



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Título

**Descripción de un pez crossognathiforme (Teleostei,
Crossognathiformes), proveniente de la Cantera San José de
Gracia, Puebla, México**

Tesis que para obtener el grado

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Biól. Carlos Iván Medina Castañeda

DIRECTOR: Dr. Carlos Castañeda Posadas

CO-DIRECTOR: Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano



Diciembre, 2023



**BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

H. Puebla de Z. a 15 de noviembre de 2023

Asunto: Voto Aprobatorio

**Comité Académico del Posgrado
PRESENTE**

Por medio de la presente se hace constar que se revisó y aprobó la tesis titulada:

“Descripción de un pez crossognathiforme (Teleostei, Crossognathiformes), proveniente de la Cantera San José de Gracia, Puebla, México”

Que presenta el estudiante **Biól. Carlos Iván Medina Castañeda** con número de matrícula **221470306**, aspirante al grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**, de la Línea de Generación y Aplicación del Conocimiento: **“Sistemática”**, notificamos que la tesis reúne los requisitos y se aprueba para su réplica oral en el examen de grado.

Por lo tanto, emitimos los **VOTOS APROBATORIOS** como miembros del **Comité de Jurado de Examen de Grado** como a continuación se indica:

Tutor Interno: **Dra. Hortensia Carrillo Ruiz**

Tutor Externo: **Dr. Jesús Alvarado Ortega**

Revisor: **Dra. Katia Adriana González Rodríguez**

Agradecemos de antemano la atención que se sirva prestar a la presente



DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD Y DE NO PLAGIO

Yo, **Biól. Carlos Iván Medina Castañeda**, con número de matrícula **221470306**, alumno de posgrado de la **Maestría en Ciencias Biológicas** de la **Benemérita Universidad Autónoma de Puebla**, autor de la tesis titulada: “**Descripción de un pez crossognathiforme (Teleostei, Crossognathiformes), proveniente de la Cantera San José de Gracia, Puebla, México**”

DECLARO QUE:

El presente trabajo tesis presentada para la obtención del grado de **Maestro en Ciencias Biológicas** es original, siendo resultados de mi trabajo personal, que no ha copiado, ideas, formulas, citas completas “sensu stricto”, ilustraciones, imágenes, esquemas, provenientes de cualquier tesis, obra, artículo, libro, memoria, etc., ya sea en versión impresa o digital, sin mencionar de manera clara y precisa el autor y su correspondiente procedencia, así como también cualquier información anexa a esos escritos (figuras, tablas, etc.).

DECLARO QUE:

El trabajo de investigación que pongo a disposición para su evaluación no ha sido presentado previamente para obtener ningún grado académico, título y cuya información no ha sido publicada. Dicho esto, estoy plenamente consciente de que el no respetar los derechos de autor y obra e incurrir en plagio, son motivo de sanciones universitarias y/o legales por lo que en caso de incurrir en alguna de estas acciones, asumo cualquier sanción que se presente por estas acciones. Asimismo, asumo cualquier responsabilidad o daño que pudiera derivarse por incumplir lo declarado en la presente.

H. Puebla de Zaragoza a 13 de octubre de 2023



Biól. Carlos Iván Medina Castañeda

Agradecimientos institucionales

Agradezco al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de posgrado. (CVU 1133292, número de becario 798553)

Agradezco a la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado (VIEP) por el apoyo económico brindado durante mi estancia en la Maestría en Ciencias Biológicas, BUAP, mismo que fue parte fundamental para la culminación exitosa de mis estudios.

Agradezco a la Maestría en Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) incluida en el PNPC (Clave 005671) por permitir realizar mi proyecto en su programa y por la formación recibida de parte de los docentes durante los diferentes cursos del posgrado.

Agradezco al ECOCAMPUS, BUAP por todas las facilidades otorgadas para el desarrollo del proyecto en sus instalaciones, así como también por dar difusión a las actividades de divulgación del Laboratorio de Paleobiología, del cual soy parte.

Agradecimientos personales

El presente proyecto agradece al Dr. Carlos Castañeda Posadas por brindarme la oportunidad de trabajar en el Laboratorio de Paleobiología , además de aceptar ser mi director de tesis. Muchas gracias por sus atenciones y consejos, también por todas las asesorías y sus valiosos comentarios para encaminar esta tesis. También por todas las asesorías y eventos realizados en el laboratorio que han sido una parte muy importante en mi formación. Nuevamente le agradezco por todo.

Al Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano por su participación como codirector, también por su paciencia al enseñarme las técnicas de estudio de los peces fósiles, gracias por recibirme en la CDMX para que yo pudiera continuar con mi formación, también agradezco sus consejos y los ánimos durante estos dos años de proyecto. Gracias por todo.

A la Dra. Hortensia Carrillo Ruiz por fungir como revisora del proyecto y aportar sus valiosos comentarios en cada evaluación.

Al Dr. Jesús Alvarado Ortega quien brindó sus valiosos comentarios y recomendaciones en el presente proyecto. Además de brindar el material fósil que se describe en este escrito y participar en el proceso de estudio del ejemplar.

A la Dra. Katia Adriana González Rodríguez por sus valiosos comentarios y sugerencias al manuscrito de tesis así como también por su participación en la comité evaluador del examen de grado.

A mi familia, a mi mamá Silvia por apoyarme en los momentos difíciles y brindarme sus ánimos cuando más los requería, a mi hermana Ale, por mandar ánimos a pesar de la distancia, muchas gracias por apoyarme durante mi estancia en la CDMX y por todo lo que me has apoyados desde siempre, a mi abue Ofelia por

escuchar mis actividades y platicar conmigo para darme ánimos; sin ustedes no hubiera sido posible.

A los canteros de San José de Gracia que permitieron el acceso a la localidad de estudio para recabar información necesaria para su presentación.

A mis compañeros del Laboratorio de Paleobiología; Ricardo, Uriel, Vianney, Joshua y Azarael gracias por su amistad y todos los buenos momentos, espero que nos toque coincidir un poco más.

A mi gran amiga Karmina, gracias por compartir tantas experiencias y por tantos momentos inolvidables, gracias por todo y espero que vengan muchos más.

A los chicos de intercambio Evelin y Alejandro, gracias por permitirme compartir un poco sobre la ciudad y por todos esos buenos momentos vividos, espero verlos pronto por aquí.

A Dana, Ana Laura, Fernanda y Scarlett por permitirme trabajar con ustedes estos últimos meses, agradezco su confianza y con gusto estaré para apoyarlas siempre.

A mis compañeros de posgrado gracias por aportarme diferentes puntos de vista en este proyecto y compartir sus experiencias.

A mis amigas de universidad Fer, Leti, Naye, Jess, Kari, porque a pesar de los ya lejanos 10 años de conocernos, aún conservamos una gran amistad y espero que sean muchísimos más.

A mi amiga Lisset cuya amistad ha sido invaluable durante estos dos años, agradezco cada palabra y momento de apoyo siempre que eran requeridos, y espero que eso continúe por mucho tiempo. También agradezco a Miriam, Aldo e Itzel quienes también agradezco su apoyo.

Agradezco a Ana Laura, compañera de universidad con la que he podido compartir anécdotas y buenas prácticas. Te lo agradezco mucho.

A mis amigos de universidad Juan, Darwin, Rey, Maricela, Luisa y Mayra, cuyo apoyo sigue siendo invaluable.

ÍNDICE

1.- RESUMEN.....	1
2.- ABSTRACT.....	2
3.- INTRODUCCIÓN.....	3
3.1.- Registro fósil de Crossognathiformes en México.....	12
4.- ÁREA DE ESTUDIO.....	14
5.- JUSTIFICACIÓN.....	18
6.- HIPÓTESIS.....	18
7.- OBJETIVOS.....	18
7.1.- Objetivo general.....	18
7.2.- Objetivos particulares.....	18
8.- MATERIAL Y MÉTODOS.....	19
8.1.- Mediciones.....	20
8.2.- Preparación del material.....	21
8.3.- Registro fotográfico.....	22
8.4.- Descripción morfológica y anatomía comparada.....	23
8.5.- Análisis filogenético.....	24
9.- RESULTADOS.....	28
9.1.- Paleontología sistemática.....	28
9.2.- Diagnósis.....	28
9.3.- Descripción.....	29
9.3.1.- Aspectos generales del cuerpo.....	29
9.3.2.- Osteología.....	31
9.3.2.1.- Neurocráneo.....	31
9.3.2.2.- Huesos circumorbitales.....	32
9.3.2.3.- Mandíbula.....	32
9.3.2.4.- Huesos operculares.....	35
9.3.2.5.- Huesos branquiales y placa gular.....	36
9.3.2.6.- Columna vertebral.....	37

9.3.2.7.-	Cintura y aleta pectoral.....	38
9.3.2.8.-	Aleta dorsal.....	41
9.3.2.9.-	Aleta pélvica.....	43
9.3.2.10.	Aleta anal.....	44
9.3.2.11.	Esqueleto caudal.....	45
9.4.-	Análisis filogenético.....	48
9.4.1	Análisis de búsqueda heurística tradicional	48
9.4.2	Análisis de búsqueda heurística con pesado <i>a posteriori</i>	51
9.4.3	Análisis de búsqueda heurística con pesado <i>a priori</i>	54
9.4.4	Análisis de nuevas tecnologías.....	57
9.4.5	Análisis de nuevas tecnologías y pesos implicados.....	59
9.4.6	Análisis de búsqueda heurística (matriz reducida).....	61
9.4.7	Análisis de búsqueda heurística, pesado <i>a posteriori</i> (matriz reducida).....	64
9.4.8	Análisis de búsqueda heurística, pesado <i>a priori</i> (matriz reducida).....	66
9.4.9	Análisis de nuevas tecnologías (matriz reducida).....	69
9. 4.10	Análisis de nuevas tecnologías y pesos implicados (matriz reducida).....	71
9.5	Filogenia con los valores de Bootstrap y Bremer.....	74
10.-	DISCUSIÓN.....	75
10.1.-	Características diagnósticas de SJG 007.....	75
10.2.-	SJG 007 como grupo hermano de <i>Salminops ibericus</i> Gayet, 1985.....	76
10.3.-	SJG 007 relacionado con Elopomorpha.....	78
10.4.-	SJG 007 relacionado a Crossognathiformes.....	78
10.5.-	SJG 007 como un teleósteo incertae sedis.....	82
11.-	CONCLUSIONES.....	82
12.-	REFERENCIAS.....	84
13.-	Material suplementario.....	94
13.1	Lista de caracteres matriz de datos completa.....	94
13.2	Caracteres y estados, matriz de datos completa.....	102
13.3	Matriz de datos reducida.....	114

13.4	Caracteres y estados, matriz reducida.....	121
13.5	Análisis paso a paso PAUP.....	129
13.6	Análisis paso a paso TNT.....	130

ÍNDICE DE FIGURAS

1.-	Esquema de <i>Notelops brama</i>.....	4
2.-	Agrupaciones filogenéticas de Crossognathiformes.....	11
3.-	Ubicación geográfica de la Cantera San José de Gracia, Puebla.....	14
4.-	<i>Mytiloides labiatus</i> proveniente de San José de Gracia.....	15
5.-	Vista general de la Cantera San José de Gracia.....	17
6.-	Fotografía general del fósil SJG 007.....	31
7.-	Parte anterior del cráneo del fósil SJG 007.....	33
8.-	Premaxilar del fósil SJG 007.....	34
9.-	Preopérculo del fósil SJG 007.....	36
10.-	Parte posterior del cráneo del fósil SJG 007.....	40
11.-	Aleta dorsal del fósil SJG 007.....	42
12.-	Aleta pélvica del fósil SJG 007.....	43
13.-	Aleta anal del fósil SJG 007	44
14.-	Aleta caudal del fósil SJG 007	47
15.-	Filogenia obtenida bajo búsqueda heurística.....	50
16.-	Filogenia obtenida bajo búsqueda heurística con pesado <i>a posteriori</i>.....	53

17.- Filogenia obtenida bajo búsqueda heurística con pesos asignados....	56
18.- Filogenia obtenida bajo análisis nuevas tecnologías.....	58
19.- Filogenia obtenida bajo nuevas tecnologías y pesos implicados.....	60
20.- Filogenia obtenida bajo búsqueda heurística tradicional (matriz reducida)	63
21.- Filogenia obtenida bajo búsqueda heurística tradicional y pesado <i>a posteriori</i> (matriz reducida)	65
22.- Filogenia obtenida bajo búsqueda heurística tradicional y pesado <i>a priori</i> (matriz reducida)	68
23.- Filogenia obtenida bajo nuevas tecnologías (matriz reducida).....	70
24.- Filogenia obtenida bajo nuevas tecnologías y pesos implicados (matriz reducida).	73
25.- Filogenia con los parámetros de Bootstrap y Bremer.....	74<

1.-RESUMEN

México cuenta con un registro extenso de peces mesozoicos provenientes de diferentes localidades que se distribuyen por todo el territorio. La identificación de este tipo de fósiles ha mostrado que México fue muy importante para la evolución y diversificación de este linaje durante el período Cretácico, Sin embargo, muchas localidades aún no han sido estudiadas con suficiente detalle. En el presente estudio se describe un pez fósil proveniente de la Cantera San José de Gracia, fechada para el Turoniano, Cretácico Tardío. Después de describir al ejemplar se comparó con literatura especializada para realizar la asignación taxonómica correspondiente. Posteriormente se realizaron diez análisis filogenéticos utilizando técnicas de búsqueda tradicional y de nuevas tecnologías para ubicar su posición dentro de los diferentes grupos de peces teleósteos. La presencia del hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado; el hueso extraescapular bien desarrollado, la aleta dorsal acuminada y el paraesfenoide sin dientes, permiten asignar al fósil estudiado como miembro del orden Crossognathiformes, un grupo de peces teleósteos actualmente extintos. No existió un consenso en las agrupaciones obtenidas en los diferentes análisis filogenéticos realizados. La posición del ejemplar ha cambiado entre los órdenes Elopiformes, Crossognathiformes e incluso como un teleósteo de posición incierta. Independientemente de su clasificación la combinación del pterigióforos uno y 18 de aleta dorsal hipertrofiados con forma de escudo; las espinas cefálicas proyectadas hacia la parte posterior del cuerpo; los tres postcleithra hipertrofiados, con forma ovalo son únicas entre los peces de la localidad, por lo que es probable que se trate de una nueva especie descrita para la localidad. Por lo tanto, este registro representa un incremento en la diversidad ictiológica de México durante el Cretácico.

Palabras clave: Cantera San José de Gracia, Turoniano, Puebla, México.

2.-ABSTRACT

Mexico has an extensive record of Mesozoic fishes from different localities distributed throughout the territory. The identification of these fossils has shown that Mexico was very important for the evolution and diversification of this lineage during the Cretaceous period. However, many localities have not yet been studied in sufficient detail. In the present study we describe a fossil fish from the San José de Gracia Quarry, dated to the Turonian, Late Cretaceous. After describing the specimen, it was compared with specialized literature to make the corresponding taxonomic assignment. Subsequently, ten phylogenetic analyses were performed using traditional search techniques and new technologies to locate its position within the different groups of teleost fishes. The presence of the retroarticular bone excluded from the articular facet of the quadrate; the well-developed extrascapular bone, the acuminate dorsal fin and the parasphenoid without teeth, allow us to assign the fossil studied as a member of the order Crossognathiformes, a group of teleost fishes currently extinct. There was no consensus in the groupings obtained in the different phylogenetic analyses performed. The position of the specimen has shifted between the orders Elopiformes, Crossognathiformes and even as a teleost of uncertain position. Regardless of its classification the combination of pterygiophores one and 18 of with shield-shaped dorsal fins; the cephalic spines projected towards the posterior part of the body; the three hypertrophied, oval-shaped postcleithra are unique among the fishes of the locality, so it is likely that this is a new species described for the locality. Therefore, this record represents an increase in the ichthyological diversity of Mexico during the Cretaceous.

Key words: San José de Gracia Quarry, Turonian, Puebla, Mexico

3.- INTRODUCCIÓN

El orden Crossognathiformes es un grupo muy diverso de peces teleósteos extintos que incluye al género *Crossognathus* Pictet 1858 y formas afines (Taverne, 1989). Durante cerca de 110 millones de años desde el Jurásico Tardío hasta el Eoceno, estos peces habitaron los mares epicontinentales circundantes de las zonas tropicales y templadas del planeta (Taverne, 1980; Arratia, 2008; Arratia y Tischlinger, 2010; Veysey *et al.*, 2020; Alvarado-Ortega y Alves, 2022).

Los Crossognathiformes fueron peces pisciformes gráciles. Su cabeza era relativamente pequeña, con la parte anterior aguda y ocupaba menos del 30 % de la longitud estándar del cuerpo (p.ej. Taverne y Capasso, 2019; London y Shimada, 2020; Alvarado-Ortega y Alves, 2022). Su hocico era terminal, rematando en una punta aguda y estaba armado con numerosos dientes cónicos, tenía una gran apertura debido a que se articulaba a la suspensión mandibular hasta la región postocular del cráneo. En la mayoría de las especies, las aletas impares son generalmente cortas, pequeñas y están distribuidas en la mitad posterior del cuerpo, mientras que las pares están colocadas en o muy cerca del borde ventral del tronco. En todas las especies en donde se conoce, la aleta caudal es amplia e incluye dos lóbulos triangulares, largos, amplios y simétricos (Figura 1). Estos rasgos permiten reconocer que los crossognathiformes fueron peces depredadores de nado sostenido (Shimada, 2015; London y Shimada, 2020).

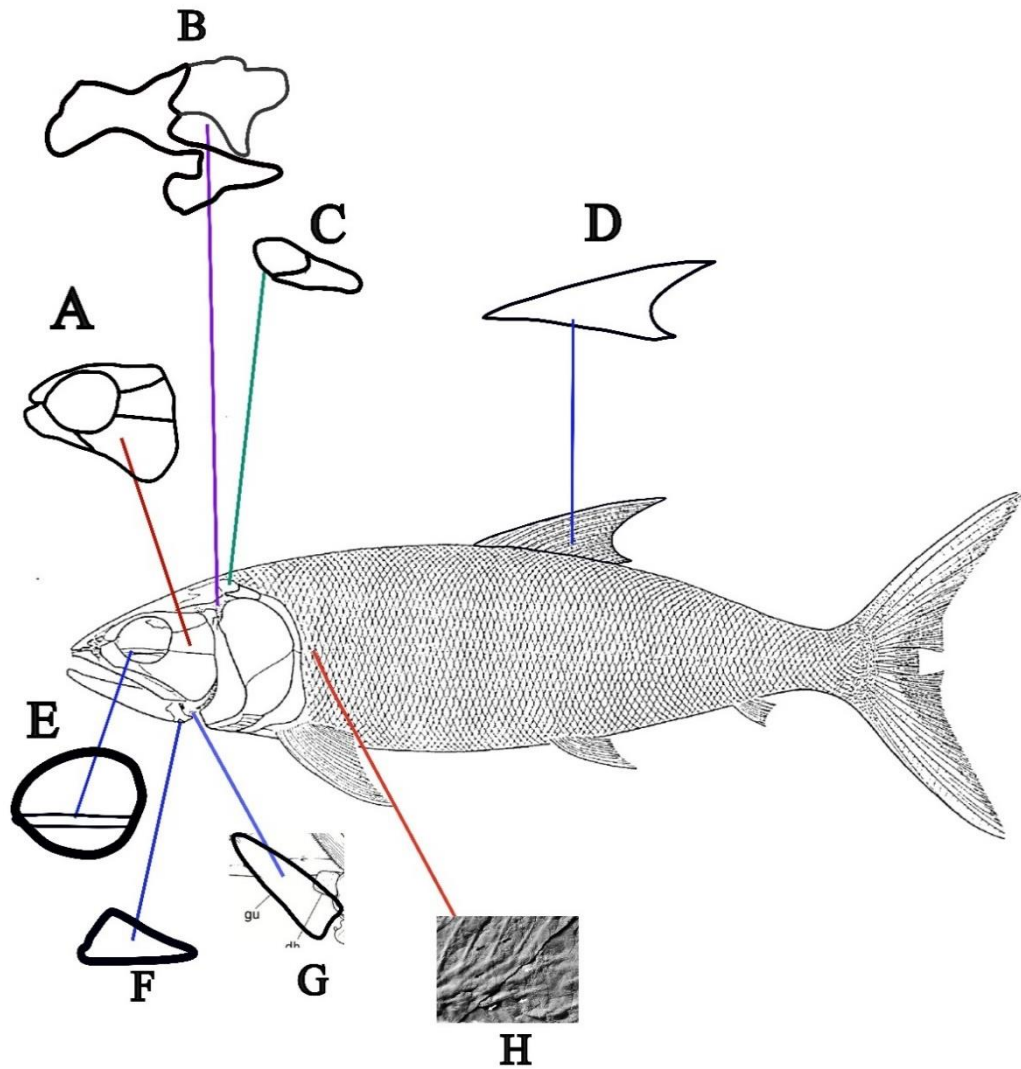


Figura 1.- Esquema de *Notelops brama* en el que se señalan las características diagnósticas de Crossognathiformes propuestas por los estudios de Arratia y Tischlinger, 2010 (azul) y Alvarado-Ortega y Alves, 2022 (rojo). Se señalan las sinapomorfías propuestas por ambos estudios (morado), mientras que en verde se muestra una sinapomorfía en Arratia y Tischlinger (2010) pero que es propuesta como una homoplasia en Alvarado-Ortega y Alves (2022). Los caracteres señalados corresponden a: a) anillo circunorbital cerrado, b) fosa posttemporal, c) hueso extraescapular bien desarrollado, d) aleta dorsal acuminada, e) paraesfenoide

sin dientes, f) retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado, g) ausencia de placa gular, h) escamas detrás de la cintura pectoral con numerosos circuli. Esquema de *N. brama* modificado de Maisey, 1991. Características G y H modificadas de Alvarado-Ortega y Alves, (2022). Esquema de fosa posttemporal tomado y redibujado de Blanco y Cavin, (2003).

De acuerdo con Taverne (1989) y autores posteriores (p.ej. Arratia y Tischlinger, 2010; Alvarado-Ortega y Alves, 2022), estos peces comparten un conjunto característico y exclusivo de rasgos osteológicos entre los que se incluye:

1. Cráneo medioparietal
2. Fosa temporal grande, cubierta, que se abre entre las regiones pterótica, epiótica y exoccipital, con afectación más o menos marcada de la región intercalar
3. Fosa subtemporal y puente proótico-intercalar, presentes
4. Supratemporal vasto, completo
5. Mesetmoide estrecho con procesos laterales desarrollados y un extremo posterior bífido
6. Presencia de una comisura sensorial fronto-parietal
7. Conexión entre los canales sensoriales supraorbitarios y postorbitarios
8. Nasal tubular
9. Huesos palatinos denticulados
10. Presencia del proceso simpléctico y del proceso cuadrado-yugal, que recorre el borde del cuadrado y no lo sobrepasa
11. Articulaciones articulares, angulares y retroarticulares no soldadas
12. Articulación retroarticular excluida de la placa articular cuadrada
13. Pleurosfenoide, orbitosfenoide y basisfenoide, presentes
14. Anillo circumorbital cerrado
15. Hipertrofia considerable de la región dermosfenótica
16. Supraorbital grande en contacto con la serie anteorbitaria inferior
17. Hueso antorbital fusionado al primer hueso infraorbital
18. Presencia de una pequeña comisura sensorial anteorbitaria
19. Apófisis premaxilar media, posterior o ausente
20. El maxilar se vuelve recto, en lugar de curvase ligeramente en forma de media luna
21. Extremo anterior del maxilar espatulado y que pasa por detrás del premaxilar
22. Vómer dentado
23. Paraesfenoide desdentado
24. Pérdida de las apófisis basipterigoides del paraesfenoide
25. Hipertrofia de la fosa dilatadora

26. Mandíbula leptolepídica
27. Mesocoracoide presente
28. Cuatro pterigióforos pectorales
29. Uno a dos postcleitra
30. Parahipural soldado a la vértebra preural I
31. Primer y segundo hipural fusionados y unidos a la vértebra ural I
32. Espinas preurales I y II reducidas
33. Vértebras preurales I, urales I y II, independientes
34. No más de dos epurales
35. Hasta nueve hipurales
36. Un máximo de seis pares de uroneurales
37. Dos urodermales
38. Presencias de placas precaudales
39. Agrandamiento leve o significativo de los uroneurales
40. Flancos de las últimas vértebras cubiertos por los uroneurales

Los primeros crossognathiformes fueron descritos a mediados del siglo XIX a partir de fósiles recolectados en Líbano, Europa y América (p.ej. Owen, 1840; Agassiz, 1841; Dixon, 1850; Cope, 1872), sin embargo, existe un hiato durante el cual la naturaleza y estudios de este grupo fueron ignorados por casi un siglo. Es hasta finales del siglo pasado y posterior al estudio de Taverne (1989), cuando nuevos descubrimientos, aumentaron la diversidad conocida de estos peces, y hoy sus fósiles pueden ser encontrados en numerosos sitios en Norteamérica, Sudamérica, Europa, el norte de África, Medio Oriente, Australia y Japón (p. ej. Arratia *et al.*, 2018; Taverne y Capasso, 2019; London y Shimada, 2020; Veysey *et al.*, 2020; Miyata *et al.*, 2022). reconoció a las familias Pachyrhizodontidae propuesta por Cope (1872) y Notelopidae erigida por Forey (1977). Actualmente, este orden incluye 49 especies, agrupadas en 29 géneros, cinco familias (Chongichthyidae, Crossognathidae, Notelopidae, Pachyrhizodontidae y Varasichthyidae) y dos subórdenes (Pachyrhizodontoidei y Varasichthyoidei) (Arratia, 1981, 1982, 2008; Arratia y Tischlinger, 2010; Alvarado-Ortega y Alves, 2022) (Tabla 1).

Tabla 1.- Clasificación del orden Crossognathiformes de acuerdo con la propuesta de Alvarado-Ortega y Alves, (2022).

Suborden	Familia	Género	Especie
Varasichthyoidei	Varasichthyidae	<i>Domeykos</i>	<i>D. profetaensis</i>
		<i>Varasichthys</i>	<i>V. arasi</i>
		<i>Luisichthys</i>	<i>L. vinalesensis</i>
		<i>Protoclupea</i>	<i>P. chilensis</i> <i>P. atacamensis</i>
Pachyrhizodontoidei	Pachyrhizodontidae	<i>Apricenaichthys</i>	<i>A. depotteri</i>
		<i>Chongichthys</i>	<i>C. dentatus</i>
		<i>Aquilopiscis</i>	<i>A. wilsoni</i>
		<i>Kradimus</i>	<i>K. asflaensis</i>
		<i>Apsopelix</i>	<i>A. anglicus</i> <i>A. miyazakii</i>
		<i>Crossognathus</i>	<i>C. sabaudianus</i> <i>C. danubiensis</i>
		<i>Goulmimichthys</i>	<i>G. arambourgi</i> <i>G. gasparinii</i> <i>G. roberti</i>
		<i>Polcynichthys</i>	<i>P. lloydhili</i>
		<i>Rhacolepis</i>	<i>R. buccalis</i>
		<i>Nardopiscis</i>	<i>N. cavini</i>
		<i>Cavinichthys</i>	<i>C. pachylepis</i>
		<i>Lebrunichthys</i>	<i>L. nammourensis</i>
		<i>Motlayoichthys</i>	<i>M. sergioi</i>
		<i>Elopopsis</i>	<i>E. fenzlii</i> <i>E. crassus</i> <i>E. heckeli</i> <i>E. ziegleri</i> <i>E. smithwoodwardi</i>
		<i>Platinx</i>	<i>P. macropterus</i> <i>P. intermedius</i>
		<i>Stanhopeichthys</i>	<i>S. libanicus</i>
		<i>Pachyrhizodus</i>	<i>P. basalis</i> <i>P. subulidens</i> <i>P. caninus</i> <i>P. kingi</i>

			<i>P. salmoneus</i> <i>P. leptopsis</i> <i>P. dibleyi</i> <i>P. megalops</i> <i>P. marathonensis</i> <i>P. minimus</i> <i>P. grawi</i>
		<i>Tingitanichthys</i>	<i>T. heterodon</i>
	<i>Notelopidae</i>	<i>Bavarichthys</i>	<i>B. incognitus</i>
		<i>Michin</i>	<i>M. csernai</i>
		<i>Notelops</i>	<i>bramma</i>
		<i>Nusaviichthys</i>	<i>N. nerivelai</i>

A pesar de que los primeros crosognátidos se describieron hace casi dos siglos y de que descubrimientos recientes han aumentado la diversidad de especies conocidas, este grupo presenta problemáticas cuando se trata de determinar las relaciones de parentesco ya que no existe un consenso en el que se pueda agrupar a todos los representantes de este grupo (p. ej. Sferco *et al.*, 2015; Veysey *et al.*, 2020). Dichas problemáticas involucran una serie de factores, lo cuáles son: 1) La naturalidad del orden fue desconocida durante casi un siglo, el estudio de Taverne (1989) fue el primero en tratar de dilucidar las relaciones de parentesco de este orden, retomando el estudio de taxones que fueron descritos varios años atrás, por ejemplo, el género *Crossognathus* descrito por Pictet (1858) o la familia Pachyrhizodontidae propuesta por Cope (1872). Teniendo en cuenta la cantidad de crosognátidos descritos durante las últimas dos décadas, los análisis filogenéticos realizados en este grupo cuentan constantemente con información nueva que modifica las hipótesis en sus relaciones de parentesco propuestas previamente. 2) El registro fósil de los crossognathidos no es “homogéneo”, algunos de sus representantes han sido descritos a partir de ejemplares completos o que son relativamente abundantes en sus yacimientos como *Rhacolepis buccalis* o *Notelops*

brama (Maisey, 1991), mientras que especies como *Polcynichthys lloydhili* se conocen a partir de ejemplares incompletos (London y Shimada, 2020), esta disparidad en el registro fósil hace difícil determinar características osteológicas que puedan resolver las relaciones de parentesco del grupo. 3) El estudio más reciente sobre las relaciones de parentesco del orden Crossognathiformes realizado por Alvarado-Ortega y Alves (2022), propone a este grupo como monofilético. Sin embargo, esta propuesta ha sido puesta en duda en estudios que utilizan el banco de datos propuesto por Arratia y Tischlinger, (2010), mismo que sirvió como base para los estudios posteriores a su publicación.

