



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

---

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA  
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Taxonomía y Sistemática de los peces  
Ichthyodectiformes (Teleostei) de la Cantera Muhi  
(Albiano-Cenomaniano) de Zimapán, Hidalgo, México**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRO(A) EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD  
Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:

ROCIO ELIZABETH BAÑOS RODRÍGUEZ

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. KATIA ADRIANA GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

CODIRECTOR:

DR. MARK V. H. WILSON

MINERAL DE LA REFORMA, HGO., 2018.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
**Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería**  
*Institute of Basic Sciences and Engineering*  
**Dirección**  
 Dean

Mineral de la Reforma, Hgo., a 28 de febrero de 2018.

**Número de control:** ICBI-D/226/2018.  
**Asunto:** Votos aprobatorios.

**M. en C. Jullo César Leines Medécigo**  
**Director de Administración Escolar**

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado **“Taxonomía y Sistemática de los peces Ichthyodectiformes (Teleostei) de la Cantera Muhl (Albiano-Cenomaniano) de Zimapán, Hidalgo, México”**, que presenta la alumna de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, **Biól. Rocío Elizabeth Baños Rodríguez**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

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

- |            |                                       |
|------------|---------------------------------------|
| PRESIDENTE | Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas        |
| SECRETARIO | Dr. Mark M. V. Wilson                 |
| VOCAL      | Dra. Katia Adriana González Rodríguez |
| SUPLENTE   | M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón  |

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

ATENTAMENTE  
 “Amor, Orden y Progreso”

DR. OSCAR RODOLFO SUÁREZ CASTILLO  
 DIRECTOR DEL ICBI



Ciudad del Conocimiento  
 Carretera Pachuca - Tulancingo km. 4.5  
 Colonia Carboneras  
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184  
 Tel. +52 771 7172000 exts 2231, Fax 2109  
 direccion\_icbi@uaeh.edu.mx



[www.uaeh.edu.mx](http://www.uaeh.edu.mx)

## TABLA DE CONTENIDO

<b>DEDICATORIA</b> .....	iv
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	v
<b>RESUMEN</b> .....	x
<b>ABSTRACT</b> .....	xi
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>ANTECEDENTES</b> .....	2
Estudios de ictiodectiformes mexicanos .....	6
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	9
Objetivos Particulares:.....	9
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	9
Marco geográfico.....	9
Estratigrafía e interpretación ambiental de la Cantera Muhi .....	11
<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	13
Método taxonómico.....	13
Estancias de investigación .....	15
Análisis filogenético .....	16
<b>DISCUSIÓN</b> .....	40
Estudio morfológico .....	40
Análisis filogenético .....	45
<b>IMPLICACIONES PALEOGEOGRÁFICAS</b> .....	48
<b>CONCLUSIONES</b> .....	49
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	50

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Hipótesis filogenética de los Ichthyodectiformes propuesta por Cavin y colaboradores (2012)	5
Figura 2. Hipótesis filogenéticas del Orden Ichthyodectiformes	7
Figura 3. Mapa de localización de la Cantera Muhi	10
Figura 4. Secuencia estratigráfica de la Cantera Muhi	12
Figura 5. Características biométricas evaluadas en los peces fósiles	14
Figura 6. Índice de proporción de la cabeza	15
Figura 7. Morfología craneal y post-craneal del Género nuevo especie nueva A (UAHMP-3406)	20
Figura 8. Morfología craneal del Género nuevo especie nueva A (UAHMP-1255)	22
Figura 9. Morfología craneal de <i>Heckelichthys</i> especie nueva A (UAHMP-4437)	27
Figura 10. Mandíbulas de <i>Heckelichthys</i> especie nueva A (UAHMP-4272)	30
Figura 11. Esqueleto completo de <i>Heckelichthys</i> especie nueva A (UAHMP-4437)	32
Figura 12. Región caudal de <i>Heckelichthys</i> especie nueva A (UAHMP-655)	35
Figura 13. Afinidades filogenéticas de los ictiodectiformes de la Cantera Muhi	39
Figura 14. Comparación del hueso preopercular del Género nuevo especie nueva A	43
Figura 15. Comparación del hueso preopercular de <i>Heckelichthys</i> especie nueva A	44
Figura 16. Hipótesis filogenética del orden Ichthyodectiformes propuesta por Maisey (1991)	47

## ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de ejemplares de ictiodectiformes presentes en la Cantera Muhi	58
Anexo 2. Tablas de datos biométricos de los ictiodectiformes de la Cantera Muhi	61
Anexo 3. Material fósil de comparación	74
Anexo 4. Listado de caracteres incluidos en el análisis filogenético	81
Anexo 5. Matriz de datos	85

## DEDICATORIA

A mi **mamá**, por ser la mujer más fuerte,  
noble y admirable que conozco,  
gracias por darme una vida llena de  
amor y sabiduría.

A la **Paleo** y a los **pecesitos fósiles**, por  
ser mi mayor pasión, no imagino mi  
vida sin ustedes, es grandioso ser  
Paleontóloga.

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su apoyo en la asignación de la **beca nacional 2015-590283** y de la **beca mixta 2016 - marzo 2017 movilidad en el extranjero**.

A mis revisores de tesis, **Dra. Katia Adriana González Rodríguez, Dr. Mark V. H. Wilson, Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas** y **M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón**, gracias por el tiempo, experiencia y atención que invirtieron para la realización y enriquecimiento de este trabajo.

A mi directora de tesis, **Dra. Katia Adriana González Rodríguez**, nuevamente mi agradecimiento por darme la oportunidad de trabajar con usted y con sus peces. Le agradezco todo el apoyo que me ha brindado durante el proceso de este proyecto, por compartirme su conocimiento y experiencia acerca del estudio de los peces, he aprendido mucho de usted, es una excelente paleoictióloga. Además, le agradezco por la confianza y todo el apoyo personal que me ha dado, es usted un grandioso ser humano, con un corazón muy noble, aparte de ser mi maestra, la considero mi amiga y parte de mi vida, **la quiero mucho**.

A mi director de tesis, el **Dr. Mark V. H. Wilson**, muchas gracias por aceptar ser parte de este proyecto, su contribución ha sido esencial en el desarrollo del mismo, desde que leí su trabajo y su trayectoria ha sido un honor para mí trabajar con usted. Le agradezco el tiempo y toda la ayuda que me ha brindado incluso sin antes conocerme, ha sido siempre muy comprensivo y amable conmigo. Asimismo, muchas gracias por la hospitalidad y apoyo durante la estancia que realice con usted, fue una extraordinaria experiencia y un sueño logrado, además fue muy grato conocer y convivir con usted y con su familia.

Al **M. en C. Jesús Martín Castillo Cerón**, muchas gracias por tu apoyo constante a lo largo del proyecto y por tu ayuda en mi crecimiento académico y profesional, te agradezco por siempre alentarme a seguir avanzando y creciendo en mi formación. Además, por brindarme tu confianza y amistad.

Al **Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas**, le agradezco por aceptar participar en la revisión de este trabajo, por su tiempo invertido y por los acertados comentarios al mismo, admiro el talento que tiene para hacer investigación científica.

A la **Dra. Terry Grande**, muchas gracias por toda la ayuda que me brindo para la realización de mi investigación en Loyola University Chicago, le agradezco por su disposición y tiempo en los trámites requeridos para mi estancia en su laboratorio y en el FMNH, al igual que la ayuda ofrecida para asistir al Joint Meeting of Ichthyologist and Herpetologists en New Orleans. Además, estoy muy agradecida por abrimme las puertas de su casa, familia y amigos.

Al **Dr. Julián Bueno Villegas** y a la **Dra. Irene Goyenechea Mayer**, muchas gracias por su ayuda en la elaboración e interpretación del análisis filogenético presente en este estudio, gracias por su tiempo y disposición, aunque no tuvieran vela en este entierro.

Al **Biól. Jorge Alberto González Martínez**, muchas gracias por tu apoyo, tiempo y paciencia en el mejoramiento y edición de las ilustraciones mostradas en este trabajo, sin duda alguna, tu ayuda fue fundamental para la realización de esta tesis. Sigo admirando la habilidad y el talento que tienes para dibujar, eres un gran ilustrador científico.

A la **Dra. María del Consuelo Cuevas Cardona** y al **Biól. Ulises Iturbe Acosta**, muchas gracias por todo el apoyo y comprensión que me dieron para poder ser parte de su equipo de trabajo y desarrollar a la par mi proyecto de maestría, son excelentes docentes y seres humanos.

A la **Dra. Norma Leticia Manríquez Morán**, muchas gracias por su ayuda en los trámites requeridos durante mi programa de posgrado.



## A MIS FAMILIARES

A ti **mami**, toda mi gratitud por el apoyo y ayuda que siempre me brindas, sin ti no hubiera sido posible realizar este sueño. Muchas gracias por creer siempre en mí, y alentarme a ser mejor profesionalista y ser humano. En los momentos que sentía que ya no podía continuar, venía a mi mente el ejemplo que toda la vida que me has puesto de trabajo y perseverancia, gracias por enseñarme a enfrentar la vida de esa manera. Te agradezco por tu apoyo incondicional, gracias a ti, he podido lograr tantas cosas en mi vida. Eres la persona más importante de mi vida, y soy muy afortunada porque me hayas tocado de mami, eres única e invaluable, **TE AMO**.

A ti **José Luis**, muchas gracias por tu amor, sé que estas orgulloso y contento por este nuevo logro en mi carrera, parte de él te lo debo a ti, por estarme cuidando y guiando todo el tiempo, además, por el gran ejemplo que me dejaste, te extraño y amo mucho.

A **Eliut** y a **Eréndira**, muchas gracias por su apoyo como familia y por sacar adelante a mis sobrinos, es una fortuna tenerlo en mi vida, los quiero mucho.

A **Marcos** y a **Chivis**, muchas gracias por el apoyo que me han brindado, por estar constantemente cerca y al pendiente de mi mamá y mío, es un privilegio que sean parte de mi vida, los quiero mucho.

A mis sobrinos **Daris, Güero, Carmen, Lalo y Vale (Funka)**, siempre voy a estar muy agradecida por tenerlos conmigo, son una parte muy importante e irremplazable de mi vida. Les agradezco por tenerme paciencia por lo momento de ausencia, y a pesar de ello, siempre estar contentos y disponibles para mí. Los amo con todo mi corazón.

A ti **Güero**, tengo mucho que agradecerte, gracias por toda la ayuda y apoyo académico que me brindaste durante este proyecto, te admiro mucho profesionalmente, y es fantástico que ambos vivamos y amemos la misma profesión. Muchas gracias por seguir siendo mi compañero de vida, por la paciencia y el amor incondicional que me has brindado; no todo ha sido fácil ni color de rosa en nuestra historia juntos (ya que de eso se trata la vida real), sin embargo, lo extraordinario y mágico de todo esto, es que seguimos caminando uno a lado del otro, compartiendo nuestros logros, éxitos, fracasos y desaciertos juntos, cosa que quiero seguir haciendo hasta que uno de los dos tenga que partir al upside down, y aun cuando eso suceda, seguiremos siendo inseparable, TE AMO.

### A MIS AMIGOS

A mis amigas **Terecita** y **Emma**, ustedes son uno de los mejores resultados de este proyecto, el cual no tenía contemplado, sin ustedes la maestría no hubiera sido lo mismo, gracias por esos días de risas y platicas interminables, y por el apoyo de todo tipo que me dieron siempre, les agradezco por su invaluable amistad.

A mis Paleoamigas **Chinis (Citlalli)** y **Mariana**, muchas gracias por todo, Paleo no sería lo mismo sin ustedes, les agradezco por tantas anécdotas y tonteras que nos han hecho torcernos de risa, muchas gracias por su apoyo en los momentos que lo requerí y en los que no también ;) jaja (sólo ustedes saben porque lo digo). Ha sido un honor compartir con ustedes esta etapa de mi vida, las quiero mucho.

A mis amigas **Mony, Jaque, Gaviota, Yare, Lau, Gene, Dianita** y **Mari**, muchas gracias por su amistad chicas, ustedes han sido y son muy importantes para mí, les agradezco por haber formado parte de este proyecto tan relevante, y estoy completamente segura que compartiremos juntas lo que nos falte por vivir, las requiero.

A mi amigo **Betito**, gracias enormes por tu amistad, por todo el apoyo y cariño que me brindas siempre, te agradezco mucho por tu apoyo y tiempo durante mi estancia en la UNAM, sin ti me hubiera perdido muchas veces, tu amistad es muy valiosa para mí, te quiero mucho.

A mis compañeros del laboratorio **Miguel Ángel, Jaime, Marco y Ely**, por el apoyo que recibí de ustedes durante mi estancia en el Museo durante este proyecto, gracias.

A **Cheryl** y a **Manny** por la hospitalidad, ayuda y confianza que me brindaron durante mi estancia en Chicago, les agradezco por haberme abierto las puertas de su casa y de su vida durante ese tiempo. **Cheryl**, muchas gracias por el tiempo que te tomaste en brindarme tu ayuda y por la confianza de invitarme a convivir con tu familia y amigos.

A los **estudiantes de la licenciatura de Biología** que han estado bajo mi cargo a la par del desarrollo de este proyecto, por contribuir en mi crecimiento profesional y como persona, y por permitirme compartirles mi pasión y amor por esta bella profesión.

Gracias a todas las demás personas que no mencioné, pero que ayudaron a que esta meta se lograra.

Rocio Elizabeth Baños Rodríguez

## RESUMEN

Los ictiodectiformes son peces de un orden extinto de teleósteos marinos que vivieron desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Tardío. Durante el Cretácico, llegaron a ser un grupo ampliamente distribuido; de igual manera, son ejemplares frecuentes en sitios paleontológicos de México. Al noroeste del Estado de Hidalgo se han recolectado en la Cantera Muhi, yacimiento marino del Albiano-Cenomaniano, perteneciente a la Formación El Doctor. Hasta ahora se cuenta con alrededor de 21 ejemplares que corresponden al segundo taxón más abundante de la localidad. El objetivo de este estudio fue determinar la identidad taxonómica y las afinidades filogenéticas de estos peces y así, contribuir al conocimiento de la paleoictiofauna cretácica de México. El estudio morfológico de los ejemplares de Muhi permitió reconocer que representan dos especies nuevas. Se realizó un análisis filogenético con el método cladista, en el que se incluyeron 27 especies de teleósteos y 72 caracteres. Los resultados revelaron que una de las especies de Muhi posee varios caracteres diagnósticos del género *Heckelichthys*; sin embargo, presenta características únicas que la ubican como una nueva especie hermana de *Heckelichthys 'vallecillo'*. Esta nueva especie representa el registro más antiguo del género en el mundo. La otra especie de ictiodectiforme de Muhi, muestra características diagnósticas de la familia Cladocyclidae, y presenta características que permiten reconocerlo como un taxón nuevo dentro de este grupo, siendo el taxón basal de los cladocíclidos. En la Cantera Muhi se presentan dos taxones de ictiodectiformes, los cuales muestran características que los distinguen de los grupos descritos hasta el momento. El análisis filogenético realizado soporta la inclusión de los peces de Muhi evaluados dentro del orden Ichthyodectiformes y del suborden Ichthyodectoidei. Finalmente, éste estudio permite ampliar la diversidad y distribución geográfica de los ichthyodectiformes en el mundo, asimismo permite contribuir al conocimiento de la paleoictiofauna que vivió en México a mediados del Cretácico.

## ABSTRACT

Ichthyodectiformes are extinct teleosts fish that lived from the Middle Jurassic to the Late Cretaceous. During the Cretaceous, they became a widely distributed group; similarly, they are frequent examples in paleontological sites in Mexico. In the northwest of the State of Hidalgo has been collected in the Quarry Muhi, marine deposit of the Cenomanian-Albian, belonging to the El Doctor Formation. Until now, there are 25 specimens that correspond to the second most abundant taxon in the locality. The objective of this study was to determine the taxonomic identity and phylogenetic affinities of these fish, and thus contribute to the knowledge of the Cretaceous ichthyofauna of Mexico. The morphological study of the ichthyodectiformes of Muhi allows to recognize that they represent two new species. A phylogenetic analysis was performed with the cladist method, which includes 27 species of teleosts and 72 characters. The results revealed that one of the Muhi species possesses several diagnostic characters of the genus *Heckelichthys*; however, it has unique characteristics that place it as a new sister species of *Heckelichthys* 'vallecillo'. This new species represents the oldest record of the genus in the world. The other species of ichthyodectiform of Muhi, shows diagnostic characteristics of the family Cladocyclidae, and presents characteristics that allow the recognition as a taxon within this group, being the basal taxon of the cladocíclids. In the Muhi Quarry, two taxa of ichthyodectiformes are presented, which show characteristics that distinguish the groups until now. The phylogenetic analysis entails the inclusion of the Muhi fish evaluated within the order Ichthyodectiformes and the suborder Ichthyodectoidei. Finally, this study allows to expand the diversity and geographic distribution of the ichthyodectiformes in the world, as well as the ability to contribute to the knowledge of the paleoecology that lived in Mexico in the middle of the Cretaceous.

## INTRODUCCIÓN

Los ictiodectiformes son un grupo de peces teleósteos actualmente extintos que vivieron en el planeta por aproximadamente 95 millones de años, con un rango estratigráfico del Jurásico Medio (Batoniano) al Cretácico Superior (Maastrichtiano) (Bardack, 1965). Este grupo de peces se caracteriza por presentar un cuerpo fusiforme y alargado (Cavin *et al.*, 2013), usualmente su aleta anal es larga (24-37 radios) y se encuentra en una posición opuesta a la aleta dorsal (Nelson, 2006). Se diferencian por mostrar un hueso etmopalatino en la base de la capsula nasal, y por presentar los huesos uroneurales cubriendo las caras laterales de las vértebras preurales (Nelson, 2006). La mayoría de los ictiodectiformes eran peces marinos que vivían en la zona pelágica, y probablemente eran predadores de otros peces (Cavin *et al.*, 2013).

El orden Ichthyodectiformes está conformado por cinco familias: Allothrissopidae, Occithrissopidae, Cladocyclidae, Ichthyodectidae y Saurodontidae (Nelson, 2006), dentro de las cuales se han identificado 25 géneros y cerca de 60 especies nominales (Taverne, 2010). Con relación al número de especies, se cree que está sobreestimado, ya que muchas están basadas solo en fragmentos del cuerpo, o bien, sólo distinguen por su ubicación geográfica o rango estratigráfico (Cavin *et al.*, 2013).

Durante el Jurásico, los ictiodectiformes se distribuyeron en yacimientos de Norteamérica, Europa y la Antártida (Shaeffer y Patterson, 1984; Arratia *et al.*, 2004), siendo principalmente ejemplares de tallas pequeñas (Nybelin, 1958; Patterson y Rosen, 1977). En el Cretácico tuvieron una amplia distribución en todo el mundo, se han encontrado en localidades cretácicas marinas de prácticamente todos los continentes, desde Norteamérica, Sudamérica, Europa, Asia, África, hasta la Antártida y Australia (Bardack, 1965; Bardack y Sprinkle, 1969; Patterson y Rosen, 1977; Alvarado-Ortega, 2004; Cavin *et al.*, 2012; Berrel *et al.*, 2014). Durante este periodo, fueron un grupo exitoso y diverso de grandes depredadores pelágicos (Jordan, 1909; Maisey, 2000).

Los ictiodectiformes son de igual manera, ejemplares frecuentes en las localidades marinas del Cretácico de México, específicamente en las entidades de Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Puebla, Chiapas y Oaxaca (Maldonado-Koerdell, 1956; Blanco y Cavin,

2003; Alvarado-Ortega, 2004; Villaseñor *et al.*, 2006; Ovalles-Damián *et al.*, 2006; Alvarado-Ortega *et al.*, 2006a; Alvarado-Ortega *et al.*, 2006b; Blanco y Alvarado, 2007).

Asimismo, en Hidalgo se ha registrado la presencia de este grupo de peces, en una localidad marina ubicada en el municipio de Zimapán, denominada Cantera Muhi. Se considera que este afloramiento Cretácico tiene una edad aproximada de 100 millones de años (Albiano-Cenomaniano), el cual ha tomado una gran relevancia para el estado de Hidalgo, debido a la diversidad y endemismo de la comunidad marina que se ha recuperado del lugar (González-Rodríguez y Fielitz, 2009). Desde su descubrimiento en 1998, hasta la fecha, se han realizado una serie de estudios taxonómicos y sistemáticos de los grupos de animales que se han rescatado de la cantera, principalmente de los grupos de peces (Feldmann *et al.*, 2007; Fielitz y González-Rodríguez, 2008, 2010; González-Rodríguez y Fielitz, 2008, 2009; González-Rodríguez *et al.*, 2013). Sin embargo, aún no se han realizado investigaciones de los ictiodectiformes, por lo cual, el propósito del presente trabajo fue realizar un estudio taxonómico y sistemático de estos peces, con el fin de conocer su identidad taxonómica, y conocer cuál es su afinidad filogenética dentro del orden.

## ANTECEDENTES

El primer ictiodectiforme asignado el género *Saurocephalus* fue descrito en 1824 por Harlan, con base en un fragmento maxilar con una hilera de dientes, proveniente de una localidad de Nebraska, Estados Unidos. En 1830, Hays describió al género *Saurodon*. Cope (1871a) y Stewart (1999) incluyeron a estos géneros en la familia Saurodontidae, familia a la cual Berg (1940) reconoció como Saurocephalidae. Crook (1892) incluyó a los géneros *Ichthyodectes*, *Xiphactinus* y *Gillicus* en la familia Ichthyodectidae, denotando similitudes de estos, con los saurodóntidos. Loomis (1900) unió a los ictiodéctidos y saurodóntidos en la familia Chirocentridae.

Bardack (1965) y Bardack y Sprinkle (1969) recopilaron y evaluaron gran parte de los trabajos realizados acerca de la taxonomía del grupo durante el siglo XIX y principios del siglo XX; asimismo, en 1969 establecieron formalmente el orden Ichthyodectiformes. Otro trabajo que es de las compilaciones más completas acerca de los ictiodectiformes, fue realizado por Patterson y Rosen (1977), quienes llevaron a cabo una revisión anatómica detallada del grupo. A partir de este trabajo, concluyeron que el orden Ichthyodectiformes es

un grupo monofilético que se caracteriza por la presencia de un hueso etmopalatino endoesquelético en la base de la capsula nasal, y por mostrar los huesos uroneurales cubriendo la superficie lateral de las vértebras preurales. Asimismo, determinaron la existencia de dos subórdenes dentro del grupo: *Allothrissopoidei*, donde incluyeron sólo a *Allothrissops mesogaster*, especie del Jurásico Medio, y el suborden *Ichthyodectoidei*, incluyendo al resto de las especies. Posteriormente, Schaeffer y Patterson (1984) estudiaron los peces jurásicos de las formaciones Sundance y Wanakah al occidente de Estados Unidos, describieron siete géneros y discutieron sus relaciones dentro del grupo; entre dichos géneros, estudiaron el registro del ictiodectiforme más antiguo, *Occithrissops willsoni* (Batoniano) de la Formación Sundance; sin embargo, no lo asignaron a ninguno de los subórdenes propuestos hasta ese momento.

Taverne (1986) erigió a la especie *Chirocentrites vexillifer*, un ictiodectiforme proveniente de la parte euro-africana del Tetis, de localidades del Cenomaniano de Yugoslavia (Comen) y de Marruecos (Gebel Tselfat) al cual ubicó dentro del suborden *Ichthyodectoidei*, debido a que presenta huesos mandibulares grandes, y a que la premaxila se encuentra fuertemente unida a la maxila; este nuevo taxón es similar a *Chirocentrites coroninii* por las proporciones del cuerpo y por la posición de las aletas dorsal y anal; sin embargo, presenta características diferentes, como son: la ausencia de dientes o la presencia de dientes diminutos en las mandíbulas y la forma del preopérculo con el brazo ventral más largo que el brazo dorsal. Más de dos décadas después, Taverne (2008) hizo una revisión taxonómica y sistemática de las especies *Chirocentrites coroninni*, *C. vexillifer* y *C. microdon* y concluyó que sólo *C. coroninni* está correctamente ubicada en este género, y que las otras dos especies corresponden más bien a un género nuevo. Debido a esto, propuso la erección del género *Heckelichthys*, donde agrupa a las especies *C. vexillifer* y *C. microdon*, asignando a *C. vexillifer* como la especie tipo debido a que es del taxón con más información. Taverne (2008) caracterizó a *Heckelichthys* como un ictiodéctido de tamaño de pequeño a mediano (25 a 50 cm de longitud), con el cráneo alargado, el perfil del frontal ligeramente cóncavo, mandíbulas con dientes diminutos, la maxila ligeramente curva, y el brazo ventral del preopérculo más largo que su brazo dorsal.

Por su parte, Maisey (1991) hizo una descripción del género *Cladocycilus* de la Formación Santana de Brasil y propuso la existencia de una nueva familia dentro del orden,



la familia Cladocyclidae. Maisey (1991) diagnosticó a la familia por la presencia de una cresta supraoccipital grande que se extiende más allá de la región occipital, y por presentar no más de 64 vértebras en el cuerpo; los géneros que incluyó en la familia son: *Cladocyclus*, *Chirocentrites* y *Chiromistus*. Posteriormente, Stewart (1999) analizó ejemplares de saurodóntidos provenientes de la Formación Niobrara de Kansas, que habían sido asignados a *Saurodon pygmaeus* (Loomis, 1900); Stewart observó que los ejemplares carecen de muescas en la zona labial de las mandíbulas y exhiben dimensiones mucho más pequeñas que las especies de *Saurodon*, por lo cual, propuso asignarlos a un nuevo género y especie, *Prosaurodon pygmaeus*, considerándolo como grupo hermano de los géneros *Saurocephalus* y *Saurodon*, incluidos en la familia Saurodontidae.

