



Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



**Implicancias evolutivas de supuestos peces  
“folidoforiformes” (Actinopterygii) de la Formación  
La Cantera (Cretácico Inferior), San Luis, Argentina**

**Tesis presentada para optar al Título de Doctor  
en Ciencias Naturales de la Universidad  
Nacional de La Plata**

**Lic. Paula Guillermina Giordano**

**Directora de Tesis: Dra. Gloria Arratia**

**Co-Director de Tesis: Dr. Alberto Luis Cione**

**La Plata, 2015**

*A todos aquellos que, de diferentes  
maneras, me acompañan en este camino*



## ***Agradecimientos***

*Esta tesis no podría haberse concluido sin la ayuda de muchos...*

*Quiero comenzar agradeciendo a **CONICET** y a la **Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata** por brindarme el apoyo institucional. Un agradecimiento especial al personal de la **secretaría de postgrado** por haber estado siempre a disposición, siendo efectivos en cada actividad. Quiero agradecer, asimismo, a la **Universidad Nacional de San Luis** y puntualmente al **Departamento de Geología** de la Facultad de Ciencias Físicas, Matemáticas, y Naturales, que han sido mi lugar de trabajo durante estos años de tesis.*

*Quiero agradecer particularmente, a cada uno de mis directores:*

*A **Alberto Luis Cione**, codirector de esta tesis, por confiar en mí desde el primer momento y abrirme las puertas de su lugar de trabajo sin conocerme.*

*A **Laura Codorniú**, codirectora de mi beca, porque siendo tan diferente a mí, supiste entenderme en todo momento, y sobre todo respetar mis tiempos de aprendizaje y como persona. Gracias por incentivar me en momentos difíciles y alegrarte con cada paso y avance.*

*A **Gloria Arratia**, directora de esta tesis y de beca. Qué difícil se me hace tener que resumir tanto tiempo. Quiero agradecer a Gloria por su compromiso y dedicación desde el primer momento, porque, a pesar de la distancia física, estuvo siempre presente y atenta a mi trabajo. Gracias también por tenerme paciencia, por las charlas de todo tipo compartidas y por recibirme cálidamente en Kansas. Gracias por dejarme descubrir por mí misma, por las discusiones, por las correcciones atentas y comprometidas, y por ayudarme a mantener mi entusiasmo. De Gloria admiro su energía, su mirada global e integrada de los conocimientos, su trabajo intelectual y artístico, pero sobre todo, su sencillez como persona.*

*Quiero dar las gracias a los jurados de esta tesis, **Jorge Casciotta** de la Universidad Nacional de La Plata, **Paulo Brito** de la Universidade do Estado do Rio de Janeiro y **Marcos Mirande** de la Universidad Nacional de Tucumán por desempeñar su rol tan gratamente, aportando comentarios y sugerencias que sin duda enriquecieron este trabajo.*

*En esta etapa, tuve el agrado de conocer a varios colegas de diferentes instituciones, con quienes me fui relacionando por diferentes motivos y hoy, quiero agradecerles: a **Katia González-Rodríguez** de la Universidad de Hidalgo, México, por ser tan cálida desde el primer momento y ayudarme a conseguir bibliografía en ciertos momentos. A **Adriana Mancuso** del CCT-Mendoza, por interesarse en mi trabajo y alentarme en distintos momentos. A **Daniel Cabrera** del Museo de La Plata, por hacer de las esperas y los momentos tensos de exámenes, un poco más amenos. A **Mateo Monferran**, de la Universidad Nacional de Corrientes, por ser un buen compañero en la*

primer etapa y contagiar su entusiasmo. A **Claudio Quezada**, de la Universidad Nacional de Chile, por ofrecer su espacio en momentos complicados, y por su predisposición. A **Sarah Gibson** de The University of Kansas, por facilitarme su material de estudio e interesarse en mi trabajo. A **Mercedes Prámparo** del CCT-Mendoza, por ayudarme a entender aspectos geológicos de La Cantera, y por incentivarnos siempre a seguir y a comprender nuestro estudio de manera integrada. Un especial agradecimientos a dos personas con las que he tenido el placer de aprender, **Mercedes Azpelicueta** del Museo de La Plata, quien con paciencia y dedicación me ayudó, en la primera etapa, a entender y aprender aspectos sobre la anatomía de peces actuales; y a **Hans-Peter Schultze**, de The University of Kansas, quien mediante interesantes conversaciones académicas y de la vida, y su generosa predisposición, me ayudó en todos los viajes a Kansas, y sobre todo, tuve el placer de aprender y de entender un poco más el mundo de las escamas de los peces.

Es importante para mí, poder volver a agradecer a aquellas personas que colaboraron con el material de estudio, los distintos ayudantes de campo, los **estudiantes de la asignatura Paleontología** y sus docentes, y a **Juan José Rustán** quien colaboró con la colección. Quiero dar las gracias a **Marcelo Reguero** del Museo de La Plata, y especialmente a **Alejandra Mazzoni** del Museo de Paleontología de Córdoba, por haberme permitido amablemente revisar y estudiar los ejemplares depositados en dichas colecciones.

Técnicos, despachantes de aduanas, dentistas y fotógrafos, personas que no parecen tener que ver con la Paleontología, a ellos también quiero agradecer ya que se involucraron de distintos modos con mi trabajo: **Daniel Códega, Miguel Valdéz, Emilce Arrúa y Remus Trichardt**.

Quiero agradecer a **Ariel Ortíz Suárez, Jorge Coco Chiesa, Gabriel Ramos y Cecilia Gallard** del Departamento de Geología de la UNSL, por haber demostrado interés en mi trabajo y brindarme confianza dentro del departamento. Quiero agradecer también a los guardias y al personal de limpieza del edificio de Chacabuco y Pedernera, por estar siempre atentos.

A mis compañeros de la sala de becarios, **Fabri, Eliel, Laura y Beto**. Especialmente a **Oscar y Eimi**. Gracias por las charlas compartidas, los mates y por escuchar mis historias sobre la tesis.

Gracias a mis compañeras y amigas del proyecto, por todo lo compartido, por la complicidad, a **Marian, Luz**, y especialmente a **Gaby** por estar siempre atenta y ofrecer su ayuda.

A **Andrea**, gracias por acompañarme en todo, por estar siempre dispuesta a ayudarme, por las charlas y por el empujón diario. Gracias, sobre todo, por los buenos consejos en los momentos oportunos. Ojalá que siempre podamos seguir trabajando juntas.

A mi querida **Benavente**, falta un poco de espacio en estas hojas para agradecerte por tanto; por ser mi guía en todas las etapas de la tesis, por escucharme y aconsejarme, pero sobre

todo, en lo personal, te agradezco mucho por este vínculo fuerte, porque a pesar de las diferencias de lógica básica, no se cómo hacemos pero nos entendemos y nos hacemos tan bien. Gracias por tu sinceridad, y por estar siempre, mi querida amiga! Gracias a **Fede Ferri** y a **Chispa** también, por estar cerca.

Quiero dar las gracias a viejos amigos que siempre estuvieron presentes en esta etapa, acompañando, a **Ceci Succar** por todos los momentos intensos vividos, cuanto te extraño! A **Gonzalito Murua**, a **Walter Lapadula** y a **Antonio Brun**, por la presencia, las charlas de pasillo y de oficina, el compartir de la semana. A dos hermosas mujeres, que con sus diferentes estilos, creatividad y cariño, han permanecido cerca y me han acompañado y ayudado en todo momento, a **Laurita Vinassa** y **Pato Pesquin**. A **Mónica Lugo** y **Esteban Crespo**, gracias por estar siempre presentes, por el humor y por generar bonitos momentos de encuentro. A mis queridos amigos de San Rafael, siempre presentes y escuchándome, a pesar de no llegar a comprender del todo que es lo que hago, a mis queridas **Andre Carri**, **Lourdes**, **Noe** y **Lau Ávila**. También, gracias por el aguante y por los aventones, a **Jose** y a **Mauri**.

Nuevos amigos y buenos compañeros hice en esta etapa, a todos ellos quiero agradecerles. **Carli Sosa**, **Facu Arregui**, **Lucas Muñoz**, **Andrés Richard**, **Magui** y **Vicky Nalin**, **Federico Rivas**, **Ethel Cargnelutti**, **Vale Müller** y **Ale Risma**. Quiero dar las gracias a **Edith**, por todo lo aprendido. Agradecer de corazón a mis amigos de Mendoza, **Pablito Meglioli**, por su generosidad y sobre todo a **Vicky**! Gracias por estar siempre atenta a mí, gracias por tu sensibilidad y por estar siempre presente en los detalles. Gracias a **Mati** también. Especialmente quiero dar las gracias a dos mujeres con quienes he compartido mucho, **Natalia** y **Jaela**. Gracias por abrirse a mí en su espacio, por los matecitos, las juntadas, las interminables charlas, las actividades extracurriculares, la pregunta de todos los días, por estar siempre atentas. Gracias, porque cada una de ustedes, con su estilo y a su manera, me ayudaron a relajar momentos y a pasar mejor los días. Gracias a **Evelyn Vallone**, por la ayuda diaria, sobre todo en esta última etapa, por ponerle una cuota de humor a la vida, por el compañerismo y la sinceridad.

Quiero agradecer a mi querida **Sole Gouiric**. Agradezco haberte encontrado en este camino y que ese encuentro haya sido tan fructífero. Gracias por tu entrega, por estar siempre atenta, por el aliento y el consejo diario, por ayudarme específicamente en lo académico, por las interminables charlas de tesis, por compartir conmigo el entusiasmo! Gracias por ser mi hermana mayor de tesis, y por abrirme, junto a **Lucho**, las puertas de su casa cuando lo necesité!!! Gracias también a tu mamá **Gachi**, por tanta calidez.

Quiero dar mi más sincero y dulce agradecimiento a mis queridos amigos del alma **Kitty**, **Cata**, **Karinays** y **Ricardo**. Quiero agradecerles por cultivar a diario este vínculo tan bonito que tenemos, por quererme así como soy, por ser mis hermanos en San Luis!!! Gracias al tío **Lotoño** y a

**Flavia** también!

A mis primos **Mauri, Chelo, Flavia, Mati** y **Angie**. A mis tios **Hugo, Cati, Zulma** y **Mario**. Por preocuparse siempre por mí, por aguantarme cuando voy de viaje, por su compañía.

Gracias a mi **Chinito**, por tu entrega día a día, por ser mi compañero en este viaje, y por hacer de éste, algo más bonito. Gracias por ser mi cable a tierra y por tu ayuda en este trabajo que ha sido parte mía-tuya desde que nos encontramos. No encuentro el lugar para decirlo todo, tan sólo lo resumo en un **GRACIAS**, así con mayúsculas, y en un te amo, así subrayado. Gracias también a tu familia, tus papás, hermanas y sobrinas, por el aguante. Gracias a **Oliverio** y a **Baraka**, por ser tan buenos compañeros.

Por último, en este lugar especial, quiero agradecer a mis **viejitos queridos**, y a mi querida hermana-amiga **Alen**. Voy a quedarme corta con todo lo que pueda llegar a decirles. Simplemente quiero darle las **GRACIAS** por estar siempre presentes, por ayudarme con todo lo que estuvo al alcance, por el apoyo incondicional, por escucharme, por intentar entender mi locura. Gracias, y quiero decirles que a pesar de la distancia, siempre los llevo dentro mío. Los amo!

# Índice

<b><u>Resúmenes</u></b> .....	<b>1</b>
<b><u>Capítulo I: Introducción</u></b> .....	<b>4</b>
<b>I.1. Antecedentes</b> .....	4
<b>I.2. Objetivos</b> .....	8
<b>I.3. Breve Marco Geológico de la localidad de estudio y contenido fosilífero</b> .....	8
<b><u>Capítulo II: Materiales y Métodos</u></b> .....	<b>13</b>
<b>II.1. Materiales</b> .....	13
II.1.1. Materiales examinados de La Formación La Cantera.....	13
II.1.2. Otros materiales examinados .....	17
<b>II.2. Métodos</b> .....	19
II.2.1. Método de preparación del material .....	19
II.2.2. Método de estudio del material.....	20
II.2.3. Metodología aplicada en la toma de medidas y la obtención de datos merísticos .....	20
II.2.4. Metodología para el estudio de la microestructura de escamas .....	23
II.2.5. Metodología filogenética .....	23
II.2.6. Terminología anatómica .....	23
<b>II.3. Abreviaturas institucionales</b> .....	24
<b><u>Capítulo III: Sistemática paleontológica</u></b> .....	<b>25</b>
<b><i>Sistemática Paleontológica Fam nov.</i></b> .....	25
<b><i>Sistemática Paleontológica Sp A.</i></b> .....	26
Descripción cráneo .....	27
<u>Techo y caja craneana</u> .....	27
Rostral medio.....	28
Nasal .....	28
Placa parietal-postparietal-dermopterótica.....	29
Extraescapular .....	31
Paraesfenoides y vómer .....	32
<u>Serie circumorbital, suborbitales y anillo esclerótico</u> .....	32

Serie Infraorbital-infraorbitales .....	33
Dermoesfenótico.....	34
Supraorbitales .....	35
Suborbitales .....	35
Anillo esclerótico.....	36
<u>Arco mandibular superior y huesos dérmicos asociados</u> .....	36
Cuadrado.....	37
Metapterigoides .....	37
Ectopterigoides .....	37
Entopterigoides.....	38
Autopalatinos-Dermopalatinos.....	38
Cuadrado yugal.....	39
Maxilar .....	39
Supramaxilar.....	40
Premaxilar.....	40
<u>Arco mandibular inferior y huesos dérmicos asociados:</u>	
dentario, angular, surangular y coronoides.....	41
<u>Arco hioideo</u> .....	42
Hiomandibular .....	43
Simpléctico .....	43
Hiales: interhial, ceratohial anterior y posterior, hipohial .....	44
<u>Serie opercular, radios branquiostegos y placa gular</u> .....	45
Preopercular.....	45
Opercular .....	46
Subopercular.....	47
Interopercular .....	47
Radios branquiostegos.....	47
Placa gular .....	48
<u>Arcos branquiales</u> .....	49
Descripción postcráneo.....	49
<u>Columna vertebral y elementos intermusculares</u> .....	49
<u>Cintura pectoral</u> .....	51
Posttemporal .....	51
Cleitro .....	52



Clavícula.....	52
Supracleitro.....	52
Postcleitro .....	53
Escápula y coracoides.....	53
Aleta pectoral.....	53
<u>Cintura pélvica</u> .....	54
Aleta pélvica .....	54
Aleta dorsal.....	54
Aleta anal.....	55
Aleta caudal .....	56
Escamación.....	58
Macromorfología.....	59
Micromorfología.....	62
<b>Ilustraciones referidas a la especie A</b> .....	64
<b><i>Sistemática Paleontológica Sp B.</i></b> .....	128
Descripción cráneo .....	129
<u>Techo y caja craneana: nasales, paraesfenoides,</u> orbitoesfenoides.....	129
<u>Serie circumorbital, suborbitales y anillo esclerótico</u> .....	130
Serie infraorbital-Infraorbitales .....	130
Supraorbitales .....	130
Suborbitales .....	131
Anillo esclerótico.....	131
<u>Arco mandibular superior y huesos dérmicos asociados</u> .....	131
Cuadrado.....	131
Cuadrado yugal.....	132
Maxilar .....	132
Supramaxilar.....	132
<u>Arco mandibular inferior y huesos dérmicos asociados:</u> articular anterior y posterior, retroarticular, ?coronomeckeliano, dentario, angular, surangular y coronoides .....	133
<u>Arco hioideo</u> .....	134
Hiomandibular .....	134
<u>Hiales:</u> ceratohial anterior e hipohial.....	135

<u>Serie opercular, radios branquiostegos y placa gular</u> .....	135
Preopercular .....	135
Opercular .....	136
Subopercular .....	136
Interopercular .....	137
Radios branquiostegos .....	137
Descripción postcráneo .....	138
<u>Cintura pectoral</u> : posttemporal, cleitro, clavícula, supraclitro y postcleitros .....	138
Escamación y forma del cuerpo .....	139
<b>Ilustraciones referidas a la especie B</b> .....	140
<b><u>Capítulo IV: Análisis filogenético</u></b> .....	<b>149</b>
<i>Muestreo taxonómico</i> .....	149
<i>Muestreo de caracteres</i> .....	149
<i>Análisis filogenético</i> .....	150
<i>Resultado del análisis filogenético</i> .....	151
<i>Descripción del cladograma de consenso</i> .....	152
<b><u>Capítulo V: Discusión</u></b> .....	<b>158</b>
<i>Las especies de la Formación La Cantera como Neopterygii</i> .....	158
<i>Las especies de la Formación La Cantera como Teleostomorpha</i> .....	158
<i>Las especies de la Formación La Cantera como nuevo grupo taxonómico</i> .....	163
<i>Las especies de la Formación La Cantera como ejemplo dentro de la problemática     clásica de los “Pholidophoriformes”</i> .....	173
<i>Contexto filogenético y comentarios taxonómicos generales acerca del análisis     cladístico</i> .....	174
<b><u>Capítulo VI: Conclusiones</u></b> .....	<b>176</b>
<b><u>Bibliografía</u></b> .....	<b>178</b>
<b><u>Anexos</u></b> .....	<b>193</b>
<i>Tablas de medidas y de datos merísticos</i> .....	194

<i>Análisis filogenético - Lista de caracteres</i> .....	217
<i>Matriz de taxa y caracteres</i> .....	254

## Resumen

### **Implicancias evolutivas de supuestos peces “foliodoriformes” (Actinopterygii) de la Formación La Cantera (Cretácico Inferior), San Luis, Argentina**

Los registros de actinopterigios de ambientes continentales del Cretácico de Argentina son escasos comparados con los hallazgos marinos del Hemisferio Sur, o con los registros del Hemisferio Norte en general. La Formación La Cantera comprende depósitos continentales del Aptiano tardío, localizados en la Sierra del Gigante, provincia de San Luis. Entre su biodiversidad, se encuentra el conjunto de neopterigios ganoideos, objeto de estudio de este trabajo de tesis.

Los neopterigios de la Fm. La Cantera, fueron preliminarmente asignados al orden Pholidophoriformes probablemente debido a sus escamas ganoideas y a su pequeño tamaño corporal. Este caso constituye un ejemplo local emplazado en un contexto global en el que, durante unos 70 años, diferentes especies de lo que actualmente se reconoce como Holostei y/o Teleostomorpha, fueron agrupadas en este orden, hoy identificado como “Pholidophoriformes”.

El objetivo general del presente trabajo fue estudiar e interpretar, en el marco de la sistemática filogenética, los especímenes preliminarmente asignados a “foliodoriformes” de la Fm. La Cantera y aclarar su posición taxonómica y sistemática dentro de Actinopterygii.

El estudio se realizó sobre especímenes depositados en distintas colecciones nacionales y con nuevo material colectado en el marco de esta tesis. El mismo fue mecánicamente preparado por la tesista, fotografiado e ilustrado en detalles. Asimismo, los ejemplares fueron medidos y de cada uno de ellos se obtuvieron datos merísticos, osteológicos y de la macroestructura de las escamas (que fueron volcados en tablas). La microestructura de las escamas, también fue estudiada.

Por medio de las herramientas anteriormente explicadas, los especímenes fueron interpretados, descritos en detalle y comparados con una amplia variedad de otros peces neopterigios revisados de primera mano y mediante bibliografía. Finalmente, toda la información morfológica permitió la confección de una matriz que fue sometida a un análisis filogenético (TNT). Ésta fue construida con un muestreo taxonómico novedoso (27 géneros), usando 179 caracteres propuestos por otros autores y 25 nuevos propuestos en esta tesis.

Los resultados de este estudio integrado permitieron llegar a la conclusión de que los neopterigios de la Fm. La Cantera, no son Pholidophoriformes y que corresponden a nuevos taxa dentro de Neopterygii. Se identificaron dos nuevas especies que se incluyen en una nueva familia, con una posición *incertae sedis* dentro de Teleostomorpha *sensu* Arratia (2001). Según las comparaciones realizadas, esta corresponde a un grupo endémico de América del Sur. La nueva familia se encuentra sustentada por una combinación única de caracteres, como así también por

varias autapomorfías. Entre ellas, la particular disposición de los elementos circumorbitales donde los infraorbitales posteriores, así como los supraorbitales, se encuentran desarticulados entre sí.

## Abstract

### Evolutionary implications of the so-called “pholidophoriforms” (Actinopterygii) from La Cantera Formation (Lower Cretaceous), San Luis, Argentina

The records of actinopterygians of Cretaceous continental environments from Argentina are limited when compared with South America marine findings or records from North Hemisphere, in general. La Cantera Formation represents late Aptian continental deposits from Sierra del Gigante, San Luis province. Among its biodiversity, there is a group of ganoid neopterygian fishes that are the aim of this thesis.

Neopterygians from La Cantera Fm. were preliminary assigned to Pholidophoriformes, probably due to their ganoid scales and small body size. They are a local example within a global context in which, during 70 years, different species that nowadays are known as Holostei/Teleostomorpha, were clustered in this order, currently identify as “Pholidophoriformes”.

The main goal of the present work was to study and interpret, in a systematic phylogenetic framework, the specimens from La Cantera Fm. assigned to “pholidophoriforms”, and to clarify their taxonomic and systematic position within Actinopterygii.

The study was made on specimens deposited in different national collections and on new material collected during this thesis. Samples were mechanically prepared, photographed, and illustrated by the author. Specimens were measured, and meristic osteological data, as well as data about scales macrostructure, were collected and put all together into comparative tables. The microstructure of scales was also studied.

In this way, specimens were described, interpreted, and also compared with a wide variety of other neopterygians, and with a broad survey of the literature. The collected information permitted the preparation of a matrix that was submitted to a phylogenetic analysis (TNT). The matrix was built with a novel taxa sample (27 genera) and 179 characters proposed by other authors and 25 new characters proposed herein.

Conclusions of this integrative study are: the neopterygians from La Cantera Fm, are not Pholidophoriformes, but a new group within Neopterygii. Two new species were identified; they belong in a new family with *incertae sedis* position among Teleostomorpha *sensu* Arratia (2001) and representing an endemic South American group. The new family is supported by a unique combination of characters and also by autapomorphies. For instance, particular disposition of circumorbital bones with posterior infraorbitals and supraorbital disconnected between each other.



## Capítulo I: Introducción

### I.1. Antecedentes

La enorme diversidad taxonómica de los actinopterigios, con aproximadamente 27.000 especies vivientes en todos los ambientes acuáticos del planeta (Nelson, 2006), se traduce en una clasificación cargada de conflictos. Tradicionalmente se reconocieron tres grandes subclases (Müller, 1844): Chondrostei, Holostei y Teleostei. Desde entonces su interpretación ha ido variando a lo largo del tiempo.

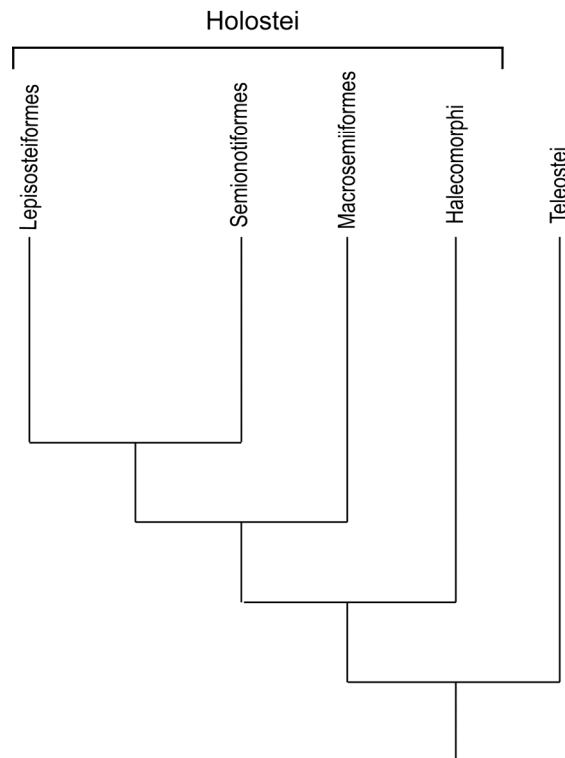
En el caso de Holostei, Patterson en 1973, introdujo cambios radicales al proponer al grupo como no monofilético y fue así como luego la identidad filogenética del grupo fue sufriendo cambios durante los años posteriores. Estas nuevas interpretaciones fueron el resultado de la combinación de varios factores, entre ellos, del surgimiento de la metodología cladista propuesta por Hennig en 1966, que permitió abordar el entendimiento de los caracteres en el contexto de la sistemática filogenética. Asimismo se sumó la disponibilidad de nuevo material de diferentes localidades del mundo y una vasta acumulación de datos que se canalizó en la interpretación de peces tanto fósiles como actuales (Arratia, 2004). Aportando a esta dinámica de cambio, evidencias relativamente recientes basadas tanto en datos morfológicos como moleculares, redefinen a Holostei y reafirman su monofilia (Grande, 2010).

El estudio de Teleostei, por su parte, también cuenta con una larga historia de cambios, que va desde la interpretación del contenido del grupo y sus caracteres, hasta la definición su contexto filogenético y de su grupo hermano (véase Arratia, 1999, 2000a, 2001, 2004). Actualmente se han definido varios aspectos de Teleostei, por ejemplo sus grupos basales y las sinapomorfias que sustentan la monofilia de todo el grupo (incluyendo al “stem-base group”, Teleostomorpha) (Arratia, 2013). Estos puntos se encuentran en constante discusión y van de la mano de nuevos descubrimientos y estudios que buscan clarificar las relaciones entre los grupos dentro del gran clado de teleósteos, y entre éste, dentro de Neopterygii.

Actualmente las hipótesis de parentesco planteadas para holósteos y teleósteos, ambos contenidos en el clado Neopterygii (Figura 1.1.), se encuentran en constante discusión especialmente las de Holostei *sensu* Grande 2010. Numerosos estudios recientes llevados a cabo en especímenes de holósteos, sobre todo en nuevos hallazgos de Semionotiformes y Halecomorphi, cuestionan y ponen en duda las sinapomorfias de Neopterygii, como así

también sus relaciones filogenéticas (e.g. López-Arbarello, 2012; López-Arbarello *et al.*, 2014 Brito y Alvarado-Ortega, 2013; Cavin *et al.*, 2013, entre muchos otros). Estudios de detalle, tanto en nuevos como en taxa de neopterygios ya conocidos, son claves para esclarecer la problemática evolutiva concerniente a Holostei, Teleostei y las relaciones entre ellos.

Por otro lado, el estudio de peces mesozoicos del Hemisferio Sur es relevante, puesto que, en comparación con los más de 200 años de investigaciones paleoictiológicas con los que cuenta el Hemisferio Norte, son muy poco conocidos. Entre las unidades cretácicas continentales de Sudamérica se destacan, por su contenido paleoictiológico, las de la cuenca de Araripe al noreste de Brasil. Desde este punto de vista, las formaciones más relevantes son Santana y Crato, de edad Aptiana-Albiana (Maisey, 2000; De Castro de Leal y Brito, 2004; López Arbarello, 2004; Brito y Yabumoto, 2011).



**Figura 1.1.** Hipótesis de Grande (2010), sobre las relaciones de Neopterygii. Nótese como Holostei forma un clado. Tomado y ligeramente modificado de Grande, 2010.

Los peces mesozoicos en Argentina han sido estudiados durante un poco más de 100 años, con los primeros trabajos de Ameghino, a finales del siglo XIX-principios del siglo XX (e.g. Ameghino, 1899; 1904; entre otros citados en Arratia y Cione, 1996). Es notable cómo varias científicas mujeres tuvieron un importante papel en los comienzos de la historia de la

disciplina en la Argentina. Entre ellas resaltan Matilde Dolgopol de Saez quien puso en valor, sobre todo, ejemplares de la Patagonia Argentina (e.g. Dolgopol de Saez, 1939; 1940; 1949), y Andreina Bocchino de Ringuelet en la década de 1970 estudiando diversos grupos, entre los que se encuentran los peces Semionotiformes de la Formación Lagarcito de la Provincia de San Luis (e.g. Bocchino, 1973; 1974). Se destaca, por otro lado, el trabajo llevado a cabo por Carlos Rusconi, con sus aportes en el estudio de peces de Mendoza (e.g. Rusconi, 1946a; 1946b; 1948) y también el trabajo de Alberto Cione concentrándose sobre todo en la fauna íctica desde un punto de vista biogeográfico y bioestratigráfico (Cione y Pereira, 1987; Cione *et al.*, 1985, entre muchos otros). Actualmente, el conocimiento referido a peces mesozoicos de Argentina, se ha profundizado con trabajos en el Triásico (López-Arbarello y Zavattieri, 2008; López-Arbarello *et al.*, 2010), en el Jurásico (López-Arbarello *et al.*, 2008; 2013; Gouiric-Cavalli, 2013a; 2013b; 2013c; Gouiric-Cavalli y Cione, 2013a; 2013b; Gouiric-Cavalli y Cione, *en prensa*), y en el Cretácico (López-Arbarello y Codorniú, 2007; Giordano 2010; Giordano y Arratia, 2011; Cione y Gouiric-Cavalli, 2012; Giordano y Arratia, 2013a; 2013b).

Puntualmente para el Cretácico, los registros de actinopterigios de ambientes continentales en Argentina no son muy abundantes. Se destacan para el Cretácico Tardío los hallazgos realizados en unidades del Grupo Salta (Marquillas *et al.*, 2005) y los restos de peces obtenidos en depósitos de la Cuenca Neuquina (Garrido, 2010) y, para el Cretácico Temprano, los registros en los depósitos lacustres de la provincia de San Luis, Formación Lagarcito y Formación La Cantera (Arratia y Cione, 1996; López Arbarello, 2004; Arcucci *et al.*, *en prensa*).

La Formación Lagarcito es una unidad asignada al Albiano, cuya localidad fosilífera principal está emplazada a 32° 29' 40,6" S, 66° 59' 38" O, en el Parque Nacional Sierra de las Quijadas, al noreste de la provincia de San Luis (Chiappe *et al.*, 1998; Rivarola *et al.*, 2004). En la formación se halló el semionotiforme, *Neosemionotus puntanus* Bocchino, 1973, representado por varios ejemplares muy bien preservados (Codorniú, 2000; López-Arbarello y Codorniú, 2007). Por otro lado, se conocen dos ejemplares de la familia Pleuropholidae, identificados por A. L. Cione y actualmente en estudio (Chiappe *et al.*, 1998; Succar y Giordano, 2012; Arcucci *et al.*, *en prensa*).

La Formación La Cantera, asignada al Aptiano, aflora en la Sierra del Gigante de la provincia de San Luis (véase detalles en sección I.2) (Rivarola *et al.*, 2002; Arcucci *et al.*, 2002a; Rivarola y Castillo-Elías, 2011; Arcucci *et al.*, *en prensa*). Los únicos vertebrados hallados en la Formación La Cantera son actinopterigios que comprenden un ensamble de dos grupos diferentes que no han sido estudiados en detalle, ni morfológica ni sistemáticamente

(Codorníu y Arcucci, 2001; López-Arbarello *et al.*, 2002b; López-Arbarello, 2004; Giordano, 2010; Arcucci *et al.*, *en prensa*). Por un lado, se han registrado actinopterigios basales clasificados como cocolépidos o como condrósteos y que están actualmente en estudio (Spinuzza, 1986; López-Arbarello *et al.* 2002a; López-Arbarello, 2004; Castillo-Elías, 2011). Por otro lado, se detectaron al menos tres taxa de neopterigios ganoideos (Codorníu y Arcucci, 2001; Arcucci *et al.*, 2002a; López Arbarello *et al.*, 2002b), los que son objeto de estudio en este trabajo de tesis. Estos últimos fueron preliminarmente clasificados por Andreína Bocchino (en Flores, 1969) como “Pholidophoriformes”, muy probablemente debido a su pequeño tamaño y a su cuerpo cubierto por escamas ganoideas.

Se hace indispensable aclarar en este punto, que el orden Pholidophoriformes fue erigido por Berg en 1937. Sin embargo su diagnosis se basó en caracteres plesiomórficos a distintos niveles dentro de los actinopterigios, tales como forma y tamaño del cuerpo, siendo todos fusiformes y de pequeñas dimensiones. Además, todas las especies que inicialmente fueron incluidas en Pholidophoriformes compartían el tipo de escamas, siendo ganoides romboidales con articulación “peg and socket” y huesos, en general recubiertos por ganoina (Arratia, 2013). Por lo tanto, y a pesar de su amplio uso, el orden Pholidophoriformes hasta muy recientemente, no constituía un grupo natural ya que agrupaba un conjunto de géneros de peces holósteos (y dentro de ellos especies de halecomorfos), y teleosteos que, revisados bajo el paradigma cladista, resultaron parafiléticos o bien *incertae sedis* dentro de los teleosteomorfos (Arratia, 1999; 2000a; 2000b; 2001; Arratia y Tintori, 2003). Finalmente, el orden fue recientemente revisado con profundidad, acotándose y redefiniéndose (en cuanto a sus caracteres y contenido taxonómico) en un clado, que actualmente comprende una sola familia de teleósteos (*sensu* Arratia, 2013) del Triásico de Europa. En este contexto, los peces ganoideos de la Formación La Cantera (Flores, 1969; Spinuzza, 1986; Codorníu y Arcucci, 2001; Arcucci *et al.*, 2002b; López Arbarello *et al.*, 2002b; López-Arbarello, 2004; Giordano y Arratia, 2011), así como también otros peces argentinos, fueron considerados “Pholidophoriformes” durante aproximadamente 40 años. Algunos de ellos actualmente, ya han sido reestudiados o se encuentran en proceso de estudio. Entre ellos, “*Pholidophorus argentinus*” de la Formación Vaca Muerta (Jurásico) recientemente identificado como un Aspidorhynchiformes (Gouric-Cavalli y Cione, 2013b), o “*Pholidophorus vallejsensis*” de la Formación Cacheuta y “*Pholidophorus dentatus*” de la Formación Potrerillos (ambos triásicos), revisados en el 2010 y determinados como *incertae ordinis* dentro de Actinopterygii (López-Arbarello *et al.*, 2010).

El presente trabajo de tesis, pone en valor a los peces ganoideos de la Formación La Cantera que inicialmente, fueron clasificados como “Pholidophoriformes”. Se proporciona en

los capítulos siguientes el estudio anatómico detallado en el contexto de la Sistemática Filogenética, y la discusión de los resultados descriptivos y del análisis filogenético, en comparación con otros neopterigios para establecer sus relaciones con otros grupos.

## **I.2. Objetivos**

### **I.2.1. Objetivo General**

Estudiar e interpretar en el marco de la sistemática filogenética los especímenes preliminarmente asignados a “Pholidoforiformes” de la Formación La Cantera (Aptiano tardío), Sierra del Gigante, San Luis, Argentina y aclarar su posición taxonómica y sistemática dentro de Actinopterygii.

### **I.2.2. Objetivos Específicos**

- Describir detalladamente la osteología de los peces para aclarar su taxonomía y para detectar caracteres a utilizar en el análisis filogenético.
- Realizar estudios de la estructura histológica y de la microornamentación de superficie externa de las escamas fósiles, teniendo en cuenta que la diversidad de las escamas de Actinopterygii pueden proveer información filogenética válida.
- Llevar a cabo el análisis filogenético de los peces considerados “pholidoforiformes” de la Formación La Cantera, incluyendo una variada gama de actinopterigios para clarificar su posición sistemática dentro de Actinopterygii.
- Discutir los resultados, mediante la realización de comparaciones morfológicas con holósteos y teleósteos.

## **I.3. Breve marco geológico de la localidad de estudio y contenido fosilífero**

La cuenca de San Luis forma parte de las llamadas cuencas de “rift” en rosario que corren en dirección nor-noroeste en el centro de Argentina. La cuenca se encuentra alojada en

el margen suroeste de la provincia geológica de las Sierras Pampeanas, en el noroeste de la provincia de San Luis (Flores y Criado Roque, 1972; Yrigoyen, 1975). Se habría formado entre el Aptiano-Albiano (Rosello y Mozetic, 1999).

Dentro de la cuenca de San Luis aflora La Formación La Cantera. Los ejemplares estudiados en este trabajo provienen de sedimentos aflorantes en “La Cantera de Gutiérrez”, localidad tipo de la formación. La misma se ubica en la Sierra del Gigante, a  $32^{\circ} 49'$ ,  $33^{\circ} 06'$  S y  $66^{\circ} 59'$ ,  $66^{\circ} 46'$  W y a 85 km al noroeste de la ciudad de San Luis, en la provincia del mismo nombre, en el centro-oeste de Argentina (Figura 1.2.).

La Formación La Cantera forma parte del Grupo El Gigante en la cuenca de San Luis (Figura 1.3.A. y B.) (Flores, 1969; Flores y Criado Roque, 1972; Rivarola *et al.*, 2002; Arcucci *et al.*, 2002a; Rivarola y Castillo-Elías, 2011; Castillo-Elías, 2014; Arcucci *et al.*, *en prensa*) y se ha interpretado como un relleno continental de un sistema extensional relacionado con la apertura del Atlántico en la fragmentación del Gondwana (Rivarola y Spalletti, 2006), y que se habría iniciado entre el Barremiano y el Aptiano (Benedetto, 2010).



**Figura 1.2.** Mapa general de ubicación de la localidad de estudio.

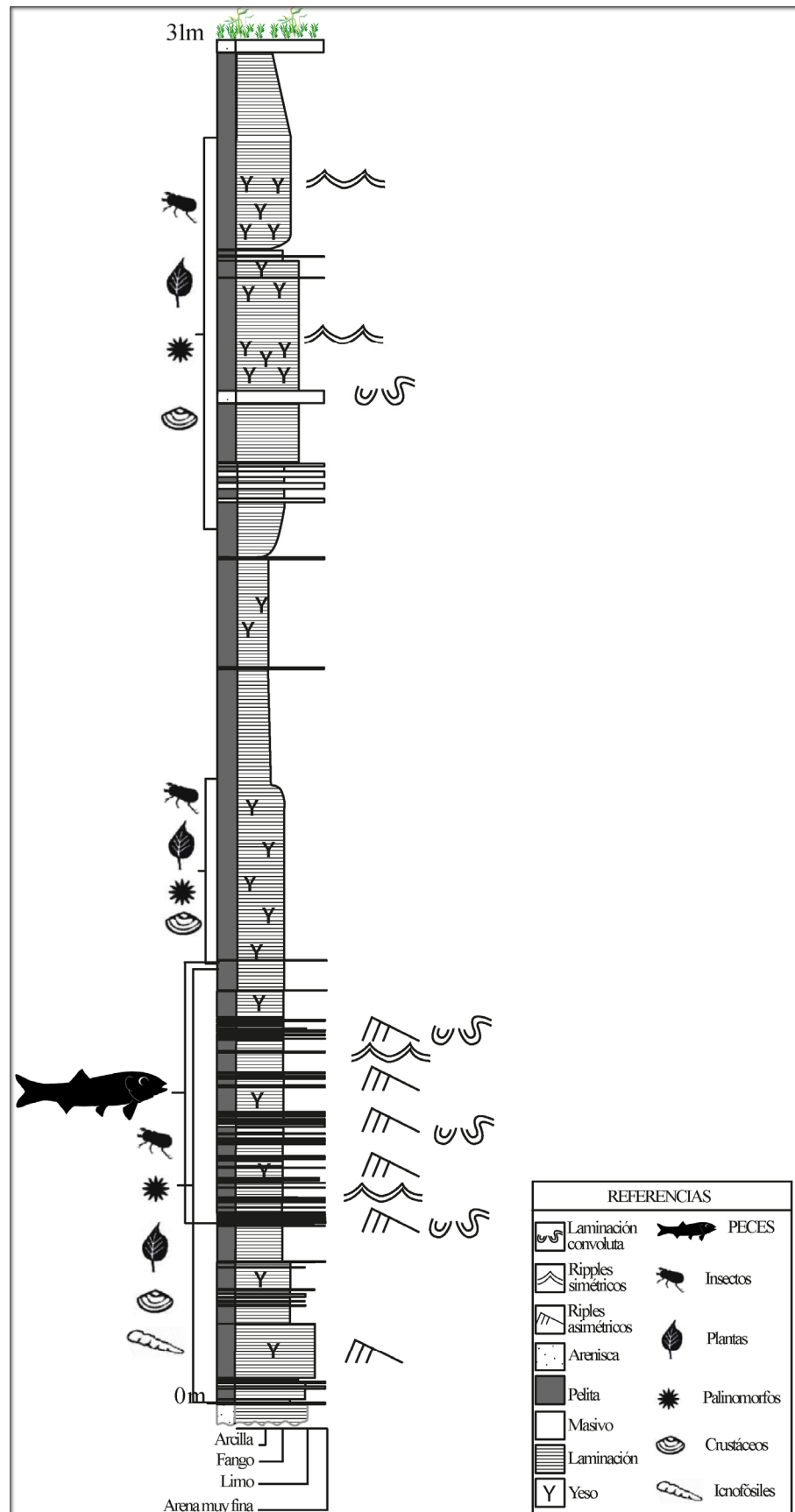




**Figura 1.3.** Fotografías de la zona de estudio donde se emplaza la Formación La Cantera. **A.** Foto panorámica de la Sierra del Gigante. **B.** Localidad tipo “La Cantera de Gutiérrez”. **C.** Fotografía de detalle de los estratos del perfil tipo.

En la localidad tipo, la Formación la Cantera alcanza 31 metros de espesor. De acuerdo a sus características litológicas, su acotada extensión, y su contenido palinológico (Prámparo 1986; 1988; 1990; 1994; 1999a; 1999b; 2012; Prámparo *et al.*, 2007), la Formación La Cantera ha sido interpretada como una unidad de tipo continental lacustre. Litológicamente, está caracterizada por una sucesión de pelitas papiráceas laminadas intercaladas con areniscas siliciclásticas (Criado-Roque *et al.*, 1981) y niveles de yeso primario (Figura 1.3.C. y 1.4.). El yeso forma capas que van desde un milímetro a decímetros de espesor, siendo laminares o masivas (Castillo-Elías, 2014).

Ambientalmente, la Formación La Cantera podría representar depósitos en lagos efímeros relacionados con un ambiente fluvial con algunos períodos de sistema lacustre más estable (Criado-Roque *et al.*, 1981; Rivarola y Castillo-Elías, 2011). En estos períodos lacustres, más calmos, podrían haberse producido las condiciones necesarias para la preservación de los delicados restos de los organismos que formaban parte de su ecosistema (Castillo-Elías *et al.*, 2012a; 2012b).



**Figura 1.4.** Perfil esquemático de la Localidad Tipo, indicando los niveles de donde proviene el material de estudio (*sensu* Castillo-Elías, 2014).

Además de los peces ya mencionados, el registro paleontológico de la Formación La Cantera comprende una rica asociación biótica muy interesante desde los puntos de vista sistemático y paleoambiental (Arcucci *et al.*, 2002a; 2002b; 2005; 2009; Castillo-Elías *et al.*, 2012a; 2012b; Arcucci *et al.*, *en prensa*). Se ha descripto microflora (Prámparo, 1986; 1988; 1990; 1994; 1999a; 1999b; 2012; Prámparo *et al.*, 2007) y restos de macroflora tales como hojas, tallos, flores y semillas de diversos grupos taxonómicos que incluyen angiospermas, gimnospermas, y briófitas como *Tallithes* sp. y *Muscites* sp., entre otras (Puebla, 2009; Puebla *et al.*, 2012; Gómez, 2012), ostrácodos continentales e insectos acuáticos, como el hemíptero *Notonecta mazzoniae* (Mazzoni, 1985; Petrulevičius *et al.*, 2010).

El contenido palinológico permite asignar a La Formación La Cantera al Aptiano tardío. Las especies de polen de angiosperma encontradas en la formación, *Afropollis* así como el complejo *Astereopollis* se registran en Argentina en el Aptiano. Por otra parte, la ausencia de polen tricolpado permite acotar la edad de la unidad al Aptiano tardío (Prámparo, 1994; 1999a; 1999b; 2012; Prámparo *et al.*, 2007).

## Capítulo II: Materiales y Métodos

### II.1. *Materiales*

El material objeto de este estudio proviene de diferentes colecciones nacionales, y ha sido colectado en campañas realizadas en la Formación La Cantera, mayormente en los años 1969, 1985, 2000, 2001, y, a partir del 2008, en años consecutivos hasta la actualidad. Desde el año 2010 (comienzo de esta tesis) las colectas de material fueron sistematizadas y llevadas a cabo con control estratigráfico de detalle, por lo que para gran parte de los especímenes obtenidos a partir de tal fecha, se conoce el nivel estratigráfico exacto (o el conjunto de niveles) de proveniencia (Castillo-Elías *et al.*, 2012a; 2012b).

#### II.1.1. Materiales examinados de La Formación La Cantera

##### **Especie A:**

- 1) **MIC-V46 a y b:** espécimen articulado, completo, conservado en vista lateral en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente recubierto por escamas.
- 2) **MIC-V52:** espécimen articulado, en vista lateral, completo exceptuando aleta caudal. Cuerpo recubierto por escamas con varias filas horizontales faltantes. Cráneo con varios huesos faltantes producto de la sobrepreparación realizada en años previos a esta tesis.
- 3) **MIC-V514:** ejemplar desarticulado en general, aunque con sus huesos asociados. Se ha preservado el cráneo y la primer porción del cuerpo (sin aletas) completamente cubierto por escamas, en vista laterodorsal.
- 4) **MIC-V519 a y b:** ejemplar articulado, completo, conservado en vista lateral en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente recubierto por escamas.
- 5) **MIC-V523:** espécimen articulado, preservado en vista lateral. Si bien el ejemplar no está completo, faltando el cráneo y aproximadamente el tercio ventral de todo el cuerpo, las estructuras preservadas presentan un muy buen estado. Cuerpo completamente cubierto por escamas.
- 6) **MIC-V535 a y b:** espécimen articulado, y si bien casi completo, pobremente preservado. Conservado en vista laterodorsal en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente recubierto por escamas.
- 7) **MIC-V560:** porción caudal de un espécimen articulado y en vista lateral. Pedúnculo caudal cubierto por escamas.

- 8) **MIC-V567:** cráneo articulado en vista lateral y en buen a regular estado de preservación.
- 9) **MIC-V 568:** porción del flanco de un ejemplar en vista lateral. Cuerpo completamente cubierto por escamas en buen estado de preservación.
- 10) **MIC-V621 a y b:** espécimen articulado, casi completo, faltando el pedúnculo y la aleta caudal, y las porciones posteriores de las aletas dorsal y anal. Conservado en vista lateral, en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente cubierto por escamas. Nivel: 9.
- 11) **MIC-V633:** espécimen casi completo sin aleta caudal, con sus estructuras desarticuladas, aunque asociadas. Cráneo preservado en vista dorsal; porción caudal, preservada en vista lateral. No se observan escamas, sólo aquellas modificadas como escudos asociados a la aleta dorsal y anal.
- 12) **MIC-V634:** escama individual aislada, del flanco lateral. Muy buen estado de preservación. Nivel: xdAM.
- 13) **MIC-V 635:** parche de escamas del flanco, articuladas entre sí y en buen estado de preservación, asociadas a escasos huesos del cráneo pobremente preservados.
- 14) **MIC-V 639:** restos de huesos del techo craneano y de la cintura pectoral, parcialmente articulados en vista dorsal. No se observan escamas.
- 15) **MIC-V644:** espécimen articulado, en vista lateral, completo exceptuando aleta caudal. Cuerpo completamente cubierto por escamas que han dejado su impresión. Nivel: xeAM.
- 16) **MIC-V659 a y b:** espécimen completo, articulado y conservado en vista dorsal en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente cubierto por escamas. Paquete de niveles: 1-4.
- 17) **MIC-V660 a y b:** espécimen completo, excepto algunos huesos craneanos de la región anterior. Se ha conservado articulado, en vista lateral, en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente cubierto por escamas. Paquete de niveles: 1-4.
- 18) **MIC-V661 a y b:** espécimen completo, articulado y conservado en vista lateral en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente cubierto por escamas. Nivel: xdAM.
- 19) **MIC-V662:** postcráneo completo, articulado y preservado en vista lateral. Cuerpo completamente cubierto por escamas.
- 20) **MIC-V666:** cráneo articulado en vista lateral y en regular estado de preservación.
- 21) **MIC-V694:** hueso opercular aislado, en muy buen estado de preservación.
- 22) **MIC-V695 a y b:** ejemplar incompleto con varios huesos desarticulados, aunque en

asociación. Preservado en vista lateral. Se observan algunas escamas desarticuladas.  
Nivel: 4.

- 23) **MIC-V697:** restos de cráneo desarticulados y preservados en vista lateral.
- 24) **MIC-V698:** postcráneo en vista lateral. Ha preservado aleta dorsal, anal y caudal; y escamas cubriendo todo el flanco, en buen estado. Paquete de niveles: 1-4.
- 25) **MIC-V699:** escama individual aislada, del pedúnculo caudal. Buen estado de preservación.
- 26) **MIC-V 700:** escudo dorsal o ventral de la aleta caudal, aislado. Muy buen estado de preservación.
- 27) **MIC-V701:** espécimen articulado, completo, conservado en vista lateral en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente recubierto por escamas. Paquete de niveles: 1-4.
- 28) **MIC-V702:** espécimen articulado, completo exceptuando aleta caudal, conservado en vista lateral en delicado estado de preservación. Cuerpo completamente recubierto por escamas. Paquete de niveles: 1-4.
- 29) **MIC-V703:** espécimen articulado, completo exceptuando aleta caudal, conservado en vista lateral en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo completamente recubierto por escamas. Paquete de niveles: 1-4.
- 30) **MIC-V704:** ejemplar articulado, en vista lateral, completo exceptuando aleta caudal y en muy buen estado de preservación. Cuerpo completamente recubierto por escamas.  
Nivel: xeAM.
- 31) **MIC-V706:** escamas desarticuladas y aisladas de flanco y pedúnculo caudal, en muy buen estado de preservación. Nivel: xeAM.
- 32) **MIC-V707a:** espécimen articulado, casi completo, en regular estado de preservación, conservado en vista lateral. Cuerpo revestido por escamas o por sus moldes, exceptuando aleta caudal que perdió la cubierta escamosa y deja ver el esqueleto caudal. Nivel 9.
- 33) **MIC-V711:** ejemplar en vista lateral, completo que perdió la región dorsal en su eje longitudinal, durante el proceso de extracción de campo. Preservado en excelente estado. Cuerpo cubierto por escamas completamente, exceptuando región caudal donde se ha conservado el esqueleto de la aleta.
- 34) **MIC-712:** supracleitro aislado en vista lateral y buen estado de preservación.
- 35) **CORD-PZ 2027 y 2029:** espécimen articulado en vista lateral, completo exceptuando cráneo y parte de la aleta caudal. Cuerpo completamente cubierto por escamas mal preservadas. Conservado en dos lajas (molde y contramolde), en pobre estado de



preservación.

- 36) **CORD-PZ 2028 y 2033:** ejemplar casi completo, exceptuando aleta caudal: preservado en vista lateral en dos lajas (molde y contramolde). Cuerpo totalmente cubierto por escamas o por la marca que éstas dejaron.
- 37) **CORD-PZ 2030:** ejemplar incompleto, articulado, con aleta dorsal y anal preservadas. Cuerpo completamente cubierto por escamas y sus marcas.
- 38) **CORD-PZ 2031:** ejemplar muy incompleto y en mal estado de preservación; cuerpo completamente cubierto por escamas que dejaron su impresión.
- 39) **CORD-PZ 2075:** serie de centro vertebrales; molde de cráneo muy pobremente preservado, aleta pélvica con escudos prepélvicos.
- 40) **CORD-PZ 2085 A:** pedúnculo y aleta caudal articulados, en regular estado de preservación; se observa claramente el escudo caudal ventral.
- 41) **CORD-PZ 2087:** espécimen que se ha conservado casi en su totalidad como molde, articulado y en muy buen estado de preservación. Posee cuerpo completo exceptuando cráneo y aletas pectorales. Cuerpo completamente cubierto por moldes de las escamas.
- 42) **CORD-PZ 2088:** ejemplar en vista lateral, articulado y en muy buen estado de preservación, del que se ha recuperado sólo la porción media a caudal del cuerpo con sus aletas correspondientes. Cuerpo completamente cubierto con escamas y/o sus moldes.
- 43) **CORD-PZ 2089:** espécimen muy fragmentario, aunque articulado, que ha conservado sólo algunos radios de aletas y el molde de una porción de las escamas del flanco.
- 44) **CORD-PZ 2092:** ejemplar articulado y en regular estado de preservación aunque completo exceptuando aleta caudal. Se encuentra preservado en vista lateral y posee el cuerpo completamente cubierto por escamas y/o por sus moldes.
- 45) **CORD-PZ 2093:** molde de casi todo el cuerpo de un ejemplar; sólo ha preservado una porción de aleta y pedúnculo caudal. Se observan escamas que recubren la base del primer radio caudal.
- 46) **CORD-PZ 2094:** ejemplar articulado, preservado en vista lateral en buen estado aunque incompleto (sólo aletas dorsal, anal y caudal y columna vertebral); muestra esqueleto interno por haber perdido cubierta de escamas.
- 47) **CORD-PZ 2095:** ejemplar en regular estado de preservación, conservado la mayor parte mediante molde, excepto algunas porciones de las aletas que conservan el reemplazo de los huesos. Ha perdido la aleta caudal y no ha conservado escamas.
- 48) **MLP 85-IV-15-1:** espécimen incompleto aunque articulado que ha preservado flanco con molde de escamas, y aletas dorsal y caudal.

- 49) MLP 85-IV-15-2 y 4:** ejemplar articulado, en regular estado y preservado en vista lateral en dos lascas (molde y contramolde). Se encuentra completo exceptuando pedúnculo y aleta caudal. Cuerpo completamente cubierto por escamas.
- 50) MLP 85-IV-15-6 y 7:** espécimen preservado en vista lateral en dos lascas (molde y contramolde). No ha conservado sus aletas y presenta el cuerpo completamente cubierto por escamas.
- 51) MLP 85-IV-15-14:** porción caudal de ejemplar articulado en vista lateral, que ha preservado esqueleto interno y pocas escamas.

Fragmentos desarticulados asignados a la especie A. Debido a su pobre estado de preservación, no se han ingresado a la colección y mantienen su número de campo: Tafonomía (T) 96, hueso N°2; T 99, fragmento de flanco y aletas; T 23, escudo caudal; T 121, fragmento de opercular aislado, T 128, opercular aislado; 8, escamas aisladas utilizadas en su totalidad para estudios de MEB, C3, fragmento de parche de escamas y P2008, fragmentario.

#### **Especie B:**

- 1) MIC-V527:** ejemplar incompleto, aunque articulado y en buen estado. Sólo ha preservado parte de su cuerpo y cráneo en vista lateral. Presenta cuerpo completamente cubierto por escamas.
- 2) MIC-V620:** espécimen incompleto, aunque en regular estado. Ha preservado parte de su cuerpo, incluyendo la aleta dorsal fragmentaria, y cráneo en vista lateral. Presenta cuerpo completamente cubierto por escamas o sus moldes.
- 3) MIC-V692:** cráneo casi completo, preservado en vista lateral. Paquete de niveles: 1-4.
- 4) MIC-V705:** ejemplar aunque incompleto ha preservado el cráneo en vista laterodorsal, en delicado estado. Cuerpo completamente cubierto por escamas. Paquete de niveles: 1-4.
- 5) CORD-PZ 2032:** fragmento de ejemplar en mal estado de preservación. Cuerpo completamente cubierto por escamas.

Otros ejemplares de neopterigios revisados en la colección MIC, y provenientes de Formación La Cantera, aún indeterminados: V622 ay b; V631; V632; V645; V693; V696.

#### **II.1.2. Otros materiales examinados**

Para los estudios comparativos y filogenéticos, fueron utilizados materiales de diferentes instituciones, la mayoría en préstamo en la Universidad de Kansas, Lawrence; y se

detallan a continuación:

-Acipenseriformes: *Polyodon spathula*: KUNHM 10184. América del Norte.

-Polypteriformes: *Polypterus ornatipinnis*: KUNHM 23147. África.

**-Holostei:**

Amiiformes: *Amia calva*: KUNHM 21607, 1 espécimen clarificado y teñido; KUNHM 21946, tres especímenes clarificados y teñidos. América del Norte.

†Semionotiformes: *Neosemionotus puntanus*: MIC-V8, MIC-V64, MIC-V68, MIC-V183 a y b, MIC-V184, MIC-V185, MIC-V187, MIC-V188, MIC-V189, MIC-V190, MIC-V191. América del Sur (Cretácico); *Lophionotus sanjuanensis*: AMNH 5679A, AMNH 5679B, AMNH 5680A y AMNH 5684. *Lophionotus chinleana*: UMNH 19417. América del Norte (Triásico). Indeterminados: MIC-V61 a y b, MIC-V63, MIC-V65, MIC-V66, MIC-V67, MIC-V69, MIC-V70, MIC-V71 a y b, MIC-V130, MIC-V131, MIC-V176, MIC-V177, MIC-V178, MIC-V180, MIC-V181.

**- †“Pholidophoriformes” *incertae sedis*:**

“*Pholidophorus*” *macronyx*: FMNH UC 2052; “*Pholidophorus*” *micronyx*: FMNH UC 2055; “*Pholidophorus*” *furcatus*: MCZ 9863; “*Pholidophorus*” *latiusculus*: MCZ 9765; “*Pholidophorus*” *leptocephalus*: MCZ 9761; “*Pholidophorus*” *limbatus*: MCZ 9763; “*Pholidophorus*” *germanicus*: MCZ 9762; “*Pholidophorus*” *sp.*: MCZ 10317, MCZ 13661, MCZ 9764; “*Pholidophorus*” *sp.*: MB f. 19271. Europa (Jurásico). “*Pholidophorus*” *sp.*- Institut und Museum für Geologie und Paläontologie Universität Göttingen (no catalogado). Europa (Triásico).

**-Teleostei:**

Teleosteos basales: Pholidophoridae: †*Dorsetichthys bechei*: MCZ 6301, MCZ 9873, MCZ 12056. Europa (Jurásico); †Pleuropholidae indet.: MIC-V60, MIC-V61 a y b. América del Sur (Cretácico); †*Tharsis dubius*: JME SOS 2401. Europa (Jurásico); †*Tharsis sp.*: JME 2145.

Elopomorpha: *Elops saurus*: no catalogado.

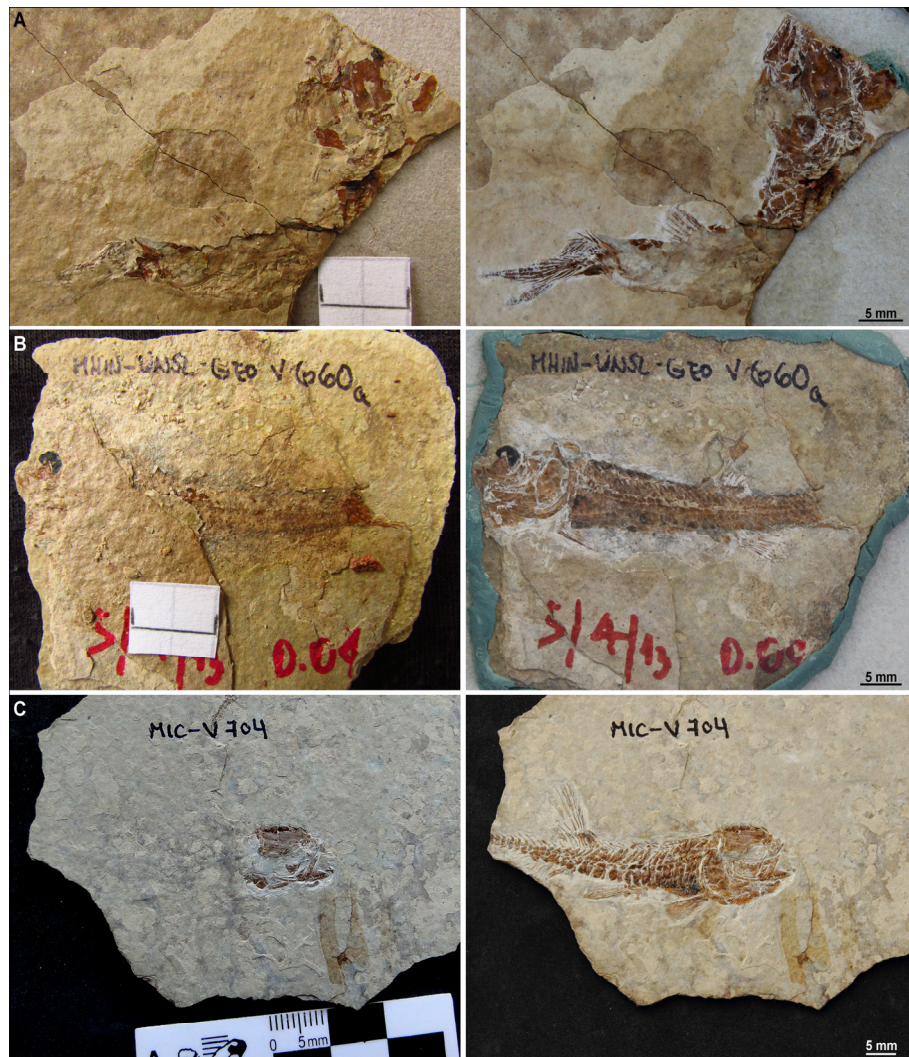
Osteoglossomorpha: *Hiodon alosoides*: JFBM 43312. América del Norte.

Asimismo, varios otros ejemplares utilizados en el análisis filogenético y en las comparaciones anatómicas, fueron revisados a través de la bibliografía correspondiente, ya que no fue posible examinarlos en sus respectivas colecciones.

## II.2. Métodos

### II.2.1. Método de preparación del material

La técnica consiste en la preparación mecánica y manual de la superficie expuesta de los huesos, bajo lupa binocular. La misma permite limpiar a los ejemplares que son particularmente frágiles (Figura 2.1 A, B y C). Las herramientas empleadas para tal fin fueron: lápiz goma, agujas finas de costura, acetona, consolidantes plásticos, pinceles, entre otros. El material fue preparado, casi en su mayoría, por la tesista.



**Figura 2.1.** A. Ejemplar MIC-V659a, sin preparar tal como fue extraído del afloramiento (izq.), y tras su preparación (der.). B. Especimen MIC-V660a, sin preparar tal cual fue traído del sitio de muestreo (izq.), y tras su preparación (der.). C. Ejemplar MIC-V704, en proceso de preparación (izq.), y tras su preparación.

### II.2.2. Método de estudio del material

Los ejemplares fueron estudiados utilizando lupa binocular Leica M80 (UNSL), Leica M295 (KU) y Zeiss 475052 (KU). Se realizaron dibujos de detalle mediante la cámara clara incorporada en ambas lupas y se tomaron fotografías con cámaras de foto digital: Sony Cyber-shot-DSC-HX1 y Canon EOS T3i. Seguidamente se realizaron las descripciones correspondientes (véase sección II.2.6. en éste capítulo). Para la confección de láminas y figuras se empleó una tableta digitalizadora, microfibras Rotring y Edding, papel de calcar y escáner. Tanto las fotografías como los dibujos fueron realizados por la tesista.

### II.2.3. Metodología aplicada en la toma de medidas y la obtención de datos merísticos

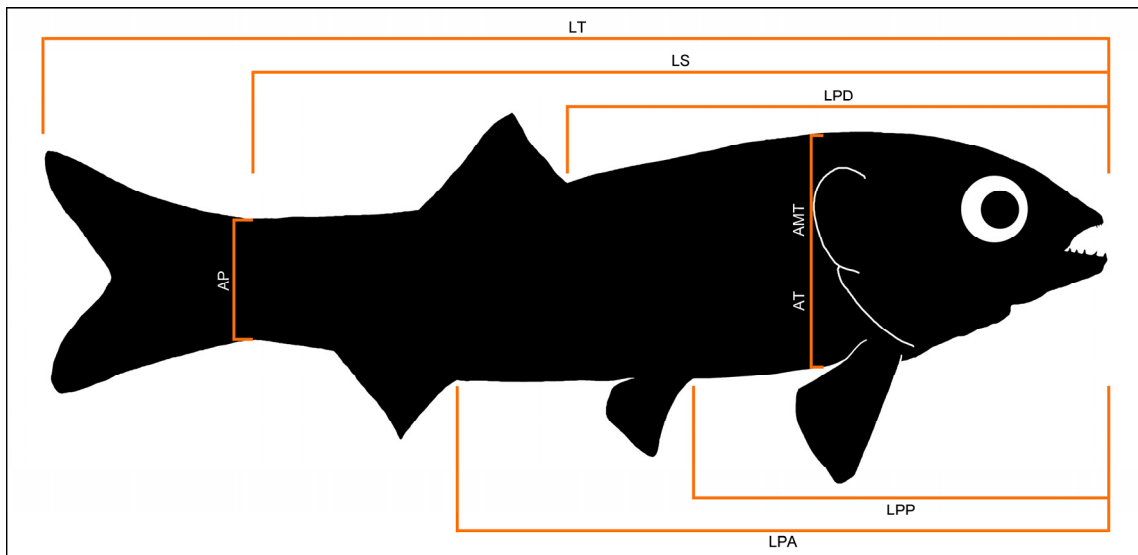
Las descripciones fueron complementadas con la toma de medidas de diferentes estructuras corporales, y la obtención de datos merísticos que se volcaron en 10 tablas de datos por grupos (ver Anexos).

Las medidas se tomaron empleando calibre manual directamente sobre el material y, en la mayor parte de los especímenes, éstas se efectuaron bajo lupa. En los casos de ejemplares que se preservaron con el eje axial curvado, la longitud total (LT) y otras medidas similares, se tomaron con la ayuda de un alambre de cobre que permitió aproximar la medida real del pez.

Las medidas proporcionadas en la tabla N° 1 se tomaron siguiendo la metodología estándar mostrada en la figura 2.2., con mínimas modificaciones que se aclaran a continuación: la longitud estándar (LS), generalmente se mide desde el extremo rostral hasta la porción posterior de los hipurales o la base de los lepidotricos caudales. Sin embargo en este caso fue tomada rostralmente del modo convencional, pero en dirección caudal se utilizó como referencia a la última escama de la línea lateral que en estos especímenes, alcanza la base de la aleta caudal. Esto se debe a la cubierta de escamas que en la mayoría de los especímenes reviste el esqueleto caudal y no permite ver los hipurales. La longitud predorsal (LPD), se tomó desde el extremo anterior del cráneo, hasta el primer fulcro de la aleta dorsal, incluyendo en esta medida el escudo predorsal. La longitud prepélvica (LPP) se tomó desde el extremo anterior del cráneo, hasta donde comienza la aleta pélvica en el escudo prepélvico, excluyendo a éste de esta medida. La longitud preanal (LPA) se midió desde el extremo anterior del cráneo hasta el comienzo de la aleta anal, incluyendo en esta medida los escudos preanales. Se efectuaron dos medidas de alto de cuerpo. Una de ellas (AT), se realizó inmediatamente posterior al cleitro; la otra (ATM), se tomó entre las aletas pares en el punto

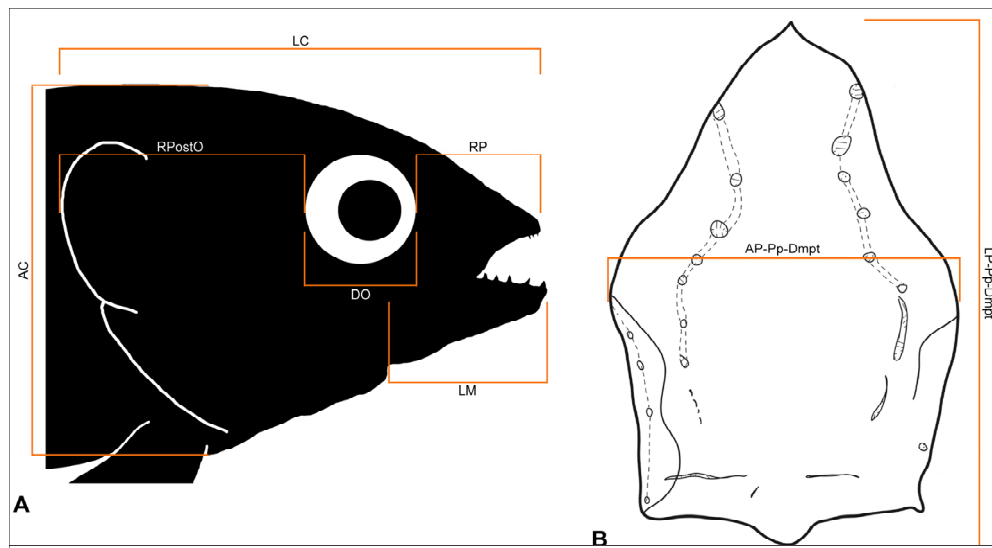
donde la altura del cuerpo es máxima. Cabe aclarar que en muchos de los casos, ambas alturas coincidieron, ya que la máxima altura del cuerpo, resultó ser la altura inmediatamente posterior al cleitro. La altura del pedúnculo caudal (AP) se midió en la terminación de la base de la aleta anal.

Las medidas volcadas en la tabla N° 2, se tomaron de acuerdo a medidas estándares para el cráneo, y se muestran en los esquema de la Figura 2.3.A. y B. Cabe hacer algunas aclaraciones: la altura del cráneo (AC), fue tomada aproximadamente en la zona donde limita el preopercular y el hiomandibular dorsalmente; la altura mandibular (AM), fue medida en el punto máximo del proceso coronoides; el ancho de la placa parieto-postparieto-dermopterótica (AP-Pp-Dmpt) se tomó sólo en ejemplares en vista dorsal, midiéndose el ancho de la placa en el punto máximo de la zona dermopterótica.



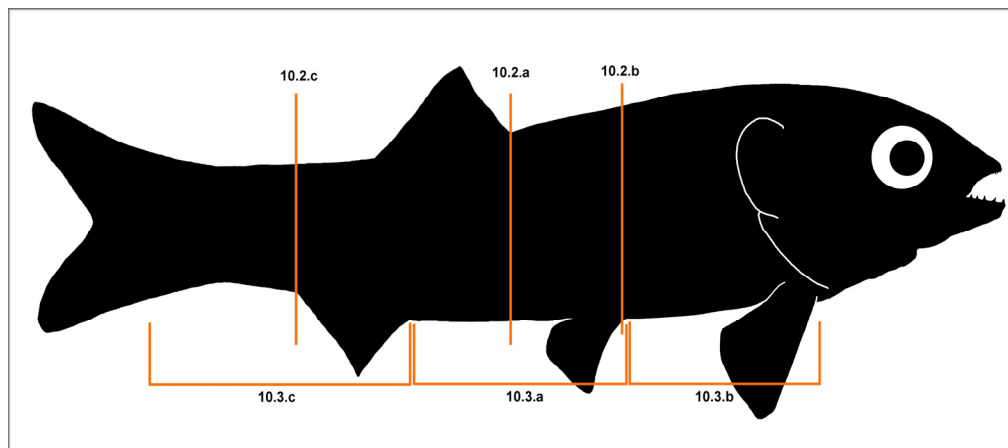
**Figura 2.2.** Medidas registradas en tabla N°1 referidas a generalidades del cuerpo. Abreviaturas: **AP**: altura del pedúnculo caudal; **AT**: altura del cuerpo; **AMT**: altura máxima del cuerpo; **LPA**: longitud preanal; **LPD**: longitud predorsal; **LPP**: longitud prepélvica; **LS**: longitud estándar; **LT**: longitud total. En el caso esquematizado, la AT, coincide con la altura máxima total (AMT) y por ello no se ha diferenciado una de otra.

Las tablas N° 3 a N° 9 contienen datos merísticos de algunas estructuras del cráneo y del postcráneo, incluyendo las aletas. No ha sido necesario incluir esquemas aclaratorios. Sin embargo, se aclara que en el caso de las aletas pectoral y anal, en la toma de la medida de sus respectivas bases, no se han incluido los escudos que preceden a las mismas.



**Figura 2.3.** Medidas registradas en la tabla N°2 referidas al cráneo. **A.** Cráneo en vista lateral. **B.** Techo craneano en vista dorsal. Abreviaturas: **AC:** altura del cráneo; **DO:** diámetro órbita; **LC:** longitud del cráneo; **LM:** longitud mandibular; **LP-Pp-Dmpt:** longitud de la placa parieto-postparieto-dermopterótica; **AP-Pp-Dmpt:** ancho de la placa parieto-postparieto-dermopterótica; **RPostO.:** longitud región postorbitaria; **RP.:** longitud región preorbitaria.

La mayor parte de los datos merísticos referidos a las escamas, y contenidos en la tabla N° 10, se tomaron de la manera que se muestra en la figura 2.4.



**Figura 2.4.** Datos merísticos registrados en la tabla N°10 en relación a las escamas. Referencias: **10.2.a:** número de filas horizontales de escamas a la altura del comienzo de la aleta dorsal; **10.2.b:** número de filas horizontales de escamas a la altura del comienzo de la aleta pélvica; **10.2.c:** número de filas horizontales de escamas en el pedúnculo caudal; **10.3.a:** número de filas verticales de escamas entre el inicio de la aleta pélvica y el inicio de la aleta anal; **10.3.b:** número de filas verticales de escamas anteriores a la pélvica; **10.3.c** número de filas verticales de escamas en el lóbulo caudal. Las filas verticales de escamas, se contaron siguiendo la disposición de las mismas, que es ligeramente oblicua.

#### **II.2.4. Metodología para el estudio de la microestructura de escamas**

Las escamas fueron estudiadas de manera macroscópica del mismo modo que el resto de las estructuras anatómicas. Sin embargo, además, se examinó su microestructura, detallándose su estructura histológica y su microornamentación de superficie externa. Para ello se utilizaron técnicas de microscopía óptica (cortes delgados preparados en el laboratorio de cortes de la UNSL) y técnicas de microscopía electrónica (Microscopio Electrónico de Barrido en la UNSL), respectivamente (Gayet y Meunier, 1986). La observación de la histología de las escamas se realizó utilizando microscopio petrográfico: Leica DM750P (luz regular y polarizada) en la UNSL.

#### **II.2.5. Metodología filogenética**

El análisis filogenético se realizó mediante el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008) y la matriz de caracteres fue procesada con Mesquite (versión 1.12).

La matriz de datos de los ejemplares objeto de este estudio, es el resultado de una metódica selección de caracteres propuestos principalmente por los siguientes autores: Grande y Bemis (1998); Grande (2010) y Arratia (2013). Asimismo, se utilizaron algunos otros pocos caracteres de otros autores (ver capítulo IV). Por otro lado, se incorporaron 25 nuevos caracteres que fueron planteados a partir de este estudio.

Por lo anterior, la matriz de datos utilizada, cuenta con 204 caracteres, 27 taxa, y dos grupos externos. Los caracteres fueron tratados como no ordenados asignando el mismo peso a cada uno de ellos.

#### **II.2.6. Terminología anatómica**

Para la nomenclatura referida al cráneo se tuvo en cuenta a Jollie (1962), Arratia y Schultze (1991) y Grande y Bemis (1998). Sobre nomenclatura referida a homologías se siguió a Schultze (2008).

Para la nomenclatura del postcráneo se consideró la bibliografía de Arratia *et al.* (2001) referida a la columna vertebral; en relación al esqueleto caudal, se siguió a Arratia y Schultze (1986) y a Schultze y Arratia (2013); respecto a las aletas se consideró a Arratia (2008). Específicamente para las escamas se utilizó la bibliografía de Schultze (1966, 1996) y Gayet y Meunier (1986).



### II.3. Abreviaturas institucionales

**AMNH**, American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos; **CORD-PZ**, Museo de Paleontología de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Córdoba, Argentina; **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, Estados Unidos; **JFBM**, James Ford Bell Museum, Saint Paul, Minnesota, Estados Unidos; **JME**, Jura Museum Eichstätt, Alemania (SOS, indica que el espécimen proviene de Solnhofen); **KU**, University of Kansas, Lawrence, Kansas, Estados Unidos; **KUNHM**, Natural History Museum, University of Kansas, División de Ictiología, Lawrence, Kansas, Estados Unidos; **MB**, Museum für Naturkunde, Humboldt Universität, Berlin, Alemania; **MCZ**, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos; **MIC-V**, Contacto, Museo Interactivo de Ciencias, San Luis, Argentina (V, indica vertebrados; a modo de simplificación, en las descripciones se emplea sólo la letra V junto al número de cada ejemplar); **MLP**, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **UNLP**, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **UNSL**, Universidad Nacional de San Luis, San Luis, Argentina.

#### II.3.1. Otras abreviaturas

-Códigos de campo y de fósiles no catalogados: **T**: tafonomía; **xdAM**: por debajo de areniscas moradas. **xeAM**: por encima de areniscas moradas.

## Capítulo III: Sistemática paleontológica

### *Sistemática paleontológica*

Actinopterygii Cope, 1887

Neopterygii Regan, 1923

Teleostei Arratia, 2001

Orden *incertae sedis*

#### **Fam. nov.**

Diagnosis: basada en la siguiente combinación de caracteres. Las autapomorfias se identifican con un asterisco (\*). Peces de pequeño tamaño, aproximadamente 5,5 cm de largo total. Huesos del cráneo, aletas y escamas recubiertos por ganoína sin ornamentación. Canal sensorial supraorbital portando poros grandes, redondos, y desprovistos de túbulos. Un par de extraescapulares. Anillo circumorbital completo, excluyendo al parietal y al nasal del margen orbital. Infraorbital 3 no articulando con el infraorbital 4 (\*); infraorbital 4 no articulando con los infraorbitales 3 ni 5 (\*); par de supraorbitales no articulando entre sí (\*). Suborbitales en número variable (dos a ocho) según la especie. Cuadrado yugal espiniforme. Un supramaxilar dispuesto en el último tercio del margen dorsal del maxilar. Maxilar desprovisto de dientes, con su borde posterior redondeado o recto. Mandíbula inferior corta, con una longitud menor al 43% la longitud del cráneo y articulando al nivel de los dos primeros tercios de la órbita. Proceso coronoides compuesto por el dentario y el surangular. Hiomandibular expuesto. Preopercular de forma semilunar, angosto y posterodorsalmente inclinado. Opercular de forma general arriñonada. Subopercular trapezoidal, de un tamaño aproximadamente de la mitad del tamaño del opercular. Interopercular rectangular, llegando a la mandíbula inferior. Radios branquiostegos anchos, articulando con ambos ceratohiales. Hipohial único. Clavícula articulando con el extremo anteroventral del cleitro. Postcleitro dorsal y ventral. Supracleitro de forma triangular a rectangular con canal de la línea lateral en su zona dorsal. Escamación cubriendo todo el flanco del pez. Escamas ganoideas de tipo lepisosteoides y de forma variable según la región del cuerpo. Fila ventral de escamas

preanales redondeadas.

Género tipo: *SpA*

Contenido: *SpA* y *SpB*

Distribución geográfica y edad: Formación La Cantera, San Luis, Argentina, América del Sur; Aptiano, Cretácico Inferior.

### **A gen. nov.**

Diagnosis. Basada en la siguiente combinación de caracteres. Las autapomorfias se marcan con un asterisco (\*). Peces con cuerpo bajo y delgado, de forma ahusada. Gran parte del techo craneano formado por una placa ósea única en la que se fusionan el parietal, postparietal y dermopterótico. Rostral cuadrangular con procesos laterales poco desarrollados. Nasales articulando uno con otro en la línea media. Posttemporal con un proceso ventral pequeño. Vómer único. Dermoesfenótico suturado a la zona dermotperótica y formando parte del borde posterodorsal de la órbita. Dos suborbitales de pequeño tamaño, con escasa articulación con otros huesos, y careciendo de articulación entre sí (\*). Ectopterigoides y entopterigoides desprovistos de dientes. Presencia de dos dermopalatinos con dientes cónicos y pequeños. Maxilar con proceso articular anterior poco desarrollado. Premaxilar inmóvil, con proceso nasal desarrollado. Opercular con una serie de proyecciones triangulares y de punta aguda, en su borde lateroposterior (\*). Placa gular media, sin ornamentaciones. Cordacentros. Diplospondilia en zona abdominal posterior y caudal anterior. Monospondilia en centros caudales posteriores. Esqueleto de aleta caudal de tipo poliural. Cleitro con un angulo amplio, de 130° e inclinado posteroventralmente. Brazo ventral del cleitro ornamentado con dos placas dérmicas rectangulares a triangulares (\*). Aleta pectoral con el primer radio fusionado a un fulcro basal, formando un radio complejo. Una sola aleta dorsal de base corta. Fulcros basales y de margen, en todas las aletas pares e impares. Una hilera de escamas cubriendo la base del primer radio caudal principal dorsal. Segundo radio principal caudal, correspondiendo al radio líder de la aleta. Línea lateral atravesando el flanco del pez mediante 32 a 33 escamas, y alcanzando la base de la aleta caudal. Escamas de la fila horizontal más dorsal formando una cresta de escamas pares (\*). Escudos ganoideos lisos precediendo aletas pélvica, dorsal y anal. Un gran escudo ganoideo caudal dorsal y un gran escudo ganoideo

caudal ventral.

Especie tipo: *Sp A*, sp. nov.

Contenido: únicamente la especie tipo.

### **A gen.et sp nov.**

Diagnosis: la misma que para el género.

Holotipo: MIC-V704 (Figura 3.1)

Paratipos: MIC-V567, MIC-V659, MIC-V695, MIC-V660, MIC-V701 (Figuras 3.1; 3.2; 3.3) y MIC-V711 (véase Figura 3. 51 en sección aleta caudal).

Distribución Geográfica y edad: ídem que para la familia.

### ***Descripción***

#### **Cráneo**

##### **Techo y caja craneana**

El techo craneano se compone por los siguientes huesos dermales: rostral medio, dos nasales, una placa parieto-postparieto-dermopterótica (=frontales, parietales, dermopterótico) y dos extraescapulares. Asimismo el autoesfenótico (condral), conforma parcialmente parte del techo craneano, aunque no ha sido posible describirlo ya que se encuentra casi completamente cubierto por los huesos dérmicos del techo. Todos los huesos del techo craneano se encuentran cubiertos por ganoina.

De la caja craneana han podido observarse sólo unos pocos huesos. Por un lado, formando parte del endocráneo, dos epioccipitales (: epióticos de Bridge, 1877) y probablemente dos exoccipitales, ambas estructuras observadas parcialmente en el espécimen MIC-V659, pero no descritas debido a que se encuentran poco expuestas. Por otro lado, formando la base dérmica de la caja craneana se ha descrito al paraesfenoides en vista lateral.

**Rostral medio (ro)** (V46b, V567, V661a, V695a y V701a, V704)

El rostral medio es un hueso dérmico, fuertemente osificado y ubicado en la parte más anterior del techo craneano. Si bien en la mayoría de los ejemplares la zona rostral se encuentra muy fragmentaria, medianamente ha podido reconstruirse, principalmente con los ejemplares V701 y V567. El hueso presenta forma general aproximadamente triangular con dos procesos anterolaterales cortos o poco desarrollados, y anchos (Figura 3.4). Estos procesos, poseen bordes sinuosos, al igual que el borde anterior del rostral. El margen posterior del rostral, presenta forma triangular y articula en la línea media donde los nasales contactan entre sí (Figuras 3.5 y 3.4). En la superficie, si bien el rostral no se encuentra ornamentado, presenta ondulaciones formadas por concavidades y convexidades del mismo hueso, que le otorgan un aspecto rugoso (Figura 3.4).

No queda del todo claro si el rostral porta dientes. Sin embargo, asociado al margen anteroventral del rostral del ejemplar V701, se observan unas estructuras en número indeterminado (la mayoría de ellas algo desplazadas). Éstas varían en forma, siendo algunas cónicas y puntiagudas, mientras que otras son filiformes (Figura 3.4: indicadas mediante flechas negras). Probablemente, las mismas se traten de dientes del rostral. Es necesario confirmar esta observación con nuevo material que potencialmente preserve en mejores condiciones la zona rostral.

Es esperable que el rostral se encuentre atravesado transversalmente por la comisura etmoidal. Si bien ésta no ha podido observarse, queda evidenciada por la presencia de poros dispuestos próximamente al borde anterior del hueso (Figuras 3.4 y 3.5).

En el ejemplar V701, se observa una estructura par, de forma redondeada y superficie irregular, que porta pequeños dientes en su margen anterolateral. Estos elementos, aunque se encuentran desplazados en este espécimen, se ubicarían cercanamente a ambos lados del rostral, y quizás articulando con el borde anterolateral de los nasales. Por su ubicación y características generales, probablemente se trate de un rostro-dermoetmoides (véase rodete-Figuras 3.4 y 3.5).

