



**Universidade do Estado do Rio de Janeiro**  
**Centro Biomédico**  
**Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes**

Yuri Modesto Alves

**Comparação da paleoictiofauna do Cretáceo inferior (Aptiano/Albiano) da  
parte ocidental do Mar de Tétis**

Rio de Janeiro

2017

Yuri Modesto Alves

**Comparação da paleoictiofauna do Cretáceo Inferior (Aptiano/Albiano) da parte  
ocidental do Mar de Tétis**

Tese apresentada como requisito parcial para  
obtenção do Título de Doutor ao Programa de  
Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da  
Universidade do Estado do Rio de Janeiro.



Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Coorientador: Prof. Dr. Jesus Alvarado-Ortega

Rio de Janeiro

2017

CATALOGAÇÃO NA FONTE  
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

A474 Alves, Yuri Modesto  
Comparação da paleoictiofauna do cretáceo inferior (aptiano/albiano) da parte  
ocidental do Mar de Tétis / Yuri Modesto Alves. –2017.  
250f.: il.

Paulo Marques Machado Brito.  
Coorientador: Jesus Alvarado Ortega.  
Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de  
Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Peixe fóssil - Teses. 2. Paleobiologia - Teses. 3. Geologia estratigráfica -  
Cretáceo - Teses. I. Brito, Paulo Marques Machado. II.Ortega, Jesus Alvarado.  
III.Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto  
Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 567:551.763.1

Rosalina Barros *CRB/7 - 4204* - Responsável pela elaboração da ficha catalográfica.

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou  
parcial desta tese, desde que citada a fonte.

---

Assinatura

---

Data

Yuri Modesto Alves

**Comparação da paleoictiofauna do Cretáceo inferior (Aptiano/Albiano) da parte  
ocidental do Mar de Tétis**

Tese apresentada como requisito parcial  
para obtenção do Título de Doutor ao  
Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia e Evolução da Universidade do  
Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 10 de julho de 2017.

Orientadores:

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Jesus Alvarado-Ortega  
Universidad Nacional Autónoma de Mexico

Banca Examinadora:

---

Prof. Dr. Oscar Rocha-Barbosa  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

---

Profª. Dra. Lílian Paglarelli Bergqvist  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

---

Profª. Dra. Gisele Mendes Lessa del Giúdice  
Universidade Federal de Viçosa

---

Prof. Dr. Diogo de Mayrinck  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Rio de Janeiro

2017

## **DEDICATÓRIA**

Dedico este trabalho em homenagem aos meus pais, Igor Conceição Alves de Souza e Maria Inez Modesto de Souza, que desde sempre me inspiraram e incentivaram nos meus estudos (desde pequeno). Além de excelentes pais, são tudo em minha vida!

## AGRADECIMENTOS

Inúmeras pessoas participaram, incentivaram e contribuíram de forma direta ou indireta na execução deste estudo. É imensurável quaisquer palavras de agradecimento ou retribuição a todos que por mim passaram e vivenciaram minha carreira acadêmica, participando da minha formação, seja profissional ou pessoal.

Agradeço ao Prof. Dr. Paulo Brito, por ter me aceitado no Laboratório de Ictiologia Tempo e Espaço, me propiciando contato com inúmeros pesquisadores e abrindo várias portas ao redor do mundo. Por ter confiado a mim este interessante projeto e mais além, contribuído tanto na minha formação e crescimento acadêmico desde o mestrado. Mais que um orientador, se tornou um grande amigo e espero que nossos trabalhos continuem além da pós-graduação.

Ao Prof. Dr. Jesus Alvarado-Ortega, além da co-orientação, agradeço por todo o suporte, atenção e amizade durante meu período de estudos no México. Outro amigo que conquistou minha profunda admiração e respeito, principalmente pelo seu profissionalismo, atenção e humildade para com todos que o procuram. Com certeza foi fundamental na minha rápida adaptação ao país e a instituição.

Agradeço aos órgãos de fomento que financiaram meus estudos: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida; à Fundação de Amparo a pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ/processo E-26/200.068/2016) pela bolsa de doutorado sanduíche; e a UNAM que através do projeto DGAPA/PAPIIT IN 207314 me custeou por um mês.

Agradeço ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução pela oportunidade de realizar o doutorado e todo o suporte logístico a mim ofertado. À UERJ pela ambiência e estímulo intelectual. Cabe aqui também mencionar as secretárias Verusca Machado e Sônia, as coordenadoras Profa. Dra. Gisele Hajdu e Profa. Dra. Rosana Mazzoni, pela presteza e disponibilidade para esclarecer minhas dúvidas.

Agradeço aos meus colegas do laboratório, Camila David Cupello, Ivan Vasquez-Jara, Kleyton Cantalice Severiano, Giselle Machado, Lúcio Crivano Machado, Diogo Mayrinck, Ney Melo, Léo Fragoso, Marcos Coelho (Mamá) e Beatriz Miguez (Bia) pelo constante convívio, suporte e amizade. Todos em inúmeras formas me ajudaram bastante. Sou muito grato! Deixo aqui registrado um agradecimento especial a Família Cantalice, Kleyton, Thaís e o Caetano, por tanto ter me ajudado no México, principalmente nos primeiros meses. Praticamente me adotaram em seu caloroso lar mexicano. Gratidão! Em conjunto, eu

aproveito para agradecer aos amigos León Balam e Eduardo Villalobos Segura (Lalo), pela amizade, constantes visitas e convites para conhecer mais coisas sobre a riquíssima história, culinária e cultura local.

Aos funcionários e trabalhadores da UNAM, agradeço também pelo carinho, bom convívio e alegria por todos os dias de trabalho. Os de convívio mais próximo: Carlos Nunes, Gerardo Alvarez, Violeta Romero Mayen, Carolina Espinosa...São tantos! Infelizmente ao momento não me ocorre o nome de todos. Desde os porteiros ao pessoal das cantinas, deixo aqui registrado meu profundo agradecimento. “En la unam todos nosostros somos familia”.

Também agradeço aos colegas acadêmicos que tive oportunidade de conhecer: novamente León e Eduardo (Lalo), o casal Jair Barrientos e Tereza Gatito, os “chiapanecos” Bruno Than e Jesus Diaz (Chucho), e o incansável Hector Porras. Ao casal Jair e Tereza, além da amizade, agradeço principalmente pela companhia no laboratório durante “las vacaciones de verano”. Ao Bruno Than, Jesus Diaz e Hector Porras, por compartilhar conhecimentos diversos durante os trabalhos de campo. O mesmo digo sobre os professores doutores Alejandro Cristín, Ana Luiza Carreño, Maria Del Carmen Perriliat e Marisol, por terem me recebido tão bem sendo companhia constante para os cafés e almoços.

O material comparativo do estudo foi consultado, graças ao fácil acesso às coleções científicas. Por isto agradeço ao Dr. John Maisey, pelo acesso, e a Dra Alana Gishlick por ter me recebido no American Museum of Natural History/EUA. Ao Msc. Hector Espinoza, acesso aos peixes atuais da Colécion Nacional de Peces, UNAM/México. Também a Profa. Dra. Valéria Gallo e Rodrigo Rocha Machado, respectivamente pelo acesso as coleções que são responsáveis, UERJ e DNPM.

Outros pesquisadores me forneceram importantes informações, seja através de discussões ou trabalhos de difícil acesso sobre os peixes que os mesmos haviam descrito, casos de Dra. Glória Arratia e Dr. Hans Peter Schultze (University of Kansas, EUA), Dr. Lionel Cavin (Museum of natural History, Geneva, Suíça), Dr. Francisco Poyato-Ariza (Universidad Autónoma de Madrid, Espanha), Dra Emilia Sferco (Universidad de La Plata, Argentina) e Dr. Louis Taverne (Université Libre de Burxelles, Belgica).

Muitos dos trabalhos consultados e referenciados na tese foram obtidos graças a diversas mídias independentes que democratizam o acesso aos periódicos científicos e livros raros. Então agradeço às entidades e pessoas físicas que sustentam o *Biodiversity Heritage Library*, *Library Genesis*, *Sci-hub* e a comunidade do Facebook *WIKIPALEO* (administrada por Peter Moon e Jorge Bar).

Aos Prof. Dr. Lúcio Crivano Machado e Prof. Dr. Oscar Rocha, agradeço pelas sugestões durante meu exame de qualificação. Ao Prof. Dr. Diogo Mayrick, além da ajuda com questões burocráticas e sugestões durante o doutorado sanduíche, por realizar a revisão crítica deste texto. Aos professores doutores Oscar Rocha Barbosa, Lílian Paglarelli Bergqvist, Gisele Mendes Lessa del Giúdice e Diogo de Mayrinck, por terem aceitado o convite para banca, e também pelas críticas e sugestões que muito acrescentaram em minha versão final.

Agradeço ao Prof. Dr. Carlos Roberto dos Anjos Candeiro, por ter me ajudado a ascender esta chama científica/acadêmica em mim durante a graduação. Serei eternamente grato pela iniciação na Paleontologia, fora os inúmeros conselhos, “nortes” e orientações ao caminho ético e de respeito a ser seguido.

Agradeço aos amigos Robson Almeida, Júlio Rocha e Dionízio Moura Junior, pelas constantes hospedagens em suas casas. Fora o estímulo, conversas e cervejas, me ajudaram bastante sempre que necessitei. São valorosos amigos que tive a satisfação de conhecer nos últimos anos.

Agradeço aos meus velhos amigos que apesar da distância, inconstância e tempo, sempre mantiveram acesa nossa amizade, companheirismo, carinho e respeito. Os amigos Kariton Sillas, Miguel Furtado, Francisco Edinardo Ferreira, Pâmela Lavor Rolim, Bruna Patrícia Dutra Costa, Anna Luiza Oliveira, José Rafael Benício, Maylla Chaveiro e Wagner da Silva Matos.

Deixo um agradecimento especial também a minha grande companheira de vida, Kelly Oliveira do Amaral. Além de namorada e amiga, me estimulou durante todo o momento do doutorado, e me deu todo o apoio quando necessitei viajar ou morar longe. Por todo amor, carinho e afeto mútuo, principalmente nos momentos mais difíceis de angústia e ansiedade que vivi.

Finalmente, outro agradecimento especial fica por conta da minha família, meu pai Igor Conceição Alves de Souza, minha mãe Maria Inez Modesto Alves de Souza e meus irmãos Igor e Yago Modesto Alves. Foram sempre meu acalento, inspiração e estímulo para seguir minha carreira, e todos os destinos que a vida me proporcionou. Agradeço por sempre me compreenderem e peço desculpas pela minha constante ausência e impossibilidade de estar por perto quando as coisas estavam mais difíceis. Também não devo deixar de registrar aqui, minhas avós Ana Ribeiro e Sebastiana Modesto, além de todos os meus primos, tios e tias. Não mencionarei nomes, mas todos foram muito importantes nesta caminhada.



Matamos o tempo, o tempo nos enterra - trecho do livro Memórias Póstumas de Brás Cubas

*Machado de Assis*

We are all connected; to each other biologically, to the earth chemically, to the rest of the universe atomically

*Neil deGrasse Tyson*

I think nature's imagination is so much greater than man's, she's never going to let us relax

*Richard Feynman*

## RESUMO

ALVES, Yuri Modesto. **Comparação da paleoictiofauna do Cretáceo inferior (Aptiano/Albiano) da parte ocidental do Mar de Tétis**. 2017. 250f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.

A evolução do mar de Tétis foi um evento crucial para o entendimento biogeográfico da paleoictiofauna marinha durante a era Mesozóica. Esta paleoictiofauna era composta principalmente por peixes Neopterygii como †Semionotiformes, Amiiformes, †Ionoscopiformes, †Pycnodontiformes, †Aspidorhynchiformes, †Ichthyodectiformes, †Crossognathiformes, Elopomorpha, Clupeomorpha e Euteleostei basais. Nos últimos anos mais avanços no entendimento paleobiogeográfico desta fauna têm sido alcançados, em parte devido a estudos taxonômicos e filogenéticos explorando principalmente peixes fósseis pertencentes a sítios paleontológicos do final do Jurássico e início do Cretáceo (e.g. Solnhofen, Cerin, Lérida). No entanto, vários questionamentos ainda permanecem em aberto, principalmente no que tange respeito a origem da fauna marinha presente nas bacias marginais continentais da América do Sul e África, antes da total separação do Gondwana ocidental, além de como e quando ocorreram às entradas dos mares epicontinentais para o seu interior. A Formação Tlayúa, Cretáceo Inferior do México, é uma das mais importantes unidades sedimentares cretáceas do mundo. Além de haver o predomínio de uma série de peixes neopterígios tetianos em questão, posicionava-se geograficamente no epicentro das transformações tectônicas da Terra ocorridas durante o intervalo Jurássico-Cretáceo (e.g. fragmentação da Pangéia, expansão do Mar de Tétis, origem do proto-oceano Atlântico). Como conseqüência, em sua paleoictiofauna deve haver componentes para sustentar hipóteses a respeito das entradas de mares epicontinentais para as bacias sedimentares continentais do Brasil. Dentro deste contexto, esta tese propõe um estudo anatômico e taxonômico de dois teleósteos fósseis (um Elopiformes e um †Crossognathiformes) pertencentes ao Cretáceo Inferior (Albiano) da Formação Tlayúa, México; a comprovação sistemática e o posicionamento filogenético destas novas formas descritas; o contexto paleobiogeográfico no qual estas duas linhagens evolutivas estavam inseridas junto a outros peixes Neopterygii durante o Mesozóico; e finalmente a comparação entre paleoictiofaunas do México e América do Sul para o entendimento das associações faunísticas entre elas. Os materiais de Elopiformes, representam um novo gênero e uma nova espécie para esta ordem, a qual difere de todas outras da ordem por possuir pelo menos três autapomorfias. O táxon supracitado posiciona-se como uma linhagem basal dentro da ordem Elopiformes, mais especificamente entre os gêneros †*Anaethalion* (Jurássico da Europa) e †*Paraelops* (Cretáceo do Brasil). Quanto aos materiais de Crossognathiformes, podem ser descritos como um novo gênero e nova espécie, baseado principalmente na existência de pelo menos 8 autopomorfias. A hipótese aqui apresentada o posicionou como grupo irmão de Crossognathidae + Pachrhyzodontoidea, ficando na base, apenas abaixo das formas jurássicas †*Chongicthys* (Chile) e †*Bavarichthys* (Alemanha). Os resultados aqui apresentados corroboram em partes as hipóteses anteriormente defendidas. A evolução do Mar de Tétis influenciou na colonização das principais massas continentais formadas ao longo do Mesozóico, e ambas linhagens se dispersaram de Norte (Laurásia) a Sul (Gondwana) através do Corredor Hispânico. A análise das associações faunísticas encontradas na parte ocidental do Tétis (México, Venezuela, Colômbia e Brasil), endossam que o intercâmbio faunístico entre formas do Hemisfério Norte

e Sul, possam ao mínimo terem iniciado no intervalo Berriasiano-Valanginiano, até o início do Aptiano, quando as faunas eram mais próximas. Posteriormente a este intervalo, esta conexão foi se regredindo, o que explica a variabilidade taxonômica entre as unidades analisadas.

Palavras-chave: Elopiformes. Crossognathiformes. Neopterygii. Sistemática Filogenética. Paleobiogeografia.

## ABSTRACT

ALVES, Yuri Modesto. **Comparison of the Lower Cretaceous paleoichthyofauna (Aptian/Albian) of the western Tethys ocean**. 2017. 250f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.

The evolution of the Tethys ocean was a crucial event concerning biogeographical knowledge of marine paleoichthyofauna during the Mesozoic era. This fossil fish fauna comprised mainly Neopterygii, such as †Semionotiformes, Amiiformes, †Ionoscopiformes, †Pycnodontiformes, †Aspidorhynchiformes, †Ichthyodectiformes, †Crossognathiformes, Elopomorpha, Clupeomorpha and stem Euteleostei. Recently, further advances have been achieved regarding the paleobiogeography of the tethyan assemblage, partly due to advances in taxonomic and systematic phylogenetic studies on fossil fishes from paleontological sites of the late Jurassic and lower Cretaceous (e.g. Solnhofen, Cerin, Lerida). However, several inquiries remain open, especially with regard to the origin of the Brazilian Continental Margin Basins (BCMBs) marine fauna, before the entire Gondwana breakup, as well as to how the epeiric sea developed to the western Gondwana interior. The Tlayúa Formation, Lower Cretaceous of Mexico, is one of the most important cretaceous sedimentary units of the world. Besides the predominance of a series of tethyan neopterygian fish in question, it was geolocated at the epicentrum of the surface changes on Earth that occurred during the Jurassic-Cretaceous boundary (e.g. the Pangaea breakup, the marine transgression of the Tethys ocean, the origin of the proto-Atlantic ocean). Thus, there must be puzzle pieces in the paleoichthyological assemblage of Tlayúa to support hypotheses concerning incursions of these epicontinental oceans into the BCMBs. Within this context, this thesis proposes an anatomical and taxonomic description of two teleost fossil fishes (Elopiformes and †Crossognathiformes) from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation; including proof of systematic identifications and their phylogenetic positions, a more detailed contextual paleobiogeographic information in which these two evolutionary lineages were inserted alongside other neopterygian fishes during the Mesozoic and, finally, the comparison between the Aptian/Albian paleoichthyofaunas of Mexico and South America for a better biogeographical and chronostratigraphic understanding. The Elopiformes material represent a new genus and species for this order, differing from the others by possessing three autapomorphies. The new mentioned taxon is placed as a basal lineage within Elopiformes, more specifically between the genera †*Anaethalion* (Jurassic of Europe) and †*Paraelops* (Cretaceous of Brazil). As for Crossognathiformes, they can be described as a new genus and new species, based mainly on the existence of 8 autapomorphies. Our phylogenetic hypothesis placed this new taxon as a sister group of Crossognathidae plus Pachthyzodontoidea, remaining at the base, just below the Jurassic †*Chongichthys* (Chile) and †*Bavarichthys* (Germany). Our results agree with the hypothesis previously endorsed in other papers, that the Tethys Sea evolution influenced the colonization of the continental masses formed along the Mesozoic. Both lineages, Elopiformes and †Crossognathiformes, dispersed from the North (Laurasia) to the South (Gondwana) Hemisphere, through the Hispanic Corridor. This biogeographic hypothesis is confirmed for other neopterygian groups. The faunal associations distributed in western Tethys (Mexico, Venezuela, Colombia and Brazil) endorse that the faunal exchange between the North and South Hemispheres during the Middle to Late Mesozoic probably began in the Berriasian-Valanginian interval. After this

time interval, epicontinental seaways regressed, which explains the taxonomic variability between the analyzed areas.

Keywords: Elopiformes. Crossognathiformes. Neopterygii. Phylogenetic Systematics. Paleobiogeography.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 -	Compilado de eventos paleobiogeográficos ocorridos ao longo do tempo geológico.....	20
Figura 2 -	Reconstrução paleogeográfica da Terra no final da era Paleozóica (~280 m.a), enfatizando áreas continentais, ilhas e oceanos.....	21
Figura 3 -	Modelo esquemático ilustrando a evolução das massas continentais e do Mar de Tétis durante a era Mesozóica.....	23
Figura 4 -	Modelo esquemático ilustrando incursões de mares epicontinentais do Tétis no norte da América do Sul e África durante o Aptiano.....	24
Figura 5 -	Configuração geográfica da região de Tepexi de Rodriguez, Estado de Puebla, México.....	27
Figura 6 -	Perfil litológico e vista panorâmica da pedreira Tlayúa, Tepexi de Rodriguez, estado de Puebla, México.....	28
Figura 7 -	Diversidade de perspectivas de preservação dos fósseis da Formação Tlayúa, México.....	33
Figura 8 -	Processo geral de preparação dos vertebrados fósseis da Formação Tlayúa.....	39
Figura 9 -	Esquema das medidas consideradas na descrição dos peixes neste trabalho, ilustradas em <i>Baugeichthys</i> , um Elopomorpha típico do Cretáceo Inferior.....	40
Figura 10 -	Método utilizado para detectar eventos de vicariância, dispersão e radiação.....	45
Figura 11 -	Distribuição paleobiogeográfica de Macrosemiidae durante o Mesozóico.....	51
Figura 12 -	Cladograma mostrando inter-relações de Macrosemiidae.....	52
Figura 13 -	Distribuição paleobiogeográfica de Ionoscopiformes durante o Mesozóico.....	54
Figura 14 -	Cladograma ilustrando interrelações de Ionoscopiformes.....	55
Figura 15 -	Distribuição paleobiogeográfica de Pycnodontiformes durante o Mesozóico.....	58

Figura 16 -	Cladograma mostrando interrelações de Pycnodontiformes (parte 1), com enfoque nos “grupos basais” .....	60
Figura 17 -	Cladograma mostrando interrelações de Pycnodontiformes (parte 2), com enfoque nos Pycnodontoidea.....	61
Figura 18 -	Distribuição paleobiogeográfica de Aspidorhynchiiformes durante o Mesozóico.....	63
Figura 19 -	Cladograma mostrando inter-relações de Aspidorhynchiiformes.....	65
Figura 20 -	Distribuição paleobiogeográfica de Ichthyodectiformes durante o Mesozóico.....	69
Figura 21 -	Cladograma mostrando interrelações de Ichthyodectiformes (parte 1), enfoque nos “Ichthyodectiformes basais” .....	71
Figura 22 -	Cladograma mostrando interrelações de Ichthyodectiformes (parte 2), enfoque em <i>Unamichthys Cooyo</i> e Cladocyclidae.....	72
Figura 23 -	Cladograma mostrando interrelações de Ichthyodectiformes (parte 3), enfoque em Ichthyodectidae e Saurodontidae.....	73
Figura 24 -	Distribuição paleobiogeográfica dos Elopomorpha durante o Mesozóico.....	75
Figura 25 -	Cladograma ilustrando inter-relações de Elopomorpha.....	76
Figura 26 -	Distribuição paleobiogeográfica dos Crossognathiiformes durante o Mesozóico.....	78
Figura 27 -	Cladograma ilustrando inter-relações de Crossognathiiformes.....	79
Figura 28 -	Distribuição paleobiogeográfica de Ellimmichthyiformes durante o Mesozóico.....	81
Figura 29 -	Cladograma mostrando inter-relações de Ellimmichthyiformes.....	82
Figura 30 -	Distribuição paleobiogeográfica de Gonorynchiiformes durante o Cretáceo.....	84
Figura 31 -	Cladograma mostrando inter-relações de Gonorynchiiformes.....	86
Figura 32 -	Hipóteses de rotas reconstruídas baseado nos principais eventos de dispersão ocorridos no setes táxons analisados.....	90
Figura 33 -	Mapa das bacias sedimentares brasileiras.....	98
Figura 34 -	Cenários paleoceanográficos ocorridos para explicar a diversidade taxonômica durante o intervalo Aptiano/Albiano da fauna bacias continentais marginais do nordeste do Brasil (BCMBs).....	99

Figura 35 - Modelo paleogeográfico e biogeográfico sustentado pela associação de faunas entre Tétis e bacias marginais continentais do Brasil (BCMBs).....	102
--	-----



## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Lista taxonômica dos peixes fósseis da Formação Tlayúa, México.....	30
Tabela 2 -	Lista dos espécimes de peixes fósseis estudados pertencentes à coleção <i>Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México</i> (UNAM).....	34
Tabela 3 -	Lista de materiais pertencentes à ordem Elopiformes consultados para comparação anatômica.....	35
Tabela 4 -	Lista de materiais pertencentes à ordem Crossognathiformes consultados para comparação anatômica.....	36
Tabela 5 -	Referências bibliográficas das filogenias adotadas para cada grupo taxonômico estudado.....	46
Tabela 6 -	Comparação entre quantidade de eventos biogeográficos ocorridos aos táxons durante o Mesozóico.....	87
Tabela 7 -	Unidades <i>fossil lagerstätten</i> mesozóicas que apresentaram maior quantidade de eventos de radiação.....	89
Tabela 8 -	Similaridade filogenética entre faunas que possivelmente intercambiaram pelo Corredor Viking entre o Cretáceo Inferior e o Cretáceo Médio.....	92
Tabela 9 -	Similaridade filogenética entre faunas que possivelmente intercambiaram pelas rotas do Central Atlântico.....	94