La inclusión de los crossognathiformes en estudios filogenéticos incluye diferentes etapas con resultados contrastantes. El primero de estos análisis fue realizado por Cavin (2001) quien utilizó 20 taxones, obteniendo la agrupación monofilética del grupo, sin embargo, no resuelve las relaciones de *Notelops* Agassiz, 1841, *Rhacolepis* Agassiz, 1841, *Pachyrhizodus* Dixon, 1850, *Goulmimichthys* Cavin, 1995 y *Elopopsis* Dixon, 1850. Posteriormente, Arratia (2008) hizo lo propio y corroboró la monofilia del orden el cual fue dividido en las familias Varasichthyidae, Chongichthyidae, Crossognathidae y Pachyrhizodontidae. Posteriormente, Arratia y Tischlinger (2010) recuperaron la agrupación monofilética del orden dentro del cual se formaron dos clados: uno correspondiente a la familia Varasichthyidae, que incluye a los géneros de relación incierta *Domeykos* Arratia y Schultze, 1985, *Luisichthys* White, 1942, *Protoclupea* Arratia y Schultze, 1985 y *Varasichthys* Arratia, 1981; y el otro agrupando a los géneros *Apsopelix* Cope, 1871; *Crossognathus* Pictet, 1858; *Goulmimichthys* Cavin, 1995; *Rhacolepis* Agassiz, 1841; *Notelops* Agassiz, 1841, *Bavarichthys* Arratia y Tischlinger, 2010; *Chongichthys* Arratia, 1982. Más recientemente, Hernández-Guerrero (2015),

incluyo 89 de caracteres pertenecientes a 30 taxones diferentes, obteniendo la condición monofilética del grupo.

Aunque Sferco *et al.* (2015) no tenía como objetivo resolver las relaciones de parentesco de los Crossognathiformes, su análisis concluyó que este orden es parafilético, ubicando a la familia Varasichthyidae en la base del grupo de los teleósteos. En el mismo año, Mayrinck *et al.* (2015) propusieron nuevamente la agrupación parafilética de este orden, además de modificar la afinidad taxonómica de *Salminops ibericus* Gayet, 1985, pasando de ser un miembro extinto de Characiformes a agruparse dentro de los Crossognathiformes,

Más recientemente, London y Shimada (2020) modificaron la matriz original de Arratia y Tischlinger (2010), reduciendo de 52 a 42 el número de taxones y de 193 a 142 el número de caracteres. En esta nueva matriz se incluyó a la especie de estudio *Polcynichthys lloydhilli* London y Shimada, 2020. Las relaciones de parentesco en el análisis son similares a las reportadas anteriormente por Arratia y Tischlinger (2010); no obstante, existen diferencias como la politomía dentro de los géneros jurásicos *Protoclupea* Arratia, Chang-Garrido, Chong-Díaz, 1975; *Luisichthys* White, 1942 y *Varasichthys* Arratia, 1981 está resuelta, siendo *Luisichthys* y *Varasichthys* grupos hermanos, del mismo modo este clado es grupo hermano de *Protoclupea*. La inclusión de *P. lloydhilli* lo asigna dentro de los Crossognathiformes y la familia Pachyrhizodontidae.

En estudios posteriores realizados por Veysey *et al.* (2020) incorporaron a la matriz original de Arratia y Tischlinger (2010) a la especie *Kradimus asflaensis* Veysey, Brito, Martill, 2020. El resultado mostró al orden Crossognathiformes como un grupo parafilético, el clado de la familia Varasichthyidae (*Domeykos*, *Luisichthys*, *Protoclupea* y *Varasichthys*) se encuentra en una posición basal dentro de la

filogenia, además de conservar las relaciones de parentesco propuestas por Mayrinck *et al.* (2015). Excluyendo a *Bavarichthys incognitus*, el resto de las relaciones de parentesco de los Crossognathiformes caen dentro de una politomía, incluido *Kradimus asflaensis* (Figura 2).

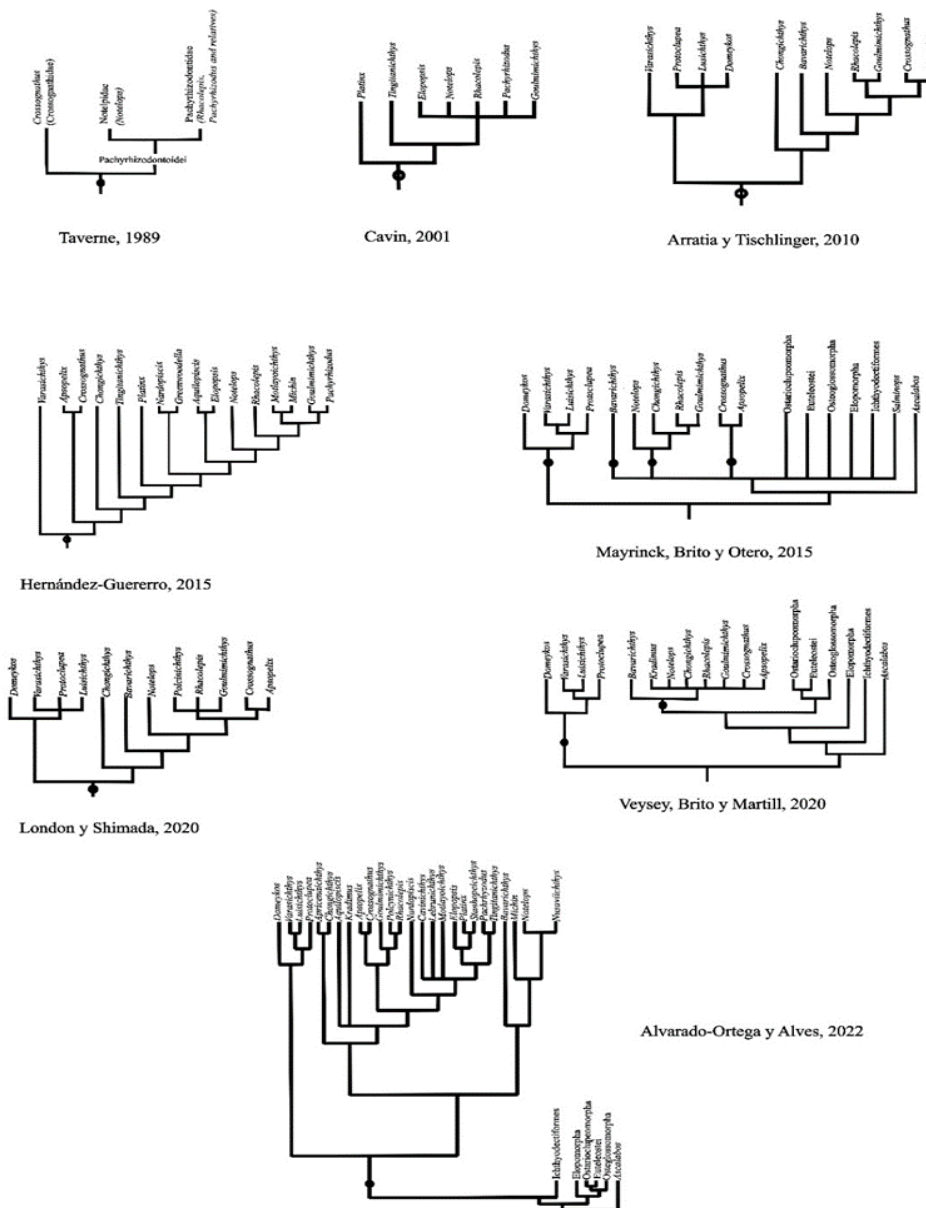


Figura 2.- Agrupaciones filogenéticas propuestas para los Crossognathiformes. Modificado de Alvarado-Ortega y Alves (2022).

El estudio filogenético más reciente, fue realizado por Alvarado-Ortega y Alves (2022), donde se actualizó la matriz de caracteres propuesta por London y Shimada (2020) con taxa Crossognathiformes no considerados previamente. El análisis recuperó la agrupación monofilética del Orden Crossognathiformes, en el cual se anidan dos subórdenes: Varasichthyoidei y Pachyrhizodontoidei. En el primero se agrupa a los miembros de la familia Varasichthyidae, mientras que el segundo se compone de las familias Pachyrhizodontidae y Notelopidae, además de otros 22 géneros.

A partir del antecedente histórico se concluye que, con el incremento de taxones, la monofilia y las relaciones filogenéticas de las especies que componen el orden Crossognathiformes cambian. En el presente trabajo, se realizó la descripción anatómica de un ejemplar fósil recolectado en la Cantera San José de Gracia, que de acuerdo con ciertas características morfológicas afines al orden Crossognathiformes, razón por la cual se incluirá en un análisis filogenético tomando como base la más reciente propuesta de filogenia del grupo. De esta manera, la posición de este nuevo hallazgo contribuye en las implicaciones en la monofilia y relaciones internas de los Crossognathiformes.

3.1.- Registro fósil de Crossognathiformes en México

En México el registro fósil de los Crossognathiformes está restringido a depósitos cretácicos. Existen fósiles asignados a este orden provenientes de los estados de Oaxaca (Applegate y Comas, 1980), Guerrero (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006), Hidalgo (Hernández-Guerrero, 2015), Coahuila (Blanco-Piñón y Alvarado-Ortega, 2005; Alvarado-Ortega *et al.*, 2006; Lupercio-Espericueta, 2018), Nuevo

León (Blanco-Piñón *et al.*, 2004, 2008) y Puebla (Alvarado-Ortega *et al.*, 2008; Alvarado-Ortega y Alves, 2022). Actualmente, existen seis especies conocidas en el país: *Goulmimichthys roberti* Blanco y Cavin, 2003, descrito a partir de ejemplares recuperados en depósitos del Turoniano de la cantera de Vallecillo, Nuevo León (Blanco y Cavin, 2003) y de las canteras de Huehuetla y Múzquiz en los estados de Puebla y Coahuila, respectivamente (Alvarado-Ortega *et al.*, 2019, Stinnesbeck *et al.*, 2020); *Tingitaichthys heterodon* Arambourg, 1954, y *Pachyrhizodus caninus* Cope, 1872, también provenientes de la cantera de Vallecillo, Nuevo León (Blanco y Cavin, 2003; Giersch *et al.*, 2010; Giersch, 2014); *Michin csernai* Alvarado-Ortega, Mayrinck y Brito, 2008 y *Nusaviichthys nerivelai* Alvarado-Ortega y Alves, 2022, de los depósitos del Albiano de la Cantera Tlayúa, Puebla; y *Motlayoichthys sergioi* Arratia, González-Rodríguez y Hernández-Guerrero, 2018, proveniente de depósitos del Albiano, Cretácico temprano de la cantera de Muhi en el estado de Hidalgo. Los Crossognathiformes descritos en México representan el segundo ensamble más diverso en el mundo solo superado por Europa (Alvarado-Ortega y Alves, 2022). En este estudio se describe un fósil con características semejantes a las descritas en el grupo, recuperado en la Cantera San José de Gracia, Puebla, México, localidad en donde no existen reportes previos de este grupo y se analizan sus posibles implicaciones.

4.-Área de estudio

La Cantera San José de Gracia se ubica en las coordenadas 18°39' 27.25''N, 97°52' 13.94''O dentro del Municipio de Molcaxac, en el estado de Puebla, México. La superficie explotada del yacimiento se extiende 140 metros de este a oeste y 40 metros de norte a sur con una profundidad de cuatro metros. Los estratos expuestos se componen de arcillas pobremente carbonatadas mostrando gradación normal y depositados en planos paralelos laminados (Alvarado-Ortega *et al.*, 2020) (Figura 3). Se ha estimado que los depósitos fosilíferos de la Cantera San José de Gracia son de edad Turoniano (Pulido-González, 2011; Alvarado-Ortega *et al.*, 2020) debido a la presencia del fósil índice *Mytiloides labiatus* Schlotheim, 1813 (Figura 4) así como a su posición estratigráfica por encima de la Formación Morelos de edad Cenomaniense y la Formación Miahuatpec del Aptiano

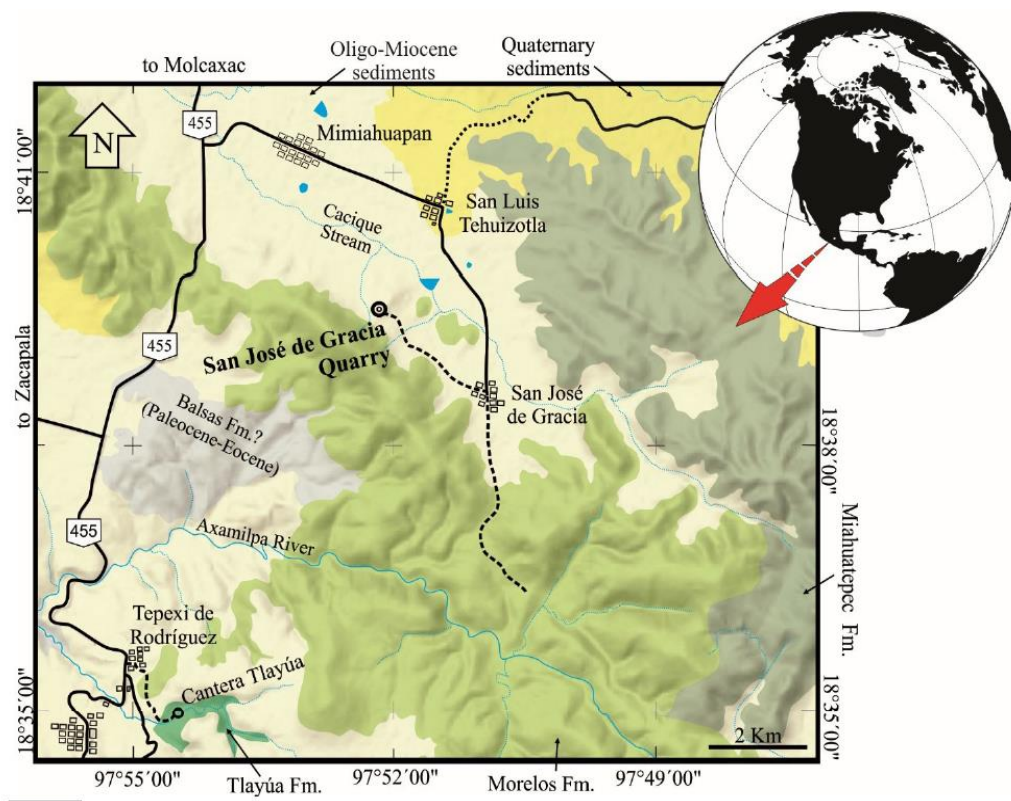


Figura 3.- Ubicación geográfica de la Cantera San José de Gracia. Tomado de Alvarado-Ortega *et al.*, 2020



Figura 4.- Fotografía de *Mytiloides labiatus*, fósil índice de San José de Gracia

San José de Gracia es un sitio de extracción artesanal del cual se obtienen lajas color marrón, planas y resistentes, comúnmente utilizadas en la construcción de pisos y fachadas, comercializadas regionalmente por los habitantes del municipio. La extracción de las lajas en este yacimiento comenzó en la primera década del presente siglo, actividad que condujo al descubrimiento de los fósiles preservados en las rocas de este sitio (Figura 5). Al estudiar la litología de San José de Gracia, esta mostró diferencias con otras unidades geológicas presentes en la región, que sumado a la presencia de fósiles dieron inicio en 2008 a un proyecto geológico-paleontológico con la finalidad de rescatar, estudiar y conservar estos fósiles. En este proyecto colaboran los habitantes del municipio de Molcaxac, así como estudiantes y paleontólogos de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) y la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Desde el inicio del proyecto se han recuperado más de 200 fósiles repartidos en las colecciones del Instituto de

Geología de la UNAM y en el Laboratorio de Paleobiología de la BUAP, entre los que se encuentran invertebrados como inoceramidos, ammonites, belemnites, gasterópodos y cangrejos, además de vertebrados como reptiles marinos y peces óseos (Alvarado-Ortega *et al.*, 2020).

La diversidad conocida de peces consiste en fósiles pertenecientes a los órdenes Clupeiformes (Clupeidae), Aulopiformes (Dercetidae, Enchodontidae) y Sphenocephaliformes (Sphenocephalidae) (Alvarado-Ortega *et al.*, 2020). Los peces fósiles recuperados de la Cantera San José de Gracia muestran características morfológicas que no han sido previamente reconocidas en los peces óseos de este yacimiento por lo que la diversidad paleoictiológica de San José de Gracia aún está subestimada.



Figura 5.- Vista de la Cantera San José de Gracia En la que se aprecia parte de los estratos expuestos (A) y el basurero de lajas desechadas (B).

5.- JUSTIFICACIÓN

El ejemplar fósil SJG 007 muestra características morfológicas no identificadas en otros peces óseos provenientes de San José de Gracia, dichas características indican que este pez es un miembro del orden Crossognathiformes, previamente desconocido en la cantera, lo que contribuye al registro de paleodiversidad de peces óseos en el centro de México durante el Cretácico.

6.-HIPÓTESIS

Las características morfológicas como el hueso extraescapular bien desarrollado; aleta dorsal acuminada; hueso retroarticular excluido de la articulación cuadrado-mandibular presentes en el fósil SJG 007, probablemente permiten ubicarlo taxonómicamente dentro del orden Crossognathiformes.

7.-OBJETIVOS

7.1.- Objetivo general

Realizar el estudio sistemático del pez Crossognathiforme recuperado en la Cantera San José de Gracia para conocer su identidad taxonómica y sus relaciones filogenéticas dentro del orden.

7.2.-Objetivos particulares

- Elaborar la descripción morfológica del ejemplar SJG 007 con base en la osteología preservada.

- Realizar un análisis de morfología comparada con otras especies del orden Crossognathiformes para su posible clasificación taxonómica y comprobar su posible afinidad a este orden.
- Realizar un análisis filogenético con rasgos osteológicos de diferentes grupos de peces teleósteos vivos y extintos en la que se incluye el ejemplar SJG 007, para ubicarlo dentro del grupo.

8.-MATERIAL Y MÉTODOS

Se examinó un ejemplar que se encuentra depositado en la Colección Nacional de Paleontología, ubicada en las instalaciones del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). El ejemplar fue numerado con el acrónimo provisional SJG 007 (San José de Gracia). Abajo se describe la preservación y aspectos generales del ejemplar.

SJG 007: El fósil se encuentra semicompleto y preservado del lado derecho. La longitud estándar es de 118.55 mm. La cabeza se encuentra fragmentada y la aleta caudal se encuentra desprendida del resto del cuerpo. Las aletas pectorales se encuentran desprendidas del resto del fósil. Las aletas dorsal y anal se encuentran unidas al resto del fósil. No se encuentran vértebras fosilizadas pero es posible apreciar la impresión correspondiente a los centros vertebrales. La forma de la aleta caudal es homocerca.

8.1.- Mediciones

Se realizaron mediciones de características corporales para ser utilizadas como medio de comparación e identificación.

Longitud total (LT): Línea horizontal que abarca desde el extremo anterior de la mandíbula del pez hasta el extremo posterior de la aleta caudal.

Longitud estándar (LE): Línea horizontal que va desde el extremo anterior de la mandíbula del pez hasta el pedúnculo caudal.

Alto máximo del cuerpo (AMC): Línea vertical que abarca la parte ventral hasta la dorsal del cuerpo del pez en su punto más alto.

Longitud de la cabeza (LC): Línea horizontal que abarca desde la parte anterior de la mandíbula hasta el final del opérculo.

Altura de la cabeza (AC): Línea vertical que abarca la parte ventral hasta la dorsal del cráneo en su punto más alto.

Longitud predorsal (LPrD): Línea horizontal que abarca desde el extremo anterior de la mandíbula hasta el primer radio de la aleta dorsal.

Longitud dorsal (LD): Línea horizontal que abarca la longitud de la base de la aleta dorsal.

Longitud postdorsal (LPsD): Línea horizontal que abarca desde el último radio de la aleta dorsal hasta el pedúnculo caudal.

Longitud preanal (LPA): Línea horizontal que abarca desde el extremo anterior de la mandíbula hasta el primer radio de la aleta anal.

Longitud de la aleta anal (LA): Línea horizontal que abarca la longitud de la base de la aleta anal.

Longitud postanal (LPsA): Línea horizontal que abarca el último radio de la aleta anal hasta el pedúnculo caudal.

Longitud prepectoral (LPPt): Línea horizontal que abarca desde la parte anterior de la mandíbula hasta el inicio de los radios de la aleta pectoral.

Longitud de la aleta pectoral (LPt): Línea horizontal que abarca los extremos anterior y posterior de los radios pectorales.

Longitud prepélvica (LPrPv): Línea horizontal que abarca desde la parte anterior de la mandíbula hasta el inicio de los radios de la aleta pélvica.

Longitud de la aleta pélvica (LPv): Línea horizontal que abarca desde el inicio del hueso pélvico hasta el extremo posterior de sus radios.

Longitud postpélvica (LPsPv): Línea horizontal que abarca desde la base del hueso pélvico hasta el pedúnculo caudal.

Altura pedúnculo caudal (APC): Línea vertical que abarca la región ventral hasta la región dorsal en el extremo anterior de los primeros radios de la aleta caudal.

Longitud caudal (LCd): Línea horizontal que abarca desde el pedúnculo caudal hasta el extremo posterior del radio más largo de la aleta caudal.

8.2.- Preparación del material fósil

Se elaboraron moldes de caucho para observar el fósil a detalle y realizar el registro fotográfico. El material fue preparado con solución selladora esparcida con una brocha en el contorno de la roca, evitando tocar las partes fosilizadas, proceso realizado dos veces, aplicada la solución se dejó secar durante dos horas. Una vez terminado el secado, se aplicó cera en aerosol directamente sobre el fósil y las partes preservadas, con la finalidad de proteger el fósil durante el resto de la preparación, se

realizaron cuatro aplicaciones durante lapsos de dos horas, al observar la formación de cúmulos de cera se detuvieron las aplicaciones.

El molde fue preparado con caucho líquido que fue teñido con colorante hasta llegar a tono negro, preparada la mezcla se añadió gotas de catalizador para acelerar el secado. El caucho preparado fue esparcido por toda la pieza y cubierto por gasas a las que se les aplicó una segunda capa de caucho, durante este proceso se añadieron gotas extras de catalizador para acelerar el secado del molde. El caucho seco fue retirado para obtener el molde, después de este proceso el material fue limpiado en su totalidad utilizando alcohol étílico.

8.3.-Registro fotográfico

El registro fotográfico se realizó utilizando una cámara Nikon D5500 DSLR. Las fotografías fueron tomadas bajo diferentes condiciones de iluminación, luz blanca y luz ultravioleta. Se tomaron planos generales del cuerpo y planos de interés como la región cefálica y las aletas. Para obtener contraste en imágenes, los fósiles y el molde obtenido fueron recubiertos con polvo de magnesio el cual fue esparcido por la superficie de las partes preservadas y fotografiado posteriormente.

Para obtener un mejor detalle de las estructuras preservadas, se aplicó magnesio en el fósil y los moldes obtenidos. La cinta de magnesio fue quemada con un soplete, el humo fue distribuido por toda la superficie del material con especial interés en la región cefálica y la aleta caudal, terminada su aplicación se procedió a su registro fotográfico bajo luz blanca.

8.4.- Descripción morfológica y anatomía comparada

Las características osteológicas fueron observadas bajo el microscopio estereoscópico y en las fotografías obtenidas. La descripción anatómica sigue la propuesta de Alvarado-Ortega y Alves (2022). La información acerca de la anatomía del orden Crossognathiformes fue obtenida de literatura especializada (e.g. Arratia y Tischlinger, 2010; Alvarado-Ortega y Alves, 2022). Los dibujos y esquemas fueron realizados utilizando los software especializados Inkscape v. 1.1 y GIMP v. 2.10.30. Las abreviaturas osteológicas fueron tomadas de London y Shimada (2020) y Alvarado-Ortega y Alves (2022), mismas que a continuación se presentan:

afr: radios anales
ang: angular
app: pterigióforos anales
br: radios branquiostegos
cer: ceratohial
cl: cleithrum
cs: escudo caudal
den: dentario
dpp: pterigióforos dorsales
dr: radios dorsales
epl: epineurales
exc: extraescapular
ep: epurales
fr: frontal
gu: placa gular
h: hipurales
io3: infraorbital 3
mes: mesetmoide
na: nasal
op: opérculo
par: paraesfenoide
pafr: radios anales procurrentes
pcfr: radios de la aleta pectoral
pcl: post cleithrum
pdf: radios principales dorsales
ph: parahipural
pto: pterótico
ptt: posttemporal

pu: preural
pvb: hueso pélvico
pvfr: radios pélvicos
rar: retroarticular
rb: costillas
scl: supracleithrum
sn: supraneurales
su: supraorbital
uh: urohial;
ur: uroneural
vo: vómer

8.5.- Análisis filogenético

Para identificar las relaciones de parentesco de SJG 007, se realizaron análisis filogenéticos utilizando diferentes criterios de búsqueda y dos matrices de caracteres. La matriz de caracteres inicial fue construida utilizando la codificación propuesta de Alvarado-Ortega y Alves (2022) que, a su vez, es una modificación de las propuestas de London y Shimada (2020) y Arratia y Tischlinger (2010). Esta propuesta contiene 142 caracteres y 59 taxones.

Las matrices de caracteres fueron construidas utilizando el software Mesquite v. 3.70 (Maddison y Maddison, 2011). Las modificaciones realizadas en la matriz fueron la adición del ejemplar de estudio y la recodificación de caracteres donde el estado de carácter determinado no correspondía con el número total de estados de carácter descritos en la matriz para el respectivo carácter. Estos caracteres fueron verificados a partir de la comparación de la matriz de datos con la descripción de los diferentes estados de caracteres (Alvarado-Ortega y Alves, 2022, información suplementaria).

Todos los estados de caracteres fueron cambiados por la condición desconocido (?). Los caracteres modificados fueron: huesos epipleurales complejos (67); aletas dorsal y anal colocadas posteriormente (74); hipurapófisis (81); arco

neural del centro preural 1 (87); arco neural de ural 1 y 2 o primer centro ural (89); seis o siete uroneurales, los tres o cuatro primeros se extienden anteroventralmente para cubrir toda la superficie lateral de los centros preurales primero, segundo y tercero (93); sólo el hipural 2 (entre el conjunto inferior de hipurales) fusionado con el primer centro ural (97); ambos hipurales 1 y 2 están asociados por fusión o articulación con un centro compuesto, aparentemente por el centro preural 1 y el centro ural (99); fulcra basal epaxial (en el margen dorsal de la aleta caudal) (106); cuadrado con margen superior casi recto y prolongado anterodorsalmente por encima del ectopterigoides (138).

Adicionalmente, para evaluar la influencia de los estados de caracteres no observados en el ejemplar estudiado, se construyó una segunda matriz de caracteres eliminando todos los caracteres no codificados en el fósil de estudio, reduciendo el número total de caracteres a 86.

Los análisis filogenéticos se realizaron utilizando los softwares *Phylogenetic Analysis Using Parsimony* (PAUP) v. 4.0 (Swofford, 2000) y *Tree Analysis Using New Technologies* (TNT) v. 1.6 (Goloboff y Morales, 2023). En todos los análisis la especie *Dorsetichthys bechei* Arratia, 2013 fue utilizada como grupo externo. En el software PAUP se realizó inicialmente un análisis de parsimonia bajo el criterio de búsqueda heurística. Fue utilizado el algoritmo de adición de secuencias *simple*, utilizando como referencia el taxón *D. bechei*, el grupo externo. Este algoritmo corresponde a la manera de conectar los taxones propuesta por Farris (1970) y fue utilizada en el presente trabajo en el lugar de las adiciones aleatorias de secuencias (en inglés, *random addition sequences*) por una cuestión de tiempo computacional para la realización del análisis.

Al finalizar la búsqueda inicial se realizó el pesado *a posteriori* de los caracteres (en inglés, *reweighting caracteres*) utilizando los valores obtenidos del índice de consistencia reescalada (RC). El RC fue elegido pues representa el producto generado a partir de la multiplicación del índice de consistencia (IC) con el índice de retención (IR); por ello genera valores de pesado que consideran el número de veces que aparece un estado de carácter, así como la diferencia de los valores atribuidos a estados de caracteres autapomórficos y sinapomórficos (vea Swofford, 2002). Después de seleccionar el tipo de pesado *a posteriori* se realizó una búsqueda heurística utilizando parámetros idénticos a la búsqueda inicial.