**Nasal (na)** (V46b, V567, V633, V659a, V661, V666, V695a, V701a, V704)

El nasal es un hueso par, no laminar, robusto y de gran tamaño respecto a la zona parietal (Figuras 3.5 y 3.6). En vista dorsal, presenta forma de punta de flecha o aproximadamente de punta flecha, dependiendo del ejemplar, y un extremo anterior romo (Figura 3.4).

Los nasales articulan entre sí en la línea media, mediante sus márgenes anteromediales, a través de carillas más o menos rectas, sin interdigitaciones. Posteriormente, a través de su margen medial, el nasal articula con el extremo lateral de la zona parietal (Figuras 3.6, 3.5 y 3.4). Asimismo, posteriormente el nasal se extiende hasta llegar muy cercanamente a la región supraorbital. Hacia la región anterior, el nasal articula con el rostral.

Si bien el nasal no posee escotaduras en su superficie, al menos tres poros de la porción nasal del canal sensorial supraorbital se abren, quedando expuestos en la superficie del hueso (Figura 3.4). Los poros son redondos, de gran tamaño y se disponen cerca del margen lateral del nasal. En algunos especímenes, el poro del canal sensorial ubicado más posteriormente en el hueso, presenta particularmente mayor tamaño (Figuras 3.5 y 3.4). Las narinas anterior y posterior, no son claras en ninguno de los ejemplares estudiados. Probablemente éstas hayan sido muy pequeñas y se confundan entre los prominentes poros del canal sensorial. Asimismo, probablemente las aperturas nasales se hayan ubicado lateralmente cerca del borde anterior y posterior del hueso, márgenes que presentan sinuosidades, las que podrían contribuir en dificultar la observación.

**Placa parietal-postparietal-dermopterótica (pa-ppa-dmpt)** (V567, V633, V639, V659a, V666, V661ayb, V695a, V697, V701a, V702, V703b, V704, Tafo 96)

El parietal, el postparietal, y el dermopterótico, son huesos pares, de origen dérmico. Si bien en la mayoría de los neopterigios se presentan como estructuras independientes entre sí, existen varios grupos en donde estos huesos presentan fusión, total o parcial, entre los diferentes elementos, o entre un hueso con su par (*e.g.* Grande y Bemis, 1998; Bürgin, 2004; Arratia y Herzog, 2007; Arratia, 2013). El caso de estudio, asimismo, es uno de estos ejemplos, presentando fusión del parietal, postparietal y dermopterótico y formando una única placa que abarca gran parte del techo craneano. A esta fusión de huesos se la ha denominado placa parieto-postparieto-dermopterótica (abreviada como pa-ppa-dmpt), y se ha decidido describirla como un único elemento. En determinadas ocasiones, sin embargo, se hará referencia a la zona o región parietal, postparietal y dermopterótica a modo de indicar el lugar que hubiera ocupado el parietal, el postparietal o el dermopterótico de presentarse como huesos independientes (Figura 3.7).

La placa se compone por la fusión de ambos parietales, ambos postparietales, y a su vez, ambas estructuras entre sí, y con los dermopteróticos. Sin embargo, a pesar de esta fusión, en algunos ejemplares, es posible distinguir porciones de algunas suturas que indican distinto grado de fusión, sobre todo las de los dermopteróticos con el postparietal, que varían

de un espécimen a otro, así como también bilateralmente en un mismo espécimen. Es decir, la placa presenta asimetría bilateral reflejada en la variación de sus suturas (Figura 3.8).

En vista lateral, la placa pa-ppa-dmpt es ancha, corta, y su borde posterior llega a la altura del preopercular (Figuras 3.9 y 3.10). La placa se expande lateralmente en el borde posterodorsal de la órbita, en la región donde se ubica el desmoesfenótico (Figuras 3.9 y 3.11 A). El ancho máximo de la placa, coincide aproximadamente con el límite entre la región orbital y postorbital, más o menos donde comienza la región dermopterótica. Este ancho, corresponde aproximadamente a dos tercios de la longitud total de la placa (Figuras 3.6 y 3.7). El borde posterior de la placa es en general bastante recto, presentando en algunos casos una pequeña protuberancia media. Asimismo, este borde es casi tan ancho como el ancho máximo, es decir que el ancho máximo, se mantiene casi homogéneo hacia la región caudal de la estructura, demarcando una zona posterior de forma cuadrangular (Figuras 3.6 y 3.7). En dirección rostral, la placa tiende a disminuir el ancho paulatinamente (aproximadamente a la mitad del ancho máximo), terminando el extremo rostral de la placa, en una punta (Figuras 3.6, 3.9 y 3.10). La región preorbital es relativamente corta, correspondiendo alrededor del 40% de la región postorbital. La zona orbital en vista dorsal, presenta una constricción interorbital levemente marcada. La región postorbital, si bien como ya fue mencionado, es más larga que la región preorbital, es de todos modos, corta y ancha (Figura 3.7).

Los huesos que conforman la placa pa-ppa-dmpt, no presentan crestas ni ornamentaciones en su superficie. Macroscópicamente, tampoco se encuentra ornamentada la ganoina que los recubre. Sin embargo, ésta última, bajo lupa y con luz rasante, presenta una leve ornamentación que sigue un patrón irregular. Lo anterior, es casi tan imperceptible que no se ha podido captar con claridad mediante las fotografías.

La placa pa-ppa-dmpt, porta el canal sensorial supraorbital que se dispone en un tubo óseo y que recorre a la placa cercanamente a sus márgenes laterales. Éste llega a la zona postparietal, más o menos a la altura de los primeros dos tercios de la zona dermopterótica (Figuras 3.8; 3.9; 3.13). El canal sensorial presenta a lo largo de su recorrido, una serie de poros de forma redonda a ovalada y de gran tamaño, que se abren directamente en el tubo, sin la presencia de túbulos. Los poros varían en número y tamaño de un espécimen a otro. Contabilizándose, de 4 a 7 poros (véase tabla de medidas N°3). La rama postparietal del canal sensorial supraorbital, hacia la región posterior, finaliza muy cercanamente a la “pit line” (Figura 3.8). “Pit line” del inglés, corresponde a la línea de fosetas donde se alojan los neuromastos. La línea de fosetas, se compone de tres porciones llamadas, línea anterior (apl), línea media (mpl) y línea posterior (ppl). La apl, casi no ha podido observarse, salvo algunas

excepciones como el ejemplar V704 donde, de todas maneras, está mal preservada. La ppl, se encuentra poco desarrollada, y consiste en dos o tres líneas de corta longitud, ubicadas próximas al borde posterior de la placa pa-ppa-dmpt. La mpl, llega muy cercanamente a los bordes laterales del techo craneano en la zona dermopterótica (Figuras 3.9 y 3.12). Por otro lado, la región dermopterótica se encuentra recorrida por el canal ótico, el que sigue su curso cercanamente al borde externo del hueso. El canal ótico, porta de unos cuatro a seis poros (véase tabla de medidas N°3). En algunos de los ejemplares preservados en vista lateral (*e.g.* V666, V702, V703) es posible observar el último poro que se ubica lateroposteriormente y que, de acuerdo a su posición, podría interpretarse como la salida del canal preopercular. Aparentemente el canal ótico ubicado en la región dermopterótica, confluye con el canal infraorbital (implicando también al hueso dermoesfenótico). No se observó punto de unión entre estos dos últimos canales, y el canal sensorial supraorbital.

**Extraescapular (ex)** (V567, V621a, V633, V639, V659a, V660a, V666, V695a, V697, V701a, V702, V703b, V704, MLP 85-IV-15-6)

Se ha observado un par único de extraescapulares, constituido por dos huesos robustos, no tubulares (Figura 3.13). La forma del extraescapular, sin embargo, puede observarse mejor cuando éste se encuentra desplazado de su posición original. Es una estructura triangular, con su lado menor posicionado lateralmente en el cráneo, y su vértice opuesto aparentemente contactando con su par extraescapular en la línea media (Figuras 3.12; 3.13; 3.14). El lado menor del extraescapular triangular, se posiciona hacia el lateral del cráneo, y varían su largo según el ejemplar. La variación de esta longitud, influye en la forma general del hueso extraescapular, siendo ésta más abanicoide o más alargada, dependiendo del espécimen.

El extraescapular articula anteriormente con el margen posterior de la placa parieto-postparieto-dermopterótica (zona postparietal y dermopterótica específicamente). Es muy probable que el contacto entre el extraescapular y la placa pa-ppa-dmpt haya sido débil, ya que es muy frecuente observar, en la mayoría de los ejemplares, al par extraescapular desplazado y con parte de su cuerpo ubicado ventralmente a la placa pa-ppa-dmpt (*e.g.* V567, V659, V660, V666, V702, V704). (Figuras 3.9; 3.12 y 3.13). Posteriormente, el extraescapular limita con el posttemporal en la cintura pectoral. (Figura 3.12). Asimismo, posteroventralmente, el extraescapular, aparentemente limita con el epiótico (Figura 3.13).

Por lo general, la comisura supratemporal queda en evidencia debido a sus grandes poros, que recorren transversalmente al extraescapular por su margen lateral. Suele observarse, en el borde posterolateral del hueso de algunos ejemplares, un poro



particularmente de gran tamaño (Figura 3.12).

### **Paraesfenoides (psf) (V52, V519, V644, V666, V695a)**

En algunos ejemplares preservados en vista lateral, se observa una porción del paraesfenoides a través de la órbita. En la mayoría de los especímenes este hueso no resulta ser informativo por encontrarse parcialmente cubierto por otros huesos del cráneo. Sin embargo, el espécimen V52 expone gran parte de esta estructura en vista lateral. La descripción del paraesfenoides, se basó completamente en el mencionado ejemplar (Figura 3.15).

El paraesfenoides es un hueso alargado anteroposteriormente que forma la base dérmica de la caja craneana. Es una estructura fuertemente osificada en todo su largo dorsal, formando una especie de barra dorsal. Ventralmente se extiende en una estructura más laminar y ésta se expande ventralmente en dirección caudal.

Aparentemente, el paraesfenoides se encuentra desprovisto de dientes a lo largo de su superficie ventral. Sin embargo, cabe destacar que en el ejemplar V701 se ha observado una estructura compuesta por dos o tres prominentes puntas cónicas, ubicada muy cercana a la porción anterior del paraesfenoides. La misma podría tratarse de una placa, con grandes dientes, asociada al hueso (indicado en la figura 3.4 mediante una flecha color naranja). Sería necesario potencial nuevo material que haya preservado el paraesfenoides en otras vistas para corroborar dicha observación.

Por otro lado, el ejemplar V695, presenta una estructura desarticulada que se ha asociado con el vómer (vo). El vómer se ubicaría en dirección rostro-ventral al paraesfenoides. Si la interpretación de esta estructura es correcta, se trata de un único elemento, aunque es necesario nuevo material de ejemplares en vista ventral para corroborar la observación. Es un hueso laminar, de forma ovalada y márgenes sinuosos. Ventralmente porta un parche con una serie de pequeñas estructuras dispuestas en de tres hileras que recorren el hueso longitudinalmente y que probablemente se trate de restos de piezas dentales (Figura 3.16).

### **Serie circumorbital, suborbitales y anillo esclerótico**

Desafortunadamente, debido a la delicadeza de estos elementos, ninguno de los especímenes ha conservado la serie circumorbital completa. Sin embargo, a partir de varios ejemplares, ha sido posible realizar una reconstrucción de estas estructuras, determinando que

la serie circumorbital es completa. Es decir, la misma se considera completa ya que ni el parietal, ni el nasal participan formando parte de la órbita (véase figura reconstrucción, 3.17). Cabe destacar, no obstante, que la serie circumorbital es muy particular ya que los elementos constituyentes, si bien delimitan un ojo de gran tamaño respecto al tamaño del cráneo, son en general muy pequeños. Estos elementos, a excepción del infraorbital 2, que articula con el infraorbital 1 y con el infraorbital 3, no articulan entre sí, dejando notables espacios entre ellos y no cerrando la órbita por completo. Se ha denominado a este anillo circumorbital, un anillo de tipo laxo, donde sus elementos en general, no presentan conexión, y se disponen libre uno de otro.

El antorbital se ha observado en los ejemplares V519, V567 y V659, como una estructura aparentemente redondeada, ubicada en dirección rostral respecto al primer infraorbital, y dispuesta muy cercanamente al nasal. Sin embargo, su estado de preservación no es bueno en ninguno de ellos, por lo que no ha podido describirse con más detalle. A continuación, se describen los siguientes huesos de la serie cirbumorbital: cinco infraorbitales, un dermoesfenóticos, y dos supraorbitales. En relación a la órbita, asimismo, se observan de 2 suborbitales y el anillo esclerótico.

**Serie Infraorbital-infraorbitales (io)** (V52, V519, V621a, V567, V659a, V660a, V666, V695a, V697, V701a, V702, V703b, V704, CORD-PZ 2033)

Se han observado cinco infraorbitales de pequeño tamaño respecto al tamaño del ojo. Los infraorbitales conforman parte del borde ventral y posterior de la órbita. Dos de ellos se disponen ventralmente a la órbita, mientras que los otros tres infraorbitales se ubican posteriormente a la misma (Figura 3.18). Los infraorbitales se encuentran recorridos por el canal sensorial infraorbital y carecen de túbulos sensoriales. Se describen a continuación

El infraorbital 1 (**io1**) presenta forma rectangular, de borde dorsal casi recto, y ventralmente convexo (Figuras 3.6 y 3.18). Aparentemente éste infraorbital, es el de mayor tamaño de toda la serie, y si bien, no se han observado poros sensoriales en su superficie, en el ejemplar V660, se observa sutilmente el paso del canal sensorial. No queda del todo claro, aún, con que estructura limita este infraorbital en dirección rostral, pero probablemente sea con el antorbital. Posteriormente articula con el infraorbital 2.

El infraorbital 2 (**io2**) se ubica formando el borde posteroventral de la órbita y puede alcanzar gran tamaño, a veces tanto como el infraorbital 1, aunque presenta una forma muy distinta al primero (Figura 3.6). Su forma es más o menos variable en todos los ejemplares,

siendo de redondeado a triangular (Figuras 3.6; 3.9; 3.18). La porción ventral de este elemento generalmente se expande, y en algunos especímenes llega muy cercanamente al brazo ventral del preopercular, aunque no alcanza a tocarlo. Anteriormente articula con el infraorbital 1, y posteriormente lo hace con el infraorbital 2. A diferencia del infraorbital 1, el canal sensorial recorre marcadamente al segundo infraorbital, cerca de su margen orbital, y en varios ejemplares se observan de tres a cuatro poros de gran tamaño (Figuras 3.9; 3.18).

Los infraorbitales 3 (**io3**) y 4 (**io4**), presentan forma y tamaño similar, siendo rectangulares-tubulares y de pequeñas dimensiones. El infraorbital 3, solamente articula con el infraorbital 2, ya que no contacta ni con el infraorbital 4, ni con el suborbital ubicado ventralmente (Figuras 3.17 y 3.18). El infraorbital 4, se ubica cubriendo lateroposteriormente una porción del suborbital dorsal. Sin embargo, no articula ni con el infraorbital 3, ni con el infraorbital 5 (Figuras 3.11 C; 3.17, 3.18). El canal sensorial infraorbital recorre a estos dos elementos, atravesándolos aproximadamente por su línea media. La forma de estos huesos sugiere, que la osificación dérmica cubrió al canal sensorial formando un delicado tubo óseo. Más allá de los puntos de entrada y de salida del canal sensorial por el hueso, no se han observado poros en la superficie de estos infraorbitales (Figuras 3.11; 3.15 y 3.18).

El infraorbital 5 (**io 5**), si bien se ha observado en pocos ejemplares, en V660 puede verse claramente ocupando la posición más dorsal de la serie infraorbital, aunque no articula con el infraorbital 4 (Figura 3.18). Presenta forma de medialuna, y una hilera de dos o tres poros sensoriales que recorren al hueso. Este infraorbital se dispone en dirección rostral al hiomandibular, y muy cercano a éste, aunque en el plano lateral. Asimismo, el infraorbital 5 se ubica muy próximo al dermoesfenótico, no obstante, tampoco contacta con él.

**Dermoesfenótico (dsf)** (V52, V519a, V659a, V660a, V697, V702, CORD-PZ 2033, MLP 85-IV-15-6)

El dermoesfenótico constituye el último elemento de la serie infraorbital. Éste generalmente se encuentra fuertemente suturado, aunque no fusionado, a la zona dermopterótica del techo craneano. Su extremo anterior coincide con la región posterodorsal de la órbita (Figura 3.11 B). Presenta forma anteroposteriormente alargada, siendo más largo que ancho. El hueso se extiende posteriormente sobre la región dermopterótica de la placa parieto-postparieto-dermopterótica, formando parte del techo craneano. Basándose principalmente en la topografía del dermoesfenótico, Poplin (2004), propuso tres patrones de clasificación de este elemento en diferentes grupos de actinopterigios fósiles. De acuerdo a esta clasificación, el dermoesfenótico de esta especie, pertenecería al patrón I, aunque no ha

podido identificarse con alguno de los tipos propuestos, constituyendo un nuevo patrón (véase reconstrucción, figura 3.17). Este nuevo patrón, incluye al dermoesfenótico formando parte del borde posterodorsal de la órbita, posteriormente alargado y superpuesto sobre la región dermopterótica (Figura 3.11 B). Cabe aclarar, como puede verse en la reconstrucción, que si bien el extremo anterior del dermoesfenótico forma parte del borde de la órbita, éste se encuentra levemente desplazado hacia la región caudal, y anteriormente a él, se antepone el último infraorbital.

Como se mencionó anteriormente, el canal sensorial infraorbital continúa su curso por el dermoesfenótico. Allí, éste se une al canal ótico, formando parte de él en la región dermopterótica. Su paso está marcado por la presencia de al menos tres prominentes poros (Figuras 3.11 B y 3.18).

#### **Supraorbitales (sup)** (V659, V661, V701, V704)

Solamente en algunos pocos especímenes han sido observados, completando la serie circumorbital, dos supraorbitales laminares ubicados dorsalmente a la órbita. Si bien el segundo supraorbital no ha podido describirse debido a su frágil estado de preservación, la reconstrucción muestra que ambos son huesos delicados y sin contacto directo uno con otro (véase figura reconstrucción, 3.17). La articulación establecida entre los supraorbitales y el techo craneano debe haber sido muy débil, y por ello, en la mayoría de los especímenes, estos huesos se han perdido.

El primer supraorbital presenta gran tamaño respecto a la órbita, siendo aproximadamente casi tan grande como el infraorbital 1. El supraorbital, es anteroposteriormente alargado, de unas tres veces más largo que ancho. Su extremo anterior forma una punta, ensanchándose en dirección caudal. En vista dorsal se dispone posteriormente al nasal (Figuras 3.4 y 3.6).

#### **Suborbitales (sob)** (V659, V660, V702, V703, V704)

Se han observado dos suborbitales, pero debido a que se trata de huesos laminares extremadamente frágiles, en la mayoría de los especímenes se han perdido, y en los que se han preservado, éstos se encuentran muy fragmentarios. Son estructuras redondeadas o alargadas, de delgado espesor, y relativamente pequeñas (Figuras 3.6 y 3.18).

Uno de los suborbitales se ubica posteromedialmente al infraorbital 4, en la región

posterior de la órbita (Figuras 3.11 C y 3.18). El otro suborbital, ubicado ventral al primero, se dispone anterolateralmente al hiomandibular, anteriormente al preopercular, y posteriormente al infraorbital 3, aunque aparentemente no articula con este último (Figuras 3.6 y 3.11).

Algo particular que es necesario destacar, es que los suborbitales son de pequeño tamaño y no contactan ni articulan entre sí, presentándose como osificaciones inconexas. De esta manera dejan importantes espacios entre ellos en los que, por ejemplo, puede observarse al hiomandibular expuesto formando parte del lateral del cráneo (véase próximamente “hiomandibular”).

**Anillo esclerótico (as)** (V46b, V621ayb, V660a, V 666, V701, V702, V703, V704 CORD-PZ 2033, MLP 85-IV-15-6)

La órbita es relativamente grande, abarcando aproximadamente entre el 35 y el 40% del largo total del cráneo. Los huesos escleróticos, son estructuras de forma cóncava, que soportan al ojo dentro de la órbita formando un anillo. Aparentemente, según lo que ha podido reconstruirse, la osificación esclerótica está compuesta por varios elementos de número indeterminado, que forman un anillo completo alrededor del globo ocular (Figuras 3.9 y 3.18).

### **Arco mandibular superior y huesos dérmicos asociados**

El palatocadrado es el cartílago que da origen al arco mandibular superior. El mismo se diferencia en una zona anterior, la pars autopalatina que forma el autopalatino, y en dos zonas posteriores, una dorsal, la pars metapterigoidea que origina el metapterigoides, y una ventral, la pars cuadrata que da origen el cuadrado. En actinopterigios, durante el proceso del desarrollo, la pars autopalatina se separa de la pars metapterigoidea y de la pars cuadrata, y huesos de origen dérmico, el entopterigoides y el ectopterigoides, se ubican entre ambas regiones (Arratia y Schultze, 1991). El relación al palatocadrado, también se encuentran asociadas otras estructuras dérmicas como el dermopalatino (que recubre al autopalatino anteroventralmente), el cuadrado yugal, el maxilar y el premaxilar, que se asocian lateralmente al arco. El autopalatino junto al entopterigoides, ectopterigoides, metapterigoides y el cuadrado, en relación con el hiomandibular y el simpléctico (ambos partes del arco hioideo), forman el suspensorio de la mandíbula inferior. El preopercular, articulando con el hiomandibular, forma una fuerte unión con el suspensorio, constituyendo un soporte extra de la mandíbula inferior. El desarrollo y la posición del suspensorio, están relacionados con la

apertura de la boca, y su posición (véase próximamente “Arco mandibular inferior” y figura 3.19).

Se han observado los siguientes huesos en relación al arco mandibular superior: cuadrado; metapterigoides; entopterigoides; ectopterigoides; autopalatino; dermopalatino; cuadrado yugal; maxilar; supramaxilar y premaxilar.

**Cuadrado (q)** (V52, V519a, V659a, V660a, V666, V701, V704, CORD-PZ 2033, CORD-PZ 2092)

Si bien el cuadrado en la mayoría de los ejemplares queda cubierto parcial o totalmente por huesos dérmicos, en el espécimen V660 se observa casi por completo. Éste presenta forma triangular o de abanico, no posee procesos, y su cóndilo se encuentra bien desarrollado respecto al resto del cuerpo del hueso (Figura 3.18). A partir de lo observado en este ejemplar, el cuadrado se presenta completamente osificado. El cuadrado articula con la mandíbula inferior, y en la mayoría de los casos se encuentra lateralmente cubierto por huesos como el infraorbital 2, el cuadrado yugal, y el extremo del brazo ventral del preopercular. Según lo que ha podido reconstruirse, el cuadrado limita anteriormente con el ectopterigoides y el entopterigoides; posterodorsalmente lo hace con el metapterigoides, y posteroventralmente con el simpléctico (Figura 3.9 y 3.18).

**Metapterigoides (mpt)** (V52, V519a, V567, V660, V666, V704, CORD-PZ 2092, CORD-PZ 2033, MLP 85-IV-15-6)

El metapterigoides es un hueso condral que mantiene partes cartilaginosas. Puede observarse ubicado posterodorsalmente al hueso cuadrado. Si bien su forma no ha quedado aún del todo clara, según lo que pudo reconstruirse a partir del ejemplar V660, el metapterigoides presentaría forma oval, con su margen dorsal cóncavo y con su extremo posterior un poco más ancho que el anterior. (Figuras 3.18 y 3.19). Lateralmente, el metapterigoides se encuentra generalmente cubierto por los infraorbitales 2 y 3, y por el preopercular. Sin embargo es común observar al metapterigoides con gran parte de su cara lateral expuesta. Anteriormente limita con el cuadrado y con el entopterigoides, y posteriormente, lo hace con el hiomandibular.

**Ectopterigoides (ect)** (V52, V519a, V567, V621a, V659, V661, V666, ?V695, V697, V701a, V702, V704, CORD-PZ 2033)

Si bien puede observarse en varios ejemplares, generalmente se encuentra en parte cubierto por huesos como el infraorbital 1, el maxilar o el proceso coronoides de la mandíbula inferior. Sin embargo en los especímenes V697 y V701 se observa con bastante claridad. Es un hueso robusto, un poco más corto que la longitud del maxilar, y más o menos de la mitad del ancho de éste último (Figura 3.20 A y B). Presenta forma ahusada, con márgenes curvos y su porción posterior delgada y larga (Figura 3.21). Su extremo anterior es redondeado y contacta con el autopalatino y con los dermopalatinos; medialmente, lo hace con el entopterigoides y posteriormente, estaría limitando con el cuadrado. Según lo observado, el ectopterigoides, no portaría dientes.

**Entopterigoides (ent)** (V52, V519a, V621a, V661, V666, V697, V701a, V702, V703b, V704, CORD-PZ 2092, MLP 85-IV-15-6)

Este hueso, al igual que el ectopterigoides, se encuentra cubierto (al menos parcialmente) en la mayoría de los especímenes. A pesar de ello, ha podido describirse su forma a partir de los ejemplares V661, V697 y V701. El entopterigoides es un hueso robusto, aproximadamente de igual longitud que el largo que ocupa el ectopterigoides y el autopalatino juntos (Figura 3.21). Presenta forma aproximadamente triangular con la base convexa y con su alto máximo ubicado en la parte media del hueso (Figuras 3.20 A y B; 3.21). El entopterigoides no presenta dientes, y por lo que ha podido reconstruirse, se encontraría limitando posteriormente con el cuadrado y el metapterigoides (véase reconstrucción, figura 3.19). Particularmente en el espécimen V701, se observa que el entopterigoides derecho por su cara medial, porta tres pequeños forámenes en su extremo anterodorsal (Figura 3.4).

**Autopalatino-Dermopalatinos** (V52, V46b, V567, V661, V666, V697, V701a, V704, CORD-PZ 2033)

El autopalatino es el hueso condral que se ubica en posición dorsomedial al ectopterigoides. Si bien por lo general se encuentra cubierto por los dermopalatinos, en el caso del ejemplar V697, en el que éstos se han desplazado, es posible ver una estructura condral y de forma redondeada, que corresponde al autopalatino. Aparentemente este hueso se encuentra poco osificado, siendo mayormente cartilaginoso (Figura 3.20 A y B).

Se han interpretado dos estructuras como dermopalatinos. Ambas, si bien desplazadas, pueden observarse en el ejemplar V697 (Figura 3.20 A y B). El ejemplar V701, muestra a uno de los dermopalatinos superpuesto sobre el ectopterigoides, mientras que el otro se ubica rostral al primero en la zona autopalatina (Figura 3.21). Los dermopalatinos presentan forma

anteroposteriormente alongada y cada uno porta entre cinco a nueve dientes cónicos con puntas redondeadas.

**Cuadrado yugal (qj)** (V519a, V567, V621a, V660, V666, V701a, V702, V704, CORD-PZ 2033)

El cuadrado yugal, es un hueso dérmico, independiente (no fusionado a otros huesos), y ubicado dorsalmente al brazo ventral del preopercular, dispuesto como si estuviera apoyado sobre éste. Asimismo, el cuadrado yugal cubre lateralmente la porción ventral del cuadrado, pero, cabe aclarar, no debe ser confundido con el simpléctico. Este último, es de origen condral y, como se ubica en un plano más interno, sólo puede observarse cuando se encuentra desplazado, o bien, cuando los huesos dérmicos que lo cubren se encuentran desplazados (véase próximamente “simpléctico”).

El hueso cuadrado yugal, puede observarse con claridad en el ejemplar V704 (Figura 3.9), y en el espécimen V567 (Figuras 3.10 y 3.22). Éste presenta forma de férula o tablilla (del inglés “splint-like”), con su porción proximal ancha, formando una especie de cabezuela, y su porción distal delgada como una espina (Figuras 3.9; 3.10 y 3.22). Por su ubicación, tan cercana a la región articular de la mandíbula inferior, podría suponerse que el cuadrado yugal, colabora en la suspensión mandibular, al igual que lo hacen otros huesos dérmicos como el preopercular.

**Maxilar (mx)** (V659a, ?V660, V697, V703b, V704)

El maxilar es un hueso grande y conspicuo. Sin embargo, probablemente debido a que se dispone libre del palatocadrado y de los huesos de las “mejilla”, desafortunadamente se ha perdido durante el proceso de fosilización en gran parte de los especímenes. Presenta forma alongada, con sus extremos anterior y posterior más delgados que el resto del cuerpo (Figuras 3.9 y 3.20). Su longitud corresponde aproximadamente a tres cuartos la de la mandíbula inferior (Figura 3.9 y 3.23 A y B). Si bien, su extremo posterior es convexo en todos los ejemplares, varía un poco su forma general. En la mayoría de los especímenes, la forma de este extremo es redondeada con el margen más posterior más o menos recto (Figura 3.9 y 3.20 B). En otros, como el ejemplar V659, en cambio, termina en forma aproximadamente triangular (Figura 3.23 A y B). En dirección rostral, presenta un proceso articular anterior, no muy desarrollado. El maxilar entonces, simplemente comienza en un extremo más delgado que el resto del cuerpo del hueso (Figuras 3.9; 3.20 B; 3.23 A y B). Este proceso anterior, al menos a partir de lo observado en los ejemplares V659 y V697, articula anteriormente con el



premaxilar y termina en forma más o menos recta o en bisel. El borde dorsal del maxilar es sinuoso presentando entre dos a tres concavidades. De ellas, la que se ubica en dirección caudal es la que aloja al supramaxilar (Figuras 3.9 y 3.20 B). El margen ventral del maxilar, también es sinuoso, y presenta de una a dos concavidades. El maxilar se encuentra desprovisto de dientes y, como en la mayoría de los grupos de neopterigios, no posee canal sensorial.

#### **Supramaxilar (smx)** (V697, V703b, V704)

Se ha observado la presencia de un supramaxilar único, articulado firmemente en la concavidad posterodorsal del maxilar (Figuras 3.9 y 3.20 B). El supramaxilar es pequeño respecto al tamaño general del maxilar. Su longitud equivale aproximadamente a la mitad o un tercio el largo del maxilar, mientras que su ancho corresponde aproximadamente a la mitad del maxilar. El supramaxilar es un hueso alargado con su alto máximo en su porción posterior y una tendencia general de disminuir su alto anteriormente donde se hace delgado. Caudalmente presenta bordes aproximadamente rectos, mientras que en dirección rostral, los márgenes se tornan más sinuosos (Figura 3.9).

#### **Premaxilar (pmx)** (V567, V659a, V697, V702, V703)

En general el premaxilar se ha perdido o se encuentra cubierto por otros huesos del cráneo, siendo difícil observar su forma completa. Afortunadamente, el ejemplar V697 presenta ambos premaxilares desarticulados, y entonces ha sido posible describirlos con cierto detalle a pesar de que son huesos muy frágiles que se han roto en parte, durante el proceso de preparación.

El premaxilar como se mencionó, es un hueso par y de pequeño tamaño si se lo compara con el tamaño del maxilar (Figura 3.20 B y C). Contacta con el extremo anterior del maxilar, y consiste en dos partes principales: por un lado, el proceso anterior del premaxilar, y por otro lado, contiguo y dorsal al primero, el proceso nasal del premaxilar (Figura 3.C). El proceso anterior es robusto, horizontalmente alargado, y porta unos seis dientes grandes, alargados y terminados en cúspides. El proceso nasal, es rectangular y con una zona ascendente laminar, aproximadamente triangular. Ésta se encuentra perforada por dos forámenes, que corresponderían al único foramen olfatorio que portan otros neopterigios en esta zona (Figura 3.24). Los procesos nasales de los premaxilares derecho e izquierdo, no forman una sutura media, ya que aparentemente no contactan entre sí.

Según lo que preliminarmente ha podido reconstruirse a partir de los ejemplares V659 y V697 (premaxilar derecho), el premaxilar no sería móvil. Si bien, el proceso nasal del hueso aparentemente no se fija al parietal ni forma parte del techo craneano, probablemente se encuentre fijado a la zona etmoidal.

### **Arco mandibular inferior y huesos dérmicos asociados**

(V46b, V52, V514, V519a, V567, V621ayb, V644, V659a, V661a, V666, V697, V702, V703b, V704, CORD PZ 2092, MLP 85-IV-15-4)

El cartílago de Meckel constituye el arco mandibular inferior. Éste se osifica y, asociado a una serie de huesos dérmicos constituyen la mandíbula inferior. No se han observado osificaciones del cartílago del Meckel debido a que la mandíbula inferior sólo se ha preservado en su cara lateral y su cara medial sólo se ha observado en una pequeña porción en los espécimenes V567 y V703. Entre los huesos dérmicos observados se encuentran: **dentario (d)**, **angular (ang)**, **surangular (sang)** y **coronoides (cor)**. Respecto a la posición del ojo, la mandíbula inferior presenta su articulación, entre el primer y el segundo tercio de la órbita (véase tabla de medidas N° 2 y figuras 3.9 y 3.10). Debido a esta articulación adelantada, el suspensorio (como anteriormente se mostró) se ha reconstruido como un conjunto de huesos bastante desarrollado (Figura 3.19), con un metapterigoides y un simpléctico alongados (véase sección arco hioideo) un preopercular con un brazo ventral alongado y posteriormente inclinado, y un interopercular robusto y desarrollado, que alcanza la zona articular (véase sección serie opercular).

La mandíbula inferior, presenta forma general triangular. En promedio, su longitud representa aproximadamente un 30% la longitud total del cráneo (véase tablas de medidas). El dentario es el hueso más grande de la mandíbula inferior, y presenta forma en “v”. La superficie lateral del dentario no es lisa, presentando unos rebordes o crestas longitudinales, más o menos ubicadas separando la zona dorsal o dental, de la zona ventral o esplénica (Figura 3.25). En la zona cóncava angulosa del dentario, sutura el angular, que es un hueso de forma triangular, y dorsalmente a éste último, se ubica el surangular, que además articula con el dentario (Figuras 3.23 A, B y D y 3.25). Ni el angular, ni el surangular presentan ornamentaciones.

En la cara medial de V567, es posible observar el paso del canal sensorial mandibular, y la presencia de algunos coronoides, ubicados en el margen oral y de número indeterminado;

no se ha observado en ellos, la presencia de dientes (Figura 3. 25).

Posterodorsalmente, la mandíbula inferior, presenta un proceso coronoides alto, que representa el punto más alto de la misma. El proceso coronoides está compuesto por el surangular y la porción posterodorsal del dentario (Figura 3.25). El alto máximo de la mandíbula, va disminuyendo paulatinamente en dirección rostral. De esta manera, se forma anterodorsalmente, una especie de rampa, constituida por el dentario, donde se ubican los dientes. Esta zona carece de muesca de tipo leptolepis (del inglés “leptolepid notch”) Los dientes ocupan aproximadamente la mitad del borde dentario. Éstos son grandes, cónicos y de punta aguda, y al menos por lo que se observa en el ejemplar V659, la punta de éstos se curva ligeramente hacia posterior (Figura 3.23 C). Aparentemente, se presentan en una sola fila y varían en un número de 10 a 15, que muchas veces se encuentran dañados o se han perdido, aunque pueden verse los lugares donde se implantaban los dientes (véase tabla de medidas N°3).

Ventralmente, la mandíbula inferior, posee un borde aproximadamente recto, y se encuentra atravesada en toda su longitud horizontal, por el canal sensorial mandibular. Este canal, porta comúnmente entre 9 a 10 poros de gran tamaño (véase tabla de medidas N°3) que perforan toda la longitud ventral del dentario y del angular, en donde termina en una pequeña porción vertical demarcada por dos poros dispuestos uno dorsalmente al otro como puede apreciarse claramente en V567 (Figuras 3.23 A y B y 3.25).

La mandíbula inferior en su región posterior, presenta la zona articular. Debido a que no se conoce su cara medial, no es posible determinar si el retroarticular estaría implicado en la articulación mandibular formando una concavidad junto al articular. Por otro lado, además del cuadrado y del simpléctico, otros huesos como el cuadrado yugal, el interopercular y el preopercular, se ubican cercanos a la región articular, y probablemente, sobre todo este último, se encuentren reforzando la articulación y la suspensión de la mandíbula inferior (Figura 3. 22).

### **Arco hioideo**

El hiosimpléctico, es el cartílago que constituye el arco hioideo o segundo arco, siendo una estructura par. La parte dorsal está formada por el hiomandibular y la ventral, por el simpléctico, y los huesos hiales: el interhial, el ceratohial anterior, el ceratohial posterior, el hipohial y el basihial medio. A continuación, se describen los huesos del arco hioideo

observados:

**Hiomandibular (hy)** (V52, V519a, V 567, V621a, V644, V660, V695, V701a, V702, V703b, V704, MLP 85-IV-15-2 y 4)

En la mayoría de los especímenes preservados en vista lateral, el hiomandibular se observa claramente expuesto y formando parte del lateral del cráneo (Figuras 3.9; 3.18 y 3.26). Probablemente por disponerse expuesto, el hiomandibular sea un hueso robusto y completamente osificado, careciendo de partes cartilaginosas y/o expansiones membranasas. El ejemplar V695, presenta su cráneo desarticulado, y en él es posible observar la forma del hiomandibular completamente (Figura 3.27 B). La porción dorsal del hueso, forma una especie de cabezuela redondeada a triangular, mientras que su porción ventral es aproximadamente rectangular. No se observan procesos operculares, ni preoperculares. Sin embargo, la superficie del hueso es sinuosa, presentando concavidades y relieves. Los más característicos, se produce en la porción ventral, que es la zona del hiomandibular que generalmente queda más expuesta en el cráneo. En ella se observan dos rebordes bien marcados y fuertes, que enmarcan una depresión central, alargada, y asimétrica.

El hiomandibular adopta una posición posteroventral en relación al techo craneano (Figura 3.18). Dorsalmente articula con el dermopterótico y probablemente también, con el autoesfenótico, mediante una sola carilla o faceta articular. Anteroventralmente contacta con el metapterigoides. Ventralmente articula con el simpléctico y es esperable que también lo haga con el interhial, aunque éste último no ha podido observarse (véase reconstrucción, figura 3.19). La porción de la cara lateral del hiomandibular que no se encuentra expuesta, está cubierta generalmente por los suborbitales (Figuras 3.11 B y 3.9), y siempre por el preopercular (Figuras 3.9 y 3.18).

**Simpléctico (sy)** (V52, ?V519, V659, V660, V695, V704)

El simpléctico es un hueso alargado, de aproximadamente la misma longitud que el hiomandibular. Presenta forma triangular, con su región posterodorsal ancha, y su porción ventral-anterior terminada en una punta larga, generalmente delgada como una aguja (Figura 3.27 B). A partir de lo que pudo observarse de los ejemplares V704, V659, y, V52, el simpléctico estaría alcanzando a la mandíbula inferior (Figuras 3.9; 3.23 A y B y 3.26 A). Sin embargo, es poco probablemente que éste se encuentre participando de la articulación mandibular debido a que no presenta cóndilo articular en su extremo anterior, como se conoce

en el simpléctico de los halecomorfos en general (véase discusión en capítulo V). Según lo que ha podido reconstruirse, el simpléctico, se dispone ventralmente al metapterigoides y al cuadrado, (Figura 3.19). Posterodorsalmente articula con el hiomandibular, y adoptando una posición aproximadamente horizontal. Lateralmente, el simpléctico se encuentra cubierto, en toda su extensión, por el brazo ventral del preopercular. Por ello, a menos que este último se encuentre quebrado o desplazado, o el mismo simpléctico desplazado, su observación es difícil ya que no siempre queda expuesto (Figuras 3.19; 3.26 A; 3.27 B). Cabe aclarar que en el ejemplar V704 donde es posible observar al simpléctico desplazado, asimismo puede observarse al cuadrado yugal ubicado más dorsalmente (Figura 3.9).

### ***Hiales***

**Interhial:** no se ha observado.

**Ceratohial anterior (cha) y ceratohial posterior (chp)** (V52, V514, V519a, V621ayb, V660, V661ayb, V695, V702, V703b, V704, CORD-PZ 2033, CORD-PZ 2092)

Los ceratohiales quedan expuestos en varios ejemplares, sin embargo, su forma completa es difícil de observar ya que siempre se encuentran en parte cubiertos por los radios branquiostegos y por el interopercular (Figuras 3.9 y 3.18). Afortunadamente, el espécimen V695a, muestra a los ceratohiales desplazados (Figura 3.27 C) y, entonces, ha permitido su descripción.

El ceratohial anterior es de gran tamaño (casi del largo del interopercular), presenta forma trapezoidal, con sus bordes ondulados, y sus márgenes dorsal y ventral constreñidos levemente (Figura 3.27 C). Su superficie presenta algunas depresiones, y en algunos ejemplares (*e.g.* V660, V702 y 703a) se observa una pequeña concavidad (Figura 3.18). Laterodorsalmente, el ceratohial anterior se encuentra cubierto por el interopercular, mientras que lateroventralmente, porta la mayoría de los radios branquiostegos (Figuras 3.9 y 3.18). Anteriormente articula con el hipohial, y posteriormente con el ceratohial posterior.

El ceratohial posterior, es aproximadamente de la mitad del tamaño que el ceratohial anterior. Presenta forma de cuadrangular a triangular (Figura 3. 27 C), y una superficie ondulada. Al igual que el ceratohial anterior, presenta superficialmente un pequeño hoyuelo (*e.g.* V704). Asimismo, se encuentra dorsolateralmente cubierto por el interopercular, y lateroventralmente porta los últimos radios branquiostegos (Figura 3.9 y 3.18).

**Hipohial (hh)** (V621ayb, V660, V661ayb, V666, V702, V703b, ?V704)

Se observa un hipohial único, de gran tamaño (aproximadamente de la mitad del tamaño del ceratohial anterior) y osificado. Se ubica en dirección rostral al ceratohial anterior, y posteriormente a la placa gular (Figura 3.9). Su forma es cuadrangular, con superficie irregular, debido a la presencia de dos grandes protuberancias verticales que conforman el cuerpo de la estructura (Figura 3.28).

**Basihial medio**

No se ha observado esta estructura.

**Serie opercular, radios branquiostegos y placa gular**

La serie opercular se compone por el siguiente conjunto de huesos dérmicos:

**Preopercular (pop)** (V52, V514, V519a, V567, V621ayb, V659ayb, V660, V697, V701a, V702, V703b, V704, CORD-PZ 2033, MLP-85-IV-15-2 y 4)

El preopercular presenta forma semilunar, siendo un hueso alargado y delgado, aproximadamente homogéneo en ancho en toda su longitud, aunque su porción media es ligeramente más ancha que sus extremos (Figuras 3.9; 3.10 y 3.18). El hueso forma un ángulo obtuso que varía de 140° a 150°, y que siguiendo la clasificación de ángulos de preoperculares propuesta por Mickle (2013), corresponde a un preopercular posteriormente inclinado. El brazo ventral del preopercular es particularmente largo, llegando rostralmente hacia la zona posterior de la mandíbula inferior que se encuentra bastante adelantada respecto a la posición del ojo (Figuras 3.10 y 3.22). Este brazo, limita ventralmente con el subopercular, y dorsalmente con el cuadrado yugal (Figuras 3.9 y 3.22). Juntos, los tres huesos, alcanzan la mandíbula inferior, y probablemente hayan reforzando la articulación mandibular. Debido a lo anterior, podría considerarse que funcionalmente, el preopercular no forma parte de la serie de huesos operculares, ya que su papel se encuentra más ligado a la suspensión de la mandíbula (Figura 3.19).

Si bien el brazo ventral del preopercular en algunos especímenes se aproxima al infraorbital 2 (*e.g.* V701, V702 y V703), nunca linda con éste. Mediante la cara medial de su brazo dorsal, el preopercular articula con el hiomandibular. Posteriormente, el preopercular

articula con el opercular y el subopercular (Figura 3.9 y 3.18). El extremo del brazo dorsal del preopercular generalmente se encuentra incompleto, y por ello, no se sabe cuánto éste se aproxima a la zona dermopterótica del techo craneano.

Si bien el canal preopercular no se ha observado, éste queda en evidencia a través de siete a once poros de gran tamaño que recorren el hueso cercanamente a su borde ventral. Los poros se abren directamente a la superficie y no poseen túbulos (Figuras 3.9; 3.10 y 3.18). El canal sensorial preopercular se continúa ventralmente con el canal sensorial mandibular. Dorsalmente, el canal preopercular, confluiría con el canal sensorial ótico. Lo anterior, se explica debido a la presencia de un poro ubicado en la zona dermopterótica posterior, interpretado como el punto de unión de ambos canales (Figura 3.11 B).

**Opercular (op)** (V52, V514, V519a, V567, V621ayb, V659ayb, V660, V661ayb, V662, V694, V695a, V697, V701a, V702, V703b, V704, CORD-PZ 2092, CORD-PZ 2033, CORD-PZ 2092, MLP 85-IV-15-2 y 4, T 121, T 128)

Es un hueso muy característico, de forma general arriñonada. Presenta una serie de proyecciones de forma triangular y de punta aguda en su borde posterior, que le confieren al mismo, un aspecto aserrado (Figuras 3.6; 3.9; 3.18 y 3.29). Estas proyecciones varían en número en los distintos individuos siendo más frecuentes de cuatro a diez (véase tablas de medidas N°3). Su margen posterior, así como el dorsal, son redondeados, mientras que el margen ventral, presenta una terminación triangular. Este borde ventral, se observa claramente cuando el hueso se encuentra aislado o desplazado, y no cubierto por el subopercular (Figuras 3.18 y 3.29). El borde anterior generalmente presenta un aspecto ondulado hasta su último tercio donde el margen se hace casi recto y liso, dando lugar al borde ventral triangular (Figuras 3.6; 3.9; 3.18 y 3.29). Aproximadamente en la parte media del borde anterior, se forma una pequeña concavidad y coincidente con esta zona, en la cara lateral del hueso, se marca una superficie redondeada, y a veces abultada (Figuras 3.18 y 3.29). Se ha interpretado que probablemente, ésta zona sea una marca producida por la articulación del hiomandibular en la faceta medial opercular. Sin embargo, no se conoce el opercular por su cara medial que corrobore la presencia de faceta, y como se mencionó, no se ha observado en el hiomandibular un proceso opercular, por tanto lo anterior se basa sólo en una interpretación.

Anteroventralmente, el opercular articula con el subopercular mediante la porción recta de su borde anteroventral (Figuras 3.9 y 3.18). Sin embargo, en algunos ejemplares (*e.g.* V661, V704 y CORD-PZ 2033), ventralmente el opercular, además de articular con subopercular, también lo hace con el último radio branquiostego de la serie (Figura 3.9).

Anteriormente, el opercular, limita con el preopercular. Dorsalmente llega hasta el borde del techo craneano cerca del extraescapular (Figuras 3.9 y 3.18). El opercular presenta su superficie lisa, sin ornamentaciones (Figura 3.29).

**Subopercular (sop)** (V52, V514, V519a, V567, V621ayb, V633, V660, V661ayb, V695a, V697, V701a, V702, V703b, V704, CORD PZ 2033, MLP 85-IV-15-2 y 4)

El subopercular es un hueso trapezoidal, de aproximadamente la mitad del tamaño del opercular, y ubicado entre este último y el interopercular (Figuras 3.9; 3.18 y 3.27 D). Presenta su margen posterior convexo y el anterior que varía de recto a levemente curvo, dependiendo del ejemplar. El margen ventral presenta una concavidad que articula con el interopercular (Figuras 3.9 y 3.27 D). El margen dorsal, es en general recto y se eleva mínimamente en dirección rostral, dando lugar a un pequeño proceso anterodorsal muy poco desarrollado (Figuras 3.9 y 3.27 D). El subopercular se dispone en general recostado, inclinándose posteriormente, con sus márgenes anterior y posterior, casi paralelos al eje del cuerpo (Figuras 3.9 y 3.18). Ventralmente, mediante su margen posterior, el subopercular articula con los radios branquiostegos. Dorsalmente a través de su margen anterior, lo hace con el preopercular. Su borde dorsal articula con el opercular, y el ventral con el interopercular (Figuras 3.9 y 3.18). La superficie del hueso es lisa.

**Interopercular (iop)** (V52, V514, V519a, V567, V621ayb, V659ayb, V660, V661ayb, V697, V701a, V702, V703b, V704, CORD PZ 2033, CORD-PZ 2092)

De forma rectangular, el interopercular se dispone ventralmente al preopercular, llegando hasta la zona articular de la mandíbula inferior (Figuras 3.10 y 3.18). Es un hueso muy desarrollado, unas tres veces más largo que alto, que conserva un ancho homogéneo en toda su extensión exceptuando en la porción anterior, donde se adelgaza (Figuras 3.10 y 3.18). Sus bordes dorsal, posterior y ventral, son de rectos a ligeramente ondulados. En su extremo anterior disminuye bastante el ancho, formando un extremo triangular y romo. En su región posterior limita con el subopercular (Figuras 3.9 y 3.18). Si bien el interopercular no se encuentra superficialmente ornamentado, su cara lateral, en algunos especímenes, se observa ondulada presentando depresiones y elevaciones irregulares (Figuras 3.18).

**Radios branquiostegos (rbr)** (V46, V514, V519ayb, V621ayb, V660a, V661ayb, V702, V703, V704, CORD-PZ 2095, MLP 85-IV-15-2y-4, MLP 85-IV-15-6y-7)



Estos elementos, sumados a los de la serie opercular (excluyendo al preopercular), forman parte del sistema de ventilación o respiración del pez. En este caso, los radios branquiostegos son estructuras anchas, alargadas y laminares, que se disponen en una serie y medianamente solapados o imbricados uno con otro (Figuras 3.9 y 3.18). Articulan en la cara lateral de ambos ceratohiales. Generalmente varían en un número de entre 10 a 12 en los distintos ejemplares (véase tabla de medidas N°3). Asimismo en el único ejemplar (V661), que ha conservado ambas series branquiostegales, el número entre ambos lados del cuerpo, varía; mientras que la serie derecha está constituida por ocho radios branquiostegos, la izquierda está compuesta por 10 radios. Lo anterior, si bien puede haberse producido por procesos tafonómicos, es probable también que puede tratarse de un caso de asimetría bilateral en un mismo ejemplar.

Cada radio branquiostego va aumentando ligeramente de tamaño, y cambiando paulatinamente de forma de anterior a posterior. De manera que si se comparan el primer radio (más ventral), con el último radio (el más dorsal), estos son muy distintos. Mientras que el primero es pequeño y con forma levemente espatulada, el último es tres veces más grande que el primero, siendo rectangular y de extremos romos, asemejándose más a un hueso de la serie opercular que a un radio branquiostego (Figura 3.9). Esta estructura, recuerda al branquiopercular descrito para ámidos (véase Grande y Bemis, 1998).

#### **Placa gular (gu) (V519a, V703a, V704)**

La placa gular es un hueso dérmico e impar, que debido a su ubicación, es difícil de observar en los especímenes preservados en vista lateral (que son la mayoría). El espécimen MIC-V704, sin embargo, muestra, la placa gular (Figura 3.30). Ésta presenta forma subrectangular, alargada, de unas tres veces más larga que su ancho máximo medio, y aproximadamente la mitad de la longitud de la mandíbula inferior. Su extremo anterior es puntiagudo, mientras que su extremo posterior, se ensancha y se redondea. Sus bordes derecho e izquierdo, forman pequeñas concavidades cerca de la región posterior del hueso, provocando, en esta zona, un leve estrangulamiento antes de alcanzar su parte más ancha. La placa gular se ubica externamente y ventral en el cráneo, entre el par mandibular inferior (Figura 3.9). Aparentemente la placa gular presenta superficie lisa, y no presenta ornamentaciones. Asimismo no se han observado en ella, línea de fosetas (del inglés, “Pit line”).

### **Arcos branquiales**

(V519, V695a, V704, CORD-PZ 2092, MLP 85-IV-15-2 y 4)

Por lo general, los arcos branquiales se encuentran cubiertos y si bien en ocasiones se los ha observado descubiertos, estos se encuentran generalmente desarticulados, y no asociados entre sí. Por ello no han podido ser diferenciados, ni descritos, a excepción del ejemplar V519 que muestra algunos elementos branquiales desplazados y asociados, que pueden ser observados medialmente a la mandíbula inferior y posteriormente a la placa gular. Se observan, dada su posición, probablemente un ceratobranquial y un epibranchial portando pequeñas estructuras cónicas de punta roma, que podrían llegar a tratarse de estructuras dentarias (Figura 3.31).

### **Postcráneo**

#### **Columna vertebral y elementos intermusculares**

(V535, V 621ayb, V 633, V 645, V 660a, V 695a, V701, V704, V706, V707, V711, CORD PZ 2033, CORD PZ 2075, CORD PZ 2087, CORD PZ 2094, CORD PZ 2095, MLP 85-IV-15-14)

Se ha empleado la siguiente definición de vértebra en la descripción de la columna vertebral. El término “vértebra”, incluye a todos los elementos repetidos en serie y dispuestos alrededor de la notocorda, ya sea de tipo óseo, cartilaginoso, o ligamentoso, que consisten en centro, arco y espina neural, y arco y espina hemal (Schultze y Arratia, 1988; Arratia, *et al.*, 2001).

Debido a la cubierta de escamas que caracteriza al cuerpo de los ejemplares (Figura 3.32), no ha sido posible cuantificar el número total de centros vertebrales que forman la columna vertebral. Tampoco fue posible conocer en detalle las diferentes zonas de la columna, especialmente de la región abdominal. Por ejemplo, en ninguno de los ejemplares han quedado expuestos los centros vertebrales de la región abdominal anterior, desconociéndose desde los primeros centros en relación a la región occipital, hasta los centros ubicados inmediatamente posterior a la aleta pélvica.

Sin embargo, en aquellos ejemplares donde la escamación se perdió, queda claro que los centros vertebrales son de tipo cordacentros (Figura 3.33), es decir, aquellos formados a partir de una mineralización (ej. calcificación), de la capa media fibrosa de la notocorda (Arratia, *et al.*, 2001). En varios ejemplares (ej. V 633, V706, etc) se observan centros vertebrales

aislados, en plano transversal, y claramente son como un anillo que no se constriñe alrededor de la notocorda.

En algunos ejemplares (ej. V535, V701), se observan costillas, que como se mencionó anteriormente, éstas habrían llegado hasta la altura de los primeros elementos de sostén de la aleta anal. Aparentemente, las parapófis, al menos según lo observado en el ejemplar CORD-PZ 2094, articulan, pero no llegan a fusionarse al centro vertebral (Figura 3.33 A).

En cuanto a los elementos intermusculares, como epineurales o supraneurales, no se han observado. Es muy probable que hubieran supraneurales pero aparentemente no se han preservado, quizás por permanecer en estado cartilaginoso.

Si bien ha sido complicado establecer un límite, se han podido reconstruir las regiones de la columna:

*Región abdominal o precaudal:* abarca aproximadamente los dos primeros tercios del cuerpo del pez, desde la región occipital hasta aproximadamente la altura de los primeros pterigióforos de la aleta anal, donde se han observado las últimas costillas. Los centros abdominales son diplospóndilos es decir que cada cordacentro se encuentra formado por dos elementos (hemicordacentros). De esta manera, cada cordacentro, se encuentra conformado por un hemicordacentro basidorsal, y basiventral, y un hemicordacentro interdorsal, e interventral. Sin embargo, la diplospóndilia observada en esta región, en comparación con la de los centros caudales preurales, no es tan marcada (Figura 3.33). Los cuatro elementos que forman el cordacentro abdominal son en general rectangulares, y más o menos son todos del mismo tamaño. Los hemicordacentros basidorsales abdominales forman arco y espina neural. El hemicordacentro basiventral forma el arco hemal. La mayoría de los elementos basidorsales y basiventrales han conservado el cartílago como puede verse por ejemplo en CORD-PZ 2094 y V711 (Figura 3.33). Las espinas neurales de los centros abdominales observados, son simples y no pares. Sin embargo, en V701, se ve una espina neural que aparenta ser doble, sin embargo, esta observación es dudosa debido a que la cubierta de escamas provoca confusión. Es notable como las espinas neurales son muy largas, y alcanzan el borde dorsal del cuerpo (ej.: V660; V704; CORD-PZ 2033; CORD-PZ 2087), observándose en algunos casos, como emergiendo entre la hilera más dorsal de escamas horizontales (Figuras 3.33 y 3.35 B).

*Región postabdominal o caudal:* la región caudal de la columna vertebral, comienza aproximadamente en el último tercio del cuerpo. Es posible dividir a esta zona en centros caudales propiamente dichos, centros caudales preurales (que son lo que, cuyas espinas generalmente tanto neurales como hemales, soportan radios caudales) y centros caudales urales. Los dos primeros tipos de centros, son la mayoría marcadamente diplospóndilos

excepto el preural número uno, que se asemeja más a los centro urales, que son monospondilos, y solamente se encuentran formados por un cordacetro dorsal, y otro ventral (Figura 3.33 B y C). Los cuatro elementos que forman un cordacetro caudal son en general rectangulares, siendo, tanto el basidorsal y como el basiventral, aproximadamente el doble de ancho que los interdorsal e interventral (Figura 3.33 C). Los centros caudales no presentan foseta laterales. Los cordacentros preurales presentan sus arcos hemales fusionados al centro (Figura 3.33 D). En general, el cuerpo del pez es muy delgado en la zona caudal. Todos los centros caudales, poseen espinas neurales medias, que si bien no son tan largas en comparación con el tamaño del centro, alcanzan el borde dorsal del cuerpo, del mismo modo que las espinas neurales abdominales (ej.: V704; V711; CORD-PZ 2087; MLP 85-IV-15-14) (Figuras 3.35 C y 3.36). Las espinas hemales de los cordacentros preurales, asimismo, alcanzan el borde ventral del cuerpo (ej. V660; V704; V711; MLP 85-IV-15-14) (Figura 3.36).

### **Cinturas y aletas**

**Cintura pectoral** (V46ayb, V52, V519ayb; V535ayb, V567, V621ayb, V633, V639, V644, V659a, V660a, V661ayb, V662, V666, V692, V695a, V701a, V702, V703ayb, V704, V707a, V711, V712, CORD-PZ 2028 y 2033, CORD-PZ 2029, CORD-PZ 2092, CORD-PZ 2095, MLP 85-IV-15-2 y -4):

#### **Posttemporal (pt)**

El posttemporal es un hueso dérmico y par, que cumple el rol de nexo entre el cráneo y la cintura pectoral.

En vista laterodorsal, presenta forma aproximadamente triangular con bordes redondeados o convexos (Figura 3.12). En el espécimen V660, se lo aprecia aislado y en vista lateral (Figura 3.14), mostrando forma de silla de montar con el margen dorsal formando una concavidad marcada, y el margen ventral recto. Anteriormente presenta un extremo puntiagudo, mientras que posteriormente es marcadamente redondeado. Posteroventralmente, asimismo, presenta una única y pequeña estructura alongada que ha sido interpretado como el proceso ventral del posttemporal (Figuras 3.12 y 3.14).

Si bien no se ha observado directamente, es esperable que el posttemporal se encuentre articulando anteriormente con alguno de los huesos del endocráneo. Probablemente, mediante su proceso ventral, articule con el epioccipital. El extraescapular cubre dorsalmente al

posttemporal, al menos en su porción anterior. Posteriormente, el posttemporal limita con el supracleitro (Figuras 3.6 y 3.12).

El hueso posttemporal, se encuentra atravesado en toda su longitud por dos o tres pequeños poros del canal sensorial.

**Cleitro (cl)** (Figuras 3.6; 3.9; 3.18; 3.37; 3.38; 3.39)

El cleitro es un hueso robusto, con un brazo ventral corto que inclina hacia la región anteroventral del cuerpo, y un brazo dorsal aproximadamente el doble de largo. La apertura de ambos brazos, medida de un extremo al otro en relación al plano horizontal, determina un amplio ángulo, de unos 130° aproximadamente. Esta curvatura delimita un margen anterior marcadamente cóncavo, y al mismo tiempo, un borde posterior marcadamente convexo. El extremo del brazo ventral tiene forma cóncava, sin embargo, no se conoce el extremo del brazo dorsal ya que en todos los ejemplares se encuentra cubierto por el supracleitro o bien, en los casos en los que éste último se ha perdido, el extremo del brazo dorsal del cleitro se halla quebrado. En su brazo ventral, el hueso se encuentra ornamentado por dos placas dérmicas, de forma rectangular y de puntas agudas, dispuestas en el extremo ventral (Figuras 3.37; 3.38 y 3.39). La característica anterior claramente puede observarse en V52, V695a, V704, V711 y CORD-PZ 2092. Asimismo, el mismo brazo, presenta su porción dorsal ornamentada con crestas de ganoína (Figura 3.37). Estas ornamentaciones, en algunos casos recorren todo el largo del cleitro en forma de una cresta dispuesta en el medio del hueso, llegando casi al extremo superior del brazo dorsal (Figura 3.38). Medialmente no se conoce la estructura del cleitro, ya que ningún ejemplar lo muestra en esta vista. La lámina del cleitro no se ha preservado por completo en ningún ejemplar, sin embargo en algunos como en V52 o CORD-PZ 2092, puede observarse al menos, parte de ella (Figuras 3.37 y 3.38).

**Clavícula (cla)** (Figuras 3.9; 3.37 y 3.38)

El extremo anterior del brazo ventral del cleitro es cóncavo y es quien recibe a la clavícula. Ésta se presenta como un hueso de forma triangular a cuadrangular, de mediano tamaño (alrededor de un cuarto el largo del cleitro).

**Supracleitro (scl)**

El supracleitro presenta una forma muy característica, aproximadamente triangular, y

esta puede observarse claramente en V633, V661, V659a y V712. (véase Figuras 3.40 y 3.41). Se dispone cubriendo parte del brazo dorsal del cleitro, y cubriendo asimismo, parte de las escamas postcleitrales. Porta una porción de la línea lateral que se conecta en dirección rostral con el posttemporal, y en dirección caudal sigue a través de las escamas. La línea lateral es muy conspicua y recorre al hueso en su porción dorsal, dividiendo al hueso en una región dorsal pequeña, y una región ventral mayor, que tiene forma triangular (Figura 3.41).

#### **Postcleitros (psc):**

Se han observado dos postcleitros, uno dorsal, y otro ventral. Éstos se ubican directamente posteriormente al cleitro y al supracleitro y, dorsalmente a la aleta pectoral (Figuras 3.38 y 3.40). Ambos postcleitros, presentan tanto su superficie como su borde posterior, totalmente lisos. El postcleitro dorsal, se dispone posteriormente al cleitro y al supracleitro. Es una estructura robusta, rectangular; de bordes redondeados, y de tres a cuatro veces más alto que ancho. Ventralmente al primer postcleitro y posteriormente al cleitro, se encuentra el postcleitro ventral, que presenta forma de redondeada a rectangular. Si bien posteriormente a los postcleitros, se observan de una o dos escamas modificadas, éstas no han sido consideradas postcleitros por no ubicarse directamente posteriormente al cleitro ni al supracleitro.

#### **Escápula y Coracoides (ec):**

Debido a su mala preservación (son huesos condrales), y a que a menudo se encuentran cubiertos por los huesos dérmicos de la cintura pectoral, no ha sido posible describir a estos huesos que constituyen la cintura escapular primaria. De ellos sólo puede decirse que son huesos pequeños y redondeados (Figura 3.42).

**Aleta pectoral** (V46ayb, V52, V519ayb; V535ayb, V621ayb, V633, V644, V659a, V660a, V661ayb, V662, V695a, V701a, V702, V703ayb, V704, V707a, V711, CORD-PZ 2028 y 2033, CORD-PZ 2029, CORD-PZ 2092, CORD-PZ 2095, MLP 85-IV-15-2 y -4):

Los radios de la aleta pectoral son soportados por la cintura primaria, es decir por los radiales en articulación con la escápula y el coracoides. Estos últimos, a su vez, articulan con el cleitro, de la cintura secundaria (Figura 3.38). Como se había mencionado, el cleitro se ubica en una posición bastante ventral, consecuentemente, la aleta pectoral termina posicionándose también muy cercana al margen ventral del cuerpo (Figura 3.32).

No han podido contarse los radiales totales debido a que en general se encuentran cubiertos por otros elementos de la aleta o dispuestos muy juntos unos con otros, entonces no pueden contabilizarse. Los radios de la aleta pectoral varían de ocho a 12, siendo comúnmente 10. Éstos se segmentan y aparentemente se ramifican delicadamente en la porción distal. La aleta pectoral cuenta con dos a tres fulcros basales. Uno o dos de ellos se fusiona a ambos hemilepidotricos del primer radio, y juntos forman un radio complejo como puede apreciarse en varios ejemplares, entre ellos V52, V519, V660, V701, V704, V711, entre otros (Figura 3.43). El primer radio de la aleta se encuentra bordeado por fulcros marginales que generalmente varían en un número de tres a cinco.

**Cintura pélvica** (V621a, V661ayb, V662, V704, V711, CORD-PZ 2087):

La cintura pélvica izquierda y derecha, está formada cada una de ellas, por un hueso pélvico o basipterigio y probablemente un metapterigio como muestra el ejemplar V704 (Figura 3.44). Los radiales no han podido observarse. El hueso pélvico, de origen condral, se dispone libre en la musculatura. En la mayoría de los casos no puede observarse con claridad, debido a que queda cubierto por las escamas ventrales. Sin embargo, en los ejemplares donde es posible verlo, puede apreciarse que no presenta procesos, si no que se trata de un hueso rectangular, alargado y lateralmente robusto, redondeado en dirección rostral. Medialmente el hueso presenta una superficie más delicada que su lateral (Figura 3.44).

**Aleta pélvica** (V46ayb, V52, V519ayb; V535ayb, V621ayb, V633, V644, V659b, V660a, V661ayb, V662, V701a, V702, V703ayb, V704, V707a, V711, CORD-PZ 2028 y 2033, CORD-PZ 2075, CORD-PZ 2087, MLP 85-IV-15-2 y -4):

La aleta pélvica se posiciona posteriormente a la aleta pectoral por la línea ventral del cuerpo, entre la aleta pectoral y la aleta anal, aproximadamente ubicada a la misma distancia de una y de otra (Figura 3.45). Asimismo, la aleta pélvica se encuentra adelantada respecto a la aleta dorsal, más o menos separada de ésta última a la misma distancia que de la aleta pectoral (Figura 3.32). La aleta pélvica posee un borde posterior convexo, y anteriormente se encuentra precedida por dos o tres escudos (véase apartado de escamación). Cada aleta pélvica cuenta con entre ocho a nueve radios (excepcionalmente seis o siete), de cuatro a seis fulcros de margen, y dos (a veces tres), fulcros basales.

**Aleta dorsal** (V46ayb, V519ayb; V523, V535ayb, V621ayb, V633, V644, V659a, V660a,

V661ayb, V662, V702, V703ayb, V704, V707a, CORD-PZ 2028 y 2033, CORD-PZ 2029, CORD-PZ 2030, CORD-PZ 2087, CORD-PZ 2088, CORD-PZ 2094, MLP 85-IV-15-1, MLP 85-IV-15-2 y -4, MLP 85-IV-15-14):

La aleta dorsal, tiene forma triangular con sus primeros radios largos, y los últimos más cortos, delimitando un borde posterior recto (Figura 3.46). Se ubica en el margen dorsal del cuerpo, en el inicio del pedúnculo caudal. A pesar de su disposición, se encuentra más cerca de la aleta pélvica que de la aleta caudal. Aproximadamente los últimos dos tercios de su base se enfrentan con el comienzo de la base de la aleta anal, ubicada en el margen ventral del cuerpo (Figuras 3.32 y 3.33). La aleta dorsal, del mismo modo que la aleta pélvica, comúnmente se encuentra precedida por uno, dos y en algunos casos hasta tres escudos, que se mencionan en el apartado de escamación.

Esta aleta impar, cuenta con los siguientes elementos de sostén o pterigióforos: radiales proximales; radiales medios y radiales distales. Si bien su número total no ha podido ser contabilizado debido a que se encuentran mayormente cubiertos, en ocasiones han podido observarse (Figura 3.47). De esta manera, el radial proximal es el elemento más robusto y largo que sostiene a los demás elementos formando la base. Luego el radial medio, más pequeño y de forma redondeada y alargada. El último elemento es el radial distal, mucho más pequeño y de forma redondeada. Éste último se encuentra en contacto directo con los radios de la aleta (Figura 3.47).

La aleta dorsal en general cuenta con aproximadamente nueve radios principales, aunque en algunos casos se han llegado a contar hasta 11. El número de elementos de sostén en algunos ejemplares coincide con el número total de radios principales, pero en la mayoría de los casos no coincide, muy probablemente debido a motivos preservacionales o a que otros elementos como radios procurrentes y fulcros basales, también cuentan con elementos de sostén (véase tablas de medidas N°7).

El primer radio principal de la aleta, es segmentado y no ramificado, mientras que el segundo, segmentado, ramificado, y más largo, se ha considerado el radio líder. La aleta dorsal cuenta con de uno o dos (excepcionalmente tres) fulcros basales muy pequeños, de uno a tres radios procurrentes y comúnmente de cuatro a seis fulcros de margen que en general, lindan con el primer radio principal, pero en algunos ejemplares también lo hacen con el segundo radio (Figura 3.47 B).

**Aleta anal** (V46ayb, V52, V519ayb; V535ayb, V560, V621ayb, V633, V644, V659a, V660a,



V661ayb, V662, V701a, V702, V703ayb, V704, V707a, V711, CORD-PZ 2028 y 2033, CORD-PZ 2029, CORD-PZ 2030, CORD-PZ 2087, CORD-PZ 2088, CORD-PZ 2094, MLP 85-IV-15-1, MLP 85-IV-15-14):

La aleta anal presenta, del mismo modo que la aleta dorsal, forma triangular con los primeros radios largos, y los últimos más cortos (Figura 3.48). Se dispone en el borde ventral del cuerpo, un poco más cercanamente a la aleta pélvica que a la aleta caudal, dando lugar a un pedúnculo caudal largo (que abarca aproximadamente un cuarto del largo total del pez). Respecto a la aleta dorsal, como se había mencionado, parte de la base de la aleta anal coincide, si es proyectada hacia el borde dorsal, con una porción de la base posterior de la aleta dorsal (Figuras 3.32 y 3.33 A).

Al igual que la aleta dorsal, ésta posee elementos de sostén o pterigióforos que son robustos y largos (Figura 3. 49). De ellos se han contabilizado (a partir de los radiales proximales) entre ocho y nueve pterigióforos. Los radiales medios y distales se han observado en ocasiones, pero en la mayoría de los ejemplares se encuentran en parte cubiertos o se han perdido. Los pterigióforos sostienen de ocho a diez radios principales. Asimismo, la aleta anal cuenta con de dos a tres (excepcionalmente uno), radios procurrentes; generalmente con un fulcro basal, y comúnmente de tres a cinco fulcros marginales que lindan el primer radio principal. Este primer radio es segmentado, pero no se ramifica, en cambio a partir del segundo radio, éstos comienzan a ser segmentados y ramificados delicadamente en el extremo.

**Aleta caudal** (V46ayb; V523; V519ayb; V535ayb; V560; V659ayb; V660b; V661ayb; V662; V695a; V701a; V707a; V711; CORD-PZ 2085 A; CORD-PZ 2087; CORD-PZ 2088; CORD-PZ 2093; CORD-PZ 2094; MLP 85-IV-15-1; MLP 85-IV-15-14)

*Estructura general de la aleta, radios y fulcros:*

La aleta caudal es hemiheterocerca (Figura 3. 50). En este tipo de aletas, un punto de referencia que indica donde finaliza la notocorda se encuentra entre el último fulcro basal y el primer radio principal caudal (Arratia, 2008). La notocorda se utiliza como referencia para dividir a los elementos en epaxiales e hipoaxiales.

La aleta caudal (véase figuras 3.50 y 3.51), cuenta con 17-18 radios principales, excepcionalmente con 19. El primer radio principal, es segmentado pero no ramificado, mientras que el segundo radio, es segmentado, ramificado y es el más largo de todos, siendo éste el radio principal líder. Los radios principales de la zona media de la aleta son mucho más

cortos que los de los márgenes de los lóbulos dorsal y ventral. Cada radio comienza su segmentación a una distancia de su base que equivale aproximadamente a tres veces la longitud de un segmento individual. La articulación entre los distintos segmentos de los radios es lisa y las ramificaciones se producen de manera dicotómica. En los radios que no han perdido sus extremos, pueden observarse los actinotriquios distalmente. Tanto el escudo epaxial, como el hipoaxial, que preceden a la aleta caudal, son descritos en el apartado de escamación. El escudo caudal dorsal es seguido por fulcros basales epaxiales que se superponen entre sí, y son por lo general seis o siete. No queda del todo claro si estos fulcros son medios o pares, por lo tanto no ha sido posible establecer un patrón. Los fulcros basales dorsales, son seguidos por fulcros marginales o fulcros de margen, que varían en general de cuatro a seis, excepcionalmente se observan siete u ocho (*e.g.* ejemplar V523), y se disponen bordeando el margen dorsal del primer radio principal. No se han observado radios procurrentes dorsales en ninguno de los ejemplares, ni tampoco se han observado en general, radios rudimentarios, a excepción del espécimen V701. Éste ejemplar presenta, entre el primer radio principal caudal y la hilera de los fulcros epaxiales basales y fulcros de margen, un radio largo (casi tanto como el primer radio principal), segmentado y no ramificado, que aparentemente no tiene relación con el endoesqueleto caudal, y que se ha interpretado como un radio rudimentario. Esta observación debe ser cotejada, en el futuro con más ejemplares, ya que no se ha observado en ningún otro espécimen de los estudiados hasta el momento. Entre los elementos hipoaxiales, además del escudo caudal ventral, se han observado fulcros basales en un número que varía de dos a tres, siendo más común dos fulcros basales hipoaxiales. Estos elementos son pequeños en comparación con los fulcros basales epaxiales, y no son segmentados. Por lo general, se observan tres radios procurrentes hipoaxiales (a veces sólo dos, y excepcionalmente cuatro) que se encuentran segmentados. Los fulcros marginales hipoaxiales varían de cinco a seis, excepcionalmente cuatro o siete, y generalmente bordean el margen del último radio principal ventral, y del primer radio procurrente hipoaxial.

*Escamación en relación la aleta caudal:*

Véase apartado escamación (página 56).

*Endoesqueleto caudal:*

El endoesqueleto de la aleta caudal, merece especial atención (Figura 3.51), sobre todo debido a que son relativamente escasos los endoesqueletos caudales que se conocen para peces ganoideos, justamente por causa de las escamas que generalmente no permiten su estudio en detalle. El endoesqueleto caudal ha sido preservado casi completamente sólo en dos ejemplares: V707a, V711, y más fragmentariamente en: CORD-PZ 2094 y MLP 85-IV-

15-14. Los centros urales, como fue mencionado anteriormente son monospóndilos. Los centros inmediatamente anteriores a éstos, son llamados centros preurales, y se caracterizan por ser centros que soportan radios, y por presentar el arco hemal rodeando a la vena y arteria caudal. La espina hemal del preural 1, se conoce como parahipural. Ésta corresponde a aquella espina hemal asociada al arco que representa el punto donde la vena y la arteria caudal abandonan el recorrido por el canal hemal. El preural número uno, por convención se considera un punto de referencia o “landmark” establecido por Nybelin en 1963. En el caso de V711, se ha identificado como parahipural a la última espinal hemal que se asocia a un arco y se observa que posee un canal hemal. El “landmark” establecido por el diastema entre el hipural 2 y 3 (Schultze y Arratia, 1989; 2013), no pudo marcarse, debido a que no se observó diastema evidente. Al centro preural 1, posteriormente lo siguen los centros urales, que son aquellos centros que se relacionan solamente con los hipurales (espinas hemales modificadas de un centro ural, que ha perdido su arco y canal hemal). La aleta caudal en este caso, es poliural, es decir que cada hipural se encuentra soportado por un centro ural. Se observan nueve centros urales. Los mismos van disminuyendo su tamaño notablemente en dirección caudad. Entre ellos, el número dos, tres y cuatro se encuentran fusionados aunque sus hipurales, aparentemente mantienen su independencia. Los centros urales cinco al nueve no se fusionan y sus hipurales asimismo se mantienen en relación uno a uno con respecto a los centros. Se han contabilizado ocho hipurales totales, muy probablemente el último, muy pequeño, haya quedado tapado por la escamación. Las espinas neurales de todos los centros urales, excepto del ural uno, es decir la del ural dos al nueve, se encuentran modificadas en elementos impares y aislados, llamados epurales (incluso los más caudales permanen como restos aislados dorsales). Se han contabilizado entre cuatro a cinco epurales. Los arcos neurales urales se van reduciendo en dirección caudal en pequeñas estructuras óseas, observándose al menos en un número de cinco. No se han observado uroneurales.

### **Escamación**

(V46 b, V52, V519 a, V523, V535 a y b, V568, V621 a y b, V631, V632, V634, V635; V644, V659 a y b, V660 a y b, V661 a y b, V662, V695 a, V698; V699, V700, T 99, V701 a y b, V702, V703 b, V704, V706, V707, V711, T 123, CORD-PZ 2027 y 2029, CORD-PZ 2028 y 2033, CORD-PZ 2087, CORD-PZ 2088, CORD-PZ 2092, CORD-PZ 2030, MLP 85-IV-15-1, MLP 85-IV-15-2 y 4 , MLP 85-IV-15-6 y 7).

## Macromorfología

Si bien la totalidad de los especímenes revisados para este estudio portan escamas ganoideas, no todos han conservado el patrón de escamación completo ya que muchos de ellos presentan las escamas dañadas.

El flanco del cuerpo se encuentra completamente recubierto por escamas ganoideas que en general se caracterizan por presentar la típica articulación “peg-and-socket” término traducido del inglés como articulación clavija-foseta. Individualmente cada escama del flanco de la región preanal posee un proceso dorsal o “peg” bastante desarrollado y ubicado en su borde dorsal (Figura 3.52), mientras que las escamas del pedúnculo caudal carecen de “peg” (Figura 3.53), confiriéndole esta característica, mayor flexibilidad a la región caudal. El margen anterior de cada escama es liso, careciendo de procesos articulares, ya sea dorsal o ventral. El margen posterior de cada escama varía, siendo mayormente liso o presentando ondulaciones o sinuosidades en su borde posteroventral en un mismo individuo (Figuras 3.32 y 3.52). En la cara medial de cada estructura con articulación “peg-and-socket”, se observa una foseta y la típica quilla articular de este tipo de escamas. La quilla es una región donde se adhieren las fibras de Sharpey (estructuras que conectan entre sí a las quillas de las escamas adyacentes en la fila de escamas vertical más próxima) (Figuras 3.52 C y 3.54). La superficie de ganoina de las escamas de casi todo el cuerpo, así como la de los elementos craneales se encuentra desprovista de denticulos o tubérculos, siendo macroscópicamente lisa. Las escamas de la línea más ventral del cuerpo, así como algunas escamas caudales, presentan en su cara lateral, sutiles líneas formando un patrón concéntrico, que han sido interpretadas como líneas de crecimiento (Figuras 3.53 B y C y 3.55).

El número de filas horizontales de escamas contadas a la altura de la aleta dorsal, es relativamente bajo (véase tabla de medidas N°10) y varía entre cinco y siete (excepcionalmente cuatro, ocho o hasta 10), demarcando un cuerpo de baja altura que equivale aproximadamente al 23% de su longitud estándar (véase figuras 3.32; 3.34 y 3.48). Como consecuencia de la disminución del tamaño de las escamas hacia el pedúnculo caudal, generalmente en esta zona, aumenta el número de filas horizontales (unas dos o tres filas más de escamas, aunque a veces se mantiene constante el número y no aumenta).

La forma y el tamaño de las escamas, varían de acuerdo a las diferentes regiones del cuerpo. Cada fila horizontal de escamas a lo largo de todo el flanco, presenta una forma particular, especialmente las de la región preanal. En general, en la región preanal presentan forma rectangular, siendo más altas que anchas y de mayor tamaño en relación a las de la región postanal (Figura 3.56 A y B). En dirección caudal, las escamas tienden a hacerse

romboidales, a disminuir el tamaño y se encuentran desprovistas de “peg” (Figura 3.56 B).

Particularmente las escamas de las filas que se encuentran dorsalmente a la línea lateral (incluyéndola), difieren del resto de las filas tanto en la región preanal como en la postanal. Los especímenes V660, V662, V701 y V704, muestran claramente que el margen más dorsal, se conforma por una serie de escamas alongadas, de forma rectangular y de punta roma. Si bien tanto en la región preanal, como postanal, las escamas dorsales varían un poco de tamaño, el patrón general se mantiene a lo largo de todo el borde dorsal del cuerpo. Estas escamas son particularmente pares (no medias), se imbrican una con otra, y se encuentran desprovistas de procesos o espinas posteriores (Figuras 3.34; 3.57 y 3.58). Al menos en el espécimen V701, las escamas de la fila dorsal se disponen en forma oblicua respecto al eje axial del cuerpo y, curiosamente, dirigen su borde dorsal o punta, en dirección caudal, es decir en dirección opuesta a las demás escamas del cuerpo. (Figura 3. 58).

La tercera o la cuarta fila de escamas a la altura de la aleta dorsal, (en algunos pocos ejemplares la segunda o la quinta) coinciden con el recorrido de la línea lateral (véase tabla de medidas N°10) (Figura 3.59), ubicándose ésta en una posición media del flanco del pez. La línea lateral es un sistema sensorial conformado por un canal subdérmico por donde circula el agua que en su paso, estimula a los neuromastos. Estos mecanorreceptores, alojados en el interior del canal, se comunican con el medio externo por medio de poros. Particularmente los poros se forman al abrirse paso el canal de la línea lateral entre las escamas, y no a través de ellas como clásicamente se ha expresado en la bibliografía (véase Figura 54 en Schultze, 1966). El sistema de la línea lateral está formado por distintas ramas sensoriales cefálicas que de acuerdo a su ubicación, van adoptando diferentes nombres (Goodrich, 1909). En la porción posterior del cráneo, la línea sensorial cefálica, atraviesa el posttemporal y seguidamente el supracleito (Figura 3.6) desde donde se dirige a la región postcraneal. Aproximadamente entre 32 y 33 escamas siguen el paso de la línea lateral recorriendo todo el flanco del pez. A lo largo de su curso, las escamas de la línea lateral de igual modo que las del resto del cuerpo, van variando en forma y tamaño dependiendo de la región. Si bien los cambios en la forma de estas escamas se producen paulatinamente a lo largo del canal, es posible establecer una división artificial de cuatro morfologías bien marcadas. Primero, las ubicadas en la región prepélvica, se caracterizan por ser más altas que anchas y por presentar una hendidura posterior (Figuras Escamas 3.52 A y 3.56 A). A la altura de la aleta pélvica, las escamas de la línea lateral van disminuyendo su alto, aproximándose a una estructura de forma cuadrada, también con una muesca en su borde posterior. Posteriormente, a la altura de la aleta anal, las escamas adquieren forma cuadrada (Figuras 3.59). Por último, avanzado el pedúnculo caudal,

las escamas de la línea se hacen romboidales (Figura 3.56 B). La línea lateral finaliza en la base de la aleta caudal, (Figura 3.60). Aunque en ningún ejemplar se ha observado línea lateral accesoria, algunas escamas de algunos ejemplares, portan poros adicionales (Figuras 3.56 A y 3.59).

Ventralmente a la línea lateral el patrón de arreglo de las filas verticales de escamas no difiere del patrón dorsal como ocurre en otros grupos de peces donde se intercalan filas verticales entre las filas verticales dorsales. Las filas horizontales ventrales a la línea lateral son, por lo general, entre tres (excepcionalmente dos o cuatro). Al igual que las dos o tres filas dorsales a la línea, las escamas de las filas ventrales, son más altas que anchas en la región preanal (Figura 3.56 A), y romboidales en la región postanal (Figura 3.56 B). Particularmente la fila que forma el borde más ventral del cuerpo en la región preanal, si bien en muchos ejemplares no se ha preservado, está compuesta por escamas redondeadas a cuadrangulares (Figuras 3.44; 3.45; 3.55). Al igual que el resto de las escamas del cuerpo, estas escamas ventrales se cubren por ganoina, y muchas de ellas muestran el patrón de líneas concéntricas ya explicado. Posterior a la aleta anal, el margen ventral está formado por escamas romboidales, al igual que el resto de casi todo el pedúnculo caudal.

