

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS
Y ARTES DE CHIAPAS**
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

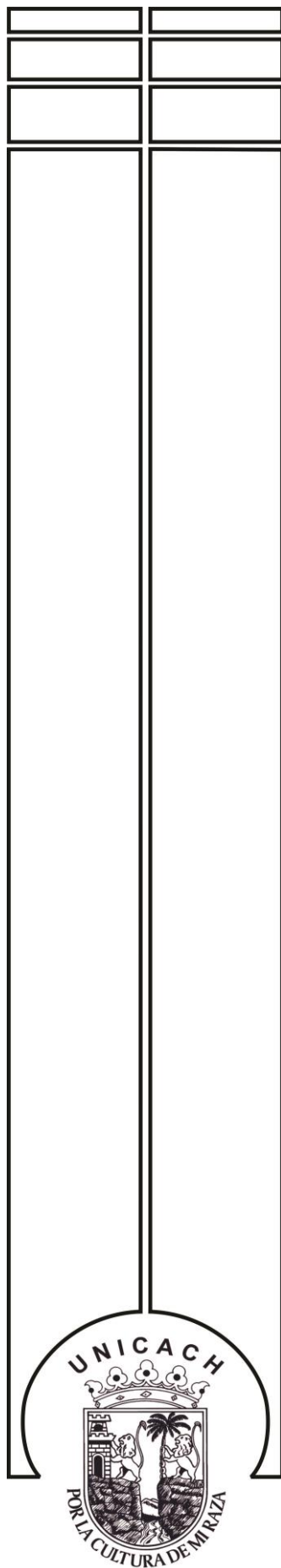
**(TELEOSTEI: CLUPEOMORPHA) DEL
CENOMANIANO DE CHIAPAS Y SU
POSICIÓN FILOGENÉTICA.**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN **CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE
ECOSISTEMAS TROPICALES**

PRESENTA

BRUNO ANDRÉS THAN MARCHESE



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Abril del 2017

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

NUEVA ESPECIE DE *Scombroclupea*
(TELEOSTEI: CLUPEOMORPHA) DEL
CENOMANIANO DE CHIAPAS Y SU
POSICIÓN FILOGENÉTICA.

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN **CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS
TROPICALES**

PRESENTA

BRUNO ANDRÉS THAN MARCHESE

Dr. Ernesto Velázquez Velázquez

Director

Instituto de Ciencias Biológicas

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dr. Jesús Alvarado Ortega

Codirector

Instituto de Geología

Universidad Nacional Autónoma de México

Dr. Wilfredo Antonio Matamoros Ortega

Asesor

Instituto de Ciencias Biológicas

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Abril del 2017





UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

SECRETARÍA ACADÉMICA
DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
30 de marzo de 2017
Oficio No. DIP-219/17

C. Bruno Andrés Than Marchese
Candidato al Grado de Maestro en
Ciencias en Biodiversidad y Conservación
de Ecosistemas Tropicales
P r e s e n t e.

En virtud de que se me ha hecho llegar por escrito la opinión favorable de la Comisión Revisora que analizó su trabajo terminal denominado “**Nueva especie de *Scombroclupea* (Teleostei: Clupeomorpha) del Cenomaniano de Chiapas y su posición filogenética**” y que dicho trabajo cumple con los criterios metodológicos y de contenido, esta Dirección a mi cargo le **autoriza la impresión** del documento mencionado, para la defensa oral del mismo, en el examen que usted sustentará para obtener el Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales. Se le pide observar las características normativas que debe tener el documento impreso y entregar en esta Dirección un tanto empastado del mismo.

Atentamente

“Por la Cultura de mi Raza”


Dra. María Adelina Schlie Guzmán
Directora.



DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN
Y POSGRADO

C.c.p. Expediente.

Libramiento Norte Poniente 1150 C.P. 29039
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México
Tel: 01 (961) 61 70440 ext. 4360

DEDICATORIA

A mis pilares que me han ayudado a reconocer lo que soy y el rumbo a seguir; Carolina, Andrés, Anahí, Omar y a nuestro próximo integrante de la familia.

A los familiares y amigos que se adelantaron y forman parte de cosmos.

Al C. Dr. Javier Avendaño, a quien considero como mi padre académico, por una vida de trabajo y esfuerzo en pro de la paleontología en Chiapas, así como por formar a varias generaciones de biólogos y paleontólogos.

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia agradezco a los que considero como mis padres académicos, M. Javier Avendaño y Jesús Alvarado Ortega, por las atenciones, no solo como formadores, si no por su valiosa amistad. Por animarme a seguir adelante aún que el futuro se vea turbio y, por sobre todo, ser mis pasos a seguir.

Hago un extenso agradecimiento a la Maestría Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales por aceptar, forma y brindar apoyo a mi persona durante el transcurso del programa. En especial a los docentes Dr. Sergio López, Dr. Felipe Reyes y Dr. Esteban Pineda; a este último, como Coordinador del posgrado le reconozco las atenciones y apoyos.

Estoy muy agradecido a Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), y al personal que labora en esta prestigiosa institución, por el otorgamiento de la Beca Nacional de Maestría 575066 y la Beca Mixta convocatoria 291061. Estos apoyos coadyuvaron al crecimiento en mi formación académica.

A los integrantes del comité tutor, doctores Ernesto Velázquez Velázquez, Jesús Alvarado Ortega y Wilfredo Matamoros, por aceptarme como su alumno y apoyarme en todas las vicisitudes del posgrado. En especial por su paciencia y aliento, los cuales fueron determinantes para alcanzar el objetivo. De igual forma destaco sus valiosos comentarios que coadyuvaron a una mejor comprensión de este trabajo.

A la Comisión Revisora integrada por los doctores Alejandro Nettel, Wilfredo Matamoros y Kleyton M. Cantalice, quienes amablemente revisaron y ayudaron a pulir el manuscrito con sus valiosos consejos constructivos.

Les agradezco a mis compañeros de maestría Paco, Pablo, Lupita, Christian, Jorge, y Carla. Así como del Museo de Zoología “José Álvarez del Villar” y sus habitantes: Manuel, Jorge, Brenda, Alejandro, Chus, Emilio y Adán, por brindarme su apoyo durante mi estadía larvaria de maestría y por hacerme más ameno el día a día.

A los compañeros durante mis estancias en el Instituto de Geología: Ale, Jair, Tere, Heidi, Kleyton y Juri que me ayudaron a mirar más allá de la paleontología y del posgrado, que el mundo lo forjamos nosotros. De igual forma sobrevivir al distrito... perdón, Ciudad de México.

Agradezco al Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera” de la SEMAHN, a su personal y compañeros de estos menesteres, M. en C. Gerardo Carbot, y los biólogos Marco Coutiño y Luis Gómez. A este último por su amistad y apoyo mediante la dirección del proyecto Prospección y resguardo del patrimonio paleontológico de Chiapas, medio por el cual se obtuvo el material fundamental para la formulación y elaboración del presente documento.

A Héctor Porras Múzquiz por sus gentilezas más allá por el apoyo brindado durante mi estancia en el Museo de Paleontología de Múzquiz, y sobre todo por albergarme en su casa y las charlas inolvidables.

No puedo dejar de agradecer a las personas que forman parte de mi vida y que directa o indirectamente contribuyeron con su apoyo, amistad y consejos, los cuales fueron fundamentales para mejorar mis ánimos antes, durante y después del posgrado, en especial a mis compas de toda la vida; Pepe, Memo y Cheluis.

A los doctores Arturo Fernández y Elvia Paredes quienes han contribuido sustancialmente a reencaminarme, un paso a la vez y con cada respiración.

Por si te omití, disculpas la culpa la tiene la maestría.

ÍNDICE

RESUMEN	X
ABSTRACT	XII
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Clupeomorfos fósiles de México y en el mundo.	2
1.2 Género <i>Scombroclupea</i> Kner, 1863	7
1.3 Escuelas de sistemática.	10
1.4 Sistemática de los clupeomorfos.	12
2. ÁREA DE ESTUDIO	15
2.1 Historia de la geología del Grupo Sierra Madre.	15
2.2 Cantera El Chango	16
3 OBJETIVOS	20
3.1 Objetivo general	20
3.2 Objetivos específicos	20
4 HIPÓTESIS	20
5 MATERIAL Y MÉTODOS	21
5.1 Material	22
5.2 Métodos	22
6 RESULTADOS	26
6.1 Paleontología sistemática	26
6.2 Descripción	27
6.2.1 <i>Proporciones generales</i>	27
6.2.2 <i>Cráneo</i>	28
6.2.3 <i>Mandíbula superior</i>	31
6.2.4 <i>Mandíbula inferior</i>	32
6.2.5 <i>Huesos circumorbitales</i>	32
6.2.6 <i>Serie hiomandibular</i>	33
6.2.7 <i>Huesos operculares</i>	35
6.2.8 <i>Arco hióideo y rayos branquiostegos</i>	36
6.2.9 <i>Esqueleto axial</i>	37

6.2.10 <i>Aleta y cintura pectoral</i>	39
6.2.11 <i>Aleta y cintura pélvica</i>	40
6.2.12 <i>Aleta dorsal</i>	40
6.2.13 <i>Aleta anal</i>	42
6.2.14 <i>Esqueleto caudal</i>	43
6.2.15 <i>Escamas y escudos</i>	45
6.2.16 <i>Comentarios</i>	46
6.3 Análisis filogenéticos.	51
6.3.1 <i>Análisis filogenético basados en Grande (1985)</i>	53
6.3.2 <i>Análisis filogenético basado en Murray y Wilson (2013)</i>	56
7 DISCUSIÓN	60
7.1 Relaciones filogenéticas en superorden Clupeomorpha	60
7.2 Género <i>Scombroclupea</i> Kner, 1863	62
7.3 Relaciones sistemáticas <i>Scombroclupea</i>	63
7.4 SCL-Chis y <i>Scombroclupea</i>	65
7.5 Comentarios	66
8 CONCLUSIONES	69
9 LITERATURA CITADA.	71
APÉNDICE 1	81
APÉNDICE 2	94

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representantes fósiles de peces clupeomorfos en México	3
Figura 2. Localidades con presencia de clupeomorfos fósiles en México	4
Figura 3. <i>Scombroclupea macrophthalma</i> (Heckel, 1849)	7
Figura 4. Localidades cenomanianas con <i>Scombroclupea</i> Kner, 1863	9
Figura 5. Marco estratigráfico y edad de los depósitos del Mesozoico de Chiapas	16
Figura 6. Canteras con clupeomorfos fósiles del Miembro Cintalapa	17
Figura 7. Reconstrucción del ambiente de depósito de la cantera El Chango	18
Figura 8. Estratigrafía de la sección de la localidad El Chango	19
Figura 9. Diagrama de procesos curatoriales	23
Figura 10. Cráneo de SCL-Chis en IHNFG-5297 (Holotipo) con humo de magnesio	29
Figura 11. Acercamiento a la región exterior del neurocráneo en SCL-Chis	30
Figura 12. Cráneo y mandíbulas de SCL-Chis en IHNFG-5328	31
Figura 13. Serie orbital y techo del cráneo de SCL-Chis en IHNFG-5328	33
Figura 14. Acercamiento a las series mandibular e hiomandibular de SCL-Chis	34
Figura 15. Huesos operculares de SCL-Chis en IHNFG-5297	34
Figura 16. Acercamiento al arco hioideo y radios branquiostegos de SCL-Chis	36
Figura 17. Aleta y cintura pectoral de SCL-Chis en IHNFG-5297	39
Figura 18. Aleta y cintura pélvica, y aleta dorsal de SCL-Chis en holotipo	41
Figura 19. Aleta anal de SCL-Chis en IHNFG-5297	42
Figura 20. Esqueleto caudal de SCL-Chis en IHNFG-2992	43
Figura 21. Acercamientos a escudos postpélvicos de SCL-Chis en IHNFG-5297	45
Figura 22. Filogenia de los clupeomorfos basado en Grande (1985)	52
Figura 23. Filogenia de los clupeomorfos basado en Murray y Wilson (2013)	57

ÍNDICE DE CUADROS

Tabla 1. Merística de los especímenes de SCL-Chis	47
Tabla 2. Comparación entre especies de <i>Scombroclupea</i> y SCL-Chis	48

RESUMEN

Los clupeomorfos son peces teleósteos cuyo pasado se remonta al Cretácico Temprano, que integra a las sardinias y especies afines. Considerado inicialmente como grupo “cesto basura”, es decir artificial; por la ausencia de caracteres sinapomórficos (Berg, 1940). Grande (1982, 1985) y Greenwood et al. (1966) quienes establecieron las bases del estudio sistemático del superorden Clupeomorpha y la naturalidad del clado. Por más de 30 años la propuesta filogenética de Grande (1985), y la monofilia de los clupeomorfos es soportada por seis caracteres: 1) escudos abdominales, del istmo al ano; 2) conexión otofísica; 3) canal comisural sensorial supratemporal; 4) hipural 2 fusionado con el primer centro uralear e hipural 1 autógeno; 5) fosa prepiótica; 6) escudos dorsales.

En México, se reconoce al superorden en al menos siete localidades desde el Albiano (Cretácico Superior) hasta el Daniano (Paleoceno). En Chiapas, en las canteras cenomanianas de la Formación Cintalapa del Grupo Sierra Madre, El Chango y El Espinal; los clupeomorfos son los miembros más diversos del ensamblaje al incluir 5 formas, destacando ejemplares con afinidad a *Scombroclupea* Kner, 1863. Este género previamente ha sido reportado en estratos del Cenomaniano para Croacia, Eslovenia, Líbano, y México; con tres especies *S. macrophthalma* Heckel, 1849, *S. diminuta* Forey, Yi, Patterson, y Davis, 2003 y *S. occidentalis* Giersch, Frey, Stinnesbeck, Ifrim, y Padilla-Gutiérrez, 2011; esta última descrita para Coahuila, México.

La posible presencia del género *Scombroclupea* en la cantera El Chango fue previamente reportada informalmente por Than-Marchese y Alvarado-Ortega (2013), la cual fue nombrada como *Scombroclupea*-like, aquí SCL-Chis. En este estudio se describe y posiciona filogenéticamente a SCL-Chis como clupeomorfo, e integrante del género *Scombroclupea* al presentar: dentición en forma de peine en la mitad posterior de maxilar; aleta anal dividida en dos porciones, posterior con separación entre radios; procesos transversos en algunas vertebrales caudales, entre otros. Así como nueva especie al poseer rasgos distintivos entre las especies del género: cuatro poros en el miembro horizontal de preopérculo; disposición de aletas

dorsal [II + 14 radios (hasta 16)] y anal (6 radios en porción posterior); espinas neurales no fusionadas entre sí y al cuerpo torácico; cuerpo preural 1 y ural 1 no fusionados y tamaño similar; ausencia muesca interlobal entre hipurales 2 y 3; sin fusión uroneural 1 con preural 1; 3 epurales; y 9 escudos postpélvicos. Empleando las hipótesis de Grande (1985) y Murray y Wilson (2013), se valida el género como parte de los clupeomorfos-clupeiformes. Así mismo exhibe rasgos que hasta ahora no fueron reportados para el género (e.g. frontales ornamentados) por lo que es necesaria la revisión de los taxones y su posible modificación en la diagnosis.

ABSTRACT

The clupeomorphs are teleost fishes which are known from the Early Cretaceous, which integrates sardines and allies. Previously they were established as a group artificial, "garbage basket"; due to the lack of synapomorphies characters. Grande (1982, 1985) and Greenwood et al. (1966) established the basis for the systematic of Clupeomorpha and the naturality of the clade. For more than 30 years, the phylogenetic hypothesis of Grande (1985), has been accepted, and the clupeomorph monophyly is supported by: 1) abdominal scutes, ranging the isthmus to the anus; 2) otophysic connection; 3) supratemporal sensory commissural canal; 4) hypural 2 fused with the first ural centrum and autogenous first hypural; 5) pre-epiotic fossa; 6) dorsal scutes.

The members of the superorder are known from Mexico in at least seven localities from the Albian (Upper Cretaceous) to the Danian (Paleocene). In Chiapas, in the southeast of the country, in the Cenomanian quarries, El Chango and El Espinal, of the Cintalapa Formation of the Sierra Madre Group; the clupeomorphs are the most diverse members of the assembly, which includes at least five forms, among which highlight one whose affinity is with *Scombroclupea* Kner, 1863. This genus has previously been reported for Croatia, Slovenia, Lebanon, and Mexico; with three species *S. macrophthalma* Heckel, 1849, Forey, Yi, Patterson and Davis, 2003, and *S. occidentalis* Giersch, Frey, Stinnesbeck, Ifrim and Padilla-Gutierrez, 2011, in Cenomanian strata. The last specie was described for Coahuila, Mexico.

The Mexican specimens from Chiapas were informally named *Scombroclupea*-like by Than-Marchese and Alvarado-Ortega (2013) in El Chango quarry, here SCL-Chis. In this study we described and phylogenetically positioned SCL-Chis as a member of the genus *Scombroclupea*, based on the following combination of characters: comb-like dentition in the caudal maxillary half; anal fin divided into two portions, posterior with radius spacing; transverse processes in some caudal vertebrae, among others. We also establish it as a new specie because it possess distinguishing features among species of the genus: four pores in the horizontal preopercle member; dorsal [II + 14 rays (until 16)] and anal fins (6 finlets in posterior

portion) arrangement; neural spines not fused each to other and to the thoracic centra; preural centrum 1 and ural 1 not fused and similar size; absence interlobal notch between hypurals 2 and 3; without uroneural fusion 1 with preural 1; 3 epurales; and 9 postpelvic scutes. Using the hypotheses of Grande (1985) and Murray and Wilson (2013), we validated the genus as part of the clupeomorphs-clupeiformes. Likewise exhibits traits that have not been reported for the genus (e.g. ornamented frontals) so it is necessary to review the taxa and their possible modification in the diagnosis.

1 INTRODUCCIÓN

Las anchoas, arenques, sardinas y especies afines son peces teleósteos agrupados en el superorden Clupeomorpha o Clupei (Greenwood *et al.*, 1966; Wiley y Johnson, 2010). Constituyendo un grupo monofilético, antiguo, diverso y ampliamente distribuido de teleósteos, representado por aproximadamente 400 especies vivientes nominales y 160 especies fósiles hasta ahora conocidas, con su registro ubicado en el Cretácico Temprano (Grande, 1985; Nelson, 2006; Helfman *et al.*, 2009; entre otros). Los clupeomorfos han sido abordados desde las perspectivas biológicas, ecológicas, evolutivas, morfológicas, paleontológicas y sistemáticas, entre otras (e.g. Di Dario, 2004; Ganas, 2014). Sin embargo, al ser un vasto grupo y con peculiaridades su entendimiento integral se comprende como una ardua tarea.

En el pasado, los clupeomorfos fueron considerados como un grupo artificial, también llamado grupo “cesto de basura”; es decir, carentes de sinapomorfías (Berg, 1940). Greenwood *et al.* (1966) observaron esta ausencia de caracteres que sostuvieran al clado; estableciendo la naturalidad de este grupo de peces, nombrando y categorizándolos como superorden Clupeomorpha, mismos integrados únicamente por clupeiformes, bajo los siguientes caracteres: 1) peces comprimidos plateados, generalmente marinos, con escamas caducas; 2) número tan alto de radios branquiostegos como 15, por lo general menos; 3) divertículos intracraneales de la vejiga natatoria formando bullas dentro de la cápsula del oído; 4) el arco mesocoracoide invariablemente presente; 5) hipurales de uno a tres cuerpos; 6) canales cefálicos de línea lateral que se extienden sobre el opérculo; 7) generalmente no hay poros en línea lateral en el tronco; 8) *recessus lateralis* presente.

Grande (1985) realiza una breve, pero importante, revisión de la historia de la clasificación de los clupeomorfos, por lo que aquí se focalizará en los trabajos posteriores del anterior autor. En la actualidad, es unánimemente reconocida la integración de los clupeomorfos por dos ordenes: Clupeiformes y Ellimmichthyiformes (Grande, 1985). Cuya filogenia ha sido abordada por autores

como Grande (1985) y Zaragueta-Bagils (2004), entre otros. Hace poco más de 30 años, se consideraban a los clupeiformes como exclusivos miembros del superorden. Es Grande (1985: 252-254 p.), quien reconoce y establece la existencia de clupeomorfos no-clupeiformes, denominados Ellimmichthyiformes; como nuevos integrantes del clado. Así mismo en su monografía definió a los Clupeomorpha por: 1) presencia de escudos abdominales; 2) conexión otofísica; 3) canal sensorial supratemporal entre parietales o parietales y supraoccipital; 4) hipural 2 fusionado con ural 1 e hipural 1 autógeno; 5) fosa pre-epiótica bien definida; y 6) desarrollo de escudos dorsales (predorsales).

Los caracteres sinapomórficos establecidos por Grande (1985: 254-257 p.) para los ordenes de clupeomorfos (manteniendo la cronología de caracteres del autor), son los siguientes: en Ellimmichthyiformes 7) expansión lateral de los escudos dorsales; para Clupeiformes 9) presencia de *recessus lateralis*; 10) parietales separados por supraoccipital; y 11) ausencia de foramen beryciforme. Por consiguiente, para autores como Alvarado-Ortega y Ovalles-Damián (2008), consideran a los elimictiformes como el orden más primitivo del clado.

Casi 30 años después, Murray y Wilson (2013) a partir de autores previos e integración de nuevos taxones (e.g. Zaragueta Bagils, 2004; Alvarado-Ortega y Ovalles-Damián, 2008; entre otros) tienen la vocación de resolver las interrelaciones de los Ellimmichthyiformes, que fueron brevemente trabajados por Grande (1985). Por su parte, México es rico en el registro de peces fósiles, incluyendo diversas formas de clupeomorfos (Fig. 1). A continuación, se detalla la importancia de este clado en el país.

Clupeomorfos fósiles de México y en el Mundo.

Los clupeomorfos presentan condiciones que les permiten habitar todos los cuerpos de agua, por consiguiente, el registro fósil del grupo es amplio tanto cronoestratigráficamente como espacialmente (Vernygora *et al.*, 2016). Los registros más antiguos del superorden Clupeomorpha provienen del Aptiano-Albiano de Brasil y Cretácico Temprano del Mediterráneo (Bannikov y Bacchia, 2000; Malabarba *et al.*, 2004; por citar algunos).

El aumento en el reporte y estudio de los clupeomorfos fósiles se ha incrementado en los últimos años, así mismo los intentos por descubrir las relaciones filogenéticas al interior del clado han sido focalizados (Grande, 1985; Murray y Wilson, 2013; entre otros). Los registros de clupeomorfos se reconocen en diversas partes del mundo y con rangos cronoestratigráficos amplios. En Asia destaca el trabajo de Chang y Grande (1997) quienes redescubren a *Paraclupea chetungensis* Sun, 1956 del Cretácico Inferior (Aptiano) del Sureste de China.

Los yacimientos de la región mediterránea (e.g. Noumura, Líbano) proporciona la mayor diversidad de taxones de peces fósiles, destacando los clupeomorfos como: *Armigatus namourensis* Forey, Yi, Patterson y Davis, 2003, *A. alticorpus* Forey, Yi, Patterson y Davis, 2003, *Scombroclupea macrophthalma* (Hackel, 1849), *S. diminuta* Forey, Yi, Patterson y Davis, 2003, *Ornategulum sardinioides* Pictet, 1850, *Triplomystus noorae* Forey, Yi, Patterson y Davis, 2003, *T. oligoscutatus* Forey, Yi, Patterson y Davis, 2003; entre otros (Bannikov y Bacchia, 2000; Forey *et al.*, 2003; Murray *et al.*, 2016).

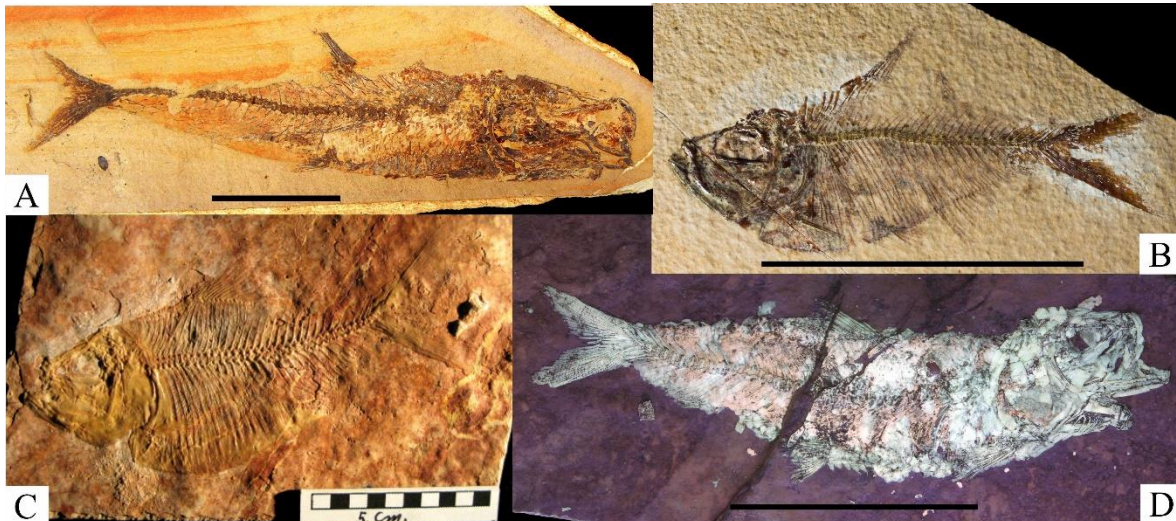


Figura 1. Representantes fósil de peces clupeomorfos en México basado en Than-Marchese *et al.* (2015). A) *Scombroclupea occidentalis* Giersch, Frey, Stinnesbeck, Ifrim y Padilla-Gutiérrez, 2011, Loma La Mula, Coahuila (MUZ). B) *Armigatus* sp., El Chango, Chiapas (CP-SEMAHN). C) *Armigatus* sp. Tlayúa, Puebla (IGM). D) *Ranulfoichthys dorsonudum* Alvarado-Ortega, 2014, Tlayúa, Puebla (IGM). Escala=5 cm.

En Sudamérica los reportes son escasos, destacando *Leufuichthys minimus* Gallo, Calvo y Kellner, 2011 un clupeomorfo *incertae sedis* para la Formación

Portezuelo (Turoniano-Coniaciano) del Grupo Neuquén en Neuquén, Argentina. En Brasil *Ellimmichthys maceioensis* Malabarba, do Carmo, Gómez-Pérez y Queiroz-Neto, 2004 se ha registrado para la Formación Maceió (Aptiano–Albiano) en la Cuenca del Alagoas (Malabarba *et al.*, 2004; Gallo *et al.*, 2011).

Por el contrario, el subcontinente Norteamérica presenta mayor diversidad que su contraparte Sudamérica. Sin embargo, en Estados Unidos y Canadá únicamente se conocen a *Foreyclupea lunnensis* Venygora, Murray y Wilson, 2016, del Albiano (Venygora *et al.*, 2016), *Diplomystus dentatus* Cope, 1877 para el Eoceno de Wyoming, de Canadá y Estados Unidos, respectivamente.

En Norteamérica, las faunas con mayor diversidad se encuentran en México pese a considerarse lo contrario por autores como Bardack (1965) y Wilson y Bruner (2004). Nuestro territorio es fundamental para los clupeomorfos desde los orígenes de los mismos, puesto que el registro del clado abarca desde el Cretácico Superior (Albiano) en Tlayúa, Puebla; hasta el Paleógeno (Daniano) en la cantera Belisario Domínguez, Chiapas (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006a; Than-Marchese *et al.*, 2015).

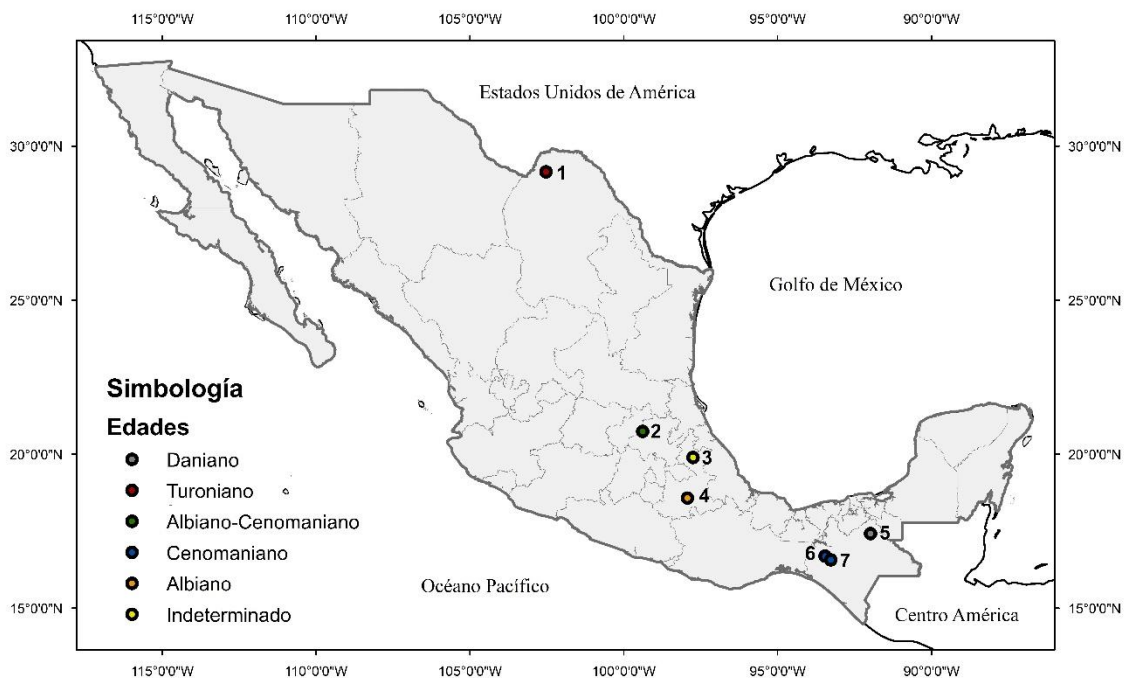


Figura 2. Localidades con presencia de clupeomorfos fósiles en México con edades Albiano-Daniano. Basado en Than-Marchese *et al.* (2015).

Aguilera (1896: 221 p.) fue el primero en reportar la presencia de un Clupeomorpha en el Norte del País, *Diplomystus* sp. Sin embargo, tal ejemplar se encuentra extraviado, por lo tanto, el registro es dudoso. Por la rareza de trabajos paleoictiológicos en México, Bardack (1965) considera los registros de peces fósiles como escasos y pobremente apropiados para su identificación taxonómica. Pensamiento que prevaleció durante gran parte del Siglo XX, esta corriente permeó en Wilson y Bruner (2004) al no considerar a las paleoictiofaunas mexicanas como parte de Norteamérica. Pesar a la colosal labor del estudio de los peces fósiles comenzada por de él Dr. Sheldon Applegate en nuestro país, quien junto a su primer estudiante Luis Espinosa-Arrubarrena descubren la cantera Tlayúa en Puebla; considerada la primera y más importante localidad *Lagerstätte* de México, así como la que brindo un giro drástico a la paleoictiología mexicana (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006a). No es de sorprender que prontamente aparecieran los clupeomorfos en las calizas laminares de Tlayúa. Ejemplo de ello es Applegate (1996), quien reporta a *Diplomystus* sp para el Albiano de este yacimiento.

Durante los años subsecuentes los registros fósiles de clupeomorfos en México aumentaron exponencialmente con el descubriendo de nuevas canteras. Actualmente se reconoce su presencia en 7 localidades, con al menos 7 formas de clupeomorfos fósiles, con registro discontinuo Albiano–Paleoceno. (Than-Marchese *et al.*, 2015; ver fig. 1 y 2).

En la región norte del país Giersch *et al.*, (2011) describe a *Scombroclupea occidentalis* para la cantera Loma La Mula en el municipio de Melchor Múzquiz, Coahuila, la cual es parte de la Formación Eagle Ford, de edad Turoniana (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006b). Así, también reportada para una nueva localidad en Cuatro Ciénegas sin georreferencia (Giersch *et al.*, 2011).

En el centro del país destaca la cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla; de edad Albiana de la Formación Tlayúa. En este yacimiento, Applegate (1996) describe la presencia de clupeomorfos a *Diplomystus* sp. Años más tarde Melgarejo-Damian (2011) reexaminó dicho material, estableciendo la presencia de cuatro formas, que permanecen sin descripción formal. Alvarado-Ortega (2014)

describe a *Ranulfoichthys dorsonudum* que es una enigmática especie para el clado. Posteriormente, Than-Marchese *et al.* (2015) reporta una nueva localidad fosilífera en la Sierra Norte de Puebla (sin nombrar formalmente), dichos ejemplares están bajo estudio al igual que el yacimiento (ver fig. 2).

En Hidalgo, Bravo-Cuevas *et al.* (2009) y Fielitz y González-Rodríguez (2010) reportan clupeomorfos en el yacimiento Muhi parte de la Formación El Doctor, de edad Albiano-Cenomaniano. Lamentablemente, esos ejemplares hasta la fecha no se han descrito ni proporcionado mayores detalles.

En los últimos años, la importancia paleontológica y evolutiva de las canteras de Chiapas, para el país y el mundo, ha cobrado gran relevancia por su compleja orografía, misma que permite la exposición de formaciones geológicas con abundantes aportes de ejemplares fósiles de diversos grupos biológicos. Entre ellas, destacan las formaciones Cintalapa (Grupo Sierra Madre) y Tenejapa por la presencia de peces fósiles, incluyendo clupeomorfos (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; Alvarado-Ortega *et al.*, 2015). La Formación Tenejapa representa el primer yacimiento marino paleocénico (Daniano) de México y el primer ensamble de peces post extinción K/P. Solano-Templos y Alvarado-Ortega (2013) y Alvarado-Ortega *et al.* (2015) establecen la presencia de Clupeiformes los cuales actualmente están bajo estudio y preliminarmente se reconocen como dos nuevas formas del suborden Clupeoidei.

La Formación Cintalapa de edad Cenomaniana con las canteras El Chango y El Espinal, consideradas *Fossil-Lagerstätten*, sobresalen por la gran diversidad en el ensamble de peces que incluye a los clupeomorfos (Than-Marchese y Alvarado-Ortega, en preparación). Teniendo la mayor abundancia, con al menos cinco tipos: *Armigatus*, *Ellimmichthys*, *Paraclupea*-like, *Scombroclupea* y *Tryplomystus applegatei* Alvarado-Ortega y Ovalles-Damián, 2008 (Ovalles-Dámian, 2004; Than-Marchese *et al.*, 2015; entre otros). Destaca que hasta el momento *T. applegatei* es la única especie descrita del clado para Chiapas.