El último análisis realizado en el PAUP fue el de pesado *a priori*. Este análisis fue realizado con el objetivo de valorar el conocimiento biológico previo, los cuales indican que determinadas características encontradas en el ejemplar estudiado son importantes para la definición de un miembro del orden Crossognathiformes. En este análisis se asignó un peso de “2” a los caracteres que han sido propuestos como diagnósticos del orden Crossognathiformes anterior a la búsqueda heurística inicial. Los caracteres pesado son: fosa post temporal grande y rodeada por el epiótico, pterótico, exoccipital e intercalar; hueso extraescapular grande y bien desarrollado; paraesfenoide sin dientes; hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado; placa gular ausente y la presencia de una aleta dorsal acuminada; fosa post temporal grande y rodeada por el epiótico, pterótico, exoccipital e intercalar; hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado; las escamas detrás de la cintura pectoral muestra numerosos circuli cruzados por líneas transversales en la parte media y los huesos circumorbitales formando un anillo cerrado (Arratia y Tischlinger, 2010; Alvarado-Ortega y Alves, 2022).

En el software TNT, se realizaron análisis de nuevas tecnologías; estas son estrategias propuestas recientemente para conseguir el menor número de árboles más parsimoniosos de manera más eficiente (Goloboff, 1999). Los algoritmos utilizados en los análisis de nuevas tecnologías son una opción para matrices de datos muy grandes o que presentan dudas en la codificación de estados de caracteres en diversos taxones (Goloboff *et al.*, 2008), como es el caso de la presente matriz de datos.

En todos los análisis realizados la memoria se configuró para 10,000 árboles. Se empleó la metodología *Ratchet* descartando los demás análisis de nuevas tecnologías en la consola, debido a que el método *Ratchet* es considerado el mejor método para analizar datos complejos por realizar cambios parciales en la topología del árbol, basándose en los conflictos de caracteres (Goloboff, 1999). Se programaron 1000 secuencias de adición aleatorias y semilla aleatoria con valor de 1.

Después de realizar el análisis filogenético, el soporte de los clados fue observado a partir del análisis de *Bootstrap* y el índice de decaimiento de *Bremer*. El análisis de *Bootstrap*, indica cuantas veces se repite el arreglo de un árbol filogenético en un conjunto de datos remuestreados, siendo 70 el valor de confianza mínimo (Russo y Selvatti, 2018; Ojha *et al.*, 2022). En este estudio, *Bootstrap* fue configurado utilizando el método *Standard (sample with replacement)* y un total de 1000 réplicas, configurando para la búsqueda de árboles obtenidos con análisis de nuevas tecnologías, colapsando los grupos por debajo de uno. El decaimiento de *Bremer* se basa en el número de pasos extra que son necesarios para colapsar una rama del cladograma del consenso de cladogramas subóptimos (Schuh, 2000). En el software TNT se configuró el valor del ajuste de Bremer utilizando la herramienta

absolute supports con *TBR from existing trees*, utilizando todos los árboles obtenidos.

Finalmente, también en TNT se realizó un análisis de pesos implicados buscando la reducción del número total de árboles obtenidos. El valor del pesado fue determinado a partir de la función estándar con el valor de $k=8.000$; después de ser configurados estos valores se realizó una nueva búsqueda con los parámetros anteriormente descritos.

9.-RESULTADOS

9.1.-Paleontología sistemática

Actinopterygii Cope, 1887

Subdivisión Teleostei Müller 1846

Orden *incertae sedis*

Familia *incertae sedis*

Gen. y sp. no determinados

9.2.- Diagnosis

El ejemplar SJG 007 se diferencia de todos los demás miembros del Orden Crossognathiformes y también de los demás teleósteos fósiles y vivientes conocidos por la siguiente combinación de características: cuerpo alargado; cleithrum y postcleithra hipertrofiados; presencia de espinas cefálicas; aleta pélvica abdominal posterior a la aleta dorsal; aleta dorsal con primer y último pterigióforo con forma de escudo dorsal.

Ejemplares referidos: SJG 007

Ocurrencia: Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla de Zaragoza, México.
Turoniano, Cretácico Superior.

9.3.- Descripción

9.3.1.- Rasgos generales del cuerpo

El ejemplar estudiado tiene el cuerpo alargado, casi cilíndrico, alcanzando los 149.8 milímetros (Tabla 2). La longitud del cuerpo es mayor que el ancho, este último alcanzando el 15.34 % de la longitud estándar (LE). La forma de la cabeza también es alargada, 30.26 % de LE. Los huesos de la mandíbula están desarticulados, sin embargo, parece que la boca es de forma terminal. La aleta dorsal es pequeña, ocupando el 54.50 % de la longitud de la cabeza (LC), presenta forma triangular y se encuentra ligeramente anterior a las aletas pélvicas. La aleta anal también es pequeña y triangular ocupando el 30.26 % de LC y está ubicada en la porción posterior del cuerpo. Las aletas pectorales están en posición horizontal con respecto a la aleta pélvica, aunque no es posible determinar su longitud total debido a que se encuentran escasamente preservadas. Las aletas pélvicas son del tipo abdominal y se encuentran ubicadas aproximadamente en la mitad del cuerpo con radios desarrollados. La aleta caudal es homocerca y fuertemente furcada, representando el 28.49 % de LE. No se aprecia conexión por membranas entre las aletas dorsal, anal y caudal. No se observa la línea lateral (Figura 6).

Tabla 2.- Mediciones realizadas al ejemplar de estudio expresadas en milímetros. Entre paréntesis se encuentra el porcentaje correspondiente a la longitud estándar (LE) y la longitud de la cabeza (LC), El símbolo “~” representa un valor aproximado, mientras el símbolo “+” el valor máximo encontrado en la estructura incompleta.

Medidas	SJG 007
LT	~149.8
LE	~118.55
AMC	11.47 (9.67 % LE)
LC	~30.26 (25.52% LE)
AC	13.28 (11.20 % LE)
LPrD	67.98 (57.34 % LE)
LD	14.01 (46.29 % LC)
LPsD	37.14 (31.32 % LE)
LPA	97.13 (81.93 % LE)
LA	8.05 (26.60 % LC)
LPsA	12.55 (10.58 % LE)
LPPt	23.94 (20.17 % LE)
LPt	+11.44 (37.80 % LC)
LPrPv	76.84 (64.81 % LE)
LPv	18.64 (61.59 % LC)
LPsPv	26.75 (22.56 % LE)
APC	4.01 (13.25 % LC)
LCd	30.82 (25.99 % LE)



Figura 6.- Fotografía bajo luz blanca del ejemplar fósil SJG 007 . Barra de escala = 2 cm.

9.3.2.- Osteología

9.3.2.1.- Neurocráneo: El neurocráneo se encuentra escasamente preservado. El grado de fosilización permite distinguir pocos elementos, como el hueso frontal. El frontal se encuentra separado de otros elementos óseos. La parte anterior es recta y forma un gancho hacia la parte posterior. No se aprecia ningún tipo de ornamentación. El mesetmoide se encuentra separado del resto del cráneo, tienen forma de “Y” que se estrecha hacia la parte anterior y su superficie tiene un patrón estriado. El vómer es una pequeña pieza que es más ancha en la parte anterior y posteriormente se estrecha rematando en una punta redondeada, en su superficie es posible apreciar un patrón de ornamentación lineal, aunque no es posible apreciar otros elementos como dientes (Figura 7).

9.3.2.2.- Huesos circunorbitales: Los huesos de la serie circunorbital se encuentran escasamente preservados. Es posible distinguir un solo elemento bien preservado, el resto de los elementos se encuentran fragmentados y no es posible identificarlos con certeza. El infraorbital 3 es el hueso circunorbital mejor preservado, tiene forma de abanico y se encuentra separado del resto de los huesos del cráneo (Figura 7).

9.3.2.3.- Mandíbula: Los huesos de la mandíbula se encuentran fuera de su posición original. Es posible observar el premaxilar, el maxilar, dos supramaxilares, el dentario, el articular y el retroarticular. El premaxilar está separado del resto del cuerpo. Este hueso tiene forma triangular; la parte anterior está expandida y es posible distinguir una hilera de dientes caninos robustos. En la región anterior hay una faceta lateral que es el posible punto de conexión entre el premaxilar y el maxilar. En la parte posterior el premaxilar es afilado y termina en una punta pronunciada (Figura 8). El maxilar se encuentra extremadamente fragmentado. Es posible distinguir esta estructura debido a la forma laminar, además es posible distinguir un hueso largo en la región dorsal que corresponde al supramaxilar. El supramaxilar tiene una forma notoriamente alargada, la parte anterior es estrecha y se va ensanchando periódicamente hasta terminar en una base posterior redondeada. El dentario está pobremente preservado, la porción medial está completamente ausente y solo es posible observar las regiones más externas de dicho hueso. La región anterior tiene dos concavidades, una en la parte anterior y otra anteroventral. En la porción ventral es posible distinguir el canal sensorial mandibular, debido a la preservación del material, parece estar cubierto por una capa ósea. Posteriormente el dentario se expande y recubre parcialmente el hueso articular. El articular está

escasamente preservado, tiene una proyección dorsal que corresponde al proceso coronoide del angular. En la parte anterior es posible observar el sobrelapamiento sobre el dentario. La región posterior del angular es recta, afilada y larga. El retroarticular se articula en la porción posteroventral del articular. Este es un hueso diminuto con forma cuadrada y que en el ejemplar estudiado no parece participar en la articulación cuadrado-mandibular (Figura 7).

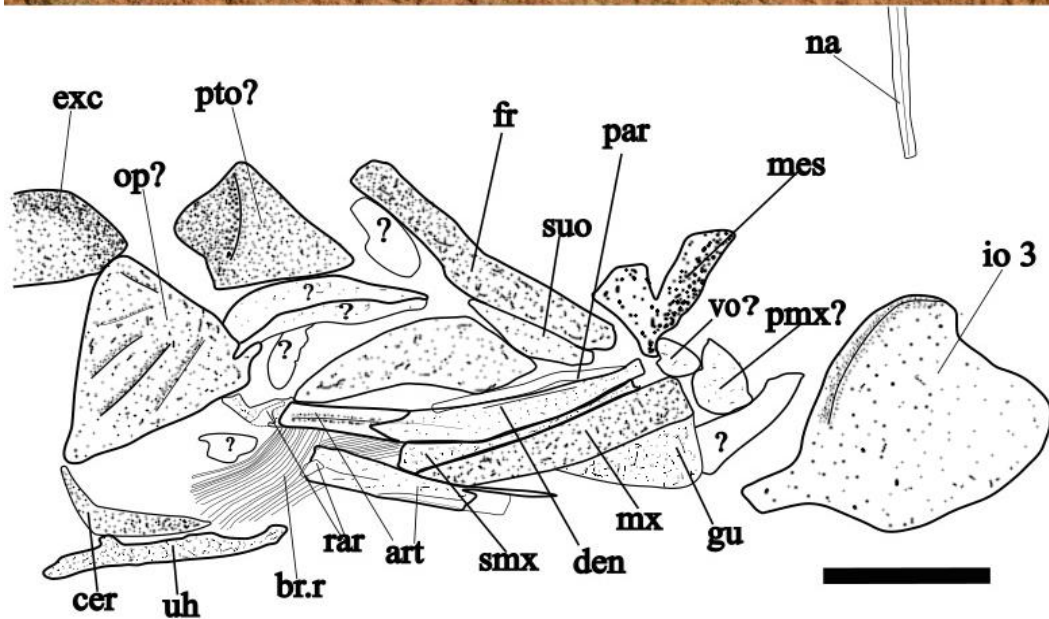


Figura 7.- Fotografía y dibujo esquemático de la parte anterior del cráneo de SJG 007, del que se destacan elementos óseos del cráneo. Abreviaciones: **ang**, angular; **br**, radios branquiostegos; **cer**, ceratohial; **cl**, cleithrum; **den**, dentario; **epl**, epineurales; **exc**, extraescapular; **fr**, frontal; **gu**, placa gular; **io3**, infraorbital 3; **mes**, mesetmoide; **na**, nasal; **op**, opérculo; **par**, paraesfenoide; **pcl**, postcleitra; **pto**, pterotico; **rar**, retroarticular; **su**, supraorbital ;**uh**, urohial; **vo**, vómer. Barra de escala = 2 cm

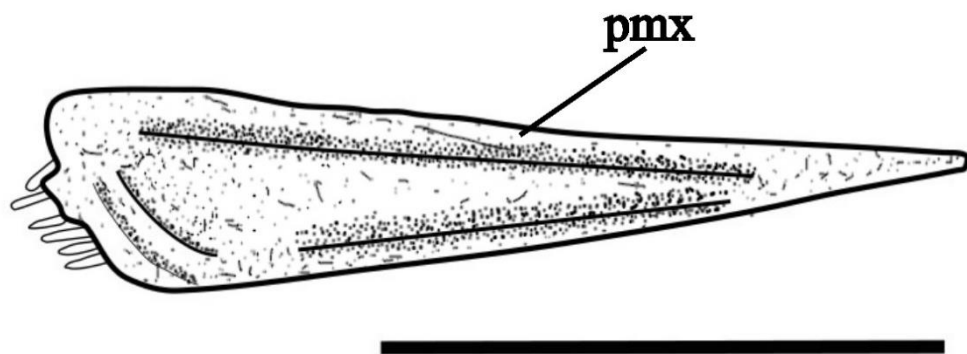


Figura 8.- Fotografía y dibujo esquemático del premaxilar del fósil SJG 007

9.3.2.4.- Huesos operculares: Los huesos operculares presentan diferentes grados de preservación. Algunos como el preopérculo se encuentran bien conservados, mientras que otros elementos como el subopérculo sólo presentan fragmentos escasos, difíciles de reconocer. En el fósil se observa el opérculo izquierdo (Figura 7). Este hueso tiene forma casi triangular en la parte superior, en el margen posterior, el borde es recto. Es posible distinguir un patrón estriado en la superficie del opérculo. El preopérculo se encuentra separado del resto del cuerpo, presenta forma de media luna y ambos miembros, horizontal y vertical tienen un tamaño semejante. No se aprecia la presencia de ornamentación (Figura 9).

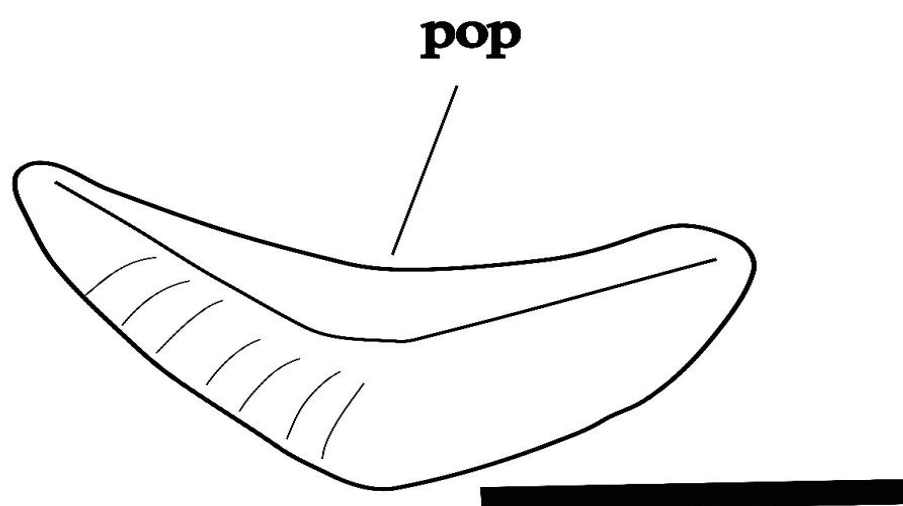


Figura 9.- Preopérculo del fósil SJG 007

9.3.2.5.- Huesos branquiales y placa gular: El estado de preservación de los huesos branquiales es escaso, se distinguen algunos elementos en la posición original y otros se encuentran separados del resto del cuerpo. El urohial se encuentra separado del resto de los elementos branquiales. La parte anterior presenta una curvatura pronunciada que remata en una punta redondeada. En la parte medial presenta un ensanchamiento curvo que se va reduciendo hacia la parte posterior misma que tiene

un ensanchamiento triangular en ambos extremos que se reduce abruptamente hasta terminar en una punta con forma de gota. El ceratohial anterior tiene forma triangular cuyos bordes están redondeados. Los radios branquiostegos se preservan en forma de filamentos, su estado de preservación no permite determinar cuál es su número exacto. La placa gular tiene forma rectangular, en el borde anterior presenta una curvatura, posiblemente ocasionada en el proceso de fosilización (Figura 7).

9.3.2.6.- Columna vertebral: El ejemplar cuenta con 40 vértebras, de las cuales 18 son abdominales y 22 son caudales (Tabla 2). Los centros vertebrales tienen forma de reloj de arena, se encuentran bien preservados, aunque presentan un ligero grado de erosión, salvo en las primeras dos vértebras, donde solo se observan pequeños fragmentos. No se observa un contacto evidente entre las espinas neurales y los centros vertebrales por lo que son de tipo autógenas. Las espinas neurales de las vértebras abdominales siguen una orientación inclinada hacia la aleta dorsal, además espinas y algunos llegan a entrelazarse. Los epineurales se encuentran distribuidos en la porción corporal que antecede a la aleta dorsal, tienen forma tubular y su longitud es variable. Las costillas están conectadas directamente al centro vertebral. Es posible apreciar los pares de costillas en toda la región abdominal, tienen forma alargada y se van acortando a medida que avanzan hacia la región caudal. Las vértebras caudales se encuentran bien preservadas. Las espinas neurales tienen forma curvada formando un gancho en la parte apical. Las espinas hemales son delgadas y se encuentran articuladas directamente a los centros vertebrales (Figura 9).

Tabla 3.- Conteos de vértebras, costillas, radios del ejemplar SJG 007.

Elemento	Conteo SJG 007
Vértebras	40 (18+22)
Costillas	18
Aleta pectoral (radios)	11
Aleta pélvica (radios)	10
Huesos supraneurales	9
Aleta dorsal (radios)	18
Aleta dorsal pterigióforos	14
Aleta anal (radios)	6
Aleta anal pterigióforos	6
Hipurales	6
Uroneurales	3

9.3.2.7.- *Cintura y aleta pectoral*: Los huesos de la cintura se encuentran mejor preservados que otros huesos de la región cefálica, sin embargo, algunos se han fragmentado durante la fosilización como el supracleithrum. El hueso posttemporal es largo y de forma semi ovalada, en la porción anterior el hueso es más ancho, mismo que disminuye conforme avanza hacia la región posterior. Es posible apreciar el contacto con algunas vértebras y otros huesos que no es posible identificar dadas las condiciones de preservación. No se distinguen patrones de ornamentación. El **cleithrum** es el hueso más grande de la cintura y está preservado casi en su totalidad. Tiene una forma similar a un abanico y no se aprecian ornamentaciones. La parte anterior es la menos preservada y en la que no se distinguen articulaciones con otros huesos. La parte posterior tiene ondulaciones en el borde que forman tres lóbulos. Es posible apreciar el contacto con otros huesos como los postcleithra. Los postcleithra se compone de al menos tres piezas. Tienen forma elíptica, la parte anterior es más

ancha y se vuelve más delgada hacia la parte posterior hasta terminar en puntas redondeadas. Se aprecia un patrón de ornamentación en forma de estrías en toda la superficie. El supracleithrum está escasamente preservado. Tiene forma alargada y no es posible dimensionar su tamaño real, debido a su estado de preservación no se distinguen detalles de ornamentación . La aleta pectoral se encuentra separada del resto del cuerpo. Está escasamente preservada y no es posible dimensionar su tamaño, únicamente es posible distinguir al menos once radios preservados (Figura 10).

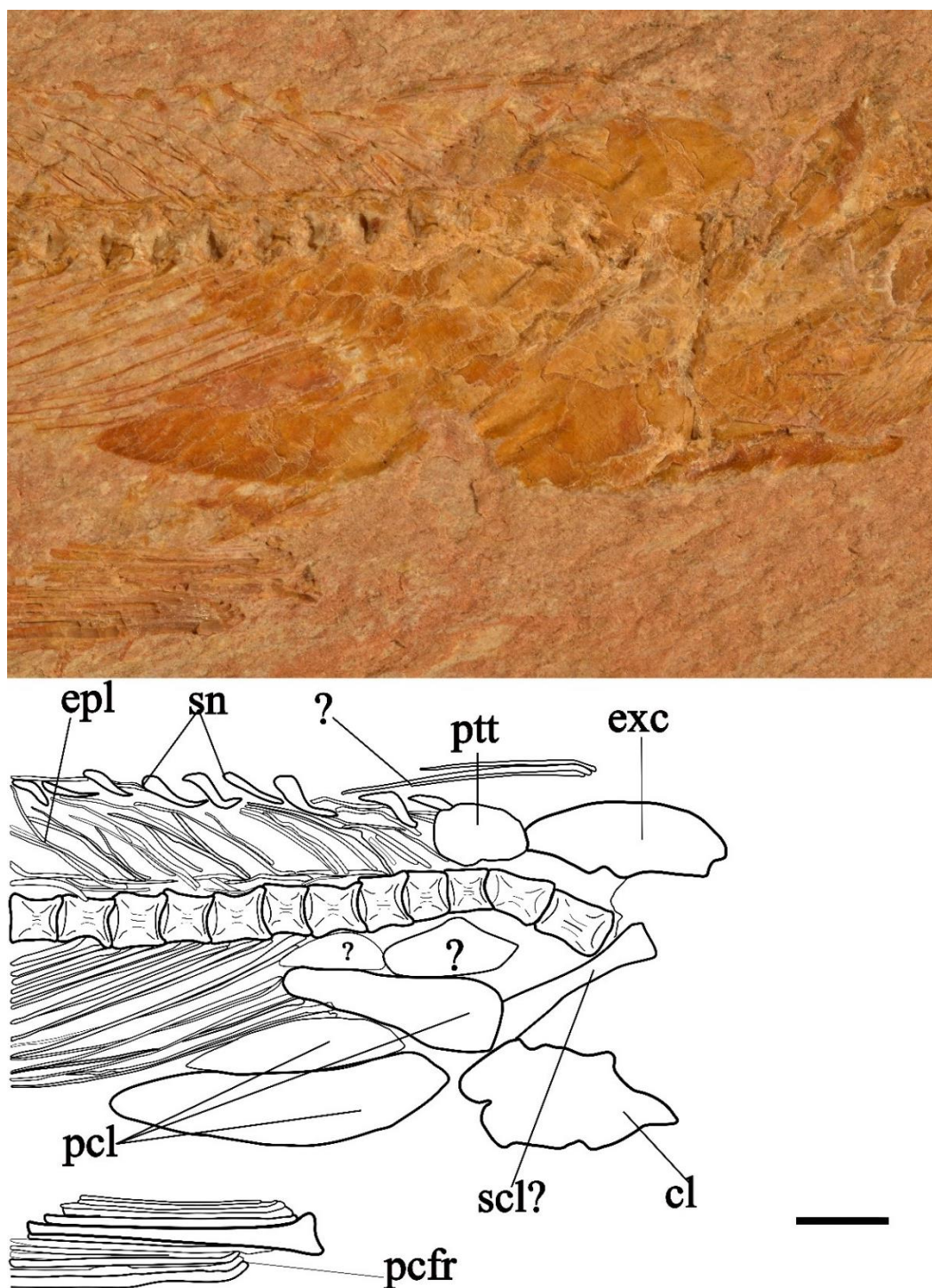


Figura 10- Fotografía y dibujo esquemático de la parte posterior del cráneo del fósil SJG 007. Abreviaciones: **cl**, cleithrum; **cer**, ceratohial; **exc**, extraescapular ; **epl**, epineurales; **pcl**, postcleithra; **pcfr**, radios pectorales; **ptt**, posttemporal; **scl**, supracleithrum; **sn**, supraneurales. Barra de escala = 2 cm.

9.3.2.8.- Aleta dorsal y huesos supraneurales: La aleta dorsal se encuentra completa y tiene forma triangular. Es posible apreciar al menos nueve huesos supraneurales, 18 radios ramificados y 14 pterigióforos. La serie de huesos supraneurales antecede al origen de la aleta dorsal, tiene un tamaño similar y están elongados en la base, ensanchándose hacia la parte apical para rematar en una punta redondeada (Figura 9). Los radios ramificados presentan una ligera inclinación hacia la parte posterior. La altura de los radios se incrementa hasta el sexto radio y posteriormente disminuye. En la punta, cada radio se ramifica en varios filamentos. Los pterigióforos uno y 14 están ensanchados formando una lámina. La longitud del primer pterigióforo se proyecta hacia la parte anterior, mientras que el 14 forma una proyección hacia la región caudal semejante a una especie de escudo. El resto de los pterigióforos son delgados en la base con un ensanchamiento en la punta. Los epineurales son numerosos huesos delgados, de forma irregular y que se entrelazan con las espinas neurales de las vértebras abdominales (Figura 11).

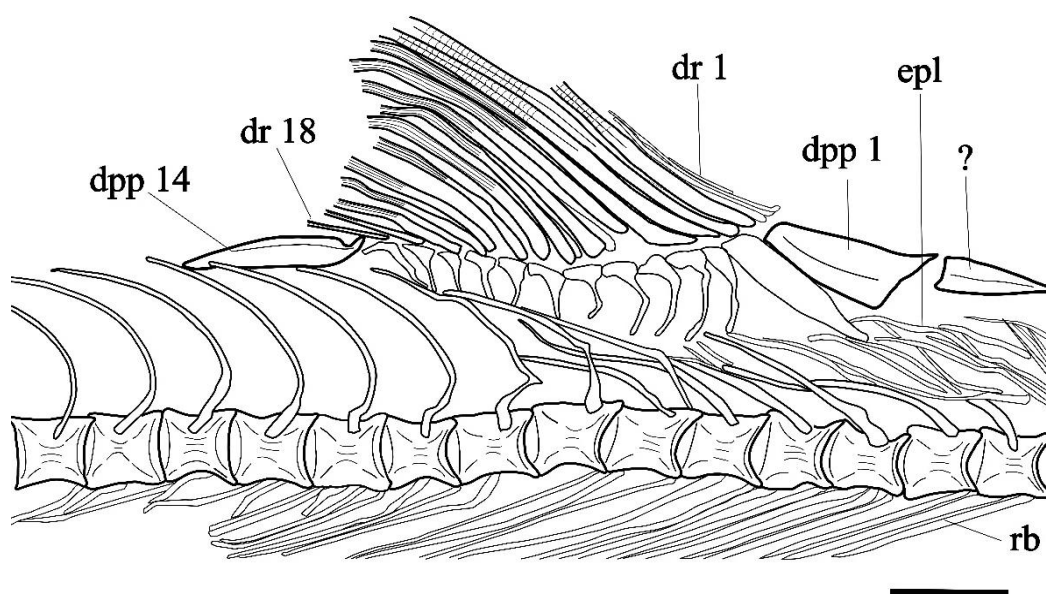


Figura 11.- Fotografía y dibujo esquemático de la aleta dorsal en SJG 007.

Abreviaciones: **dpp**, pterigióforos dorsales; **dr.** radios dorsales; **epl**, epineurales

Barra de escala = 2 cm.

9.3.2.9- Aleta pélvica: La aleta pélvica se ubica por detrás del origen de la aleta dorsal. Se encuentra pobremente preservada sin embargo, es posible apreciar el hueso pélvico, dicho hueso tiene forma triangular y es posible apreciar el contacto escasamente preservado. También es posible distinguir radios ramificados, aunque debido al estado de preservación de la aleta, no es posible distinguir el número total de estos elementos (Figura 12).

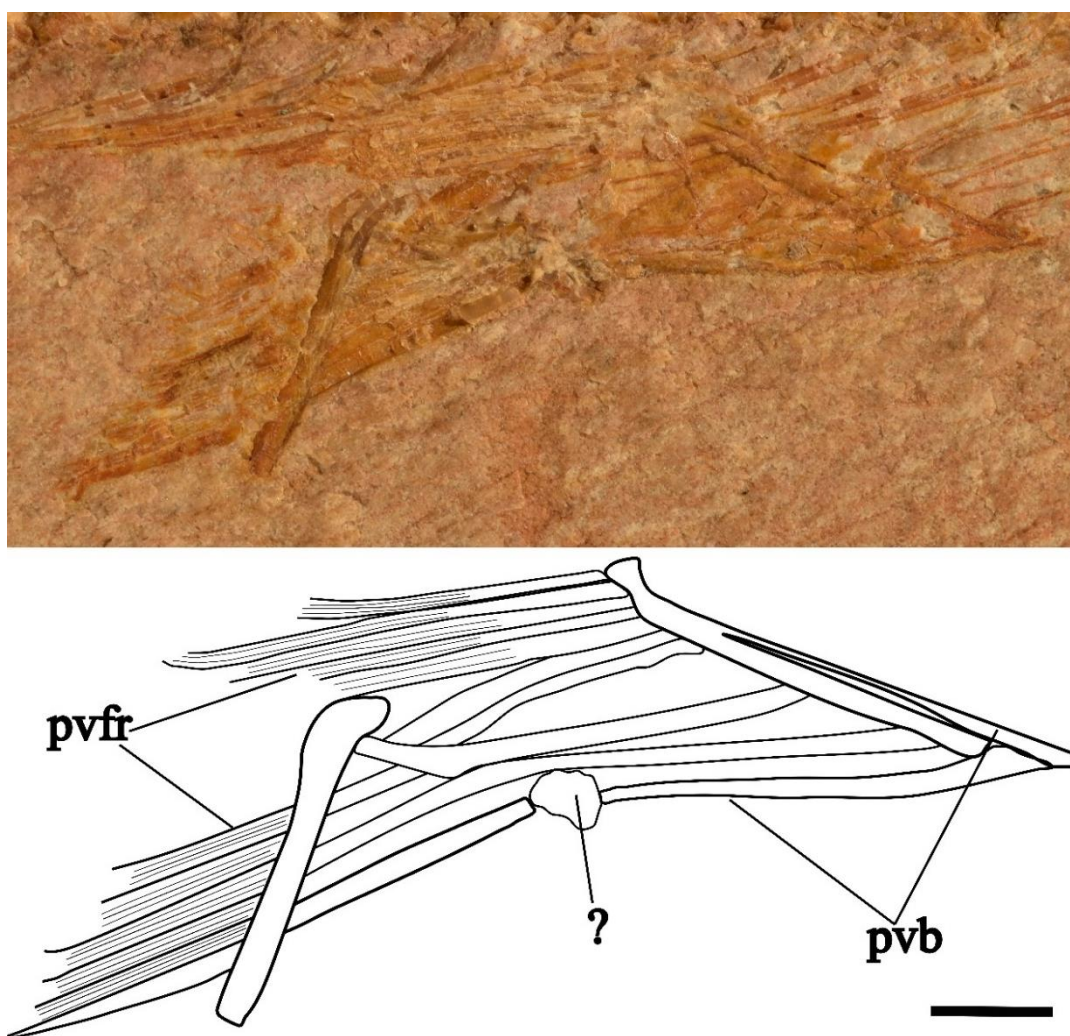


Figura 12- Fotografía y dibujo esquemático de la aleta pélvica presente en el fósil SJG 007. Abreviaciones: **pvb**, hueso pélvico; **pvfr**, radios pélvicos.

