0  | 1  | 1  | 2  | 1  | 1  | A  | 1  | 2  | 3  | 6  | 0  |

| Taxón \ Carácter                    | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60  | 61 | 62 | 63 |
|-------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|
| <i>Gyrodus hexagonus</i>            | 2  | 1  | 0  | 2  | 2  | 1  | 0  | 0  | 4  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 3  | 2  | 2   | 2  | 0  | 1  |
| <i>Mesturus verrucosus</i>          | 3  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | 5  | ?  | 2   | 2  | 0  | 0  |
| <i>Mesturus leedsi</i>              | 3  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  | 0  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 5  | ?  | 2   | ?  | 0  | 0  |
| <i>Abdopalistum thyrus</i>          | 1  | ?  | ?  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 2  | 2  | 1  | ?  | 2  | 0  | ?  | 3  | 0  | 2   | 5  | 0  | 0  |
| <i>Njoerdichthys dyckerhoff</i>     | 2  | 1  | 2  | 2  | 3  | 3  | 2  | 2  | 2  | 2  | 2  | ?  | 1  | 2  | ?  | 0  | 0  | 3   | 3  | 1  | 0  |
| <i>Nursallia veronae</i>            | ?  | 2  | ?  | 1  | 1  | 2  | 2  | 2  | ?  | ?  | 2  | 2  | 2  | 2  | 0  | 3  | 0  | 1   | 5  | 0  | 0  |
| <i>Paranursallia gutturosum</i>     | 2  | 2  | 0  | 1  | 1  | B  | 2  | 2  | 2  | 2  | 2  | 2  | 4  | 2  | 0  | 4  | 0  | 1   | 5  | 0  | 0  |
| <i>Pycnodus apodus</i>              | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 2  | 2  | 1  | 2  | 2  | 2  | 1  | 2  | 0  | ?  | 3  | 0  | 0   | 4  | 0  | 0  |
| <i>Oropycnodus ponsorti</i>         | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 2  | 1  | 2  | 2  | 0  | 1  | 2  | 0  | ?  | 3  | 0  | 1   | 5  | 0  | 4  |
| <i>Coelodus saturnus</i>            | 1  | 2  | ?  | 0  | 1  | 2  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | ?  | 2  | 0  | 1  | 3  | 1  | 2   | 5  | 0  | 1  |
| <i>Sylvienodus laveirensis</i>      | ?  | ?  | 0  | 2  | 0  | 3  | 2  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 3  | 1  | 2   | 2  | ?  | 1  |
| <i>Polazzodus coronatus</i>         | 1  | A  | 0  | 1  | 1  | 2  | 1  | 0  | 2  | 2  | 0  | 1  | 3  | 0  | 0  | 3  | 1  | 2   | 4  | 0  | 1  |
| <i>Scalacurvichthys naishi</i>      | 1  | ?  | 2  | 1  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | ?  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  | 2   | ?  | ?  | ?  |
| <i>Ocloedus subdiscus</i>           | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 1  | 1  | 0  | 3  | 0  | 2   | 2  | 0  | 1  |
| <i>Tepexichthys aranguthyrum</i>    | 1  | 1  | 2  | 2  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 3  | 0  | 2   | 2  | 0  | 1  |
| <i>Iemanja palma</i>                | ?  | ?  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1  | 3  | 3  | 0  | 0  | 2  | 1  | 2  | 0  | 3  | ?  | 3   | 3  | 0  | ?  |
| <i>Stemmatodus rhombus</i>          | 1  | 2  | 0  | 1  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  | 2  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 3   | 2  | 1  | 0  |
| <i>Proscinetes ? radiatus</i>       | 1  | ?  | ?  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | ?  | 3  | 0  | 0  | 3  | 0  | 3   | 3  | 1  | 1  |
| <i>Proscinetes bernardi</i>         | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 3  | 0  | 0  | 3  | 0  | 2   | 4  | 1  | 1  |
| <i>Proscinetes elegans</i>          | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 3  | 0  | 0  | 3  | 0  | 2   | 4  | 1  | ?  |
| <i>Proscinetes itieri</i>           | 2  | 2  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3   | 3  | 1  | 0  |
| <i>Neoproscinetes penalvei</i>      | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 3  | 0  | 2   | 3  | ?  | 0  |
| <i>Thiollierepycnodus wagneri</i>   | 1  | 2  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 3  | 0  | 0  | 3  | 2  | 3   | 3  | 1  | 1  |
| <i>Turboscinetes egertoni</i>       | 1  | ?  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 3   | 3  | 1  | 1  |
| <i>Turbomesodon relegans</i>        | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0  | 3   | C  | 1  | 2  |
| <i>Turbomesodon bernissartensis</i> | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0  | 0  | 2  | ?  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | ?  | 1  | 3   | 2  | 1  | 3  |
| <i>Turbomesodon praeclarus</i>      | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 3  | 0  | 2  | 0  | 3  | 0  | 3   | 2  | 0  | 3  |
| <i>Akromystax tilmachiton</i>       | ?  | ?  | 0  | 1  | 0  | 2  | 2  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 2  | 1  | 0  | 3  | 0  | 2   | 4  | 0  | 4  |
| <i>Stenamara mia</i>                | 0  | 1  | ?  | ?  | 0  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 3  | 0  | 2  | 0  | 3  | 2  | 4   | 2  | 1  | ?  |
| <i>Palaeobalistum orbiculatum</i>   | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  | 2   | ?  | ?  | ?  |
| <i>Potiguara rosadoi</i>            | 2  | ?  | 0  | 2  | ?  | 3  | ?  | 0  | B  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | ?  | ?  | 1   | 5  | ?  | ?  |
| <i>Rhinopycnodus gabriellae</i>     | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | 2  | 2  | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0   | 4  | ?  | ?  |
| <i>Nursallia tethysensis</i>        | ?  | ?  | 0  | 3  | ?  | 2  | 2  | ?  | 4  | 1  | 2  | 2  | 4  | 2  | ?  | ?  | 0  | 1   | 5  | 0  | 1  |
| <i>Paranursallia spinosa</i>        | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 2  | 1  | 1  | ?  | 1  | 2  | 2  | 4  | 2  | ?  | ?  | 0  | 1   | 5  | 0  | ?  |
| <i>Nursallia nueva especie A</i>    | 2  | 2  | 0  | 2  | 1  | 2  | 2  | 4  | 2  | 1  | 2  | 1  | 4  | 2  | 0  | 5  | A  | 0   | 5  | 1  | 0  |
| <i>Nursallia nueva especie B</i>    | 3  | 3  | 0  | 3  | 1  | 2  | 2  | 4  | 2  | B  | 2  | 1  | 4  | 0  | 0  | 5  | D  | 1&3 | 5  | 1  | 1  |
| <i>Nursallia nueva especie C</i>    | 2  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  | 2  | 4  | 2  | 1  | 1  | 2  | 4  | 0  | 0  | 5  | 0  | 0   | 5  | 0  | A  |

| Taxón \ Carácter                    | 64 | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 77 | 78 | 79 | 80 | 81  | 82 | 83 | 84 |
|-------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|
| <i>Gyrodus hexagonus</i>            | 0  | 3  | 0  | 2  | 0  | 2  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3   | 0  | 1  | 1  |
| <i>Mesturus verrucosus</i>          | 2  | 2  | 3  | 3  | 1  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 0  | 0  | 3   | 2  | 1  | 1  |
| <i>Mesturus leedsi</i>              | 2  | ?  | 3  | 3  | 1  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 0  | 0  | 3   | 2  | 1  | 1  |