A principios del siglo XXI Arratia (2000) hizo un estudio taxonómico y sistemático peces del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano) de Schamhaupten, Alemania, y erigió a *Ascalabothrissops voelkli*, al cual propuso como grupo hermano de *Pachythrissops*.

En 2012, Cavin y colaboradores llevaron a cabo una descripción a detalle de la especie *Eubiodectes libanicus*, un ictiodectiforme primitivo del Cenomaniano de Líbano, y a su vez, realizaron una revisión taxonómica de los ictiodectiformes descritos hasta antes del 2010, principalmente de especies poco trabajadas como: *Chiromystus mawsoni* Cope, 1885, *Ghrisichthys bardacki* (Cavin, 1997), '*Saurodon*' *intermedius* (Newton, 1878) y *Thrissops sp.* del Kimmeridgiano de Inglaterra. Asimismo, llevaron a cabo un análisis sistemático para inferir las relaciones filogenéticas dentro de los ictiodectiformes; con base en esto, excluyeron a *Ascalabothrissops* y a *Pachythrissops* del orden Ichthyodectiformes, la redesignaron a '*Ichthyodectes*' *bardacki* del Turoniano de Marruecos como *Ghrisichthys* (gen. Nov) *bardacki*. Además, concluyeron que la familia Cladocyclidae es un grupo monofilético, integrado por ictiodectiformes de mediados del Cretácico (*Chirocentrites*, *Cladocyclus*, *Eubiodectes*, *Chiromystus*), los cuales vivieron principalmente a lo largo del margen sur del Mar de Tetis. De igual manera, propusieron que la familia Ichthyodectidae incluye a los géneros *Ichthyodectes*, *Ghrisichthys* y *Xiphactinus*, peces que se distribuyeron en mares de latitudes septentrionales a finales del Cretácico, por último, incluyeron a *Gillicus* en la familia Saurodontidae, conformada por especies provenientes del hemisferio norte (Figura 1).



Figura 1. Hipótesis filogenética de los ictiodectiformes propuesta por Cavin y colaboradores (2012).

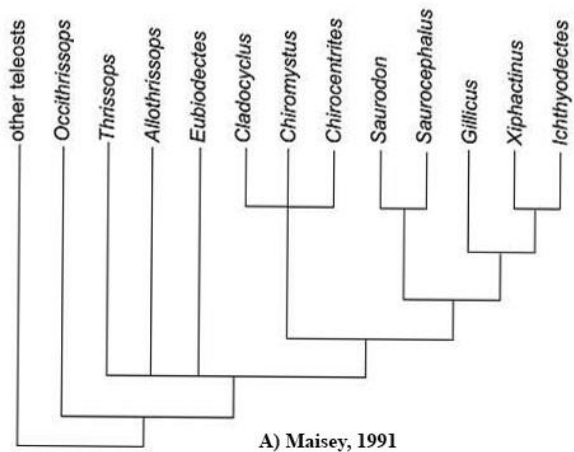
En un estudio posterior llevado a cabo por Berrell y colaboradores (2014), describen una nueva especie de *Cladocyclus* del Albiano Superior de Queensland, Australia, en el estudio retomaron el análisis filogenético realizado por Cavin *et al.* (2012) con ligeras modificaciones. En el análisis, las familias Cladocyclidae, Ichthyodectidae y Saurdontidae se agrupan de la misma manera que en el estudio previo

Asimismo, numerosos trabajos (Saint-Seine, 1949; Bardack, 1965; Maisey, 1991; Stewart, 1999; Taverne y Chanet, 2000; Blanco y Alvarado, 2007; Taverne, 2008, 2010) (Figura 2) han considerado las interrelaciones entre los géneros y especies de ictiodectiformes, la mayoría de ellos coinciden en que los ictiodectiformes de talla grande de finales del Cretácico, como *Gillicus*, *Xiphactinus*, *Saurodon* y *Saurocephalus* forman un clado monofilético dentro del orden. Sin embargo, los estudios muestran menos homogeneidad acerca de las interrelaciones de los ictiodectiformes primitivos

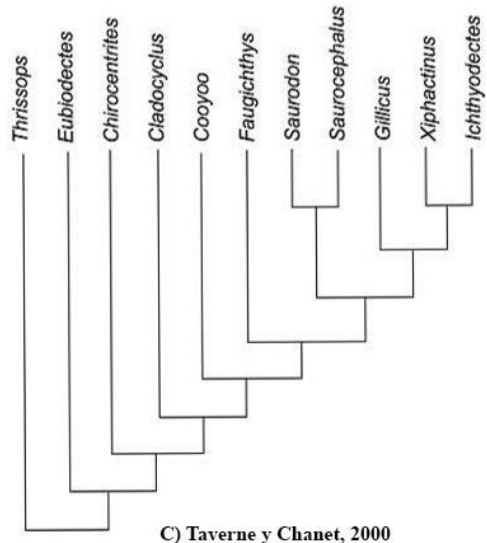
#### Estudios de ictiodectiformes mexicanos

Durante el siglo XIX los estudios de ictiodectiformes mexicanos fueron escasos. Cope en 1871b, describió a *Prymnetes longiventer*, el primer teleósteo fósil de México y Félix (1891) reportó la ocurrencia dudosa de *Thrissops* en una localidad de Oaxaca.

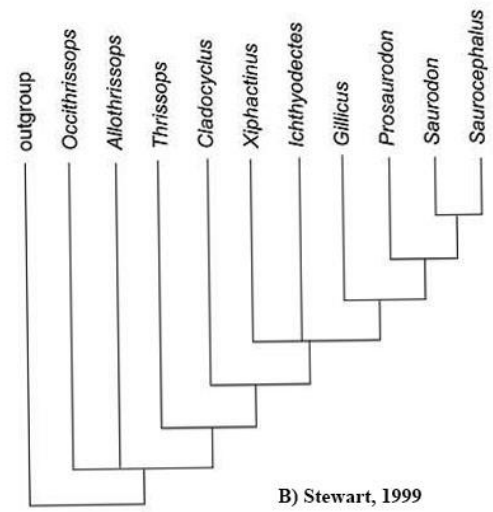
En 1956, Maldonado-Koerdell descubrió la localidad cretácica de Xilitla en San Luis Potosí, donde recuperó una escama que asignó al género *Xiphactinus*, así como parte de una columna vertebral que asignó al género *Ichthyodectes*. A principios de siglo XXI, Blanco-Piñon y Cavin (2003) propusieron un nuevo género y especie de ictiodectiforme para la localidad conocida como Vallecillo (Turoniano) de Nuevo León, al cual nombraron *Vallecillichthys multivertebratum*; en 2007 Blanco-Piñon y Alvarado-Ortega realizaron una descripción más completa de esta especie y discutieron sus posibles interrelaciones con otros ictiodectiformes.



A) Maisey, 1991



C) Taverne y Chanet, 2000



B) Stewart, 1999

Figura 2. Hipótesis filogenéticas del Orden Ichthyodectiformes (Modificado de Cavin *et al.*, 2012).

En 2004 Alvarado-Ortega propuso la existencia de una nueva especie y una nueva familia de ictiodectiformes de la cantera Tlayúa, afloramiento calcáreo del Cretácico temprano (Albiano) ubicado en el estado de Puebla. Este nuevo taxón, llamado *Unamichthys espinosai*, se caracteriza por presentar los huesos parietales no fusionados, así como zonas de solapamiento de los dientes en el dentario y en el hueso maxilar, además, de mostrar un total de 78 a 80 vertebras, número inusual en los ictiodectiformes.

Asimismo, en 2004, Blanco-Piñón y colaboradores mencionaron el primer registro de saurodóntido para México, recuperado de la localidad fósil de Múzquiz, al noreste de Coahuila. Sin embargo, fue hasta el 2006a que Alvarado-Ortega y colaboradores estudiaron formalmente el material de dicho saurodóntido de la cantera La Mula del Turoniano; gracias a la presencia de partes de ambos dentarios fue posible observar rasgos característicos del género *Saurodon*, tales como los forámenes en la base de los dientes en la superficie lingual que se extienden hasta el borde alveolar, y la superficie de la sínfisis que presenta ornamentos granulosos, de esta manera, reportaron el primer registro del género para México.

Carbot-Chanona y Ovalles-Damián (2013) registraron a *Prymnetes longiventer*, como el primer vertebrado fósil para Chiapas, en un estudio de la biodiversidad del estado, un único ejemplar, el cual proviene de la cantera El Espinal.

Por su parte, Giersch (2014) registró en su tesis doctoral, la presencia de las especies *Gillicus arcuatus*, *Vallecillichthys multivertebratum* y *Saurodon leanus* en la localidad de Vallecillo; asimismo, propuso una nueva especie del género *Heckelichthys*, asignada hasta el momento de manera informal como *Heckelichthys vallecillo*. Giersch diferencia a este ictiodectiforme por la presencia de la aleta caudal homocerca con forma asimétrica, el lóbulo ventral es significativamente más amplio y más largo que el lóbulo dorsal, la aleta dorsal comienza antes que la aleta anal, y esta última presenta al menos 40 radios.

El orden Ichthyodectiformes tuvo una amplia distribución en el mundo durante el periodo Cretácico, en consecuencia, se han generado numerosos trabajos en todo el mundo acerca de la taxonomía y sistemática de este grupo. Para el centro de México son escasos los estudios taxonómicos y sistemáticos del grupo, y para la cantera Muhi, son prácticamente nulos, por lo cual, se desarrolla esta investigación. Los resultados de este estudio permitirán, además de conocer a las especies de ictiodectiformes de la cantera Muhi, ampliar el conocimiento de la diversidad paleoictiológica que existió en México y en el mundo, hace

100 millones de años. Conjuntamente, este trabajo permitirá proponer hipótesis acerca de la afinidad filogenética de los taxones de la Cantera Muhi con los ictiodectiformes previamente descritos.

## **OBJETIVO GENERAL**

Realizar un estudio taxonómico y sistemático de los peces ictiodectiformes presentes en la cantera Muhi de Zimapán, Hidalgo (Albiano-Cenomaniano), para conocer su identidad taxonómica y sus afinidades filogenéticas dentro del orden Ichthyodectiformes, y de esta forma, contribuir al conocimiento de la paleoictiofauna que vivió en el Cretácico de México.

### Objetivos Particulares:

1. Describir los peces ictiodectiformes de la Cantera Muhi, a través del estudio morfológico de los ejemplares depositados en el Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado Hidalgo.
2. Realizar un análisis filogenético de los peces ictiodectiformes de la Cantera Muhi, con el propósito de corroborar la asignación taxonómica propuesta en este estudio, y con la finalidad de conocer la afinidad filogenética de estos ictiodectiformes mexicanos dentro del orden.

## **ÁREA DE ESTUDIO**

### Marco geográfico

El estado de Hidalgo es una de las entidades que forma parte de la zona centro del país, el cual limita al norte con el estado de San Luis Potosí, al noreste y este con Veracruz, al este y sureste con Puebla, al sur con Tlaxcala y México y al oeste con Querétaro. Hidalgo se encuentra localizado entre los paralelos 19°35'52" y 21°25'00" latitud norte y los meridianos 97°57'27" y 99°51'51" longitud oeste. La entidad está conformada principalmente por dos provincias fisiográficas: la Sierra Madre Oriental que comprende toda la porción boreal y el Eje Neovolcánico que forma la parte austral (INEGI, 1992).

La Cantera Muhi está ubicada en la porción noroccidental del estado de Hidalgo, cerca del municipio de Zimapán, entre los paralelos 20°40' y 20°50' latitud norte y los meridianos 99°15' y 99°25' longitud oeste, a unos 120 km al noroeste de la ciudad de Pachuca (Figura 3). El afloramiento pertenece a la Formación El Doctor, la cual a su vez es parte del distrito El Doctor, con aproximadamente 1,000 km<sup>2</sup> de extensión; ocupa la porción oriental del estado de Querétaro y se extiende hasta los límites con el estado de Hidalgo, como a unos 25 km al poniente del municipio de Zimapán (Wilson *et al.*, 1955). La presencia de los rudistas *Caprinulaidea gracilis* y *Mexicaprina* sp. en el cuerpo de roca, sugieren una edad del Albiano-Cenomaniano (Ward, 1979).

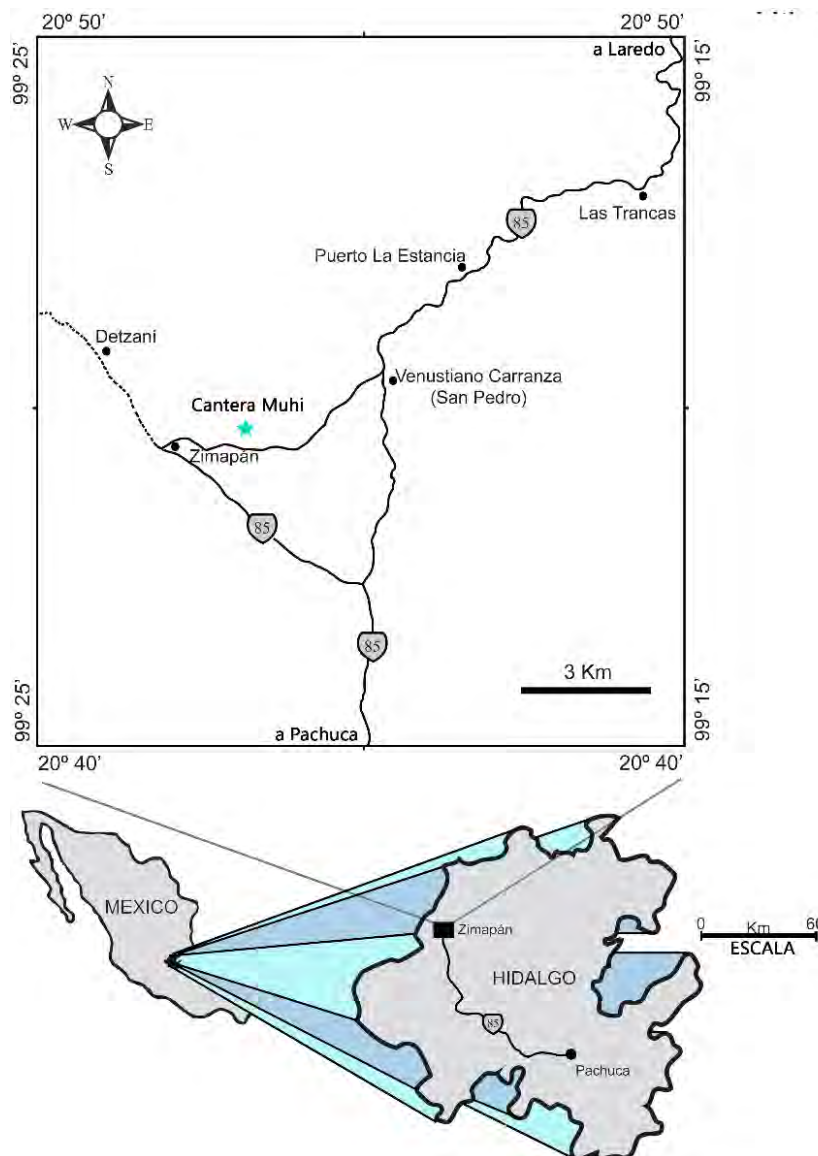


Figura 3. Mapa de localización de la cantera Muhi en el municipio de Zimapán, extremo noroccidental de Hidalgo (Modificado de Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

## Estratigrafía e interpretación ambiental de la Cantera Muhi

La Cantera Muhi está constituida por una secuencia estratigráfica de 7.2 m, que incluye caliza micrítica y biomicrítica con un color que va de gris a gris claro, con intercalaciones de pedernal negro que forma nódulos y/o bandas de 3-10 cm de grosor; así mismo, se reconocen láminas delgadas de margas de color gris amarillento (Figura 4). Con base en sus litofacies se interpreta como un ambiente marino de plataforma continental alejado de la línea de costa, el cual generalmente presentaba niveles normales de oxigenación y salinidad en el agua (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009, 2012). Sin embargo, las condiciones ambientales promedio se vieron afectadas constantemente debido a la inmersión de masas de agua pelágica y al flujo ocasional de corrientes de agua provenientes de una fuente terrígena, ocasionadas posiblemente por eventos de tormentas. Eventualmente, estas alteraciones produjeron cambios en los niveles de oxígeno y salinidad tanto en la columna de agua como en el piso oceánico (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009, 2012).



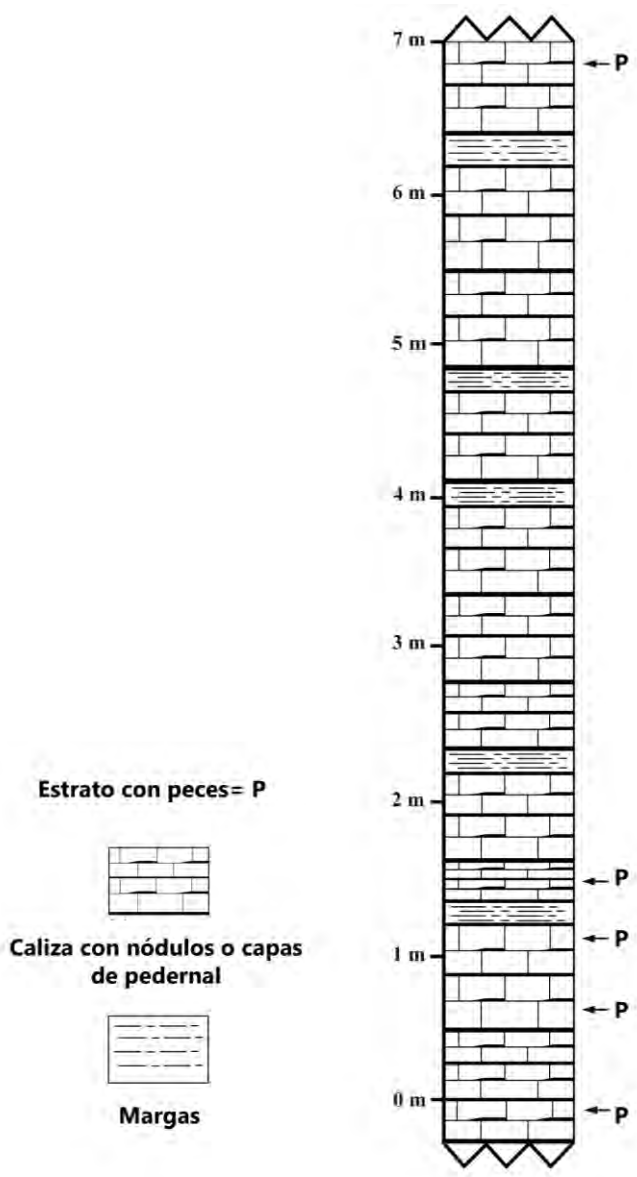


Figura 4. Secuencia estratigráfica de la cantera Muhi (Modificado de Bravo-Cuevas *et al.*, 2009)

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Método taxonómico

El estudio taxonómico se llevó a cabo con base en los ejemplares de peces ictiodectiformes alojados en la Colección Paleoictiológica del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAHMP) (Ver Anexo 1). Los ejemplares fueron preparados y limpiados con utensilios paleontológicos y dentales, pinceles de diferentes grosores y agujas de disección, con la finalidad de observar con mayor claridad las características morfológicas. Asimismo, algunos de los ejemplares se prepararon con cloruro de amonio ( $\text{NH}_4\text{Cl}$ ) como método para resaltar las suturas entre los huesos y tomar fotografías.

La preparación de los fósiles y las observaciones de los mismos, se llevaron a cabo con la ayuda de los siguientes microscópicos estereoscópicos: ZEISS STEMI DV4, Olympus SZH10 y Leica MZ6 con cámara de dibujo, con este último se realizaron ilustraciones de los siguientes ejemplares: UAHMP-3604, UAHMP-1255, UAHMP-4437, UAHMP-4272 y UAHMP-655. De la misma forma, a través del microscopio estereoscópico y con la ayuda de una regla se midieron y contabilizaron diferentes características biométricas (Figura 5) en los fósiles considerados con base en lo establecido por Lagler *et al.* (1984) y Cavin *et al.* (2012). Además, se calculó una medida denominada Índice de proporción de la cabeza (hpi), medida que permite ubicar la posición de la articulación de la mandíbula con el cráneo, la cual a su vez indica el tamaño aproximado de la mandíbula (Cavin *et al.*, 2012). El hpi se midió en los ejemplares que presentan el cráneo completo, dicho índice se obtiene con la medida dos longitudes del cráneo, usando como referencia la cabeza articular del cuadrado (Punto C). La primera de ellas se tomó del borde anterior del rostrodermoetmoide a la cabeza del cuadrado (Distancia A-C), y la segunda se midió desde el borde posterior del cráneo a la cabeza del cuadrado (Distancia B-C) (Figura 6), una vez obtenidas estas dos longitudes se realizó el siguiente cálculo para obtener el hpi:

$$\text{hpi} = \text{AC}/\text{BC}$$

Los valores de hpi obtenidos fueron interpretados con base en los rangos establecidos por Cavin *et al.* (2012) (Ver Anexo 2 Tabla 1). Asimismo, se tomaron fotografías de los fósiles a través de una cámara digital marca CANON PowerShot ELPH 190 IS, para complementar las observaciones realizadas.

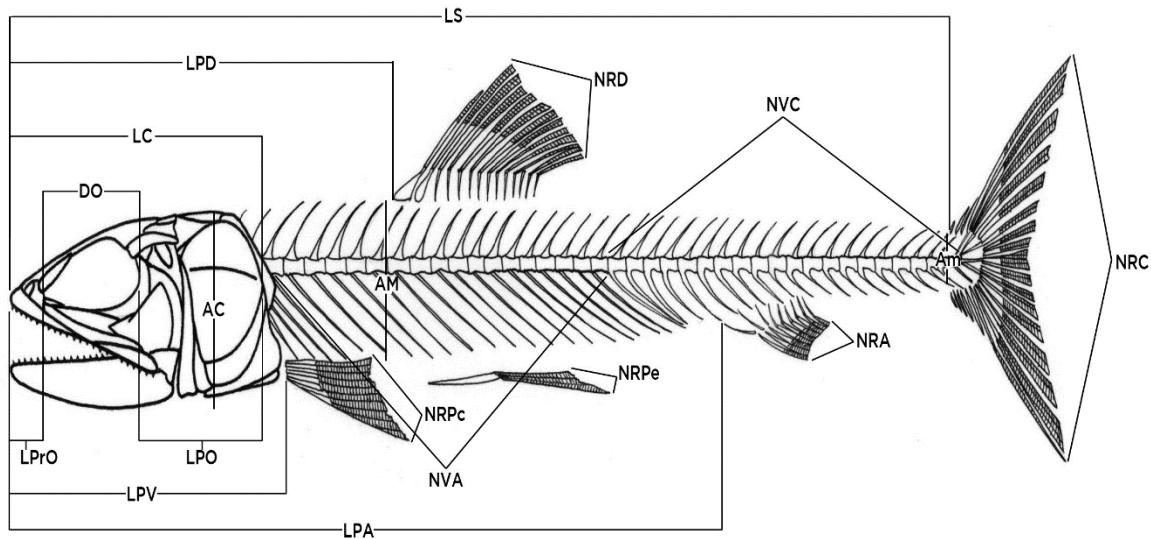


Figura 5. Medidas y conteos realizados en los ejemplares de ictiodectiformes evaluados, criterios tomados de Lagler *et al.* (1984) y Cavin *et al.* (2013). Todas las medidas fueron tomadas milímetros. **LS**: Longitud estándar, **AM**: Altura máxima del cuerpo, **Am**: Altura mínima o del pedúnculo caudal, **LPV**: Longitud preventral, **LPA**: Longitud preanal, **LC**: Longitud de la cabeza, **AC**: Altura de la cabeza, **LPO**: Longitud postorbital, **LPD**: Longitud predorsal, **LPrO**: Longitud preorbital, **DO**: Diámetro del ojo, **NRD**: Número de radios de la aleta dorsal, **NRPC**: Número de radios de la aleta pectoral, **NRPe**: Número de radios de la aleta pélvica, **NRA**: Número de radios de la aleta anal, **NRC**: Número de radios de la aleta caudal.

Con base en las observaciones realizadas en los ejemplares, se hicieron las descripciones taxonómicas de los ejemplares fósiles. La terminología de los huesos utilizada es de acuerdo a los trabajos de Arratia (1984), Schultze y Arratia (1989), Arratia y Schultze (1992), Schultze (2008) y Arratia (2013); asimismo, las abreviaturas de los elementos esqueléticos fueron tomadas de Schultze (2008), Cavin *et al.* (2012) y Arratia (2013).