*Escamación en relación a las aletas:*

Todas las aletas, exceptuando la aleta pectoral, se encuentran precedidas por escudos recubiertos por ganoina no ornamentada o lisa. A continuación se describen los escudos relacionados con cada tipo de aleta:

*Aleta caudal:* se observa en el lóbulo dorsal, precisamente ventralmente a los fulcros basales dorsales, un pequeño grupo de cuatro a cinco hileras verticales de escamas, que sutilmente cambian el patrón de la dirección del resto de las filas verticales caudales (Figura 3.60). Es por este cambio de dirección, que son conocidas con el nombre en inglés de “reversed esquamation” que podría traducirse como escamación invertida. Estas escamas cambian su arreglo en esta zona y, junto a los lepidotricos caudales, funcionan como una unidad única en los movimientos de la aleta durante el nado (Schultze *com pers.*, 2013). La última hilera de escamas invertidas, forma el borde posterior del lóbulo dorsal en una fila de tres o cinco escamas (véase tabla de medidas N° 9) que se inicia justo por encima de la última escama de la línea lateral (Figura 3.60). Este margen, se continúa con una serie de dos a cinco escamas (véase tabla de medidas N° 9) que asemejan los artejos de un lepidotrico y que cubren la base del primer radio de la aleta (Figuras 3.50; 3.51 y 3.60). Por otro lado, los lóbulos dorsal y ventral de la aleta caudal, se encuentran precedidos por un gran escudo dorsal o epaxial y otro ventral o hipoaxial, respectivamente. El escudo dorsal es levemente más

ancho que el ventral, sin embargo son casi del mismo tamaño. Ambos presentan forma oval o de hoja (Figuras 3.50; 3.51; 3.60; 3.61 B).

*Aleta anal:* si bien esta aleta se ha preservado en varios ejemplares, sólo en unos pocos se observan claramente las escamas preanales modificadas como escudos. Las escamas preanales, varían en número y forma en distintos especímenes. Se han contado de una a cinco, siendo más común el número de tres (véase tablas de medidas N° 8). En V 519 a (Figura 3.61 B), por ejemplo, se observan tres escamas. La primera de ellas es la de mayor tamaño y presenta forma de gota; la segunda, es de forma ovada y presenta extremos puntiagudos; y la tercera es la más pequeña, de forma de uña y ubicada inmediatamente anterior a la base de la aleta. El ejemplar CORD-PZ 2033, en cambio, porta cinco escamas preanales muy distintas al del espécimen anterior. La primera escama, la de mayor tamaño, es par, y cada elemento del par presenta forma rectangular con el extremo proximal robusto formando una superficie prismática aproximadamente triangular. Esta escama es seguida por otra, de forma cuadrada y luego por una tercera de menores dimensiones que las anteriores. y de forma rectangular aunque con bordes redondeados. La última y más pequeña de todas, presenta forma de clava. Entre el primer par de escamas, y la segunda, se intercala una quinta, más pequeña de forma redondeada (Figura 3.62).

*Aleta pélvica:* varios ejemplares han conservado en diferentes estados, las escamas acompañantes de la aleta pélvica que varían en un número de dos a cuatro (véase tabla de medida N°6). Por ejemplo en el espécimen COR-PZ 2033 se observa que la aleta se encuentra precedida por tres o cuatro escudos de gran tamaño en relación con el tamaño de la aleta. Estos son cuadrangulares aunque de bordes romos y se anteponen a los lepidotricos que componen esta aleta (Figura 3. 63).

*Aleta dorsal:* también se encuentra precedida por de uno a tres escudos (véase tablas de medidas N°7), rectangulares y de diferentes tamaños, siendo el primero el mayor de ellos (Figura 3.47).

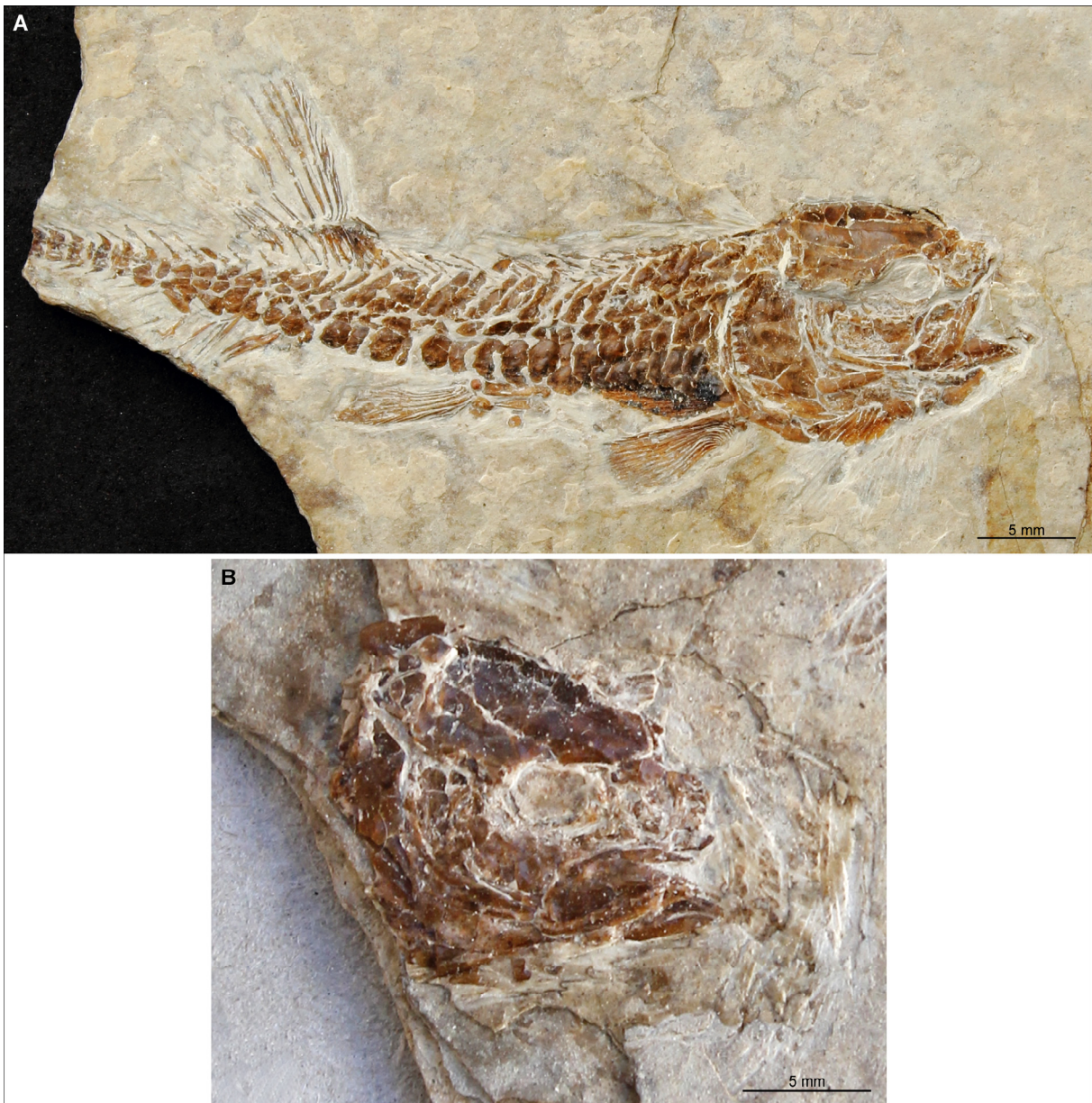
### **Micromorfología**

Los estudios realizados, con microscopio electrónico de barrido sobre escamas individuales fragmentarias (muestras 8, C3 y P2008), escamas aisladas (V706 a y b), y las extraídas del flaco de los ejemplares V523 y V635 y del margen dorsal de T 99, revelan que la superficie de ganoina no es microscópicamente lisa. Las escamas en general, presentan una superficie estriada que puede observarse con cierto aumento (*e.g.* 3 K X) (Figura 3.64 A y B).

Sin embargo no se han observado microtubérculos en la superficie de ganoina como los descritos por Schultze (1966) o Gayet y Meunier (1986).

Las interpretaciones llevadas a cabo a partir de cortes histológicos en escamas del flanco de V523 (a la altura de la línea lateral) y en algunas muestras fragmentarias, evidencian que se trata de escamas del tipo lepisosteoide (Figuras 3.64 C-F y 3.65). Este tipo de escamas, se caracteriza por presentar ganoina depositada directamente sobre la superficie de la placa ósea basal, con ausencia de dentina entre ambas capas, a diferencia de las escamas ganoideas del tipo paleoniscoide que si poseen dentina (Schultze, 1966; 1996). La ganoina es un tipo de tejido acelular, hipermineralizado, sin colágeno, de origen epidérmico y considerada homóloga al esmalte, aunque difiere de éste ya que se encuentra recubierta por epidermis y puede presentarse en varias capas (Siré *et al.*, 2009). En este caso, al igual que en la mayoría de los actinopterigios, se muestra multiestratificada (Figura 3.64 D y E). Además de la ganoina, la microestructura histológica muestra una placa ósea basal que presenta todas las características de una escama lepisosteoide según Schultze, 1996. Véase Figuras 3.64 C-F y 3.65). Entre ellas: a) hueso lamelar. Éste es un tejido óseo altamente organizado donde el colágeno se empaqueta y se dispone en laminillas alternadas, resultando en una estructura de aspecto de madera enchapada (Sire *et al.*, 2009); b) osteocitos, que en realidad lo que se observa, son los espacios dejados por éstas células óseas; c) canalículos de Williamson. Éstos cumplen un importante papel trófico en la acumulación y en el transporte de nutrientes (no está comprobado que sintetizen sustancias). Los canalículos de Williamson, forman parte de un sistema de células donde éstas acumulan nutrientes esenciales y los canales, por su parte, se encargan del transporte de estos nutrientes, a lo largo del hueso. Posteriormente estos son liberados en la matriz, o transmitidos a los osteocitos. Los canalículos de Williamson son característicos de holósteos y podría considerarse que, aunque no lo son, hacen las veces de canales vasculares. Algunos canalículos, son vasculares, y llevan vasos y nervios; otros, no vasculares, se forman por la reducción de los primeros (Siré y Meunier, 1994); d) fibras de Sharpey, comprenden fibras conectivas que unen las escamas adyacentes y superpuestas a través de la quilla de la cara medial de la escama, colaborando así con la unión “peg and socket”; e) canales simples.





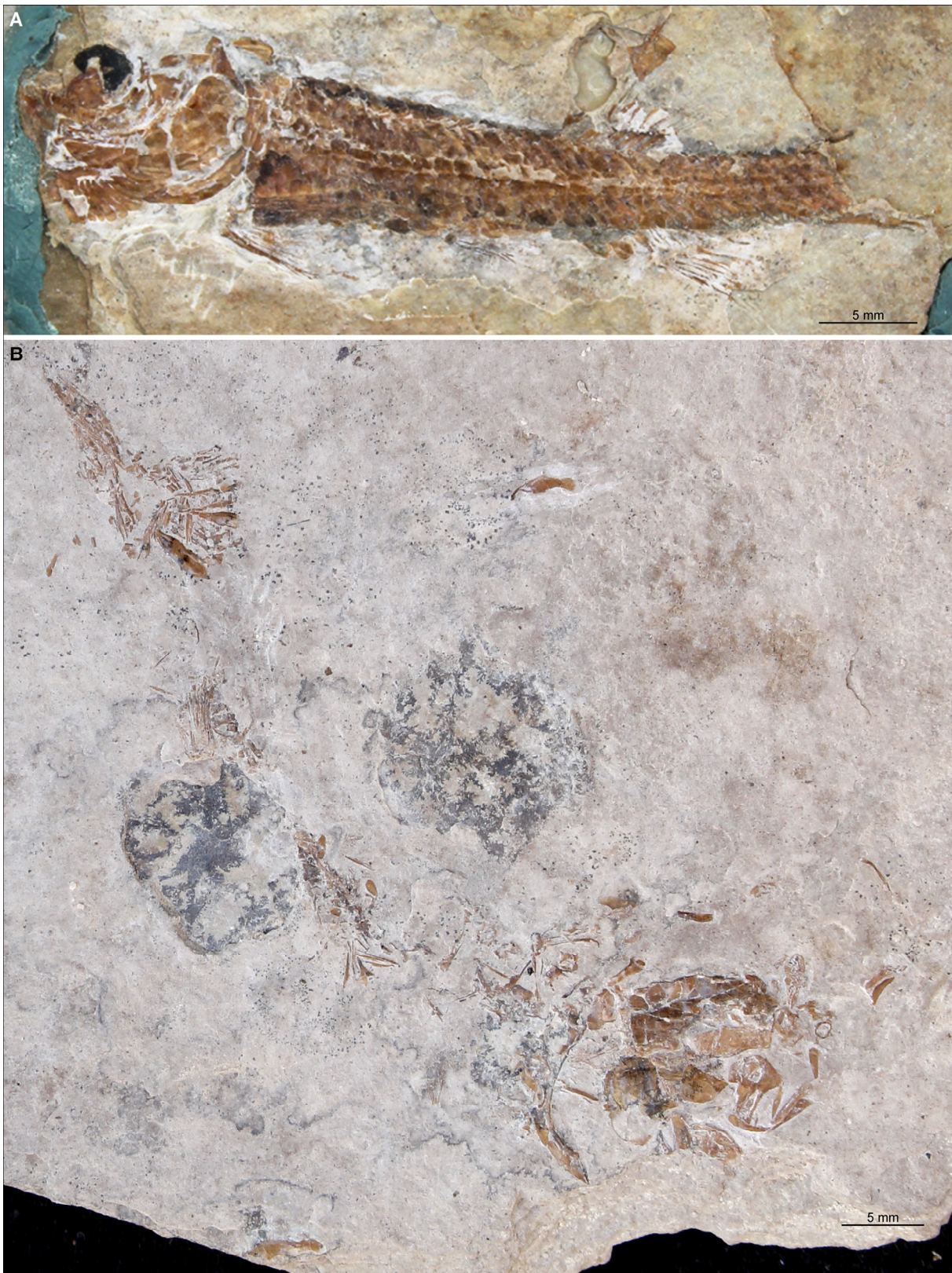
**Figura 3.1.** Especie A. **A.** Holotipo, espécimen MIC-V704. **B.** Paratipo, MIC-V567





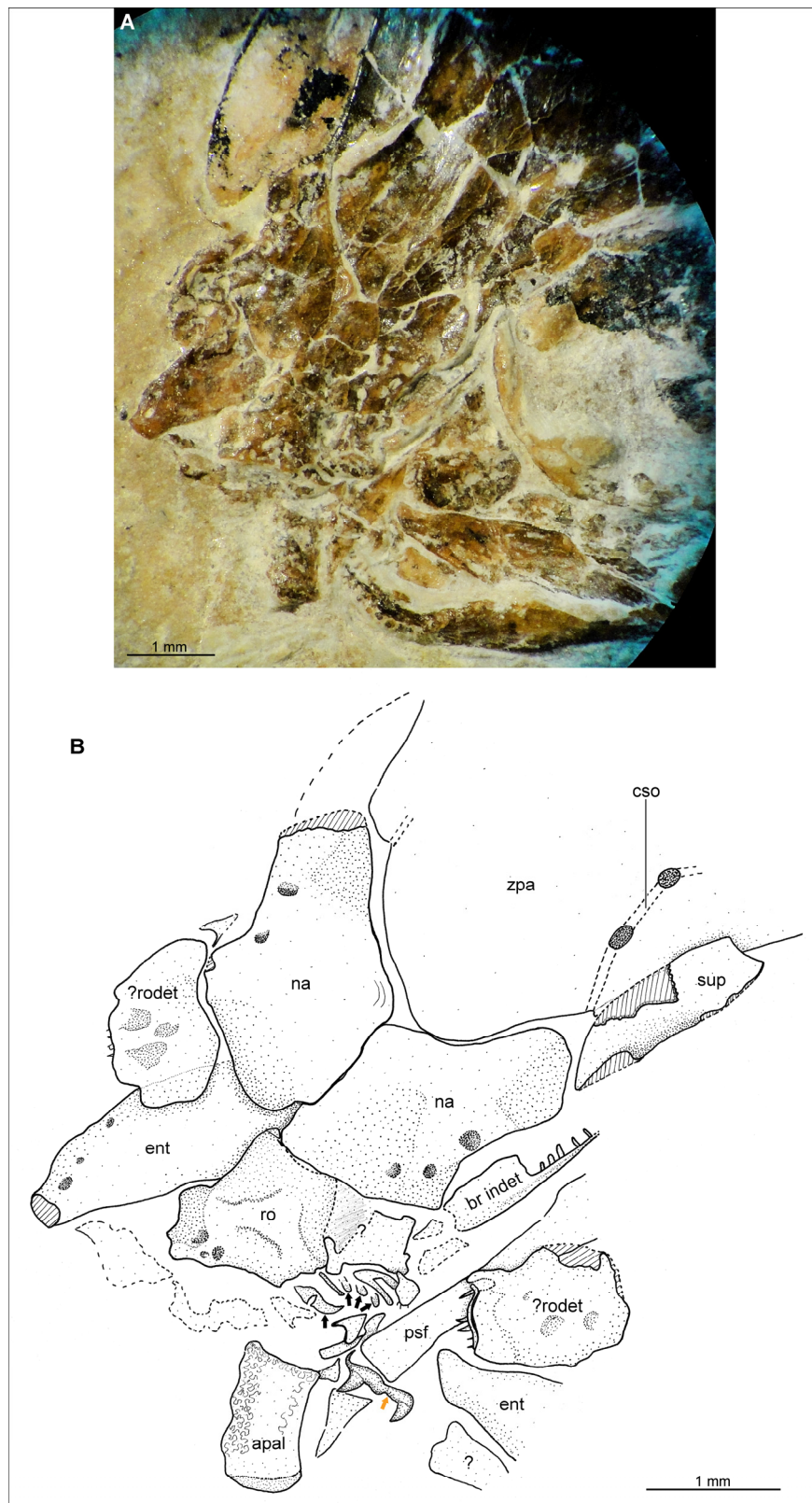
**Figura 3.2.** Paratipos. **A.** Espécimen MIC-V659a. **B.** Ejemplar MIC-V701a.



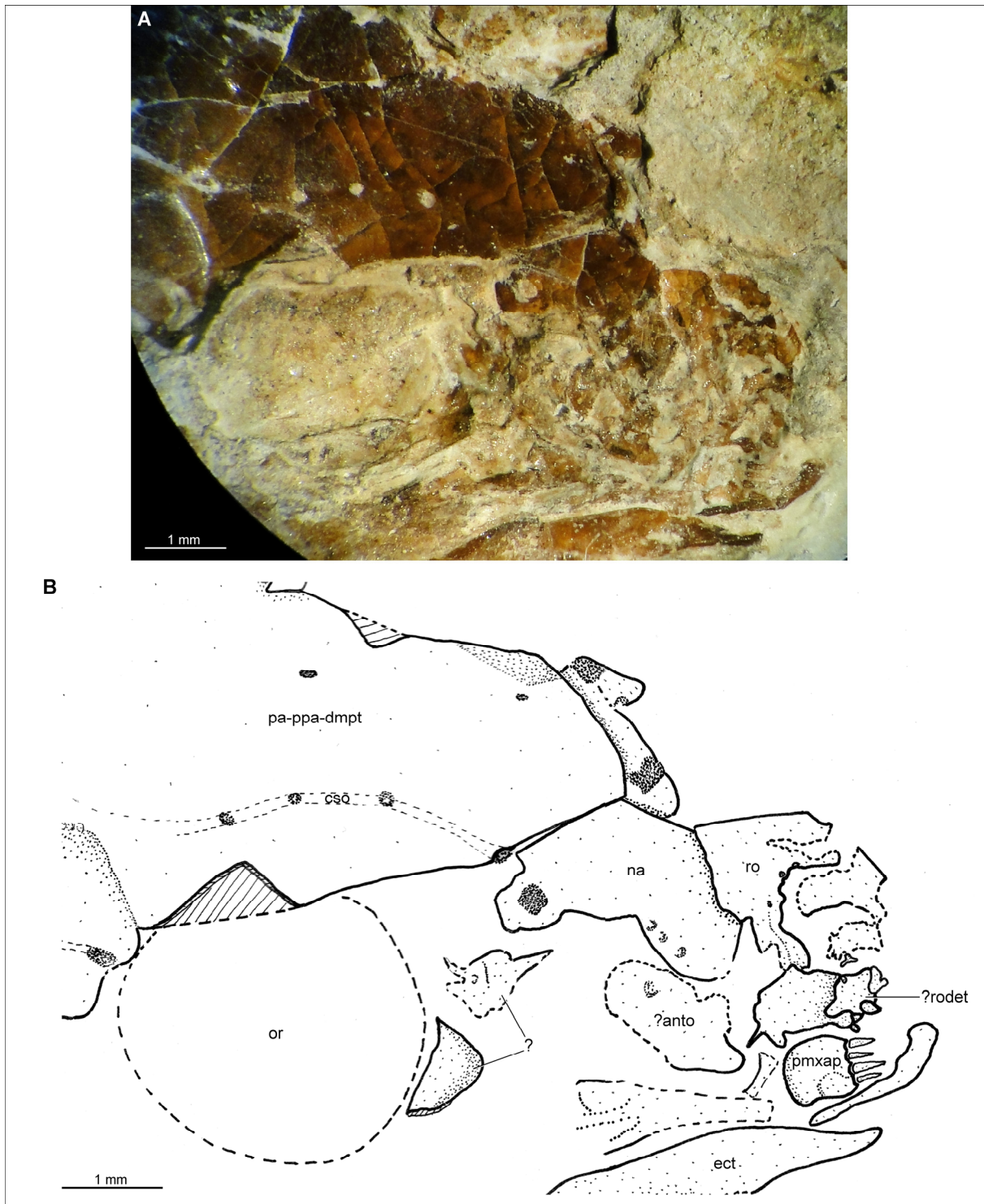


**Figura 3.3.** Paratipos. **A.** Ejemplar MIC-V660a. En su contramolde, MIC-V660b, se ha conservado la aleta caudal de este espécimen, aunque no se muestra en la figura. **B.** Especímen MIC-V695.

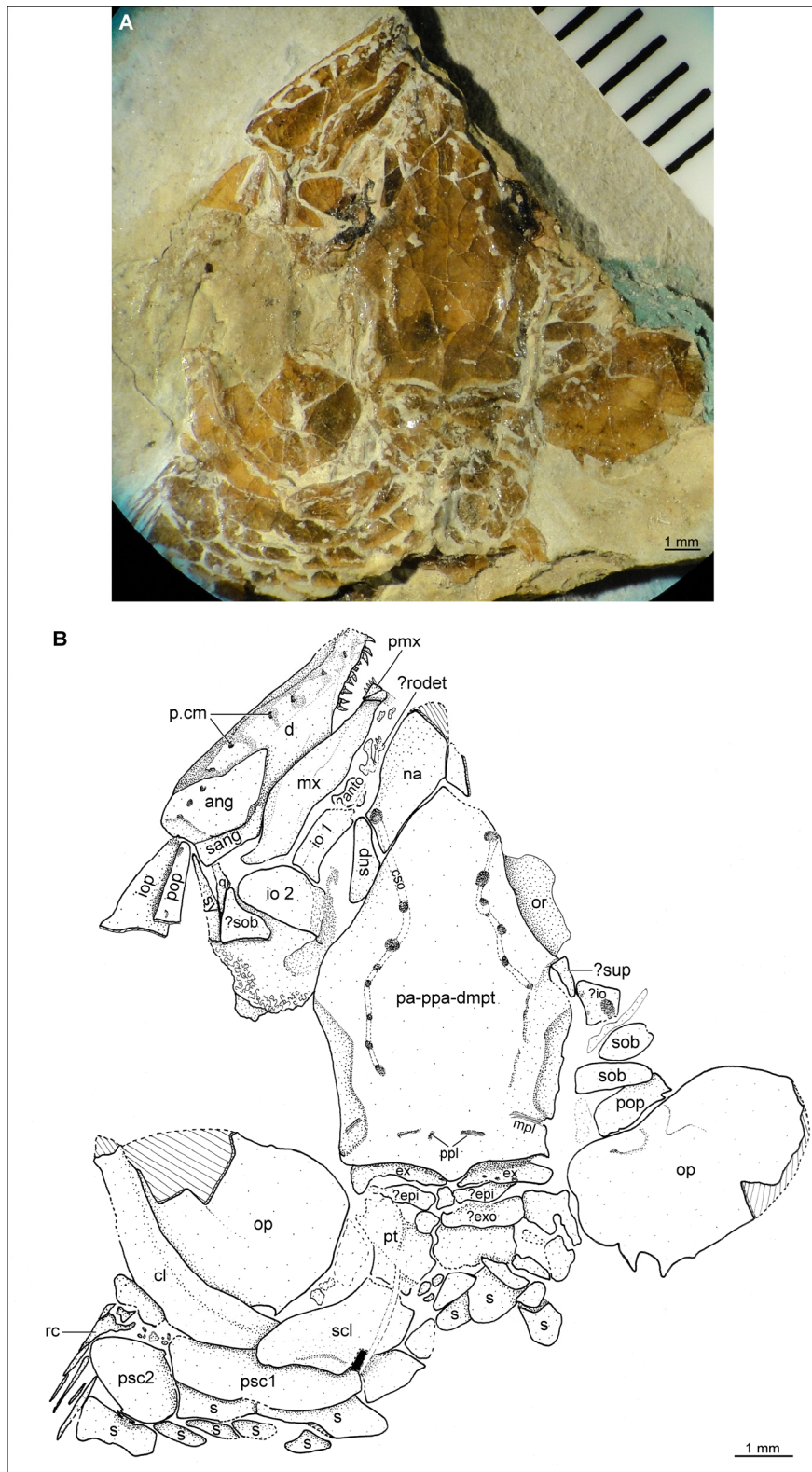




**Figura 3.4.** Región anterior del cráneo en vista dorsal del ejemplar MIC-V701a. **A.** Fotografía (x2,5). **B.** Esquema de detalle (x3,2). Se observa como los nasales contactan entre sí en la línea media. La flechas color negro indican posibles dientes del rostral, la mayoría de ellos quebrados o desprendidos del hueso. La flecha color naranja indica posibles estructuras dentales relacionadas con el paraesfenoides. Abreviaturas: **apal**: autopalatino; **br indet**: branquial indeterminado; **cso**: canal sensorial supraorbitario; **ent**: entopterigoides; **na**: nasal; **psf**: paraesfenoides; **ro**: rostral; **?rodet**: posible rostrodermoetmoides; **sup**: supraorbital; **zpa**: zona parietal.

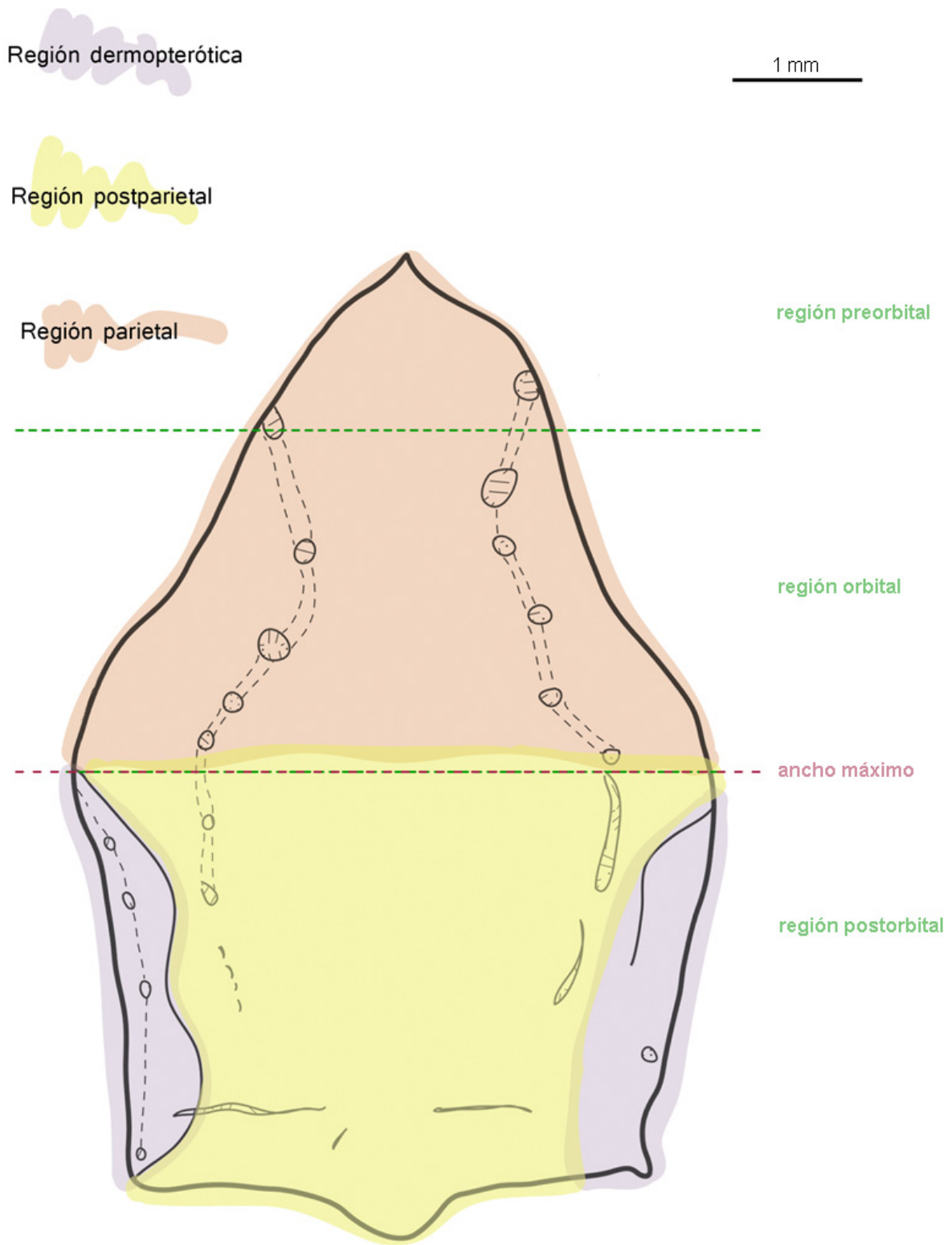


**Figura 3.5.** A. Fotografía (x2) y B. esquema en cámara clara (x3,2) de la región anterior del cráneo del paratipo, MIC-V567. Nótese, ambos nasales unidos en la línea media, y el rostral articulando anteriormente. Abreviaturas: **?anto**: posible antorbital; **csö**: canal sensorial supraorbitario; **ect**: ectopterigoides; **na**: nasal; **or**: órbita; **pa-ppa-dmpt**: placa parieto-postparieto-dermopterótica; **pmxap**: proceso anterior del premaxilar; **ro**: rostral; **?rodet**: posible rostrodermoetmoides.

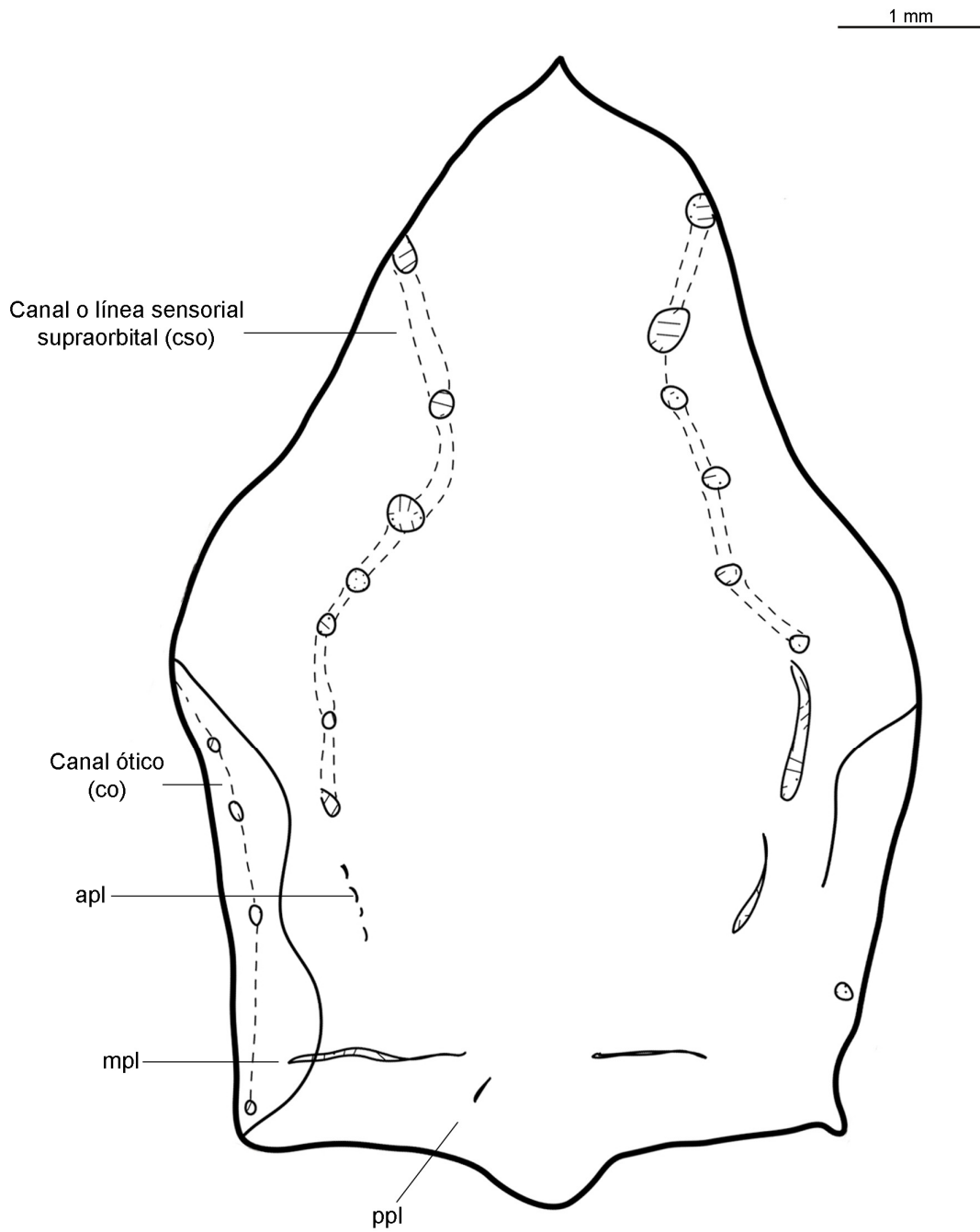


**Figura 3.6.** Cráneo y cintura escapular del ejemplar MIC-V659a. **A.** Fotografía (x1). **B.** Dibujo en cámara clara (x3,2). Abreviaturas: **ang**: angular; **?anto**: posible antorbital; **cl**: cleitro; **cs**: canal sensorial supraorbital; **d**: dentario; **ex**: extraescapular; **?epi**: posible epiótico; **?exo**: posible exoccipital; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **mpl**: línea media de fosetas; **mpt**: metapterigoides; **mx**: maxilar; **na**: nasal; **op**: opercular; **or**: órbita; **pa-ppa-dmpt**: placa parieto-postparieto-dermopterótica; **p.cm**: poros canal mandibular; **pmx**: premaxilar; **pop**: preopercular; **ppl**: línea de fosetas posterior; **psc**: escamas postcleitrales; **pt**: posttemporal; **q**: cuadrado; **rc**: radio complejo; **?rodet**: posible rostrodermoetmoides; **s**: escamas; **sang**: surangular; **scl**: supracleitro; **sob**: suborbital; **sup**: supraorbital; **sy**: simpléctico.



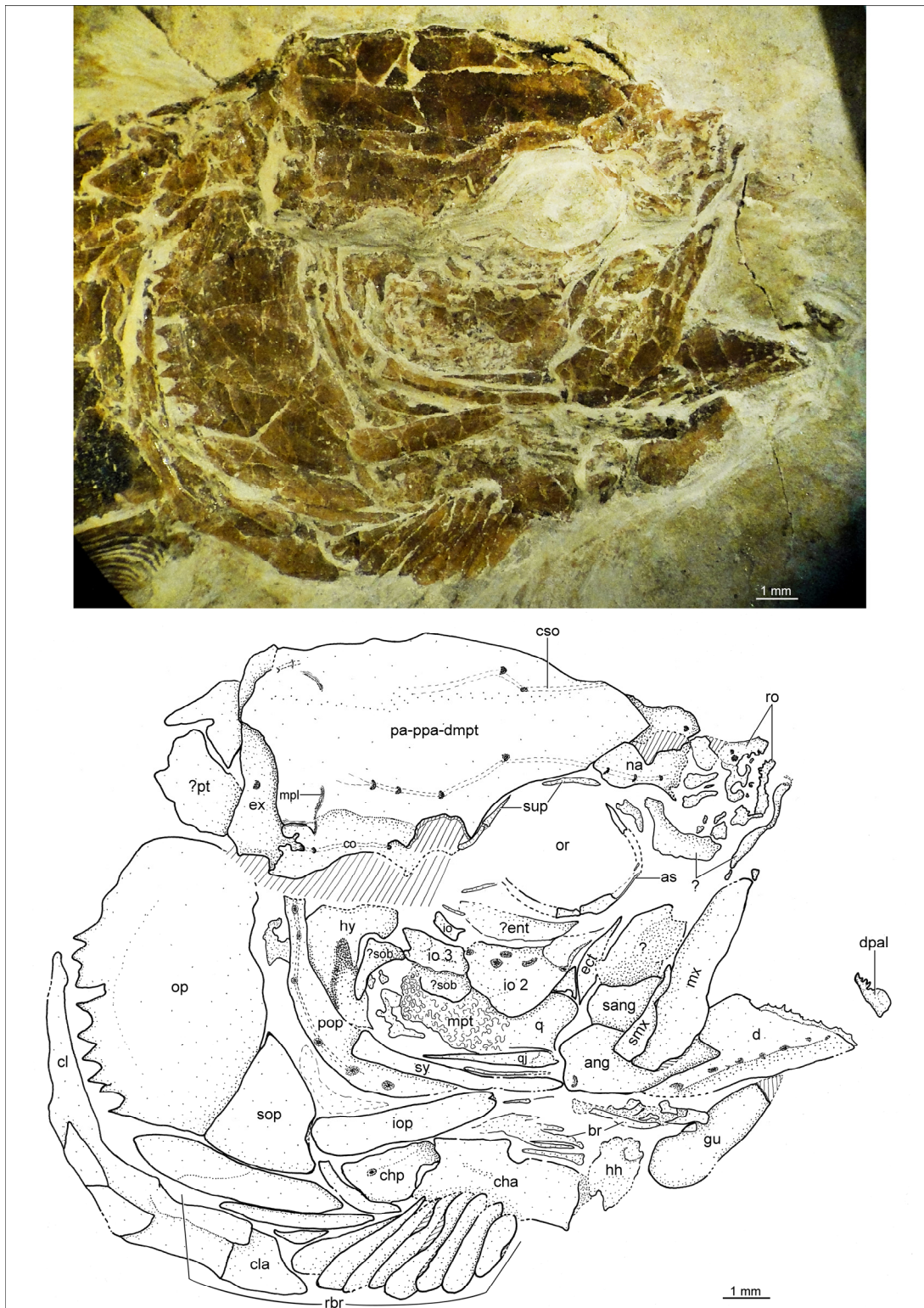


**Figura 3.7.** Reconstrucción del techo craneano, indicativa de las diferentes zonas a las que se hace referencia en el texto. Escala: 1 mm.

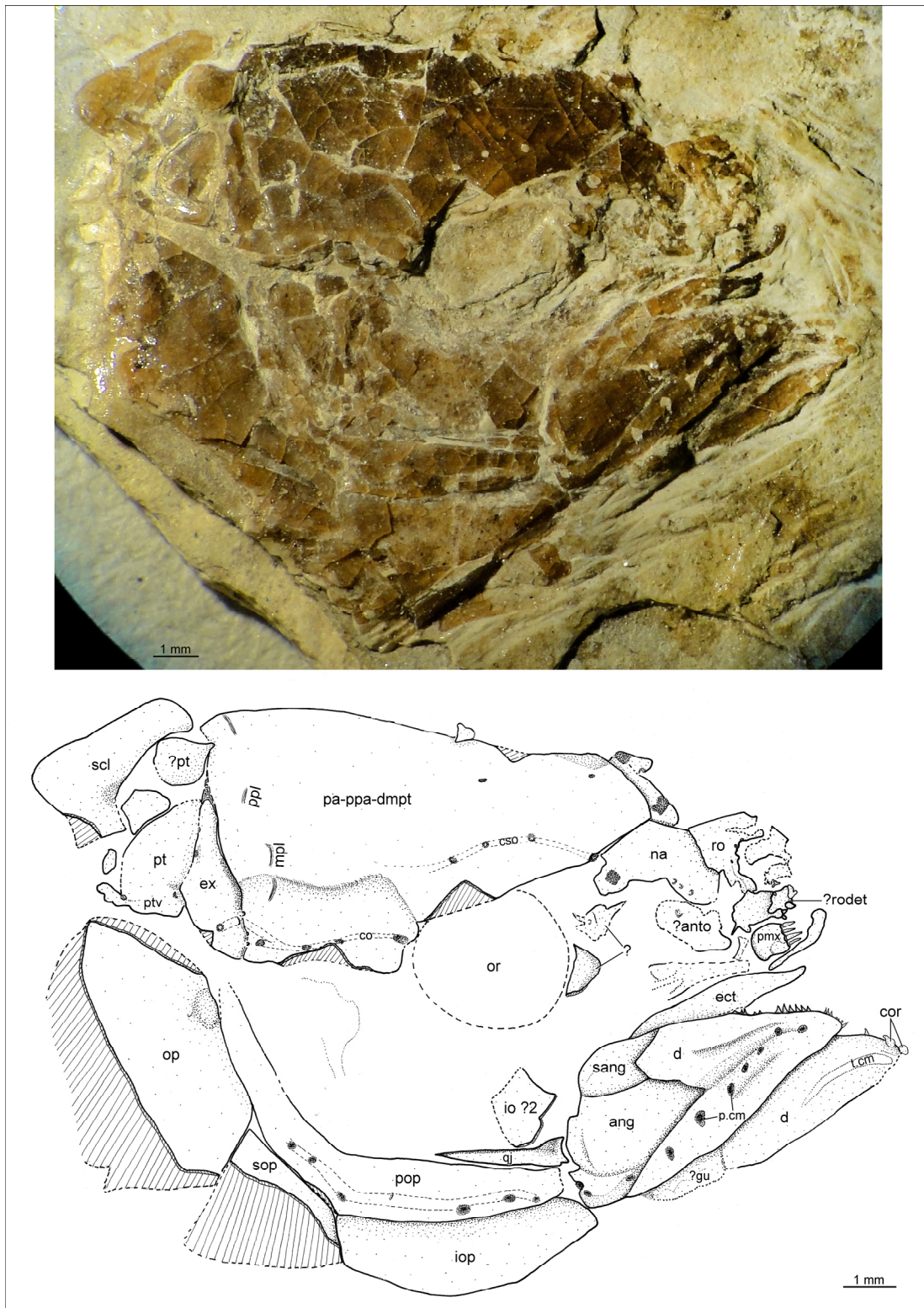


**Figura 3.8.** Reconstrucción de placa parieto-postparieto-dermopterótica. Nótese la asimetría bilateral dada por las suturas y los canales sensoriales. Abreviaturas: **apl**: línea de fosetas anterior; **mpl**: línea de fosetas media; **ppl**: línea de fosetas posterior; **c.so**: canal sensorial supraorbital y **c.o**: canla ótico. Escala: 1 mm.



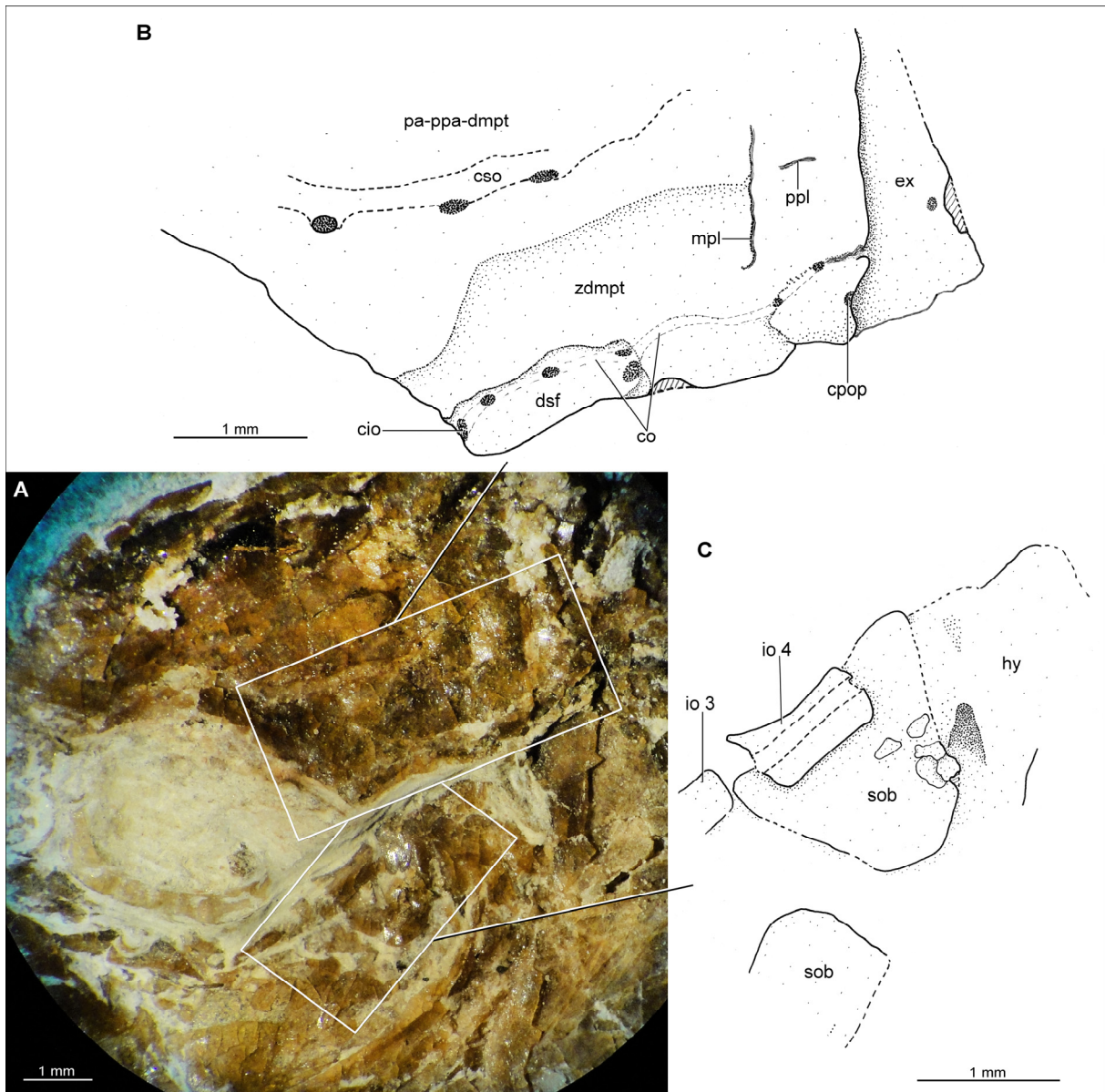


**Figura 3.9.** Fotografía (x1) y esquema (x2,5) del cráneo del holotipo, MIC-V704. Abreviaturas: **ang**: angular; **as**: anillo esclerótico; **br**: branquiales; **cha**: ceratohial anterior; **chp**: ceratohial posterior; **cl**: cleitro; **co**: canal sensorial ótico; **cla**: clavícula; **cso**: canal sensorial supraorbitario; **d**: dentario; **dpal**: dermopalatino; **ect**: ectopterigoides; **ent**: entopterigoides; **ex**: extraescapular; **gu**: placa gular; **hh**: hipohial; **hy**: hiomandibular; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **mpl**: línea media de foseetas; **mpt**: metapterigoides; **mx**: maxilar; **na**: nasal; **op**: opercular; **or**: órbita; **pa-ppa-dmpt**: placa parieto-postparieto-dermopterótica; **pop**: preopercular; **pt**: posttemporal; **q**: cuadrado; **qj**: cuadrado yugal; **rbr**: radios branquiostegos; **ro**: rostral; **sang**: surangular; **scl**: supracleitro; **smx**: supramaxilar; **sob**: suborbital; **sop**: subopercular; **sy**: simpléctico desplazado.

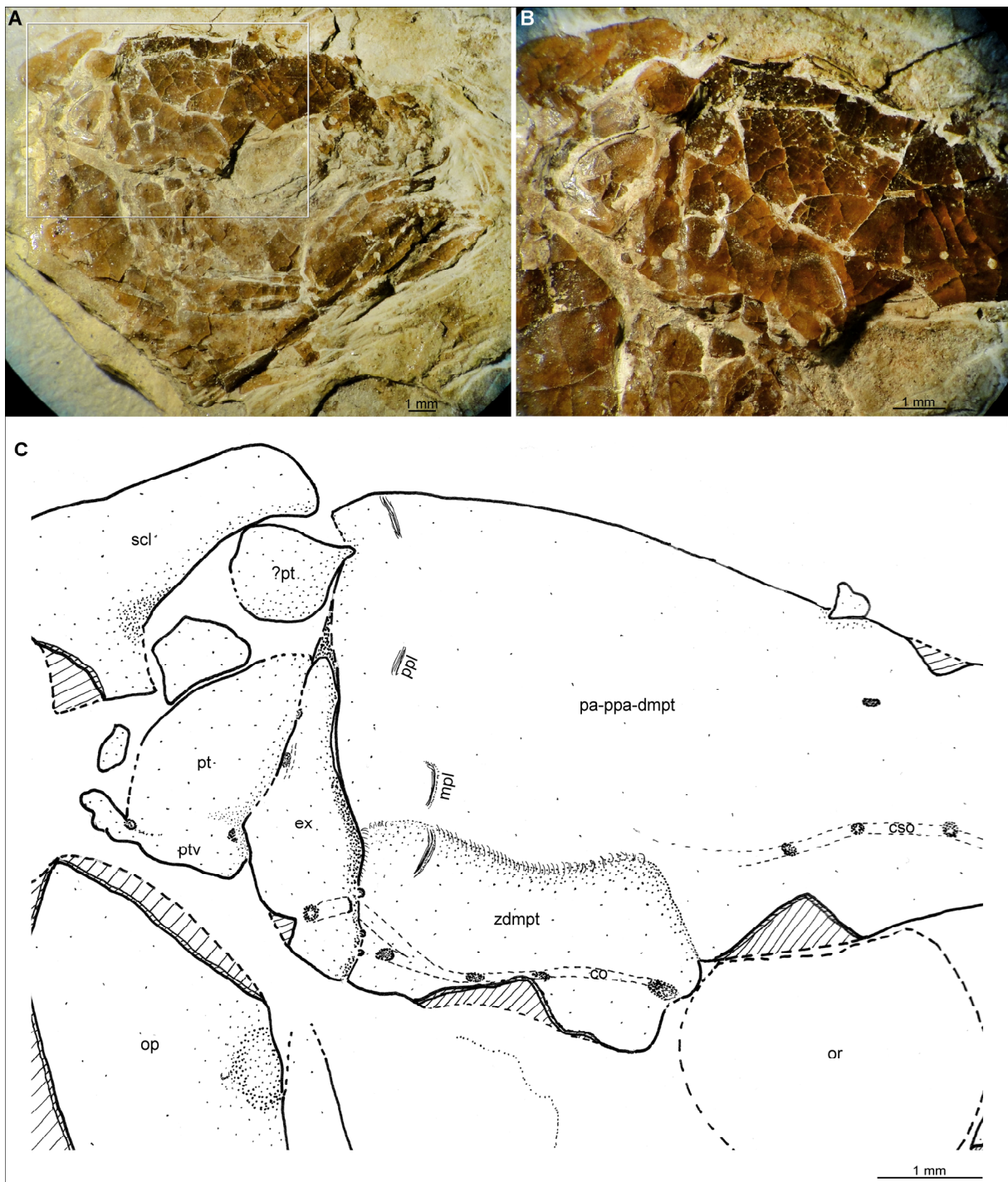


**Figura 3.10.** Fotografía (x1) y esquema en cámara clara (x3,2) del paratipo, MIC-V567. Abreviaturas: **ang**: angular; **?anto**: posible antorbital; **co**: canal sensorial ótico; **cor**: coronoides; **cto**: canal sensorial supraorbitario; **d**: dentario; **ect**: ectopterigoides; **ex**: extraescapular; **?gu**: posiblemente la placa gular; **io**: infraorbital quebrado; **iop**: interopercular; **mpl**: línea media de foseetas; **mpt**: metapterigoides; **na**: nasal; **op**: opercular; **or**: órbita; **pa-ppa-dmpt**: placa parieto-postparieto-dermopterótica; **p.cm**: poros canal mandibular; **pmxap**: proceso anterior del premaxilar; **pop**: preopercular; **ppl**: línea de foseetas posterior; **pt**: posttemporal; **ptv**: proceso ventral del posttemporal; **qj**: cuadrado jugal; **ro**: rostral; **?rodet**: posible rostrodermoetmoides; **sang**: surangular; **scl**: supracleitro; **sop**: subopercular; **t.cm**: trayectoria canal mandibular (vista medial).

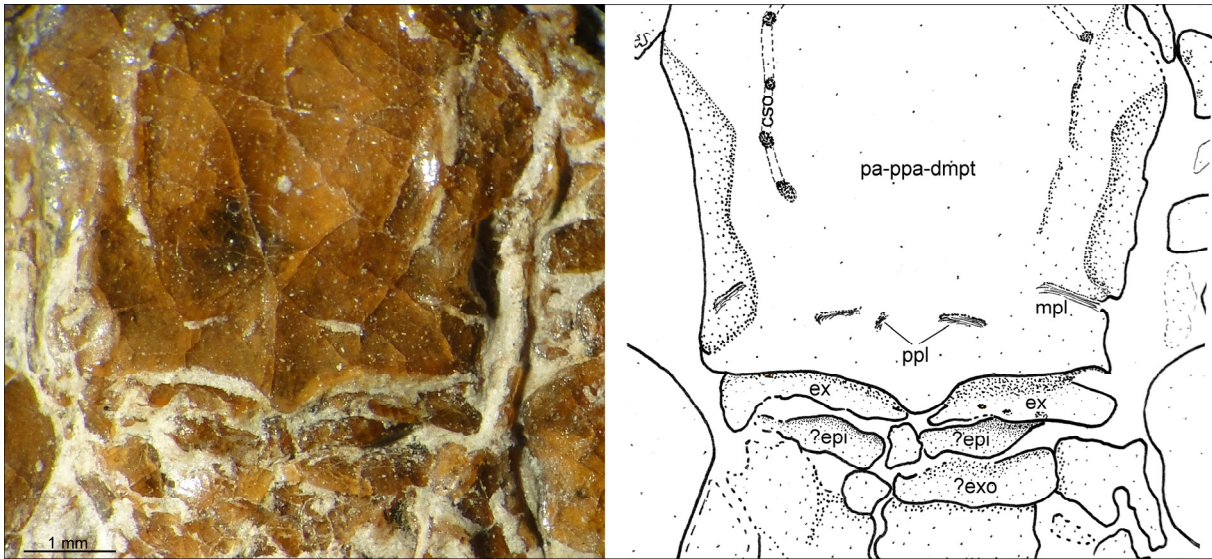




**Figura 3.11.** A. Fotografía (x2) de una porción del cráneo del ejemplar MIC-V702. B. Esquema de detalle (x3,2) del dermoesfenótico y de la región dermopterótica indicada en A. C. Esquema de detalles (x3,2) de la región suborbital indicada en A. Nótese que el infraorbital 3, no articula con el infraorbital 4, y que los suborbitales tampoco muestran conexión entre sí. Abreviaturas: **cio**: canal infraorbitario; **co**: canal sensorial ótico; **cpop**: canal preopercular; **cso**: canal sensorial supraorbitario; **dsf**: dermoesfenótico; **ex**: extraescapular; **hy**: hiomandibular; **io**: infraorbital; **mpl**: línea media de fosetas; **pa-ppa-dmpt**: placa parieto-postparieto-dermopterótica; **ppl**: línea de fosetas posterior; **sob**: suborbital; **zdmpt**: zona dermopterótica.

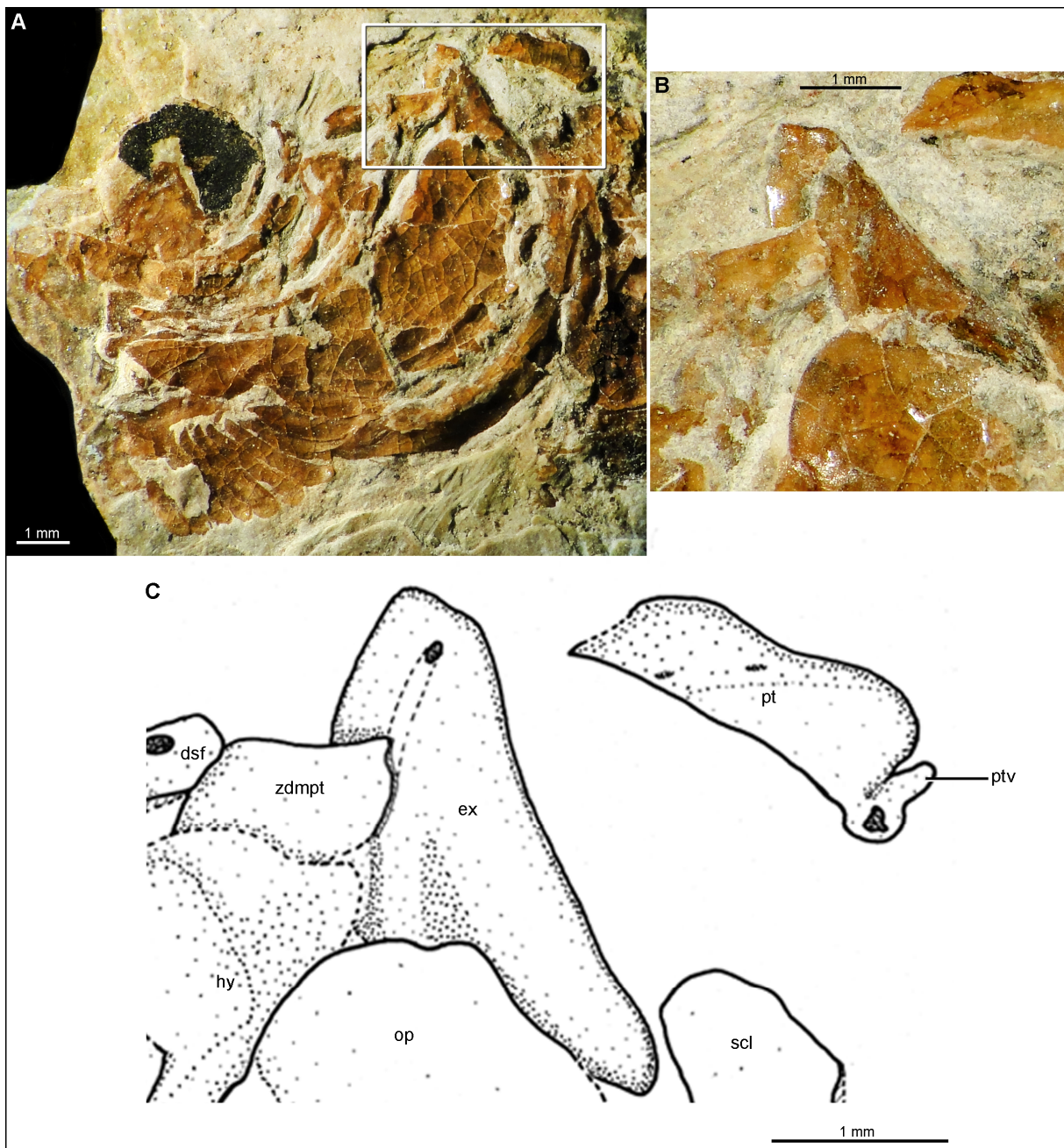


**Figura 3.12.** Detalle de la zona dermopterótica y región posterior del techo craneano del ejemplar MIC-V567. **A.** Fotografía general (x1). **B.** Fotografía de detalle (x2), de la región señalada con recuadro en A. **C.** Esquema de detalle en cámara clara (x3,2) de la misma sección en B. Abreviaturas: **cso**: canal sensorial supraorbitario; **ex**: extraescapular; **mpl**: línea media de fasetas; **op**: opercular; **or**: órbita; **pa-ppa-dmpt**: placa parieto-postparieto-dermopterótica; **ppl**: línea de fasetas posterior; **pt**: posttemporal; **pvt**: proceso ventral del posttemporal; **scl**: supracleito; **zdmpt**: zona dermopterótica.

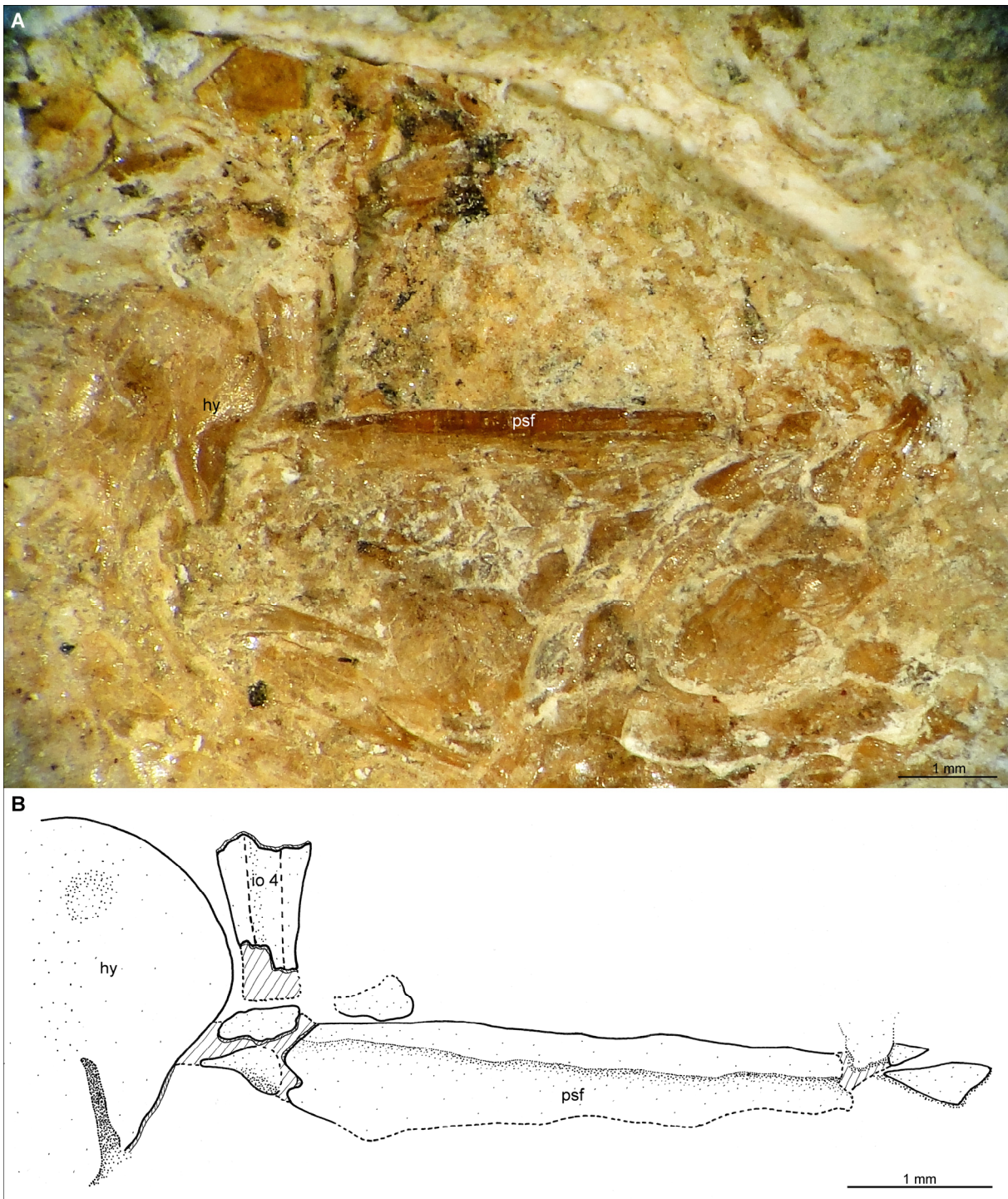


**Figura 3.13.** Región posterior del cráneo del espécimen MIC-V659a. Fotografía (x2) y esquema en cámara clara (x3,2). Abreviaturas: **ex**: extraescapular; **?epi**: posible epiótico; **?exo**: posible exoccipital; **mpl**: línea media de fosetas; **pa-ppa-dmpt**: placa parieto-postparieto-dermopterótica; **ppl**: línea de fosetas posterior.



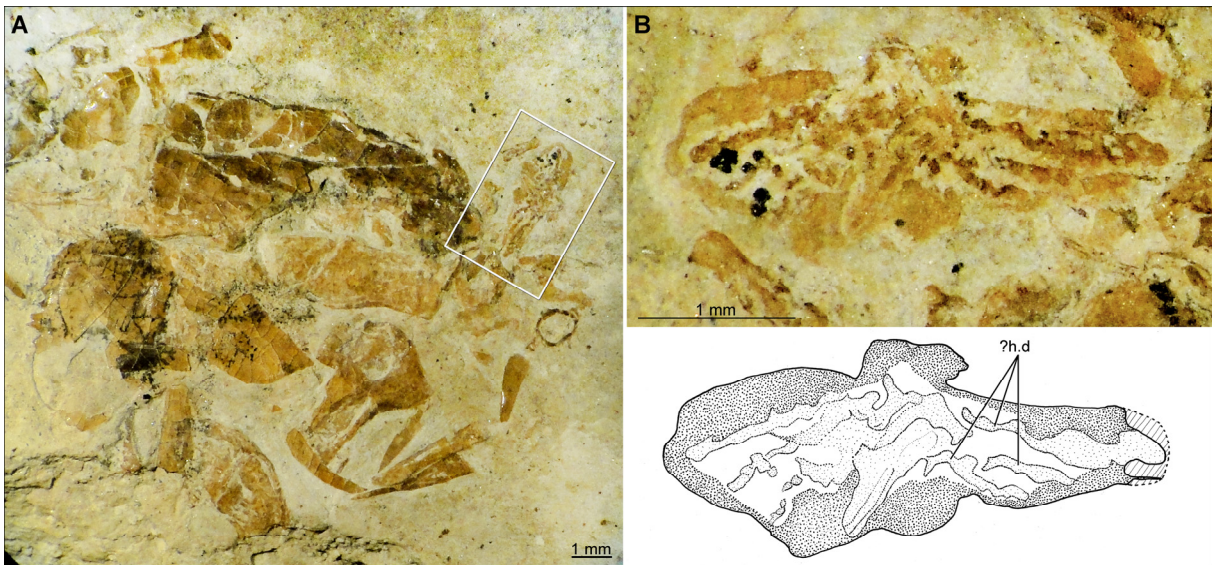


**Figura 3.14.** Cráneo del ejemplar V660. **A.** Fotografía general (x1,25). **B.** Fotografía (x3,2) de detalle del extraescapular. **C.** Esquema en cámara clara (x3,2) del detalle señalado en A con recuadro. Abreviaturas: **dsf**: dermoesfenótico; **ex**: extraescapular; **hy**: hiomandibular; **op**: opercular; **pt**: posttemporal; **pvt**: proceso ventral del posttemporal; **scl**: supracleitro; **zdmpt**: zona dermopterótica.



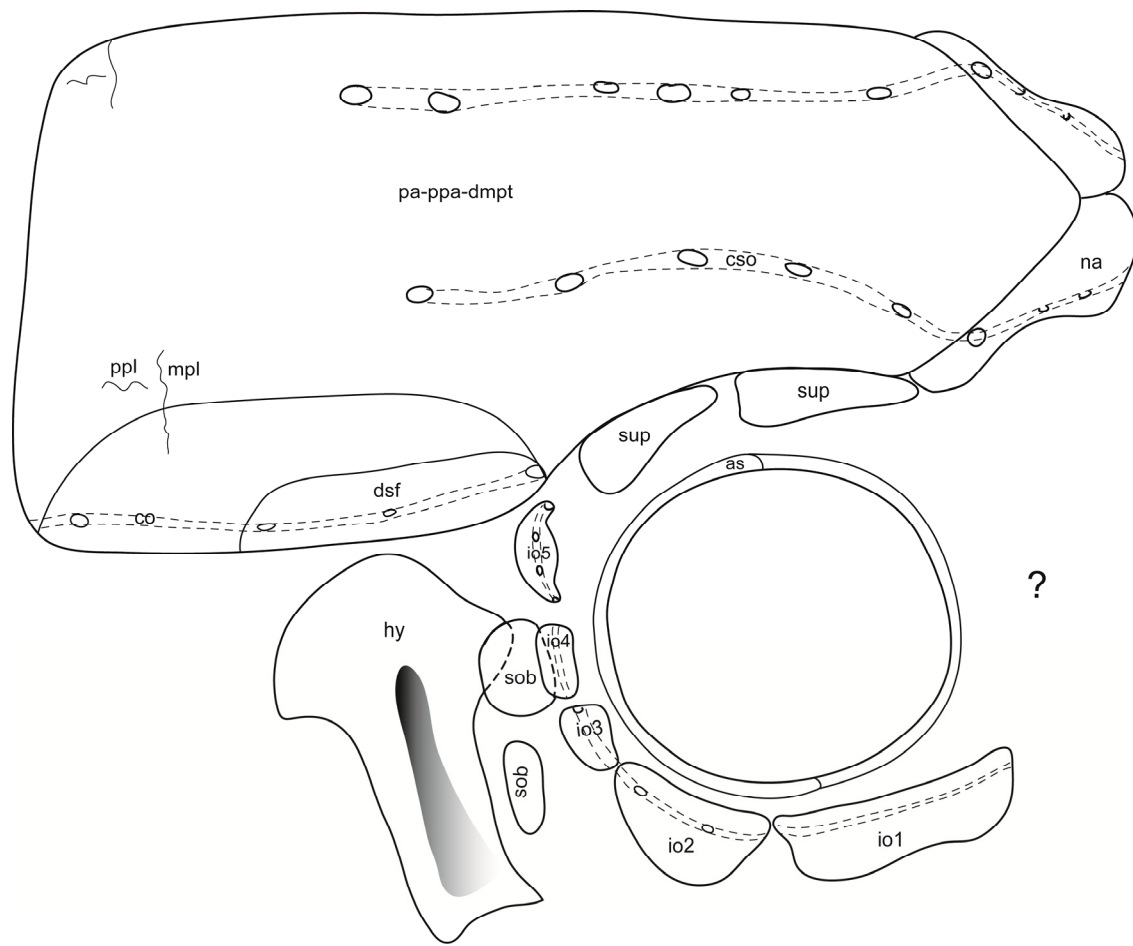
**Figura 3.15.** A. Fotografía (x2) de una porción del cráneo de MIC-V52. B. Esquema de detalle (x3,2) del parasfenoides del mismo ejemplar en A. Abreviaturas: **hy**: hiomandibular; **io**: infraorbital; **psf**: parasfenoides.



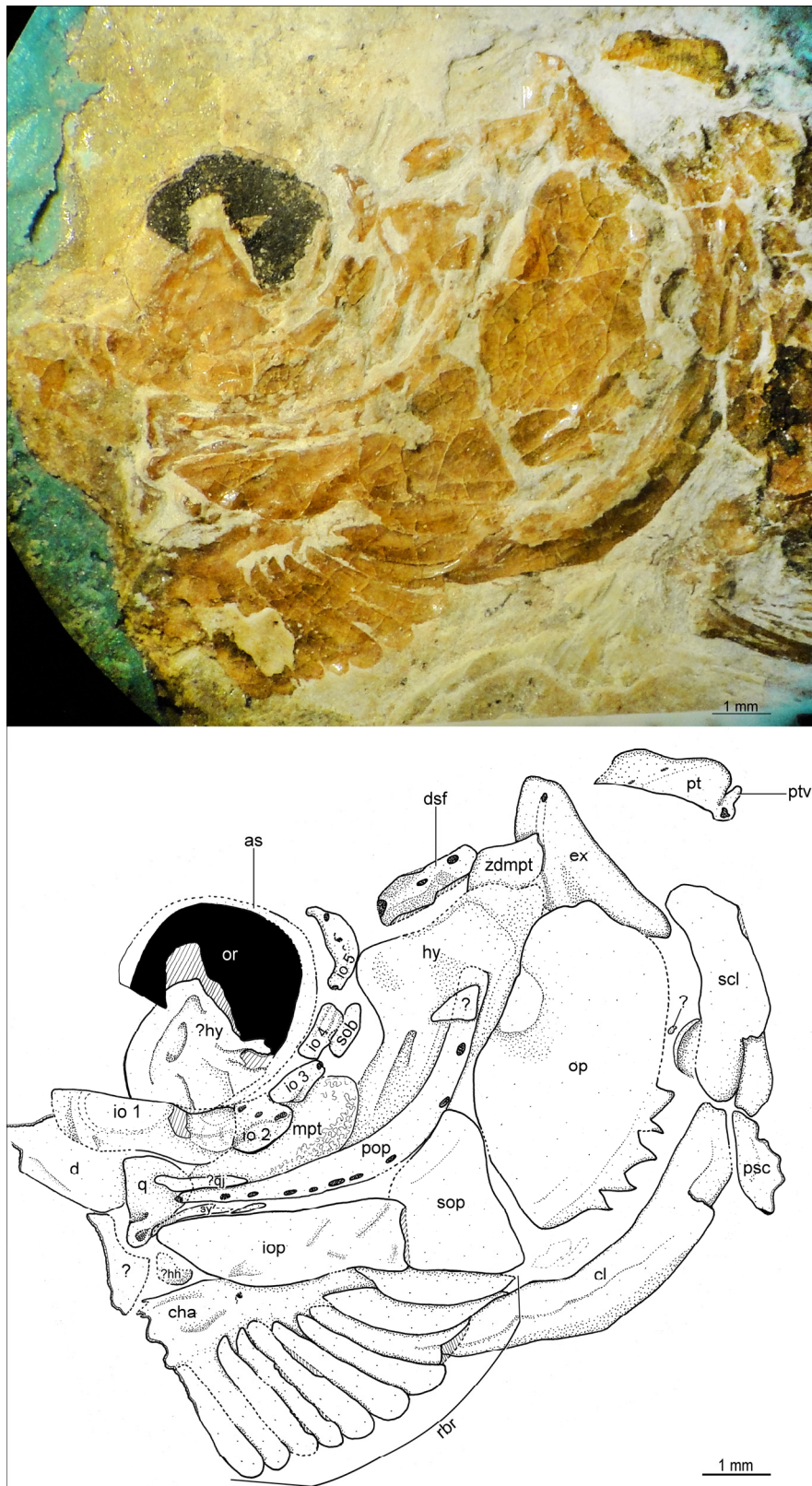


**Figura 3.16.** Ejemplar V695a. **A.** Fotografía (x1). **B.** Fotografía de detalle (x2,5), del elemento interpretado como vómer, e indicado en A, en un recuadro. Nótese las posibles hileras de dientes que se disponen ventralmente en la estructura. Abreviatura: ?h.d: posibles hileras dentarias.

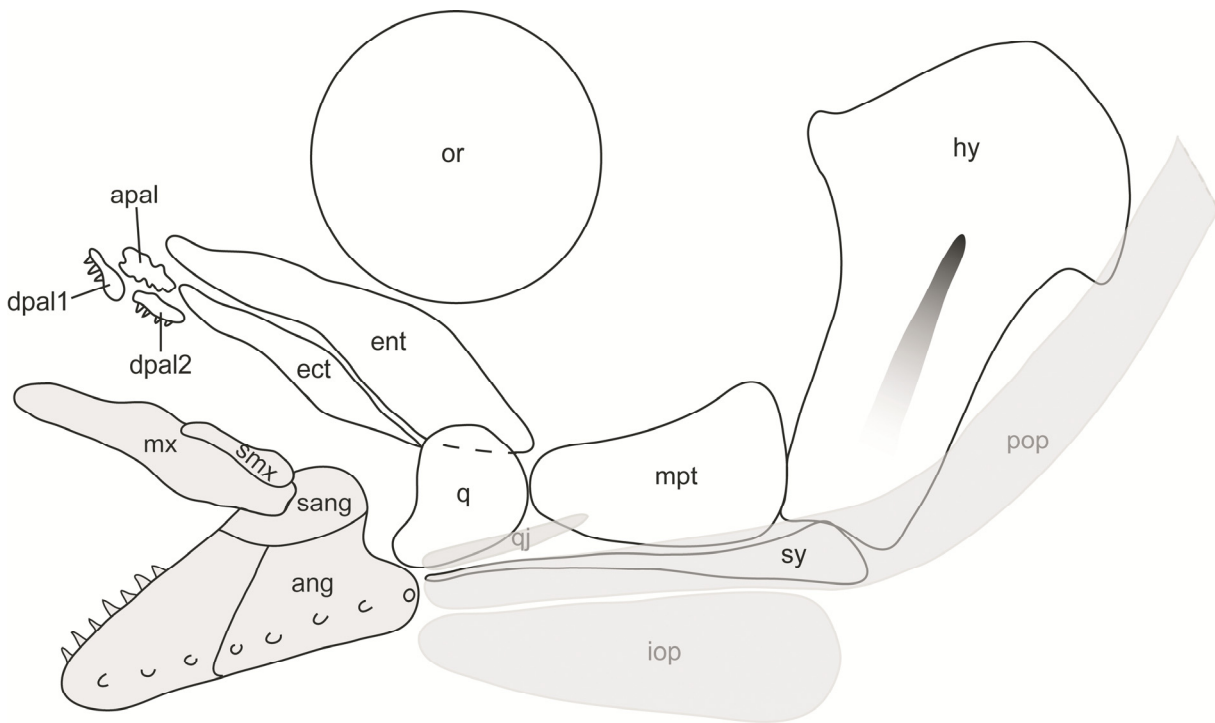




**Figura 3.17.** Reconstrucción aproximada del techo craneano, de los huesos circunorbitales, y del hiomandibular. Nótese el anillo circunorbital de tipo laxo, donde ni los supraorbitales, ni los orbitales posteriores tienen conexión entre sí. Asimismo, los suborbitales se encuentran desconectados uno del otro. Abreviaturas: **as**: anillo esclerótico; **co**: canal sensorial ótico; **cso**: canal sensorial supraorbitario; **dsf**: dermoesfenótico; **hy**: hiomandibular; **io**: infraorbitales; **mpl**: línea media de fosetas; **na**: nasal; **pa-ppa-dmpt**: placa parieto-postparieto-dermopterótica; **ppl**: línea de fosetas posterior; **sob**: suborbital (es); **sup**: supraorbital(es); **?**: indica la zona, aún no del todo resuelta, de los huesos que se ubican en dirección rostral a la órbita.

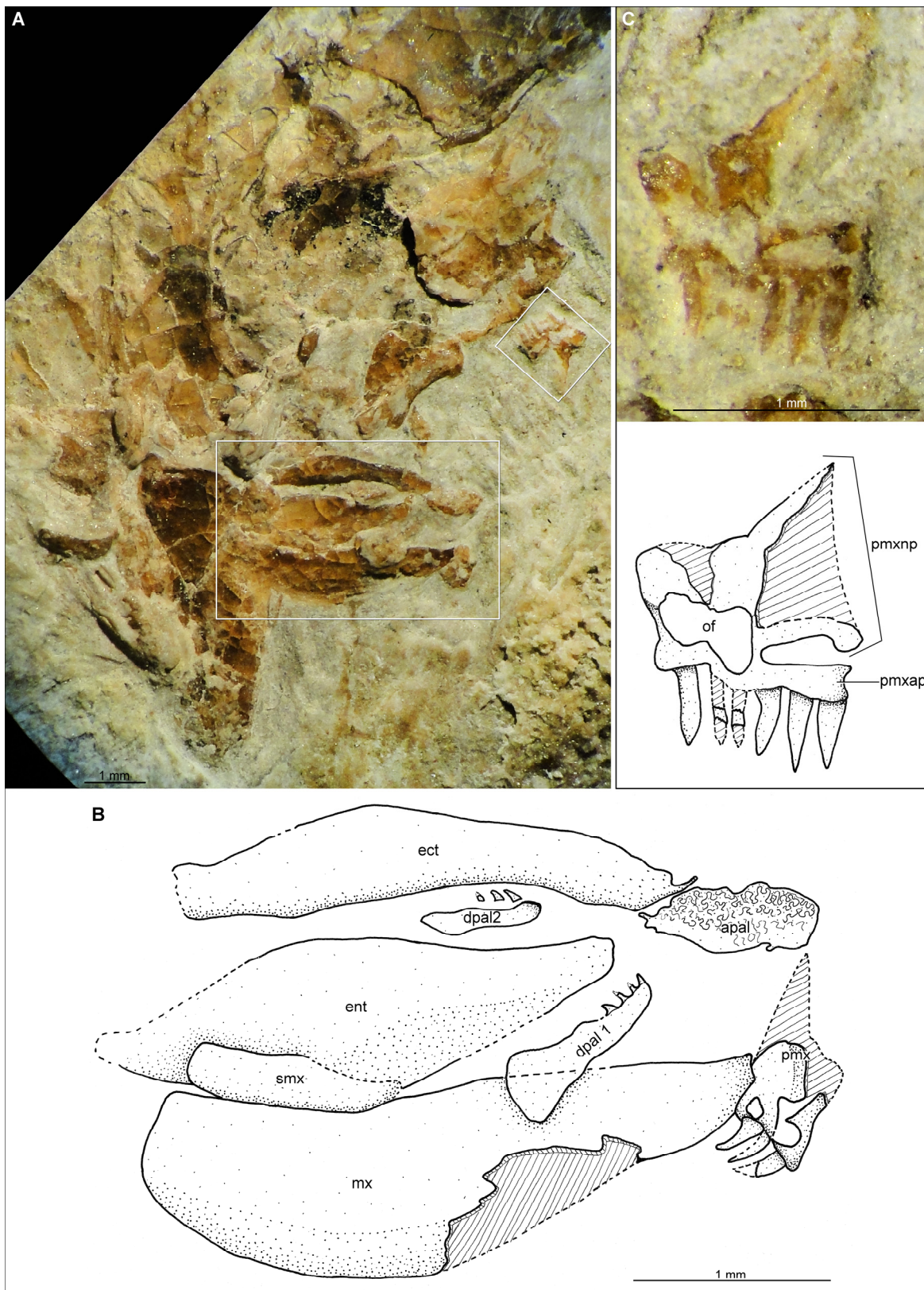


**Figura 3.18.** Fotografía (x1,25) y esquema de detalle del cráneo del paratipo, MIC-V660. Abreviaturas: **as**: anillo esclerótico; **cha**: ceratohial anterior; **cl**: cleitro; **d**: dentario; **dsf**: dermoesfenótico; **ex**: extraescapular; **?hh**: supuesto hipohial; **hy**: hiomandibular; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **mpt**: metapterigoides; **op**: opercular; **or**: órbita; **pop**: preopercular; **psc**: escamas postcleitrales; **pt**: posttemporal; **ptv**: proceso ventral del posttemporal; **q**: cuadrado; **?qj**: posible cuadrado yugal; **rbr**: radios branquiostegos; **scl**: supracleitro; **sob**: suborbital; **sop**: subopercular; **sy**: simpléctico; **zdmt**: zona dermopterótica.