| <i>Abdabalistum thyrus</i>          | 1  | 5  | 2  | 4  | 1  | 2  | 5  | 1  | 1  | 0  | ?  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3   | 3  | 1  | 1  |
| <i>Njoerdichthys dyckerhoff</i>     | 1  | 5  | ?  | 3  | 2  | 2  | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0  | 2  | 3  | 1   | 3  | 1  | 1  |
| <i>Nursallia veronae</i>            | 2  | 5  | 2  | 3  | 5  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 3  | 1  | 1   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Paranursallia gutturosum</i>     | ?  | 5  | ?  | 4  | 4  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1   | 4  | 4  | ?  |
| <i>Pycnodus apodus</i>              | 1  | 4  | 2  | 2  | 4  | 2  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Oropycnodus ponsorti</i>         | 2  | 5  | 0  | 2  | 4  | 2  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Coelodus saturnus</i>            | 2  | 5  | 2  | 2  | 4  | 2  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0  | ?  | ?  | 1  | 1   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Sylvienodus laveirensis</i>      | 2  | 3  | 0  | 1  | 4  | 2  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0   | ?  | ?  | ?  |
| <i>Polazzodus coronatus</i>         | 2  | 4  | ?  | 2  | 2  | 2  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Scalacurvichthys naishi</i>      | 0  | ?  | ?  | 2  | 4  | 2  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Ocloedus subdiscus</i>           | 2  | 3  | 1  | 1  | 4  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0   | 2  | 0  | 0  |
| <i>Tepexichthys aranguthyrum</i>    | 1  | 4  | 0  | 2  | 2  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Iemanja palma</i>                | 2  | 4  | 0  | 2  | ?  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0  | ?  | 3   | ?  | 0  | 0  |
| <i>Stemmatodus rhombus</i>          | 1  | 3  | 1  | 1  | 2  | 2  | 5  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 3   | 0  | 0  | 0  |
| <i>Proscinetes ? radiatus</i>       | 2  | 3  | ?  | 1  | ?  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | A   | 2  | 1  | 1  |
| <i>Proscinetes bernardi</i>         | B  | 4  | 1  | 2  | 2  | 1  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Proscinetes elegans</i>          | B  | 4  | 1  | 2  | 2  | 1  | 4  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Proscinetes itieri</i>           | 1  | 5  | ?  | 2  | ?  | ?  | 3  | 0  | 0  | ?  | 0  | ?  | 0  | 0  | 1  | 0  | ?  | 2   | 3  | 1  | 1  |
| <i>Neoproscinetes penalvei</i>      | 2  | 3  | 1  | 2  | 2  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0  | 1  | 1   | 3  | ?  | ?  |
| <i>Thiollierepycnodus wagneri</i>   | 1  | 4  | 0  | 2  | 4  | 2  | 3  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1   | 4  | 4  | 3  |
| <i>Turboscinetes egertoni</i>       | 2  | 3  | 1  | 1  | 4  | 1  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1&3 | 4  | 4  | 3  |
| <i>Turbomesodon relegans</i>        | 2  | 3  | 1  | 1  | 4  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | B   | 0  | 0  | 1  |
| <i>Turbomesodon bernissartensis</i> | 2  | 2  | 1  | 1  | 1  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0  | ?  | ?   | 0  | ?  | 1  |
| <i>Turbomesodon praeclarus</i>      | 2  | 2  | 1  | 1  | 1  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0   | 0  | 0  | 1  |
| <i>Akromystax tilmachiton</i>       | 2  | 4  | 1  | 1  | 4  | 2  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 3   | 2  | 1  | 0  |
| <i>Stenamara mia</i>                | 1  | 2  | 1  | 1  | ?  | 2  | 4  | ?  | 0  | 0  | 0  | 0  | ?  | 0  | 0  | 0  | 1  | 3   | 2  | 1  | 0  |
| <i>Palaeobalistum orbiculatum</i>   | 2  | ?  | ?  | 3  | ?  | 2  | 0  | 3  | 1  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | ?  | 0  | 0  | 0   | 3  | 1  | 1  |
| <i>Potiguara rosadoi</i>            | ?  | 5  | 1  | ?  | ?  | 2  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | 1  | ?  | ?  | ?   | 3  | 1  | 1  |
| <i>Rhinopycnodus gabriellae</i>     | 0  | 5  | 0  | 3  | 4  | 2  | 3  | 0  | 0  | ?  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1   | 0  | 0  | 0  |
| <i>Nursallia tethysensis</i>        | ?  | 5  | 2  | 4  | 5  | ?  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 1  | ?  | 3  | 1   | 2  | 0  | 2  |
| <i>Paranursallia spinosa</i>        | 0  | 5  | 2  | 3  | 5  | ?  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1   | 2  | 0  | 0  |
| <i>Nursallia nueva especie A</i>    | B  | 4  | 1  | 4  | 5  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1   | 2  | 0  | 2  |
| <i>Nursallia nueva especie B</i>    | 1  | 5  | 1  | 4  | 5  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1   | 2  | 0  | 2  |
| <i>Nursallia nueva especie C</i>    | 2  | 5  | 1  | 4  | 5  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1   | 2  | 0  | 2  |

| Taxón \ Carácter                    | 85 | 86 | 87 | 88 | 89 | 90 | 91 | 92 | 93 | 94 | 95 | 96 | 97 | 98 | 99 | 100 | 101 | 102 | 103 | 104 |
|-------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|
| <i>Gyrodus hexagonus</i>            | 1  | 0  | 2  | 2  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0   | 0   | 0   | A   | 0   |
| <i>Mesturus verrucosus</i>          | 1  | 0  | 2  | 2  | ?  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   |
| <i>Mesturus leedsii</i>             | 1  | 0  | 2  | 2  | ?  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   |
| <i>Abdabalistum thyrus</i>          | 3  | 2  | 2  | 2  | 2  | 3  | 3  | 0  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | ?  | 4   | 0   | 0   | 3   | ?   |
| <i>Njoerdichthys dyckerhoff</i>     | 1  | 3  | ?  | 0  | 1  | 0  | 0  | ?  | 0  | 5  | 1  | ?  | 0  | 0  | 0  | ?   | ?   | 0   | ?   | 0   |
| <i>Nursallia veronae</i>            | ?  | 3  | 0  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | 4  | ?  | ?  | 1  | 0  | ?  | 4   | 0   | 0   | ?   | ?   |
| <i>Paranursallia gutturosum</i>     | ?  | 2  | 0  | 0  | ?  | ?  | 0  | 0  | 0  | 5  | ?  | ?  | ?  | 0  | ?  | 4   | 0   | 0   | ?   | 1   |
| <i>Pycnodus apodus</i>              | 3  | 3  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 5  | 2  | 4  | 1  | 0  | 0  | 1   | 0   | 0   | 3   | ?   |
| <i>Oropycnodus ponsorti</i>         | 3  | 3  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 5  | 1  | 3  | 2  | 1  | 0  | ?   | 0   | 0   | 3   | 0   |
| <i>Coelodus saturnus</i>            | 3  | ?  | 2  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?   | 0   | 0   | 3   | 0   |
| <i>Sylvienodus laveirensis</i>      | ?  | 2  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 5  | 2  | 3  | 1  | 0  | ?  | ?   | 0   | 0   | 3   | ?   |