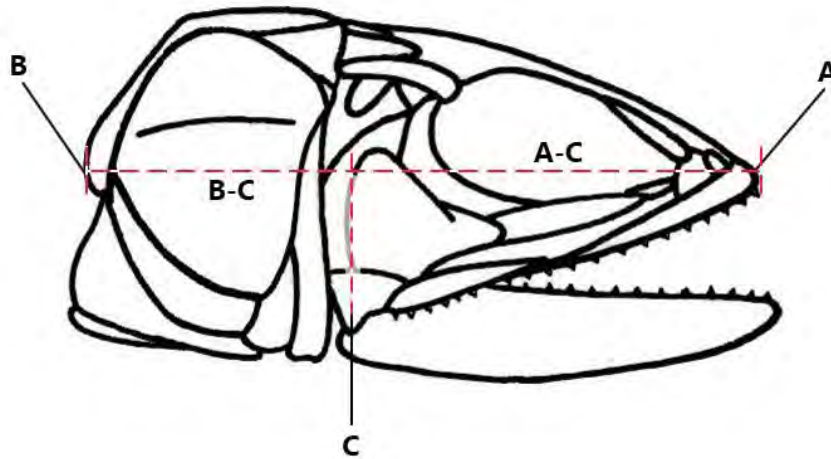


Figura 6. Medición del índice de proporción de la cabeza en los ejemplares de ichtyodectiformes de la cantera Muhi, medida tomada de Cavin *et al.* (2012). **A**: Margen anterior del rostrodermoetmoide, **B**: Ubicación aproximada del hueso intercalar, **C**: Ubicación de la cabeza articular del cuadrado, **A-C**: Distancia entre el margen anterior del rostrodermoetmoide y la cabeza articular del cuadrado, **B-C**: Distancia entre el hueso intercalar y la cabeza articular del cuadrado.

### Estancias de investigación

Se realizó una estancia de investigación en la Universidad de Loyola en la ciudad de Chicago, Illinois para recibir asesoría del Dr. Mark Wilson, codirector de este trabajo, por lo que algunos ejemplares de la Cantera Muhi se trasladaron a Chicago para poder ser analizados con el Dr. Wilson. En dicha estancia, se continuó con la preparación y limpieza de los ejemplares trasladados, además se revisaron y codificaron parte de los caracteres incluidos en la matriz de datos del análisis filogenético, y se hicieron algunos dibujos de los huesos observados.

Igualmente, se revisó la colección de ictiodectiformes de algunas localidades del Mar Interior de Estados Unidos y del mundo, alojadas en el Field Museum of Natural History de Chicago. En este caso, se tomaron fotografías, algunos datos merísticos y se revisaron los caracteres diagnósticos de las siguientes especies: *Allothrissops mesogaster*, *Cladocyclus gardneri*, *Gillicus arcuatus*, *Ichthyodectes ctenodon*, *Unamichthys espinosai*, *Ichthyodectes libanicus*, *Ichthyodectes prognathus*, *Saurocephalus lanciformis*, *Xiphactinus audax*, *Thrissops salmoneus*, *Thrissops formosus*,

*Saurodon leanus*, *Prosaurodon pymaeus* (Ver Anexo 3, Tabla 1).

De igual manera, se examinaron el holotipo y los paratipos de la especie *Unamichthys espinosai* de la cantera Tlayúa de Puebla, depositados en el Museo “María Carmen Perrilliat”, del Instituto de Geología (IGM) de la Universidad Nacional Autónoma de México (Ver Anexo 3, Tabla 2). Además, se visitó la colección paleontológica del Museo del Desierto, en la ciudad de Saltillo, Coahuila, con la finalidad de revisar los ejemplares de la especie *Heckelichthys ‘vallecillo’* proveniente de la localidad de Vallecillo; sin embargo, no fue posible dicha revisión debido a que los ejemplares se encuentran en préstamo en el Museo de für Naturkunde en Karlsruhe, Alemania. No obstante, se hizo la revisión de otras especies de ictiodectiformes provenientes de la misma localidad, como *Vallecillichthys multivertebratum* y *Gillicus arcuatus* (Ver Anexo 3, Tabla 3). Finalmente, se realizó una revisión bibliográfica de los ictiodectiformes descritos en otras partes del mundo, para compararlos con los peces de Hidalgo.

#### Análisis filogenético

Con el propósito de determinar la afinidad filogenética de los ejemplares de la Cantera Muhi dentro del orden Ichthyodectiformes y de corroborar la hipótesis taxonómica propuesta en este estudio, se llevó a cabo un análisis filogenético mediante el método cladista.

La matriz de datos se estableció con base en el análisis realizado por Cavin *et al.* (2012). Se contemplaron 72 caracteres, 69 de ellos fueron tomados del trabajo de Cavin *et al.* (2012), y el resto son caracteres propuestos en este estudio acerca de la morfología del preopérculo (Ver Anexo 4). La forma del preopérculo se ha tomado en cuenta en estudios filogenéticos previos de los Ichthyodectiformes, p. e. Taverne (1986), caracter 9 y Taverne y Chanet (2000), caracter 24; sin embargo, aquí se propone una nueva forma de evaluar las variaciones morfológicas del hueso.

La matriz de datos incluye 31 taxones, 27 de ellos pertenecientes al orden Ichthyodectiformes, los mismos que se consideran como grupo interno: *Saurocephalus lanciformis* Harlan, 1824; *Saurodon intermedius* (Newton, 1878); *Saurodon leanus* Hays, 1830; *Thrissops formosus* Agassiz, 1833; *Thrissops ‘kimmeridge’*; *Cladocylus gardneri* Agassiz, 1841; *Chirocentrites coroninni* Heckel, 1850; *Xiphactinus audax* Leidy, 1870; *Ichthyodectes ctenodon* Cope, 1870; *Chiromystus mawsoni* Cope, 1885; *Guillicus arcuatus*

Cope, 1875; *Guillicus serridens* (Woodward, 1901); *Eubiodectes libanicus* (Pictet y Humbert, 1866); *Pachythrissops* Woodward, 1919; *Allothrissops mesogaster* Agassiz, 1833; *Occithrissops willsoni* Shaeffer y Patterson, 1984; *Cooyoo australis* Woodward, 1894; *Prosaurodon pygmaeus* Stewart, 1999; *Saurodon elongatus* Taverne & Bronzi, 1999; *Vallecillichthys multivertebratum* Blanco y Cavin, 2003; *Unamiichthys espinosai* Alvarado-Ortega, 2004; *Heckelichthys vexillifer* (Heckel, 1856); *Heckelichthys* ‘vallecillo’: *Ascalabothrissops voelkli* Arratia, 2000; *Ghrisichthys bardacki* (Cavin, 1997a), y los dos taxones de ictiodectiformes de la Cantera Muhi (Ver Anexo 5).

Como grupos externos se utilizaron a *Leptolepis coryphaenoides* (Bronn, 1830), debido a que es un teleosteo basal que se ha utilizado en otros análisis filogenéticos (Patterson y Rosen, 1977; Arratia, 1997, 2000); asimismo, se incluyó a los taxones recientes: *Amia calva* Linnaeus, 1766, y a dos taxones que son considerados como grupo hermano de Ichthyodectiformes de acuerdo con Arratia (1997): *Hiodon alosoides* Lesueur, 1818 y *Elops hawaiiensis* Regan, 1909.

El análisis filogenético se realizó con el programa TNT versión 1.5-beta (Goloboff *et al.*, 2008). Se realizó una búsqueda tradicional usando secuencias de adición al azar con 2000 repeticiones y se aplicó un consenso estricto. La permutación global de ramas se produjo por bisección y reconexión. Asimismo, los estados de carácter fueron optimizados bajo el criterio de Fitch (Fitch, 1971). Se realizó una segunda optimización con ACCTRAN y DELTRAN. Los caracteres fueron tratados en desorden y sin peso; asimismo, los caracteres que no fue posible identificar en los ejemplares disponibles se codificaron con el signo de interrogación, y los caracteres que no aplicaban para ciertos taxones con guiones.

## RESULTADOS

**DIVISIÓN TELEOSTEI sensu Arratia, 1999**  
**ORDEN ICTHYODECTIFORMES Bardack y Sprinkle, 1969**  
**FAMILIA CLADOCYCLIDAE Maisey, 1991**  
**Nuevo Género y nueva especie A**

Holotipo: Ejemplar UAHMP- 3604.

Paratipo: Ejemplar UAHMP-1255.

### Diagnosis

Pez ictiodectiforme con dos supramaxilas largas y poco profundas, la porción posterior del brazo ventral del preopérculo es más larga que la porción anterior; combinación de una cresta supraoccipital alta que alcanza la región occipital, dientes de la premaxila pequeños y del mismo tamaño, el margen oral de la maxila en forma sinusoidal, con dientes cónicos de tamaño menor a los de la premaxila y la cabeza del cuadrado orientada horizontalmente.

### Descripción

El Nuevo Género y nueva especie A está representado hasta el momento por solo dos ejemplares, ambos se encuentran preservados en vista lateral y están incompletos. El primero de ellos, con número de catálogo UAHMP-3604, presenta el cráneo, las aletas pectorales, 10 vértebras abdominales, y algunas costillas; además como rasgo peculiar, presenta en el interior de la cavidad abdominal, la parte posterior (vértebras caudales y la aleta caudal) de un pez juvenil no identificado (Figura 7). El segundo ejemplar (UAHMP-1255) presenta el cráneo casi completo, pero fuertemente fragmentado, así como algunas vertebras abdominales (Figura 8).

#### **Bóveda craneana**

El cráneo es alrededor de 10 mm más largo que profundo en el ejemplar UAHMP-3604 (Figura 7, Anexo 2: Tabla 2). La longitud preorbital es equivalente al 27% de la longitud

cefálica; la longitud postorbital es de aproximadamente 50% y el diámetro del ojo representa el 27% de la longitud de la cabeza (Ver Anexo 2, Tabla 9).

La bóveda craneana presenta una cresta epioccipital corta; por el contrario, la cresta supraoccipital es larga, la cual se extiende solo hasta la región occipital. Los post-parietales (=parietales) son huesos cortos con un proceso anterodorsal en contacto con los parietales (=frontales), no es posible saber si están fusionados en la línea media porque sólo se observa un hueso en vista lateral (Figuras 7B y 8B); el parietal (=frontal) derecho se observa como un hueso largo que se une con el post-parietal por una sutura interdigitante, y a su vez se extiende postero-lateralmente donde entra en contacto con el pterótico (Figuras 7B y 8B). El parietal (=frontal) se une en su margen anterior con el rostrodermoetmoide, el cual presenta una ligera constricción en la región anterior (Figuras 7B y 8B). La rama parietal del canal supraorbital corre sobre el frontal, encerrada en el hueso (Figura 7B); asimismo, el canal sensorial del ótico se encuentra rodeado de hueso y corre a través del pterótico y del frontal (Figura 7B). El paraesfenoides no presenta dientes, y se muestra casi recto en vista lateral (Figura 7B y 8B), por su parte, el hueso esclerótico basal presenta márgenes serrados bien marcados como se presenta en las especies *Eubiodectes libanicus* y *Cladocyclus gardneri* (Maisey, 1991; Cavin *et al.*, 2012) (Figuras 7 y 8).

#### Serie circumorbital

La serie circumorbital se encuentran pobremente preservada en el ejemplar UAHMP-1255 (Figura 8), está representada sólo por fragmentos de los infraorbitales (Io). Debajo del paraesfenoides se observa el canal sensorio del lagrimal (=Io1), del Io2 e Io3, más abajo por arriba de las supramaxilas se encuentran preservados restos de los mismos infraorbitales, lo que sugiere que eran huesos grandes y extendidos como en otros ictiodectiformes. El Io3 parece ser el más grande. Detrás de la órbita se observa el Io4 que es más pequeño y de forma tubular, con un surco central por donde corre el canal sensorio. Arriba de éste se encuentra el desmoesfenótico también con forma tubular.



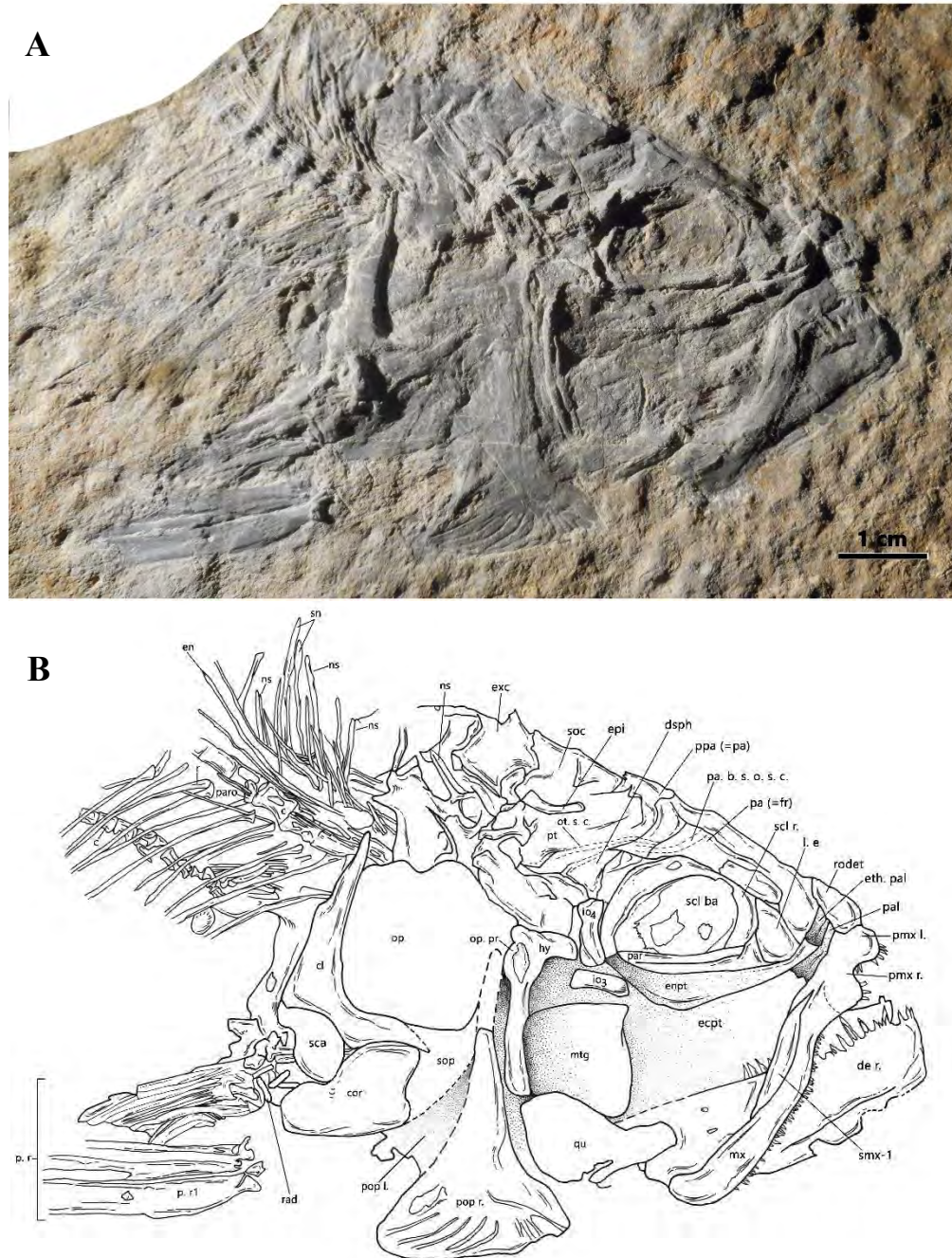


Figura 7. Ejemplar de ictiodectiforme recuperado de la Cantera Muhi, el cual ha sido asignado al Género nuevo especie nueva A. **A:** Foto del cráneo y la parte anterior del cuerpo en vista lateral de UAHMP-3604. **B:** Dibujo del cráneo y parte anterior del cuerpo del mismo ejemplar. **c**-centrum, **cl**-cleitrum, **cor**-coracoides, **de**-dentario, **dsph**-dermoesfenótico, **en**-epineural, **enpt**-endopterigoides, **epi**-cresta epioccipital, **eth.pal**-etmopalatino, **exc**-extraescápula, **hy**-hiomandíbula, **io**-infraorbital, **l. e**-etmoide lateral, **mtg**-metapterigoides, **mx**-maxila, **ns**-espina neural, **op**-opérculo, **op. pr**-proceso opercular, **ot. s. c**-canal sensorial del ótico, **pa (=fr)**-parietal (=frontal), **p. r**-radios pectorales, **pa. b. s. o. s. c**-rama parietal del canal sensorial del supraorbital, **pal**-palatino, **par**-paraesfenoides, **paro**-parapófisis, **pec. fin**-aleta pectoral, **pmx**-premaxila, **pop**-preopérculo, **ppa (=pa)**-postparietal (=parietal), **pt**-pterótico, **qu**-cuadrado, **r**-costilla, **rad**-radies, **rodet**-rostrodermoetmoide, **sca**-escapula, **scl. ba**-hueso esclerótico basal, **scl. r**-anillo esclerótico, **smx-1**-supramxila, **sn**-supraneural, **soc**-cresta supraoccipital. Los sufijos, l. y r. se refieren al elemento esquelético izquierdo y derecho respectivamente.

## Mandíbulas

En conjunto, la mandíbula superior y la inferior muestran la boca del pez orientada hacia arriba (Figuras 7B y 8B). La mandíbula superior está conformada por la maxila, la premaxila y dos supramaxilas. La maxila tiene forma sinusoide ligeramente más angosta en su parte anterior, con los márgenes dorsal y ventral paralelos; presenta alrededor de 35 dientes dispuestos en una sola serie, los cuales son de forma cónica y de tamaño uniforme. La premaxila es de forma redonda, posteriormente se articula fuertemente con la maxila, porta entre siete u ocho dientes cónicos de igual tamaño, más grandes que los de la maxila, acomodados en una sola fila. Las supramaxilas son largas y poco profundas, su extensión se observa en el ejemplar UAHMP-1255 (Figura 8B).

La mandíbula inferior es profunda y de forma rectangular, el margen oral y el ventral son casi paralelos y la sínfisis mandibular es profunda (Figura 7B y 8B). Está conformada lateralmente por el dentario en su parte anterior y por el angular en la posterior, debido a que la maxila cubre la parte posterior de ella, no es posible determinar si presenta el articular o bien si este se encuentra fusionado con el angular; el proceso coronoide es poco profundo (Figura 7). El canal sensorial de la mandíbula corre en un surco ventral a lo largo del dentario. Los dientes del dentario son cónicos y de tamaño diferente, los que están situados en la parte posterior y anterior de la rama mandibular son más pequeños en comparación con los dientes situados en la parte media. Este patrón es similar al que se observa en *Eubiodectes*, *Thrissops* y *Xiphactinus* (Cavin *et al.*, 2012); el ejemplar UAHMP-3604 (Figura 7) muestra 18 dientes, los que están situados en la parte anterior del dentario son los de mayor tamaño, en el ejemplar UAHMP-1255 se observan 12 dientes (Figura 8). La articulación de la mandíbula con el cuadrado se localiza a la altura de la mitad posterior de la órbita, al realizar el cálculo del índice de proporción de la cabeza (hpi) en ambos ejemplares (Tabla 6), se obtiene la presencia de una mandíbula relativamente grande en proporción al tamaño del cráneo.

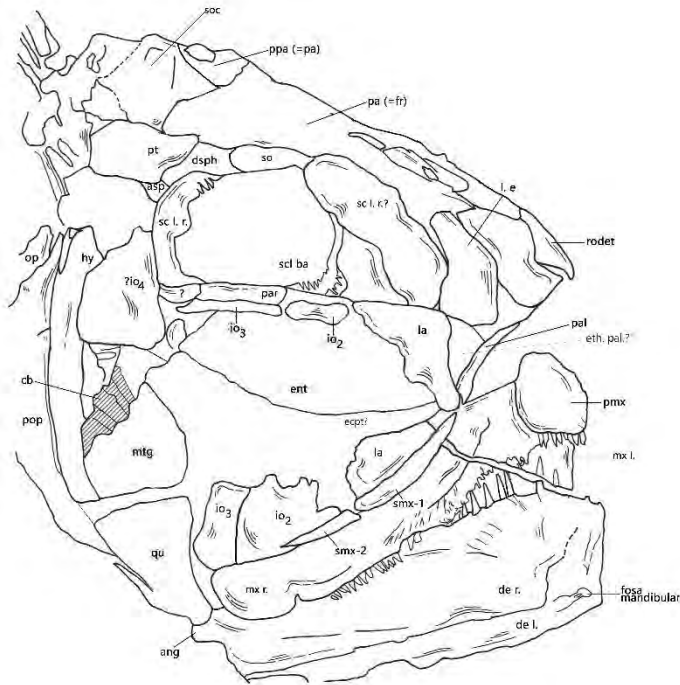


Figura 8. Ejemplar UAHMP-1255 asignado al Género nuevo especie nueva A. **A:** Foto del cráneo en vista lateral. **B:** Dibujo del cráneo en vista lateral del mismo ejemplar. **ang**-angular, **asp**-autoesfenótico, **cb**-ceratobranquiales, **de**-dentario, **dsph**-dermoesfenótico, **ent**-endopterigoides, **epi**-cresta epioccipital, **hy**-hiomandíbula, **io**-infraorbital, **la**-lagrimal, **l. e**-etmoide lateral, **mtg**-metapterigoide, **mx**-maxila, **op**-opérculo, **pa (=fr)**-parietal (=frontal), **pal**-palatino, **par**-paraesfenoides, **pmx**-premaxila, **pop**-preopérculo, **ppa (=pa)**-postparietal (=parietal), **pt**-pterótico, **qu**-cuadrado, **rodet**-rostrodermoetmoide, **scl ba**-hueso esclerótico basal, **scl. r**-anillo esclerótico, **smx**-supramxila, **soc**-cresta supraoccipital. Los sufijos, l. y r. se refieren al elemento esquelético izquierdo y derecho respectivamente.

En el ejemplar UAHMP-1255 la mandíbula derecha está ligeramente desplazada hacia arriba, por lo cual es posible ver parte del dentario izquierdo en vista media, donde se observa la fosa mandibular bien definida (Figura 8B). Debido a que en los ejemplares no se observa la mayor parte de región media de la mandíbula, no es posible determinar si el retroarticular contribuye a la faceta articular con el cuadrado, o bien si se encuentra fusionado; por su parte, es posible establecer que el angular forma parte de dicha faceta.

#### Serie hiopalatina

La hiomandíbula presenta una cabeza articular amplia, con un proceso opercular bien definido y redondeado, la región ventral es larga y angosta, con el borde ventral ligeramente doblado hacia adelante. El metapterigoide es grande y tiene una forma cuadrangular. El cuadrado es de forma triangular, con la cabeza articular dirigida hacia adelante, el proceso cuadratoyugal es corto y no alcanza el borde dorsal del cuadrado. No se observa el sinfilético. El entopterigoide es ancho con forma de boomerang. El ectopterigoide es ancho posteriormente y se adelgaza hacia adelante donde se pone en contacto a través de una sutura recta con el palatino. No se observan dientes en ninguno de estos elementos (Figuras 7B y 8B).

#### Serie opercular

La serie opercular se encuentra parcialmente preservada en el ejemplar UAHMP-3604 (Figura 7B). El preopérculo del lado derecho muestra la porción posterior del brazo ventral es más larga que la porción anterior, este es un carácter único entre los ictiodectiformes. El brazo dorsal es corto como en *Cladocycilus*. Una porción del preopérculo de lado izquierdo se observa parcialmente detrás del brazo ventral del preopérculo derecho, en contacto con el coracoides. El opérculo se encuentra desplazado hacia arriba y sus límites no son claros, pero se observa como un hueso grande. El subopérculo e interopérculo no están preservados en ninguno de los ejemplares.

## Serie branquial

Cinco huesos en forma de barra y colocados uno tras otro, se observan detrás del metapterigoide en el ejemplar UAHMP-3604 (Figura 7B). Por su forma, posición y tamaño, estos huesos corresponden a los epibranquiales del lado derecho. Un hueso más se localiza perpendicular a estos, el cual puede corresponder a un epibranquial del lado izquierdo.

## Cintura y aleta pectoral

La extraescapula es un hueso de forma rectangular que se encuentra en contacto con el margen posterior de la cresta supraoccipital, parte del canal sensorial la atraviesa anteroventralmente (Figura 7B). El coracoides es un hueso grande que generalmente se une con su antimerio en la línea-ventral media (Figura 7B). La aleta pectoral está conformada por aproximadamente de 10-14 radios, el primer radio de la aleta es el más ancho, mide más de dos veces la anchura del segundo radio (Figura 7B, Tabla 8).

En el UAHMP-3604 se observan seis vertebras abdominales, las cuales presentan forma rectangular y los lados presentan una creta longitudinal lateral separando dos surcos largos y profundos (Figura 7B), las parapófisis son de origen autógeno, debido a que no se encuentran fusionadas con los centra. Las costillas se estrechan regularmente a partir del extremo proximal hacia el distal. No es posible determinar el origen de los arcos neurales debido a que se encuentran cubiertos por una gran cantidad de epineurales. En la parte anterior de la columna vertebral se presenta numerosos epineurales, los cuales son delgados en forma de varilla y largos, se extienden sobre la parte dorsal de al menos seis vertebras. Al menos cuatro supraneurales con forma de varilla se observan atrás de la cabeza

## Discusión taxonómica

Los ejemplares de ictiodectiformes con números de catálogo UAHMP-3406 y UAHMP-1255 de la cantera Muhi muestran características similares a los ictiodectiformes que han sido agrupados en la familia Cladocyclidae (*Chirocentrites*, *Cladocyclus*, *Eubiodectes*, *Chiromystus*) (Maisey, 1991; Cavin *et al.*, 2013). Maisey diagnóstica a la familia con las siguientes características: cresta supraoccipital extendida posteriormente más allá de la región occipital, el número total de vértebras no excede las 64 y se presenta una gran variación en el número de vértebras abdominales. Con relación a esta descripción, el ictiodectiforme de Hidalgo presentan una cresta supraoccipital bien desarrollada; sin embargo, se extiende sólo hasta la región occipital, y la característica relacionada con el número de vértebras del cuerpo, no es posible evaluarla, debido a que sólo está preservado el cráneo en los ejemplares estudiados. Sin embargo, es posible observar semejanzas morfológicas entre el ictiodectiforme de Muhi y los cladocíclidos que no son incluidas en la diagnosis de la familia, por ejemplo, las proporciones del cráneo (Ver Anexo 2, Tabla 9), el arreglo de los dientes en las mandíbulas, y la forma de mandíbula inferior (Figura 7).