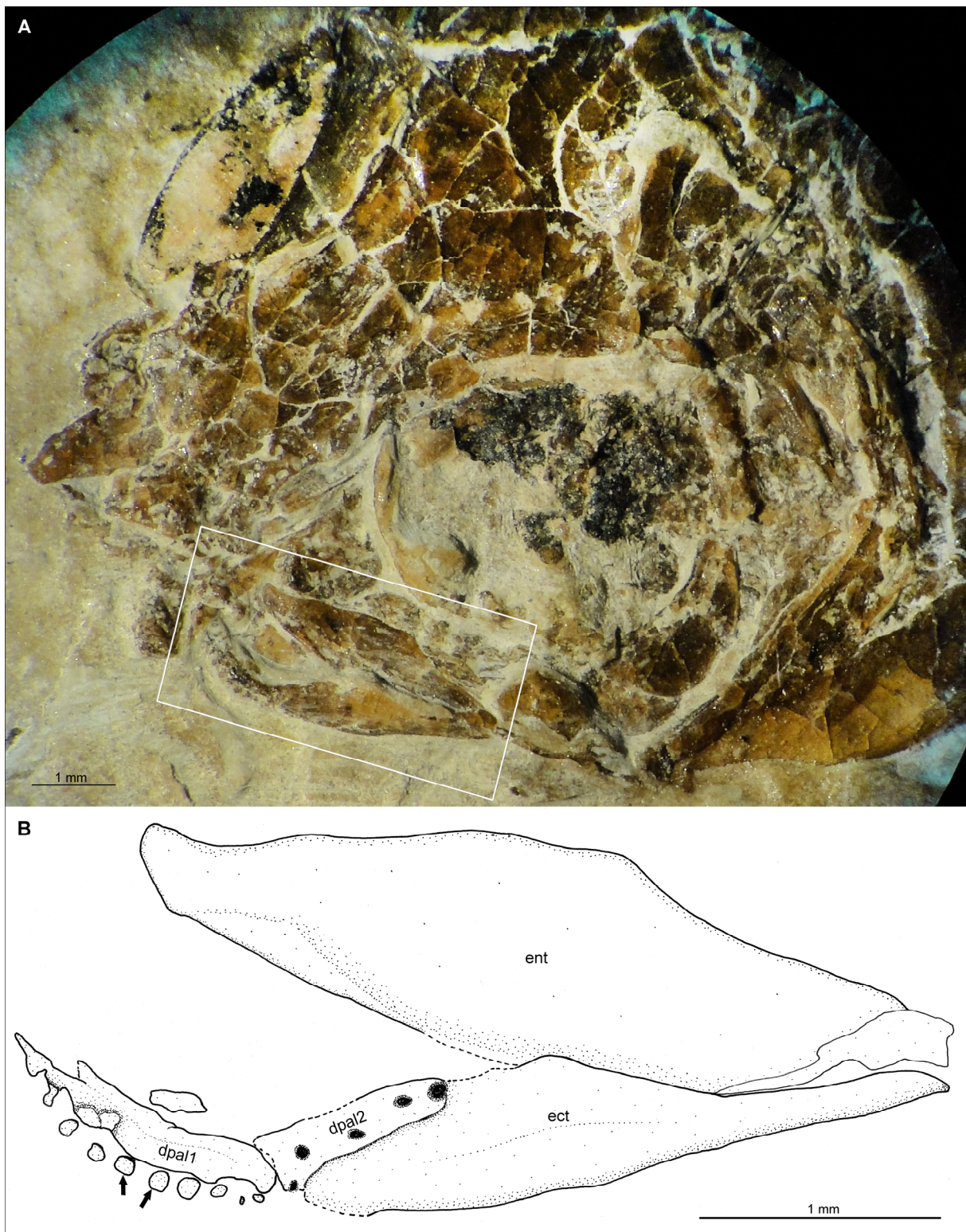
**Figura 3.19.** Reconstrucción aproximada del arco mandibular superior y los huesos dérmicos asociados; de la articulación de la mandíbula inferior; y del suspensorio. Los huesos que se disponen en un plano más externo, se indican en color gris. Abreviaturas: **ang**: angular; **apal**: autopalatino; **d**: dentario; **dpal1**: primer dermopalatino; **dpal2**: segundo dermopalatino; **ect**: ectopterigoides; **ent**: entopterigoides; **hy**: hiomandibular; **iop**: interopercular; **mpt**: metapterigoides; **mx**: maxilar; **or**: órbita; **pop**: preopercular; **q**: cuadrado; **qj**: cuadrado yugal; **sang**: surangular; **smx**: supra-maxilar; **sy**: simplicético.



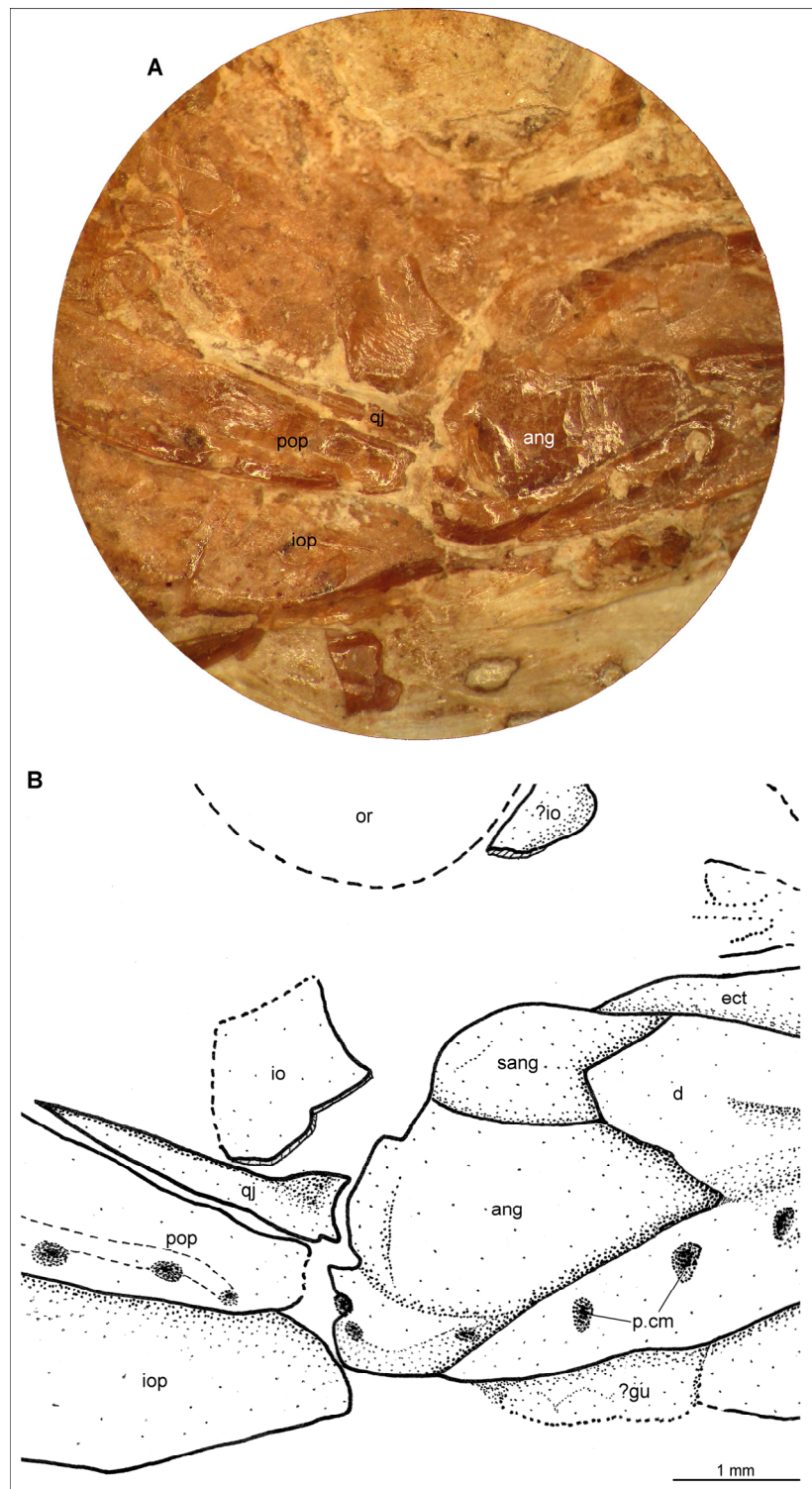


**Figura 3.20.** Ejemplar MIC-V697. **A.** Fotografía general (x1,6). **B.** Dibujo de detalle (x4) de la porción anterior del arco mandibular superior y los huesos dérmicos asociados. **C.** Fotografía (x6) y esquema (x6) del premaxilar señalado en A. Abreviaturas: **apal**: autopalatino; **dpal1**: primer dermopalatino; **dpal2**: segundo dermopalatino; **ect**: ectopterigoides; **ent**: entopterigoides; **mx**: maxilar; **of**: forámen olfatorio; **pmx**: premaxilar; **pmxap**: proceso anterior del premaxilar; **pmxnp**: proceso nasal del premaxilar; **smx**: supramaxilar.



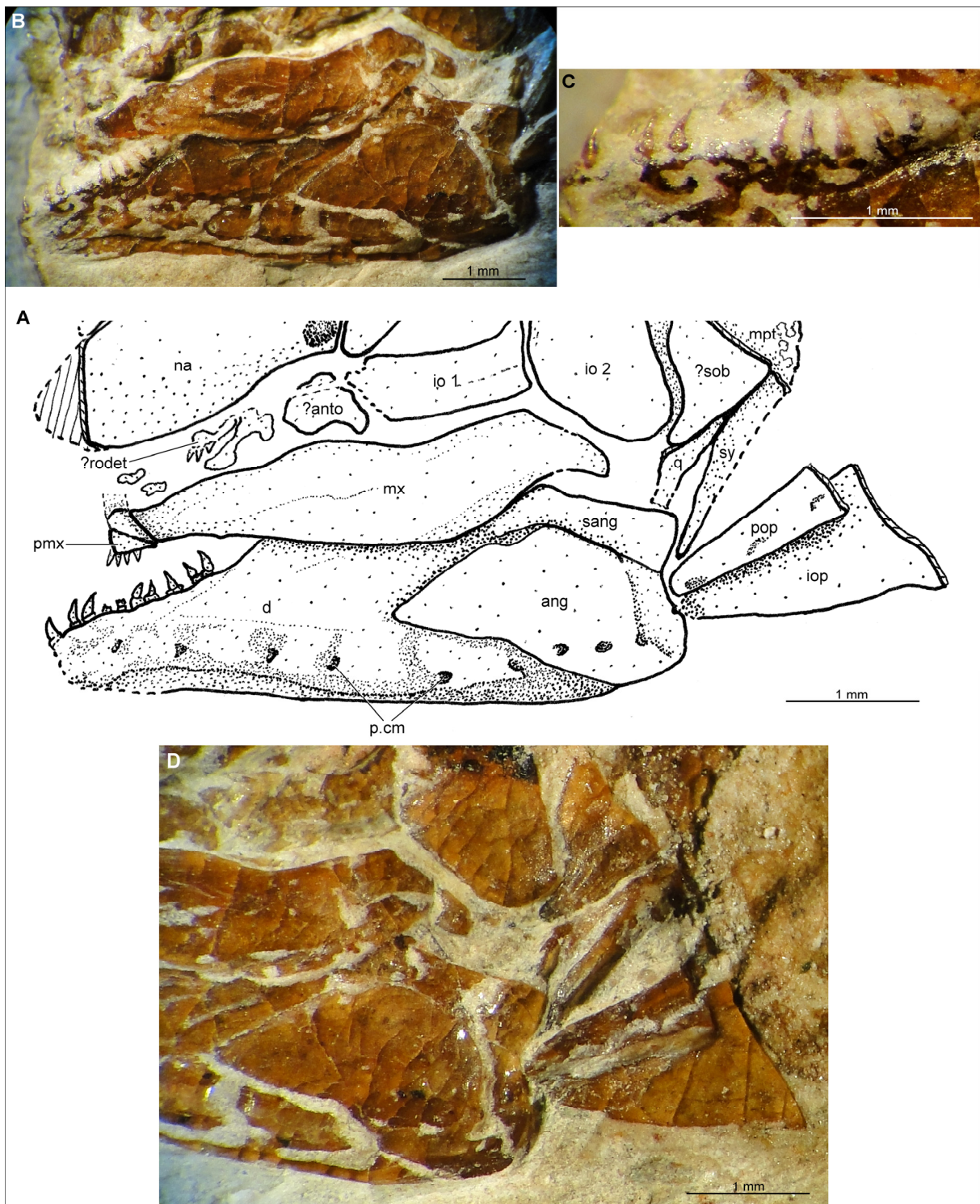


**Figura 3.21.** Algunos de los huesos dérmicos asociados al arco mandibular superior del espécimen MIC-V701. **A.** Fotografía (x1,6) de la región anterior del cráneo. **B.** Esquema en cámara clara (x6), del detalle marcado con recuadro en A. Nótese que el dermopalatino número 2, ha perdido los dientes, sin embargo muestra los “alvéolos”. En cambio, el dermopalatino número 1, muestra sus dientes, aunque quebrados y desplazados del hueso (indicados con flechas negras). Por su parte, tanto el entopterygoides, como el ectopterygoides, carecen de dientes. Abreviaturas: **dpal**: dermopalatino; **ect**: ectopterygoides; **ent**: entopterygoides.

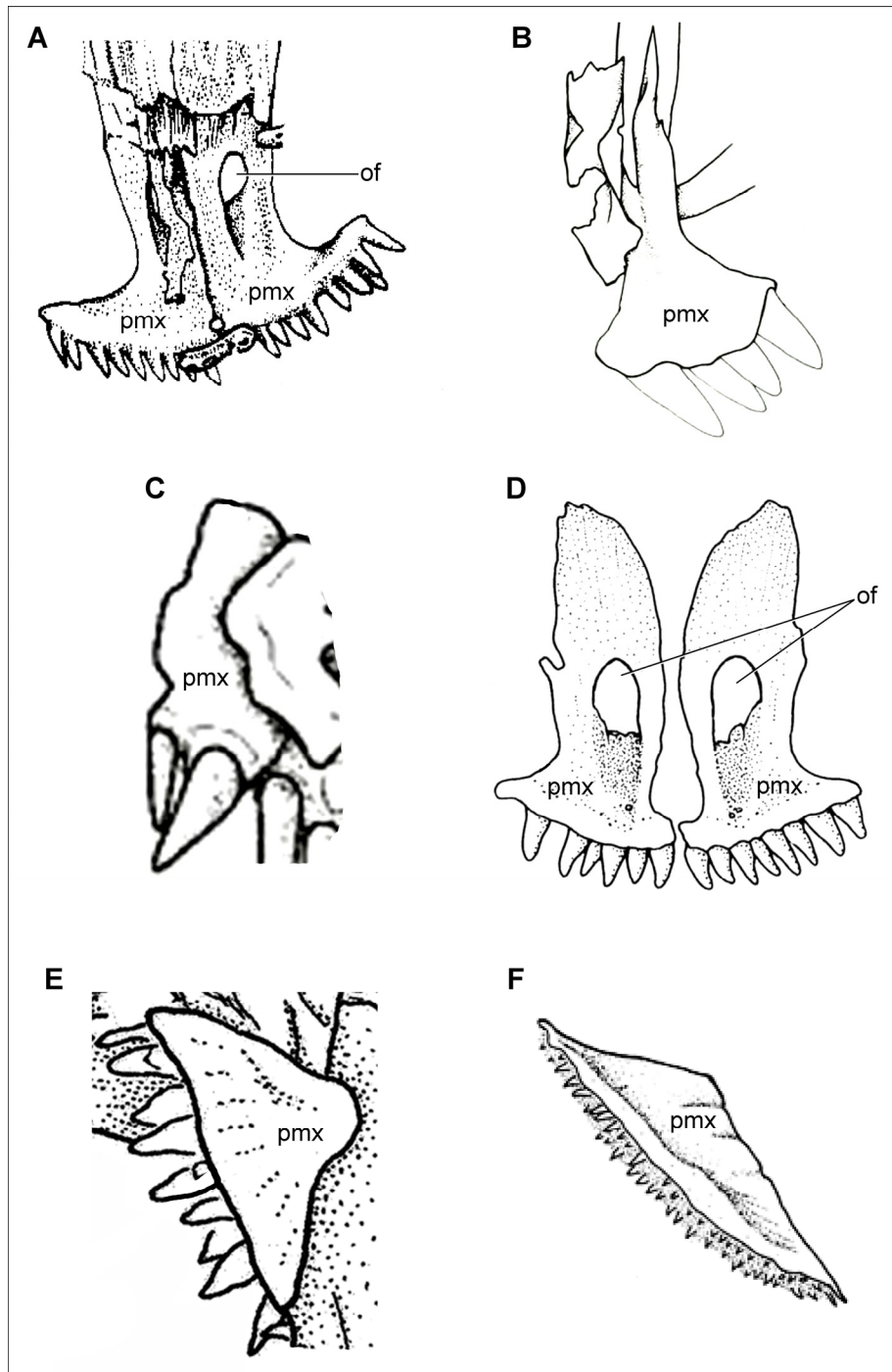


**Figura 3.22.** Articulación mandibular del espécimen MIC-V567. **A.** Fotografía bajo lupa binocular (Leica M295-KU). **B.** Esquema de detalle en cámara clara (x3,2). Nótese como lateralmente tanto el interopercular, el preopercular, como el cuadrado yugal, alcanzan a la mandíbula inferior. Abreviaturas: **ang**: angular; **d**: dentario; **ect**: ectopterigoides; **?gu**: posible placa gular; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **or**: órbita; **p.cm**: poros canal mandibular; **pop**: preopercular; **sang**: surangular; **qj**: cuadrado yugal.



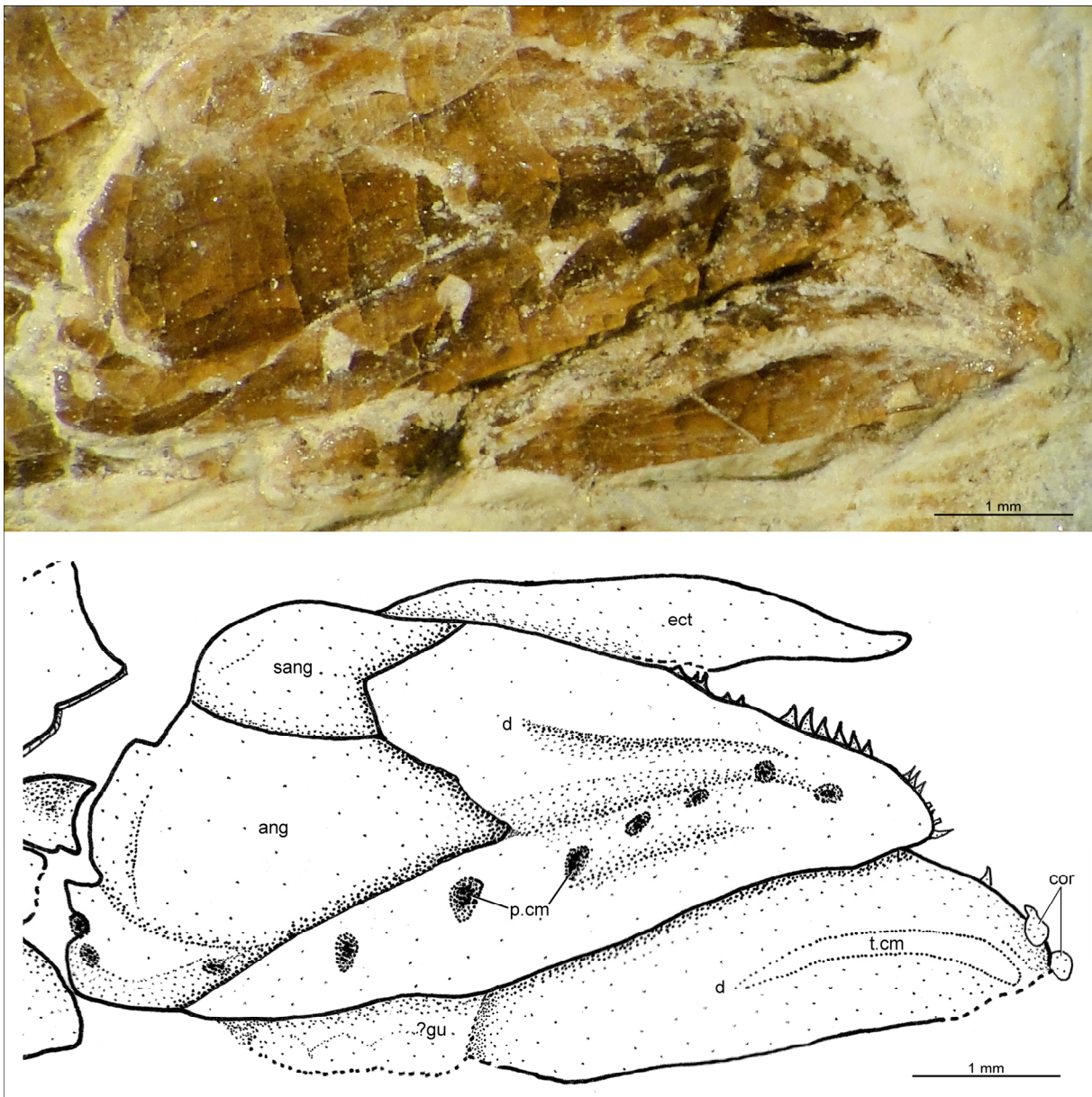


**Figura 3.23.** Región mandibular y articulación mandibular del ejemplar MIC-V659a **A.** Esquema general (x3,2). **B.** Fotografía (x3,2) de la mandíbula inferior y la mandíbula superior. **C.** Fotografía de detalle (x5) de los dientes del dentario. **D.** Fotografía (x2,5) de detalle de la articulación mandibular. El cuadrado y el simpléctico se encuentran desplazados y el cuadrado yugal se ha perdido; el interopercular y el preopercular, alcanzan la mandíbula inferior. Abreviaturas: **ang**: angular; **?anto**: posible antorbital; **d**: dentario; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **mpt**: metapterigoides; **mx**: maxilar; **na**: nasal; **p.cm**: poros del canal mandibular; **pmx**: premaxilar; **pop**: preopercular; **?sob**: posible suborbital; **q**: cuadrado; **?rodet**: posible rostrodermoestmoides; **sang**: surangular; **sy**: simpléctico.



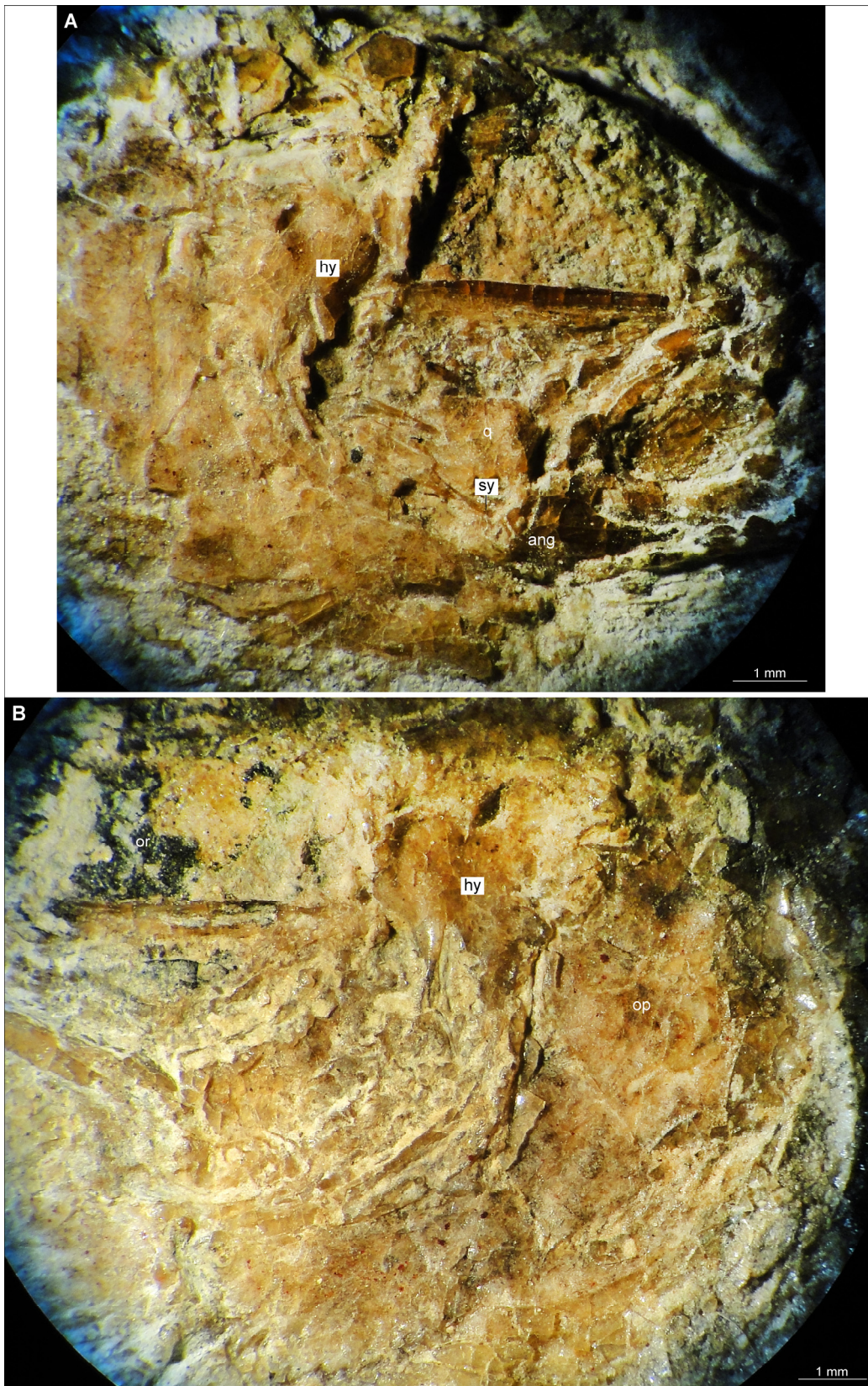
**Figura 3.24.** Diversidad de premaxilares en varios grupos de Neopterygii. **A.** *Semionotus elegans* (tomado y levemente modificado de Olsen y McCune, 1991); **B.** *Macrosemius rostratus* (tomado y levemente modificado de Bartram 1977); **C.** *Cipactlichthys scutatus* (halecomorfo) (tomado y levemente modificado de Brito y Alvarado Ortega, 2013); **D.** *Amia calva* (tomado y levemente modificado de Grande y Bemis, 1998); **E.** *Pholidorhynchodon malzannii* (tomado y levemente modificado de Arratia, 2013); **F.** *Anaethalion angustissimus* (tomado y levemente modificado de Arratia, 1987). Abreviaturas: **of**: forámen (es) olfatorios; **pmx**: premaxilar.





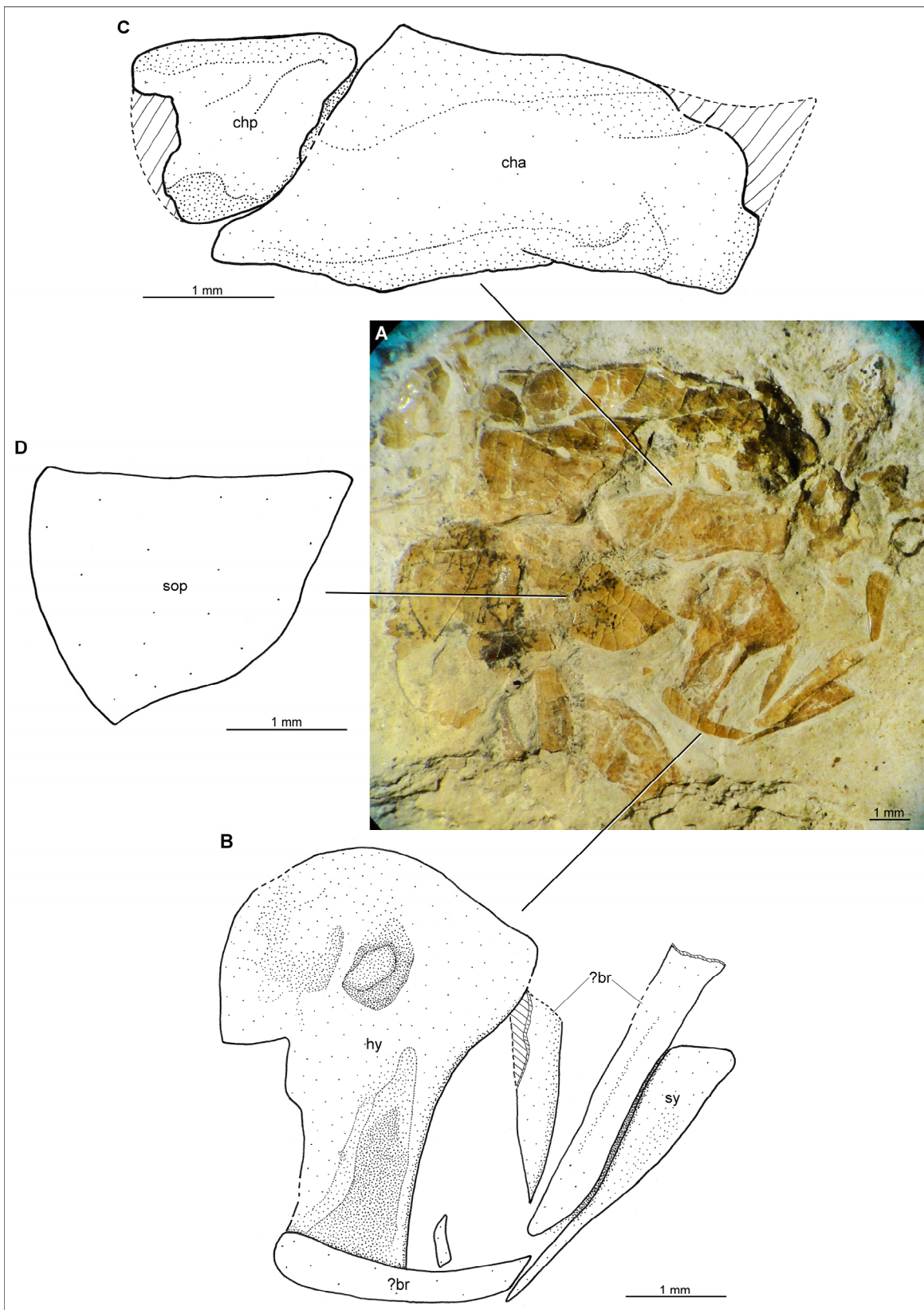
**Figura 3.25.** Fotografía (x2) y esquema de detalle (x3,2) de la mandíbula inferior (derecha e izquierda) del ejemplar MIC-V567. Abreviaturas: **ang**: angular; **cor**: coronoides; **d der**: dentario derecho; **d izq**: dentario izquierdo; **ect**: ectopterigoides; **?gu**: posible placa gular; **p.cm**: poros del canal mandibular; **sang**: surangular; **t.cm**: trayectoria del canal mandibular.



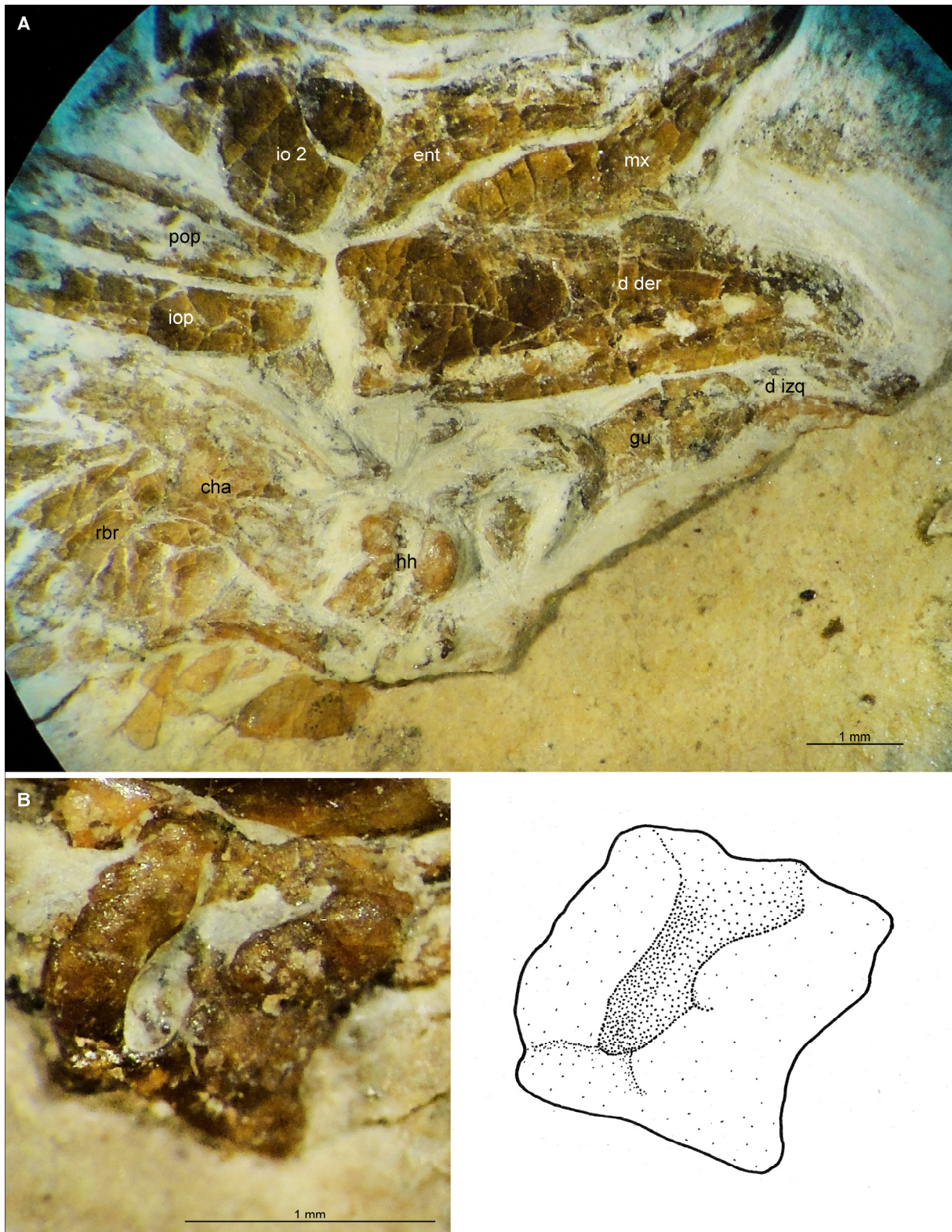


**Figura 3.26.** Hiomandibular expuesto formando parte del lateral del cráneo. **A.** Nótese que varios huesos dérmicos como el preopercular y el cuadrado yugal, han sido removidos, dejando expuesto al simpléctico. Fotografía del cráneo del ejemplar MIC-V52 (x2). **B.** Fotografía de una porción del cráneo espécimen MIC-V519a. Abreviaturas: **ang**: angular; **hy**: hiomandibular; **op**: opercular; **or**: órbita; **q**: cuadrado; **sy**: simpléctico.



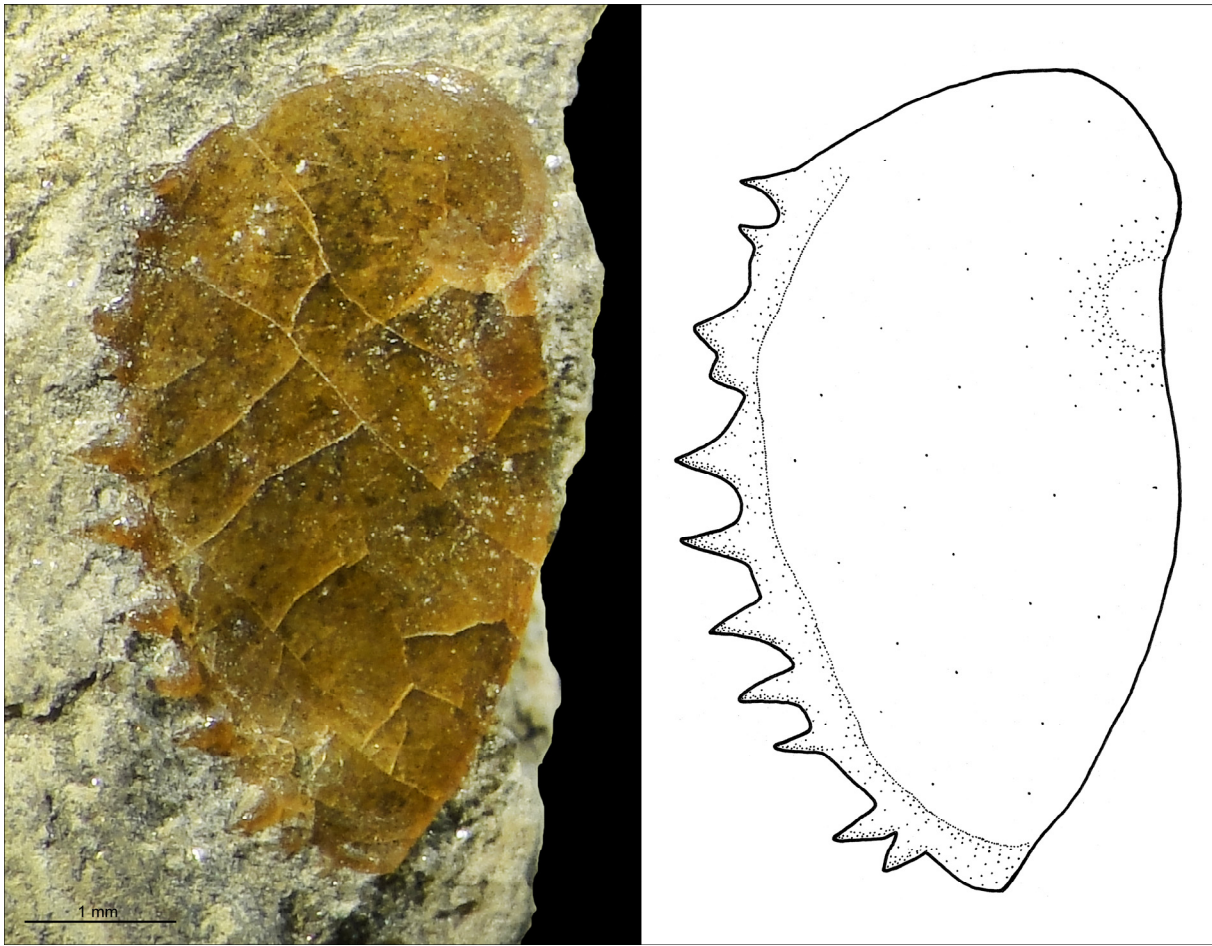


**Figura 3.27.** A. Fotografía (x 1,25) del cráneo desarticulado del ejemplar MIC-V695a. B-D. Dibujos realizados en cámara clara de algunas de estructuras craneanas de MIC-V695a. B. Detalle (x2) del hiomandibular y el simpléctico, junto a algunos restos de branquiales. C. Detalle (x2,5) del ceratohial anterior, y ceratohial posterior. D. Detalle (x2,5) del subopercular. Abreviaturas: **?br**: posibles elementos branquiales; **cha**: ceratohial anterior; **chp**: ceratohial posterior; **hy**: hiomandibular; **sop**: subopercular; **sy**: simpléctico.



**Figura 3.28.** A. Fotografía (x2) de la zona hial-gular del ejemplar MIC-V703b. B. Fotografía (x4) y dibujo de detalle (x,2) del hipohial del espécimen MIC-V666. Abreviaturas: **cha**: ceratohial anterior; **d**: dentario; **der**: derecha; **ent**: entopterigoides; **gu**: placa gular; **hh**: hipohial; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **izq**: izquierda; **mx**: maxilar; **pop**: preopercular; **rbr**: radios branquiostegos.



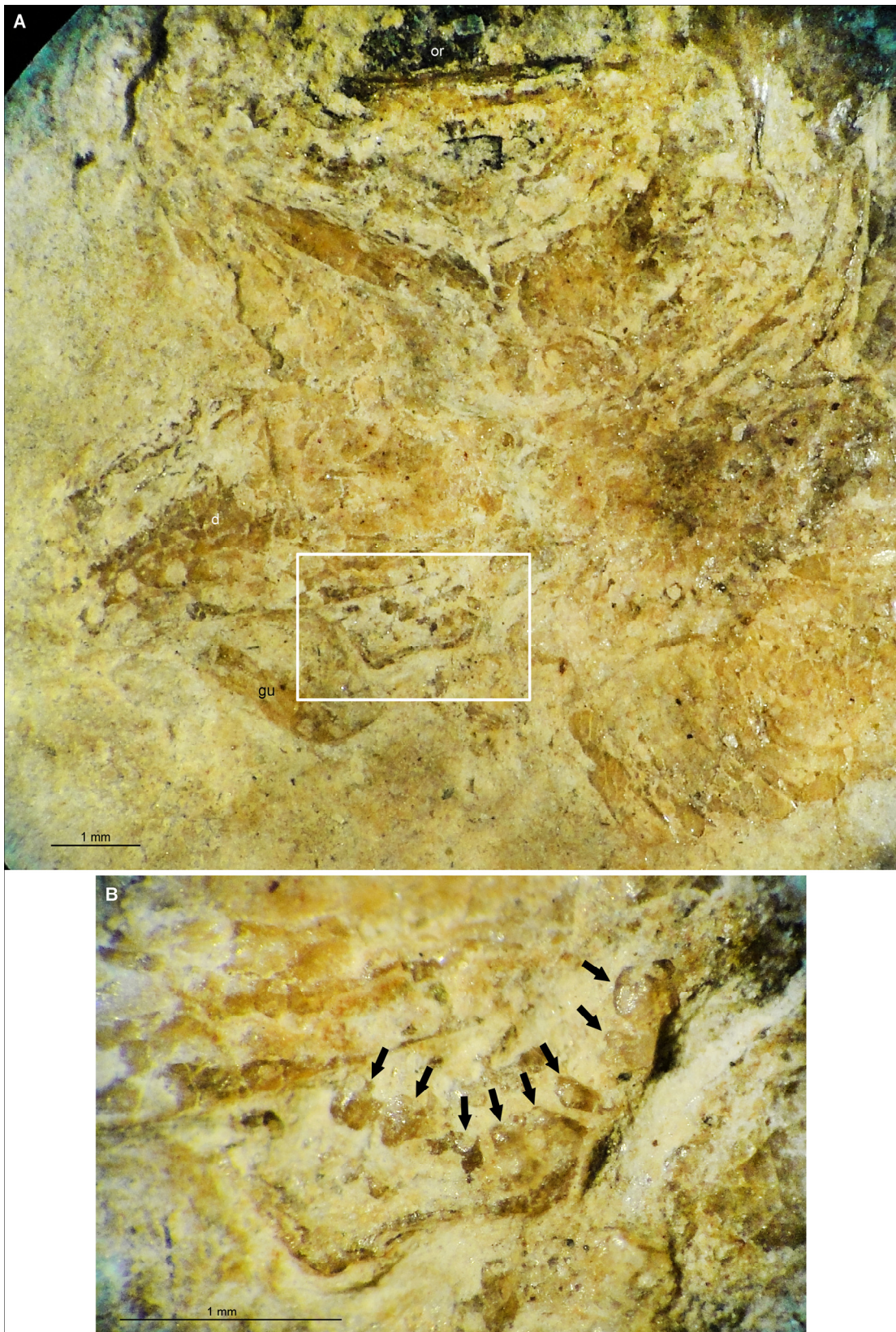


**Figura 3.29.** Fotografía (x1,6) y dibujo interpretativo (x2) de V694, un opercular aislado. Se aprecia la forma general del hueso, las proyecciones puntiagudas que los recorren en su borde posterior, y la concavidad y marca abultada anterior.



**Figura 3.30.** A. Esquema en cámara clara (x2,5) del cráneo del ejemplar MIC-V704. B. Fotografía de detalle de la placa gular (x4) indicada en color en A. Abreviaturas: **gu**: placa gular.





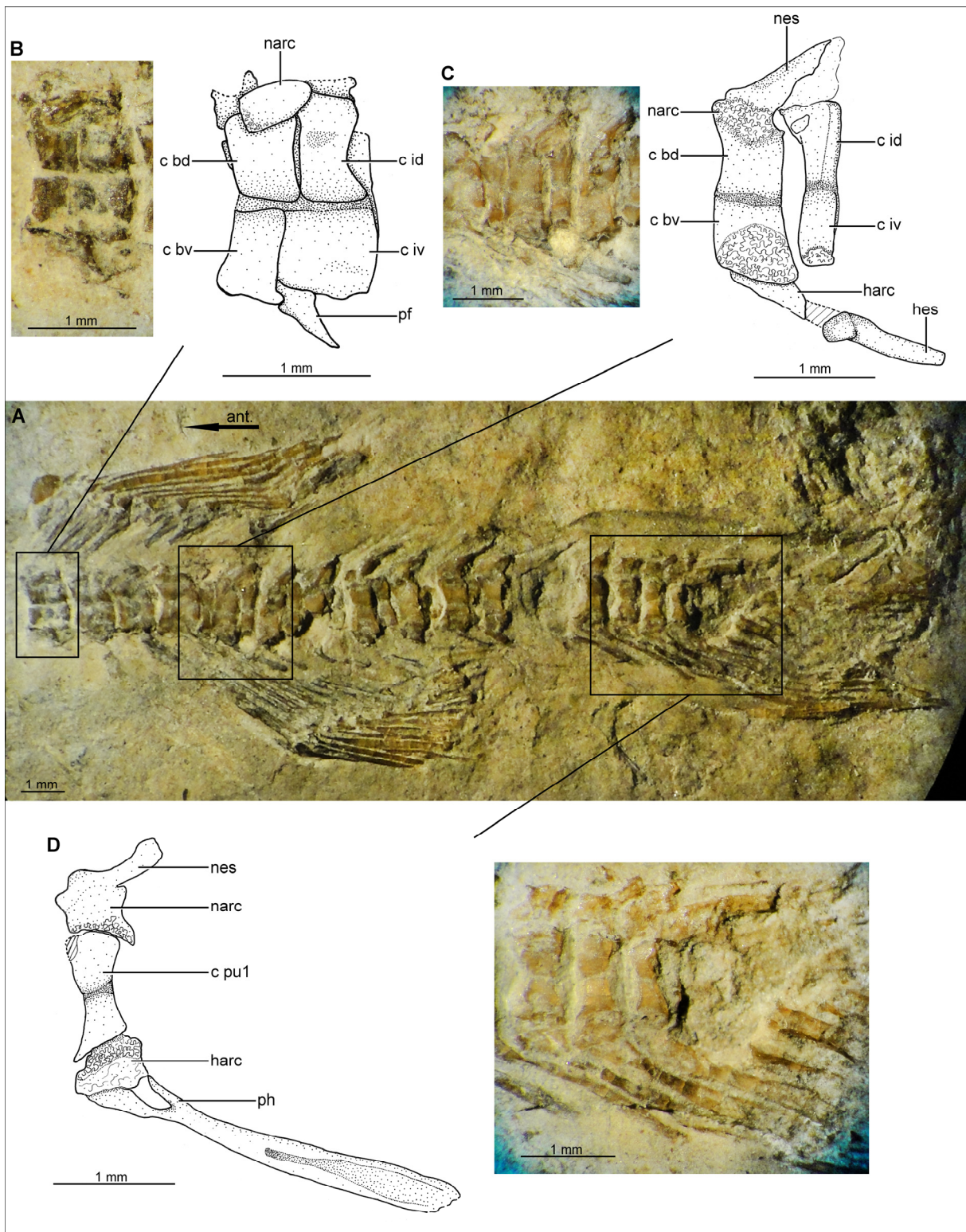
**Figura 3.31.** Branquiales del ejemplar MIC-V519. **A.** Fotografía general (x1,6) de una porción del cráneo del espécimen; el recuadro blanco, indica el detalle mostrado en B. **B.** Fotografía de detalle (x5) de los branquiales (probablemente un ceratobranquial, y un epibranchial), con posibles estructuras dentarias (indicados con flechas negras). Abreviaturas: gu: placa gular; or: órbita.



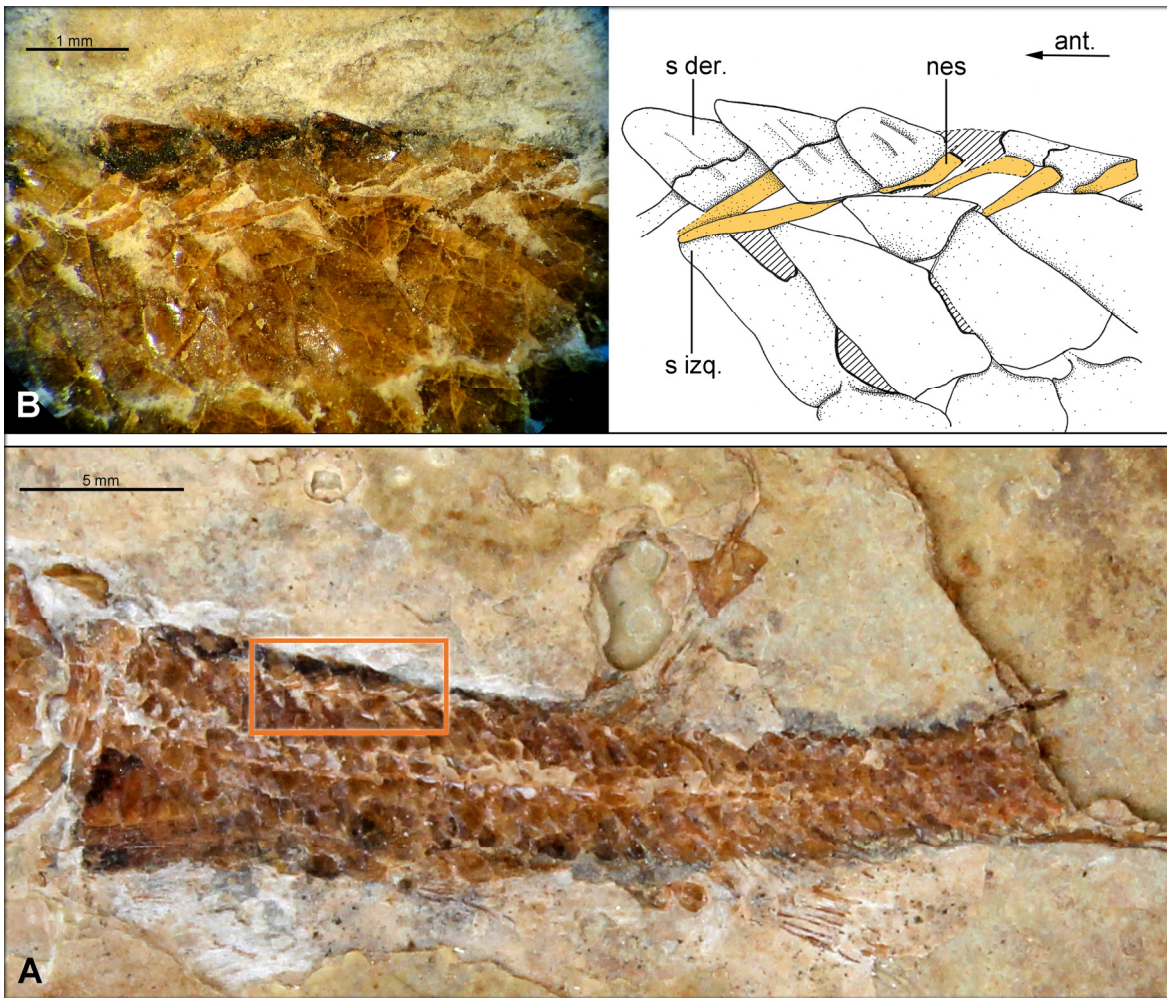


**Figura 3.32.** Fotografía macroscópica del ejemplar MIC-V703a. Puede apreciarse que el postcráneo se encuentra completamente recubierto por escamas ganoideas.



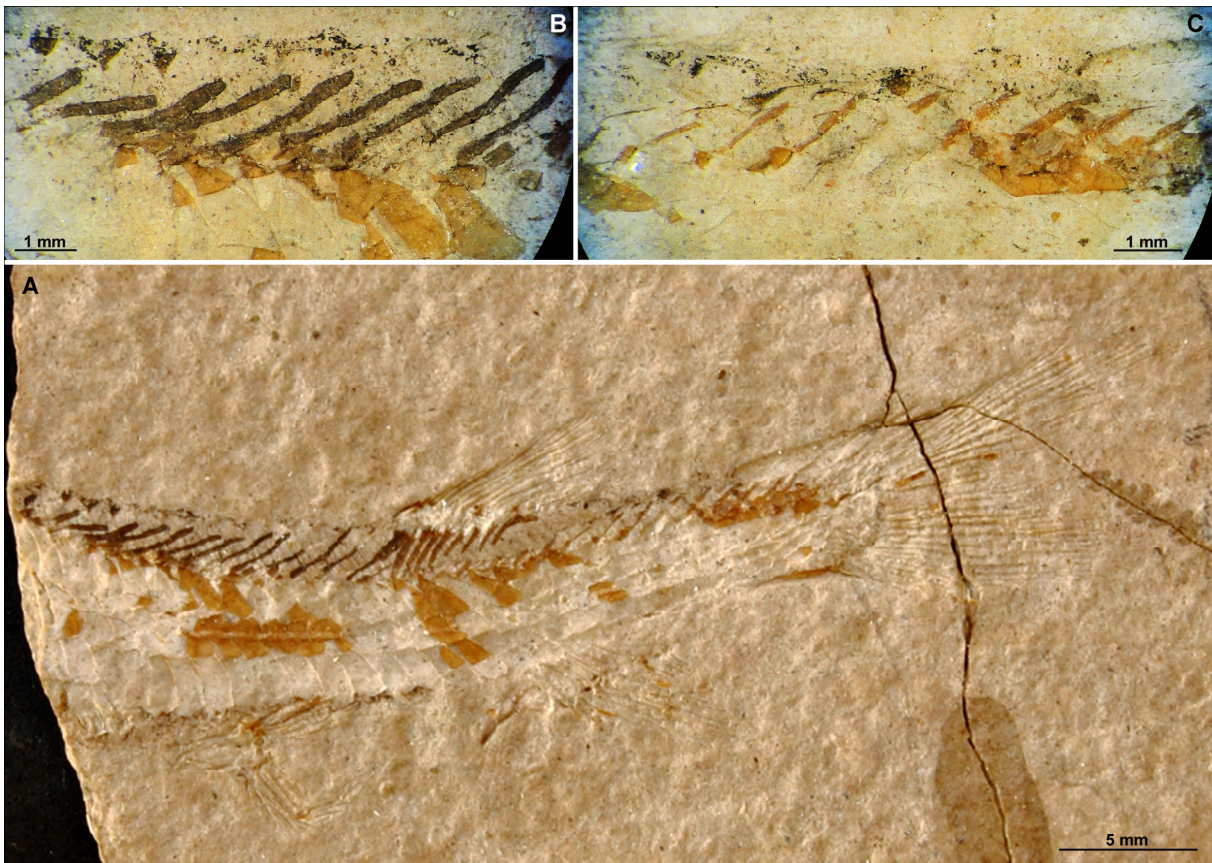


**Figura 3.33.** A. Ejemplar CORD-PZ 2094. B. Fotografía (x5) y dibujo (x4) de un centro abdominal diplospóndilo. C. Fotografía (x5) y esquema (x4) de un centro preural anterior, diplospóndilo. D. Fotografía (x4) y dibujo (x4) del centro preural 1, monospóndilo. Abreviaturas: **c bd**: centro basidorsal; **c bv**: centro basiventral; **c id**: centro interdorsal; **c iv**: centro interventral; **c pu 1**: centro preural uno; **harc**: arco hemal; **hes**: espina hemal; **narc**: arco neural; **nes**: espina neural; **pf**: parapófisis; **ph**: parahipural.

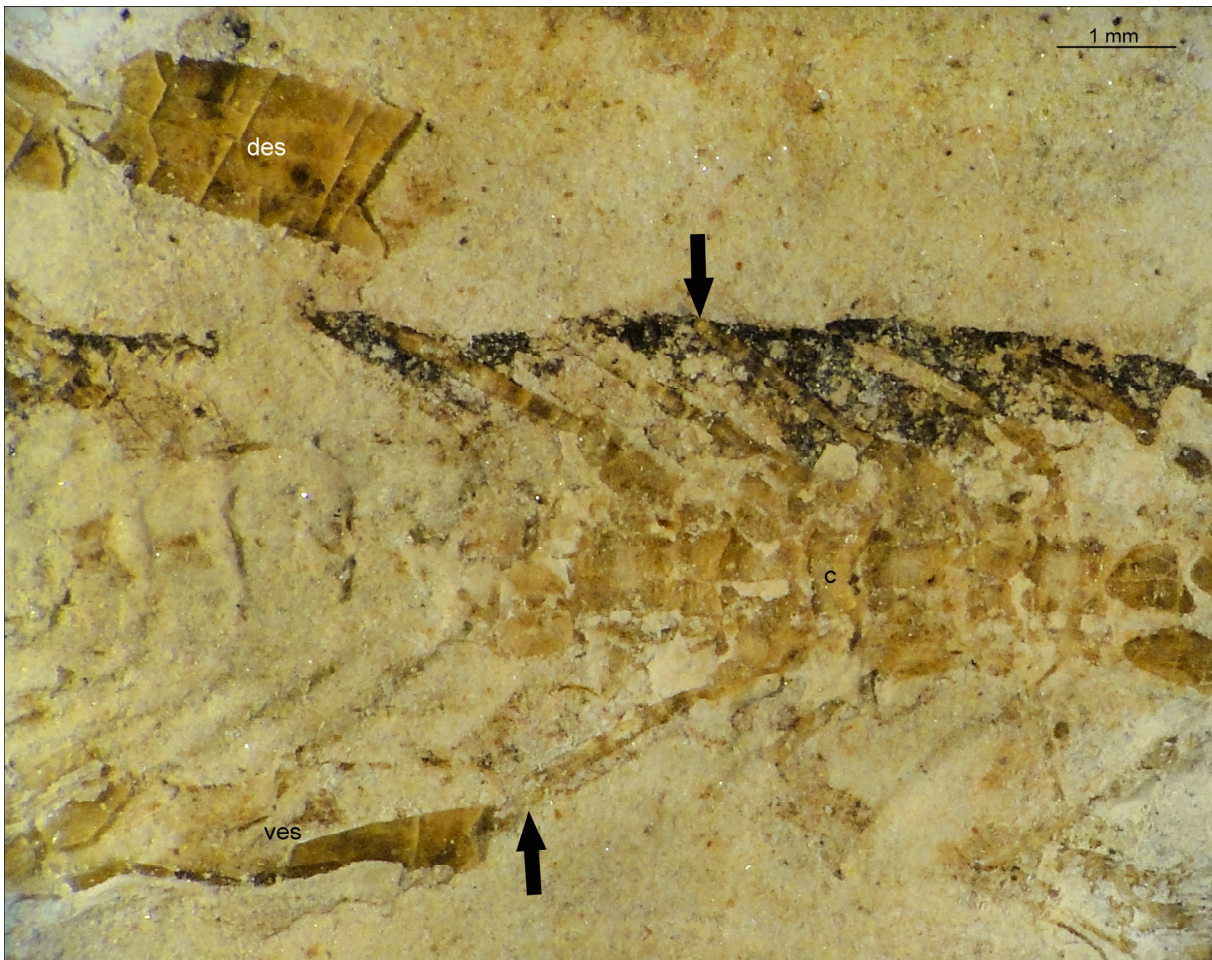


**Figura 3.34.** A. Postcráneo de ejemplar MIC-V660a; el recuadro naranja, indica la zona de interés. B. Fotografía (x3,2) y dibujo interpretativo del detalle (x3,2) de la fila más dorsal de escamas. Nótese que las espinas neurales asoman entre la hilera de escamas pares de la línea dorsal del cuerpo (esquema en color naranja). Abreviaturas: **s der.**: escamas de la fila derecha; **s izq.**: escamas de la fila izquierda; **nes**: espinas neurales.



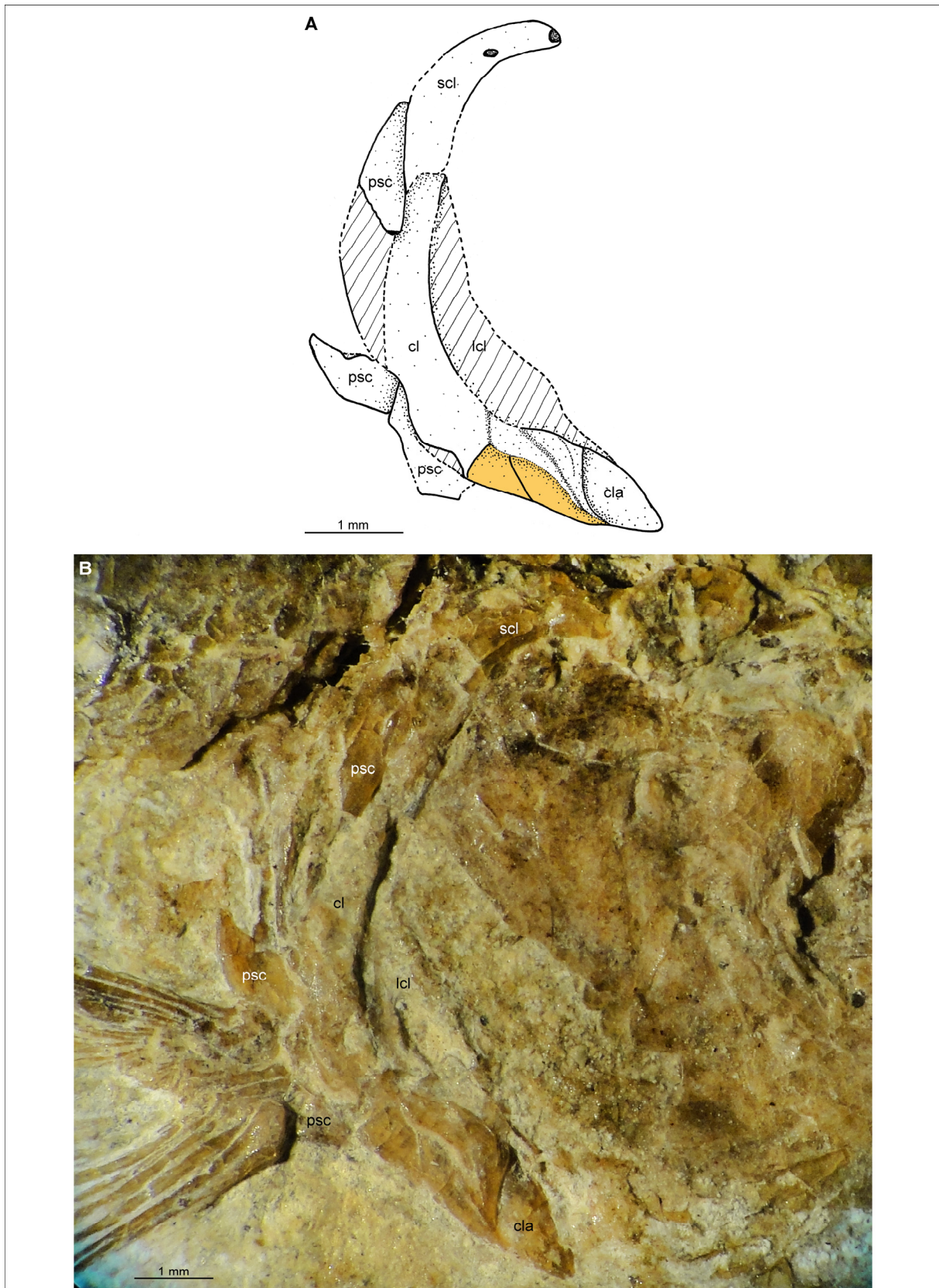


**Figura 3.35.** A. Fotografía macroscópica del espécimen *CORD-PZ 2087*. B. Fotografía del detalle (x2,5) de las espinas neurales de los cordacentros abdominales. C. Fotografía del detalle (x2,5) de las espinas neurales de los cordacentros caudales. Nótese que las espinas neurales alcanzan el borde dorsal del cuerpo del pez.



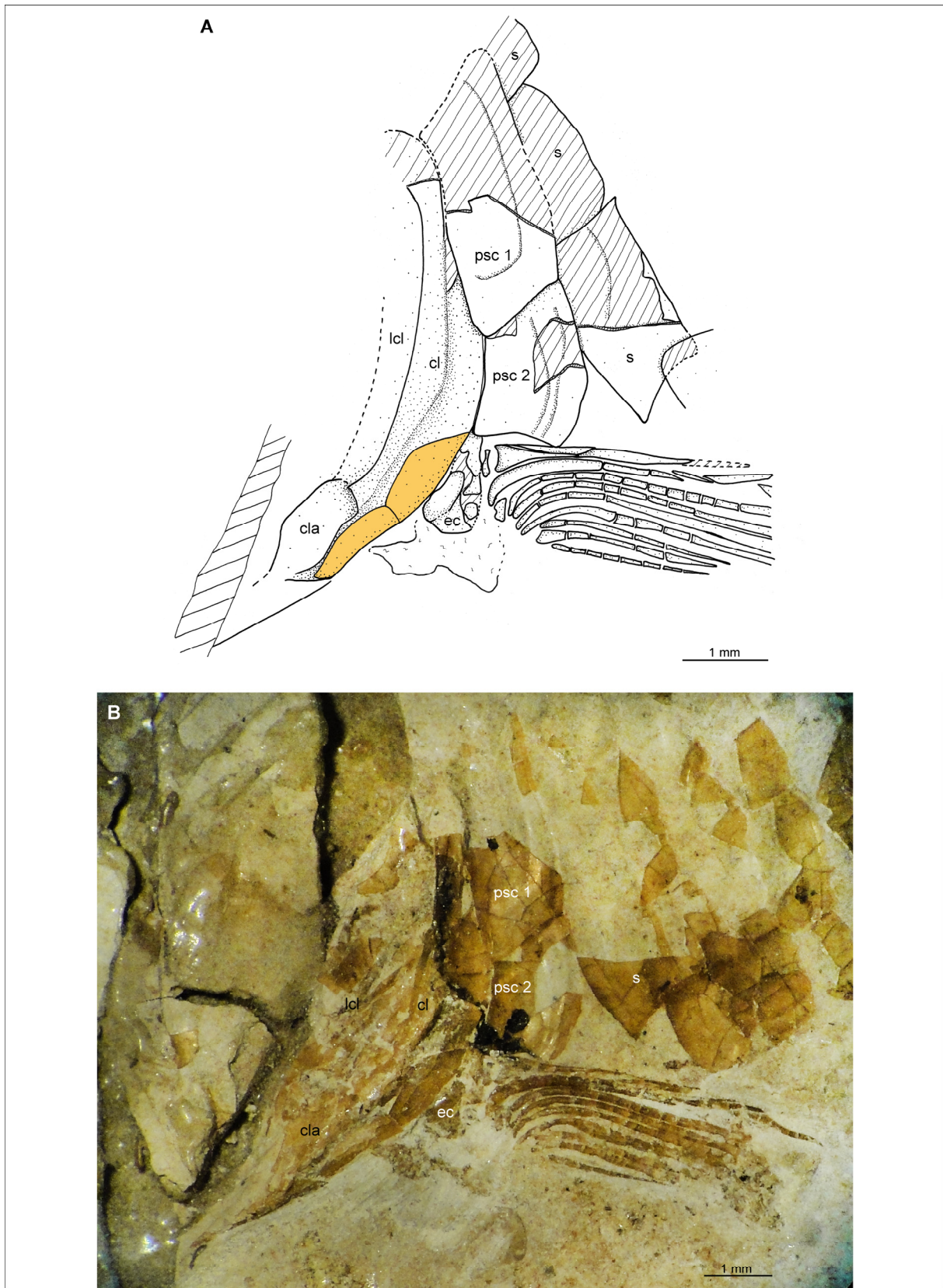
**Figura 3.36.** Fotografía de detalle (x1,6) del ejemplar MLP 85-IV-15-14. Se aprecia parte del endoesqueleto caudal donde las espinas neurales y hemale alcanzan los bordes dorsal y ventral del cuerpo respectivamente (se indica con flechas negras). Abreviaturas: **c**: cordacentro; **esd**: escudo dorsal; **esv**: escudo ventral.





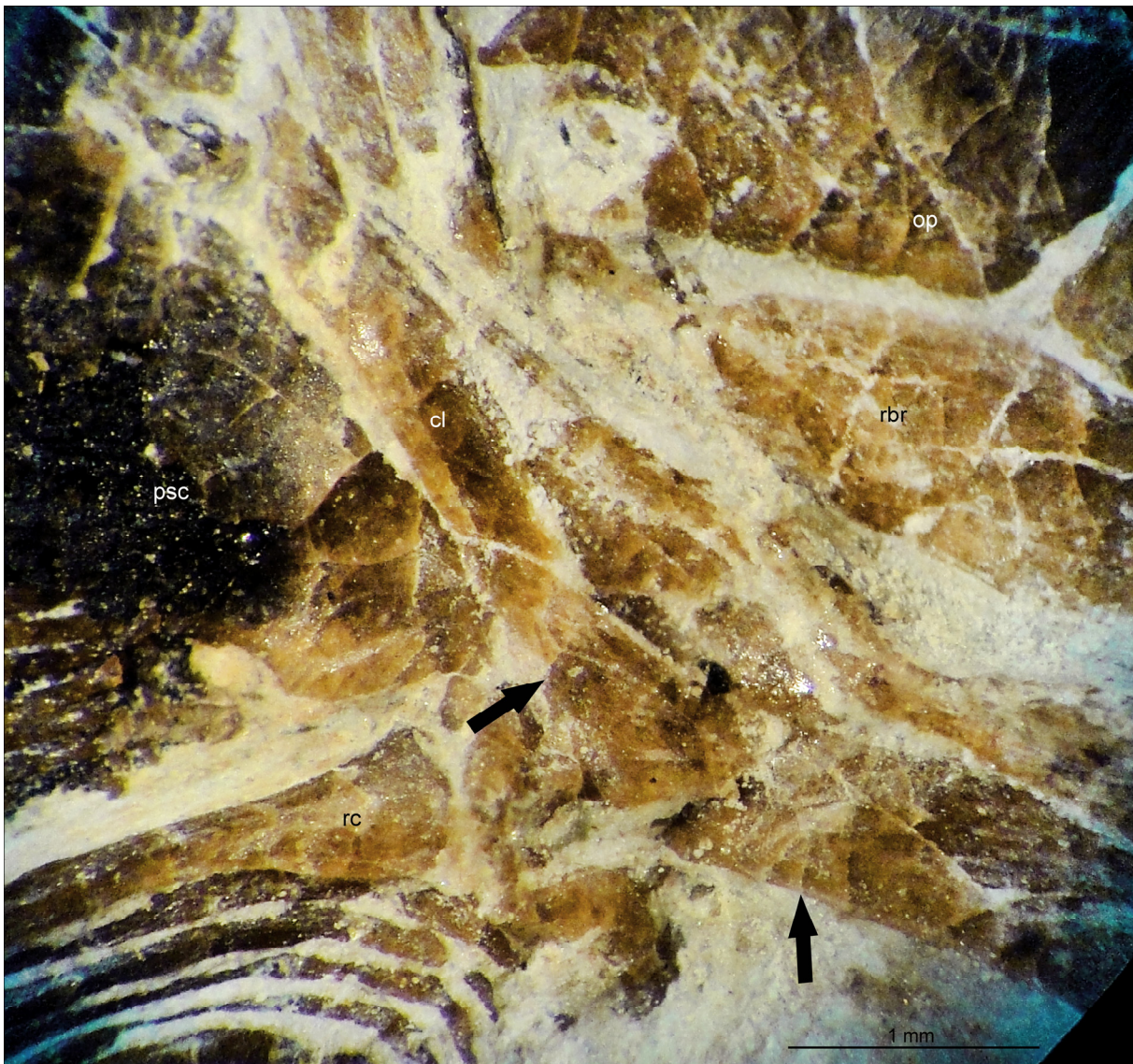
**Figura 3.37.** A. esquema interpretativo (x3,2). B. Fotografía (x1,6) de la cintura escapular del ejemplar MIC-V52. En color se indican las placas dérmicas que ornamentan el brazo ventral del cleitro. Abreviaturas: cl: cleitro; cla: clavícula; lcl: lámina del cleitro; psc: postcleitro ventral; scl: supracleitro.



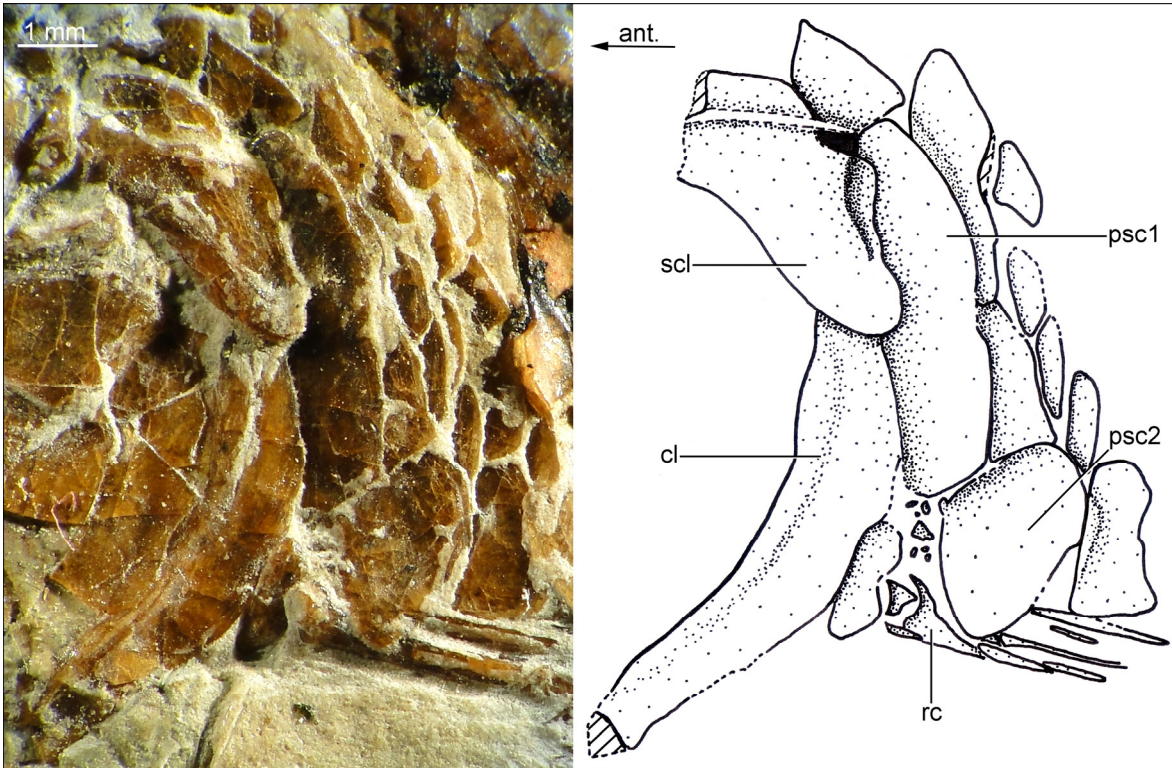


**Figura 3.38.** A. Esquema interpretativo (x2) y B. Fotografía (x1,6) de detalle de la cintura escapular del ejemplar CORD-PZ 2092. En color (naranja) se indican las placas ornamentales del brazo ventral del cleitro. Abreviaturas.: **cl**: cleitro; **cla**: clavícula; **ec**: escápula y coracoides; **lcl**: lámina del cleitro; **psc 1**: postcleitro dorsal; **psc 2**: postcleitro ventral; 1-3; s: escamas.



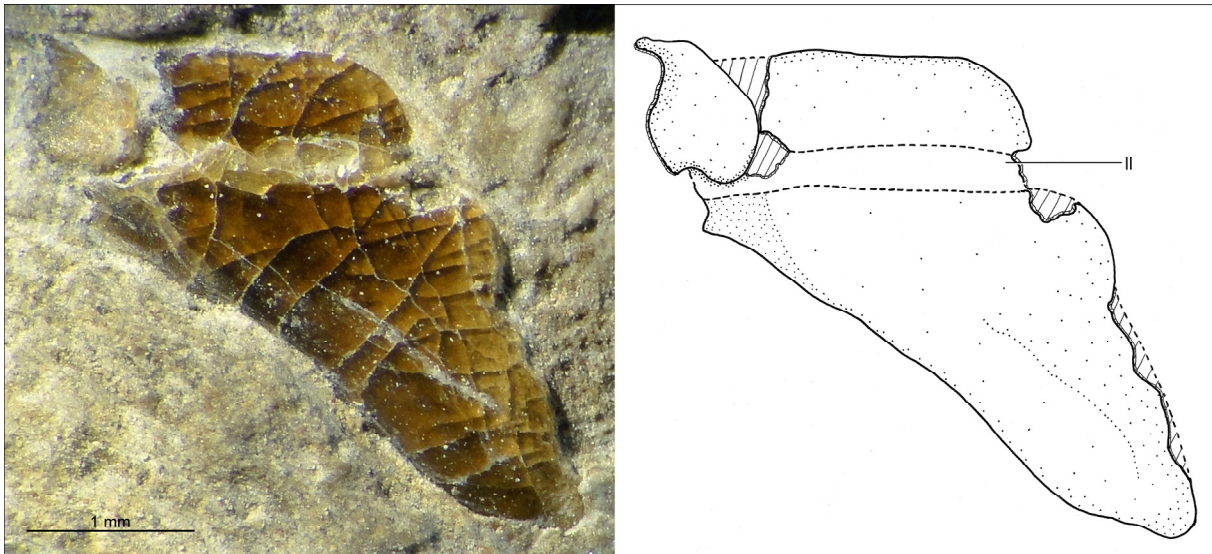


**Figura 3.39.** Fotografía de detalle (x4) de detalle de la cintura escapular del espécimen MIC-V704. Las flechas negras indican las placas dérmicas ornamentales del brazo ventral del cleitro. Abreviaturas: **cl**: cleitro; **op**: opercular; **psc**: postcleitro ventral; **rc**: radio complejo; **rbr**: radio branquiostego.

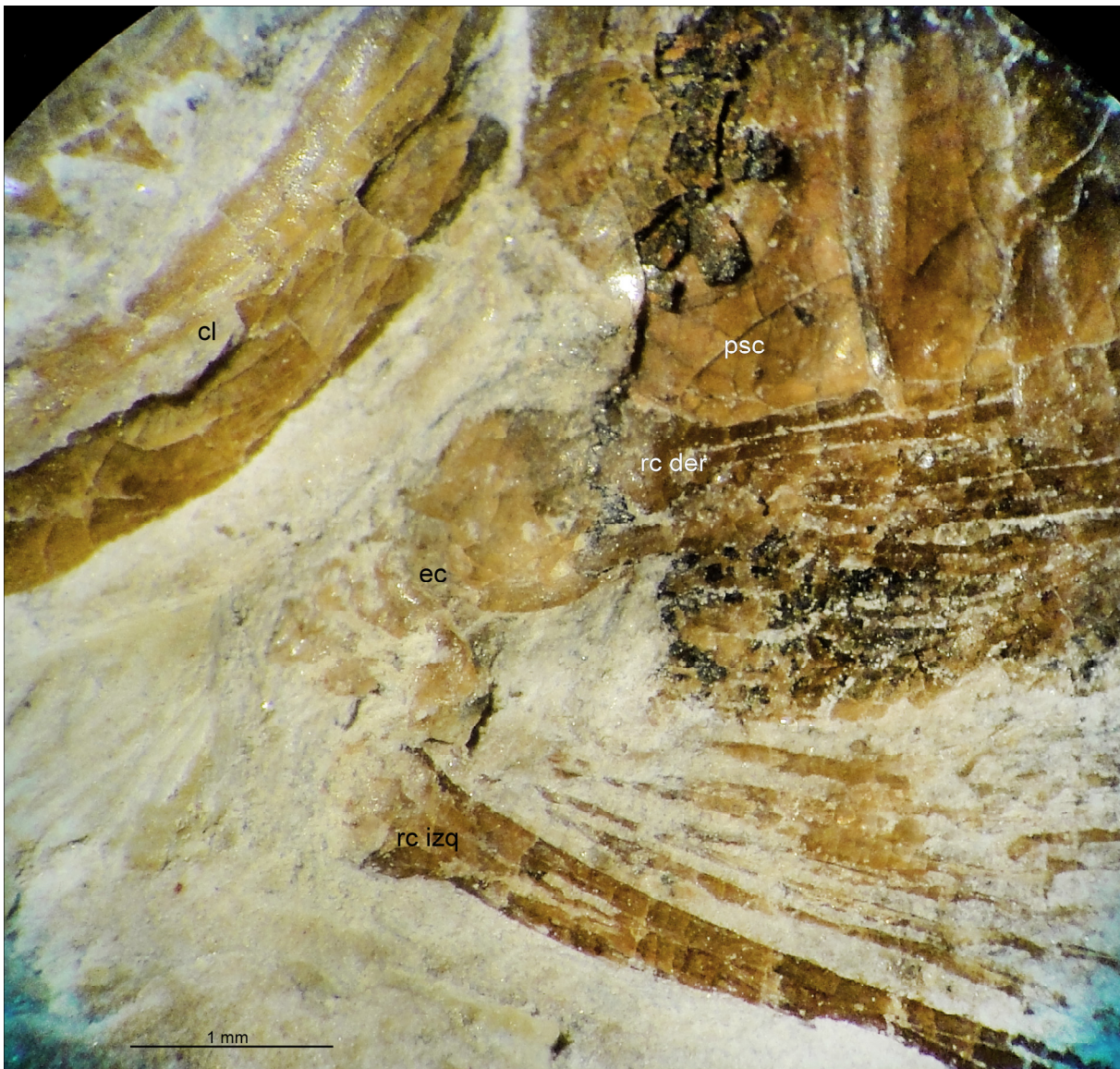


**Fotografía 3.40.** Fotografía (x2) y dibujo (x3,2) de la cintura escapular del ejemplar MIC-V659a. Abreviaturas: **cl**: cleitro; **psc1**: postcleitro dorsal; **psc2**: postcleitro ventral; **rc**: radio complejo; **scl**: supracleitro.



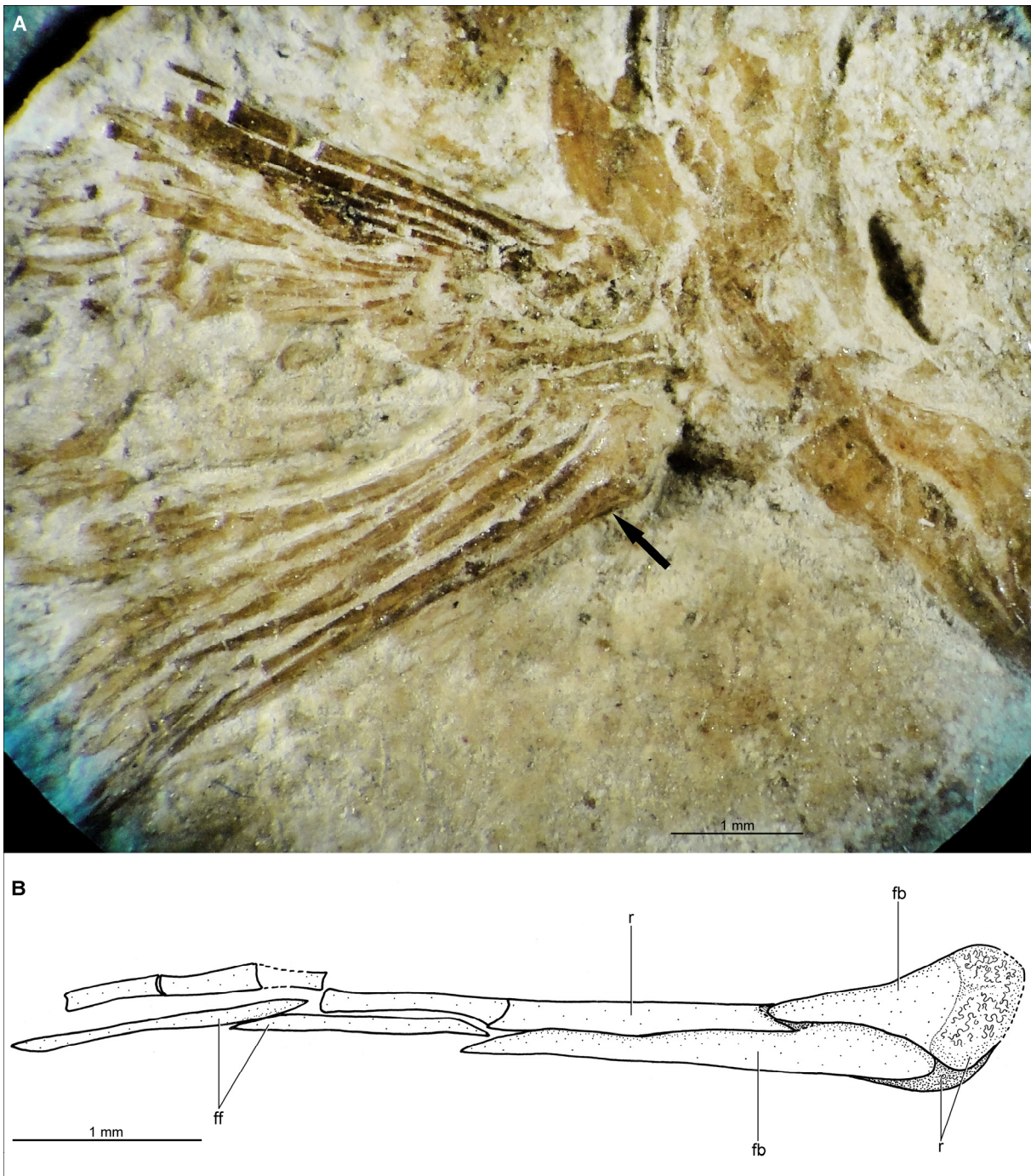


**Figura 3.41.** Fotografía (x3,2) y esquema en cámara clara (x3,2) del ejemplar MIC-V712, un supracleitro aislado. Abreviaturas: II: línea lateral.