| <i>Polazzodus coronatus</i>         | 3  | 2  | 2  | 2  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 5  | 2  | 3  | 1  | 0  | 0  | 0   | 0   | 0   | 3   | 0   |
| <i>Scalacurvichthys naishi</i>      | 3  | 2  | 2  | 2  | ?  | 1  | 1  | 2  | 0  | 6  | 2  | 4  | 1  | 0  | ?  | ?   | 0   | 0   | 3   | 0   |
| <i>Ocloedus subdiscus</i>           | 0  | 2  | 2  | 2  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 5  | 2  | 3  | 0  | 0  | 0  | 2   | 0   | 0   | 2   | 0   |
| <i>Tepexichthys aranguthyrorum</i>  | 3  | 1  | 2  | 2  | 0  | 1  | 0  | 2  | 0  | 5  | 1  | 4  | 0  | 0  | 0  | ?   | 0   | 0   | ?   | 0   |
| <i>Iemanja palma</i>                | 0  | ?  | 2  | ?  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | ?  | ?   | 0   | 0   | 0   | ?   |
| <i>Stemmatodus rhombus</i>          | 0  | 3  | 2  | 2  | 0  | 1  | 0  | 2  | 0  | 5  | 2  | 5  | 0  | 0  | 0  | 1   | 0   | 0   | 3   | 0   |
| <i>Proscinetes ? radiatus</i>       | 0  | 1  | 2  | 0  | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 5  | ?  | ?  | 0  | 0  | ?  | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Proscinetes bernardi</i>         | 3  | 0  | 2  | 0  | 2  | 3  | 3  | 0  | 0  | 5  | 1  | 3  | 0  | 0  | ?  | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   |
| <i>Proscinetes elegans</i>          | 3  | B  | 2  | 0  | 2  | 3  | 3  | 0  | 0  | 5  | 1  | 3  | 0  | 0  | ?  | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Proscinetes itieri</i>           | 1  | 0  | 0  | 1  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | 5  | 1  | ?  | 0  | ?  | ?  | 1   | ?   | ?   | ?   | 0   |
| <i>Neoproscinetes penalvei</i>      | ?  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 5  | 1  | 3  | ?  | 0  | 0  | 2   | 0   | 1   | 2   | 0   |
| <i>Thiollierepycnodus wagneri</i>   | 3  | 0  | 2  | 2  | ?  | 3  | 3  | 0  | 0  | 1  | ?  | ?  | 0  | 0  | ?  | 4   | 1   | 1   | 0   | 0   |
| <i>Turboscinetes egertoni</i>       | 3  | 1  | 2  | 0  | ?  | 3  | 3  | 0  | 0  | F  | 1  | E  | 0  | 0  | 1  | ?   | 0   | 0   | 2   | 0   |
| <i>Turbomesodon relegans</i>        | 0  | 1  | 2  | 2  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 3  | 1  | 3  | 0  | 0  | 1  | 3   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Turbomesodon bernissartensis</i> | 0  | 2  | 2  | 2  | 0  | 1  | 1  | 2  | 0  | 3  | ?  | ?  | ?  | 1  | 1  | ?   | 0   | 0   | 2   | 0   |
| <i>Turbomesodon praeclarus</i>      | 0  | 1  | 2  | 2  | 0  | 1  | 0  | 2  | 0  | 3  | 1  | 4  | 0  | 0  | 2  | ?   | 0   | 0   | 2   | 0   |
| <i>Akromystax tilmachiton</i>       | 0  | 3  | 0  | 2  | 0  | 1  | 4  | 2  | 0  | 5  | 5  | 3  | 0  | 0  | 0  | 5   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Stenamara mia</i>                | 0  | 1  | 2  | 2  | ?  | ?  | ?  | 2  | 0  | 4  | 2  | 4  | 0  | 0  | 0  | 2   | 0   | 0   | ?   | 0   |
| <i>Palaeobalistum orbiculatum</i>   | 3  | 1  | 2  | 2  | 0  | 1  | 1  | ?  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | 0  | ?  | 4   | 0   | 0   | 1   | ?   |
| <i>Potiguara rosadoi</i>            | 1  | ?  | 0  | ?  | 0  | 0  | 2  | 3  | 0  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?  | ?   | ?   | ?   | ?   | 0   |
| <i>Rhinopycnodus gabriellae</i>     | 0  | ?  | 0  | ?  | 1  | 0  | 0  | 3  | 0  | ?  | 5  | 3  | 0  | 0  | 0  | 2   | 1   | ?   | ?   | 0   |
| <i>Nursallia tethysensis</i>        | 2  | 6  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 3  | 0  | 5  | ?  | ?  | 1  | 0  | 0  | ?   | 0   | 0   | ?   | 1   |
| <i>Paranursallia spinosa</i>        | 2  | 3  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 3  | 0  | 5  | ?  | ?  | 0  | 0  | 0  | 2   | ?   | 0   | ?   | 0   |
| <i>Nursallia nueva especie A</i>    | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 2  | 0  | 4  | 2  | 2  | 1  | 0  | 0  | 2   | 1   | 1   | 0   | 0   |
| <i>Nursallia nueva especie B</i>    | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 2  | 0  | 4  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2   | 1   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Nursallia nueva especie C</i>    | 0  | B  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 2  | 0  | 4  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2   | 1   | 1   | 0   | 1   |

### ANEXO 3. Datos merísticos de todos los ejemplares.

| Ejemplar | LT (longitud total) | LS (longitud estándar) | MP (máxima profundidad del cuerpo) | LC (longitud de la cabeza) | LO (longitud de la órbita) | Distancia prepelvica (de la punta hasta antes de la aleta pélvica) | Radio aleta dorsal | Radio aleta caudal | Tipo de aleta dorsal | Tipo de aleta anal | Tipo de aleta caudal | Vértebra | Número de espinas hemales | Número de espinas neurales | Número de axonostos dorsales | Número de axonostos anales |
|----------|---------------------|------------------------|------------------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------------------------------------------------|--------------------|--------------------|----------------------|--------------------|----------------------|----------|---------------------------|----------------------------|------------------------------|----------------------------|
| LP-PX-07 | -                   | -                      | 16.5                               | -                          | -                          | -                                                                  | 53                 | 38                 | -                    | -                  | F                    | ~25      | 11                        | ~24                        | 53                           | ~11                        |
| LP-PX-25 | -                   | -                      | 15.3                               | -                          | -                          | 4.5 (al cleitro)                                                   | 48                 | ~14                | -                    | A2                 | ?                    | 27       | 10                        | 24                         | 48                           | 49                         |
| LP-PX-32 | 15.5                | 12                     | -                                  | -                          | -                          | -                                                                  | ~31                | 39                 | B                    | -                  | F                    | 20       | -                         | 21                         | ~29                          | -                          |