En particular, los ejemplares de Muhi, comparten más similitudes con los cladocíclidos *Eubiodectes libanicus* y *Chirocentrites corononii*, por ejemplo, la condición de la cresta supraoccipital extendida sólo hasta la región occipital la comparte con *C. corononii* (Taverne, 2008); asimismo, comparte semejanzas con *Eubiodectes libanicus*, tales como, el margen oral de la maxila en forma sinusoidal, con dientes cónicos más pequeños que los de la premaxila y la cabeza del cuadrado orientada horizontalmente (Cavin *et al.*, 2012). Del mismo modo, es relevante mencionar que el ictiodectiforme de Muhi muestra características que lo diferencian de las especies de cladocíclidos hasta ahora reconocidas, como son, la presencia de dos supramaxilas largas y poco profundas, la porción posterior del brazo ventral del preopérculo más larga que la porción anterior y los dientes de la premaxila pequeños y del mismo tamaño (Figura 7). Con base en lo anterior, es posible considerar que el ejemplar de Muhi presenta una combinación particular y única de características que permiten reconocerlo como un taxón nuevo dentro de este grupo de peces.



**DIVISIÓN TELEOSTEI sensu Arratia, 1999**  
**ORDEN ICHTHYODECTIFORMES Bardack y Sprinkle, 1969**  
**FAMILIA insertae sedis**  
**GÉNERO *Heckelichthys* Taverne, 2008**  
*Heckelichthys* **sp. nov. A**

Holotipo: Ejemplar UAHMP- 4437 (Figuras 9 y 11).

Paratipos: Ejemplar UAHMP-4272 (Figura 10), UAHMP-655 (Figura 12), UAHMP-1472, UAHMP-3162, UAHMP-3160, UAHMP-4244.

Diagnosis

Pez ictiodectiforme con la cabeza más larga que alta, la longitud preorbital equivale al 35% de la longitud cefálica, cresta supraoccipital poco desarrollada; perfil dorsal del frontal recto; brazo ventral del preopérculo tres veces más largo que el brazo dorsal; borde posterior del brazo ventral del preopérculo alargado, llega hasta el nivel del borde posterior del opérculo, y brazo dorsal angosto y corto, que llega hasta la mitad de la altura del opérculo, articulación de la mandíbula con el cuadrado por delante de la órbita.

Descripción

El *Heckelichthys* sp. nov. A está representado hasta el momento por 22 ejemplares, la mayoría de ellos se encuentran incompletos debido a errores al momento de extracción del material fósil, todos fueron considerados para los datos merísticos; sin embargo, la descripción taxonómica se base principalmente en los ejemplares: UAHMP-1472, UAHMP-3162, UAHMP-655, UAHMP-4244, UAHMP-4437, UAHMP-3160 y UAHMP-4272. El ejemplar más completo y mejor preservado corresponde al UAHMP-4437 que es designado como el holotipo. El ejemplar se encuentra preservado en vista lateral, las partes esqueléticas que presenta incluyen el cráneo, aletas pectorales, aletas pélvicas, algunos radios de las aletas dorsal y anal, la columna vertebral casi completa y las costillas, además se observa el lado interno de las escamas presentes en el cuerpo (Figuras 9 y 12).

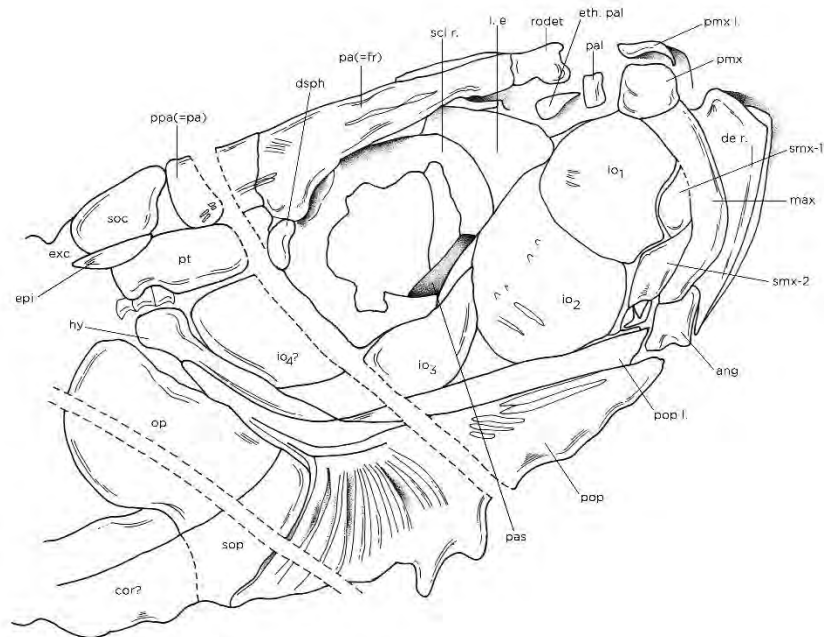


Figura 9. Ejemplar UAHMP-4437 asignado a *Heckelichthys* especie nueva A. **A:** Foto del cráneo. **B:** Dibujo del cráneo del mismo ejemplar, realizado con cámara lucida. **ang**-angular, **cor**-coracoides, **de**-dentario, **dsph**-dermoesfenótico, **e**pi-cresta epioccipital, **eth. pal**-etmopalatino, **exc**-extraescapula, **hy**-hiomandíbula, **io**-infraorbital, **l. e**-etmoide lateral, **mx**-maxila, **op**-operculo, **pa (=fr)**-parietal (=frontal), **pal**-palatino, **par**-paraesfenoides, **pmx**-premaxila, **pop**-preoperculo, **ppa (=pa)**-postparietal (=parietal), **pt**-pterótico, **rodet**-rostrodermoetmoide, **scl r.**-anillo esclerótico, **smx**-supramxila, **soc**-cresta supraoccipital, **sop**-subopérculo. Los sufijos, l. y r. se refieren al elemento esquelético izquierdo y derecho respectivamente.



## **Bóveda craneana**

La cabeza es más larga que alta, la altura equivale a al 45% de la longitud cefálica (Figura 9; Ver Anexo 2 Tabla 10). La cresta supraoccipital está poco desarrollada, el epioccipital está ligeramente desplazado hacia la parte posterior del cráneo, es un hueso largo que no tiene desarrollada la cresta epioccipital, contrario a lo que ocurre en las otras especies de *Heckelichthys* (Figura 9B). Los post-parietales (=parietales) se encuentran fusionados y adquieren una forma rectangular. Los parietales (=frontales) son delgados y se estrechan en la parte anterior, la sutura posterior no se observa de manera clara; sin embargo, es posible que esté situada casi al nivel del margen posterior de la órbita (Figura 9B). El canal sensorial del suborbital se encuentra en el parietal (=frontal) en forma de pequeños poros ubicados posterolateralmente. El hueso paraesfenoides no presenta dentición, y presenta una forma casi recta en vista lateral. El etmoide lateral tiene forma triangular, con el borde posterior cóncavo, donde se pone en contacto con el anillo esclerótico; se une al frontal dorsalmente y al paraesfenoides ventralmente. El etmopalatino no se observa completamente; sin embargo, una porción del hueso en forma tubular está preservada en posición anterior al etmoide lateral. El palatino sólo se observa como un hueso rectangular anterior al etmopalatino, la faceta articular no está preservada. El rostrodermoetmoide tiene forma rectangular y presenta una ligera constricción detrás de la extensión inicial (Figura 9B). El nasal no está preservado.

## **Serie hiopalatina**

La serie hiopalatina no está completa en ninguno de los ejemplares, sólo la hiomandibula está preservada en algunos ejemplares, en los que se observa una cresta dorsal bien desarrollada, con el brazo ventral corto y delgado. Tampoco se observa la faceta articular del opérculo. El cuadrado está parcialmente preservado en el ejemplar UAHMP-4272 y aparenta ser un hueso pequeño con la típica forma triangular. En el ejemplar UAHMP-4437, es posible observar que el proceso hiomandibular donde entra en contacto con el opérculo es largo.

## Serie circumorbital

La serie circumorbital es abierta y está compuesta por cuatro infraorbitales (Io) y el dermoesfenótico. El primer infraorbital (lagrimal) es grande, con forma circular. Se observan algunos canales sensoriales en la región superior. El Io2 es el más grande, con el borde anterior cóncavo que está en contacto con el lagrimal; presenta al menos cuatro poros y cuatro canales de la línea lateral. El Io3 se localiza en la región ventroposterior de la órbita, es más pequeño y alargado y no se observan restos del canal sensorio. El Io4 está por detrás de la órbita, tiene forma rectangular y completa la serie infraorbital, junto con el dermoesfenótico que tiene forma tubular y parece ser muy pequeño (Figura 9B).

## **Mandíbulas**

En conjunto la mandíbula superior y la inferior muestran la boca del pez orientada hacia arriba, con la mandíbula inferior en forma protruida. La mandíbula superior está conformada por la maxila, la premaxila y dos supramaxilas. La maxila se dirige hacia arriba formando una curva (Figura 9), los bordes dorsal y ventral son paralelos, uniéndose con la premaxila con una sutura recta. En el ejemplar UAHMP-4272 es posible observar la presencia de al menos cinco dientes en la parte posterior de la maxila (Figura 10), dichos dientes son diminutos y cónicos. La premaxila tiene forma cuadrada y no se observa ningún proceso articular, ni dientes en ella. La supramaxila anterior es ligeramente alargada en sentido paralelo a la maxila, por su parte la supramaxila posterior es más alargada que la anterior y presenta un proceso antero-ventral alargado que se extiende sobre la supramaxila anterior (Figura 9).

El dentario es profundo en la parte anterior y se adelgaza hacia la parte posterior donde se une con el angular; su margen ventral es ligeramente cóncavo. No se observan dientes en el dentario en ninguno de los ejemplares (Figuras 9 y 10). Debido a que en los ejemplares no se observa la mayor parte de región medial de la mandíbula, no es posible determinar si el retroarticular contribuye a la faceta articular con el cuadrado, o bien si se encuentra fusionado; por su parte, es posible establecer que el angular forma parte de dicha faceta. Con base en el cálculo del índice de proporción de la cabeza (Tabla 7) la posición de la articulación de la mandíbula con el cráneo se encuentra justo anterior a la órbita.

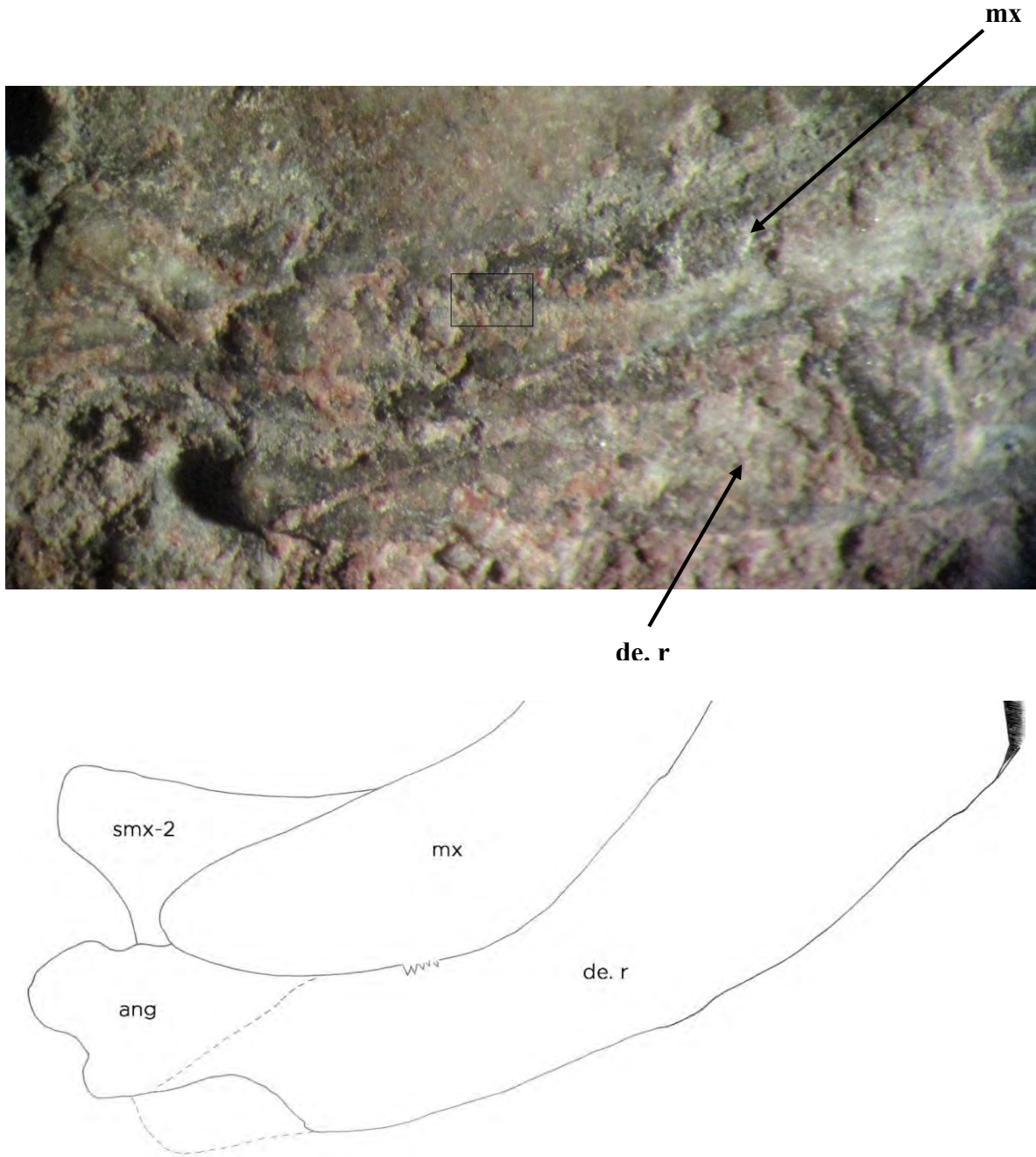


Figura 10. Mandíbulas de *Heckelichthys* sp. nov. A mostrando algunos dientes en la maxila (UAHMP-4272). **A:** Foto de las mandíbulas, los dientes maxilares se muestran dentro del cuadrado. **B:** Dibujo de las mandíbulas del mismo ejemplar. **ang**-angular, **de**-dentario, **mx**-maxila, **smx**-supramaxila. Los sufijos, l. y r. se refieren al elemento esquelético izquierdo y derecho respectivamente.

## Serie opercular

La serie opercular se observa completa en el ejemplar UAHMP-4437 (Figura 9). El preopérculo muestra el brazo ventral más largo que el brazo dorsal como ocurre en las otras especies de *Heckelichthys*; sin embargo, el brazo ventral de la especie de Muhi, representa tres veces la longitud del brazo dorsal que es corto y no alcanza del borde superior del opérculo ; asimismo, el borde posterior del brazo ventral del preopérculo es alargado y es posible observar que llega hasta el nivel del borde posterior del opérculo, otro carácter que no se ha registrado en otras especies de *Heckelichthys*. Una porción del brazo ventral del subopérculo de lado izquierdo se observa arriba del brazo ventral derecho. El opérculo es un hueso pequeño, más alto que ancho, con el borde posterior redondeado. El borde inferior no se observa claramente. El subopérculo es más pequeño y tiene forma rectangular, aunque su borde superior no es claro. El interopérculo no está preservado o está ausente en la especie.

## Aletas pares

El cleitrum tiene forma de boomerang, con ambos brazos de la misma longitud y grosor. El coracoides es un hueso grande con forma rectangular y se extiende hasta la porción anterior de la rama inferior del cleitrum. Las aletas pectorales están conformadas por 9 radios, el primer radio de la aleta es el más ancho de todos, mide menos de dos veces la anchura del segundo radio (Tabla 8). Los radios están segmentados y bifurcados distalmente.

Las aletas pélvicas son pequeñas compuestas por siete radios segmentados y bifurcados que se ubican por debajo de la vértebra abdominal número 36, los huesos de la cintura pélvica están poco preservados, por lo cual no es posible su descripción (Figura 11).

## Aletas impares

La aleta dorsal se localiza a nivel de la vértebra 42, consta de aproximadamente 15 radios segmentados que se bifurcan a partir del quinto radio, con excepción de los primeros tres que son más cortos y no están bifurcados, ni segmentados. En el ejemplar UAHMP-4437

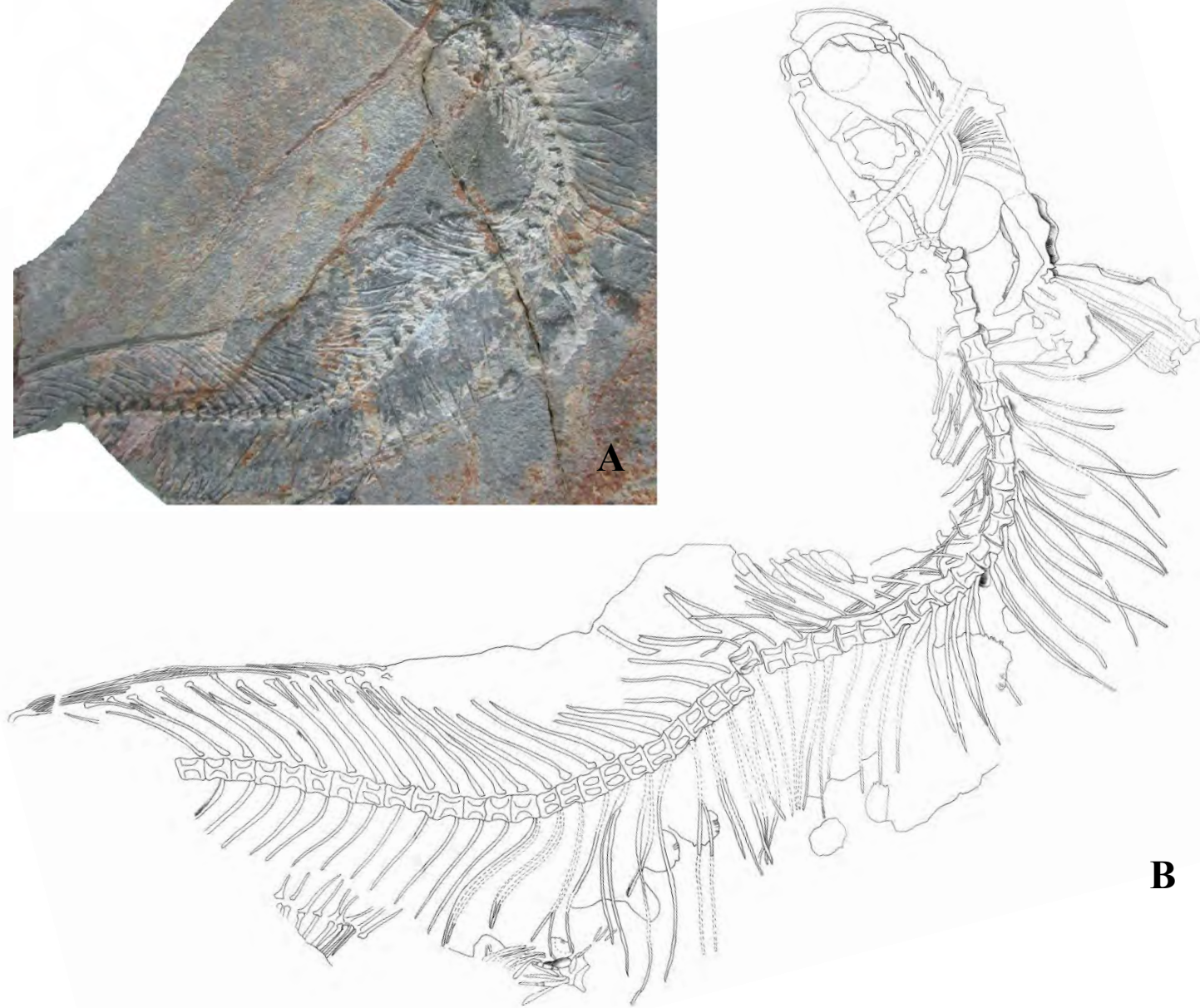


Figura 11. Ejemplar casi completo perteneciente del *Heckelichthys* sp. nov. A (UAHMP-4437). **A:** Foto en vista lateral del ejemplar UAHMP-4437. **B:** Dibujo en vista lateral del ejemplar UAHMP-4437, realizado con ayuda de la cámara lucida.

se observan 15 pterigióforos delgados y cortos con la región proximal ensanchada que soportan a la aleta dorsal (Figura 11).

La aleta anal está pobremente preservada en todos los ejemplares; sin embargo, en el ejemplar UAHMP-655 se observan al menos 15 radios y algunos pterigióforos, a partir de la vértebra número 40. Los pterigióforos son cortos y delgados, parecidos a los de la aleta dorsal y no alcanzan las puntas de las espinas hemales (Figura 11).

#### Aleta y esqueleto caudal

La aleta caudal es bifurcada, con el lóbulo ventral más largo y ancho que el lóbulo dorsal, como se presenta en *Heckelichthys 'vallecillo'* (Giersch, 2014). El lóbulo dorsal consta de 2 a 3 radios procurrentes y de 11 a 13 radios principales bifurcados y segmentados. El lóbulo ventral consta de 3 radios procurrentes y de 13 a 15 radios principales (Figura 12). Los radios de la aleta muestran las suturas entre los segmentos en forma escalonada.

El esqueleto caudal está conformado por dos hipurales ventrales, el primero de ellos es más grande y se une con el ural centrum mediante una articulación esférica, en la parte dorsal solo es posible observar el hipural 3, el resto de ellos se encuentran cubiertos por los radios de la aleta. Asimismo, es posible identificar cuatro uroneurales en el ejemplar UAHMP-655; sin embargo, en el ejemplar UAHMP-4244, se observan cinco uroneurales. Los uroneurales se extienden anteroventralmente cubriendo la superficie lateral de la primera vértebra preural y parte de la segunda preural (Figura 12). Los arcos hemales y neurales de la región caudal no se encuentran fusionados con los centra.

#### Columna vertebral

La columna vertebral está conformada por aproximadamente 61 vértebras, alrededor de 34-36 pertenecen a la región abdominal y entre 23-25 a la región caudal (Ver anexo 2, Tabla 4) Los centros vertebrales presentan los lados con una cresta longitudinal lateral separando dos surcos largos y profundos. Las costillas son delgadas y rectas, y se estrechan a partir del extremo proximal hacia el distal; la cabeza articular tiene forma de espátula y es

autógena. En la parte anterior de la columna vertebral se presentan epineurales que se extienden sobre la parte dorsal de al menos seis vértebras (Figura 11). Los huesos son delgados y largos, en forma de varilla. No se observan epipleurales. Al menos 12 supraneurales simples en forma de varilla se encuentran preservados detrás de la cabeza y hasta la mitad del cuerpo (Figura 11).

#### Escamas

Casi todos los ejemplares muestran las escamas en vista interna a lo largo de todo el cuerpo; sin embargo, en algunos peces se alcanza a observar las escamas en vista externa, con la típica forma de una escama cicloide.



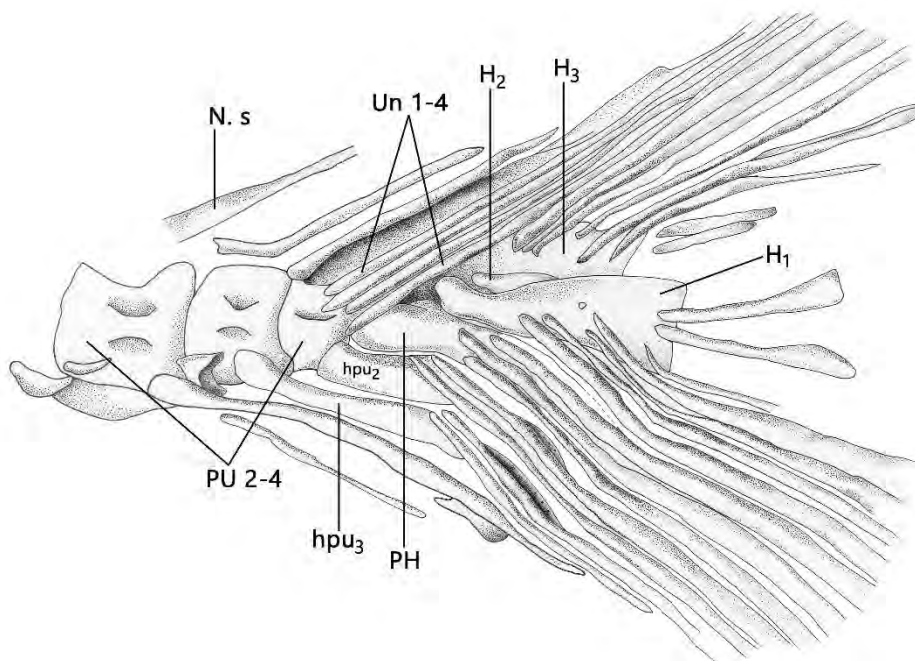


Figura 12. Aleta caudal perteneciente del *Heckelichthys* sp. nov. **A.** Foto de la aleta caudal del ejemplar UAHMP-655. **B.** Dibujo de la aleta caudal del mismo ejemplar. **H**-hipural (enumerados), **hpu**-espina hemal, **N. s**-espina neural, **PH**-parahipural, **PU**-preural centrum, **Un**-Uroneural (enumerados).