## LISTA DE SIGLAS

AMNH	American Museum of Natural History, Nova York, EUA.
BHN	Natural History Museum of Bologne-sur-mer, França.
BMNH	British Museum Natural History, Londres, Inglaterra.
DNPM	Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil.
EICHSTÄTT	Naturwissenschaftliche Sammlungen Eichstätt, Alemanha.
FGGUB	Faculty of Geology and Geophysics, University of Bucharest, Bucarest, Romênia
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago, EUA;
FCT	Colecion Paleontologica de Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Nuevo León, México.
IGM	Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de Mexico, México.
IRSNB	Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelas, Belgica.
JME	Jura Museum, Eichstätt, Alemanha.
KUVP	University of Kansas, Lawrence, Kansas, EUA.
LB	Institut d'Estudis Ilerdencs, Lérida, Espanha.
LBUCH	Laboratório de Biologia, Universidad de Chile, Santiago-Sur, Chile.
MB	Institut für Paläontologie, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universiät, Berlim, Alemanha.
MGB	Museu de Geologia de Barcelona, Espanha.
MHNP	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França.
NM	Nakagawa Museum of Natural History, Japão.
QM	Queensland Museum at Hendra Brisbane, Austrália.
RSM	Royal Scottish Museum of Edinburgh, Escócia.
SHL	Coleção privada de Helmut Leich.
SMM	Sternberg Memorial Museum, Kansas, EUA.
STÜHMER	Geologische Staatsinstitut de Hambourg, Alemanha.
TÜRBIGEN	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen, Alemanha.
UA	University of Alberta, Canadá.
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil

## SUMÁRIO

	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	19
1	<b>OBJETIVOS</b> .....	31
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	32
3.1	<b>Material de estudo e comparativo</b> .....	32
3.1.1	<u>Abreviaturas institucionais</u> .....	36
3.2	<b>Preparação do material fóssil</b> .....	37
3.3	<b>Medidas e Contagens</b> .....	39
3.4	<b>Terminologias anatômicas e nomenclatura osteológica</b> .....	40
3.5	<b>Análise cladística</b> .....	41
3.6	<b>Análise paleobiogeográfica</b> .....	42
3.6.1	<u>Compilação de um banco de dados</u> .....	44
3.6.2	<u>Estudos dos processos biogeográficos envolvidos</u> .....	44
4	<b>DESCRIÇÃO ANATÔMICA/TAXONÔMICA E O POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE UM NOVO ELOPIFORMES DO CRETÁCEO INFERIOR DA FORMAÇÃO TLAYÚA, MÉXICO</b> .....	47
5	<b>DESCRIÇÃO ANATÔMICA/TAXONÔMICA E O POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE UM NOVO †CROSSOGNATHIFORMES DO CRETÁCEO INFERIOR DA FORMAÇÃO TLAYÚA, MÉXICO</b> .....	47
6	<b>PALEOBIOGEOGRAFIA DE PEIXES NEOPTERYGII EM RESPOSTA A EVOLUÇÃO DO MAR DE TÉTIS</b> .....	48
6.1	<b>Identificação dos processos</b> .....	49
6.1.1	<u>Macrosemiidae</u> .....	49
6.1.2	<u>Ionoscopiformes</u> .....	52
6.1.3	<u>Pycnodontiformes</u> .....	55
6.1.4	<u>Aspidorhynchiformes</u> .....	62
6.1.5	<u>Ichthyodectiformes</u> .....	66
6.1.5.1	Ichthyodectiformes basais.....	66
6.1.5.2	<i>Unamichthys/Cooyoo</i> .....	67
6.1.5.3	Cladocyclidae.....	67
6.1.5.4	Ichthyodectidae.....	68
6.1.5.5	Saurodontidae.....	68

6.1.6	<u>Elopomorpha</u> .....	74
6.1.7	<u>Crossognathiformes</u> .....	77
6.1.8	<u>Ellimmichthyiformes</u> .....	79
6.1.9	<u>Gonorynchiformes</u> .....	83
6.2	<b>Correlação entre os processos</b> .....	87
6.2.1	<u>Principais rotas de dispersão</u> .....	89
6.2.1.1	Rota tetiana.....	91
6.2.1.2	Corredor Viking.....	91
6.2.1.3	Corredor Hispânico.....	92
6.2.1.4	Corredor Proto-Atlântico Central.....	93
6.2.2	<u>Vicariância</u> .....	94
6.2.2.1	Laurásia-Gondwana.....	95
6.2.2.2	Eurásia-América do Norte.....	95
6.2.2.3	Gondwana leste-Gondwana oeste.....	96
6.2.2.4	América do Sul-África.....	96
6.3	<b>Considerações sobre o método e o estudo</b> .....	97
7	<b>RELAÇÕES ENTRE A PALEOICTIOFAUNA PRESENTE NO APTIANO/ALBIANO DA FORMAÇÃO TLAYÚA E MARGINAIS CONTINENTAIS DA AMÉRICA DO SUL</b> .....	97
	<b>CONCLUSÕES GERAIS</b> .....	103
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	105
	<b>APENDICE A</b> - A new Early Cretaceous (Albian) elopiform fish (Elopomorpha) from the Tlayúa quarry, Mexico, and its phylogenetic relationships.....	125
	<b>APENDICE B</b> - A new stem crossognathiform fish (Teleostei) from the Alban of central Mexico and its phylogenetic relationships.....	160
	<b>APENDICE C</b> - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de de peixes Neopterygii durante o Mesozóico.....	208
	<b>APENDICE D</b> - Distribuição dos peixes fósseis em unidades sedimentares do Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano) do Brasil.....	265

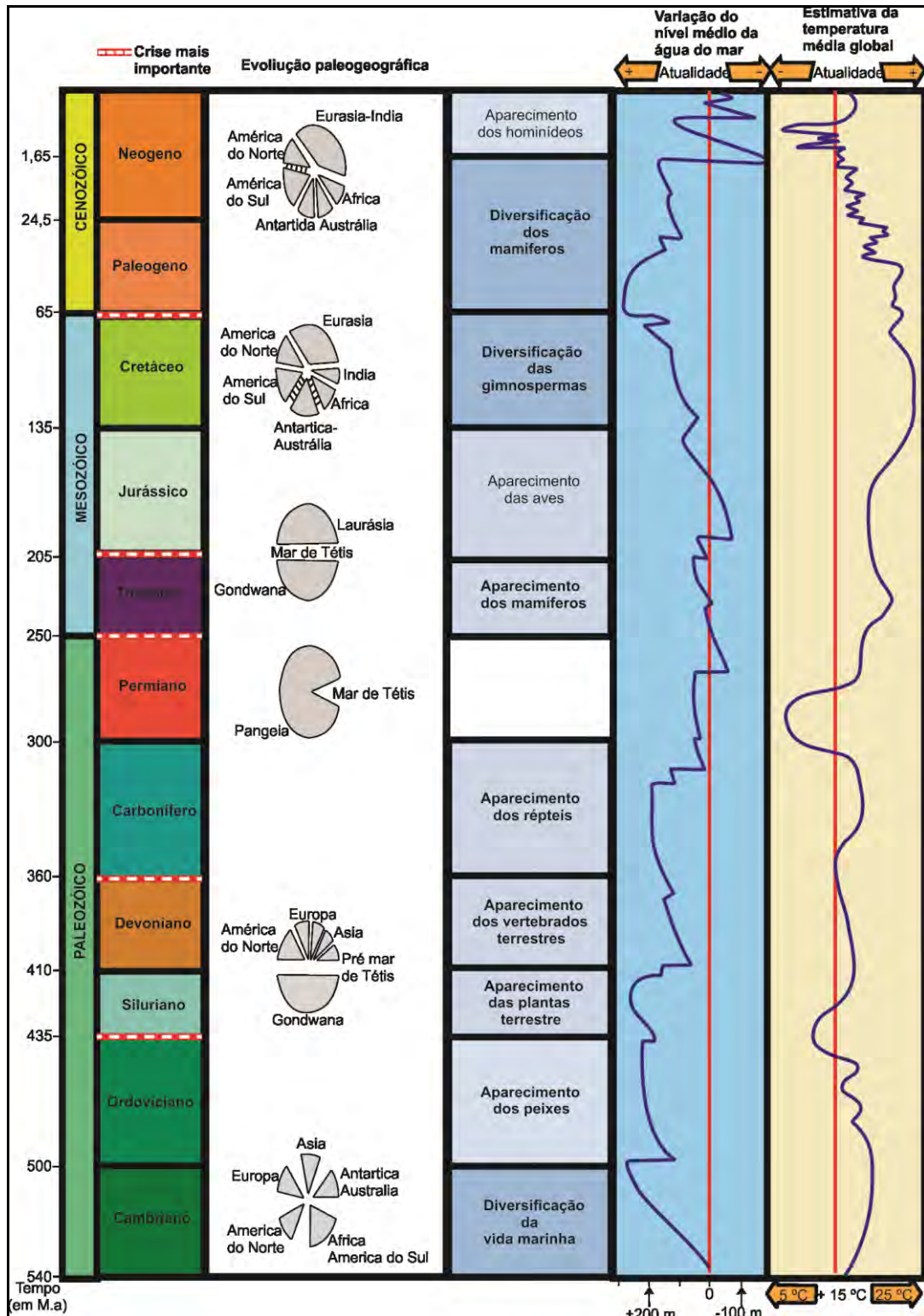
## INTRODUÇÃO GERAL

No decorrer do tempo geológico, o sistema Terra testemunhou uma sucessão de vários eventos tectônicos e eustáticos que acarretaram em mudanças drásticas na conformação oceânica e continental de suas massas. Só para ilustrar a modificação da superfície terrestre nos últimos dois bilhões de anos (20% do tempo geológico), dois supercontinentes se formaram a partir da conjunção de diversos continentes, e posteriormente se fragmentaram dando origem a novos continentes (Rondínia: 650-600 Ma, e Pangeia, 270-220 Ma). Estas mudanças além de terem forte influência no clima, espaço físico e paisagem em determinada parte do tempo, são correlacionáveis com a origem, evolução e extinção da paleobiodiversidade existente (e.g. HALLAN, 1985; DOTT; BATTEN, 1988; PARRISH, 1993). Na Figura 1 estão resumidos os principais eventos ocorridos ao longo do tempo geológico.

A era Mesozóica testemunhou dois dos mais significativos eventos paleogeográficos ocorridos na história geológica do éon Fanerozóico, que tiveram importância para o contexto do estudo aqui envolvido: 1) fragmentação do supercontinente Pangeia (~150 Ma) em dois blocos de terra, ao norte Laurásia (grande bloco continental que compreende atualmente América do Norte, Groelândia, Europa e Ásia) e Gondwana ao sul (bloco com América do Sul, África, Antártica, Oceania e Índia, unidos); e 2) a posterior ruptura do Gondwana ocidental (~90 Ma) em duas massas continentais, América do Sul e África (BLAKLEY, 2008).

Como a ênfase dos estudos abordados são peixes marinhos que tiveram sua origem e diversificação atreladas ao Tétis durante o Mesozóico, este capítulo introdutório terá dois enfoques: 1) principais mudanças ocorridas na Terra durante esta era que propiciaram rotas marinhas para colonização e diversificação de peixes Neopterygii no decorrer da evolução do Mar de Tétis; 2) a importância dos estudos anatômicos/taxonômicos dos peixes fósseis marinhos do Albiano do México em conjunto a outros mesozóicos registrados para o Tétis ocidental no entendimento sistemático filogenético e biogeográfico em questão.

Figura 1 – Compilado de eventos paleobiogeográficos ocorridos ao longo do éon Fanerozoico.



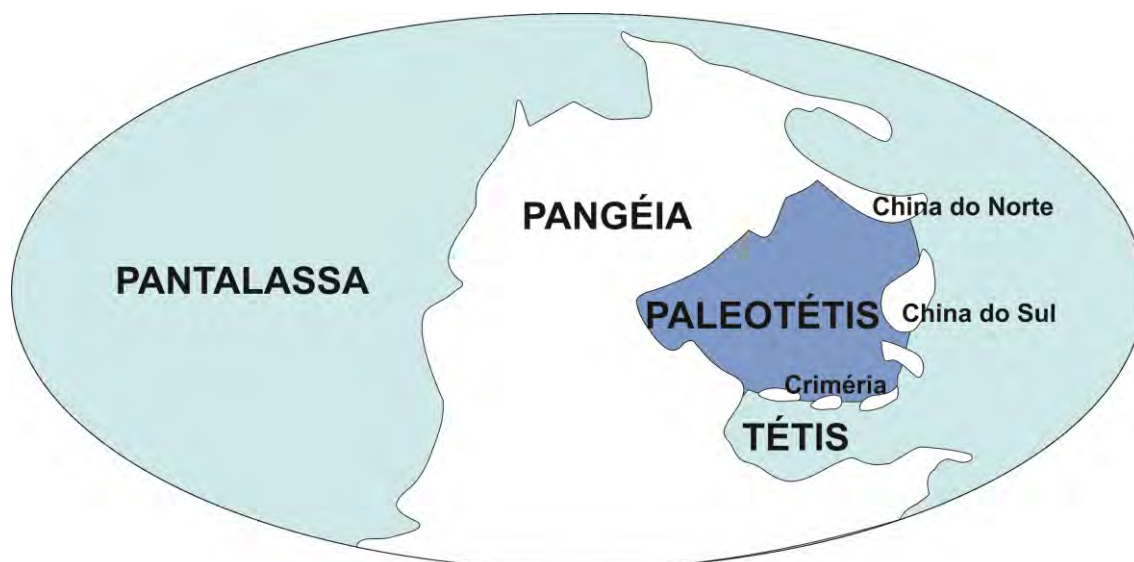
Legenda: São correlacionados ao longo do tempo, eventos de deriva continental, surgimento e diversificação de grandes grupos no registro fóssil, variação do nível do mar e temperatura.

Fonte: Apresentação gráfica e dados oriundos de Lavina e Fauth, 2010.

## Evolução do Mar de Tétis: do Triássico ao Cretáceo

No início do Mesozóico (Triássico Inferior), todas as massas continentais atuais do planeta Terra estavam contidas num único supercontinente, este denominado de Pangeia. Naquele período (e desde o Carbonífero) havia dois principais oceanos que foram rotas cruciais para a dispersão das biotas marinhas: o Pantalassa, localizado ao oeste, onde atualmente localiza-se o Oceano Pacífico, e o Tétis, onde atualmente é o mar Mediterrâneo (DIETZE; HOLDER, 1970; GORDON, 1972; BLAKLEY, 2008) (Figura 2).

Figura 2 – Reconstrução paleogeográfica da Terra no final da era Paleozóica (~280 m.a), enfatizando áreas continentais, ilhas e oceanos.



Legenda: Distribuição dos continentes durante o período Permiano. O conjunto de ilhas denominadas Criméria deslocou-se para o norte substituindo o Paleotétis pelo Mar de Tétis.

Fonte: Paleomapa adaptado de Scotese, 2005.

Evidências sedimentológicas e geofísicas apontam que a fragmentação total do supercontinente Pangeia possa ter ocorrido somente no início do Jurássico Médio (DIETZE; HOLDEN, 1970; BLAKLEY, 2008), porém estudos taxonômicos com invertebrados marinhos (i.e. bivalves, amonitas e foraminíferos) demonstram similaridades entre faunas pertencentes à Europa, Caribe e margem oeste da América do Sul já no início do Jurássico Inferior (e.g. SMITH, 1982; HALLAM, 1983; ABERHAN, 2001; ARIAS, 2006).

De acordo com Dera et al. (2011), durante o Jurássico, processos eustáticos elevaram as águas oceânicas acarretando na criação de um corredor equatorial acima das zonas de

rifteamento do Pangeia. Este corredor, denominado como Corredor Hispânico ou Caribenho (ver SMITH, 1982; HALLAM, 1983), permitiu que o Tétis, anteriormente confinado a leste do Pangeia, se expandisse a oeste, progressivamente se conectando as áreas onde atualmente encontra-se o Caribe e o Golfo do México, e posteriormente, se comunicando com o oceano Pacífico, propiciando incursões e intercambio faunístico marinho entre todas as áreas suprelatadas. Na Figura 3 é apresentado o modelo esquemático da expansão do Tétis e origem do Corredor Hispânico. Além dos estudos com invertebrados, vários trabalhos utilizando sistemática filogenética com peixes e répteis marinhos ocorrentes nestes três domínios paleobiogeográficos corroboram esta hipótese (e.g. ARRATIA, 2008; ARRATIA et al., 2004; BRITO, 1997; GASPARINE; FERNANDES, 2005; GASPARINE et al., 2006, 2007).

No Cretáceo Inferior (Aptiano), as zonas de rifteamento responsáveis pela fragmentação do Gondwana Ocidental abriram caminho para entrada de mares epicontinentais oriundos do oceano Atlântico Central, e continuou promovendo a dispersão da fauna tetiana para as bacias continentais marginais do nordeste do Brasil e África ocidental (MAISEY, 2000, 2011; ARAI, 2009, 2014; ver Figura 4). A similaridade de faunas de invertebrados (e.g. KOUTSOUKOS, 1992; ARAI, 2014) e diversos peixes Neopterygii (i.e. †Ionoscopiformes, †Aspidorhynchiformes, †Pycnodontiformes, †Ichthyodectiformes) encontrados em bacias do Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano) do México, Venezuela, Colômbia e Brasil (e.g. MOODY; MAISEY, 1994; SCHULTZE; STÖHR, 1996; BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008), sustentam e remontam uma colonização desta fauna marinha para estas massas do interior do Gondwana anterior ao momento da separação total entre América do Sul e África (Cenomaniano). É importante de nota que esta hipótese, apesar de bem sustentada por dados paleontológicos, não é relatada nos modelos de reconstruções paleogeográficas e paleoceânicas clássicas (SCOTESE, 2005; STANLEY, 2005; BLAKEY, 2008).

Mesmo que o modelo apresentado possua sustentação baseado em dados paleontológicos, mais comparações entre as faunas do Mar de Tétis (Laurásia) e bacias continentais do nordeste do Brasil são necessárias para responder questões que ainda permanecem em aberto, como: em qual momento do tempo mares epicontinentais provenientes do Tétis incursionou para o interior do Gondwana (reconstrução temporal das incursões)?; Apesar da proximidade filogenética entre as faunas, quais aspectos biogeográficos explicam a diversidade taxonômica das áreas envolvidas?



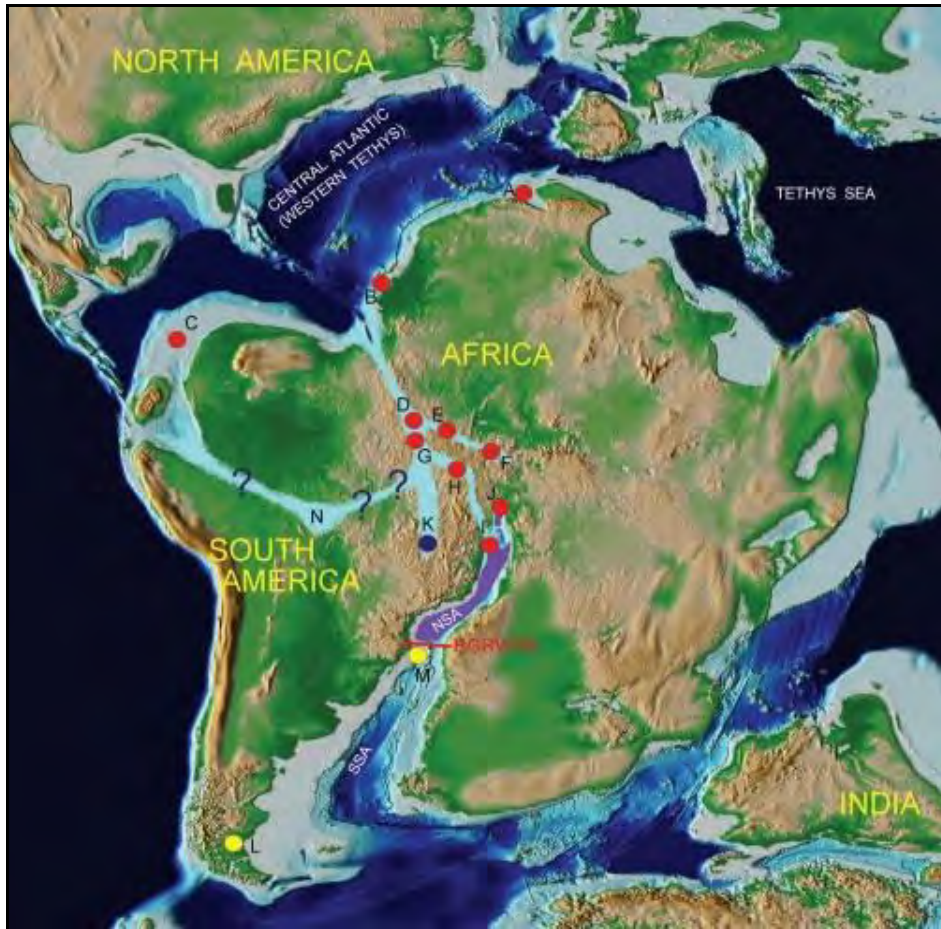
Figura 3 – Modelo esquemático ilustrando a evolução das massas continentais e do Mar de Tétis durante a era Mesozóica.



Legenda: Em verde são reconstruídas as massas continentais e em azul as oceânicas. As setas vermelhas representam a expansão do Tétis.

Fonte: Mapas reconstruídos adaptados de Scotese, 2005.

Figura 4 – Modelo esquemático ilustrando incursões de mares epicontinentais do Tétis no norte da América do Sul e África durante o Aptiano



Legenda: Cada ponto vermelho e amarelo, respectivamente, destacado no mapa representam ecozonas de *Subtilisphaera* e *Occisucysta*: A, Marrocos; B, Senegal; C, Venezuela; D, Bacia de São Luiz, Brasil; E, Bacia do Ceará, Brasil; F, Bacia Potiguar, Brasil; G, Bacia do Parnaíba, Brasil; H, Bacia do Araripe, Brasil; I, Bacia Almada, Brasil; J, Bacia Sergipe, Brasil; L, Santa Cruz, Argentina; M, Bacia de Pelotas, Brasil.

Fonte: Reconstrução copiada de Arai (2014), modificada de Scotese 2001.

À medida que novos trabalhos paleontológicos vêm sendo realizados, principalmente com as bacias marginais continentais brasileiras, enfatizando a origem marinha tetiana de sua paleobiota, torna-se de fundamental importância um melhor conhecimento dos táxons encontrados em outras bacias e formações sedimentares de mesma idade, correlacionáveis geologicamente (e.g. Formação Tlayúa no México; Bacia de Magdalena na Colômbia; estratos da Formação Apon na Venezuela).

A paleoictiofauna encontrada nos terrenos cretáceos tanto do México quanto do Brasil é das mais ricas do mundo, quantitativa e qualitativamente. Nestas bacias estão representados os principais grupos de peixes Neopterygii fósseis (e.g. †Semionotiformes, †Ionoscopiformes, †Aspidorhynchiformes, †"Pleurophoridae", †"Pholidophoridae",

†"Leptolepiformes", †Ichthyodectiformes, †Crossognathiformes e †Pycnodontiformes), assim como representantes fósseis dos principais grupos atuais (e.g. Amiiformes, Elopomorpha, Clupeomorpha e Teleostei), o que permite ampliar a análise do problema biogeográfico.

A Formação Tlayúa é uma unidade geológica cretácea, cujos sedimentos foram depositados durante a transgressão marinha do Tétis neste período. Além de testemunho cronoestratigráfico deste momento histórico na evolução do Tétis (APPLEGATE, 1987, 1996; APPLEGATE et al., 2000, 2006; ALVARADO-ORTEGA et al., 2006; GONZALEZ-RODRIGUEZ, 2013, 2016), esta região posicionava-se no epicentro entre os principais domínios biogeográficos (oceano Pacífico, Tétis ocidental e Gondwana), tendo componentes taxonômicos das três paleobiotas, denotando importância paleobiogeográfica para preencher lacunas sobre a origem e evolução destas faunas. Além disto, possuem inúmeros materiais carecendo de mais estudo taxonômicos, dentre eles dois serão aqui revistos e descritos.