| LP-PX-28 | -                   | -                      | -                                  | 6.5                        | 2.1                        | -                                                                  | ~50                | -                  | B                    | -                  | -                    | ~22      | -                         | ~22                        | 52                           | -                          |
| LP-PX-18 | -                   | -                      | 17                                 | -                          | -                          | 4 (al cleitro)                                                     | ~21                | ~28                | -                    | NV                 | F                    | ~22      | 10                        | 21                         | ~21                          | ~15                        |
| LP-PX-10 | 21                  | 18                     | -                                  | -                          | -                          | -                                                                  | ~56                | 37                 | -                    | -                  | F                    | ~24      | 11                        | 21                         | ~56                          | ~30                        |
| LP-PX-20 | -                   | -                      | 17.8                               | 6                          | -                          | -                                                                  | 58                 | -                  | B                    | -                  | -                    | 25       | 11                        | 21                         | ~58                          | -                          |
| LP-PX-29 | -                   | -                      | -                                  | 6                          | 1.7                        | -                                                                  | 62                 | -                  | B                    | -                  | -                    | 26       | -                         | ~23                        | 62                           | -                          |
| LP-PX-17 | 27.6                | 23.3                   | 22.8                               | 8.5                        | 1.8                        | 11.8                                                               | ~29                | 41                 | B                    | A2                 | F                    | 27       | 10                        | 29                         | ~32                          | 53                         |
| LP-PX-57 | -                   | -                      | -                                  | 9.2                        | 2.7                        | -                                                                  | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | ~7       | -                         | ~7                         | -                            | -                          |
| LP-PX-45 | -                   | -                      | -                                  | -                          | 1.5                        | -                                                                  | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | ~13      | ~3                        | ~14                        | -                            | -                          |
| LP-PX-56 | -                   | -                      | -                                  | -                          | 2.5                        | -                                                                  | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | -        | -                         | -                          | -                            | -                          |
| LP-PX-58 | -                   | -                      | -                                  | 7                          | 1.2                        | ~10                                                                | -                  | -                  | -                    | A2                 | -                    | ~16      | ~3                        | 15                         | -                            | -                          |
| LP-PX-55 | -                   | -                      | -                                  | 5.3                        | 1.5                        | -                                                                  | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | ~22      | 8                         | 19                         | -                            | -                          |
| LP-PX-52 | -                   | -                      | 20                                 | 7.5                        | 3                          | -                                                                  | ~23                | -                  | B                    | A2                 | -                    | ~22      | 9                         | 21                         | 35                           | -                          |
| LP-PX-14 | -                   | 15.4                   | 14                                 | 5.3                        | 1.8                        | 6.2                                                                | ~47                | -                  | B                    | B                  | -                    | 26       | 11                        | 27                         | ~47                          | -                          |
| LP-PX-49 | 30                  | 26.5                   | 25.3                               | 8                          | -                          | -                                                                  | 74                 | 36                 | B                    | A2?                | F-A                  | 24       | 12                        | 23                         | 74                           | 41                         |
| LP-PX-08 | -                   | 18.5                   | 18                                 | 6.2                        | 1.9                        | 9.6                                                                | 56                 | -                  | B                    | -                  | -                    | ~23      | 12                        | ~19                        | 50                           | -                          |