9.3.2.10.- Aleta anal: La aleta anal se encuentra en el tercio posterior del cuerpo, cerca de la aleta caudal. Tiene forma triangular y está escasamente preservada. Es posible observar seis pterigióforos y seis radios. El primer pterigióforo anal es el más largo de todos, llegando a la altura de la aleta pélvica y soporta dos radios. El resto de los pterigióforos son más cortos y se curvan paulatinamente, cada uno de ellos soporta un solo radio. Es posible apreciar dos radios anales procurentes que se encuentran separados del resto de los radios. El resto de los radios se encuentran fragmentados y tienen forma de filamento.(Figura 13).

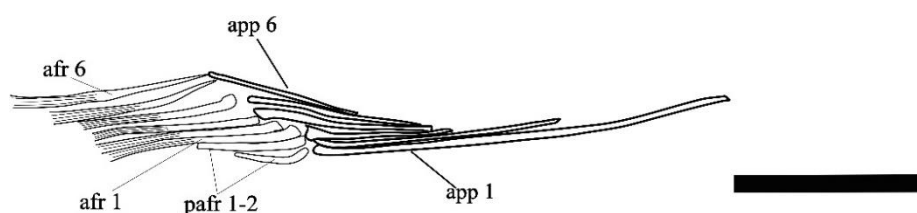


Figura 13.- Fotografía y dibujo esquemático de la aleta anal en SJG 007. Abreviaciones: **afr**, radios anales; **app**, pterigióforos anales y **pafr**, radios anales procurentes . Barra de escala = 2 cm.

9.3.2.11.- Esqueleto caudal: La aleta caudal es amplia, profundamente furcada y se compone de dos lóbulos grandes, triangulares y simétricos. La fórmula de los radios de la aleta caudal es $vi + I + 8—9 + I + iv$. La parte central del esqueleto caudal no se encuentra preservada. En la porción interna del esqueleto caudal es posible distinguir el hueso parahipural, al menos seis hipurales, tres uroneurales, al menos cuatro centros preurales y un centro ural. No se distingue la presencia de elementos como epurales, escudos caudales o fulcras falcadas (*fringing fulcra*) (Figura 13).

Los centros preurales tienen forma cuadrada y en todos ellos, las espinas neurales y hemales están articuladas al centro vertebral. la espina neural en el centro preural 2 es larga y se inclina hacia la parte posterior, la espina hemal no está completa. El centro preural 1 (Pu1) presenta la espina neural reducida, esta tiene forma de “gota” con un ensanchamiento en la base y reduciéndose hacia la parte apical rematando en punta, ventralmente se articula con el parahipural. Este hueso largo está articulado, pero no fusionado, con Pu1. La región ventral del parahipural es recta; mientras que la región dorsal tiene una concavidad media. Todo el borde dorsal del parahipural está en contacto con el hipural 1. Posteriormente, el parahipural se afila y termina en un borde circular que está en contacto con la espina hemal de Pu2 y la placa hipural 1. El único centro ural observado está incompleto; su determinación se basa en la presencia de la impresión de lo que sería una placa hipural y al menos tres uroneurales.

Los huesos uroneurales están fragmentados; sin embargo, se observa que son huesos afilados, posiblemente estaban fuertemente articulados en vida. El primero de los uroneurales es el más pequeño de la serie, aunque posiblemente dado el estado de preservación del ejemplar, este tuviera un tamaño mayor. Los uroneurales 2 y 3 están

unidos entre sí, tienen un tamaño similar, teniendo una base ancha y una punta más ahusada (Figura 13).

La serie hipural no se encuentra completamente preservada, es posible distinguir al menos seis placas hipurales. La placa hipural 1 (**h1**) tiene forma casi rectangular con una curvatura medial. Su porción anterior está ligeramente más desarrollada y esta articulada con el centro ural. La porción media de este hipural está preservada como impresión y se observa su extremo anterior que está expandido como la porción anterior del hueso, también es posible apreciar el contacto con el hipural 2. El hipural 2 tiene una forma similar al hipural 1, tiene un tamaño similar y también se encuentra articulado al centro ural (Figura 13).

La siguiente placa observada es el hipural 3, esta placa se encuentra separada del hipural 1 y 2, está pobremente preservada; sin embargo, es posible apreciar su forma triangular, siendo la parte anterior más reducida que la parte posterior. Los hipurales 4-6, están escasamente preservados y lejos de su posición original. El hipural cuatro es el más largo de los tres, inclinándose hacia la parte posterior. En la base de este hipural se aprecia el contacto con el hipural 5. El hipural 5 tiene forma vagamente rectangular y está en contacto lateral con el hipural 6 mismo que tiene una forma similar al hipural 5, aunque debido al estado de preservación en el que se encuentran, no es posible dimensionar su tamaño original (Figura 14).

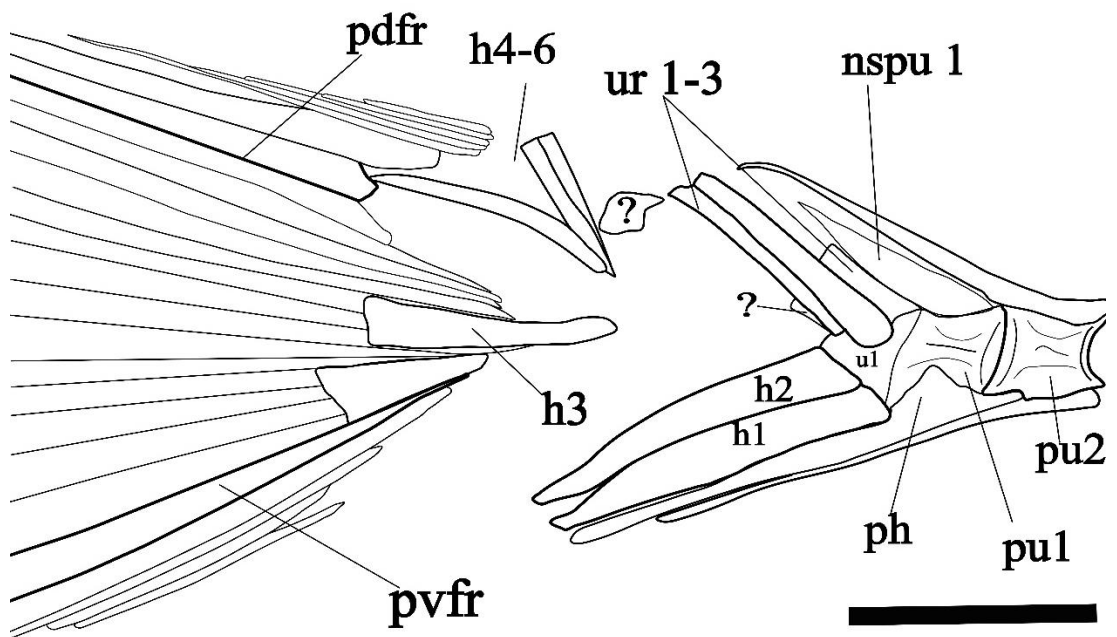


Figura 14.- Fotografía y dibujo esquemático de la aleta caudal del fósil SJG 007. Abreviaciones: **nspu 1**: espina neural del centro preural 1; **h**, hipurales; **ph**, parahipural; **pu**, centro preural; **ur**, uroneural; **pvfr**, radios principales ventral; **pdfr**, radios principales dorsales; **u**, ural. Barra de escala = 2 cm.

10.4 ANÁLISIS FILOGENÉTICO

10.4.1 Análisis de búsqueda heurística tradicional

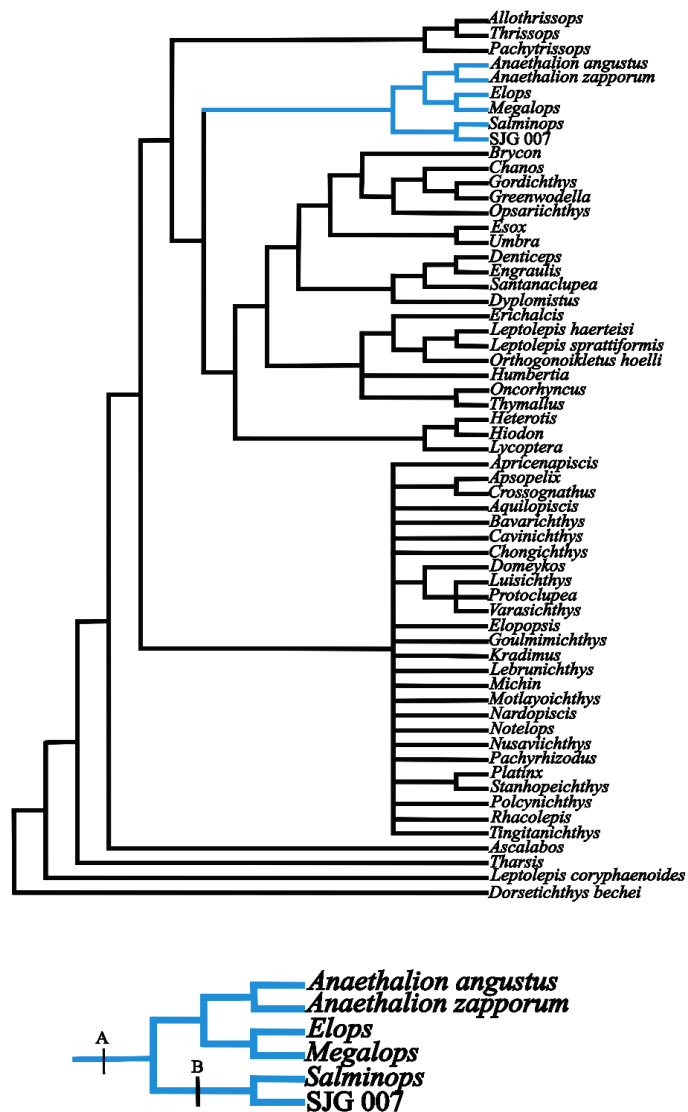
Bajo este criterio de búsqueda se obtuvieron un total de 9984 árboles más parsimoniosos con un total de 545 pasos. El valor mostrado por el índice de consistencia (CI) fue de 0.321 y 0.679 fue el valor del índice de homoplasia. Mientras que los valores de índice de retención (RI) y de consistencia escalonada (RC) fueron 0.632 y 0.203 respectivamente.

El árbol de consenso estricto muestra la siguiente lista de caracteres homoplásicos en SJG 007: ausencia de dientes viliformes en la mandíbula inferior (37-0); maxilla dentada ausente (41-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta pélvica (75-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (80-0); arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado (87-1); uroneural 1 alcanza al preural 1 (95-2); el hipural 2 no está fusionado con el primer centro ural (97-0) y veinte o más radios principales en la aleta caudal (109-0).

En esta hipótesis, *S. ibericus* forma un clado con SJG 007. *S. ibericus* se distingue de SJG 007 por la siguiente combinación de caracteres homoplásicos: presencia de una premaxila muy ancha, cóncavo-convexa (39-1); varias *fringing fulcra* precediendo al primer radio principal de la aleta caudal (105-0) y más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (110-2). El clado formado *S. ibericus* y SJG 007 está soportado por la siguiente combinación de características: la sutura interfrontal es sinuosa (5-1); hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado (43-1); la región ventroposterior (excluyendo el miembro dorsal) del preopérculo, ampliamente expandida (52-1); hueso opercular

con forma de paralelogramo irregular u oval o con forma de riñón, presente (56-1); huesos epipleurales intermusculares, ausentes (66-0); aleta dorsal acuminada, presente (76-1); espina neural del centro ural 1 y 2 o el primer centro ural, ausente (88-1); seis o siete uroneurales, los primeros tres o cuatro no se extienden anteroventralmente hasta cubrir la superficie lateral del primer, segundo y tercer centro ural (93-0); seis o menos hipurales en individuos adultos (96-2); presencia de un espacio o diastema entre hipurales 2 y 3 (100-1); primer uroneural (pleurostilo) no fusionado con un centro compuesto formado por el centro preural 1 y el centro ural (101-0); más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (110-0); más de 16 radios ramificados en la aleta caudal (111-0); escamas cicloides presentes (117-1) y la presencia de un hueso extraescapular grande y bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo (130-1).

En esta hipótesis el clado anteriormente descrito es ubicado como grupo hermano de Elopomorpha, esta agrupación está soportada por una sinapomorfía: tres epurales (92-1). El resto de caracteres que soportan el nodo son homoplasicos y son: hueso anteorbital portando una porción del canal infraorbital (21-0); presencia de una comisura etmoidal que penetra y atraviesa el ancho del mesetmoide (22-1); presencia de una mandíbula inferior elongada portando numerosos dientes viliformes (37-1); placa gular presente (50-0); presencia de un hueso coracoides alargado que contacta con su par en una sínfisis coracoides medioventral (71-1); espina neural del centro preural 1, rudimentaria o corta (86-0); hipurales 1 y 2 están asociados por fusión o articulación con un centro compuesto, formado por el centro preural 1 y el centro ural (99-1) y margen ventral de la maxila, recto o casi recto (137-1) (Figura 15).



A: 21-0, 22-1, 37-1, 50-0, 71-1, 86-0, 92-1, 99-1, 137-1
 B: 5-1, 43-1, 52-1, 56-1, 66-0, 76-1, 88-1, 93-0, 96-2, 100-1, 101-0, 110-0, 111-0, 117-1, 130-1
Salminops: 39-1, 105-0, 110-2
SJG 007: 37-0, 41-1, 75-1, 80-0, 87-1, 95-2, 97-0, 109-0

Figura 15.- Filogenia obtenida bajo el criterio de búsqueda heurística. Utilizando la matriz de caracteres completa, las relaciones de parentesco de SJG 007 lo ubican como un grupo hermano de Elopomorpha (azul).

10.4.2 Análisis de búsqueda heurística con pesado *a posteriori*

Al terminar el análisis descrito en el punto anterior, se realizó un pesado *a posteriori* de los caracteres de la matriz. El algoritmo de este análisis determinó un peso igual a 1 para 29 caracteres, mientras que los 113 caracteres restantes tuvieron un peso diferente de 1. El resultado arrojó un total de 39 árboles más parsimoniosos con un tamaño de 111.56374. El valor para el índice de consistencia (IC) fue de 0.544 mientras que 0.456 fue el valor obtenido para el índice de homoplasia. Mientras que el valor para el índice de retención (IR) fue de 0.766, en el caso del índice de consistencia escalonada (RC) el valor fue de 0.417.

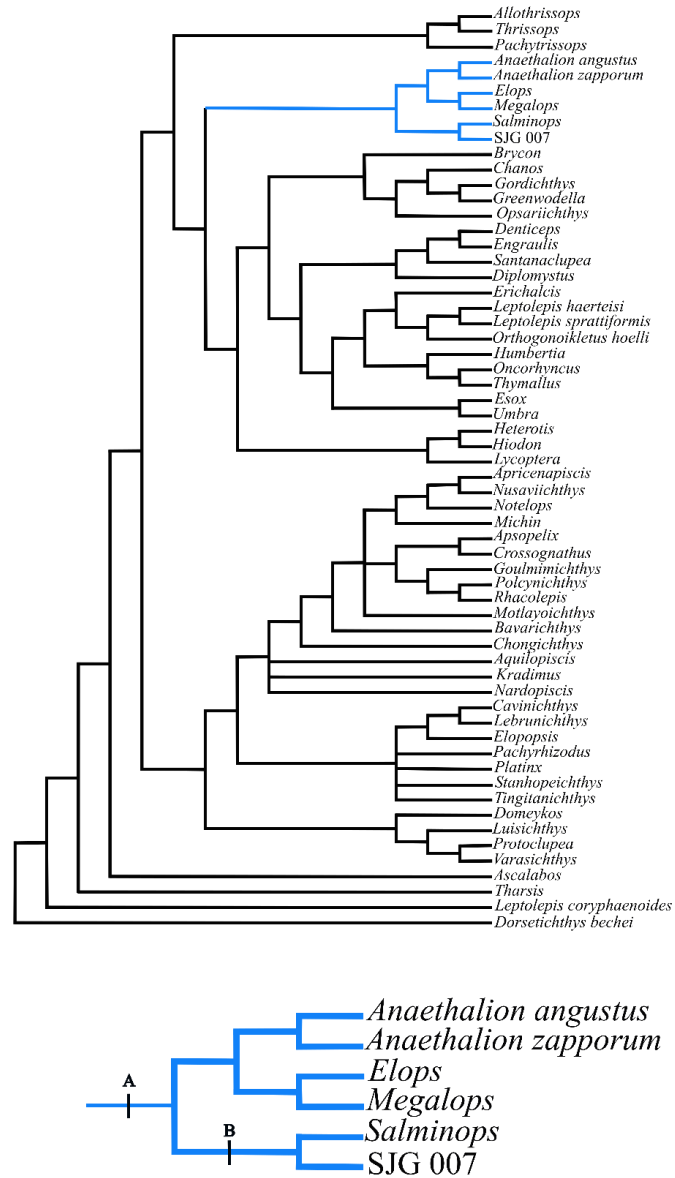
El árbol de consenso estricto muestra que las homoplasias : ausencia de dientes viliformes en la mandíbula inferior (37-0); maxila dentada ausente (41-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta pélvica (75-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (80-0); arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado (87-1); uroneural 1 alcanza al preural 1 (95-2); el hipural 2 no está fusionado con el primer centro ural (97-0) y veinte o más radios principales en la aleta caudal (109-0) y las bases de la mayoría de los radios principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente la serie hipural superior (112-1) son características que soportan a SJG 007.

La especie *S. ibericus* forma un clado monofilético con SJG 007 y se distingue de este último por la siguiente combinación de caracteres homoplasicos: presencia de una premaxila muy ancha, cóncavo-convexa (39-1); varias *fringing fulcra* precediendo al primer radio principal de la aleta caudal (105-0) y más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (110-2). El clado formado por SJG 007 y *S. ibericus* se distingue por la siguiente combinación de

caracteres homoplasicos: sutura interfrontal sinuosa (5-1); hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado (43-1); la región ventroposterior (excluyendo el miembro dorsal) del preopérculo, ampliamente expandida (52-1); hueso opercular con forma de paralelogramo irregular u oval o con forma de riñón, presente (56-1); huesos epipleurales intermusculares, ausentes (66-0); aleta dorsal acuminada, presente (76-1); espina neural del centro ural 1 y 2 o el primer centro ural, ausente (88-1); seis o siete uroneurales, los primeros tres o cuatro no se extienden anteroventralmente hasta cubrir la superficie lateral del primer, segundo y tercer centro ural (93-0); seis o menos hipurales en individuos adultos (96-2); presencia de un espacio o diastema entre hipurales 2 y 3 (100-1); primer uroneural (pleurostilo) no fusionado con un centro compuesto formado por el centro preural 1 y el centro ural (101-0); más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (110-0); más de 16 radios ramificados en la aleta caudal (111-0); escamas cicloides presentes (117-1) y la presencia de un hueso extraescapular grande y bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo (130-1).

El clado descrito anteriormente se relaciona con integrantes de Elopomorpha, relación que se respalda por el carácter sinapomórfico: tres epurales (92-1), además de los caracteres homoplasicos: hueso anteorbital portando una porción del canal infraorbital (21-0); presencia de una comisura etmoidal que penetra y atraviesa el ancho del mesetmoide (22-1); presencia de una mandíbula inferior elongada portando numerosos dientes viliformes (37-1); placa gular presente (50-0); presencia de un hueso coracoides alargado que contacta con su par en una sínfisis coracoides medioventral (71-1); espina neural del centro preural 1, rudimentaria o corta (86-0); hipurales 1 y 2 están asociados por fusión o articulación con un centro compuesto,

formado por el centro preural 1 y el centro ural (99-1) y margen ventral de la maxilla, recto o casi recto (137-1) (Figura 16).



A: 21-0, 22-1, 37-1, 50-0, 71-1, 86-0, 92-1, 99-1, 137-1

B: 5-1, 43-1, 52-1, 56-1, 66-0, 76-1, 88-1, 93-0, 96-2, 100-1, 101-0, 110-0, 111-0, 117-1, 130-1

Salminops: 39-1, 105-0, 110-2

SJG 007: 37-0, 41-1, 75-1, 80-0, 87-1, 95-2, 97-0, 109-0, 112-1

Figura 16.- Filogenia obtenida bajo el criterio de búsqueda heurística y el pesado de caracteres utilizando el índice de consistencia escalonada (RC). La topología muestra

relaciones de parentesco similares a las descritas en el análisis anterior donde SJG 007 es el grupo hermano de Elopomorpha (azul).

10.4.3 Análisis de búsqueda heurística con pesado *a priori*

En esta búsqueda heurística se asignó un peso de “dos” a los caracteres que han sido propuestos para el orden Crossognathiformes (Arratia y Tischlinger, 2010; Alvarado-Ortega y Alves, 2022). Este análisis obtuvo un total de 105 árboles más parsimoniosos con un largo de 571 pasos. El valor del índice de consistencia (IC) obtenido fue de 0.319, mientras que el valor del índice de homoplasia fue de 0.681. Mientras que los valores para el índice de retención (IR) y el índice de consistencia escalonada (RC) fueron de 0.636 y 0.203, respectivamente.

El árbol de consenso estricto muestra la siguiente combinación de características homoplásticas que definen a SJG 007 : ausencia de maxila dentada (41-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta pélvica (75-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (80-0); arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado (87-1); uroneural 1 alcanza al preural 2 (95-2); veinte o más radios principales en la aleta caudal (109-0) y las bases de la mayoría de los radios principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente la serie hipural superior (112-1).

Salminops ibericus forma el grupo hermano de SJG 007. Se distingue de SJG 007 por las homoplasias: mandíbula inferior elongada con numerosos dientes viliformes (37-1); premaxila muy ancha, cóncavo-convexa presente (39-1); solo el hipural 2 está fusionado con el primer centro ural (97-1); varias *fringing fulcra*

precediendo al primer radio principal de la aleta caudal (105-0); menos de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (110-2).

La agrupación de SJG 007 y *S. ibericus* se soporta por la siguiente combinación de características homoplasicas: huesos infraorbital cuatro y cinco no fusionados (27-0); hueso opercular con forma de paralelogramo irregular u oval o con forma de riñón, presente (56-1); huesos epipleurales intermusculares (66-0); aletas dorsal y anal colocadas posteriormente (74-0); ausencia de aleta anal larga, falcada, y opuesta a corta y remota aleta dorsal (77-0); presencia de espina neural en el centro ural 1 y 2 y el primer centro ural (88-1); seis o siete uroneurales, los primeros tres o cuatro no se extienden anteroventralmente hasta cubrir la superficie lateral del primer, segundo y tercer centro preural (93-0); presencia de un espacio o diastema entre los hipurales 2 y 3 (100-1); más de 16 radios ramificados en la aleta dorsal (111-0); ausencia de procesos dorsales en la base de los radios principales más internos del lóbulo caudal superior (113-1); escamas cicloides presentes (117-1); anillo circumorbital abierto (131-0) y margen ventral de la maxila recto o casi recto (137-1). Sin embargo, sus relaciones de parentesco con otros crossognathidos no están definidas.

En esta hipótesis, SJG 007 se agrupa dentro del orden Crossognathiiformes, grupo monofilético soportado por una sinapomorfía: hueso extraescapular grande, bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo, presente (130-1) y seis homoplasias: hueso anteorbital portando una porción del canal infraorbital (21-0); la región ventroposterior (excluyendo el miembro dorsal) del preopérculo, ampliamente expandida (52-1); hipurales 1 y 2 están fusionados por articulación o fusión a un centro compuesto formado por el centro preural 1 y el centro ural (99-1); proximidad de la fulcra basal o de los radios

dorsales procurentes a los epurales y uroneurales posteriores (107-0); presencia de escamas cicloides con el margen posterior crenulado (119-1) y un anillo circumorbital cerrado, sin espacio entre los huesos (131-1) (Figura 17).

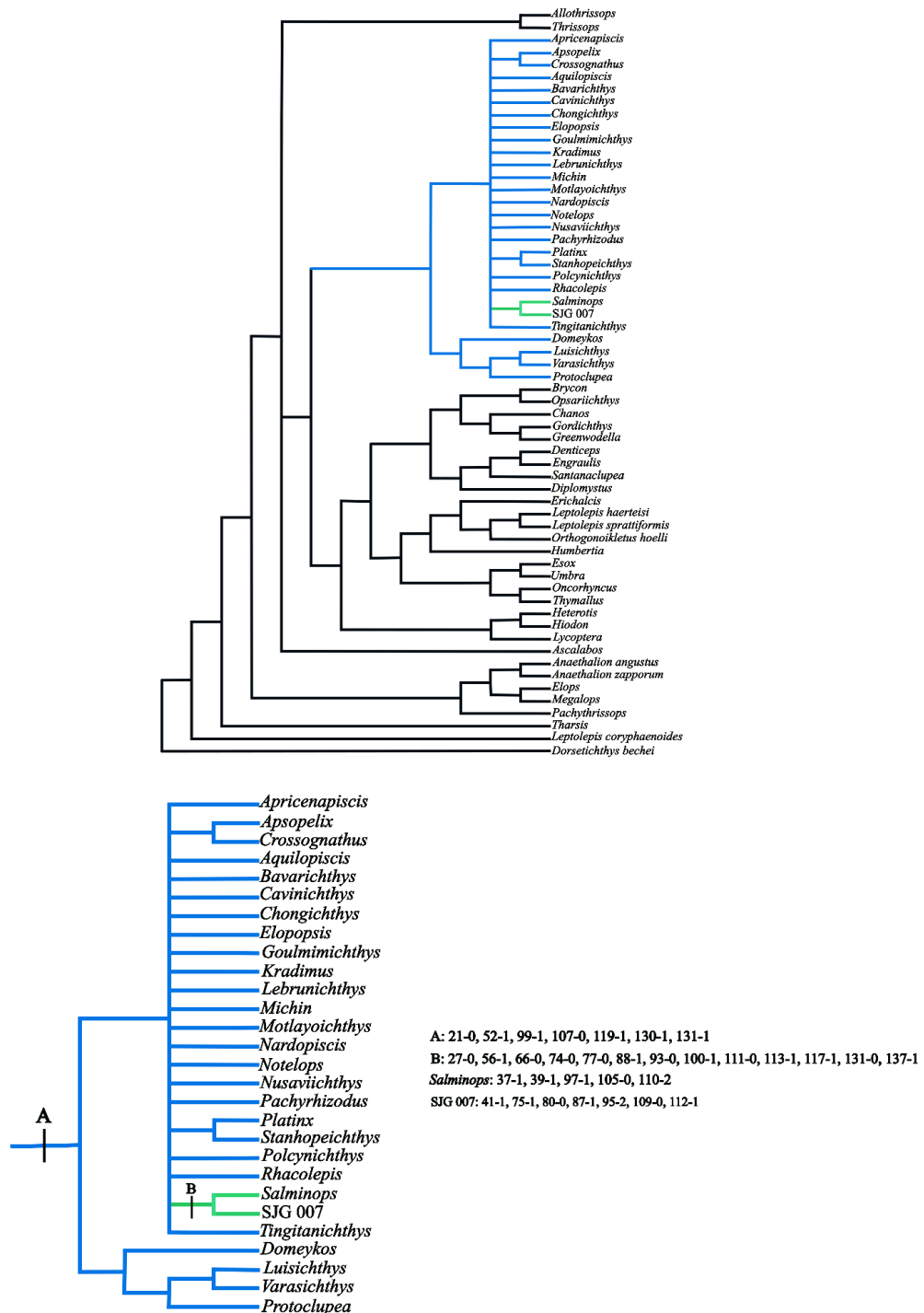


Figura 17.- Filogenia obtenida bajo el criterio de búsqueda heurística junto con los pesos asignados a los caracteres propuestos para el orden de los Crossognathiformes. El fósil SJG 007 se encuentra dentro del orden Crossognathiformes (azul) sin embargo, sus relaciones de parentesco dentro de este grupo no están definidas

10.4.4 Análisis de nuevas tecnologías

Este resultado generó un total de 105 árboles más parsimoniosos con un total de 545 pasos. El índice de consistencia (CI) arrojó un valor de 0.321 y el índice de homoplasia de 0.679, mientras que los índices de retención (RI) y de retención escalonada (RC) arrojaron valores de 0.632 y 0.202, respectivamente

En el árbol de consenso estricto, SJG 007 presenta la siguiente combinación de homoplasias: ausencia de maxila dentada (41-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de aleta pélvica (75-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (80-0); arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado (87-1); uroneural 1 alcanza al preural 1 (95-2); el hipural 2 no está fusionado con el primer centro ural (97-0); ausencia de fulcra basal epaxial en el margen dorsal de la aleta caudal (106-1); más de veinte radios caudales principales (109-0); los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente la serie hipural superior (112-1).