A partir da descrição taxonômica de duas novas espécies presentes na Formação Tlayúa, em conjunto com novas observações de outras formas já descritas na literatura, esta tese objetiva obter dados mais apurados com finalidade de reconstituir padrões biogeográficos ocorrentes em peixes durante a evolução do Tétis.

Visto que as relações filogenéticas e biogeográficas entre diversos grupos de peixes actinopterygídeos ainda é controversa, é proposto examinar o problema comparando várias hipóteses (biogeografia comparativa) que estejam inclusos táxons da parte ocidental do Mar de Tétis.

### **Contexto Geológico e Paleontológico da Formação Tlayúa, México**

A pedreira Tlayúa é um dos mais importantes *Fossil Lagerstätten*<sup>1</sup> cretáceos do mundo. Geograficamente localiza-se próximo ao município de Tepexi de Rodriguez, estado de Puebla, México (Figura 5). Os estratos carbonáticos deste sítio estudado pertencem ao Membro Médio da Formação Tlayúa, cujas camadas estão descontinuamente sobrepostas ao embasamento vulcânico paleozóico do Complexo Acatlán, e cobertas por arenitos da Formação Pie de Vaca (Plioceno-Pleistoceno) (MARTILL, 1989; APPLEGATE, 1992; APPLEGATE et al., 2006).

Pantoja-Alor (1992) descreveu a Formação Tlayúa como uma sequência carbonática de 300m de espessura exposta ao longo de uma ravina, subdividida em três membros, o inferior, o médio e o superior.

O Membro Inferior é caracterizado por possuir estratos maciços de calcários azul-acinzentados deformados por dobras e levemente bioturbadas<sup>2</sup>. Com relação aos fósseis, compõem sua assembléia de invertebrados aptianos restos de rudistas da espécie *Toucasia polygyra* e bivalves do gênero *Chondrodonta* (ambos são fósseis guia<sup>3</sup> para esta idade).

Os ricos estratos fósseis do Membro Médio de Tlayúa formam uma sequência de 48 à 50m de calcário laminado de cor castanho, intercalados com ainda mais finas lentes de argila avermelhada. Embora numerosos microfósseis estejam incrustados no calcário, uma rica variedade de macrofósseis são preservados entre estas camadas. A idade Albiana deste membro da Formação Tlayúa é baseado em dados bioestratigráficos (CANTÚ-CHAPA, 1987; SEIBERTZ; BUITRÓN, 1987; SEIBERTZ; SPAETH, 2002) e estudos de polaridade geomagnéticos (BENAMMI et al., 2006).

Finalmente, os estratos dolomíticos azul-acinzentados do Membro Superior foram definidos como afossilíferos até o momento em que foram descobertos foraminíferos *Dycyclinas chlumbergeri*, que suportam uma idade Cenomaniana para este membro (PANTOJA-ALOR, 1992) (Figura 6).

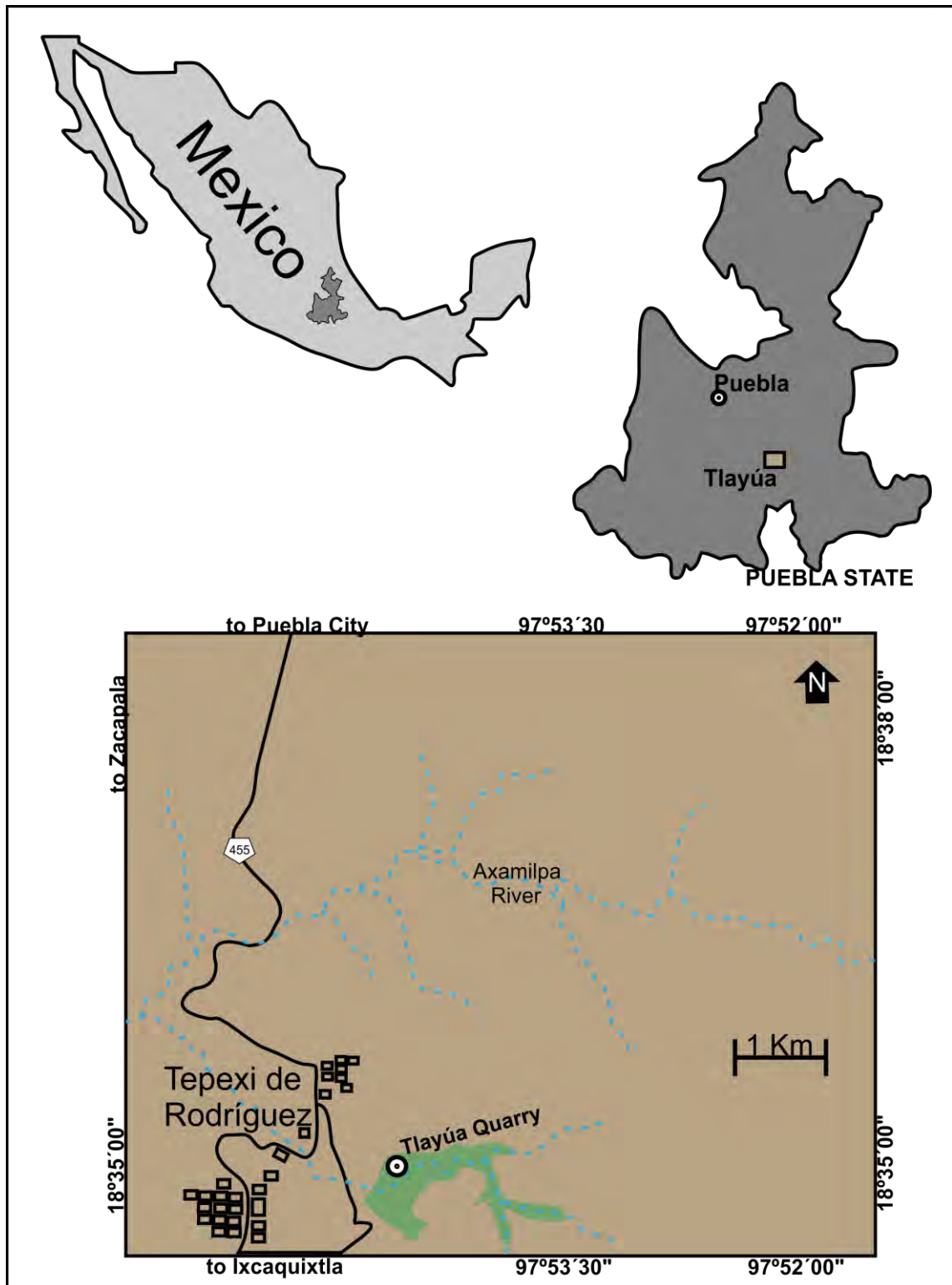
---

<sup>1</sup>Somente uma ínfima porcentagem dos organismos que viveram em algum tempo no passado chegam a serem preservados no registro fóssil, seja em termos de número individual ou em termos de número de espécies (NUDDS; SELDEN, 2008). Assim, o potencial de preservação de um particular organismo depende de dois principais fatores: a) fatores extrínsecos, que são geralmente natureza tectônica/sedimentar do ambiente, ou físico-químicos (e.g., turbulência e química da água); b) e intrínsecos, fatores ligados à morfologia e ecologia do organismo (e.g., exoesqueleto quitinoso, esqueleto fosfático, conchas calcificadas) (GOLDRING, 1985; SEILACHER et al., 1985). Partindo destas premissas, Seilacher (1970) designou o termo *Fossil Lagerstätten* para remeter a sítios paleontológicos cujas condições ou qualidades de preservação estão acima do normal, geralmente aliando todas as condições ótimas de preservação (i.e. ambiente anóxico/rápida sedimentação).

<sup>2</sup>Quando se diz rochas bioturbadas, se refere a estrutura sedimentar gerada pela deformação e/ou mistura de material sedimentar devido a ação de seres vivos. Exemplo: minhocas deformam camadas já sedimentadas em um fundo de lago lodoso (WINGE et al., 2017)

<sup>3</sup>Fóssil guia (*index fossil*) são fósseis utilizados para definir e identificar períodos e/ou idades de uma unidade geológica. Um bom fóssil guia seria organismos que no passado tiveram uma distribuição geográfica ampla, porém temporal muito curta (e.g. MCPHEE, 1981; GHOSH, 2006).

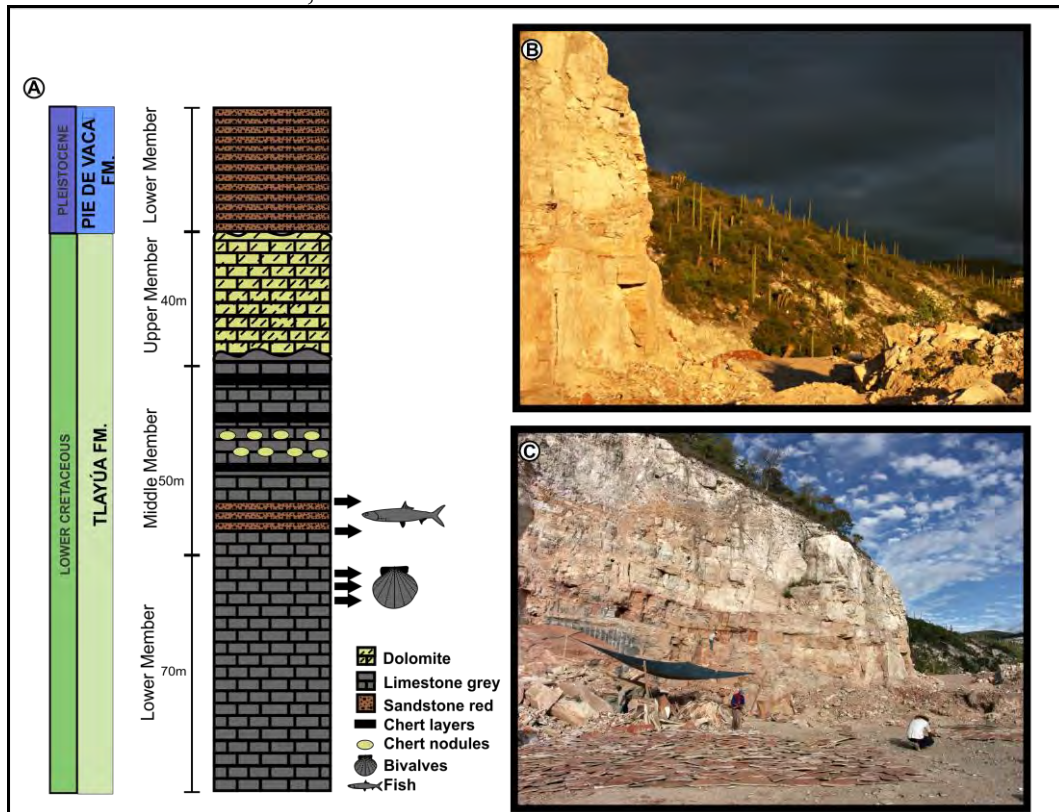
Figura 5 – Configuração geográfica da região de Tepexi de Rodriguez, Estado de Puebla, México.



Legenda: Em verde é ilustrado a localidade fóssilífera cujos estratos são cretáceos.

Fonte: Figura retirada de Alvarado-Ortega e Brito, 2010.

Figura 6 – Perfil litológico e vista panorâmica da pedreira Tlayúa, Tepexi de Rodriguez, estado de Puebla, México.



Legenda: A. Coluna estratigráfica das formações Tlayúa (Cretáceo Inferior) e Pie de Vaca (Plioceno-Pleistoceno). B,C. Vista panorâmica da Pedreira Tlayúa.

Fonte: O item “A” é uma adaptação dos perfis construídos por Pantoja-Alor (1992). As fotografias “B” e “C” foram cedidas pela Dra. Gisele Machado.

O ambiente de deposição do Membro Médio da Formação Tlayúa tem sido interpretado em diversas propostas. A mais clássica delas caracteriza seu ambiente deposicional como um tipo de mar restrito de águas rasas, baseado principalmente em comparações com o sítio de Solnhofen (Bavária, Alemanha) (APPLEGATE, 1987, 1992; ESPINOSA-ARRUBARRENA; APPLEGATE, 1996). Posteriormente, Kashiyama et al. (2004) baseado na análise de microfácies, interpretaram o paleoambiente como mar aberto e profundo. Em uma proposta mais recente, Alvarado-Ortega et al. (2007) argumentaram que a associação de foraminíferos marinhos de águas rasas, junto com abundantes coquinas e isotópicos dulcícolas nas seqüências sedimentares mais altas, favorecem condições de mar raso e restrito, refutando a hipótese paleoambiental anterior.

Entre os grupos taxonômicos de vertebrados recuperados nas pedreiras, os peixes são os mais abundantes, bem preservados e mais diversos (ver lista taxonômica apresentada na Tabela 1).

Estes são representados principalmente por †Amiiformes, †Semionotiformes, †Macrosemiidae, †Ionoscopiformes, †Pycnodontiformes, †Aspidorhynchiformes, †Pycnodontiformes, †Ichthyodectiformes, e Clupeomorpha. Estes táxons constituem uma associação peculiar que se assemelha às paleoictiofaunas já conhecidas ao longo dos domínios tetianos da Europa e do Oriente Médio (e.g. APPLEGATE, 1987, 1996; APPLEGATE et al., 2000, 2006; ALVARADO-ORTEGA, 2004; ALVARADO-ORTEGA et al., 2006; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ et al., 2013, 2016).

Tabela 1 – Lista taxonômica dos peixes fósseis da Formação Tlayúa,  
México.

---

Classe Actinopterygii

Divisão Holostei

Subdivisão Ginglymodi

Ordem Semionotiformes

Família Calliburbeckiidae

*Tlayuamichin itzli*

Família Macrosemiidae

*Macrosemiocotzus americanus*

*Notogogus novomundi*

Subdivisão Halecomorphi

*Cipactlichthys scutatus*

Ordem Amiiformes

Família Amiidae

*Pachyamia mexicana*

Cf. *Ablysemius*

Ordem Ionoscopiformes

Família Ionoscopidae

*Quetzalichthys perrilliatae*

Família Ophiopsidae

*Teoichthys kallistos*

*T. brevipina*

Ordem Pycnodontiformes

Família Pychodontidae

*Tepexichthys aranguthyarum*

*Neoproscinetes* sp.

Divisão Teleostei

Pholidophoriformes indet.

Ordem Ichthyodectiformes

Família Unamichthyidae

*Unamichthys espinosai*

Ordem Crossognathiformes

*Michin cernai*

**\*Gênero e espécie nova**

Elopocephala

Araripichthyidae

*Araripichthys weberi*

Superordem Elopomorpha

Ordem Elopiformes

**\*Gênero e espécie nova**

Ordem Albuliformes

C.f. *Brannerion*

Superordem Osteoglossomorpha

C.f. *Lycoptera*

Clupeocephala

C.f. *Bananogmius*

Superordem Clupeomorpha

*Ranulfoichthys dorsonudum*

Ordem Ellimmichthyiformes

*Paraclupea*-like

Euteleostei

Ordem Aloupiformes

C.f. *Yabrudichthys*

Beryciformes indet.

---

Fonte: Alvarado-Ortega et al. 2006; Gonzalez-Rodriguez et al. 2013, 2016



## 1 OBJETIVOS

### **1- Descrever novas espécies de peixes fósseis provenientes da Formação Tlayúa:**

Foram analisados dois táxons que preliminarmente haviam sido definidos como pertencentes ao gênero †*Paraelops* e/ou *Megalops*, e †*Notelops* e/ou †*Rhacolepis*. Após a descrição e comparação com outras espécies pertencentes às ordens Elopiformes e †Crossognathiformes, respectivamente, foi confirmado que estes exemplares tratam-se de novos gêneros e espécies para o Mesozóico do Tétis ocidental.

### **2- Analisar as relações filogenéticas destes táxons:**

Cada grupo taxonômico foi tratado separadamente com o propósito de confirmar a denominação taxonômica a priori estabelecida e seu posicionamento filogenético junto a outras formas pertencentes a cada ordem.

### **3- Realizar uma análise biogeográfica**

Foi realizado uma análise comparativa utilizando uma técnica de biogeografia cladística, com finalidade de identificar modelos de vicariância e rotas de dispersão. Para tanto, foram escolhidos e adicionados na análise junto a Elopiformes e †Crossognathiformes, outros sete grupos taxonômicos presentes no Tétis ocidental (†Macrosemiidae, †Ionoscopiformes, †Pycnodontiformes, †Aspidorhynchiformes, †Ichthyodectiformes, †Ellimmichthyiformes e Gonorynchiformes). As análises filogenéticas adotadas para estes sete grupos são baseadas em hipóteses previamente publicadas.

### **4- Comparar a paleoictiofauna da Formação Tlayúa às faunas Gondwânicas.**

Foi realizada uma comparação entre faunas do Cretáceo Inferior da Formação Tlayúa aos fósseis provenientes de outras localidades do continente Gondwana ocidental, Venezuela, Colômbia e do nordeste do Brasil (BCMBs).

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

Como dito na introdução, este estudo possui linhas de pesquisa complementares: 1) o estudo anatômico e taxonômico de dois teleosteos fósseis (um Elopiformes e um †Crossognathiformes) pertencentes ao Cretáceo Inferior (Albiano) da Formação Tlayúa, México; 2) a comprovação sistemática e o posicionamento filogenético destas novas formas descritas; 3) o contexto paleobiogeográfico no qual estas duas linhagens evolutivas estavam inseridas junto a outros peixes contemporâneos durante o Mesozóico; 4) Comparação entre os peixes fósseis da Formação Tlayúa e das bacias marginais continentais brasileiras.

### 2.1 Material de estudo e comparativo

Além dos materiais que constituem o foco principal dos manuscritos da presente tese, outros espécimes foram consultados para comparação anatômica e levantamento de caracteres diagnósticos de cunho taxonômico.

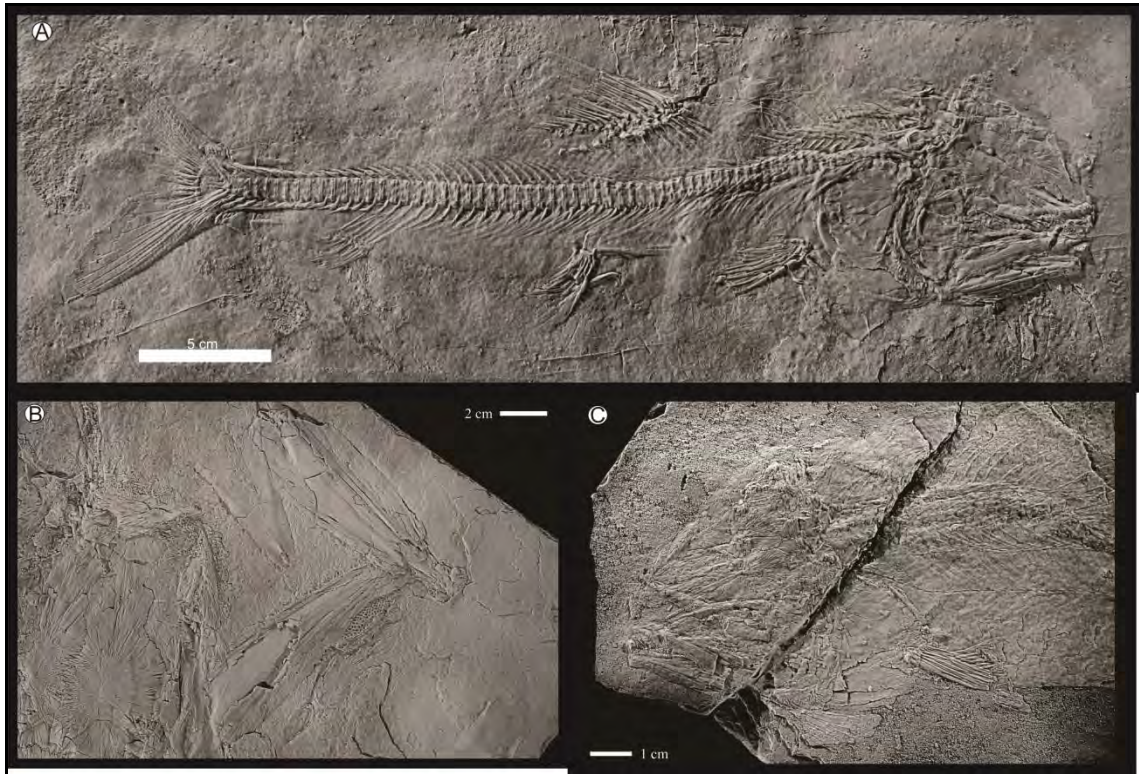
O estudo anatômico e taxonômico foi realizado durante o estágio sanduíche na *Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México* (UNAM). Para descrição, foram examinados 21 exemplares depositados nesta coleção, nos quais dois representam um novo gênero e nova espécie da ordem Elopiformes, e 19 um novo gênero e espécie da ordem †Crossognathiformes (ver Tabela 2).

Estes exemplares foram preservados em duas dimensões envoltos numa matriz de calcário laminado ( $\text{CaCO}_3$ ) e delgadas camadas de argila avermelhada. Os distintos graus de deformação por compressão originaram fósseis com diversas perspectivas de preservação: corpo lateralmente preservado; corpo dorso-ventralmente preservado; corpo ventralmente preservado; e/ou o somatório de duas das possibilidades anteriores (ver Fig. 7). Por consequência, há fósseis com preservação excepcional do crânio, esqueleto axial e nadadeiras, ou desgastados com ossos bem fragmentados e/ou preservando apenas impressões de esqueleto e tecido mole.

Para comparação ao material descrito, foram realizadas visitas a instituições públicas no Brasil (Rio de Janeiro) e exterior (México e Estados Unidos). Com a impossibilidade de

consultar outras coleções científicas, adicionalmente, foram utilizados também dados publicados na literatura especializada. A listagem destes materiais de intuito comparativo são fornecidos abaixo nas tabelas 3 e 4.

Figura 7 – Diversidade de perspectivas de preservação dos fósseis da Formação Tlayúa, México.



Legenda: (A) espécime CT 6763 ilustrando o grau de compressão, e preservação lateral pós aparato circumorbital, e preservação dorsal do teto craniano; (B) espécime CT 7208 ilustrando um exemplar desarticulado, com dentários e placa gular preservados ventralmente, e teto craniano e maxilas, em vista dorsal; (C) espécime CT 5862 preservado dorso-lateralmente.

Tabela 2 - Lista dos espécimes de peixes fósseis estudados pertencentes à coleção *Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México* (UNAM).

<b>ESPÉCIMES</b>	<b>TAXON</b>	<b>MATERIAL</b>	<b>LOCALIDADE/ZONA</b>
CT-3867	Elopiformes	Crânio e abdômen	2432/XXIII
CT-6772	Elopiformes	Corpo completo	2772/XVII
CT-170	Crossognathiformes	Crânio desarticulado	370/ND
CT-2879	Crossognathiformes	Quase completo	2432/ND
CT-2907	Crossognathiformes	Crânio desarticulado	2432/ND
CT-4253	Crossognathiformes	Esqueleto caudal	1995/ND
CT-4975	Crossognathiformes	Pós crânio	2828/XVII
CT-5061	Crossognathiformes	Esqueleto caudal	2772/XVII
CT-5499	Crossognathiformes	Esqueleto desarticulado	1995/XV
CT-5528	Crossognathiformes	Quase completo, mas bastante desgastado	2774/XIII
CT-5793	Crossognathiformes	Crânio completo	2774/XIII
CT-5862	Crossognathiformes	Quase completo, deformado e desgastado	1970/ND
CT-6069	Crossognathiformes	crânio	2828/XIII
CT-6639	Crossognathiforme	Esqueleto completo ventralmente	2774/XIII
CT-6763	Crossognathiformes	Quase completo	2772/XIII
CT-6894	Crossognathiformes	Esqueleto caudal	2781/XXVII
CT-7065	Crossognathiformes	Esqueleto caudal	2774/XIII
CT-7120	Crossognathiformes	Esqueleto caudal	2828/XII
CT-7208	Crossognathiformes	Cabeça desarticulada	2772/XVII
CT-7303	Crossognathiformes	Cabeça e parte do abdômen	3661/ND
CT-7706	Crossognathiformes	Esqueleto caudal	2777/XIII

Tabela 3 – Lista de materiais pertencentes à ordem Elopiformes consultados para comparação anatômica.