En consecuencia, la paleoictiofauna de México, en específico la chiapaneca, es crucial para comprender los procesos biogeográficos y evolutivos en los peces

teleósteos, en particular de los Clupeomorpha, entre ellos *Scombroclupea*. En la presente tesis se nombra como SCL-Chis al material de *Scombroclupea*, proveniente de la Formación Cintalapa, la cual fue inicialmente reportada por Than-Marchese y Alvarado-Ortega, (2013) y Than-Marchese *et al.* (2015). Dicho taxón permaneció sin descripción formal hasta este trabajo, así como era desconocida su posición filogenética dentro de los clupeomorfos, por lo cual a continuación se desarrolla los antecedentes del género.

Género *Scombroclupea* Kner, 1863

Desde el establecimiento de *Scombroclupea*, los trabajos del género han sido escasos, por el contrario, su distribución es amplia reportados para Croacia, Eslovenia, Líbano y México (Woodward, 1901, Forey *et al.*, 2003; Giersch *et al.*, 2011;). La revisión del género ha sido tratada por varios autores (e.g. Giersch *et al.*, 2011, entre otros). Aquí se retomará brevemente y se resume los trabajos sobre el clado.

Heckel (1849) erige a *Clupea macrophthalma*, basado en material proveniente de Líbano y Croacia, cuyo holotipo está depositado en la colección de Unger en Grats, Alemania. Años más tarde, Kner (1863) describe un nuevo género, *Scombroclupea*, con la especie *S. pinnulata* con ejemplares proveniente del yacimiento de Komen, Eslovenia (Fig. 3 y 4).

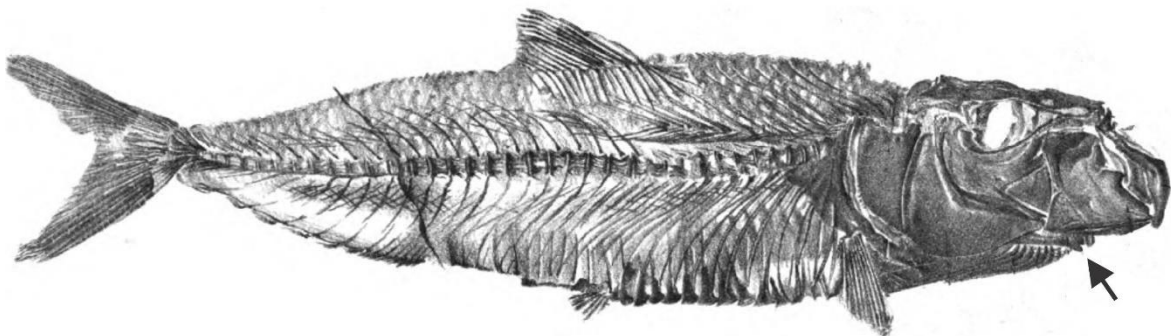


Figura 3. *Scombroclupea macrophthalma* (Heckel, 1849) proveniente de Líbano. Figura retomada de Woodward (1901, lámina IV, fig. 1). La flecha señala la presencia de foramen beryciforme.

Casi 40 años después, Woodward (1901) dentro de su serie de trabajos sobre los peces fósiles del Museo Británico de Historia Natural (BMNH, por sus siglas en inglés), revisa y sinonimiza a *S. pinnulata* con *C. macrophthalma*. Por consiguiente, *Scombroclupea macrophthalma* es la especie tipo del género, estableciendo la validez de *Scombroclupea* y distribución en Líbano (Hakel y Hajula), Eslovenia (Komen) y Croacia (Istria, Dalmatia).

Woodward (1901), y posteriormente Woodward (1908), considera a *S. gaudryi* y *S. scutata*, respectivamente, como especies válidas. Más tarde, ambos taxones serán modificados taxonómicamente como géneros nuevos; *Gaudryella* (Patterson, 1967) y *Scombroclupeoides* (Woodward, 1942). Sahni y Choudhary (1971) describen a *S. murlii* de depósitos del Eoceno Tardío de la India. Sin embargo, Giersch *et al.* (2011) se refieren a este material como cuestionables, tanto por la fragmentación de los caracteres diagnósticos como por la pobre descripción; extrayéndola del género.

Forey *et al.* (2003) reconocen que *Scombroclupea* es un pez común en los depósitos de Líbano, y pobremente conocidos debido a la escasa conservación de los restos óseos. Estos últimos autores describen a *S. diminuta* proveniente de canteras cenomanianas de Nomura, Líbano. Siendo esta la segunda especie del género, caracterizada por poseer la talla más pequeña de ellas, ver Forey *et al.* (2003, cuadro 10).

En años recientes, Giersch *et al.* (2011) describieron la tercera especie, *S. occidentalis* en depósitos Cenomanianos de Coahuila, México (según Alvarado-Ortega *et al.*, 2006b con edad Turoniana); siendo la primera especie del género en el Oeste del Mar de Tetis. A grandes rasgos, las diferencias con las otras dos especies radican en el número de pínulas o radios blandos (finlets) en la aleta anal, así como en vertebras preurales (ver tabla 2).

Así mismo los autores enmendaron la diagnosis del género de la siguiente forma: dos supramaxillas; dientes minúsculos en forma de peine en la mitad posterior de la maxila; ausencia de escudos dorsales; procesos transversales de las

vértebras caudales anteriores formando láminas horizontales; epineural y epipleural en la región caudal; aleta anal dividida posteriormente en serie de pínulas anales (finlets), cada una de ellas formada por radios multiramificados.

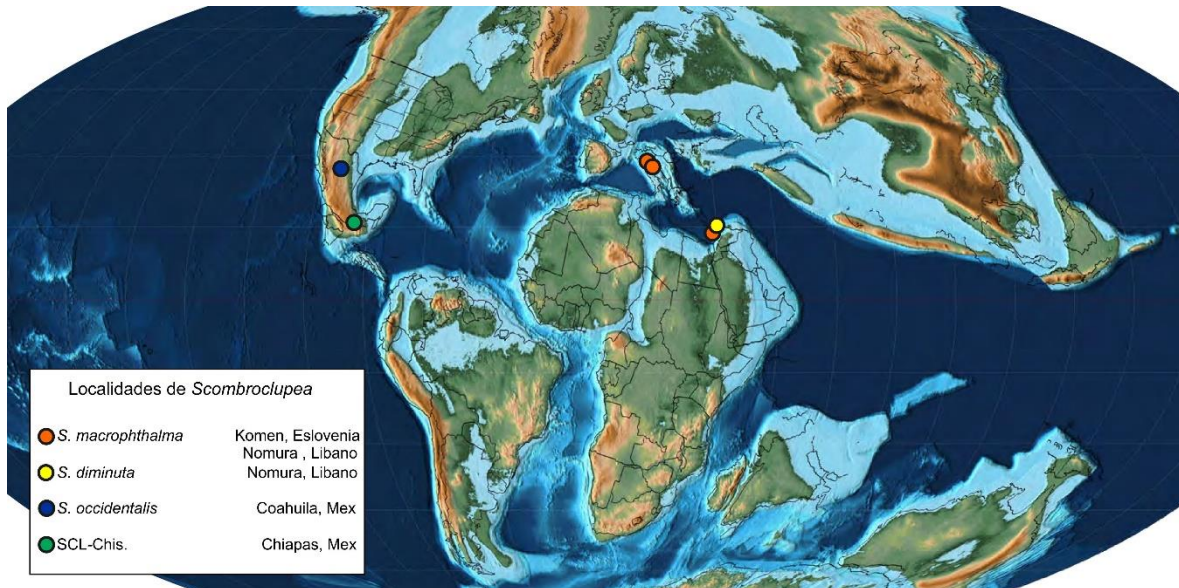


Figura 4. Localidades cenomanianas con presencia de *Scombroclupea* Kner, 1863 durante el Cretácico Superior, hace 100 millones de años. El género se distribuía en la Región Tropical en el Mar de Tetis. Modificado de Scotese (2014).

Durante la presente década, se han observado ejemplares provenientes de la cantera El Chango en Chiapas, cuya semejanza con *Scombroclupea* fue observada por Than-Marchese y Alvarado-Ortega (2013) y Than-Marchese et al. (2015), nombrándola informalmente como *Scombroclupea*-like, aquí SCL-Chis. Estos ejemplares presentan todos los caracteres del género establecidos por Giersch et al., (2011).

Desde los trabajos de Heckel (1849) y Kner (1863) se reconoce a *Scombroclupea*, como miembro de los clupeiformes. Posteriormente Grande (1985), Forey et al. (2003) y Giersch et al. (2011) son más finos al incluirlo en el suborden Clupeoidei, por presentar: fenestra temporal en el cráneo; y *recessus lateralis*, entre otros. Sin embargo, posicionarlo entre las familias del suborden presenta complicaciones, por lo cual toman una actitud conservadora indicándolo como miembro *incertae sedis*.

Pese a que las nuevas observaciones realizadas por los últimos autores (e.g. Giersch *et al.*, 2011) y que han derivado en correcciones a la diagnosis del género, algunos rasgos continúan sin aclararse. Por ejemplo, la presencia de un ceratohial anterior perforado (foramen beryciforme), el cual está presente en el material de comparación de *Scombroclupea* empleado para este trabajo. Estos caracteres incógnitos que durante y posteriormente del desarrollo de la presente tesis contribuirán a la posible reasignación de *Scombroclupea* dentro de los clupeomorfos. Para solventar los problemas de identidad taxonómica de SCL-Chis se empleará la sistemática, para obtener una mejor comprensión de esta concepción, a continuación se desarrolla brevemente esta disciplina y sus escuelas de pensamiento.

Escuelas de sistemática.

Lanteri y Cigliano (2006) señalan que las leyes de la biología están descritas en el lenguaje de la diversidad; así mismo dos aspectos fundamentales de la naturaleza orgánica son la diversidad y los procesos que le dan origen.

Por sistemática, se entiende como el estudio científico de la diversidad de organismos y sus relaciones, por lo cual forma parte de la biología comparada (Morrone *et al.*, 1992; Simpson, 1961). Dada esta importancia, Morrone (2013: 26 p.) establece que es la más elemental e inclusiva de las disciplinas biológicas; ya que para tratar científicamente a los organismos es necesario la sistematización de ellos, así como incluir todos los aspectos de los seres vivos: morfología, fisiología, ecología, biología molecular, entre otros

En lo que concierne a la clasificación de las especies y taxones superiores, Lanteri y Cigliano (2006) señalan que los objetivos, la filosofía y la metodología para obtener estas clasificaciones se inició en el periodo 1950-1960, empleando para ello algoritmos matemáticos computarizados. Surgiendo tres corrientes filosófico-metodológicas también denominadas escuelas de la clasificación: la escuela fenética o taxonomía numérica, la sistemática filogenética o cladística, y la taxonomía evolutiva.

Lanteri *et al.* (2006) detalló a las escuelas en sistemática de la siguiente manera. En la fenética o taxonomía numérica, cuyos principales autores son Robert Sokal, Peter Sneath, F. James Rohlf, y Josep Camin, en la cual las clasificaciones se construyen por su similitud aparente o global entre taxones, expresada en el mayor número de caracteres posible. Esta escuela considera a la información filogenética irrelevante para construir las clasificaciones (Morrone, 2013), pues incorpora elementos subjetivos. En consecuencia, las clasificaciones feneticistas podrían incluir taxones polifiléticos.

Por el contrario, en la sistemática filogenética o cladística, establecida por Willi Hennig en 1950 (Morrone, 2013), donde las clasificaciones deben reflejar la filogenia de los grupos de organismos, representando el orden natural o patrón de relaciones genealógicas de los taxones, con base en el contexto de ancestría-descendencia mismos que deberán ser naturales o monofiléticos, (Melgarejo-Damián, 2011; Morrone, 2001, entre otros). La cladística desarrolló diversos algoritmos matemáticos para la reconstrucción filogenética, basados en el principio de simplicidad o parsimonia; expresandose gráficamente en diagramas arborescentes llamados cladogramas (Lanteri *et al.*, 2006).

En el caso de la taxonomía evolutiva, de Ernst Mayr y George Gaylord Simpson, postula que las clasificaciones biológicas deben ser consistentes con la información filogenética, pero para el reconocimiento de los taxones toma en cuenta tanto las relaciones de ancestralidad común, como la cantidad de cambio evolutivo acumulado con respecto al antecesor. En consecuencia, los taxones delimitados pueden ser tanto monofiléticos como. Es decir que los taxónomos evolutivos proponen separar en taxones diferentes, a aquéllos descendientes que se diferencian por una gran cantidad de cambio evolutivo y por ocupar zonas adaptativas distintas. La representación gráfica típica de la taxonomía evolutiva es el árbol filogenético, filograma, consistiendo en un cladograma cuya longitud de las ramas es proporcional a la cantidad de cambio acumulado en cada una de ellas (Lanteri *et al.*, 2006). Según Morrone (2013), la sistemática evolutiva es seguida por autores insatisfechos con la exclusión de los grupos parafiléticos de la clasificación.

En la paleontología, rama de la biología que se dedica al estudio de la vida pasada, es ampliamente utilizada la escuela cladista para establecer la clasificación y las relaciones entre las especies; en específico el principio de parsimonia. Destacan los trabajos focalizados en los clupeomorfos por parte de Grande (1985), Zaragueta Bagils (2004), Alvarado-Ortega *et al.* (2008) y Murray y Wilson (2013); quienes han logrado establecer las relaciones filogenéticas de clado. En el presente trabajo se retoman los principios cladísticos para someter a SCL-Chis a las dos hipótesis filogenéticas ampliamente aceptadas del superorden Clupeomorpha, mismas a continuación son abordadas.

Sistemática de los clupeomorfos.

Durante el Siglo XX se considera a los estudios de Greenwood *et al.* (1966) y Grande (1985) como los pioneros en la sistemática de los clupeomorfos. Este último autor y su obra “Recent and fossil Clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids” aborda profundamente la sistemática del clado y, como ya menciono arriba, estableció los caracteres morfológicos que lo sustentan. Es evidente que la monografía de Grande recae en la escuela cladista o filogenética. En su filogenia hecha a mano propone que el superorden está compuesto por dos divisiones, sin nombrar: División 1 monoespecífica, *Erichalsis arcta* (Forey, 1975). [Arratia (1997) la asigna como un Euteleostei no como clupeomorfo, más tarde, Vernygora *et al.* (2016) redescubren el paratipo UALVP 17535 de *E. arcta* erigiéndola como *Foreyclupea loonensis*, miembro de Clupeomorpha]. División 2 incluye al género *Armigatus* y los Ordenes Ellimmichthyiformes (Ellimmichthyidae) y Clupeiformes (Clupeoidei y Denticipitoidei) (Grande, 1985: 243 – 251 p., fig. 10A).

Vernygora y Murray (2015) destaca que en la última década los estudios, incluidos los filogenéticos, de los clupeomorfos ha tomado un gran auge, tanto en el ámbito molecular (e.g. Lavoué *et al.*, 2010) como en el morfológico (Murray y Wilson, 2013, entre otros). Los trabajos que incorporan la sistemática molecular han sido predominantemente orientados a los clupeiformes, sobre los morfológicos, debido a la naturaleza intrínseca de las especies vivientes. Adicionando el avance vertiginoso en las técnicas que han coadyuvado a la expansión en los trabajos

genéticos por la mayor facilidad de ejecución (e.g. Lavoué *et al.*, 2007). El aporte de la sistemática morfológica al orden, posterior a Grande (1985), se ha focalizado en fortalecer las relaciones internas de los clupeiformes basado en este último autor, así como con los estudios moleculares (e.g. Di Dario, 2002, 2004; entre otros). Uno de los taxones clupeiformes problemáticos es *Denticeps clupeoides* (Denticipitoidei), Li y Ortí (2007) aportan la hipótesis de agruparlo con los ostariofidios, hermano de los clupeomorfos. Sin embargo, tanto morfológica (Di Dario y de Pinna, 2006) como molecularmente (Lavoué *et al.*, (2014) someten nueva evidencia por ambos flancos, recuperando la topología inicial de Grande (1985) y posteriores.

En los miembros clupeomorfos fósiles, principalmente elimictiformes, se emplea la morfología, en la escuela cladista (e.g. Murray *et al.*, 2016). Pese a que los estudios morfológicos, por su naturaleza, presentan mayores complicaciones y muchas veces sin resolución, permiten aportar elementos que en conjunto con los análisis moleculares, coadyuva a la resolución de filogenias complejas (e.g. Davesne *et al.*, 2016).

Los principales trabajos morfológicos cladistas en los clupeomorfos son Grande (1982; 1985), Zaragüeta Bagils (2004), Alvarado-Ortega *et al.* (2008) y Murray y Wilson (2013) excluyendo al primer autor, son exclusivamente de elimictiformes. Actualmente, se reconocen ocho hipótesis propuestas para los miembros de este orden. Seis de estas propuestas fueron enumeradas por Melgarejo-Damian (2011: fig. 1), añadiéndose las dos más recientes por Figueiredo y Ribeiro (2016) y Marramà y Carnevale (2016). Melgarejo-Damian (2011) menciona que existen numerosas inconsistencias entre ellas. Motivo por el cual existen tantas propuestas sistemáticas del grupo, estableciendo la causalidad en: 1) inclusión de caracteres propios de las descripciones, muchos de los cuales son generales o difíciles de distinguir, que aquellos de las propias diagnósis; 2) la selección de caracteres y taxones varía dependiendo de la filogenia a tratar por el autor; y 3) todas las filogenias han sido establecidas a partir de datos ya publicados, sin

reinterpretación, restringiendo a las observaciones y criterios de autores previos (Melgarejo-Damián, 2011).

La inclusión de taxones enigmáticos como *Ranulfoichthys dorsonudum* y *Foreyclupea loonensis*, es compleja, como ya se explicó, derivado de la naturaleza de las actuales propuestas filogenéticas (Alvarado-Ortega, 2014). Como se estableció, en la actualidad no existe trabajos equiparables a Grande (1985) que incluyan a la mayor cantidad de miembros posibles del superorden Clupeomorpha, es decir de ambos Ordenes. Así como crear una nueva y mejorada hipótesis filogenética derivada de la revisión de los caracteres y taxones del clado. Siendo los clupeomorfos de México que al menos se reconocen seis géneros (Than-Marchese *et al.*, 2015); incluido *Scombroclupea*, los que podrían coadyuvar al esclarecimiento de las interrelaciones de los clupeomorfos.

En la presente tesis se emplearan las hipótesis de Grande (1985) y Murray y Wilson (2013) para establecer la relación de SCL-Chis con *Scombroclupea*, así como la posición filogenética del clado al interior del superorden Clupeomorpha.

2. ÁREA DE ESTUDIO

2.1 Historia de la Geología del Grupo Sierra Madre.

Las unidades litológicas del Cretácico de Chiapas han sido descritas y recibido varios nombres, debido a la complejidad de los atributos cronoestratigráficos del área por lo tanto varían considerablemente dependiendo del autor (Moreno-Bedmar *et al.*, 2014), como es el caso de la formación Sierra Madre (fig. 5). Uno de los primeros en trabajar dichos estratos fue Böse (1905) como “Calizas cretácicas con rudistas” (fig. 5). El nombramiento como Formación Sierra Madre fue asentado por Gutiérrez-Gil (1956), en la carretera Tuxtla Gutiérrez a Cañón del Sumidero. Después de autores como Sánchez-Montes de Oca (1973), Meneses-Rocha (1985), Steele (1986) y Waite (1986); es De la Rosa *et al.* (1989) quien basado en Álvarez-Mena (1975) establece el Grupo Sierra Madre, compuesto tres Formaciones: Cantelhá (Albiano), Cintalapa (Cenomanino), y Japabulchil (Turoniano-Santoniano), cuyos rangos de edades fueron establecidas por microfósiles.

Aunque la geología regional cretácica de Chiapas ya era conocida desde el Siglo XIX por la presencia de *Prymnetes longiventer* por Cope (1871). La edad de los yacimientos El Chango y El Espinal se mantuvo imprecisa desde el momento de su descubrimiento y explotación con fines científicos (durante la última década del siglo pasado), debido a los trabajos con edades contradictorias (Albino-Cenomaniano) por parte de Vega *et al.* (2006) y Alvarado-Ortega *et al.* (2009). Sin embargo, en ambas publicaciones no presentaron evidencias sustanciales que sostuvieran sus afirmaciones.

La continuidad en los trabajos en las canteras cretácicas de Chiapas permitió que Moreno-Bedmar *et al.* (2014) reconociera la edad Cenomaniana Temprana de la cantera El Chango por la presencia del amonite *Graysonites*. Por consiguiente, la sección El Chango está incluida en la secuencia de entre 700-1600 m. de espesor de dolomías marinas laminares con esporádicos lentes de pedernal (Moreno-Bedmar *et al.*, 2014; aquí ver fig. 7). Tales estratos son parte de la Formación

Cintalapa del Grupo Sierra Madre, usando el léxico geológico de De la Rosa (1989) (mayores referencias en Moreno-Bedmar *et al.* (2014)).

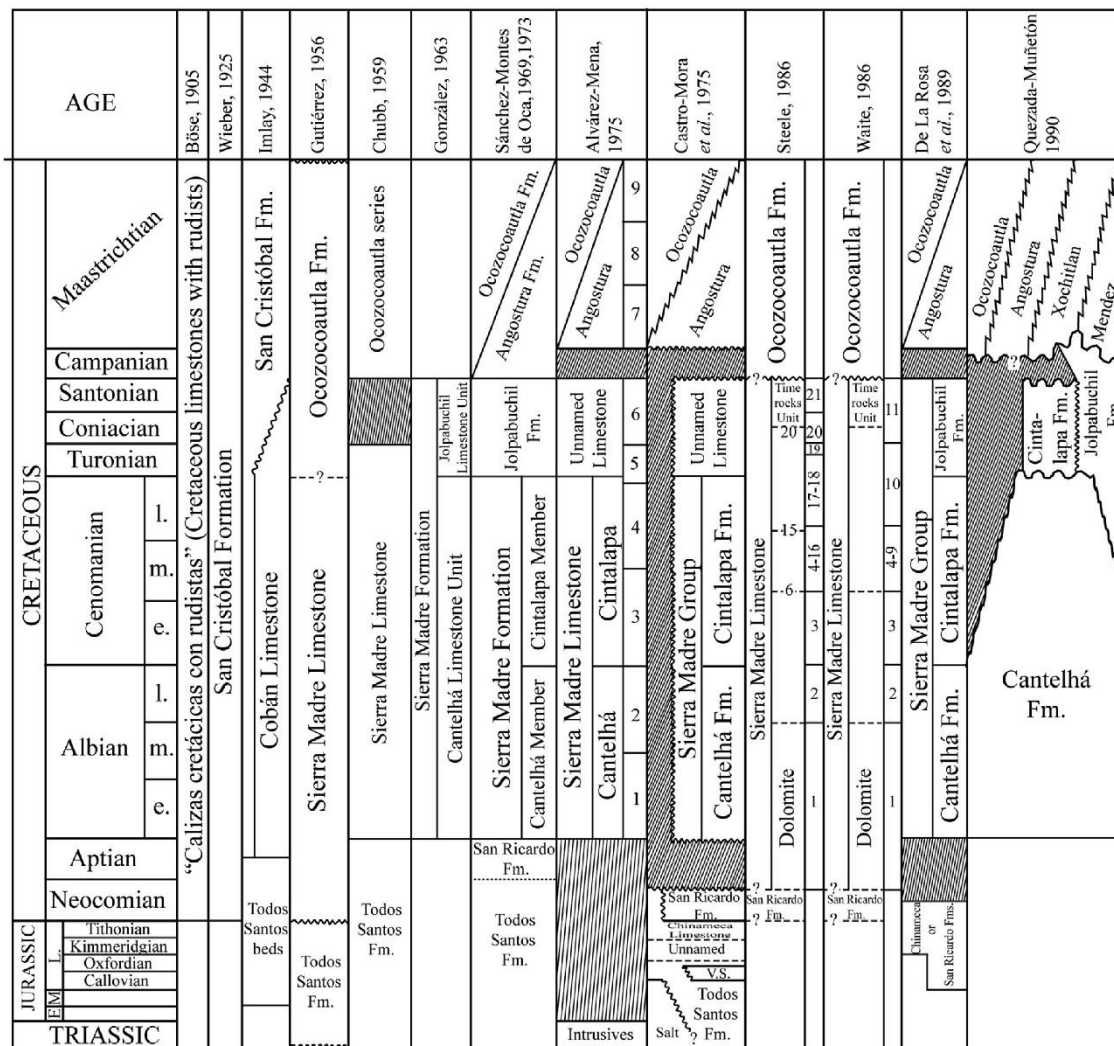


Figura 5. Relaciones del marco estratigráfico y edad de los depósitos del Mesozoico del área de estudio de acuerdo a la literatura. Tomado de Moreno-Bedmar *et al.* (2014).

2.2 Cantera El Chango

Los depósitos de las canteras El Chango y El Espinal han sido explotados por más de medio siglo de forma artesanal, con la finalidad de extraer lajas que son empleadas en la rama de la construcción. En el 2004, el personal del Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera” de la Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural (SEMAHN), realizó el descubrimiento de la cantera El Chango; desde ese momento la cantera fue aprovechada científicamente en colaboración

con investigadores de Instituto Geología de la UNAM. El Chango y El Espinal se ubican geográficamente en el Municipio de Ocozocoautla de Espinosa, al Suroeste de Tuxtla Gutiérrez (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009).

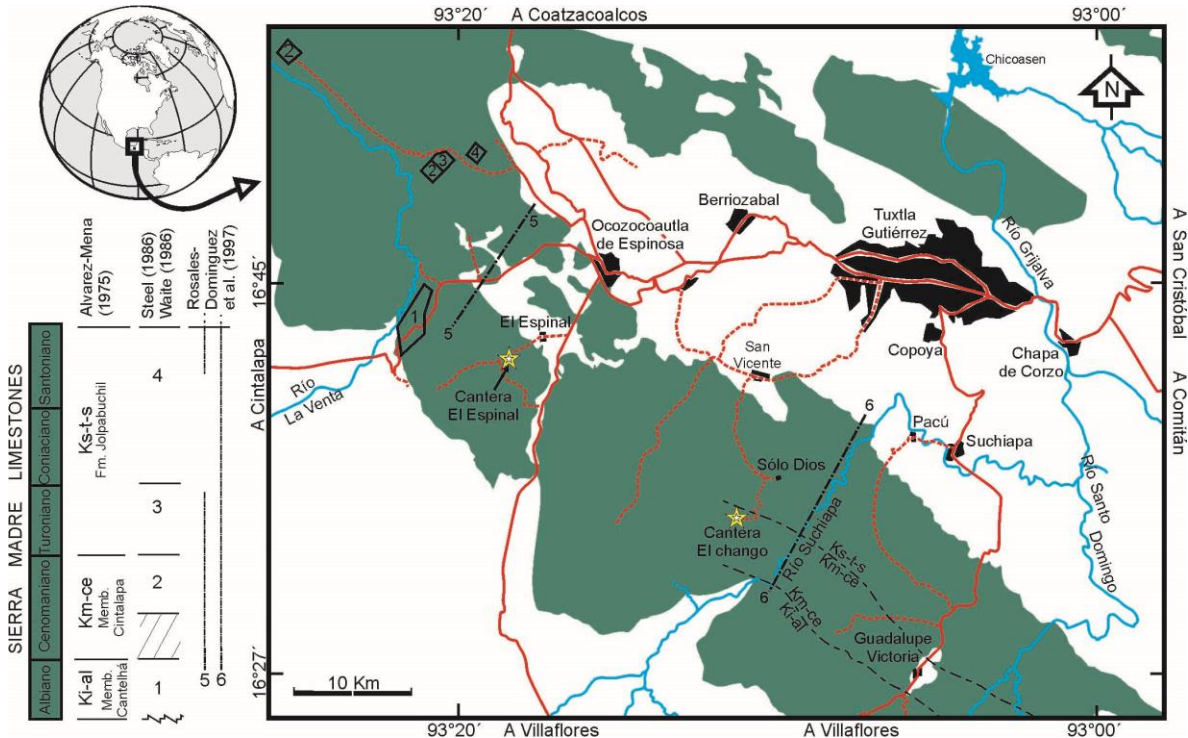


Figura 6. Canteras del Miembro Cintalapa de edad cenomanianas, del Grupo Sierra Madre; con presencia de peces clupeomorfos. La cantera El Chango presenta mayor diversidad de teleósteos, entre ellos es miembro SCL-Chis. Tomado de Alvarado-Ortega y Than-Marchese (2012).

Los estratos de ambas canteras son portadoras de fósiles, en conjunto se estima conforma un paquete de 700-1600 m. de espesor. Donde la sección El Chango presenta 54 m. aproximadamente de espesor; constituido por dolomías marinas laminares color crema, con niveles de pedernal, biomicritas, micritas biógenas y micritas dolomitizadas (De la Rosa *et al.*, 1989; Alvarado-Ortega y Than-Marchese, 2012; Moreno-Bedmar *et al.*, 2014; ver Fig.7).

En estos estratos que han sido colectados sistemáticamente y estudiados recientemente, los ejemplares fósiles han llamado la atención de la comunidad internacional (ver Ovalles-Damian y Alvarado-Ortega, 2002; Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; Alvarado-Ortega y Than-Marchese, 2012; entre otros). Sin embargo, el primer registro de peces fósiles de la región central de Chiapas fue realizada por Cope (1871) quien describe *Prymnetes longiventer*, un ictiodectiforme. La riqueza de lo

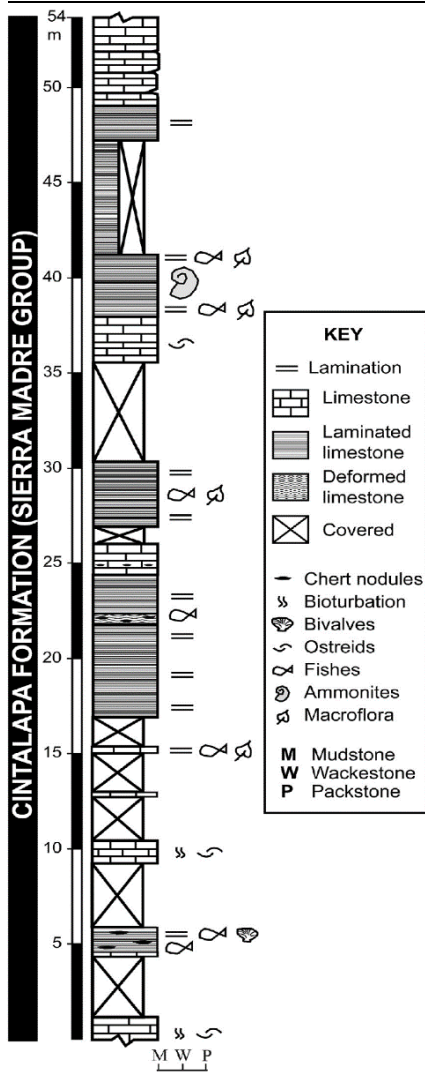
estos afloramientos incluye: cefalópodos (Moreno-Bedmar *et al.*, 2014), crustáceos (Vega *et al.*, 2006; Garassino *et al.*, 2013;), plantas (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012), insectos (Vega *et al.*, 2006) y los más abundantes son peces marinos (e.g. Amaral y Briot., 2012; Alvarado-Ortega y Than-Marchese, 2013; Díaz-Cruz *et al.*, 2016).

El ensamblaje de peces fósiles del Grupo Sierra Madre comprende a Pycnodontiformes, Macrosemiformes, Perciformes, Ichthyodectiformes, Aulopiformes, Beryciformes, Gonorynchiformes, Ostariophysii, Ionoscopiformes y Albuliformes (Than-Marchese y Alvarado-Ortega, en preparación), dentro de los cuales destacan el superorden Clupeomorpha el cual presenta al menos cuatro formas distintas de peces, incluyendo a *T. applegatei* y SCL-Chis (Than-Marchese y Alvarado-Ortega, 2013; Than-Marchese *et al.*, 2015).



Figura 7. Reconstrucción del ambiente de depósito de la cantera El Chango, durante el Cenomaniano de Chiapas. Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell (2012). Autor: Aldo Domínguez Dávila.

La calidad en la preservación los fósiles hace que se considere a estos yacimientos como Fossil- Lagerstätte (Moreno-Bedmar *et al.*, 2014). Vega *et al.*, (2006: fig. 4) sugiere que los depósitos de El Espinal fueron realizados en una



laguna poco profunda o estuario con influencias de agua dulce. En la actualidad, derivado de la continuidad en los trabajos, principalmente en El Chango, Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell (2012), se ha reinterpretado el ambiente de depósito y formación del yacimiento. En la figura 8 se dilucida la hipótesis de una zona cercana a la costa con ambiente de baja energía y profundidad en la región tropical de Mar de Tetis.

Tras una década de trabajos paleontológicos en El Chango y El Espinal, la edad relativa de las secciones se mantenía controversial e imprecisa, puesto que desde los primeros trabajos se ha relacionado entre los pisos Albiano y Cenomaniano de la Grupo Sierra Madre (Moreno-Bedmar *et al.*, 2014, entre otros).

Figura 8. Estratigrafía de la sección de la localidad El Chango. Modificada de Moreno-Bedmar *et al.* (2014).

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo General

Describir y determinar la identidad taxonómica SCL-Chis de la localidad “El Chango” del Cretácico “Medio” de Chiapas y establecer sus relaciones filogenéticas con los demás integrantes fósiles del grupo, ampliando nuestra visión de los patrones evolutivos y la diversidad taxonómica de los Clupeomorpha durante el Cretácico.

3.2 Objetivos Específicos

- Determinar la identidad taxonómica de los ejemplares de SCL-Chis, mediante análisis de caracteres morfológicos y merísticos.
- Establecer las relaciones filogenéticas entre SCL-Chis con los miembros del superorden, sometiendo el material chiapaneco a las hipótesis de Grande (1985) y Murray y Wilson (2013).

4 HIPÓTESIS

Los ejemplares de SCL-Chis proveniente de depósitos del Cretácico “Medio” de Chiapas, presentan caracteres morfológicos distintivos que permiten identificarlo como una especie distinta perteneciente al género *Scombroclupea*.