| LP-PX-23 | 22.6                | 19.5                   | 19.2                               | 6                          | 1.7                        | 9.8                                                                | 71                 | 55                 | B                    | A2                 | B                    | 28       | 11                        | 27                         | 71                           | 56                         |
| LP-PX-47 | -                   | -                      | -                                  | -                          | -                          | NM                                                                 | ~35                | 38                 | -                    | NV                 | F                    | ~24      | 10                        | 22                         | ~11                          | ~25                        |
| PROM     | 23.34               | 19.03                  | 18.59                              | 6.79                       | 1.95                       |                                                                    |                    |                    |                      |                    |                      |          |                           |                            |                              |                            |
| LP-PX-09 | -                   | -                      | -                                  | 3.7                        | 1.4                        | -                                                                  | ~25                | -                  | -                    | A2                 | -                    | ~17      | 7                         | 20                         | ~25                          | ~21                        |
| LP-PX-41 | -                   | -                      | 20.3                               | 7.2                        | 2.1                        | 11                                                                 | ~18                | -                  | A2                   | -                  | -                    | ~18      | ~3                        | ~19                        | ~18                          | -                          |
| LP-PX-44 | 26.2                | 21.5                   | 22.7                               | 7                          | 2.1                        | 10.2                                                               | 68                 | 52                 | A2                   | NV                 | F                    | 28       | 13                        | 26                         | 70                           | 49                         |
| LP-PX-42 | -                   | -                      | -                                  | -                          | 2                          | -                                                                  | 57                 | ~28                | A2                   | -                  | D                    | ~26      | 14                        | 26                         | 57                           | -                          |
| LP-PX-01 | 25                  | 20.5                   | ~22                                | 7                          | 1.8                        | 13                                                                 | 33                 | 49                 | -                    | A2                 | D                    | 26       | 12                        | 26                         | 44                           | 30                         |
| PROM     | 25.6                | 21.00                  | 21.67                              | 6.225                      | 1.88                       |                                                                    |                    |                    |                      |                    |                      |          |                           |                            |                              |                            |
| LP-PX-21 | -                   | -                      | -                                  | 6.2                        | 1.8                        | -                                                                  | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | ~10      | -                         | ~7                         | -                            | -                          |
| LP-PX-19 | 19.5                | 16.2                   | -                                  | -                          | -                          | -                                                                  | 60                 | 48                 | -                    | NV                 | B                    | 30       | 10                        | 26                         | 60                           | 52                         |
| LP-PX-15 | -                   | -                      | -                                  | 4.7                        | 1.6                        | 6.5                                                                | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | ~21      | ~5                        | ~21                        | -                            | -                          |
| LP-PX-30 | -                   | -                      | 16.2                               | -                          | -                          | NM                                                                 | 52                 | 48                 | B                    | A2                 | B                    | ~24      | 12                        | 26                         | 52                           | 53                         |
| LP-PX-22 | 25.7                | 21.5                   | 14.5                               | 5.1                        | 1.9                        | 11.1                                                               | 67                 | 51                 | -                    | NV                 | B                    | 28       | 11                        | 27                         | 67                           | 41                         |
| LP-PX-16 | 22.7                | 19.5                   | 16                                 | 6.3                        | 1.8                        | 8.8                                                                | 52                 | 48                 | B                    | B                  | F                    | 25       | 12                        | 23                         | 53                           | 59                         |