TAXON	MATERIAL	REF.
<i>Anaethalion angustus</i>	BMNH 37927; Eichstätt 2271, 2273, 2284; SHL 177	1,2,3,4
<i>A. angustissimus</i>	BMNH 37901; Türbigen F. 891	1,2,3,4
<i>A. knorri</i>	BMNH 10380; Eichstätt 2267, 2282	1,2,4
<i>A. subovatus</i>	BMNH P.3723, 37839; BMNH 15032, 15040; SHL 198;	3,5,6
<i>Arratiaelops venctensis</i>	BMNH P.13095, 14447, 14450, 42013; IRSNB 1242	7
<i>Ctenodentelops striatus</i>	BMNH 63228, 63329, 1993 1-7a, 1993 3-4, 1993 1-7b	8
<i>Davichthys dubius</i>	RSM 1891.59.38	2
<i>D. gardneri</i>	BMNH 49520	2
<i>Elops saurus</i>	<b>UERJ PMB 49</b>	9
<i>Elopsomolos fricklinger</i>	JM SOS 4393, MB 7578	10
<i>Elopoides tomassoni</i>	MHNP 1961-14-I	11
<i>Ichthyemidion vidali</i>	LP 1825-IEI; MGB 509a (VID), 510 (VID); BMNH P.10375	2, 12
<i>Megalops cyprinoids</i>	<b>UERJ PMB 50</b>	9
<i>Paraelops cearensis</i>	<b>AMNH 11875(1), 11887, 11913, 12520, 12531(2), 12792; UERJ 1408 (PMB); UERJ 057 (DBAV);DNPM 732, 733, 734, 735;</b>	13, 14, 15

Legenda: O material que consta em negrito foi observado diretamente (*in loco*) nas coleções informadas, enquanto o restante é apenas material figurado na literatura.

Fonte: 1- Nybelin, 1967; 2-Forey, 1973; 3- Arratia, 1987; 4- Gaudant, 1968; 5- Saint-Seine, 1949; 6 - Patterson, Rosen, 1977; 7- Taverme, 1999; 8 - Forey et al., 2003; 9- Ridewood, 1904; 10- Arratia, 2000; 11- Wenz 1965; 12- Poyato-Ariza, 1995; 13- Silva Santos, 1971; 14- Figueiredo, 1989; 15 - Maisey, 1991.

Tabela 4 – Lista de materiais pertencentes à ordem Crossognathiformes consultados para comparação anatômica.

TAXON	MATERIAL	REF.
<i>Apsopelix anglicus</i>	AMNH 1602; FMNH PF7463; KU 18, 882, 7958; SMM 79,58	1,2
<i>A. miyazakii</i>	NM V-65	3
<i>Aquilopiscis wilsoni</i>	CMN 56501, UALVP 55646	4
<i>Bavarichthys incognitus</i>	JME SOS 4934,	5
<i>Chongichthys dentatus</i>	LBUCH 02177, 021778, 021779, 5-150976, KUVP 65038	6
<i>Crossognathus sabaudianus</i>	MNHN 1961-14-2; Stühmer 905, 907, 925	1, 7
<i>C. danubiensis</i>	FGGUB.V. 210	8
<i>Elopopsis microdon</i>	BMNH P. 10217, 10218, 10320, 10337	1
<i>E. crasus</i>	BMNH P. 10619, 11201, 11907	1
<i>Goulmimichthys arambourgi</i>	BHN 2P2, 2P3, 2P10, 2P15	9, 10
<i>G. roberti</i>	FCT 280	11
<i>Michin csernai</i>	IGM 9028, 9030; UERJ PMB 105, 107,	12
<i>Notelops brama</i>	AMNH 11969, 19122, 19141, 19142, 19202, 12570, BMNH 15490, 49084, UA 12021, 12022	1, 13
<i>Pachyrhizodus megalops</i>	BMNH P. 16328	1
<i>P. marathoensis</i>	QM F-13725, F-14422, F-14423, F-48771, F-49172,	14
<i>P. grawi</i>	QM F-48770	14
<i>Rhacolepis buccalis</i>	AMNH 4617, 11956, 11957, 11959, 11960, 11966, 11975, 11967, 12784, 13106, 13693, 13689, 13694, 13698, 13952; BMNH 49084, UA 12026, 12027, 12028	1, 13

Legenda: O material que consta em negrito foi observado diretamente (*in loco*) nas coleções informadas, enquanto o restante apenas material figurado na literatura.

Fonte: 1- Patteron, Rosen, 1977; 2 - Teller-Marsal, Bardack, 1978; 3- Yabumoto et al. 2010; 4- Cumbaa, Murray, 2008; 5- Arratia e Tischlinger, 2010; 6- Arratia, 1982; 7- Wenz, 1965; 8 - Cavin e Gricorescu, 2005; 9- Cavin, 1995; 10- Cavin, 2001; 11- Blanco, Cavin. 2003; 12- Alvarado-Ortega et al. 2008; 13- Maisey, 1991; 14- Bartholomai, 2012.

### 2.1.1 Abreviaturas institucionais

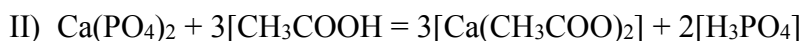
**AMNH**, American Museum of Natural History, Nova York, EUA. **BHN**, Natural History Museum of Bologne-sur-mer, França. **BMNH**, British Museum Natural History, Londres, Inglaterra. **DNPM**, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil. **EICHSTÄTT**, Naturwissenschaftliche Sammlungen Eichstätt, Alemanha. **FGGUB**, Faculty of Geology and Geophysics, University of Bucharest, Bucareste, Romênia. **FMNH**, Field

Museum of Natural History, Chicago, EUA; **FCT**, Colección Paleontologica de Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Nuevo León, México. **IGM**, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de Mexico, México. **IRSNB**, Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelas, Belgica. **JME**, Jura Museum, Eichstätt, Alemanha. **KUVP**, University of Kansas, Lawrence, Kansas, EUA. **LB**, Institut d'Estudis Ilerdencs, Lérida, Espanha. **LBUCH**, Laboratório de Biologia, Universidad de Chile, Santiago-Sur, Chile. **MB**, Institut für Paläontologie, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlim, Alemanha. **MGB**, Museu de Geologia de Barcelona, Espanha. **MHNP**, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França. **NM**, Nakagawa Museum of Natural History, Japão. **QM**, Queensland Museum at Hendra Brisbane, Austrália. **RSM**, Royal Scottish Museum of Edinburgh, Escócia. **SHL**, Coleção privada de Helmut Leich. **SMM**, Sternberg Memorial Museum, Kansas, EUA. **STÜHMER**, Geologische Staatsinstitut de Hambourg, Alemanha. **TÜRBIGEN**, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen, Alemanha. **UA**, University of Alberta, Canadá. **UERJ**, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

## 2.2 Preparação do material fóssil

O procedimento adotado para preparação do material fóssil obedeceu ao protocolo criado por Alvarado-Ortega (1998) para preparação de vertebrados fósseis da Formação Tlayúa (ver fluxograma resumido na Fig. 8). Como os fósseis dos materiais aqui estudados estavam cobertos parcial ou completamente por calcário, optou-se primeiramente pela preparação química utilizando ácido acético.

O funcionamento desta técnica de preparação se baseia na diferença entre as velocidades de reação do ácido nos materiais que constituem a matriz rochosa e o organismo fóssil (e.g. TOOMBS; RIXON, 1959; MAISEY, 1991; GRANDE; BEMIS, 1998). O carbonato de cálcio presente no calcário de Tlayúa reage mais rapidamente (reação I) em comparação ao fosfato de cálcio (reação II) presente nos restos fossilíferos de vertebrados, quando ambos expostos ao ácido acético. Desta forma, o fóssil pode conservar-se praticamente intacto enquanto a matriz rochosa é parcialmente removida.



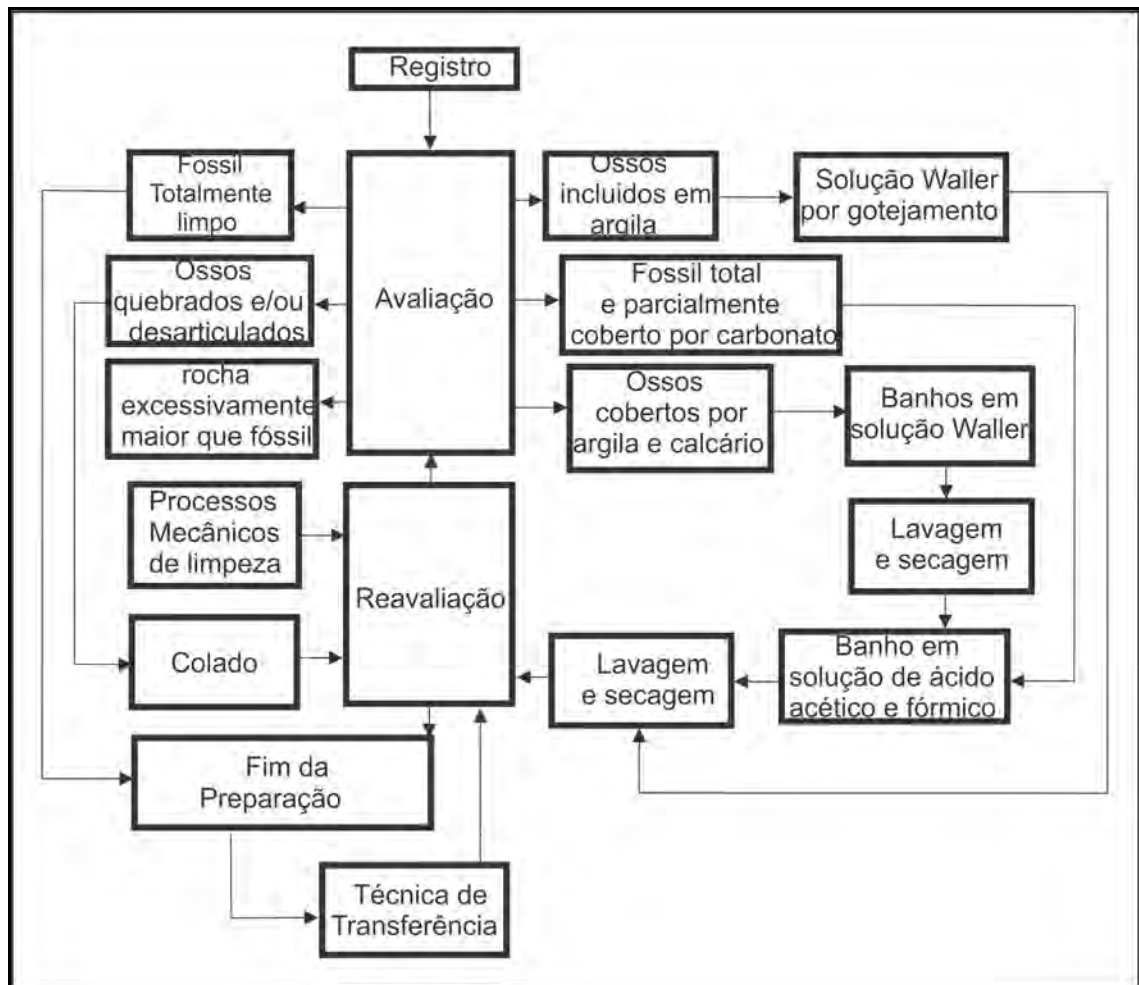
No sentido prático, os blocos fossilíferos foram acondicionados (um a um) num recipiente, submersos a uma solução de ácido acético ( $\text{CH}_3\text{COOH}$ ) a 10% por cerca de três a cinco minutos (ou até a exposição do esqueleto). O ataque ácido pode ser interrompido por imersão do bloco em água ou lavagem. Por prudência, é necessário o acompanhamento do processo de corrosão desde o início da etapa para que esta solução não corroa as estruturas esqueléticas do fóssil e/ou percole internamente entre as camadas do organismo fóssil e a rocha. Para proteção do material fossilífero cujo esqueleto encontrava-se mais frágil ou com fraturas do processo de coleta, anteriormente ao ataque químico, utilizou-se cola solúvel em acetona para cobri-las.

Como característico dos fósseis da Formação Tlayúa, o esqueleto dos paleovertebrados podem ser cimentados ao calcário por finas camadas de argila, que não reagem ao ataque ácido. Em virtude disto, o processo de preparação foi finalizado mecanicamente com uso de ponteiras com agulhas finas, sob microscópio estereoscópico.

Em etapa seguinte à preparação química e mecânica, os espécimes foram corados utilizando magnésio para evidenciar um contraste entre suturas e ossos sob luz branca nas fotografias em preto e branco. A tomada de fotos foi realizada utilizando câmera fotográfica profissional Canon T5 composta por lente de 18-55mm.



Figura 8 – Processo geral de preparação dos vertebrados fósseis da Formação Tlayúa.

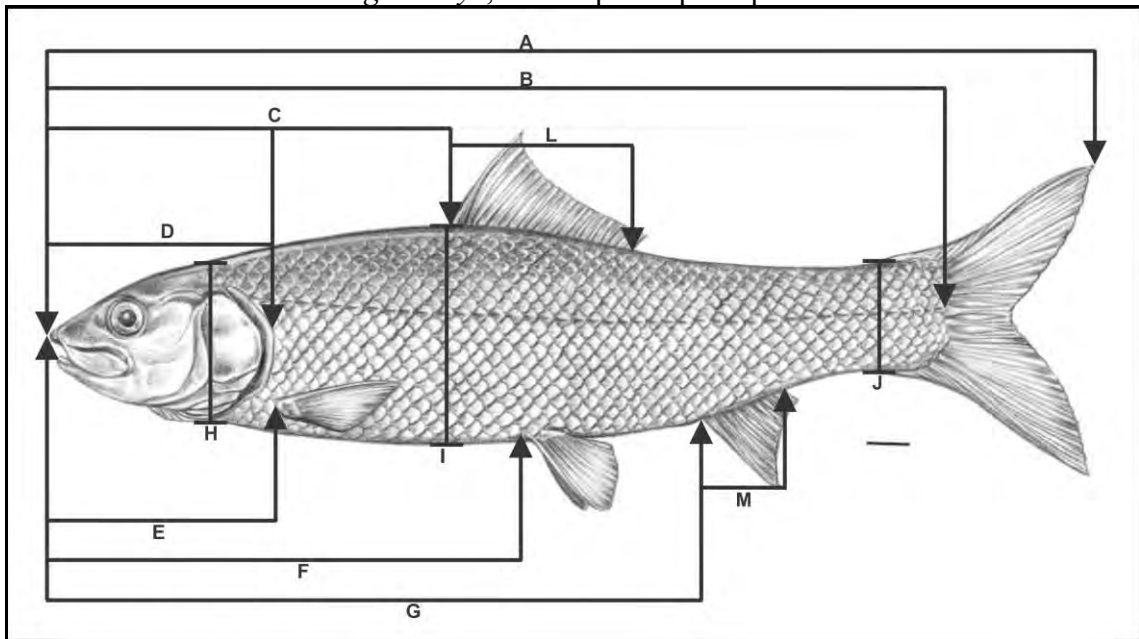


Fonte: Retirado de Alvarado-Ortega, 1998.

### 2.3 Medidas e contagens

As medidas utilizadas na descrição dos peixes fósseis, resumidos na Figura 9, seguem os critérios utilizados na literatura padrão para o estudo de peixes (e.g. HUBBS; LAGLER, 1958; GRANDE; BEMIS, 1998; BEMVENUTI; FISHER, 2010). As medidas foram tomadas utilizando um calibrador digital vernier sob lupa estereoscópica. Os comprimentos de cada região do corpo foram analisados como porcentagem do comprimento padrão. Contagens dos raios de nadadeiras pares (peitoral e pélvica) e ímpares (dorsal, anal e caudal), número de vértebras (abdominais e caudais) e pterigióforos (presentes nas nadadeiras, dorsal e anal), quando possível, também foram descritos.

Figura 9 – Esquema das medidas consideradas na descrição dos peixes neste trabalho, ilustradas em *Baugeichthys*, um Elopomorpha típico do Cretáceo inferior.



Legendas: (A) Comprimento total; (B) Comprimento padrão; (C) Comprimento predorsal; (D) Comprimento da cabeça; (E) Comprimento prepeitoral; (F) Comprimento prepelvíco; (G) Comprimento preanal; (H) Altura da cabeça; (I) Altura máxima do corpo; (J) Altura do pendunculo caudal; (L) Comprimento da nadadeira dorsal; (M) Comprimento da nadadeira anal.

Fonte: O peixe da reconstituição foi retirado de Filleul, 2000.

## 2.4 Terminologias anatômicas e nomenclatura osteológica

A terminologia anatômica adotada para a descrição dos elementos cranianos e coluna vertebral dos peixes aqui descritos, seguem Patterson (1975) e Patterson e Johnson (1995). Informações adicionais de elementos mais específicos do crânio como: posição, composição e fusonamento de elementos da série do circulo orbital (*circumorbital series*), segue Nelson (1969); esqueletos envolvidos no contato/articulação entre ossos da maxila inferior e quadrado, são definidos como em Nelson (1973); e distribuição dos canais sensoriais cefálicos e linhas em pontos (*pit-lines*), foram interpretadas de acordo com Nelson (1972).

Interpretações para ossos da cintura e raios das nadadeiras pares (peitoral e pélvica), além de nadadeiras ímpares (anal e caudal), seguem a terminologia adotada por Jessen (1972), Arratia (1997, 1999) e Grande e Bemis (1998).

A terminologia para elementos do esqueleto caudal (e.g. centro preural, centro ural e parahypural) estão de acordo com Nybelin (1963), Schultze e Arratia (1986, 1989, 2013) e Arratia e Schultze (1992). No entanto a definição para uroneurais (*uroneurals*), segue Arratia

e Schultze (2013), que são arcos neurais urais modificados (*neural ural arches*). Outros elementos para raios caudais como fulcros epaxiais e hipaxiais (*epaxial and hipaxial basal fulcra*), escudos (*scutes*), raios principais (*principal rays*) e procurrentes (*procurrent rays*), são oriundos de definições defendidas por Arratia (2008, 2009).

## 2.5 Análises cladística

Este trabalho inclui duas análises cladísticas efetuadas com o objetivo de elucidar problemas sistemáticos relacionados ao posicionamento filogenético dos táxons descritos. Ambas análises foram baseadas em matrizes previamente descritas na literatura (Elopomorpha, FOREY; MAISEY, 2010; Crossognathiformes, ARRATIA; TISCHLINGER, 2010). Detalhes específicos de cada análise foram descritos nos manuscritos na seção resultados. Nesta seção serão apenas mencionados fundamentos teóricos e metodológicos gerais que serviram como embasamento para ambas análises.

De forma sintética, a análise cladística, proposto por Hennig (1950, 1960) e subsequente elaborado por diversos autores (e.g. NELSON & PLATNICK, 1981; WILEY et al., 1991; KITCHING et al., 1998), é um método que permite o agrupamento hierárquico de táxons, tentando o compartilhamento de caracteres sinapomórficos (derivados) como indicadores de relações de parentesco, utilizando como critério o princípio da parcimônia (FARRIS, 1983; KITCHING et al., 1998; SCHUH, 2000). O princípio da parcimônia é um elemento básico da metodologia científica, no qual num conjunto de dados compatível com várias hipóteses alternativas, se pressupõe que a hipótese mais simples, ou que incorpora o menor número de suposições, é a melhor explicação para um fenômeno. No contexto da análise cladística, a parcimônia determina que a árvore a ser escolhida deve ser aquela na qual a distribuição dos caracteres implique em um menor número de alterações evolutivas (ou passos). Conseqüentemente, a árvore mais parcimoniosa é aquela que explica o maior número de eventos como homologias (surgimento de um caractere uma única vez) ao invés de homoplasias (surgimentos do mesmo caractere múltiplas vezes).

A implementação da metodologia cladística segue o seguinte protocolo que é bastante difundido na literatura corrente (KITCHING et al., 1998; SCHUH, 2000; AMORIN, 2002): a) seleção de grupos externos e internos sob a luz de hipóteses prévia de relacionamentos; b)

análise dos complexos anatômicos estudados e definição dos caracteres e seus estados a partir da proposição de homologia primária (*sensu* de PINNA, 1991); c) construção de matrizes de caracteres/táxons; d) busca por árvores mais parcimoniosas por intermédio de algoritmos computacionais específicos; e) obtenção das árvores filogenéticas que representem as hipóteses de relações entre os grupos estudados; f) avaliação da confiabilidade dos resultados obtidos.

Todas as matrizes utilizadas nesta tese já haviam sido descritas (caracteres e estados morfológicos), além de já definidos grupos taxonômicos internos e externos. Como a proposta aqui levantada é apenas o posicionamento sistemático, a única modificação aqui realizada foi à inclusão destes novos táxons, repetindo o mesmo protocolo realizado pelos autores.

A matriz de dados foi construída e editada utilizando o programa Mesquite (MADDISON; MADDISON, 2011) e a análise filogenética foi realizada usando o programa PAUP\*<sup>v4</sup> (SWOFFORD, 2000) com auxílio da face gráfica PaupUp v1.0.3.1 (CALENDINI; MARTIN, 2005). A busca empregada foi a heurística (*Heuristic search*) usando o algoritmo *branch and bound* com 10000 réplicas. Entre as opções de otimização (DELTRAN e ACCTRAN), não encontramos justificativas consistentes para decidir entre elas, de modo que as análises foram conduzidas sob as duas modalidades e apenas os caracteres não ambíguos foram reportados.

Para testar a confiabilidade dos ramos resultantes nas análises filogenéticas, utilizamos a análise de *bootstrap* (FELSENSTEIN, 1985). Os resultados das duas análises também foram comparados as anteriores.

## 2.6 Análise paleobiogeográfica

As análises paleobiogeográficas realizadas nesta tese têm como objetivo central desenvolver um modelo de distribuição global para peixes mesozóicos em resposta a evolução do Mar de Tétis. Para este fim utilizou-se a fundamentação metodológica da biogeografia comparativa, partindo como referencial: tempo, dados geográficos e filogenia.

Biogeografia comparativa foi extensivamente utilizada para explicar a distribuição dos táxons atuais ao redor do mundo (e.g. CECCA, 2009). Comparando modelos de distribuição das diferentes biotas, uma série de eventos pode ser definida em causas comuns ou processos,

e assim suas relações ecológicas são compreendidas. Estes modelos, contudo, requerem uma nova interpretação quando uma dimensão temporal é incluída nestas análises. A combinação de tempo, filogenia e dados geográficos permitem a detecção de eventos sucessivos que conduzem para a distribuição atual de um táxon (HUNN; UPCHURCH, 2001).

Na biogeografia histórica existem duas vertentes ou conceitos que são usualmente abordados como opostos para explicar a distribuição entre os organismos: vicariância e dispersão (e.g. HUNN; UPCHURCH, 2001; CAVIN, 2008). O primeiro dos dois conceitos tem a teoria da deriva continental e o cladismo como seus principais adventos (e.g. HENNIG, 1966; PLATINICH, 1979). Vicariância é considerada pela maioria dos teóricos como “testável” e “falseável”, porque num contexto de divisão espacial (uma barreira física separando uma série de táxons) vários organismos são afetados ao mesmo tempo, o que torna a reconstrução metodológica mais parcimoniosa (e.g. HEADS, 2005; DE QUEIROZ, 2005). Já os modelos dispersivos reconstróem padrões de um táxon ou espécie individualmente, o que dificulta serem diagnosticadas metodologicamente. Segundo CAVIN (2008) esta asserção não é verdadeira se for incluído táxons fósseis em filogenias num contexto temporal, assim como abordado no paradigma biocronogeográfico de HUNN & UPCHURCH (2001). Neste caso, distribuição fóssil no tempo e espaço devem algumas vezes ser melhor explicadas (i.e. mais parcimonioso) utilizando modelos dispersivos.