## Análisis filogenético

En cuanto al análisis filogenético, se codificaron en total 72 caracteres para los dos taxones de ictiodectiformes presentes en la cantera Muhi, 69 caracteres fueron tomados de la matriz propuesta por Cavin *et al.* (2012), y el resto de ellos son caracteres nuevos propuestos en este estudio (Anexo 4), los cuales fueron evaluados en los 31 taxones incluidos con base en la revisión de colecciones y de bibliografía.

El análisis realizado mediante una búsqueda tradicional con 2000 réplicas, retuvo un total de 10 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 244 pasos, a partir de dichos árboles se obtuvo el árbol de consenso estricto, el cual presenta un Índice de Consistencia de 0.413 y un Índice de Retención de 0.627 (Figura 13).

El árbol de consenso presenta en la base a *Amia calva*, grupo externo con el cual se enraizó el árbol, el cual a su vez se une con *Ascalabothrissops voelkli*. El taxón externo que más cercano al orden en estudio es *Hiodon alosoides*, el nodo que los une se sostiene por seis caracteres, el pterótico extendido anteriormente más allá del nivel de la espina del autoesfenótico (caracter 4, estado 1), el intercalar de tamaño grande, formando parte de la faceta hiomandibular y rodeando el canal de la vena yugular (caracter 5, estado 1), el paraesfenoides no se extiende hasta el cóndilo occipital (caracter 10, estado 1), el coracoides de tamaño grande, uniéndose en su línea ventral (caracter 46, estado 1), el proceso anterior del hueso pélvico en forma de varilla (caracter 49, estado 1), la aleta anal larga y folcada, ubicada en una posición opuesta a una aleta dorsal remota (caracter 52, estado 1). A partir del nodo 5 se sustenta como monofilético el orden Ichthyodectiformes (grupo interno), considerando a *Pachythrissops* como el taxón basal, el grupo se recupera por dos sinapomorfias: el ceratohial anterior con un foramen (caracter 39, estado 1) y el primer hipural articulado con el centrum del ural por una articulación esférica (caracter 60, estado 1). Consecutivamente, el nodo 6 presenta a (*Occithrissops willsoni* + *Allothrissops mesogaster*) como grupo hermano del resto de los ictiodectiformes, y está definido por dos caracteres, los primeros pterigióforos de la aleta anal y dorsal alargados, y dispuestos en racimos que se extienden dentro de los espacios internos de las espinas hemales y neurales (caracter 53, estado 1), y el primer pterigióforo de la aleta dorsal bifurcado en su parte basal (caracter 54, estado 1)

Asimismo, el nodo 10 recupera como grupo monofilético al suborden Ichthyodectoidei, aunque el clado no se encuentra completamente resuelto, presenta en la base al género *Heckelichthys* como grupo hermano del clado politómico que incluye a los demás géneros de ictiodéctidos. Los caracteres que definen el suborden son: los parietales fusionados en la línea media (caracter 2, estado 1), la presencia de dos supramaxilas, la posterior sin un proceso largo (caracter 16, estado 2), la mandíbula con el proceso coronoides reducido, sus márgenes ventral y oral casi paralelos, la sínfisis mandibular profunda (caracter 28, estado 1), los huesos pélvicos unidos por suturas interdigitantes (caracter 48, estado 1), los lados laterales del centra de las vértebras abdominales con una cresta longitudinal lateral separando dos surcos largos y profundos (caracter 58, estado 2), los primeros tres o cuatro uroneurales extendidos anteroventralmente cubriendo completamente las superficie lateral de la primera, la segunda y la tercera centra preural (caracter 63, estado 2).

Uno de los taxones de Muhi se recupera dentro del género *Heckelichthys* como grupo monofilético (nodo 11). La monofilia del género está soportada por cuatro sinapomorfias: el índice de proporción de la cabeza es menor o igual a 0.2, lo que significa que la posición de la articulación de la mandíbula con el cráneo es a la altura del etmoide lateral o del etmopalatino (caracter 33, estado 2), proceso opercular de la hiomandíbula alargado (caracter 36, estado 1), la aleta anal larga, en posición opuesta a una aleta dorsal en forma de vela (caracter 52, estado 3) y el borde anterior del brazo ventral del preopérculo alargado más allá del borde anterior de la órbita (caracter 70, estado 1). Dentro del grupo, el taxón de Muhi se encuentra como grupo hermano de *Heckelichthys* 'vallecillo' (nodo 12), las sinapomorfias que soportan esta relación son: el primer pterigióforo de la aleta dorsal sin bifurcación en su parte basal (caracter 54, estado 0), y el lóbulo ventral de la aleta caudal más largo que el lóbulo dorsal (caracter 57, estado 2).

El nodo 13 está definido por ocho caracteres, la cresta supraoccipital larga, extendiéndose solo sobre la región occipital, el etmopalatino de tamaño grande, con excreciones membranosas separando y suturando con el rostrodermoetmoide y el etmoide lateral con una faceta articular compleja, el rostrodermoetmoide con una ligera constricción detrás de su extensión inicial, la ausencia del hueso suborbital, la hiomandíbula con una sola fosa, el canal infraorbital con la presencia de muchos canales secundarios, la ausencia de urodermales y las escamas con surcos en su parte posterior.

Las sinapomorfias (nodo 14) que recuperan a *Xiphactinus audax* como grupo hermano de *Ichthyodectes ctenodon* son, la presencia de una muesca en el hueso frontal para recibir al hueso nasal, el rostrodermoetmoide con una constricción considerable detrás de su extensión inicial en su vista dorsal, y las aletas anal y dorsal cortas y distantes. El nodo 15 está soportado por cuatro caracteres sinapomórficos: el margen oral de la maxila de forma sinusoidal, dientes del dentario de tamaño irregular, la presencia de un proceso preopercular en la hiomandíbula, y el canal sensorial mandibular discurre por encima de un surco orientado ventralmente, dicho clado incluye a las especies de la familia Cladocyclidae, *Gillicus serridens* y al gen. nov. y sp. nov. A de la Cantera Muhi.

El nodo 16 se define por los siguientes caracteres: el perfil del paraesfenoides formando un ángulo pronunciado debajo del margen posterior de la órbita, dientes premaxilares de tamaño irregular, y supraneurales anteriores con una prolongación membranosa, tales caracteres unen como grupo hermano a *Chirocentrites coroninii* con los taxones *Eubiodectes libanicus*, *Gillicus serridens*, *Cladocyclus gardneri* y *Chyromistus mawsoni*. El nodo 17 se establece por la cresta supraoccipital de tamaño grande, extendiéndose hasta las primeras vértebras, el canal de infraorbital se extiende hasta el hueso anterorbital y el primer pterigióforo de la aleta dorsal es bifurcado en su parte basal.

Asimismo, el nodo 18 es soportado por dos caracteres, la rama parietal del canal sensorial del supraorbital presente solo como una línea anterior de orificios y el canal sensorial del ótico en un surco (al menos en la parte anterior). Las especies *Cladocyclus gardneri* y *Chyromistus willsoni* son grupo hermano con base en el carácter de la premaxila que se articula con la maxila con un proceso dorsal.

El nodo 20 recupera a *Gillicus arcuatus* como grupo hermano de los ictiodectiformes que han sido incluidos en la familia Saurodontidae (*Vallecilichthys multivertebratum*, *Prosaurodon pygmaeus*, *Saurodon elongatus*, *Saurodon leanus*, *Saurodon intermedius*, y *Saurocephalus lanciformis*) de acuerdo a cinco caracteres sinapomórficos, la presencia de una muesca en el frontal para recibir el nasal, el perfil del paraesfenoides formando un ángulo pronunciado debajo del margen posterior de la órbita, el vómer sin dientes, fosa bien definida en el lado medial de la mandíbula cerca de su extremidad exterior, la posición de la articulación de la mandíbula con el cráneo a la altura de mitad anterior de la órbita o justo anterior a la órbita. Por su parte, el nodo 21 se sostiene por cuatro caracteres, los márgenes

maxilares convergen en su extremidad posterior, los dientes maxilares están lateralmente comprimidos, el primer pterigióforo de la aleta dorsal está bifurcado en su parte basal, y presencia de más de 60 vértebras.

El nodo 22 presenta de igual forma cuatro caracteres que unen a los taxones *Vallecillichthys multivertebratum* y *Prosaurodon pygmaeus*, tales caracteres son: cresta supraoccipital de tamaño grande, extendiéndose hasta las primeras vértebras, margen oral de la maxila ligeramente convexo, dientes premaxilares y dientes del dentario de tamaño irregular; por último, el nodo 23 conformado por todas las especies de *Saurodon* y por *Saurocephalus lanciformis* en politomía, se sostiene sólo por un carácter, el cual se refiere a que los dientes del dentario están anteriormente inclinados.

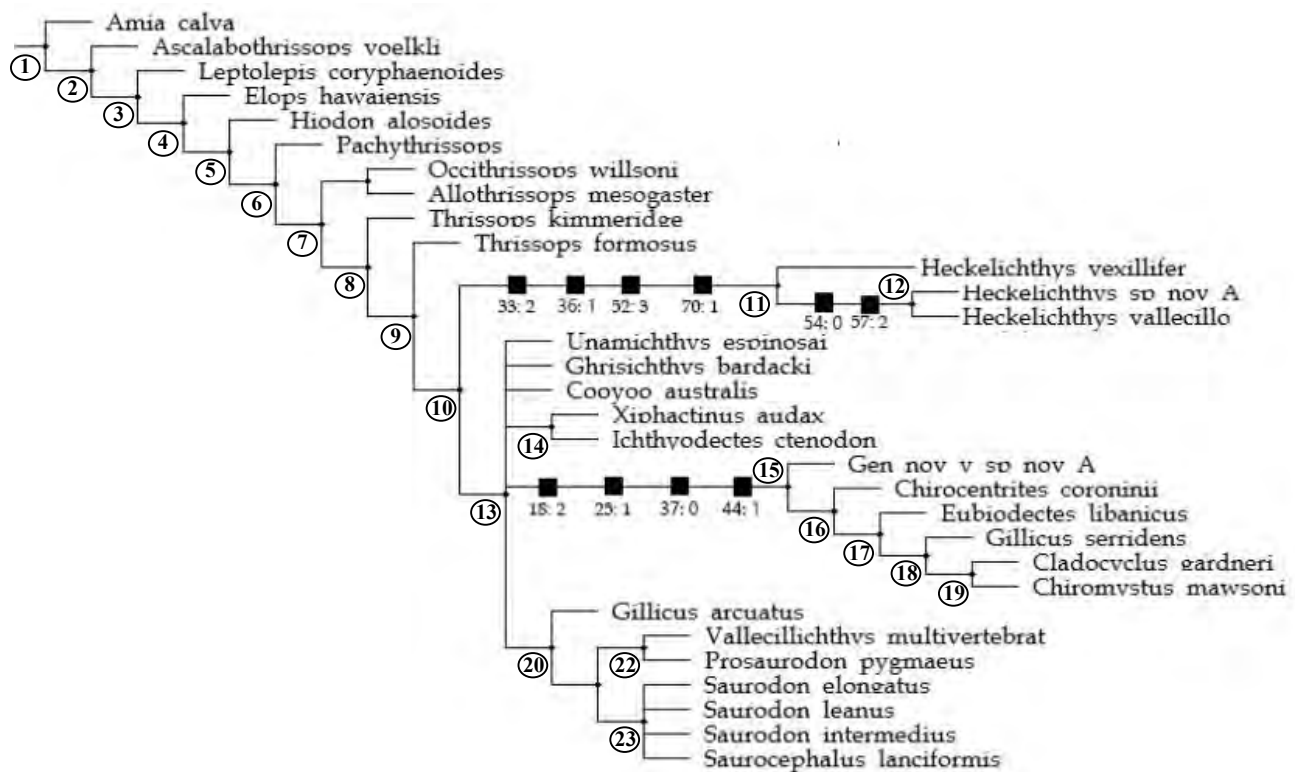


Figura 13. Consenso estricto obtenido de 10 árboles más parsimoniosos. Los nodos están encerrados en un círculo. Los cuadros negros representan las sinapomorfías presentes en los clados donde se ubican los ictiodectiformes de Muhi, y los números debajo de ellos el carácter y el estado de carácter que representan.

## DISCUSIÓN

### Estudio morfológico

Los resultados obtenidos del estudio morfológico muestran que los peces fósiles de la Cantera Muhi evaluados pertenecen al orden Ichthyodectiformes, por presentar las características diagnósticas mencionadas por Patterson y Rosen (1977), como lo son, la presencia del etmpalatino en la base del nasal, que se articula con el palatino (Figura 5B), los uroneurales que cubren la superficie lateral de la primera vértebra preural (Figura 12), los dientes arreglados en una sola hilera (Figuras 7, 8 y 10), el hueso coracoides grande (Figura 7), aleta anal en posición opuesta a la aleta dorsal (Figura 11). Con relación a la posición y tamaño de las aletas anal y dorsal, éste es un carácter que varios autores han reconocido como sinapomorfia del grupo (Maisey, 1991; Stewart, 1999; Taverne y Chanet, 2000). Bardack (1969) enlistó el complejo de caracteres que distingue a los chirocéntridos (ictiodectiformes), en la cual incluye que las aletas dorsal y anal se encuentran ubicadas alejadas del cráneo, por su parte Patterson y Rosen (1977) mencionan que en todos los ictiodectiformes en que se conocen las aletas, la aleta dorsal es corta (10-18 radios) y ubicada en la parte posterior del cuerpo en sentido opuesto a la aleta anal larga (24-37 radios).

Asimismo, Patterson y Rosen (1977) establecieron dos subórdenes dentro de los Ichthyodectiformes, el suborden Allothrissopoidei, en el cual sólo incluyeron a la especie del Jurásico Superior, *Allothrissops mesogaster*, y caracterizaron al grupo por carecer del hueso suborbital, anteorbital sin canal infraorbital, sólo con pocos canales secundarios, y arcos hemales fusionados con los centros vertebrales en la región caudal. El suborden Ichthyodectoidei (nombrado primero por Romer, 1966), incluye al género *Thrissops* de finales del Jurásico y a todos los Ichthyodectiformes cretácicos, agrupados en dos familias Ichthyodectidae (*Thrissops*, *Ichthyodectes*, *Xiphactinus*, *Gillicus*, *Cladocyclus*, *Eubiodectes*, *Proportheus*, *Chirocentrites*, y *Sphatodactylus*), y Saurodontidae (*Saurodon* y *Saurocephalus*). Las características del suborden son: cresta supraoccipital alta y triangular, huesos parietales desplazados hacia la parte posterior del cráneo, intercalar de tamaño grande formando parte de la faceta hiomandibular y encerrando el canal de la vena yugular, etmpalatino con separaciones membranosas que suturan con el rostrodermoetmoide y el

etmoide lateral, cabeza del palatino modificada en un maléolo con forma de disco, angular contribuyendo a la faceta articular con el cuadrado, y el primer hipural se articula con el centro del ural por una articulación esférica.

Con base en esta clasificación, es posible sugerir una mayor similitud de los ictiodectiformes de Muhi con el suborden Ichthyodectoidei (Romer, 1966). En el caso del Género nuevo y especie nueva A, presentan una cresta supraoccipital alta de forma triangular (Figuras 7B), y los parietales están desplazados hacia la parte posterior del cráneo (Figura 7B y 8B), como en el suborden Ichthyodectoidei; por su parte, *Heckelichthys* sp. nov. A, presenta el primer hipural en una articulación esférica con el centro del ural 1 (Figura 12). El resto de las características que determinan el suborden, no fue posible establecerlas en los ejemplares de Muhi. Asimismo, los taxones de la Cantera Muhi presentan rasgos característicos de los ictiodectiformes cretácicos, como son los parietales fusionados y la mandíbula en forma rectangular con el proceso coronoides ligeramente más profundo que la sínfisis mandibular, así como la presencia de dientes de diferentes tamaños. En el caso de *Heckelichthys* sp. nov. A, el proceso coronoides es menos profundo que la sínfisis mandibular y no se observan dientes.

Hasta el momento, las familias del orden Ichthyodectiformes que se han propuesto son: Ichthyodectidae Crook, 1892, Saurodontidae Cope, 1970, Allothrissopidae Patterson y Rosen, 1977, Cladocyclidae Maisey, 1991, y Unamichthyidae Alvarado-Ortega, 2004. Algunos autores han considerado tanto a Ichthyodectidae como a Cladocyclidae como grupos no naturales (Stewart, 1999; Alvarado-Ortega, 1998, 2004). El estudio taxonómico sugiere que ambos taxones de Muhi pertenecen a dos taxones diferentes dentro del suborden mencionado. El Género nuevo y especie nueva A muestra similitudes morfológicas con los ictiodectiformes de mediados del Cretácico, principalmente con los que han sido incluidos en la familia Cladocyclidae (*Chirocentrites*, *Cladocyclus*, *Eubiodectes*, *Chiromystus*; Maisey, 1991; Cavin *et al.*, 2012). Maisey diagnosticó a la familia Cladocyclidae con las siguientes características: cresta supraoccipital extendida posteriormente más allá de la región occipital, el número total de vértebras no excede las 64 y se presenta una gran variación en el número de centros abdominales, con relación a esta descripción, el Género nuevo y especie nueva A presentan una cresta supraoccipital bien desarrollada; sin embargo, no se extiende más allá de la región occipital, y el número total de vértebras no es posible

evaluarlo, debido a que sólo está preservado el cráneo en los ejemplares estudiados. Sin embargo, es posible observar semejanzas morfológicas entre el Género nuevo y especie nueva A y los cladocíclidos, por ejemplo, el cráneo es ligeramente más largo que alto, el arreglo de los dientes en las mandíbulas, y la forma de mandíbula inferior, no obstante, muestra características que lo hacen diferente a los géneros ya establecidos de ictiodectiformes cretácicos.

La característica más conspicua que distingue al Género nuevo y especie nueva A es la forma del preopérculo, en el que se diferencian completamente el brazo dorsal y el ventral, como en *Allothrissops mesogaster*, *Eubiodectes libanicus* y *Cladocyclus gardneri* (Taverne, 2008; Cavin *et al.*, 2012); sin embargo, en dichas especies la parte anterior del brazo ventral se más prolongada que la posterior, en el caso del Género nuevo y especie nueva A ocurre lo contrario, la parte posterior de la rama ventral es más alargada que la anterior (Figura 14). Asimismo, se observan diferencias en la mandíbula superior, las supramaxilas anterior y posterior son poco profundas y alargadas, condición diferente a la que presentan el resto de los cladocíclidos, ya que muestran supramaxilas profundas y cortas (Taverne, 2008; Cavin *et al.*, 2012).

Otra diferencia de la mandíbula superior está relacionada con la premaxila, el Género nuevo y especie nueva A muestra la premaxila de forma redondeada, se asemeja ligeramente a la premaxila de *Chiromystus mawsoni*; sin embargo, *C. mawsoni* presenta un pequeño proceso dorsal (Cavin *et al.*, 2012), las otras especies de cladocíclidos poseen una premaxila rectangular u ovoide (Taverne, 2008; Cavin *et al.*, 2012; Berrel *et al.*, 2014). Los dientes premaxilares del Género nuevo y especie nueva A son más grandes que los dientes de la maxila, condición que comparte con los cladocíclidos, no obstante, los dientes premaxilares del Género nuevo y especie nueva A son de tamaño uniforme, como en *Allothrissops mesogaster*, *Ichthyodectes ctenodon*, entre otros ictiodectiformes (Bardack, 1969; Patterson y Rosen, 1977), pero entre los cladocíclidos es una característica única. La combinación particular de rasgos que caracterizan al taxón de la Cantera Muhi permite sugerir que es un género y una especie nueva de ictiodectiforme del Cretácico mexicano.

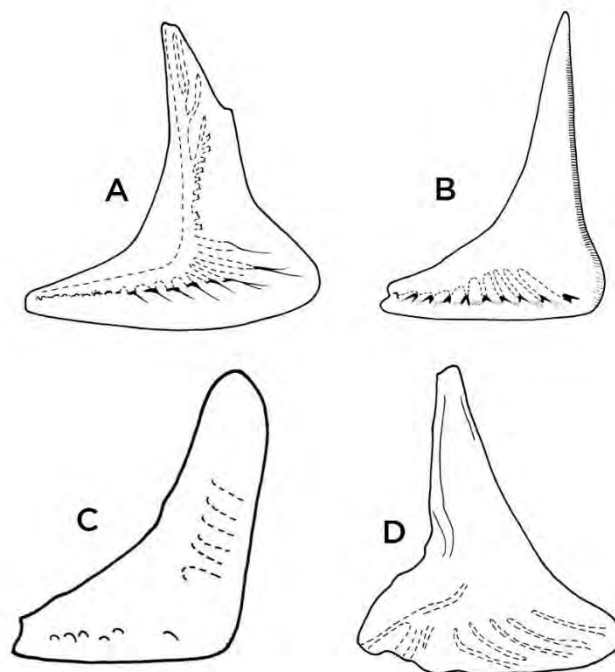


Figura 14. Forma del preopérculo de algunos Ichthyodectiformes. A. *Allothrissops mesogaster* (modificado de Patterson y Rosen, 1977). B. *Eubiodectes libanicus* (modificado de Cavin *et al.*, 2012). C. *Cladocycclus gardneri* (PF10799, FMNH, Formación Santana, Brasil). D. Género nuevo y especie nueva A (UAHMP-3604). Los dibujos no están a escala.

Los resultados arrojados con respecto al otro ictiodectiforme de Muhi, permiten determinar que entre los Ichthyodectiformes cretácicos, este taxón se asemeja morfológicamente a las especies del género *Heckelichthys* (*H. microdon*, *H. vexillifer* y *H. 'vallecillo'*) (Taverne, 2008; Giersh, 2014). Las características principales que comparten son: la forma alargada del cráneo (más largo que alto), la mandíbula inferior corta y prognata, dientes diminutos, la maxila de forma curva, la articulación del cuadrado con la mandíbula ubicada por delante de la órbita, preopérculo de tamaño pequeño; asimismo, comparten dos caracteres que son únicos entre los Ichthyodectiformes cretácicos, el brazo ventral del preopérculo más largo que el brazo dorsal, en otros ictiodectiformes ambos brazos del preopérculo son aproximadamente del mismo tamaño, como en *Eubiodectes libanicus*, o bien el brazo vertical es más largo que el brazo ventral (Figura 14) (Patterson y Rosen, 1977). Cavin *et al.* (2012) consideran que la forma del preopérculo está directamente relacionada con la profundidad general de la cabeza. El otro carácter se refiere a que el infraorbital más



grande se extiende antero-ventralmente hasta la extremidad anterior del brazo ventral del preopérculo, normalmente, el infraorbital más largo entra en contacto con el preopérculo al nivel del brazo dorsal (Taverne, 2008).

El preopérculo de *Heckelichthys* especie nueva A se diferencia de las otras especies del género porque el borde posterior del brazo ventral se hace angosto hacia su parte terminal y se alarga hasta el nivel del borde posterior del opérculo; asimismo, la forma del brazo dorsal se diferencia porque la parte inferior es más angosta que en las otras especies del género (Figura 15). Además, *Heckelichthys* sp. nov., exhibe una cresta supraoccipital poco desarrollada, contrario a lo que presenta *Heckelichthys vexillifer*, la especie tipo del género, que tiene una cresta supraoccipital desarrollada, la cual se extiende posteriormente más allá de la región occipital. Otra diferencia es la relacionada con el parietal (=frontal). Las especies de *Heckelichthys* presentan el borde del parietal (=frontal) ligeramente cóncavo, a diferencia de ellos, *Heckelichthys* especie nueva A presenta el borde completamente recto.

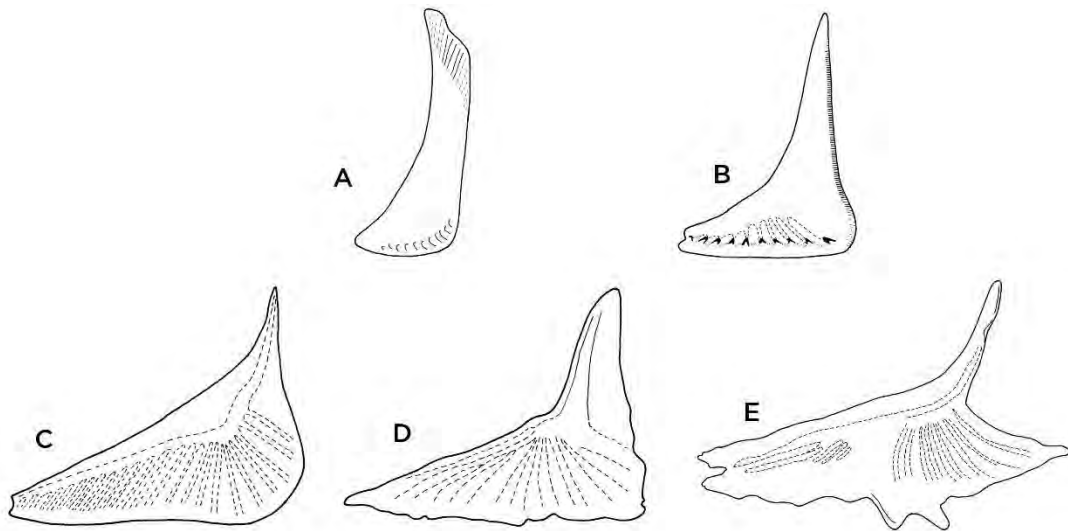


Figura 15. Forma del preopérculo de algunos Ichthyodectiformes. A. *Xiphactinus audax* (modificado de Bardack, 1969). B. *Eubiodectes libanicus* (modificado de Cavin *et al.*, 2012). C. *Heckelichthys vexillifer* (modificado de Taverne, 2008). D. *Heckelichthys* 'vallecillo' modificado de Giersh, 2014). *Heckelichthys* especie nueva A (UAHMP-4437). Los dibujos no están a escala.