La especie *Salminops ibericus* forma un clado con SJG 007. Esta especie se distingue por las homoplasias: presencia de una premaxila muy ancha, cóncavo-convexa (39-1); y varias *fringing fulcra* precediendo al primer radio principal de la aleta caudal (105-0). El clado formado por *S. ibericus* y SJG 007 es monofilético por

la combinación de homoplasias: aleta dorsal acuminada (76-1); seis hipurales o menos en individuos adultos (96-2) y la presencia de escamas cicloides (117-1).

Este clado está relacionado con taxones representantes de Elopomorpha, este grupo se soporta por una sinapomorfía: tres epurales (92-1) y dos homoplasias: presencia de placa gular (50-0) y margen ventral de la maxila, recto o casi recto (137-1) (Figura 18).

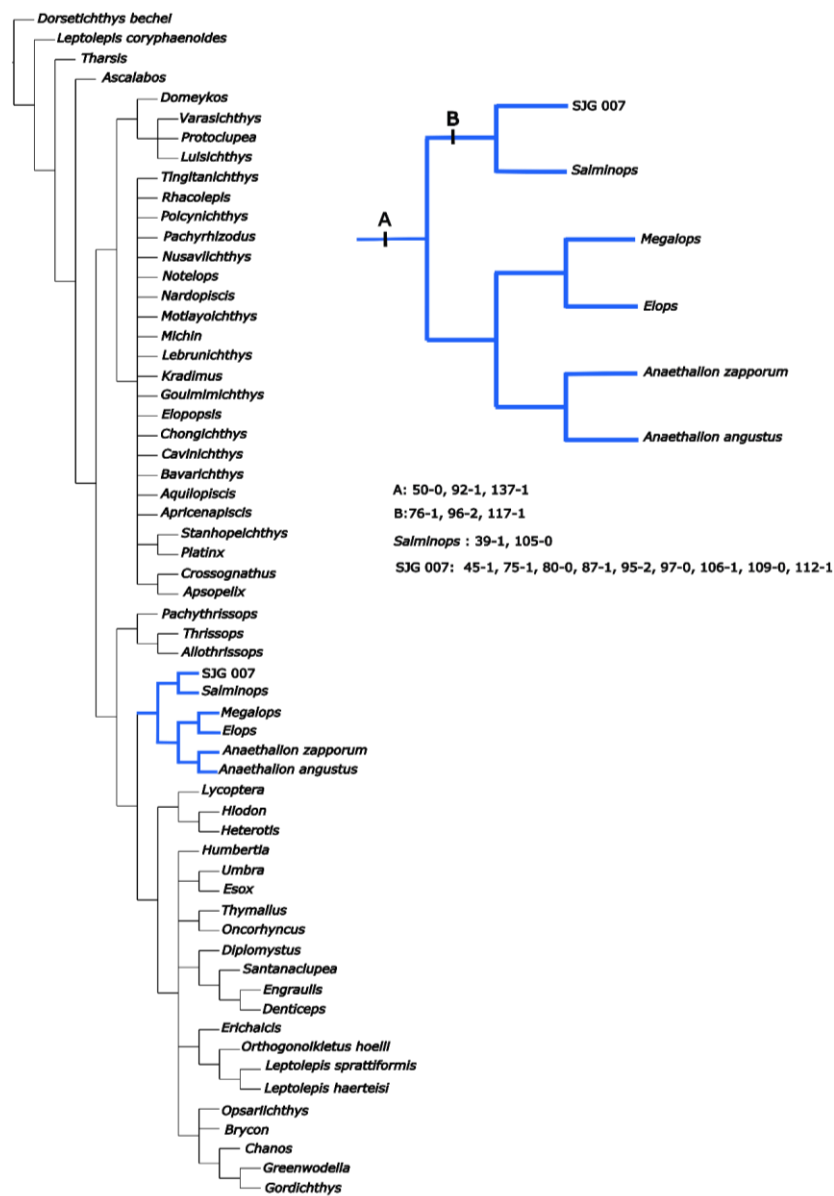


Figura 18.- Filogenia obtenida bajo el análisis de nuevas tecnologías. El fósil SJG 007 se agrupa junto *S. ibericus* formando un clado junto con integrantes de Elopomorpha (azul) y los caracteres que reportan dicha agrupación.

10.4.5 Análisis nuevas tecnologías y pesos implicados

Este análisis generó 2 árboles más parsimoniosos con un largo de 29.2695. Los valores obtenidos en el índice de consistencia (CI) y el índice de homoplasia fueron 0.319 y 0.681 respectivamente. Mientras que los valores para el índice de retención (RI) y el índice de retención escalonada (RC) fueron de 0.628 y 0.200, respectivamente.

En esta hipótesis, el fósil SJG 007 muestra la siguiente combinación de homoplasias: ausencia de maxila dentada (41-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de aleta pélvica (75-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (80-0); arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado (87-1); uroneural 1 alcanza al preural 1 (95-2); el hipural 2 no está fusionado con el primer centro ural (97-0); ausencia de fulcra basal epaxial en el margen dorsal de la aleta caudal (106-1); más de veinte radios caudales principales (109-0); los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente la serie hipural superior (112-1).

La topología obtenida en este análisis muestra a la especie *S. ibericus* como el grupo hermano de SJG 007. Esta especie se distingue por una sola homoplasia: presencia de una premaxila muy ancha, cóncavo-convexa (39-1). La agrupación monofilética de *S. ibericus* y SJG 007 se ve soportada por la presencia de tres homoplasias: aleta dorsal acuminada (76-1); seis hipurales o menos en individuos adultos (96-2); presencia de escamas cicloides (117-1).

El clado anteriormente descrito se encuentra relacionado con taxones representantes de Elopomorpha. Dicha agrupación se ve soportada por la presencia de una sinapomorfía: tres epurales (92-1) y dos homoplasias: placa gular (50-0) y el margen ventral de la maxila, recto o casi recto (137-1) (Figura 19).

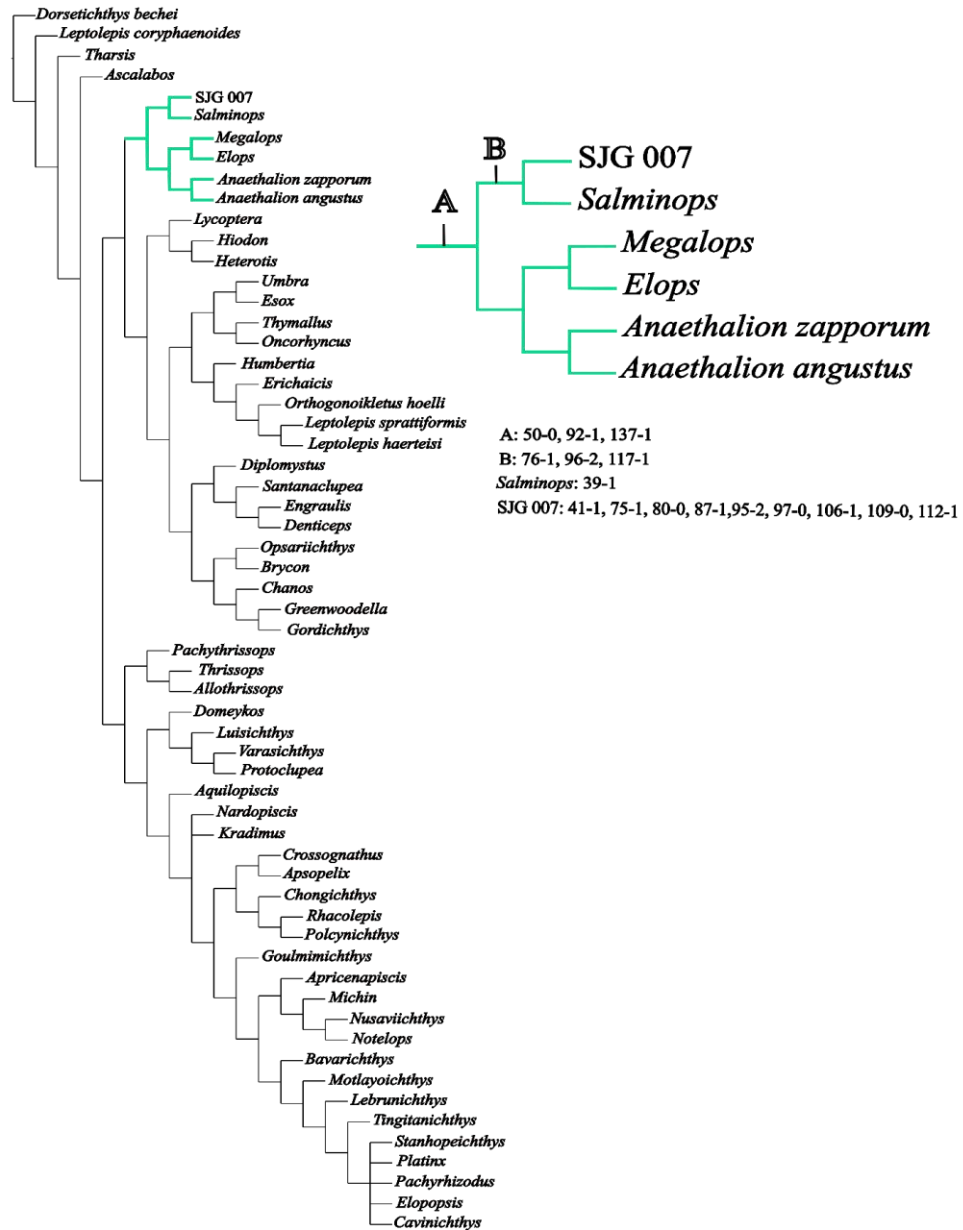


Figura 19.- Filogenia obtenida bajo el análisis de nuevas tecnologías con pesos implicados. Se muestra una topología similar a la obtenida en el análisis anterior

(verde), variando únicamente la cantidad de caracteres que soportan los clados representados.

10.4.6. Análisis de búsqueda heurística tradicional (matriz reducida)

Bajo el criterio de búsqueda heurística se obtuvieron un total de 2736 árboles más parsimoniosos con un total de 356 pasos. El valor del índice de consistencia (CI) obtenido fue de 0.3034, mientras que el valor para el índice de homoplasia fue de 0.6966. El índice de retención (RI) arrojó un valor de 0.629 mientras que el valor de 0.190 corresponde al índice de consistencia escalonada (RC).

El árbol de consenso estricto muestra que las homoplasias: maxila dentada ausente (15-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta pélvica (41-1); parahipural (en adultos) con arco hemal autógeno (46-0); arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado (51-1); uroneural 1 alcanza al preural 1 (55-2); veinte o más radios principales en la aleta caudal (66-0); bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente toda la serie hipural superior (69-1); son características distintivas para SJG 007.

El resultado de este análisis vuelve a agrupar a *S. ibericus* en un clado monofilético con SJG 007. *S. ibericus* se distingue de SJG 007 por los caracteres homoplasicos: presencia de una mandíbula inferior elongada con numerosos dientes villiformes (11-1); premaxila muy ancha, cóncavo-convexa (13-1); hipural 2 fusionado con el primer centro ural (57-1); varias *fringing fulcra* precediendo al primer radio principal de la aleta caudal (63-0); menos de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (67-2).

El clado formado por *S. ibericus* y SJG 007 está soportado por la siguiente combinación de homoplasias: presencia de un hueso opercular con forma de paralelogramo irregular u oval o con forma de riñón, presente (28-1); huesos epipleurales intermusculares ausentes (35-0); tres epurales (53-1); seis o siete uroneurales, los primeros tres o cuatro no se extiende anteroventralmente y cubren la superficie lateral del primero, segundo y tercer centro preural (54-0); seis o menos hipurales en individuos adultos (56-2); más de 16 radios ramificados en la aleta caudal (68-0); escamas cicloides presentes (74-1); margen ventral de la maxilla, recto o casi recto (84-1).

Este clado se encuentra relacionado con el orden Crossognathiformes. Dicha agrupación se ve soportada por una sinapomorfía: hueso extraescapular grande y bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo (80-1), además de las homoplasias: hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado (17-1); región ventroposterior (excluido el miembro dorsal) del preopérculo ampliamente expandida (24-1); aleta dorsal acuminada presente (42-1); hipurales 1 y 2 están asociados por fusión o articulación con un centro compuesto, aparentemente formado por el centro preural 1 y el centro ural (59-1); más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (67-0) (Figura 20).



A: 17-1, 24-1, 42-1, 59-1, 67-0, 80-1
B: 28-1, 35-0, 53-1, 54-0, 56-2, 68-0, 74-1, 84-1
Salminops: 11-1, 13-1, 57-1, 63-0, 67-2
SJG 007: 15-1, 41-1, 46-0, 51-1, 55-2, 66-0, 69-1

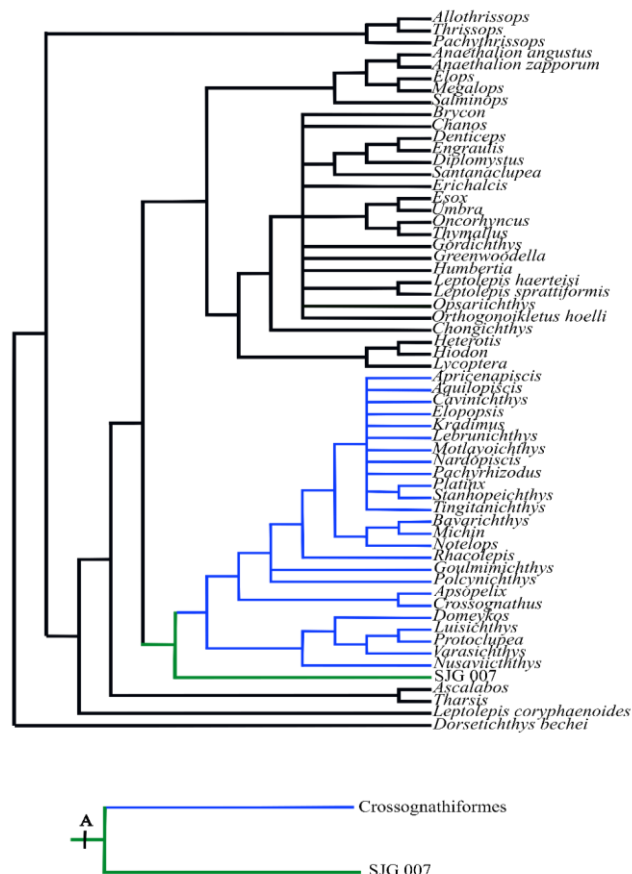
Figura 20.-Filogenia obtenida mediante el criterio de búsqueda heurística, utilizando la matriz de caracteres reducida. Se muestra la agrupación entre SJG 007 y *S. ibericus* (verde) y relación como grupo emparentado con el orden Crossognathiformes (azul).

10.4.7 Análisis de búsqueda heurística, pesado *a posteriori* (matriz reducida)

Finalizado el análisis anteriormente descrito, se realizó un análisis de pesos implicados, utilizando el valor del índice de consistencia escalonada. El algoritmo de este análisis determinó un peso igual a 1 para 16 caracteres mientras que para los 70 caracteres este valor fue diferente de 1. El resultado arrojó un total de 48 árboles más parsimoniosos con un tamaño de 68.6960. Los valores para el índice de consistencia y el índice de homoplasia fueron de 0.5424 y 0.4576 respectivamente, mientras que el índice de retención obtuvo un valor de 0.7703 y el índice de retención escalonada arrojó un valor de 0.4178.

El árbol de consenso estricto muestra los siguientes caracteres homoplasicos en SJG 007: maxilla dentada ausente (15-1); hueso opercular con forma de paralelogramo irregular, u oval o con forma de riñón (28-1); huesos epipleurales intermusculares ausentes (35-0); origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta pélvica (41-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (46-0); arco neural del centro preural 1 (51-1); tres epurales (53-1); seis o siete uroneurales, los primeros tres o cuatro no se extiende anteroventralmente y cubren la superficie lateral del primero, segundo y tercer centro preural (54-0); uroneural 1 alcanza al preural 2; seis hipurales o menos en individuos adultos (56-2); ausencia de *fringing fulcra* precediendo al primer radio principal de la aleta caudal (63-2); veinte o más radios principales en la aleta caudal (66-0); más de 16 radios ramificados en la aleta caudal (68-0); bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente toda la serie hipural superior (69-1); escamas cicloides presentes (74-1); margen ventral de la maxilla recto o casi recto (84-1).

El fósil SJG 007 se encuentra relacionado con el orden de los Crossognathiformes, esta relación se soporta por una sinapomorfía: hueso extraescapular grande y bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo (80-1), además de la siguiente combinación de caracteres homoplasicos: hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado (17-1); región ventroposterior (excluido el miembro dorsal) del preopérculo ampliamente expandida (24-1); aleta dorsal acuminada presente (42-1); más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (67-0); bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente toda la serie hipural superior (69-1) (Figura 21)



A: 17-1, 24-1, 42-1, 67-0, 80-1, 69-1

SJG 007: 15-1, 28-1, 35-0, 41-1, 46-0, 51-1, 53-1, 54-0, 56-2, 63-2, 66-0, 68-0, 69-1, 74-1, 84-1

Figura 21.- Filogenia obtenida mediante el criterio de búsqueda heurística y el índice de consistencia escalonada (RC). Se muestra una topología semejante a la obtenida en el análisis anterior, con diferencias en las relaciones de parentesco de SJG 007, que no se agrupa con *S. ibericus*, pero mostrando su relación de parentesco con el orden Crossognathiiformes (azul).

10.4.8 Análisis de búsqueda heurística tradicional, pesado *a priori* (matriz reducida)

Se realizó un análisis de búsqueda heurística designado un peso específico de “dos” a los caracteres que han sido propuestos como diagnósticos para el orden Crossognathiiformes (Arratia y Tischlinger, 2010, Alvarado-Ortega y Alves, 2022). Este análisis recuperó un total de 1224 árboles más parsimoniosos con un total de 384 pasos. El índice de consistencia obtuvo un valor de 0.2995, mientras que el valor de índice de homoplasia fue de 0.7005. Los valores de índice de retención e índice de retención escalonada fueron 0.6365 y 0.1906 respectivamente.

El fósil SJG 007 se distingue del resto de taxones por la combinación de caracteres homoplasicos: ausencia de una maxilla elongada con dientes villiformes (11-0); ausencia de maxilla dentada (15-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta pélvica (41-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (46-0); arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado (51-1); uroneural 1 alcanza al preural 2 (55-2); Hipural 2 no está fusionado con el primer centro ural (57-0); ausencia de *fringing fulcra* precediendo al primer radio principal de la aleta caudal (63-2); veinte o más radios principales en la aleta caudal (66-0);

bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente toda la serie hipural superior (69-1).

La especie *S. ibericus* forma un clado monofilético con SJG 007. Esta especie se distingue de SJG 007 por las homoplasias: presencia de una premaxila muy ancha, cóncavo-convexa (13-1) y por tener menos de nueve radios principales en el lóbulo inferior de aleta caudal (67-2). La monofilia de este clado está soportada la siguiente combinación de caracteres homoplasicos: posición de la articulación cuadrado-mandibular por debajo de la mitad posterior de la órbita (16-1); hueso articular no fusionado con el angular y el retroarticular (18-2); hueso opercular con forma de paralelogramo irregular u oval o con forma de riñón, presente (28-1); tres epurales (53-1), seis o menos hipurales en individuos adultos (56-2); más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (67-0); más de 16 radios ramificados en la aleta caudal (68-0); escamas cicloides presentes (74-1); anillo circumorbital abierto (81-0); huesos infraorbital posteriores pequeños, con ligera o nula superposición del margen anterior del preopérculo (82-0).

El clado antes descrito forma un grupo monofilético con *P. lloydhilli*. A pesar de que en esta hipótesis no se conocen autapomorfías para *P. lloydhilli*, el clado formado en conjunto con *S. ibericus* y SJG 007 se distingue por presentar la combinación de caracteres homoplasicos: mandíbula inferior elongada con numerosos dientes villiformes (11-1); presencia de placa gular (22-0); ausencia de huesos epipleurales intermusculares (35-0); seis o siete uroneurales que no cubren la superficie lateral del primer, segundo y tercer centro preural (54-0); margen ventral de la maxilla recto, o casi recto (84-1).

En esta hipótesis SJG 007 se encuentra dentro del orden Crossognathiformes, mismo que forma un grupo monofilético soportado por una sinapomorfía: presencia

de un hueso extraescapular largo y bien desarrollado que se extiende caudalmente hasta cerca del margen posterior del opérculo (80-1) y dos homoplasias: la presencia de aletas dorsal y anal colocadas en la parte posterior (40-1) y un anillo circumorbital cerrado, sin huecos entre los huesos (81-1) (Figura 22).

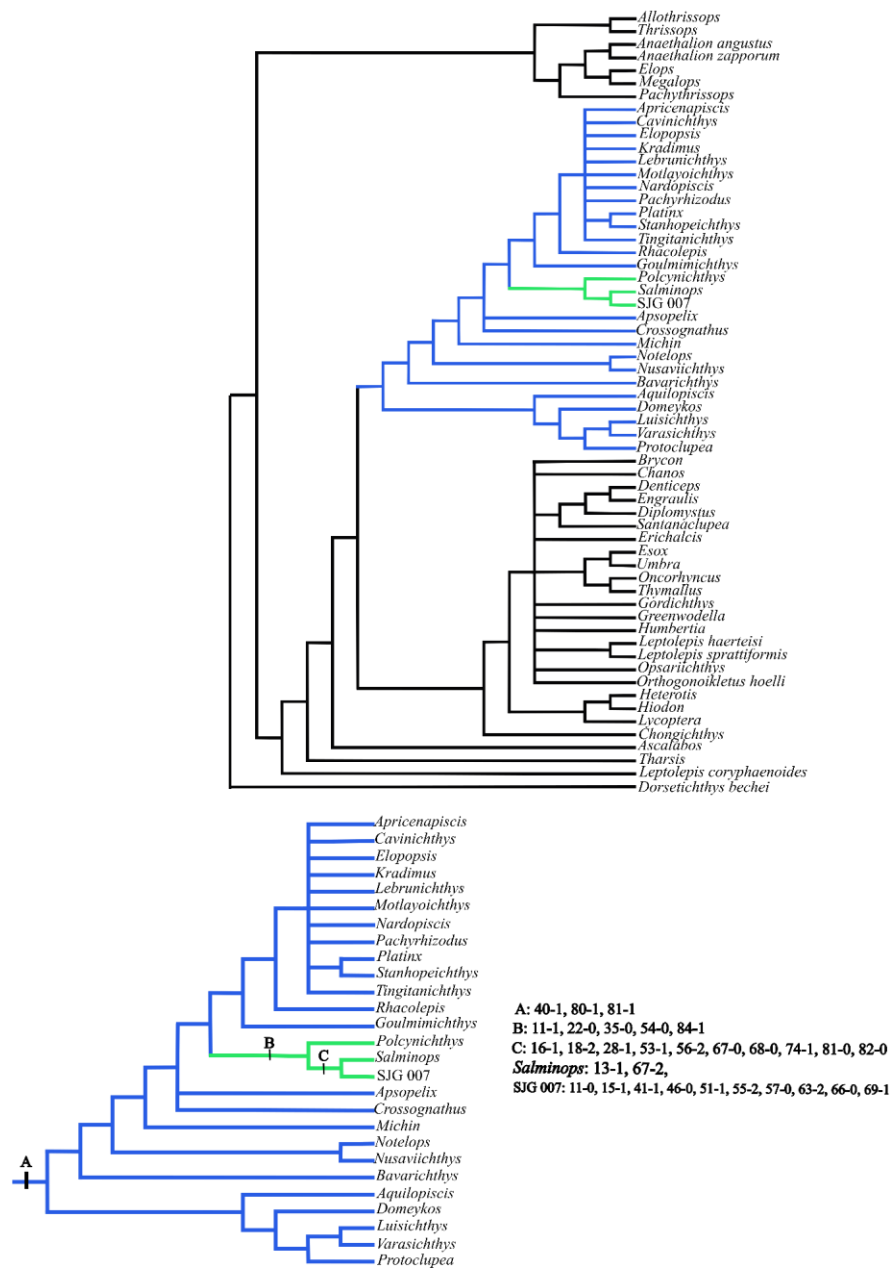


Figura 22.- Filogenia obtenida mediante el criterio de búsqueda heurística y el peso asignado a los caracteres diagnósticos propuestos para el orden Crossognathiformes.

En esta representación SJG 007 forma un clado con *S. ibericus* y *P. lloydhilli* (verde) y se agrupa dentro del orden Crossognathiformes.

10.4.9 Análisis nuevas tecnologías matriz reducida

En este análisis, todos los caracteres ausentes en SJG 007 fueron retirados, mismo que al finalizar recuperó 57 árboles más parsimoniosos con un total de 355 pasos. Se obtuvieron valores de 0.304 para el índice de consistencia (CI) y de 0.696 para el índice de homoplasia, mientras que los índices de retención (RI) y de retención escalonada (RC) mostraron valores de 0.631 y 0.191, respectivamente.

En esta hipótesis SJG 007 presenta muestra la siguiente combinación de caracteres homoplasicos: ausencia de maxilla dentada (15-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta pélvica (41-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (46-0); arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado (51-1); uroneural 1 alcanza al preural 1 (55-2); el hipural 2 no está fusionado con el primer centro ural (57-0); más de veinte radios principales en la aleta caudal (66-0); bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente toda la serie hipural superior (69-1).

Al igual que en las hipótesis anteriores *S. ibericus* se muestra como grupo hermano de SJG 007 y se distingue por una homoplasia: presencia de una premaxila muy ancha, cóncavo-convexa (13-1). Esta agrupación se soporta por una única homoplasia: presencia escamas cicloides (74-1), sin embargo, las relaciones de parentesco con otros taxones no están definidas ya que en la mayoría de las relaciones de parentesco de esta hipótesis se muestra una politomía (Figura 23).

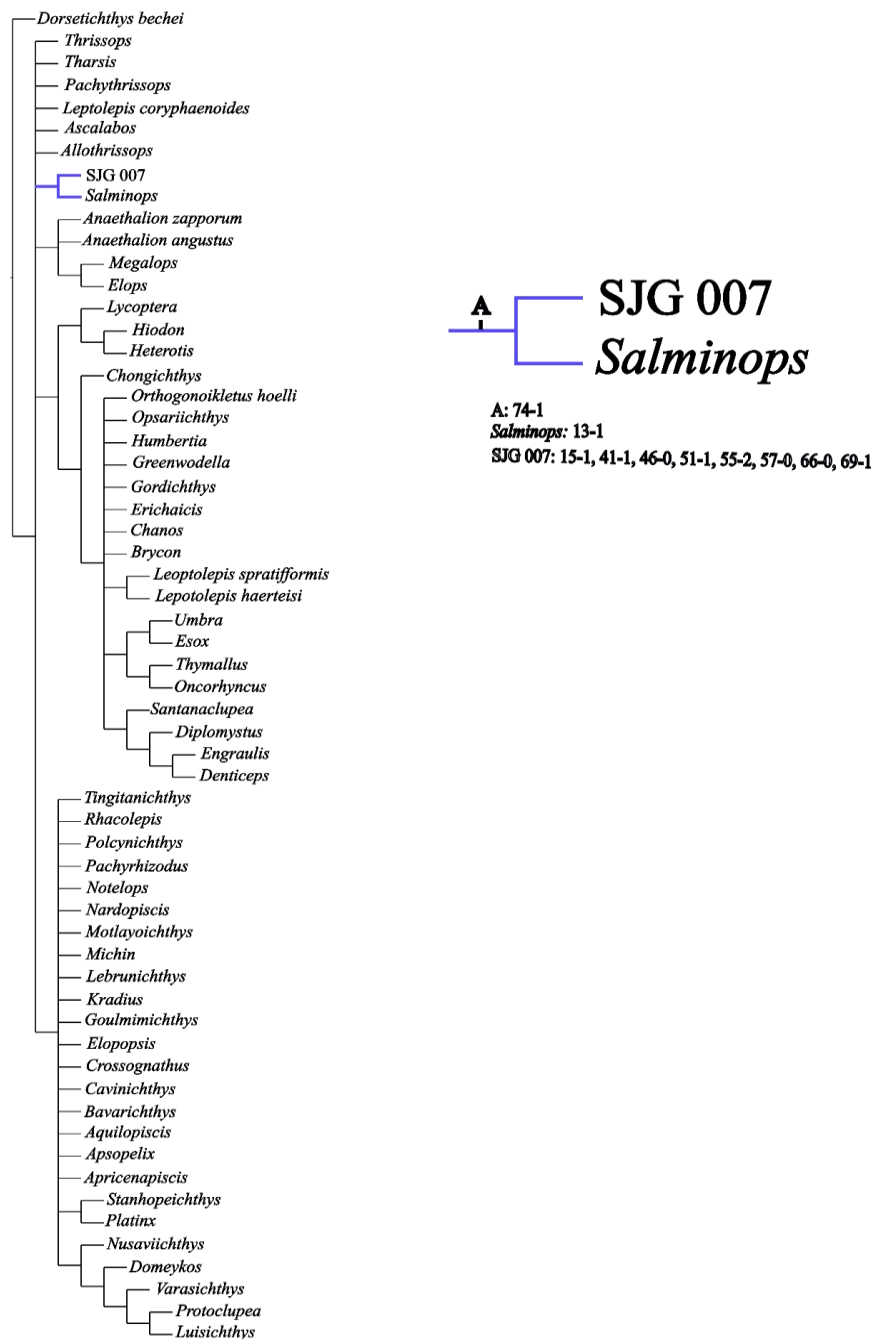


Figura 23.- Filogenia obtenida mediante análisis de nuevas tecnologías. Los caracteres desconocidos en SJG 007 fueron eliminados de la matriz utilizada para realizar este análisis. Se representa la agrupación entre SJG 007 y *S. ibericus*, aunque sus relaciones de parentesco no están definidas.