| LP-PX-31 | -                   | -                      | -                                  | -                          | -                          | -                                                                  | ~48                | 49                 | B                    | NV                 | B                    | 29       | 12                        | 28                         | ~48                          | 50                         |
| LP-PX-35 | -                   | -                      | -                                  | -                          | 2.1                        | 8.9                                                                | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | ~18      | ~7                        | ~17                        | -                            | -                          |
| LP-PX-36 | -                   | -                      | -                                  | 9.7                        | 2.7                        | -                                                                  | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | ~19      | ~4                        | ~19                        | -                            | -                          |
| LP-PX-37 | -                   | -                      | -                                  | 6.1                        | 2.2                        | 8.1                                                                | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | 26       | 10                        | 23                         | ~11                          | -                          |
| LP-PX-48 | -                   | -                      | -                                  | 5.8                        | 2                          | -                                                                  | ~23                | -                  | -                    | -                  | -                    | ~23      | 10                        | 23                         | 27                           | 28                         |
| LP-PX-34 | -                   | -                      | -                                  | 7.5                        | 2.4                        | -                                                                  | ~23                | -                  | -                    | -                  | -                    | 35       | 13                        | 24                         | 49                           | ~22                        |
| LP-PX-51 | -                   | 25                     | 17.2                               | 8.4                        | 2.1                        | 12.2                                                               | ~47                | ~11                | B                    | NV                 | -                    | 27       | 14                        | 27                         | ~42                          | -                          |
| LP-PX-46 | -                   | -                      | -                                  | 8.5                        | 2.4                        | ~11                                                                | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | 25       | 12                        | 24                         | -                            | -                          |
| LP-PX-53 | -                   | -                      | -                                  | -                          | -                          | -                                                                  | 62                 | -                  | B                    | -                  | -                    | 27       | 10                        | 27                         | 66                           | -                          |
| LP-PX-54 | -                   | -                      | -                                  | -                          | -                          | 8 (al cleitro)                                                     | 70                 | 51                 | B                    | A2                 | B                    | ~22      | 13                        | 20                         | 70                           | 54                         |
| LP-PX-38 | 22.4                | 18.9                   | 15.9                               | 7                          | 2.1                        | 7.6                                                                | 57                 | 43                 | B                    | B                  | F-A                  | 26       | 11                        | 26                         | 60                           | 53                         |
| LP-PX-26 | -                   | -                      | -                                  | 3.5                        | 1.1                        | -                                                                  | -                  | -                  | -                    | -                  | -                    | 26       | ~9                        | ~23                        | -                            | -                          |
| LP-PX-59 | -                   | -                      | -                                  | 8                          | 2.9                        | -                                                                  | ~52                | -                  | B                    | -                  | -                    | ~22      | ~3                        | ~22                        | ~53                          | -                          |
| PROM     | 22.58               | 20.22                  | 15.96                              | 6.68                       | 2.08                       |                                                                    |                    |                    |                      |                    |                      |          |                           |                            |                              |                            |