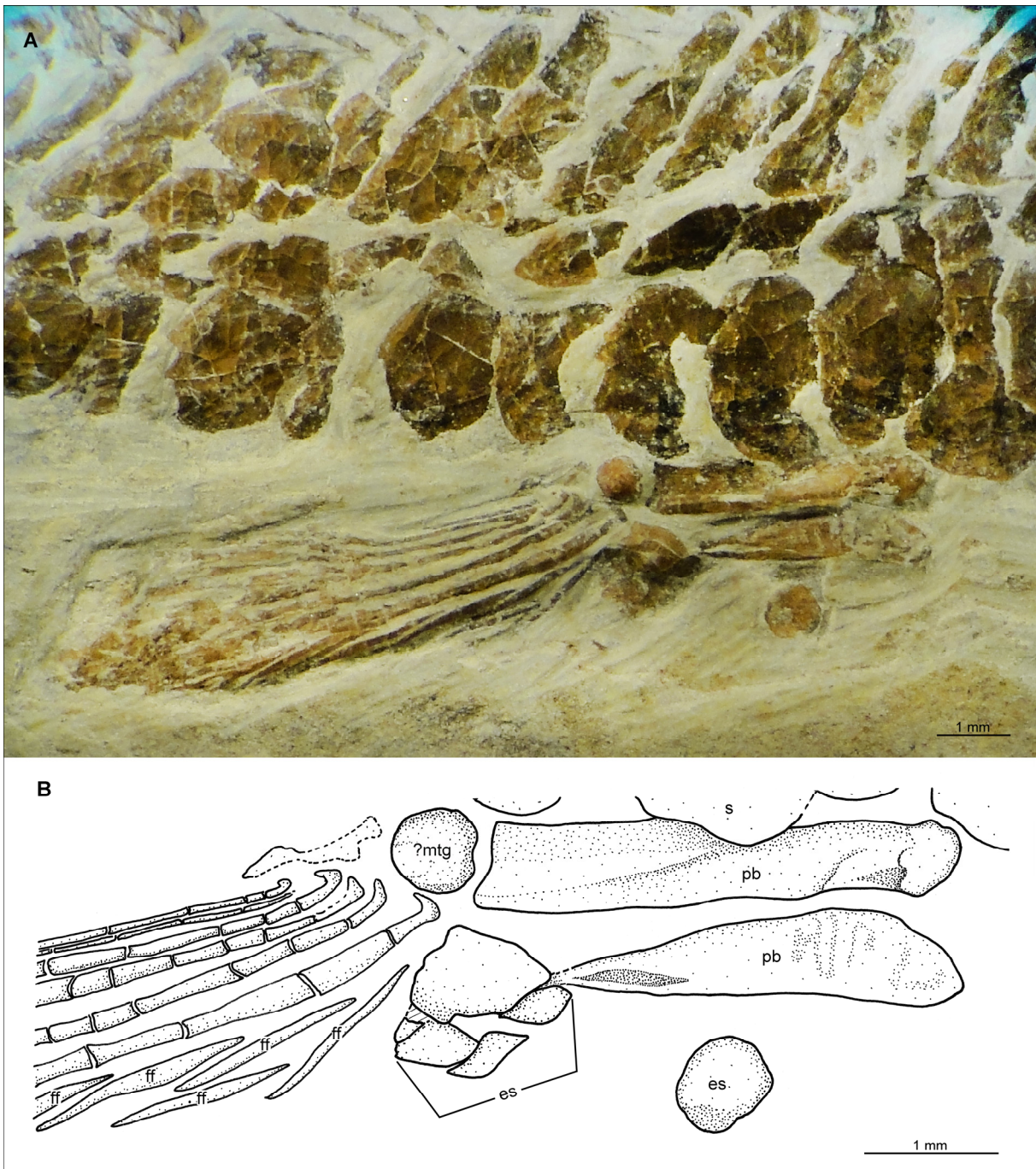
**Figura 3.42.** Fotografía de detalle (x3,2) de una porción de la cintura escapular de MIC-V660a. Los huesos condrales indicados como ec, se han interpretado como la escápula y el coracoides. Abreviaturas: **cl**: cleitro; **ec**: escápula y coracoides; **psc**: postcleitro ventral; **rc der**: radio complejo de la aleta derecha; **rc izq**: radio complejo de la aleta izquierda.





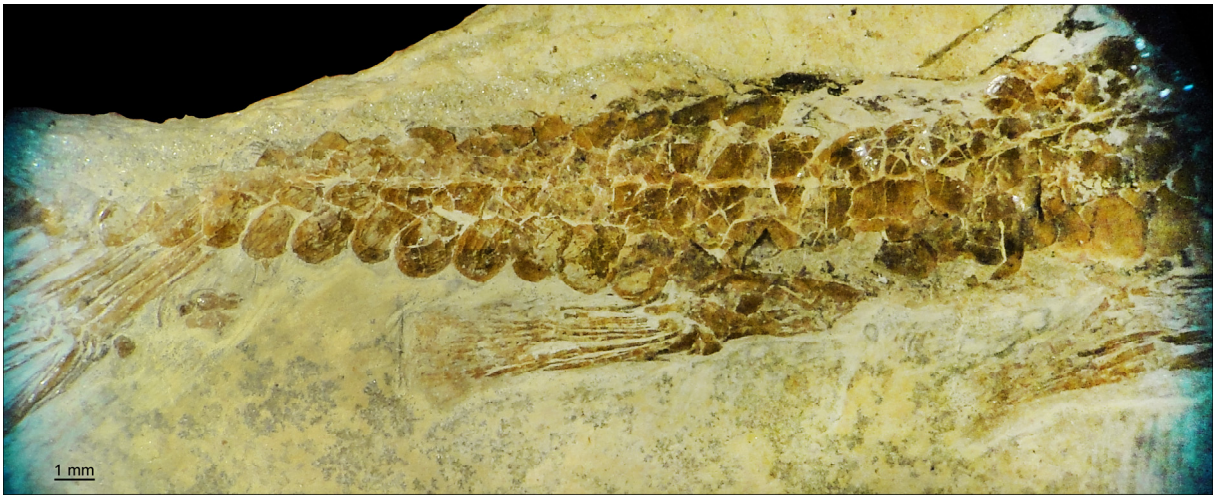
**Figura 3.43.** Fotografía (x2,5) y esquema de detalle (x4) del radio complejo de la aleta pectoral del ejemplar MIC-V52, formado por ambos hemilepidotricos del primer radio, y por dos fulcros basales. Abreviaturas: fb: fulcro basal; ff: fulcros de margen; r: radio.





**Figura 3.44.** A. Fotografía (x1,25) de la aleta pélvica de MIC-V704. B. Dibujo del detalle de la cintura pélvica del mismo ejemplar en A. Abreviaturas: **es**: escudos; **?mtg**: posible metapterigio; **pb**: hueso pélvico; **s**: escamas.

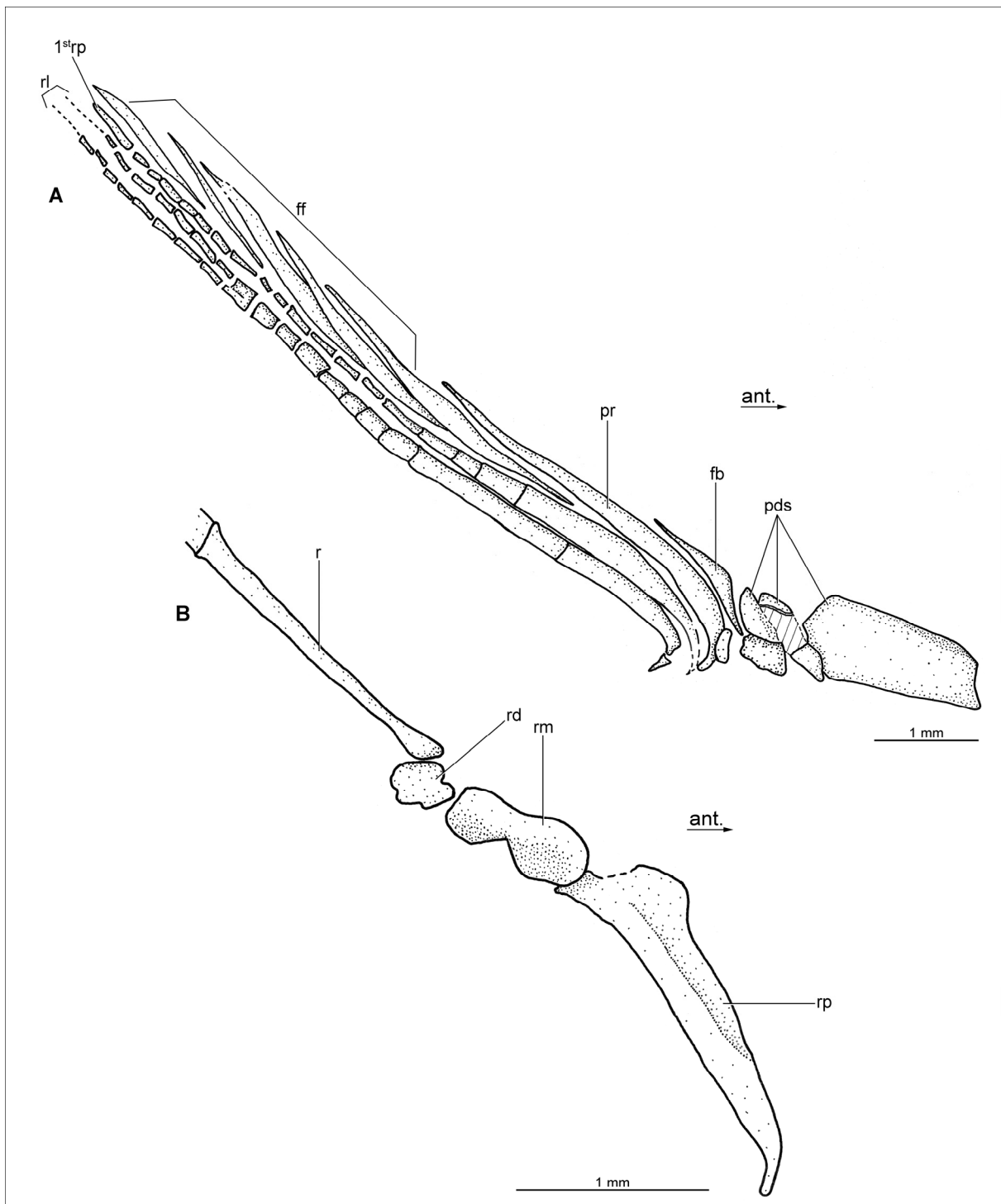




**Figura 3.45.** Fotografía (x0,75) del espécimen MIC-V711, mostrando la posición de la aleta pélvica en la línea ventral del cuerpo.

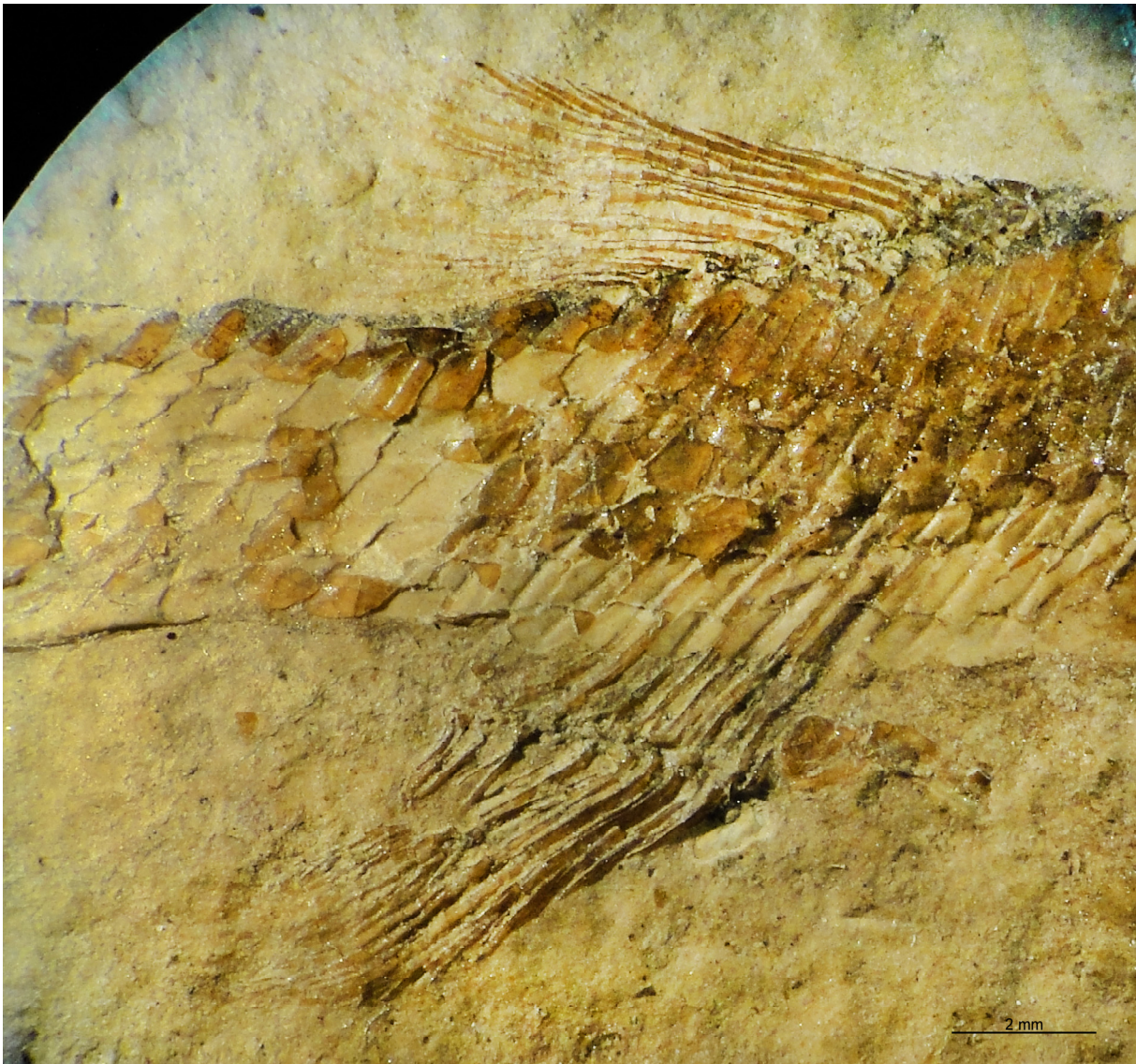


**Figura 3.46.** Fotografía (x1,25) del ejemplar MIC-V 523, mostrando la forma de la aleta dorsal.



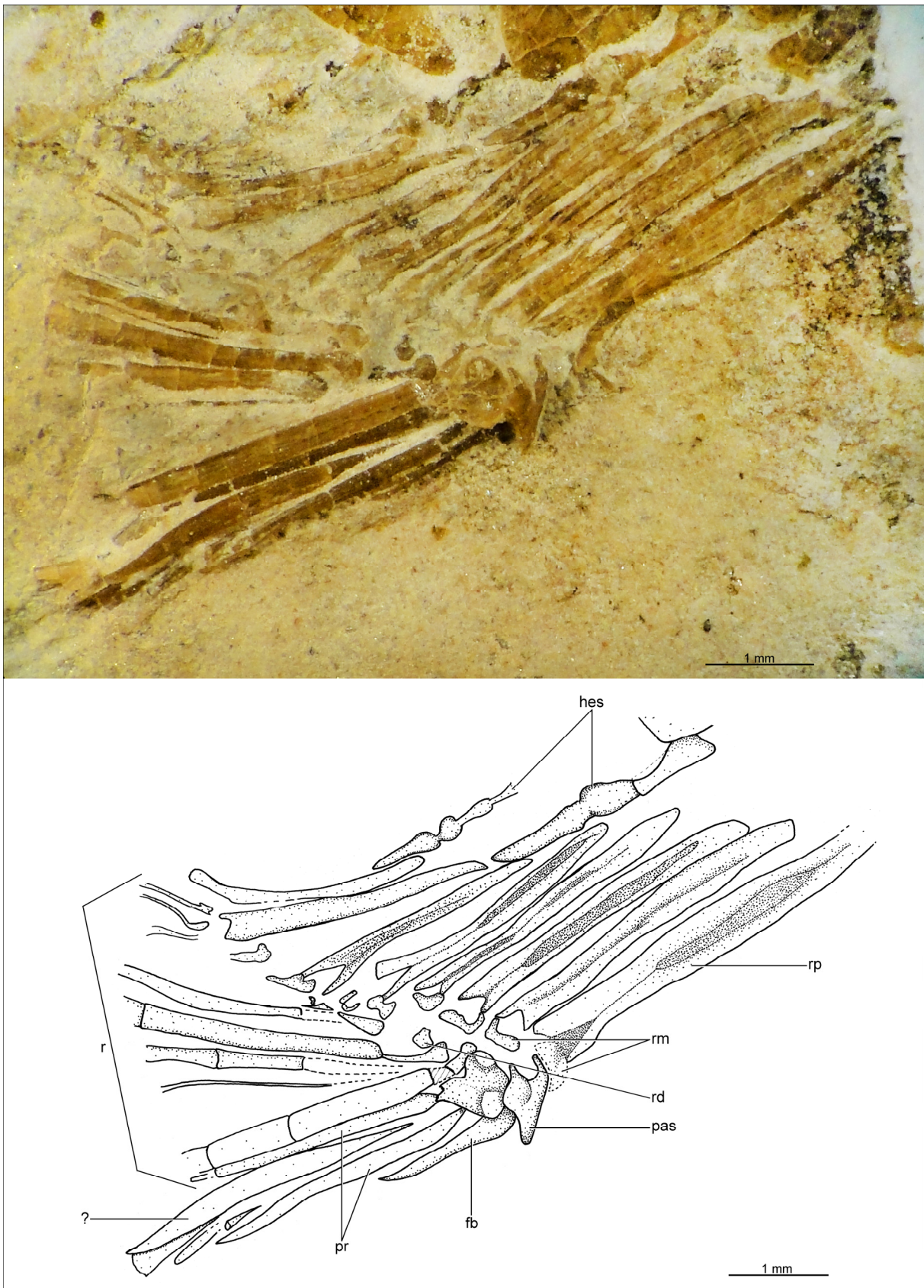
**Figura 3.47.** Detalles de la aleta dorsal en esquemas de cámara clara. **A.** Patrón de los primeros radios, y de la disposición de los fulcros y los escudos, del ejemplar MIC-V523 (x2). **B.** Elementos de sostén dorsales del espécimen MIC-V704 (x3,2). Abreviaturas: **fb**: fulcro basal; **ff**: fulcros de margen; **pds**: escudos predorsales; **pr**: radio procurrente; **r**: radio; **rd**: radial distal; **rl**: radio líder; **rm**: radial medio; **rp**: radial proximal; **1st rp**: primer radio principal.





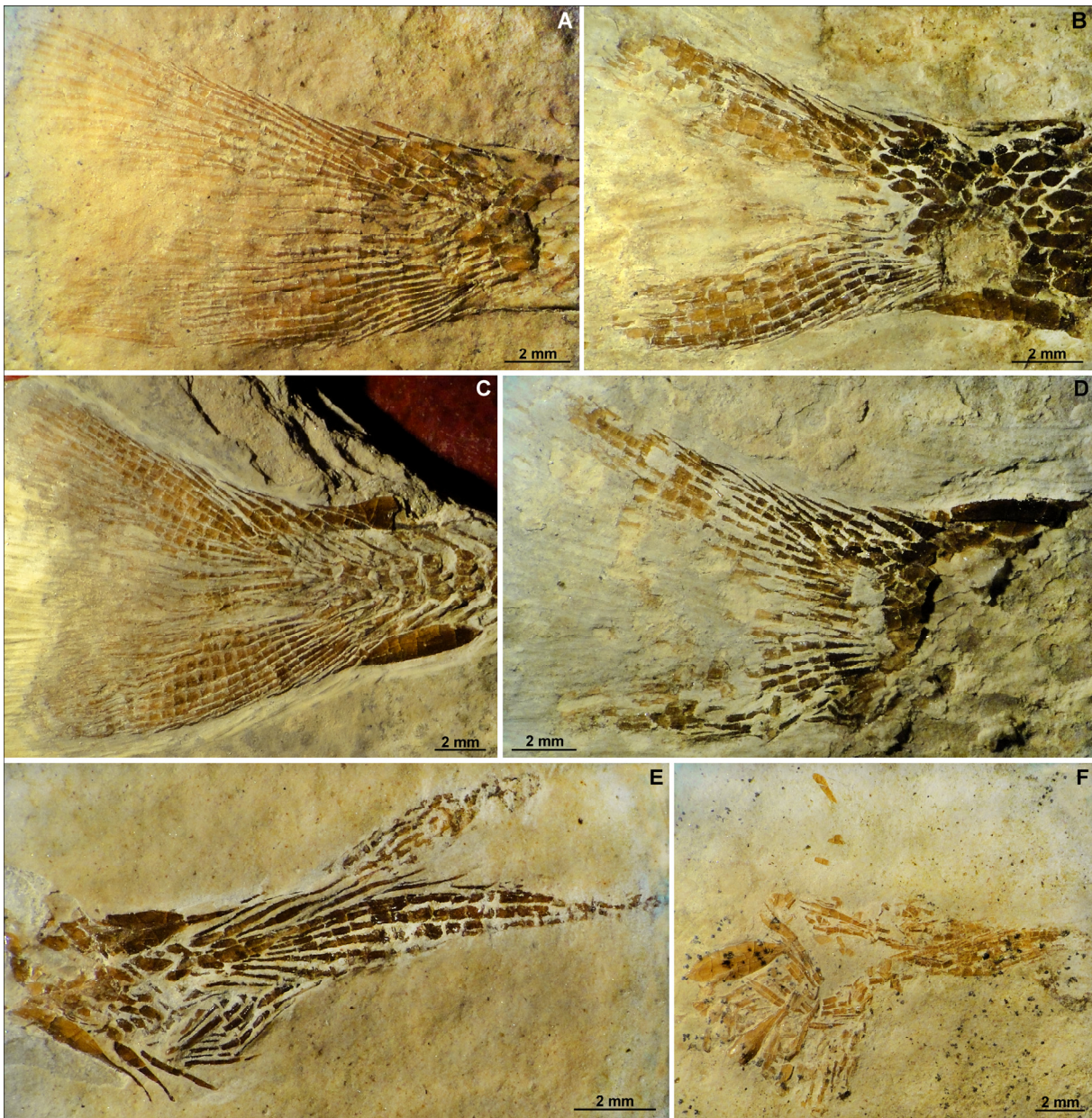
**Figura 3.48.** Fotografía del ejemplar CORD-PZ 2088 (x1). Se aprecia la forma de la aleta anal, y su posición respecto a la aleta dorsal.





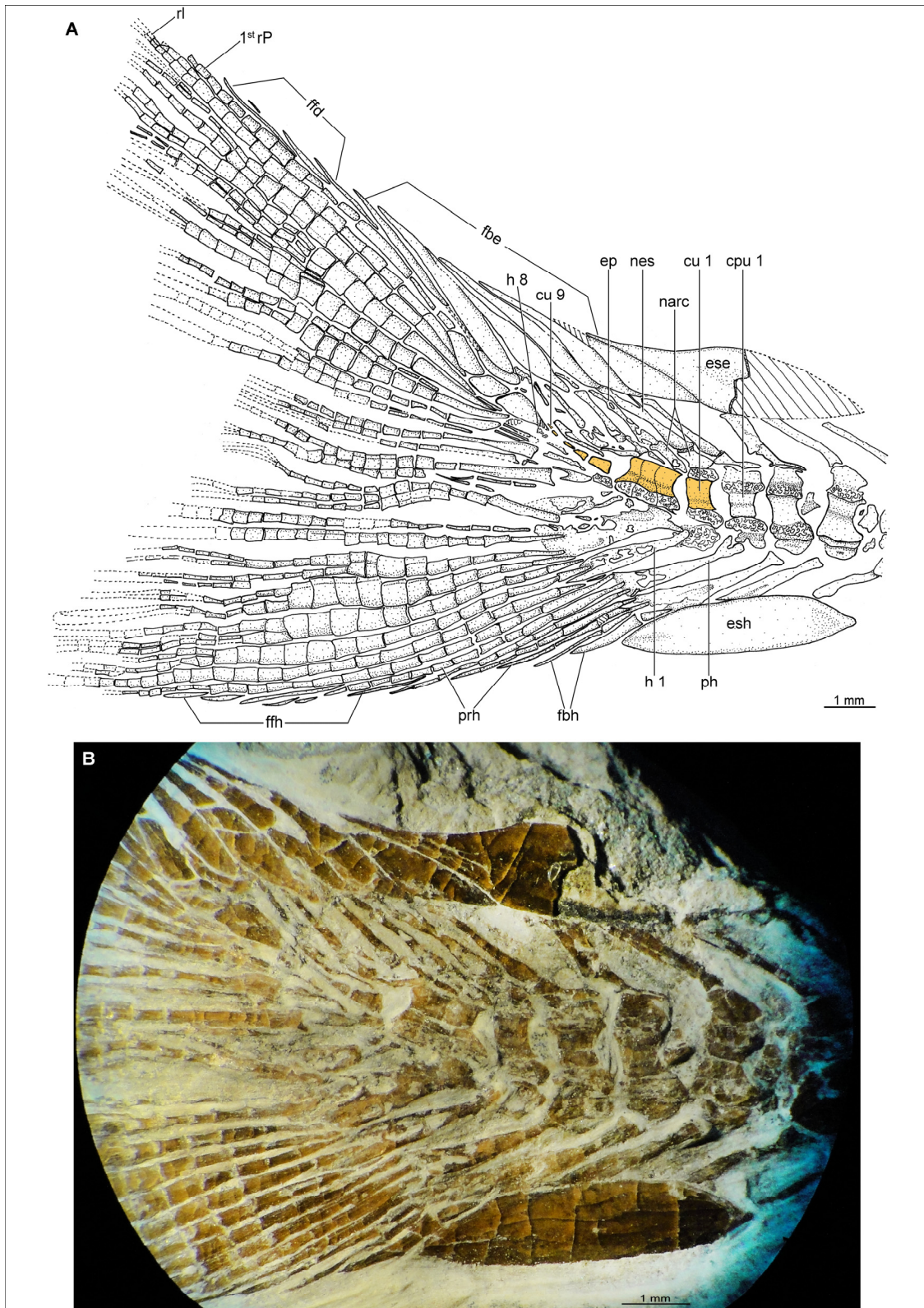
**Figura 3.49.** Fotografía (x2) y esquema de detalle (x2,5) de los elementos de sostén y otras estructuras de la aleta anal del ejemplar MLP 85-IV-15-14. Abreviaturas: **fb**: fulcro basal; **pr**: radios procurrentes; **pas**: escudo preanal; **r**: radio; **rd**: radial distal; **rm**: radial medio; **rp**: radial proximal.



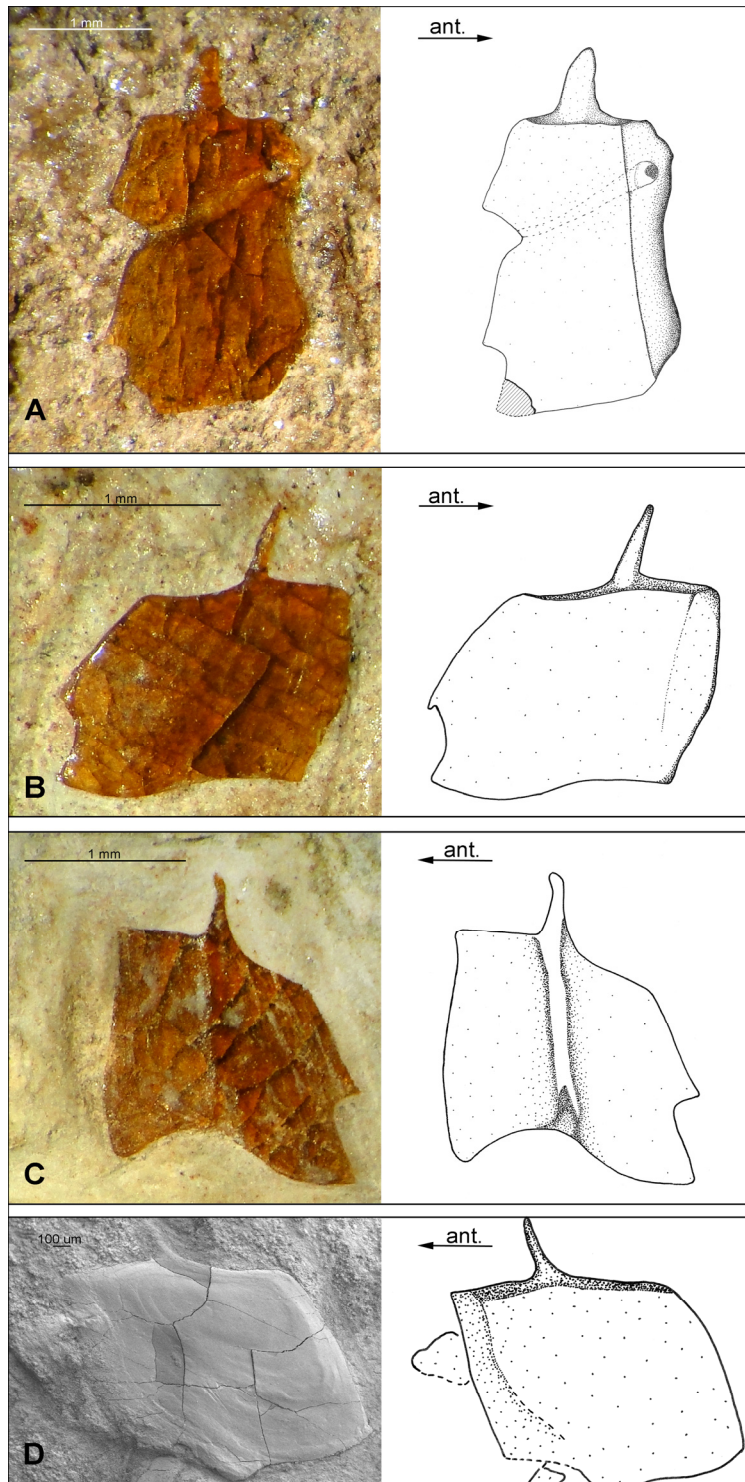


**Figura 3.50.** Fotografías bajo lupa binocular de algunas aletas caudales de diferentes especímenes estudiados. **A.** Especimen CORD-PZ 2088 (x1). **B.** Especimen MIC-V662 (x1). **C.** Ejemplar MIC-V711 (x0,75). **D.** Ejemplar MLP 85-IV-15-1 (x1). **E.** Especimen MIC-V659a (x1,25). **F.** Nótese el escudo caudal dorsal y ventral que se ha preservado en casi todos los ejemplares.



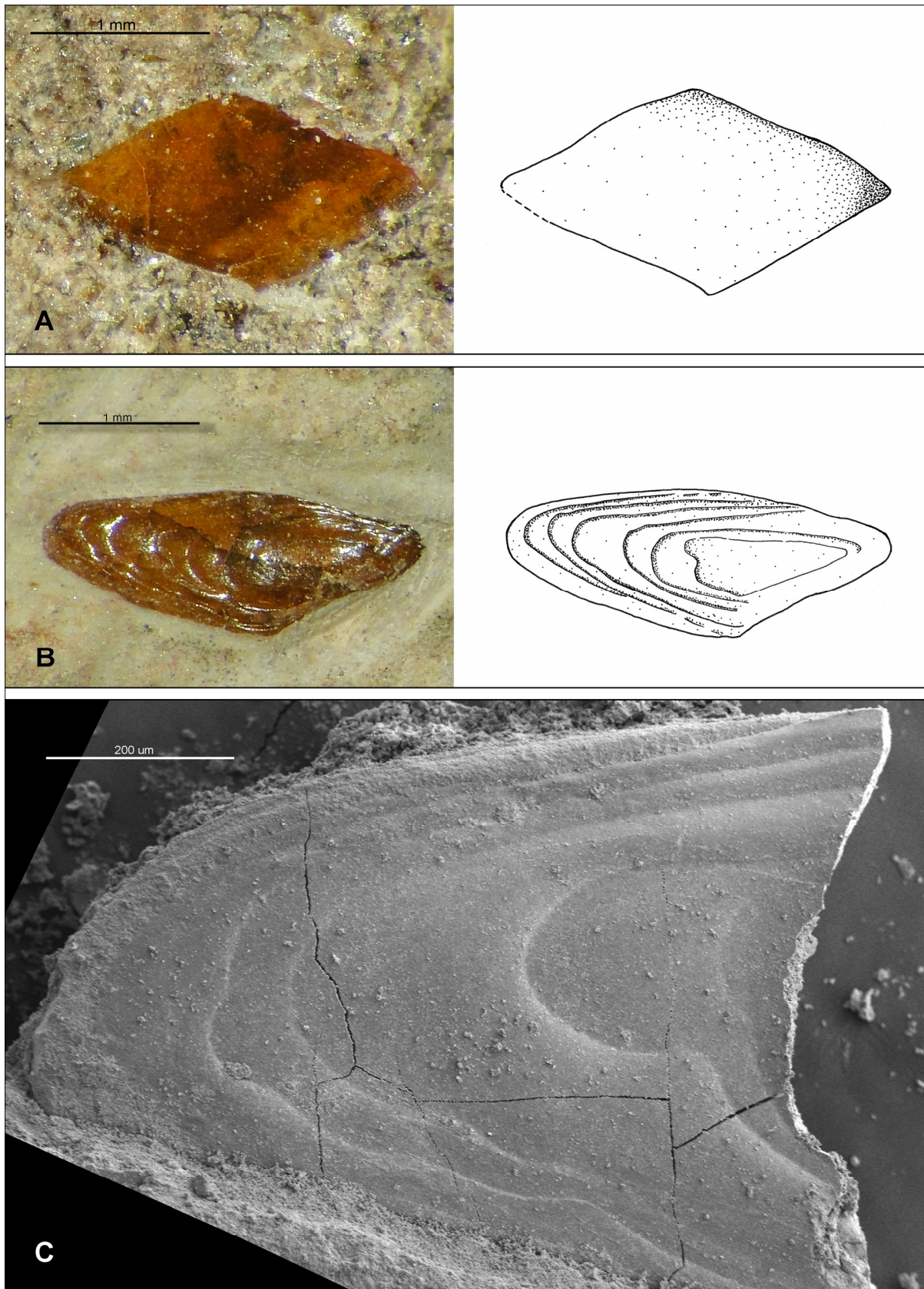


**Figura 3.51.** Endoesqueleto de la aleta caudal del ejemplar MIC-V711. **A.** Dibujo (x2,5) Los centros en color (naranja) demarcan la aleta caudal poliural. Nótese que en dirección caudal los cordacentros se hacen monostílicos. **B** Fotografía (x2) del detalle de los cordacentros caudales. Abreviaturas: **cpu1**: cordacentro preural uno; **cu 1 y 9**: cordacentro ural uno y nueve; **ep**: epurales; **ese**: escudos epaxial; **esh**: escudo hipoaxial; **fbe**: fulcos basales epaxiales; **fbh**: fulcros basales hipoaxiales; **ffd**: fulcros marginales dorsales; **ffh**: fulcros marginales hipoaxiales; **h 1 y 8**: hipural uno y ocho; **narc**: arco neural; **nes**: espinas neurales; **ph**: parahipural; **prh**: radio procurrente hipoaxial; **rl**: radio líder; **1st rP**: primer radio principal.



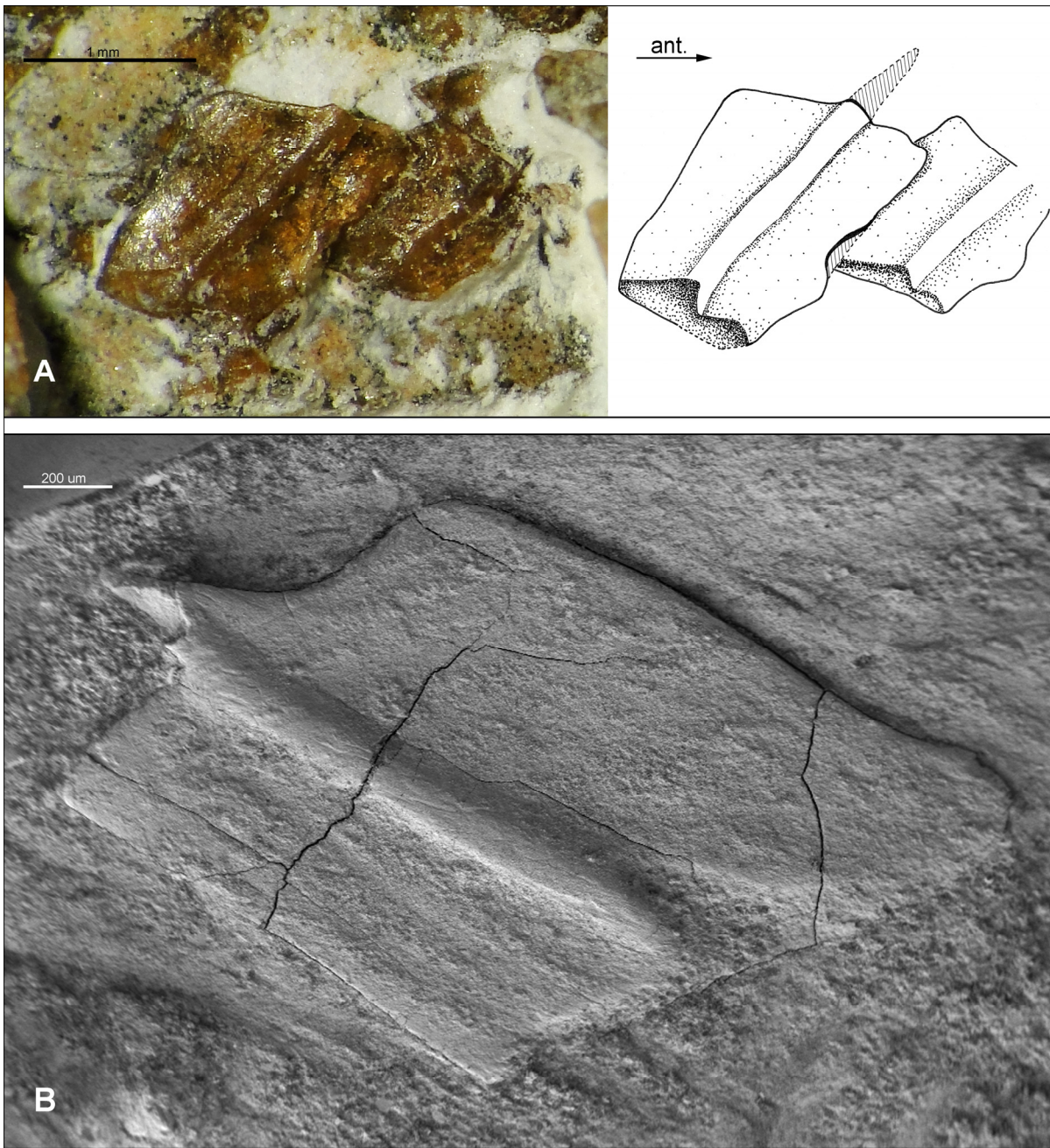
**Figura 3.52.** Ejemplos de escamas ganoideas de la región preanal mostrando la articulación “peg and socket”. **A.** Fotografía en lupa binocular (x3,2) y esquema interpretativo (x5) de la escama de flanco lateral, aislada, MIC-V634 en vista lateral. Nótese que ésta porta el canal de la línea lateral. **B.** Fotografía en lupa binocular (x4) y esquema (x5) de la escama de flanco ventral, en vista lateral, aislada aunque asociada al ejemplar MIC-V631. Nótese que el borde posteroventral es sinuoso **C.** Fotografía en lupa binocular (x3,2) y esquema (X 4) de una escama aislada de la muestra MIC-V706b, en vista medial. Nótese las ondulaciones en sus márgenes posterior y ventral; la quilla y la foseta de la articulación “peg-and-socket”. **D.** Fotografía en MEB (x50) y esquema interpretativo de una escama aislada en vista lateral de la muestra MIC-V706a. Nótese que estas escamas tiene bordes lisos. Abreviaturas: **ant.**: región anterior del cuerpo.





**Figura 3.53.** A. Fotografía en lupa binocular (x4) y esquema (x4) de una escama aislada caudal, de superficie lisa (MIC-V699). B. Fotografía (x3,2) y dibujo interpretativo (x4), de una escama caudal aislada (MIC-V706b). Nótese las líneas de crecimiento formando un patrón concéntrico. C. Fotografía en MEB (x100) de una escama aislada de la muestra MIC-V706b. Se observan en detalle las líneas de crecimiento.



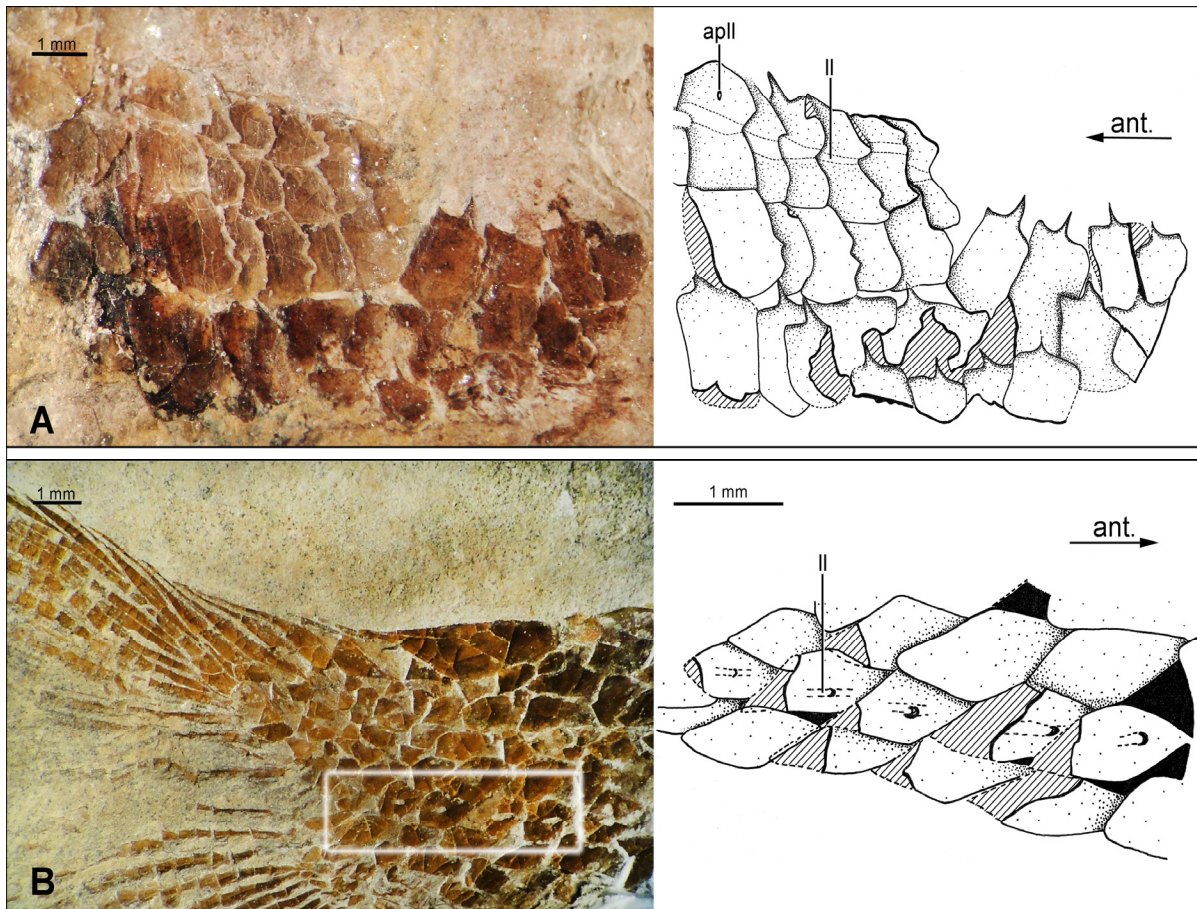


**Figura 3.54.** **A.** Fotografía (x3,2) y esquema (x4) de la cara medial de algunas escamas del flanco del ejemplar MIC-V523. Nótese la quilla articular y la foseta que participa en la articulación “peg-and-socket”. **B.** Fotografía de MEB (x50) de una escama en vista medial, del espécimen MIC-V706a. Abreviaturas: **ant.**: indica región anterior del cuerpo.



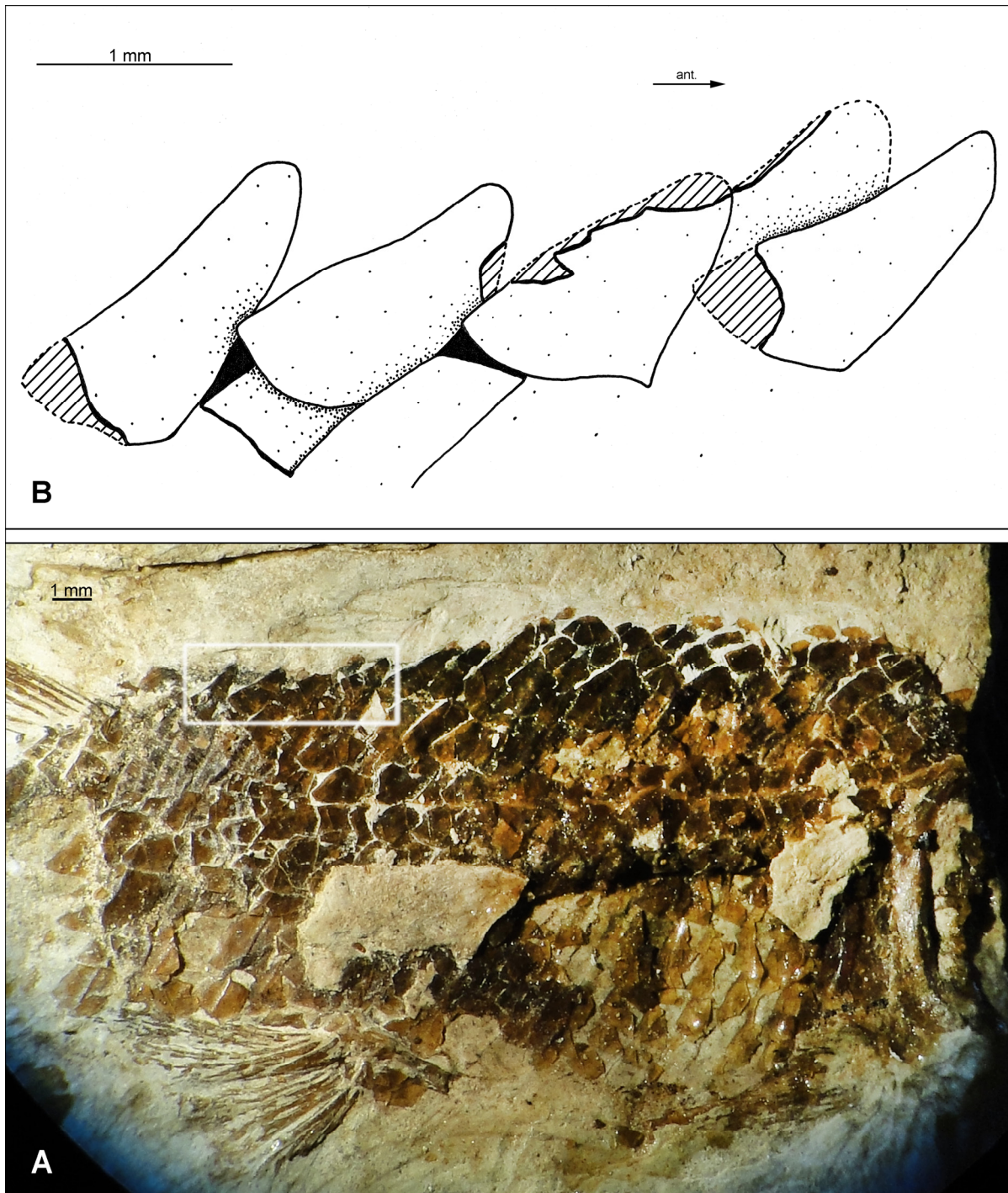
**Figura 3.55.** Esquema en cámara clara (x5) y fotografía en lupa binocular (x4), de las escamas redondeadas del margen ventral de MIC-V621b. Nótese las líneas de crecimiento. Abreviaturas: **ant.**: indica la región anterior del cuerpo.



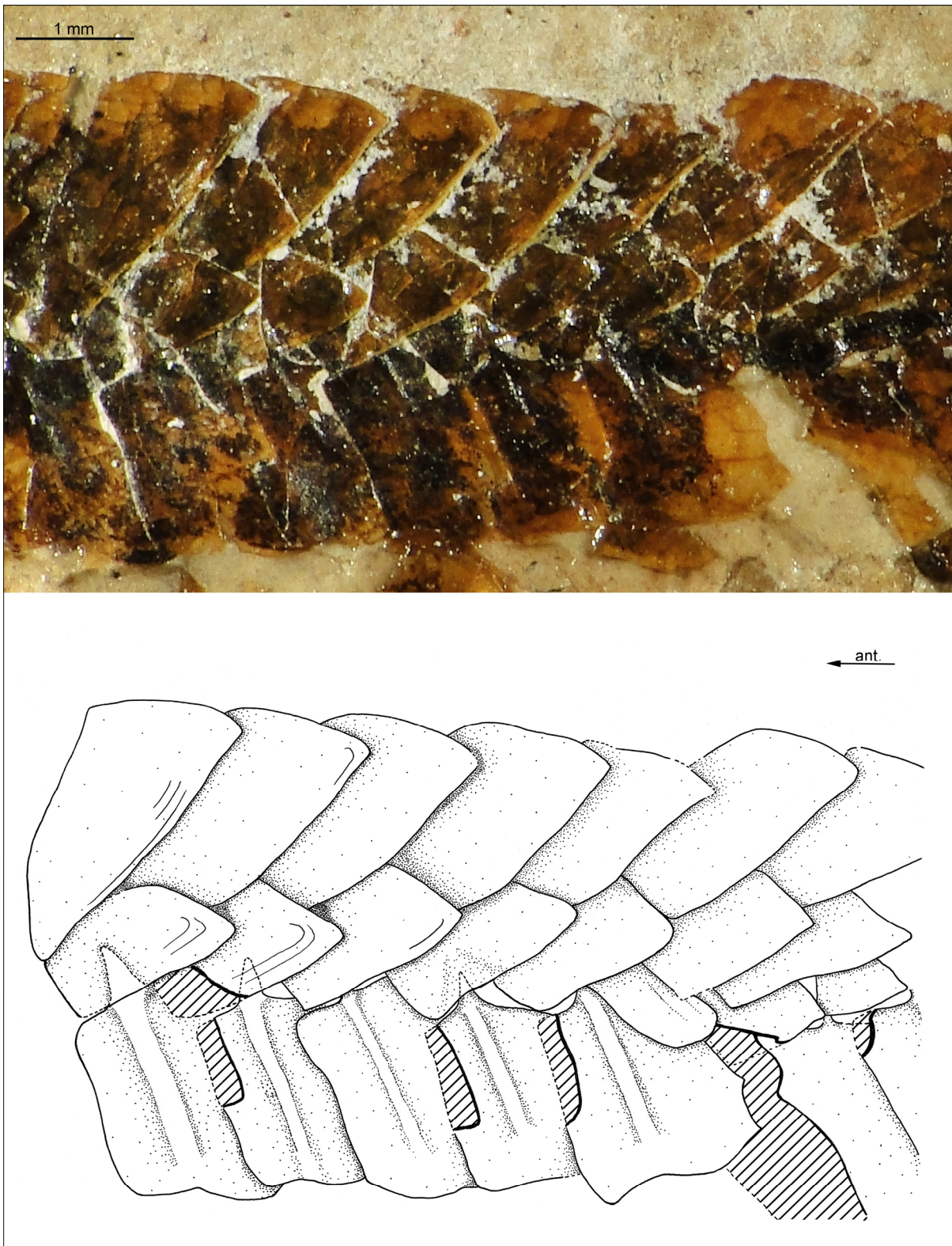


**Figura 3.56. Escamas del flanco con línea lateral.** **A.** Fotografía (x1,2) y esquema (x1,6) de un parche de escamas preanales del ejemplar MIC-V635. **B.** Fotografía (x1,25), y esquema (x2) del detalle indicado en el recuadro blanco en la foto, de la región caudal del espécimen MIC-V523. Abreviaturas: **ant.**: indica la región anterior del cuerpo; **apll**: poro adicional de la línea lateral; **II**: línea lateral.



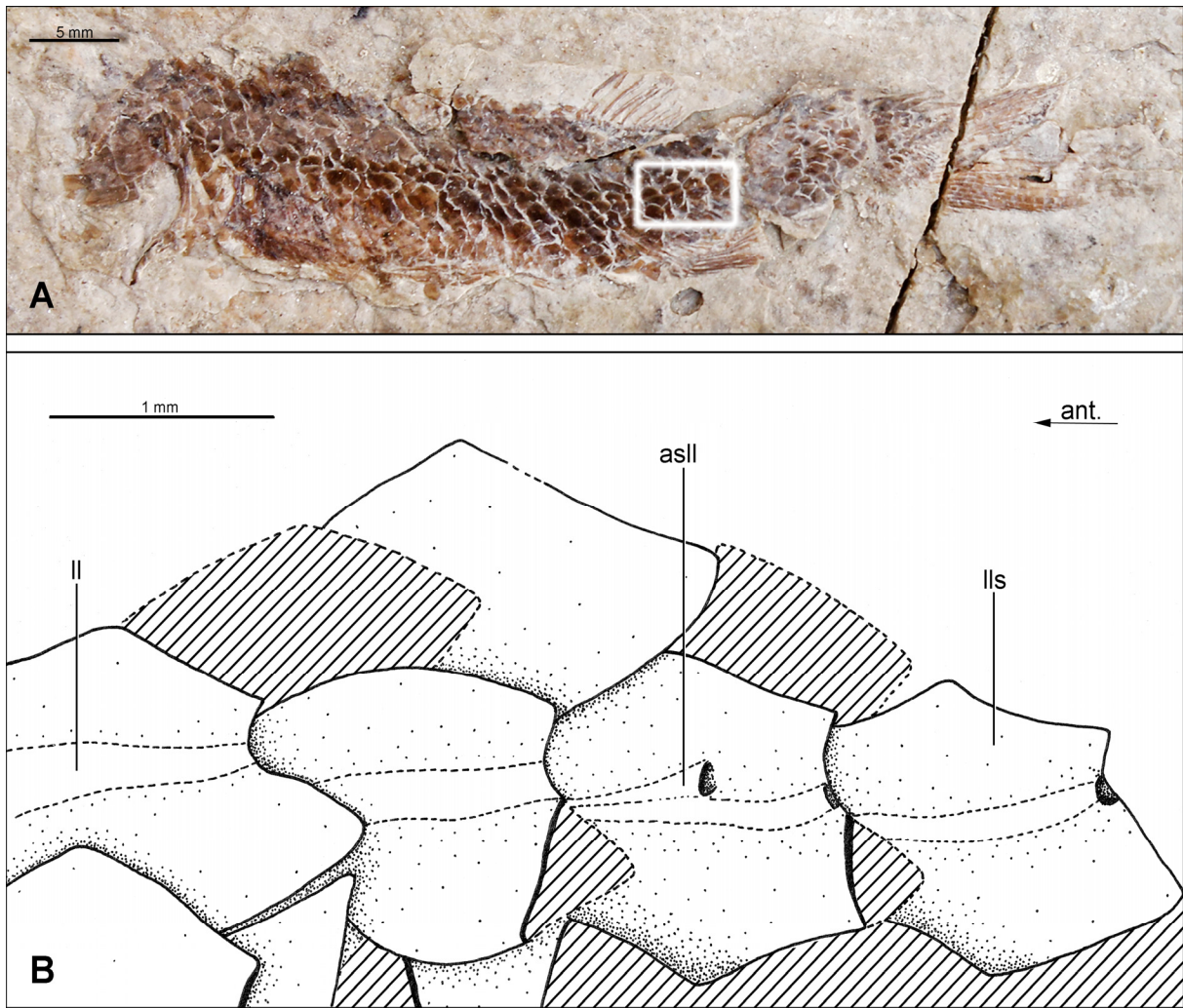


**Figura 3.57.** A. Fotografía en lupa binocular ( $\times 0,75$ ) del flanco del espécimen MIC-V662. El recuadro blanco hace referencia al dibujo en B. B. Esquema de detalle ( $\times 3,2$ ) de una porción del margen dorsal del cuerpo, compuesto por hileras de escamas pares. Abreviaturas: **ant.**: indica la región anterior del cuerpo.

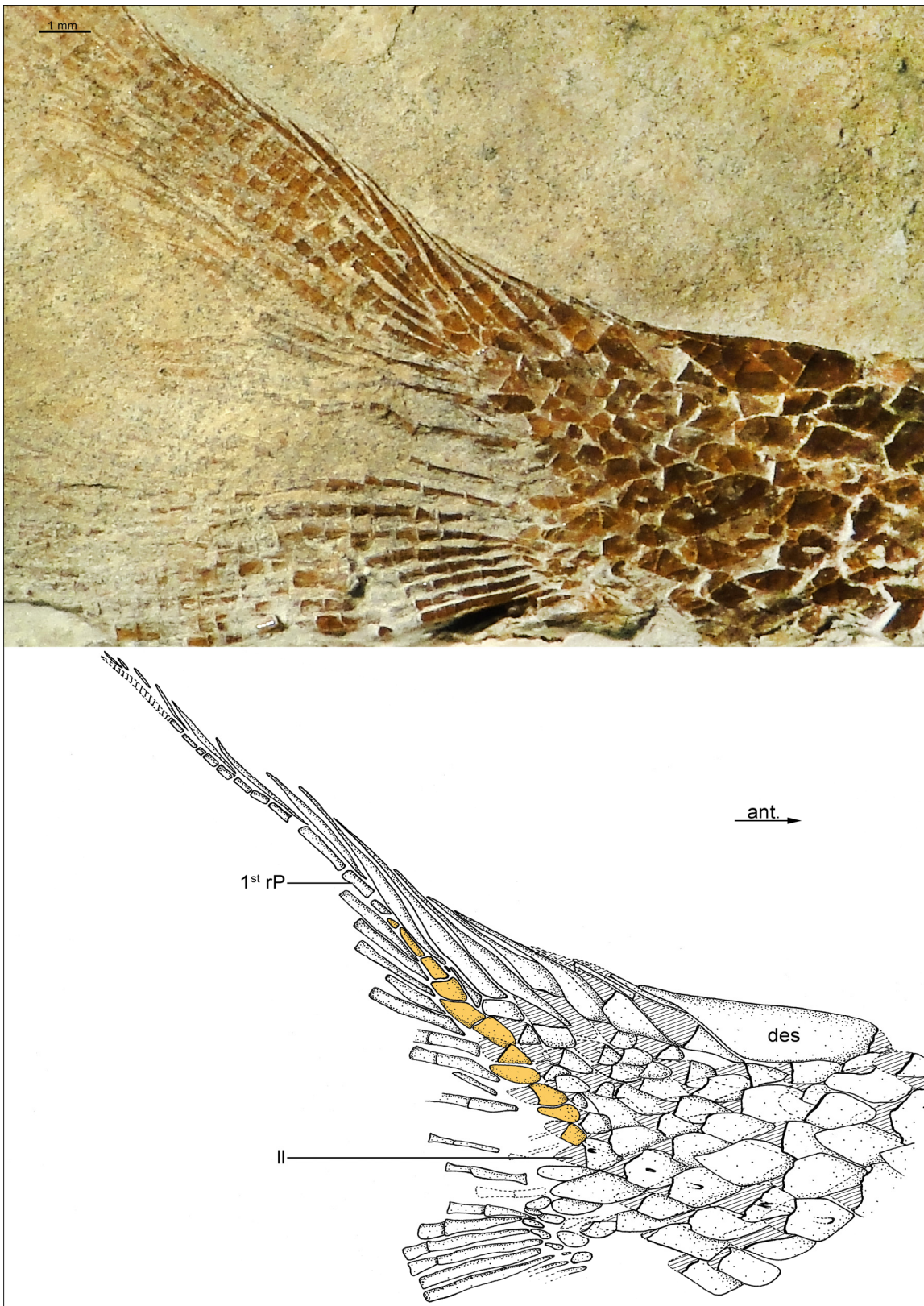


**Figura 3.58.** Región postcraneal del espécimen MIC-V701a. Se muestra, mediante una fotografía en lupa binocular (x1,6) y su respectivo esquema en cámara clara (x3,2), la fila de escamas pares que forma el borde dorsal del cuerpo. Se aprecia en este ejemplar en particular, que la hilera dorsal tiene otra dirección respecto a las demás escamas del cuerpo. Abreviaturas: *ant.*: indica la región anterior del cuerpo.



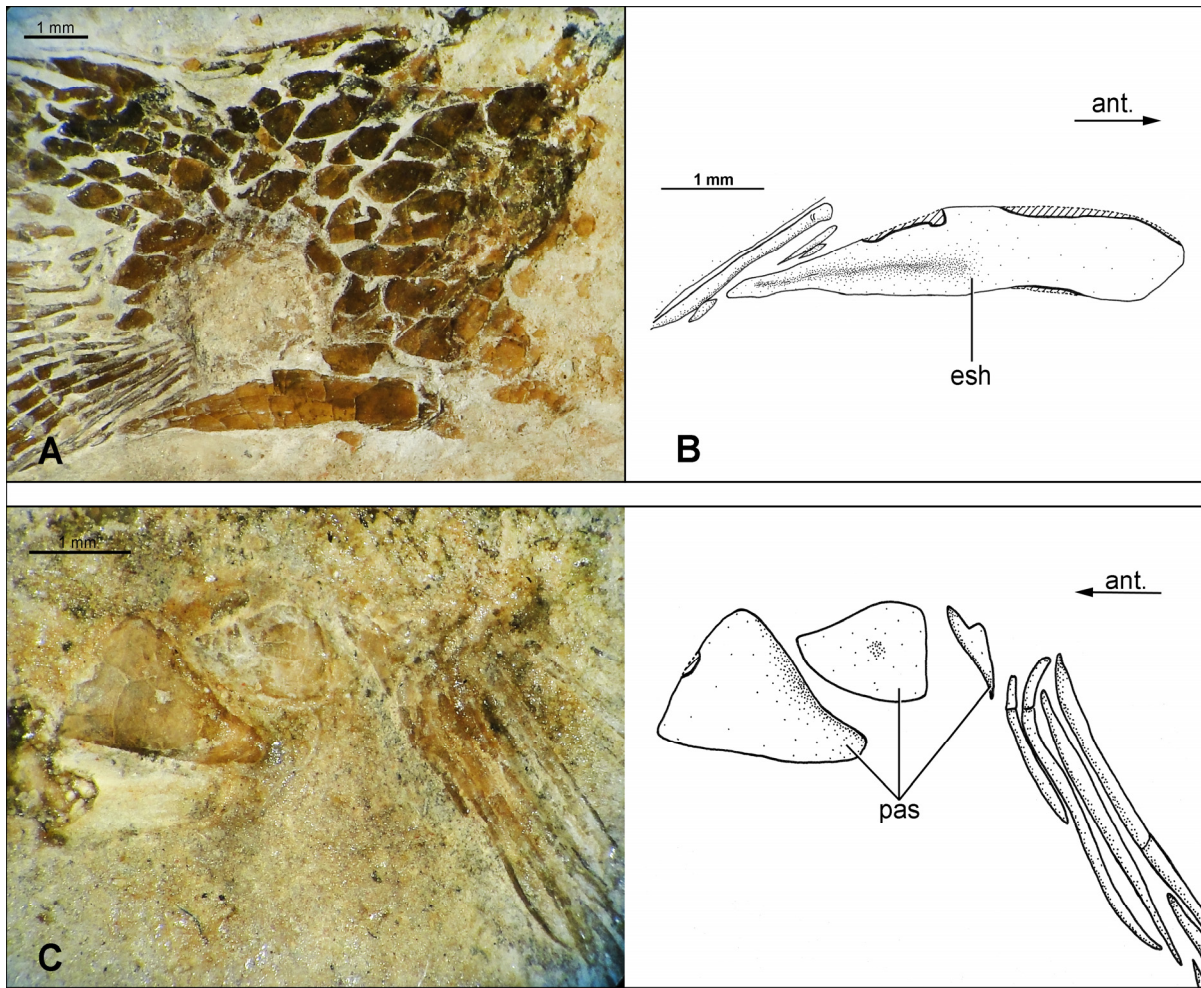


**Figura 3.59.** Ejemplar MIC-V46a. **A.** Fotografía del espécimen completo; el recuadro blanco indica el detalle esquematizado en B. **B.** Dibujo de detalle (x3,2) de las escamas de la línea lateral en la región caudal anterior. Abreviaturas: **ant.**: región anterior del cuerpo; **asll**: segmento adicional de la línea lateral; **ll**: línea lateral; **lls**: escama de la línea lateral.

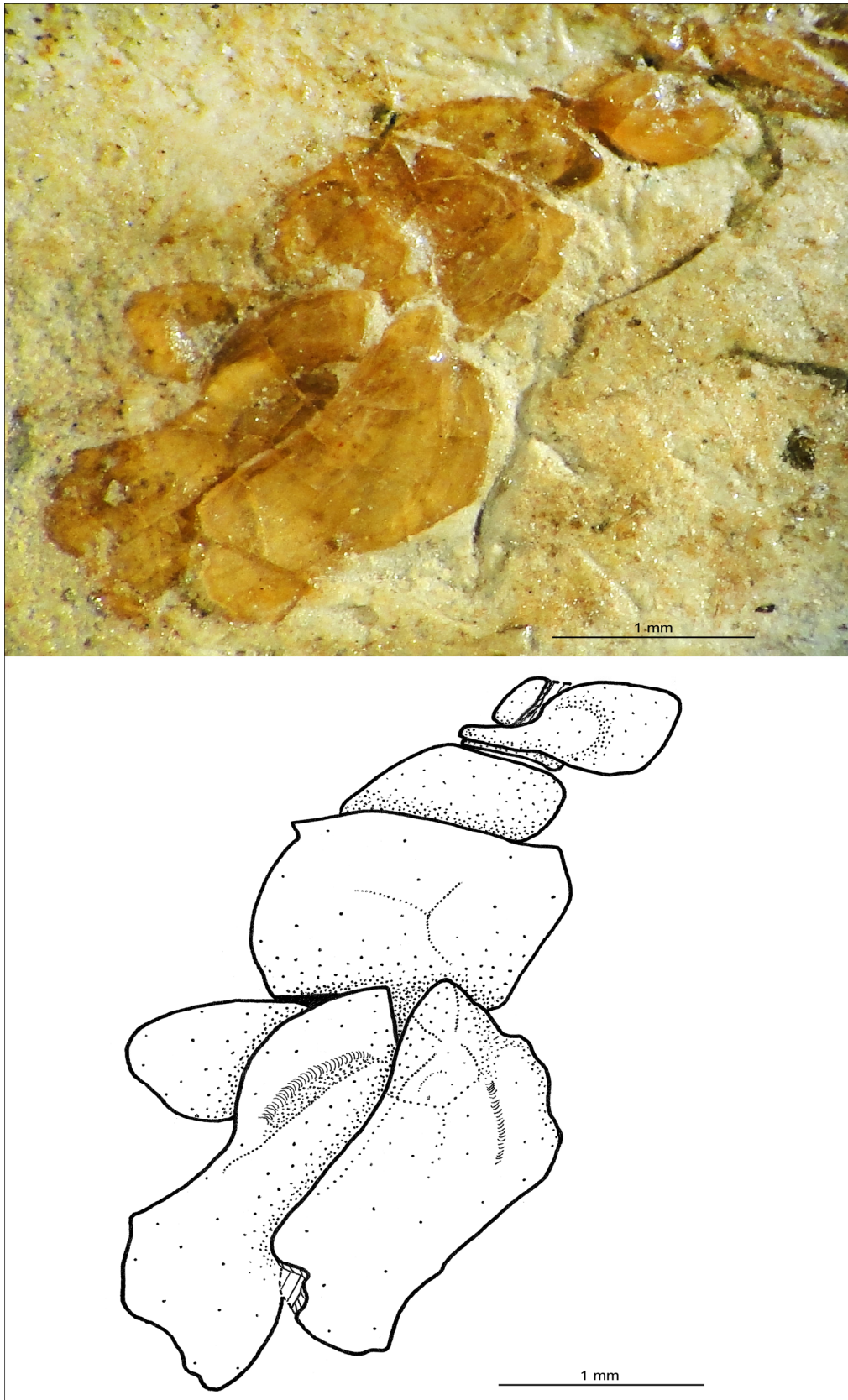


**Figura 3.60.** Escamación de la aleta caudal del espécimen MIC-V523. Fotografía (x0,75) y esquema interpretativo (x3,2). Se observa el escudo caudal dorsal; en color (naranja): la fila de escamas que forma el borde posterior de la aleta y dispuesta dorsalmente a la última escama de la línea lateral, y la serie de escamas que recubren la base del primer radio principal. Abreviaturas: **ant.**: región anterior del cuerpo; **des**: escudo dorsal; **II**: línea lateral; **1<sup>st</sup> Pr**: primer radio principal.



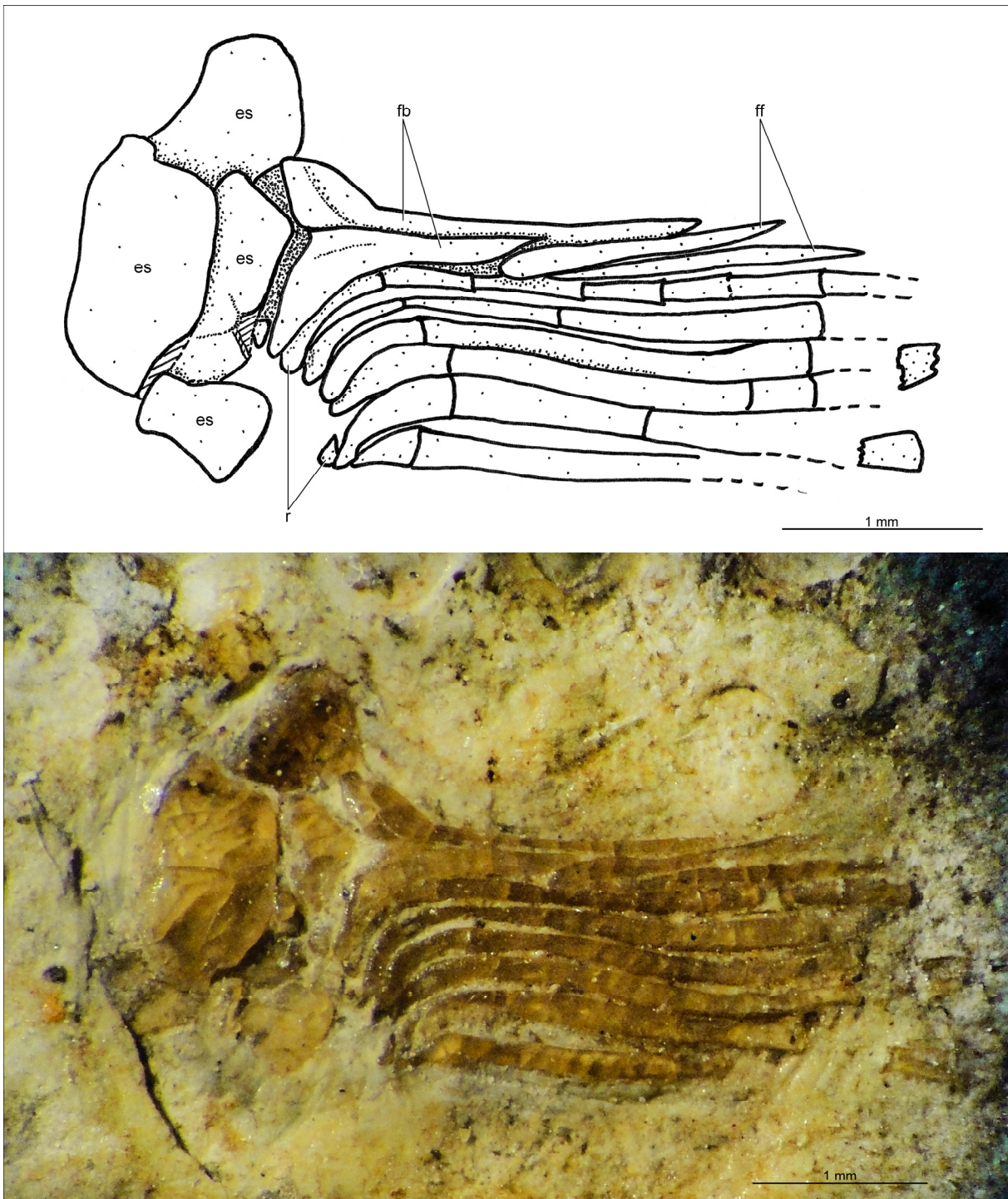


**Figura 3.61.** Escudos asociados a aletas. **A.** Fotografía de la región caudal de MIC-V660 (x1,6). **B.** Detalle esquemático en cámara clara (x3,2) del escudo ventral de A. **C.** Fotografía (x2,5) y esquema (x2) de los escudos preanales de MIC-V519a. Abreviaturas: **ant.**: región anterior del cuerpo; **esh**: escudo hipoaxial; **pas**: escudos preanales.



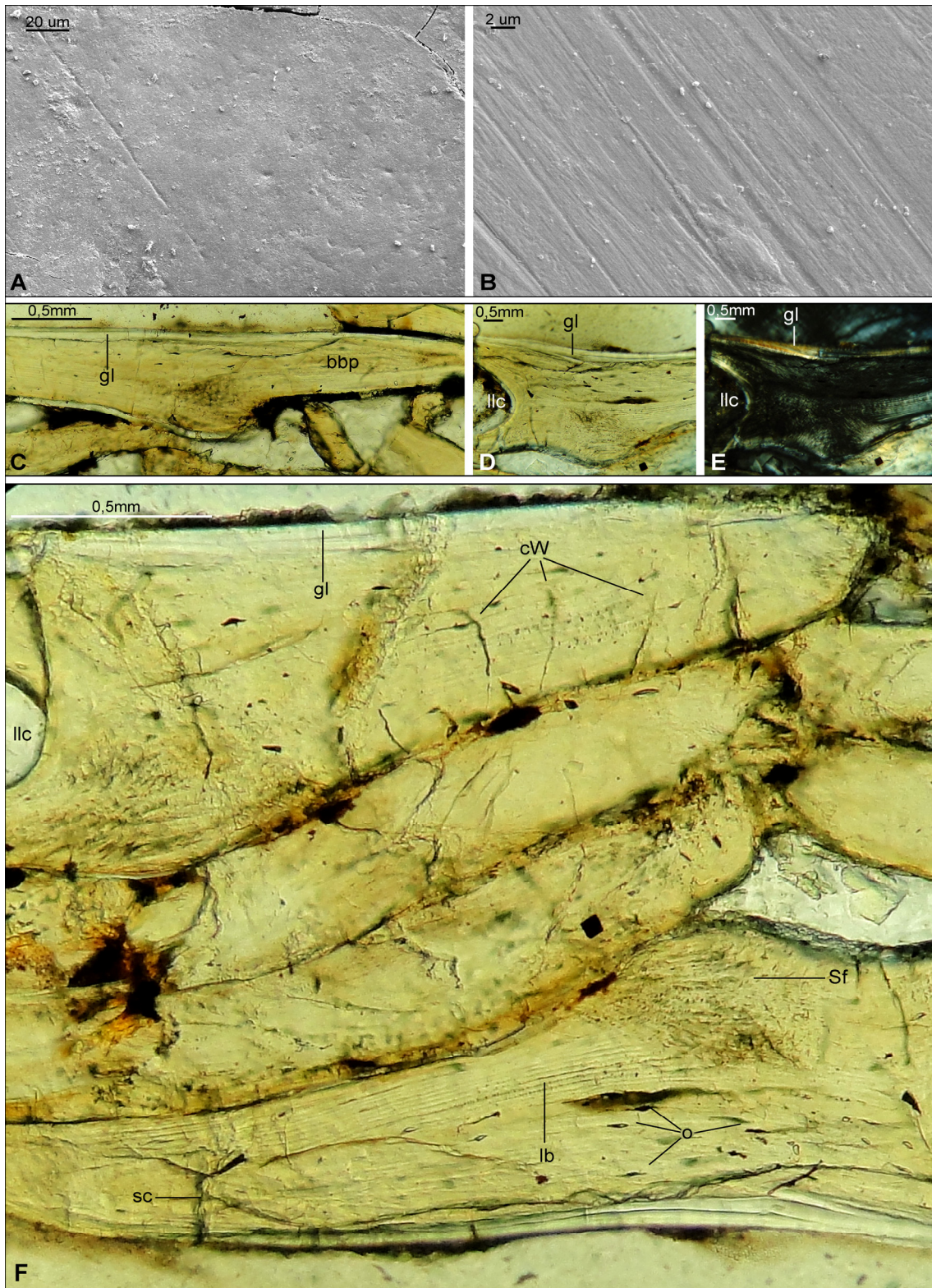
**Figura 3.62.** Fotografía (x3,2) y esquema en cámara clara (x5) de las escamas preanales del espécimen CORD-PZ 2033.





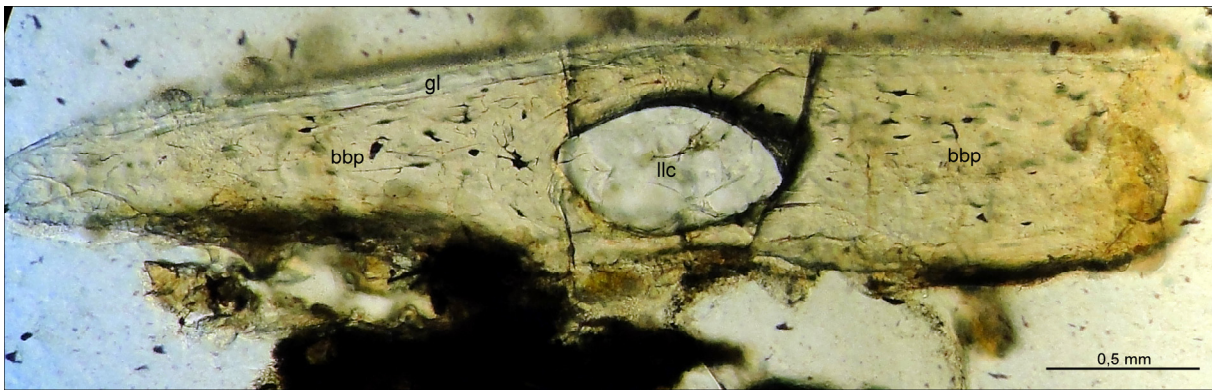
**Figura 3.63.** Dibujo (x5) y fotografía (x3,2) de la aleta pélvica de CORD-PZ 2033. Se indican los fulcros y los escudos que preceden la aleta. Abreviaturas: **es**: escudo; **fb**: fulcros basales; **ff**: fulcros marginales.





**Figura 3.64.** **A.** Fotografía de MEB de la superficie de una escama de la muestra T 5,5 (x550). **B.** Fotografía de MEB de la superficie de una escamas de la muestra MIC-V706a (kx3); nótese que con el aumento señalado es posible ver la superficie estriada de la ganoína. **C-F.** Fotografías tomadas en microscopio petrográfico sobre escamas de MIC-V523: **C.** Escama de tipo lepisosteoide (x20). **D.** Escama con múltiples capas de ganoína bajo luz normal (x40). **E.** Escama con múltiples capas de ganoína bajo luz polarizada (x40). **F.** Ganoína y placa basal ósea, mostrando todas las características de una escamas lepisosteoide (x20). Abreviaturas: **bbp**: placa ósea basal; **cW**: canaliculi de Williamson; **gl**: lámina de ganoína; **lb**: hueso lamelar; **llc**: canal de la línea lateral; **o**: espacios dejados por los osteocitos; **sc**: canal simple; **Sf**: fibras de Sharpey.





**Figura 3.65.** Escama ganoidea de tipo lepisosteoide del ejemplar MIC-V523. Abreviaturas: **bbp**: placa ósea basal; **gl**: lámina de ganoína; **llc**: canal de la línea lateral.

**B gen. nov.**

Diagnosis: basada en una única combinación de caracteres. Peces de cuerpo alto, aproximadamente un tercio de su largo total estimado. Margen dorsal del cuerpo formando una joroba ubicada posteriormente al cráneo. Gran orbitoesfenoides. Cinco a ocho suborbitales. Maxilar con proceso articular anterior bien desarrollado. Presencia de articular anterior y articular posterior. Cóndilo articular del cuadrado de pequeño tamaño respecto al cuerpo del hueso. Línea lateral atravesando el cuerpo del pez entre la quinta y la sexta hilera de escamas horizontales. Cuerpo recorrido por aproximadamente 14 filas horizontales de escamas altas que delimitan el cuerpo alto.

Especie tipo: *Sp B*, sp. nov.

Contenido: únicamente la especie tipo.

**B gen.et sp nov.**

Diagnosis: la misma que la diagnosis del género.

Holotipo: MIC-V705 (Figura 3.66 D).

Paratipos: MIC-V527, MIC-V692 (Figura 3.66 A y C).

Distribución Geográfica y edad: ídem que para la familia.

***Descripción***

La descripción y esquemas de detalle de ciertas partes del cuerpo no han podido realizarse debido al escaso material y a su delicado estado de preservación. Asimismo, algunos ejemplares, como V705 que se encuentra relativamente completo, no han podido

prepararse en su totalidad; su preservación es tan delicada, que al prepararse y extraerse el sedimento que rodea a los huesos, estos pierden el sustento, y se quiebran o se desprenden de su lugar.

**Cráneo** (V527, V620, V692, V705)

### **Techo y caja craneana**

En términos generales, el techo craneano es corto, finalizando a la altura del margen anterior del opercular. El techo del cráneo presenta una región anterior triangular y una región posterior ancha y rectangular (Figura 3.67 B). De los huesos dermales que lo conforman, sólo han podido ser medianamente descritos los **nasales (na)**, observado uno de ellos con claridad en el ejemplar V705. Éste es un hueso no laminar, con forma aproximadamente ovalada (Figura 3.67 B). Aparentemente articula medialmente con el otro nasal, posteriormente con el parietal y lateralmente estaría contactando con el primer supraorbital. Si bien, debería portar una porción del canal sensorial supraorbital, no se observa el paso del mismo, ni sus poros sensoriales. Asimismo, las aperturas nasales no se han observado.

En el espécimen V692 se observa una estructura triangular en la región más anterior del techo craneano, y ésta podría corresponder el rostral medio. Sin embargo, se encuentra muy deteriorada haciéndose imposible tanto su determinación como su descripción (Figura 3.67 A). En cuanto a los huesos parietales, postparietales y dermopteróticos, se han observado muy fragmentariamente en el ejemplar V705 (Figura 3.67 B), aunque no han podido ser descritos. De hecho, debido al sedimento que ha quedado atrapado entre ellos, no ha sido posible determinar si estos tres huesos se disponen como estructuras independientes o se encuentran fusionados en algún grado. Lo que ha podido observarse, es una serie de poros pertenecientes al canal sensorial supraorbitario, que claramente recorre el parietal y postparietal. Los poros observados presentan semejanza con aquellos descritos en la especie A (Figura 3.67 B). Todos los huesos del techo craneano se encuentran cubiertos por ganoina.

Aunque no han podido describirse, en el ejemplar V692, se ha observado al **paraesfenoides (psf)**, formando la base de la caja craneana, mientras que formando el lateral interno de la caja, se observa una estructura de gran tamaño, que ha sido interpretada como el **orbitoesfenoides (osf)** (Figura 3.67 A).

### **Serie circumorbital, suborbitales y anillo esclerótico**

Ninguno de los especímenes ha conservado la serie circumorbital completa, y sólo ha sido posible reconstruirla en parte. Por otro lado, debido a la preservación del material, no se ha podido corroborar la presencia de antorbital, ni de observar al dermoesfenótico. De la serie circumorbital se describen: tres infraorbitales del margen posteroventral de la órbita (se desconocen los infraorbitales ubicados en dirección rostral) y dos supraorbitales. En relación a la órbita, asimismo, se observan suborbitales en número variable y el anillo esclerótico.

Cabe destacar, que al igual que en la SpA, el anillo circumorbital es de tipo laxo, es decir, varios de sus elementos, como los supraorbitales y los infraorbitales posteriores a la órbita, no articulan entre sí, dejando espacios entre ellos.