10.4.10 Análisis nuevas tecnologías matriz reducida con pesos implicados

Este análisis generó un solo árbol más parsimonioso con un largo de 19.0786. El índice de consistencia (CI) obtuvo un valor de 0.301, mientras que para el índice de homoplasia fue de 0.699. Los índices de retención (RI) y de retención escalonada (RC) obtuvieron de 0.625 y de 0.188, respectivamente.

El árbol de consenso estricto muestra que el fósil SJG 007 presenta la siguiente combinación de caracteres homoplasicos: ausencia de maxilla dentada (15-1); posición de la articulación cuadrado-mandibular por debajo de la mitad posterior de la órbita (16-1); hueso articular no fusionado con el angular y el retroarticular (18-2); hueso opercular con forma de paralelogramo irregular, u oval o con forma de riñón (28-1); origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta pélvica (41-1); parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno (46-0); tres epurales (53-1); seis o menos hipurales en individuos adultos (56-2); veinte o más radios principales en la aleta caudal (66-0); más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal (67-0); más de 16 radios ramificados en la aleta caudal (68-0); bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente toda la serie hipural superior (69-1); escamas cicloides presentes (74-1); anillo circumorbital abierto (81-0); huesos infraorbitales posteriores, pequeños con una ligera o nula superposición del margen anterior del preopérculo (82-0).

En esta hipótesis, la especie *Polcynichthys lloydhilli* forma un clado con SJG 007. Esta especie se distingue por la homoplasia: mandíbula inferior elongada que porta numerosos dientes villiformes (11-1). El clado formado SJG 007 y *P. lloydhilli*

es monofilético y se distingue por el carácter homoplasico: margen ventral de la maxilla recto o casi recto (84-1).

El clado descrito anteriormente se encuentra relacionado con otros taxones, dentro del orden Crossognathiformes. En esta filogenia, el orden Crossognathiformes es un grupo monofilético y se distingue por un carácter sinapomórfico: presencia de un hueso extraescapular largo y bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo (80-1) y tres caracteres homoplasicos: ventroposterior (excluyendo el miembro dorsal) del preopérculo, ampliamente expandida (24-1); aleta dorsal acuminada, presente (42-1) y un anillo circumorbital cerrado sin espacio entre los huesos (81-1).

Las características homoplasicas: hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado (17-1) y hueso articular fusionado con el angular (18-1) agrupan al resto de los crossognathidos con excepción *Apsopelix*. El carácter homoplasico: posición de la articulación cuadrado-mandibular por detrás de la órbita (16-0) agrupa a los crossognathidos con excepción de los géneros *Crossognathus*, *Notelops*, *Nusaviichthys*, *Domeykos*, *Varasichthys*, *Protoclupea* y *Luisichthys*. Los géneros *Rhacolepis* y *Goulmimichthys* se distinguen del resto de crossognathiformes por presentar el carácter homoplasico: mandíbula inferior elongada, con numerosos dientes villiformes (83-1). La característica homoplasica: hipurales 1 y 2 están asociados por fusión o articulación con un centro compuesto, aparentemente formado por centro preural 1 y centro ural (59-1) agrupa al resto de los crossognathidos incluido el clado de *P. lloydhilli* y SJG 007 (Figura 24)

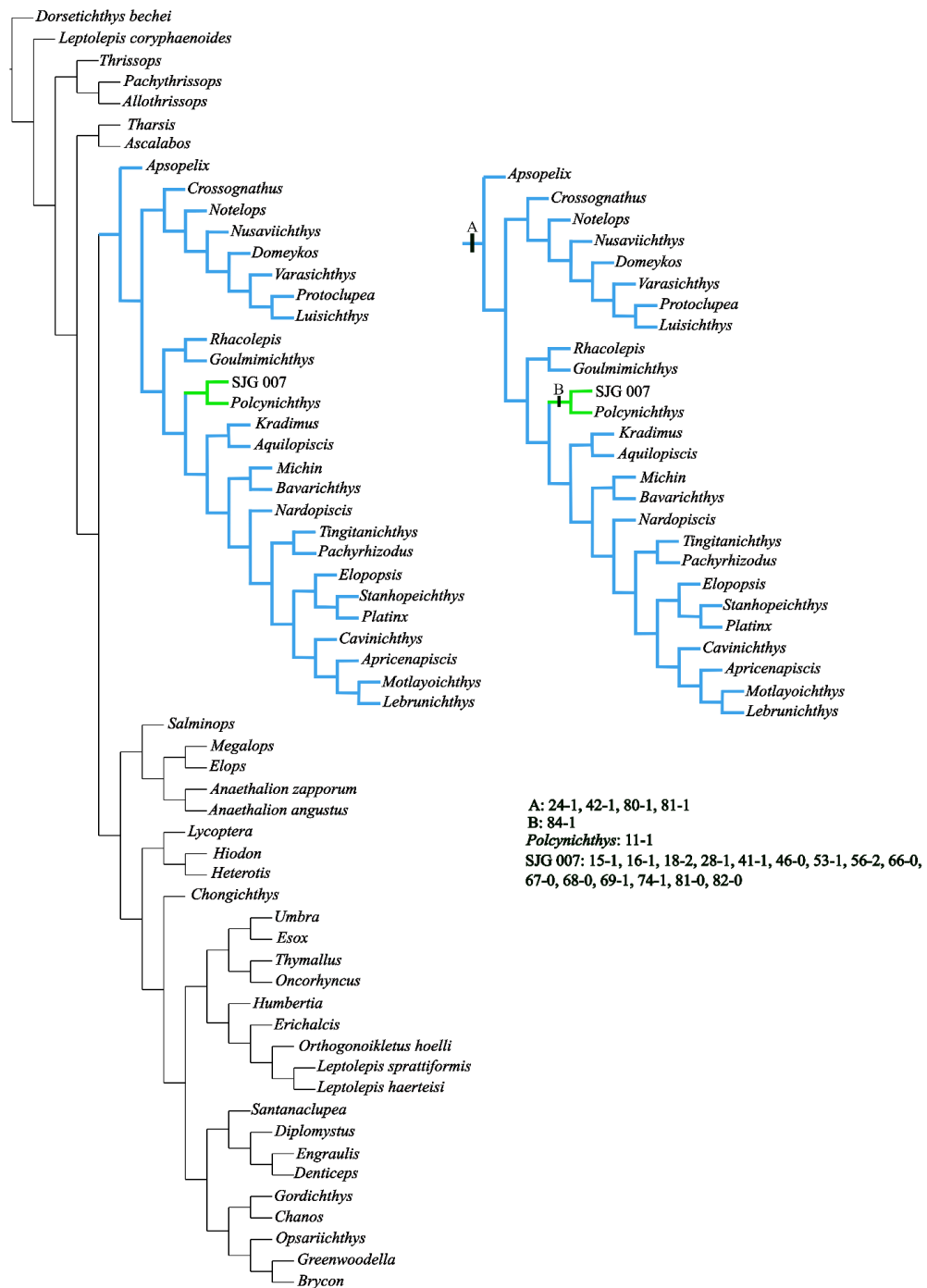


Figura 24.- Filogenia obtenida mediante un análisis de nuevas tecnologías y pesos implicados. Utilizando la matriz de caracteres reducida, las relaciones de parentesco de SJG 007 cambian, ubicándose dentro del orden Crossognathiformes (azul) y mostrando su agrupación con la especie *P. lloydhilli*.

10.5 Análisis de Bootstrap y soporte de Bremer

Los valores obtenidos para *Bootstrap* muestran que la relación de SJG 007 (rojo) y *S. ibericus*, aparece en cinco por ciento de los análisis realizados, mostrando que es una agrupación débilmente soportada, esto se corrobora con el soporte de *Bremer* que indica que la agrupación no se soporta fuertemente debido al valor obtenido. (Figura 25).

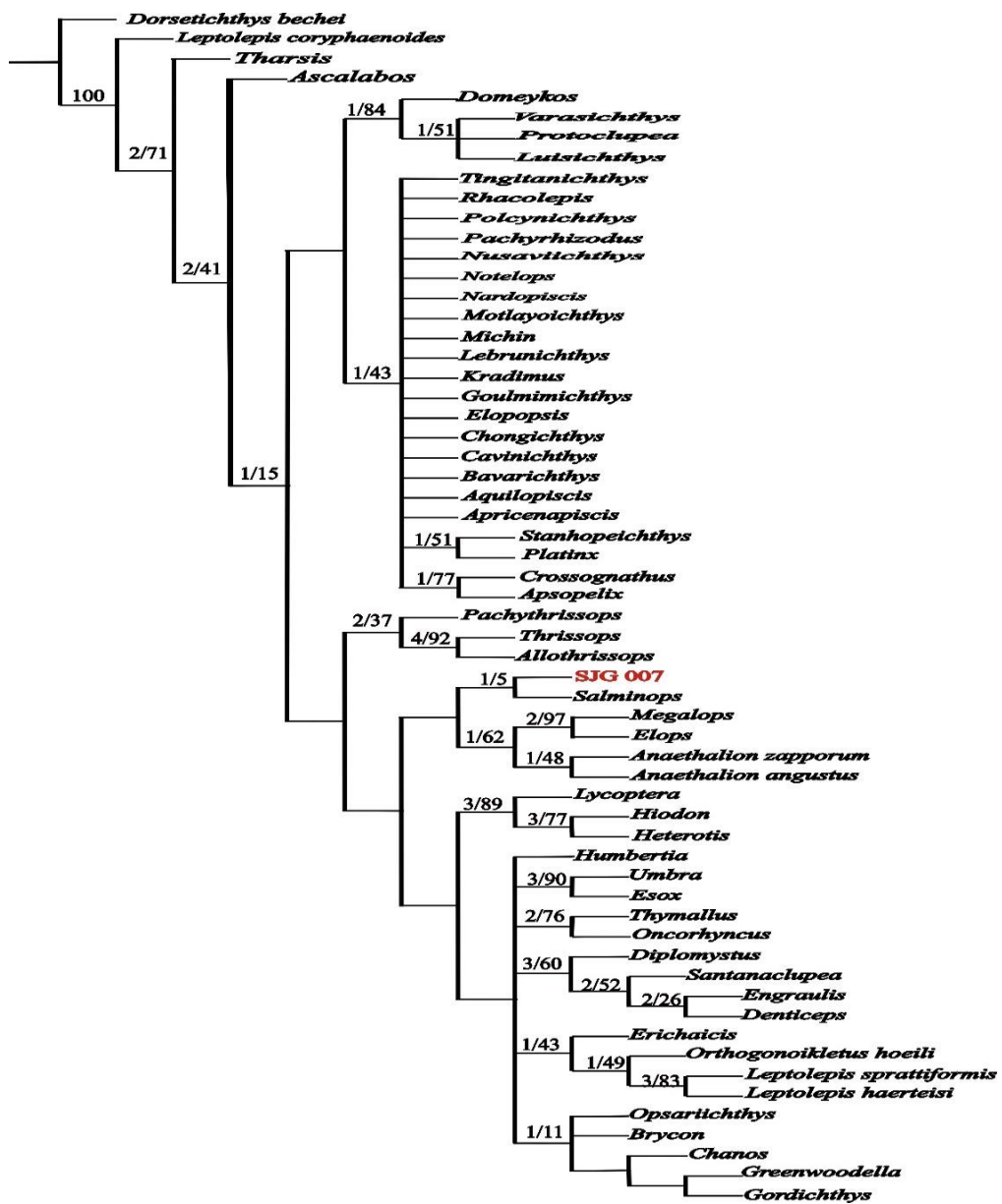


Figura 25.- Filogenia de consenso estricto en la que se muestran los valores de *Bootstrap* (derecha) y de *Bremer* (izquierda).

11.- DISCUSIÓN

11.1.- Características diagnósticas de SJG 007

En los diez análisis realizados se muestran características que diferencian a SJG 007 del resto de taxones incluidos en el análisis y que están presentes en todas las hipótesis presentadas. Dichas características son la ausencia de maxila dentada; origen de la aleta dorsal anterior al origen de aleta pélvica; parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno; arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado; uroneural 1 alcanza al preural 1; el hipural 2 no está fusionado con el primer centro ural; ausencia de fulcra basal epaxial en el margen dorsal de la aleta caudal; más de veinte radios caudales principales y las bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente la serie hipural superior.

Mientras que otras características como la posición de la articulación cuadrado-mandibular por debajo de la mitad posterior de la órbita; hueso articular no fusionado con el angular y el retroarticular; hueso opercular con forma de paralelogramo irregular, u oval o con forma de riñón; tres epurales; seis o menos hipurales en individuos adultos; veinte o más radios principales en la aleta caudal; más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal; más de 16 radios ramificados en la aleta caudal; escamas cicloides presentes; anillo circumorbital abierto; huesos infraorbitales posteriores, pequeños con una ligera o nula superposición del margen anterior del preopérculo; huesos epipleurales intermusculares ausentes; seis o siete uroneurales, los primeros tres o cuatro no se extiende anteroventralmente y cubren la superficie lateral del primero, segundo y

tercer centro preural; seis hipurales o menos en individuos adultos; ausencia de *fringing fulcra* precediendo al primer radio principal de la aleta caudal ; veinte o más radios principales en la aleta caudal; más de 16 radios ramificados en la aleta caudal; escamas cicloides presentes; margen ventral de la maxilla recto o casi recto, ausencia de una maxilla elongada con dientes villiformes; hipural 2 no está fusionado con el primer centro ural, solo se encuentran presentes en algunos de los análisis.

Entre las características anteriormente mencionadas, el ejemplar SJG 007 presenta la ausencia de maxila dentada; origen de la aleta dorsal anterior al origen de aleta pélvica; parahipural (en adultos) con un arco hemal autógeno; arco neural del centro preural 1, ausente o atrofiado; uroneural 1 alcanza al preural 1; el hipural 2 no fusionado con el primer centro ural; ausencia de fulcra basal epaxial en el margen dorsal de la aleta caudal; más de veinte radios caudales principales y las bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal no cruzan oblicuamente la serie hipural superior. A partir de esas combinación de características es posible suponer que SJG 007 sea un nuevo taxón dentro del grupo de los teleósteos.

11.2.- SJG 007 como grupo hermano de *Salminops ibericus*

En ocho de los diez análisis filogenéticos realizados, la especie *S. ibericus* resultó en el grupo hermano de SJG 007. Históricamente, este taxón ha cambiado de posición entre diferentes linajes de teleósteos siendo descrito como miembro del orden Characiformes para después ser considerado dentro de Crossognathiformes, ya que posee características morfológicas afines a este orden (Mayrinck *et al.*, 2015), aunque actualmente se considera un taxón *incertae sedis*.

Esta agrupación se ve soportada en las diferentes hipótesis por la presencia de seis hipurales o menos en individuos adultos; aleta dorsal acuminada; presencia de escamas cicloides; un hueso opercular con forma de paralelogramo irregular u oval o con forma de riñón presente; huesos epipleurales intermusculares ausentes; tres epurales; seis o siete uroneurales; los primeros tres o cuatro no se extiende anteroventralmente y cubren la superficie lateral del primero, segundo y tercer centro preural; más de 16 radios ramificados en la aleta caudal; margen ventral de la maxilla, recto o casi recto; articulación cuadrado-mandibular por debajo de la mitad posterior de la órbita; hueso articular no fusionado con el angular y el retroarticular; más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal; anillo circumorbital abierto; huesos infraorbital posteriores pequeños, con ligera o nula superposición del margen anterior del preopérculo.

Mientras que las características que definen a *S. ibericus* como un grupo diferente a SJG 007 son: presencia de una premaxila muy ancha, cóncavo-convexa, varias *fringing fulcra* precediendo al primer radio principal de la aleta caudal, mandíbula inferior elongada con numerosos dientes villiformes; hipural 2 fusionado con el primer centro ural; menos de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal.

Al rescatar la agrupación entre SJG 007 y *S. ibericus* en la mayoría de los análisis, se propone a esta especie como el grupo hermano de SJG 007. El hecho de que esta agrupación se encuentre en la mayor parte de los análisis realizados y que su posición cambie dependiendo del tipo de análisis empleados, podría deberse a la naturaleza incierta en las relaciones de parentesco de ambos y a su estado de preservación, ya que muchas de las características morfológicas de ambos están ausentes.

11.3.- SJG 007 relacionado con Elopomorpha

En los diez análisis realizados, cuatro muestran al fósil SJG 007 filogenéticamente relacionado con Elopomorpha. Esta agrupación se ve soportada por la presencia de placa gular; tres epurales; margen ventral de la maxila, recto o casi recto. Todas estas características se encuentran presentes en el fósil. El estudio más reciente sobre las características morfológicas que definen al grupo Elopomorpha, realizado por Alves *et al.*, (2020) propone tres sinapomorfías que definen a este grupo las cuales son: abertura posterior del canal mandibular en posición medial o posterior, un arco neural compuesto sobre el preural 1 y el uroneural 1 y la presencia de una larva leptocephala, además de cinco homoplasias: perforación de la comisura etmoidal, dientes en el vómer, presencia de *fringing fulcra*, presencia de fémur pélvico y fémur pectoral. Ninguna de estas características se observa en el fósil SJG 007 por lo que se considera su inclusión dentro de Elopomorpha una hipótesis poco reforzada.

11.4.- SJG 007 relacionado a Crossognathiformes

Cinco de los análisis realizados muestran que el fósil SJG 007 muestra una tendencia afín al orden Crossognathiformes, dos ubicándose como un grupo hermano de este orden, mientras que los dos restantes muestran su inclusión dentro de este orden. Las características que relacionan a SJG 007 con este orden son: hueso retroarticular excluido de la faceta articular del cuadrado; región ventroposterior (excluido el miembro dorsal) del preopérculo ampliamente expandida; aleta dorsal acuminada presente; hipurales 1 y 2 están asociados por fusión o articulación con un

centro compuesto, aparentemente formado por el centro preural 1 y el centro ural ; más de nueve radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal; hueso extraescapular grande y bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo. Del siguiente conjunto de características, únicamente no es posible apreciar el número de radios ni la fusión de los hipurales 1 y 2, debido al estado de preservación de la región caudal.

Mientras que en los análisis donde SJG 007 se agrupa dentro del orden Crossognathiformes, su inclusión se ve respaldada por la posición de las aletas dorsal y anal colocadas en la parte posterior; presencia de un hueso extraescapular largo y bien desarrollado que se extiende caudalmente hasta cerca del margen posterior del opérculo; un anillo circumorbital cerrado, sin huecos entre los huesos; región ventroposterior (excluyendo el miembro dorsal) del preopérculo, ampliamente expandida; aleta dorsal acuminada, presente. Del conjunto de características mencionadas únicamente no es posible apreciar el anillo circumorbital, debido al estado de preservación de los huesos infraorbitales.

Los análisis filogenéticos muestran características que indican la asignación de SJG 007 como un miembro cercano o dentro del orden Crossognathiformes, si se considera esta hipótesis, existen características que presentan diferencias que podrían indicar que se trata de un crossognathido no reconocido previamente.

La forma general de la cabeza del fósil SJG 007 es alargada, diferente a la de crossognathidos como *Motlayoichthys sergioi*, *Tingitanichthys heterodon*, *Pachyrhizodus caninus* y *Goulmimichthys roberti* cuya cabeza tiene forma triangular. Tanto *Michin csernai* y *Nusaviichthys nerivelai* poseen una cabeza alargada, pero difieren en cuanto a la proporción con respecto a la longitud estándar del pez, en *M. csernai* ocupa entre el 31 y 33 % (Alvarado-Ortega et al., 2008), en *N. nerivelai*

ocupa el 28.8 % (Alvarado-Ortega y Alves, 2022), mientras que en el fósil de estudio ocupa el 25.52 %.

El fósil SJG 007 posee tres postcleithra visibles, este número difiere al reportado en otros Crossognathiformes descritos en México pero no llegan a ser tan numerosos como los encontrados en *Varsichthyoidei* cuyo número suele ser mayor a cuatro . Además del número, la forma de los postcleithra es diferente en el ejemplar SJG 007, teniendo estos forma ovalada en la parte anterior y que terminan en una punta redondeada en la parte posterior, diferente a los postcleithra triangulares descritos en *M. csernai* mientras que en *N. nerivelai* tienen forma redondeada. En *M. sergioi* no es posible apreciar estos huesos debido al estado de preservación del fósil (Arratia *et al.*, 2018).

El hueso extraescapular desarrollado es una característica que ha sido propuesta como una sinapomorfía para el orden de los Crossognathiformes (Arratia y Tischlinger, 2010). En el fósil SJG 007, este hueso tiene forma semiovalada, esta forma difiere de la reportada en otros crossognathidos como *M. sergioi* cuyo hueso extraescapular tiene forma cuadrada (Arratia *et al.*, 2018). En *N. nerivelai* este hueso tiene forma ovalada con una proyección en la parte apical.

En la mayoría de los Crossognathiformes los pterigióforos presentan un tamaño uniforme, en algunos casos el primero suele ser el de mayor tamaño (e.g. Arratia y Tischlinger, 2010; Taverne y Capasso, 2019, 2020). En el caso del ejemplar SJG 007, el primer pterigióforo dorsal presenta una forma triangular muy ancha, mientras que el último parte del último radio y su ancho se incrementa hacia la parte posterior formando un óvalo, en ambos casos dan una apariencia de escudos dorsales. En otros Crossognathiformes, como *P. caninus*, los pterigióforos tienen un tamaño similar, además los radios dorsales tienen una mayor longitud en la parte

anterior y van disminuyendo en su longitud, llegando hasta la base de la aleta caudal (Shimada, 2015), condición no vista en el fósil SJG 007. En *G. roberti* se presentan 21 radios soportados por 20 pterigióforos, diferente a lo descrito para SJG 007, a pesar de tener una forma semejante. La aleta dorsal en *M. csernai* tiene una forma similar a la encontrada en SJG 007 pero se diferencia de esta porque en *M. csernai* se aprecian 15 radios dorsales y 14 pterigióforos mientras que SJG 007 posee 18 radios y 14 pterigióforos, además los pterigióforos de *M. csernai* tienen una forma uniforme y ninguno semeja la forma de escudos que es posible apreciar en SJG 007. La aleta dorsal acuminada también se encuentra presente en *N. nerivlai* sin embargo, posee características diferentes con respecto a SJG 007 como el número de radios y pterigióforos, 15-13 y 18-14 respectivamente. En *M. sergioi* no es posible realizar esta comparación debido al estado de preservación del fósil.

En los Crossognathiformes los bordes del cleithrum son continuos (e.g. Arratia y Tischlinger, 2010, Miyata *et al.*, 2022). En el ejemplar SJG 007 el cleithrum presenta pliegues hacia la parte posterior formando proyecciones que semejan un abanico, además es posible reconocer un patrón de ornamentación ondular por toda la superficie. Ningún otro crossognathido presenta una condición semejante, por lo que se propone como una condición única en el fósil SJG 007.

El fósil SJG 007 tiene características que lo agrupan dentro de los Crossognathiformes sin embargo, debido a que esta hipótesis no se ve respaldada por otros análisis, que muestran su asignación a distintos grupos, no se puede asegurar su inclusión indubitable dentro de este grupo. Lo que hace que, de manera preliminar, SJG 007 sea considerado fósil de posición incierta dentro de los teleósteos.

11.5.- SJG 007 como un teleósteo *incertae sedis*

En uno de los análisis realizados las relaciones de SJG 007 no están definidas dentro del grupo teleósteos incluidos en el análisis. Únicamente se aprecia el clado formado con *S. ibericus* soportado por la presencia de escamas cicloides.

Considerando los resultados análisis filogenéticos realizados y las propuestas de características morfológicas que definen a los grupos con los que SJG 007 se relaciona, se considera a SJG 007 como un teleósteo *incertae sedis*, ya que de momento no existe un consenso en los análisis filogenéticos realizados que permita su asignación a un grupo específico, caso similar al de la comparación de las características morfológicas con otros Crossognathiformes y el grupo Elopomorpha descritas en el fósil de estudio.

12.- CONCLUSIONES

Se presenta un posible nuevo teleósteo proveniente de la Cantera San José de Gracia, diferente a otros taxones recuperados en esta localidad. Este teleósteo presenta una serie de características que no están presentes en ningún otro taxón considerado en el análisis filogenético.

Las relaciones de parentesco de este pez no están definidas ya que los análisis filogenéticos no muestran una asignación taxonómica a la que el fósil SJG 007 pueda ser asignado. Por lo que de momento el fósil SJG 007 es asignado como un teleósteo *incertae sedis*. A pesar de ser considerado un teleósteo *incertae sedis*, los análisis indican posibles relaciones filogenéticas con los Elopomorpha o al orden Crossognathiformes; sin embargo, el estado de preservación no es posible llegar a una clasificación detallada.

Una de las posibles soluciones para poder resolver el problema de la asignación taxonómica, consta en el descubrimiento e incorporación de más ejemplares de lo aquí reconocido como SJG 007 para poder identificar las características que están ausentes. Eso permitiría una descripción anatómica más detallada que será útil para complementar los estados de caracteres codificados en el ejemplar y, por lo tanto, se podría asignar con mayor precisión la identidad taxonómica de SJG 007.

13.- REFERENCIAS

AGASSIZ, L., 1841. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the north of Brazil. *The Edinburgh New Philosophical Journal*, *Edinburgh*, 30, 82-84.

ALVARADO-ORTEGA, J., GARIBAY-ROMERO, L.M., BLANCO-PIÑÓN, A., GONZÁLEZ-BARBA, G., VEGA, F.V., CENTENO-GARCÍA, E., 2006. Los peces fósiles de la Formación Mexcala (Cretácico Superior) en el estado de Guerrero, México. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9, 261-272.

ALVARADO-ORTEGA, J., MAYRINCK, D., BRITO, P.M., 2008. A basal Pachyrhizodontid fish (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous of the Tlayúa Quarry, Central Mexico. *Comptes Rendus Palevol*, 7, 269-275.

ALVARADO-ORTEGA, J., CANTALICE, K.M., BARRIENTOS-LARA, J.I., DÍAZ-CRUZ, J.A., THAN-MARCHESE, B.A., 2019. The Huehuetla quarry, a Turonian deposit of marine vertebrates in the Sierra Norte de Puebla, Central Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 22.1.13:1-20.

ALVARADO-ORTEGA, J., CANTALICE, K.M., DÍAZ-CRUZ, J.A., CASTAÑEDA-POSADAS, C., ZAVALA-VILLARREAL, V., 2020. Vertebrate fossils from the San José de Gracia quarry, a new Late Cretaceous

marine fossil site in Puebla, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 72, A160819.

ALVARADO-ORTEGA, J., MODESTO-ALVES, Y., 2022. *Nusaviichthys nerivelai* gen. et sp. nov., an Albian crossognathiform fish from the Tlayúa lagerstätte, Mexico. *Cretaceous Research*, 135, 105189.

ALVES, Y., ALVARADO-ORTEGA, J., BRITO, P.M., 2020. *Epaelops martinezi* gen. and sp. nov. from the Albian limestone deposits of the Tlayua quarry, Mexico-a new late Mesozoic record of Elopiformes of the western Tethys. *Cretaceous Research*, 110, 104260.

APPLEGATE, S.P., COMAS, O., 1980. Primera ictiofauna del Cretácico Inferior de México, estado de Oaxaca. V Congreso Geológico Nacional, Soc.Geol.Mexicana., Resúmenes, p.10.

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

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

- ARRATIA, G., 2008. The varasichthyid and other crossognathiform fishes, and the break-up of Pangaea. In CAVIN, L., LONGBOTTOM, A., RICHTER, M., (eds). Fishes and the break-up of Pangaea. *Geological Society, London, Special Publications*. 295, 71-92.
- ARRATIA, G., TISCHLINGER, H., 2010. The first record of Late Jurassic crossognathiform fishes from Europe and their phylogenetic importance for teleostean phylogeny. *Fossil Record*, 13, 317-341.
- ARRATIA, G., GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.A., HERNÁNDEZ-GUERRERO, C., 2018. A new pachyrhizodontid fish (Actinopterygii, Teleostei) from the Muhi Quarry (Albian-Cenomanian), Hidalgo, Mexico. *Fossil Record*, 21, 93-107.
- BLANCO, A., CAVIN, L., 2003. New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian) Vallecillo (NE Mexico). *Comptes Rendus Palevol*, 2, 299-306.
- BLANCO-PIÑÓN, A., PORRAS-MÚZQUIZ, H., VEGA-VERA, F., GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.A., ALVARADO-ORTEGA, J., 2004. Múzquiz, Coahuila: a new fossiliferous locality, northern Mexico. In: IX Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Libro de resúmenes, p. 23.