5 MATERIAL Y MÉTODO

5.1 Material

Se cuenta con ocho ejemplares pertenecientes a SCL-Chis depositados en CP-SEMAHN de la SEMAHN. IHNFG-5297 es el holotipo, en tanto que IHNFG-2990, IHNFG-2992, IHNFG-5298, IHNFG-IHNFG-5325, IHNFG-IHNFG-5326, IHNFG-IHNFG-5327, IHNFG-5328 y IHNFG-2990, son los paratipos (tabla 1 y apéndice 2 fig. 1-9).

Abreviaturas institucionales. IHNFG: Colección de Paleontología, Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”, SEMAHN; SEMAHN: Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural; CPC: Colección Estatal de Paleontología de Coahuila, Museo del Desierto; UNICACH: Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas; UNICACH-MZ: Museo de Zoología, ICBIOL, UNICACH; ICBIOL: Instituto de Ciencias Biológicas de la UNICACH; UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México; MUZ: Colección de Paleontología, Museo de Paleontología de Múzquiz; IGM: Museo María del Carmen Perrilliat M, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Abreviaturas anatómicas y las mediciones. La nomenclatura anatómica, abreviaturas y medidas utilizadas y descritas en el presente de trabajo siguen a Alvarado-Ortega (2014), Alvarado-Ortega *et al.* (2008), Lagler *et al.* (1984), Giersch *et al.* (2011) y Grande (1985).

Material de comparación examinado. Los siguientes especímenes fueron examinados para propósitos comparativos; depositados en las siguientes colecciones: *Ranulfoichthys dorsonudum* Alvarado-Ortega, 2014: espécimen IGM 9034 (holotipo), IGM 9035, IGM 9036, IGM 9038, IGM 9041, IGM 9044, IGM 9046, IGM 9467, IGM 9468, IGM 9042; todos provenientes de la cantera Tlayúa, Puebla, México (apéndice 2, figs. 25-27). *Scombroclupea macrophthalma* (Heckel, 1849): especímenes consultados en línea (<https://science.mnhn.fr/>), MNHN.F.HAK1570, Hujula, Líbano (apéndice 2, figs. 10 y 11); otros especímenes MNHN.F.HAK454, MNHN.F.HAK465D, MNHN.F.HAK1767, MNHN.F.HAK1890, MNHN.F.HAK1998, provenientes de Hakel, Líbano (apéndice 2, figs. 12-18). *Scombroclupea*

occidentalis Giersch, Frey, Stinnesbeck, Ifrim, y Padilla-Gutiérrez, 2011: especímenes MUZ 286, MUZ 302, MUZ 305, MUZ 342, MUZ 345, MUZ 355, MUZ 356, MUZ 480, MUZ 480 B, MUZ 505, MUZ 1030; (apéndice 2, figs. 19-24) de la cantera La Mula (Loma la Mula, en Giersch *et al.*, 2011), Coahuila, México. *Scombroclupea* sp.: especímenes MUZ 1106, de la cantera Palestina, Coahuila, México. El material comparativo reciente consiste en un ejemplar de *Dorosoma anale* Meek, 1904 del UNICACH-MZ (Material docencia).

5.2 Método

5.2.1 Campo

Las canteras cenomanianas de la Formación Cintalapa, incluyendo El Chango, han sido explotadas únicamente de manera artesanal. Los bloques fueron extraídos empleando para ello picos, cinceles, barretas, palas y mazos; estos suelen tener un grosor de 10 cm y de hasta aproximadamente 1 m². Los fósiles de peces se encuentran depositados en los planos de interestratificación cuya superficie es expuesta al momento de separar las lajas, mismas que fueron preparadas en la cantera (cortadas, marcadas con los datos de campo y apropiadamente empaquetadas), posteriormente se trasladaron al Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera” e introducidos en IHNFG, donde fueron catalogados y depositados de manera permanente.

5.2.2 Laboratorio

Los trabajos curatoriales fueron realizados en el Museo de Zoología “José Álvarez del Villar” del ICBiol de la UNICACH. Los cuales estuvieron orientados para la preservación y mejor observación de los caracteres morfológicos aquí descritos, tanto para el material fósil como para el ejemplar de *D. anale*. Para este último se utilizó la técnica de transparentación de Dingerkus y Uhler (1977)

Durante el desarrollo de la presente investigación, los ejemplares de SCL-Chis aquí reportados, fueron sometidos a trabajos curatoriales, que incluyen: limpieza, consolidación y pegado, mismo que se simplifican en la figura 9 y son descritos a continuación.

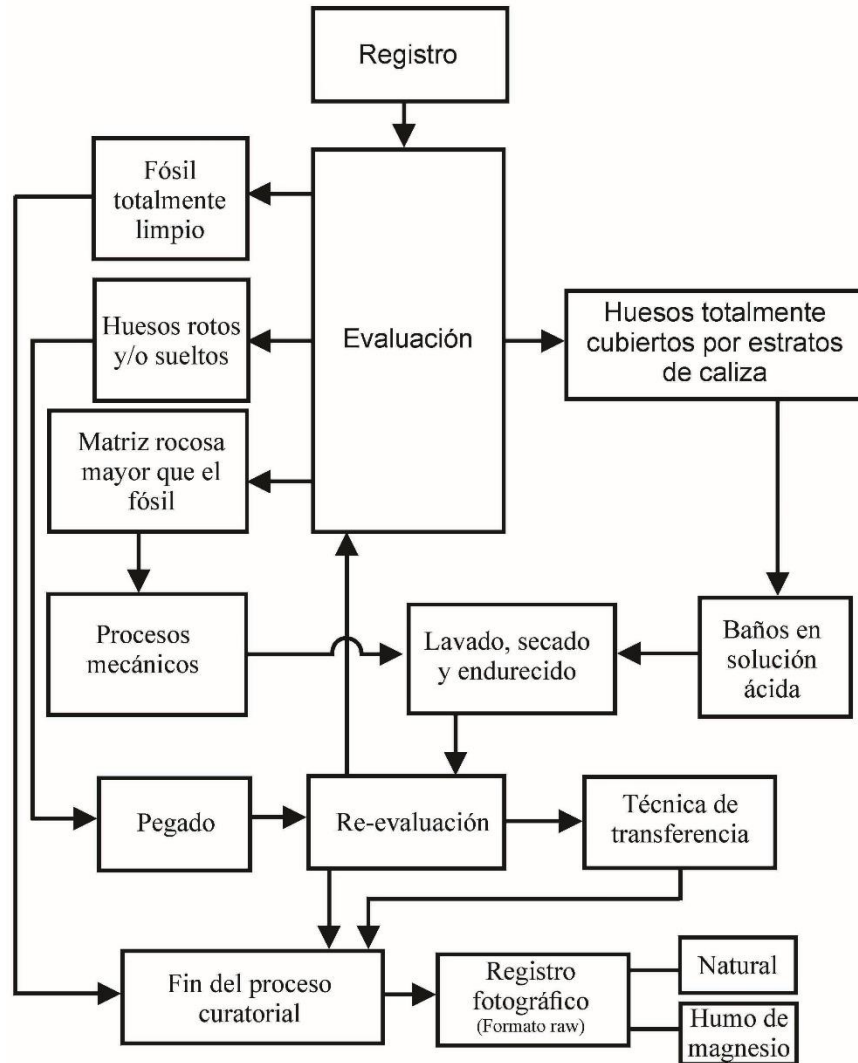


Figura 9. Diagrama de procesos curatoriales empleados en vertebrados fósiles de la cantera El Chango y El Espinal.

5.2.2.1 Limpieza y pegado

Los ejemplares estuvieron sometidos a dos tipos de limpieza basada en Alvarado-Ortega (1998, fig. 8) para la liberación de la matriz rocosa que impida observar las estructuras óseas de los ejemplares. La primera, manual, empleando para ello microscopio estereoscopio Kars Zeiss Stemi DV4, así como puntas y pinceles delgados. En cuanto a la limpieza química se utilizó solución sobre sobresaturada de fosfato de calcio dibásico con ácido acético 5% - 30% en agua corriente. La aplicación de la solución anterior se hizo por medio de pinceles o por la sumersión el ejemplar en tal mezcla entre 5 – 15 minutos. Posteriormente, se

neutralizó con agua corriente, duplicando el tiempo de exposición al ácido (Toombs y Rixon, 1959).

Para el pegado de los ejemplares que así lo requieren se utilizó pegamento a base de cianacrilato (Kola Loka). Partiendo de superficies limpias lo mayormente posible, se aplicó cantidad suficiente del mencionado pegamento y posteriormente se unió y presionó mediante prensas.

5.2.2.2 Consolidación

Para la consolidación se empleó Plexigom al 5% en acetona, el cual permitió la fijación de los restos fosilizados a la matriz. Aplicando por medio de pinceles (número del 0/000), procurando dejar una apariencia natural al ejemplar sin llegar a saturarlo.

5.2.3 Comparación del material

La comparación del material se realizó tanto con ejemplares de especies vivientes como con fósiles. En el primer caso, se empleó el ejemplar de *D. anale* de UNICACH-MZ. Mientras que para los ejemplares fósiles se consultaron materiales de las colecciones CPC IGM, y MUZ.

5.2.4 Fotografías y edición

Estas fueron tomadas con la cámara réflex Sony Alpha 65 con lente macro Sony 30 mm. La distancia entre lente y el ejemplar dependió del tamaño de este último, procurando posicionarlo en el centro de la imagen para evitar distorsión. Para mejor comprensión de las estructuras de los ejemplares, se tomaron dos tipos de fotografías: la primera sin aplicación alguna de algún tipo de químico; y el segundo, con aplicación de humo de magnesio para mayor contraste. Las fotografías fueron tomadas en formato RAW, editado con la paquetería Adobe, tanto en Lightroom 5.7 como en Photoshop CC 2015. Se realizaron ilustraciones para mejorar la comprensión de las estructuras por medio del programa Corel Draw 18.

5.2.5 Análisis filogenéticos

Se emplearon las dos hipótesis filogenéticas más ampliamente aceptadas; Grande (1985) y Murray y Wilson (2013). Inicialmente, se revisaron los caracteres y estados de los mismos para su correcta interpretación. Por lo cual en la propuesta de Grande (1985) se eliminaron dos de los 40 caracteres inicialmente contemplados por el autor, por duplicación; así como, modificación de los estados de uno e incorporación de otro nuevo, para un total de 39 caracteres, (apéndice 1, lista de caracteres 1). Por otro lado, en Murray y Wilson (2013) se modificaron los estados en algunos caracteres con la finalidad de integrar adecuadamente a SCL-Chis y *Scombroclupea* (apéndice 1, lista de caracteres 2). En ambas hipótesis se modificó el grupo externo siguiendo a Patterson y Rosen (1977), en este caso se emplearon a *Allothrissop mesogaster* (Agassiz, 1844) y *Elops hawaiiensis* Regan, 1909.

Las matrices de datos se construyeron en Mesquite 3.10 (Maddison y Maddison 2016) con formato TNT. Los vacíos fueron tratados como "datos perdidos", configurando todos los caracteres desordenados con el mismo peso. Los taxones multiestado se interpretan como incertidumbre. El análisis se realizó con software con TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008), aplicando la búsqueda tradicional (parsimonia); con 1000 repeticiones y bisección y reconexión del cladograma (TBR, por sus siglas en inglés). Todos los árboles recuperados en estos análisis se optimizaron sobre la base de los criterios de transformación parsimoniosa [parsimony accelerated transformation (default) en inglés]. En cada análisis, el árbol de consenso se obtuvo por consenso de mayoría (50% majority rule). El soporte de las ramas resultantes se evaluó mediante un análisis Bootstrap (Felsenstein, 1985) con 100 repeticiones y soporte de Bremer (Bremer, 1988) incluidos en el software de TNT (apéndice I, figs. 1 y 2).

6 RESULTADOS

6.1 Paleontología sistemática

Superorden: Clupeomorpha Greenwood, Rosen, Weitzman, 1966

Orden: Clupeiformes Goodrich, 1909

Suborden: Clupeoidei Bleeker, 1859

Superfamilia: Clupeoidea *sensu* Grande (1985)

Familia: *incertae sedis*

Género: ***Scombroclupea*** Kner, 1863

Especie tipo: *Scombroclupea macrophthalma* (Heckel, 1849)

SCL-Chis sp. nov.

Holotipo. IHNFG-5297, es un ejemplar completo expuesto en cara lateral izquierda, teniendo una longitud total (TL) y longitud estándar (SL) de 111 mm y 90 mm, respectivamente (apéndice 2, fig. 1).

Paratipos. IHNFG-2990 parte y contraparte; el esqueleto preservado casi en partes iguales. IHNFG-2992 conservado en parte y contraparte; un espécimen prácticamente completo y parcialmente cubierto por la matriz, con ausencia de la porción distal del lóbulo ventral de la aleta. IHNFG-5327; cara lateral izquierda, sólo el cráneo hasta la aleta pectoral. IHNFG-5328; cara lateral derecho de posible espécimen completo, pero sólo se limpió y descubierto la porción del cráneo. IHNFG-5298 parte y contraparte; ambas partes de un incompleto y bien preservado espécimen sin la porción anteriodorsal del cráneo, está preservado en su totalidad los cuerpos del suboperculo e infraoperculo hasta la aleta anal. IHNFG-5325 parte and contraparte; espécimen incompleto, en parte sin porción ventral de la zona opercular hasta la aleta pélvica y, en contraparte (impresión) perdida de la aleta anal y caudal. IHNFG-5326 parte and contraparte; en parte estar cercanamente a estar completo, con porción anterior del cráneo descubierto, contraparte con pérdida de

toda la porción anterior hasta la región postocular y la parte distal del lóbulo dorsal (apéndice 2, figs. 2- 7).

Distribución. Todos los especímenes contemplados aquí provienen de estratos dolomíticos marinos del Cenomaniano pertenecientes a la Formación Cintalapa que son expuestos en la cantera El Chango (figs. 6 y 8), municipio de Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, del Sureste de México (Alvarado-Ortega and Than-Marchese, 2012, 2013; Moreno-Bedmar *et al.*, 2014).

Diagnóstico. SCL-Chis es un pez clupeiforme con ornamentaciones en el techo del cráneo en la sección orbital del hueso frontal; parietales en contacto uno al otro; foramen beryciforme presente en ceratohial anterior con alrededor de 11 radios branquiostegos; cuatro poros en el miembro horizontal de preopérculo; 38-42 vértebras preurales; espina neural no fusionada con el cuerpo de las vértebras torácica más anteriores; espina neural bífida no fusionadas entre sí en las vértebras torácicas; aletas dorsal con hasta 18 pterigióforos y hasta 16 radios en aleta dorsal, los primeros dos o tres no están segmentados y ni ramificados (II + 16*); cerca de 14 pterigióforos y hasta 13 radios blandos en la aleta anal, seis pínulas (finlets); parhipural fusionado con cuerpo de la primera vértebra preural; un total de 18 radios en la aleta caudal; primer hipural no fusionada con el primer cuerpo ural; segundo hipural fusionado con el primer cuerpo ural; dos uroneurales y tres epineurales; 9 escudos postpélvicos.

6.2 Descripción

6.2.1 Proporciones generales

La forma general del cuerpo de los especímenes de SCL-Chis se asemeja a las otras especies del género *Scombroclupea* y *Clupea harengus* Linnaeus, 1758. Poseen un alargado cuerpo fusiforme, comprimido lateralmente, con la máxima longitud estándar (SL) de 91 mm (IHNFG-5297). La máxima altura del cuerpo está presente en la sección predorsal y es similar a la de la cabeza. La altura de la cabeza y del pedúnculo son 19-22 % y 6-9 % de la SL, respectivamente. La cabeza es triangular, aproximadamente 1¼ veces más largo que alto. La longitud de la cabeza

(incluyendo la serie opercular) varía entre 24-28 % de la SL. Todas las aletas no pareadas están localizadas en el borde del cuerpo. La aleta dorsal es triangular y relativamente corta, está localizada al inicio al inicio de la mitad posterior del cuerpo, entre 24-28 % de la SL. La aleta anal también es triangular pero más larga que aleta dorsal, cuya base se localiza 70-77 % de la SL. La aleta pélvica está situada por debajo de la mitad posterior de la aleta dorsal con 55-59 % de la SL. La aleta caudal es profundamente furcada (fuertemente profunda); con el lóbulo ventral es más largo el dorsal (ver tabla 1).

6.2.2 Cráneo

En vista lateral, el cráneo es triangular, cerca de 1.25 más largo que alto. Las longitudes de las secciones preorbital, orbital y postorbital del cráneo son similares. Los frontales son aproximadamente triangulares y componen el 80% del techo del cráneo; son estrechos anteriormente y anchos posteriores, anteriormente antes que la sutura posterior con los parietales. La superficie externa del tercio posterior de estos huesos está adornada con crestas poco profundas que se irradian desde la línea media. Los frontales están enteramente suturados entre sí a lo largo de la línea media del cráneo; esta sutura es prácticamente recta a lo largo de la órbita y algo sinuosa posteriormente. El frontal tiene una articulación posterior profunda con el parietal y una pequeña articulación ventroposterior con el pterótico. El conducto sensorial supraorbital se extiende junto a este borde externo de estos huesos; se abre en dos poros situados por encima de la órbita. El foramen temporal, se muestra como una depresión poco profundo justo detrás de su sección de órbita, entre la articulación con el frontal-parietal. En la esquina posterior ventral del parietal se encuentra un pequeño hueco, la fosa pre-epioccipital.

El mesetmoide es un hueso con forma compleja. Se une con los frontales muy por delante de estos, cubriendo la mitad anterior de la cápsula nasal. En vista dorsal, este hueso tiene forma de cinco estrellas; posteriormente tiene dos procesos afilados que son superpuestos por los frontales. Este hueso también tiene dos procesos laterales anchos, inclinados anteroventralmente y extendidos, cuya terminación ventral articulación con el vómer y tiene una faceta articular para la

cabeza palatina. El proceso anterior esta mellado por un par de facetas articulares que se encuentran con el proceso mesetmoideo del maxilar y los procesos ascendentes de la premaxila.



Figura 10. Cráneo SCL-Chis en ejemplar IHNFG-5297 (Holotipo), impregnado con humo de magnesio. Escala 10 mm.

En vista externa, los parietales son en forma de subtriangular, cóncava posterior, convexa anterior y con extremos dorsal y ventral agudo. Los especímenes IHNFG-5297 y IHNFG-5328 muestran que los parietales están en contacto entre sí a lo largo de la línea media del cráneo, separando el frontal del hueso supraoccipital (véase la figura 11). La comisura supratemporal del conducto sensorial pasa a lo largo del borde posterior de los parietales y se abre en algunos poros situados en la parte media de estos huesos. Parece que este conducto sensorial no atraviesa el hueso supraoccipital, que es una pequeña estructura triangular que bordea el área dorsal del occipucio y que lleva una pequeña cresta triangular supraoccipital.

El pterótico está por debajo del frontal y parietal en una posición ventrolateral, cubierto por el hiomandibular y parietal. Sin embargo, en IHNFG-5297, IHNFG-5325 y IHNFG-5328, el hueso pterótico está parcialmente expuesto, sin poder establecer la forma (figs. 10 y 11). Asimismo, es posible ver un pequeño *recessus lateralis*. En

el espécimen tipo, los huesos de la parte posterior del cráneo están expuestos. El epioccipital es escasamente visto detrás de la mitad inferior del parietal. El exoccipital está por encima del epioccipital. Ambos huesos son rectangulares; el último con un borde medio cóncavo. Entre los últimos tres huesos, hay una pequeña fosa preepiótica. No se exponen otros huesos del basicráneo en los especímenes disponibles (fig. 11).



Figura 11. Acercamiento a la región exterior del neurocráneo en SCL-Chis en IHNFG-5297. Abreviaturas: pa, parietal; pto, pterigotico; fr, frontal; d, derecho; i, izquierdo. Escala 5 mm.

La región orbital del parasfenoide es una larga y amplia barra desdentada, plana dorsoventralmente; sin proceso basipterigoideo. El extremo anterior del parasfenoide está firmemente suturado con un par de vómer. Un lateroetmoideo es un hueso sólido desde el borde anterior de la órbita; este hueso se extiende anteroventralmente hasta el parasfenoide. Un pequeño hueso nasal tipo tubo se localiza dentro de la comisura formada entre el borde anterior del lateroetmoideo y el frontal (fig. 10).

6.2.3 Mandíbula superior.

La mandíbula superior consiste en cuatro huesos, dos supramaxillae, el maxilar, y premaxilla. La premaxilla tiene forma de hoz y hueso desdentado; Su cuerpo es largo triangular, cerca de tres veces más largo que alto, y tiene un proceso ascendente anterior corto y redondeado. En este hueso, el borde alveolar es curvo mientras que el borde dorsal es recto con una pequeña muesca posterior (figs. 10 y 12A).

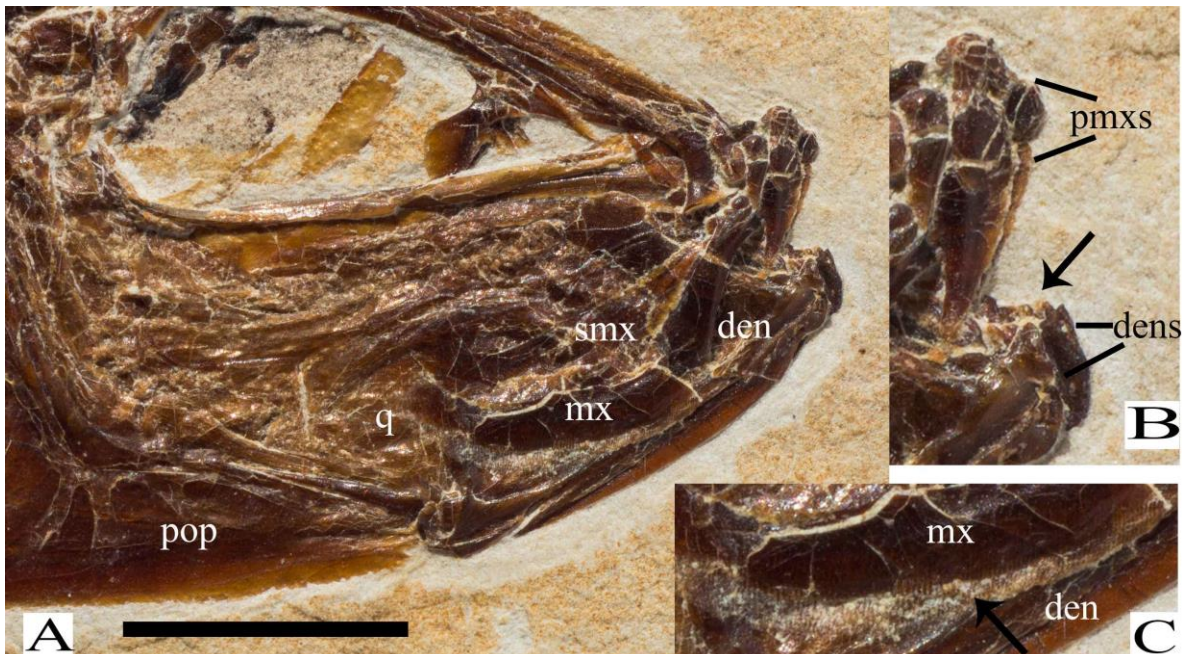


Figura 12. Cráneo y mandíbulas superior e inferior de SCL-Chis en IHNFG-5328. A, sección anterior del cráneo; B, dentario con pequeños dientes cónicos (flecha); C, maxila con pequeños conforma de peine en mitad distal (flecha). Abreviatura: den, dentario; mx, maxila; pmxs, premaxila; pop, preopérculo; q, cuadrado; smx, supramaxila. Escala 5 mm.

El maxilar es un hueso curvo en forma de machete. Esto se puede describir en dos partes, la parte anterior y desdentada, y la parte posterior que lleva los dientes. La parte anterior es la más gruesa, tiene un borde anterior recto y un borde posterior con dos pequeños procesos articulares redondeados situados en la punta y en el centro de esta sección maxilar. La parte posterior del maxilar es laminar, así como uniformemente alta y curvada; lleva una línea de dientes grandes y delgados que se colocan de cerca en la superficie lingual de este hueso, cerca del borde ventral, lo que genera la apariencia de peine en este borde. Existen dos supramaxilares, el óvalo anterior es más pequeño que el posterior en forma de gota,

ambos están situados a lo largo del borde dorsal del maxilar superior. La supramaxila anterior debajo cubre toda la proyección anterior del maxilar posterior. Este último, es ligeramente más grande que el anterior y tiene una proyección anterior grande, por lo menos, de la mitad de este hueso (figs. 10 y 12B-C).

6.2.4 *Mandíbula inferior.*

La mandíbula inferior es de estructura triangular que consta de tres huesos: el dentario, anguloarticular y retroarticular. En esta mandíbula, el borde ventral es algo curvo, la sínfisis es muy superficial, el proceso coronoide es redondeado y alto, y el proceso articular posterior es pequeño y tan superficial como la sínfisis. El dentario tiene forma de V con el vértice dirigido hacia adelante; la gran parte de su extremidad dorsal forma un borde alveolar sinuoso que está inclinado y lleva un solo diente pequeño y fino en su extremo anterior (figs. 10 y 12A).

El anguloarticular es también triangular y representa la mitad posterior de la mandíbula inferior. Su extremo anterior está herméticamente suturado a ambos miembros dentarios. Este hueso forma la superficie externa lateral del proceso postarticular corto y poco profundo y probablemente forma la faceta completamente articular para el cuadrado. Un pequeño hueso retroarticular ocupa la esquina posterior ventral de la mandíbula inferior, por debajo del proceso postarticular (fig. 12A).

5.2.5 *Huesos circumorbitales.*

La órbita está incompletamente rodeada por cinco o seis huesos circumorbitales laminares. Aunque se conservan algunos restos fracturados del antorbital que cubren parte de la región etmoidea; la forma y el tamaño de este hueso no es claro. Tres infraorbitales forman el borde ventral de la órbita; son huesos planos, rectangulares, largos y de bordes redondeados. El infraorbitario 4 está situado detrás de la esquina posterior ventral de la órbita. Por encima del último infraorbital, sólo quedan restos del dermosfenótico. La presencia de un hueso supraorbital en la sección posterodorsal de la órbita no está clara en los especímenes disponibles. El paso del canal infraorbitario en los infraorbitales y

dermosfenótico forma un surco longitudinal cerca de sus bordes orbitales. La mitad anterior del borde dorsal de la órbita está limitada por el frontal. Un par de huesos escleróticos ocupan la órbita; son planos, anchos y semicirculares (fig. 13).

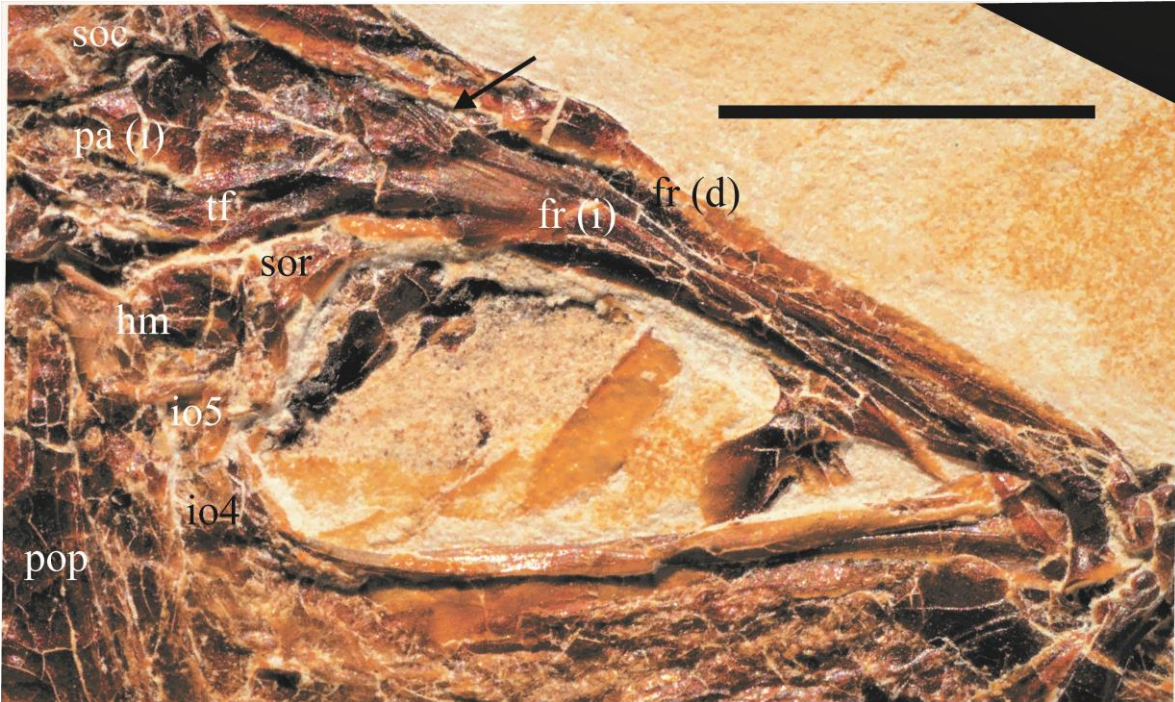


Figura 13. Serie orbital y techo del cráneo de SCL-Chis en IHNFG-5328, la flecha señala la ornamentación estriada del frontal. Abreviaturas: fr, frontal; hm, hiomandibular; io, infraorbital; pa, parietales; pop, preopérculo; soc, supraoccipital; tf, fosa temporal; d, derecho; i, izquierdo. Escala 5 mm.

6.2.6 Serie hiomandibular.

El hiomandibular tiene forma de hacha con un eje anteroventral, estrecho, y levemente curvado y una cabeza ancha con una cabeza articular algo sinuosa. El proceso opercular único y bien desarrollado se localiza al principio del tercio superior de su borde posterior.

El cuadrado muestra la forma triangular típica. Su borde dorsal se encuentra en posición horizontal y su cóndilo articular se inclina hacia adelante. La articulación entre el cuadrado de mandíbula inferior está por debajo del centro de la órbita. El proceso espinoso posterior del cuadrado llega a la altura de la sección principal de este hueso (fig. 14). El simpléctico es largo en forma de cuña, con el extremo

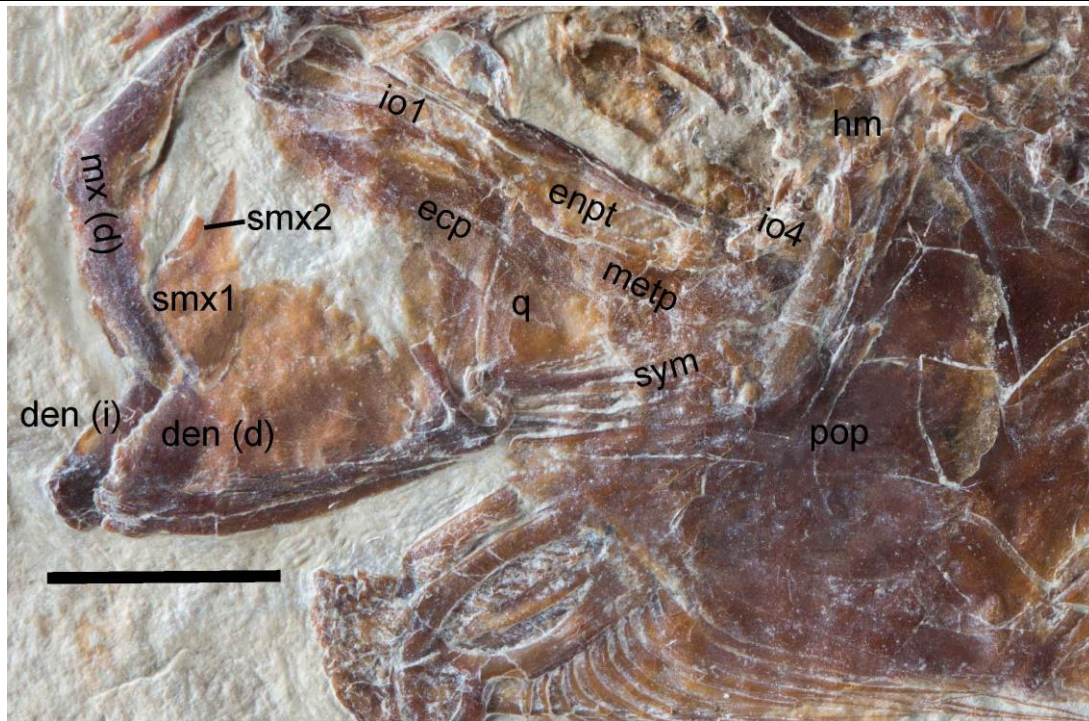


Figura 14. Acercamiento a las series mandibular e hiomandibular de SCL-Chis en holotipo. Abreviaturas: den, dentario; ecp, ectopterigoide; enpt, endopterigoide; hm, hiomandibular; io, infraorbital; metp, metapterigoide; mx, maxila; pop, preopérculo; q, cuadrado; smx, supramaxila; sym, simplectico; d, derecho; i, izquierdo. Escala 10 mm.

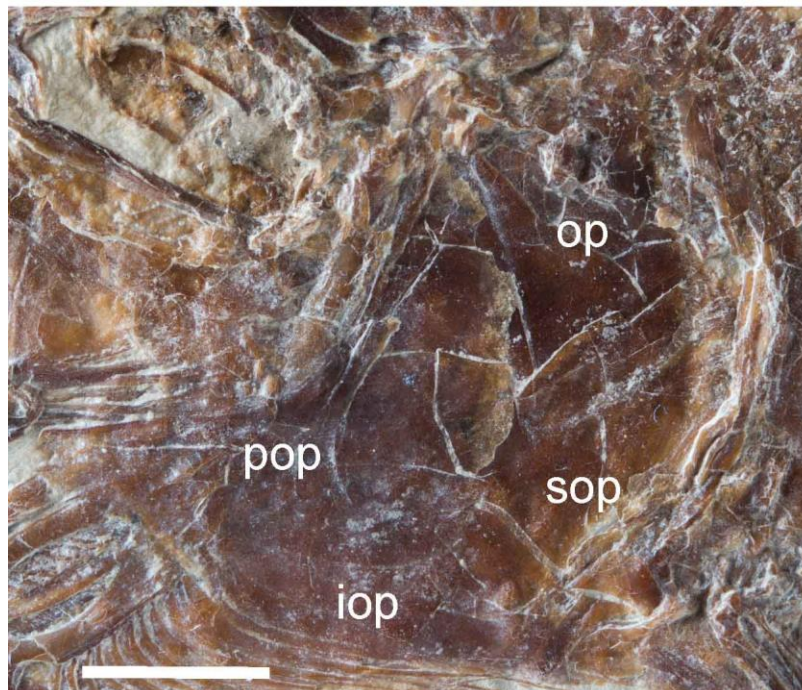


Figura 15. Serie opercular de SCL-Chis en IHNFG-5297. Abreviaturas: iop, infraopérculo; op, opérculo; pop, preopérculo; sop, subopérculo. Escala 5 mm.

posterior ensanchado. Este hueso es un tercio más largo que el proceso posterior del cuadrado.