Neste contexto foram utilizados nove clados, dos quais dois foram resultados obtidos a partir da descrição de dois novos táxons (Crossognathiformes e Elopiformes) de Tlayúa, e outros sete arvores retiradas da literatura: †Macrosemiidae, †Ionoscopiformes, †Pycnodontiformes, †Aspidorhynchiformes, †Ichthyodectiformes, †Ellimmichthyiformes e Gonorynchiformes. Apesar de todos estes grupos possuírem histórias, contextos biogeográficos e temporais distintos, há uma série de pontos importantes a serem explorados: são táxons marinhos ou estuarinos, e mesmo quando dulcícolas, em algum momento de sua história evolutiva estiveram em água salgada; habitaram o mar de Tétis como centro de origem (ver definição de conceito em TAVERNE, 1975); possuem distribuição temporal e espacial amplas; habitaram todas as províncias investigadas em questão (i.e. Tétis europeu, América Central, Pacífico e Gondwana). Quando abordadas no contexto filogenético são monofiléticas, com suas relações pelo menos em nível de gênero já estudadas. Todos estes fatores combinados serão testados no intuito de resolver a problemática em questão.

Resumindo os procedimentos que serão explicados detalhadamente nas seções abaixo, após a obtenção de filogenias consistentes, são levantadas informações sobre os táxons

terminais como locais de ocorrência e tempo. Para obtenção dos processos biogeográficos como radiação, vicariância e dispersão, adotamos o protocolo criado por Cavin (2008).

### 2.6.1 Compilação de um banco de dados

Ao todo foram utilizados 150 táxons que serviram para construir uma base de dados (sumarizada nas Tabelas 1-9 em anexo). Esta compilação foi realizada utilizando a literatura mais especializada sobre cada táxon. Após a fase compilatória, estas informações foram plotadas em paleomapas reconstruindo a distribuição geográfica e temporal. Os paleomapas aqui apresentados foram confeccionados utilizando, principalmente, trabalhos paleogeográficos de SCOTSE (2005). Quando pertinente, outras literaturas serviram de auxílio na interpretação dos modelos costeiros, rotas marinhas, evolução das massas de terra e correntes (e.g. SMITH *et al.*, 1994; BACKLEY, 2008)

### 2.6.2 Estudo dos processos biogeográficos envolvidos

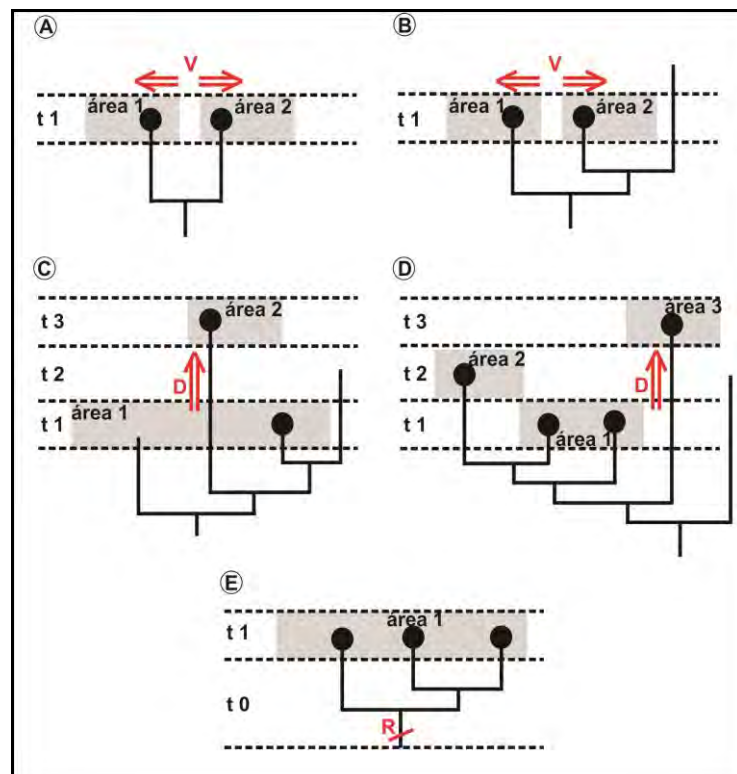
As relações entre mudanças de distribuição e processos geológicos são ferramentas cruciais para compreender todo estudo paleobiogeográfico em questão (CECCA, 2009). Em uma visão clássica, os processos biogeográficos para explicar distribuição e diversidade taxonômica são dispersão, vicariância e fatores ecológicos/biológicos (e.g. extinção e radiação).

Grande parte das metodologias biogeográficas são sensíveis em identificar apenas vicariância, ou a priori, assumem vicariância como processo mais importante na distribuição dos táxons (e.g. *Parsimony Analyses Endemicity*, *Brooks Parsimony Analyses* e *Component Analysis*). Como lidar com registro fóssil torna arbitrário uma definição “a priori”, a abordagem metodológica aqui utilizada foi a adotada por CAVIN (2008), onde todos estes processos (i.e. vicariância, dispersão e radiação) são identificados correlacionando hipóteses filogenéticas com distribuição espacial e temporal de cada clado. O procedimento, apesar de simples, tem demonstrado resultados interessantes na identificação de modelos com uma série

de estudos (e.g. CAVIN et al., 2007; MARTIN-ABAD; POYATO-ARIZA, 2014), e será aqui testado no objetivo de reconstruir rotas epicontinentais, tempo em que elas foram utilizadas e quais processos vicariantes afetaram a diversificação dos mesmos.

Em resumo, o procedimento será explicado abaixo e exemplificado na Figura 10.

Figura 10 - Método utilizado para detectar eventos de vicariância, dispersão e radiação.



Legendas: V, vicariância; D, dispersão; R, radiação; t, tempo.

Nota: Ver explicação no texto.

Fonte: Adaptado e modificado de CAVIN *et al.* 2007, CAVIN, 2008.

a) Vicariância é definida como um evento cladogênico que ocorre contemporâneo a uma divisão física de uma província ocupada por um táxon irmão (e.g. peixes marinhos separados por barreiras como correntes marinhas, gradientes de temperatura e salinidade distintos, profundidade ou sistemas dulcícolas). Na prática, estes eventos são identificados quando duas ocorrências para duas diferentes unidades geológicas com idades similares são táxons irmãos (Figura 10A), ou situado em uma posição bem próxima na árvore (Figura 10B).

b) Dispersão é assumida quando um táxon mais jovem ocorre em uma localidade diferente que o mais basal (Fig. 10C) e/ou em uma posição próxima filogeneticamente (Fig. 10D). Isto não implica que um destes táxons efetivamente dispersou de uma província geográfica para

outra, mas que membros da linhagem podem conter ambos distribuídos de uma província para outra.

c) Radiação é entendida quando diversos taxa com pequenas linhagens fantasmas dentro de um clado ocorrem em uma mesma área geográfica ou próxima (Fig. 10E). Este evento pode ser caracterizado como de natureza regional ou local.

Como a natureza do registro paleontológico é impreciso (e.g. TAVERNE, 1975; GRANDE, 1985) muitos casos (nos resultados serão demonstrados vários casos destes) podem dificultar a interpretação de eventos, então um conhecimento prévio do grupo estudado, da sedimentologia e/ou biogeografia histórica das áreas abordadas, podem ser necessários para suprimir o “enviesamento” (e.g. CAVIN et al., 2007; BARDET et al., 2014)

Para todos os clados estudados (i.e. †Macrosemiidae, †Ionoscopiformes, †Pycnodontiformes, †Aspidorhynchiformes, †Ichthyodectiformes, Elopomorpha, †Crossognathiformes, †Ellimmichthyiformes e Gonorynchiformes), foram adaptados arvores filogenética incluindo gêneros e espécies das ordens conhecidas até o momento (pelo menos as com estudos e suporte filogenético). As referencias utilizadas podem ser consultadas na Tabela 5.

Como filogenias são hipóteses de relações de parentesco, e a escolha da mesma pode ser arbitrária, foi utilizado como critério aqui o fornecimento máximo de grupos taxonômicos registrados até o momento. Em alguns casos quando informações são contrastantes, adicionais foram utilizadas.

Tabela 5 - Referências bibliográficas das filogenias adotadas para cada grupo taxonômico estudado.

TAXON	REFERÊNCIAS
Macrosemiidae	Murray e Wilson (2009)
Ionoscopiformes	Alvarado-Ortega e Espinosa-Arrubarrena (2008)
Pycnodontiformes	*Poyato-Ariza e Wenz (2002, 2004); Machado e Brito (2006)
Aspidorhynchiformes	*Brito (1997); Bartholomai (2004)
Ichthyodectiformes	Cavin et al. (2014)
Elopomorpha	Forey e Maisey (2010)
Crossognathiformes	Arratia e Tischlinger (2010)
Gonorynchiformes	*Grande e Poyato-Ariza (1999); Amaral e Brito (2012); Amaral et al. (2013)
Elopiformes	Forey e Maisey (2010)



### 3 DESCRIÇÃO ANATÔMICA/TAXONÔMICA E POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE UM NOVO ELOPIFORMES (TELEOSTEI: ELOPOMORPHA) DO CRETÁCEO INFERIOR DA FORMAÇÃO TLAYÚA, MÉXICO

O presente estudo é apresentado em formato de artigo (ver apêndice A) a ser submetido para publicação no periódico *Cretaceous Research*, intitulado “*A North American Early Cretaceous (Albian) elopiform fish (Teleostei, Elopomorpha) from the Tlayúa quarry, Mexico, and its phylogenetic relationships*”.

O material analisado havia sido preliminarmente identificado como pertencente ao gênero gondwânico †*Paraelops* e/ou o atual *Megalops* (APPLEGATE, 1996; APPLEGATE et al., 2000; MAISEY, 2000; ALVARADO-ORTEGA et al., 2006), fato que suscitou a necessidade dele ser adequadamente descrito para confirmar ou redefinir tal proposição.

O espécime CT 6772 da *Colección Nacional de Paleontología* (UNAM) apresenta pelo menos dois dos caracteres sinapomórficos pertencentes a superordem Elopomorpha (uma massa de cartilagem acima do primeiro centro preural e primeiro centro ural; fusão entre os ossos angular e retroarticular no dentário) e um único carácter da ordem Elopiformes (dentes viliformes distribuídos pela região oral das maxilas), confirmando a anterior proposição para estes dois níveis taxonômicos.

Após uma análise minuciosa e posterior comparação anatômica com outros gêneros descritos pertencentes a estes grupos taxonômicos (e.g. †*Anaethalion*, †*Paraelops*, *Elops*, *Megalops*), foi proposto um novo gênero e espécie desta ordem.

Além da proposição taxonômica, foram testados designação sistemática e posicionamento filogenético utilizando matriz de caracteres morfológicos descritos por Forey e Maisey (2010).

Este táxon representa o registro mais antigo de elopiformes para a América do Norte, algo que revela importantes *insights* para compreender a história biogeográfica do grupo, além de fornecer subsídios para compreender a evolução dos Elopiformes.

#### 4 DESCRIÇÃO ANATÔMICA/TAXONÔMICA E POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE UM NOVO †CROSSOGNATHIFORMES DO CRETÁCEO INFERIOR DA FORMAÇÃO TLAYÚA, MÉXICO

O presente estudo também é apresentado em formato de artigo (ver apêndice B) o qual será submetido para publicação no periódico *Historical Biology*, intitulado “*A new stem fossil crossognathiforms (Teleostei) from the Albian of central Mexico, and its phylogenetic relationships*”.

Também como o capítulo que antecede este, os materiais estudados haviam sido preliminarmente identificados como os gondwanicos †*Notelops* e/ou †*Rhacolepis* (APPLEGATE, 1996; APPLEGATE et al., 2000; MAISEY, 2000; ALVARADO-ORTEGA et al., 2006).

Através da análise dos caracteres diagnósticos presentes em †*Crossognathiformes* e comparação anatômica com outros táxons desta ordem (i.e. †*Notelops*, †*Rhacolepis*, †*Michin*, †*Pachyrhizodus*), possibilitaram designar os espécimes aqui descritos como um novo gênero e espécie pertencente à ordem *Crossognathiformes* para a Formação Tlayúa, Cretáceo Inferior do México.

Ao utilizar a matriz de caracteres morfológicos apresentada por Arratia e Tischlinger (2010), foi possível comprovar a designação sistemática encontrada anteriormente, assim como seu posicionamento filogenético.

Este novo táxon é importante porque além de aumentar a diversidade global de *Crossognathiformes* presentes no Mesozóico, ajuda a compreender aspectos biogeográficos, filogenéticos e evolutivos deste importante grupo de Teleostei.

## 5 PALEOBIOGEOGRAFIA DE PEIXES NEOPTERYGII EM RESPOSTA A EVOLUÇÃO DO MAR DE TÉTIS

Neste capítulo foram comparados modelos paleobiogeográficos de nove clados (†Macrosemiidae, †Ionoscopiformes, †Pycnodontiformes, †Aspidorhynchiformes, †Ichthyodectiformes, †Crossognathiformes, Elopiformes, †Ellimmichthiformes e Gonorynchiformes) para sugerir modelos de dispersão e vicariância ao longo do tempo e espaço.

As análises aqui relatadas se baseiam em filogenias já existentes na literatura, sendo duas delas resultantes das análises aqui levantadas no capítulo 4 e 5. Sob estas filogenias foi adotada a metodologia utilizada por Cavin (2008) com finalidade de identificar processos biogeográficos de radiação, dispersão e vicariância. Esta proposta é descrita de forma mais detalhada na seção análise paleobiogeográfica dos Materiais e métodos.

Dados de distribuição geográfica e temporal foram apresentados graficamente em uma série de mapas paleogeográficos desde o Triássico Médio (Anisiano), quando os primeiros †Macrosemiidae e †Ionoscopiformes surgiram, ao Cretáceo Superior (Maastrichtiano), momento em que ocorreu a extinção de †Ichthyodectiformes e †Crossognathiformes, e que algumas outras formas mais “longevas” (i.e †Pycnodontiformes, Elopomorpha, Gonorhynchiformes e †Ellimmichthyiformes) estavam bem estabelecidas.

Este capítulo enfocará três pontos: a) identificação e caracterização dos processos biogeográficos responsáveis pela diversificação da paleoictiofauna em questão baseado em filogenia, distribuição temporal e geográfica; b) correlação dos resultados anteriores para reconstrução das principais paleorrotas marinhas que facilitaram a colonização dos diferentes domínios biogeográficos durante o Mesozóico; c) correlação dos eventos de vicariância num contexto global da tectônica de placas (e.g. separação entre Gondwana e Laurásia; abertura do oceano Atlântico Sul).

### 5.1 Identificação dos processos para cada clado

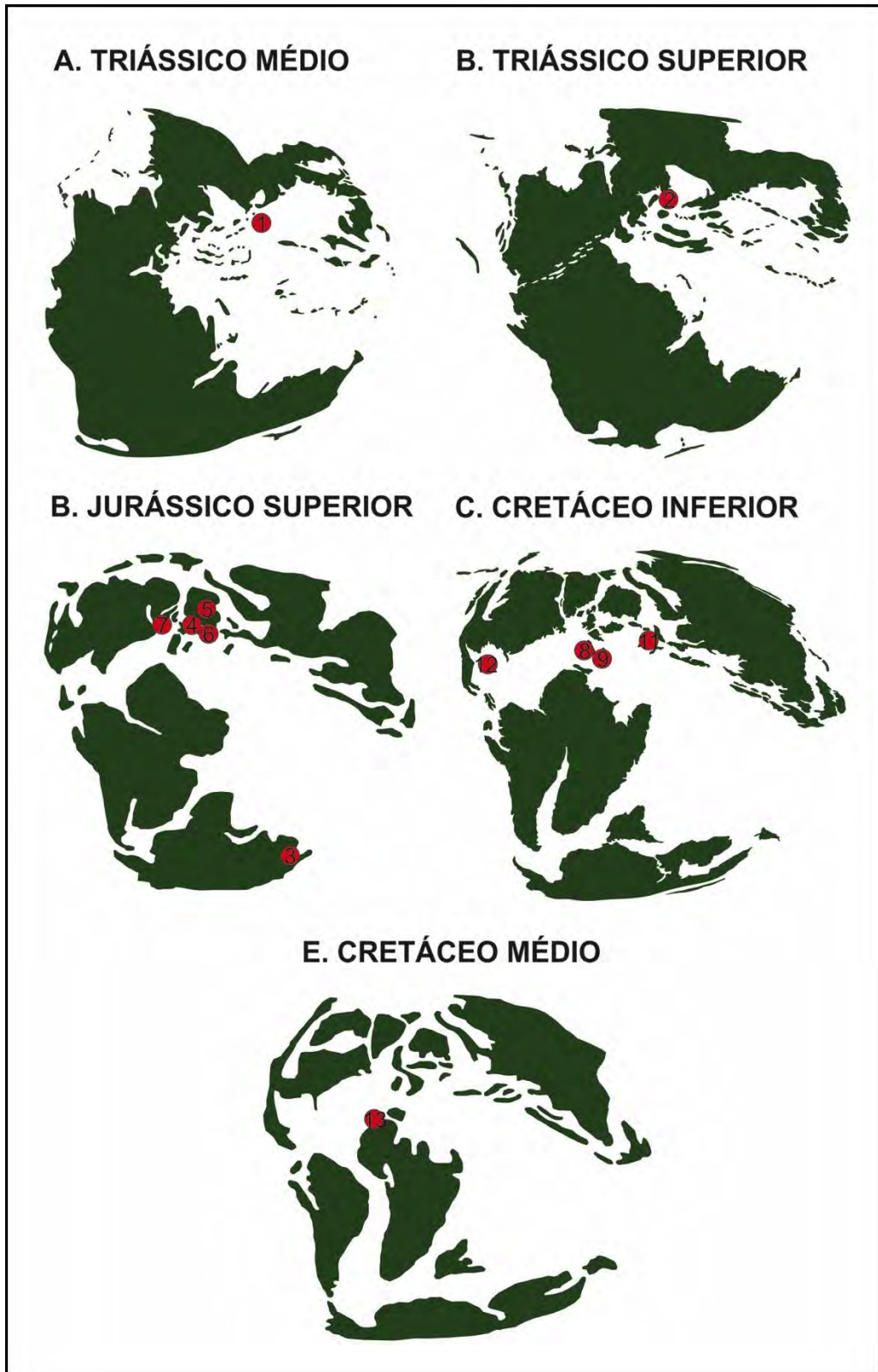
#### 5.1.1 Macrosemiidae

A família †Macrosemiidae representa um bem sucedido grupo de peixes Holostei marinhos, presentes nos estratos do Triássico médio (Anisiano) ao Cretáceo superior (Cenomaniano) do Tétis (ver Figura 11). Com relação ao seu registro fóssil, apesar de amplo em termos cronoestratigráficos, são restritos a pouco mais de 27 espécies, pertencentes a nove gêneros (ver Tabela 1 em anexo). Considerando a hipótese filogenética adotada na presente tese, todos os macrosemiideos, tanto os mais basais como †*Notagogus* e †*Agouichthys*, quanto os mais derivados †*Legnotus*, †*Macrosemius* e †*Macrosemiocotzus* e os ainda mais derivados †*Propterus* e †*Histionotus* (veja Figura 12) são reconhecidos por terem o registro mais antigo associados à Laurásia (Austria, Inglaterra, França, Alemanha e México) e Norte da Africa (Marrocos), com exceção do gênero †*Uarbrychthys* descrito para o Tithoniano da Austrália (ver figura 11A-E; e.g. GONZALEZ-RODRIGUEZ; REYNOSO, 2004; GONZALEZ et al., 2004; MURRAY; WILSON, 2009).

Os mais antigos †Macrosemiidae no registro fóssil são as espécies †*Legnotus krambergi* e †*L. cothamensis*, do Triássico médio (Anisiano) da Áustria e Triássico superior (Rhaetiano) da Inglaterra (ver Fig 11A e B). Como as duas espécies tratam de formas intermediárias na linhagem evolutiva dos †Macrosemiidae, é plausível explicar que formas mais basais como †*Notagogus* (Tithoniano-Albiano) e †*Agouichthys* (Cenomaniano), ou seus ancestrais, encontradas apenas após o Jurássico, possam ter tido uma história evolutiva mais extensa, remontando anteriormente ao início do Triássico médio (como demonstrado por linhagens fantasmas na Figura 12). Dentro do gênero †*Notagogus*, foram registradas oito espécies distribuídas no Kimmeridgiano-Tithoniano de Cerin (França), Solnhofen e proximidades (Alemanha), Berriasiano-Hauteriviense de Bernissart (Bélgica) e Las Hoyas (Espanha), e Aptiano de Castellamare (Itália) e Tlayúa (México). Apesar do registro apontar processos de radiação posterior ao Kimmeridgiano-Tithoniano (R1), a abertura do corredor Hispânico foi crucial para que este grupo dispersasse para a América Central (Ver D1 de *Macrosemiocotzus americanus* e D2 de *Notagogus novomundi* na Figura 12) como comentado por Gonzalez et al. (2004) e Gonzalez e Reynoso (2004).

Além de dispersão, outros cinco eventos de radiação foram identificados aqui em estratos europeus: radiação de menor natureza responsável por gerar duas espécies de †*Legnotus* no Triássico (R2) e outras duas de †*Macrosemius* no Kimmeridgiano (R3); e de maior natureza responsável pela diversificação de †*Notagogus* (R1), †*Propterus* (R4) e †*Histionotus* (R5).

Figura 11 -Distribuição paleobiogeográfica de Macrosemiidae durante o Mesozóico.

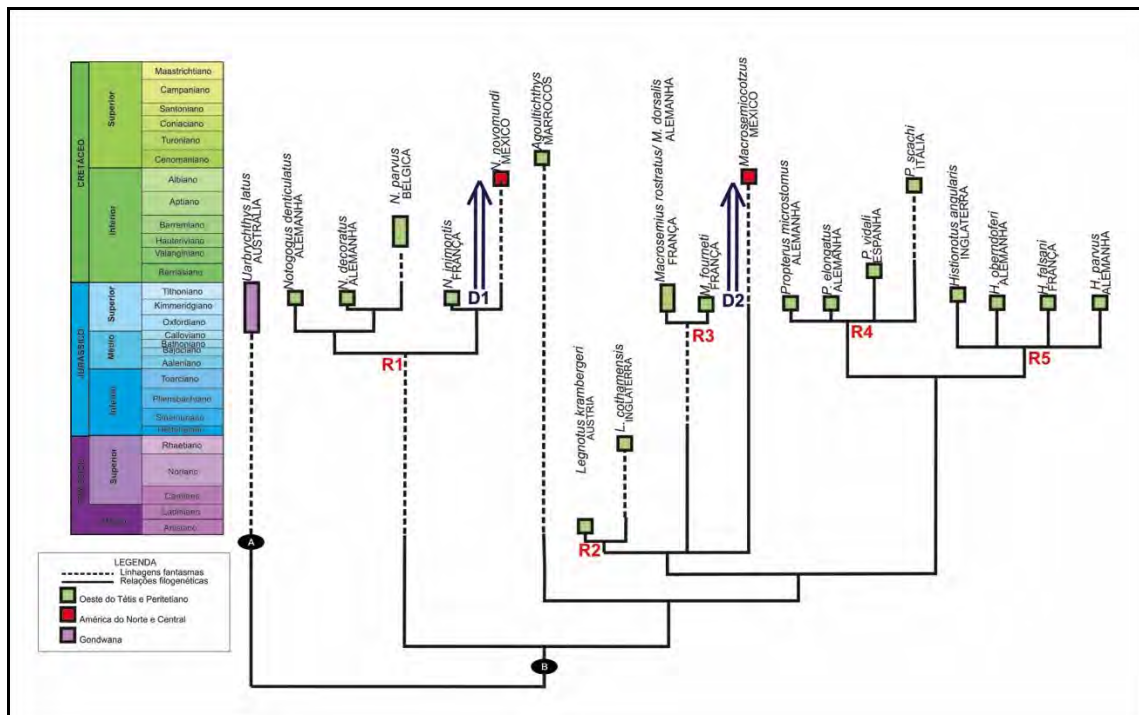


Legenda: Para cada gênero fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (e província quando relevante), assim como as referencias bibliográficas correspondentes a Tabela 1 do Apêndice A. **A, Triássico Médio** – 1: Áustria (Hallein), †*Legnototus*; **B, Triássico Superior** – 2: Inglaterra (Gloucestershire), †*Legnotus*; **C, Jurássico Superior** – 3: Austrália (Tabralgar), †*Uarbrychthys*; 4: França (Ain), †*Macrosemius*, †*Histionotus*, †*Propteris*, †*Notagogus*; 5:

Alemanha (Bavária), †*Macrosemius*, †*Palaeomacrosemius*, †*Propteris*, †*Histionotus*, †*Notogogus*, †*Voelklichthys*; 6: França (Meuse), †*Enchelyolepis*; 7: Inglaterra (Teffont), †*Histionotus* e †*Enchelyolepis*. **D. Cretáceo Inferior** – 8: Espanha (Montsech e Lerida), †*Propteris*, †*Notogogus*; 9: Espanha (Las Hoyas), †*Notogogus*; 10: Bélgica (Bernissat), †*Notogogus*; 11: Itália (Castellamare), †*Propteris*, †*Notogogus*; 12: México (Puebla), †*Macrosemicotzus*, *Notogogus*; **E. Cretáceo Médio** – 13: Marrocos (Jebel Akrabou), †*Agoultichthys*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTese, 2005 e informações plotadas provenientes de referências da Tabela 1 no Apêndice C.