- CAVIN, L., 2001. Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 94, 509-535.
- CANTALICE, K.M., ALVARADO-ORTEGA, J., 2016. *Eekaulostomus cuevasae* gen. and sp. nov., an ancient armored trumpetfish (Aulostomoidea) from Danian (Paleocene) marine deposits of Belisario Domínguez, Chiapas, southeastern Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 19(3), 53A.
- CANTALICE, K.M., THAN-MARCHESE, B.A., VILLALOBOS-SEGURA, E. 2021. A new Cenomanian acanthomorph fish from the El Chango quarry (Chiapas, south-eastern Mexico) and its implications for the early diversification and evolutionary trends of acanthopterygians. *Papers in Palaeontology*, 7(3), 1699-1726.
- COPE, E.D., 1872. On the families of fishes of the Cretaceous Formation of Kansas. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 27 (86), 327-357.
- DÍAZ-CRUZ, J.A., ALVARADO-ORTEGA, J., CARBOT-CHANONA, G., 2019. *Dagon avendanoi* gen. and sp. nov., an Early Cenomanian Enchodontidae (Aulopiformes) fish from the El Chango quarry, Chiapas, southeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 91, 272-284.
- DÍAZ-CRUZ, J.A., ALVARADO-ORTEGA, J., GILES, S., 2020. A long snout enchodontid fish (Aulopiformes:Enchodontidae) from the Early Cretaceous

deposits at the El Chango quarry, Chiapas, southeastern Mexico: A multi-approach study. *Palaeontologia Electronica*, 23, 1-27.

DIXON, F., 1850. The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formation of Sussex, vol. 40, Richard and John Edward Taylor, London, p. 374.

FARRIS, J., 1970. Methods for Computing Wagner Trees. *Systematic Zoology*, 19 (1), 83-92.

FOREY, P.L., 1977. The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology Supplement*, 28 (2), 123-204.

GIERSCH, S., FREY, E., STINNESBECK, W., GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, A.H., 2010. *Pachyrhizodus caninus* Cope, 1872 (Teleostei, Crossognathiformes) from the early Turonian of Vallecillo (Mexico). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 258, 219-228.

GIERSCH, S., 2014. Die Knochenfische der Oberkreidezeit in Nordostmexiko: Beschreibung, Systematik, Vergesellschaftung, Paläobiogeographie und Paläoökologie (Unpubl. Ph. D. thesis). Ruprecht-Karls-Universität, Heidelberg, p. 275

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

GOLOBOFF, P., FARRIS, J.S., NIXON, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774-786.

GOLOBOFF, P., MORALES, M., 2023. TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*.

HERNÁNDEZ-GUERRERO, C., 2015. Revisión taxonómica y análisis filogenético de la Familia Pachyrhizodontidae de México. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. 132 pp.

LONDON, M.G., SHIMADA, K., 2020. A new pachyrhizodontid fish (Actinopterygii: Teleostei) from the Tarrant Formation (Cenomanian) of the Upper Cretaceous Eagle Ford group in Texas, USA. *Cretaceous Research*, 113, 104490.

LUPERCIO-ESPERICUETA, N., 2018. Sobre el registro de peces Pachyrhizodontidae (Teleostei) en la Cantera La Partida, Formación Eagle Ford, Coahuila. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ingeniería. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México. 89 pp.

MAISEY, J.G., 1991. Santana Fossils: An illustrated Atlas. T.P.H. Publications, Neptune, New York, USA.

- MADDISON, W.P., MADDISON, D.R., 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, Version 2.75.
- MAYRINCK, D., BRITO, P.M., OTERO, O., 2015. Anatomical review of *Salminops ibericus*, a Teleostei *incertae sedis* from the Cenomanian of Portugal, anciently assigned to Characiformes and possibly related to crossognathiform fish. *Cretaceous Research*, 56, 66-75.
- MIYATA, S., YABUMOTO, Y., NAKAJIMA, Y., ITO, Y., SASAKI, T., 2022. Second Specimen of the Crossognathiform fish *Apsopelix miyazakii* from the Cretaceous Yezo Group of Mikasa Area, Central Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, 26, 213-223.
- OWEN, R., 1840. Odontography, lxxiv + 655 pp., 168 pis. London
- OJHA, K.K., MISHRA, S., SINGH, V.K., 2022. Chapter 5-Computational molecular phylogeny: concepts and applications. In: Singh DB, Pathak RK (eds) Bioinformatics: methods and application. Academic press, New York, 67-89.
- PATTERSON, C., ROSEN, D.E., 1977. Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 158 (2), 83-172.

- PULIDO-GONZÁLEZ, E.P., 2011. Descripción e identificación de los fósiles índice de la Cantera San José de Gracia, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 51 pp.
- RUSSO, C.A.d.M., SELVATTI, A.P., 2018. Bootstrap and rogue identification test of phylogenetic analyses. *Mol.Biol.Evol.*, 35, 2327-2333.
- SFERCO, E., LÓPEZ-ARBARELLO, A., BÁEZ, A.M., 2015. Phylogenetic relationships of *Luisiella feruglioi* (Bordas) and the recognition of a new clade of freshwater teleosts from the Jurassic of Gondwana. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 268.
- STINNESBECK, E.V., STINNESBECK, W., HERDER, F., RUST, JES., 2020. Taphonomy and paleobiology of the Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) pachyrhizodont *Goulmimichthys roberti* from Vallecillo and Múzquiz, northeastern Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 543, 109607.
- SWOFFORD, D.L., 2002. PAUP, Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- TAVERNE, L., 1980. Ostéologie et position systématique du genre *Platinx* (Pisces, Teleostei) de l' eocene du Monte Bolca (Italie). Académie Royale de Belgique, *Bulletin de la classe des sciences*, 5, 873-899.

TAVERNE, L., 1989. *Crossognathus* Pictet, 1858 du Cretacé inférieur de l'Europe et systématique, paleozoogeographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (Teleostéens) du Cretacé et du Tertiaire. *Palaeontographica, Abteilung A*, 207, 79-105.

TAVERNE, L., CAPASSO, L., 2019. Osteology of *Cavinichthys pachylepis* gen. and sp. nov. (Teleostei, Crossognathiformes, Pachyrhizodontidae) from Pietraroja (Lower Cretaceous, Campania, South Italy). *Thalassia Salentina*, 41, 53-70.

TAVERNE, L., CAPASSO, L., 2020. Osteology and relationships of *Lebrunichthys nammourensis* gen. and sp. nov. (Teleostei, Crossognathiformes, Pachyrhizodontidae), a fossil fish from the marine Upper Cretaceous of Lebanon. *Geo-Eco-Trop*, 44 (1), 147-160.

VEYSEY, A.J., BRITO, P.M., MARTILL, D.M., 2020. A new crossognathiform fish (Actinopterygii, Teleostei) from the Upper Cretaceous (Turonian) of Southern Morocco with hypertrophied fins. *Cretaceous Research*, 114, 104207.

14.- MATERIAL SUPLEMENTARIO

14.1.- Listado de caracteres de la matriz de datos completa

Allothrissops

11?100000??210001101101000022001?00100000102100001010000122200001100
00100101102?0000100[01]000110000001000[12]?10111000000100000211110001
000000000

Anaethalion_angustus

000100000??2?000??0101?000021000000?100001?010000000000001222000001?10
0?00?000001?000000?0??1?00?[01]01?1000211011011000101000?[01]1110?00?0
001?0000

Anaethalion_zapporum

0001?0000????000??01?1?000021000?0001000010?100000000?001222000001?00
0?00000000110000?00100?10?1??101000211101101?00010?00?21111??0?????110
000

Apricenapiscis

000????????????0??0????0????????????????0??1?1?????????????????????????
??110??2???????1?1??1???0??

Apsopelix

00010?011112?0001101?0100012?101?0000000020010000101000012220?0011?01
0?1??011001100000001010?00000?000001?111101000110?000????1?1111?1001
?000

Aquilopiscis

00?????1?????????01??1?0?022??0?0000000001110???1010000????1???0??????
??001002100000000000?00120100000?????[01][01]00?0?111?0?0211?1????0?1?0
10000

Ascalabos

00?1?00?0??2?000??01?0?00002?????0000000010?11000100000012220000011000
00000010011000000000001000001010001?0011100000010?00021111??000?0000
0000

Bavarichthys

?0?1?001?????000??01??10001221???00?100000??1000010000001222000?01?010
00??00100110000?0010001001?0?010002101011001[01]00???00211?1??1??1100
?1000

Brycon

0011?001011210001102101100022001110000001211001101000000?222101002?1
10000???0011000?00021001012?00111000?11111011100100?00?2?110000?0010
10011

Cavinichthys

?????1?????????????????1?00022???????000?00??10????00??0012??0?0?01??00???
?0110100??010???????001?0?00000010111100?0001?10?0211?1??0111010?????

Chanos

001100010112100011011010100220011100011113000110011000101222011102?1
10201?00000[12]?10001?02000?0?2?0011100021111100100010100021?11000000
?1000000

Chongichthys

??01000101???00?1101??100?02?????000000?001210000100000012220000?11000
?0?000100?????????????????????????????????????0?100002?????1??????11010000

Crossognathus

00010001???2?0?0??010010001221?1?0??0000011100000[01]01000012220?0011?

010?0?001?001100000001000?00000?000001?1111101000010000021??1??111110
01?000

Denticeps

000101010112111011011011?002200010000000021110100100000022?210100??0
11000010000110000100101020?2?10010000?111210111111000002111110000001
0?0000

Dorsetichthys_bechei

00
00
000000

Diplomystus

00?100010112101111011010?002?00??000000001111?10010000001222100001?01
?00000000011000110010?01002110010000?11111011?1010000?211?10000000100
0000

Domeykos

00?1?0010??2?0001?01?0100???????00?0???01?21?000101100012220000011000
101100?0011000010000000000000101000??0010000000?111000111?1??1????1000
000

Elopopsis

????1?????????????01?01?00022?????0?000000??10?00?010000?2?????????????
?11101???00??0????1??????0100?000

Elops

000100000112100011000110000220000000100000001000000000001222000001?0
10102?001002?100000000011001100010002?111110110001010001111100011010
111000

Engraulis

0001?0010112111111001011100220001010000000111010010000002222101001?0
11003?000001?100?100[12]1?0?012?10011000?1111101111110000021?11000000
01010000

Erichalcis

00?10001????000??01?01000021011?00000000111101001000000122200100??0?
000000??012??1000?011?010?1?010001[01]2?11111010100?00?00211?1???000?1
000000

Esox

010101010112100011121010000210?010000?001011101111000100122200000??0
100000100002?00001?111?0?0?2?00010100?1111101110110000021111000000010
10000

Gordichthys

001??000?????000??010010?0021001?10?0111131101?00110001012?2010101100
000??00000?100001000010?0?1?00010000?1111100?10110?000211?1??00000100
0000

Goulmimichthys

?0?1100101?2100011????1000022100?000000000?110?00101000012220000?1?00
0?0?001?0?111000??0???0?0?0?0?01000???????????001??0?0???110111111101?0
00

Heterotis

00110001011200001101?01001122000?00000000020210100100000111?2101001?0
0000??100001?00001100000?003?00010000?1112?111101100010??111100001000
10100

Greenwoodella

00????????????????0???????10?????1??1?????????????????????????????
??

Hiodon

00011102011210001101?01001122000?000000001021010010000011222001001?0
00002?100001[12]00001100000?0?1100010000?1112?11100110001011111000001
00010100

Humbertia

0001?101011210001101101000021010?0000001011110100100000012?2000001?0
10000?000012?10100?111?01031?00110112?11111011100100?00?1111000000000
00000

Kradimus

????????????????????0?2??0?????000000??10???1?10?00??????????????00
00????????????????????????????????????0?0?0??0????1???1111?01?0??

Lebrunichthys

??0?01?1?????????01?01000122???00?00?00???????000?00?2??1?0?01?00??
??0110?000001000???01001?01010000?0111000?0001??0?0?11?1?????0101?000

Leptolepis_coryphaenoides

000000000[01]01100000010000000100000001000001000100000000001111000001
0000000?000001100000000000[01]000001000001000011000000100000111110000
0000000000

Leptolepis_haerteisi

000101100??2?000??0110000002011??200000102??1?100000010013?2000?01?10
000000100111010010000001011?01000102?10111010100100000211????00000000
0000

Leptolepis_sprattiformis

000100000112?0001?01101000021111?2000001021110100000010013?200000110
0000000100111010000000001011[01]010001[01]2?1011100010010100021111??00
0000000000

Luisichthys

?0?1100?0112?0?011?1?010000?????00?000001??1??00001100012220000011000
10??0??002?000000000010100001?01000?10110000?00011?000111?1?11??0000?0
00

Lycoptera

000100020??2?000??01100001022000?0000000010?10100000000012?2000001000
000??100001?00001100000?0?1[01]00010000?1112?1111011000101[01][01]?1??0
00001010100

Megalops

000100000112100011000110000210000000100000001000000000001222000001?0
101022001001?1000000000110011000100021111110110001010001111100010010
100000

Michin

?0??1??10???????1101??100012211??0000000001110?00?0000001222100001???0
00??1110?110000000???010?1?0?00000??0110000?0001????2?1??1?11111?001??
00

Motlayoichthys

??0??111????????????1?00122????00?000?00??10???100??001???0????1?0?????
?01????????????????????????????????0?????0????1??11111?01????

Nardopiscis

000?0101????0?0???????0?220???00??1????111????010?0??2???????1??????
???0??111111???0?

Notelops

0001100101?200001101?110001221?0?00000000012100000000000122200000100
0000?1011002100000001??0???2?0?00000??1111100?00010000221?11011111100
10000

Nusaviichthys

00??1??10?????0??010?100012211??00000000[01]1210?00001100012220000010
0000??101100110000000????10?2?0?000001?011[01]100?0001110?2?1??1??1110
10010000

Oncorhyncus

00010101011210001101101000021000100000000011101001100100122200000110
00100?00000[12]?11111?111?01011?00010110?1111101110110010020111000000
010?0000

Opsariichthys

001111010112100011021010100210011100010012111010010000001322101002?0
10000?000001?100010000?0?012?001110001111101100010100122?1100000?000
00011

Orthogonoikletus_hoelli

0001?1110??2?000??01?01000021??1?200010011110010010001001222000001?00
000??010011?010110011?01011?01000102?10111011100????0021111??000?0000
0000

Pachythrissops

???1?0000??2?000??01?0?0000210?0?00?0000010?100000?000001222000001?00?

?100101101?00001100000110100[01]010002001011000000101000?11?1??0?0?0?0
0?000

Pachyrhizodus

000?11110???0001101?0?0000221???000000000??100001011?????????????????
??

Platinx

?????????????????01?0100002?????00?000001?01?00?011?00?2??000001?000??
0010111000001100?????002?0?0?0000?0112100?0001100?0?1??1?0??0?011000

Polcynichthys

00??1???????0?????????00002210??0001000001110????01??0012220?0???0???
??01?00111000?????0???0???0?00??1?1110??0001??002?1??1??11111?100000

Protoclupea

???100010??2?0?0??010?000002?00??000000001?21100010110001222000?01??00
1011000002?0000000?010100000?01000??111000??00011100??11?1??1??000000
000

Rhacolepis

0001100101?210001101?010000221?1?00000000011100001010000122200000100
0000?001?0011100000010?0???2?00000000??1011101?00010?00221?11011111110
10000

Salminops

000?10?10????0?????????0??????0??101001???0?????????1222???0?????????
01?0011000000110?1?00210?100000?1?12?011001??????211??????????110?00

Santanaclupea

00?100010??2?111000???1110?21????01?000000??101001000000?2220?0001??00

0???0000011?00010011?0?0?2?1001000??1011101??1010?00021111??0?0?010?00
00

Stanhopeichthys

??0???11????????01?0100002200??00?000?001100?00?010000?2??0?0001?000?
?001010100000101000001002101010000?0111100?0001100?0?1111??1101010??0
00

Tharsis

00010001011[12]100010010010000210000001000001001100000000001222000001
10000000000002?1000100000010000010000011000110000001000002[01]1110000
0000000000

Thrissops

1101?00?01?21000??0110100002200??00?000001?21000010000001222000011000
00100101102?000000000?01100000010002?1011100000010?00021111??0110000[
01]0000

Thymallus

00010101011210001101001000021000100000000111101001100100122200000110
00000?000002?10110?111?01011?00010100?1111101110110010021111000000010
00000

Tingitanichthys

000??111?????0???01?010001220?1?0000000001?10?00?011000?2??000001?000
??00010000000010???????002?01010000?0011100?0001100?0?1??1??1011010110
00

Umbra

01?100010112100011121010000210?010000?001211001111000100122210000??0?

00000100001?00001?111?0?0?2?00010100?1112?11110?10000?21111000?000101
0000

Varasichthys

000100011112?000110100000000200??00000000111010000011000122200000110
011011001001?0000?10?010?000?0001000110110000?000111001?11?1??1??0000
00000

SJG_007

????001???2?????01????000?????0??0000111210??00010001?22200?0?000?0??
00110000??00001???010?22001??00021?1000111001?0000??1????10??0?01?0??0

14.2. Caracteres y estados, matriz de caracteres completa

Carácter 1- Osificación etmo-palatino en el piso de la cápsula nasal articulando con el autopalatino: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 2- Dos pares de osificaciones del etmoides: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 3- Basiesfenoide: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 4- Las suturas entre los huesos cartilaginosos del encéfalo se mantienen durante toda la vida, en lugar de perderse ontogenéticamente: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 5- La sutura interfrontal es lisa o armónica (= parietales en Arratia y Tischlinger, 2010): 0) presente; 1) ausente (sutura sinuosa).

Carácter 6- Hueso orbitoesfenoide: 0) reducido o ausente; 1) grande.

Carácter 7- Hueso orbitosfenoides alcanzando parcialmente o completamente el paraesfenoides ventralmente : 0) ausente ; 1) presente.

Carácter 8- Parasfenoide: 0) con dientes pequeños; 1) sin dientes; 2) con dientes grandes.

Carácter 9- Parasfenoide largo, que se extiende posteriormente al basioccipital: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 10- Canal aórtico osificado: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 11- Canales para arterias occipitales en hueso basioccipital: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 12- Canal espiracular: 0) bien desarrollado; 1) muy reducido; 2) ausente.

Carácter 13- Miotoma posterior : 0) hueso cerrado; 1) se abre hacia atrás.

Carácter 14- *Recessus lateralis*: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 15- Conexión otifisica que implica un divertículo de la vejiga natatoria que penetra en el exoccipital y se extiende hasta el probiótico dentro de la pared lateral del encéfalo: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 16- Fosa pre-epiótica: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 17- Foramen para el nervio glosofaríngeo (IX) en el exoccipital: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 18- Foramen para el nervio vago (X) situado en la cara posterolateral del exoccipital solitario: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 19- Componentes del canal sensorial cefálico: 0) continuo; 1) interrumpido entre ellos.

Carácter 20- Canales sensoriales cefálicos: 0) con túbulos ramificados; 1) con túbulos simples; 2) reducido o sin túbulos.

Carácter 21- Hueso anteorbital: 0) llevando una porción del canal infraorbital; 1) sin canal sensorial.

Carácter 22- Una comisura etmoidal que penetra y atraviesa todo el ancho del etmoides: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 23- Surco medio de la línea de la fosa que cruza el dermopterotico (o pterotico): 0) presente; 1) ausente.

Carácter 24- Comisura supratemporal (primitiva) que pasa por los parietales (= post parietales en Arratia y Tischlinger, 2010) a través de parietales y supraoccipitales: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 25- Anquilosis o fusión entre el extraescapular mesial y parietal separado (= llamada postparietal en Arratia y Tischlinger, 2010) y supraoccipital: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 26- Un infraorbital 1 estrecho en forma de tubo o un antorbital ancho más infraorbital 1 combinado con hueso(s) agrandado(s) que representa (n) el tercero y/o el cuarto y el quinto de otros teleósteos: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 27- Cuarto y quinto huesos infraorbitales: 0) no fusionados; 1) formando un hueso expandido.

Carácter 28- Hueso (s) suborbitales (es): 0) uno; 1) dos o tres; 2) ninguno.

Carácter 29- Supraorbital bone: 0) más de dos; 1) dos; 2) uno.

Carácter 30- Hueso supraorbital grande con una porción anteroventral expandida: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 31- Hueso anteorbital con forma de coma: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 32- Hueso dermopalatinos dentados: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 33- Hueso autopalatino: 0) se osifica en una fase tardía de la ontogenia; 1) se osifica pronto en la ontogenia.

Carácter 34- Elongación del suspensorio: 0) normal, no alargado; 1) con alargamiento parasagital, el cuadrado y la hiomandíbula están separados, y el simpléctico alargado; 2) parcialmente alargado, el cuadrado y el simpléctico son

alargados, y la parte ventral larga y estrecha de la hiomandíbula y el simpléctico están separados.

Carácter 35- Alargamiento del suspensorio debido a la inclinación ventroposterior de la hiomandíbula: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 36- Hueso hiomandibular con una apófisis preopercular en su margen posterior: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 37- Mandíbula inferior alargada con numerosos dientes villiformes: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 38- Mandíbulas superior e inferior: 0) con dientes; 1) sin dientes.

Carácter 39- Premaxilla muy ancha, cóncava-convexa: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 40- Apófisis articular del maxilar muy larga y de forma irregular: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 41- Maxilar dentado: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 42- Posición de la articulación cuadrado-mandibular: 0) posterior a la órbita; 1) por debajo de la mitad posterior de la órbita; 2) por debajo de la mitad anterior de la órbita; 3) anterior a la órbita.

Carácter 43- Hueso retroarticular: 0) incluido en la faceta articular del cuadrado; 1) excluido de la faceta articular del cuadrado.

Carácter 44- Hueso articular: 0) fusionado con los huesos angular y retroarticular; 1) fusionado con el hueso angular; 2) no fusionado con los huesos angular y retroarticular.

Carácter 45- Proceso articular del maxilar inferior: 0) poco desarrollado; 1) bien desarrollado, que se extiende posteriormente hasta la faceta articular del cuadrado.

Carácter 46- Muesca leptolepídica en el margen dorsal ascendente del dentario: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 47- Apertura posterior del canal sensorial mandibular: 0) colocado medial o posterior a la porción angular de la mandíbula; 1) situado lateralmente a la porción angular de la mandíbula.

Carácter 48- La sección posterior del canal mandibular: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 49- Canal mandibular: 0) encerrado en el hueso a lo largo de toda la mandíbula inferior; 1) parcialmente en un hueso tubular y en un surco.

Carácter 50- Placa gular: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 51- Supraopérculo: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 52- La región ventroposterior (excluida la extremidad dorsal) del preopérculo: 0) estrecho o ligeramente expandida; 1) ampliamente expandido.

Carácter 53- Canal sensorial preopercular con muchos túbulos en la extremidad ventral que alcanzan el margen ventral y ventroposterior del hueso: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 54- Canal sensorial preopercular con cuatro o menos túbulos cortos y simples situados en la extremidad ventral del hueso: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 55- Preopérculo peculiarmente agrandado con un largo brazo ventral: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 56- Hueso opercular con forma de paralelogramo irregular, u oval, o con forma de riñón: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 57- Individuos adultos en los que cada centro vertebral de la región caudal está formado por: 0) *chordacentrum* y *arcocentra* mineralizados; 1) *chordacentrum* y parte basal de *arcocentra* rodeado por el *autocentro*; 2) parte basal del *arcocentro* rodeado por el *autocentro*.

Carácter 58- *Autocentro* vertebral: 0) ausente; 1) presente, delgado y liso; 2) presente, grueso y esculpido; 3) presente, grueso y liso.

Carácter 59- *Autocentro* vertebral: 0) ausente; 1) presente: sin cavidades para el tejido adiposo; 2) con cavidades para el tejido adiposo.

Carácter 60- *Autocentro* vertebral: 0) ausente; 1) no constriñe la notocorda; 2) constriñendo fuertemente la notocorda.

Carácter 61- Arcos neurales de la región abdominal: 0) no fusionado con el centro; 1) fusionados, excepto los cinco o seis primeros.

Carácter 62- Las porciones dorsomediales de los arcos neurales anteriores se expanden y se apoyan entre sí y en el margen posterior del exoccipital: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 63- Arcos neurales de la mayoría de las vértebras abdominales: 0) con mitades del arco neural separadas; 1) con las mitades del arco neural fusionadas formando una espina neural media.

Carácter 64- La costilla pleural anterior, en la tercera vértebra, es claramente más grande que las costillas siguientes: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 65- En los individuos adultos, procesos epineurales alargados y sólidos del arco neural de las vértebras abdominales: 0) ausente; 1) presente; 2) otra condición: un hueso separado unido al arco neural por un ligamento.

Carácter 66- Huesos epipleurales intermusculares: 0) ausentes; 1) solo unos pocos huesos en la región caudal anterior; 2) huesos desarrollados en la región abdominal y caudal anterior.

Carácter 67- Huesos epipleurales complejos: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 68- Serie de huesos intermusculares dorsales en toda la región caudal: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 69- Postsupracleithrum(ra): 0) ausente; 1) presente.

Carácter 70- El número de postcleithra: 0) uno a tres; 1) cuatro o más; 2) ninguno.

Carácter 71- Hueso coracoides agrandado ventralmente que se encuentra con su congénere en una sínfisis coracoides medioventral: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 72- Proceso axilar pectoral: 0) ausente; 1) presente como un pequeño elemento óseo; 2) presente como un elemento óseo alargado; 3) presentes como escamas modificadas.

Carácter 73- Proceso pélvico axilar: 0) ausente; 1) presente, formado por un hueso alargado; 2) presente, formado por una combinación de elementos óseos y escamas modificadas; 3) presente, formado por escamas modificadas.

Carácter 74- Aletas dorsal y anal situadas posteriormente: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 75- Origen de la aleta dorsal anterior al de la aleta pélvica: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 76- Aleta dorsal acuminada: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 77- Aleta anal larga, falcada y opuesta a una aleta dorsal corta y distante: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 78- Primer pterigióforo anal situado posteriormente a la cuarta de las quintas espinas hemales: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 79- Arco hemal de los centros preurales (sin el centro preural 1) de individuos adultos: 0) autógeno; 1) fusionados lateralmente con los respectivos autocentros; 2) no fusionados lateralmente con los respectivos autocentros.

Carácter 80- Parahipural (en adultos) con un arco hemal: 0) autógeno; 1) fusionado lateralmente con su autocentro; 2) lateralmente no fusionado a su autocentro.

Carácter 81- Hipurapófisis: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 82- La espina neural de la vértebra 53 se expande distalmente por finas extensiones membranosas anteriores y posteriores: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 83- Espinas neurales de la vértebra preural 42 con extensiones membranosas en forma de hoja: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 84- La espina neural del preural 3: 0) inclinada horizontalmente en un ángulo inferior a 45 grados con respecto al margen dorsal del centro; 1) inclinada horizontalmente en un ángulo de más de 45 grados.

Carácter 85- La espina neural del centro preural 2: 0) más corta que la espina neural del preural 3; 1) tan larga como la espina neural del preural 3.

Carácter 86- La espina neural del centro preural 1: 0) rudimentaria o corta; 1) larga, próxima al margen dorsal del cuerpo o alcanzándolo; 2) ausente.

Carácter 87- Arco neural en el centro preural 1: 0) presente; 1) ausente o atrofiado.

Carácter 88- Espina neural de los centros urales 1 y 2 o primer centro ural: 0) presente; 1) ausente; 3) otra condición: preural 1 fusionado con ural(s).

Carácter 89- Arco neural de los urales 1 y 2 o primer centro ural: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 90- Arco neural sobre el primer ural: 0) completo; 1) reducido; 2) otra condición: fusión de elementos.

Carácter 91- Un arco neural compuesto formado en una masa de cartílago sobre el centro preural 1 el centro ural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 92- Número de epurales: 0) cuatro o más; 1) tres; 2) dos; 3) uno; 4) ninguno.

Carácter 93- Seis o siete uroneurales, los tres o cuatro primeros se extienden anteroventralmente para cubrir toda la superficie lateral del primer, segundo y tercer centro preural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 94- Los uroneurales superiores (= 5 a 7 en teleósteos primitivos) forman una serie que se solapa y forma un ángulo con los anteriores más largos : 0) ausente; 1) presente.

Carácter 95- Uroneural 1 alcanza: 0) preural 4 o 3; 1) preural 2; 2) preural 1; 3) uroneural no presente.

Carácter 96- El número de hipurales en individuos adultos: 0) ocho o más de ocho; 1) siete; 2) seis o menos.

Carácter 97 (119)- Solo el hipural 2 (entre el conjunto inferior de hipurales) se fusionó con el primer centro ural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 98- Hipurales 1 y 2: 0) independientes; 1) fusionados en las bases; 2) completamente fusionados.

Carácter 99- Ambos hipurales 1 y 2 están asociados por fusión o articulación con centro compuesto; aparentemente formado por el centro preural 1 y el centro ural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 100- Un espacio o diastema entre los hipurales 2 y 3: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 101- Primer uroneural (pleuróstilo) fusionado con un centro compuesto aparentemente formado por el centro preural 1 y el centro ural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 102- Estegural: 0) ausente; 1) presente

Carácter 103- Una extensión membranosa del estegural que cubre lateralmente las puntas ventrales de los epurales: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 104- El número de urodermales: 0) ninguno; 1) dos o tres; 2) ninguno.

Carácter 105- Número de fulcras que preceden al primer radio principal de la aleta caudal: 0) varias; 1) uno a cinco; 2) ausente.