El metapterigoide es un hueso aproximadamente cuadrangular. El ectopterigoide es liso, estrecho y curvado; se encuentra con el borde anterior del cuadrado y se proyecta hacia adelante por debajo del endopterigoide. El endopterigoide es alargado con un borde dorsal recto que se extiende hacia adelante para alcanzar el extremo anterior de la órbita para encontrarse con el palatino. Ninguno de estos huesos tiene dientes. El palatino es un hueso sólido y alargado que tiene una cabeza anterior pequeña que se articula con el proceso lateral del mesetmoide y con la faceta maxilar palatina.

6.2.7 *Huesos operculares.*

La serie opercular consiste en cuatro huesos laminares, el opérculo, preopérculo, subopérculo e interopérculo. En vista lateral, el opérculo es en forma de riñón, aproximadamente 1.5 veces más alto que largo; en la que la base es ligeramente más larga que su parte superior. El borde anterior del opérculo es prácticamente recto y sus márgenes son suavemente curvados. La superficie externa de este hueso es prácticamente lisa. Las articulaciones del opérculo con el hiomandibular a través de una faceta situada cerca de la parte superior de su borde anterior.

El preopérculo muestra la típica forma de L, las esquinas basal y posterior se expanden notablemente hacia atrás. La altura de la rama vertical del preopérculo es aproximadamente 1.5 veces la longitud de su miembro horizontal. Los bordes anterior y dorsal de los miembros verticales y horizontales, respetablemente, son prácticamente rectos. Entre ambos miembros forman un ángulo obtuso, véase la figura 15. Los otros bordes de este hueso son curvados suavemente. El canal preopercular se extiende cerca del margen interior del preopérculo, donde se abre en cuatro poros en la base de la rama horizontal (ver figura 15).

Finalmente, el subopérculo es un hueso triangular con los bordes redondeados pero el margen dorsal es derecho. Este hueso es tan largo como el borde ventral

del opérculo. Hay un proceso anterior bien desarrollado y afilado en el extremo anterior del borde dorsal de este hueso. Aunque el interopérculo es otro hueso alargado, que por desgracia no está totalmente expuesto en ninguno de los especímenes disponibles; este hueso parece ser algo triangular, tan largo como el miembro horizontal del preopérculo, aguda anteriormente y redondeada posteriormente.

6.2.8 Arco hióideo y rayos branquiostegos.

Los huesos de estas series están parcialmente expuestos en los especímenes disponibles (fig. 16). En vista lateral, el ceratohial anterior es rectangular, aproximadamente dos veces más largo que profundo y perforado para un foramen beryciforme grande y ovalado. Frente a este hueso, los pequeños hipohiales ventral y dorsal se unen firmemente al borde anterior del ceratohial anterior. El ceratohial

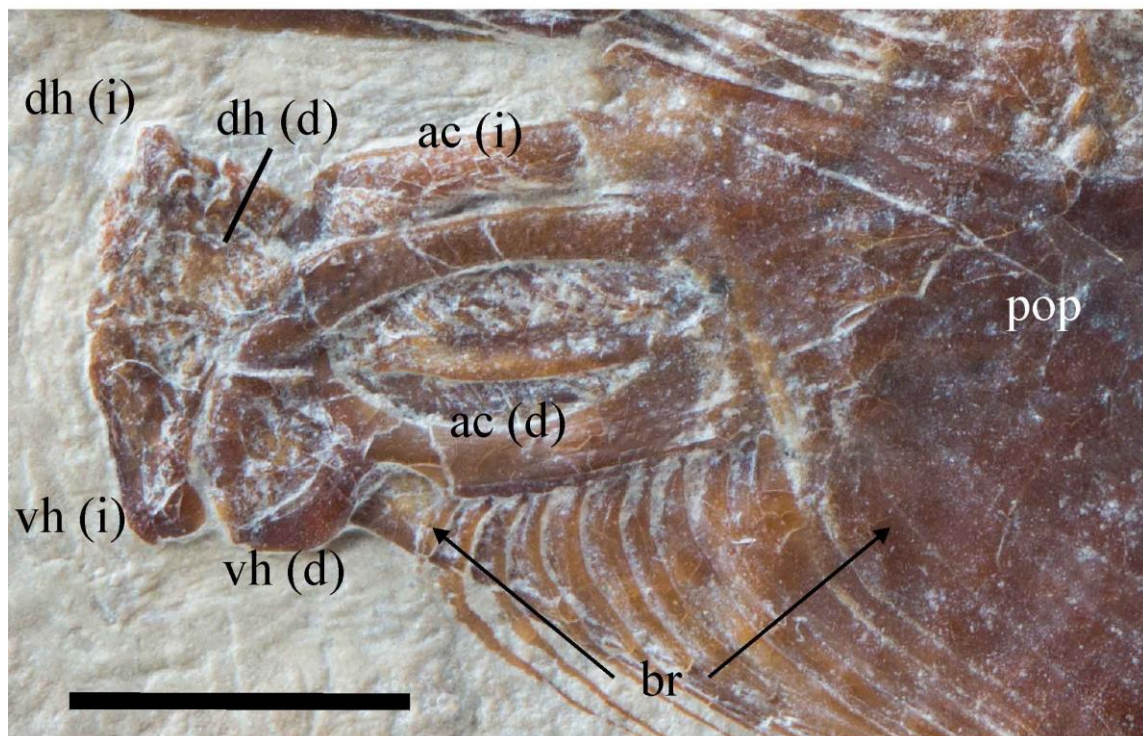


Figura 16. Acercamiento al arco hioideo y radios branquiostegos de SCL-Chis en IHNFG-5297. Abreviaturas: ac, ceratohial anterior; br, radios branquiostegos; dh, hipohial dorsal; pop, preopérculo; vh, hipohial ventral; d, derecho; i, izquierdo. Escala 5 mm.

posterior está sólo parcialmente expuesto, parece ser una estructura triangular sin foramen. Once o doce rayos branquiostegos están unidos a la parte ventral del ceratohial anterior; estas son estructuras planas y curvas de tamaño creciente en el orden anteroposterior. Detrás de éstos, hay dos o tres rayos branquiostegos adicionales. Un urohial alargado con una pequeña cabeza articular anterior es visible a través de los espacios entre de los rayos branquiostegos (fig. 16).

6.2.9 *Esqueleto axial.*

La columna vertebral de SCL-Chis, consiste en 40-44 vértebras, incluyendo 22-24 abdominales y 17-20 vértebras caudales (dos urales) (tabla 1 y 2; apéndice 2, fig. 1-8). Además, hay 17 pares de costillas largas y algo curvadas, la primera de las cuales son tan largas que rodean casi toda la cavidad abdominal, así como largas epineurales y epipleurales, que se asocian con los arcos y espinas a lo largo de los tres cuartos anterior del esqueleto axial.

Los cuerpos vertebrales están perforados por cavidades longitudinales profundas; dos de estas cavidades están presentes en la vista lateral de cada centro. En la mitad anterior del área abdominal, las costillas tienen una pequeña cabeza redondeada que se articula directamente en la parte más ventral de estas cavidades. Contrariamente, en la mitad posterior de la cavidad abdominal, los cuerpos vertebrales llevan fuertes procesos ventrales o parapófisis, articulándose con las respectivas cabezas de costillas. El tamaño de estas parapófisis aumenta en el orden anteroposterior.

Los arcos neurales de la región abdominal no están fusionados con el respectivo cuerpo vertebral. Las mitades de los arcos y espinas neurales en la mayoría de los cuerpos vertebrales no se fusionan entre sí. Aunque es difícil definir si esta condición está presente en toda la región abdominal o sólo en los cuerpos abdominales más anteriores. En la región preural del esqueleto axial; cada cuerpo, y las respectivas mitades de las espinas y los arcos neurales y hemales se fusionan entre sí y forman una estructura única.

Además, en la superficie media lateral por lo menos en doce centros preural, hay un pequeño y redondeado proceso lamina longitudinal (la *lateral laminae sensu*

Giersch *et al.*, 2011). Estas lateral laminae tienden a alcanzar hasta $\frac{3}{4}$ de longitud del centro pleural al centro de esta sección de la columna, mientras que en los extremos anterior y posterior son más pequeñas (fig. 20 y tabla 1 y 2).

La preservación en algunos ejemplares hace difícil observar la columna vertebral. En al menos cinco o siete centros preurales (en IHNFG-5298 tienen 7 vértebras), los arcos neural y hemal se proyectan hacia adelante formando procesos cortos y agudos o prezigapófisis, uno dorsal y uno ventral. En el centro de esta sección del esqueleto axial, estas prezigapófisis se encuentran en el último cuarto a la mitad del centro anterior; delante y detrás de esta sección, las prezigapófisis disminuyen en tamaño y desaparecen (fig. 21).

Los epineurales y epipleurales están asociadas con los cuerpos abdominales y preurales anteriores. La forma y posición de estos huesos varía dependiendo su ubicación dentro de la sección de la columna. En abdomen, ambos huesos son barras simples, delgadas, curvas y largas; cuya longitud incrementa progresivamente posterior. La posición de ambos huesos, en los cuerpos abdominales más anteriores, va desde los arcos neurales y se desplazan progresivamente hacia los bordes dorsal y ventral, respectivamente (fig. 18; apéndice 2, fig. 1-8). Por el contrario, en la región postpelvica de la columna, los epineurales y epipleurales, son planas y muestran un proceso ascendente que se eleva en la parte media de cada una de estas estructuras, proporcionado forma de "Y". El tamaño en ambos huesos cambia durante el desarrollo caudal de la columna, es más grande en el cuerpos vertebrales anteriores que en los posteriores. En tanto a la posición, de los epineurales replica la disposición de los mismos en la porción abdominal, mientras que los epipleurales tienden a recorrer elípticamente; siendo los extremos de esta disposición cercanos a los cuerpos vertebrales, mientras que la central está orientada hacia la porción anterior de la aleta anal. Existe intercalación entre los epipleurales de las secciones abdominal y preurales en la aleta pélvica, así como desaparición de epineurales y epipleurales en los últimos seis centros preurales (fig. 18; apéndice 2, figs. 1-8).

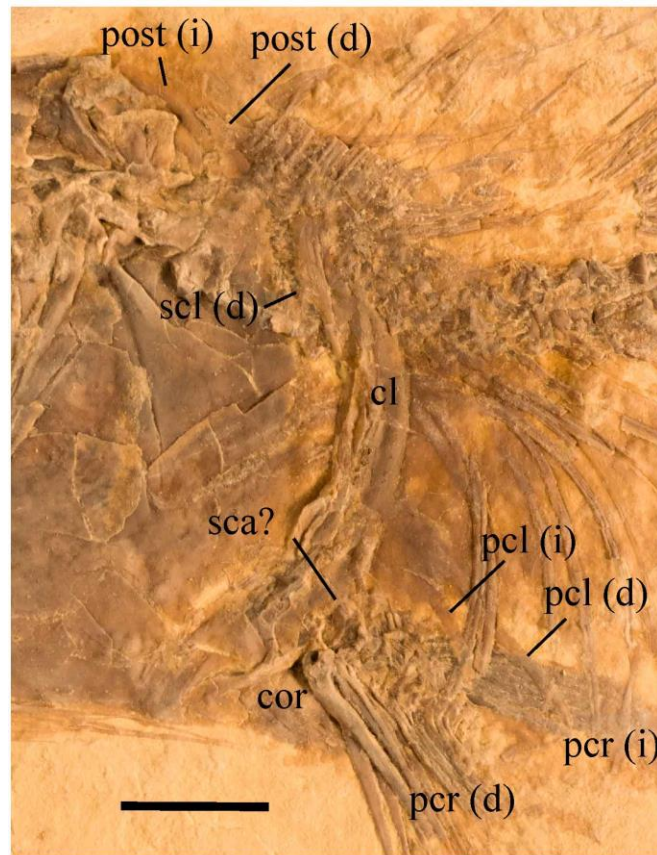


Figura 17. Aleta y cintura pectoral de SCL-Chis en IHNFG-5297. Abreviatura: cor, coracoides; cl, cleitro; pcl, postcleitro; pcr, radios pectorales; post, posttemporal; sca, escapula; d, derecha; i, izquierda. Escala 5 mm.

6.2.10 *Aleta y cintura pectoral.*

En los especímenes disponibles, la aleta pectoral se conserva lateralmente, mostrando su superficie externa lateral. En esta cintura, el cleitro es el hueso más grande; en vista lateral, con forma de una “C” invertida, con una amplia expansión posterior. Por encima de este, hay un supracleitro ovoide y alargado, un hueso posttemporal bifurcado con un proceso anterior corto y un proceso dorsal más largo algo rectangular y curvado, así como un pequeño hueso extraescapular (fig. 17). Un único postcleitro alargado está situado detrás del borde posterior ventral del cleitro; esta estructura en forma de barra plana y es tan larga que se conserva por debajo de las aletas pectorales.

Debajo del cleitro, el coracoide forma una estructura laminar triangular a lo largo de esta cintura. Partes de la escápula están expuestas entre la articulación cleitro y coracoide; sin embargo, no es posible describir este hueso. Por lo menos dos o tres huesos adicionales, con forma de huesos engrosados, articulan con las aletas pectorales; sin embargo, el número total de estos elementos endocondriales es incierto.

La aleta pectoral consiste de 16-17 rayos. El tercio distal de estos rayos está ramificado y segmentado. El primer radio es el más ancho y más largo, su longitud es cercana a seis o siete vertebral abdominal. Debajo de este, los subsecuentes radios pectorales son progresivamente más cortos.

6.2.11 Aleta y cintura pélvica.

Esta aleta está situada justo detrás del punto medio del cuerpo, al 57% de la SL, opuesta a la mitad posterior de la aleta dorsal, y por debajo de los cuerpos vertebrales 18-21. La aleta pélvica es pequeña, triangular y consta de 7 rayos suaves, cuya mitad distal está segmentada y ramificada (ver fig. 18 y tabla 1). Entre éstos, el primer rayo es el más desarrollado, siendo tan largo como tres centros preurales; los otros rayos de aleta pélvica tienden a ser progresivamente más cortos.

Los huesos pélvicos son estructuras triangulares dirigidas hacia adelante, colocadas lado a lado, y de tamaño de hasta tres o cuatro cuerpos vertebrales. No hay detalles adicionales para describir estos huesos porque están cubiertos por escamas en todos los especímenes disponibles.

6.2.12 Aleta dorsal.

Esta aleta es triangular y relativamente corta. La base de la aleta se encuentra por encima entre las vértebras 16-22; empieza cerca del centro del cuerpo, del 47-51% del SL, y su longitud representa del 14-16% del SL (fig. 18 y tabla 1).

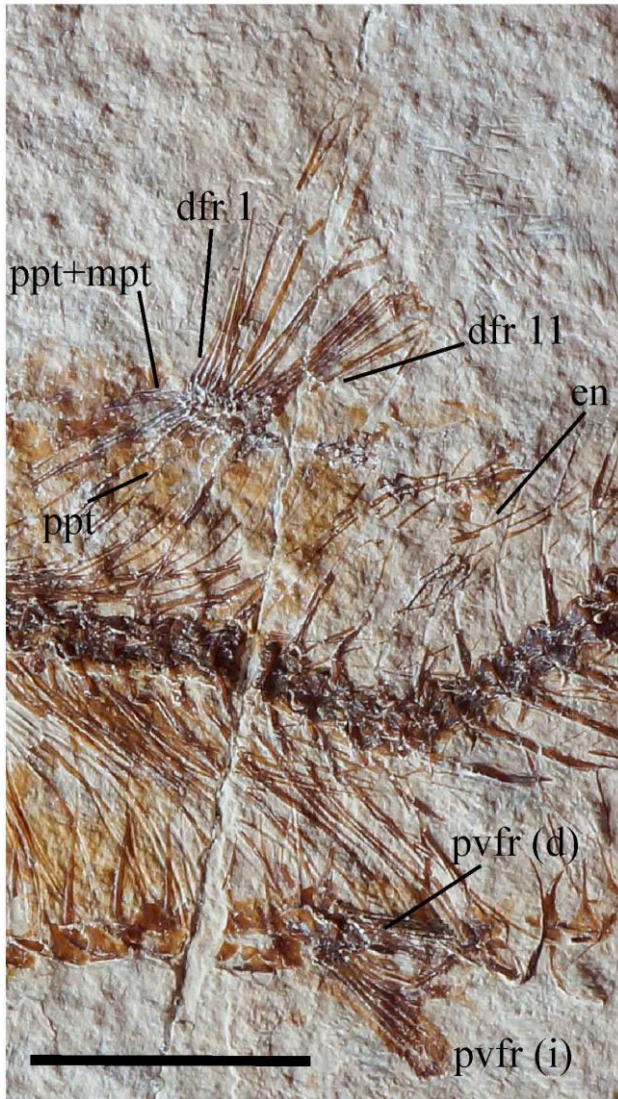


Figura 18. Aleta y cintura pélvica, y aleta dorsal de SCL-Chis en IHNFG-5297. Abreviaturas: dfr, radios aleta dorsal; en, epineurales; mpt, pterigióforo o radial medio; ppt, pterigióforo o radial proximal. Escala 10 mm.

La aleta dorsal consiste de 14-17 rayos suaves. Los dos o tres rayos anteriores parecen no ser segmentados y no ramificados; son los más cortos de la aleta, la longitud de la primera es la mitad de la de la segunda. Detrás, el tercio distal de los rayos restantes es ramificado y segmentado, así mismo del tercero a quinto de estos rayos son los más largos en la aleta; tan largos como seis centros preurales.

SCL-Chis tiene de 15-18 pterigióforos dorsales o radiales que soportan los rayos de la aleta dorsal. Una placa ósea junta al radial proximal, que se extiende anteroventralmente entre la espina neural de las vértebras 12-14, con un proceso espinoso anterior que se encuentra horizontalmente. Aunque el segundo pterigióforo es casi tan largo que el primero, detrás de estos los otros pterigióforos son

progresivamente más cortos. En esta aleta, no es posible describir los radiales mediales y distales que pueden existir entre las cabezas articulares de los radiales proximales o pterigióforos.

6.2.13 Aleta anal.

La aleta anal es triangular y larga representa del 14-18% de SL, y se encuentra debajo de los centros preurales 26-38, muy atrás en el tronco, y detrás de la aleta dorsal (fig. 19 y tabla 2). Esta aleta consiste en hasta 13 rayos suaves que son soportados por 13 a 14 radios anales proximales alargados (pterigióforos). El primer radio de aleta anal es corto, mientras que el segundo y el tercero son los más grandes en la aleta, siendo casi tan largo como dos cuerpos preurales; detrás de estos radios de la aleta anal posterior disminuyen progresivamente. Los primeros tres rayos parecen no ser segmentados y no ramificados, pero los cuartos distales de los radios anales posteriores están intensamente ramificados y segmentados.

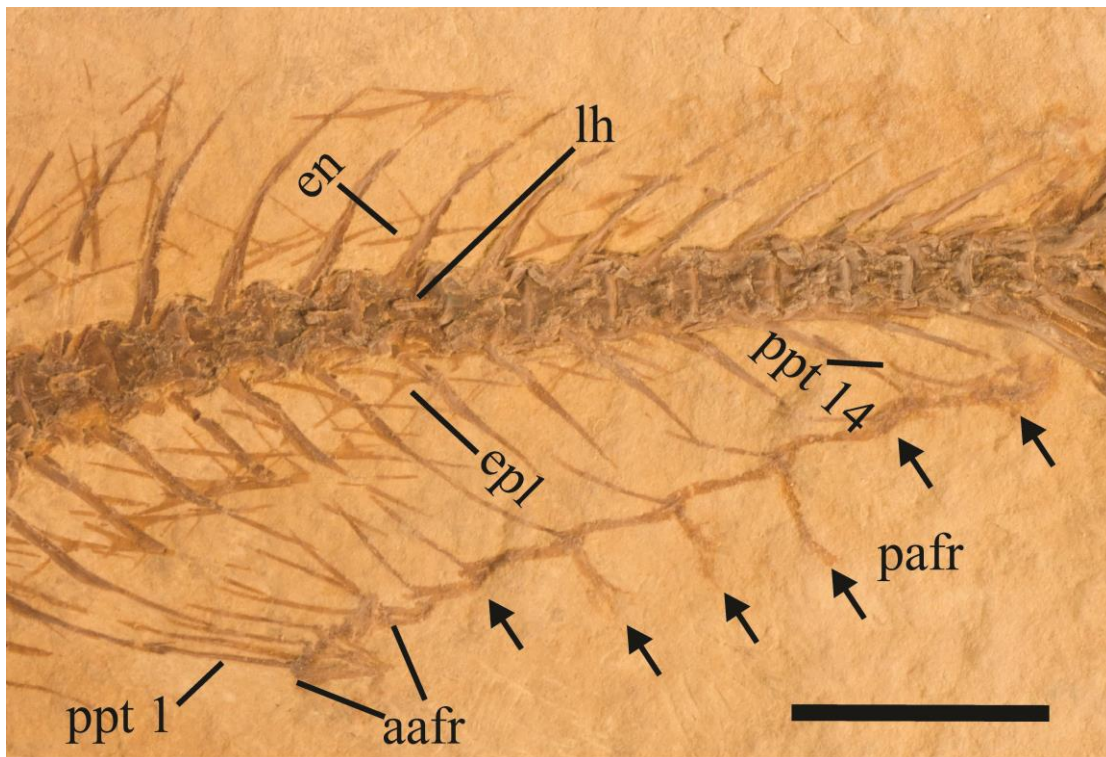


Figura 19. Aleta anal de SCL-Chis en IHNFG-5297. Escala 10 mm. Abreviaturas: aafr, radios anales anteriores; en, epineural; epl, epipleural; lh, lamina horizontal; pafr, radios anales posteriores (pínulas = finlets); ppt, pterigióforo radial próxima. Escala 5 mm.

Aunque de los 6 a 7 radios anteriores de la aleta anal están estrechamente ajustados; detrás de éstos, los últimos 7 radios están separados por grandes lagunas, que corresponden a la presencia de radios anales ampliados (ver figura 19 y tabla 1 y 2). La presencia o forma de radiales anales distales no está clara en los

especímenes disponibles. La distribución de los radiales anales proximales o pterigióforos en el espacio entre las espinas hemales se ordena según la siguiente fórmula en IHNFG-5297: 1_2_2_1_1_2 / 1_1_0_1_1_1_0_1

5.2.14 *Esqueleto caudal.*

La aleta caudal es homocerca y consta de dos lóbulos triangulares profundamente bifurcados, de los cuales, el lóbulo ventral es sólo ligeramente mayor que el dorsal. Esta aleta se apoya con los elementos óseos de los tres últimos cuerpos preurales y ambos urales; las espinas neurales y hemales de estos centros preurales están inclinadas hacia atrás sosteniendo las puntas anteriores de los elementos de la aleta caudal.

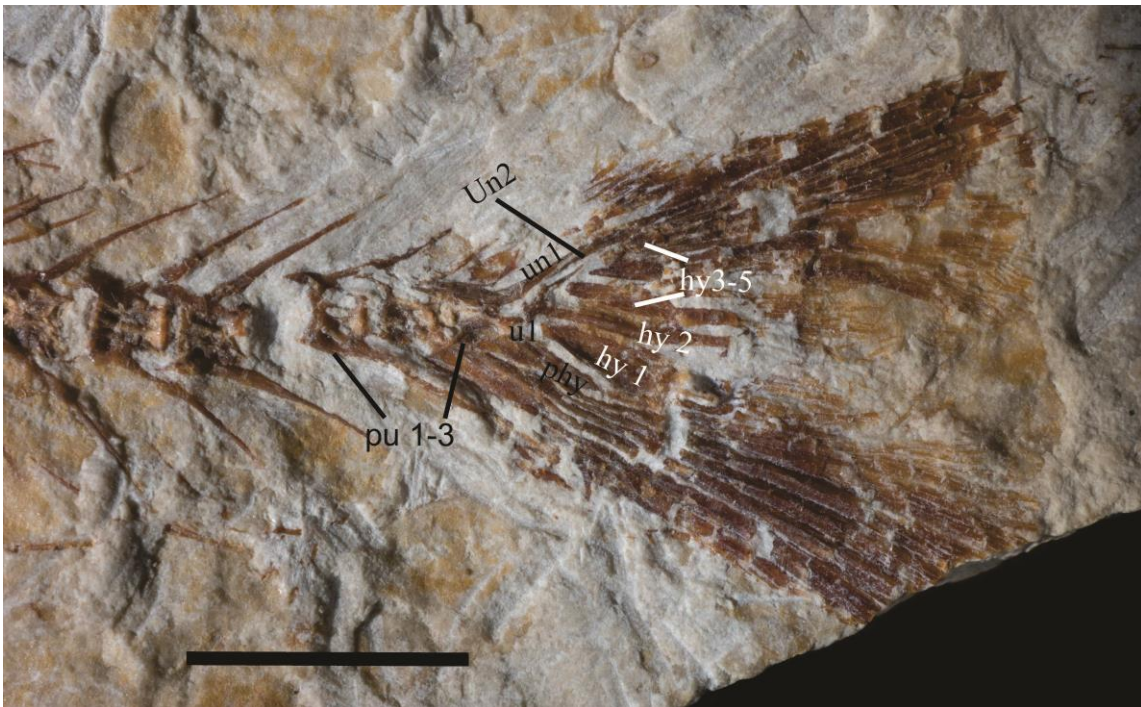


Figura 20. Aleta caudal de SCL-Chis en IHNFG-2992 parte. Abreviatura: hy, hipural; ph, parhipural; pu, preural; u, ural; un, uroneural. Escala 5 mm.

La fórmula de la aleta caudal es 5 + 1 + 9-8 + 1 + 5 (véase IHNFG-5297 en tabla 2). Cada uno de los lóbulos de esta aleta tiene cinco radios procurrentes y dos escudos caudales pequeños (fig. 20; apéndice 2, fig. 1-8). Los radios principales anteriores de la aleta en ambos lóbulos son levemente más anchos que los radios adyacentes; están segmentados, pero no ramificados. Los radios principales restantes son notablemente segmentados y ramificados; sus primeras

segmentaciones están situadas detrás de los bordes posteriores de los hipurales. Los extremos planos proximales de los rayos principales más internos, se extienden interiormente lejos de los rayos adyacentes de la aleta, expandiéndose sobre los hipurales 2 y 3; mostrando algunas ramas pequeñas. En vista lateral, los centros preurales 2 y 3 son similares en forma y tamaño; son aproximadamente 1.3 veces más largas que profundas; sin embargo, detrás de estos el preural 1 y ambos urales son progresivamente más pequeños. En IHNFG-2992 el ural 1 presenta arco neural, que es pequeña y delgado.

Los arcos y espinas neurales y hemales de los primeros cuerpos preural son progresivamente más delgados, inclinados y más cortos. Esta tendencia se rompe en el arco y espina del preural 1 que forman una estructura plana y ancha como flecha situada por debajo de los epurales, así como la espina hemal de la preural 2 que forma una barra larga robusta. La expansión de la espina neural preural 2 es más grande que preural 1, misma con forma de punta de flecha (véase en IHNFG-2992, figura 20 y IHNFG-5326 en apéndice 2, figura 7). El parhipural, que también es una estructura robusta en forma de barra, se funde con cuerpo de preural 1. Hay al menos cinco hipurales, dos de ellos asociados con centro ural 1 y al menos 3 con ural 2; todos ellos con forma de espátula, rectangulares y plano. Al contrario, para el hipural 1 es triangular, mientras el hipural 2 esta fusionado al ural 1. Es notable que los hipurales 2 y 3 están echados horizontalmente, estrechamente el uno al lado del otro, sin ningún espacio o diastema en medio, y el último es ligeramente más profundo que el anterior. El hipural 1 tiene un proceso anterior largo que no parece ser fusionado con el ural 1.

Hay tres epurales con forma de vara. Estos huesos dejan un espacio vacío entre ellos y la espina neural del preural 2. Hay dos uroneurales estrechamente colocados por encima de la última vértebra preural y ambos urales. El uroneural 1 es en forma de boomerang, curvado hacia arriba posterior, y el más robusto en la serie; su extremo proximal se extiende y se bifurca sobre el borde dorsal del centro preural 2. El uroneural 2 es comparativamente un hueso más plano pequeño,

alargado y ovalado que se encuentra detrás de la mitad distal del borde posterior del uroneural 1. No hay evidencia que indique la existencia de urodermales.

6.2.15 Escamas y escudos.

El tronco está cubierto completamente con las escamas cicloide ovoides, 1.5 a 2 veces más alto que largo, cuyas superficies externas se adornan intensamente con *circulli* concéntricos. No hay evidencias de la presencia o de la trayectoria de la línea lateral a lo largo del tronco. La serie abdominal de escudos representa la única serie escudos desarrollados en este pez. Los escudos que forman la serie abdominal están a lo largo del borde ventral del cuerpo, desde la parte posterior de las branquias hasta casi el ano. En cuanto a su posición en relación con la aleta pélvica, hasta 17 de estos escudos son prepélvicos y 9 son postpélvicos (fig. 21).

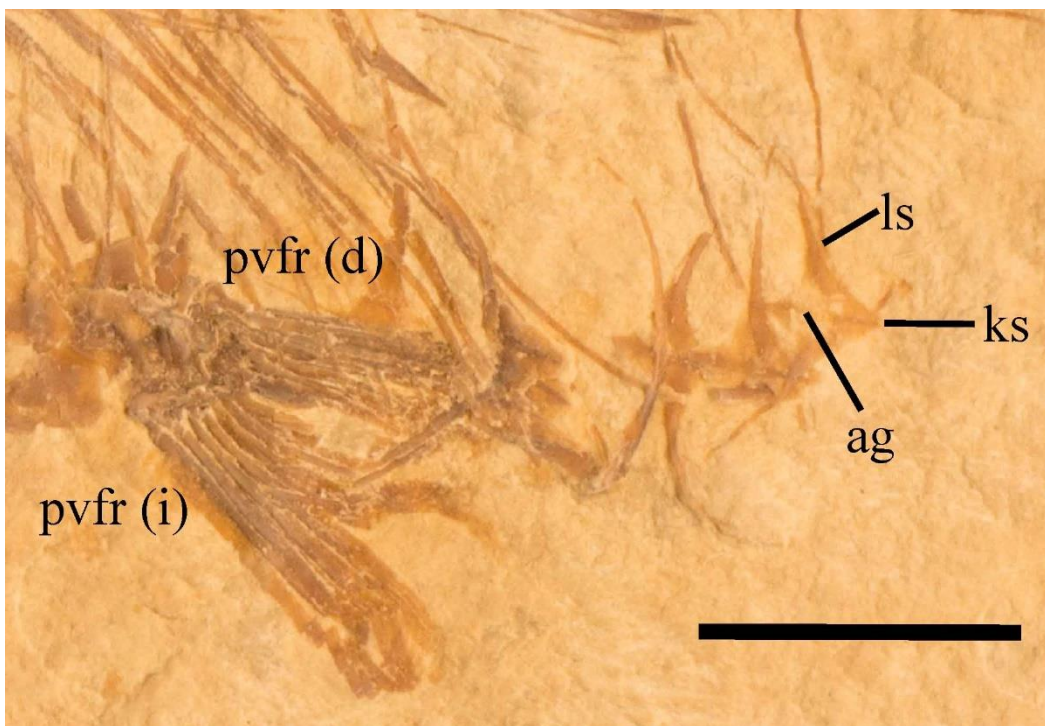


Figura 21. Acercamientos a escudos postpélvicos de SCL-Chis en IHNFG-5297. Abreviaturas: ag, surco articular; ks, quilla medial; ls, proceso ascendente o lateral. Escala 5 mm.

La forma de estos escudos consiste en una estrella de cuatro puntas, que incluye dos miembros longitudinales cortos, gruesos y laminares; y dos miembros verticales altos con una base laminar y un extremo distal espinoso. Los miembros longitudinales de los escudos se superponen entre sí; el miembro longitudinal

posterior del escudo anterior se superpone a la superficie externa del miembro anterior de escudo posterior. Los miembros verticales de estos escudos son tan delgados que no se solapan entre sí, pero son tan altos que se extienden en la mitad ventral de la cavidad abdominal. Las estructuras planas de estas extremidades verticales se refuerzan con una cresta.

6.2.16 Comentarios.

La presencia de los siguientes caracteres sinapomórficos incorporan a SCL-Chis como miembro del Superorden Clupeomorpha: 1) escudos abdominales, del mismo al ano; 2) conexión otofísica; 3) canal comisural sensorial supratemporal; 4) hipural 2 fusionado con el primer centro ural y hipural 1 autógeno; 5) fosa prepiótica. La naturalidad de este clado ha sido demostrada en estudios filogenéticos previos (ver Alvarado-Ortega, 2014: figura 12, caracteres 1, 3, 4, 5, y 14). La presencia de escudos abdominales a lo largo del borde ventral del cuerpo es el rasgo distintivo para los clupeomorfos, por lo cual Arratia (1997) afirmó que la presencia de estos escudos es la única sinapomorfía de los Clupeomorpha (ver Alvarado-Ortega, 2014: figura 12, ch. 1). Sin embargo, algunos taxones como *Ornategulum sardinioides* (un putativo clupeomorfo, según Forey, 1973) y los miembros engraulidos, carecen de este carácter, derivado de esto Arratia, en su filogenia general de los peces teleósteos, extirpa al primer taxón del superorden.

Otro estudio posterior a Grande (1985) encaminado a reconocer las relaciones filogenéticas de Clupeomorpha, es el de Chang y Maisey (2003) que apoyan fuertemente la monofilia de este superorden basado en las siguientes características: 1) comisura supratemporal del canal sensorial que pasa a través de los parietales y supraoccipital; 2) hipural 2 fusionado con centro ural 1 y el hipural 1 autógeno; 3) parhipural fusionado con el centro preural 1; y 4) la fosa pre-epiótica presente (ver Alvarado-Ortega, 2014: figura 12, caracteres 3, 4, 5 y 14). Así mismo, estos caracteres también están presentes en SCL-Chis. Por desgracia, como en muchos peces fósiles de clupeomorfos, el modo de conservación de los especímenes descritos en este trabajo no revela la presencia o ausencia de la

Tabla 1. Merística de los especímenes de SCL-Chis abordados en este trabajo colectados de El Chango, Chiapas, en base a Alvarado-Ortega (2014) y Giersch *et al.* (2011).