Figura 12 - Cladograma demonstrando as interrelações de Macrosemiidae.



Legenda: Flechas e D1-2 em azul indicam os eventos de dispersão, R1-5 em vermelho, eventos de radiação. Clados são representados por bolas negras com letras que indicam: A, Urbrychthyinae; B, outros Macrosemiinae.

Fonte: Cladograma modificado de Murray e Wilson 2009.

### 5.1.2 Ionoscopiformes

†Ionoscopiformes são uma ordem de peixes Holostei, Halecomorphi, dividida em três famílias: †Ophiopsidae, †Furidae e †Ionoscopidae (*sensu* LOPEZ-ARBARELLO et al, 2015). Ambos são distribuídos geograficamente nos estratos do Triássico médio (Anisiano) ao Cretáceo superior (Turoniano) do oeste do Tétis, América do Norte e Gondwana. Até o momento, são reconhecidas 38 espécies, distribuídas em dez gêneros e três famílias (LOPEZ-

ARBARELLO et al, 2015).

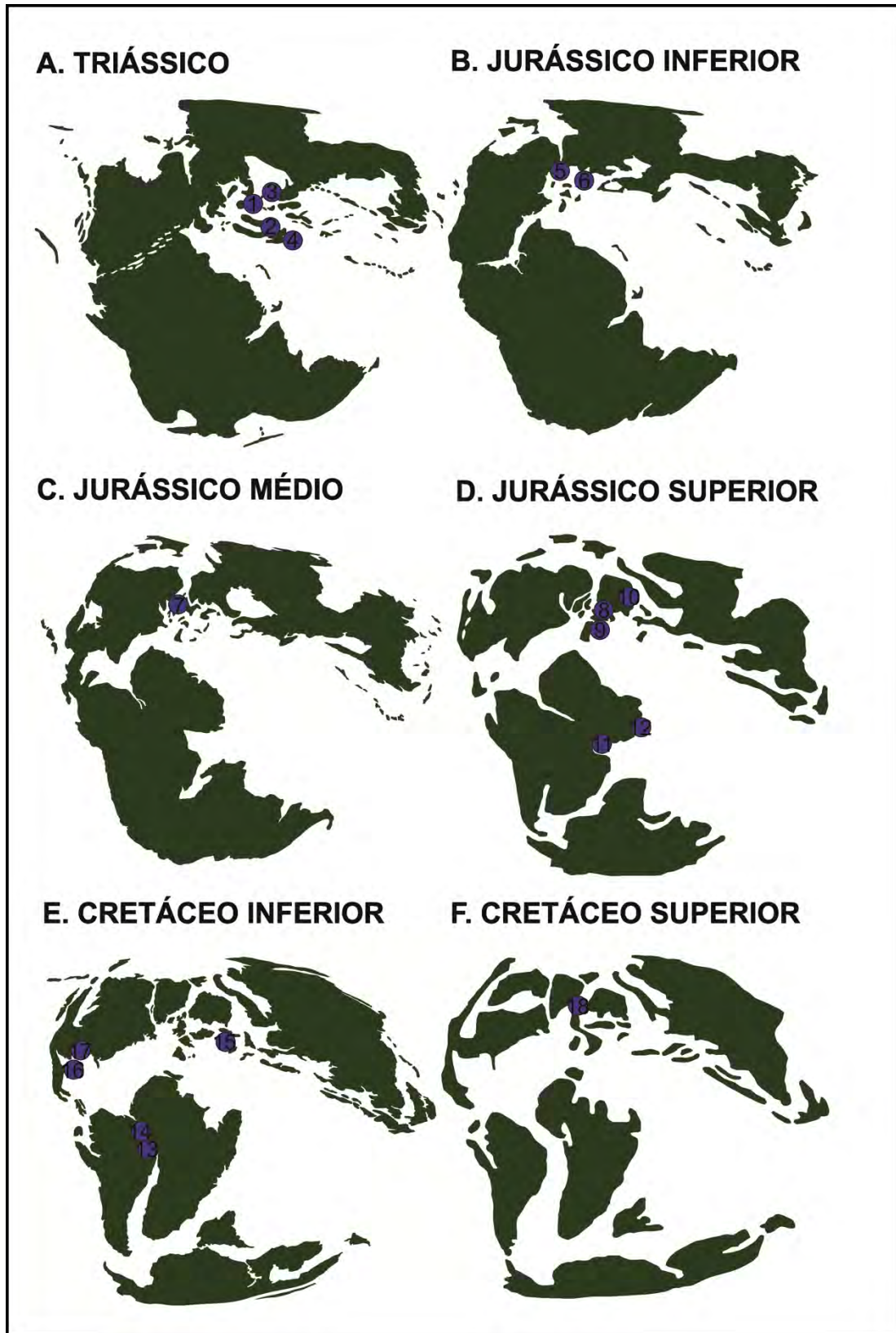
Os primeiros bem conhecidos registros de †Ionoscopiformes são †Ophiopsidae pertencentes ao gênero †*Ophiopsis*, que datam do Triássico médio (Anisiano-Ladiniano) da Europa (Figura 13A). Mais recentemente foram assinalados os †Furidae †*Robustichthys* do Triássico médio (Anisiano) da China (XU et al., 2015) assim como outra forma triássica †*Archaeosemionotus* pertencente do Ladiniano da Itália (LOPEZ-ARBARELLO et al., 2015).

Processos de radiação marcaram ambos †*Furo* e †*Ophiopsis* (R1 e R2), e como consequência, uma série de espécies presentes em vários estratos do oeste do Tétis (Figura 13A-D). Durante o Jurássico Superior, o gênero †*Ophiopsis* já se distribuía pela África Oriental (Etiópia) e Central (Zaire). Tanto †*Furo* quanto †*Ophiopsis* são apresentados no contextocronoestratigráfico até o Tithoniano. Ainda no Jurássico Superior, são encontradas três espécies de †*Ionoscopus* (R5), cujo registro é subestimado (Tithoniano-Aptiano) se considerado hipóteses de Lopez-Arbarello et al. (2015).

Um hiato de registro entre o Tithoniano e Aptiano (~32,3 m.a.), torna arbitrário prever o momento exato que dois eventos dispersivos sucessivos da Europa às Américas tenham ocorrido (veja D1 e D3; estes foram reconstituídos em rotas na sessão discussão). No entanto, registros Aptiano-Albiano do †Ophiopsidae †*Placidichthys* e o †Ionoscopidae †*Oshunia* endêmicos as bacias da América do Sul (Bacia do Araripe e Tucano para o primeiro, apenas Araripe para o segundo), e seus respectivos grupos-irmãos †*Teoichthys* e †*Quetzalichthys*, aos estratos cronocorrelatos da América do Norte (Formação Tlayua, México), torna plausível explicar o seguinte cenário: 1) um ancestral da linhagem †*Placidichthys* (†*Teoichthys*(†*Macrepistius*) e outro da linhagem †*Quetzalichthys*-†*Oshunia*, tenha colonizado estas províncias anteriormente à separação Laurásia-Gondwana, momento em que o Tétis se expandiu em direção ao Caribe (o Corredor Hispânico; 2) processos cladogênicos foram responsáveis pela diferenciação de ambas faunas (como apontado por BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008).

Em suma, outros três eventos são rastreáveis: R2 e R3 responsáveis pela deriva de duas espécies de †*Placidichthys* (†*P. bidorsalis* e †*P. tucanensis*) presentes em diferentes cronocorrelatas bacias brasileiras (V2) e *Teoichthys* (*T. kallistos* e *T. brevipina*) em duas espécies na Formação Tlayua no México (R3), além da dispersão de †*Macrepistius arenatus*, oriundos da América do Norte para a Europa via Corredor Viking (D2).

Figura 13 -Distribuição paleobiogeográfica de †Ionoscopiformes durante o Mesozóico.



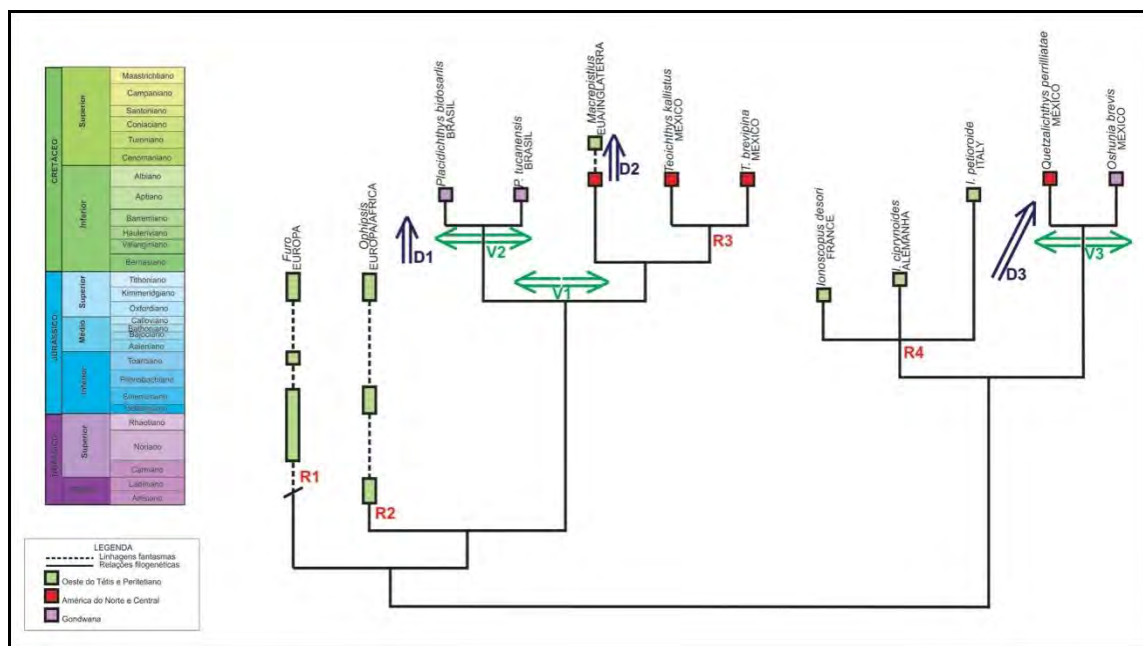
Legenda: Para cada espécie fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (e província quando relevante), assim como as referências bibliográficas correspondentes a Tabela 2 do Apêndice A. **A. Triássico**– 1: Áustria (Carinthia), †*Ophiopsis*; 2: Itália (Perledo), †*Ophiopsis*; 3: Suíça (Kalkschiefer), †*Ophiopsis*; 4: Itália (Lombardia), †*Furo*; **C. Jurássico**



**Inferior** – 5: Inglaterra (Dorsetshire e Yorkshire), †*Furo*; 6: França (Normandia), †*Furo*; **D. Jurássico Médio** – 7: Inglaterra, †*Furo*, †*Ophiopsis*; **E. Jurássico Superior** – 8: França (Ain), †*Ionoscopus*, †*Furo*, †*Ophiopsis*; 9: Espanha (Montsech), †*Ophiopsis*; 10: Alemanha (Bavária), †*Ionoscopus*, †*Furo*, †*Ophiopsis*; 11: Etiópia, †*Ophiopsis*; 12: Zaire (Stanleyville), †*Ophiopsis*; **F. Cretáceo Inferior** – 13: Brasil (Bahia), †*Placidichthys tucanensis*; 14: Brasil (Ceará), †*P. bidorsalis*, †*Oshunia*; 15: Itália (Castellamare), †*Ionoscopus*; 16: México (Puebla), †*Quetzalichthys*, †*Teoichthys*; 17: EUA (Texas), †*Macrepistius*; **G. Cretáceo Superior** – 18: Inglaterra, †*Macrepistius*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTese (2005) e informações plotadas provenientes de referências da Tabela 2 Apêndice C.

Figura 14 - Cladograma ilustrando interrelações de Ionoscopiiformes.



Legenda: Flechas e D1-3 em azul indicam os eventos de dispersão; R1-5 em vermelho, eventos de radiação; Flechas e V1-3 em verde, vicariância.

Fonte: Cladograma modificado de Alvarado-Ortega e Espinosa-Arrubarrena, 2008.

### 5.1.3 Pycnodontiiformes

A ordem †Pycnodontiiformes é uma linhagem de peixes Neopterygii basais com registro cronoestratigráfico (Noriano- Eoceno) e paleogeográfico dos mais amplos entre todos aqui analisados. Estes ocuparam durante sua história evolutiva todas as áreas do globo (ver distribuição na Figura 15; POYATO-ARIZA; WENZ, 2002

Seus primeiros registros datam do Triássico Superior (Noriano) da Itália e Áustria, espécies estas pertencentes à família †Brembodontidae (ver clado C na Figura 16) e ao gênero

†*Eomesodon*. Todavia, linhagens fantasmas pertencentes ao gênero †*Paramesturus*, e famílias †Mesturidae e †Gyrodontidae, compõem táxons filogeneticamente mais basais (ver filogenia na Figura 16). Para estes táxons mais “primitivos”, o falho registro impossibilita propor a provável origem do grupo. Porém, a filogenia apresentada aliada a distribuição do grupo, suporta que estes tenham se originado no oeste do Tétis, principalmente por os registros de †*Gyrodus*, os mais antigos entre os pycnodontes basais, pertencerem ao Jurássico Médio da Inglaterra.

Foram aqui identificados no total nove eventos de dispersão e outros oito de radiação (ver Figura 16 e 17). Destes, ao mínimo oito linhagens migraram para as Américas: dentre †Mesturidae, †*Micropycnodon* (ou seu ancestral; D1 na Figura 16) dispersou para a América do Norte; †*Gyrodus*, para a América Central (México e Cuba; D2 na Figura 16) e do Sul (Chile; D3 na Figura 16); †*Macromesodon* para América do Sul (Argentina; D4 na Figura 16); dentre os †Pycnodontidae, †*Anomoedus* para América do Norte (EUA; D5 na Figura 17); †*Tepexichthys* para América Central (ou seu ancestral, México; D6 na Figura 17); †*Neoproscinetes* para América do Sul (ou seu ancestral, Brasil; D7 na Figura 17); †*Coelodus* para América do Sul (Bolívia; D8 na Figura 17) e finalmente †*Nursalia* para América Central (México; D9 na Figura 17). Estes táxons utilizaram o corredor hispânico, a rota mais curta entre oeste da Europa ou Norte da África e Américas (e.g. SMITH, 1983; ARIAS, 2006).

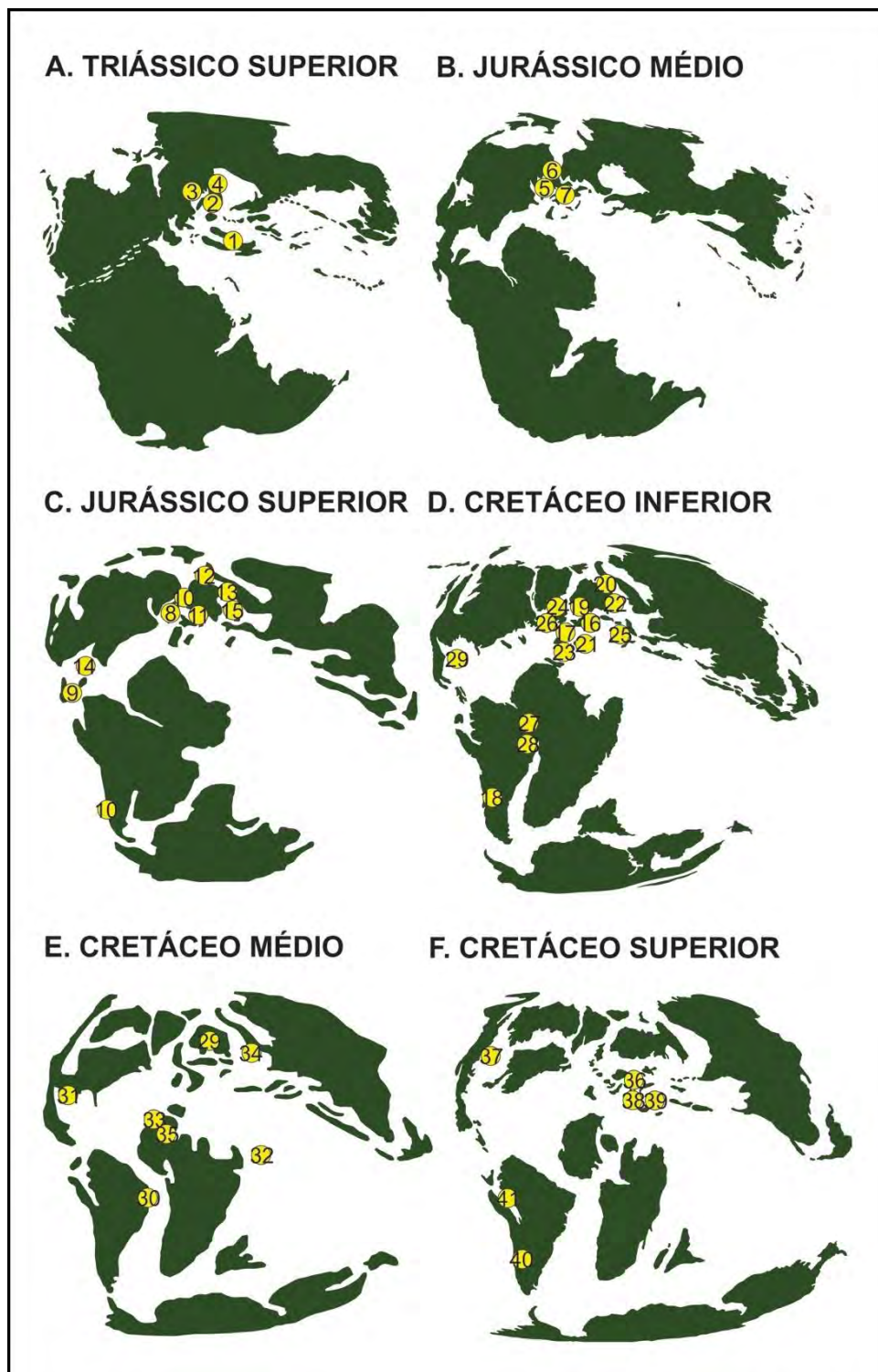
Segundo Martin-Abad e Poyato-Ariza (2013), outros gêneros importantes podem apontar dispersão do oeste do Tétis para Ásia. Entre estes táxons, podemos mencionar os gêneros †*Mercediella* e †*Tibetodus*, porém ambos são conhecidos apenas por espécimes desarticulados e/ou muito fragmentários com natureza filogenética bastante incerta ou duvidosa. Como nenhuma filogenia subsequente a esta aqui adotada testaram as relações destes aos outros descritos, não foram inclusos em nossas análises.

Dentre os oito eventos de radiação podem ser confirmados nos dados analisados no presente estudo (R1-8 da Figura 16 e 17): micro radiações em †Mesturidae, com duas espécies presentes no Tithoniano da Alemanha (R1 da Figura 16), †Brembodontidae, com dois gêneros no Noriano da Itália (R2 da Figura 16), †*Macromesodon*, três espécies entre o Kimmeridgiano-Tithoniano da França e Alemanha (R3 da Figura 16), duas espécies de †*Turbomesodon* na Espanha (R6 da Figura 17), duas espécies do gênero †*Anomoedus* na Alemanha (R7 da Figura 17) e finalmente duas espécies do gênero †*Nursalia* no Marrocos (R8 da Figura 17); e macro radiações em uma série táxons pertencentes ao Cenomaniano do Líbano (†*Trewasia*, †*Hesodon*, †*Coccodus* e †*Ichthyoceros*; R4 da Figura 16) e outra

sucessiva que gerou três espécies dentro do gênero †*Coccodus* (R5 da Figura 17).

Recentemente, novos táxons foram descritos representando linhagens derivadas entre Pycnodontidae (i.e. †*Tergestina*, †*Pollazzodus* e †*Sylvienodus*). Todos estes pertencem a estratos do Cretáceo Superior Europeu. Segundo Martin-Abad e Poyato-Ariza (2013), isto sugere uma possível radiação local de Pycnodontinae ou de derivados Pycnodontidae, porém apenas inclusão destes três táxons em filogenia tornará possível sugerir alguma hipótese.

Figura 15 -Distribuição paleobiogeográfica de Pycnodontiformes durante o Mesozóico.