La mayoría de los ejemplares evaluados de *Heckelichthys* sp. nov. A no tienen preservados los dientes en ambas mandíbulas, sólo el ejemplar UAHMP-4272 presenta algunos dientes en la parte posterior de la maxila, estos dientes son de forma cónica y son de tamaño diminuto, es probable que, debido al tamaño, no se hayan preservado en la mayoría de los ejemplares, condición similar a la que se observa en *H. vexillifer* y *H. 'vallecillo'*, en ambas especies no se observan los dientes debido a su diminuto tamaño según Taverne (2008). Con base en la morfología distintiva del preopérculo, y a las características del cráneo mencionadas, el taxón de Muhi se reconoce como una especie nueva del género *Heckelichthys*.

#### Análisis filogenético

El árbol de consenso obtenido es similar con el análisis realizado previamente por Cavin y colaboradores (2012), sin embargo, algunas relaciones dentro del orden cambian ligeramente (Figura 13), debido a la adición de nuevos caracteres de la morfología del preopérculo y a la inclusión de los taxones provenientes de la Cantera Muhi. Al igual que en el estudio de Cavin *et al.* (2012), en la base del árbol, el taxón *Ascalabothrissops voelki* (Arratia, 2000) se ubica fuera del orden Ichthyodectiformes.

Con relación a *Pachythrissops*, en el análisis está ubicado cerca del grupo externo y a su vez como grupo hermano de todos los ictiodectiformes. Asimismo, Cavin y colaboradores (2012) no consideraron a *Pachythrissops* dentro del orden ya que está situado en una politomía con *Hiodon Alosoides* (grupo externo) y con el clado que contiene a todos los Ichthyodectiformes (Figura 1).

El nodo 6 representa a las especies dentro del orden Ichthyodectiformes, considerando a *Occithrissops willsoni* y *Allothrissops mesogaster* como el grupo hermano ictiodectiforme más basal. En el análisis de Maisey (1991), *Occithrissops willsoni* es el taxón más basal, debido a que en todos los demás ictiodectiformes los uroneurales se encuentran cubriendo casi por completo la superficie lateral de los primeros centros de las preurales y en *O. willsoni* no se presenta ésta condición.

El nodo 10 contiene a todos los ichthyodectiformes que vivieron durante el Cretácico, incluyendo a los dos taxones de la Cantera Muhi y está soportado por seis sinapomorfias. Cavin y colaboradores (2012) reconocen de igual modo este clado; sin embargo, en su análisis el nodo está soportado solo por dos sinapomorfias: presencia de dos supramaxilas, la posterior sin un proceso y mandíbula con el proceso coronoide reducido, los márgenes ventral y oral casi paralelos y la sínfisis mandibular profunda forma de la mandíbula.

En el nodo 11, *Heckelichthys vexillifer* se ubica como grupo hermano del clado conformado por *Heckelichthys* especie nueva A y *Heckelichthys 'vallecillo'*, la cercana relación del *Heckelichthys* especie nueva A con estas especies es congruente con los resultados obtenidos en el análisis morfológico. La posición de la articulación de la mandíbula con el cráneo a la altura del etmopalatino o etmoide lateral es una condición única que sólo se presenta en *Heckelichthys* (Cavin *et al.*, 2012). Asimismo, la presencia de un preopérculo con el brazo ventral tres veces más largo que el brazo dorsal, y con el borde posterior del brazo ventral alargado, que llega hasta el nivel del borde posterior del opérculo, es un carácter autapomórfico que permite proponer una nueva especie del género *Heckelichthys*.

El Género nuevo especie nueva A se ubica dentro del clado que comprende el resto de los Ichthyodectiformes, los cuales se encuentran en una politomía. Las relaciones entre *Unamichthys espinosai*, *Ghrisichthys bardacki* y *Cooyo australis* no están resueltas, a pesar de que Cavin *et al.* (2012) propone a *Cooyo* y *Unamichthys* como grupos hermanos y a *Ghrisichthys* lo incluye en la familia Ichthyodectidae, junto con *Xiphactinus* e *Ichthyodectes*. El Género nuevo especie nueva A, se ubica en la familia Cladocyclidae como un taxón basal, que es grupo hermano de *Chirocentrites coroninii*, *Eubiodectes libanicus*, *Gillicus serridens*, *Cladocyclus gardneri* y *Chiromystus mawsoni*, por tener el margen oral de la maxila de forma sinusoidal, los dientes del dentario de tamaño irregular y el canal sensorial mandibular por encima de un surco orientado ventralmente.

En 1991 Maisey propuso la existencia de la familia Cladocyclidae, en la cual incluyó a *Chirocentrites coroninii*, *Cladocyclus gardneri* y *Chiromystus mawsoni* (Figura 16), en el análisis, la familia se sostiene por presentar la cresta supraoccipital grande, extendida más allá de la región occipital. Asimismo, Taverne (2010) reconoció a la familia, conformada por

tres especies *Cladocycclus gardneri*, *Chiromystus mawsoni* y *Grisichthys bardacki*. Cavin *et al.* (2012) adicionaron a *Eubiodectes libanicus* en la familia por la presencia de una cresta supraoccipital larga y extendida más allá de la región occipital. En este análisis, además queda incluida la especie *Gillicus serridens* en Cladocyclidae, debido a que comparte con los cladocíclicos la presencia de la cresta supraoccipital extendida más allá de la región occipital.

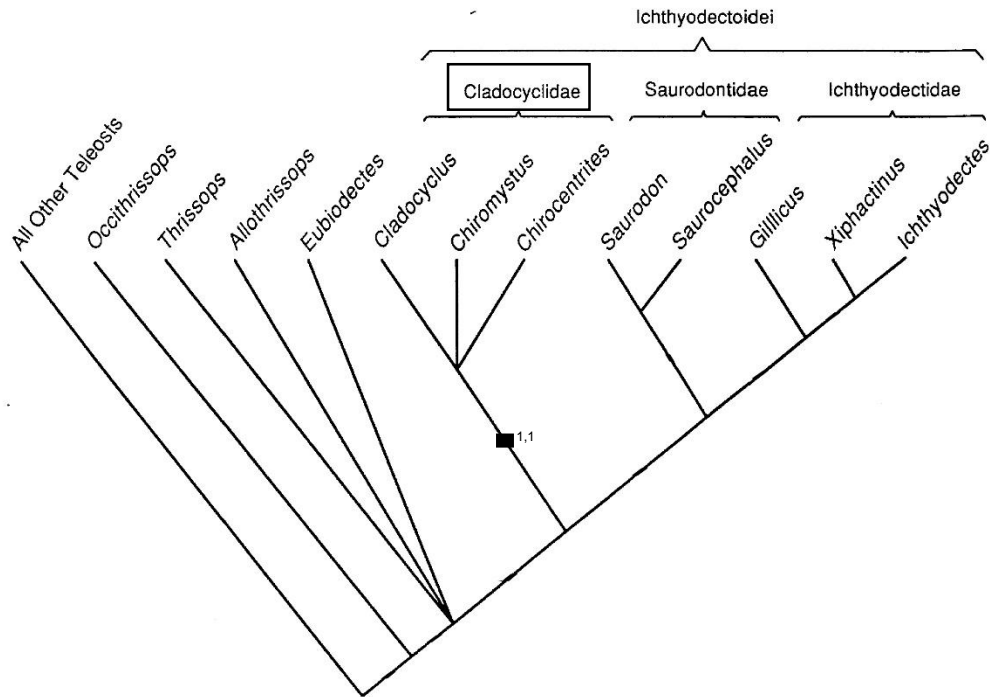


Figura 16. Hipótesis filogenética de las relaciones entre los Ichthyodectiformes propuesta por Maisey (1991), donde se propone la existencia de la familia Cladocyclidae (Modificado de Maisey, 1991).

El clado más derivado del árbol obtenido, incluye a las especies *Gillicus arcuatus*, *Vallecillichthys multivertebratum*, *Prosaurodon pygmaeus*, *Saurocephalus lanciformis* y a las especies del genero *Saurodon*, dichos ictiodectiformes han sido reconocidos dentro de la familia Saurodontidae en análisis previos, como un grupo monofilético, unido principalmente por la presencia de un predentario (Stewart, 1999; Cavin *et al.*, 2012; Berrell *et al.*, 2014); de igual manera, en este análisis es posible reconocer el agrupamiento de los saurodóntidos, y su vez, su posición más derivada dentro del grupo.

## IMPLICACIONES PALEOGEOGRÁFICAS

Los ictiodentiformes marinos presentan una señal paleogeográfica importante relacionada con el rompimiento de Pangea, en particular las especies cretácicas (Cavin, 2008). La información paleogeográfica de las especies Jurásicas es pobre (Schaeffer & Patterson, 1984) debido a que los registros de los ictiodectiformes de ese periodo son relativamente escasos y a que sus relaciones filogenéticas no han sido establecidas claramente, tal es el caso de *Thrissops* y *Mesoclupea*, especies de finales del Jurásico provenientes de localidades de Europa y China respectivamente (Cavin *et al.*, 2012).

Consecuentemente, la información paleogeográfica que arrojan las especies de mediados y finales del Cretácico es más clara; con base en su filogenia, Cavin y colaboradores (2013) sugieren una radiación del grupo representada por dos linajes marinos, el primero formado por las especies hermanas *Heckelichthys vexillifer* y *Heckelichthys* ‘vallecillo’ de mediados del Cretácico, las cuales se distribuyeron en la parte central del mar de Tetis (Italia y Marruecos) y la zona norte de México respectivamente. La ocurrencia de ambas especies de *Heckelichthys* es explicada por un evento vicariante entre los dos lados de lo que empezaba a ser el Atlántico central, es probable que *Heckelichthys* especie nueva A del centro de México haya formado parte de este evento, debido a la afinidad filogenética que presenta con dichas especies, y a que muestra una edad y paleodistribución latitudinal semejante. El segundo linaje de Ichthyodectiformes está conformado por los géneros *Cooyo* (Australia) y *Unamichthys* (México) del Albiano. Asimismo, los cladocíclidos muestran un patrón paleogeográfico relacionado con su afinidad filogenética, la mayoría de ellos presentan una distribución a lo largo del margen noroeste de Gondwana durante el Cretácico Inferior y la parte inicial del Cretácico Superior; por lo cual, es posible sugerir que el registro del cladocíclido de la Cantera Muhi es congruente con este patrón paleogeográfico y filogenético.

## CONCLUSIONES

- El estudio taxonómico y sistemático de los peces fósiles provenientes de la Cantera Muhi evaluados en este estudio permitió reconocerlos dentro del orden Ichthyodectiformes y suborden Ichthyodectoidei.
- Este estudio sugiere la presencia de un nuevo género y nueva especie de ictiodectiforme que muestra afinidades filogenéticas y morfológicas con las especies de la familia Cladocyclidae, que se sostiene como un taxón basal del grupo. Asimismo, permite identificar una nueva especie del género *Heckelichthys* estrechamente relacionada con *Heckelichthys* 'vallecillo' de México, y considerada hasta el momento como el registro más antiguo del género en el mundo.
- Finalmente, este estudio permite ampliar el conocimiento acerca de la diversidad y distribución geográfica de los Ichthyodectiformes en el mundo y en México.

## LITERATURA CITADA

- Alvarado-Ortega, J. 2004. Description and relationships of a new ichthyodectiform fish from the Tlayúa Formation (Early Cretaceous: Albian), Puebla, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:802–813.
- Alvarado-Ortega, J. A., Blanco-Piñon, y H. Porras-Múzquiz. 2006a. Primer registro de Saurodon (Teleostei: Ichthyodectiformes) en México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 23:107-112.
- Alvarado-Ortega J., L. M. Garibay-Romero, A. Blanco-Piñón, G. González-Barba, F. J. Vega-Vera, y E. Centeno-García. 2006b. Los peces fósiles de la Formación Mexcala (Cretácico Superior) en el Estado de Guerrero, México. *Revista Brasileira de Paleontología* 9:261-272.
- Alvarado-Ortega J, P. M. Brito. 2010. A new Ichthyodectiform (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, North-East Brazil. *Palaeontology* 53:297-306.
- Arratia G. 1984. Some osteological features of *Varasichthys ariasi* ARRATIA (Pisces, Teleostei) from the Late Jurassic of Chile. *Palaontologische Zeitschrift* 58:149-163.
- Agassiz, L. 1833. *Recherches sur les Poissons Fossiles*. Neuchatel et Soleure, 1420 pp.
- Arambourg, C. 1954. Les poissons Crétacés du lebel Tselfat. *Same* 118:1-188, 20 pl.,
- Arratia, G. 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica* 7:5-168.
- Arratia, G. 2000. Remarkable teleostean fishes from the late Jurassic of southern Germany and their phylogenetic relationships. *Mitt. Mus. Nat. Kd. Bert. Geowiss. Reihe.* 3:137-179.
- Arratia, G., R. A. Scasso, y W. Kiessling. 2004. Late Jurassic fishes from Longing Gap, Antarctic Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:41–51.
- Arratia, G., y H. P. Schultze. 1992. Reevaluation of the Caudal Skeleton of Certain Actinopterygian Fishes: 111. Salmonidae. Homologization of Caudal Skeletal Structures. *Journal of Morphology* 214:187–249.
- Arratia, G. 2013. Morphology, taxonomy, and phylogeny of Triassic pholidophorid fishes (Actinopterygii, Teleostei). *Journal of Vertebrate Paleontology* 13(33):1-138.

- Bardack, D. 1965. Anatomy and evolution of chirocentrid fishes. University of Kansas Paleontological Contributions 10:1–88.
- Bardack, D., y G. Sprinkle. 1969. Morphology and relationships of saurocephalid fishes. Fieldiana Geology 16:297–340.
- Berg, L. S. 1940. Classification of Fishes both Recent and Fossil (English and Russian). Edwards, Publisher, Inc., Ann Arbor, Michigan, 307 pp.
- Berrell, R.W., J. Alvarado-Ortega, Y. Yabumoto, y S. W. Salisbury. 2014. The first record of the ichthyodectiform fish *Cladocyclus* from eastern Gondwana: A new species from the Lower Cretaceous of Queensland, Australia. Acta Palaeontologica Polonica 59:903–920.
- Blanco, A., y L. Cavin. 2003. New Teleostei from the agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico). Comptes Rendus Palevol 2:299-306.
- Blanco-Piñón, A., H. Porras, F. Vega-Vera, K. A. González-Rodríguez, y J. Alvarado-Ortega. 2004. IX Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Libro de resúmenes, 23 p.
- Blanco-Piñón, A., y J. Alvarado-Ortega. 2007. Review of *Vallecillichthys multivertebratum* (Teleostei: Ichthyodectiformes), a Late Cretaceous (Early Turonian) Bulldog fish from Northeastern Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 24:450-466.
- Bravo-Cuevas, V.M., K. A. González-Rodríguez, R. E. Baños-Rodríguez, y C. Hernández-Guerrero. 2012. The Muhi Quarry: A fossil-Lagerstätte from the Mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Hidalgo, Central Mexico; pp. 107-122 in Ö. Elitok (ed.), Stratigraphic Analysis of Layered Deposits. In Tech, Croacia, Europa.
- Bronn, H. 1830. Über zwei fossile Fischarten: *Cyprinus coryphaenoides* und *Tetragonolepis semicintus* aus dem Gryphitenkalke bei Donaueschingen. Jb. Miner. Geogn. Geol. Petrefact. 1:14-30.
- Cavin, L. 1997. Nouveaux Teleostei du gisement Turonien inf´erieur de Goulmima (Maroc). Comptes Rendus del'Acad´emie des Sciences, Paris 325:719–724.
- Cavin, L. 2008. Palaeobiogeography of Cretaceous Bony Fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii); pp. 165–183 in L. Cavin, A. Longbottom y M. Richter (eds.), Fishes and the breakup of Pangaea. Geological Society of London, Special Publication.



- Cavin, L., P. Forey, y S. Giersch. 2013. Osteology of *Eubiodectes libanicus* (Pictet & Humbert, 1866) and some other ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications. *Journal of Systematics Paleontology* 1-63.
- Cope, E. D. 1870. On the Saurodontidae: American Philosophical Society, Proceedings 11: 529-538.
- Cope, E. D. 1871a. On the fossil reptiles and fishes of the Cretaceous rocks of Kansas, US. Geological Survey Wyoming, 4<sup>th</sup> Annual Report 12:52-55.
- Cope, E. D. 1871b. On two extinct forms of Physostomi of the Neotropical region. Proceedings of the American Philosophical Society 12:52-55.
- Cope, E. D. 1875. The vertebrata of the Cretaceous formations of the west. Report. US Geological Survey Territories 2:1-303.
- Cope, E. D. 1885. A contribution of the Vertebrate Paleontology of Brazil. Proceedings of the American Philosophical Society 17:176-181.
- Crook, A. R. 1892. Über einige fossile Knochenfische aus der mittlern Kreide von Kansas. *Paleontographica* 39:107-124.
- Feldmann, R., F. Vega, L. Martínez-López, K. González-Rodríguez, O. González-León, y M. Fernández-Barajas. 2007. Crustacea from the Muhi Quarry (Albian-Cenomanian), and a review of Aptian Mecochiridae (Astacidea) from Mexico. *Annals of Carnegie Museum* 76:135-144.
- Felix, J. 1891. Versteinerungen aus der mexicanischen Jura und Kreide Formation. *Paleontographica* 37:140-194.
- Fielitz, C., y K. A. González-Rodríguez. 2008. A new species of *Ichthyotringa* from the El Doctor Formation (Cretaceous), Hidalgo, Mexico; pp. 373-388 in G. Arratia, H. P. Schultze, M. V. H. Wilson (eds.), *Mesozoic Fishes 4-Homology and Phylogeny*: München, Germany, Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Fielitz, C., y K. A. González-Rodríguez. 2010. A new species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Cretaceous (Albian to Cenomanian) of Zimapán, Hidalgo, México. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1343-1351.
- Fitch, W. M. 1971. Towards defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic zoology* 20:406-16.

- Forey, P. L. 1973. A revision of the elopiform fishes, fossil and Recent. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Series, Supplement 10*:1–222
- Goloboff P., J. Farris, y K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics 24*:1–13.
- González-Rodríguez, K.A., y V.M. Bravo-Cuevas. 2005. Potencial fosilífero de la Cantera Muhi (Formación El Doctor: Albiano-Cenomaniano) de la región de Zimapán, Estado de Hidalgo. *Paleos Antiguo 1*:27-42.
- González-Rodríguez, K. y C. Fielitz. 2008. A new species of acanthomorph fish from the Upper Cretaceous Muhi Quarry, Hidalgo, Central México; pp. 399-41 in G. Arratia, H. P. Schultze, M. V. H. Wilson (eds.), *Mesozoic Fishes 4 Systematics, Homology, and Nomenclature*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Alemania.
- González-Rodríguez, K. A., y C. Fielitz. 2009, Los peces fósiles, pp. 65-77 en K. A. González-Rodríguez, C. Cuevas-Cardona, J. M. Castillo-Cerón (eds.), *Los fósiles del estado de Hidalgo*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México.
- González-Rodríguez, K., H. P. Schultze, y G. Arratia. 2013. Miniature armored teleosts from the Albian-Cenomanian (Cretaceous) of Mexico; pp. 457-487 in G. Arratia, H. P. Schultze, M. V. H. Wilson (eds.). *Mesozoic Fishes 5 Global Diversity and Evolution*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Alemania.
- Grande, L., and W. E. Bemis. 1998. *A Comprehensive Phylogenetic Study of Amiid Fishes (Amiidae) Based on Comparative Skeletal Anatomy, An Empirical Search for Interconnected Patterns of Natural History*. Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 4, 690 pp.
- Harlan, R. 1824. On a new fossil of genus of the order Enalio Sauri (of Conybeare), Philadelphia. *Journal of Academy of Natural Science 3*: 331-337.
- Hay, O. P. 1898. Notes on species of *Ichthyodectes*, including the new species *I. cruentus*, and on the related and here in established genus *Gillicus*, *American Journal of Science 6*:225- 232.
- Hay, O. P. 1903. On a collection of upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with descriptions of four new genera and nineteen new species: *Bulletin of the American Museum of Natural History 19*:395–451.

- Hays, I. 1830. Description of a fragment of the head of a new fossil animal, discovered in a marl pit, near Moorestown, New Jersey. Transactions of the American Philosophical Society 3:471-477.
- Heckel, J. J. 1849. Abhadlung über eine neue fossile Fischgattung, Chirocentrites, und die ersten Überraeste eines Siluroiden aus der Vorwelt: Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, mathematisch–naturwissenschaftliche Klasse. Sitzungsberichte 2:16–19.
- Heckel, J. 1850. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Oesterreichs Abhandlungen I. Denkschriften des Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch–Naturwissenschaftliche Klasse 1:201-242 + 7 pls.
- Heckel J. J. 1856. Beitr ge zur Kenntnis der fossilen Fische sterreichs. 2. Abhandlung., [Wien], [K.K. Hof- und Staatsdruckerei, Akademie der Wissenschaften, Vienna. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Denkschriften, Bd. 11, 1 Abth.
- Jordan, D. S. 1910. Description of a collection of fossil fishes from the bituminous shale at Riacho Doce, State of Alagoas, Brazil. Annals of Carnegie Museum 7:23-34, pls. 11-12.
- Lagler K., J. Bardach, R. Miller, y D. R. May. 1984. Ictiología. AGT Editor, S. A., México, 469 pp.
- Lees, T., y A. Bartholomai. 1987. Study of a Lower Cretaceous actinopterygian (Class Pisces) *Cooyoo australis* from Queensland, Australia. Memoirs of the Queensland Museum 25:177–192.
- Leidy, J. 1870. Remarks oc ichthyodorulites and on certain fossil Mammalia. Proceeding of Academy on Natural Science 22:12-13.
- Lesueur, C. A. 1818. Descriptions of several new species of North American fishes. Journal of Academy of Natural Sciences 1:359-368.
- Linnaeus, C. 1766. Systema Naturae, Editio Duodecima, Reformata, Impensis, Direct Laurentii Salvii, Holmiae 1:1-532.
- Loomis, F. B. 1900. Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid, und Knochen Fische aus der Kreide Formation von Kansas. Palaentolographica 46:213-284.
- Maisey, J.G. 1991. Santana Fossils: an Illustrated Atlas. Tropical Fish Hobbyist Publications, Neptune City, 459 pp.

- Maisey J. G. 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* 21:281–314.
- Maldonado-Koerdell, M. 1956. Peces fósiles de México III. Nota preliminar sobre peces del Turoniano superior de Xilitla, San Luis Potosí, México. *Ciencia* 16: 31-36.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. JohnWiley & Sons, New York, USA, 601pp.
- Nybelin, O. 1958. Über die angebliche viviparität bei *Thrissops formosus* Agassiz. *Arkiv för Zoologi* 11:447–455.
- Nybelin, O. 1964. Versuch einer taxonomischen Revision der Jurassischen Fischgattung *Thrissops* Agassiz: Meddeland Från Göteborgs. *Musei Zoologica Avdeling* 135:1–44.
- Nybelin, O. 1971. On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other teleostean fishes. *Acta Regiae Societatis scientiarum et litterarum Gothoburgensis. Zoologica* 7: 1-52.
- Newton, E. T. 1878. Remarks on *Saurocephalus*, and on the species which have been referred to this genus. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*. 34:786-796.
- Ovalles-Damián, E., J. Alvarado-Ortega, y A. Blanco-Piñón. 2006. Los peces fósiles del Cretácico inferior de Ocozocuautila, Chiapas. *Memorias del X Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, México*.
- Patterson, C., y D. E. Rosen. 1977. Review of ichthyodectiforms and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158:83-172.
- Pictet, F. J., y A. Humbert. 1866. *Nouvelles recherches sur les poissons fossiles du Mont Liban*. Georg, Geneva, 114 pp.
- Regan, C. T. 1909. A revision of the fishes of the genus *Elops*. *Annals and Magazine of Natural History* 3:37-40.
- Saint-Seine, P. 1949. Les poissons des calcaires Litographiques de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives du Muséum d'Historie Naturelle de Lyon* 2:1-357.
- Schaeffer, B., y C. Patterson. 1984. Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic fish distribution. *American Museum Novitates* 2796: 1–86.
- Schultze, H. P. 2008. Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians; pp. 23-48 in G. Arratia, H. P. Schultze, M. V. H. Wilson (eds.), *Mesozoic Fishes 4, Homology and Phylogeny*, by Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.

- Schultze, H. P., y G. Arratia. 1989. The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii, Osteichthyes). *Zoological Journal of Linnean Society of London* 97:189-231.
- Stewart, J. D. 1999. A new genus of Saurodontidae (Teleostei: Ichthyodectiformes) from Upper Cretaceous rocks of the Western Interior of North America; pp. 335-360 in G. Arratia, H. P. Schultze (eds), *Mesozoic fishes, Systematics and Fossil Record*, verlag Dr. Friedrich Pfiel, Alemania.
- Taverne, L. 1986. Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* du Crétacé supérieur de la Méso-gée Eurafrique. Considérations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, Poissons Téléostéens du Jurassique et du Crétacé. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 116:33–54.
- Taverne, L. 2008. Considerations about the Late Cretaceous genus *Chirocentrites* and erection of the new genus *Heckelichthys* (Teleostei, Ichthyodectiformes) - A new visit inside the ichthyodectid phylogeny. *Bulletin de l'institut royal des sciences naturelles de Belgique* 78:209-228.
- Taverne, L. 2010. Les Ichthyodectidae (Teleostei, Ichthyodectiformes) des schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur) de Guinée Equatoriale et du Gabon. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique* 80:15–143.
- Taverne, L., y P. Bronzi. 1999, Les poissons Crétacés de Nardò. 9°. Note complémentaire sur le saurodontinae (Teleostei, Ichthyodectiformes): *Saurodon elongatus*, sp. nov.: Verona. Museo Civico di Storia Naturale, Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca 8:105–116.
- Taverne, L., y B. Chanet. 2000. *Faugichthys loryi* n. gen., n. sp. (Teleostei, Ichthyodectiformes) de l'Albien terminal (Crétacé inférieur marin) du vallon de la Fauge (Isère, France) et considérations sur la phylogénie des Ichthyodectidae: *Geodiversitas* 22:23–34.
- Villaseñor, A. B., L. E. Silva-Martínez, F. Olóriz, A. Blanco-Piñon, y J. Alvarado-Ortega 2006. Nuevo registro de peces Jurásicos en México. *Memorias del X Congreso Nacional de Paleontología Sociedad Mexicana de Paleontología*.