Especimen	Longitud total [TL]	Longitud estándar [SL]	Longitud craneal [HL] (%)	Longitud craneal [HH]	Longitud predorsal [PD] (%)	Longitud prepelvica [PV] (%)	Longitud preanal [PA] (%)	Longitud Maxima altura del cuerpo [TD]	Altura del Pedunculo [Ph]	d.v	a.v	v.v
IHNFG-2990	-	93	26 (28)	20 (22)	45 (48)	-	67 (72)	34 (37)	~7	18	27*	21
IHNFG-2992	-	146	35 (24)	28 (19)	75 (51)	86 (59)	102 (70)	33 (23)	9	17	26	-
IHNFG-5297	110	91	24 (26)	20 (22)	43 (47)	52 (57)	70 (77)	24 (26)	8	15	28	19
IHNFG-5298	-	-	-	-	-	-	-	36 (-)	12	16	24	18
IHNFG-5325	-	92	23 (25)	19 (21)	45 (49)	51 (55)	71 (77)	25 (27)	7	17	26	21
IHNFG-5326	~114	95	24 (25)	20 (21)	47 (49)	53 (56)	71 (75)	23 (24)	9	15	26	17
IHNFG-5327	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
IHNFG-5328	-	-	22 (-)	19 (-)	-	-	-	-	-	-	-	-

Especimen	Vertebras total/ abd/ cau	Radios Aleta peltica		Aleta dorsal		Aleta anal		Pinulas		Postp	ful.d/v	
		Radios pectoral (Pr)	Longitud (Pvt) (%)	Pterigiofo ros (D,pt)	Longitud (%)	Pterigiofo ros (A,pf)	Longitud (%)	anales (a,fin)	s.na			
IHNFG-2990	42/22/20	9*	7	15*	16*	-	-	-	7	15*	9*	5+I+9/9+I+5
IHNFG-2992	39/22/17	13*	-	16*	iii*+14*	20 (14)	13(6+7)	8*(6*+2*)	2*	15*	6*	4*+I+9/8+I+5
IHNFG-5297	40/22/18	16*	7	16*	ii+14*	16 (18)	13(6+7)	12 (6+6)	6	12	9	4+I+9/8+I+5
IHNFG-5298	37/21/16	17	6*	18*	ii+14*	18 (-)	14(6+8)	13*(7+6*)	6*	17	9	5+I+9/9+I+5
IHNFG-5325	41*/24*/17	16	8	13+	iii*+15*	~11 (12)	13(6+7)	11*(6*+5?)	5?	14*	9	4*+I9+/8+I+4
IHNFG-5326	39/22/17	16	7	15*	iii+14	13 (14)	13(6+7)	12 (6+6)	6	16	9	5+I+9/9+I+5
IHNFG-5327	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
IHNFG-5328	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Abreviaturas: d.v, número de vertebras por debajo del origen de la aleta dorsal; a.v, número de vertebras por encima del origen de la aleta anal; v.v, número de vertebras por encima del origen de la aleta pélvica; cv, número de vértebras caudales preurales, ful.d / v, número de radios caudales precurrentes dorsales y ventrales; prep, número de escudos prepelvicos, postp, número de escudos postpelvicos; abd, abdominal; cau, caudal; s.na, supraneurales.

Tabla 2. Comparación entre especies de *Scombroclupea* y SCL-Chis usando los parámetros previamente establecidos por Giersch *et al.* (2011).

	<i>S. macrophthalma</i>	<i>S. diminuta</i>	<i>S. occidentalis</i>	SCL-Chis
Número de vertebras	39 - 40	39 - 40	35 - 36	39 - 42
Número de pínulas anales	6	2 - 6	5	7
Número de escudos pospelvicos	7 - 10	10 - 11	6 - 7	8 - 9
Radio de costillas pleurales/vert. preurales	0.58	0.59	0.56	0.60
Margen posterior de aleta caudal	Recta	Recta	Lobular	Lobular
Espina neural de pu2	Ensanchada distalmente	Forma de aguja	Ensanchada distalmente	Ensanchada distalmente
Máxima extensión lateral de la lámina horizontal	Alcanza 3/4 del diámetro vertebral	Desconocida	Igual al diámetro vertebral	Alcanza 3/4 del diámetro vertebral

conexión otofísica en esta nueva especie (ver Alvarado-Ortega, 2014: figura 12, ch. 6).

Según Grande (1985), hay cuatro caracteres que permiten separar claramente el orden Clupeiformes de Ellimmichthyiformes (caracteres 7, 9, 10 y 11). Por un lado, los elimictiformes tienen una serie predorsal de escudos con alas laterales bien desarrolladas y una quilla mediana mientras que en clupeiformes, cuando están presentes, estos escudos muestran formas diferentes y no tienen alas laterales (ver Grande, 1982a). Por otro lado, en los clupeiformes presentan la pérdida del foramen beryciforme en el ceratohial anterior, los *recessus lateralis*, y la condición lateroparietal (los parietales están completamente separados entre sí por el supraoccipital); en contraste, todos los ellimmichthyiformes tienen foramen beryciforme; carecen de *recessus lateralis*; y muestran la condición parietal media (los parietales se suturan entre sí a lo largo de la línea media del cráneo). SCL-Chis es enigmático porque este pez muestra una combinación peculiar de estos caracteres: no tiene escudos predorsales y muestra *recessus lateralis*; la condición parietal media; y su ceratohial anterior es perforado por un gran agujero beryciforme (Figuras 10, 13 y 16).

Grande (1982a, 1985) consideró que la presencia de una serie predorsal de escudos es una condición desarrollada independientemente por *ellimmichthyiformes* y otros diferentes grupos de *clupeiformes*; por lo tanto, la falta de estos escudos en SCL-Chis impide que se coloque con certeza como un *clupeiforme* o *ellimmichthyiforme*. La presencia del foramen *beryciforme* y la condición parietal media se han descubierto como caracteres primitivos (= plesiomorfías), ampliamente distribuidos en teleósteos basales (Arratia, 1997; Patterson y Rosen, 1977; entre otros); por lo tanto, la presencia de estos caracteres en SCL-Chis no apoyan su inclusión en ninguna de los ordenes *clupeomorpha*. Por consiguiente, el único carácter que apoya la inclusión de SCL-Chis como miembro del orden *Clupeiformes* es la presencia del *recessus lateralis*, un espacio intercranial en la región óptica del cráneo en el cual los canales sensoriales supraorbitales, infraorbitales, preopercular y temporales convergen y se abren, lo que hasta ahora no se ha observado en ningún pez no *clupeiforme* (Grande, 1985).

En general, se ha aceptado que el orden *clupeiformes* incluye dos grupos, el suborden bigénero *Denticipitoidei* y el multitudinario suborden *Clupeoidei* (Grande, 1985; Nelson, 2006; entre otros). En los últimos años, las interrelaciones de los *clupeiformes* han sido exploradas a partir de datos moleculares; sin embargo, en los resultados hasta ahora obtenidos la posición del suborden *Denticipitoidei* es algo problemática. Por un lado, Li y Ortí (2007) sugirieron que *Denticeps clupeoides* Clausen, 1959, el único representante vivo de *Denticipitoidei*, sorprendentemente no pertenece al orden *Clupeiformes* por estar anidado entre los *ostariofisidos*. Por otra parte, Lavoué *et al.* (2013; 2014) obtienen una hipótesis en la que *Denticeps* se confirma como el grupo hermano de la *Clupeoidei*.

Denticeps y su cercano pariente fósil *Paleodenticeps tanganyika* Greenwood, 1960, forman el grupo el suborden *Denticipitoidei*; que se caracteriza por la presencia de odontodes que cubren los huesos dérmicos de la cabeza y uno sólo uroneural en el esqueleto caudal (Greenwood, 1968; Grande, 1985). SCL-Chis claramente difiere de los miembros de este suborden porque carece de odontodes en la cabeza y tiene tres uroneurales en el esqueleto caudal.

Los miembros del suborden Clupeoidei comparten la fusión de uroneural 1 y centro preural 1, centro ural 1 reducido (en comparación con preural 1), pérdida de la línea lateral, y parhipural separado del preural 1 (Grande, 1982; 1985, caracteres 14-17). Aunque débilmente, SCL-Chis puede ser considerado como un nuevo miembro de este suborden porque esto sólo muestra uno de estos cuatro caracteres, la ausencia de línea lateral.

Las relaciones de *Scombroclupea* entre los clupeoideos han sido poco conocidas; por lo tanto, este género se ha considerado sin controversia como un taxón con afinidad incierta a nivel familiar. En el último diagnóstico publicado de este género, Giersch *et al.* (2011, página S74) incluía una lista de seis caracteres; 1) dos supramaxilares; 2) dentición en forma de peine en la mitad caudal del maxilar superior; 3) falta de escudos dorsales; 4) vértebras caudales anteriores con láminas horizontales; 5) epineural plano y epipleural en la región caudal; 6) aleta anal dividida posteriormente en serie de aletas anal. El reconocimiento de SCL-Chis como un nuevo miembro de este género es fuertemente apoyado porque muestra todos estos caracteres (figs. 10-24; apéndice 1, figs. 1 y 2).

Antes de este trabajo, tres especies nominales que constituyen el género *Scombroclupea*, provenientes de depósitos marinos de edad Cenomaniana. Estas son, especie tipo *S. macrophthalma* (Heckel 1849), de las localidades de Croacia, Eslovenia y Líbano (Kner, 1863, Woodward, 1901, 1942, Forey *et al.*, 2003); *S. diminuta* Forey, Yi, Patterson y Davis, 2003, de Namoura, Líbano; y *S. occidentalis* Giersch, Frey, Stinnesbeck, Ifrim y Padilla-Gutiérrez. 2011, recientemente descubierta en "Loma la Mula", Coahuila, norte de México [= La Mula, cuya edad ha sido referida como Turoniana por otros autores (por ejemplo, Blanco-Piñón y Alvarado-Ortega, 2005, Alvarado-Ortega y Porrás-Múzquiz, 2012)]. SCL-Chis también difiere de estas otras especies en el número de rayos que forman sus aletas (ver comparaciones en tablas 1 y 2).

Algunos de los caracteres de SCL-Chis merecen una atención especial. En primer lugar, es notable que los clupeoideos vivos de la tribu Ehiravini (Grande, 1985, p.280) muestran una larga aleta anal con algunos radios anales aislados

(finlets) en su mitad posterior que están asociados con radiales modificados (radiales, según Grande, 1985); sin embargo, en los ehiravinidos se fusionan los radiales medio y proximal para formar un largo pterigioforo de soporte; mientras que en las especies de *Scombroclupea*, incluyendo SCL-Chis, los radiales mediales no están fusionados. En segundo lugar, la ocurrencia del foramen beryciforme en el ceratohial anterior, descrito aquí en SCL-Chis, también está presente en otras especies de *Scombroclupea* y puede ser un carácter invariable del género. Dicho rasgo está presente en los ejemplares estudiados aquí de *S. occidentalis* [MUZ 480 (apéndice 2, figs. 19 y 20)] y *S. macrophthalma* [En Woodward (1901) lámina IV, fig. 1 (aquí en el texto figura 3); MNHN.F.HAK465D, MNHN.F.HAK-1767, MNHN.F.HAK-1252, MNHN.F.HAK-1890, MNHN.F.HAK-454 (apéndice 2, figs. 10-15)], pero su presencia o ausencia en *S. diminuta* aún necesita ser confirmada.

Finalmente, la presencia de la condición parietal media aquí descrita en SCL-Chis es doblemente peculiar. Esta es la primera vez que se documenta en un pez clupeiforme y esto puede representar un paso intermedio desde la condición parietal media de otros clupeomorfos antiguos a la condición latero-parietal observada en otros clupeiformes. En la condición parietal media conocida previamente (por ejemplo, en *Ranulfoichthys* y Ellimmichthyiformes), los parietales son rectangulares y se encuentran entre sí a lo largo de sus bordes longitudinales medios. En contraste, en las condiciones latero-parietales (por ejemplo, *Denticeps* y otros Clupeiformes), estos huesos se reducen en tamaño, en forma de subtriangular y separados entre sí debido a que los frontales son tan ampliados hacia atrás que encuentran el hueso supraoccipital a lo largo de la línea media del cráneo. La condición parietal media encontrada en SCL-Chis combina estas características, sus parietales son pequeños y con forma de subtriangular, y mantienen la sutura entre sí a lo largo de su borde medio reducido (fig. 11).

6.3 Análisis filogenéticos.

Las interrelaciones de SCL-Chis con Clupeomorpha se apoyan en el resultado de dos hipótesis filogenéticas, aquí analizadas. Mismas que fueron publicadas por Grande (1985) y Murray y Wilson (2013). Las matrices de datos

utilizadas para este fin se basan en los mismos autores, ver en el apéndice 1. Por un lado, Grande nunca hizo una matriz de datos, porque observó e hizo un acercamiento filogenético hecho a mano. Sin embargo, obtuvimos la matriz extraída de las descripciones de cada carácter de su obra. Al contrario, Murray y Wilson (2013) se basan en trabajos anteriores de Alvarado-Ortega *et al.* (2008) y Zaragüeta-Bagils (2004), por lo que construyeron una matriz de datos misma que aquí se retoma. En ambas hipótesis, actualizamos caracteres y taxones (incluyendo un nuevo grupo externo *Allothrissops mesogaster* y *Elops hawaiiensis*, e incluyendo al género *Scombroclupea* y SCL-Chis) basado en otros documentos, como, Giersch *et al.* (2011) y Vernygora y Murray (2015).

El objetivo de usar ambas hipótesis es usarlas como marcos para apoyar el reconocimiento de los ejemplares chiapanecos de *Scombroclupea* como un nuevo miembro del género (ver figuras 23 y 24; apéndice 1, figuras 1 y 2).

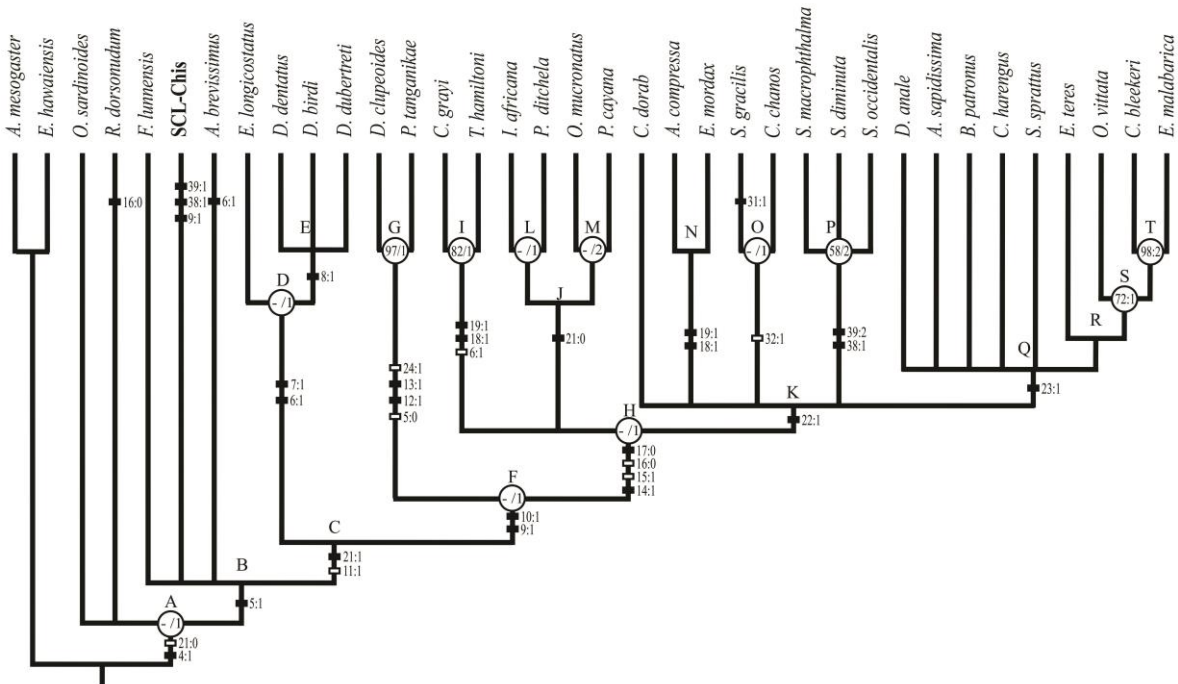


Figura 22. Cladograma de la filogenia resultante de los clupeomorfos basado en Grande (1985).

6.3.1 *Análisis filogenético basado en Grande (1985).*

En su estudio, Grande (1985) utilizó 40 caracteres extraídos de 155 especies vivientes y fósiles. Aquí se respetó en la medida de lo posible la estructura y formato de los caracteres, tratando la perspectiva de él autor, por lo que se utilizaron la mayoría de los caracteres de Grande (1985, 38 caracteres), así como la modificación de uno y la creación de otro nuevo (para más detalles ver apéndice 1 y tabla 2). Puesto que la intención de esta sección del trabajo es conocer la posición filogenética de los especímenes chiapanecos del género dentro de los clupeomorfos, fue elegida la hipótesis de Grande (1985), misma que fue desarrollada para dilucidar las interrelaciones de los Clupeomorpha. Para tal fin, fueron elegidos los siguientes taxones inicialmente utilizadas por el autor: 21 taxones representativos del orden Clupeiformes; 5 Ellimmichthyiformes; y dos *incertae sedis* (*O. sardinioides* y *F. loonensis*, este último por sustitución de *E. arta*). Inicialmente, el autor consideró a *Ericharsis arta*. Sin embargo, posteriores revisiones de Arratia (1997) y Hermus *et al.*, (2004), decretaron que un ejemplar de la serie tipo se consideraría como clupeomorfo y más tarde fue renombrada como *Foreyclupea loonensis* por Vernygora *et al.* (2016). La actualización de los taxones recae en dos taxones, el primero es *F. loonensis* en sustitución de *E. arta*. Por otra parte, pese a que Arratia (1997) considera a *O. sardinioides* fuera de taxones clupeomorfos, los incluimos en nuestro análisis, de mismo modo que Zaragueta-Bagils (2004), como forma de conocer su relación con el clado y así como mantener la idea de Grande.

La topología obtenida fue similar a la presentada por Grande (1985, fig. 1A) con dos divisiones e interrelaciones de los clupeomorfos establecidos por el autor. Se obtuvieron 690 árboles que se utilizaron para construir un árbol de consenso de mayoría, con 83 pasos y $CI = 0.47$ y $RI = 0.76$. El análisis de *bootstrap* de este árbol de consenso demostró que cinco clados están apoyados por valores superiores al 50%. En cuanto al soporte de Bremer, el árbol de consenso muestra 13 clados, de ellos, tres con valores máximos a 2 (ver en el texto la figura 23 y el apéndice 1, figura 1).

En la figura 23 (apéndice 1, fig. 1), el árbol de consenso, podemos reconocer las divisiones nombradas por Grande (1985, fig. 1A) con algunas modificaciones. El Nodo A es una tricotomía con División 1 que comprende una politomía de *Ornategulum sardinoides* + *Ranulfoichthys dorsonudum*, soportado por los caracteres: centro preural y centro ural del mismo tamaño, y menos huesos predorsales; y pérdida de las escamas en línea lateral, respectivamente.

El otro miembro de esta tricotomía es la División 2 (Nodo B), respaldando por la presencia de la fosa pre-epiótica (no observado en Denticipitoidei, *sensu* Greenwood 1960, pero si por Murray y Wilson 2013, como fenestra en apéndice 1, carácter 7 en lista de caracteres 2). Se trata de una politomía con *Armigatus brevissimus* + SCL-Chis + *Foreyclupea loonensis* + Ellimmichthyiformes *sensu* Grande (1985) + Clupeiformes (Dentipitoidei + Clupeoidei). En estos dos últimos clados; Clupeiformes y Ellimmichthyiformes (nodo C), recupera la misma topología que él autor, sin embargo, con sustitución de caracteres de Grande (1985). Aquí es definido ambiguamente por la ausencia del foramen beryciforme y la presencia de diastema en el esqueleto caudal, caracteres 11 y 21, respectivamente (ver apéndice 1, lista de caracteres 1). Por lo que la distribución de los dos caracteres es observable en miembros de ambas Divisiones.

Grande (1985) establece como Ellimmichthyiformes formales, aquí representado por el nodo D, a los taxones *E. longicostatus* y clado *Diplomystus*. Este nodo se basa actualmente en los escudos predorsales y las alas en escudos predorsales. Pero, como ya fue mencionado, algunos miembros de Clupeiformes presentan escudos predorsales, sin embargo, estos carecen de alas como lo argumenta Grande (1982a; 1985). El clado *Diplomystus* comprende al nodo E, presentan como única sinapormorfia las espinas en el borde posterior en los escudos predorsales, que no se encuentran en ningún otro clupeomorfo o no-elimictiforme.

Es reconocible la monofilia del orden Clupeiformes (nodo F), cuya topología es semejante a la presentada por Grande (1985, fig. 1A). Así mismo este todos los miembros del clado están soportados por presencia de *recessus lateralis* y

parietales separados por el supraoccipital (ver figura 23; apéndice 1, figura 1). Incorporándose en este grupo los tres miembros hasta ahora conocidos de *Scombroclupea*. Pese a que *Scombroclupea* y SCL-Chis presentan *recessus lateralis*, sin embargo, la preservación del material dificulta la observación de la condición parietal (lateral o media), hasta el momento únicamente perceptible en el material chiapaneco (IHNFG-5297; IHNFG-5328).

Los clupeiformes son ampliamente conocidos por contener dos subordenes Denticipitoidei y Clupeoidei, corroborándose en este estudio (nodo G). Este comprende al primer Subórden, integrado únicamente por *Denticiceps* y *Paleodenticiceps*, respaldado por ausencia de la fosa pre-epiotica (Grande, 1985), sin embargo, tal afirmación puede ser contraria (Murray y Wilson, 2013). Los odontodes (ornamentaciones óseas en huesos dérmicos craneales) son únicamente conocidas en este grupo dentro de los clupeomorfos, al igual reducir uroneurales a uno. Junto al algunos miembros de los pristigasteroideos, los denticipitoideos no presentan hueco o espacio entre la premaxila y maxila, tal como explica Grande (1985, p. 272, fig. 15).

El suborden Clupeoidei son los más abundantes y diversos de todos los clupeomorfos, a pesar de ello siguen siendo monofiléticos, aquí representadas en el nodo H. Los caracteres que mantienen al grupo son 14, 15, 16 y 17, mismos que coinciden con los establecidos por Grande (1985, fig 1A). Como se puede observar en la tabla 1 del apéndice 1, la fusión del primer uroneural (14) y la separación del parhipural (17), ambos relacionados con el cuerpo preural 1, son caracteres sinapomórficos. Sin embargo, *Etremeus teres* es el único clupeoideo aquí usado que presenta parhipural no fusionado. Las relaciones entre las familias resultan complejas y no resultas, derivado de la diversidad de caracteres de tales grupos como lo menciona en su monografía Grande, resultado tanto en el trabajo de él autor como aquí, se establecen politomías sin resolución.

En esta hipótesis filogenética, fueron sometidas tanto las tres especies conocidas *Scombroclupea*: *S. macrophthalma*, *S. diminuta* y *S. occidentalis*; como la nueva forma de SCL-Chis. En la presente tesis, se retomaron las consideraciones

de la literatura sobre el género (e.g. Giersch *et al.* 2011); modificando un carácter y anexando uno nuevo (ver figura 22; apéndice 1, tabla 1). Destaca que *Scombroclupea* y el material chiapaneco comparten: presencia *recessus lateralis* (carácter 9); porción posterior de aleta anal con modificación única en los radiales (carácter 39); así como, presencia de un proceso laminar medio en las vértebras caudales (carácter 38) (para más detalles revisar apartado de descripción), siendo los últimos dos los caracteres diagnósticos del género.

Otros caracteres, como el techo del cráneo (condición media o lateral de los parietales, aquí carácter 10), por citar un ejemplo; fueron codificados de manera tentativa o como es este caso, desconocida (?). Derivado de la falta de elementos que corroboren la existencia o no del carácter.

Por lo anterior, las tres especies conocidas del género conforman un grupo monofilético dentro de los clupeoideos, tal y como lo indica Grande (1985, p. 280) y Forey *et al.* (2003), entre otros. Caso contrario, SCL-Chis forma una politomía en el nodo B, con *F. loonensis* y *A. brevissimus*, con lo cual en este análisis el género es parafilético.

6.3.2 Análisis filogenético basado en Murray y Wilson (2013).

Murray y Wilson (2013) previamente basados en Zaragueta-Bagils (2004) y Alvarado-Ortega *et al.* (2008) quienes a su vez fueron influenciados por e.g. Grande (1982a, 1985) entre otros. Murray y Wilson (2013) fueron orientados a resolver las interrelaciones genealógicas entre los Ellimmichthyiformes, por consiguiente, usaron al grupo hermano Clupeiformes y *Chanos chanos* como grupo externo. En la presente tesis se utiliza la hipótesis de Murray y Wilson (2013) con algunas modificaciones con la finalidad, por un lado, de observar las verdaderas relaciones entre Ellimmichthyiformes y Clupeiformes bajo la hipótesis que ambos son monofiléticos, y, por otro lado, mantener en igualdad de circunstancias respecto al trabajo de Grande (1985). Para lo cual se incorporó el mismo criterio de Patterson y Rosen (1977) empleado inicialmente por Grande (1985) para establecer el grupo externo, añadiéndose *A. mesogaster* y *E. hawaiiensis* a *C. chanos*.

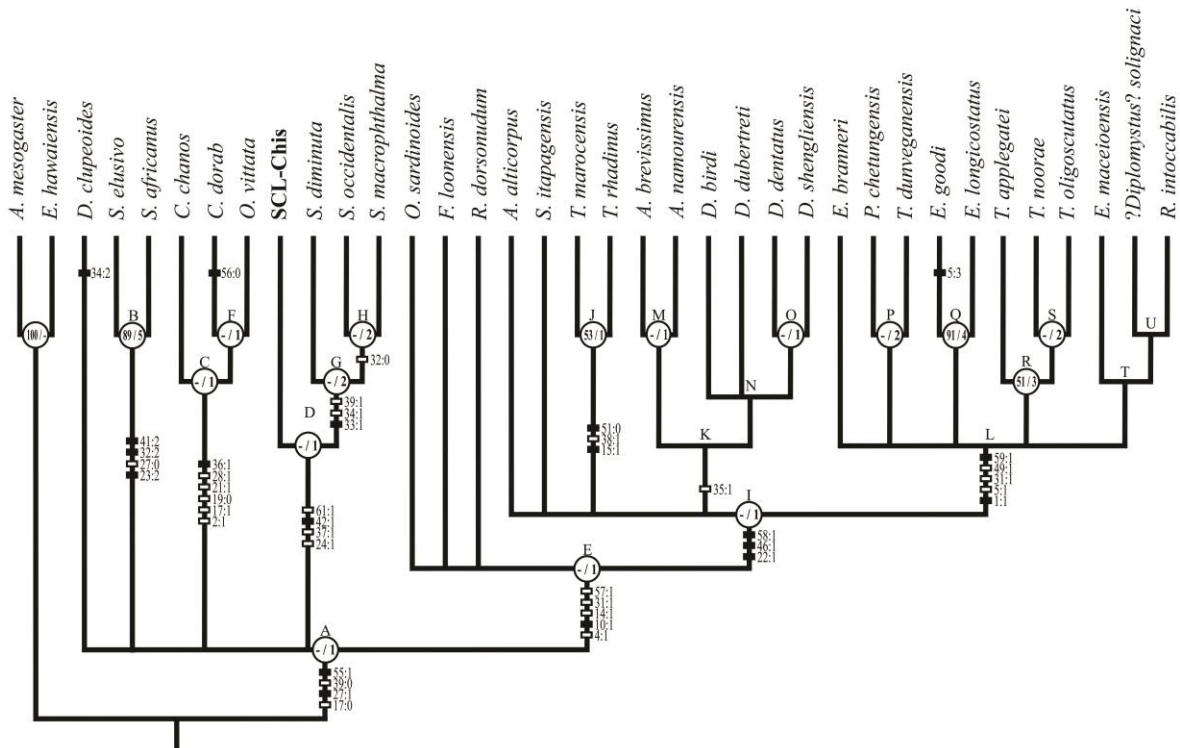


Figura 23. Cladograma de la filogenia de los clupeomorfos basado en Murray y Wilson (2013).

Los taxones aquí empleados fueron obtenidos de Zaragueta-Bagils (2004), Alvarado-Ortega et al. (2008), Murray y Wilson (2013), Vernygora y Murray (2015) y Vernygora et al (2016), suprimiendo taxones siguiendo las reglas Murray y Wilson (2013) (e.g. *Armigatus oligodentatus*, *Horseshoeichthys armigserratus Ezkutuberezi carmense* entre otros). De tal manera que se usaron 33 taxones incluidos *Scombroclupea* y SCL-Chis, con 62 caracteres establecidos por los autores, con ligeras modificaciones para incluir las especies objeto de este estudio.

Se obtuvieron 297 árboles de 256 pasos, con CI = 0.30 y RI = 0.62, indicando alta homoplasia, con un árbol de consenso de mayoría, ver figura 23 (árbol de consenso completo en apéndice 1 figura 2). De tal manera que la topología a primera vista es completamente diferente a la presentada por Murray y Wilson (2013: fig. 7) y Vernygora y Murray (2015: fig. 4), así como entre los anteriores autores. Sin embargo, al observar detenidamente se aprecia que los arboles de ambos trabajos carecen de alto soporte tanto de Bremer como de Bootstrap,

indicando una politomía, por lo que las topologías son equivalentes entre las publicaciones y el presente trabajo.

En este sentido, el resultado del análisis de Bootstrap del árbol de consenso aquí obtenido presenta 4 nodos soportados con valores superiores al 50%. En el caso del soporte de Bremer, el mencionado árbol muestra 15 clados, de ellos; 8 tienen soporte de 1 paso, 4 de 2 pasos y los de 3, 4 y 5 pasos, están representados por un nodo (ver apéndice 1 figura 2).

Los clupeomorfos forman un grupo monofilético en el nodo A, incluyendo a *C. chanos* (taxón con afinidad a Clupeiformes). Soportados por presentar entre 30-40 vertebras (carácter 17); hipural 2 fusionado al centro ural 1 (carácter 27); y escudos ventrales presentes (carácter 55), últimos dos caracteres son sinapomórficos. Al interior del superorden Clupeomorpha existen politomías compuestas por: *Sorbinichthys* + *Scombroclupea* + *D. clupeoides* + Clupeiformes (incluyendo *C. chanos*) + Ellimmichthyiformes. Destacando la separación de *Sorbinichthys* de Ellimmichthyiformes, así como *D. clupeoides* de Clupeiformes.

Sorbinichthys representa el nodo B (*Sorbinichthyidae sensu* Murray y Wilson, 2013), tienen en común, anchura en el proceso dorsal del posttemporal (carácter 23); hipural 2 autógeno (carácter 27); diastema con gran cavidad con hipural 3 cóncavo (carácter 32); y sin epurales (carácter 41), siendo 23, 32 y 41 caracteres únicos del género.

El nodo C aquí conformado por *C. chanos*, *Chirocentrus dorab* y *Odoxothrissa vittata*, considerandos como Clupeiformes, con los siguientes rasgos sustentantes: total de vertebras entre 41–43 (carácter 17); articulación de las costillas con las parapófisis de vertebras abdominales (carácter 19); ausencia de epicentrales (carácter 21); e hipural 1 corto (carácter 28). Teniendo como sinapomorfías: parietales separados por supraoccipital (carácter 2); y fusión de primer uroneural con primer centro ural (carácter 36).

La independencia de *Denticeps clupeoides* de los clupeiformes radica en las diferencias morfológicas, entre ellas destacan: ausencia de supramaxilas (carácter

9); las costillas articulan con grandes huecos en los cuerpos torácicos (carácter 19); terminación proximal de hipural 1 gruesa sin proceso ascendente (carácter 29); terminación distal del hipural 2 ensanchada (carácter 30), entre otros. Por el contrario, la adición de *C. chanos* está basada en los caracteres 2, 28 y 36 por citar algunos (ver en texto figura 23; apéndice 1, tabla 2).

Nodo E corresponde a los Ellimmichthyiformes con ausencia de Sorbinichthyidae. Este grupo monofilético tiene en común las siguientes características: ornamentación en el techo del cráneo (carácter 4); el proceso basiapterigoideo (carácter 10); el foramen beryciforme en ceratohial anterior (carácter 14); el hipural 3 expandido, sin diastema (carácter 31); y los escudos pospelvicos con espina ventral prominente (carácter 57). Al interior del nodo E, existen politomías compuestas por las especies *O. sardinoides*, *F. loonensis*, *R. dorsonudum*, más las familias Armigatidea y Paraclupeide. Las relaciones genealógicas resultantes de las familias difieren de las expresadas por Murray y Wilson (2013).

En esta hipótesis, los miembros de *Scombroclupea* aquí conformados por: *S. macrophthalma*, *S. diminuta*, *S. occidentalis*, así como el material de SCL-Chis (nodo D); representan en este estudio un grupo monofilético, soportado por presentar: entre 14 y 15 radios en aleta anal (carácter 24); expansión laminar del 1er uroneural (carácter 37); epurales ubicados lejos de la espina neurales del pu2 (carácter 42); y escudos abdominales entre 22 y 30 (carácter 61), donde la sinapomorfía recae en el carácter 42. En la tabla 2 del apéndice 1, algunos caracteres que han sido observados en SCL-Chis (e.g. caracteres 2, 4 y 19) necesitan su corroboración en los otros taxones del género. Siguiendo la topología de clado *Scombroclupea* (fig. 23), SCL-Chis es el miembro basal y se diferencia del resto de las especies por presentar: ensanchamiento del hipural 3, sin diastema; tamaño semejante entre de preural 1 y ural 1; tres epurales; y fusión parhipural, soportando que se trata de una nueva especie del género.

7 DISCUSIÓN

7.1 Relaciones filogenéticas en superorden Clupeomorpha.

Las sardinas y afines forman el superorden Clupeomorpha, el cual, durante los Siglos XVIII y XIX, fue considerado como un grupo artificial (“cesto de basura”), como es reconocido por Berg (1940), entre otros. Posteriormente, Greenwood *et al.* (1966), y Grande (1985, p. 252 - 254), basado en seis caracteres, establecen la naturalidad y, por consiguiente, la monofilia de la superorden (Alvarado-Ortega 2014, fig.12).