| LP-PX-33 | -                   | -                      | 9.7                                | -                          | -                          | 2.3 (al cleitro)                                                   | 46                 | 37                 | B                    | A2                 | F                    | 26       | 13                        | 25                         | 53                           | 54                         |
| LP-PX-50 | -                   | -                      | -                                  | -                          | -                          | -                                                                  | 66                 | 34                 | B                    | NV                 | F-A                  | 29       | 10                        | 27                         | 66                           | 35                         |

### ANEXO 3 (Continuación)

| Suma de los 3 hipurales<br>más largos y todos los<br>elementos hipocordales<br>soportando los radios<br>principales | Elementos<br>epicordales<br>presentes | Radios<br>precurrentes |         | Radios<br>aleta<br>pélvica | Radios<br>aleta<br>pectoral | Tipo | Relación<br>LT/MP | Porcentaje de la longitud estándar (LS) |         |         | Porcentaje de la Longitud Total |         |        | Relación %<br>de la<br>distancia<br>PP con LS |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------|------------------------|---------|----------------------------|-----------------------------|------|-------------------|-----------------------------------------|---------|---------|---------------------------------|---------|--------|-----------------------------------------------|
|                                                                                                                     |                                       | Dorsal                 | Ventral |                            |                             |      |                   | MP                                      | LC      | LO      | MP                              | LC      | LO     |                                               |
| 8                                                                                                                   | 5                                     | 5(us)                  | 5       | -                          | ~3                          | A    |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| 8                                                                                                                   | 4                                     | 5                      | 3       | 9                          | 6 y 6                       |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| 8                                                                                                                   | 4                                     | 3                      | 3       | -                          | -                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | -                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| ~6                                                                                                                  | 3                                     | -                      | 4       | 6                          | NC                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| 7                                                                                                                   | 4                                     | 3                      | 5(us)   |                            |                             |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | 8                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | 8                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| ~6                                                                                                                  | -                                     | -                      | 7       | ~9                         | NV                          |      | 1.21              | 97.85 %                                 | 36.48 % | 7.73 %  | 82.61 %                         | 30.80 % | 6.52 % | 50.6437768                                    |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | -                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | -                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | -                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | 6                          | 0 (ambas)                   |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | ~8                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | 12                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | 7                          | 7                           | B    |                   | 90.91 %                                 | 34.42 % | 11.69 % |                                 |         |        | 40.2597403                                    |
| 8                                                                                                                   | 5                                     | 7(us)                  | 5       | NV                         | 22/10d                      |      | 1.19              | 95.47 %                                 | 30.19 % |         | 84.33 %                         | 26.67 % |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | 8                          | 6 y 7                       |      |                   | 97.30 %                                 | 33.51 % | 10.27 % |                                 |         |        | 51.8918919                                    |
| 9                                                                                                                   | 4                                     | 3                      | 3       | 17d/16i                    | 11 y 10                     |      | 1.18              | 98.46 %                                 | 30.77 % | 8.72 %  | 84.96 %                         | 26.55 % | 7.52 % | 50.2564103                                    |
| 8                                                                                                                   | 4                                     | 3                      | 2       | NV                         | NV                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | ~15                         | B    | 1.26              |                                         |         |         | 79.65 %                         | 29.10 % | 8.35 % |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | 12                         | R/16                        |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| ~9                                                                                                                  | 5                                     | 3                      | 4       | 10                         | ~4                          |      | 1.15              | 105.58 %                                | 32.56 % | 9.77 %  | 86.64 %                         | 26.72 % | 8.02 % | 47.4418605                                    |