#### **Serie infraorbital-Infraorbitales (io) (V527, V692, V705)**

Si bien el número total de infraorbitales se desconoce, claramente se observan tres de ellos. El infraorbital que se ubica en el borde posteroventral de la órbita, es el de mayor tamaño de los preservados, y presenta forma de redondeada a ovalada. Posiblemente, este se trate del infraorbital 2 o el infraorbital 3. Una evidente porción del canal sensorial infraorbitario, surca al hueso muy cercanamente a su borde dorsal (Figura 3.68). No se han observado poros del canal. En el ejemplar V692, se observa como este infraorbital cubre medialmente al cuadrado; asimismo, su margen ventral, llega muy próximo al cuadrado yugal y al brazo ventral del preopercular (Figura 3.69). Posteriormente limita con algunos suborbitales y dorsalmente lo hace con el primer infraorbital posterior (Figura 3.68).

Los infraorbitales posteriores presentan más o menos la misma forma y tamaño. Son pequeños elementos rectangulares de bordes sinuosos, atravesados en su zona media por un ancho canal infraorbitario del que no se han observado poros. En su margen posterior, estos infraorbitales limitan con los suborbitales, pero aparentemente no estaría articulando un infraorbital con otro. No se conoce el elemento ubicado dorsalmente al segundo infraorbital posterior de la órbita (Figuras 3.68 y 3.70 A y B).

#### **Supraorbitales (sup) (V705)**

Los supraorbitales sólo se han visto en el ejemplar V705 (Figura 3.67 B). Se trata de dos estructuras rectangulares y laminares, que cierran dorsalmente a la órbita, aunque no articulan entre sí. Aparentemente el primero de ellos es de menor tamaño, y limita en



dirección rostral con el nasal. No se conoce el límite posterior del último supraorbital.

#### **Suborbitales (sob) (V527, V692, V705)**

Los suborbitales aparentemente se presentan en un número variable de acuerdo el ejemplar. Mientras se han contabilizado ocho suborbitales en V705, en V527 se observan entre cinco y seis (Figuras 3.68 y 3.71 B). Estos son pequeños, laminares y de forma ovalada a redondeada. Se encuentran articulando entre sí, y se ubican anteriormente al preopercular, y posteriormente a la serie de infraorbitales posteriores a la órbita. Los suborbitales que se encuentran ubicados dorsalmente, al menos en el ejemplar V705, cubren completamente al hiomandibular, alcanzando el margen del techo del cráneo. El ejemplar V527, en cambio deja expuesto parte del hueso hiomandibular.

#### **Anillo esclerótico (as) (V705)**

Los huesos escleróticos constan de varios elementos en número indeterminado. Muy probablemente, estos se encontraran formando un anillo completo alrededor de la órbita, sin embargo, aún permanece desconocida una pequeña porción de la región anterior de la órbita.

### **Arco mandibular superior y huesos dérmicos asociados**

En relación al arco mandibular superior se han observado, el cuadrado (condral) y los siguientes huesos dérmicos: entopterigoides; ectopterigoides; cuadrado yugal; maxilar; supramaxilar y premaxilar. Debido a la preservación y al escaso material disponible, la descripción se ha restringido a los siguientes huesos:

#### **Cuadrado (q) (V527, V 692)**

Si bien se encuentra parcialmente cubierto por uno de los infraorbitales, el cuadrado puede apreciarse con bastante claridad en el ejemplar V692 (Figura 3.69). Presenta un cóndilo articular pequeño con respecto al resto de su cuerpo que aparentemente es bastante grande. El tamaño del cuerpo podría estar compensando la acción del pequeño cóndilo en la articulación con la mandíbula inferior que es robusta. El cuerpo del cuadrado, si bien no puede verse

completamente, presenta un reborde en su margen anterior, y hasta donde puede observarse, se encuentra completamente osificado. El cuadrado limita anterodorsalmente con el entopterigoides y con el ectopterigoides, y es esperable que dorsalmente o posterodorsalmente, también lo haga con el metapterigoides. Lateralmente se encuentra cubierto por el gran infraorbital, interpretado como infraorbital 2 o 3.

### **Cuadrado yugal (qj) (V527)**

Es un hueso dérmico con forma de barilla alongada casi del mismo ancho en toda su extensión, excepto en la porción posterior que aparentemente disminuye un poco su diámetro. Se ubica descansando sobre el brazo ventral del preopercular, y en dirección rostral, alcanza muy cercanamente la zona articular de la mandíbula inferior (Figura 3.71 B).

### **Maxilar (mx) (V 527, V692)**

A partir de lo que ha podido observarse sólo en dos especímenes, el maxilar es un hueso alongado, casi tan largo como la mandíbula inferior (Figura 3. 69). Su margen posterior es marcadamente convexo (Figuras 3.69 y 3.71). A partir de lo observado en el ejemplar V692, el margen dorsal del maxilar es cóncavo en sus dos tercios posteriores. En dirección rostral este margen se hace anguloso y descende abruptamente dando lugar a un proceso articular anterior del maxilar bien desarrollado. Esta porción anterior del hueso es alongada y muy delgada, teniendo menos de la mitad del ancho que su extremo posterior. Sobre el último tercio del margen dorsal cóncavo, articula el supramaxilar. Ventralmente, el maxilar posee un margen sinuoso con concavidades y convexidades y carece de dientes (Figura 3.69).

### **Supramaxilar (smx) ( ?V527, V692)**

El supramaxilar es un único hueso, pequeño y, como se mencionó, se aloja sobre el último tercio del margen dorsal del maxilar, que presenta una superficie articular ligeramente cóncava (Figura 3.69). Mayormente a partir de lo observado del espécimen V692, puede decirse que el supramaxilar tiene forma general alongada, con su extremo anterior delgado y con forma de barra, y su porción media-posterior triangular y más alta.

### Arco mandibular inferior y huesos dérmicos asociados

(V527, V692)

El arco mandibular inferior está constituido por el cartílago de Meckle. Éste se osifica y, en asociación con una serie de huesos dérmicos, da lugar a la mandíbula inferior. Las siguientes osificaciones del cartílago del Meckel han sido observadas: **articular anterior (ar1)**, **articular posterior (ar2)**, **retroarticular (rar)** y **?coronomeckeliano (corm)**.

Entre los huesos dérmicos observados se encuentran: **dentario (d)**, **angular (ang)**, **surangular (sang)** y **coronoides (cor)**.

Respecto a la posición del ojo, la mandíbula inferior articula a la altura del primer tercio de la órbita ((véase tabla de medidas N° 2).

La mandíbula inferior ha podido describirse en vista lateral y en vista medial, a través del ejemplar V692 que muestra la mandíbula izquierda y derecha, en ambas vistas.

La longitud de la mandíbula inferior, representa aproximadamente un 30% la longitud total del cráneo (ver tablas de medidas). En términos generales, la mandíbula inferior tiene forma trapezoidal, siendo su altura, comparativamente menor que la altura de la zona media-posterior coincidente con el surangular, que es la región más alta. Ventralmente forma un margen casi recto (Figura 3.69).

*Vista lateral:* se aprecia al dentario, que es el hueso de mayor tamaño que constituye la mandíbula inferior. Éste está formado por dos partes principales, la dorsal o dental y la ventral o esplenial. La primera, tiene forma de rampa y porta dientes a lo largo de aproximadamente la mitad de su longitud. Los dientes se disponen en una fila simple de ocho a diez, y son cónicos y puntiagudos. La parte esplenial, es horizontalmente alongada, y porta el canal sensorial mandibular. Ambas zonas, se encuentran de algún modo delimitadas por una ornamentación en cresta que cruza al dentario longitudinalmente (Figura 3.69). El canal sensorial, se extiende posteriormente hasta alcanzar el angular, abriéndose al exterior a través de nueve a diez poros conspicuos y finalizando verticalmente en el extremo posterior de este último. Si bien el dentario es el hueso de mayor tamaño, el angular es muy grande también, siendo casi del mismo tamaño que el primero. Éste posee forma rectangular, y ocupa casi toda la zona posterior de la mandíbula inferior. El surangular en vista lateral es un hueso pequeño, siendo aproximadamente, un tercio del angular. El proceso coronoides no es muy alto, y se encuentra formado por el surangular y el dentario (Figura 3.69).

*Vista medial:* además de observarse el angular, el surangular y el dentario, se observan

el articular anterior, el articular posterior, el retroarticular, los coronoides, y una región central y ubicada en un plano más interno, que se ha interpretado como el coronomeckeliano (hueso de tendón) (Figura 3.69). En esta vista, el surangular, es un hueso robusto y grande, que cubre parte del dentario, del angular, y del articular anterior, dorsalmente. Sobre la cara medial del dentario, próximo al borde oral donde se implantan los dientes, se ubican de cuatro a cinco coronoides, que aparentemente no portan dientes, pero muy probablemente estos se perdieron durante la preparación. Los coronoides son estructuras redondeadas o subesféricas que se disponen cercanamente entre sí (Figura 3.69). En la parte ventral del dentario, se observa el recorrido del canal sensorial mandibular. La faceta articular de la mandíbula inferior, está formada por el articular posterior (dorsal) y el retroarticular (ventral). Asimismo, se observa un hueso extra ubicado anteriormente al articular posterior, que se ha interpretado como un articular anterior. Según Grande y Bemis (1998), particularmente en *Amia calva*, dos articulares estarían participando activamente en la doble articulación mandibular. Mientras que en el articular anterior, es donde articula el cóndilo del cuadrado, en el articular posterior, es donde articula el simplético. En *Amia*, ambas estructuras se observan como elementos óseos independientes que articulan a través de una importante zona cartilaginosa. A diferencia de ello, en la especie bajo estudio, ambos elementos articulan firmemente entre sí, quizás formando una articulación casi inmóvil, con poco, o nada de cartílago. Si la interpretación de esta estructura es correcta, podría pensarse que, probablemente el simplético se encontrara participando de la articulación mandibular, siendo lo anterior, una prueba indirecta de ello. Es preciso corroborar dicha observación con potencial nuevo material donde pueda observarse al simplético y su participación o no, en la articulación mandibular. Al menos por lo que pudo verse en la única mandíbula inferior preservada en vista medial, no habría prearticular.

### **Arco hioideo**

(V523 y V692)

### **Hiomandibular (hy)**

Debido a que no se ha observado aislado, y a las condiciones de preservación, no ha podido describirse la forma del hiomandibular. Sin embargo, claramente éste queda expuesto al menos en los ejemplar V523 y V692, formando parte de los laterales del cráneo (Figuras 3.70 y 3.71 A). Por el contrario en V705, no se observa el hiomandibular, quedando cubierto



por los suborbitales.

### **Simpléctico**

No ha podido observarse este elemento.

### **Hiales**

En el material disponible solo se ha preservado el **ceratohial anterior (cha)** y el **hipohial (hh)** (Figura 3.69).

El ceratohial anterior, es un hueso rectangular, ancho y redondeado en sus extremos anterior y posterior, y constreñido en su región media. Su superficie es sinuosa, y en ella se destacan dos pequeñas concavidades ubicadas muy cercanamente a sus extremos (éstas se han marcado mediante dos fechas en la figura 3.69). Este hueso, posteriormente limita con el ceratohial posterior, que no se ha observado, debido a que se encuentra cubierto lateralmente por los radios branquiostegos. Sobre el borde inferior del ceratohial anterior, descansan la mayoría de los radios branquiostegos. Anteriormente el ceratohial limita con el hipohial.

El hipohial es un hueso de gran tamaño, aproximadamente de la mitad del tamaño del ceratohial anterior. Presenta forma más o menos cuadrangular y una superficie ondulada y sinuosa. Si bien el hipohial es un único elemento, se constituye de una superficie cartilaginosa, sobre la que se apoyan dos piezas osificadas, formando en conjunto, un solo elemento (Figura 3.69).

### **Serie opercular, radios branquiostegos y placa gular**

(V527, V692, V705)

### **Preopercular (pop)**

Si bien en general el preopercular se encuentra bastante deteriorado, es un hueso de forma creciente, delgado y alargado (Figura 3.70 A y C). Por su disposición, corresponde a un preopercular posteriormente inclinado, según la clasificación propuesta por Mickle (2013). Aparentemente el brazo ventral del preopercular, es un poco más largo que el dorsal y alcanza

la mandíbula inferior, que como fue mencionado, se ubica adelantada respecto a la órbita (Figuras 3.70 y 3.71 A). Ventralmente el brazo ventral del preopercular articula con el interopercular, y dorsalmente lo hace con el cuadrado yugal (Figura 3.71). El preopercular en todo su borde anterior, limita con los suborbitales. Algunos de estos huesos, articulan con el preopercular, mientras que otros se disponen muy cercanos al preopercular, pero no se ponen en contacto con él (Figuras 3.68 y 3.71). El preopercular cubre, mediante la cara medial de su brazo dorsal, una porción del hiomandibular ubicado anteromedialmente (Figura 3.70 A y 3.71). Posteriormente limita con el opercular y el subopercular (Figura 3.70 A y C). No se conoce el límite dorsal del preopercular.

El canal sensorial preopercular queda evidenciado por la presencia de grandes poros que perforan el hueso cerca del margen dorsal de su brazo ventral (Figura 3.70 A y C).

El preopercular desarrolla un importante papel como soporte extra en el suspensorio, y por ello, funcionalmente, se encuentra más ligado a la suspensión de la mandíbula, que a la ventilación del organismo.

### **Opercular (op)**

El opercular es angosto, presenta forma ovalada, con su margen anterior más bien recto y su margen dorsal y posterior convexo (Figuras 3.67 B y 3.70). Debido a la preservación, no ha podido corroborarse si este margen posterior presenta proyecciones posteriores. Ventralmente presenta forma triangular, y mediante uno de sus lados, articula con el subopercular, anteriormente lo hace con el preopercular (Figuras 3.70 A y C). Es posible, al igual que en la especie A, observar en la superficie lateral del opercular, una pequeña muesca que probablemente haya sido producida por la articulación medial del hiomandibular con el opercular (Figuras 3.67 B y 3.70). Dorsalmente, el opercular llega cercanamente al techo craneano, aproximadamente a la altura del límite del extraescapular con la zona dermopterótica posterior (Figura 3.67 B). Aparentemente el opercular presenta una superficie sin ornamentaciones.

### **Subopercular (sop)**

El subopercular, dispuesto ventralmente al opercular, y dorsalmente al interopercular, es un hueso de forma trapezoidal, y aproximadamente, de la mitad del tamaño del opercular (Figura 3.70 A y C). Sus márgenes son algo ondulados, especialmente sus márgenes articulares dorsal y ventral que forman una leve concavidad. El subopercular se dispone en

general recostado, inclinándose posteriormente, con sus márgenes laterales casi paralelos al eje del cuerpo. Ventralmente, el subopercular articula con los últimos radios branquiostegos, mientras que dorsalmente, a través de su margen lateral anterior, lo hace con el preopercular (Figura 3.70 A y C). La superficie del hueso es lisa.

### **Interopercular (iop)**

El interopercular es de gran tamaño, siendo aproximadamente del mismo tamaño que el opercular. (Figuras 3.70 A y C y 3.71 A). Presenta forma rectangular con el borde dorsal y posterior, casi recto, y el margen ventral marcadamente convexo. Anteriormente, forma un extremo romo. El interopercular, articula posteriormente con el subopercular, dorsalmente con el preopercular, y anterodorsalmente, llega cercanamente a la región articular de la mandíbula inferior. Si bien presenta una superficie sin ornamentaciones, ésta es ondulada con algunas depresiones y elevaciones (Figura 3.70 A y C).

### **Radios branquiostegos (rbr)**

La serie branquiostegal se ha preservado completamente en el ejemplar V692 (Figura 3.69 A y C). Los radios branquiostegos, constituyen una serie de estructuras alargadas, anchas y aplanadas, dispuestas imbricadas unas con otras. En el ejemplar V692, se han contado 12 radios branquiostegos que van aumentando de tamaño hacia la región caudal. Éstos, articulan sobre la cara lateral del ceratohial anterior, y probablemente también lo hagan con el ceratohial posterior que no puede observarse. El último elemento de la serie branquiostegal, es claramente de mayor tamaño que los demás (Figura 3.69 A y C y 3.71).

### **Placa gular (gu)**

No se ha observado placa gular, pero no se descarta la posibilidad de que ésta haya estado presente. Lo anterior, se basa en que de los cuatro ejemplares disponibles, dos de ellos (V705 y V620) no han preservado la región anteroventral del cráneo. Al mismo tiempo, descartar la placa gular sólo por los dos especímenes que han preservado esta zona, no sería correcto, ya que V527 se ha preservado en vista lateral, y V692, si bien con buena preservación, presenta sus huesos desplazados, y la placa gular podría haberse perdido. Potencial nuevo material muy probablemente ayude a resolver este punto.

## Arcos branquiales

No se han observado los arcos branquiales.

### Postcráneo (V527, V620, V692, V705)

El postcráneo en general se encuentra mal conservado y lamentablemente no se han preservado las aletas, exceptuando la aleta dorsal del espécimen V620 (Figura 3.72 B). De ella, puede decirse que presenta fulcros basales y dos radios cortos anteriores, probablemente radios procurrentes. Sin embargo, debido a su delicado estado de preservación, no ha podido describirse.

Del resto del postcráneo, además de las escamas, sólo ha podido reconstruirse, a partir de cuatro ejemplares, la cintura pectoral que se describe a continuación:

### Cintura pectoral

La cintura pectoral se encuentra compuesta por el **posttemporal (pt)**, el **cleitro (cl)**, la **clavícula (cla)**, el **supracleitro (scl)** y los **postcleitros dorsal (psc1)** y **ventral (psc2)**.

El posttemporal, es un hueso alargado, que hace de nexo entre los demás huesos de la cintura pectoral, y el cráneo. Como tal, articula anteroventralmente, con el supracleitro, y anterodorsalmente, con la región posterior del endocráneo (Figura 3.67 B). En el ejemplar V705 se observan poros de la línea lateral del posttemporal, que emergen en su superficie, cercanamente al borde anterior.

El cleitro se dispone verticalmente, casi perpendicular al axis del cuerpo, formando un ángulo de más de 150° de brazo a brazo (Figuras 3.67 A). Sus brazos ventral y dorsal son muy cortos. El primero, se encuentra en su extremo, articulando con la clavícula, que es un hueso robusto, triangular, y de gran tamaño, casi de la mitad del tamaño del cleitro (Figura 3.73). No queda aún claro, si las clavículas del lado derecho y del lado izquierdo, se juntarían en la línea media ventral del cuerpo del pez. El brazo dorsal del cleitro, articula dorsalmente con el supracleitro que lo cubre parcialmente.

El supracleitro es un hueso grande, correspondiendo a más de la mitad del tamaño del cleitro. Presenta forma rectangular a triangular, similar a la forma de la especie A, y es



atravesado por el canal de la línea lateral en su región dorsal (Figura 3.67).

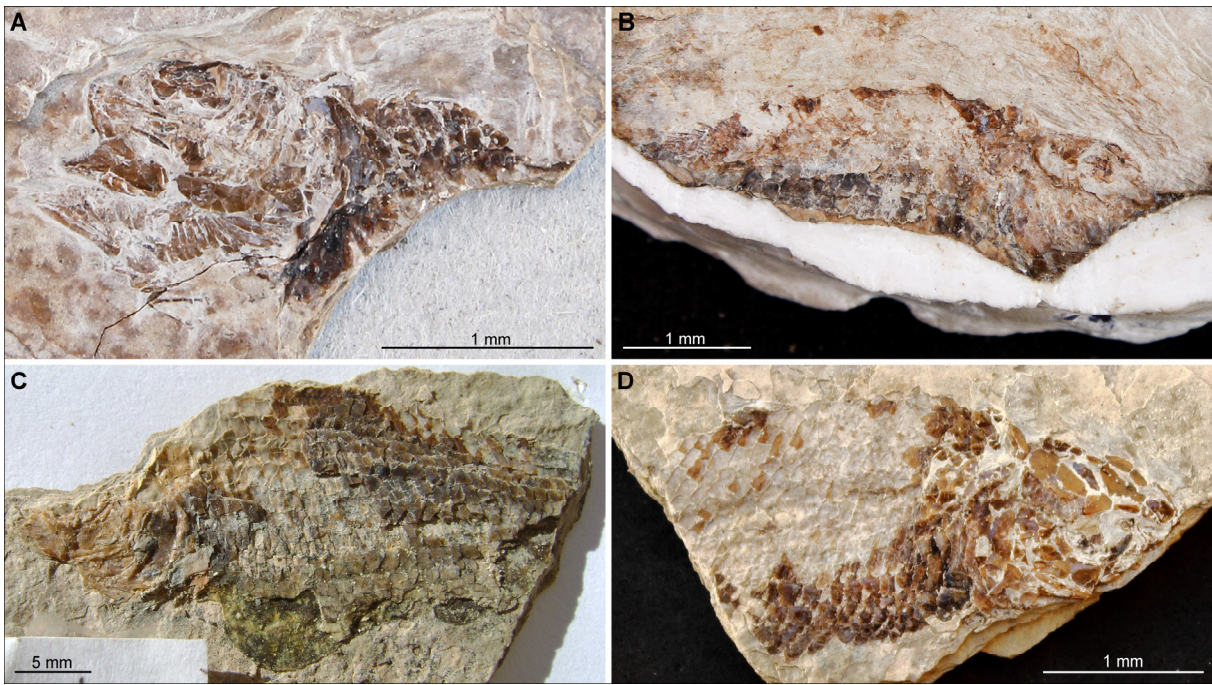
Los postcleitros, se disponen inmediatamente posterior al cleitro y al supracleitro. El postcleitro dorsal es robusto y rectangular de bordes redondeados. Articula anteriormente con el cleitro y el supracleitro y ventralmente con el postcleitro ventral. Este último se ubica ventralmente al primer postcleitro y posteriormente únicamente al cleitro. Presenta forma redondeada a cuadrangular.

### **Escamación y forma del cuerpo**

El cuerpo se encuentra completamente cubierto por escamas ganoideas. En la región más alta del mismo, se han contabilizado aproximadamente 14 filas horizontales de escamas que delimitan un cuerpo alto. Si bien no se ha podido contar el número de escamas que recorre la línea lateral, ésta atraviesa el flanco del pez entre la quinta y la sexta fila de escamas horizontales. El margen dorsal de escamas no se han conservado, pero en forma general, este borde dorsal sigue una línea convexa, que le confiere al cuerpo un aspecto jorobado o abombado, ya que tiende a disminuir su alto en dirección caudad (Figura 3.66).

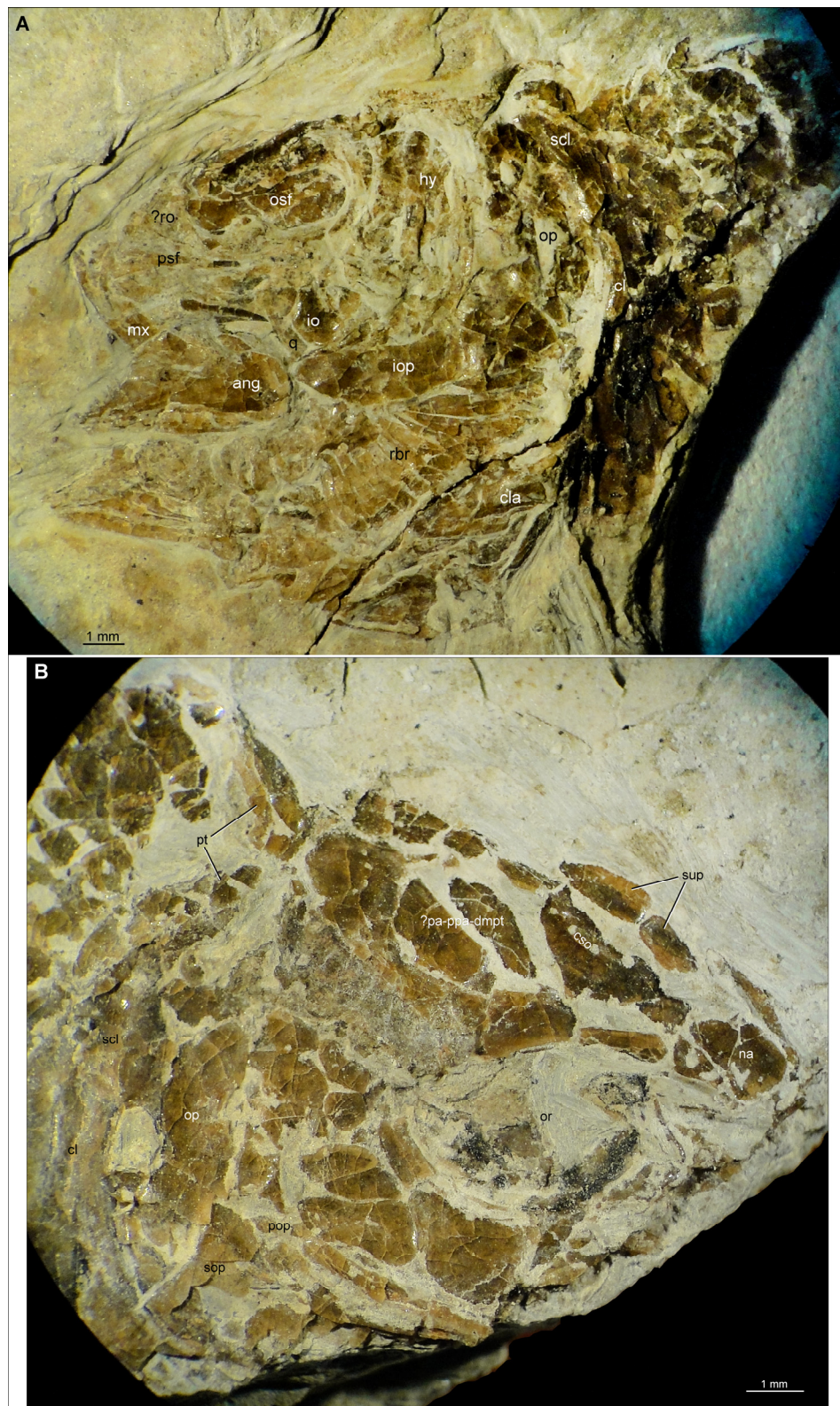
Las escamas que conforman el flanco del pez, presentan articulación “peg-and-socket”, con un proceso dorsal bastante desarrollado. Macroscópicamente, la superficie de ganoína es lisa. Asimismo, el margen posterior de cada escama es liso y no presenta ondulaciones. El margen anterior tampoco presenta procesos, siendo este recto.

En cuanto a su forma, las escamas son en general más altas que anchas, excepto las de las filas ventrales que se hacen más pequeñas y cortas, tornándose cuadradas o redondeadas (Figura 3.74). Algunas de estas escamas ventrales, presentan líneas de crecimiento en un patrón concéntrico. En dirección caudal, las escamas en general, se tornan romboidales, disminuyen en tamaño aunque no aumentan el número de filas, y no mantienen la articulación peg-and-socket (Figura 3.72 A).



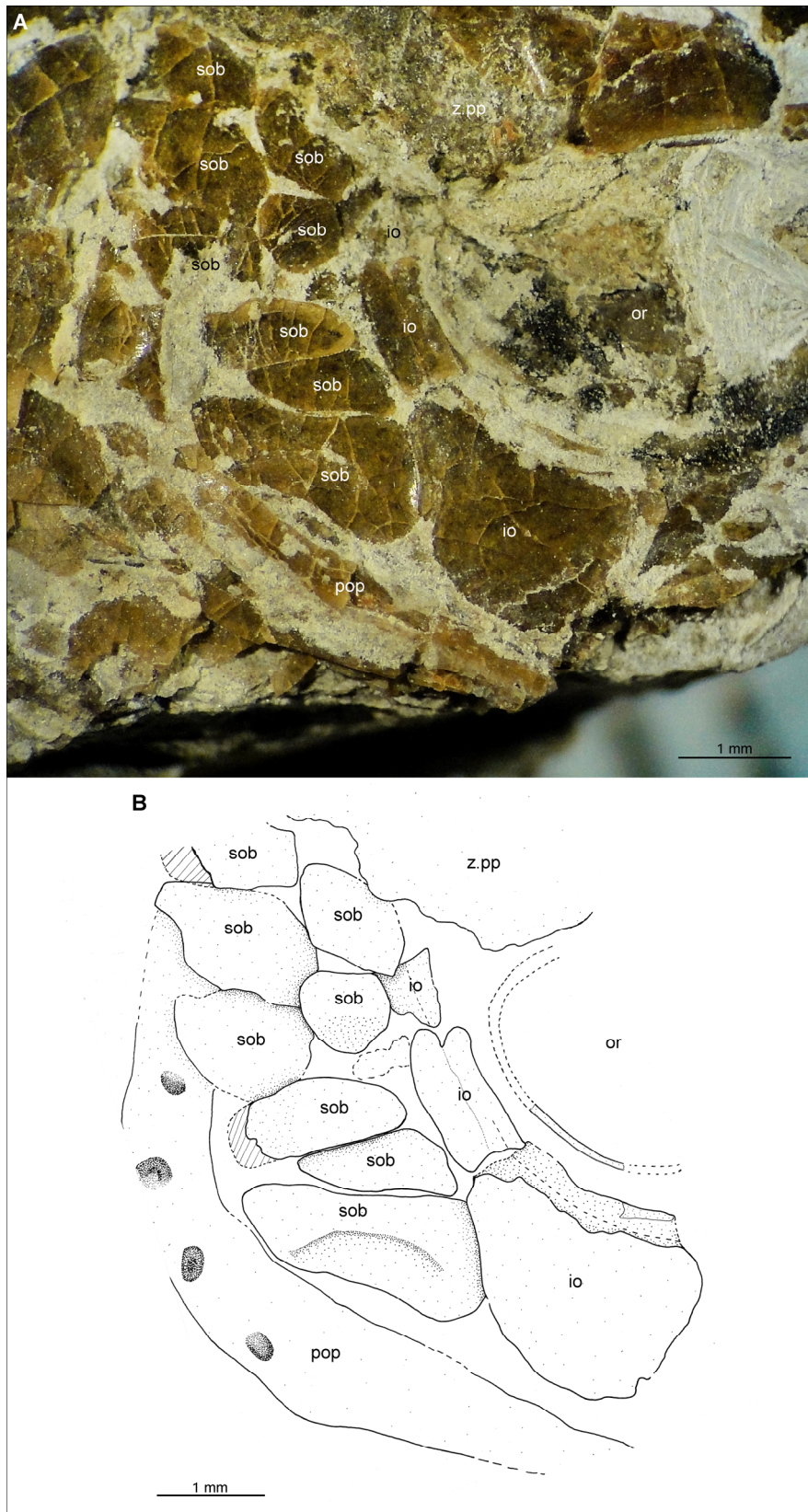
**Figura 3.66.** Ejemplares asignados a la especie B. **A.** MIC-V692. **B.** MIC-V620. **C.** MIC-V527. **D.** MIC-V705.





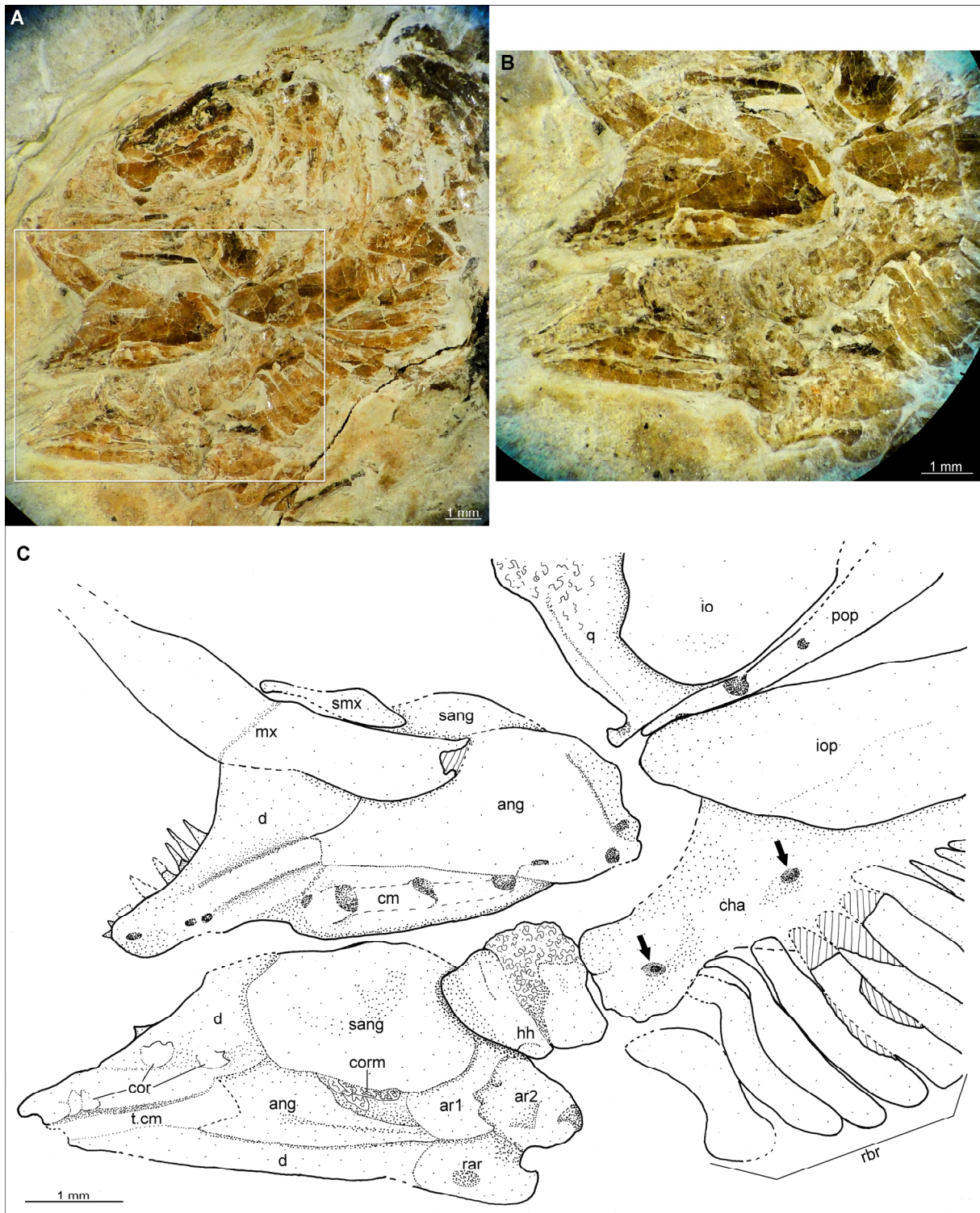
**Figura 3.67.** A. Fotografía general (x1) del cráneo del ejemplar MIC-V692. B. Fotografía general (x1,25) del cráneo del espécimen MIC-V705. Abreviaturas: **ang**: angular; **cl**: cleitro; **cla**: clavícula; **cso**: canal sensorial supraorbitario; **hy**: hiomandibular; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **mx**: maxilar; **na**: nasal; **op**: opercular; **or**: órbita; **osf**: órbitoesfenoides; **?pa-ppa-dmpt**: posible placa parieto-postparieto-dermopterótica; **pop**: preopercular; **psf**: paraesfenoides; **pt**: posttemporal; **q**: cuadrado; **rbr**: radios branquiostegos; **?ro**: probable rostral medio; **scl**: supracleitro; **sop**: subopercular; **sup**: supraorbitales.



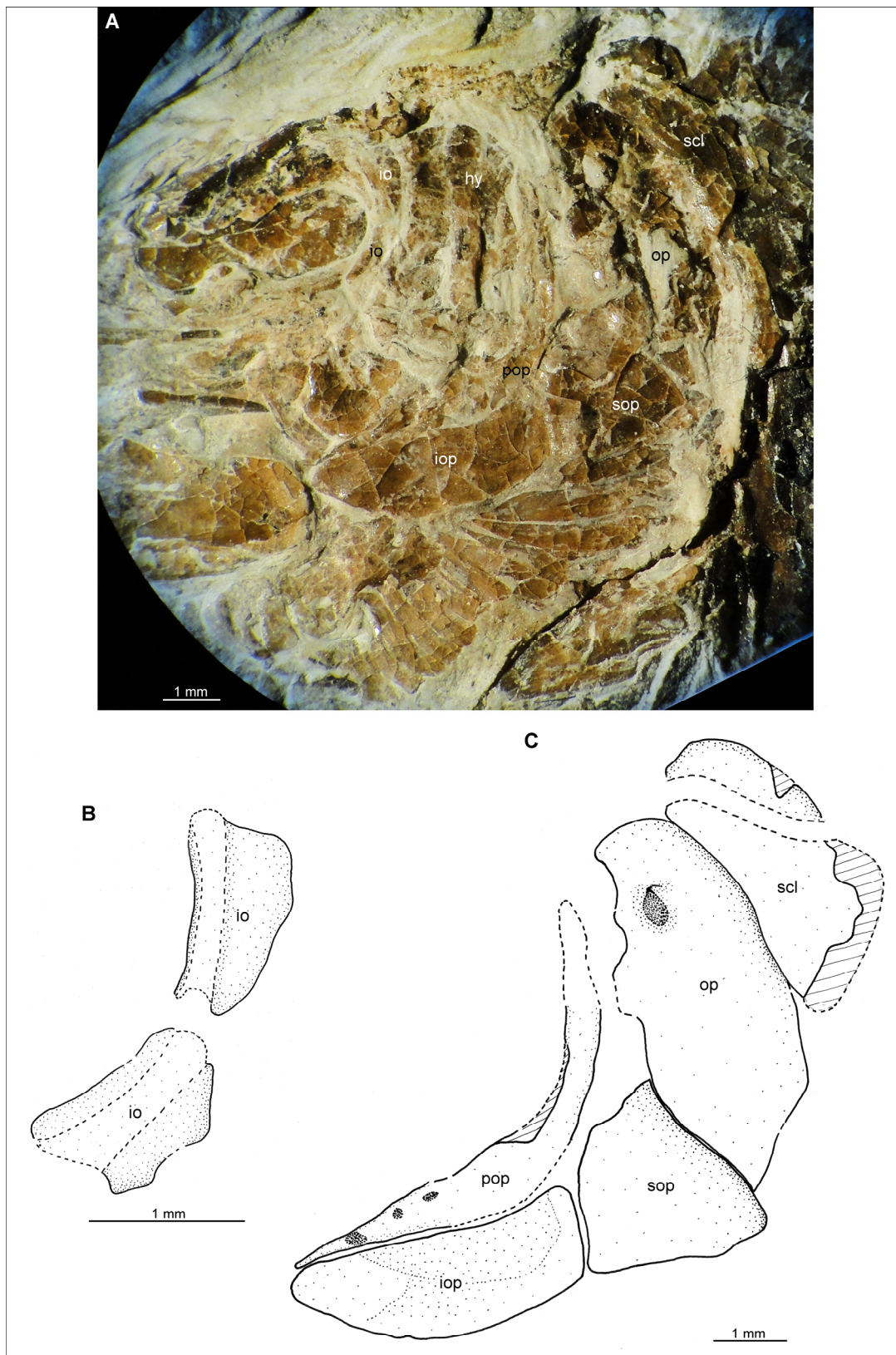


**Figura 3.68.** A. Fotografía (x2) de los huesos relacionados a la órbita, del ejemplar MIC-V705. B. Esquema de detalle (x3,2) del mismo ejemplar en A. Abreviaturas: **io**: infraorbital; **or**: órbita; **pop**: preopercular; **sob**: suborbital; **zp**: zona parietal.



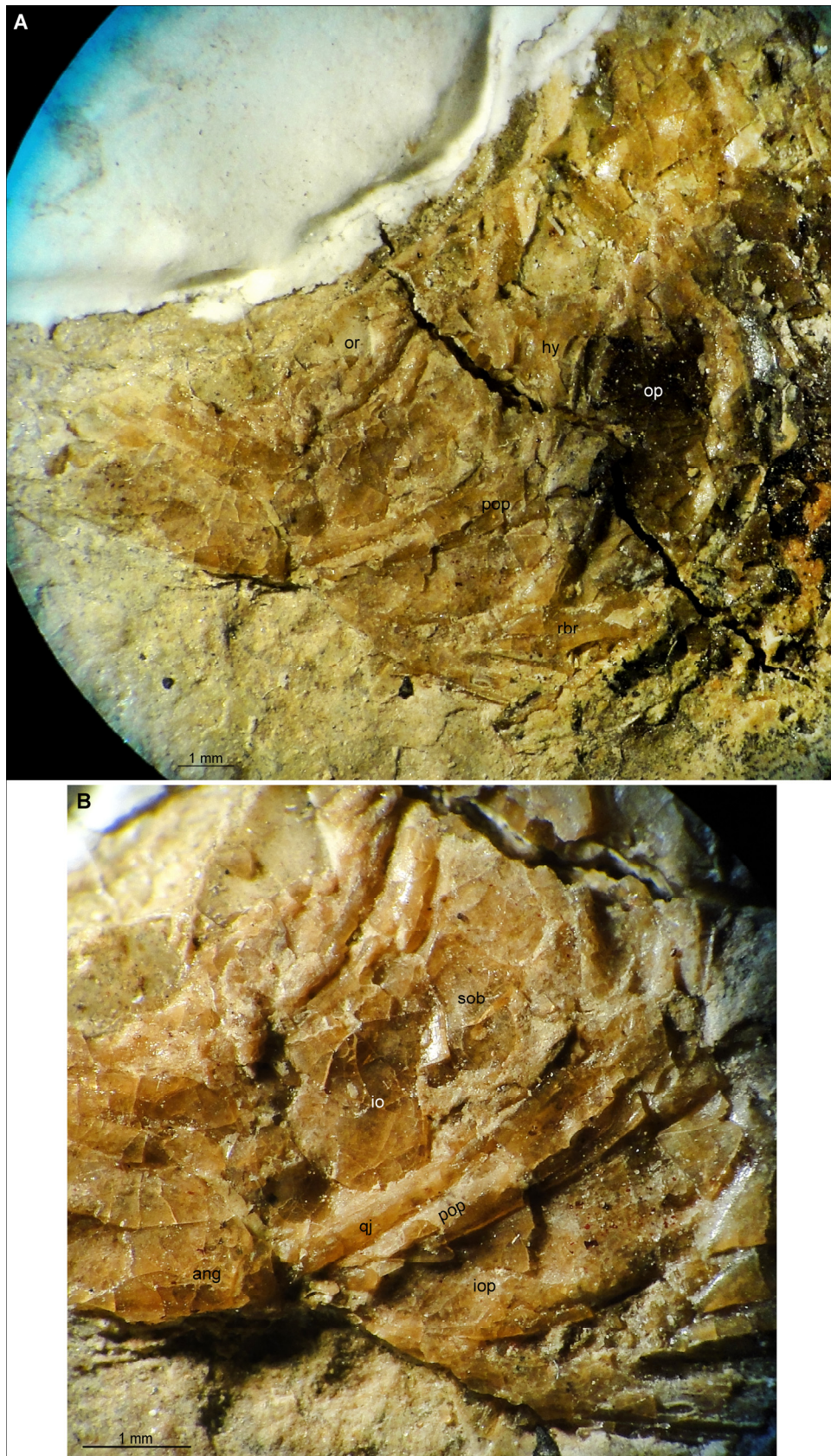


**Figura 3.69.** Especimen MIC-V692. **A.** Fotografía general del cráneo (x1,25). **B.** Fotografía (x2) del detalle señalado en un recuadro en A. **C.** Esquema de detalle en cámara clara (x3,2). Se aprecia la mandíbula inferior izquierda en su cara lateral, y la mandíbula inferior derecha, en su cara medial. Las flechas negras indican las concavidades de la superficie del ceratohial anterior. Abreviaturas: **ang**: angular; **ar1**: articular anterior; **ar2**: articular posterior; **cha**: ceratohial anterior; **cm**: canal mandibular; **cor**: coronoides; **corm**: coronomekeliano; **d**: dentario; **hh**: hipohial; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **mx**: maxilar; **pop**: preopercular; **q**: cuadrado; **rar**: retroarticular; **rbr**: radios branquiostegos; **smx**: supramaxilar; **sang**: surangular; **t.cm**: trayectoria del canal mandibular.



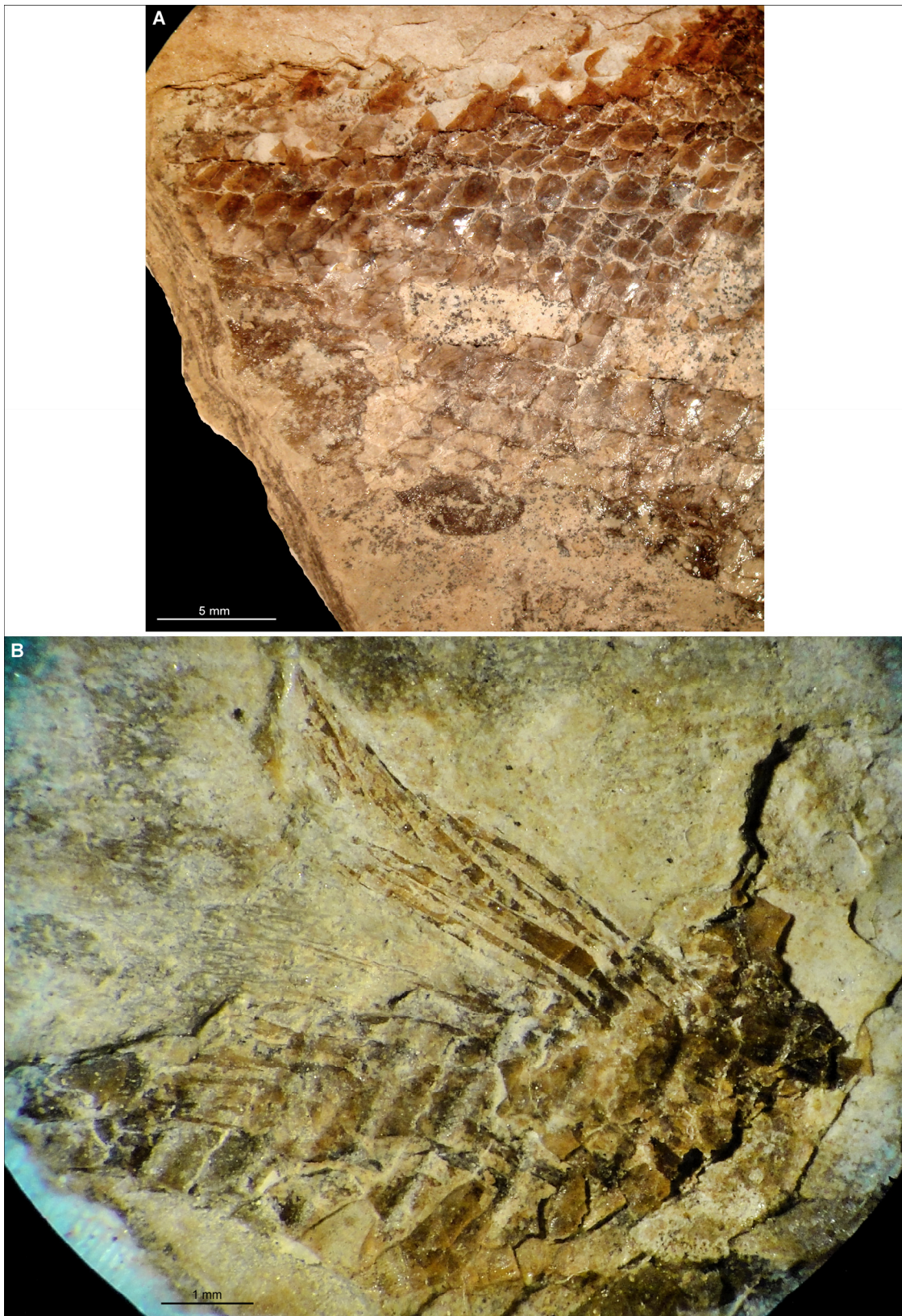
**Figura 3.70.** Ejemplar MIC-V692. **A.** Fotografía general del cráneo (x1,6). **B.** Esquema de detalle (x4) de los infraorbitales ubicados posteriormente a la órbita. **C.** Esquema de detalle (x1,6) de la serie opercular y del supraclitro. Abreviaturas: **hy**: hiomandibular; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **op**: opercular; **pop**: preopercular; **scl**: supraclitro; **sop**: subopercular.





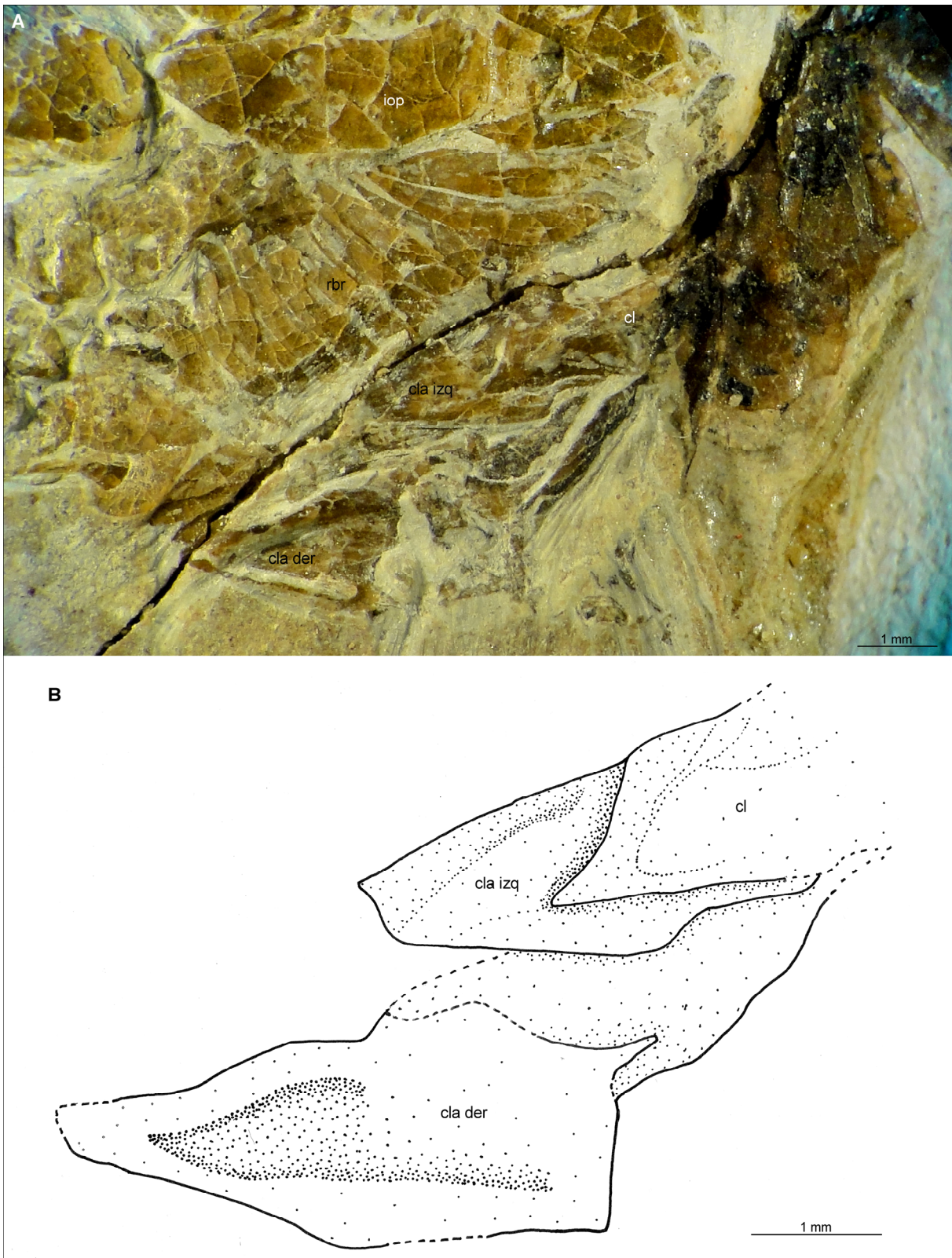
**Figura 3.71.** Cráneo del ejemplar MIC-V 527. A. Fotografía general (x1, 25). B. Fotografía de detalle (x 2,5) de la zona de articulación en vista lateral. Abreviaturas: **ang**: angular; **hy**: hiomandibular; **io**: infraorbital; **iop**: interopercular; **or**: órbita; **op**: opercular; **pop**: preopercular; **qj**: cuadrado yugal; **rbr**: radios branquiostegos; **sob**: suborbital.





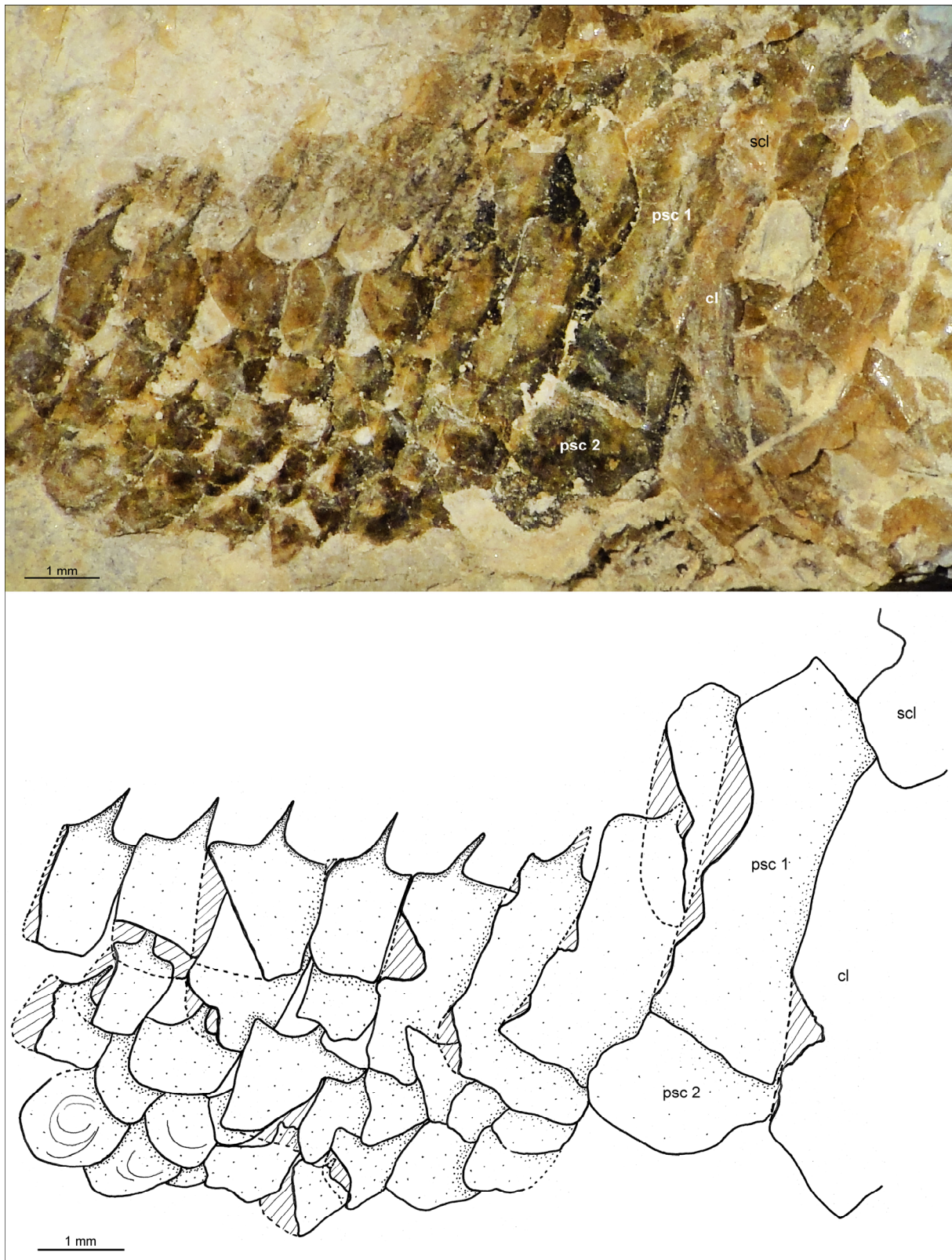
**Figura 3.72.** Postcráneos de dos ejemplares de la especie B. **A.** Fotografía del postcráneo del ejemplar MIC-V527. **B.** Fotografía (x2) de la aleta dorsal del ejemplar V620, única aleta preservada en los ejemplares de esta especie.





**Figura 3.73.** Espécimen MIC-V692. **A.** Fotografía de detalle de la zona anteroventral del cráneo (x1,6). **B.** Esquema de detalle en cámara clara (x2). Se aprecian ambas clavículas, la izquierda en vista lateral, y la derecha en vista medial. Abreviaturas: **cl**: cleitro; **cla der**: clavícula derecha; **cla izq**: clavícula izquierda.





**Figura 3.74.** Fotografía (x1,25) y esquema en cámara clara (x1,6) de las escamas de la región postcleitral del espécimen MIC-V705. Nótese que hacia el margen ventral, las escamas disminuyen su tamaño y se tornan redondas. Abreviaturas: **cl**: cleitro; **scl**: supracleitro; **psc1**: postcleitro dorsal; **psc2**: postcleitro ventral.

## Capítulo IV: Análisis filogenético

### *Muestreo taxonómico*

La matriz utilizada en este análisis filogenético contiene 29 taxa, incluyendo dos grupos externos. Las especies utilizadas en este análisis comprenden una amplia gama de grupos taxonómicos, que se detallan a continuación:

Grupo interno:

**Semionotiformes:** *Neosemionotus puntanus*; *Lophionotus sanjuanensis*; *Semionotus elegans*.

**Macrosemiiformes:** *Macrosemiocotzus americanus*; *Macrosemius rostratus*; *Notagogus novamundi*; *Propterus elongatus*.

**Lepisosteiformes:** *Lepisosteus osseus*.

**Halecomorpha:** *Amia calva*; *Amiopsis lepidota*; *Caturus furcatus*; *Cipactlichthys scutatus*; *Ionoscopus cyprinoides*; *Ophiopsis procera*; *Placidichthys tucanensis*; *Solnhhofenamia elongata*; *Teoichthys kallistos*; *Watsonulus eugnathoides*.

**Teleostei:** *Elops sp*; *Leptolepis coryphaenoides*; *Parapholidophorus nybelini*; *Pholidoctenus serianus*; *Pholidorhynchodon malzannii*; *Pholidophorus gervasuttii*; *Tharsis sp*.

**Especies nuevas de La Formación La Cantera:** SpA; SpB.

Grupos externos:

**Acipenseriformes:** *Acipenser brevirostrum*.

**Polypteriformes:** *Polypterus ornatipinnis*.

### *Muestreo de caracteres*

La matriz utilizada en este análisis filogenético contiene 204 caracteres. La misma fue

confeccionada utilizando caracteres cuidadosamente extraídos de las matrices de Grande y Bemis (1998) (27 caracteres); Grande, 2010 (53 caracteres) y Arratia (2013) (92 caracteres). Asimismo, se utilizaron cuatro caracteres de la matriz de González-Rodríguez y Reynoso (2004); un carácter de Olsen y McCune (1991); un carácter de Murray y Wilson (2009) y un carácter de Hilton *et al.* (2011). Finalmente, se incorporaron 25 nuevos caracteres (número de los caracteres nuevos: 35, 38, 45, 49, 52, 57, 89, 92, 93, 97, 115, 117, 121, 127, 146, 155, 157, 158, 161, 162, 192, 195, 196, 201, 203).

De las matrices base utilizadas para este análisis, se excluyeron gran parte de los caracteres que apuntan a resolver la filogenia específica de Lepisosteiformes, Amiiiformes, y varios relacionados con el neurocráneo difícil de codificar en la mayoría de los fósiles. A varios caracteres se le efectuaron cambios leves, o bien, en algunas ocasiones, modificaciones de nomenclatura. Asimismo, cuando fue requerido, se agregaron nuevos estados de carácter en algunos de ellos. Lo anterior, es indicado específicamente en cada caso, en la lista de caracteres (véase apartado Anexos). La matriz de caracteres y taxones, también se ha agregado al apartado de Anexos.

### ***Análisis filogenético***

El análisis filogenético fue realizado con el programa TNT, versión 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008), como fue explicado anteriormente en el capítulo de Materiales y Métodos.

Si bien el “software” utilizado en este análisis emplea un sólo grupo externo para la polarización de los caracteres, fueron incluidos dos taxa para ser usados con tal fin. Lo anterior, se realizó con el objetivo de descartar posibles modificaciones en las relaciones del grupo interno según el grupo externo seleccionado. De esta manera, el análisis se llevó a cabo en dos oportunidades, empleando como grupo externo en primera instancia a *Acipenser brevirostrum*, y en segunda instancia a *Polypterus ornatipinnis*. Como resultado se obtuvo que las hipótesis más parsimoniosas, no mostraron diferencias entre sí utilizando uno u otro grupo externo. Por no presentar diferencias, se muestran los resultados obtenidos solamente con uno de los taxones grupo externo, en este caso, *Acipenser brevirostrum*. En este sentido *Polypterus ornatipinnis*, si bien no es considerado por el “software” como un grupo externo se muestra, en la hipótesis más parsimoniosa, formando también parte del grupo externo.

Se consideró el mismo peso para todos los caracteres y se los trató como caracteres desordenados. La búsqueda heurística de las topologías más parsimoniosas se llevó a cabo a partir de 1000 réplicas de árboles de Wagner obtenidos a través del método RAS (Random Addition Sequences), los cuales fueron luego sometidos al método de corte e intercambio de

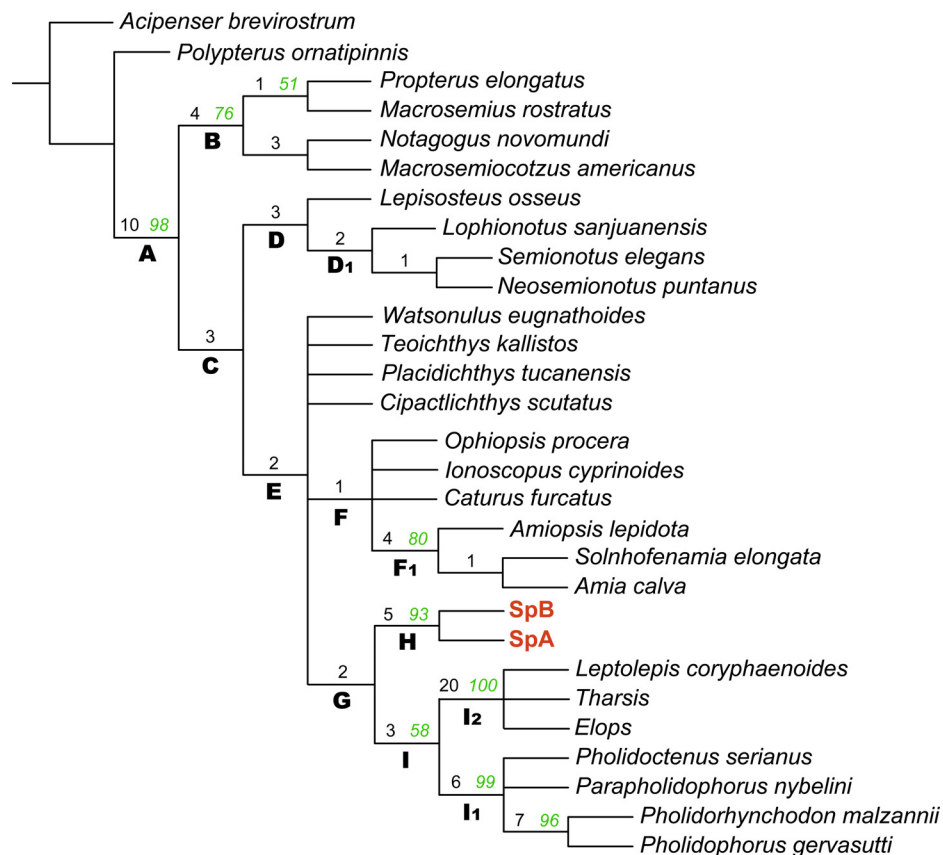


ramas TBR (Tree Bisection and Reconnection), reteniendo 10 árboles por réplica. Las ramas con longitud 0 fueron colapsadas durante el análisis.

### Resultado del análisis filogenético

Se obtuvieron 45 cladogramas más parsimoniosos, hallados 943 veces de las 1000 réplicas realizadas. Los mismos fueron sometidos a una segunda ronda de TBR, obteniendo finalmente 45 topologías más parsimoniosas de 518 pasos.

Se obtuvo el consenso estricto, y en él se señalan los valores de Bootstrap obtenidos para los nodos en donde éste superó el 50% (indicado en color verde sobre las ramas del cladograma) y los valores de Bremer (indicado en color negro sobre las ramas del cladograma) (Figura 4.1). Se calcularon los valores de IC (índice de consistencia): 0,461 e IR (índice de retención): 0,609.



**Figura 4.1.** Cladograma de consenso obtenido a partir de una matriz de 204 caracteres y 27 taxa. En él se indican los valores de Bootstrap obtenidos para los nodos con más del 50% (indicado en color verde sobre las ramas) y los valores de Bremer (indicado en negro sobre las ramas). El nuevo grupo taxonómico estudiado, se resalta en letras rojas.

### ***Descripción del cladograma de consenso***

Se detalla a continuación, el contenido de los principales nodos obtenidos en el cladograma de consenso (Figura 4.1), y las sinapomorfias que definen a estos nodos. En el capítulo V se llevará a cabo la discusión respecto a los aspectos taxonómicos más relevantes, así también como la de algunos caracteres.

Nodo A, Neopterygii: comprende a todos los taxa incluidos en el grupo interno de este análisis. Presenta altos valores de Bootstrap y de Bremer, y se encuentra soportado por un conjunto de 14 sinapomorfias que se detallan a continuación: vómer diferenciado y moldeado en la región etmoidal ventral (carácter 21[1]); presencia de antorbital (carácter 29[0]); presencia de hueso simpléctico (carácter 99[1]); presencia de interopercular (carácter 118[0]); procesos uncinados en los epibranchiales (carácter 124[1]); proceso ventral del posttemporal bien desarrollado como una vara o un proceso robusto ventral, de articulación con el neurocráneo (carácter 139[2]); número equivalente de radios de la aleta dorsal (carácter 155[1]) y de la aleta anal (carácter 162[1]) en relación a sus respectivos pterigióforos; y ausencia de aleta caudal heterocerca (carácter 195[1]); ausencia de escudos óseos recubriendo el cuerpo (carácter 196[1]); dermoesfenótico unido débilmente al techo craneano o a los lados de éste, articulando tipo bisagra (carácter 42[0]); proceso coronoides de la mandíbula inferior formado por el surangular y el dentario (carácter 78[0]); ausencia del hueso mentomeckeliano (carácter 81[1]); presencia de cuadrado yugal con forma de tablilla, articulando con el brazo ventral del preopercular (carácter 86[1]).

Nodo B, Macrosemiiformes: conforman un clado que incluye dos taxa del Jurásico Tardío de Europa (*Macrosemius rostratus* y *Propterus elongatus*) y dos taxa del Cretácico Temprano de América del Norte (*Notagogus novomundi* y *Macrosemiocotzus americanus*). Este nodo si bien con buenos valores tanto de Bootstrap como de Bremer, se encuentra definido por cuatro sinapomorfias encontradas en todos los cladogramas: hiomandibular expuesto formando parte de la región lateral del cráneo (carácter 97[1]); presencia de 5 a 11 supraneurales (carácter 136[2]); aleta dorsal dividida formando dos lóbulos (carácter 159[1]); escamas ganoideas de margen posterior serrado (carácter 198[1]). Asimismo, se encontró que sólo para algunos cladogramas, el nodo se encuentra además soportado por otras tres sinapomorfias: articulación cuadrado-mandíbula inferior por debajo de la mitad anterior de la órbita (carácter 71[2]); aleta dorsal arqueada, de margen posterior redondeado (carácter 158[2]); y la presencia de una a cinco escamas ganoideas modificadas como escudos, precediendo la base de la aleta anal (carácter 201[1]).

Nodo C, no nominado: comprende al Nodo D, de los ginglymodios (sólo sección B *sensu* Grande, 2010) y al gran Nodo E que agrupa a halecóstomos. El nodo C, forma un clado, aunque se encuentra débilmente soportado por las siguientes sinapomorfias (todas de ellas con variantes en el clado Teleostei): presencia de anillo circumorbital completo, es decir que los márgenes de los parietales y nasales no forman parte de la órbita, quedando desplazados por los huesos circumorbitales (carácter 28[1]); la porción anterior del premaxilar reviste la fosa nasal y se encuentra perforada al menos por un gran foramen para los nervios olfatorios (carácter 55[1]); presencia de un único supramaxilar (carácter 67[0]); dientes de la mandíbula inferior, en adultos, redondeados en sección longitudinal (carácter 84[0]); presencia de fulcros de margen asociados al margen líder de la aleta pectoral (carácter 153[0]); aleta dorsal corta, es decir portando entre 9-25 radios segmentados (carácter 157[0]) y portando fulcros de margen bordeando su margen líder (carácter 160[0]).

Nodo D, Ginglymodi, sólo sección B *sensu* Grande, 2010: agrupa a los Lepisosteiformes, representado sólo por *Lepisosteus osseous*, junto al clado D1. Éste último, comprende tres especies de Semionotiformes, dos de ellas de América del Norte, *Lophionotus sanjuanensis* del Triásico Tardío, y *Semionotus elegans* del Jurásico Temprano, y una de ellas de América del Sur, *Neosemionotus puntanus*, del Cretácico Temprano. El clado D, se encuentra soportado por seis sinapomorfias encontradas en todos los cladogramas. Ellas son, autoesfenótico con un pequeño componente dermal (carácter 11[1]); dientes coronoides robustos, anchos y de punta roma (carácter 80[1]); proceso anterodorsal del subopercular alargado y extendiéndose dorsalmente uno o dos tercios a lo largo del margen anterior del opercular (carácter 116[1]); combinación de espinas neurales simples y pares en la región caudal (carácter 134[3]); ausencia de clavícula (carácter 149[1]); y ausencia de clavícula articulando con el margen anteroventral del cleitro (carácter 150[0]). Asimismo, sólo en algunos cladogramas, se suman dos sinapomorfias, infraorbital posterior más dorsal, de aproximadamente el mismo tamaño que los infraorbitales posteriores más ventrales (carácter 40[1]); articulación cuadrado-mandíbula inferior ubicada anterior a la órbita (carácter 71[3]); El clado D1, se encuentra soportado por la presencia de una cresta dorsal de escamas ganoideas cubriendo la línea media entre la zona posterior del cráneo y el inicio de la aleta dorsal (carácter 202[1]), como carácter único derivado, y por otros cuatro caracteres: presencia de un cuerpo alto, es decir su altura está contenida aproximadamente en un 35–45% de la longitud estándar (carácter 1[0]); lacrimal más alto que largo (carácter 31[1]); presencia de un único suborbital (carácter 44[1]); y aleta dorsal posicionada posteriormente, más cerca a las aletas pélvicas que a la aleta caudal (carácter 156[1]).

Nodo E, Halecostomi: agrupa a los halecomorfos y a los teleósteos en sentido amplio,

aunque las relaciones entre algunos de sus miembros no están completamente resueltas, observándose una politomía. Las relaciones no resueltas en este punto se producen principalmente por cuatro ejemplares, tres del Cretácico Temprano: *Teoichthys kallistos* y *Cipactlichthys scutatus*, de México y *Placidichthys tucannensis*, de Brasil y, uno del Triásico Temprano de Madagascar, *Watsonulus eugnathoides*, siendo uno de los Parasemionotiformes más estudiados. Dentro del nodo E, las especies nombradas no se muestran relacionadas en algún grupo más inclusivo. El nodo E, se encuentra sustentado por una sinapomorfía encontrada en todos los cladogramas, que es la presencia de placa gular media (carácter 121[1]), y por otras sinapomorfías encontradas sólo en algunos cladogramas: ausencia de cuadrado yugal (carácter 86[2]); presencia de simpléctico articulando con la mandíbula inferior (carácter 101[0]); presencia de hueso rostral en forma de V con proyecciones laterales (carácter 12[1]); nasales articulando en la línea media (carácter 13[0]); anillo esclerótico osificado (carácter 50[0]); preopercular de forma semilunar, largo y delgado (carácter 105[1]); interopercular alcanzando o muy cercano a la mandíbula (carácter 119[0]); cada centro vertebral de la región caudal de individuos adultos formado por cordacentros (carácter 130[1]) y presencia de diplospondilia en la región caudal media (carácter 133[1]).

Nodo F, Halecomorpha, sólo sección B *sensu* Grande y Bemis, 1998: se trata de un nodo con algunos de sus taxa como *Ophiopsis*, *Ionoscopus* y *Caturus*, sin relaciones resueltas, y, a su vez, pobremente soportado por una única sinapomorfía encontrada en todo los cladogramas: ausencia de opercular en forma de paralelogramo irregular, oval, o arriñonado (carácter 113[0]). Asimismo, sólo en algunos cladogramas se encontraron los siguientes caracteres sustentando a este nodo: canales sensoriales supraorbital e infraorbital unidos en el parietal (carácter 25[0]); dermoesfenótico fuertemente suturado al techo craneano formando parte de él (carácter 42[1]); presencia de dos a tres suborbitales (carácter 44[2]); simpléctico con forma de hacha (carácter 100 [1]); ausencia de clavícula (carácter 149[1]); ausencia de clavícula articulando con el margen anteroventral del cleitro (carácter 150[0]); aleta dorsal posicionada posteriormente, más cerca de las aletas pélvicas que de la aleta caudal (carácter 156[1]); y presencia de escamas elasmoides de tipo amioide (carácter 197 [1]). El Nodo F1, Amiiiformes, es un clado alojado dentro de Halecomorpha, con buenos valores de Bootstrap y de Bremer, y soportado por las siguientes sinapomorfías: normalmente dos o menos arcos neurales urales osificados (carácter 170[1]); cada hipural generalmente articulando con un único radio caudal (carácter 180[1]); margen posterior de la aleta caudal redondeada, convexa (carácter 193[1]); presencia de un suborbital (carácter 44[1]); hiomandibular expuesto formando parte de la región lateral del cráneo (carácter 97[1]); notocorda fuertemente constreñida por las paredes del centro (carácter 131[1]); ausencia de fulcros de margen en el



margen líder de la aleta dorsal (carácter 160[1]); ausencia de fulcros de margen en el margen líder de la aleta anal (carácter 163[1]) y presencia de radios procurrentes epaxiales (carácter 185[1]).

Nodo G, Teleostomorpha: incluye a todos los telósteos en sentido amplio, y comprende al nuevo grupo, objeto de este estudio. Este clado está soportado por cuatro sinapomorfias encontradas en todos los cladogramas que incluye la presencia de vómer impar (carácter 22[0]); la presencia de radio complejo, es decir, que el primer radio pectoral se encuentra fusionado con un fulcro basal (carácter 151[1]); la presencia de un escudo de gran tamaño precediendo el margen dorsal de la aleta caudal (carácter 191[1]); y la ausencia de dientes en el ectopterigoides (carácter 92[1]). Asimismo, sólo en algunos cladogramas se obtuvieron además las siguientes sinapomorfias: huesos del techo craneano cubiertos por una capa de ganoina levemente o no ornamentada (carácter 27 [0]); tamaño relativo del infraorbital posterior más dorsal de aproximadamente de igual tamaño que los infraorbitales más ventrales (carácter 40[1]); subopercular de gran tamaño, correspondiendo al 50% o más, del tamaño del opercular (carácter 117[1]); y aleta dorsal posicionada posteriormente, más cerca de las aletas pélvicas que a la aleta caudal (carácter 156[1]).

Nodo H, agrupa dos nuevas especies, en una nueva familia sudamericana de Teleostomorpha. Las especies, han sido indicadas en esta tesis como SpA y SpB. Este nodo posee un alto valor de Bootstrap (93) y un significativo soporte de Bremer, lo que refuerza su definición como clado, además de encontrarse soportado por cuatro sinapomorfias encontradas en todos los cladogramas: infraorbital 3 no articulando con el infraorbital 4 (carácter 35[1]); infraorbital 4 no articulando con los infraorbitales 3 ni 5 (carácter 38[1]); supraorbitales no articulando entre sí (carácter 49[1]); y hueso hiomandibular expuesto formando parte de la región lateral del cráneo (carácter 97[1]). Las tres primeras constituyen caracteres derivados únicos. Asimismo, tres sinapomorfias se suman sólo en algunos de los cladogramas: nasales articulados en la línea media (carácter 13 [0]); mandíbula inferior de longitud menor al 43% de la longitud del cráneo (carácter 70[0]); y presencia de cuadrado yugal con forma de tablilla, articulando con el brazo ventral del preopercular (carácter 86[1]). La SpA, según lo que indica el programa cladístico utilizado, presenta dos autapomorfias que corresponde a la presencia de dos suborbitales (carácter 44[2]) y estos suborbitales de pequeño tamaño, con escasa articulación con otros huesos como infraorbitales, y careciendo de articulación entre sí (carácter 45[1]). Sin embargo, hay tres autapomorfias de esta especie que no fueron destacadas por el programa. Esto, muy probablemente se deba a que esos caracteres se encuentran como datos faltantes en la SpB (que en general tiene no tiene buena preservación), y entonces no fue posible distinguir si estos se tratan de caracteres que definen

a nivel de clado o a nivel de especie. Sin embargo, dado que por el momento claramente se han observado sólo en la especie A, también podrían considerarse autapomorfias. Estos caracteres son: presencia de opercular con borde posterior provisto de una serie de proyecciones triangulares y de punta aguda (carácter 115[1]); brazo ventral del cleitro ornamentado lateralmente con dos placas dérmicas rectangulares o triangulares (carácter 146[1]) y presencia de una hilera de escamas ganoideas pares (en contraposición con una hilera de escamas dorsales media) formando el margen dorsal del cuerpo (carácter 203[1]). Para corroborar estos tres caracteres, consultar capítulo III, especialmente figuras: 3.29; 3.34; 3.37; 3.38; 3.39 y 3.58. La SpB, se encuentra soportada por un único carácter homoplásico, que es la presencia de un gran orbitoesfenoides (carácter 23[1]).

Nodo I, Teleostei: agrupa a la familia Pholidophoridae (I1) y a los teleósteos más derivados (I2). Está soportado por 10 sinapomorfias encontradas en todos los cladogramas. Entre ellas, presencia de premaxilar con proceso ascendente (carácter 51[1]), y ausencia de proceso nasal (carácter 52[1]); premaxilar móvil (carácter 53[1]), no revistiendo la fosa nasal mediante su porción anterior (carácter 55[0]); presencia de dos supramaxilares (carácter 67[2]); dientes en el dentario (excluyendo dientes coronoides), dispuestos a lo largo del tercio anterior del hueso, o menos (carácter 83[1]), presencia de una muesca (= 'leptolepid' notch) en el margen ascendente del dentario (carácter 73[1]; espina neural del centro preural 1, rudimentaria o corta (carácter 166[1]); hueso articular fusionado al angular y al retroarticular (carácter 74[1]); y ausencia de opercular en forma de paralelogramo irregular, oval, o arriñonado (carácter 113[0]). Asimismo, otras cuatro sinapomorfias se encuentran sólo en algunos cladogramas: nasales separados completamente (carácter 13[1]) presencia de un suborbital (carácter 44[1]), preopercular con forma de "L" (carácter 105[0]) y presencia de proceso pélvico axilar (carácter 154[1]).

Nodo II, Pholidophoridae: comprende un clado formado por cuatro especies del Triásico de Europa (la familia se conforma por ocho especies (Arratia, 2013), pero sólo fueron incluida cuatro en este análisis). El clado se encuentra soportado por varias sinapomorfias encontradas en todos los cladogramas, entre ellas: techo craneano formado por una región orbital angosta, en relación a una región postorbital cuatro veces más ancha, o más (carácter 6[2]); presencia de extraescapulares con una capa de hueso plegada (rollover) en su región anterior (carácter 18[1]); maxilar y supramaxilares ornamentado densamente con características crestas longitudinales de ganoína (carácter 66[1]) y (carácter 69[1]) respectivamente; presencia de anillo circumborbital incompleto es decir que los márgenes laterales de los parietales y los nasales forman parte del margen de la órbita (carácter 28[0]); presencia de suborbitales accesorios posicionados ventrolateralmente a la región postorbital

del techo craneano (carácter 46[1]) y presencia de proceso axilar pectoral (carácter 152[1]). Entre los caracteres rescatados solamente en algunos cladogramas se encuentran: rostral en forma romboidal (carácter 12[3]); presencia de una cresta de hueso bien desarrollada lateralmente extendiéndose a lo largo del dentario, separando la región dental de la esplenial (carácter 85[1]); y ausencia del proceso ventral del posttemporal (carácter 139[0]).

Nodo 12, teleósteos más derivados: incluye a los teleósteos más derivados incorporados en este análisis, entre los que se encuentran por un lado, los fósiles europeos *Leptolepis coryphaenoides* (Jurásico Temprano) y *Tharsis* sp. (Jurásico Tardío), y por otro, el elopomorfo actual, *Elops* sp. Este clado es el mejor soportado de todo el cladograma, definido por 26 sinapomorfías tanto de caracteres craneanos, como postcraneanos. Entre ellos, presencia de supraoccipital (carácter 19[1]); mandíbula inferior con proceso postarticular bien desarrollado (carácter 72[1]) y carente de surangular (carácter 76[0]); cuadrado con alargado proceso posteroventral (carácter 94[1]); simpléctico ubicado medialmente al margen posterior del cuadrado (carácter 102[1]); presencia de dos osificaciones hipohiales, en contraposición de un única osificación, como en los demás neopterigios (carácter 103[1]); presencia de urohial, formado como un único tendón impar del músculo esternohioideo (carácter 104[1]); centros vertebrales de la región caudal de individuos adultos formado por cordacentros rodeados por autocentros (carácter 130[2]); notocorda fuertemente constreñida por las paredes del centro (carácter 131[1]); arcos neurales en individuos adultos presentando largos procesos epineurales (carácter 135[1]); posttemporal con un pequeño cuerpo y un proceso dorsal fuerte, agudo y distintivo de articulación con el cráneo (carácter 138[1]); espinas neurales del centro preural 2 más cortas que las espinas neurales del centro preural 3 (carácter 165[1]); presencia a arcos neurales urales modificados como uroneurales (carácter 171[1]); comúnmente dos centros urales en individuos adultos (carácter 174[1]); ausencia de fulcros hipoxiales basales caudales (carácter 183[1]); primer y último radio caudal principal formando el margen líder de la aleta caudal (carácter 188[1]); presencia de dos huesos de tendón “urodermales” (carácter 190[1]); aleta caudal homocerca (internamente) (carácter 194[1]); presencia de escamas elasmoides de tipo cicloide (carácter 197[2]); ausencia de huesos coronoides (carácter 79[1]); la ausencia de diplospondilia en la región caudal media (carácter 133[0]); la ausencia de clavícula (carácter 149[1]) y (carácter 150[0]), y la ausencia de fulcros de margen asociados a la aleta pectoral (carácter 153[1]), dorsal (carácter 160[1]) y anal (carácter 163[1]). Sólo en algunos cladogramas se obtuvo el siguiente carácter: la mayor parte de los radios principales presentan segmentación en Z (carácter 189[1]).

## Discusión

A continuación se discuten algunos puntos, haciendo énfasis en la posición taxonómica y sistemática del nuevo clado de la Formación La Cantera dentro de Neopterygii. Asimismo, el nuevo grupo taxonómico es comparado con otros taxa, poniéndose en discusión, algunos de sus caracteres más relevantes.

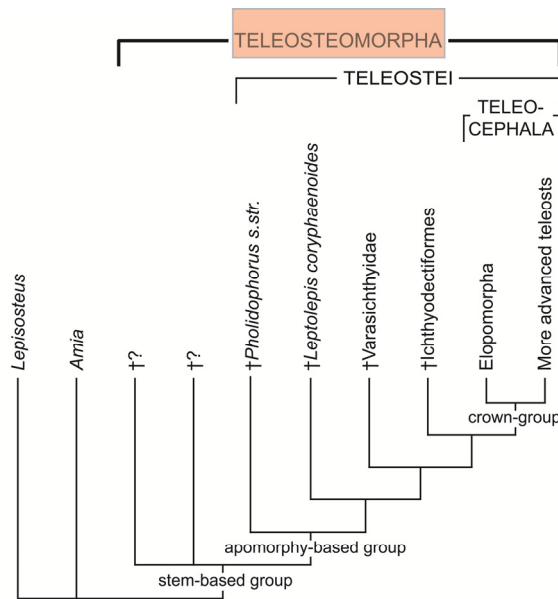
### *Las especies de la Formación La Cantera como Neopterygii*

Una serie de caracteres justifican que ambas especies de la Formación La Cantera, se encuentren alojadas en el clado Neopterygii. Contrariamente, la mayoría de estos caracteres diferencian a los especímenes estudiados en esta tesis, de los Acipenseriformes o Polipteriformes, grupos empleados como externos en el análisis filogenético. De las sinapomorfias que sustentan al nodo de los neopterigios, la mayoría de ellas han sido comprobadas en las descripciones de las especies estudiadas (véase capítulos 3 y 4). Entre algunas de las sinapomorfias más relevantes se encuentran, vómer diferenciado y moldeado en la región etmoidal ventral; presencia de antorbital; presencia de hueso simpléctico; presencia de interopercular; posttemporal con proceso ventral de articulación con el neurocráneo; número equivalente de radios de la aleta dorsal y de la aleta anal en relación a sus respectivos pterigióforos; ausencia de aleta caudal heterocerca; proceso coronoides de la mandíbula inferior formado por el surangular y el dentario; presencia de cuadrado yugal espiniforme, entre otros. Gran parte de los anteriores caracteres serán puestos en discusión a lo largo de éste capítulo.