En la actualidad, siguen vigentes las propuestas filogenéticas de Grande (1985) y, Murray y Wilson (2013), sin embargo, las anteriores hipótesis no son aptas para resolver con suficiencia las relaciones filogenéticas entre los clupeomorfos, ya que están orientadas para solventar preguntas diferentes. En primera instancia, la hipótesis filogenética elaborada por Grande tiene como objetivo reconocer la naturalidad de Clupeomorpha, así como, la monofilia tanto de Ellimmichthyiformes y como Clupeiformes, y las interrelaciones al interior de este último (Grande, 1985; fig. 1A). A partir de la naturalidad de Ellimmichthyiformes reconocidas por Grande (1985), se desprende el trabajo de Murray y Wilson (2013), basando su hipótesis filogenética en las previas de Alvarado-Ortega *et al.* (2008b) y Zaragüeta-Bagils (2004); así mismo modifican y adicionan caracteres, de igual modo con los taxones fósiles incluyendo Gonorynchiformes y Clupeiformes como grupo externo, con la finalidad de establecer la filogenia de los elimictiformes. En este trabajo, las anteriores hipótesis fueron estandarizarlas con la finalidad analizar a los Clupeiformes y Ellimmichthyiformes en igualdad, rescatando los criterios de Paterson y Rosen (1977), retomado por Grande (1985) para el grupo externo.

En la presente tesis, la incorporación de *O. sardinioides* en la propuesta filogenética basada en Grande (1985), establece la monofilia del superorden Clupeomorpha en la fusión del hipural 2 con el primer cuerpo ural e hipural 1 autógeno (carácter 4:1, ver figura 21). A pesar de la remoción de *E. arcta* e inclusión de *F. loonensis* por Arratia (1997) y Vernygora *et al.* (2016), respectivamente; la

topología resultante de esta propuesta, conserva las dos divisiones establecidas por el autor (Grande, 1985; fig. 1A): Por un lado, la “División 1” (carentes de sinapomorfias), compuesta por dos géneros monoespecíficos: *O. sardinoides* y *R. dorsonudum*; la cual previamente era monoespecífica en Grande (1985) por presencia de *E. arcta*. Por otro lado, la División 2 continúa integrada por Clupeiformes, Ellimmichthyiformes y *Armigatus*, a estos se adhieren SCL-Chis y *F. loonensis*; todos soportados por presencia de la fosa pre-epiótica (carácter 2:1). Los únicos que carecen de este rasgo, según Grande (1985) son los Denticipitoidei. Destaca la cercana relación entre *Armigatus* y elimictiformes, por presencia de escudos dorsales (figura 23, carácter 6:1).

En el caso de la propuesta de Murray y Wilson (2013), fueron suprimidos las especies *O. sardinoides*, *E. longicostatus*, *E. carmenae* y *H. armigserratus* por ser considerados taxones problemáticos. Sin embargo, en el presente trabajo, se retomaron los dos primeros taxones por considerarse fundamentales para la interrelación entre los Ellimmichthyiformes.

El soporte de Clupeomorpha en la propuesta de Murray y Wilson (2013) analizada en esta tesis, es coincidente con la sinapomorfia de la propuesta de Grande (1985), al presentar: hipural 2 fusionado al primer cuerpo ural (carácter 27:1), y aunado a ello, la presencia de escudos ventrales (carácter 55:1). Al comparar topologías entre la obtenida aquí y la publicada por Murray y Wilson (2013). En la primera, la inclusión de *A. mesogaster* y *E. hawaiiensis* como grupo externo altera el ordenamiento y afinidad entre los clupeomorfos, observándose marcadamente una politomía de cuatro grupos: Clupeiformes (con *C. chanos*), Ellimmichthyiformes, Sorbinichthyidae, *Scombroclupea* y *D. clupeoides*. Similar politomia se obtiene al reproducir las matrices de Murray y Wilson (2013) y Vernygora y Murray (2015), bajos los mismos parámetros de estas publicaciones. Lo anterior, en concordancia con el árbol de consenso reportado por Murray y Wilson (2013, fig. 6A), el cual esta pobremente soportado en los nodos corona, tanto por Bootstrap como Bremer.

Por otro lado, Clupeiformes y Ellimmichthyiformes mantienen la monofilia en cada clado. Los resultados aquí obtenidos de la propuesta de Grande (1985) muestran como sinapomorfía los parietales en contacto entre ellos en línea media (carácter 10:0). Al contrario, en la hipótesis de Murray y Wilson (2013), la sinapomorfía radica en la fusión entre el primer uroneural y primer centro ural (carácter 36:1).

En coincidencia, las reproducciones anteriores presentan la inclusión de *C. chanos* en los clupeiformes. En el análisis basado en Grande (1985), el anterior taxón, se relaciona íntimamente con *S. gracilis*. Sin embargo, carecen de sinapomorfías, aunque tienen algunos caracteres en común: ausencia de escudos ventrales (1:0); un epural (32:1); fusión entre cuerpo preural 1 y ural 1 (33:1), entre otros. En la propuesta fundada en Murray y Wilson (2013), *C. chanos* está asociado a *C. dorab* y *O. vittata*, al compartir parietales separados por supraoccipital (2:1). La incorporación de *C. chanos* en los clupeiformes radica en dos puntos: los taxones son especies derivadas en sus respectivos clados, con marcada afinidad filogenética al ser miembros de Ostarioclupeomorpha (Arratia, 2010, p. 637); y la segunda al incluir nuevo grupo externo, con mayor distancia al grupo interno, ictiodectiformes y elopiformes.

7.2 Género *Scombroclupea* Kner, 1863

Desde su publicación, a *Scombroclupea* se le reconocían cuatro especies: *S. gaudryi* (Pictet y Humert 1866), *S. scutata* (Woodward 1908), *S. macrophthalma* (Heckel 1849) y *S. murlii* (Sahni y Choudhary 1971). Revisiones posteriores realizadas por Woodward (1901) y Forey *et al.* (2003), entre otros, reconocen únicamente a *S. macrophthalma* [Líbano (Hakel y Hajula), Eslovenia (Komen) y Croacia] y *S. diminuta* Forey *et al.* (2003) [Líbano (Namoura)], a las cuales se anexó *S. occidentalis* [México (Coahuila)] por Giersch *et al.* (2011), por lo tanto, estas especies son válidas (Figura 4).

Del mismo modo, desde su primera descripción, *Scombroclupea* es taxón miembro de Clupeomorpha, erigido por Kner (1863). Este autor, basados en rasgos

como boca pequeña y desdentada, lo incluye en el orden Clupeiformes. Los trabajos de Grande (1985), Forey *et al.* (2003) y posteriores, integran a *Scombroclupea* en el suborden Clupeoidei, por presentar la fenestra temporal en el cráneo y el *recessus lateralis*, entre otros. Sin embargo, posicionarlo entre las familias del suborden presenta complicaciones, por lo cual toman una actitud conservadora indicándolo como miembro *incertae sedis*.

La diagnosis de *Scombroclupea* Kner 1863, ha sido emendada por Woodward (1901), Forey *et al.* (2003) y finalmente, Giersch *et al.* (2011). Este último lo establece con: 1) dos supramaxilares; 2) dientes minúsculos en la mitad caudal del maxilar que tienen una dentición en forma de peine [ratifica la condición previamente observada por Woodward (1901), que posteriormente rediagnosticó Forey *et al.* (2003) como desdentada]; 3) ausencia de escudos dorsales; 4) procesos transversales en algunas vértebras caudales anteriores formando láminas horizontales [reinterpretación como “laminae horizontales” de los procesos transversos, basado en Baur (1886) y Rojo (1991)]; 5) epineurales y epipleurales intermusculares aplanadas en la región caudal y; 6) aleta anal dividida posteriormente en series aletillas cada uno de los cuales está formado radios multiramificados.

Estos seis elementos diagnosticados por Giersch *et al.* (2011) para *Scombroclupea*, son comunes entre las tres especies de género y SCL-Chis, por lo tanto, la inclusión del material chiapaneco, aquí reportado, como un nuevo miembro y cuarta especie del género esta robustamente soportada y se detalla a continuación el soporte filogenético.

7.3 Relaciones sistemáticas de *Scombroclupea*

La permanencia de SCL-Chis como miembro de *Scombroclupea* basado en la diagnosis es congruente. Ahora el género ha sido previamente incluido en contextos filogenéticos (e.g. Grande, 1985 y Giersch *et al.* 2011), al establecer afinidades al interior de los clupeomorfos, sin embargo, escasamente profundizados. Desde Kner (1863) hasta Giersch *et al.* (2011), pasando por otros autores, sostienen la

permanencia de *Scombroclupea* dentro de Clupeiformes. En la presente tesis se sometió al género a las hipótesis filogenéticas de Grande (1985) y Murray y Wilson (2013), en el contexto de análisis cladista.

Grande (1985), en su filogenia, incluye a *Scombroclupea*, sin embargo, no expresa la posición filogenética del género dentro de los clupeiformes (Grande, 1985, fig. 21). Pese a entablar relaciones con la subfamilia Ehiravini, miembro del suborden Clupeoidei; por presentar en común aletilla o pínulas (finlets) en porción posterior de aleta anal (aquí Grande, 1985, carácter 38:2). Por otro lado, Forey *et al.* (2003) y Giersch *et al.* (2011), basado en los caracteres definidos previamente incluyen a *Scombroclupea* en Clupeoidea, al presentar: alta relación entre vertebras torácicas y preurales (aquí Grande, 1985; carácter 22:1); y prezygapofisis elongada y horizontal en las espinas hemal y neural (Di Dario, 2002; Giersch *et al.* 2011).

Por primera vez, la hipótesis de Grande (1985) fue sometida a análisis filogenético con algoritmos cladísticos. En este se consideraron, dos de los seis rasgos de la diagnosis de *Scombroclupea*: porción posterior de aleta anal con aletillas o pínulas con radial medio autógeno (39:2); presencia de proceso laminar en vertebras caudales (38:1), los cuales demuestran ser comunes entre *Scombroclupea* spp. y SCL-Chis. Por otro lado, en la figura 22, la topología recuperada en la propuesta filogenética de Grande (1985), se interpreta a la asociación entre SCL-Chis y *Scombroclupea*, como un grupo parafilético. Este resultado es controversial, asumible por la distribución la condición media entre los parietales (carácter 10:0) en SCL-Chis. La permanencia de SCL-Chis al interior del género *Scombroclupea* está sostenido al presentar en común la diagnosis del clado propuesta por Giersch *et al.* (2011), pudiéndose interpretar como sinapomorfias los caracteres 38:2 y 39:1.

La reiterada inclusión de SCL-Chis en *Scombroclupea*, así como su monofilia, se refleja en la hipótesis de Murray y Wilson (2013), tras su incorporación en el análisis, se establece como miembros del género por presentar los siguientes caracteres: epurales posicionados lejos de la espina neural del preural 2 (42:1);

presentar de 22 a 30 escudos ventrales (61:1), entre otros (ver apéndice 1, figura 2 tabla 1 y 2).

Basado en las topologías resultantes en ambas hipótesis, SCL-Chis se considera la especie basal del género. Pese a ser miembro de la parafilia de la “División 2” en Grande (1985), junto a *A. brevissimus* y *F. lonnensis* (fig. 22; apéndice 1, fig. 1). Por el contrario, en Murray y Wilson (2013), *Scombroclupea* y SCL-Chis, forman un grupo monofilético, mismo que está en politomía con *D. clupeoides*, Sorbinichthyidae, Clupeiformes y Ellimmichthyiformes (fig. 23; apéndice, fig. 2). Ratificando la palpable relación entre SCL-Chis y *Scombroclupea* al tener los caracteres diagnósticos del género.

Con las topologías obtenidas en las dos propuestas filogenéticas mencionadas, se adopta una perspectiva prudente previamente reconocida por Forey *et al.* (2003). Al no reunir los sustentos para cambiar la inclusión de *Scombroclupea* en los Clupeiformes, hasta resolver los caracteres conflictivos que al final se desarrollaran.

7.4 SCL-Chis y *Scombroclupea*.

La presencia de *Scombroclupea* en América es innegable desde la publicación de *S. occidentalis* por Giersch *et al.* (2011) del Norte de México, dejando atrás la percepción de un taxón con distribución en el Este del Mar de Tetis. Than-Marchese y Alvarado-Ortega (2013) y Than-Marchese *et al.* (2015) advirtieron la presencia de material con afinidad al género *Scombroclupea*, denominándolo informalmente *Scombroclupea-like*, aquí SCL-Chis. Sin embargo, no concretaron su descripción, por lo tanto, la asignación taxonómica en su momento no fue definida.

El establecimiento del material chiapaneco como nueva especie de *Scombroclupea* se considera a partir de los siguientes rasgos morfológicos que lo diferencian de las tres especies conocidas, *S. macrophthalma*, *S. diminuta* y *S. occidentalis*. 1) canal nervioso del preopérculo cuenta con cuatro poros en el miembro horizontal; 2) espinas neurales no fusionadas al cuerpo vertebral torácico y entre sí, siendo bífidas; 3) número y disposición de radios en la aleta dorsal: II +

14 radios blandos (2-3 radios no segmentados y no ramificados, posteriormente de 14-16 radios segmentados y ramificados); 4) 14 radios en aleta anal, 7 en cada sección; 5) primer cuerpo preural no fusionado al primer cuerpo ural; 6) similar tamaño entre los cuerpos del primer preural y primer ural; 7) ausencia de musca interlobal entre el hipural 2 y 3; 8) primer uroneural no fusionado con el primer cuerpo preural; 9) 3 epurales; 10) hasta 9 escudos postpelvicos. Esto son rasgos no observado hasta ahora en miembros del género según lo reportado por Woodward (1901), Forey *et al.* (2003), Giersch *et al.* (2011, p. S81-S82).

Otros de los conteos aquí realizados a SCL-Chis (tabla 1 y 2) que se encuentran dentro de los rangos de las especies del género son: 39–42 vertebras preurales; 6-8 supraneurales; 6 radios en aleta pélvica; y formula de aleta caudal 5+I+9/8+I+5. Lo anterior impide usarlos como rasgos exclusivos para SCL-Chis. En este sentido, el ceratohial anterior perforado (foramen beryciforme) es un carácter común entre los Ellimmichthyiformes, sin embargo, en *Scombroclupea* existían dudas sobre su distribución en el taxón. Aunque desde el establecimiento del género existe evidencia de la presencia de este carácter en ejemplares de Heckel (1849) de *S. macrophthalma*, publicado por Woodward (1901, lamina IV fig. 1) y los depositados en MNHN (MNHN.F.465D y MNHN.F.1890; apéndice 2, fig. 18-14) y *S. occidentalis* (MUZ 480 en apéndice 2, fig. 19-20). El material chiapaneco proporciona mayor soporte sobre la presencia de este carácter en el género. Destaca que en *S. diminuta* aún sigue sin confirmarse la presencia. Otro de los caracteres recientemente observados aquí es la ornamentación en forma de estrías en porción ocular del frontal, hasta ahora observado únicamente en SCL-Chis y *S. occidentalis* (MUZ 335). Se recalca lo fundamental que será realizar una revisión de estos y otros caracteres para solventar las dudas existentes para comprender ubicación y, por tanto, evolución, de *Scombroclupea* y de los clupeomorfos.

7.5 Comentarios

Derivado de la revisión de los miembros de *Scombroclupea* en el presente trabajo, se focalizaron los esfuerzos en los caracteres que podrían solventar las

relaciones entre las especies del género y con los clupeomorfos. La primera de ellas es el desarrollo del foramen beryciforme, una estructura controversial y no fácilmente interpretada, no solamente en *Scombroclupea*, sino en otros teleósteos fósiles. Desde el establecimiento del género no ha sido finamente observada, a pesar que en material de Heckel (1849) depositado en el Museo de Historia Natural de Paris (MNHN.F.HAK465D y MNHN.F.HAK454, aquí figura 10 y 11 en el apéndice 2) y posteriormente en la revisión de Woodward (1901, lámina IV, fig. 1), es evidente el reconocimiento de tal carácter en ejemplares de: *S. macrophthalma*. Del mismo modo, en ejemplares de *Scombroclupea* (MUZ-480) provenientes de la cantera Loma La Mula en Coahuila y yacimientos contiguos depositados en el Museo Paleontología de Muzquiz (MUZ), así como en el material aquí reportado de SCL-Chis. Destaca que la imposibilidad de acceder al material tipo de *S. occidentalis* publicado por Giersch *et al.* (2011) (mismo que se encuentra en Alemania sin fecha de devolución), sin embargo, en MUZ existe material con rasgos similares. Únicamente en *S. diminuta* no ha sido observado el foramen formalmente. Por lo que en futuros trabajos será prioritario la revisión del foramen beryciforme en *Scombroclupea*.

La segunda estructura a revisión es la ornamentación del techo del cráneo, que se observaba en material *Scombroclupea* de MUZ y en SCL-Chis, así como en elimictiformes. Se distingue como crestas poco profundas que se irradian desde la línea media en la porción ocular del frontal. Igualmente, el tercer punto a analizar es la condición media de los parietales, ya que en el material chiapaneco (IHNFG-5297 y IHNFG-5325) se pudo observar que estos huesos son separados por el supraoccipital. En contra parte estas estructuras son escasamente bien preservadas por la naturaleza frágil de los huesos involucrados, ya que el techo craneal en los clupeomorfos están fuertemente inervados por complejos canales sensoriales.

La aleta dorsal se considera como el cuarto argumento a reevaluación, al observarse únicamente en SCL-Chis la disposición de II+14, nunca antes observadas. Destaca la morfología de dos radios blandos no segmentada y no

ramificada, con hasta 16 radios blandos, segmentados y ramificados. A comparación de los radios blandos de las aletas dorsales en los otros miembros de *Scombroclupea* no existe diferenciación entre los radios de la aleta, todos segmentados y ramificados.

8 CONCLUSIONES

En las hipótesis filogenéticas presentadas en este trabajo se describe las relaciones de SCL-Chis dentro de los Clupeomorpha. El reconocimiento de la monofilia este superorden en Teleostei ha sido abordada por Arratia (1997), entre otros. Aquí fue soportada por presentar: hipural 2 fusionado al ural 1 (Grande, 1985 carácter 21; Murray y Wilson, 2013 carácter 36). Sin embargo, las sinapomorfías del clado requieren un estudio exhaustivo, que en el futuro debe incluir todas las formas posibles de clupeomorfos basales vivientes y fósiles. La combinación de caracteres primitivos y derivados de SCL-Chis permite reconocerlo como nueva especie dentro de *Scombroclupea*, y valida este pez mexicano cenomaniano como el segundo registro del género encontrado en América.

Basado en los caracteres actualmente incorporados en las propuestas filogenéticas aquí analizadas, la División de los clupeomorfos es controversial, derivado del enfoque de cada una. Por un lado, en Grande (1985) las agrupaciones al interior del clado son concordantes con las publicadas por el autor (División 1 y 2). Al ser una politomía la División 1, carece de sinapomorfias. En tanto que la División 2 se cohesionan por tener fosa pre-epiotica, sin embargo, al interior del nodo Clupeiformes y Ellimmichthyiformes está soportado por caracteres que ahora pueden cuestionarse como ambiguos (i.e. la ausencia del foramen beryciforme y presencia de diastema entre los hipurales 2 y 3). Por otro lado, en Murray y Wilson (2013) Clupeomorpha es una politomía que incluye Clupeiformes, Ellimmichthyiformes, Sorbinichthyidae, *Scombroclupea* y *D. clupeoides* (ver figura 23; apéndice 1, figura 2). En clupeiformes, se aísla *D. clupeoides* mientras que en elimictiformes es Sorbinichthyidae, en ambos casos, los taxones disociados son los miembros más basales de los clados. En ambas hipótesis filogenéticas, *C. chanos* (Gonorynchiformes) se adiciona a Clupeiformes, por conjuntar caracteres derivados compartidos.

Scombroclupea es un género que retiene la sinapomorfia aquí establecida para Clupeomorpha y, así mismo, someter al género en las hipótesis aquí retomadas sostiene la monofilia del género (Grande 1985, caracteres 38 y 39;

Murray y Wilson 2013, carácter 42). Este género incorpora a miembros con dientes en forma de peine en la porción posterior de la maxila, aleta anal con aletillas o pínulas en la porción posterior y lámina media en las vértebras caudales (ver diagnosis). Estos rasgos definitorios establecidos por Giersch *et al.* (2011) para *Scombroclupea* son compartidos con SCL-Chis. Así mismo, SCL-Chis es un nuevo taxón válido del género por la combinación de caracteres primitivos (foramen beryciforme y condición media de parietales) y derivados (porción posterior aleta anal con pínulas multiramificadas, lamina horizontal en vertebras caudales), distinguiéndose por el número de radios blandos en aletas impares, 3 epurales y 9 escudos postpelvicos. Por lo tanto, este nuevo pez fósil mexicano es el segundo registro del género encontrado en América y adiciona el reconocimiento de *Scombroclupea* con distribución cenomaniana, que habitaba las regiones costeras del Trópico de Cáncer en el Mar de Tetis

Otros caracteres fueron observados en SCL-Chis y será necesaria la revisión en el resto de miembros del género: foramen beryciforme, ornamentación en frontales y condición media de parietales, espinas neurales no fusionados entre sí y con cuerpos vertebrales torácicos. Se evidencia que la revisión de estos caracteres coadyuvará al mejor entendimiento de la filogenia tanto de *Scombroclupea* como del superorden Clupeomorpha.

9 LITERATURA CITADA.

Aguilera, J. G. 1896. Sinopsis de Geología Mexicana. En J. G. Aguilera (Ed.), Bosquejo Geológico de México (1a ed., pp. 188–250). Bolletín del Instituto Geológico de México.

Alvarado-Ortega, J. 1998. Descripción preliminar de un Género Nuevo Ichthyodectiforme (Neopterygii: Teleostei) de la Cantera Tlayúa (Cretácico Temprano) en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Tesis Profesional inédita. Universidad Nacional Autónoma de México.

Alvarado-Ortega, J. 2014. Ancient herring from the Tlayúa Quarry (Cretaceous, Albian) near Tepexi de Rodríguez, Puebla State, central Mexico, closing the gap in the early diversification of Clupeomorpha. *Cretaceous Research*, 50, 171–186. <http://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.02.022>

Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E. 2008. *Triplomystus applegatei*, sp. nov. (Teleostei: Ellimmichthyiformes), a rare Chiapas, Southeastern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(1), 53–60. [http://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28](http://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28)

Alvarado-Ortega, J., Than-Marchese, B. A. 2012. A Cenomanian aipichthyoid fish (Teleostei, Acanthomorpha) from America, *Zoqueichthys carolinae* gen. and sp. nov. from El Chango quarry (Cintalapa Member, Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 735–748.

Alvarado-Ortega, J., Than-Marchese, B. A. 2013. The first record of a North American Cenomanian Trachichthyidae fish (Acanthomorpha, Acanthopterygii), *Pepemkay maya*, gen. et sp. nov., from El Chango Quarry (Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(1), 48–57. <http://doi.org/10.1080/02724634.2012.712585>

Alvarado-Ortega, J., Blanco-Piñón, A., Porras Múzquiz, H. 2006b. Primer registro de Saurodon (Teleostei: Ichthyodectiformes) en la cantera La Mula, Formación Eagle Ford (Cretácico Superior: Turoniano), Múzquiz, Estado de Coahuila, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23(1), 107–112.

Alvarado-Ortega, J., González-Rodríguez, K. A., Blanco-Piñón, A., Espinosa-Arrubarrena, L., Ovalles-Damián, E. 2006a. Mesozoic Osteichthyans of Mexico. En F. J. Vega, T. G. Nyborg, M. D. C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S. R. S. Cevallos-Ferriz, S. A. Quiroz-Barroso (Eds.), *Studies on Mexican Paleontology* (pp. 169–207). Dordrecht: Springer Netherlands. http://doi.org/10.1007/1-4020-3985-9_9

Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E., Arratia, G. 2008. A review of the interrelationships of the order Ellimmichthyiformes (Teleostei: Clupeomorpha). En G. Arratia, H. P. Schultze, M. V. H. Wilson (Eds.), *Mesozoic Fishes 4 - Homology and Phylogeny* (pp. 257–278). München, Germany: Verlag Dr. Friedrich Pfiel.

Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E., Blanco-Piñón, A. 2009. The fossil fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocoautla, Chiapas, Southern Mexico. *Paleontologia Eletronica*, 12(2), 4A:22p.

Alvarado-Ortega, J., Cuevas-García, M., Melgarejo-Damián, M. P., Cantalice, K. M., Alaniz-Galvan, A., Solano-Templos, G., Than-Marchese, B. A. 2015. Paleocene fishes from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 18.2.39A (July), 1–22.

Álvarez-Mena, A. 1975, *Estratigrafía del Cretácico de la región central de Chiapas: México*, Instituto Politécnico Nacional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Tesis de licenciatura inhedita, 50 pp.+ 9 maps.

Amaral, C. R. L., Brito, P. M. 2012. A New Chanidae (Ostariophysii: Gonorynchiformes) from the Cretaceous of Brazil with Affinities to Laurasian Gonorynchiforms from Spain, 7(5), 1–9. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0037247>.

Applegate, S. P. 1996. An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodriguez, Puebla, México; pp. 529–538 in Arratia, G., and G. Viohl (eds.), *Mesozoic Fishes—Systematics and Paleontology*. München, Germany: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Arratia, G. 1997. Basal teleosts and teleosteans phylogeny. *Paleo-Icthyol.*, 7, 5–168.

Arratia, G. 2010. The Clupeocephala re-visited: Analysis of characters and homologies. *Revista de Biología Marina Y Oceanografía*, 45(S1), 635–657. <http://doi.org/10.4067/S0718-19572010000400009>

Bannikov, A. E., Bacchia, F. 2000. A remarkable clupeomorph fish (Pisces, Teleostei) from a new Upper Cretaceous marine locality in Lebanon. *Senckenbergiana Lethaea*, 80(1), 3–11.

Bardack, D. 1965. *Anatomy and evolution of chirocentrid fishes*. Kansas, USA: The University of Kansas.

Berg, L-S. 1940. Classification of fishes, both Recent and fossil. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. U.S.S.R.*, vol. 5, no. 2, pp. 1-517.

Böse, E., 1905, *Reseña acerca de la geología de Chiapas y Tabasco: Boletín del Instituto Geológico de México* 20, 1-116.

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

Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42:795–803.

Cevallos-Ferriz, S. R. S., & Calvillo-Canadell, L. 2012. La Historia que Cuentan las Plantas. Ciudad de México: UNAM, UNICACH.

Cevallos-Ferriz, S. R. S., González-Torres, E. A., Calvillo-Canadell, L. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botánica Mexicana*, 100, 317–350.

Chang, M., Grande, L. 1997. Redescription of *Paraclupea chetungensis*, an Early Clupeomorph from the Lowet Cretaceous of Southeastern China. *Fieldiana*, 1489(37), 1–19.

Chang, M.-M., Maisey, J. G. 2003. Redescription of †*Ellimma branneri* and †*Diplomystus shengliensis*, and relationships of some basal clupeomorphs. *American Museum Novitates*, 3404(3404), 1. [http://doi.org/10.1206/0003-0082\(2003\)404<0001:ROEBAD>2.0.CO;2](http://doi.org/10.1206/0003-0082(2003)404<0001:ROEBAD>2.0.CO;2)

Cope, E. D. 1871. On two extinct forms of Physostomi of the neotropical region. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 12(86), 52–55.

Cope, E. D. 1877. A contribution to the knowledge of the ichthyological fauna of the Green River Formation. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey*, 4(3), 807–819.

Davesne, D., Gallut, C., Barriel, V., Janvier, P., Lecointre, G., Otero, O. 2016. The phylogenetic intrarelationships of spiny-rayed fishes (Acanthomorpha, Teleostei, Actinopterygii): fossil taxa increase the congruence of morphology with molecular data. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4 (November), 129. <http://doi.org/10.3389/fevo.2016.00129>

De la Rosa, J.L., Eboli, A., Dávila, M. 1989. Geología del Estado de Chiapas. CFE, Subdirección de Construcción. Unidad de Estudios de Ingeniería Civil, Sub-jefatura de Estudios Geológicos, Departamento de Geología, p. 192.

Di Dario, F. 2002. Evidence Supporting a Sister-Group Relationship between Clupeoidea and Engrauloidea (Clupeomorpha). *Copeia*, 2002(2), 496–503.

Di Dario, F. 2004. Homology between the *recessus lateralis* and cephalic sensory canals, with the proposition of additional synapomorphies for the Clupeiformes and the Clupeoidei. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141(2), 257–270. <http://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00122.x>

Di Dario, F., de Pinna, M. C. C. 2006. The supratemporal system and the pattern of ramification of cephalic sensory canals in *Denticeps clupeoides* (Denticipitoidei, Teleostei): additional evidence for monophyly of Clupeiformes and Clupeoidei. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 46(10), 107–123.

Díaz-Cruz, J. A., Alvarado-Ortega, J., Carbot-Chanona, G. 2016. The cenomanian short snout enchodontid fishes (Aulopifomes, Enchodontidae) from Sierra Madre

Formation, Chiapas, southeastern Mexico. *Cretaceous Research*, 61, 136–150. <http://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.12.026>

Dingerkus, G., Uhler, L. D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Jour. Stain Technology*, vol. 52, no. 4, pp. 229-232.

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

Figueiredo, F. J., Ribeiro, D. R. M. 2016. Relationships of †*Codoichthys carnavallii* Santos, 1994 (Teleostei, Clupeomorpha, †Ellimmichthyiformes) from the Late Aptian of São Luís-Grajaú Basin, NE Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 88(3), 1277–1307.

Forey, P. L. 1973. A revision of the elopiform fishes fossil and recent. *Bolletin of The British Museum (Natural History) Geology*, 11, 1951–1992.

Forey, P. L. 1975. A fossil clupeomorph fish from the Albian of the Northwest Territories of Canada, with notes on cladistic relationships of clupeomorphs. *Journal Zoology*, 151–177.

Forey, P. L. 2004. A three-dimensional skull of a primitive clupeomorph from the cenomanian English Chalk, and implications for the evolution of the clupeomorph acusticolateralis system. *Mesozoic Fishes 3 Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, 405–427.

Forey, P. L., Yi, L., Patterson, C., Davies, C. E. 2003. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1(4), 227–330. <http://doi.org/10.1017/S147720190300107X>

Gallo, V., Calvo, J. O., Kellner, A. W. A. 2011. First record of a clupeomorph fish in the Neuquén Group (Portezuelo Formation), Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 32(2), 223–235. <http://doi.org/10.1016/j.cretres.2010.12.006>.

Ganias, K. 2014. *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*. CRC Press. Boca Raton, FL: CRC Press. <http://doi.org/10.1111/jfb.12787>.

Garassino, A., Vega, F. J., Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S. R. S., Coutiño, M. A. 2013. New decapod crustacean assemblage from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of Chiapas, Mexico. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Abhandlungen*, 269(3), 261–270. <http://doi.org/10.1127/0077-7749/2013/0349>.

Giersch, S., Frey, E., Stinnesbeck, W., Ifrim, C. y Padilla Gutierrez, J. M. 2011. *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. (Clupeiformes, Teleostei) from the

Cenomanian (Cretaceous) Plattenkalk deposits of NE Mexico. *Swiss Journal of Geosciences*, 104(SUPPL. 1), 73–84. <http://doi.org/10.1007/s00015-011-0079-8>.

Grande, L. 1982a. A Revision of the Fossil Genus *Diplomystus*, with comments on the Interrelationships of clupeomorph fishes. *Novitates American Museum*, (2728), 1–34.

Grande, L. 1982b. Revision of the fossil genus *Knightsia*, with a description of a new genus from the Green River Formation (Teleostei, Clupeidae). *Novitates American Museum*, (2731), 1–22.

Grande, L. 1985. Recent and fossil Clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bulletin of the American Museum of the Natural History*, 181(2), 231–372.

Greenwood, P. H. 1960. Fossil denticipitid fishes from East Africa. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, vol. 5, no. 1, pp. 1-11.

Greenwood, P. H. 1968. The osteology and relationships of the Denticipitidae, a family of clupeomorph fishes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, vol. 16, no. 6, pp. 213-273

Greenwood, P. H., Rosen, D. E., Weitzman, S. H. y Myers, G. S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 133, 339–456. <http://doi.org/10.2307/1442263>

Gutiérrez-Gil, R., 1956. Bosquejo geológico del estado de Chiapas. In: Maldonado-Koerdell, Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del estado de Chiapas. En 20th International Geological Congress, Guidebook, Excursion C-15. International Geological Congress, México, D.F., pp. 9-60.

Heckel, J. 1849. Die fossilen fische des Lebanon. En Russegger, J. (Ed.) *Reisne in Europa, Asoen und Afrika mit besonderer Rucksicht auf die Naturwissenschaftlichen Verhältnisse der betreffenden Lander*. Stuttgart. Pp. 1–344.

Helfman, G. S., Collette, B. B., Facey, D. E., Bowen, B. W. 2009. *The diversity of fishes. Biology, Evolution, and Ecology* 2a edición. Wiley-Blackwell.

Hermus, C. R., Wilson, M. V. H., Macrae, A. 2004. A new species of the Cretaceous teleostean fish *Erichalcis* from Arctic Canada, with a revised diagnosis of the genus. En G. Arratia, A. Tintori (Eds.), *Mesozoic fishes 3: systematics, paleoenvironments and biodiversity* (pp. 449–461). Verlag Dr. Friedrich Pfiel.

Kner, R. 1863. Über einige fossile Fische aus den Kreide- und Tertiär- schichten von Comen und Podsed. *Sitzungsberichte Der Kaiserlichen Akademie Der Wissenschaften.*, 48, 126–148.

Lagler, K; Bardack, D; M J. E., y Passino, D. 1984. Ictiología, Agt Editores, s. a., México, 489 p.

Lavoué, S., Miya, M., Saitoh, K., Ishiguro, N. B., Nishida, M. 2007. Phylogenetic relationships among anchovies, sardines, herrings and their relatives (Clupeiformes), inferred from whole mitogenome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3), 1096–105. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.09.018>

Lavoué, S., Miya, M., Nishida, M. 2010. Mitochondrial phylogenomics of anchovies (family Engraulidae) and recurrent origins of pronounced miniaturization in the order Clupeiformes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(1), 480–5. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.11.022>.