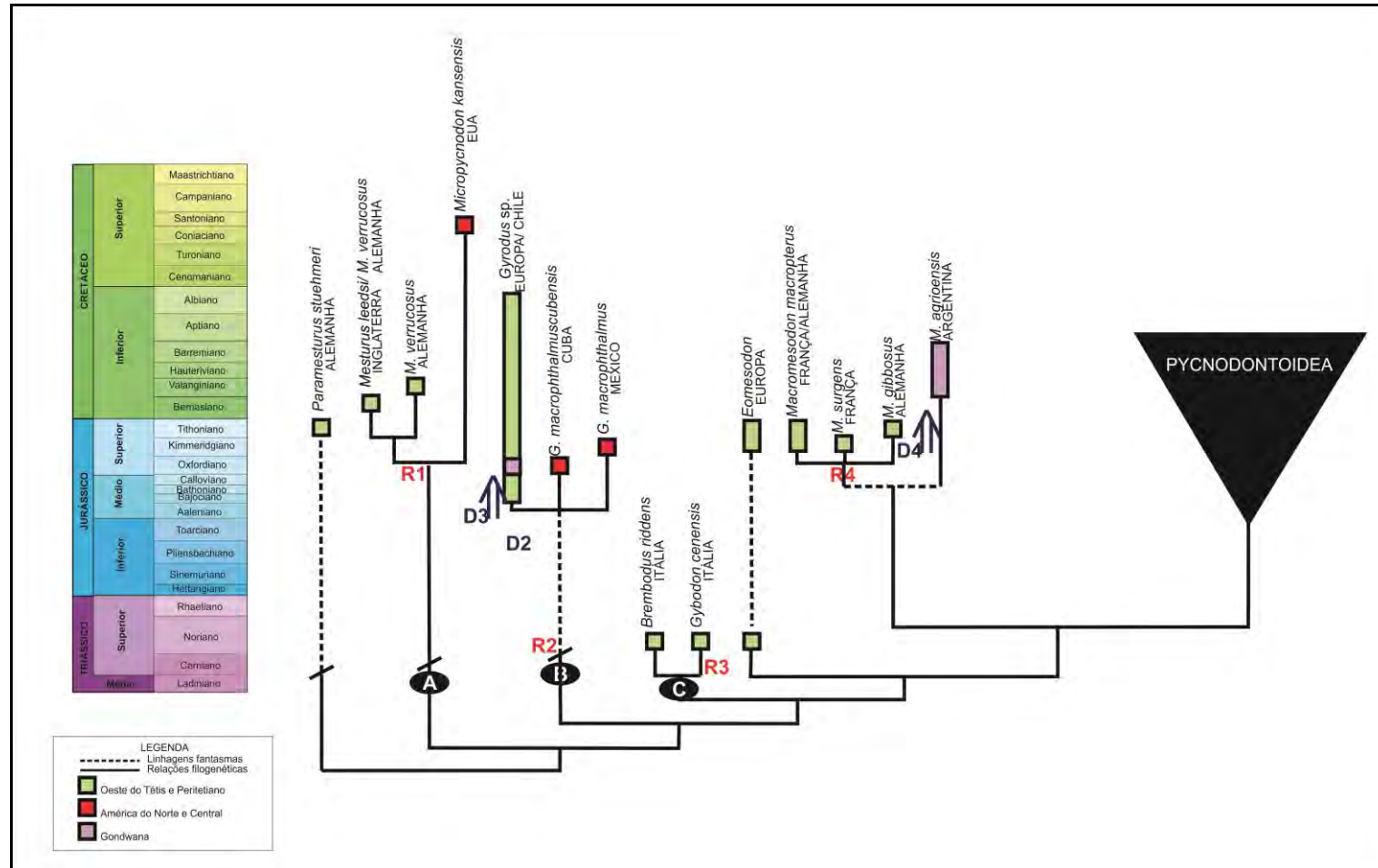


Legenda: Para cada gênero fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (e província quando relevante), assim como as referências bibliográficas correspondentes a Tabela 3 do Apêndice A. **A, Triássico Médio** – 1: Itália (Lombardia), †*Eomesodon*; 2: Austria (Hallein), †*Eomesodon*; 3: Belgica (Mortinsart), Pycnodontiformes indet.; 4: Luxemburgo (Medernach), Pycnodontiformes indet.; **B, Jurássico Médio** – 5: Escócia, †*Gyrodus*; 6: Inglaterra (Stonesfield Slate), †*Gyrodus*; 7: França, †*Gyrodus*; **C, Jurássico Superior** – 8: Inglaterra (Kent), †*Mesturus*; 9: Cuba (Pinar del Rio), †*Gyrodus*; 10: Chile (Quebrata del Profeta), †*Gyrodus*; 11: México

(Tlaxiaco), †*Gyrodus*; 12: França (Ain), †*Gyrodus*, †*Eomesodon*, †*Macromesodon*, †*Proscinetes*; 13: Suíça, †*Gyrodus*; 14: Alemanha (Saxônia), †*Gyrodus*; 15: Alemanha (Bavária), †*Paramesturus*, †*Mesturus*, †*Gyrodus*, †*Eomesodon*, †*Macromesodon*, †*Turbomesodon*, †*Proscinetes*; **D. Cretáceo Inferior** – 16: França (Var) †*Gyrodus*, †*Proscinetes*; 17: Espanha (Montsec), †*Ocloedus*; 18: Argentina, †*Macromesodon*; 19: França, †*Gyrodus*; 20: Alemanha (Oker), †*Gyrodus*; 21: Espanha (Santander), †*Arcodonichthys*; 22: Alemanha (Clay Pit Gott), †*Gyrodus*; 23: Espanha (Las Hoyas), †*Turbomesodon*, †*Stenamara*; 24: Inglaterra (Greensand), †*Gyrodus*; 25: Itália (Castellamare), †*Stemmatodus*; 26: Inglaterra (Speeton Clay), †*Gyrodus*; 27: Brasil (Ceará), †*Neoproscinetes*, †*Iemanja*; 28: Brasil (Sergipe), †*Mercediella*; 29: México (Puebla), †*Tepexichthys*; **E. Cretáceo Médio** – 30: Brasil (Rio Grande do Norte), †*Potiguara*; 31: México (Chiappas), †*Nursalia*; 32: Líbano (Mountain Lebanon), †*Proscinetes*, †*Hensodon*, †*Trewavasia*, †*Coccodus*, †*Nursalia*; 33: Marrocos (Gaba Sba), †*Pycnodus*, †*Nursalia*; 34: Alemanha (Saxônia), †*Anomoedus*; 35: Marrocos (Jebel Tselfat), †*Paleobalistum*; **F. Cretáceo Superior** – 36: Eslovênia, †*Coelodus*; 37: EUA (Kansas), †*Microptycnodon*, †*Anomoedus*; 38: Itália (Polazzo), †*Polazzodus*; 39: Itália (Nardó), †*Pseudopycnodus*; 40: Argentina, †*Coelodus*; 41: Bolívia, †*Coelodus*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTese (2005) e informações plotadas provenientes de referências da Tabela 3 no Apêndice C.

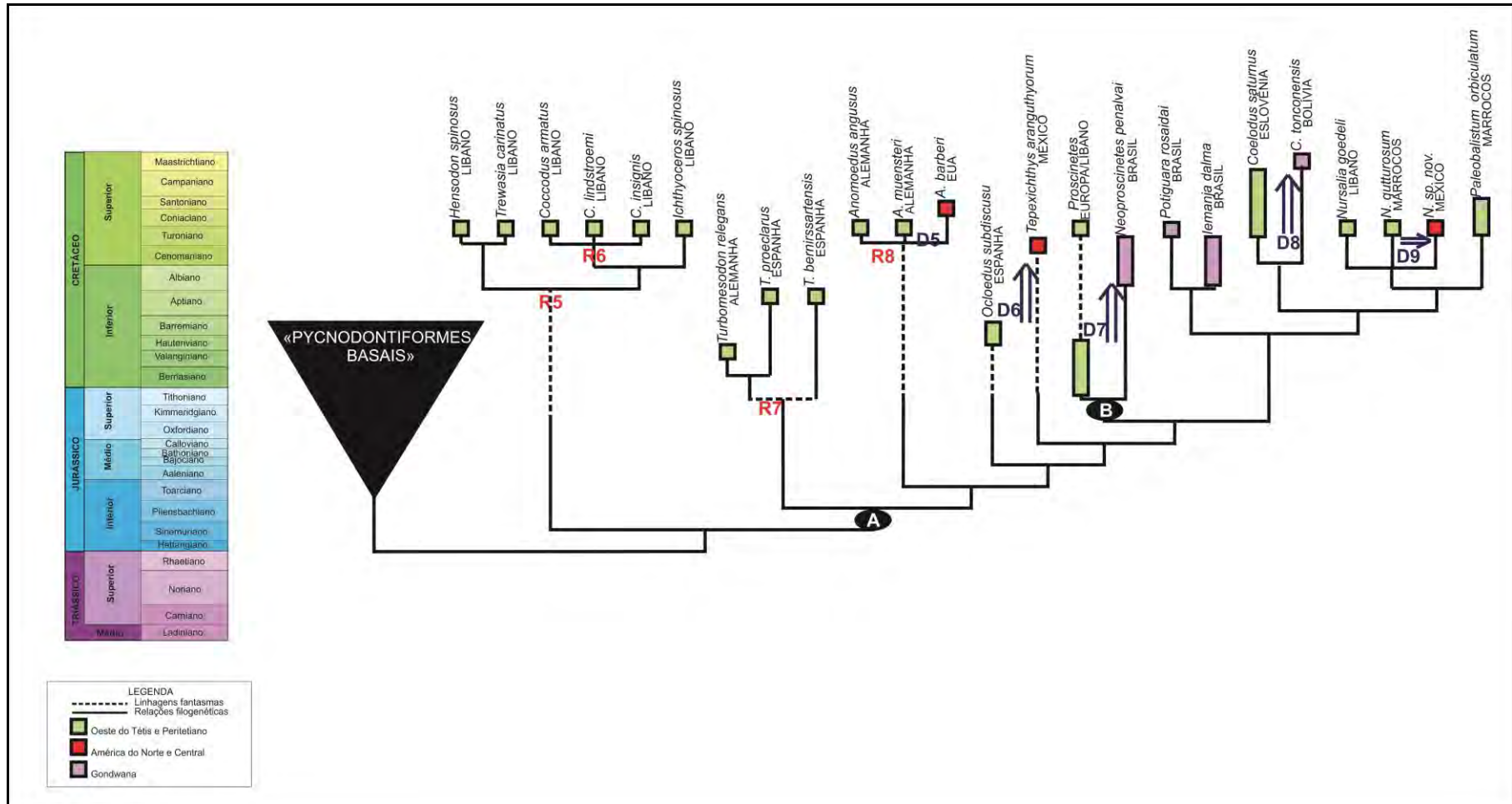
Figura 16 - Cladograma mostrando interrelações de Pycnodontiformes (parte 1), com enfoque nos “grupos basais”.



Legenda: Flechas e D1-4 em azul indicam os eventos de dispersão; R1-4 em vermelho, eventos de radiação. Clados são representados por bolas negras com letras, que indicam: A, Mesturidae; B, Gyrodontidae; C, †Brembodontidae.

Fonte: Cladograma modificado de Poyato-Ariza e Wenz, 2002, 2004 ; Machado e Brito, 2006.

Figura 17 - Cladograma mostrando interrelações de Pycnodontiformes (parte 2), com enfoque nos Pycnodontoidea.



Legenda: Flechas e D6-9 em azul indicam os eventos de dispersão; R5-8 em vermelho, eventos de radiação. Clados são representados por bolas negras com letras, que indicam: A, Pycnodontidae; B, Proscinetinae.

Fonte: Cladograma modificado de Poyato-Ariza eWenz 2002, 2004; Machado e Brito, 2006.

#### 5.1.4 Aspidorhynchiformes

†Aspidorhynchiformes compreende um grupo de peixes Neopterygii conhecidos do Jurássico Médio (Bathoniano) ao Cretáceo superior (Maastrichthiano). Seus registros estão distribuídos por todos os continentes (excetuando estratos da Ásia; ver Figura 18), e compreendem 22 espécies, pertencentes a cinco gêneros (BRITO, 1997; BARTHOLOMAI, 2004; GOURIC-CAVALLE, 2015).

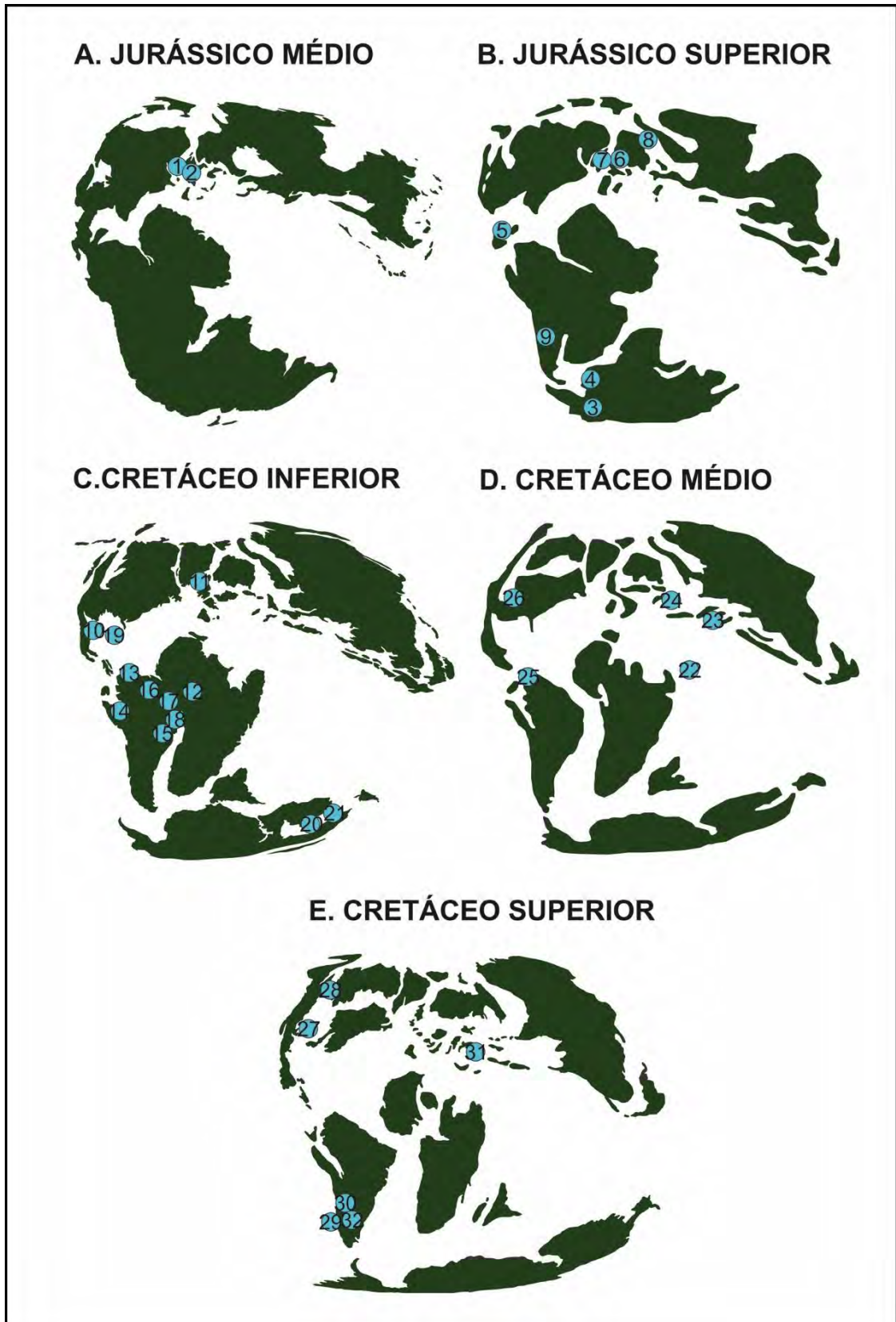
Apesar das interrelações entre seus táxons em nível genérico serem muito bem estudados [principalmente por Brito (1997), e adicionalmente por Bartholomai (2004) e Gouric-Cavalle, 2015], nenhum estudo fora realizado abrangendo seus táxons em nível específico. No entanto, para facilitar a identificação dos eventos no contexto cronoestratigráfico e paleogeográfico, aqui foi adotado todas espécies compondo clados dentro de cada gênero (ver Figura 18).

Dos três eventos aqui rastreados, houve predomínio para dispersão (cinco) e radiação (cinco). No caso de vicariância, foi identificado duas ocorrências sucessivas, denotando a separação entre Laurásia-Gondwana (ver V1 na Figura 19) a partir da cladogênese entre os gêneros *Belonostomus-Vinctifer* (BRITO, 1997; CAVIN, 2008), e Gondwana oriental-Gondwana ocidental (ver V2 na Figura 19) a partir da cladogênese entre os clados *Vinctifer-Richmondichthys* (BARTHOLOMAI, 2004).

Dentre os eventos dispersivos, foi possível rastrear três \*--+ Central via Corredor Hispânico no Jurássico Final. Respectivamente para cada gênero mencionado acima, †*Aspidorhynchus aeodus* ou seu ancestral em Cuba (D1 na Figura 19) e †*Belonostomus ornatus* ou seu ancestral no México (D3 na Figura 19); secundariamente, o contato entre o Tétis Caribenho e o oceano pacífico ao oeste das Américas, possibilitou algumas linhagens dentro da família alcançar à costa oeste da América do Sul, se distribuindo pela Venezuela ao Norte, Chile e Argentina ao Sul (†*B. sp.* e †*B. longistrostris* ou seus ancestrais; D4 na Figura 19); em terceiro, o gênero †*Aspidorhynchus* proveniente da América do Sul ou África alcançam Austrália (†*Aspidorhynchus sp.* ou seu ancestral; ver D2 na Figura 19). Infelizmente, nenhum †*Aspidorhynchus* até o momento foi descrito para os estratos Jurássicos da América do Sul ou África, porém a explicação é plausível porque a rota mais curta entre América do Norte e Antártica-Austrália, via Pacífico, é atravessando costa oeste da América do Sul.



Figura 18 -Distribuição paleobiogeográfica de Aspidorhynchiformes durante o Mesozóico.



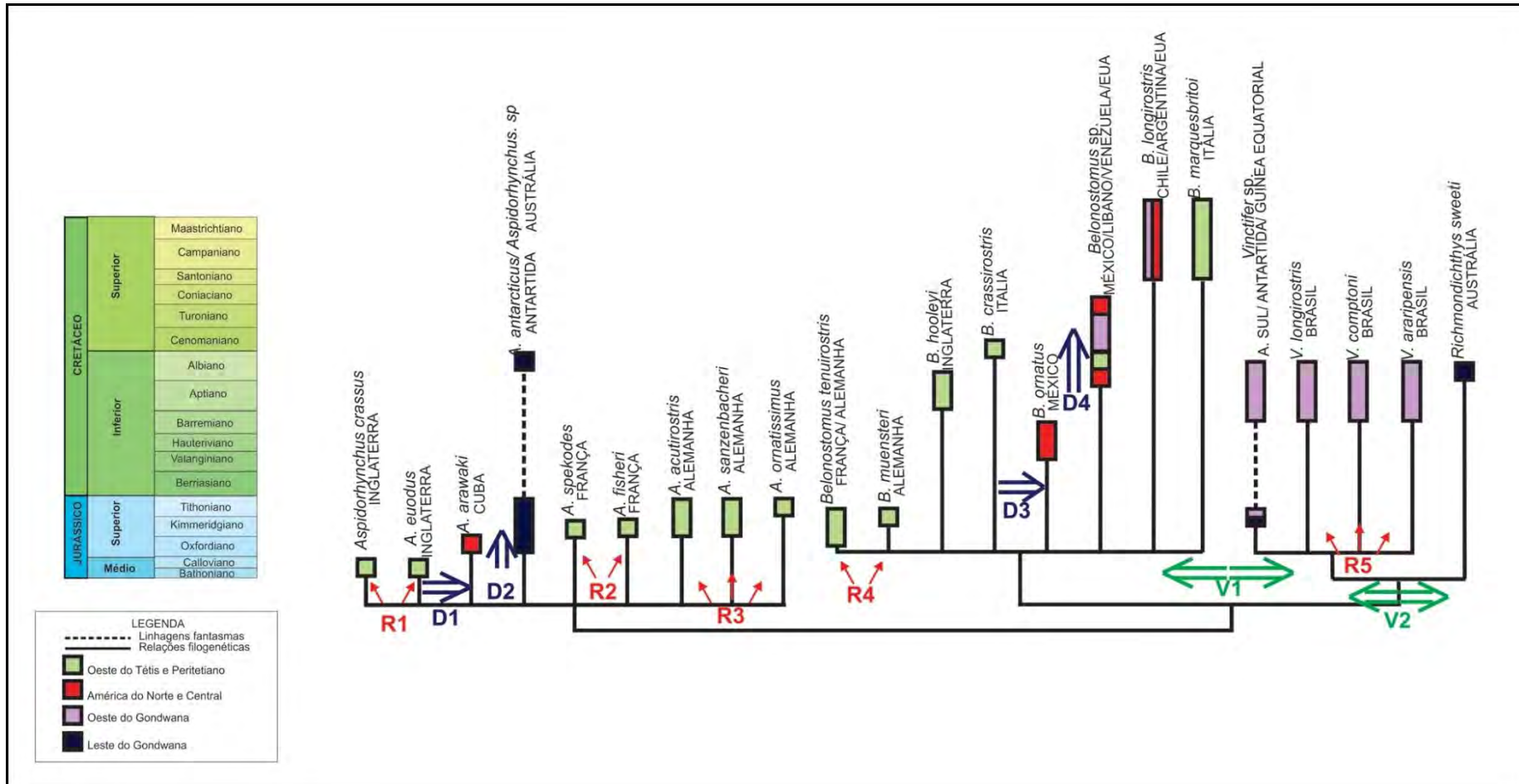
Legenda: Para cada gênero fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (provincia e unidade estratigráfica quando relevante), assim como as referencias bibliográficas correspondentes a Tabela 4 do Apêndice C. **A, Jurássico Médio** – 1: Inglaterra (Sawanage), †*Aspidorhynchus*; 2: Inglaterra (Cambridgeshire), †*Aspidorhynchus*; **B, Jurássico**

**Superior** – 3: Península Antártica (Ilha James Ross e Tumbledown Cliffs), †*Vinctifer*; 4: Península Antártica (Ilha Graham), †*Vinctifer*; 5: Cuba (Piñar del Rio), †*Aspidorhynchus*; 6: França (Ain), †*Aspidorhynchus*, †*Belonostomus*; 7: Inglaterra (Sawanage), †*Aspidorhynchus*; 8: Alemanha (Bavária), †*Aspidorhynchus*, †*Belonostomus*; 9: Argentina (Mendoza), †*Vinctifer*, †*Jonoichthys*; **C. Cretáceo Inferior** – 10: México, †*Belonostomus*; 11: Inglaterra (Ilhas Wight), †*Belonostomus*; 12: Guiné Equatorial (Cocobeach), †*Vinctifer*; 13: Venezuela (Rosarito), †*Vinctifer*; 14: Colômbia, †*Vinctifer*; 15: Brasil (Bahia), †*Vinctifer*; 16: Brasil (Maranhão), †*Vinctifer*; 17: Brasil (Ceará), †*Vinctifer*; 18: Brasil (Alagoas), †*Vinctifer*; 19: México (Puebla), †*Belonostomus*, †*Vinctifer*; 20: Austrália (Toolebuc), †*Aspidorhynchus*; 21: (Alalu), †*Richmondichthys*; **D. Cretáceo Médio** – 22: Líbano (Namoura), †*Belonostomus*; 23: Palestina (Ramalla e Ein Yabrud), †*Belonostomus*; 24: Itália (Pietraraja), †*Belonostomus*; 25: Venezuela (La Luna), †*Belonostomus*; 26: EUA (Kansas), †*Belonostomus*; **E. Cretáceo Superior** – 27: EUA (Texas), †*Belonostomus*; 28: Canadá (Alberta), †*Belonostomus*; 29: Campaniano- Chile (Algarrobo), †*Belonostomus*; 30: Argentina (Patagonia), †*Belonostomus*; 31: Itália (Nardó), †*Belonostomus*; 32: Argentina (Coli Toro), †*Belonostomus*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTese, 2005 e informações plotadas provenientes de referências da Tabela 4 no Apêndice C.

Finalmente, cinco eventos de radiação originaram no Jurássico médio (Bathoniano) da Inglaterra, duas espécies (†*A. crassus* e †*A. euodus*; ver R1 Figura 19); duas espécies no Jurássico superior (Kimmeridgiano) de Cerin, França (†*A. spekodes* e †*A. fisheri*; ver R2 na Figura 19); três †*Aspidorhynchus* (†*A. acutirostris*, †*A. sanzenbacheri* e †*A. ornatissimus*) e dois †*Belonostomus* (†*B. tenuirostris* e †*B. muensteri*) no Jurássico superior (Tithoniano) de Solnhofen, Alemanha (Figura 19, R3 e R4 respectivamente); e finalmente três espécies de †*Vinctifer* (†*V. longirostris*, †*V. comptoni* e †*V. araripensis*) no Cretáceo inferior (Aptiano-Albiano) de quatro bacias do nordeste do Brasil, Parnaíba, Sergipe-Alagoas, Araripe e Tucano (R5 na Figura 19).

Figura 19 - Cladograma mostrando interrelações de †Aspidorhynchiformes.



Legenda: Flechas e D1-4 em azul indicam os eventos de dispersão; Flechas e R1-5 em vermelho, eventos de radiação; e flechas e V1 e 2 em verde, vicariância.

Fonte: Cladograma modificado de Brito, 1997 e Bartholomai, 2004 para inclusão de *Richmondichthys*.