### *Las especies de la Formación La Cantera como Teleosteomorpha*

El clado Teleosteomorpha, fue erigido por Arratia (2001), para referirse a aquellos taxa más directamente relacionados con los teleosteos derivados (“crown-group”), que con sus parientes actuales más cercanos (*e.g. Amia* o *Lepisosteus*) (Figura 5.1).





**Figura 5.1.** Hipótesis filogenética de los principales clados de teleósteos *sensu lato*. Los signos de interrogación indican que las relaciones entre varios grupos de Teleostomorpha (“stem-based group”), permanecen aún sin resolver (modificado de Arratia, 2001).

Las especies de la Formación La Cantera comprenden un nuevo clado dentro de Teleostomorpha correspondiendo, en el análisis filogenético, al grupo hermano de Teleostei (“apomorphy based group”), es decir de Pholidophoridae junto a los teleósteos más derivados (véase capítulo 4, nodo G). Sin embargo, vale aclarar que como en el análisis no fue considerado ningún otro teleosteomorfo basal, se desconoce la relación del nuevo grupo con otros taxa basales dentro de este gran clado (*e.g.* *Prohalecites*, *Aspidorhynchiformes*, *Pachycormiformes*, entre otros). Por ello, simplemente se ha interpretado que el nuevo clado corresponde a una familia de posición *incerta sedis* dentro de Teleostomorpha (“stem-based group”) hasta tanto no ampliar, en un futuro, el muestreo taxonómico del análisis filogenético.

Las principales sinapomorfías que sustentan la relación entre las especies de La Formación La Cantera y Teleostei en el clado Teleostomorpha (Figura 4.1, nodo G) son: la presencia de vómer impar, la presencia de radio pectoral complejo y la presencia de un escudo de gran tamaño precediendo el margen dorsal de la aleta caudal. La presencia de subopercular de gran tamaño, correspondiendo al 50%, o más, del tamaño del opercular, es una sinapomorfía que sólo fue hallado en algunos cladogramas de aquellos más parsimoniosos. Asimismo, estos caracteres son compartidos en general con otros taxa de Teleostomorpha no incluidos en este análisis.

Es interesante considerar algunos caracteres de las especies de La Formación La Cantera en comparación con otros teleosteomorfos. Primero, la presencia de vómer medio.

Debido a su ubicación anatómica, este elemento muchas veces es difícil de detectar en fósiles, a pesar de que se conoce para la mayoría de las especies de Teleostei, y para Aspidorhynchiformes (Brito, 1997; Arratia, 2013).

Otro rasgo que comparte la especie A estudiada en esta tesis (se desconoce la presencia en la especie B) con los Teleosteoromorpha más derivados, es la presencia de radio complejo en la aleta pectoral (véase capítulo 3, figura 3.43). Esta es una estructura formada por la fusión del primer radio pectoral (ambos hemilepidotricos) con un fulcro basal (Arratia, 2008). Con algunas variantes, el radio complejo se conoce por ejemplo, en elopomorfos, y foliofóridos como *Pholidoctenus serianus* y *Pholidorhynchodon malzannii* (Arratia, 2008; 2013).

En cuanto a los escudos asociados a la aleta caudal, éstos son comunes en los halecomorfos en general, por ejemplo en *Watsonulus*, *Ionoscopus*, *Ophiopsis*, *Cipactlichthys*, *Furo* y *Caturidae* (Arratia, 2008; Brito y Alvarado-Ortega, 2013). Sin embargo, en las especies más basales de Teleosteoromorpha es común la presencia de un solo escudo asociados al borde ventral y dorsal de la aleta caudal, entre ellas, se destacan los aspidorrínquidos, los paucicórmidos, (Arratia, 2008), *Prohalecites porroi* (Tintori, 1990; Arratia y Tintori, 1999), algunas especies de Pholidophoridae como *Pholidophorus gervasuttii*, *Knerichthys bronni*, *Parapholidophorus nybelini* (Arratia, 2013), y la especie A estudiada en esta tesis, donde la aleta caudal se encuentra precedida por un gran escudo epaxial y un escudo hipoaxial, también de gran tamaño (véase capítulo 3, figuras 3.50, 3.51 y 3.60). En todos los casos, excepto en Pachycormiformes, los escudos se encuentran cubiertos por ganoina (Arratia, 2008).

Las especies de la nueva familia estudiada, comparten varios otros caracteres craneanos y postcraneanos con diferentes grupos dentro de Teleosteoromorpha. Por ejemplo, según Arratia (2013) entre algunos caracteres del cráneo que comparten los teleosteomorfos, se destacan la presencia de dos o tres suborbitales. Respecto a los suborbitales, mientras que la especie B presenta varios de estos elementos (de cinco a ocho) (véase figura 3.68, capítulo 3), la especie A posee dos suborbitales (Figuras 3.17 y 3.18, capítulo 3). La especie A, si bien con una morfología de suborbitales completamente diferente, comparte este rasgo con representantes de Aspidorhynchiformes, Pachycormiformes, y con *Prohalecites*, entre los teleosteomorfos basales.

Otro aspecto interesante respecto al cráneo de Teleosteoromorpha, es la fusión de huesos del techo craneano con particulares patrones dependiendo del grupo. Existen ejemplos de especies con fusión de parietales con postparietales, de postparietales entre sí, y a su vez de éstos con otros huesos del cráneo, etc. Entre ellos se destacan los representantes de la familia Pholidophoridae (Arratia, 2013), los aspidorrínquidos (Brito, 2007; Bartholomai, 2004; Brito

y Ebert, 2009), *Prohalecites porroi*, con sus postparietales a veces fusionados entre sí (Tintori, 1990), y la especie A de la Formación La Cantera (no se conocen los huesos de la especie B) (véase capítulo 3 de esta tesis).

Por otro lado, ambas especies estudiadas comparten con la mayoría de los Aspidorhynchiformes y los Pachycormiformes, la presencia de un supramaxilar único y particularmente ubicado en el margen posterodorsal del maxilar, o al menos en el último tercio posterior del maxilar, en la especie B (véase capítulo 3, figuras 3.9 y 3.69). Por el contrario, *Vinctifer* y *Prohalecites* carecen de supramaxilar (Brito, 1997; Tintori, 1990). Cabe aclarar que el análisis filogenético realizado en esta tesis, propone la presencia de un sólo supramaxilar como una sinapomorfia del nodo que une a Ginglymodi con Halecostomi (véase capítulo 4, nodo C). De esta manera, un supramaxilar único, se encuentra presente en Semionotiformes (Olsen y McCune, 1991; López-Arbarello y Codorníu, 2007; Bermúdez-Rochas y Poyato-Ariza, 2014), en Lepisosteiformes (Grande, 2010), en Halecomorphi (como una sinapomorfia) (Olsen, 1984, Applegate, 1988; Grande y Bemis, 1998; Brito y Alvarado-Ortega, 2013), y en los ya mencionados Teleosteorpha basales. La condición cambiaría en Teleostei, con algunas especies con un sólo supramaxilar, pero la mayoría de ellas, portando dos supramaxilares (Arratia, 2013).

El simpléctico participando en la articulación con la mandíbula inferior, es una de las sinapomorfias propuestas por Grande y Bemis (1998) en la definición de Halecomorphi. En el análisis filogenético realizado en esta tesis, sin embargo, éste se trata de un carácter que se habría adquirido como una novedad evolutiva a nivel de Halecostomi (carácter 101[0], encontrado sólo en algunos de los cladogramas más parsimoniosos) (véase figura 4.1, capítulo IV). Esto es interesante ya que la doble articulación, si bien sistemáticamente se encuentra presente en todos los halecomorfos, se conoce también para algunos casos de Teleosteorpha, encontrándose bastante generalizada. Caben dentro de estos últimos, ejemplos de algunas especies de aspidorrínquidos tales como en *Vinctifer* y *Aspidorhynchus* (Brito, 1997; 1999) y algunos Pholidophoridae como *Pholidophorus gervasuttii* o *Parapholidophorus nybelini*, entre otros (Arratia, 2013). En las especies de la Formación La Cantera, si bien no se ha observado al simpléctico en articulación con la mandíbula inferior, en algunos especímenes de ambas especies, esta observación presentó dudas, y será necesario nuevo material para corroborar dicho carácter (véase capítulo 3). La doble articulación mandibular es una condición derivada dentro de Neopterygii (Grande, 2010), y al mismo tiempo, podría considerarse como una condición basal dentro de Teleosteorpha, ya que no se conocen teleósteos derivados con este rasgo. En estos últimos, solamente el cuadrado es el que se relaciona con el articular en la mandíbula inferior, y el simpléctico no participa en la

articulación, disponiéndose medialmente al cuadrado (Grande y Bemis, 1998; Arratia, 2013).

Por último, dentro de los aspectos craneanos para destacar, se encuentra el margen posterior del maxilar. Dentro de la familia de la Formación La Cantera, éste es en general redondeado o convexo, sin embargo, algunos ejemplares muestran formas más irregulares (nunca cóncavo). La presencia de una concavidad en el margen posterior del maxilar, fue planteada como una sinapomorfía de Halecomorphi (Grande y Bemis, 1998). Sin embargo, de acuerdo con Arratia, 2013, el carácter deja de ser un carácter único para halecomorfos cuando se agregan teleósteos basales (que también portan este rasgo) en los estudios filogenéticos. Pareciera ser que el carácter es más estable en los halecomorfos como gran grupo, ya que no presenta variaciones, a nivel inter-, ni intraespecífico. Contrariamente, en Teleosteorpha, el borde posterior del maxilar pareciera ser un poco menos estable, con unos cuantos ejemplos de variación dentro de una misma especie, dónde el rasgo se presenta como polimórfico. Entre ellos, *Prohalecites porroi* (Tintori, 1990, figuras 2 y 4), *Catervariolus hornemani* (Taverne, 2011, figura 26), *Pholidophorus gervasuttii* (Arratia, 2013, figuras 10, 11 y 14) y la especie A de la Formación La Cantera (véase capítulo 3, figuras 3.6 y 3.9), son algunos ejemplos de especies con variación intraespecífica respecto a este carácter.

En relación al postcráneo, una estructura que comparte la especie A estudiada en esta tesis (se desconoce la presencia en la especie B), con los teleosteorphos más basales, es la presencia de espina neural del centro preural 1 que no es rudimentaria, y en cambio se encuentra bien desarrollada, extendiéndose cerca del margen dorsal del cuerpo (véase capítulo 3, figura 3.51). Esta misma condición, se produce en *Prohalecites porroi* (Tintori, 1990; Arratia y Tintori, 1999).

En relación a las aletas y a los distintos elementos dérmicos que las componen, varios rasgos señalados por Arratia (2008) se encuentran en el denominador común de Teleosteorpha. Entre algunos de ellos, se destacan la presencia simultánea de fulcros basales y de radios procurrentes en aletas impares, siguiendo diferentes patrones. Por ejemplo, en algunos aspidorrínquidos, hay radios procurrentes epaxiales (al menos uno), junto a fulcros epaxiales (Arratia, 2008, figura 19). Otro ejemplo es el lóbulo ventral de la aleta caudal de *Belonostomus* donde hay fulcros basales y radios procurrentes hipoaxiales, aunque el lóbulo dorsal carece de radios procurrentes, y en él sólo hay fulcros basales (Arratia 2008, figura 21). Esta misma condición se produce en la especie A de la Formación La Cantera (véase capítulo 3, figura 3.51 A).

Dos o más radios principales forman el margen (dorsal y ventral) de la aleta caudal en teleosteorphos basales (Arratia, 2008) (e.g. paucicórmidos, aspidorrínquidos, y la especie A de la Formación La Cantera). De esta manera, el margen está formado por el primer y el



segundo radio, tanto ventral como dorsal, y el segundo radio, segmentado y ramificado, corresponde al radio líder (véase anexos, tablas de medidas y capítulo 3, figura 3.51). Tanto en la aleta caudal, como en la dorsal y en la anal de teleosteomorfos basales, el segundo radio, segmentado y ramificado, constituye el radio líder, diferenciándose en esta condición con los teleósteos, donde el radio líder corresponde al primer radio (también segmentado, pero no ramificado) (Arratia, 2008).

Teniendo en cuenta el ambiente, un aspecto interesante a destacar es que, la nueva familia de La Formación La Cantera ha sido hallada en sedimentos continentales lacustres. Esto la diferencia de los teleosteomorfos basales conocidos y de los teleósteos empleados en este análisis filogenético, todos ellos marinos. Por lo tanto, las especies de la Formación La Cantera, son asimismo interesantes y novedosas, desde un punto de vista paleoambiental.

Finalmente, cabe reflexionar que, las relaciones filogenéticas de la nueva familia de La Formación La Cantera, respecto a otros taxa de Teleostomorpha, necesitan ser puestas a prueba cuando otros taxa sean agregados al análisis filogenético, siendo ésta tarea futura.

### ***Las especies de la Formación La Cantera como nuevo grupo taxonómico***

Como consecuencia del estudio anatómico de detalle, de las comparaciones bibliográficas y de primera mano, así también como de los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se determinaron dos especies que constituyen un nuevo grupo taxonómico. Debido a las diferencias morfológicas encontradas entre ambas especies, sobre todo respecto a la forma del cuerpo y al número de filas de escamas horizontales, éstas fueron identificadas en dos géneros distintos. El nuevo clado, por un lado y de acuerdo al análisis filogenético, se encuentra sustentado por un conjunto de varias sinapomorfias que incluyen caracteres únicos. Por otro lado, el clado se define por una única combinación de caracteres que surgen del estudio anatómico y de las comparaciones morfológicas con otros taxa. La discusión ha sido realizada en comparación morfológica con otros taxa dentro de Neopterygii. Las comparaciones se efectuaron con taxa incluidos en el análisis, así también como con otros géneros que no fueron incorporados al estudio filogenético.

A continuación, se discuten, entonces, algunas de las sinapomorfias que sustentan al grupo y otros caracteres que, en combinación única, lo definen como tal. Se aclara en cada caso cuando se trata de caracteres que el análisis detectó como sinapomorfias del grupo.

De este modo, los especímenes de la Formación La Cantera, fueron comparados morfológicamente con una amplia gama de neopterigios, entre ellos, con Macrosemiiformes (Schultze 1966; Bartram 1977; Tintori y Renesto, 1983; Bravi, 1994; González-Rodríguez y

Reynoso 2004; González-Rodríguez et al, 2004; Murray y Wilson, 2009; Arratia y Schultze, 2012), con Lepisosteiformes (Grande, 2010), con Semionotiformes (Olsen y McCune, 1991; Bürgin, 2004; Cavin y Suteethorn, 2006; López-Arbarello y Codorniú, 2007; Lombardo y Tintori, 2008; Cavin *et al.*, 2013; Gibson, 2013); con varias especies de Halecomorphi (Schultze 1966; Bartram 1975, Olsen, 1984; Applegate, 1988; Grande y Bemis, 1998; Brito, 2000; Alvarado-Ortega y Espinosa-Arrubarrena, 2007; Arratia y Herzog, 2007; Arratia, 2008; Brito y Alvarado-Ortega, 2008; 2013; Machado *et al.*, 2013), y con varias especies dentro de Teleostomorpha (Nybelin 1961; 1974; Tintori, 1990; Arratia y Tintori, 1999; Arratia, 1997; 2008; 2013; Brito 1997; 1999; Bartholomai, 2004; Brito y Ebert, 2009; Taverne, 2011; Gouiric-Cavalli y Cione, 2013b).

Primero, entre los caracteres apomórficos indicados por el análisis, y referidos al cráneo de ambas especies estudiadas, se destacan la presencia del anillo de huesos circumorbitales de tipo laxo, término que se adoptó en este trabajo, para referirse a la ausencia de articulación que presentan entre sí los huesos (supraorbitales e infraorbitales posteriores) que rodean al globo ocular (véase capítulo 3, figuras 3.9, 3.11 y 3.17). Estas estructuras óseas son, en general, pequeñas y delicadas y, el tipo de disposición alrededor del ojo constituye un rasgo novedoso y único, al menos para el gran conjunto de neopterigios con los que fueron comparadas las especies de la Formación La Cantera. Por otro lado, el anillo circumorbital es completo, es decir que ni el nasal ni el parietal forman parte de la órbita. Esta es una sinapomorfía que soporta al clado C (ver capítulo 4), compartida por ginglymodios y halecóstomos, con modificaciones en Teleostei.

En cuanto a los suborbitales de esta nueva familia, estos varían en forma y en número de acuerdo a la especie, como ya se ha explicado en otras oportunidades. En la especie A en particular, el par suborbital se compone de estructuras muy delicadas y pequeñas, con escaso contacto entre sí, y con mínimo contacto entre los infraorbitales posteriores. La anterior característica, según el análisis filogenético, constituye una autapomorfía de esta especie (véase capítulo 3, figuras 3.11, 3.17 y 3.18). Esta condición determina zonas vacías de huesos dérmicos, formando como lagunas en la superficie lateral del cráneo, y dejando expuestos huesos de un plano interior, como por ejemplo, el hiomandibular. Este hueso, se expone incluso en la mayoría de los ejemplares de la especie B (que presenta más suborbitales). El hiomandibular, asimismo, queda expuesto (en el sentido de que, más allá de que se cubra por la musculatura y la piel, queda descubierto de huesos dérmicos), en grupos de peces que carecen de suborbitales, como es el caso de los Macrosemiiformes (Bartram, 1977; González-Rodríguez y Reynoso, 2004, entre otros), o en aquellas especies que cuentan con un solo suborbital de pequeño tamaño, como ocurre en los ámidos *Solnhofenamia elongata* o *Amiopsis*

*lepidota* (véase figuras 334-337 y 357-358 de Grande y Bemis, 1998). En el caso de los Macrosemiiformes, de acuerdo a Bartram (1977), la ausencia de suborbitales, y la particular forma de los infraorbitales, indican una tendencia general a la reducción de huesos dérmicos laminares del cráneo. La nueva familia de peces estudiada en esta tesis, puede ser comparada en este sentido con los Macrosemiiformes, mostrando reducción de huesos dérmicos que se refleja en el pequeño tamaño y delicadeza de los suborbitales. Al mismo tiempo, teniendo en cuenta el análisis filogenético, el hiomandibular expuesto formando parte de la zona lateral del cráneo, es una sinapomorfía que independientemente soporta al clado de las especies de la Formación La Cantera, al orden Macrosemiiformes, y a Amiiformes. Por ello, este se interpreta como un carácter homoplásico debido a que se encuentra paralelamente, en diversos grupos de Neopterygii, no directamente emparentados.

En la especie A, fue posible determinar el número de infraorbitales, correspondiendo éstos a cinco elementos, sin contar el dermoesfenótico (véase capítulo 3, figuras 3.17 y 3.18). Dentro de Neopterygii es posible encontrar cinco infraorbitales en algunos halecomorfos (excluyendo al dermoesfenótico) tales como *Ionoscopus cyprinoides* y *Amia calva* (Grande y Bemis, 1998), en algunos teleosteororfos basales como *Prohalecites porroi* (Tintori, 1990), y en teleósteos, por ejemplo *Leptolepis coryphaenoides*, *Tharsis dubius* (Nybelin, 1974), *Elops saurus* y en la mayoría de los miembros de la familia Pholidophoridae, entre otros; (Arratia 1997; 2013). Por el contrario, los Macrosemiiformes, los Semionotiformes y los Lepisosteiformes, típicamente presentan más de cinco infraorbitales, superando en algunos casos los 10 elementos, como en el caso de Lepisosteiformes con una serie supernumeraria de lacrimales (véase Grande, 2010, figuras 23 y 117, entre otras).

De acuerdo al análisis filogenético, la especie B de la Formación La Cantera, presenta como única sinapomorfía la presencia de un gran orbitoesfenoides (véase capítulo 3, figuras 3.67). Otros grupos dentro de Neopterygii, como macrosémidos, parasemionótidos o paucicórmidos, entre otros, asimismo presentan un orbitoesfenoides de gran tamaño.

En cuanto a los nasales, éstos son de gran tamaño, a diferencia de los nasales de la mayoría de los teleósteos, con excepción de los Pholidophoridae (Arratia, 2013). Las especies de la Formación La Cantera presentan como una de sus sinapomorfías, encontradas sólo para algunos de sus cladogramas más parsimoniosos, la presencia de sus nasales unidos en la línea media, como se demostró a través de las figuras 3.4, 3.5 y 3.6, del capítulo 3, comparándose asimismo este rasgo, en *Amia calva*, *Prohalecites porroi*, y en algunos foliodóridos, como *Pholidoctenus*, entre otros (Tintori, 1990; Grande y Bemis, 1998; Arratia, 2013). Según Arratia (2013), para el caso de Pholidophoridae, los nasales unidos en la línea media es la condición para las especies más derivadas de la familia.

Se destacan varios aspectos interesantes, referidos a las características de la mandíbula inferior de la familia en estudio. Algunos de estos caracteres comprenden sinapomorfías detectadas por el análisis filogenético. Entre los más relevantes se encuentran la longitud de la mandíbula inferior respecto al cráneo, la posición de la articulación mandibular respecto al ojo, los huesos que conforman el proceso coronoides y la presencia de ciertos huesos en la cara medial de la mandíbula, como los coronoides o los articulares anterior y posterior. El primer carácter corresponde a una mandíbula relativamente corta, de longitud menor al 43% de la longitud del cráneo (véase capítulo 3, figuras 3.9 y 3.10). Esta es una sinapomorfía de la familia nueva (encontrada sólo en algunos cladogramas más parsimoniosos). Este carácter, si bien no se encuentra soportando otros clados, puede emplearse para comparar a la nueva familia, con algunas especies de Macrosemiiformes (*e.g. Macrosemius rostratus*, *Notagogus novomundi* y *Propterus elongatus*), y algunos Semionotiformes (*e.g. Semionotus elegans* y *Lophionotus sanjuanensis*). En halecomorfos, la mandíbula inferior generalmente presenta mayor longitud, superando el 43% respecto al a longitud del cráneo (Grande, 2010). El segundo carácter interesante referido a la mandíbula inferior, es respecto a articulación cuadrado-mandíbula inferior que en el caso de la nueva familia, éste se produce en una posición adelantada respecto al ojo, por debajo del primero o segundo tercio de la órbita (véase capítulo 3, figuras 3.9 y 3.69). Este carácter puede ser comparado con una de las sinapomorfías encontradas para Macrosemiiformes, donde la articulación mandibular se produce por debajo de la mitad anterior de la órbita (Bartram, 1977; González-Rodríguez y Reynoso 2004; González-Rodríguez *et al*, 2004). Tercero, los huesos que conforman el proceso coronoides para el caso de ambas especies de la Formación La Cantera, corresponde al surangular y al dentario (véase capítulo 3, figuras 3.22 y 3.69). Este rasgo corresponde a una de las sinapomorfías de Neopterygii, por tanto se presenta en varios grupos, como Semionotiformes, Halecomorphi, etc (véase capítulo 4, figura 4.1). Por el contrario, en otros teleosteomorfos como en Pachycormiformes o Aspidorhynchiformes, no hay un proceso coronoides distinguido (Arratia, 2013). Finalmente, fue posible observar en la cara medial de la mandíbula inferior, huesos coronoides en ambas especies estudiadas en esta tesis (véase figuras 3.10 y 3.69 del capítulo 3) y articulares anterior y posterior sólo en la especie B (véase figura 3.69 del capítulo 3). Los coronoides, son estructuras muy delicadas ubicadas en la cara medial de la mandíbula inferior y, como bien señaló Arratia (2013), es un rasgo difícil de observar debido a que requiere de especímenes que hayan preservado su mandíbula en vista interna. No se observaron dientes en los coronoides. Los huesos coronoides se conocen para Macrosemiiformes, Semionotiformes, Lepisosteiformes, para la mayoría de los halecomorfos, y para Pholidophoridae. Respecto a la presencia de dos huesos articulares, solamente fueron



observados en un ejemplar de la especie B. Este rasgo es muy interesante debido a que por ejemplo, en *Amia calva*, dos huesos articulares se encuentran presentes cumpliendo un papel en la doble articulación mandibular (Grande y Bemis, 1998). Habría que revisar esta observación con nuevos ejemplares de las especies de La Formación La Cantera, pero tal carácter podría ser una prueba indirecta de presencia de doble articulación mandibular con el simpléctico participando de la misma.

El premaxilar de los peces estudiados en este trabajo, es muy particular, y recuerda más al maxilar presente en holósteos como macrosémidos, semionotiformes o halecomorfos, que al premaxilar de teleósteos (ver capítulo 3, figuras 3.20 y 3.24). El premaxilar en la especie A de La Formación La Cantera, presenta un proceso nasal perforado por dos forámenes correspondientes, al menos uno de ellos, al foramen de los nervios olfatorios. Aparentemente el premaxilar era inmóvil y se fijaba a la zona etmoidal por medio de su proceso nasal. El proceso nasal del premaxilar, no es homólogo al proceso ascendente del premaxilar móvil de teleósteos (Patterson, 1973). En Pholidophoridae, el premaxilar es móvil, y carece de proceso nasal, presentando generalmente un proceso ascendente poco desarrollado (véase figura 3, 3.24 E, en el capítulo 3). En teleostomorfos basales, la condición es más variables; por ejemplo en *Prohalecites*, el premaxilar posee asimismo proceso ascendente (véase Tintori, 1990), mientras que, en el caso de los paucicórmidos y los aspidorrínquidos, el premaxilar carece de proceso ascendente y se encuentra fusionado o cubierto por huesos del techo craneano (Brito, 1997; Brito y Ebert, 2009; Arratia y Schultze, 2013)

La presencia de un cuadrado yugal de tipo espiniforme, es una sinapomorfia de Neopterygii y se distribuye en forma general, en grupos como Semionotiformes, Macrosemiiformes y Lepisosteiformes, diferenciándose del cuadrado yugal de peces no neopterygios (que difiere en forma y posición anatómica) como por ejemplo, en la mayoría de los Acipenseriformes o Polypteriformes (Grande, 2010; Hilton *et al.*, 2011). La ausencia de cuadrado yugal, es una sinapomorfia que se encontró, en este análisis (en algunos cladogramas), para el nodo de los halecóstomos. Sin embargo, ambas especies estudiadas en esta tesis, presentan un cuadrado yugal espiniforme articulando con el brazo ventral del preopercular (véase capítulo 3, figuras 3.9, 3.22 y 3.71 B). Las discusiones en torno al cuadrado yugal, su origen y homologías, han estado en boga durante los últimos 40 años. Por un lado, una serie de autores consideran que el cuadrado yugal se fusiona al cuadrado en teleósteos más derivados, dando lugar al proceso posteroventral del cuadrado (Jollie, 1962; Patterson, 1973, Lopez-Arbarello, 2012, entre otros). Por otro lado, otros autores basándose en estudios ontogenéticos en teleósteos, argumentan que ambas estructuras son independientes, presentando orígenes diferentes. Asimismo, comprobaron que el proceso del

cuadrado es un elemento que se forma conjuntamente con el resto del cuerpo del cuadrado (Arratia y Schultze, 1991; Arratia, 1999; 2013). Apoyando a la última postura, en esta tesis se considera que el cuadrado yugal no es homólogo al proceso del cuadrado, siendo el primero un hueso de origen dérmico mientras que el segundo, es un hueso de origen condral. En este contexto, el proceso posteroventral del cuadrado, es una sinapomorfía, que se produce en los teleósteos más derivados como un carácter adquirido independientemente (en esta tesis, nodo I2). Por otro lado, si bien el cuadrado yugal se encuentra ausente en halecomorfos, y en otros teleostomorfos, los peces de la nueva familia estudiada, presentan como sinapomorfía, la presencia de un cuadrado yugal espiniforme. El mismo es comparable al de algunos grupos de holósteos ya mencionados, y si bien podría ser interpretado como una reversión del carácter dentro de Neopterygii, también podría pensarse como una adquisición independiente debido a la distancia filogenética con otros neopterigios que portan este rasgo.

El preopercular de las especies de La Formación La Cantera (véase capítulo 3, figuras 3.9, 3.10, 3.18 y 3.68 y 3.70), se asemeja al preopercular de, por ejemplo, *Lepidotes*, es decir, poseen un preopercular típico de holósteos, según Mickle (2013). Esta estructura en estos peces presenta forma semilunar, alargada, angosta y posterodorsalmente inclinada. Asimismo, esta morfología, recuerda a la de algunos grupos de halecomorfos, especialmente en Amiinae y Solnhofenamiinae (Grande y Bemis, 1998). En otros Teleostomorphia, el preopercular también presenta la condición de tipo holósteo propuesta por Mickle (2013), como por ejemplo *Pachycormus macropterus*, con un hueso en forma semilunar y posterodorsalmente inclinado. En Aspidorhynchiformes, por otro lado, el preopercular es típicamente triangular, con el brazo dorsal de mayor longitud que el brazo ventral (Brito, 1997; Bartholomai, 2004).

La presencia de dos osificaciones hipohiales es una sinapomorfía de los teleósteos más derivados según el análisis realizado en este trabajo de tesis (véase capítulo 4, nodo I2). Si bien es una estructura muchas veces difícil de ser observada en fósiles, ambas especies de la Formación La Cantera, a diferencia de los teleósteos, presentan un solo hipohial de gran tamaño (véase capítulo 3, figuras 3.28 y 3.69). Una osificación hipohial, se conoce para el resto de los neopterigios, incluso para algunos representantes de la familia Pholidophoridae, como por ejemplo para *Pholidophorus gervasuttii*, en el que no se encuentra osificado (Arratia, 2013).

Solamente observada en la especie A de la Formación La Cantera (no así en la especie B), la placa gular media (véase capítulo 3, figura 3.30), se destaca como una de las sinapomorfías presentes en Halecostomi. La mayoría de las especies que conforman este gran grupo analizadas en esta filogenia presentan placa gular.

El cleitro es una estructura con algunos aspectos interesantes a ser comparados. Por una lado su ángulo de apertura entre su brazo dorsal y ventral (respecto al eje axial del cuerpo). Se ha calculado un ángulo de aproximadamente de  $130^\circ$  para el cleitro de las especies estudiadas en esta tesis (véase capítulo 3). Este ángulo puede ser comparado, por ejemplo con el de los macrosemiiformes (Bartram 1977, González-Rodríguez *et al.*, 2004). Por el contrario, difiere con el de los foliodóridos triásicos en general (véase Arratia, 2013), y con el de algunos halecomorfos como *Amia* o *Amiopsis*, entre otros, donde el cleitro presenta un ángulo de aproximadamente entre  $90^\circ$  a  $100^\circ$ . *Watsonulus*, por su parte, tendría un cleitro de unos aproximadamente  $110^\circ$ , es decir, con un ángulo más amplio que lo halecomorfos nombrados, pero un poco menos que el de las especies de la Formación La Cantera. Por otro lado, se han descrito para la especie A, dos particulares placas dérmicas en el brazo ventral (cara lateral) del cleitro (véase capítulo 3, figuras 3.37-39). Sin embargo no se han observado apéndices serrados o elementos interclaviculares sobre las mismas ni en ninguna otra región del cleitro. Probablemente esto sea debido a motivos de preservación. No obstante, es probable que estas estructuras hayan estado presentes, al igual que se conocen para otros teleostomorfos tales como en las especies de Pholidophoridae o como en *Leptolepis coryphaenoides* (Arratia, 2013) o para otros neopterigios como Macrosemiiformes (Bartram, 1977), Semionotiformes (Olsen y McCune, 1991; Gibson, 2013), Lepisosteiformes (Grande, 2010) y halecomorfos como *Amia calva* (Grande y Bemis, 1998).

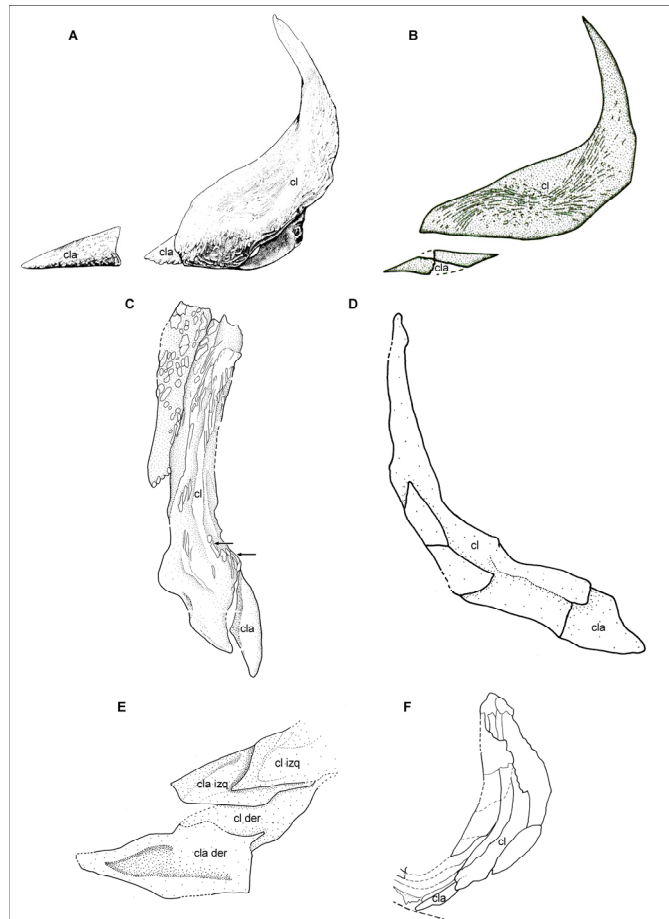
La homología de la clavícula del lepisosteio *Obaichthys decoratus*, al igual que la de los parasemionotiformes (*e.g.* *Watsonulus*), ha sido cuestionada respecto de la clavícula de actinopterigios basales como Polipteriformes o Acipenseriformes (Grande, 2010). Este cuestionamiento se basó en que, tanto *Obaichthys* como *Watsonulus*, poseen clavículas asociadas al extremo anterior del cleitro, pero ninguno de ellos presenta elementos interclaviculares. Es decir, que al no encontrarse ambos elementos en la misma especie, podrían pensarse como estructuras homólogas, aunque no homólogas a las clavículas de actinopterigios basales. Sin embargo, el mismo *Watsonulus*, y las especies de la familia Pholidophoridae, ayudan a entender un poco más esta problemática, ya que además de portar clavícula, presentan apéndices serrados asociados al cleitro (Arratia, 2013), lo que lleva a pensar que estas dos estructuras no serían homólogas. En esta línea de pensamiento, podría por el momento ponerse en pausa el cuestionamiento sobre la homología de la clavícula de sarcopterigios, actinopterigios basales, y neopterigios, y entonces, asumir que sí lo son, y, que los elementos interclaviculares, serían algo independiente de la clavícula. Por otro lado, clásicamente se ha considerado que la clavícula en Neopterygii se encuentra reducida o simplemente ausente (Patterson, 1973). Sin embargo, la idea anterior cada vez posee más

contraejemplos de neopterigios que presentan clavícula. Si bien es sabido que la clavícula se ha perdido en teleósteos vivientes, este elemento se conoce para el halecomorfo *Watsonulus* (Olsen, 1984) (Figura 5.2 A) y para algunos teleósteos como *Catervariolus* (Taverne, 2011) y los representantes de la familia Pholidophoridae (Arratia, 2013) (Figura 5.2 B y C). A estos ejemplos, se agregan *Obaichthys* (Grande, 2010), y ambas especies de la Formación La Cantera (presente tesis, figura 5.2 D y E). Asimismo, Arratia y Schultze (2012), notaron que los Macrosemiiformes en general se han asumido como un grupo carente de clavículas. Sin embargo, la mayoría de estas determinaciones han sido basadas en materiales donde el cleitro se encuentra cubierto en su extremo anterior por las escamas, o por los radios branquiostegos, por lo que, tales interpretaciones, son cuestionables. Por ejemplo, *Voelklichthys comitatus* es un macrosemiiforme que presenta clavícula asociada al cleitro; y también este mismo elemento se ha reportado para *Histionotus* y *Enchelyolepis* (Arratia y Schultze, 2012) (Figura 5.2 F). Respecto a este punto, debido a su ubicación y delicadeza, la clavícula, los apéndices serrados y los elementos interclaviculares, muy probablemente han sido desestimados o malinterpretados en varios grupos de neopterigios. En conclusión, todo apunta a que se tratan de estructuras que necesitan ser revisadas en el contexto actual, y en la mayoría de los grupos de Neopterygii.

En cuanto a la aleta caudal, la especie A de la Formación La Cantera, presenta una aleta caudal hemiheterocerca, de tipo poliural, con unos ocho a nueve hipurales y ausencia de uroneurales (Figuras 3.51, en el capítulo 3). En línea general, la aleta caudal poliural se presentan en holósteos (*e.g.* *Amia calva*) (Schultze y Arratia, 1986), en contraposición de la condición diural para teleósteos adultos, en donde los hipurales sólo se encuentran soportados únicamente por dos centros urales (Nybelin, 1963; Patterson, 1973; Arratia y Schultze, 1992). El esqueleto caudal diural, tiene sus bases, tanto ontogenéticas, como filogenéticas, en el esqueleto poliural (Schultze y Arratia, 1989; 2013). En Teleosteoromorpha basales, la condición es muy variable. *Prohalecites*, por ejemplo, presenta esqueleto caudal poliural y ausencia de uroneurales (Arratia y Tintori, 1999) y en Aspidorhynchiformes, por ejemplo, ambas condiciones (esqueleto poliural o diural) están presentes según la especie, y los uroneurales también se encuentran presentes (Schultze y Arratia, 1989; Arratia y Schultze, 1992; Brito, 1999). Por último, respecto a la aleta caudal, la especie A estudiada en esta tesis, presenta diplospondilia en los centros caudales propiamente dichos, y en los centros preurales (excepto el preural 1). La diplospondilia en la región caudal media, es una sinapomorfía encontrada para el nodo de Halecostomi en este estudio (véase capítulo 4, nodo E), encontrándose en la mayoría de los halecomorfos utilizados en el análisis filogenético de esta tesis, como así



también en aquellas especies de la familia Pholidophoridae donde ha sido posible estudiar su esqueleto caudal (véase Arratia, 2013).



**Figura 5.2.** Lámina comparativa de diferentes grupos de Neopterygii portando clavícula asociada al cleitro. **A.** *Watsonulus eugnathoides* (tomado y modificado de Olsen, 1984); **B.** *Catervariolus hornemani* (tomado y modificado de Taverne, 2011); **C.** *Pholidophorus gervasuttii* (tomado y modificado de Arratia, 2013), las flechas indican los apéndices serrados dispuestos a lo largo del cleitro; **D.** Especie A de la Formación La Cantera. **E.** Especie B de la Formación La Cantera. **F.** *Voelklichthys comitatus* (tomado y modificado de Arratia y Schultze, 2012). Abreviaturas: **cl**: cleitro; **cla**: clavícula.

En relación a las escamas de las especies de la Formación La Cantera, se caracterizan por ser ganoides, identificadas en este trabajo de tesis como del tipo lepisosteoide (Schultze, 1966) (véase figuras 3.52-3.54; 3.64; 3.65, capítulo 3). Una de las características más notorias y particulares de la especie A, es su fila dorsal de escamas ganoides, que recorren todo el borde dorsal del cuerpo. Al contrario de lo que sucede en Semionotiformes, por ejemplo, donde se distingue una cresta dorsal de escamas ganoides cubriendo la línea media entre la zona posterior del cráneo y el inicio de la aleta dorsal (Olsen y McCune, 1991; López-

Arbarello y Codorniu, 2007; Gibson, 2013), las escamas de la especie A se caracterizan por ser pares (Figuras 3.34; 3.57 y 3.58). Esta característica, hasta donde se sabe, no se conoce para ningún otro grupo de peces, y constituye una apomorfía de esta especie.

***Las especies de la Formación La Cantera como ejemplo dentro de la problemática clásica de los “Pholidophoriformes”***

Teniendo en cuenta la argumentación anterior, se concluye que las especies de La Formación La Cantera no son Pholidophoriformes Berg, 1947.

La asignación de los ejemplares ganoideos de la Formación La Cantera al orden “Pholidophoriformes” (Bocchino en Flores, 1969), constituye un ejemplo local de un contexto global, en el que gran cantidad de especies de holósteos, teleósteos o teleosteomorfos, sobre todo europeos, fueron agrupados en una misma unidad, durante aproximadamente 70 años (para ampliar este contexto ver capítulo 1 de esta tesis y/o consultar Arratia, 2000b; 2013).

A partir del estudio realizado por Arratia (2013), el orden Pholidophoriformes es interpretado actualmente como un grupo monofilético que comprende ocho especies, contenidas en una única familia de teleosteos del Triásico de Europa. Actualmente, el clado se encuentra sustentado por nueve sinapomorfias.

Analizando en detalle las características que, en el contexto actual, definen a la familia Pholidophoridae *sensu* Arratia, 2013, es posible incluso encontrar varios caracteres en común, entre esta familia, y la nueva familia que agrupa a las especies de las Formación La Cantera. Entre estos puntos en común, se encuentran la presencia de elementos nasales grandes, rectangulares o aproximadamente triangulares, y unidos en la línea media como en *Pholidoctenus serianus* o *Pholidophorettes salvus*; la presencia de canales sensoriales cefálicos simples, donde cada poro se observa directamente sobre el canal; la presencia de cinco infraorbitales y la presencia de huesos coronoides pequeños dispuesto medialmente en la mandíbula inferior, entre otros. Asimismo, ambas familias cuentan con la presencia de diplospondilia en la región caudal media, incluyendo elementos de cordacentros basidorsales, basiventrales, interdorsales e intervertebrales, escamas de tipo lepisosteoide, y huesos cubiertos por ganoina. Un carácter compartido a destacar, es la presencia de clavícula articulando en la región anteroventral del cleitro.

Sin embargo, a pesar de las similitudes listadas anteriormente entre ambas familias, y de acuerdo a la combinación de caracteres reconocidos para la nueva familia, y al análisis filogenético realizado en esta tesis, ambos clados se agrupan en diferentes unidades taxonómicas. Mientras que la familia Pholidophoridae europea, queda incluida en la base de

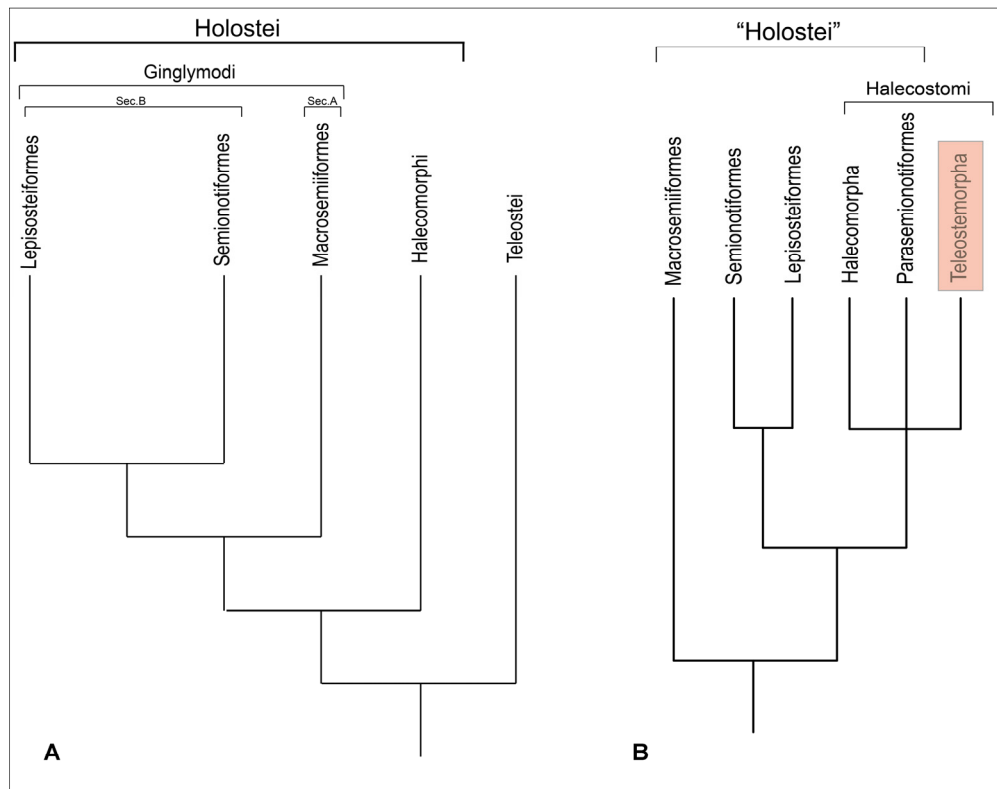
Teleostei (véase detalles de sinapomorfias en el capítulo 4, nodo I y Figura 4.1), las especies de la Formación La Cantera se agrupan, como se ha explicado, como grupo hermano de Teleostei constituyendo una nueva familia sudamericana dentro de Teleosteomorpha (Figura 4.1).

***Contexto filogenético y comentarios taxonómicos generales acerca del análisis cladístico***

La clásica obra sobre la metodología cladista (Hening, 1950) fue, al menos desde su traducción al inglés en 1966, una herramienta revolucionaria. Actualmente resulta muy útil y fundamental para ordenar y sistematizar el conocimiento y los resultados de las descripciones y comparaciones biológicas, prácticamente no habiendo sido superada por ninguna otra metodología sistemática. La historia que devino a partir de la aplicación del método cladístico, demuestra que los análisis filogenéticos no intentan, o al menos no deberían, mostrarse como resultados definitivos ni autoritarios. Esto se debe a que una propuesta filogenética se trata simplemente de una hipótesis, es decir una proposición contrastable, la más parsimoniosa en cada combinación de caracteres y taxa seleccionados.

Los resultados del análisis filogenético obtenido en este trabajo de tesis se han discutido a lo largo del presente capítulo. Sin embargo, no se ha explicado aún, el contexto filogenético general de las especies estudiadas. Cabe aclarar, sin embargo, que la combinación de caracteres utilizados en la confección de la matriz, así cómo también la selección del muestreo taxonómico, han determinado una base de datos que difiere de otras matrices con las que se han comparado algunos resultados de este trabajo (*e.g.* Grande y Bemis, 1998; Grande, 2010; Arratia, 2013). Asimismo, otros aspectos como el “software” empleado en el análisis filogenético (TNT), los grupos externos utilizados, y los objetivos del trabajo, presentan diferencias. Por lo anterior, las comparaciones con resultados de otras matrices, deben ser entendidas dentro del marco explicado.

En cuanto a los puntos más relevantes a destacar en la explicación más parsimoniosa obtenida en este estudio, se encuentra el resurgimiento del grupo Halecostomi que agrupa a Halecomorphi y a Teleosteomorpha. De este modo, el grupo Holostei *sensu* Grande (2010) se transforma en un grupo parafilético como resultado de que *Amia*, junto a la mayoría de los halecomorfos, constituye el grupo hermano de Teleosteomorpha (véase capítulo 4, figura 4.1). Asimismo, la posición de los Parasemionotiformes representados por *Watsonulus*, no se resolvió dentro de Halecostomi, quedando con una posición incierta (véase figura 5.3 B).



**Figura 5.3.** Lámina comparativa de: **A.** la hipótesis más parsimoniosa obtenida por Grande, 2010 y **B.** la hipótesis más parsimoniosa obtenida en esta tesis. Nótese que en B los holósteos constituyen un grupo no monofilético, recuperándose Halecostomi.

La discusión acerca de las relaciones filogenéticas de los clados dentro de Neopterygii, escapa a este trabajo de tesis. Sin embargo, se hace necesario resumir algunos aspectos históricos que hacen al contexto filogenético general del grupo estudiado. Clásicamente ha existido la controversia en torno a Teleostei y a su posible grupo hermano viviente (*Lepisosteus* o *Amia*). A esta discusión se la conoce también como controversia Halecostomi-Holostei, y ha sido motivo de largas discusiones interesantes e intensas, al menos durante los últimos 40 años (Patterson, 1973; Grande y Bemis, 1998; Arratia 1999; 2001; 2004; Grande, 2010). Recientemente a partir del trabajo de Grande (2010), basándose sobre todo en evidencias morfológicas, y también sustentado con datos moleculares (Betancur-R. *et al.*, 2013; Broughton *et al.*, 2013, entre otros), se llegó a la conclusión de que Holostei constituye un grupo monofilético (Figura 5.3 A), donde *Amia* y los demás halecomorfos son el grupo hermano de Lepisosteiformes y de los demás holósteos. Esto resolvió, o al menos explicó plausiblemente y con buenos sustentos, la clásica controversia. De este modo, el clado Holostei, resurgió como grupo monofilético (véase historia en capítulo 1) desintegrándose como consecuencia el clado Halecostomi que implicaba a *Amia* como grupo hermano de



Teleostei.

La propuesta de Halecostomi como un clado, fue realizada por Patterson (1973) donde definió sus principales caracteres, entre ellos, maxilar móvil, presencia de interopercular, epibranchiales con procesos uncinados, y espinas neurales medias. El clado Halecostomi recuperado en esta tesis, sin embargo, no presenta casi similitudes con la propuesta clásica, tanto por su contenido taxonómico, como por sus sinapomorfias. Las principales sinapomorfias que describen a Halecostomi en este análisis filogenético, discutidas anteriormente, son la presencia de placa gular media; la ausencia de cuadrado yugal; simplético participando de la articulación mandibular; presencia de un preopercular de forma semilunar, delgado y alargado; presencia de centros vertebrales en la región caudal, de tipo cordacentros y diplospondilia en la región caudal media, entre otros (ver capítulo 4, nodo F).

Centrándonos en los resultados de este trabajo, dentro de Halecostomi el grupo de los teleosteorfos, como ya ha sido demostrado, se encuentra bien resuelto y sustentado. Sin embargo no sucede lo mismo con Halecomorphi. Los halecomorfos, según Grande y Bemis (1998), fueron definidos por tres sinapomorfias: simplético participando de la articulación mandibular, borde posterior del maxilar cóncavo, y presencia de un solo supramaxilar. En el análisis realizado en esta tesis, ninguno de estos caracteres corresponde a sinapomorfias de Halecomorphi. Sin embargo, todos ellos fueron discutidos a lo largo del texto y en general parecen tener una distribución bastante amplia a lo largo de Neopterygii, sobre todo cuando son incorporadas a las filogenias, especies dentro de Teleosteorpha.

Estos resultados son aspectos interesantes en los que continuar trabajando desde un punto de vista comparativo e integral en la búsqueda de nuevos patrones dentro de Neopterygii. En el caso de este trabajo puntual será necesario, en un futuro próximo, considerar la incorporación de más taxas en vistas de ampliar las comparaciones y encontrar nuevas explicaciones e hipótesis filogenéticas que expliquen más plausiblemente los resultados obtenidos.

## Conclusiones

- Los peces Neopterygii de la Formación La Cantera originariamente identificados como “Pholidophoriformes” fueron estudiados e interpretados en esta tesis, en el marco de la sistemática filogenética, arribándose a la conclusión general de que éstos no pertenecen al orden Pholidophoriformes Berg, 1947.
- La preparación del material de estudio y el estudio anatómico de detalle permitieron interpretar, en forma inédita, ejemplares recolectados en años anteriores, así como también nuevos especímenes de neopterigios de la Formación La Cantera recolectados en el marco de esta tesis.
- Los estudios de la estructura histológica y de la microornamentación de la superficie externa de las escamas arrojaron como resultado que las mismas son de tipo lepisosteoides y que microscópicamente la ganoina no es lisa ya que presenta estriaciones.
- Como resultado del estudio osteológico, morfométrico y merístico se identificaron dos nuevas especies de dos géneros diferentes, que constituyen un nuevo clado. Este estudio, además, permitió obtener los caracteres que fueron usados en el análisis filogenético.
- Las comparaciones con otros neopterigios han demostrado que las especies de La Formación La Cantera presentan algunos caracteres derivados dentro de Neopterygii (e.g. presencia de vómer impar y de radio pectoral complejo), como así también caracteres primitivos (e.g. presencia de cuadrado yugal y presencia de proceso nasal en el premaxilar, entre otros).
- Los estudios comparativos con otros taxa dentro de Neopterygii, así como también los resultados del análisis filogenético, permitieron darle una identidad taxonómica a este nuevo clado endémico de América del Sur.
- El nuevo grupo monofilético, se encuentra sustentado por una combinación única de caracteres, como así también por varias autapomorfías, entre ellas, la particular disposición de los elementos circumorbitales donde los infraorbitales posteriores, así

como los supraorbitales, se encuentran desarticulados, y no contactan entre sí.

- Las especies de la Formación La Cantera constituyen, entonces, una nueva familia con posición *incertae sedis* dentro de Teleosteomorpha *sensu* Arratia (2001). Su relación con otros taxa de Teleosteomorpha, necesita continuar siendo evaluada a través de futuras comparaciones con especímenes adicionales y nuevos análisis filogenéticos.
- Finalmente se destaca que la nueva familia de peces de la Formación La Cantera es interesante desde un punto de vista paleoambiental. Estas especies, conforman un grupo de ambiente continental dentro de los teleosteomorfos basales, siendo que las demás familias conocidas para el clado, vivieron en ambientes marinos.

### ***Reflexiones finales***

El conocimiento actual respecto a los Neopterygii aún está mayormente basado en especies registradas en yacimientos fosilíferos del Hemisferio Norte. En ese sentido, es esperable que al ser incluidas especies gondwánicas en las filogenias más clásicas, se produzcan modificaciones en las relaciones filogenéticas de algunos clados que aparentemente estaban claras y la perspectiva, entonces, se vea modificada. Los neopterigios comprenden un gran clado y las relaciones entre sus miembros se encuentran en cambio dinámico. Este cambio se alimenta del trabajo de neo y paleoictiólogos de todo el planeta, quienes estudiando nuevas especies, caracteres y patrones biológicos en contextos sociopolíticos distintos (y por tanto, con miradas diferentes), intentamos a diario interpretar y encontrar explicaciones en esta fascinante historia de la evolución de la vida.

## Bibliografía

- Alvarado-Ortega J. y Espinosa-Arrubarrena L. 2007.** An ionoscopiform fish from the lithographic limestones of Tlayúa Quarry, Puebla, México. *Journal of Paleontology*, 81 (6): 1345-1357.
- Applegate. S. P. 1988.** A new genus and species of a holostean belonging to the family Ophiosidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous, near Tepexei de Rodríguez, Puebla. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 7 (2): 200-205.
- Arcucci A. B., Rivarola D., Codorniú L., Sallenave A. S. y Puebla G. 2002a.** Diversidad de la asociación biótica en el paleoambiente lacustre de la Formación La Cantera (Aptiano) de San Luis, Argentina. J. Carneiro de Castro, D. Dias-Brito, E.A. Musacchio y Rosemarie Rohn (eds.), *Boletim VI Simposio sobre o Cretácico do Brasil. 2º Simposio sobre el Cretácico de América del Sur*, Brasil.: 119-122.
- Arcucci A. B., Rivarola D., Codorniú L., Sallenave A. S. y Puebla G. 2002b.** Asociación fosilífera en el paleoambiente lacustre de la Formación La Cantera (Cretácico Inferior, Aptiano) de San Luis, Argentina. *VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Acta de Resúmenes*. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina, 96.
- Arcucci A. B., Rivarola D., Prámparo M. B., Petrulovicus J. F., Codorniú L., Sallenave A. S. y Puebla G. G. 2005.** Update of the paleofaunistic and paleofloristic diversity of La Cantera Formation (Early Cretaceous, San Luis): a lacustrine environment in central Argentina. *Gondwana 12. "Geological and Biological Heritage of Gondwana"*. *Actas de Resúmenes*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba. Publicación Especial. Ed. R. J. Pankhurst y G. D. Veiga. Mendoza, Argentina, 48.
- Arcucci A. B., Puebla G., Codorniú L., Giordano P. G. and Prámparo M. 2009.** A lacustrine biotic assemblage in the Early Cretaceous of central Argentina: La Cantera Formation. *10<sup>th</sup> International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*. Universidad Autónoma de Madrid, Teruel, España, 111-112.
- Arcucci A. B., Prámparo M. B., Codorniú L. S., Giordano P. G., Castillo Elías G., Puebla G. G., Mego N., Gómez M. A., Bustos Escalona E. L. (en prensa).** Biotic assemblages from Lower Cretaceous lacustrine systems, San Luis basin, central-western Argentina. *Boletín Geológico y*



*Minero.*

- Arratia G. 1987.** *Anaethalion* and similar teleosts (Actinopterygii, Pisces) from the Late Jurassic (Tithonian) of Southern Germany and their relationships. *Palaeontographica Abteilung A*, 200: 1-44.
- Arratia G. 1997.** Basal teleost and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica*, 7: 5-168.
- Arratia G. 1999.** The monophyly of Teleostei and stem group teleosts. *En: G. Arratia. and H.-P. Schultze (eds.), Mesozoic Fishes 2 - Systematics and the Fossil Record: 265-334.* Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Arratia G. 2000a.** Relaciones filogenéticas de Teleostei: pasado y presente. *Estudios Oceanológicos*, 19: 19-51.
- Arratia G. 2000b.** New teleostean fishes from the Jurassic of southern Germany and the systematic problems concerning the “pholidophoriforms”. *Paläontologische Zeitschrift*, 74(1/2): 113-143.
- Arratia G. 2001.** The sister-group of Teleostei: consensus and disagreements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: 767-773.
- Arratia G. 2004.** Mesozoic halecostomes and early radiation of teleosts. *En: Arratia G y Tintori A (eds.), Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity: 279-315.* Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Arratia G. 2008.** Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity of fin ray elements, and the problem of identifying homologies. *En: G. Arratia, H.-P. Schultze, and M. V. H. Wilson, (eds.), Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny: 49-101.* Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Arratia G. 2013.** Morphology, taxonomy, and phylogeny of Triassic pholidophorid fishes (Actinopterygii, Teleostei), Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 13. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33 (6): 1-138.
- Arratia G. y Cione A. 1996.** The record of fossil fishes of Southern South America. In: Arratia, G. (ed.). The vertebrate fossil record of southern South America. *Muncher Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30: 9-72.
- Arratia G. y Herzog A. 2007.** A new halecomorph fish from the middle Triassic of Switzerland and

- its systematic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (4): 838-849.
- Arratia G. y Schultze H-P. 1986.** Reevaluation of the caudal skeleton of actinopterygian fishes: I. *Lepisosteus* and *Amia*. *Journal of Morphology*, 190: 215-241.
- Arratia G. y Schultze H-P. 1991.** The palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology*, 208: 1-81.
- Arratia y Schultze. 1992.** Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes: III. Salmonidae. *Journal of Morphology*, 214: 187-249.
- Arratia G. y Schultze H-P. 2012.** The macrosemiiform fish companion of the Late Jurassic theropod *Juravenator* from Schamhaupten, Bavaria, Germany. *Fossil Record*, 15 (1): 5-25.
- Arratia G. y Schultze H-P. 2013.** Outstanding features of a new late Jurassic pachycormiform fish from the Kimmeridgian of Brunn, Germany and comments on current understanding of pachycormiforms. *En: G. Arratia, H.-P. Schultze and M. Wilson (eds.), Mesozoic Fishes 5 – Global diversity and evolution: 87-120.* Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Arratia G. y Tintori A. 1999.** The caudal skeleton if the Triassic actinopterygian *Prohalecites* and its phylogenetic position. *En: G. Arratia, and H.-P. Schultze, (eds.), Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record: 121-142.* Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Arratia G. y Tintori A. 2003.** Early radiation of “Pholidophoriform” fishes, with special reference to the Italian forms. *Rivista del Museo Civico de Scienze Naturali “E. Caffi”*. Bergamo, 22: 67-68.
- Arratia G., Schultze H-P. y Casciotta J. 2001.** Vertebral Column and Associated Elements in Dipnoans and Comparison With Other Fishes: Development and Homology. *Journal of Morphology*, 250: 101-172.
- Bartholomai A. 2004.** The large aspidorhynchid fish, *Richmondichthys sweeti* (Etheridge JNR and Smith Woodward, 1891) from Albian marine deposits of Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum*, 49 (2): 521-536.
- Bartram A. W. H. 1975.** The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. *Zoological Journal of Linnean Society*, 56: 183-205.
- Bartram A. W. H. 1977.** The Macrosemiidae, a Mesozoic family of Holostean fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology series*, 29 (2): 137-234.

- Benedetto J. L. 2010.** La dispersión de Gondwana en el Jurásico y Cretácico. En: Benedetto J. L. (ed.), *El continente de Gondwana a través del tiempo*. Editorial: Academia Nacional de Ciencias. Córdoba, Argentina. 8: 267-316.
- Berg L. S. 1937.** Classification of fishes, both Recent and fossil. *Doklady Zoological Institute*, 5: 85-517. English translation by J. W. Edwards, Ann Arbor, Michigan, 1940.
- Bermúdez-Rochas D. y Poyato-Ariza F. 2014.** A new semionotiform actinopterygian fish from the Mesozoic of Spain and its phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI: 10.1080/14772019.2014.881928.
- Betancur-R. R., Broughton R, Wiley E., Carpenter K., López A., Li C., Holcroft N, Arcila D., Sanciangco M., Cureton J., Zhang F., Buser T., Campbell M., Ballesteros J., Roa-Varon A., Willis S., Borden W., Rowley T., Reneaou P, Hough D, Lu G., Grande T., Arratia G y Ortí G. 2013.** The tree of life and new classification on bony fish. PLOS Currents Tree of Life. Edition 1. doi: 10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccaee75bb165c8c26288.
- Bocchino A. 1973.** Semionotidae (Pisces, Holostei, Semionotiformes) de la Formación Lagarcito (Jurásico Superior?), San Luis, Argentina. *Ameghiniana*, 10 (3): 254-268.
- Bocchino A. 1974.** *Austrolepidotes cuyanus* gen. et sp.nov. y otros restos de peces fósiles de la Formación Lagarcito (Jurásico Superior?), San Luis. *Ameghiniana*, 11 (3): 237-248.
- Bravi S. 1994.** New observations on the Lower Cretaceous fish *Notagogus pentlandi* Agassiz (Actinopterygii, Halecostomi, Macrosemiidae). *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana*, 33(1): 57-70.
- Bridge T. W. 1877.** The cranial osteology of *Amia calva*. *Journal of Anatomy*, 11: 605.
- Brito P. 1997.** Révision des Aspidorhynchidae (Pisces Avtinopterygii) du Mésozoïque: ostéologi, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas*, 19 (4): 681-772.
- Brito P. 1999.** The caudal skeleton of aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi): phylogenetic implications. En: G. Arratia, and H.-P. Schultze, (eds.), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*: 249-264. Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Brito P. 2000.** A new halecomorph with two dorsal fins, *Placidichthys bidorsalis* n. g., n. sp.(Actinopterygii: Halecomorphi) from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeast

- Brazil. *Palaeontology*, 331: 749-754.
- Brito P. M. y Alvarado-Ortega J. 2008.** A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi: Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, northeastern Brasil, with a review of the biogeographical distribution of Ophiopsidae. Cavin L, Longbottom A y Richter M. (eds.) Fishes and break-up of Pangea. *Geological Society, London, Special Publications*, 295: 145-154.
- Brito P. M. y Alvarado-Ortega J. 2013.** *Cipactlichthys scutatus*, gen. nov., sp. nov. a New Halecomorph (Neopterygii, Holostei) from the Lower Cretaceous Tlayua Formation of Mexico. PLoS ONE 8(9): 14 pp., e73551. doi:10.1371/journal.pone.0073551.
- Brito P. y Ebert M. 2009.** A new aspidorhynchid fish (Teleostei: Aspidorhynchiformes) from the Upper Jurassic of Ettling, Solnhofen, Bavaria, Germany. *Systematic Palaeontology (Vertebrate palaeontology)*, 8: 395-402.
- Brito P. y Yabumoto Y. 2011.** An updated review of the fish faunas from the Crato and Santana formations in Brazil, a close relationship to the Tethys fauna. *Bulletin of Kitakyushu Museum of Natural History and Human History*, 9: 107-136.
- Broughton R., Betancur-R R., Li C., Arratia G. y Ortí G. 2013.** Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution. PLOS Currents Tree of Life. Edition 1. doi: 10.1371/currents.tol.2ca8041495ffafd0c92756e75247483e.
- Bürgin T. 2004.** *Eosemionotus ceresiensis* sp.nov., a new semionotiform fish (Actinopterygii, Halecostomi) from Middle Traissic of Monte San Giorgio (Southern Switzerland). En: G. Arratia & A. Tintori (eds), *Mesozoic Fishes-Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*: 239-251. Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Castillo-Elías G. 2011.** Cranial osteology of Chondrosteian fishes from La Cantera Formation, Upper Aptian, San Luis, Argentina. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. San Juan. Acta de resúmenes. *Ameghiniana*, 48 (4): 228.
- Castillo-Eías G. 2014.** Depósitos lacustres de la Formación La Cantera (Aptiano Tardío), Sierras de El Gigante, cuenca de San Luis. Nuevos aportes sedimentológicos. XIV Reunión Argentina de Sedimentología. Puerto Madryn, Chubut. Acta de Resúmenes. Septiembre de 2014.
- Castillo-Elias G., Giordano P. G., Codorníu L. S. y Arcucci A. B. 2012a.** Aspectos tafonómicos preliminares de la diversidad ictiológica en la Formación La Cantera (Aptiano Tardío, Cretácico



- Inferior), San Luis. XXVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Buenos Aires. Acta de resúmenes. *Ameghiniana*, 49(4): 26R.
- Castillo-Eliás G., Giordano P. G., Gómez M. A. y Janello J. M. 2012b.** Estudio tafonómico preliminar del sistema lacustre de La Formación La Cantera, Cretácico Inferior, San Luis. Reunión Argentina de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Rio Negro. Acta de resúmenes. *Ameghiniana*, 49 (4): 140.
- Cavin L. y Suteethorn V. 2006.** A new Semionotiform (Actinopterygii, Neopterygii) from Upper Jurassic-Lower Cretaceous deposits of North-East Thailand, with comments on the relationships of Semionotiforms. *Palaeontology*, 49 (2): 339-353.
- Cavin L., Deesri U. y Suteethorn V. 2013.** Osteology and relationships of *Thaichthys* nov. gen.: a Ginglymodi from the Late Jurassic – Early Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*, 56 (1): 183-208.
- Chiappe L. M., Rivarola D., Romero E., Dávila S. y Codorniú L. 1998.** Recent advances in the paleontology of the Lower Cretaceous Lagarcito Formation (Parque Nacional Sierra de Las Quijadas, San Luis, Argentina.) En: Lucas S. G., Kirkland J.I. y Estep J.W. (eds.), Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14: 187-192.
- Cione A. L. y Pereira S. M. 1987.** Los peces del Jurásico de Argentina. En: Volkheimer W. y Musacchio E. A. (eds.). *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur. Jurásico anterior a los movimientos intermálmicos*, 1: 287-298. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico, Mendoza, Argentina.
- Cione A. L. y Gouiric-Cavalli S. 2012.** *Metaceratodus kaopen* comb. nov. and *M. wichmanni* comb. nov., two Late Cretaceous South American species of an austral lungfish genus (Dipnoi). *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 36 (2): 203-216.
- Cione A. L., Pereira S. M., Alonso R. y Arias J. 1985.** Los peces bagres (Osteichthyes, Siluriformes) de la Formación Yacoraite (Cretácico Tardío). Consideraciones biogeográficas y bioestratigráficas. *Ameghiniana*, 21 (2): 294-304.
- Codorniú L. 2000.** Sistemática de los peces semionótidos (Osteichthyes) de la Formación Lagarcito (Cretácico Temprano, San Luis). Trabajo final de Licenciatura en Ciencias Biológicas, inédito; Facultad de Química Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional de San Luis, 1-106.

- Codorniú L. y Arcucci A. 2001.** La ictiofauna fósil de la formación La Cantera (Cretácico Inferior) Sierra del Gigante, San Luis, Argentina. *Ameghiniana*, Complemento de Resúmenes, 38: 5-6.
- Cope E. D. 1887.** Zittel's manual of palaeontology. *American Naturalist*, 21: 1014-1019.
- Criado-Roque P., Mombrú C. y Moreno J. 1981.** Sedimentitas mesozoicas. Geología de la Provincia de San Luis. *Relatorio del VIII Congreso Geológico Argentino*, Argentina, 79-96.
- De Castro de Leal M. y Brito P. 2004.** The ichthyodectiform *Cladocyclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana Formations, Lower Cretaceous of Araripe Basin, North-Eastern Brazil. *Annales de Paléontologie*, 90: 103-113.
- Dolgopol de Saez M. 1939.** Noticias sobre peces fósiles argentinos. Un nuevo leptolépido (“*Neolycoptera gracilis*” n. gen. n. sp.) de la provincia de Jujuy. *Notas del Museo de La Plata*, 4 (19): 427-432.
- Dolgopol de Saez M. 1940.** Noticias sobre los peces fósiles argentinos. Leptolepídidos del Titoniense de Plaza Huincul. *Notas del Museo de La Plata*, 5 (26): 299-305.
- Dolgopol de Saez M. 1949.** Noticias sobre peces fósiles argentinos. I. Peces cretácicos de Mendoza y Chubut. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología*, 14 (96): 443-453.
- Flores M. 1969.** El Bolsón de las Salinas en la Provincia de San Luis. *Jornadas Geológicas Argentinas*, Mendoza. (I):311-327.
- Flores M. y Criado Roque P. 1972.** Cuenca de San Luis. *Primer Simposio de Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba. Pp: 567-580.
- Garrido A., 2010.** Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Nueva Serie*, 12(2): 121-177.
- Gayet M y Meunier F. J. 1986.** Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées. *C.R. Acad. Sc. Paris, Série II*, 303 (13): 1259-1262.
- Gibson S. 2013.** A new hump-backed Ginglymodian fishes (Neopterygii, Semionotiformes) from the Upper Triassic Chinle Formation of Southeastern Utah. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 33 (5): 1037-1050.
- Giordano P. G. 2010.** “Pholidophoriforms” of La Cantera Formation, Lower Cretaceous, San Luis,

- Argentina. 5<sup>th</sup> *Internacional Meeting on Mesozoic Fishes, Global Diversity and Evolution*. Museo del desierto, Saltillo, Coahuila, México, 45.
- Giordano P. G. y Arratia G. 2011.** Ganoid scales of “Pholidophoriforms” (Actinopterygii) from La Cantera Formation, Lower Cretaceous, San Luis, Argentina. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. San Juan. Acta de resúmenes. *Ameghiniana*, 48(4): 232-233.
- Giordano P. G. y Arratia G. 2013a.** Los peces ganoideos de la Formación La Cantera (Aptiano), San Luis, Argentina ¿por qué no son “Pholidophoriformes”? XVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. La Rioja. Acta de resúmenes. *Ameghiniana*, 50 (4):19.
- Giordano P. G. y Arratia G. 2013b.** Macro- and micromorphology of the scales of a new Macrosemiiform from the Aptian west Gondwana. 6<sup>th</sup> *Internacional Meeting on Mesozoic Fishes, Diversification and Diversity Patterns*. Viena, Austria, 26.
- Goloboff P., Farris J. y Nixon K. 2008.** TNT: a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.
- Gómez M- 2012.** Estructuras reproductivas fósiles en la asociación paleoflorística de la Formación La Cantera, Cretácico Temprano, Cuenca de San Luis. Trabajo final de Licenciatura en Ciencias Biológicas, inédito; Facultad de Química Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional de San Luis, 1-59.
- González-Rodríguez K. y Reynoso V-H. 2004.** A new *Notagogus* (Macrosemiidae, Halecostomi) species from the Albian Tlayúa Quarry, Central México. En: G Arratia y A. Tintori (eds.), *Mesozoic Fishes 3- Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*: pp: 265-278. Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- González-Rodríguez K., Applegate S. P. y Espinosa-Arrubarrena L. 2004.** A new world Macrosemiid (Pises: Neopterygii-Halecostomi) from the Albian of México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (2): 281-289.
- Goodrich E. S. 1909.** The Vertebrata Craniata. I Cyclostomes and Fishes, En: *A Treatise on Zoology*. Lankester E. R. (ed). 9: 1-518. A & C Black, London.
- Gouiric-Cavalli S. 2013a.** Sistemática y relaciones biogeográficas de los peces del Titoniano (Jurásico tardío) de la Cuenca Neuquina de Argentina. Tesis doctoral, inédita. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 1: 1-403; 2: 1-108.

- Gouiric-Cavalli S. 2013b.** Pachycormiformes from the Upper Jurassic of the Neuquen Basin, southern South America-Present state of knowledge. *6<sup>th</sup> Internacional Meeting on Mesozoic Fishes, Diversification and Diversity Patterns*. Viena, Austria, 29.
- Gouiric-Cavalli S. 2013c.** Aspidorhynchiformes from the Upper Jurassic of the Neuquen Basin, southern South America. *6<sup>th</sup> Internacional Meeting on Mesozoic Fishes, Diversification and Diversity Patterns*. Viena, Austria, 30.
- Gouiric-Cavalli S. y Cione A. 2013a.** Los peces del Jurásico Tardío (Titoniano) de la Cuenca Neuquina, estado actual del conocimiento e implicancias biogeográficas. *5to Simposio Argentino del Jurásico*. Trelew. Acta de resúmenes. *Ameghiniana*, 50 (4): R41.
- Gouiric-Cavalli S. y Cione A. 2013b.** “*Pholidophorus argentinus*” Dolgopol de Saez, 1939 from Upper Jurassic beds of Neuquén Province of Argentina is not a pholidophoriform, but an aspidorynchid (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes). *En*: G. Arratia, H-P. Schultze y M. Wilson (eds.), *Mesozoic Fishes 5- Global Diversity and Evolution*: 177-186. Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Gouiric-Cavalli, S. y Cione, A.L. (en prensa).** *Notodectes* is the first endemic pachycormiform genus (Osteichthyes, Actinopterygii, Pachycormiformes) in the Southern Hemisphere. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (4).
- Grande L. 2010.** An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of holostei. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, 6: i-x, 1-871; supplementary issue of *Copeia* 10 (2A).
- Grande L. y Bemis. W. E. 1998.** A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 4. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(1): 1-690.
- Henning W. 1950.** Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Henning W. 1966.** Phylogenetic Systematics. *University of Illinois Press*, Urbana, Illinois.
- Hilton E. J., Grande L, y Bemis W. E. 2011.** Skeletal anatomy of the shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesueur, 1818, and systematics of sturgeons (Acipenseriformes,



- Acipenseridae). *Fieldiana-Life on earth sciences*, 3: 1-168.
- Jollie M. 1962.** Chordate morphology. Reinhold Publishing Corporation, New York, 1- 478.
- Lombardo C. y Tintori A. 2008.** A new semionotid fish (Actinopterygii) from the Upper Triassic of northern Italy. *En: G Arratia, HP. Schultze & M. Wilson (eds.), Mesozoic Fishes 4- Homology and Phylogeny*: 129-142. Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- López-Arbarello A. 2004.** The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). *En: G. Arratia y Tintori A. (eds.), Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*: 597-624. Verlag Dr. F Pfeil., Germany.
- López-Arbarello A. 2012.** Phylogenetic Interrelationships of Ginglymodian Fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *PLoS ONE* 7(7): 1-44; e39370. doi:10.1371/journal.pone.0039370
- López-Arbarello A. y Codorníu L. 2007.** Semionotids (Neopterygii, Semionotiformes) from the Lower Cretaceous Lagarcito Formation, San Luis Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (4): 811-826.
- López-Arbarello A. y Zavattieri. 2008.** Systematic revision of *Pseudobeaconia* Bordas, 1944, and *Mendocinichthys* Whitley, 1953 (Actinopterygii: “Perleidiformes”) from the Triassic of Argentina. *Palaeontology*, 51 (5): 1025-1052.
- López-Arbarello A., Arratia G. y Codorníu L. 2002a.** Coccolepidids from South America and the early history of chondrostei. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Suppl. to Nr. 3: 80-81 (Abstract).
- López-Arbarello A., Codorníu L., Arcucci A. y Rivarola D. 2002b.** Diversidad ictiológica en la Formación La Cantera (Cretácico Temprano) San Luis, Argentina. *Acta de Resúmenes, Ameghiniana*, 39: 13-14.
- López-Arbarello A., Rauhut O. W. M. y Cerdeño E. 2010.** The Triassic fish faunas of the Cuyana Basin, western Argentina. *Palaeontology*, 53 (2): 249-276.
- López-Arbarello A., Rauhut O. W. M. y Moser K. 2008.** Jurassic fishes of Gondwana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63(4): 586-612.
- López-Arbarello A., Sferco E., y Rauhut, O. W. M. 2013.** A new genus of coccolepidid fishes (Actinopterygii, Chondrostei) from the continental Jurassic of Patagonia. *Palaeontologia Electronica*, 16 (1): 1-23.

- López-Arbarello A, Stockar R, Bürgin T. 2014.** Phylogenetic Relationships of the Triassic Archaeosemionotus Deecke (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the ‘Perledo Fauna’. *PLoS ONE* 9(10): e108665. doi:10.1371/journal.pone.0108665.
- López-Arbarello A., Sun Z-Y., Sferco E., Tintori A., Xu G-H, Sun H-L, Wu F-X. y Jiang D-Y. 2011.** New species of *Sangiorgioichthys* Tintori and Lombardo, 2007 (Neopterygii, Semionotiformes) from the Anisian of Luoping (Yunnan Province, South China). *Zootaxa*, 2749: 25-39.
- Machado G. P., Alvarado-Ortega J., Machado P. L. y Brito P. M. 2013.** *Teoichthys brevipina*, sp.nov., a new ophiopsid fish (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Central México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(2): 482-487.
- Maisey J. 2000.** Continental break up and the distribution of fishes of western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, 21: 281-314.
- Marquillas R., Del Papa C. y Sabino I. 2005.** Sedimentary aspects and paleoenvironmental evolution of a rift basin: Salta Group (Cretaceous–Paleogene), northwestern Argentina. *International Journal of Earth Science*, 94: 94–113.
- Mazzoni A. 1985.** Notonectidae (Hemiptera, Heteroptera) de la Formación La Cantera (Cretácico Inferior), Provincia de San Luis, Argentina. *Boletín Academia Nacional de Ciencias*, 56 (3-4): 259-273.
- Mickle K. 2013.** Revisiting the actinopterygian preoperculum. *En: Arratia G., Schultze H-P. y Wilson M. (eds.). Mesozoic Fishes 5-Global Diversity and Evolution: 35-71.* Verlag Dr. F Pfeil, Germany.
- Müller J. 1844.** Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden, und über das natürliche System der Fische. Bericht Akademie der Wissenschaften Berlin 1844: 416-422.
- Murray, A. y Wilson M. 2009.** A new Late Cretaceous macrosemiid fish (Neopterygii, Halecostomi) from Morocco, with temporal and geographical range extensions for the family. *Palaeontology*, 52 (2): 429-440.
- Nelson J. S. 2006.** Fishes of the World. Wiley John & sons, Inc. (eds.). 1-601.
- Nybelin V. O. 1961.** *Leptolepis dubia* aus den Torleiten-Schichten des Obere Jura von Eichstätt. *Paläontologische Zeitschrift*, 35 (3-4): 118-122.

- Nybelin V. O. 1963.** Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. *Arkiv för zoology*, 15 (35): 485-516.
- Nybelin V. O. 1974.** A revision of the Leptolepid Fishes. *Acta Regiae Societatis Scientiarum et Litterarum Gothoburgensis, Zoologica*, 9: 1-202.
- Olsen P. E. 1984.** The skull and pectoral girdle of the Parasemionotid fish *Watsonulus eugnathoides* from the early Triaassic Sakamena group of Madagascar, with comments on the relationships of the holostean fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4 (3), 481-499.
- Olsen P. y McCune A. 1991.** Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark supergroup of eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11 (3): 269-292.
- Patterson C. 1973.** Interrelationships of holosteans. In: Greenwood P L, Miles R S y Patterson C (eds.), Interrelationships of fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, 49: 161-182.
- Petrulevičius J., Nel A. y Sallenave S. 2010.** Recent genus *Notonecta* (Insecta: Heteroptera: Notonectidae) in the Lower Cretaceous of San Luis, Argentina: Palaeoecological implications. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.): International Journal of Entomology*, 46:1-2.
- Poplin C. 2004.** The dermosphenotic in early actinopterygians a nomenclatural problem. En: G. Arratia & A. Tintori (eds.), *Mesozoic Fishes 3-Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*: 165-178. Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Prámparo M. B. 1986.** Nuevos aportes a la palinología de la Formación La Cantera, Cretácico de La cuenca de San Luis, en su localidad tipo. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Acta de Resúmenes*, 41-50.
- Prámparo M. B. 1988.** Esporas triletas levigadas y apiculadas de la Formación La Cantera (Cretácico de la Cuenca de San Luis) en su localidad tipo. Contribución al PICG-242 Cretácico de América Latina y 237- Gondwana- Floras.
- Prámparo M. B. 1990.** Palynostratigraphy of the Lower Cretaceous of the San Luis Basin, Argentina. Its place in the Lower Cretaceous flora provinces pattern. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 181 (1-3): 255-266.

- Prámparo M. B. 1994.** Lower Cretaceous palynoflora of the La Cantera Formation, San Luis Basin: correlations with other Cretaceous palynofloras of Argentina. *Cretaceous Research*, 15: 193-203.
- Prámparo M. B. 1999a.** Microfitoplancton orgánico del Cretácico Inferior de la cuenca de San Luis. Parte I: Scenedesmaceae y Chlorococcaceae. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial*, 6: 39-42.
- Prámparo M. B. 1999b.** Granos de polen de primitivas angiospermas en el Cretácico Inferior de la cuenca de San Luis y su distribución en otras cuencas cretácicas de Argentina. Dias-Brito D., De Castro J., Carneiro R. R. (eds.), *Boletín del V simposio sobre el Cretáceo do Brasil. I Simposio sobre el Cretácico de América del Sur*: 539-523, Brasil.
- Prámparo M. B. 2012.** Non-marine Cretaceous palynomorph biostratigraphy of Argentina: a brief summary. *Journal of Stratigraphy*, 36 (2): 213-228.
- Prámparo M. B., Quattrocchio M., Gandolfo M. A., Zamaló M. del C. y Romero E. 2007.** Historia evolutiva de las angiospermas (Cretácico-Paleógeno) en Argentina a través de los registros paleo florísticos. *Ameghiniana* (50 aniversario): 157-172.
- Puebla G. 2009.** A new angiosperm leaf morphotype from the Early Cretaceous (Late Aptian) of San Luis Basin, Argentina. *Ameghiniana*, 46 (3): 557-566.
- Puebla G., Mego N. y Prámparo M. 2012.** Asociación de Briófitas de la Formación La Cantera, Aptiano Tardío, Cuenca de San Luis, Argentina. *Ameghiniana*, 49: 217-229.
- Regan C. T. 1923.** The skeleton of *Lepidosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower actinopterygian fishes. *Proceeding of the Zoological Society of London*, 445-461.
- Rivarola D., Arcucci A., Codorniú L., Sallenave S. y Dávila S. 2002.** Paleoambiente sedimentario y fósiles de la Formación La Cantera, Cretácico Inferior del Grupo del Gigante, San Luis. *IX Reunión Argentina de Sedimentología. Acta de resúmenes*, 37, Córdoba, Argentina.
- Rivarola D. y Spalletti L. 2006.** Modelo de sedimentación continental para el rift Cretácico de la Argentina central. Ejemplo de la Sierra de Las Quijadas, San Luis. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 61 (1): 63-80.
- Rivarola D. y Castillo-Eliás G. 2011.** Análisis paleoambiental de la Formación La Cantera en su sección tipo (Aptiano Tardío), provincia de San Luis. *XVIII Congreso Geológico*



- Argentino*. Neuquén. Acta de Resúmenes, 1042-1043.
- Rivarola D., Codorníu L., Chiappe L. y Arcucci A. 2004.** Nuevos hallazgos de peces fósiles y paleoambiente sedimentario de la Formación Lagarcito (Cretácico Temprano) San Luis, Argentina. *Ameghiniana*, 41: 451-459.
- Rosello E. A. y Mozetic M. E. 1999.** Caracterización estructural y significado geotectónico de los depocentros cretácicos continentales del centro-oeste argentino. 5° Simposio sobre el Cretáceo de Brasil. Rio Claro. Boletim, 107-113.
- Rusconi C. 1946a.** Nuevos peces triásicos de El Callao, Mendoza. *Revista de la Sociedad de Historia y Geografía de Cuyo*, 1: 1-15.
- Rusconi C. 1946b.** Nuevos peces triásicos de Mendoza. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 141: 148-153.
- Rusconi C. 1948.** Dos nuevas especies de peces triásicos del Cerro Bayo. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza*, 2: 241-244.
- Schultze H-P. 1966.** Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid-zu Rundschuppen). *Neuss Jahrbuch für Geologie und Palaontologie, Abh.*, 126 (3): 232-314.
- Schultze H-P. 1996.** The scales of Mesozoic actinopterygians. *En: G Arratia y G. Viohl (eds.). Mesozoic Fishes- Systematics and Paleocology*: 83-93. Verlag Dr. F Pfeil, Germany.
- Schultze H-P. 2008.** Nomenclature and Homologization of cranial bones in actinopterygians. *En: Arratia G., Schultze H-P. y Mark W. (eds.). Mesozoic Fishes 4-Homology and Phylogeny*: 23-48. Verlag Dr. F Pfeil, Germany.
- Schultze H-P. y Arratia G. 1986.** Reevaluation of the caudal skeleton of actinopterygian fishes: I. *Lepisosteus* and *Amia*. *Journal of Morphology*, 190: 215-241.
- Schultze H-P. y Arratia G. 1988.** Reevaluation of the caudal skeleton of some actinopterygian fishes: II. *Hiodon*, *Elops* and *Albula*. *Journal of Morphology*, 195: 257-303.
- Schultze H-P. y Arratia G. 1989.** The composition of the caudal skeleton of teleost (Actinopterygii: Osteichthyes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 97: 189-231.
- Schultze H-P y Arratia G. 2013.** The caudal skeleton of basal teleost, its conventions and some of its major evolutionary novelties in a temporal dimension. *En: Arratia G., Schultze H-P. y*

- Mark W. (eds.). *Mesozoic Fishes 5-Global Diversity and Evolution*: 187-246. Verlag Dr. F. Pfeil, Germany.
- Sire J-Y. y Meunier F. 1994.** The canaliculi of Williamson in Holostean Bone (Osteichthyes, Actinopterygii): a Structural and Ultrastructural Study. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 75 (3): 235-247.
- Sire J-Y., Donoghue P. y Vickaryous M. 2009.** Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates. *Journal of Anatomy*, 214: 409-440.
- Spinuzza J. M., 1986.** Estratigrafía y paleoictiofauna de la Formación La Cantera (Cretácico), Sierra del Gigante, Provincia de San Luis. Trabajo final de Licenciatura en Ciencias Biológicas, inédito; Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Departamento de Geología, Universidad Nacional de Córdoba, 1-37.
- Succar C. A. y Giordano P. G. 2012.** Pleuropholids (Actinopterygii) from Lagarcito Formation (Albian), Sierra de las Quijadas, San Luis, Argentina and their taxonomic implicances. XVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Buenos Aires. Acta de resúmenes. *Ameghiniana*, 49(4): 58.
- Taverne L. 2011.** Ostéologie et relations de *Catervariolus* (Teleostei, “Pholidophoriformes”) du Jurassique moyen de Kisangani (Formation de Stanleyville) en République Démocratique du Congo. *Bulletin del’ Institut Royal des Sciences Naturelles del Belgique, Sciences de la Terre*, 81: 175-212.
- Tintori A. 1990.** The actinopterygian fish *Prohalecites* from the Triassic of Northern Italy. *Palaeontology*, 33 (1): 155-174.
- Tintori A. y Renesto S. 1983.** The Macrosemiidae (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy (N. Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 89 (2): 209-222.
- Yrigoyen, M. R. 1975.** La edad Cretácica del Grupo Gigante (San Luis), su relación con cuencas circunvecinas. Tucumán. *Acta I Congreso Geológico Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 9-56.