Lavoué, S., Miya, M., Musikasinthorn, P., Chen, W.-J., Nishida, M. 2013. Mitogenomic evidence for an Indo-West Pacific origin of the Clupeoidei (Teleostei: Clupeiformes). *PLoS ONE*, 8(2), e56485. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0056485>.

Lavoué, S., Konstantinidis, P. y Chen, W.J. 2014. Progress in clupeiform systematics. En: Ganas (Ed.), *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies* (pp. 3–42). Boca Raton, FL: CRC Press. <http://doi.org/doi:10.1201/b16682-3>.

Lanteri A. A. y Cigliano M. M. 2006. *Sistemática biológica: fundamentos teóricos y ejercicios*. 3ª edición. Universidad Nacional de la Plata.

Lanteri, A. A., Liltaj, A. A. Fernández y Gallardo F. E. 2006. *Sistemática biológica: generalidades y conceptos básicos*. En: Lanteri A. A. y Cigliano M. M. (Eds). *Sistemática biológica: fundamentos teóricos y ejercicios*. 3ª edición. Universidad Nacional de la Plata.

Li, C., Ortí, G. 2007. Molecular phylogeny of Clupeiformes (Actinopterygii) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 386–398. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.030>

Malabarba, M. C., Do Carmo, D. A., Gómez-Pérez, I., de Queiroz-Nieto, J. V. 2004. A new clupeomorph fish from the Cretaceous Maceió Formation, Alagoas Basin, NE Brazil. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 233(2), 255–274. <http://doi.org/10.1127/njgpa/233/2004/255>

Marramà, G., Carnevale, G. 2016. The relationships of *Gasteroclupea branisai* Signeux, 1964, a freshwater double-armored herring (Clupeomorpha, Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous-Paleocene of South America. *Historical Biology*, 2963(December), 1–14. <http://doi.org/10.1080/08912963.2016.1262855>

Melgarejo-Damian, M. del C. 2011. Análisis cuantitativo multivariado de los peces Ellimmichthyiformes de la Cantera Tlayúa (Cretácico: Albiano) Puebla, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Meneses-Rocha, J.J. 1985. Tectonic Evolution of the Strike-slip Fault Province of Chiapas. University of Texas, Mexico, p. 315. Tesis de Maestría inedita.

Moreno-Bedmar, J. A., Latil, J. L., Villanueva-Amadoz, U., Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S. R. S. 2014. Ammonite age-calibration of the EL Chango Fossil-Lagerstätte, Chiapas state (SE Mexico). *Journal of South American Earth Sciences*, 56, 447–453. <http://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.09.022>

Morrone, J. J. 2001. Sistemática, Biogeografía y evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. Distrito Federal: Facultad de Ciencias, UNAM.

Morrone, J. J. 2013. Sistemática: Fundamentos, métodos, aplicaciones. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. México DF. ISBN: 978-607-02-4039-3.

Morrone, J., Cigliano, M., Crisci, J. 1992. Cladismo y diversidad biológica. *Ciencia Hoy*, 4(21), 1–12.

Müllerried, F.K.G., 1936. Estratigrafía preterciaria preliminar del estado de Chiapas. *Boletín la Soc. Geológica Mex.* 9, 31-41.

Murray, A. M., Wilson, M. V. H. 2013. Two new paraclupeid fishes (Clupeomorpha : Ellimmichthyiformes) from the Upper Cretaceous of Morocco, (2008), 267–290.

Murray, A. M., Vernygora, O., Japundžić, S., Radovčić, J., Wilson, V. H., Bardack, D., Grande, T. 2016. Relationships of the species of *Armigatus* (Clupeomorpha, Ellimmichthyiformes) and the description of a new species from the Cretaceous of Dalmatia, Croatia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4634 (October 2016). <http://doi.org/10.1080/02724634.2017.1226851>.

Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. 3a ed. Bulletin of Marine Science. <http://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>.

Ovalles-Damián E. 2004. Determinación Taxonómica de un Paraclupeido (Teleostei: Clupeomorpha) fósil de la Cantera El Espinal, Ocozocuatla de Espinosa, Chiapas. Tesis de licenciatura inedita, Escuela de Biología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, México, 73 pp.

Ovalles-Damián E., Alvarado-Ortega, J. 2002. Los paraclupeidos de la Cantera El Espinal, Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas. In VIII Congreso Nacional de Paleontología, Ponencias. Sociedad Mexicana de Paleontología y Museo de Paleontología d Guadalajara “Federico A. Solórzano Barreto”. Guadalajara, Jalisco, p. 120.

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 American Museum of Natural History*, 158(2), 81–172. <http://doi.org/10.2307/2412685>.

Pictet, F. J. 1850. Description de quelque poissons fossiles du Mont Liban. Frick, J-G, Genève, 59 pp.

Pictet, F. J., y Humbert, A. 1866. Nouvelles recherches sur les poissons fossils du Mont Liban. Georg, Genève, vii + 115 pp.

Rojo, A. L. 1991. *Dictionary of evolutionary Fish Osteology*. Boca Raton: CRC Press.

Sahni, A., Choudhary, N. K. 1971. Lower Eocene fishes from barmer, South Western Rajasthan, India. *Proceeding of Indian Natural Science Academy*, 38 (July), 97–102.

Sánchez-Montes de Oca, R., 1973, Proyecto Mesozoico arrecifal, Sierra de Chiapas: México, Petróleos Mexicanos, Zona Sur, Informe Geológico 581 (unpublished report), 59 pp.

Simpson, G. G. 1961. *Principies of Animal Taxonomy*. New York: Columbia University Press

Solano-Templos, G., Alvarado-Ortega, J. 2013. Los peces fósiles de la Formación Tenejapa, Chiapas, México. En: Reynosos, V. H., Osegura-Montiel, B. y Flores-Mejía, P. (Eds.), VII Congreso Latinoamericano de Paleotología y XIII Congreso Nacional de Paleontología (p. 83). Guanajuato, Guanajuato: Sociendad Mexicana de Paleontología A.C. - Museo Duges, Universidad de Guanajuato.

Steele, D.R., 1986, Contributions to the Stratigraphy of Sierra Madre Limestone (Cretaceous) of Chiapas, Part 1. Physical stratigraphy and petrology of the Cretaceous Sierra Madre Limestone, westcentral Chiapas: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 102, 1-101.

Than-Marchese, B. A., Alvarado-Ortega, J. 2013. Un pez clupeomorfo (Teleostei, Clupeomorpha) raro semejante a *Scombroclupea* del sureste mexicano. En: Reynosos, V. H., Osegura-Montiel, B. y Flores-Mejía, P. (Eds.), VII Congreso Latinoamericano de Paleotología y XIII Congreso Nacional de Paleontología (pp. 83–84). Guanajuato, Guanajuato: Sociendad Mexicana de Paleontología A.C. - Museo Duges, Universidad de Guanajuato.

Than-Marchese, B. A., Velázquez-Velázquez, E., Alvarado-Ortega, J., Solano-Templos, G., Matamoros, W., Carbot-Chanona, G. 2015. Los clupeomorfos fósiles de México. En V. H. Reynoso, P. Flore-Mejia, F. J. Aguilar, & J. A. Moreno-Bedman (Eds.), *Paleontología Mexicana* (pp. 59–60). México D.F.: Sociedad Mexicana de Paleontología A.C. - Paleontología Mexicana.

Toombs, H. A., Rixon, A. E. 1959). The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator: The Museum Journal*, 2(4), 304–312. <http://doi.org/10.1111/j.2151-6952.1959.tb00514.x>

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

Vernygora, O., Murray, A. M. 2015. A new species of *Armigatus* (Clupeomorpha, Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous of Morocco, and its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4634 (December), e1031342. <http://doi.org/10.1080/02724634.2015.1031342>.

Vernygora, O., Murray, A. M., Wilson, M. V. H. 2016. A primitive clupeomorph from the Albian Loon River Formation (Northwest Territories, Canada). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 53(4), 331–342.

Waite, L.E. 1986. Contributions to the Stratigraphy of Sierra Madre Limestone (Cretaceous) of Chiapas, Part 2, Biostratigraphy and paleoenvironmental analysis of the Sierra Madre Limestone (Cretaceous), Chiapas: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 102, 103-245.

Wiley, E. O., Johnson, D. 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. En J. S. Nelson, H. Schultze, M. V. H. Wilson (Eds.), *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts* (Vol. 1st, pp. 123–182).

Wilson, M. V. Bruner, H. J. C. 2004. Mesozoic fish assemblages of North America. En G. Arratia, A. Tintori (Eds.), *Mesozoic fishes 3: systematics, paleoenvironments and biodiversity* (pp. 575–595). München, Germany: Verlag Dr. Friedrich Pfiel.

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

Woodward, A. S. 1908. On some fossil fishes discovered by Prof. Ennes de Souza in the Cretaceous Formation at Ilheos (State of Bahia), Brazil. *Quaternary Journal Geology Society*, lxxiii(1907), 358–352.

Woodward, A.S. 1942. Some new and little known Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon. *Annals and Magazine of Natural History* 9: 537–568.

Zaragüeta-Bagils, R. 2002. Test morphologique et moléculaire des hypothèses de phylogénie des Clupeomorpha (Teleostei). Tesis de doctorado inédita, Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre. Paris, Francia, 508 p.

Zaragüeta-Bagils, R. 2004. Basal clupeomorphs and ellimmichthyiform phylogeny. En Mesozoic fishes 3: systematics, paleoenvironments and biodiversity (Vol. 1, pp. 391–404).

Zaragüeta-Bagils, R., Lavoué, S., Tillier, A., Bonillo, C. 2002. Assessment of otocephalan and protacanthopterygian concepts in the light of multiple molecular phylogenies, 325, 1191–1207.

APÉNDICE 1

Nueva especie de *Scombroclupea* (Teleostei: Clupeomorpha) del Cenomaniano de Chiapas y su posición filogenética.

Bruno Andrés Than Marchese

Análisis filogenético 1: Basado en Grande (1985)

El análisis usado en el presente trabajo, incluye los caracteres extraídos del trabajo de Grande (1985). Quien trato de resolver la filogenia de los clupeomorfos, realizando el análisis a mano.

Lista de caracteres 1. A continuación se enlistan los caracteres empleados en el análisis filogenético basado en Grande (1985), usado para crear la matriz de este apéndice. Siguiendo los caracteres han sido modificados para su mejor entendimiento, manteniendo la concepción de ausencia-presencia de él autor en la mayoría de los caracteres. Para más detalles leer al autor anterior (252 - 280 p.).

- 1 Escudos abdominales, del istmo al ano [Cada simple elemento cruza la línea media ventral del pez]: ausente [0]; presente [1]. Este carácter ha sido modificado y retomando el usado por Zaragueta Bagils (2004).
- 2 Conexión otofísica [Esta envuelve al divertículo de la vejiga natatoria, llamado bula ósea]: ausencia [0]; presencia [1]. Este carácter ha sido modificado siguiendo a Arratia (1997, 115 p.). Las especies de *Scombroclupea*, al igual que en otros clupeomorfos, no se confirma la presencia de la bula (Giersch *et al.*, 2011).
- 3 Canal comisural sensorial supratemporal. [Pasa a través de los parietales o a través de los parietales y supraoccipital]: ausencia [0]; presencia [1]. *Scombroclupea* posee este canal sensorial, sin embargo, en SCL-Chis este atraviesa los parietales porque están en contacto uno con otro.
- 4 Hipurales: hipural 1 y 2 autógenos [0]; hipural 1 autógeno e hipural 2 fusionado con el primer centro ural. Este carácter ha sido dividido en dos caracteres por Zaragueta-Bagils (2004, caracteres 24 y 25), entre otros. Aquí se mantendrá la postura de Grande (1985); cuando se presente al menos uno de los caracteres mencionados se consideró como presente.
- 5 Fosa prepiótica: ausente [0]; presente [1]. La fosa prepiótica ha sido interpretado por Grande (1985) como carácter sinapomórfico de los Clupeiformes y Ellimmichthyiformes. Giersch *et al.* (2011) demuestra la presencia de la fosa prepiótica en los miembros de *Scombroclupea* y así asignarlo como Clupei [*sensu* Wiley y Johnson (2010)] = Clupeomorpha.
- 6 Escudos dorsales: ausentes [0]; presentes [1]. Los escudos dorsales son comunes entre los clupeomorfos, aunque no exclusivos entre los teleósteos (Arratia, 1997).
- 7 Escudos dorsales como "alas": ausentes [0]; presentes, dando una forma subrectangular [1]. Entre los clupeomorfos y elimictiformes, el género *Diplomystus* es el único con este carácter en particular.
- 8 Espinas en el margen posterior de los escudos dorsales. ausentes [0]; presentes [1]. Modificado retomando el carácter 48 de Alvarado-Ortega *et al.* (2008).

-
- 9 *Recessus* lateralis: ausente [0]; *presente* [1]. Siguiendo a Grande (1985), este es un rasgo sinapomórfico de los Clupeiformes, incluyendo a *Scombroclupea* (Forey *et al.*, 2003).
 - 10 Techo del cráneo: [0] parietales en contacto uno con otro; [1] parietales separados por el supraoccipital. Aquí se nombró basado en Murray and Wilson (2013). *Scombroclupea* ha sido descrito por autores (i.e. Forey *et al.*, 2003) como el estado 1, sin embargo evidencia en este trabajo pone en duda tales afirmaciones.
 - 11 Foramen beryciforme en el ceratohial anterior: [0] presente; [1] ausente. Siguiendo a Zaragueta-Bagils (2004). El presente trabajo soporta la presencia del foramen en *Scombroclupea*, en al menos tres miembros de taxa (*S. macrophthalma*, *S. occidentalis* y SCL-Chis).
 - 12 Huesos dermales con ornamentación en forma de dentículos (odontodes). [0] ausente; [1] presente. Entre los clupeomorfos, denticipitidos son los únicos que presentan este carácter.
 - 13 Uroneurales: [0] un solo uroneural; [1] 2 o más. SCL-Chis y *Scombroclupea* tiene dos uroneurales. Este es también una sinapomorfía de los denticipitidos.
 - 14 Primer uroneural fusionado con el primer centro preural: [0] ausente; [1] presente. SCL-Chis no presenta esta fusión, por el contrario, Giersch *et al.* (2011) menciona que el género *Scombroclupea* la mantienen.
 - 15 Tamaño del primer centro ural: [0] aproximadamente del mismo tamaño del primer centro preural; [1] más pequeño que el primer centro preural. Se retoma el carácter 30 de Zaragueta-Bagils (2004), quien mantiene la concepción de Grande (1985). El estado 1 en los clupeiformes, considerando por el último autor como único dentro de los clupeomorfos, compartido con *Scombroclupea*. Por el contrario, S-Chis tiene el estado 0.
 - 16 Escamas en línea lateral: [0] presente; [1] pérdida de línea lateral. Grande (1985) señala la pérdida de la línea lateral como característico de los clupeoideos. Woodward (1901) establece como discreto la presencia del rasgo en *Scombroclupea*. otros autores (i.e. Forey *et al.*, 2003, entre otros), omiten comentarios al respecto. En SCL-Chis no se observa la línea lateral, manteniendo dudoso el estado del carácter en el taxón.
 - 17 Parhipural: [0] fusionado con el primer centro preural; [1] autógeno. Se modificó por la razones con la finalidad de corregir el error en el nombre de carácter 17 de Grande (1985), quien describe la fusión con centro ural. Así mismo, retomar el carácter 35 de Zaragueta-Bagils (2004).
 - 18 Posición de la suspensión: [0] orientación común (cabeza del cuadrado hacia adelante y cabeza del hiomandibular hacia atrás); [1] orientación de engraulidos (hacia atrás y adelante, respectivamente). Modificación basada en Grande (1985, character 18). Carácter único entre los teleósteos.
 - 19 Mesetmoide [0] proyección común; [1] proyección adelantado hacia el vómer. Modificado de Grande (1985), quien describe el estado 1 como sinapomórfico entre los clupeiformes.
 - 20 Orientación de los predorsales: [0] extremo dorsal hacia atrás; [1] orientación vertical o extremo dorsal hacia adelante. Rasgo pristigasteroides mencionado por Grande (1985).
 - 21 Diastema o muesca: [0] hipurales en contacto entre sí, no presentes en diastema o muesca; [1] presente de diastema o muesca en la tercera hipural. Este es un carácter polémico, porque Grande (1985) usó la muesca como parte del diastema. Aquí seguimos Zaragueta-Bagils (2004, carácter 28) y modificado para una mejor comprensión. En *Scombroclupea* tienen ambos estados, 0 en SCL-Chis; 1 en *S. occidentalis*. Una revisión del género ayuda a codificar correctamente.
-

-
- 22 Radio del centro torácico y preural. [0] 0.50 o menor; [1] 0.51 o mayor. Siguiendo el texto el carácter 22 de Grande (1985), esta proporción, es entre el centro torácico y el centro preural. Este es un carácter de Clupeoidea, sin embargo, *A. mesogaster*, *E. hawaiiensis*, *E. longicostatus*, *O. sardinoides* y *Scombroclupea* spp., tienen alto radio. Así, el carácter se distribuye más allá de los clupeoides.
- 23 Dos postcleitros en forma de barra: [0] ausente; [1] presente. En su monografía, Grande (1985), interpretó el número y la forma, en un solo personaje. Sin embargo, aquí mantenemos la presencia del estado 1 como único en Clupeidae. *Scombroclupea*, como otros peces de fósiles, debido a la naturaleza de los especímenes, es difícil observar el postcleitro. Basado en Giersch *et al.* (2011) y este trabajo, el género tiene un postcleitro (0).
- 24 Hueco entre maxilar-premaxilar: [0] hueco presente; [1] maxilar o hiomaxilar cubriendo el espacio. Este carácter fue reinterpretado del propio de Grande (1985, carácter "a"), observado únicamente en Pellonidae *Scombroclupea* fue codificado en el estado 0.
- 25 Articulación de la primera costilla: [0] ausente; [1] presente en la primera costilla pleural con proceso óseo. Basado en el carácter "b" de Grande (1985), él observó solamente en Pristigasteridae.
- 26 Aletas pélvicas: [0] presente; [1] pérdida o ausencia. En el carácter "c" en Grande (1985), restringe el estado 1 dentro de Pristigasteridae.
- 27 Huesos predorsales: [0] 22 o menos; [1] 23 o mayor. En Grande (1985, carácter "d") existe un elevado número de predorsales (supraneurales) en Pristigasterinae. Todas las especies de *Scombroclupea*, incluidas SCL-Chis tienen menos huesos (estado 0).
- 28 Pterigioforos anales: [0] 56 o menos; [1] 57 o más. En Grande (1985, carácter "e") restringió este estado 1 a Pristigasterinae División A (Grande, 1985, ver tabla 3a). *Scombroclupea* spp. Tienen en común un bajo número de pterigioforos (13 - 16)
- 29 Escudo pélvico en forma de W: [0] ausente; [1] presente. Siguiendo a Grande (1985, carácter "f"), esta característica única está presente sólo en Dussumieriinae (Grande 1985; 275 p.).
- 30 Radios branquiostegos: [0] 13 o menos; [1] 14 o más. Siguiendo a Grande (1985, carácter "g"), la tribu Dussumieriini tiene un número extremadamente alto de rayos branquiostegos.
- 31 Hipural 4: [0] más pequeño que hipural 1; [1] expansión triangular igual a hipural 1. Los peces Spratelloidini son los únicos que tienen el estado 1 entre los clupeomorfos (Grande, 1985; carácter "i"). *Scombroclupea* tiene hipural 4 en forma de barra, estado 0.
- 32 Número de epurales: [0] dos o más; [1] uno. Grande (1985, carácter "j") restringió el estado 1 en Spratelloidini (aquí *Spratelloides*). Los clupeomorfos restantes, incluidos, *Scombroclupea* tienen 2 o 3. En *A. mesogaster* y *E. hawaiiensis* presentan más de 3 (Forey, 1973; Patterson y Rosen, 1977).
- 33 Fusión del primer centrum ural con el primer centrum preural: [0] sin fusión; [1] fusionado. Grande (1985, carácter "k") menciona el estado 1 en algunas pellanulinos, engraulidos y tribu clupeinos. Por lo tanto, el autor repite esta observación en carácter "o", siguiendo esto, así que aquí sólo queda este carácter. En *A. mesogaster*, *E. hawaiiensis*, *O. sardinoides* y *C. chanos*, tienen esqueleto caudal sin fusión (Forey, 1973; entre otros). Solamente SCL-Chis, dentro de *Scombroclupea*, ha fusionado el esqueleto caudal.
- 34 Huesos infraorbitales (excluido antorbital): [0] más de cinco; [1] cinco. Siguiendo a Grande (1985), los peces Spratelloidini tienen el estado 1 (aquí *Spratelloides*). En *Scombroclupea* es difícil observar las estructuras por su fragmentación (Giersch *et al.*, 2011). En SCL-Chis se
-

- observan cinco infraorbitales, los mismos presentes en *A. mesogaster* y *E. hawaiiensis* (Forey, 1973; Patterson y Rosen, 1977).
- 35 Supramaxilares: [0] presencia de dos o ausencia de ninguna; [1] sólo ausencia de supramaxila anterior. Pérdida de la anterior supramaxilla, sólo observó algunos miembros de Dussumieriinae, Dorosomatinae y Engrauloidea (Grande, 1985, el carácter “m”). *Scombroclupea* tiene dos supramaxilares, iguales a *A. mesogaster* y *E. hawaiiensis*. *C. chanos* no presenta supramaxilares.
 - 36 Articulación entre postcleitro y supracleitro: [0] supracleitro detrás y al lado del cleitro; [1] detrás y lejos del cleitro (Grande, 1985, carácter “p”). El estado 1 está presente en la tribu Pellonulini. En todos los miembros de *Scombroclupea*, por la posición de los huesos, no es posible conocer la relación.
 - 37 Aberturas del complejo *recessus lateralis*: [0] ausente o una abertura única; [1] muy complejo con cuatro o más aberturas independientes (Grande, 1985, carácter “q”). Este carácter únicamente presente en la tribu Ehiravini entre los clupeiformes (Grande, 1985; entre otros).
 - 38 Aleta anal: [0] una estructura continua; [1] dividido en dos secciones, posterior tiene pínulas (finlets) con radial proximal y medial alargado y fusionado; [2] sección posterior tiene pínulas (finlet) con radial medio alargado y autógeno. Siguiendo a Giersch *et al.* (2011) y Grande (1985), este carácter fue modificado para una mejor representación de las características presentes en la tribu Ehiravini (1) y *Scombroclupea* (2). En el trabajo de Grande, él discute el carácter único y distintivo entre los taxones antedichos.
 - 39 Proceso laminar en vertebras caudales. [0] ausente; [1] presente. Entre clupeomorfos, este carácter es único, considerado sinapormórfico para *Scombroclupea* (Giersch *et al.*, 2011), por lo tanto se creó este agregó este nuevo carácter

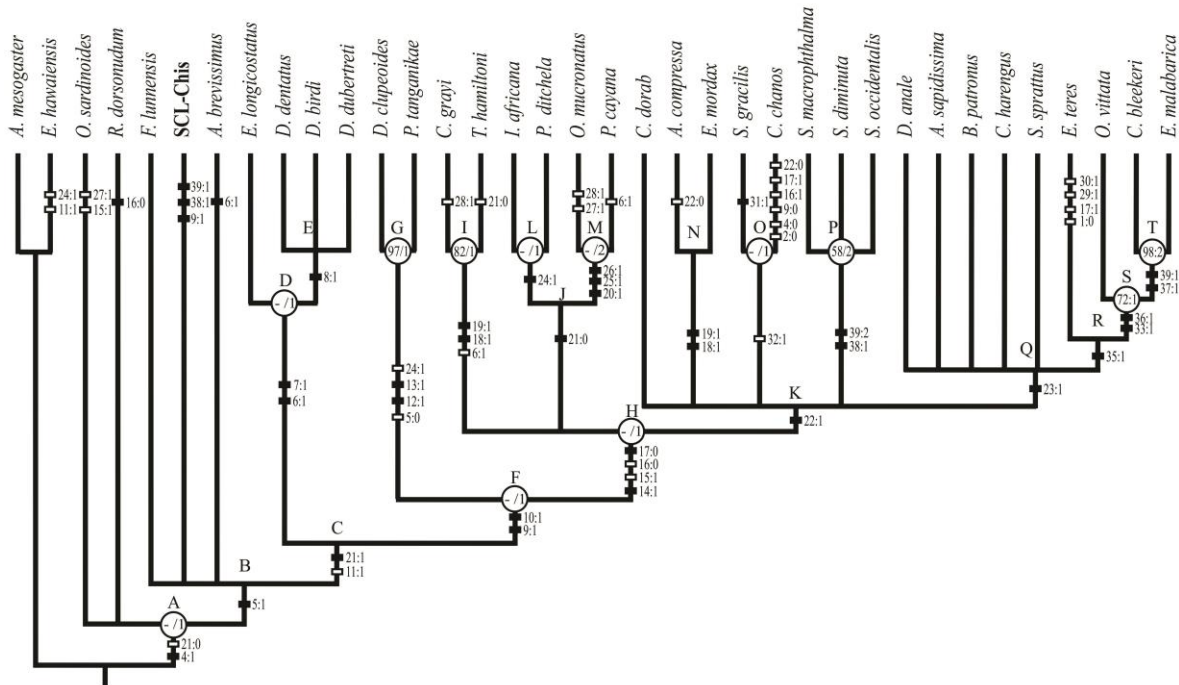


Figura 1. Árbol de consenso de mayoría de superorden Clupeomorpha basado en 39 caracteres de Grande (1985) incluyendo SCL-Chis; obtenido de 690 árboles de 83 pasos y CI=0.47y RI=0.76. Los caracteres autapomórficos y sinapomórficos señalados en cuadros negros. Caracteres de soporte no sinapomórficos en cuadros fondo blanco. Círculos con valores de soporte de Bootstrap (izquierda) y Bremer (derecha). **A:** 4-1, 21-0. **B:** 5-1. **C:** 11-1, 21-1. **D:** 6-1, 7-1. **E:** 8-1. **F:** 9-1, 10-1. **G:** 5-0, 12-1, 13-1, 24-1. **H:** 14-1, 15-1, 16-0, 17-0. **I:** 6-1, 18-1, 19-1. **J:** 21-0. **K:** 22-1. **L:** 24-1. **M:** 20-1, 25-1, 26-1. **N:** 18-1, 19-1. **O:** 32-1. **P:** 38-1, 39-2. **Q:** 23-1. **R:** 35-1. **S:** 33-1, 36-1. **T:** 37-1, 39-1. **A. brevissimus:** 6-1. **A. compressa:** 22-0. **R. dorsonudum:** 16-0. **S. gracilis:** 31-1. **S. avendani:** 9-1, 38-1, 39-2.

Análisis filogenético 2: Basado en Murray y Wilson (2013).

En este análisis se utilizaron todos los datos de Alvarado-Ortega *et al.* (2008); Murray y Wilson (2013); Vernygora y Murray (2015); Vernygora *et al.* (2016). La matriz de datos se enlista abajo, en la cual se modificaron los taxones del grupo externo *Chanos chanos* y *Orgategulum sardinoides*, también incorporan nuevos taxones; *Allothrisseps mesogaster* y *Elops hawaiiensis* (basado en Forey, 1973, Patterson y Rosen, 1977, Forey *et al.*, 2003, Grande, 1985, Murray y Wilson, 2013,). SCL-Chis se describe en el texto principal de este trabajo, así mismo, los métodos sistemáticos se explican en el texto principal. En la figura 2 se muestra el árbol de consenso de mayoría obtenido en este análisis.

Lista de caracteres 2. Los siguientes caracteres fueron utilizados por Murray y Wilson (2013), que al mismo tiempo están basado en Alvarado-Ortega *et al.* (2008) y Zaragueta Bagils (2004), entre otros. Aquí se conservan todos caracteres, estados de carácter y taxones, considerados por los autores precedidos. Y al mismo tiempo, incorporaron taxones nuevos y recodificaron algunos antiguos en el grupo externo

- 1 Margen dorsal anterior del cuerpo: [0] redondeado y convexo; [1] casi recto, formando un ángulo marcado en la inserción de la aleta dorsal.
- 2 Techo del cráneo: [0] huesos parietales en contacto uno con el otro en la línea media; [1] supraoccipital separa los huesos parietales. *Allothrisseps mesogaster* y *Elops hawaiiensis* tienen estado 0 (Forey, 1973; Grande, 1985). En *Scombroclupea* ampliamente conocido el estado 1 (Giersch *et al.*, 2011), sin embargo, aquí se presenta el contacto parietal en SCL-Chis, es necesario revisar el carácter en taxones; por lo tanto se codificaron las otras tres especies como "?".
- 3 Perfil lateral del techo del cráneo: [0] una línea recta desde la punta anterior del frontal hasta la parte posterior del cráneo, sin ángulo distinto aparente; [1] con ángulo distinto entre las partes anterior y posterior, normalmente en la región del parietal.
- 4 Ornamentación de los huesos del techo del cráneo: [0] ausente; [1] presente. SCL-Chis y algunos especímenes de *S. occidentalis* tienen presencia de ornamentaciones.
- 5 Ornamentación de los huesos del techo del cráneo: [0] surcos finos, más o menos paralelas; [1] fuertes surcos con numerosas crestas finas y radiantes. El mismo caso de carácter anterior, SCL-Chis y *S. occidentalis* tienen estado 0.
- 6 Fosa posttemporal: [0] ausente; [1] presente. *Scombroclupea* presenta fosa posttemporal.
- 7 Cavidad en la región temporal del cráneo: fosa pre-epioccipital (Entre los huesos parietal, epioccipital y pterótico); [1] fenestra pre-epioccipital (entre los huesos parietal, epioccipital y supraoccipital); [2] ausencia de cavidad o fenestra. *Scombroclupea* incluyendo a SCL-Chis con estado 0.
- 8 *Recessus lateralis*: [0] ausente; [1] presente. No presente en grupo externo.
- 9 Huesos supramaxilares: [0] dos; [1] uno o ninguno. Todas las especies de *Scombroclupea*, incluye SCL-Chis tienen dos supramaxilares. La misma distribución en el grupo externo, con excepción en *C. chanos*; no tiene ninguno de estos huesos.