| 8                                                                                                                   | 5                                     | 2                      | 1       | -                          | 21                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| 7?                                                                                                                  | 3                                     | 4                      | 5       | ~7                         | ~8                          | C    | 1.14              | 107.32 %                                | 34.15 % | 8.78 %  | 88.00 %                         | 28.00 % | 7.20 % | 63.4146341                                    |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | ~20                         |      | 1.18              |                                         |         |         | 84.64 %                         | 24.32 % | 7.34 % |                                               |
| 7                                                                                                                   | 5                                     | 5                      | 5(us)   | -                          | ~5                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | ~5                         | ~4                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| 8                                                                                                                   | 5                                     | 2                      | 4       | -                          | 16                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| 8                                                                                                                   | 4                                     | 2                      | 3       | ~8                         | 14                          |      | 1.77              | 67.44 %                                 | 23.72 % | 8.84 %  | 56.42 %                         | 19.84 % | 7.39 % | 51.627907                                     |
| 8                                                                                                                   | 5                                     | 6                      | 5       | ~8                         | 16 y 15                     |      | 1.42              | 82.05 %                                 | 32.31 % | 9.23 %  | 70.48 %                         | 27.75 % | 7.93 % | 45.1282051                                    |
| 7                                                                                                                   | 4                                     | 3                      | 5       | -                          | -                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | NV                         | ~4                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | 9                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | 4                          | 5 y 7                       |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | 7                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | 6 y 5                       |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| ~6                                                                                                                  | 3                                     | 1                      | 1       | ~6                         | ~9                          |      |                   | 68.80 %                                 | 33.60 % | 8.40 %  |                                 |         |        | 48.8                                          |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | ~10                        | ~11                         |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | 11                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| 8                                                                                                                   | 5                                     | 4(us)                  | 5       | 7                          | 5 y 6                       | D    | 1.41              | 84.13 %                                 | 37.04 % | 11.11 % | 70.98 %                         | 31.25 % | 9.38 % | 40.2116402                                    |
| 8                                                                                                                   | 3                                     | 4                      | 5(us)   | ~6                         | ~8                          |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | -                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | 6                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| -                                                                                                                   | -                                     | -                      | -       | -                          | -                           | F    | 1.41              |                                         |         |         | 70.70 %                         | 29.58 % | 9.21 % |                                               |
| 6                                                                                                                   | 5                                     | 4                      | 4       | ~4                         | 6 y 4                       |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |
| 8                                                                                                                   | 3                                     | 4                      | 6(us)   | -                          | -                           |      |                   |                                         |         |         |                                 |         |        |                                               |

Adulto según Capasso, 2023