# **Anexos**

### Tablas de medidas y de datos merísticos

Los datos expresados en cursiva indican valores sujetos tanto a sobre o a subestimación debido a motivos preservacionales.

**Tabla 1. Medidas generales del cuerpo:** LT (longitud total); LS (longitud estándar). LPD (longitud predorsal); LPP (longitud prepélvica); LPA (longitud preanal); AT (altura del cuerpo) ATM (altura máxima del cuerpo); AP (altura del pedúnculo caudal). **Se incluyen en esta tabla todos los ejemplares examinados en esta tesis.** (% LS): indica medida de proporción tomada respecto al LS.

#### Especie A:

Espécimen	LT	LS	LPD (% LS)	LPP (% LS)	LPA (% LS)	AT (% LS)	ATM (%LS)	AP (% LS)
<b>1) V46a</b>	6,2-6,4	-	- (-)	- (-)	- (-)	0,8 (-)	0,8 (-)	0,34 (-)
<b>V46b</b>		-	2,93 (-)	- (-)	3,79 (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>2) V52</b>	-	-	2,43 (-)	2,14 (-)	3,1 (-)	0,44 (-)	0,28 (-)	0,28 (-)
<b>3) V514</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	0,72 (-)	- (-)	- (-)
<b>4) V519a</b>	5,68	-	3 (-)	2,33 (-)	3,53 (-)	0,8 (-)	0,9 (-)	0,49 (-)
<b>V519b</b>		-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>5) V523</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>6) V535a</b>	5,1	-	- (-)	1,9 (-)	2,8 (-)	0,59-0,62 (-)	- (-)	0,11-0,25 (-)
<b>V535b</b>		-	2,09 (-)	- (-)	- (-)		0,6 (-)	
<b>7) V560</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,42 (-)
<b>8) V567</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>9) V568</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,48 (-)
<b>10) V621a</b>	-	-	2,36-2,4	1,85-1,89	2,9 (-)	0,54-0,59	0,63 (-)	- (-)



<b>V621b</b>	-	-	(-)	(-)	-	(-)	-	-
<b>11) V633</b>	-	-	2,65 (-)	- (-)	3 (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>12) V634</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>13) V635</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>14) V639</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>15) V644</b>	-	-	2,59 (-)	2,15 (-)	3,22 (-)	0,69 (-)	0,85 (-)	0,42 (-)
<b>16) V659a</b>	5,6-6,5	-	3,2 (-)	- (-)	- (-)	0,52 (-)	- (-)	- (-)
<b>V659b</b>		-	- (-)	2,7 (-)	3,9 (-)	- (-)	- (-)	0,29 (-)
<b>17) V660a</b>	5,07-5,4	-	2,71 (-)	2 (-)	2,99-3 (-)	0,55 (-)	0,49 (-)	0,19 (-)
<b>V660b</b>		-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>18) V661a</b>	4,84	3,87	2,13 (0,55)	1,92 (0,49)	2,73 (0,70)	0,77 (0,19)	0,72 (0,18)	0,32 (0,08)
<b>V661b</b>			- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>19) V662</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	0,81 (-)	0,86 (-)	0,35 (-)
<b>20) V666</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	1 (-)	- (-)	- (-)
<b>21) V694</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>22) V695a</b>	6,5-7	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>V695b</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>23) V697</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>24) V698</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,64 (-)
<b>25) V699</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>26) V700</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>27) V701a</b>	5,5	4,3	- (-)	2,4 (0,55)	3,5 (0,81)	0,9 (0,2)	0,9 (0,2)	0,48 (0,11)

<b>V701b</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>28) V702</b>	-	-	2,68 (-)	2,34 (-)	3,38 (-)	0,93 (-)	0,93 (-)	0,53 (-)	
<b>29) V703a</b>	-	-	2,95 (-)	2,29 (-)	3,72 (-)	- (-)	0,8 (-)	0,57 (-)	
<b>V703b</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	0,8 (-)	- (-)	- (-)	
<b>30) V704</b>	-	-	3,1 (-)	2,27 (-)	3,4 (-)	0,7 (-)	0,7 (-)	0,3 (-)	
<b>31) V706</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>32) V707a</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	0,5 (-)	0,5 (-)	0,26 (-)	
<b>33) V711</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>34) 712</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>35) CORD-PZ 2027</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	0,45-0,7 (-)	0,61-0,74 (-)	0,23 (-)	
<b>2029</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)				
<b>36) CORD-PZ 2028</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>2033</b>	-	-	2,79 (-)	2,1 (-)	3,37 (-)	0,8 (-)	0,8 (-)	0,36 (-)	
<b>37) CORD-PZ 2030</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,28 (-)	
<b>38) CORD-PZ 2031</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>39) CORD-PZ 2075</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>40) CORD-PZ 2085 A</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>41) CORD-PZ 2087</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,6 (-)	0,26 (-)	
<b>42) CORD-PZ 2088</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,27 (-)	
<b>43) CORD-PZ 2089</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>44) CORD-PZ 2092</b>	-	-	2,87 (-)	1,85 (-)	3,09 (-)	0,68 (-)	0,59 (-)	- (-)	
<b>45) CORD-PZ 2093</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	

<b>46) CORD-PZ 2094</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>47) CORD-PZ 2095</b>	-	-	2,25 (-)	1,88 (-)	- (-)	0,5 (-)	0,43 (-)	- (-)	- (-)
<b>48) MLP 85-IV-15-1</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,57 (-)
<b>49) MLP 85-IV-15</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,94 (-)	- (-)	- (-)
<b>-2</b>	-	-	2,84 (-)	2,12 (-)	3,4 (-)	1,04 (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>-4</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,32 (-)
<b>50) MLP 85-IV-15-14</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>51) MLP 85-IV-15</b>	-	-	3,24 (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>-6</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	0,41 (-)
<b>-7</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)

**Especie B:**

<b>Espécimen</b>	<b>LT</b>	<b>LS</b>	<b>LPD (% LS)</b>	<b>LPP (% LS)</b>	<b>LPA (% LS)</b>	<b>AT (% LS)</b>	<b>ATM (%LS)</b>	<b>AP (% LS)</b>
<b>1) V527</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	1 (-)	1,68 (-)	- (-)
<b>2) V620</b>	-	-	3,19 (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>3) V692</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	0,8-1 (-)	- (-)	- (-)
<b>4) V705</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	1,08 (-)	1,4 (-)	- (-)

**Especímenes indeterminados:**

<b>Espécimen</b>	<b>LT</b>	<b>LS</b>	<b>LPD (% LS)</b>	<b>LPP (% LS)</b>	<b>LPA (% LS)</b>	<b>AT (% LS)</b>	<b>ATM (%LS)</b>	<b>AP (% LS)</b>
<b>1) V 622a</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	1,21 (-)	- (-)	- (-)
<b>V622b</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>2) V631</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>3) V632</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>4) V645</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)
<b>5) V693</b>	-	-	-	-	-	-	-	-

			(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
<b>6) V 696</b>	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)

**Tabla 2. Medidas del cráneo:** **LC** (longitud de cráneo:); **RP** (longitud región preorbital); **RPostO** (longitud región postorbital); **DO** (diámetro de la órbita); **AC** (altura del cráneo); **LP-Pp-Dmpt** (longitud de la placa parieto-postparieto-dermopterótica); **AP-Pp-Dmpt** (ancho de la placa parieto-postparieto-dermopterótica); **LM** (longitud de la mandíbula inferior); **AM** (alto de la mandíbula inferior en el proceso coronoides). **T-O** (tercio de la órbita en el que articula la mandíbula inferior). **Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares que preservaron el cráneo.** - **%:** indica medida de proporción tomada respecto al LS.

## Especie A:

Espécimen	LC (% LS)	RP	RPostO	DO (% LS)	AC (% LS)	LP-Pp. (% LS) AP-Pp..	LM AM	T-O
<b>V46 a</b>	- (-)	-	-	-	- (-)	- (-)	- -	-
<b>V46 b</b>	- (-)	0,06	-	0,16 (-)	- (-)	- (-)	0,43 -	1er
<b>V52</b>	1 (-)	0,03	0,42	0,28 (-)	0,68 (-)	0,63 (-)	0,3 0,01	2do
<b>V514</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	0,3 0,14	-
<b>V519a</b>		0,06	0,36	0,22 (-)	0,75	- (-)	0,36 0,04	
<b>V519b</b>	0,96-1,2 (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- -	2do
<b>V535a</b>		-	-	- (-)	- (-)	0,63 (-)	- -	- -
<b>V535b</b>	0,67-0,7 (-)	-	-	- (-)	-	- (-)	- -	- -
<b>V567</b>	1,33 (-)	0,21	0,5	0,12 (-)	1,12 (-)	0,7 (-)	0,41 0,07	1er



<b>V621a</b>							0,32-0,3 0,09	
<b>V621b</b>	0,84-0,89 (-)	0,01-0,07	0,21-0,37	0,2-0,16 (-)	0,75-0,9 (-)	0,46-0,54 (-) -	- -	2do
<b>V633</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	0,5 (-) 0,24	-	-
<b>V639</b>	- (-)	0,01	0,18	0,01 (-)	- (-)	0,49 (-) 0,27	- -	-
<b>V644</b>	0,77 (-)	0,05	0,2	0,16 (-)	0,59 (-)	- (-) -	0,32 -	2do
<b>V659a</b>		0,08	0,34	- (-)	- (-)	0,5 (-) 0,25	0,38 0,08	2do
<b>V659b</b>	0,84 (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-) -		
<b>V660a</b>	0,95-1 (-)	0,09-0,12	0,19	0,11 (-)	0,6 (-)	- (-) -	-	1er
<b>V660b</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-) -	-	
<b>V661a</b>	0,84 (0,21)	0,09	0,19	0,05 (0,01)	0,57 (0,14)	0,59 (0,15) 0,13	0,28 0,09	1er
<b>V661b</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-) -	-	
<b>V666</b>	1,09 (-)	0,09	0,23	0,15 (-)	0,5 (-)	0,55 (-) 0,18	- 0,01	1er
<b>V695a</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	0,67 (-) 0,15	- -	-
<b>V 695b</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-) -	- -	-
<b>V697</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-) -	0,26 0,01	-
<b>V701a</b>	0,99 (0,23)	0,09	0,22	0,14 (0,03)	0,79 (0,18)	0,35 (0,08) 0,28	- -	-
<b>V701b</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-) -	- -	-
<b>V702</b>	1,08 (-)	0,05	0,29	0,12 (-)	0,82-1 (-)	0,59 (-)	0,26 0,05	1er

						0,27		
<b>V703a</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
<b>V703b</b>	0,92 (-)	0,01	0,34	0,27 (-)	0,9 (-)	0,5 (-)	0,3 (0,09)	1er
<b>V704</b>	1,16 (-)	0,03	0,46	0,06 (-)	1 (-)	0,58 (-)	0,3 (0,01)	1er-2do
<b>CORD-PZ 2028</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	-
<b>2033</b>	0,87 (-)	0,01	0,2	0,16 (-)	0,78 (-)	- (-)	- (-)	1er-2do
<b>CORD-PZ 2092</b>	0,74-1,02 (-)	0,1	0,22	0,08 (-)	0,62-1 (-)	- (-)	- (0,06)	1er
<b>CORD-PZ 2095</b>	0,85 (-)	-	-	- (-)	0,7 (-)	- (-)	0,29 (0,09)	-
<b>MLP 85-IV-15-2 -4</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	
	1,14 (-)	0,14	0,41	0,15 (-)	1,02 (-)	0,68 (-)	0,3 (0,09)	2do
<b>MLP 85-IV-15-6 -7</b>	1,09 (-)	0,14	0,34	0,08 (-)	0,88 (-)	- (-)	- (-)	-
	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- (-)	-

## Especie B:

Espécimen	LC (% LS)	RP	RPostO	DO (% LS)	AC (% LS)	L-P-Pp. (% LS) AP-Pp.	LM AM	T-O
<b>V527</b>	1 (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-)	- 0,06	-
<b>V620</b>	0,93 (-)	0,07	0,23	0,2 (-)	0,75-1 (-)	- (-)	- -	- (-)

<b>V692</b>	0,98 (-)	0,04	0,21	0,04 (-)	0,72 (-)	- (-) -	0,25-0,27 0,01-0,03	1 er
<b>V705</b>	0,89 (-)	0,01	0,27	0,23 (-)	0,83 (-)	- (-) -	- (-)	1 er

## Especímenes indeterminados:

Especímen	LC (% LS)	RP	RPostO	DO (% LS)	AC (% LS)	LP-Pp. (% LS) A-P-Pp.	LM AM	T-O
<b>V622a</b>	0,98 (-)	0,07	0,33	0,1 (-)	0,68 (-)	- (-) -	0,28 -	3ro
<b>V622b</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-) -	- -	-
<b>V631</b>	- (-)	0,01	0,25	0,01 (-)	- (-)	0,47 (-) 0,36	- -	-
<b>V632</b>	- (-)	0,01	0,26	0,01 (-)	- (-)	0,48 (-) 0,34	- -	-
<b>V645</b>	- (-)	0,01	0,16	0,01 (-)	- (-)	0,55 (-) 0,28	- -	-
<b>V693</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	0,33 (-) 0,19	- -	-
<b>V696</b>	- (-)	-	-	- (-)	- (-)	- (-) 0,21	- -	-

**Tabla 3. Datos merísticos del cráneo:** N°M (número de poros de canal sensorial mandibular); N°S (número de poros del canal sensorial supraorbitario); N°O (número de poros del canal ótico); N°P (número de poros del canal pop); N°Dd (número de dientes del dentario (o “alvéolos”), N°Dm (número de dientes del maxilar); N°Do (número de proyecciones del borde aserrado del opercular); N°B (número de radios branquiostegos). **Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares que preservaron el cráneo.**

## Especie A:

Espécimen	N°M	N°S	N°O	N°P	N°Dd	N°Dm	N°Do	N°B
V46a/b	-/10	-/-	-/-	-/-	Der.:-/15	-/-	-	10-11
V52	7-9	-	-	-	-	No d.	-	-
V514	-	-	-	-	-	-	Der.:3	12
V519a/b	8-9	-	-	-	Izq.: 11	-	Izq.:5-6	13
V535a/b	-	-	-	-	-	-	-	-
V567	10	Der.: 4	Der.:4	7	Der.: 14-16	-	-	-
V621a/b	-	-	-	-	-	-	-	11-12
V633	-	Der.: 6-7 Izq.: 5-6	Der.: no p. Izq.: -	-	-	-	-	-
V639	-	Der.: 4-5 Izq.: 7	-	-	-	-	-	-
V644	7-8	-	-	-	-	-	-	-
V659a/b	10	Der.:7 Izq.:7	-	-	Izq.:10	No d.	Der.: 3 Izq.: 1	-
V660a/b	-	-	Der.:4	10	-	-	Izq.: 4-5	10
V661a/b	7	Izq.: 4 al menos	-	-	Der.:15-16	No d.	-	Der.:8 Izq.:10
V662	-	-	-	-	-	-	Der.: 6	-
V666	-	Izq.:5-6	-	-	-	-	-	-
V694	-	-	-	-	-	-	Der: 10 (uno c dos puntas)	-
V695a/b	-	-	Der.:3-4	-	-	-	Der.:6 (uno c dos puntas)	-
V697	8-10	-	-	-	-	No d.	Der.:3	-
V701a/b	-	Der.: 5-6 Izq.: 6	-	7	-	No.d	Izq.:1	-
V702	9-10	Der.: 2 Izq.: 3-4	Izq: 6-8	8-9	9-13	No.d	-	Izq.:10
V703a/b	10	Der.: 6	Der.: 2	10-11	12	No.d	Der.: 4	Der.: 12
V704	9	Der.: 4-5 Izq.: 1 al menos	Der: 3	5 al menos	13-15	No.d	Der.: 10	Der.:11
CORD-PZ 2028/ 2033	-	-	Izq.: 1 al menos	-	-	-	Izq.:4	-
CORD-PZ	-	-	-	-	-	-	-	-



2092 CORD-PZ 2095	-	-	-	-	-	-	-	10-11
MLP 85-IV- 15-2 /4	-	-	-	-	-	-	-	Izq.:10
MLP 85-IV- 15-6 /7	-	-	Izq.: 4	-	-	-	-	Izq.: 9-10

## Especie B:

Espécimen	N°M	N°S	N°O	N°P	N°Dd	N°Dm	N°Do	N°B
V527	-	-	-	-	-	-	-	-
V560	-	-	-	-	-	-	-	-
V692	9-10	-	-	-	Der: 8-10	No d.	-	Der.:12
V705	-	Izq.: 4 al menos	-	-	-	-	-	-

## Especímenes indeterminados:

Espécimen	N°M	N°S	N°O	N°P	N°Dd	N°Dm	N°Do	N°B
V622a/b	4-5	-	-	-	-	-	-	10
V631	-	Der.: 9 Izq.: 8	Der.:3 Izq.:1	-	-	-	-	-
V632	-	Der.: 9 Izq.: 7	Izq.: 1	-	-	-	-	-
V645	-	Der.: 6 Izq.: 7	-	-	-	-	-	-
V693	-	Izq.: 3-4	Izq.:7	-	-	-	-	-
V696	-	-	Izq.:3-4	-	-	-	-	-

**Tabla 4. Datos merísticos de los centros vertebrales y elementos asociados:** **pc** (presencia de cordacentros); **dip** (diplospondilia-región); **psupn** (presencia de supraneurales); **penp/m** (presencia de espinas neurales pares o medias-región); **pff** (parapófisis fusionadas a los centros vertebrales); **fl** (fosetas laterales en centros caudales). **Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares en los que la cubierta de escamas permite ver el esqueleto postcraneal. El número total de centros vertebrales no se incluyó en la tabla, ya a que no pudo ser contado en ningún ejemplar debido a la escamación.**

## Especie A:

<b>Espécimen</b>	<b>pc</b>	<b>dip</b>	<b>psupn</b>	<b>penp/m</b>	<b>pff</b>	<b>fl</b>
<b>V535 a</b>	Sí	-	-	m-al menos centros abdominales.	-	-
<b>V621a/b</b>	-	-	-	m- al menos en región abdominal.	-	-
<b>V633</b>	Sí	Sí (confirmado en región caudal anterior).	-	m-al menos en región abdominal posterior y caudal anterior.	-	No
<b>V660 a</b>	-	-	-	?m-al menos en región abdominal.	-	-
<b>V695a</b>	Sí	-	-	m-al menos en región caudal).	-	No
<b>V701a/b</b>	Sí	-	-	?p- aparentemente algunos centros en región abdominal; m-en región caudal.	Sí	No
<b>V704</b>	Sí	Sí (al menos centros caudales anteriores); No (centros caudales posteriores).	-	m-región abdominal y caudal.	-	No
<b>V706</b>	Sí	-	-	-	-	-
<b>V707</b>	Sí	Sí ( centros abdominales posteriores); No (centros caudales)	-	m-región abdominal y caudal.	Sí	No
<b>V711</b>	Sí	Sí (en región caudal anterior); No (al en región caudal posterior)	-	m-región caudal.	-	No

<b>CORD PZ 2033</b>	-	-	-	m-al menos en región abdominal.	-	-
<b>CORD PZ 2075</b>	Sí	Sí (al menos en región abdominal entre aletas pares)	-	-	-	No
<b>CORD PZ 2087</b>	-	-	-	m-región abdominal y caudal.	-	-
<b>CORD PZ 2094</b>	Sí	Sí (en región abdominal y caudal anterior). Monospondilia en región caudal posterior.	-	<i>m-región caudal.</i>	Sí	No
<b>CORD PZ 2095</b>	Sí	-	-	-	-	-
<b>MLP 85-IV-15-14</b>	Sí	Sí (al menos en región caudal anterior)	-	m-al menos en región caudal.	-	No

#### Especímenes indeterminados:

Espécimen	pc	dip	psupn	pen.p/m	pff	fl
<b>V645</b>	Sí	-	-	?p al menos en región abdominal.	-	-

**Tabla 5. Datos merísticos referidos a la aleta pectoral. N°r** (número de radios); **N°ff** (número de fulcros fringings); **N°fb** (número de fulcros basales); **prc** (presencia de radio complejo). **Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares que preservaron las aletas pectorales.**

#### Especie A:

Espécimen	N°r	N°ff	N°fb	prc
<b>V46a/b</b>	9-10	3	1-2	Sí
<b>V52</b>	8-9	2-3	2	Sí
<b>V519a</b>	10	4-5	3	Sí
<b>V535a/b</b>	10	2-3	1	Sí

V621a/b	9	4	1	-
V644	9	-	1-2	Sí
V659a	-	-	1-2	Sí
V660a	9-10	5	3	Sí
V661a/b	9-10	5-6	1-2	-
V662	10-11	-	1	Sí
V695a	-	-	-	-
V701a	11	3	2	Sí
V702	9-10	4-5	2	Sí
V703a/b	10-11	3-4	2	Sí
V704	11	3	3	Sí
V707a	9-10	3-4	3	Sí
V711	8-9	3-4	3	Sí
<b>CORD-PZ 2028/ 2033</b>	-	-	-	Sí
<b>CORD-PZ 2029</b>	12-13	-	-	-
<b>CORD-PZ 2092</b>	10	4-5	2-3	Sí
<b>CORD-PZ 2095</b>	10-11	-	1	-
<b>MLP 85-IV-15-2 /-4</b>	11-12	4-5	2	Sí

**Tabla 6. Datos merísticos referidos a la aleta pélvica.** nr (número de radios); nff (número de fulcros fringings); nfb (número de fulcros basales); N°es (número de escudos que preceden la aleta); pe (presencia de espina(s)); sp (presencia de “splint”). **Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares que preservaron las aletas pélvicas.**

**Especie A:**

Espécimen	N°r	N°ff	N°fb	N°es	pe	sp
V46a/b	5	-	-	1-2	no	-
V52	4-5	-	-	1	no	-
V519a	8-9	1	3	2-3	no	-
V535a/b	9	3	2	2-3	no	-
V621a/b	9	5	2	1	no	?
V644	8-9	6	-	-	no	-

<b>V659b</b>	7-8	4-5	1	2-3	no	?Sí (aleta der.)
<b>V660a</b>	8-9	-	-	2	no	-
<b>V661a/b</b>	8	4-5	3	2-3	no	?
<b>V662</b>	7	5	2	3	no	-
<b>V701a/b</b>	7	-	-	-	-	-
<b>V702</b>	7	4	2	2	no	?
<b>V703a</b>	8	4-6	2	3	no	?
<b>V704</b>	6	6	2	3-4	no	?
<b>V707a</b>	6	-	-	2	no	-
<b>V711</b>	8-9	4-5	2	2	no	?
<b>CORD-PZ 2028/ 2033</b>	6	2	2	3-4	no	-
<b>CORD-PZ 2075</b>	6	-	1	3	no	?
<b>CORD-PZ 2087</b>	6-7	5-6	2	-	no	?Sí
<b>MLP 85-IV- 15-2 /-4</b>	6-8	-	-	-	no	-

**Tabla 7. Datos merísticos referidos a la aleta dorsal.** N°r (número de radios); N°ptg (número de pterigióforos, contando radiales proximales totales); N°rmd (número de radiales medios y distales por pterigióforo); lb (longitud de la base de la aleta); prl (puesto que ocupa el radio principal líder); N°ff (número de fulcros fringings); N°fb (número de fulcros basales); N°pr (número de radios procurrentes); N°es (número de escudos que preceden la aleta). **Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares que preservaron la aleta dorsal. (% LS): indica medida de proporción tomada respecto al LS.**

## Especie A:

Espécimen	N°r	N°ptg	N°rmd	lb (% LS)	prl	N°ff	N°fb	N°pr	N°es
<b>V46a/b</b>	9	-	-	0,29 (-)	-	4	1	2	1-2
<b>V519a/b</b>	10	-	-	0,38 (-)	2do	6-7	3	1	2
<b>V523</b>	10	10	r.m.:1 r.d.:1	0,3 (-)	2do	5	1	1	2-3



<b>V535a/b</b>	-	15	-	0,4 (-)	-	-	-	-	-
<b>V621a/b</b>	-	9	-	-	-	-	-	2-3	1
<b>V633</b>	-	-	-	0,15 (-)	-	-	1	2	2
<b>V644</b>	-	-	-	0,56 (-)	-	-	-	-	-
<b>V659a</b>	8	-	-	- (-)	-	4	1	2	2
<b>V660a</b>	8-9	8-9	-	0,22 (-)	2do	5-6	-	-	1-2
<b>V661a/b</b>	9	-	-	0,17 (0,043)	2do	4-5	1	3	1
<b>V662</b>	11	-	-	0,16 (-)	2do	5-6	1	2	3
<b>V698</b>	-	-	-	- (-)	-	3	2	1	?
<b>V702</b>	9	-	-	0,4 (-)	2do	6	1	2	-
<b>V703a</b>	8-9	10	r.m.:1 r.d.:1	0,37 (-)	-	-	2	2	1
<b>V704</b>	9	11	r.m.:1 r.d.:1	0,25 (-)	2do	8	1	1	1
<b>V707a</b>	11	-	-	0,37 (-)	-	-	-	-	-
<b>CORD-PZ 2028/ 2033</b>	11	-	r.m.:1 r.d.:1	0,35 (-)	-	6-7	2	2	1
<b>CORD-PZ 2029</b>	-	-	-	- (-)	-	-	1	2	1-2
<b>CORD-PZ 2030</b>	9	-	r.m.:1 r.d.:1	0,34 (-)	-	4	2	2	-
<b>CORD-PZ 2087</b>	9	9+1	-	0,34 (-)	2do	4	1	3	1
<b>CORD-PZ 2088</b>	9-10	-	r.m.:1 r.d.:1	0,23 (-)	2do	5	2	2	1-2
<b>CORD-PZ 2094</b>	9	10-12	-	0,27 (-)	2do	-	2	2	1
<b>MPL 85-IV-15-1</b>	8-9	-	-	0,39 (-)	2do	5-6	2	3	1
<b>MLP 85-IV-15-2 /- 4</b>	8-9	8-9	-	0,3 (-)	-	4-5	1	3	1
<b>MPL 85-IV-15-14</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-

**Tabla 8. Datos merísticos referidos a la aleta anal.** N°r (número de radios); N°ptg (número de pterigióforos, contando radiales proximales totales); N°rmd (número de radiales medios y distales por pterigióforo); lb (longitud de la base de la aleta); prl (puesto que ocupa el radio principal lider); N°ff (número de fulcros fringings); N°fb (número de fulcros basales); N°pr (número de radios procurrentes); N°es (número de escudos que preceden la aleta). **Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares que preservaron la aleta anal. (% LS):** indica medida de proporción tomada respecto al LS.

## Especie A:

Espécimen	N°r	N°ptg	N°rmd	lb (% LS)	prl	N°ff	N°fb	N°pr	N°es
V46a/b	9	9-10	r.m.:1 r.d.:1	0,25 (-)	2do	5-7	2	2	2-3
V52	-	-	-	0,23 (-)	-	-	-	-	-
V519a/b	10-11	10-11	r.m.:1 r.d.:1	0,2 (-)	2do	4-5	1	3	3
V535a/b	-	-	-	- (-)	-	-	-	-	-
V560	10	8-9	r.m.:1 r.d.:1	0,22 (-)	2do	3	1	2	1
V621a/b	-	-	-	- (-)	-	-	1	2	3
V633	-	-	-	0,24 (-)	-	3	-	2	1
V644	-	-	-	- (-)	-	-	-	-	2
V659b	-	8-9	r.m.:1 r.d.:1	0,08 (-)	-	4	1	2	3
V660a	8-9	8	r.m.:1 r.d.:1	0,17 (-)	-	-	1	2	3
V661a/b	7-8	8-9	r.m.:1 r.d.:1	0,1 (0,025)	2do	3-4	1	3	3
V662	8	8	r.m.:1 r.d.:1	0,24 (-)	2do	3-4	1	3	2
V698	7	-	-	-	-	-	2	1	2-3
V701a	-	-	r.m.:1 r.d.:1	0,08 (0,018)	-	4-5	1	2	3
V702	-	9	-	0,16 (-)	-	3	-	2	3
V703a	8	-	-	0,12 (-)	2do	6	1	1	3

<b>V704</b>	-	8-9	-	0,3 (-)	-	-	-	-	-
<b>V707a</b>	8-9	8-9	-	0,05 (-)	2do	3-4	1	3	1
<b>V711</b>	9	8	r.m.:1 r.d.:1	0,24 (-)	-	-	1	3	2-3
<b>CORD-PZ 2028/ 2033</b>	9-10	8	r.m.:1 r.d.:1	0,19 (-)	-	-	1	2	5
<b>CORD-PZ 2029</b>	7-8	-	r.m.:1 r.d.:1	0,28 (-)	2do	3	2	2	2
<b>CORD-PZ 2030</b>	7-8	9	r.m.:1 r.d.:1	0,2 (-)	-	-	1	2	-
<b>CORD-PZ 2087</b>	8-9	8	r.m.:1 r.d.:1	0,2 (-)	2do	-	1	2	3
<b>CORD-PZ 2088</b>	8	8	r.m.:1 r.d.:1	0,2 (-)	2do	3-4	1	2-3	3-4
<b>CORD-PZ 2094</b>	9	8	r.m.:1 r.d.:1	0,24 (-)	-	-	1	2	-
<b>MPL 85-IV- 15-1</b>	-	9-11	-	0,24 (-)	-	-	-	-	3
<b>MLP 85-IV- 15-14</b>	7-8	9	r.m.:1 r.d.:1	0,2 (-)	-	3	1	2	1

**Tabla 9. Datos merísticos referidos a la aleta caudal.** N°r (número de radios principales totales); sb (lugar donde comienza la segmentación de los rayos con respecto a la base: p, proximal; m, media; d, distal); prl (puesto que ocupa el radio principal líder); N°prd y N°prh (número de radios procurrentes epiaxiales e hipoaxiales); prr (presencia de radio rudimentario); N°ffd y N°ffh (número de fulcros fringings en margen dorsal y ventral respectivamente); N°fbe y N°fbh (número de fulcros basales en margen dorsal y ventral); N°ese y N°esh (número de escudos en margen dorsal y margen ventral respectivamente); esq (indica si se observan elementos del esqueleto caudal); N°ebp (número de escamas del borde posterior de la aleta caudal); N°epr (número de escamas en la base del primer radio principal). **Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares que han preservado la aleta caudal.**

## Especie A:

Espécimen	Nºr	s-b	prl	Nºpr d	Nºpr h	pr	Nºff d	Nºff h	Nºfb e	Nºfb h	Nºes e	Nºes h	esq	Nºe bp	Nºep r
<b>V46a/b</b>	16	?m	-	-	3	-	2	7	3-4	2	1	1	sí	-	-
<b>V523</b>	18	m	2do	0	2	no	7-8	-	7	-	1	-	sí	5	5
<b>V519a/b</b>	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	4-5
<b>V535a/b</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
<b>V560</b>	17	m	2do	0	2-3	no	3	3-4	7	2	1	1	no	-	3-4
<b>V659a/b</b>	16	m	2do	-	-	-	-	-	5	2	1	1	no	-	5
<b>V660b</b>	18	m	2do	0	1-2	no	3	-	7	3	1	1	sí	3	3
<b>V661a/b</b>	17	m	2do	-	1-2	no	-	3	5-6	2-3	1	1	no	3	3
<b>V662</b>	18	p-m	2do	0	3	no	3-4	5-6	6	2	1	1	no	4	3
<b>V695a</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	sí	-	-
<b>V698</b>	17	m	-	0	2	no	6	-	6	1-2	1	1	no	4	3
<b>V701a</b>	16	m	2do	0	3	sí	6	-	7	2	1	?1	sí	2-3	3
<b>V707a</b>	18	m	2do		3	no	3	3	6	2	1	1	Sí	-	-
<b>V711</b>	19	m	2do	-	4	no	4-5	5-6	6	2	1	1	Sí	-	3
<b>CORD-PZ 2085 A</b>	-	m	-	-	3	-	-	6	-	2	-	1	sí	-	-

<b>CORD-PZ 2087</b>	17-18	m	2do	-	3	no	3-4	-	-	2	1	1	sí	2-3	3
<b>CORD-PZ 2088</b>	17	m	2do	0	3	no	4-5	5-6	6	2	1	1	sí	3	4
<b>CORD-PZ 2093</b>	18	m	-	-	2-3	no	-	-	-	2	1	1	sí	2	4
<b>CORD-PZ 2094</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	sí	-	-
<b>MPL 85-IV-15-1</b>	18	m	2do	0	3	?	4-5	3	7	2	1	1	sí	-	-
<b>MLP 85-IV-15-14</b>	15-16	m	2do	0	-	no	6	-	6-7	-	1	1	no	-	3

**Tabla 10. Datos merísticos referidos a las escamas. 1) a-** Número de escamas de la línea lateral/**b-** número de la fila de escamas por la que pasa la línea a la altura de cualquier punto de la base de la aleta dorsal. **2) Número de filas horizontales de escamas a-** a la altura del inicio de la aleta dorsal; **b-** a la altura del comienzo de la aleta pélvica; **c-** en el pedúnculo caudal (en el punto donde finaliza la aleta anal). **3) Número de filas verticales de escamas a-** entre el inicio de la aleta pélvica y el inicio de la aleta anal; **b-** anterior a la pelvica, y **c-** en el lóbulo caudal (desde el inicio la base de la aleta anal); **4) presencia de línea lateral accesoria (no se observa o si se observa); 5) número de escamas postcleitrales. Se han incluido en esta tabla, sólo ejemplares que preservaron escamas.**

**Especie A:**

Espécimen	10.1.a	10.2.a	10.2.b	10.2.c	10.3.a	10.3.b	10.3.c	10.4	10.5
<b>1) V46 a y b</b>	<b>10.1.b</b>								
	33	7	6	5-6	12	8	15	Si, poros adicionales	2
	3								
<b>2) V52</b>	-	-	-	-	-	-	13	-	-
	-								
<b>3) V519 a y b</b>	-	7	7-8	8-9	12	13	18	-	-



	3-4								
<b>4) V523</b>	32	-	-	-	-	-	13	no	-
	4-5								
<b>5) V535 a y b</b>	35	5-6	5-6	5	11	10	16	-	1-2
	3-4								
<b>6) V568</b>	-	6	-	7	-	-	-	-	-
	3								
<b>7) V621 a y b</b>	-	5-6	5-6	-	11	12	-	-	2
	2-3								
<b>8) V634</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-								
<b>9) V635</b>	-	-	-	-	-	-	-	Si, poros adicional es	-
	-								
<b>10) V644</b>	-	7	7	8-9	10	9	-	-	2
	3-4								
<b>11) V659 a y b</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	2
	-								
<b>12) V660 a y b</b>	32	5	4-5	5-6	9	11	13	no	2
	2								
<b>13) V661 a y b</b>	33	7	6-7	9	10	13	14	no	2
	4								
<b>14) V662</b>	33	6	7	6-7	11	10	12-13	no	-
	3								

<b>15) V695 a y b</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-								
<b>16) T 99</b>	-	7	-	-	-	-	-	-	-
	4								
<b>17) CORD-PZ 2027 y CORD-PZ 2029</b>	33	6-7	6-7	-	9	15	17	-	-
	4								
<b>18) CORD-PZ 2028 y CORD-PZ 2033</b>	36	6-7	8	8-9	10	10	13	no	2
	2-3								
<b>19) CORD-PZ 2030</b>	-	7	-	8	10	-	15	-	-
	4								
<b>20) CORD-PZ 2087</b>	30	5	5	6	12	-	12	-	-
	3								
<b>21) CORD-PZ 2088</b>	-	6	-	6	-	-	14	Sí, poros adicionales	-
	2								
<b>22) CORD-PZ 2092</b>	-	5	-	-	12	10	-	-	2

	2								
<b>23) MLP 85-IV-15-1</b>	-	7-8	-	-	-	-	17	-	-
	5								
<b>24) MLP 85-IV-15-2 y MLP 85-IV-15-4</b>	-	7	7	-	13	10	-	-	2
	3								
<b>25) MLP 85-IV-15-6 y MLP 84-IV-15-7</b>	-	6	-	6	-	-	-	-	-
	3								
<b>26) V701 a y b</b>	32-33	8	8	6	9	10	11-12	no	2
	5								
<b>27) V702</b>	-	7	8	7	11-13	13-14	-	no	-
	4-5								
<b>28) V703 b</b>	-	7 (sin contar escudo)	8-9	8	10	8	-	no	-
	4								
<b>33) V704</b>	-	4	4	4	9	11	-	no	2
	3								
<b>34) V711</b>	-	-	-	-	10	10	-	Si (un poro adicional)	2

								)	
	-								
<b>35) V698</b>	-	9-10	-	8-9	10-11	-	10	Si, poros adicionales	-
	4								

**Especie B:**

<b>Espécimen</b>	<b>10.1.a</b>	<b>10.2.a</b>	<b>10.2.b</b>	<b>10.2.c</b>	<b>10.3.a</b>	<b>10.3.b</b>	<b>10.3.c</b>	<b>10.4</b>	<b>10.5</b>
	<b>10.1.b</b>								
<b>1) V527</b>	-	12	-	-	-	-	-	-	-
	5-6								
<b>2) V705</b>		14	-	-	-	-	-	-	2
	5-6								

**Especímenes indeterminados:**

<b>Espécimen</b>	<b>10.1.a</b>	<b>10.2.a</b>	<b>10.2.b</b>	<b>10.2.c</b>	<b>10.3.a</b>	<b>10.3.b</b>	<b>10.3.c</b>	<b>10.4</b>	<b>10.5</b>
	<b>10.1.b</b>								
<b>1) V631</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-								
<b>2) V632</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-								

## ***Análisis filogenético- Lista de caracteres***

La lista de caracteres detallada a continuación, sigue el orden general de las descripciones anatómicas presentadas en el capítulo III de Sistemática Paleontológica:

### **Cuerpo general**

Carácter 1. Altura del cuerpo en la longitud estándar:

0: cuerpo alto (altura del cuerpo contenida 35–45% en la longitud estándar);

1: cuerpo de mediana altura (altura de cuerpo contenida 30–34% en LS);

2: cuerpo bajo (altura de cuerpo contenida menos de 29%.en LS).

[Carácter 1 de González Rodríguez et al., 2004, modificado por Murray y Wilson, 2009].

Carácter 2. Longitud predorsal:

0: 70% o menos del largo estándar;

1: 75% o más del largo estándar.

[Carácter 34 de Grande, 2010].

### **Techo y caja craneana**

Carácter 3. Longitud preorbital respecto a la longitud postorbital del cráneo:

0: menor a 1,2;

1: mayor a 1,5.

[Carácter 1 de Grande, 2010].

Carácter 4. Todos los huesos del techo craneano fusionados en una placa:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 1 de Arratia, 2013].

Carácter 5. Huesos postparietales:

0: independientes;



- 1: fusionados entre sí;
  - 2: fusionados a otros huesos del cráneo;
  - 3: fusionados entre sí y a su vez, a otros huesos del cráneo.
- [Carácter 2 de Arratia, 2013; se agregó el cuarto estado de carácter].

Carácter 6. Techo craneano:

- 0: sin distinción de zonas más anchas en región orbital y postorbital;
  - 1: región orbital ligeramente más angosta que la región postorbital;
  - 2: región orbital angosta, versus una región postorbital cuatro veces más ancha, o más.
- [Carácter 3 de Arratia, 2013].

Carácter 7. Huesos parietales marcadamente aguzados anteriormente y suturados con el rostral mediante un contacto estrecho:

- 0: ausente;
  - 1: presente.
- [Carácter 5 de Arratia, 2013].

Carácter 8. Largo del hueso postparietal:

- 0: relativamente largo, con el radio ancho-largo no mayor a 0,9;
  - 1: relativamente corto, con el radio ancho-largo mayor a 0,9.
- [Carácter 18 de Grande y Bemis, 1998; levemente modificado con nomenclatura de homologías de Schultze, 2008].

Carácter 9. Forma del dermopterótico:

- 0: ancho posteriormente y cónico anteriormente;
  - 1: subrectangular, ni ancho posteriormente, ni cónico anteriormente.
- [Carácter 35 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 10. Longitud del dermopterótico respecto a la longitud del postparietal:

- 0: dermopterótico significativamente más largo;
  - 1: aproximadamente de largos equivalentes.
- [Carácter 50 de Grande y Bemis, 1998; ligeramente modificado con nomenclatura de

homologías de Schultze, 2008].

Carácter 11. Autoesfenótico con un pequeño componente dermal:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 23 de Grande, 2010].

Carácter 12. Forma del rostral:

0: en forma de plato o tubular sin proyecciones laterales;

1: en forma de V con proyecciones laterales.

2: triangular con proyecciones laterales poco desarrolladas.

3: presentando otra forma, como romboidal o redondeado con proyecciones, ya sean desarrolladas o no.

[Carácter 57 de Grande y Bemis, 1998; se agregó el tercer y cuarto estado de carácter].

Carácter 13. Nasaes:

0: articulados en la línea media;

1: separados completamente.

[Levemente modificado del Carácter 20 de Arratia, 2013].

Carácter 14. Nasal con un gran foramen formando la pared de la narina posterior:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 21 de Arratia, 2013].

Carácter 15. Margen lateral del nasal articulando al margen medial de un antorbital alargado:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 22 de Arratia, 2013].

Carácter 16. Número de extraescapulares:

0: un par;

1: más de un par;  
2: ausencia de extraescapulares.  
[Carácter 13 de Grande, 2010].

Carácter 17. Extraescapular medio:

0: ausente;  
1: presente.  
[Carácter 10 de Hilton, Grande y Bemis, 2011].

Carácter 18. Extraescapular con una capa de hueso plegada (rollover) en su región anterior.

0: ausente;  
1: presente.  
[Carácter 17 de Arratia, 2013].

Carácter 19. Supraoccipital:

0: ausente;  
1: presente.  
[Carácter 13 de Arratia, 2013].

Carácter 20. Paraesfenoides:

0: con dientes pequeños;  
1: edéntulo;  
2: con grandes dientes.  
[Carácter 25 de Arratia, 2013].

Carácter 21. Vómer diferenciado y moldeado en la región etmoidal ventral:

0: no;  
1: sí.  
[Carácter 36 de Grande, 2010].

Carácter 22. Vómer:

0: impar;

1: par.

[Modificado del carácter 37 de Grande, 2010].

Carácter 23. Gran orbitoesfenoides:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 12 de Arratia, 2013].

Carácter 24. Canal sensorial supraorbital:

0: con tubos ramificados;

1: con tubos simples.

[Carácter 34 de Arratia, 2013].

Carácter 25. Canales sensoriales supraorbital e infraorbital:

0: se unen en el parietal;

1: se unen en el dermopterótico;

2: se unen en el dermoesfenótico;

3: no se unen.

[Carácter 35 de Arratia, 2013].

Carácter 26. Línea media de fosetas para contener neuromastos (= pit-line media) llegando hasta el dermopterótico (o pterótico o zona dermopterótica):

0: presente.

1: ausente.

[Carácter 36 de Arratia, 2013].

Carácter 27. Huesos del techo craneano cubiertos por una capa de ganoína densamente ornamentada con crestas y/o tubérculos:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 37 de Arratia, 2013].

## **Serie circumorbital y huesos en relación a la órbita**

Carácter 28. Anillo circumorbital:

0: incompleto, los márgenes laterales de los parietales y los nasales forman parte del margen de la órbita, o parte anterior del anillo circumorbital ausente;

1: completo, los márgenes de los parietales y nasales quedan desplazados del anillo circumorbital por los huesos orbitales.

[Carácter 15 de Grande, 2010].

Carácter 29. Antorbital:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 38 de Arratia, 2013].

Carácter 30. Antorbital:

0: llevando una porción del canal sensorial infraorbital (= rama antorbital);

1: rama antorbital ausente.

[Carácter 39 de Arratia, 2013].

Carácter 31. Forma del lacrimal:

0: más largo que alto;

1: más alto que largo.

[Levemente modificado del carácter 58 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 32. Posición del lacrimal anterior:

0: formando parte de la órbita;

1: posicionado anterior a la órbita.

[Carácter 20 de Grande, 2010].

Carácter 33. Número de lacrimales:

0: uno sólo;

1: una serie de tres o más.



[Carácter 21 de Grande, 2010].

Carácter 34. Región posterior del infraorbital 3 extendida por debajo del suborbital o alcanzando el margen anterior del preopercular:

0: ausente;

1: presente;

-: no hay suborbital o el infraorbital es tubular.

[Carácter 42 de Arratia, 2013].

Carácter 35. Infraorbital 3:

0: articulando con el infraorbital 4;

1: no articulando con el infraorbital 4.

Carácter 36. Infraorbital (3 más 4 y 5), delgado, alargado, formando la región ventro posterior del anillo circumorbital:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 43 de Arratia, 2013].

Carácter 37. Cuarto infraorbital:

0: pequeño;

1: expandido y amplio;

-: fusionado con otro infraorbital o con otra morfología.

[Carácter 44 de Arratia, 2013].

Carácter 38. Infraorbital 4:

0: articulando con los infraorbitales 3 y 5;

1: no articulando con los infraorbitales 3 ni 5;

Carácter 39. Infraorbitales cuarto y quinto:

0: separados;

1: fusionados formando un hueso expandido;

-: fusionados a algún otro infraorbital o con otra morfología.

[Carácter 45 de Arratia, 2013].

Carácter 40. Tamaño relativo del infraorbital posterior más dorsal:

0: pequeño, de menor tamaño que los infraorbitales posteriores más ventrales;

1: grande, aproximadamente igual a los infraorbitales posteriores más ventrales. [Carácter 66 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 41. Dermoesfenótico participando del margen de la órbita:

0: el dermoesfenótico alcanza el margen de la órbita;

1: el dermoesfenótico no alcanza el margen de la órbita.

[Carácter 16 de Grande, 2010].

Carácter 42. Dermoesfenótico unido al techo craneano en adultos:

0: unido débilmente al techo craneano o a los lados de éste, articulando tipo bisagra;

1: fuertemente suturado al techo craneano formando parte de él.

[Carácter 56 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 43. Reborde orbitario interno del dermoesfenótico:

0: sin canal sensorial;

1: con canal sensorial tubular.

[Carácter 63 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 44. Suborbitales:

0: ninguno;

1: uno;

2: dos o tres;

3: muchos.

[Carácter 47 de Arratia, 2013].

Carácter 45. Suborbitales de pequeño tamaño, con escasa articulación con otros huesos como infraorbitales, y careciendo de articulación entre sí:

0: ausente;

1: presente.

-: inaplicable por presencia de un único suborbital.

Carácter 46. Uno o dos suborbitales accesorios posicionados ventrolateralmente a la región postorbital del techo craneano:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 48 de Arratia, 2013].

Carácter 47. Supraorbital:

0: dos o más;

1: uno;

2: ninguno.

[Carácter 49 de Arratia, 2013].

Carácter 48. Hileras de supraorbitales:

0: una hilera;

1: dos hileras.

[Carácter 18 de González Rodríguez et al., 2004].

Carácter 49. Supraorbitales no articulando entre sí:

0: ausente;

1: presente.

-: no aplicable por ausencia de supraorbitales o por presentarse un único supraorbital.

Carácter 50. Osificación del anillo esclerótico:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 14 de Grande y Bemis, 1998].

## **Arco mandibular superior y huesos dérmicos asociados**

Carácter 51. Proceso ascendente del premaxilar:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 53 de Arratia, 2013].

Carácter 52. Proceso nasal del premaxilar:

0: presente;

1: ausente.

Carácter 53. Premaxilar móvil:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 55 de Arratia, 2013].

Carácter 54. Proceso nasal del premaxilar formando gran parte del techo craneano ornamentado, en la región del morro (snout region):

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 7 de Grande, 2010].

Carácter 55. Porción anterior del premaxilar revistiendo la fosa nasal y perforado al menos por un gran foramen para los nervios olfatorios:

0: ausente;

1: presente.

[Ligeramente modificado del carácter 8 de Grande, 2010].

Carácter 56. Canal supraorbital incorporado en el premaxilar:

0: no;

1: sí.

[Carácter 24 de Grande, 2010].

Carácter 57. Maxilar fusionado a los infraorbitales ventrales a la órbita:

0: ausente;

1: presente.

Carácter 58. Maxilar:

0: alongado, extendiéndose por detrás de la órbita;

1: moderadamente alongada, extendiéndose por debajo de la órbita;

2: muy corta, anterior a la órbita.

[Carácter 56 de Arratia, 2013].

Carácter 59. Forma del maxilar extremadamente esbelto y con forma de barilla:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 53 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 60. Margen posterior del maxilar:

0: redondeado o recto;

1: cóncavo o con una muesca;

2: agudo;

3: de forma irregular.

[Carácter 57 de Arratia, 2013].

Carácter 61. Proceso articular anterior del maxilar:

0: presente, ya sea desarrollado o poco desarrollado (*como en larvas de Lepisosteiformes o en las especies de la Fm. La Cantera*);

1: ausente o no definido *como en Lepisosteiformes adultos*).

[Modificado del Carácter 45 de Grande, 2010].

Carácter 62. Proceso supramaxilar en el margen dorsal del maxilar:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 58 de Arratia, 2013].



Carácter 63. Tamaño de la maxila en adultos:

0: hueso grande y bien osificado.

1: ausente o formada por una serie de diminutos huesos.

[Ligeramente modificado del carácter 44 de Grande, 2010).

Carácter 64. Dientes marginales de la mandíbula superior:

0: dientes cónico de tamaño grande a moderado;

1: microdentición;

2: ausencia de dientes.

[Carácter 43 de Grande, 2010].

Carácter 65. Canal de la línea lateral en maxilar:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 60 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 66. Maxilar ornamentado densamente con características crestas longitudinales de ganoína:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 73 de Arratia, 2013].

Carácter 67. Supramaxilares:

0: uno;

1 ninguno;

2: dos.

[Carácter 59 Arratia, 2013].

Carácter 68. Hueso supramaxilar largo, cubriendo la mayor parte del margen dorsal del maxilar:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 60 de Arratia, 2013].

Carácter 69. Supramaxilar (es) densamente ornamentado con características crestas de ganoína, concéntricas o longitudinales:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 74 de Arratia, 2013].

### **Arco mandibular inferior y huesos dérmicos asociados**

Carácter 70. Proporción de la longitud de la mandíbula respecto a la longitud del cráneo (valor medio):

0: menos del 43%;

1: mayor al 44%.

[Carácter 50 de Grande, 2010].

Carácter 71. Articulación cuadrado-mandíbula inferior:

0: posterior a la órbita;

1: por debajo de la mitad posterior de la órbita;

2: por debajo de la mitad anterior de la órbita;

3: anterior a la órbita.

[Carácter 62 de Arratia, 2013].

Carácter 72. Proceso postarticular de la mandíbula inferior:

0: pobremente desarrollado o no desarrollado;

1: bien desarrollado.

[Carácter 64 de Arratia, 2013].

Carácter 73. Muesca (= 'leptolepid' notch) en el margen ascendente del dentario:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 65 de Arratia, 2013].

Carácter 74. Hueso articular:

- 0: no fusionado al angular o al retroarticular;
- 1: fusionado al angular y al retroarticular;
- 2: fusionado al angular formando un anguloarticular.

[Carácter 63 de Arratia, 2013].

Carácter 75. Osificación articular:

- 0: una sola osificación o dos osificaciones suturadas;
- 1: dos osificaciones separadas;
- 2: ausente.

[Carácter 76 de Grande, 2010; ligeramente modificado teniendo en cuenta carácter 6 de Grande y Bemis].

Carácter 76. Surangular:

- 0: ausente;
- 1: presente.

[Carácter 53 de Grande, 2010].

Carácter 77. Prearticular:

- 0: presente;
- 1: ausente.

[Carácter 52 de Grande, 2010].

Carácter 78. Proceso coronoides de la mandíbula inferior formado por:

- 0: el surangular y el dentario;
- 1: el surangular;
- 2: el dentario y el angular;
- 3: no hay proceso coronoides;
- 4: sólo por el dentario.

[Carácter 69 de Arratia, 2013].

Carácter 79. Huesos coronoides:

0: presentes como osificaciones independientes;

1: ausentes.

[Carácter 55 de Grande, 2010].

Carácter 80. Morfología de los dientes coronoides:

0: pequeños, cónicos y puntiagudos;

1: robustos, anchos y de punta roma;

-: no aplicable por encontrarse ausentes.

[Carácter 67 de Grande, 2010].

Carácter 81. Hueso mentomeckeliano:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 58 de Grande, 2010].

Carácter 82. Organización de dientes en el dentario:

0: dientes del dentario en una sola fila;

1: dientes del dentario en más de un fila;

2: un parche de dientes de similar tamaño no organizados en filas;

3: dentario sin dientes.

[Ligeramente modificado del carácter 39 de Grande, 2010].

Carácter 83. Extensión de los dientes en el dentario (excluyendo dientes coronoides):

0: fila de dientes dispuesta a lo largo de más de un tercio el largo del dentario;

1: fila de dientes dispuesta a lo largo del tercio anterior del dentario, o menos.

[Carácter 56 de Grande, 2010].

Carácter 84. Morfología de los dientes de la mandíbula inferior en adultos:

0: redondeados en sección longitudinal;

1: comprimidos labiolingualmente y carenados;

2: comprimidos labiolingualmente, sin carenas.

[Carácter 21 de Grande y Bemis, 1998; se agregó el tercer estado de Carácter].

Carácter 85. Una cresta de hueso bien desarrollada lateralmente extendiéndose a lo largo del dentario, separando la región dental de la esplenial:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 70 de Arratia, 2013].

Carácter 86. Cuadrado yugal:

0: con forma de plato;

1: hueso con forma de tablilla articulando con el brazo ventral del preopercular;

2: ausente.

[Carácter 70 de Grande, 2010].

Carácter 87. Autopalatino:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 64 de Grande, 2010].

Carácter 88. Asociación entopterigoides/ dermopalatino:

0: entopterigoides suturado al dermopalatino anterior;

1: entopterigoides no en contacto con dermopalatinos.

[Carácter 65 de Grande, 2010].

Carácter 89. Número de huesos dermopalatinos:

0: uno;

1: dos.

Carácter 90. Dientes dermopalatinos:

0: adultos con grandes dientes, tanto o más que los del premaxilar o dentario;

1: adulto con pequeños dientes, de menor tamaño que los del premaxilar y dentario;

2: dermopalatino sin dientes;



3: dientes pequeños en dermopalatinos y mandíbulas).  
[Levemente modificado del carácter 66 de Grande, 2010].

Carácter 91. Longitud relativa del ectopterigoides respecto al entopterigoides:

0: menos del doble de la longitud del entopterigoides;  
1: más del doble de la longitud del entopterigoides.

[Carácter 62 de Grande, 2010].

Carácter 92. Ectopterigoides portando dientes:

0: presente;  
1: ausente.

Carácter 93. Entopterigoides portando dientes:

0: presente;  
1: ausente.

Carácter 94. Alongado proceso posteroventral o posterodorsal del cuadrado:

0: ausente;  
1: presente.

[Carácter 78 de Arratia, 2013].

Carácter 95. Contacto o asociación cercana cuadrado/metapterigoide:

0: presente;  
1: ausente.

[Carácter 60 de Grande, 2010].

Carácter 96. Articulación corrediza lateral entre el metapterigoides y el “proceso basipterigoides” del paraesfenoides en adultos:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 59 de Grande, 2010].

### **Arco hioideo**

Carácter 97. Hiomandibular expuesto formando parte de la región lateral del cráneo:

0: ausente;

1: presente.

Carácter 98. Alargamiento del suspensorio debido a la inclinación posteroventral del hiomandibular:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 76 de Arratia, 2013].

Carácter 99. Simpléctico:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 67 de Grande, 2010].

Carácter 100. Forma del simpléctico:

0: en forma de tubo, tablilla o espina ligeramente curvada;

1: con forma de hacha;

2: con forma de L;

3: hueso irregular de forma subrectangular con dos brazos ventrales puntiaguos.

[Levemente modificado del carácter 68 de Grande, 2010].

Carácter 101. Simpléctico:

0: articulando con la mandíbula inferior;

1: no articulando.

[Carácter 79 de Arratia, 2013].

Carácter 102. Simpléctico:

0: posterior al margen posterior del cuadrado;

1: medial al margen posterior del cuadrado.

[Carácter 80 de Arratia, 2013].

Carácter 103. Dos osificaciones hipohiales:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 82 de Arratia, 2013].

Carácter 104. Urohial formado como un único tendón impar del músculo esternohioideo:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 83 de Arratia, 2013].

### **Serie opercular, radios branquiostegos y placa gular**

Carácter 105. Forma del preopercular:

0: forma de “L”;

1: forma semilunar largo y delgado;

2: forma semilunar ancho en la parte central y adelgazándose en los extremos;

3: ovoide.

4: de forma redondeada, sin brazo dorsal ni brazo ventral evidente.

[Carácter 20 de Grande y Bemis, 1998; se agregó el cuarto estado de carácter].

Carácter 106. Profundidad del brazo ventral del preopercular en forma de “L”:

0: brazo ventral delgado, ausente o no formando parte de la superficie lateroventral del cráneo;

1: brazo ventral profundo y desarrollado, expuesto y formando parte de la superficie lateroventral del cráneo.

[Levemente modificado del carácter 72 de Grande, 2010].

Carácter 107. Extensión anterior del preopercular:

0: brazo ventral del preopercular no alcanza ventralmente el borde anterior de la órbita;

1: brazo ventral del preopercular alcanza ventralmente el borde anterior de la órbita.

[Carácter 17 de Grande, 2010].

Carácter 108. Exposición del brazo dorsal del preopercular:

0: mayormente expuesto formando una porción significativa de la superficie lateral del cráneo anterior al opercular;

1: cubierto total o parcialmente por otros huesos dérmicos en adultos.

[Carácter 73 de Grande, 2010].

Carácter 109. Región posteroventral del preopercular:

0: angosta o ligeramente expandida;

1: ensanchada y expandida en un patrón particular.

[Carácter 85 de Arratia, 2013].

Carácter 110. Preopercular con una muesca en su margen anteroventral y forma de corazón invertido:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 88 de Arratia, 2013].

Carácter 111. Preopercular con una muesca en su margen posteroventral:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 89 de Arratia, 2013].

Carácter 112. Canal sensorial preopercular con largos túbulos abriendo en los márgenes ventral y posteroventral del preopercular:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 86 de Arratia, 2013].

Carácter 113. Opercular en forma de paralelogramo irregular, oval, o arriñonado:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 91 de Arratia, 2013].

Carácter 114. Ancho del opercular:

0: angosto, con el radio ancho-alto que varía de 0,56 a 1,06;

1: ancho con el radio ancho-alto en un rango de 1,07 a 1,39.

[Carácter 36 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 115. Opercular con borde posterior provisto de una serie de proyecciones triangulares y de punta aguda:

0: ausente;

1: presente.

Carácter 116. Proyección anterodorsal del subopercular expuesta:

0: proyección pequeña o ausente;

1: proceso alargado extendiéndose dorsalmente uno o dos tercios a lo largo del margen anterior del opercular.

[Carácter 71 de Grande, 2010].

Carácter 117. Subopercular de gran tamaño, correspondiendo al 50% o más, del tamaño del opercular:

0: ausente;

1: presente.



Carácter 118. Interopercular:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 68 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 119. Interopercular:

0: alcanzando o muy cercano a la mandíbula;

1: alejado de la mandíbula.

[Carácter 22 de Murray y Wilson, 2009].

Carácter 120. Número de radios branquiostegos:

0: más de cuatro;

1: usualmente cuatro;

2: usualmente tres;

3: usualmente uno o dos;

4: ninguno.

[Carácter 74 de Grande, 2010].

Carácter 121. Placa gular:

0: placa gular par;

1: placa gular media;

2: ausencia de placa gular.

Carácter 122. Forma de la placa gular:

0: subtriangular o subrectangular con el ápice anterior redondeado y agudo;

1: ancha, oval o ligeramente oval, sin ápice agudo.

[Carácter 32 de Grande y Bemis, 1998; ligeramente modificado].

Carácter 123. Margen posterior de la placa gular:

0: lisa;

1: festoneado.

[Carácter 64 de Grande y Bemis, 1998].

## **Arcos branquiales**

Carácter 124. Procesos uncinados de los epibranchiales:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 79 de Grande, 2010].

Carácter 125. Morfología de los rastrillos branquiales:

0: pequeños y simples porciones de hueso, edéntulos o que portan diminutos dientes cónicos;

1: filas de rastrillos largos, profundos, serrados y comprimidos lateralmente;

2: filas de rastrillos con forma de lámina.

[Carácter 81 de Grande, 2010; levemente modificado].

Carácter 126. Número de hipobranquiales:

0: tres hipobranquiales;

1: cuatro hipobranquiales.

[Carácter 99 de Grande, 2010].

## **Columna vertebral y elementos intermusculares**

Carácter 127. Vértebra de tipo aspóndila, es decir, con centros vertebrales ausentes y representada solamente por sus arco-centros según Arratia *et al.*, 2001:

0: presente;

1: ausente.

Carácter 128. Centro vertebral fusionado en el cóndilo occipital en estado adulto:

0: el centro vertebral no se encuentra fusionado al cóndilo;

1: un centro fusionado al cóndilo tempranamente en la ontogenia;

2: dos centros vertebrales fusionados al cóndilo durante la ontogenia temprana;

3: normalmente más de tres.

[Carácter 27 de Grande, 2010].

Carácter 129. Centro vertebral opistocélico:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 82 de Grande, 2010].

Carácter 130. Cada centro vertebral de la región caudal de individuos adultos formado por:

0: notocorda parcialmente rodeada por arcocentros;

1: cordacentro;

2: cordacentro rodeado por autocentro;

3: cordacentro rodeado por arcocentro.

[Carácter 96 de Arratia, 2013; se agregó el primer estado de carácter].

Carácter 131. Notocorda fuertemente constreñida por las paredes del centro:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 99 de Arratia, 2013].

Carácter 132. Fosas laterales en centros vertebrales de adultos:

0: presente, con dos fosetas en cada lado de la mayoría de los centros;

1: presente, con tres o más fosetas en cada lado de la mayoría de los centros;

2: ausente.

[Carácter 4 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 133. Diplospondilia en la región caudal media:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 100 de Arratia, 2013].

Carácter 134. Tipo de espina neural en la región caudal:

- 0: ausente;
- 1: media o impar;
- 2: par;
- 3: ambas.

[Carácter 85 de Grande, 2010].

Carácter 135. Largos procesos epineurales de los arcos neurales en individuos adultos:

- 0: ausente;
- 1: presente.

[Carácter 102 de Arratia, 2013].

Carácter 136. Número de supraneurales:

- 0: 15 o más;
- 1: 13 a 14;
- 2: cinco a 11.

[Carácter 5 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 137. Largas parapófisis fusionadas a la mayoría de los centros abdominales:

- 0: ausente;
- 1: presente.

[Carácter 10 de Grande y Bemis, 1998].

### **Cinturas y aletas**

Carácter 138. Posttemporal con un pequeño cuerpo y un proceso dorsal fuerte, agudo y distintivo de articulación con el cráneo:

- 0: ausente;
- 1: presente.

[Carácter 105 de Arratia, 2013].

Carácter 139. Proceso ventral del posttemporal:

- 0: ausente;
- 1: débilmente desarrollado;

2: bien desarrollado como una vara o un proceso robusto ventral, que articula con el neurocráneo;

3: desarrollado como un reborde aplanado.

[Levemente modificado del carácter 92 de Grande, 2010].

Carácter 140. Canal de la línea lateral atravesando el posttemporal:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 91 de Grande, 2010].

Carácter 141. Supracleitro con una faceta articular cóncava de articulación con el posttemporal:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 93 de Grande, 2010].

Carácter 142. Proceso medio del supracleitro:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 97 de Grande, 2010].

Carácter 143. Supracleitro con la línea lateral principal:

0: emergiendo en su porción media dorsal;

1: emergiendo en su margen posteroventral.

[Carácter 106 de Arratia, 2013].

Carácter 144. Postcleitros:

0: uno o dos;

1: tres o más;

2: ninguno.

[Carácter 107 de Arratia, 2013].

Carácter 145. Ala media del cleitro:



0: ausente;

1: presente.

[Carácter 94 de Grande, 2010].

Carácter 146. Brazo ventral del cleitro ornamentado lateralmente con dos placas dérmicas rectangulares o triangulares:

0: ausente;

1: presente.

Carácter 147. Apéndices serrados:

0: elementos dentados anteriores y posteriores presentes en el brazo ventral del cleitro;

1: un elemento alargado y dentado cubriendo toda la superficie medial del cleitro;

2: un elemento alargado y angosto, cubriendo el borde medial del cleitro;

3: ausente.

[Carácter 108 de Arratia, 2013].

Carácter 148. Escapulocoracoides osificado en adulto:

0: uno o más elementos osificados;

1: ausente.

[Carácter 11 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 149. Clavícula:

0: bien desarrollada;

1: ausente.

[Carácter 95 de Grande, 2010].

Carácter 150. Clavícula articulando con el margen anteroventral del cleitro:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 109 de Arratia, 2013].

Carácter 151. Primer radio pectoral complejo, fusionado con un fulcro basal:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 112 de Arratia, 2013].

Carácter 152. Proceso axilar pectoral:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 113 de Arratia, 2013].

Carácter 153. Fulcros de margen asociados al margen líder de la aleta pectoral:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 114 de Arratia, 2013].

Carácter 154. Proceso pélvico axilar:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 116 de Arratia, 2013].

Carácter 155. Radios de la aleta dorsal en relación a sus respectivos pterigióforos:

0: 2:1 o más;

1: 1 a 1.

Carácter 156. Aleta dorsal posicionada posteriormente, más cerca de la aleta caudal que de las aletas pélvicas:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 118 de Arratia, 2013].

Carácter 157. Tamaño de la aleta dorsal:

0: corta, con 9-25 radios segmentados;

1: de longitud media, con 26-34 radios segmentados;

- 2: muy larga, con 35-47 radios segmentados;
- 3: extremadamente larga, con 48-53 radios segmentado.

Carácter 158. Forma de la aleta dorsal:

- 0: con margen dorsoposterior acuminado;
- 1: de forma triangular, con margen posterior recto u oblicuo;
- 2: aleta arqueada, de margen posterior redondeado;

Carácter 159. Aleta dorsal:

- 0: simple;
  - 1: dividida formando dos lóbulos.
- [Carácter 13 de González Rodríguez *et al.*, 2004].

Carácter 160. Fulcros de margen en el margen líder de la aleta dorsal:

- 0: presente;
- 1: ausente.

[Carácter 119 de Arratia, 2013].

Carácter 161. Aleta anal:

- 0: presente.
- 1: ausente.

Carácter 162. Radios de la aleta anal en relación a sus respectivos pterigióforos:

- 0: 2:1 o más;
- 1: 1 a 1.

Carácter 163. Fulcros de margen en el margen líder de la aleta anal:

- 0: presente;
- 1: ausente.

[Carácter 120 de Arratia, 2013].

Carácter 164. Vértebras preurales (excluyendo el centro preural 1) de individuos adultos, con arcos

hemales:

0: autógenos;

1: lateralmente fusionados con su respectivo autocentro.

[Carácter 121 de Arratia, 2013].

Carácter 165. Espinas neurales del centro preural 2:

0: tan largas como las espinas neurales del centro preural 3;

1: más cortas que las espinas neurales del centro preural 3.

[Carácter 122 de Arratia, 2013].

Carácter 166. Espina neural del centro preural 1:

0: larga, cercana o extendida cerca del margen dorsal del cuerpo;

1: rudimentaria o corta;

2: ausente.

[Carácter 123 de Arratia, 2013].

Carácter 167. Parahipural en adultos:

0: autógeno;

1: lateralmente fusionado con su centro.

[Carácter 124 de Arratia, 2013].

Carácter 168. Espina neural del centro ural 1:

0: ausente;

1: presente;

-: elementos fusionados.

[Carácter 125 de Arratia, 2013].

Carácter 169. Arco neural del primer centro ural en adultos:

0: completo;

1: reducido o ausente;

-: elementos fusionados.

[Carácter 126 de Arratia, 2013].

Carácter 170. Número de arcos neurales urales osificados:

0: normalmente cuatro o más;

1: normalmente dos o menos;

2: ninguno.

[Carácter 47 de Grande y Bemis, 1998; se agregó el tercer estado de carácter].

Carácter 171. Arcos neurales urales modificados como uroneurales:

0: ausente;

1: presente.

[Levemente modificado del carácter 86 de Grande, 2010].

Carácter 172. Forma de las espinas hemales:

0: en forma de espina o barra;

1: ancha y espatulada en el plano transversal.

[Carácter 65 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 173. Orientación de las espinas y hemales y neurales cerca del pedúnculo caudal:

0: posicionada cerca de 25° a 45° de la horizontal;

1: fuertemente inclinado cerca de la horizontal.

[Carácter 67 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 174. Número de centros urales en adultos:

0: más de dos;

1: comúnmente dos;

2: no centros urales.

[Carácter 127 de Arratia, 2013].

Carácter 175. Número de epurales:

0: cinco o más;

1: tres o cuatro;

2: uno;

3: ninguno.



[Carácter 129 de Arratia, 2013].

Carácter 176. Fusión del hipural-centro ural en adultos:

0: todos los hipurales separados del centro ural;

1: todos, excepto el primer hipural, fusionado al correspondiente centro.

[Carácter 9 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 177. Hipural 8:

0: presente en individuos adultos;

1: ausente;

- otra condición, por ejemplo fusión de elementos.

[Carácter 136 de Arratia, 2013].

Carácter 178. Hipural 7:

0: presente;

1: ausente;

- fusión de elementos.

[Carácter 137 de Arratia, 2013].

Carácter 179. Hipural 6:

0: presente;

1: ausente;

- fusión de elementos.

[Carácter 138 de Arratia, 2013].

Carácter 180. Arreglo de hipurales y radios caudales:

0: cada hipural articulando con la base de varios radios;

1: cada hipural normalmente articulando con un único radio caudal.

[Carácter 46 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 181. Diastema entre los hipurales dos y tres:

0: ausente;

1: presente;

-fusión de elementos.

[Carácter 141 de Arratia, 2013].

Carácter 182. Fulcros epaxiales basales caudales:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 143 de Arratia, 2013].

Carácter 183. Fulcros hipoaxiales basales caudales:

0: presente;

1: ausente.

[Carácter 144 de Arratia, 2013].

Carácter 184. Fulcros epaxiales basales caudales o radios procurrentes epaxiales en cercana proximidad con:

0: epurales y uroneurales posteriores;

1: espinas neurales, epurales y uroneurales posteriores;

-: ausencia de estructuras como por ejemplo uroneurales.

[Carácter 145 de Arratia, 2013].

Carácter 185. Radios procurrentes epaxiales:

0: ausentes;

1: presentes.

[Carácter 146 de Arratia, 2013].

Carácter 186. Número de radios caudales principales:

0: menor a 19;

1: entre 27 y 35;

2: entre 20 y 26;

3: 19;

4: más de 40.

[Carácter 148 de Arratia, 2013; levemente modificado].

Carácter 187. Ramificación de los radios de la aleta caudal:

0: dos o más radios principales sin ramificar;

1: normalmente todos los radios principales de la aleta se encuentran ramificados.

[Carácter 87 de Grande, 2010].

Carácter 188. Primer y último radio caudal principal formando el margen líder de la aleta caudal:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 149 de Arratia, 2013].

Carácter 189. La mayoría de los radios principales con:

0: segmentación recta;

1: segmentación en Z.

[Carácter 151 de Arratia, 2013].

Carácter 190. Hueso de tendón “urodermal”:

0: ninguno;

1: dos;

2: uno;

[Carácter 152 de Arratia, 2013].

Carácter 191. Un escudo de gran tamaño precediendo el margen dorsal de la aleta caudal:

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 153 de Arratia, 2013].

Carácter 192. Un escudo de gran tamaño (aproximadamente del mismo tamaño que el escudo dorsal en caso de estar presente) precediendo el margen ventral de la aleta caudal:

0: ausente;

1: presente.

Carácter 193. Forma del margen posterior de la aleta caudal:

0: ahorquillada;

1: redondeada, convexa;

2: recta, casi vertical.

[Carácter 23 de Grande y Bemis, 1998].

Carácter 194. Aleta caudal homocerca (internamente):

0: ausente;

1: presente.

[Carácter 155 de Arratia, 2013].

Carácter 195. Aleta caudal heterocerca:

0: presente;

1: ausente.

### **Escamación**

Carácter 196. Cuerpo recubierto por escudos óseos variables de acuerdo a la región del cuerpo:

0: presente.

1: ausente.

Carácter 197. Escamas:

0: ganoideas;

1: elasmioide de tipo amioide;

2: elasmioide de tipo cicloide.

[Levemente modificado del carácter 156 de Arratia, 2013].

Carácter 198. Escamas ganoideas con el margen posterior:

0: liso;

1: serrado;

-: otro tipo de escamas.

[Carácter 159 de Arratia, 2013].

Carácter 199. Escamas ganoidea con superficie:

0: lisa;

1: ornamentada;

-de otro tipo.

[Carácter 160 de Arratia, 2013].

Carácter 200. Capa de ganoína densamente ornamentada con crestas y tubérculos de ganoína:

0: ausente;

1: presente;

-otro tipo.

[Carácter 161 de Arratia, 2013].



Carácter 201. De una a cinco escamas ganoideas modificadas como escudos, precediendo la base de la aleta anal.

0: ausente;

1: presente.

Carácter 202. Una cresta dorsal de escamas ganoideas cubriendo la línea media entre la zona posterior del cráneo y el inicio de la aleta dorsal.

0: ausente;

1: presente.

[Modificado del carácter 17 de Olsen y McCune, 1991]

Carácter 203. Una hilera de escamas ganoideas pares (en contraposición con una hilera de escamas dorsales media) formando el margen dorsal del cuerpo:

0: ausente;

1: presente.

Carácter 204. Escamación cubriendo lateralmente la base de la aleta dorsal:

0: completa;

1: ausente en la zona a lo largo de la aleta.

[Levemente modificado del carácter 11 de González Rodríguez *et al.*, 2004].

**Matriz de taxa y caracteres*****Acipenser brevirostrum***

21000000110-100-10010-111-001-----0100--10-1-----0-----1--00000[02]0031-03--000102-1-0-  
0000---00-----011-32--00003000--1000030000000300100100010010010--0-02011-300000000-  
040?00000000---0000

***Polypterus ornatipinnis***

2000-10-1-00100100000-0110001-000-----0103002--10100000-----00-01--  
1000?0003000002000111000000010--004000-000000001-40--000110?0?010?0?300-?0000001001000-  
00100?0000-100010?01111011-00--0000100000000000

***Lophionotus sanjuanensis***

0000010011????000011?013?010?11110000010001-  
0000?00001002000?0000??030??1?0??0?0?0??????????0??????0100000100100102--  
?????????????0200?00?00?10000?110000010????????????????00?00?000000110[01]0[01]0100

***Neosemionotus puntanus***

0000010011?01001000?11012?01001110000001000200000?00001001000000000001200001?0???00001??  
?????????0??????10000000100100102--  
?????????????0000?00?0?0100010110001011?????????????????00?000?0000001100000100

***Semionotus elegans***

0000010011101000000011012?[01]10011100100000001-  
0000?0000100200000000000020000100011000010?1000?0000010110010010000100100002--1210-000--  
300?020000010001000001101000100?00100000-?0??[01]000-001?0000001100001100

***Macrosemiocotzus americanus***

2000010011????0000011?1???1000011-0000000000-001010000?001000000001--  
12000000200?00201??10?0?00?1????0000-00000100100102--  
?????????????0000000?000?0010101211011?????????????????00?000?00000101101111001

***Macrosemius rostratus***

20000101110??0?0000111111?0000011-0000000000-0???100000002000?00001--  
02000010001100201?0100010001?10??0000-00010100000102--10?1?0?020?0?002000001000?001010[1  
2]211011?????????0?????????00-00??0000101101001001

***Notagogus novomundi***

10000?0011????20-011?11??1000011-00000?0100-001010000?001000000101--  
 02000000200?00001??10?0?0001????0010-00000100100102--  
 ?????????????0000?01?0????0010101211010????????????????00?00?0000001101001000

***Propterus elongatus***

0000010111??????011?10211000011-000000000-000010?00?002000001001--  
 0200??????00?01?????0?0001?1010000-00010100000102--  
 ??????????20020????000?0010101211010????????????????[0 1]?00?00?????001101011000

***Lepisosteus osseus***

211001001110100100001100100100011-00---1000300000100011102-  
 3101000000130000101011100011111000110012100001110000010101-22--  
 101121?0103000011110010001000001002000100000100000000-001000-00100000101100001000

***Amia calva***

2000[01]0000011001000001100000-00000-0010010100-02--  
 10000100001010000000100001100010000020010000000101100001000000000[01]0010100101120?1213  
 0210200000000110001010320101100000-10000110001011-1010000010111---0000

***Amiopsis lepidota***

20000?0000?1?010000??0?0011000000000--00101-  
 000000?00??0101?0000000010000010000000002???0??000101?00?0100000000001[01]000100???100?11  
 11000020???000?010?0101101010110??01-1000000001000-1000000010111---0000

***Caturus furcatus***

10000101001110000000110?0?1100000100---  
 0010200010000001000110000000001000001000100010200100000000?110?001000000000000010100101  
 1-010-13000020000?0?010????1101000100000110011-10000000-0110000100111---0000

***Cipactlichthys scutatus***

20000?0011?10010000??0??1100000-00101000?2-  
 000000000?000000000100110???11?0???00?02????000000?1000??200100001000001011????1?0?020??  
 ???0?0?000?0??0001001000100??0?0000?0?01000000-00??0000001100101000

***Ionoscopus cyprinoides***

00000?00[01]011?0?0000?110??110000010000-  
 001120000000000?000010000000001000?010001100002?0?0000000?1100001000000000001000100???1  
 ?0?0001000?20000000?010?0?0110000010000010000000000000000-0200?00000111---0000

***Ophiopsis procera***

2000010[01]0[01]?1?010000??0?031100100100-0-  
001120000000?00?001010000100001100??1?10??00002?????????00100000100000000001000100??1?  
0?021??100?0?00??0?0?????100000?????????00?0?0?0?0000000001100000000

***Placidichthys tucanensis***

2000?10????110?????1?0????10?00??????01????????????01????0?????????????????????2??????0?  
??1?0??10?000?100?0?01?????????????0?????????????00?1?1--  
?????????????????00?0?0?????00110000-000

***Solnhofenamia elongata***

2000020100?1001000001100001100000-0000-00101-  
000000?00?00010100000010000?1?000000002??10??000101?00001000001101001000100?01100??211  
010020?000000010001011020101100001?1000000001000-1010000010111--0000

***Teoichthys kallistos***

20000100110?0?0000??????1100?0010000-  
000?300010?0?0??010?000100?01000??1?1??00?0??????????0??????10000000100100001?????1??0  
21?????????00??0?000?030000??????????????????0??1????00001101000000

***Watsonulus eugnathoides***

20000001001?00000000111?30111-  
000000000000300000?0000?00001010000000100000100000000020??0000000010000030000000100010  
00100?????0?????000020??0000?001?000?000000?0?????????00?0?0??0?00?0?000?001100000000

***Elops***

20000101110?100000101001310100100-0010000000-010-011100000000001002001010000121-  
120?0200?300?100001011110000000[01]00001010110120100212011?0120001100301011111000101101  
10100100110100011111301121101112---0000

***Leptolepis coryphaenoides***

200001010000100000101001300100000100000100?1-00000111000010000010020011111-0121-  
101?1?01?2011100[01]01011110100000000001000110??1?0212011??1?0??11?020101011110?01011111  
11001101100000001003?1?11001112---0000

***Parapholidophorus nybelini***

2001321---0310000101??01310000000[0  
1000011100001000001012011101??1?10??0?012?????????00001010?0- 1]0000010001-

000010000011000110??1?0102110??0??000001?01110111010001000?010??000?0??000?0200001100  
1100000000

***Pholidoctenus serianus***

1001320---0300000101??0130000000010000010001-10000111000010[0  
1]0001012011101??1?1??01012?????0??00??0200100000001000110??1?0102110??000?000001??  
?1101110100010001010?0000?00??000?0[0 3]?00011001101000000

***Pholidophorus gervasuttii***

2001321---0311000101??01?010000000000010001-10000111000000[1  
2]0001012011001??1?1??0?012??????00001101[0 1]0?-  
001001100001000110??1?0102110?00??000001?011101110100010????????????????00?02000010001  
100110000

***Pholidorhynchodon malzannii***

1001[03]20-0-0311100101??0130100000010000010001-1000011100000000010120110011-  
1010011?012??????00001????000010111000010?0110??1?0102110??000?000001?011101110100010??  
????????????00?02?0001?001101110000

***Tharsis***

20000100?000100000111001300100000-0000000000-010-0111000010000010020011111?0121-  
101?020?0??111001010111101000001000010001101?01?0212011001?0??000030101010110?0101101101  
101011100000011103?1111001112--0000

***SpA***

2001310-1-?200?00001100130010?00?-  
100101010210001000001001000002000000[12]00??1?00??00001011101100011101000100000001010100  
0100??1?0102110?0010000001?0011000110100010000010000000000000-0000001100110[01]001010

***SpB***

??0??????00?0000??11?01?????10010????3000010?????0100000200000200001100?100001?????  
?0??1?1?1?001000000010?01000?????????????????000000?001?????010?????????????????????  
?????????10[01]00??0