-
- 10 Proceso “basipterygoid” en parasfenoide: [0] ausente; [1] presente. Todos los miembros de *Scombroclupea* carecen de esta estructura. Mismo en especies del grupo externo.
 - 11 Parche de diente “osteoglósido” en el parasfenoide: [0] ausente; [1] presente. Grupo externo con ausencia de esta estructura.
 - 12 Hueso supraorbital [0] ausente; [1] presente. En *Scombroclupea* no se reportó este hueso, excepto en SCL-Chis observado aquí. En todo el grupo externo mantiene el hueso.
 - 13 Hueso antorbital: [0] ausente; [1] presente. En *S. occidentalis* y SCL-Chis tienen estado 1, a la inversa, los otros miembros del género ausentes del hueso. Sólo en *C. chanos* no se ha informado (?).
 - 14 Foramen beryciforme en el ceratohial anterior: [0] ausente; [1] presente. *S. macrophthalma*, *S. occidentalis* y SCL-Chis, tienen foramen beryciforme, por lo tanto, es necesaria una revisión del género, puesto que Forey *et al.* (2003) no lo reporta para *S. diminuta*. Siguiendo a Forey (1973) y Patterson y Rosen (1977), entre otros, *A. mesogaster* y *C. chanos* no presentan esta estructura, sin embargo, *E. hawaiiensis* y *O. sardinoides*, sí.
 - 15 Foramen en ceratohial posterior: [0] ausente; [1] presente. En *Scombroclupea* no se ha informado de la presencia de esta estructura, por lo tanto, aquí representan como datos faltantes. El grupo externo no presentan este carácter excluido *O. sardinoides* que falta datos.
 - 16 Dientes en endopterigoides: [0] ausente; [1] presente. SCL-Chis ausente de esta estructura, sin embargo, para *Scombroclupea*, no han sido observados; aquí fueron codificado como datos faltantes.
 - 17 Número total de vértebras excluyendo los centros urales: [0] 30-40; [1] 41-43; [2] más de 50. Exclusivamente, *S. macrophthalma* tiene más de 40 vertebras preurales, entre *Scombroclupea*
 - 18 Mitades de los arcos neurales de la mayoría de las vértebras abdominales: [0] separadas medialmente; [1] fusionado medialmente. Aquí se reporta a *S. occidentalis* y SCL-Chis con estado 1, no antes observado para *Scombroclupea*
 - 19 Costillas pleurales: [0] todas las costillas se articulan con parapófisis a lo largo de la región abdominal; [1] las costillas anteriores se articulan con las fosas profundas en el lado lateral de todos los centra abdominal y las localizadas posteriormente articular con parapófisis bien desarrolladas; [2] todas las costillas se articulan con fosas profundas en el lado lateral de todos los centra abdominal. Hasta el momento, solo se reconoce el estado 1 en SCL-Chis.
 - 20 Epineural y epipleurales en la región caudal: [0] ausente; [1] presente.
 - 21 Epicentrales: [0] ausente; [1] presente.
 - 22 Forma del cleitrón: [0] forma de L (con un solo ángulo en el hueso); [1] Forma de S (que tiene dos anglos). En *Scombroclupea* y SCL-Chis, como los clupeiformes, tienen cleitro en forma de L.
 - 23 Proceso dorsal de posttemporal: [0] esbelto y afilado; [1] sub-rectangular; [2] ancho, más ancho en la punta distal que en el punto medio del hueso. Este rasgo no está bien definido por la poca conservación de esta estructura entre las especies de *Scombroclupea*. SCL-Chis tiene estado 1.
 - 24 Número de rayos de la aleta anal: [0] ocho a once; [1] catorce o dieciséis; [2] diecisiete o dieciocho; [3] veinte; [4] veintidós a treinta y dos; [5] treinta y seis a cuarenta y uno. Se modificó el carácter para quitar el hiatos entre el estado 1 y 2 de Murray y Wilson (2013); *Scombroclupea* y SCL-Chis presentan estado 1.
 - 25 Número de rayos de la aleta dorsal: [0] ocho a trece; [1] catorce a diecinueve; [2] veintiuno a veinticinco. *S. diminuta* carece de esta medición, por el contrario *S. macrophthalma*, *S. occidentalis* y SCL-Chis presenta estado 1.
-

-
- 26 Número de hipurales: [0] siete; [1] seis; [2] cinco. Los hipurales generalmente están cubiertos por radios de la aleta anal dificultando su observación, propiciando la variabilidad en el número de estos huesos notorios en *Scombroclupea* y SCL-Chis.
 - 27 Hipural 2: [0] autógeno; [1] fusionado con el primer centro ural. La fusión es sinapomórfica de *Clupeomorpha*, incluyendo *Scombroclupea* and SCL-Chis.
 - 28 Longitud de la hipural 1: [0] largo, alcanzando centro ural 1; [1] corto, no toca al centro ural 1.
 - 29 El extremo proximal del hipural 1: [0] masivo y formando un proceso ascendente; [1] afilado; [2] masivo, pero no forma el proceso ascendente.
 - 30 Forma de hipural 2: [0] extremo distal claramente más amplio que extremo proximal; [1] muy delgado y con forma de barra. El estado 1 es típicamente distribuido entre los clupeomorfos.
 - 31 Diastema entre el segundo y el tercer hipural: [0] tercer hipural no expandido posteriormente, dejando un hueco o muesca entre el segunda y la tercer hipural; [1] tercer hipural expandido posteriormente, no dejando hueco ni muesca entre el segundo y el tercer hipural. En *Scombroclupea* es un carácter contradictorio: SCL-Chis presenta estado 1 mientras, ha sido reportado para el género el estado 0 (Giersch *et al.*, 2011).
 - 32 Forma de la diastema entre hipurales 2 y 3: [0] pequeña muesca triangular; [1] gran cavidad triangular; [2] gran concavidad formada por hipural 3 que tiene un borde ventral cóncavo. En SCL-Chis no aplica este carácter al carecer de diastema, mientras que en *Scombroclupea* varia la especie entre estado 0 y 1.
 - 33 Tamaño del primer cuerpo ural: [0] aproximadamente del mismo tamaño como los cuerpos preurales; [1] mucho más pequeño que los cuerpos preurales. SCL-Chis presenta estado 0 mientras *Scombroclupea* tienen el estado 1. Todavía es necesario hacer una revisión del género (Giersch *et al.*, 2011).
 - 34 Número de uroneurales: [0] tres; [1] dos; [2] uno. SCL-Chis y *Scombroclupea* tiene dos uroneurales, estado 1.
 - 35 Primer uroneural: [0] se extiende hacia adelante alcanzando al segundo cuerpo preural; [1] no alcanza segundo cuerpo preural. La posición de este hueso no está clara para *S. occidentales*.
 - 36 Fusión del primer uroneural y del primer cuerpo ural: [0] ausente; [1] presente. *Scombroclupea* presenta fusión de estos huesos, estado 1, mientras SCL-Chis son libres.
 - 37 Primer uroneural con expansión dorsal laminar del hueso: [0] ausente; [1] presente. En *S. occidentalis* no es descrita la laminación del uroneural (Giersch *et al.*, 2011).
 - 38 Extremo distal del segundo uroneural: [0] alcanzando el extremo distal del primer uroneural; [1] no alcanzando el extremo distal del uroneural primero.
 - 39 Parhipural: [0] base / arco de hueso fusionado con cuerpo preural 1; [1] autógeno. *Scombroclupea* y SCL-Chis no tienen fusionado el parhipural (Giersch *et al.*, 2011).
 - 40 Fusión del hipural 2 con el cuerpo ural 1: [0] ausente; [1] presente. Este rasgo es define a todos los clupeomorfos (Arratia, 1997), incluyendo a *O. sardinoides*.
 - 41 Número de epurales: [0] tres; [1] dos; [2] ninguno, o los presentes están débilmente osificados, quizá cartilagosas. SCL-Chis y *S. diminuta* tienen 3 epurales, mientras *S. macrophthalma* y *S. occidentalis* presentan 2.
 - 42 Posición de epurales: [0] epurales llenar el espacio entre las espinas neurales de pu1 y pu2; [1] los epurales están situados lejos de la espina dorsal de pu2, dejando un espacio abierto entre ellos. Este carácter en este estudio se considera sinapomórfico para *Scombroclupea*
 - 43 Escudos caudales: [0] ausentes; [1] presente.
-

-
- 44 Espina neural del primer cuerpo preural: [0] grande o lanceolado; [1] corto o subrectangular. Únicamente *S. occidentalis* tiene una espina subrectangular, los restantes taxones son lanceoladas.
- 45 Arco neural del primer centrum ural: [0] ausente; [1] presente. Aquí SCL-Chis presenta estado 1
- 46 Escudos predorsales: [0] ausentes; [1] presente.
- 47 Serie de escudos predorsales: [0] incompleta (ausente en la parte anterior); [1] completa.
- 48 Escudos subrectangulares (i.e., escudos significativamente más amplios que largos) en la parte anterior de series predorsales: [0] ausente; [1] presente.
- 49 Escudos subrectangulares en la parte posterior de la serie predorsal: [0] ausente; [1] presente.
- 50 Serie de espinas en el margen posterior de las alas laterales de los escudos predorsales: [0] ausente; [1] presente.
- 51 Espina media fuertemente prominente en escudos predorsales posteriores: [0] ausente; [1] presente.
- 52 Tamaño de los escudos de la serie predorsal: [0] todos los escudos del mismo tamaño; [1] irregular en tamaño, tamaño de escudos aumentando posteriormente.
- 53 Superficie de escudos predorsales: [0] lisa; [1] ornamentado con surcos radiales.
- 54 Número de escudos predorsales: [0] seis a catorce; [1] dieciséis a diecinueve; [2] veinte a cuarenta y uno.
- 55 Serie abdominal de escudos: [0] ausente; [1] presente.
- 56 Las series completas de escudos abdominales entre el istmo y el ano (es decir, los escudos post-pélvicos están presente): [0] ausente; [1] presente.
- 57 Escamas abdominales post-pélvicas con espina ventral muy prominente y fuerte: [0] ausente; [1] presente. *Scombroclupea* y SCL-Chis tienen espinas ventrales débilmente marcadas en los escudos postpélvicos.
- 58 Tamaño de las alas laterales de los escotes abdominales: [0] pequeño; [1] grandes, extendidos hacia arriba y cubriendo la cavidad abdominal lateralmente durante al menos un cuarto de la distancia desde la ventral del borde del cuerpo a la columna vertebral. *Scombroclupea* and SCL-Chis tienen estado 1, porque las alas laterales se extienden más de un cuarto de la altura del cuerpo.
- 59 Forma de las alas laterales de los escudos de la serie abdominal: [0] espinosa, con grandes espacios entre alas de los escudos; [1] ancho o forma de espátula, con las alas de los escudos adyacentes que tocan para la mayor parte de su longitud. *Scombroclupea* tienen el estado 0.
- 60 Serie de escudos postdorsales: [0] ausente; [1] presente.
- 61 Número de escudos abdominales: [0] menos de 20; [1] 22 - 30; [2] más de 32. SCL-Chis tiene hasta 24 escudos abdominales, *S. diminuta* 24 *S. occidentalis* 25 y *S. macrophthalma* 25; los cuatro taxones tienen el estado 1.
- 62 Número de huesos predorsales: [0] 10 o más; [1] 7-9; [2] 6 o menos.
-

Nueva especie de *Scombroclupea* del Cenomaniano y su importancia filogenética

Tabla 2. Continuación.

	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6
	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	
<i>C. chanos</i>	0	-	1	-	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	0	-	0	
<i>C. dorab</i>	1	0	0	-	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	-	-	0	0	-	?	
<i>D. clupeioides</i>	1	0	2	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0	0	?	
<i>O. vittata</i>	1	0	0	-	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	1	0	0	0	0	
<i>O. sardinioides</i>	?	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	0	-	0	
<i>A. alticorpus</i>	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	0	1	0	0	?	?	
<i>A. brevissimus</i>	-	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	1	0	1	0	0	0	0	1	0	?	?	1	1	?	0	0	0	1	2	
<i>A. namourensis</i>	-	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	2	
<i>D. birdi</i>	-	0	0	1	?	?	?	?	0	1	0	0	?	?	?	1	1	0	1	1	1	?	?	2	1	?	?	?	0	0	1	1
<i>D. dentatus</i>	-	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	1	?	1	0	0	2	1	
<i>D. dubertreti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1	1	?	?	?	2	1	?	?	?	?	0	?	1	
<i>D. shengliensis</i>	-	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	0	0	?	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	?	?	1	0	0	?	1	
<i>'Diplomystus' solignaci</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	1	?	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	0	2	1
<i>E. branmeri</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	?	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	
<i>E. goodi</i>	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1	0	?	?	
<i>E. longicostatus</i>	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1	0	?	?	
<i>E. maceioensis</i>	-	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	?	0	2	1	
<i>P. chetungensis</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	-	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	
<i>R. intocabilis</i>	-	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	?	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1	
<i>S. itapagipensis</i>	?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	-	0	1	0	
<i>S. africanus</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	-	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	?	2	1	1	0	1	0	0	0	0	
<i>S. elusivo</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	-	0	?	0	1	1	0	0	0	1	0	?	2	1	1	0	1	0	0	0	0	
<i>T. marocensis</i>	-	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	
<i>T. rhadinus</i>	-	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	
<i>T. applegatei</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	2	
<i>T. noorae</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	?	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	
<i>T. oligoscutatus</i>	-	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	?	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	
<i>T. dunveganensis</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	
<i>F. loonensus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	0	0	0	?	
<i>R. dorsonudum</i>	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	?	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	0	0	0	1	0
SCL-Chis	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>S. occidentalis</i>	0	1	1	?	0	?	0	1	0	1	1	?	1	?	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	?	0	0	0	1	0
<i>S. macrophthalma</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	?	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	?	0	0	0	1	0
<i>S. diminuta</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	?	0	?	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	?	0	0	0	1	1
<i>A. mesogaster</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. hawaiiensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-

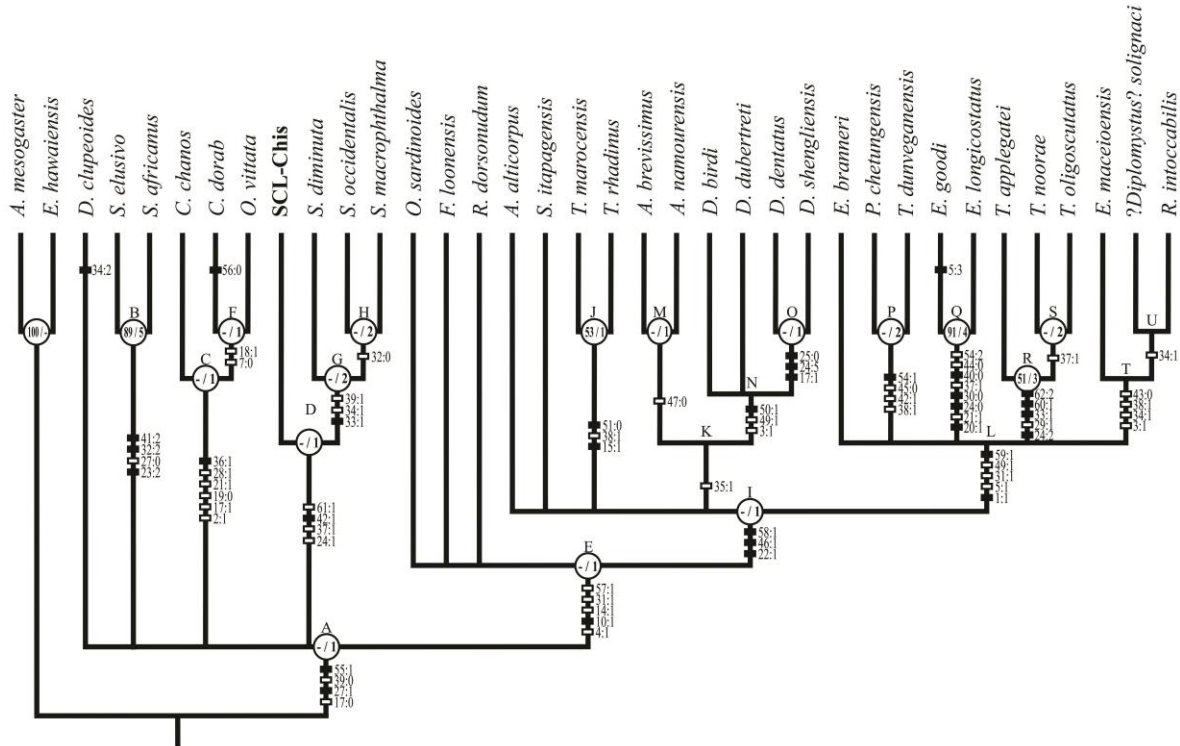


Figura 2. Árbol de consenso de mayoría del superorden Clupeomorpha basado 62 caracteres de Murray y Wilson (2013) incluye al género *Scombroclupea* (con tres especies nominales) y SCL-Chis; obtenido de 297 árboles de 256 pasos con CI=0.30 y RI=0.62. Los caracteres autapomórficos y sinapomórficos señalados en cuadros negro. Caracteres de soporte no sinapomórficos en cuadros fondo blanco. Círculos con valores de soporte de Bootstrap (izquierda) y Bremer (derecha). **A:** 17-0, 27-1, 39-0, 55-1. **B:** 23-2, 27-0, 32-2, 41-2. **C:** 2-1, 17-1, 19-0, 21-1, 28-1, 36-1. **D:** 24-1, 37-1, 42-1, 61-1. **E:** 4-1, 10-1, 14-1, 31-1, 57-1. **F:** 7-0, 18-1. **G:** 33-1, 34-1, 39-1. **H:** 32-0. **I:** 22-1, 46-1, 58-1. **J:** 15-0, 38-1, 51-0. **K:** 35-1. **L:** 1-1, 5-1, 31-1, 49-1 59-1. **N:** 3-1, 49-1 50-1. **O:** 17-1, 24-5, 25-0. **P:** 38-1, 42-1, 45-0, 54-1. **Q:** 20-0, 21-1, 24-0, 30-0, 37-1, 40-0, 44-0, 54-2. **R:** 24-2, 29-1, 33-1, 60-1, 62-2. **S:** 37-1. **T:** 3-1, 34-1, 38-1, 43-0. **U:** 34-1. **C. dorab:** 56-0. **D. clupeioides:** 34-2. **E. goodi:** 5-3.

APÉNDICE 2

Nueva especie de *Scombroclupea* (Teleostei: Clupeomorpha) del Cenomaniano de Chiapas y su posición filogenética.

Bruno Andrés Than Marchese

Material de SCL-Chis.

En este apéndice se provee fotografías adicionales de SCL-Chis descrito y analizado filogenéticamente en el texto principal y apéndice 1. En primera instancia se muestran las imágenes de la serie de ejemplares de SCL-Chis empleados para su descripción (Figuras 1 – 6). En subsecuencia se muestran a los ejemplares del material de comparación usados en la presente tesis (9 – 21).



Figura 1. IHNFG-5297. Holotipo de SCL-Chis. Ejemplar casi completo, muestra foramen beryciforme en el ceratohial anterior. Escala 10 mm.

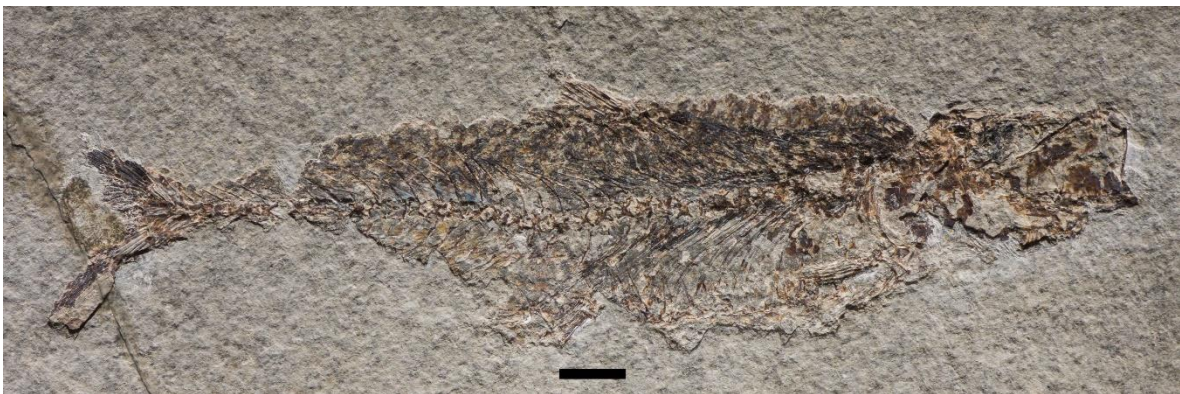


Figura 2. IHNFG-2990. Paratipo. Ejemplar casi completo, parcialmente descubierto. Escala 10 mm.



Figura 3. IHNFG-2992. Paratipo Ejemplar con ausencia de porción distal del lóbulo ventral aleta caudal. Escala 10 mm.



Figura 4. IHNFG-5298. Paratipo. Ejemplar con ausencia de porción anterior del cráneo. Escala 10 mm.



Figura 5. IHNFG-5325. Paratipo. Ejemplar con ausencia de porción ventral desde el angular hasta aleta pélvica. Escala 10 mm.

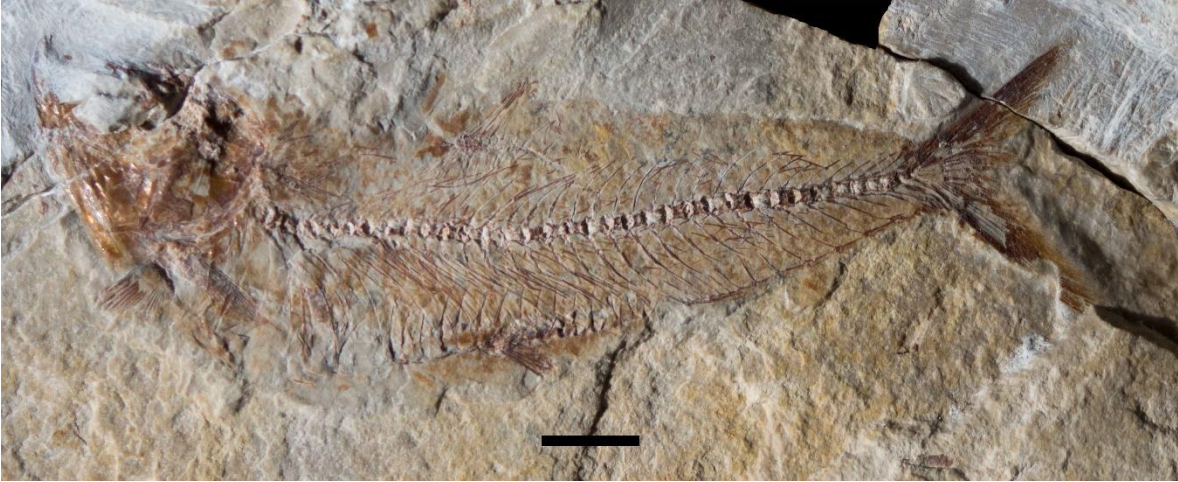


Figura 6. Paratipo. IHNFG-5326. Ejemplar conservado en parte y contraparte, parcialmente descubierto el cráneo. Escala 10 mm.

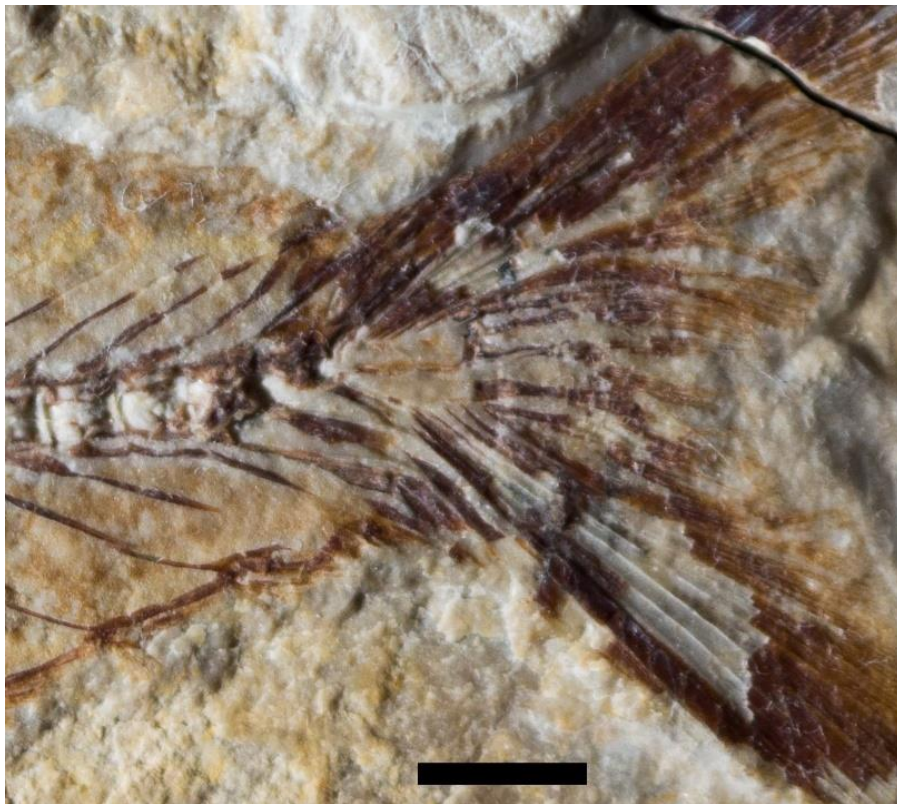


Figura 7. Aleta caudal de SCL-Chis en IHNFG-5326. Escala 5 mm



Figura 8. Paratipo. IHNFG-5327. Ejemplar incompleto, únicamente conservado la porción craneal aleta pectoral. Escala 10 mm.



Figura 9. Paratipo. IHNFG-5328. Ejemplar únicamente descubierto el cráneo

Material de comparación de *Scombroclupea macrophthalma* Heckel 1849



Figura 10. Ejemplar de *Scombroclupea macrophthalma* de Hujula, Líbano. MNHN.F.1570; consultado en línea. Escala 10 mm.



Figura 11. Cráneo de *Scombroclupea macrophthalma* en MNHN.F.1570, se aprecia el ceratohial perforado (foramen beryciforme); consultado en línea. Escala 10 mm.



Figura 12. *S. macrophthalmus* de Hakel, Líbano. MNHN.F.454; consultado en línea. Escala 10 mm.



Figura 13. Cráneo de *Scombroclupea macrophthalmus* en MNHN.F.454, se aprecia el ceratohial perforado (foramen beryciforme); consultado en línea. Escala 10 mm



Figura 14. *S. macrophthalma* de Hakel, Líbano. MNHN.F.465D; consultado en línea. Escala 10 mm.

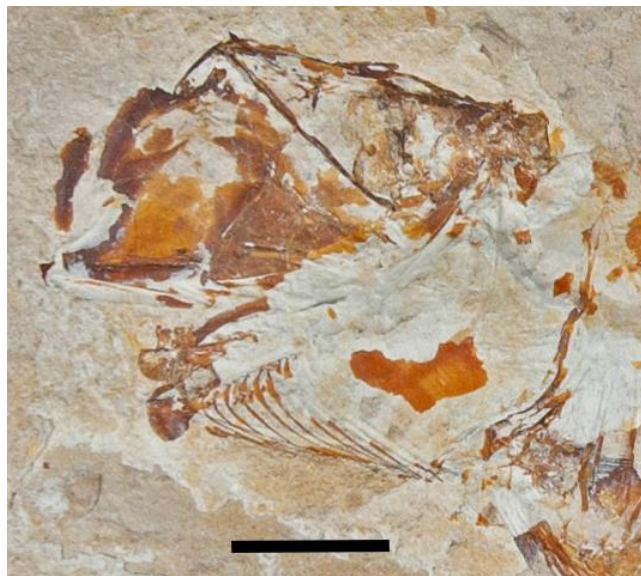


Figura 15. Cráneo de *Scombroclupea macrophthalma* en MNHN.F.465D, se aprecia el ceratohial perforado (foramen beryciforme); consultado en línea. Escala 10 mm.



Figura 16. *S. macrophthalma* de Hakel, Líbano. MNHN.F.1767; consultado en línea. Escala 10 mm.



Figura 17. *S. macrophthalmus* de Hakel, Líbano. MNHN.F.1890; consultado en línea. Escala 10 mm.

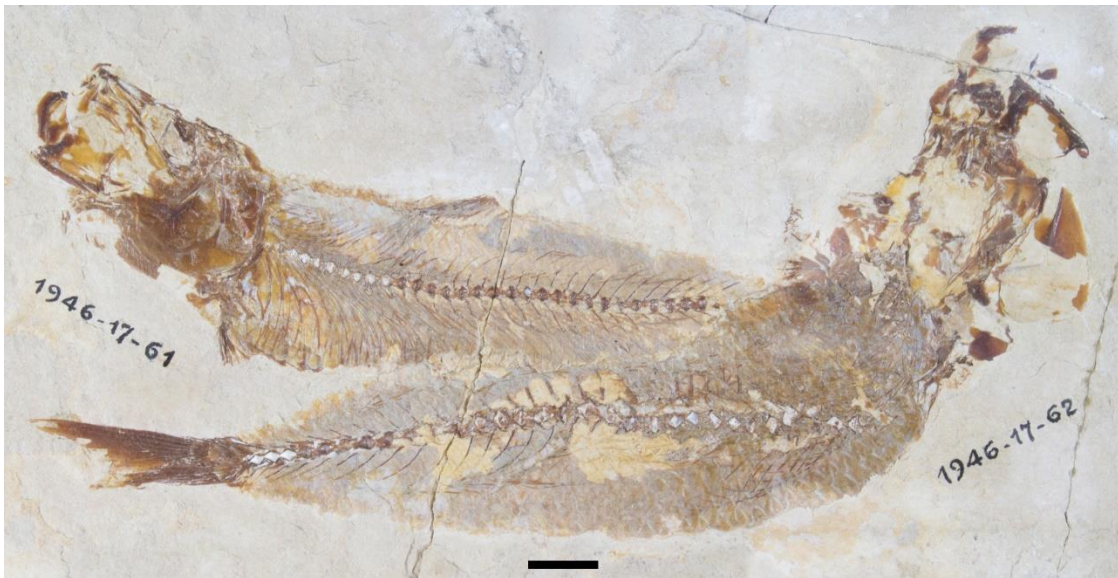


Figura 18. *S. macrophthalmus* de Hakel, Líbano. MNHN.F.1998; consultado en línea. Escala 10 mm.

Material de comparación de *Scombroclupea occidentalis* Giersch, Frey, Stinnesbeck, Ifrim, y Padilla-Gutiérrez 2011

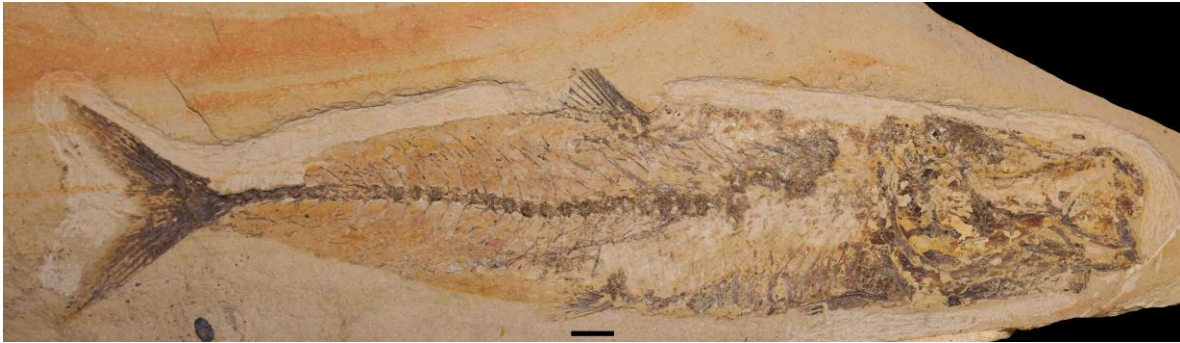


Figura 19. *Scombroclupea occidentalis*. MUZ 480. Escala 10 mm.

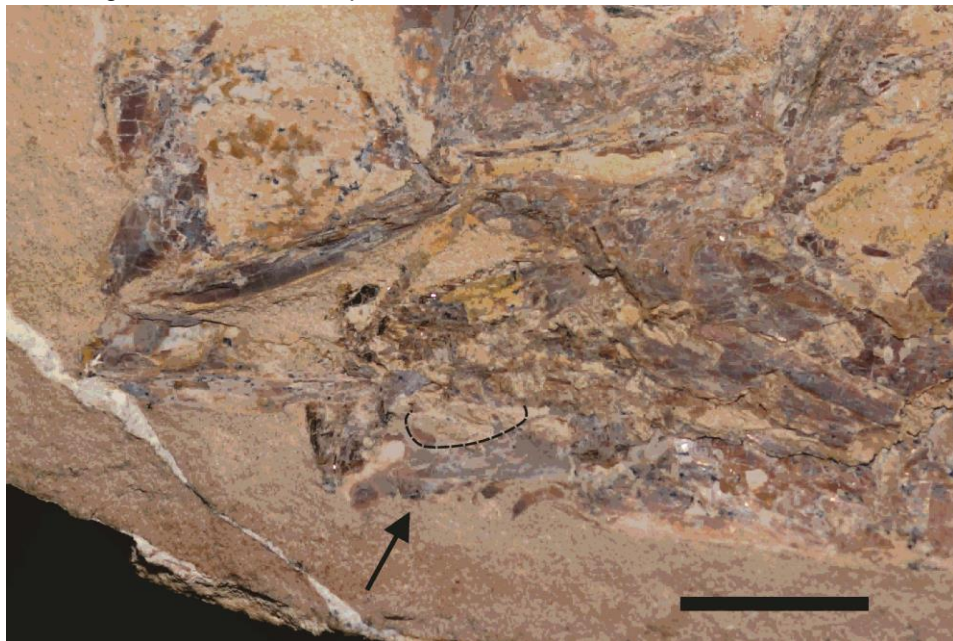


Figura 20. *Scombroclupea occidentalis*. MUZ 480. Flecha muestra la presencia del foramen beryciforme en ceratohial anterior. Escala 10 mm.



Figura 21. *S. occidentalis*. MUZ 335. Escala 10 mm. Fotografía Juan Manuel Contreras



Figura 22. *S. occidentalis*. MUZ 343. Escala 10 mm. Fotografía Juan Manuel Contreras



Figura 23. *S. occidentalis*. MUZ 505. Escala 10 mm. Fotografía Juan Manuel Contreras.



Figura 24. *S. occidentalis*. MUZ 505. Flecha señala la ornamentación del frontal. Escala 5 mm.
Fotografía Juan Manuel Contreras.

Material de comparación de *Ranulfoichthys dorsonudum* Alvarado-Ortega 2014.

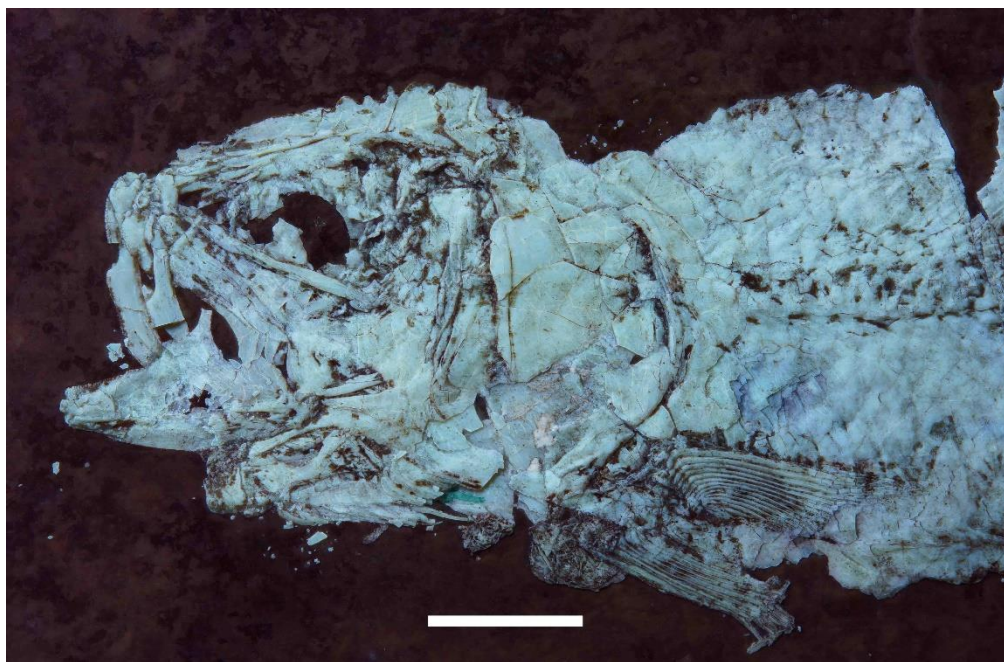


Figura 25. Ejemplar de *Ranulfoichthys dorsonudum*. IGM-9034 Holotipo. Porción anterior del cuerpo. Escala 10 mm. Fotografía Juan Manuel Contreras.

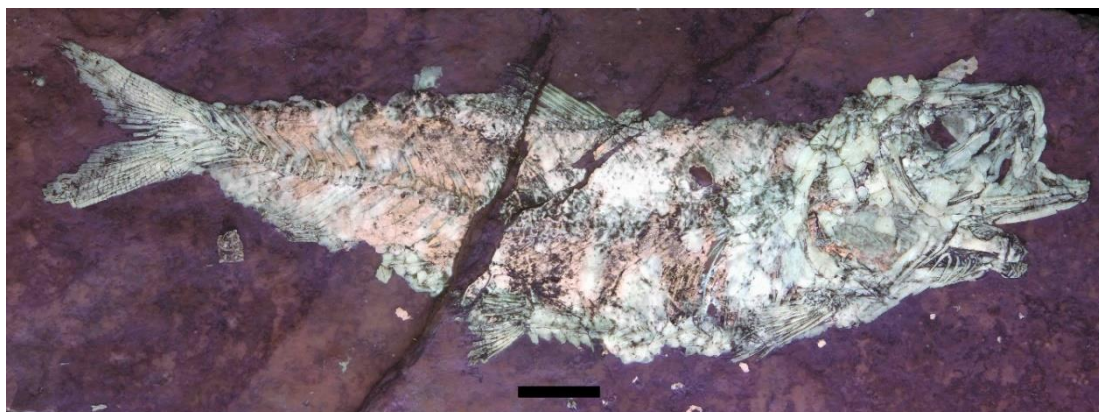


Figura 26. *R. dorsonudum*. IGM-9047. Escala 10 mm. Fotografía Juan Manuel Contreras



Figura 27. *R. dorsonudum*. IGM-9041. Escala 10 mm. Fotografía Juan Manuel Contreras