Carácter 106- Fulcra basal epaxial (en el margen dorsal de la aleta caudal): 0) presente; 1) ausente.

Carácter 107- Proximidad de la fulcra basal o de los radios dorsales precurrentes (o procurentes) a: 0) epurales y posteriormente uroneurales; 1) espinas neurales, epurales y posteriormente uroneurales.

Carácter 108- Radios dorsales precurrentes, segmentados, largos: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 109- Número de radios principales de la aleta caudal: 0) veinte o más; 1) 19; 2) menos de 19.

Carácter 110- Número de radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal: 0) más de nueve; 1) nueve; 2) menos de nueve.

Carácter 111- Radios ramificados de la aleta caudal: 0) más de 16; 1) 16 o menos

Carácter 112- Bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal que cruzan oblicuamente toda la serie hipural superior (salvo la última): 0) presente; 1) ausente.

Carácter 113- Procesos dorsales en las bases de los radios principales más internos del lóbulo caudal superior: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 114- Radios caudales principales marginales: 0) con segmentación en forma de Z; 1) con segmentación recta.

Carácter 115- Uno o más escudos abdominales, cada elemento, atraviesa la línea media ventral del pez: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 116- Escudos dorsales anteriores a la aleta caudal: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 117- Escamas cicloides: 0) ausente; 1) presente; 2) otra condición: sin escamas.

Carácter 118- Escamas cicloides posteriores a la cintura pectoral con *circuli* cruzados por líneas transversales en el área media: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 119- Escamas cicloides con el margen posterior crenulado: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 120- Aleta adiposa: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 121- “Mordida” primaria entre el paraesfenoides y el basihiel: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 122- Margen posterior del maxilar: 0) convexamente redondeado o recto; 1) cóncavo o al menos dentado; 2) afilado.

Carácter 123- Arcos neurales en ural 1: 0) más de dos; 1) dos; 2) uno o más.

Carácter 124- Número de centros uroneurales independientes (en adultos): 0) más de dos; 1) dos o ninguno; 2) ningún centro ural.

Carácter 125- Hipurales 1 y 2 sostenidos por un único centro: 0) ausente; 1) presente; 2) fusionado.

Carácter 126- Urohial formado con un tendón-hueso pareado: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 127- Hueso surangular de la mandíbula inferior: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 128- La prolongación posterior del miodomo: 0) alcanza al basioccipital; 1) no alcanza el basioccipital (e.g. en prootico).

Carácter 129- Fossa post temporal grande y techada, enmarcada por los huesos epiótico, el pterótico, el exoccipital y el intercalar: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 130- Hueso extraescapular grande y bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 131- Anillo cricumorbital: 0) abierto; 1) cerrado, sin espacio entre los huesos.

Carácter 132- Dermosfenótico: 0) pequeño; 1) grande.

Carácter 133- Hueso anteorbital independiente: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 134- Huesos infraorbitales posteriores: 0) pequeños, con una ligera o nula superposición con el margen anterior del preopérculo; 1) expandido posteriormente y superpuesto al margen anterior del preopérculo.

Carácter 135- Condición de la cubierta del cráneo: 0) medioparietal; 1) lateroparietal.

Carácter 136- Maxilar alargado con numerosos dientes villiformes: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 137- Margen ventral de la maxila: 0) ligeramente convexo; 1) recto o casi recto; 2) ligeramente cóncavo.

Carácter 138- Cuadrado con margen superior casi recto y prolongado anterodorsalmente por encima del ectopterigoides: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 139- Escamas reticuladas: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 140- *Scaphium*: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 141- *Tripus*: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 142- Los uroneurales cubren las caras laterales de los centros urales y los dos primeros centros preurales: 0) ausente; 1) presente.

14.3. Matriz de datos reducida

Allothrissops

00020100000000010210010100002220001000001011020001000100000000[12]201
11000000000010000000

Anaethalion_angustus

0002010000100001?0100000000022200012100?00000100000?1?0?[01]010002110
110110000100[01]?000100

Anaethalion_zapporum

000?0100001000010?1000000?00222000120000000001000?00?1?1??10002110110
1?0000?001?0??100

Apricenapiscis

????0???????0??1?1??10
????1?1???

Apsopelix

?0120100100000020010010100002220?01200??0110010000010[23]000020001?11
110100010?00?11?00?0

Aquilopiscis

??1?010?000000001110?1010000???1???????001002000000020120[12]000????[0
1][01]00?0?11?0?1????000

Ascalabos

00?20100000000010?11010000002220001100000010010000000100001000120111
0000000?001?0?0000

Bavarichthys

001?010010100000??100100000022200?1200??001001000?0001012020002110110

01[01]00???01?110010

Brycon

001202000100001211000100000022210022100????00100?0000112200100021111

01110000?020001001

Cavinichthys

1????000?000?00??10??00??002??0??1??0??011010?010???201?0200001111100?

000?10?1?0110??

Chanos

00120110010111130001011000102201122101300000[12]00012003?22001000211

11001000010010001000

Chongichthys

001?010?00000?001210010000002220001100?000100????????????????????????

?0?0000????1000

Crossognathus

001201001000000111000[01]0100002220?01200?001?0010000000[23]000020001?

111101000000001?1100?0

Denticeps

101201?0000000021110010000002?2100?2010010000100010102?2210000021121

011111000010001000

Dorsetichthys_bechei

[illegible]

00000000000000000000

Diplomystus

001201?000000001111?01000000222100120?0000000100110?0102110000021111
011?10000010001000

Domeykos

0012010??00???01?21?0101100022200011001100?0010001000000001000??01000
0000?11001?1?1000

Elopopsis

????01000?000000??100?0100002??????????11101?00?????????????????????
?????????10?0

Elops

00020000001000000010000000002220001200220010020000001101100000221111
011000010010000110

Engraulis

001200100000000011100100000022210012013?00000100?10?0212?10100021111
011111000010001000

Erichalcis

001?010000000001111001000000222000??00000??01210002?01?120101[01]2211
1101010000?01??01000

Esox

10121200000?0010111011000100222000?2000010000200012?02?2200010021111
011101000010001000

Gordichthys

000?01?0010111131101011000102?20111100??00000?00010102?12000000211110
0?1010?001?001000

Goulmimichthys

0012??0000000000?110010100002220001?00?001?0?1000???0??0202000???????
??00??0??11110?0

Heterotis

00120101100000020210010000011?21001200??1000010001100403200000021122
1111010001?0010000

Greenwoodella

??????????1??1??
??????????

Hiodon

102201011000000102100100000122200012002310000100011003?1100000021122
111001000110010000

Humbertia

10120100000001011110010000002?200012000?00001201002?0131200011221111
01110000?010000000

Kradimus

???????0??000000??10?1?10?00?????????0000?????????????????????????0?
???0???1?0??

Lebrunichthys

1?1?01001000?00?????000?002??1??120???0110?000100?010120100002111000
?000??0?1???10?0

Leptolepis_coryphaenoides

00010100000000010001000000001110001000020000010000000[01]000010001000
11000000000010000000

Leptolepis_haerteisi

1102010002000102??1?000001003?200?1210000100111001000111?010102201110
1010000001?000000

Leptolepis_sprattiformis

00020100020001021110000001003?20001100000100111000000111[01]0101[01]2
2011100010001001?000000

Luisichthys

00?2?10000000001??1?000110002220001100??0??002000001010001?000?111000
0?0001?00111?00?0

Lycoptera

00220101000000010?10000000002?20001000??10000100011003?1[01]000000211
221111010001[01]?001000

Megalops

000200000010000000100000000022200013002200100100000011011000002[12]11
11011000010010000100

Michin

??1?01001000000011100?0000002221001??0??1110?100000?01?1202000?211000
0?000????111100?0

Motlayoichthys

111???0010000?00??10?100??00??0??120???01????????????????????????????0
???????11?0??

Nardopiscis

101????0?0?1????111???010?0?2?????1???????0?????????????????????????????
???????111???

Notelops

00120100100000001210000000002220001000?101100200000?02?2?02000?21111
00?000000011110000

Nusaviichthys

??1?01001000000[01]1210000110002220001000?101100100000??1?2?020001211[
01]100?000110?1?100000

Oncorhyncus

101201000000000011100110010022200011000200000[12]11112?01112000110211
11011101001000001000

Opsariichthys

101202100101001211100100000032210023000300000100010203122001000[12]11
110110000100200?0001

Orthogonoikletus._hoelli

11120100020100111100010001002220001?00??01001110110?0111201010220111
011100???01?0?0000

Pachythrissops

000201000000000010?1000?00000222000120?001011010001100[12]0100[01]00020
101100000001001?0??0?0

Pachyrhizodus

111?010000000000??1001011???
?????????????

Platinx

???0100000000001??010?011?002??00012000010111000110???022020000211210
0?000100?1?0??010

Polcynichthys

?????00001000001110??01??002220???0???01?001000???0??02?2?00?2?1110??
000??001?11?100

Protoclupea

0012010000000001?2110101100022200?1??011000002000001010000?000?211000
??00011001?100000

Rhacolepis

00120100000000001110010100002220001000?001?00100000?02?2?0[02]000?201
1101?0000?0011111000

Salminops

0?1???0?0101001???0???????222???????01?00100000?1?02102000022122011
001????1????100

Santanaclupea

00120?10?0000000??10010000002220?01??0??00000100010?0??2210000?201110
1??100?001?0?1000

Stanhopeichthys

?11?010000000?0011000?0100002??0?012000010101000101001021010000211110
0?000100?1?1110?0

Tharsis

001[12]010000000000100110000000022200011000000000200010001000010001100
110000000000[01]0000000

Thrissops

00?2010000000001?2100100000022200010000010110200000?0100000000220111
0000000?001?000000

Thymallus

101201000000000111100110010022200011000200000201102?0111200010021111
011101001010001000

Tingitanichthys

111?0100100000001?100?0110002??0001200000100000010????022010000201110
0?000100?1?111010

Umbra

00121200000?0012110011000100222100?2000010000100012?02?2200010021122
11110?000010001000

Varasichthys

0012010000000001110100011000222000110111001001000?110300?00000111100
00?00011001?100000

SJG_007

001201000000000111210000100012220000000001100000000101022001000211000
111001000011000100

14.4. Caracteres y estados, matriz reducida

Carácter 1- Hueso orbitoesfenoide: 0) reducido o ausente; 1) grande.

Carácter 2- Orbitosfenoides que alcanza parcial o totalmente el parasfenoide ventralmente: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 3- Paraesfenoides: 0) con dientes pequeños; 1) sin dientes; 2) con dientes grandes.

Carácter 4- Canal espiracular: 0) bien desarrollado; 1) muy reducido; 2) ausente.

Carácter 5- Componentes del canal sensorial cefálico: 0) continuo; 1) interrumpido entre ellos.

Carácter 6- Canales sensoriales cefálicos: 0) con túbulos ramificados; 1) con túbulos simples; 2) reducido o sin túbulos.

Carácter 7- Anquilosis o fusión entre el extraescapular mesial y parietal separado (= llamada postparietal en Arratia y Tischlinger, 2010) y supraoccipital: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 8- Un infraorbital 1 estrecho en forma de tubo o un antorbital ancho más infraorbital 1 combinado con hueso(s) agrandado(s) que representa (n) el tercero y/o el cuarto y el quinto de otros teleósteos: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 9- Cuarto y quinto huesos infraorbitales: 0) no fusionados; 1) formando un hueso expandido.

Carácter 10- Elongación del suspensorio: 0) normal, no alargado; 1) con alargamiento parasagital, el cuadrado y la hiomandíbula están separados, y el simpléctico alargado; 2) parcialmente alargado, el cuadrado y el simpléctico son alargados, y la parte ventral larga y estrecha de la hiomandíbula y el simpléctico están separados.

Carácter 11- Mandíbula inferior alargada con numerosos dientes villiformes: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 12- Mandíbulas superior e inferior: 0) con dientes; 1) sin dientes.

Carácter 13- Premaxilla muy ancha, cóncava-convexa: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 14- Apófisis articular del maxilar muy larga y de forma irregular: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 15- Maxilar dentado: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 16- Posición de la articulación cuadrado-mandibular: 0) posterior a la órbita; 1) por debajo de la mitad posterior de la órbita; 2) por debajo de la mitad anterior de la órbita; 3) anterior a la órbita.

Carácter 17- Hueso retroarticular: 0) incluido en la faceta articular del cuadrado; 1) excluido de la faceta articular del cuadrado.

Carácter 18- Hueso articular: 0) fusionado con los huesos angular y retroarticular; 1) fusionado con el hueso angular; 2) no fusionado con los huesos angular y retroarticular.

Carácter 19- Proceso articular del maxilar inferior y de forma irregular: 0) poco desarrollado; 1) bien desarrollado, que se extiende posteriormente hasta la faceta articular del cuadrado.

Carácter 20- Muesca leptolepídica en el margen dorsal ascendente del dentario: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 21- Canal mandibular: 0) encerrado en el hueso a lo largo de toda la mandíbula inferior; 1) parcialmente en un hueso tubular y en un surco.

Carácter 22- Placa gular: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 23- Supraopérculo: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 24- La región ventroposterior (excluida la extremidad dorsal) del preopérculo: 0) estrecho o ligeramente expandida; 1) ampliamente expandido.

Carácter 25- Canal sensorial preopercular con muchos túbulos en la extremidad ventral que alcanzan el margen ventral y ventroposterior del hueso: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 26- Canal sensorial preopercular con cuatro o menos túbulos cortos y simples situados en la extremidad ventral del hueso: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 27- Preopérculo peculiarmente agrandado con un largo brazo ventral: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 28- Hueso opercular con forma de paralelogramo irregular, u oval, o con forma de riñón: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 29- Autocentro vertebral: 0) ausente; 1) presente, delgado y liso; 2) presente, grueso y esculpido; 3) presente, grueso y liso.

Carácter 30- Autocentro vertebral: 0) ausente; 1) presente: sin cavidades para el tejido adiposo; 2) con cavidades para el tejido adiposo.

Carácter 31- Autocentro vertebral: 0) ausente; 1) no constriñe la notocorda; 2) constriñendo fuertemente la notocorda.

Carácter 32- Arcos neurales de la región abdominal: 0) no fusionado con el centro; 1) fusionados, excepto los cinco o seis primeros.

Carácter 33- Las porciones dorsomediales de los arcos neurales anteriores se expanden y se apoyan entre sí y en el margen posterior del exoccipital: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 34- La costilla pleural anterior, en la tercera vértebra, es claramente más grande que las costillas siguientes: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 35- Huesos epipleurales intermusculares: 0) ausentes; 1) solo unos pocos huesos en la región caudal anterior; 2) huesos desarrollados en la región abdominal y caudal anterior.

Carácter 36- Huesos epipleurales complejos: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 37- Serie de huesos intermusculares dorsales en toda la región caudal: 0) ausente; 1) presente .

Carácter 38- El número de postcleithra: 0) uno a tres; 1) cuatro o más; 2) ninguno.

Carácter 39- Proceso pélvico axilar: 0) ausente; 1) presente, formado por un hueso alargado; 2) presente, formado por una combinación de elementos óseos y escamas modificadas; 3) presente, formado por escamas modificadas.

Carácter 40- Aletas dorsal y anal situadas posteriormente: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 41- Origen de la aleta dorsal anterior al de la aleta pélvica: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 42- Aleta dorsal acuminada: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 43- Aleta anal larga, falcada y opuesta a una aleta dorsal corta y distante: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 44- Primer pterigióforo anal situado posteriormente a la cuarta de las quintas espinas hemales: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 45- Arco hemal de los centros preurales (sin el centro preural 1) de individuos adultos: 0) autógeno; 1) fusionados lateralmente con los respectivos autocentros; 2) no fusionados lateralmente con los respectivos autocentros.

Carácter 46- Parahipural (en adultos) con un arco hemal: 0) autógeno; 1) fusionado lateralmente con su autocentro; 2) lateralmente no fusionado a su autocentro.

Carácter 47- Espinas neurales de la vértebra preural 42 con extensiones membranosas en forma de hoja: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 48- La espina neural del preural 3: 0) inclinada horizontalmente en un ángulo inferior a 45 grados con respecto al margen dorsal del centro; 1) inclinada horizontalmente en un ángulo de más de 45 grados.

Carácter 49- La espina neural del centro preural 2: 0) más corta que la espina neural del preural 3; 1) tan larga como la espina neural del preural 3

Carácter 50- La espina neural del centro preural 1: 0) rudimentaria o corta; 1) larga, próxima al margen dorsal del cuerpo o alcanzándolo; 2) ausente.

Carácter 51- Arco neural en el centro preural 1: 0) presente; 1) ausente o atrofiado

Carácter 57- Solo el hipural 2 (entre el conjunto inferior de hipurales) se .

Carácter 52 (109)- Un arco neural compuesto formado en una masa de cartílago sobre el centro preural 1 el centro ural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 53- Número de epurales: 0) cuatro o más; 1) tres; 2) dos; 3) uno; 4) ninguno.

Carácter 54- Seis o siete uroneurales, los tres o cuatro primeros se extienden anteroventralmente para cubrir toda la superficie lateral del primer, segundo y tercer centro preural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 55- Uroneural 1 alcanza: 0) preural 4 o 3; 1) preural 2; 2) preural 1; 3) uroneural no presente.

Carácter 56- El número de hipurales en individuos adultos: 0) ocho o más de ocho; 1) siete; 2) seis o menos.

fusionó con el primer centro ural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 58- Hipurales 1 y 2: 0) independientes; 1) fusionados en las bases; 2) completamente fusionados .

Carácter 59- Ambos hipurales 1 y 2 están asociados por fusión o articulación con centro compuesto; aparentemente formado por el centro preural 1 y el centro ural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 60- Estegural: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 61- Una extensión membranosa del estegural que cubre lateralmente las puntas ventrales de los epurales: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 62- El número de urodermales: 0) ninguno; 1) dos o tres; 2) ninguno.

Carácter 63- Número de fulcras que preceden al primer radio principal de la aleta caudal: 0) varias; 1) uno a cinco; 2) ausente.

Carácter 64- Fulcra basal epaxial (en el margen dorsal de la aleta caudal): 0) presente; 1) ausente.

Carácter 65- Radios dorsales procurentes, segmentados, largos: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 66- Número de radios principales de la aleta caudal: 0) veinte o más; 1) 19; 2) menos de 19.

Carácter 67- Número de radios principales en el lóbulo inferior de la aleta caudal: 0) más de nueve; 1) nueve; 2) menos de nueve.

Carácter 68- Radios ramificados de la aleta caudal: 0) más de 16; 1) 16 o menos.

Carácter 69- Bases de los radios dorsales principales de la aleta caudal que cruzan oblicuamente toda la serie hipural superior (salvo la última) : 0) presente; 1) ausente.

Carácter 70- Procesos dorsales en las bases de los radios principales más internos del lóbulo caudal superior: 0) presente; 1) ausente.

Carácter 71- Radios caudales principales marginales: 0) con segmentación en forma de Z; 1) con segmentación recta .

Carácter 72- Uno o más escudos abdominales, cada elemento, atraviesa la línea media ventral del pez: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 73- Escudos dorsales anteriores a la aleta caudal: 0) presente; 1) ausente

Carácter 74- Escamas cicloides: 0) ausente; 1) presente; 2) otra condición: sin escamas.

Carácter 75- Escamas cicloides con el margen posterior crenulado: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 76- Aleta adiposa: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 77- “Mordida” primaria entre el paraesfenoides y el basihial: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 78- Margen posterior del maxilar: 0) convexamente redondeado o recto; 1) cóncavo o al menos dentado; 2) afilado.

Carácter 79- Hipurales 1 y 2 sostenidos por un único centro: 0) ausente; 1) presente; 2) fusionado.

Carácter 80- Hueso extraescapular grande y bien desarrollado que se extiende caudalmente cerca del margen posterior del opérculo: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 81- Anillo cricumorbital: 0) abierto; 1) cerrado, sin espacio entre los huesos.

Carácter 82- Huesos infraorbitales posteriores: 0) pequeños, con una ligera o nula superposición con el margen anterior del preopérculo; 1) expandido posteriormente y superpuesto al margen anterior del preopérculo.

Carácter 83- Maxilar alargado con numerosos dientes villiformes: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 84- Margen ventral de la maxila: 0) ligeramente convexo; 1) recto o casi recto; 2) ligeramente cóncavo.

Carácter 85- Escamas reticuladas: 0) ausente; 1) presente.

Carácter 86- Los uroneurales cubren las caras laterales de los centros urales y los dos primeros centros preurales: 0) ausente; 1) presente.

14.5. Análisis paso-a-paso utilizando el software PAUP v.4.0a169

General:

1. Abrir archivo .nex: *File > Open...*
2. Crear la bitácora: *File > Log Output to file...*(seleccionar nombre y carpeta de destino)
3. Definir grupo externo: *Data > Define Outgroup*

Búsqueda heurística tradicional:

1. Seleccionar análisis: *Analysis > Heuristic Search*
2. Configurar análisis: *Heuristic Search > Stepwise addition > Simple > Reference taxon*
3. Visualizar árboles y obtener árbol consenso: *Trees > Compute consensus*
4. Obtener lista de apomorfías e índices: *Trees > Describe Trees > list of apomorphies*

Búsqueda heurística pesado *a posteriori*:

1. Seleccionar análisis: *Analysis > Heuristic Search*
2. Configurar análisis: *Heuristic Search > Stepwise addition > Simple > Reference taxon* (realizar búsqueda)
3. Aplicar pesado *a posteriori*: *Data > Reweight Characters > Reweight Characters according to* (seleccionar índice)
4. Volver a realizar la búsqueda heurística: *Heuristic Search > Stepwise addition > Simple > Reference taxon*
5. Obtener lista de apomorfías e índices: *Trees > Describe Trees > list of apomorphies*

Búsqueda heurística pesado *a priori*:

1. Seleccionar caracteres: *Data > Set Character Weights > Assing weight* (seleccionar caracteres de interés) *> Apply*
2. Seleccionar análisis: *Analysis > Heuristic Search*

3. Configurar análisis: *Heuristic Search > Stepwise addition > Simple > Reference taxon* (realizar búsqueda)
4. Obtener lista de apomorfías e índices: *Trees > Describe Trees > list of apomorphies*

14.6. Análisis paso-a-paso utilizando el software TNT v.1.6

General:

1. Abrir archivo .tnt: *File > Open input file*
2. Crear la bitácora: *File > Output > Open output file* (crear archivo y seleccionar ubicación)
3. Aumentar la memoria del análisis: *Settings > Memory > Max. trees* (configurar el número de árboles deseado)

Búsqueda Nuevas Tecnologías *Ratchet*:

1. Seleccionar análisis: *Analyze > New Technology Search*
2. Configurar la consola de análisis: *New Technology Search > Ratchet > Random addition sequences* (seleccionar número de interés) *> Random seed* (en la consola de programación sólo debe seleccionarse el análisis *Ratchet* con las opciones descritas)
3. Visualizar árboles: *Trees > Consensus > Strict*

Búsqueda Nuevas Tecnologías *Ratchet* con pesos implicados:

1. Seleccionar análisis: *Analyze > New Technology Search*
2. Configurar la consola de análisis: *New Technology Search > Ratchet > Random addition sequences* (seleccionar número de interés) *> Random seed*

(en la consola de programación sólo debe seleccionarse el análisis *Ratchet* con las opciones descritas)

3. Seleccionar pesos implicados: *Settings > Implied weighting*
4. Configurar pesos implicados: *Basic settings > using implied weights > weight with default function > K* (configurar el valor de K)
5. Repetir la secuencia de búsqueda de nuevas tecnologías



BUAP

La Benemérita Universidad Autónoma de Puebla
otorga la presente

CONSTANCIA

A: **Carlos Iván Medina Castañeda**

Por su valiosa participación como organizador en el
Programa "Un día en el Ecocampus BUAP"

"Pensar bien, para vivir mejor"

H. Puebla de Z., a 7 de diciembre de 2022


Dr. Ygnacio Martínez Laguna
Vicerrector de Investigación y
Estudios de Posgrado




Dr. Rodolfo Javier Zepeda Memije
Coordinador del Ecocampus
Valsequillo



Universidad Autónoma
del Estado de México



La Universidad Autónoma del Estado de México
a través de la Facultad de Ciencias
otorga la presente

Constancia

a: **Biól. Carlos Iván Medina Castañeda**

por su participación como

Divulgador del tema "Paleontología y Fósiles: La Biodiversidad del Pasado"

en el marco de la XXXII Exposición de Hongos Y XVIII Exposición de Biodiversidad,
llevada a cabo en el Parque Bicentenario Metropolitano, los días 25, 26 y 27 de agosto del presente.
Toluca, México; a 27 de agosto 2022.

ATENTAMENTE
Patria, Ciencia y Trabajo

"2022, Celebración de los 195 Años de la Apertura de las Clases en el Instituto Literario"



Dr. en C. Luis Enrique Díaz Sánchez

DIRECTOR

FACULTAD DE CIENCIAS





BUAP



ID: BUAP-VIEP/TVISTEM/42-26/23
Folio: 3803

La Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

a través de la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado

otorga el presente

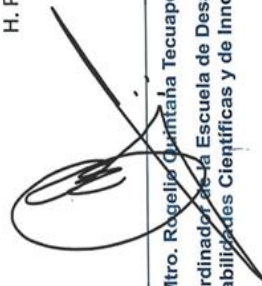
RECONOCIMIENTO

A: Carlos Iván Medina Castañeda

Por la valiosa retribución social que de manera entusiasta y comprometida, llevó a cabo en las actividades académicas y de divulgación durante el taller de “**Viernes de inmersión STEM para niñas y niños (Science, Technology, Engineering, and Mathematics)**” llevado a cabo del 28 octubre 2022 al 30 junio 2023 en las instalaciones del Herbario y Jardín Botánico Universitario, de la Dirección de Innovación y Transferencia de Conocimiento y del Ecampus Valsequillo, con valor curricular de 8 horas, como parte de las acciones del eje 4 del Plan de Desarrollo Institucional 2021-2025 “Modelo de investigación abierta y comprometida” y alineado con el Año Internacional del Desarrollo Sostenible de las Montañas, propuesto por la Organización de Naciones Unidas, como parte de las actividades de la Escuela de Desarrollo de Habilidades Científicas y de Innovación.

“Pensar bien para vivir mejor”

H. Puebla de Z., a 1 de julio de 2023


Mtro. Rogelio Quintana Tecuapetla
Coordinador de la Escuela de Desarrollo
de Habilidades Científicas y de Innovación


Dr. Ignacio Martínez Laguna
Vicerrector de Investigación y
Estudios de Posgrado



Sociedad Mexicana de Paleontología
Instituto de Geología, UNAM

LA SOCIEDAD MEXICANA DE PALEONTOLOGÍA A.C. Y EL INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

extiende la presente

CONSTANCIA

a

Carlos Iván Medina Castañeda, Kleyton Magno Cantalice, Carlos Castañeda-Posadas

Por haber participado en el XVII Congreso Nacional de Paleontología de la SOMEXPAL, celebrado del 21 a 25 de noviembre de 2022 en la ciudad de Hermosillo, con el cartel titulado "Los Crossognathiformes (Actinopterygii, Teleostei) de la Cantera San José de Gracia (Cretácico tardío), Puebla, México".

Hermosillo, Sonora a 25 de noviembre de 2022


Dra. Elizabeth Chacón Baca
PRESIDENTA DE LA SOCIEDAD
MEXICANA DE PALEONTOLOGÍA


Dr. Ricardo Barragán Manzo
DIRECTOR DEL INSTITUTO DE GEOLOGÍA
DE LA UNAM



BUAP



Facultad de Ciencias Biológicas
BUAP



La Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

A través de la Facultad de Ciencias Biológicas
otorga la presente

CONSTANCIA

A: **Carlos Iván Medina-Castañeda, Kleyton Magno-Cantalice, Carlos Castañeda-Posadas**

Por su participación con el cartel:

Descripción de un crossognathido (Teleostei, Crossognathiformes) de la Cantera San José de Gracia, Puebla,

México

en el:

“II Coloquio de Investigación”

realizado en la Facultad de Ciencias Biológicas-BUAP,
del 25 al 27 de enero de 2023, con valor curricular de 20 horas prácticas.

“Pensar bien, para vivir mejor”

H. Puebla de Z., a 27 de Enero de 2023

Dr. Salvador García Isasmendi

Director de la Facultad de Ciencias Biológicas

Dr. José Lino Zumaguerro Ríos

Secretario de Investigación y Estudios de Posgrado-FCB



INSTITUTO DE
GEOLOGÍA
PALEONTOLOGÍA

Ciudad de México, a 19 de septiembre de 2022

CONSTANCIA

Quien suscribe, **Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano**, Investigador Asociado C T. C. del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, México, hace constar que el **Biol. Carlos Iván Mediana Castaneda** ha impartido la conferencia "**Peces fósiles: estudios del pasado y presente**", en el **día 7 de septiembre de 2022** para los alumnos del **Taller de Paleontología de vertebrados, nivel uno (grupo 5699), semestre 2023-1**.

Kleyton M. C. Severiano

Kleyton Magno Cantalice Severiano

Investigador C de Tiempo Completo

Departamento de Paleontología, Instituto de Geología
Universidad Nacional Autónoma de México

REUNIÓN ANUAL 2023
UNIÓN GEOFÍSICA MEXICANA
EL COMITÉ ORGANIZADOR OTORGA
LA PRESENTE



CONSTANCIA A

**Carlos Iván Medina
Castañeda**

por su asistencia el día viernes 3 de
noviembre a la Reunión Anual 2023 de la
Unión Geofísica Mexicana



DR ARTURO IGLESIAS
Presidente