- Woodward, A. S. 1894. On some fish remains of the genera *Portheus* and *Cladocyclus* from the Rolling Downs Formation of Queensland. *Annals and Magazine of Natural History* 14: 444–447.
- Woodward, A. S. 1901. Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History). *British Museum (Nat. History)*, London, 4, (39), 544, 18 pl., 45 fig.
- Woodward, A. 1919. The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations, Part 3: *Palaeontographical Society of London, Monographs*, p. 105 – 148 + pls 21 – 26.

**ANEXO 1. Ejemplares de ictiodectiformes presentes en la Cantera Muhi. Continua**

<b>No.</b>	<b>Orden</b>	<b>Taxón</b>	<b>Número de Catálogo</b>	<b>Morfología</b>	<b>Observaciones</b>
1	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-3162	Cráneo, columna vertebral completa, aleta caudal	
2	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-705	Cráneo, columna vertebral completa (la mayor parte de ella solo es la impresión), Impresión de la aleta caudal	Una posible regurgitación cerca del fósil de pez
3	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-632	Parte posterior de la columna vertebral, aleta caudal, algunos radios de la aleta dorsal,	Preservado sobre una capa del pedernal
4	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-3085	Tres cuartos de la columna vertebral, parte de la aleta caudal, algunos radios de la aleta dorsal	Es una capa muy delgada desprendida del resto de la roca.
5	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-4272	Cráneo, (quizás incompleto)	
6	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-2816	Parte posterior de la columna vertebral, parte de la aleta caudal, algunos radios de la aleta dorsal	
7	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-3068	Parte posterior de la columna vertebral, aleta caudal	Solo la impresión
8	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-2946	Cráneo, aletas pectorales, y columna vertebral casi completa	

	<b>Orden</b>	<b>Taxón</b>	<b>Número de Catálogo</b>	<b>Morfología</b>	<b>Observaciones</b>
9	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-3196	Parte posterior de la columna vertebral, aleta caudal	La laja esta gruesa
10	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-2945	Columna vertebral completa	Es solo la impresión
11	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-874	Parte de columna vertebral	
12	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-655	Columna vertebral completa, aletas pectorales, aletas pélvicas, aleta dorsal, algunos radios de al aleta anal y aleta caudal	
13	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-3160	Cráneo, columna vertebral, aletas pectorales, algunos radios de la aleta dorsal, y escamas	
15	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-2877	Cráneo, columna vertebral incompleta y aletas pectorales	
16	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-3161	Cráneo, columna vertebral e impresión de la aleta pectoral	
17	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-4244	Cráneo, columna vertebral casi completa, aletas pectorales, aleta caudal	
18	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-4437	Cráneo, columna vertebral, escamas, aletas perctorales, pélvicas, algunos radios de la aleta dorsal, y aleta anal rota	Holotipo
19	Ichthyodectiformes	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A	UAHMP-1472	Parte posterior de la columna vertebral	



	<b>Orden</b>	<b>Taxón</b>	<b>Número de Catálogo</b>	<b>Morfología</b>	<b>Observaciones</b>
20	Ichthyodectiformes	Género nuevo y especie nueva A	UAHMP-3604	Cráneo, parte de la columna vertebral, aletas pectorales	Presenta un pez juvenil como presa
21	Ichthyodectiformes	Género nuevo y especie nueva A	UAHMP-1255	Cráneo, parte de la columna vertebral	

**ANEXO 2. Tablas de datos biométricos**

**Tabla 1. Datos merísticos de los ejemplares pertenecientes al gen. nov. y sp. nov. A presente en la cantera Muhi. Las mediciones están expresadas en milímetros.**

<b>CARACTERÍSTICA BIOMÉTRICA</b>	<b>Nuevo género y especie nueva A</b>	
	<b>UAHMP-3604</b>	<b>UAHMP-1255</b>
<b>Longitud estándar</b>	-	-
<b>Altura máxima del cuerpo</b>	-	-
<b>Altura mínima o del pedúnculo caudal</b>	-	-
<b>Longitud preventral</b>	-	-
<b>Longitud preanal</b>	-	-
<b>Longitud predorsal</b>	-	-
<b>Longitud de la cabeza</b>	54	84
<b>Altura de la cabeza</b>	42	75-80
<b>Longitud postorbital</b>	26	40
<b>Longitud preorbital</b>	15	18
<b>Diámetro del ojo</b>	15	32

Tabla 2. Datos merísticos de los ejemplares pertenecientes al *Heckelichthys* sp. nov. A presente en la Cantera Muhi.  
Las mediciones están expresadas en milímetros. Continua

<b>CARACTERÍSTICA BIOMÉTRICA</b>	<b><i>Heckelichthys</i> sp. nov. A</b>			
	UAHMP-3160	UAHMP-655	UAHMP-4437	UAHMP-632
<b>Longitud estándar</b>	236	-	-	-
<b>Altura máxima del cuerpo</b>	40	25	40	-
<b>Altura mínima o del pedúnculo caudal</b>	13	9	-	6-7
<b>Longitud preventral</b>	-	-	156	-
<b>Longitud preanal</b>	191	-	188	-
<b>Longitud predorsal</b>	156	-	162	-
<b>Longitud de la cabeza</b>	39	-	44	-
<b>Altura de la cabeza</b>	33	-	24	-
<b>Longitud postorbital</b>	19	-	18	-
<b>Longitud preorbital</b>	10	-	12	-
<b>Diámetro del ojo</b>	10	-	10	-

<b>CARACTERÍSTICA BIOMÉTRICA</b>	<b><i>Heckelichthys</i> sp. nov. A</b>			
	UAHMP-2201	UAHMP-2816	UAHMP-2877	UAHMP-3161
<b>Longitud estándar</b>	-	-	-	-
<b>Altura máxima del cuerpo</b>	-	-	-	-
<b>Altura mínima o del pedúnculo caudal</b>	-	4	-	-
<b>Longitud preventral</b>	-	-	-	-
<b>Longitud preanal</b>	-	-	-	-
<b>Longitud predorsal</b>	-	-	-	-
<b>Longitud de la cabeza</b>	-	-	-	-
<b>Altura de la cabeza</b>	-	-	-	-
<b>Longitud postorbital</b>	-	-	-	-
<b>Longitud preorbital</b>	-	-	-	-
<b>Diámetro del ojo</b>	-	-	-	-

<b>CARACTERÍSTICA BIOMÉTRICA</b>	<b><i>Heckelichthys</i> sp. nov. A</b>			
	UAHMP-3085	UAHMP-3162	UAHMP-705	UAHMP-4235
<b>Longitud estándar</b>	-	145	200	186
<b>Altura máxima del cuerpo</b>	-	-	30	30
<b>Altura mínima o del pedúnculo caudal</b>	4	-	5-6	7
<b>Longitud preventral</b>	-	-	135	105
<b>Longitud preanal</b>	-	-	-	-
<b>Longitud predorsal</b>	-	-	-	134
<b>Longitud de la cabeza</b>	-	28	40-41	33
<b>Altura de la cabeza*</b>	-	-	25-26	22
<b>Longitud postorbital</b>	-	11	-	-
<b>Longitud preorbital</b>	-	10	-	-
<b>Diámetro del ojo</b>	-	8	-	-

\* La altura de la cabeza se midió del borde dorso-posterior del frontal al borde ventral del preopérculo

**Tabla 3. Número de vértebras y radios de las aletas de los ejemplares pertenecientes al Gen. nov. y sp. nov. A presente en la Cantera Muhi. El número entre paréntesis se refiere a los pterigióforos observados en las aletas dorsal y anal**

<b><i>CARACTERÍSTICA BIOMÉTRICA</i></b>	<b>Nuevo género y especie nueva A</b>	
	<b>UAHMP-3604</b>	<b>UAHMP-1255</b>
<b>Número de radios de la aleta dorsal</b>		
<b>Número vertebral por encima del cual se origina la aleta dorsal</b>	-	
<b>Número de radios de la aleta pectoral</b>		
<b>Número de radios de la aleta pélvica</b>	10-14	
<b>Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta pélvica</b>	-	
<b>Número de radios de la aleta anal</b>		
<b>Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta anal</b>	-	
<b>Número de radios de la aleta caudal</b>		
<b>Número de vértebras abdominales</b>	-	
<b>Número de vértebras caudales</b>	Se observan 6	
<b>Número de vértebras totales</b>		

Tabla 4. Número de vértebras y radios de las aletas de los ejemplares pertenecientes a *Heckelichthys* sp. nov. A presente en la Cantera Muhi. El número entre paréntesis se refiere a los pterigióforos observados en las aletas dorsal y anal. Continúa

PARTE ESQUELÉTICA	EJEMPLARES			
	<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A			
	UAHMP-1216	UAHMP-3160	UAHMP-655	UAHMP-4437
Número de radios de la aleta dorsal	14	5-6	10	8 (15)
Número vertebral por encima del cual se origina la aleta dorsal	-	40	37	42
Número de radios de la aleta pectoral	-	9	9	9
Número de radios de la aleta pélvica	-	-	7	7
Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta pélvica	-	-	31	35
Número de radios de la aleta anal	-	-	12-15	7
Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta anal	-	-	38	40
Número de radios de la aleta caudal	-	-	28	-
Número de vértebras abdominales	-	34	36	36
Número de vértebras caudales	24	26	23	12
Número de vértebras totales	24	60	59	48

PARTE ESQUELÉTICA	EJEMPLARES			
	<i>Heckelichthys sp. nov. A</i>			
	UAHMP-3161	UAHMP-4244	UAHMP-1472	UAHMP-3162
Número de radios de la aleta dorsal	-	-	-	-
Número vertebral por encima del cual se origina la aleta dorsal	-	-	-	-
Número de radios de la aleta pectoral	-	10	-	-
Número de radios de la aleta pélvica	-	-	-	-
Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta pélvica	-	-	7	-
Número de radios de la aleta anal	-	-	-	-
Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta anal	-	-	-	-
Número de radios de la aleta caudal	-	12	13-14	10
Número de vértebras abdominales	-	-	-	-
Número de vértebras caudales	-	22	-	-
Número de vértebras total	54-56	22	-	56-58



PARTE ESQUELÉTICA	EJEMPLARES			
	<i>Heckelichthys sp. nov. A</i>			
	UAHMP-705	UAHMP-632	UAHMP-3085	UAHMP-4272
Número de radios de la aleta dorsal	-		10	-
Número vertebral por encima del cual se origina la aleta dorsal	-		-	-
Número de radios de la aleta pectoral	10		-	-
Número de radios de la aleta pélvica	7-8		-	-
Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta pélvica	-		-	-
Número de radios de la aleta anal	-		-	-
Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta anal	-		-	-
Número de radios de la aleta caudal	-	13-14	13	-
Número de vértebras abdominales	36		15	-
Número de vértebras caudales	25	23	25	-
Número de vértebras total	61	23	40	-

PARTE ESQUELÉTICA	EJEMPLARES			
	<i>Heckelichthys sp. nov. A</i>			
	UAHMP-2816	UAHMP-2201	UAHMP-2964	UAHMP-4235
Número de radios de la aleta dorsal	7 (4)			11(3)
Número vertebral por encima del cual se origina la aleta dorsal	-			
Número de radios de la aleta pectoral	-			7
Número de radios de la aleta pélvica	-	7		7
Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta pélvica	-			
Número de radios de la aleta anal	(15)			
Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta anal	-			
Número de radios de la aleta caudal	18			11
Número de vértebras abdominales	-			
Número de vértebras caudales	-		24	
Número de vértebras totales	-		24	

<b>PARTE ESQUELÉTICA</b>	<b>EJEMPLARES</b>		
	<i>Heckelichthys sp. nov. A</i>		
	UAHMP-2945	UAHMP-874	UAHMP-2946
<b>Número de radios de la aleta dorsal</b>	-	3	
<b>Número vertebral por encima del cual se origina la aleta dorsal</b>	-		
<b>Número de radios de la aleta pectoral</b>	10		10
<b>Número de radios de la aleta pélvica</b>	-	5	
<b>Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta pélvica</b>	-		
<b>Número de radios de la aleta anal</b>	-		
<b>Número vertebral por debajo del cual se origina la aleta anal</b>	-		
<b>Número de radios de la aleta caudal</b>	-		
<b>Número de vértebras abdominales</b>	-		
<b>Número de vértebras caudales</b>	-		
<b>Número de vértebras total</b>	24		

**Tabla 5. Rangos del índice de proporción de la cabeza y su interpretación con relación a la posición de la articulación mandibular. Tomado de Cavin *et al.*, 2012**

<b>RANGOS HPI</b>	<b>POSICIÓN DE LA ARTICULACIÓN MANDIBULAR</b>
<b>hpi&gt;0.8</b>	La posición de la articulación de la mandíbula con el cráneo se ubica en la mitad posterior de la órbita o posterior a la órbita.
<b>0.4&lt;hpi&lt;0.7</b>	La posición de la articulación de la mandíbula con el cráneo se ubica en la mitad anterior de la órbita o justo anterior a la órbita.
<b>hpi&lt;0.2</b>	La posición de la articulación de la mandíbula con el cráneo se ubica a la altura del etmoide latera o del etmopalatino.

**Tabla 6. Índice de proporción de la cabeza de los ejemplares pertenecientes al gen. nov. y sp. nov. A. Las medidas están expresadas en milímetros.**

<b>Ejemplar</b>	<b>Longitud A-C</b>	<b>Longitud B-C</b>	<b>hpi= AC/BC</b>
<b>UAHMP-1255</b>	30	30	1
<b>UAHMP-3604</b>	22	19	1.15

**Tabla 7. Índice de proporción de la cabeza de los ejemplares pertenecientes al *Heckelichthys* sp. nov. A. Las medidas están expresadas en milímetros.**

<b>Ejemplar</b>	<b>Longitud A-C</b>	<b>Longitud B-C</b>	<b>hpi= AC/BC</b>	<b>Posición de la mandíbula</b>
<b>UAHMP-4437</b>	13	20	0.65	Justo anterior a la órbita
<b>UAHMP-3160</b>	8	19	0.42	Justo anterior a la órbita
<b>UAHMP-3161</b>	5	12	0.41	Mitad anterior de la órbita

**Tabla 8. Tamaño del primer radio de la aleta pectoral con respecto al tamaño del segundo radio de los dos taxa de ictiodectiformes presentes en la Cantera Muhi.**

<b>Ejemplar</b>	<b>Anchura del primero radio</b>	<b>Anchura del segundo radio</b>	<b>Tamaño del primer radio</b>
<b>UAHMP-3604 (gen. nov. y sp. nov. A)</b>	3	2	Menos de 2 veces la anchura del segundo radio
<b>UAHMP-3160 (<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A)</b>	2	1	Menos de 2 veces la anchura del segundo radio
<b>UAHMP-655 (<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A)</b>	1.5	1	Menos de 2 veces la anchura del segundo radio
<b>UAHMP-2946 (<i>Heckelichthys</i> sp. nov. A)</b>	3	1	Más de 2.5 veces la anchura del segundo radio

**Tabla 10. Proporciones de la cabeza de *Heckelichthys* especie nueva A y de las especies de *Heckelichthys*. Datos tomados de los dibujos de *H. vexillifer*, *H. microdon* (Taverne, 2008) y *H. 'vallecillo'* (Giersh, 2014). Los valores están expresado en %.**

	<i>Heckelichthys</i> especie nueva A (UAHMP-4437)	<i>Heckelichthys</i> <i>vexillifer</i>	<i>Heckelichthys</i> 'vallecillo'	<i>Heckelichthys</i> <i>microdon</i>
<b>Longitud postorbital</b>	40	45	46	45
<b>Longitud preorbital</b>	35	26	27	26
<b>Diámetro del ojo</b>	25	23	26	23
<b>Altura de cabeza</b>	64	63	64	58

**Tabla 9. Proporciones de la cabeza del Género nuevo especie nueva A y de los cladocíclidos. Datos tomados de los dibujos de *Cladocyclus* (Maisey, 1999) *Chirocentrites* Taverne 2008 *Eubiodectes* Cavin 2013. Los valores están expresado en %**

	Género nuevo especie nueva A	<i>Eubiodectes libanicus</i>	<i>Chirocentrites coroninii</i>	<i>Cladocyclus gardneri</i>
<b>Longitud postorbital</b>	50	51	51	59
<b>Longitud preorbital</b>	27	26	22.7	15.4
<b>Diámetro del ojo</b>	27	26	24	26

### ANEXO 3. Material fósil de comparación

**Tabla 1. FIELD MUSEUM OF NATURAL HISTORY (FMNH)**

No.	Taxón	Número de identificación	Morfología	Formación	Localidad	Época	Edad
1	<i>Allothrissops mesogaster</i>	UC2021	Ejemplar completo	Lithographic Is.	Kelheim, Bavaria	Jurásico Superior	
2	<i>Cladocyclus gardneri</i>	PF9609	Pez completo, una sola pieza	Formación Santana	Brasil, Noreste de Brasil, Ceara.	Cretácico inferior	
3	<i>Cladocyclus gardneri</i>	PF10799	Pez completo, una sola pieza	Formación Santana	Brasil, Noreste de Brasil, CEARÁ	Cretácico inferior	
4	<i>Cladocyclus gardneri</i>	PF9608	Pez completo, una sola pieza	Formación Santana	Brasil, Noreste de Brasil, CEARÁ	Cretácico inferior	
5	<i>Cladocyclus gardneri</i>	PF10802	Pez incompleto, el cráneo y parte del cuerpo	Formación Santana	Brasil, Noreste de Brasil, CEARÁ, Araripe Basin, at the foot of the Araripe Plateau	Cretácico inferior,	Aptiano Tardío
6	<i>Cladocyclus gardneri</i>	PF10800	Pez completo, una sola pieza, mal preservado	Formación Santana	Brasil, Noreste de Brasil, CEARÁ, Araripe Basin, at	Cretácico inferior,	Aptiano Tardío

					the foot of the Araripe Plateau		
7	<i>Gillicus</i>	P 12836	Neurocráneo, en tercera dimesión	Niobrara	Central Kansas	Cretácico Superior	
8	<i>Gillicus arcuatus</i>	PF 5406	Hueso Palatino	Vermilion River, Boyne Member	Manitoba, Canada	Cretácico Superior	
9	<i>Gillicus arcuatus</i>	PF 5415	Cráneo desarticulado, hueso cuadrado	Niobrara, Smoky Hill Chalk	Logan Condado, Kansas	Cretácico Superior	
10	<i>Gillicus arcuatus</i>	PF 5418	Parte del dentario	Niobrara, Smoky Hill Chalk	Logan Condado, Kansas	Cretácico Superior	Coniciano-Santoniano
11	<i>Gillicus arcuatus</i>	PF 9074	Vertebras caudales y aleta caudal	Pierre, Shale	Condado Niobrara, Wyoming	Cretácico Superior/In ferior	
12	<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	PF 10435	Serie vertebral, se ven escamas	Carlile Shale, Star Granite	Dakota del Sur, Grant County, Near Milbank	Cretácico	



			Punto verde	Company			
				Quarry			
<b>13</b>	<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	PF 10433	Craneo en tercer dimensión	Carlile Shale, Star Granite Company	Dakota del Sur, Grant County, Near Milbank	Cretácico	
			Punto verde	Quarry			
<b>14</b>	<i>Unamichthys espinosai</i>	370	Ejemplar completo	Tlayúa	Tepexi de Rodríguez, Puebla, México	Cretácico Inferior	Albiano medio
<b>15</b>	<i>Unamichthys espinosai</i>	Sin número "C"	Ejemplar casi completo, sin la parte caudal	Tlayúa	Tepexi de Rodríguez, Puebla, México	Cretácico Inferior	Albiano medio
<b>16</b>	<i>Unamichthys espinosai</i>	Sin número	Aleta anal	Tlayúa	Tepexi de Rodríguez, Puebla, México	Cretácico Inferior	Albiano medio
<b>17</b>	<i>Unamichthys espinosai</i>	Sin número	Aleta caudal	Tlayúa	Tepexi de Rodríguez, Puebla, México	Cretácico Inferior	Albiano medio

<b>18</b>	<i>Unamichthys espinosai</i>	Sin número	Mandíbulas	Tlayúa	Tepexi de Rodríguez, Puebla, México	Cretácico Inferior	Albiano medio
<b>19</b>	<i>Ichthyodectes libanicus</i>	PF 3111	Parte posterior del cuerpo, aleta caudal	Hakel, Líbano	Líbano	Cretácico Superior,	Cenomaniano
<b>20</b>	<i>Ichthyodectes prognathus</i>	PF 5394	Mandíbula o Maxila	Vermilion River, Miembro Pembina	Manitoba, Canadá	Cretácico Superior	
<b>21</b>	<i>Saurocephalus lanciformis</i>	P 27412	Dentario, preentario	Mooreville, Selma group	Dallas County, Alabama	Cretácico Superior	
<b>22</b>	<i>Saurocephalus lanciformis</i>	PF 443	Maxila	Mooreville, Selma group	Greene County, Alabama	Cretácico Superior	
<b>23</b>	<i>Xiphactinus audax</i>	P 27528	Dentario	Mooreville, Selma group	Condado de Dallas, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santonian o
<b>24</b>	<i>Xiphactinus audax</i>	P 27428	Hueso palatino	Mooreville, Selma group	Condado de Dallas, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santonian o

<b>25</b>	<i>Xiphactinus audax</i>	P 27524 Buscar en el archivo de excel	Buscar palatoc cuadrado	Mooreville, Selma group	Condado de Dallas, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santoniano
<b>26</b>	<i>Xiphactinus audax</i>	P 27455 Buscar en el archivo de excel	Paraesfenoides y Vomer	Brownstown	Condado Arkansas	Cretácico Superior	
<b>27</b>	<i>Xiphactinus audax</i>	PF 125	Premaxila o Maxila <sub>2</sub>	Mooreville, Selma group	Condado Greene, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santoniano
<b>28</b>	<i>Thrissops salmoneus</i>	UC 2022	Pez completo, la roca esta rota	Litographic ls.	Kelheim, Bavaria	Jurásico Superior	
<b>29</b>	<i>Thrissops formosus</i>	P 24341	Pez casi completo, falta aleta caudal	Litographic ls.	Solenhofen, Bavaria	Jurásico Superior	
<b>30</b>	<i>Thrissops</i>	P 25414	Pez completo	Litographic ls.	Solenhofen, Bavaria	Jurásico Superior	
<b>31</b>	<i>Saurodon leanus</i>	PF 122	Dentario	Mooreville, Selma group	Condado Greene, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santoniano

---

<b>32</b>	<i>Saurodon leanus</i>	PF 3540	Dentario	Mooreville, Selma group	Condado Greene, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santonian o
<b>33</b>	<i>Saurodon leanus</i>	PF 123	Dentario, angular y articular	Mooreville, Selma group	Condado Greene, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santonian o
<b>34</b>	<i>Saurodon leanus</i>	P27483	Maxila o Premaxila?	Mooreville, Selma group	Condado Dallas, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santonian o
<b>35</b>	<i>Saurodon leanus</i>	PF 3540	Vertebra	Mooreville, Selma group	Condado Greene, Alabama	Cretácico Superior	Campaniano/Santonian o
<b>36</b>	<i>Prosaurodon pymaeus</i>	PF 3337	Cráneo (ambos lados) y serie vertebral	Niobrara, Smoky Hill Chalk	Condado de Logan, Kansas	Cretácico Superior	

---

**Tabla 2. INSTITUTO DE GEOLOGÍA-UNAM**

<b>No.</b>	<b>Taxa</b>	<b>Folio</b>	<b>Museo</b>	<b>Formación</b>	<b>Edad</b>	<b>Localidad</b>	<b>Morfología</b>
<b>1</b>	<i>Unamichthys espinosai</i> Holotipo	IGM 8373	IG UNAM	Tlayúa	Albiano medio	Cantera NSF #1, Tepexi de Rodríguez	Pez completo
<b>2</b>	<i>Unamichthys espinosai</i> Paratipo	IGM 8374	IG UNAM	Tlayúa	Albiano medio	Cantera NSF #1, Tepexi de Rodríguez	Pez completo
<b>3</b>	<i>Unamichthys espinosai</i> Paratipo	IGM 8375	IG UNAM	Tlayúa	Albiano medio	Cantera NSF #1, Tepexi de Rodríguez	Pez casi completo, falta la aleta caudal
<b>4</b>	<i>Unamichthys espinosai</i> Paratipo	IGM 8376	IG UNAM	Tlayúa	Albiano medio	Cantera NSF #1, Tepexi de Rodríguez	Pez completo

**Tabla 3. COLECCIÓN PALEONTOLÓGICA, MUSEO DEL DESIERTO**

<b>No.</b>	<b>Taxa</b>	<b>Folio</b>	<b>Museo</b>	<b>Formación</b>	<b>Edad</b>	<b>Localidad</b>	<b>Morfología</b>
<b>1</b>	<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	En exhibición- 1	Museo del desierto	del Agua Nueva	Turoniano	Vallecillo	Pez completo
<b>2</b>	<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	En exhibición- 1	Museo del desierto	del Agua Nueva	Turoniano	Vallecillo	Pez completo
<b>3</b>	<i>Gillicus arcuatus</i>	En exhibición	Museo del desierto	del Agua Nueva	Turoniano	Vallecillo	Pez completo

**ANEXO 4. Lista de caracteres considerados para el análisis filogenético, 69 (del 0 al 68) de ellos tomados de Cavin *et al.* (2012), y el resto propuestos en este estudio**

0. **CRESTA EPIOCCIPITAL:** Ausente [0]; Presente [1]
1. **CRESTA SUPRAOCCIPITAL:** Corta [0]; Larga, se extiende solo sobre la región occipital [1]; Larga, se extiende sobre las primeras vértebras [2]
2. **PARIETALES:** Pareados [0]; Fusionados [1]
3. **MUESCA EN EL MARGEN ANTERIOR DEL FRONTAL PARA RECIBIR AL NASAL:** Ausente [0]; Presente [1]
4. **EXTENSIÓN ANTERIOR DEL PTERÓTICO:** No alcanza el nivel de la espina del autoesfenótico [0]; Se extiende anteriormente más allá del nivel de la espina del autoesfenótico [1]
5. **HUESO INTERCALAR:** Tamaño normal [0]; Más grande, formando parte de la faceta hiomandibular y rodeando un canal de la vena yugular [1]
6. **CÓNDILO OCCIPITAL:** Cóndilo simple, formado completamente por el basioccipital [0]; Cóndilo compuesto, formado por el basioccipital y los exoccipitales [1]
7. **PROCESO DEL BASIPTERIGOIDE:** Ausente [0]; Prominente, angulado hacia abajo [1]; Prominente, angulado hacia arriba [2]
8. **DENTICIÓN EN EL PARAESFENOIDES:** Dientes presentes [0]; Dientes ausentes [1]
9. **PERFIL DEL PARAESFENOIDES:** Casi derecho en vista lateral o formando solo un ligero ángulo debajo del margen posterior de la órbita [0]; Formando un ángulo pronunciado debajo del margen posterior de la órbita [1]
10. **MEDIDA DEL PARAESFENOIDES:** Extendido posteriormente hacia el cóndilo occipital [0]; No se extiende hasta el cóndilo occipital [1]
11. **VOMER:** Con dientes [0]; Sin dientes [1]
12. **ETMOPALATINO:** Ausente [0]; Pequeño, sin excrescencia membranosa, faceta articular simple y orientada ventralmente [1]; Largo, sin excrescencia membranosa [2]; Largo, con excrescencias membranosas separando y suturando con el rostrodermoetmoide y el etmoide lateral, faceta articular compleja [3]
13. **ROSTRODERMOETMOIDE:** Ausente [0]; con una considerable constricción detrás de la extensión inicial en una vista dorsal [1]; sólo con una ligera constricción detrás de la extensión inicial [2]
14. **SUBORBITAL:** Presente [0]; Ausente [1]
15. **HUESO ESCLEROTICO BASAL PERICONDRAL CON MÁRGNES SERRADOS:** Presente [0]; Ausente [1]
16. **SUPRAMAXILA:** Una supramaxila [0]; Dos supramaxilas, la posterior con un proceso antero-dorsal largo y delgado extendiéndose sobre la supramaxila anterior [1]; Dos supramaxilas, la posterior sin un proceso largo [2]; Dos supramaxilas, la

- posterior con un proceso antero-ventral largo y delgado extendiéndose bajo la supramaxila anterior [3]; Sin supramaxila [4]
17. **ARTICULACIONES DE LA PREMAXILA:** Firmemente unido a la base del cráneo [0]; Con proceso dorsal, articulándose con la maxila [1]; Sin un proceso dorsal, articulándose con la maxila [2]; Firmemente unido posteriormente a la maxila [3]
  18. **MARGEN ORAL DE LA MAXILA:** Ligeramente convexa [0]; Recta o ligeramente cóncava [1]; Sinusoidal [2]
  19. **MARGENES MAXILARES:** Converge con la extremidad anterior [0]; Paralelo [1]; Converge con la extremidad posterior [2]
  20. **DIENTES EN EL DENTARIO:** En muchas series [0]; En una serie [1]
  21. **DIENTES MAXILARES (TAMAÑO):** Tamaño uniforme [0]; Tamaño irregular [1]
  22. **DIENTES MAXILARES (FORMA):** Cónicos [0]; Comprimidos lateralmente [1]; Cónicos, carinados en la parte posterior y anterior [2]
  23. **DIENTES PREMAXILARES (TAMAÑO):** Tamaño uniforme [0]; Tamaño irregular [1]
  24. **DIENTES SINFISIALES EN LA PREMAXILA:** Ausente [0]; Presente [1]
  25. **DIENTES LATERALES EN EL DENTARIO:** Tamaño uniforme [0]; Tamaño irregular [1]
  26. **DIENTES DEL DENTARIO (ORIENTACIÓN):** Perpendicular al margen oral [0]; Anteriormente inclinados [1]
  27. **REEMPLAZO DEL ALVEOLO DEL DIENTE:** Ausente [0]; Presente [1]
  28. **PROCESO CORONOIDE REDUCIDO, MARGEN VENTRAL Y ORAL DE LA MANDÍBULA CASI PARALELOS Y SÍNFISIS MANDIBULAR PROFUNDA:** Ausente [0]; Presente [1]
  29. **PREDENTARIO:** Ausente [0]; Presente, en forma de triángulo isósceles [1]; Presente, en forma de triángulo recto, con el ángulo recto en la esquina postero-ventral [2]
  30. **FOSA BIEN DEFINIDA EN EL LADO MEDIAL DE LA MANDÍBULA CERCA DE SU EXTREMIDAD ANTERIOR:** Ausente [0]; Presente [1]
  31. **RETROARTICULAR CONTIBUYE A LA FACETA ARTICULAR:** Presente [0]; Ausente [1]; No aplica porque el retroarticular se encuentra fusionado [2]
  32. **CONTRIBUCIÓN DEL ANGULAR A LA FACETA ARTICULAR DEL CUADRADO:** Ausente [0]; Presente [1]; No aplica porque esta fusionado con otro hueso [2]
  33. **ÍNDICE DE PROPORCIÓN DE LA CABEZA:** (hpi: head proportion index):  $hpi \geq 0.8$  [0];  $0.4 \leq hpi \leq 0.7$  [1];  $hpi \leq 0.2$  [2]
  34. **ORIENTACIÓN DE LA BOCA:** Dirigida anteriormente [0]; Dirigida hacia arriba [1]
  35. **HIOMANDÍBULA:** Sin fosas [0]; Con fosas a los dos lados de la cresta hiomandibular [1]; Con una sola fosa [2]



36. **PROCESO OPERCULAR EN LA HIOMANDIBULA:** Bien definido y redondeado [0]; Alargado [1]
37. **PROCESO PREOPERCULAR:** Presente [0]; Ausente [1]
38. **CONTACTO DEL METAPTERIGOIDE CON EL AUTOPALATINO:** Ausente [0]; Presente [1]
39. **CERATOHIAL ANTERIOR CON UN FORAMEN:** Ausente [0]; Presente [1]
40. **RAMA PARIETAL DEL CANAL SENSORIAL DEL SUPRAORBITAL:** Presente [0]; Presente solo como una línea anterior de agujeros [1]
41. **CANAL SENSORIAL DEL ÓTICO:** Encerrado en un canal [0]; En un surco (al menos en la parte anterior) [1]
42. **CANALICULI EN EL CANAL INFRAORBITAL:** Pocos [0]; Muchos [1]
43. **CANAL INFRAORBITAL:** Se extiende hacia el hueso anterorbital [0]; Termina ciegamente en el primer infraorbital [1]
44. **CANAL SENSORIAL MANDÍBULAR DISCURRE POR ENCIMA DE UN SURCO ORIENTADO VENTRALEMENTE:** Ausente [0]; Presente [1]
45. **EXTRAESCAPULA:** Tamaño normal [0]; Largo, cubriendo la cara lateral de la cresta supraoccipital [1]; Largo, cubriendo la fosa temporal [2]
46. **CORACOIDE:** Normal [0]; Grande, los antímeros se unen en su línea media [1]
47. **ANCHURA DEL PRIMER RADIO DE LA ALETA PECTORAL:** 1.5 veces la anchura del segundo radio pectoral [0]; Más de 2.5 veces la anchura del segundo radio [1]
48. **SUTURAS INTERDIGITANTES UNIENDO A LOS HUESOS PÉLVICOS PAREADOS:** Ausente [0]; Presente [1]
49. **PROCESO ANTERIOR DEL HUESO PÉLVICO:** Ancho [0]; En forma de varilla [1]
50. **PARAPOFISIS:** Separada [0]; Osificada con el centrum [1]
51. **FORMA DE LA COSTILLA:** Se estrecha regularmente a partir del extremo proximal al distal [0]; Con un ala anterior a lo largo del cuarto proximal [1]
52. **ALETA ANAL Y DORSAL:** Anal no folcada, tamaño moderado, con una aleta dorsal larga o corta, la cual se origina en posición opuesta a la anal [0]; Aleta anal larga y folcada, ubicada en una posición opuesta a una aleta dorsal remota [1]; Ambas cortas y distantes [2]; Anal larga, en posición opuesta a una aleta dorsal en forma de vela [3]
53. **PRIMER PTERIGIOFORO DE LAS ALETAS ANAL Y DORSAL:** No alcanzan la espina hemal o está en contacto punta con punta con la espina hemal [0]; Alargado, dispuestas en racimos que se extienden dentro de los espacios internos de la espina hemal [1]
54. **FORMA DEL RADIO PROXIMAL DEL PRIMER PTERIGIOFORO DE LA ALETA DORSAL:** Simple [0]; Basalmente furcado [1]

55. **HUESOS EPINEURALES ANTERIORES ALARGADOS:** Ausente o cortos, más cortos que la longitud de tres centrum [0]; Presente, más largos que la longitud de cuatro centra [1]
56. **SUPRANEURALES ANTERIORES:** Estructura simple en forma de varilla [0]; Con una cuchilla membranosa anterior [1]
57. **LOBÚLO VENTRAL DE LA ALETA CAUDAL EN INDIVIDUOS DE TAMAÑO ADULTO (COLA REDONDEADA):** Indiferenciado del lóbulo dorsal (cola redondeada) [0]; Tan largo como el lóbulo dorsal [1]; Más largo que el lóbulo dorsal [2]
58. **LADOS LATERALES DEL CENTRUM DE LAS VERTEBRAS ABDOMINALES:** Lisos [0]; Con muchos surcos longitudinales poco profundos o con profundos alargados [1]; Con una cresta longitudinal lateral separando dos surcos largos y profundos [2]; Con un solo surco [3]
59. **ARCOS HEMALES DE LA REGIÓN CAUDAL:** No fusionados con el centra [0]; Fusionados con el centrum [1]
60. **PRIMER HIPURAL ARTICULADO CON EL CENTRUM DEL URAL POR UNA ARTICULACIÓN ESFÉRICA:** Ausente [0]; Presente [1]
61. **EPURALES:** Tres o más [0]; Dos [1]; Uno [2]
62. **NÚMERO DE HIPURALES:** Nueve o más [0]; Ocho [1]; Siete [2]
63. **URONEURALES:** Ausente [0]; Presente, se encuentra en el lado dorsolateral del centra [1]; Las primeras tres o cuatro extendidas anteroventralmente cubriendo completamente la superficie lateral de la primera, la segunda y la tercera centra preural [2]
64. **URONEURALES:** Ausente [0]; Presente, primer uroneural extendido hacia la PU<sub>4</sub> [1]; Presente, primera uroneural extendida hacia la PU<sub>3</sub> [2]; Presente, primera uroneural extendida hacia la PU<sub>2</sub> [3]
65. **NÚMERO DE URODERMALES:** Dos [0]; Uno [1]; Ninguno [2]
66. **SUTURAS ENTRE LOS SEGMENTOS DE LA ALETA CAUDAL:** Recto o sigmoidal [0]; Forma escalonada [1]
67. **ESCAMAS CON HOYOS EN LA PARTE POSTERIOR EXPUESTA:** Hoyos ausentes [0]; Hoyos presentes [1]
68. **NÚMERO DE VERTEBRAS:** Menos de 90 [0]; Más de 90 [1]
69. **BORDE POSTERIOR DEL BRAZO VENTRAL DEL PREOPÉRCULO ALARGADO:** Ausente [0]; Presente, al nivel de la mitad de la anchura del opérculo [1]; Presente, al nivel del borde posterior del opérculo [2]
70. **BORDE ANTERIOR DEL BRAZO VENTRAL DEL PREOPÉRCULO ALARGADO:** Ausente [0]; Presente, más allá del borde anterior de la órbita [1]
71. **BRAZO DORSAL DEL PREOPÉRCULO CORTO:** Ausente [0]; Corto, al nivel de la mitad de la altura del opérculo [1]

**ANEXO 5. Matriz de caracteres compuesta por 31 taxa y 72 caracteres morfológicos  
(Modificada de Cavin *et al.*, 2012)**

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Amia Calva</i>	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hiodon alosoides</i>	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Leptolepis coryphaenoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Elops hawaiiensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Allothrissops mesogaster</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Ascalabothrissops voelkli</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	?	0	0	1	?
<i>Chirocentrites coroninii</i>	1	1	?	?	?	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Heckelichthys 'vallecillo'</i>	1	2	1	?	1	?	?	1	1	1	?	?	2	1	?
<i>Heckelichthys vexillifer</i>	1	2	1	0	1	?	?	1	1	?	?	?	2	1	?
<i>Chiromystus mawsoni</i>	1	?	1	?	1	1	1	?	1	1	?	?	2	?	?
<i>Cladocyclus gardneri</i>	1	2	1	0	1	1	1	2	1	1	?	0	3	1	0
<i>Cooyoo australis</i>	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	0	?	3	2	0
<i>Eubiodectes libanicus</i>	1	2	1	0	1	?	?	2	1	1	1	?	2	?	?
<i>Ghrisichthys bardacki</i>	1	1	1	1	1	1	?	1	1	0	1	?	3	?	0
<i>Gillicus arcuatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	?	1	3	2	?
<i>Gillicua serridens</i>	1	2	1	?	1	1	?	?	?	1	?	?	3	2	?
<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	?	3	1	?
<i>Occithrissops willsoni</i>	0	0	0	0	?	1	?	?	1	1	?	?	2	?	?
<i>Pachythrissops</i>	?	0	0	?	?	?	?	?	0	?	1	?	?	?	1
<i>Prosaurodon pygmaeus</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	?	1	?	1	?	2	?
<i>Saurocephalus lanciformis</i>	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	2	?
<i>Saurodon intermedius</i>	1	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?
<i>Saurodon leanus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	2	?
<i>Thrissops formosus</i>	1	2	0	0	1	1	?	1	1	0	?	1	2	?	1
<i>Thrissops 'kimmeridge'</i>	1	2	0	1	1	1	?	?	0	0	1	?	2	1	0
<i>Unamichthys espinosai</i>	1	1	0	0	1	1	?	1	1	1	?	?	3	2	0
<i>Xiphactinus audax</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	3	1	0
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	1	2	1	1	1	1	?	1	1	1	?	1	3	2	?
<i>Saurodon elongatus</i>	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?
Género nuevo y especie nueva A	1	1	1	?	1	?	?	?	1	0	?	?	?	2	1
<i>Heckelichthys</i> especie nueva A	?	0	1	?	1	?	?	?	1	0	?	?	?	1	1

	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Amia Calva</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Hiodon alosoides</i>	0	4	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptolepis coryphaenoides</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elops hawaiiensis</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Allothrissops mesogaster</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ascalabotrissops voelkli</i>	0	?	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chirocentrites coroninii</i>	?	2	3	2	1	1	1	0	1	0	1	-	0	1	0
<i>Heckelichthys 'vallecillo'</i>	1	2	3	0	2	-	-	-	?	0	-	-	0	1	0
<i>Heckelichthys vexillifer</i>	1	2	3	0	2	-	-	-	?	0	-	0	0	1	0
<i>Chiromystus mawsoni</i>	?	?	1	2	1	1	0	0	1	?	1	0	0	1	0
<i>Cladocycclus gardneri</i>	1	2	1	1	1	1	P	0	P	P	1	0	0	1	0
<i>Cooyoo australis</i>	1	2	2	1	1	1	0	0	?	?	P	0	?	1	0
<i>Eubiodectes libanicus</i>	1	2	3	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Ghrisichthys bardacki</i>	1	2	3	1	1	1	0	0	?	?	0	0	0	1	0
<i>Gillicus arcuatus</i>	1	2	3	2	1	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0
<i>Gillicua serridens</i>	?	2	3	2	1	1	0	0	1	0	1	0	?	1	0
<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	1	2	3	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0
<i>Occithrissops willsoni</i>	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?	0	0
<i>Pachythrissops</i>	?	1	?	0	0	1	0	2	0	0	?	1	?	0	0
<i>Prosaurodon pygmaeus</i>	1	3	?	0	2	1	0	1	1	?	1	0	0	1	2
<i>Saurocephalus lanciformis</i>	?	?	3	1	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Saurodon intermedius</i>	?	2	3	1	2	1	0	1	1	1	0	1	0	1	?
<i>Saurodon leanus</i>	0	3	3	1	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Thrissops formosus</i>	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thrissops 'kimmeridge'</i>	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Unamichthys espinosai</i>	1	2	2	0	1	1	0	0	0	0	1	0	?	1	0
<i>Xiphactinus audax</i>	1	2	3	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	1	3	3	0	2	1	0	2	1	0	1	0	0	1	2
<i>Saurodon elongatus</i>	?	?	3	2	2	1	0	?	?	?	0	1	?	1	P
Género nuevo y especie nueva A	1	2	3	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Heckelichthys</i> especie nueva A	0	3	3	0	1	2	0	0	?	?	?	?	?	?	0

	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
<i>Amia Calva</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Hiodon alosoides</i>	0	2	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	??	0
<i>Leptolepis coryphaenoides</i>	0	2	2	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0
<i>Elops hawaiiensis</i>	0	2	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Allothrissops mesogaster</i>	?	0	1	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	?	1
<i>Ascalabotrissops voelkli</i>	?	?	?	0	0	0	0	?	0	?	0	?	?	?	?
<i>Chirocentrites coroninii</i>	0	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1
<i>Heckelichthys 'vallecillo'</i>	?	?	?	2	1	0	1	?	1	?	?	0	0	?	0
<i>Heckelichthys vexillifer</i>	?	?	?	2	1	0	1	0	0	?	?	?	0	?	0
<i>Chiromystus mawsoni</i>	?	?	?	0	1	2	0	?	0	?	?	?	1	0	1
<i>Cladocycclus gardneri</i>	0	0	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1	1	?	P
<i>Cooyoo australis</i>	?	?	?	0	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	0
<i>Eubiodectes libanicus</i>	?	?	?	1	1	?	0	?	0	?	0	0	?	0	1
<i>Ghrisichthys bardacki</i>	0	?	?	1	1	2	0	1	0	?	?	0	1	1	1
<i>Gillicus arcuatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1
<i>Gillicua serridens</i>	?	?	1	1	1	?	?	?	?	?	1	1	?	?	1
<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	?	1	1	0	1	?	1	1	?	1	?	?	?	?	?
<i>Occithrissops willsoni</i>	?	?	?	0	1	0	0	?	0	1	1	0	?	?	1
<i>Pachythrissops</i>	?	?	?	0	0	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Prosaurodon pygmaeus</i>	?	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?
<i>Saurocephalus lanciformis</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>Saurodon intermedius</i>	?	?	?	1	1	?	?	?	0	?	0	0	?	?	0
<i>Saurodon leanus</i>	1	1	1	1	1	?	1	?	0	1	?	?	?	?	0
<i>Thrissops formosus</i>	0	?	?	0	1	0	0	?	0	0	1	0	?	?	1
<i>Thrissops 'kimmeridge'</i>	0	0	?	0	1	0	0	0	0	?	?	?	0	?	0
<i>Unamichthys espinosai</i>	?	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0
<i>Xiphactinus audax</i>	0	1	1	0	1	2	1	1	1	1	?	0	1	?	0
<i>Vallecillichthys multivertebatum</i>	1	1	?	1	1	2	1	1	1	?	?	?	?	?	0
<i>Saurodon elongatus</i>	?	1	?	?	1	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?
Género nuevo y especie nueva A	1	?	1	0	1	2	0	0	0	?	0	0	?	?	1
<i>Heckelichthys</i> especie nueva A	1	?	1	1	1	?	1	0	?	?	0	1	1	?	0

	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
<i>Amia Calva</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hiodon alosoides</i>	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	2	3	1
<i>Leptolepis coryphaenoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0
<i>Elops hawaiiensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Allothrissops mesogaster</i>	0	1	0	?	1	0	0	1	1	1	0	0	2	1	?
<i>Ascalabotrissops voelkli</i>	?	?	0	0	0	1	0	?	0	1	0	0	0	0	1
<i>Chirocentrites coroninii</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0
<i>Heckelichthys 'Vallecillo'</i>	1	?	0	1	1	0	0	3	1	0	1	?	2	2	?
<i>Heckelichthys vexillifer</i>	1	?	0	?	?	?	?	3	1	1	1	?	1	2	?
<i>Chiromystus mawsoni</i>	?	1	0	?	?	?	1	0	1	?	1	1	1	2	0
<i>Cladocycclus gardneri</i>	1	?	0	0	1	0	1	1	1	0	1	?	1	2	0
<i>Cooyoo australis</i>	?	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	2	?
<i>Eubiodectes libanicus</i>	1	1	0	?	1	0	0	1	1	0	1	1	2	2	0
<i>Ghrisichthys bardacki</i>	?	1	1	?	?	0	0	?	?	?	1	?	?	2	0
<i>Gillicus arcuatus</i>	?	1	0	?	1	0	0	1	1	1	1	?	1	2	0
<i>Gillicua serridens</i>	1	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	1	?	2	?
<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	?	1	0	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	0
<i>Occithrissops willsoni</i>	?	1	0	0	1	0	1	1	1	1	?	?	2	2	0
<i>Pachythrissops</i>	?	1	0	?	?	?	?	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Prosaurodon pygmaeus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Saurocephalus lanciformis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Saurodon intermedius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Saurodon leanus</i>	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0
<i>Thrissops formosus</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Thrissops 'Kimmeridge'</i>	?	1	?	?	?	?	0	1	1	1	?	?	?	1	?
<i>Unamichthys espinosai</i>	1	1	0	?	?	0	0	1	1	?	1	?	2	2	0
<i>Xiphactinus audax</i>	1	1	1	1	1	0	0	2	1	?	1	1	1	2	0
<i>Vallecillichthys multivertebatum</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0
<i>Saurodon elongatus</i>	?	1	?	?	1	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0
Género nuevo y especie nueva A	1	1	0	?	?	0	0	?	?	?	1	0	?	2	?
<i>Heckelichthys</i> especie nueva A	?	1	0	?	0	1	0	3	1	0	1	0	2	2	0

	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
<i>Amia Calva</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Hiodon alosoides</i>	0	2	2	1	3	2	0	0	0	0	0	0
<i>Leptolepis coryphaenoides</i>	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elops hawaiiensis</i>	0	0	2	1	3	1	0	0	0	0	0	0
<i>Allothrissops mesogaster</i>	0	0	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ascalabotrissops voelkli</i>	0	1	?	1	3	?	0	0	0	0	0	0
<i>Chirocentrites coroninii</i>	?	?	?	2	3	?	1	?	0	0	0	0
<i>Heckelichthys 'vallecillo'</i>	1	1	?	2	4	?	?	?	0	0	1	0
<i>Heckelichthys vexillifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	1
<i>Chiromystus mawsoni</i>	?	?	?	2	?	?	1	1	0	?	?	?
<i>Cladocycclus gardneri</i>	1	2	1	2	3	2	1	1	0	0	0	0
<i>Cooyoo australis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0
<i>Eubiodectes libanicus</i>	1	1	?	2	3	?	1	0	0	0	0	0
<i>Ghrisichthys bardacki</i>	?	?	?	2	1	?	?	?	0	0	0	0
<i>Gillicus arcuatus</i>	1	?	2	2	2	?	1	1	0	0	0	0
<i>Gillicua serridens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0
<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	1	?	2	2	2	?	1	1	0	0	0	0
<i>Occithrissops willsoni</i>	1	0	1	1	2	1	0	?	0	0	0	0
<i>Pachythrissops</i>	1	0	?	1	3	?	0	?	0	?	?	?
<i>Prosaurodon pygmaeus</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0
<i>Saurocephalus lanciformis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Saurodon intermedius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0
<i>Saurodon leanus</i>	1	?	2	2	1	?	?	1	1	0	0	0
<i>Thrissops formosus</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Thrissops 'kimmeridge'</i>	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0	0
<i>Unamichthys espinosai</i>	?	0	?	2	2	2	?	1	0	0	0	0
<i>Xiphactinus audax</i>	1	?	2	2	2	?	1	1	0	0	0	0
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	1	?	2	2	2	?	1	1	1	0	0	0
<i>Saurodon elongatus</i>	1	?	2	2	2	?	1	1	1	?	?	?
Género nuevo y especie nueva A	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0
<i>Heckelichthys</i> especie nueva A	1	?	?	2	3	1	1	0	0	2	1	1