### 5.1.5 Ichthyodectiformes

Os †Ichthyodectiformes representam uma ordem de peixes Teleostei conhecidos do Jurássico médio (Bathoniano) ao final do Cretáceo superior (Maastrichtiano), distribuídos por todos os continentes (ver Figura 20). São reconhecidos por apresentarem 52 espécies válidas, distribuídos em 18 gêneros e quatro famílias (*sensu* CAVIN et al., 2014). Dentre todos os grupos apresentados nesta tese, estes são os que possuem a maior diversidade. Vários autores apontam que esta alta diversidade tem quatro razões principais: suas linhagens primordiais já estavam presentes em todos os cantos do globo desde Pangeia (ARRATIA et al., 2004); terem participado de todos os eventos responsáveis pela fragmentação dos continentes (ALVARADO-ORTEGA, 2004); alta tolerância às mudanças de salinidade e temperatura oceânica (e.g. CAVIN et al., 2007; CAVIN; FOREY, 2007; BERREL et al., 2014); e por fim, alta capacidade de dispersão por rotas mais longas (FRIEDMAN, 2009).

Ao todo, é possível identificar oito eventos de dispersão (D1-8), sete de vicariância (V1-7) e outros sete de radiação (R1-7). Por esta ordem ter experimentado eventos biogeográficos bastante complexos e distintos em termos de tempo e espaço, a escassez de material para esta ordem no Hemisfério Sul afeta relatar genuína ausência entre alguns táxons. Os resultados serão apresentados separados para facilitar a explanação (ver Figura 21-23).

#### 5.1.5.1 Ichthyodectiformes basais

O primeiro bem conhecido registro de †Ichthyodectiformes são †*Occithrissops* provenientes do Jurássico médio (Bathoniano) dos EUA. Todavia, a hipótese filogenética aqui adotada (CAVIN et al., 2015) aponta a †*Allothrissops*, encontrados apenas no final do Jurássico superior (Tithoniano) de Solnhofen e ou proximidades (Alemanha) e Cerin (França), como o mais primitivo dentro da ordem. Adicionalmente, outros dois gêneros foram descritos para estratos do Jurássico superior (Oxfordiano-Tithoniano) da Europa (†*Thrissops*) e final do Jurássico superior (Tithoniano) da Antártica (†*Antarctithrissops*). A hipótese filogenética adotada aponta uma origem no pangeia do grupo, provavelmente no Tétis Europeu antes do Jurássico médio (Bathoniano). Dois eventos migratórios saindo do Tétis europeu foram

preditos: †*Occithrissops* (ou seu ancestral) via Corredor Viking (e.g. WESTERMAN, 1993) alcança a América do Norte (D1), e †*Antarctithrissops* (ou seu ancestral) via Canal de Moçambique (e.g. ENNAY *et al.*, 1993) alcança Antártica (ver explicação na discussão).

Todos bem conhecidos †Ichthyodectiformes basais presentes no intervalo Jurássico Superior-Cretáceo Inferior sofreram eventos de radiação, o que resultou: três espécies do gênero †*Allothrissops* presentes no Jurássico superior (Tithoniano) de Solnhofen (e/ou proximidades) e Cerin (R1 e R2); seis espécies neojurássicas de †*Thrissops* no Oxfordiano de Purbeck Beds na Inglaterra e Tithoniano de Solnhofen e Cerin (R3 na Figura 21). A única exceção parte para duas espécies, †*Hecklichthys vexilifer*, do Cenomaniano-Turoniano do Tétis Central, e †*Heckelichthys* (sp nov), do Turoniano do México, supostamente originados após um evento cladogênico oriundo da separação entre Eurásia e América do Norte (V1).

#### 5.1.5.2 *Unamichthys*/†*Cooyoo*

†*Unamichthys* e †*Cooyoo* são dois gêneros registrados, respectivamente, para o Albiano do México e Austrália. Segundo CAVIN *et al.* (2014), apesar do suporte filogenético para ambos os táxons formarem um clado ser bastante fraco, a hipótese mais provável para explicar a distribuição destes seria dispersão via Pacífico ou costa africana (ver D2 na Figura 22).

#### 5.1.5.3 Cladocyclidae

Todos †Cladocyclidae, se restringem a táxons de depósitos dulcícolas e ou lacustres registrados no intervalo Hauteriviano-Albiano do Brasil (†*Chyromystus*), ?Aptiano do Brasil, Albiano da Austrália e Cenomaniano do Marrocos (†*Cladocyclus*), tanto duas formas marinhas do Cenomaniano do Tétis africano (†*Eubiodectes*) e europeu (†*Chirocentrites*). Dentre os eventos biogeográficos envolvidos, destacamos três radiações (ver R4-6) em todos os gêneros mencionados anteriormente, exceto †*Eubiodectes*, que pouca informação é conhecida. Adicionalmente, dois eventos vicariantes (ver V2-3) responsáveis pela

diversificação específica entre †*Cladocyclus gardneri* (Albiano do Brasil), †*Cladocyclus geddesi* (Albiano da Austrália) e †*Cladocyclus pankowskii* (Cenomaniano do Marrocos).

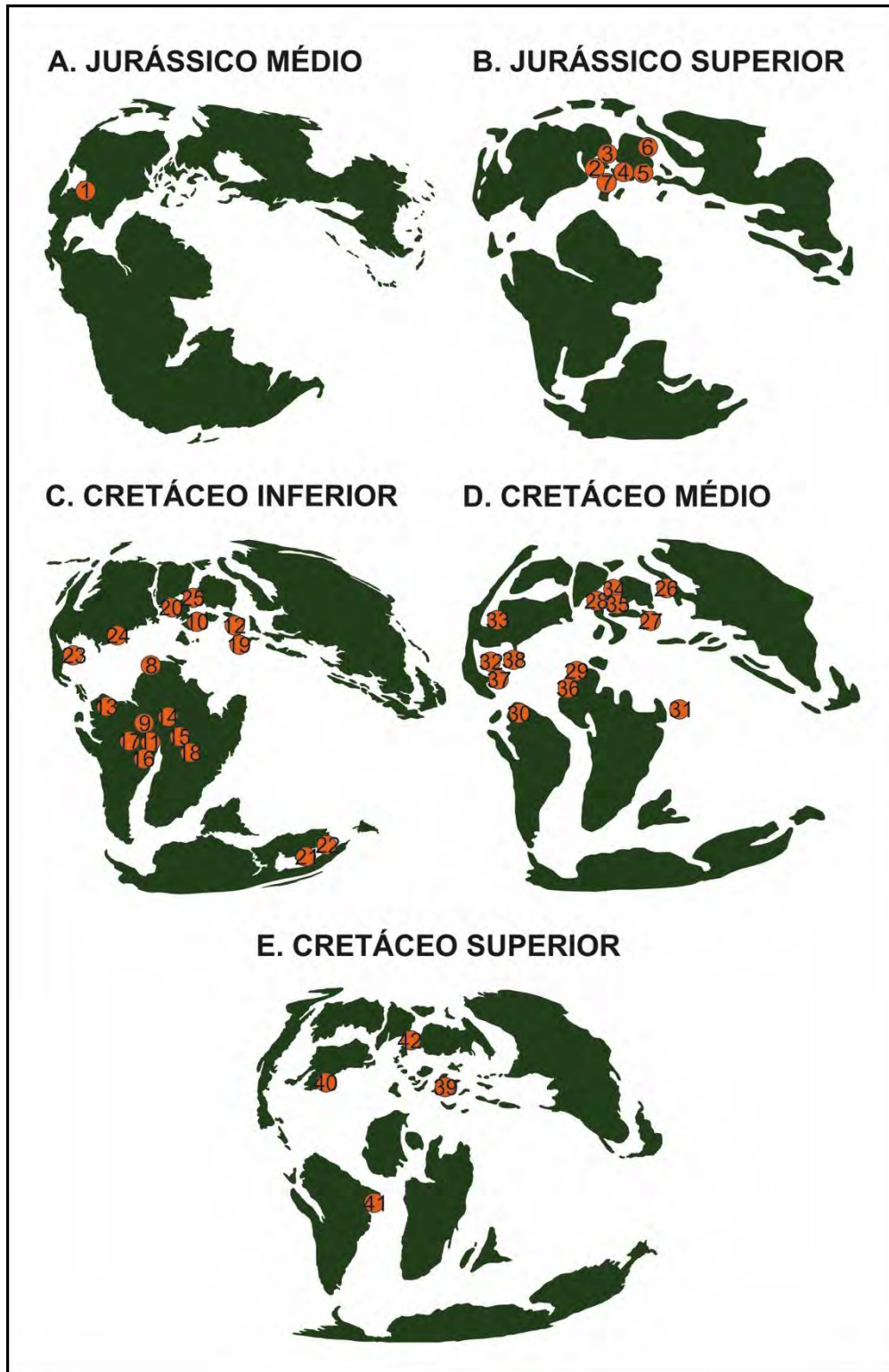
#### 5.1.5.4 †Ichthyodectidae

Todos os †Ichthyodectidae conhecidos (i.e. †*Ichthyodectes*, †*Xiphactinus* e †*Ghrisichthys*) estão restritos entre os estratos do Albiano-Maastrichthiano da Venezuela, Estados Unidos, Inglaterra e Marrocos. A exceção fica ao gênero monoespecífico †*Ghrichthys*, endêmico aos depósitos do Cenomaniano do Marrocos. São registrados eventos dispersivos entre Venezuela e Estados Unidos em †*Ichthyodectes* (D4) e Inglaterra e Venezuela em †*Xiphactinus* (D5). Os mesmo gêneros ainda sofreram cladogênese resultante da divisão entre Eurásia e América do Norte. Isto pode ser ilustrado pela presença de †*Ichthyodectes ctenodon* e †*Xiphactinus vetus* nos estratos dos EUA, e seus respectivos grupo irmãos *I. minor* e †*Xiphactinus manteli* na Inglaterra (V4 e V5).

#### 5.1.5.5 †Saurodontidae

Eventos similares aos ocorridos em †Ichthyodectidae são também reportados para †Saurodontidae, até porque ambos clados são cronocorrelatos em história evolutiva. O mesmo evento vicariante explicado anteriormente separou quatro espécies, pertencentes a dois gêneros: †*Gillicus serridens* e †*Prosaurodon* sp. nov. na Inglaterra, e †*G. arcuatus* e †*P. pygmeus* nos EUA (V6 e V7). Outros sinais dispersivos, também fracamente suportados são apresentados por movimentos América do Norte-Europa (†*Saurocephalus elongates* ou seu ancestral; D6); América do Norte – América do Sul (†*Saurocephalus* ou seu ancestral no Brasil; D7) e América do Norte – Europa (†*Saurocephalus woodward* ou seu ancestral; D8).

Figura 20 -Distribuição paleobiogeográfica de †Ichthyodectiformes durante o Mesozóico.



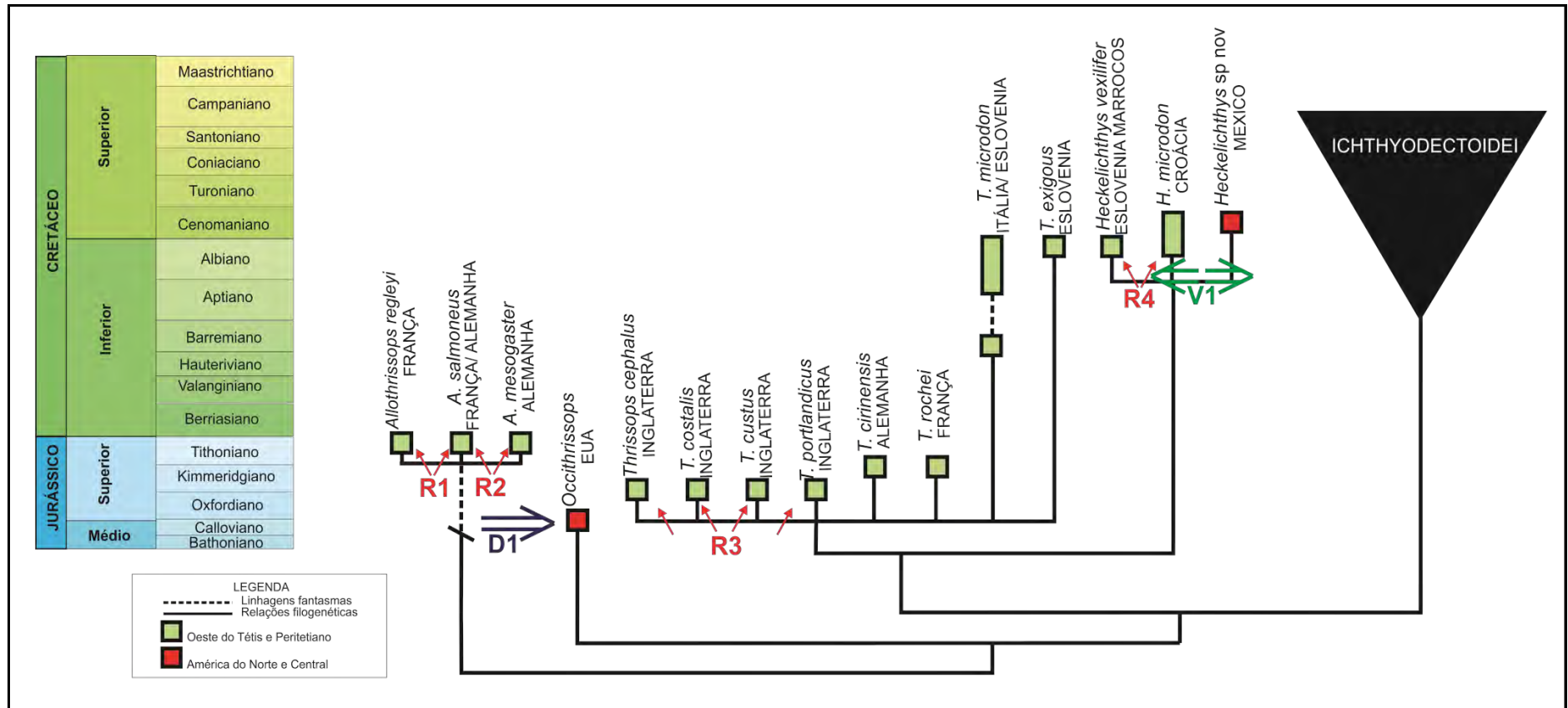
Legenda: Para cada gênero fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (e província quando relevante), assim como as referências bibliográficas correspondentes a Tabela 5 do Apêndice C. **A, Jurássico Médio** – 1: EUA (Wyoming), †*Occithrissops*; **B, Jurássico Superior** – 2: Inglaterra (Christian Malford), †*Thrissops*; 3: Inglaterra (Dorset), †*Thrissops*; 4: França (Ain), †*Allothrissops*, †*Thrissops*; 5: França (Orbaugnoux), *Thrissops*; 6: Alemanha (Bavária), †*Allothrissops*, †*Thrissops*; 7: Inglaterra (Sawange), †*Thrissops*; **D. Cretáceo Inferior** – 8: Marrocos (Djebeí Tselfat), †*Chirocentrites*; 9: Brasil (Bahia), †*Cladocyclus*;

10: França (Haute-Savoie), †*Chirocentrites*; 11: Brasil (Bahia), †*Chiromystus*; 12: Itália (Tolfa), †*Thrissops*; 13: Venezuela, †*Cladocycclus*, †*Ichthyodectes*; 14: Guiné Equatorial (Punta Yeke e Bolondo), †*Chiromystus*; 15: Guiné Espanhola (Rio San Benito), †*Proportheus*; 16: Brasil (Alagoas), †*Cladocycclus*, †*Chiromystus*; 17: Brasil (Ceará), †*Cladocycclus*; 18: Itália (Benevento), †*Chirocentrites*; 19: Inglaterra (Kent), †*Gillicus*; 20: Austrália (Queensland), †*Cooyoo*; 21: Austrália (Isisford), †*Cladocycclus*; 22: México (Puebla), †*Unamichthys*; 23: EUA (Dakota), †*Ichthyodectes*; 24: Inglaterra (Kent), †*Ichthyodectes*, †*Xiphactinus*; **E. Cretáceo Médio** – 25: Eslovênia (Lesina), †*Thrissops*, †*Heckelichthys*; 26: Itália (Comen), †*Chirocentrites*, †*Thrissops*; 27: Inglaterra (Kent), †*Saurodon*; 28: Marrocos (Garaa Sbaa), †*Cladocycclus*, †*Heckelichthys*; 29: Venezuela (Trujillo), †*Xiphactinus*; 30: Líbano (Namoura), †*Eubiodectes*; 31: México (Vallecillo), †*Heckelichthys*; 32: EUA (Kansas, Nebraska, Texas, Alabama) e Canadá (Manitoba), †*Xiphactinus*, †*Saurodon*, †*Prosaurodon*; 33: Inglaterra (Buhram), †*X. mantelli*; 34: Inglaterra (Kent), †*Ichthyodectes*, †*Prosaurodon*; 35: Marrocos (Goulmina), †*Ghrisichthys*; 36: †México (Nuevo León), †*Vallecillichthys*; 37: México (Coahuila), †*Saurodon*; **F. Cretáceo Superior** – 38: Itália (Lecce), †*Saurodon*; 39: EUA (Mississippi, Alabama, Georgia, Carolina do Norte, Delaware), †*Xiphactinus*; 40: Brasil (Pernambuco), †*Saurocephalus*; 41: Holanda (Limburg), †*Saurocephalus*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTese, 2005 e informações plotadas provenientes de referências da Tabela 5 no Apêndice C.



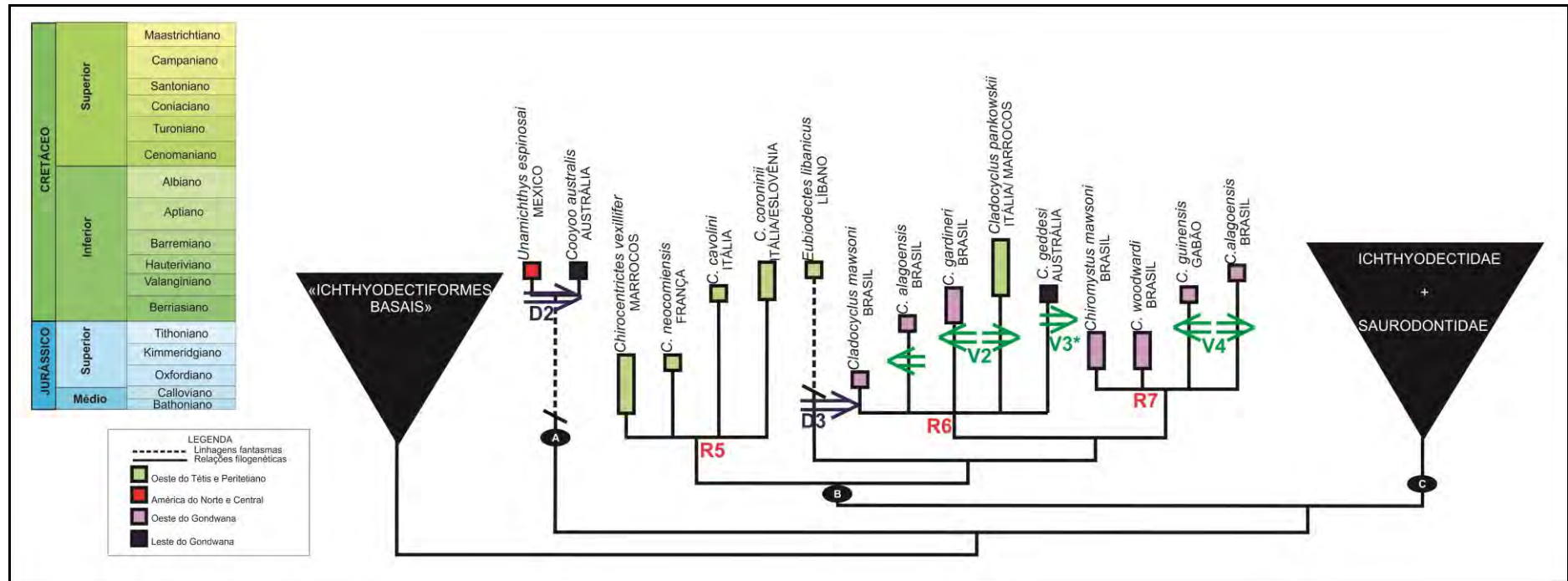
Figura 21 - Cladograma mostrando interrelações de Ichthyodectiformes (parte 1), enfoque nos “Ichthyodectiformes basais”.



Legenda: Flecha e D1 em azul indicam os eventos de dispersão; Flechas e R1-4 em vermelho, eventos de radiação; flechas opostas e V1 em verde, vicariância.

Fonte: Cladograma modificado de Cavin et al. 2014.

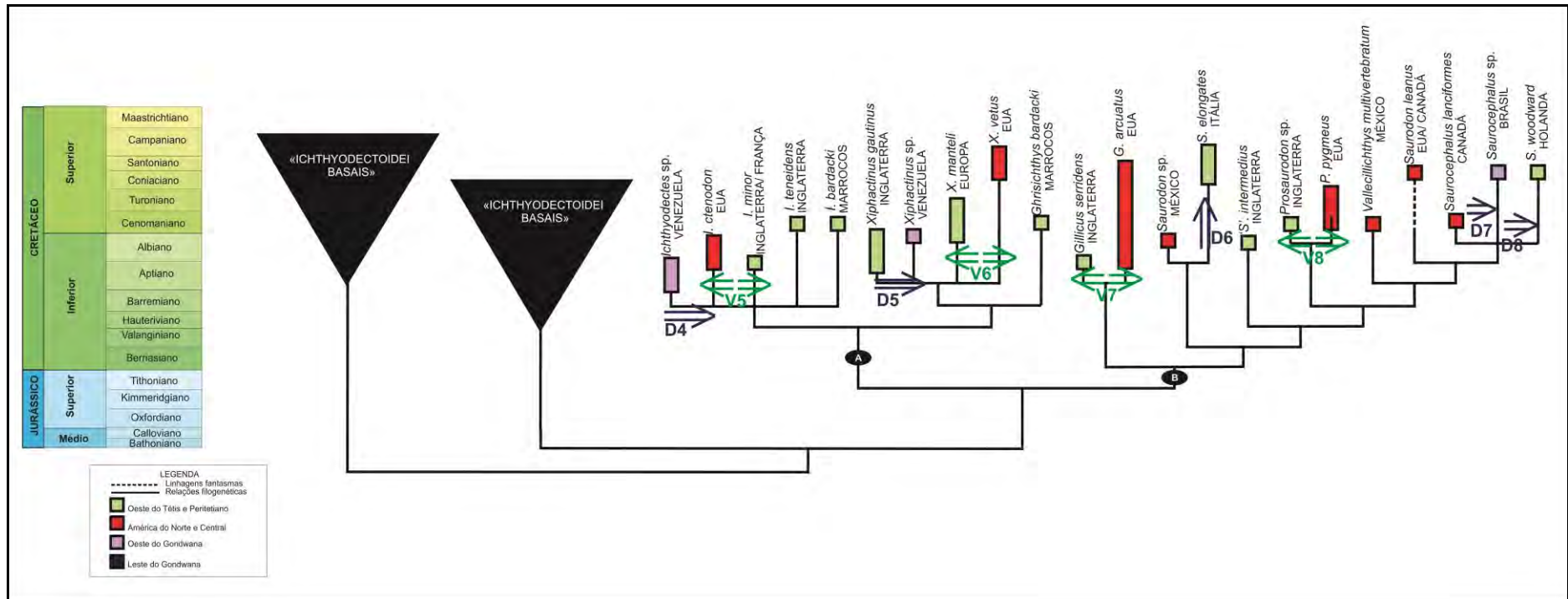
Figura 22 - Cladograma mostrando interrelações de Ichthyodectiformes (parte 2), enfoque em *Unamichthys* + *Cooyo* e Cladocyclidae.



Legenda: Flecha e D2-3 em azul indicam os eventos de dispersão; Flechas e R5-7 em vermelho, eventos de radiação; flechas opostas e V2-4 em verde, vicariância. A, *Unamichthys* + *Cooyo*; B, Cladocyclidae; e C, Ichthyodectidae + Saurodontidae.

Fonte: Cladograma modificado de Cavin et al. 2014.

Figura 23 - Cladograma mostrando interrelações de †Ichthyodectiformes (parte 3), enfoque em Ichthyodectidae e Saurodontidae.



Legenda: Flecha e D5-8 em azul indicam os eventos de dispersão; flechas opostas e V5-8 em verde, vicariância.

Fonte: Cladograma modificado de Cavin et al. 2014.

### 5.1.6 Elopomorpha

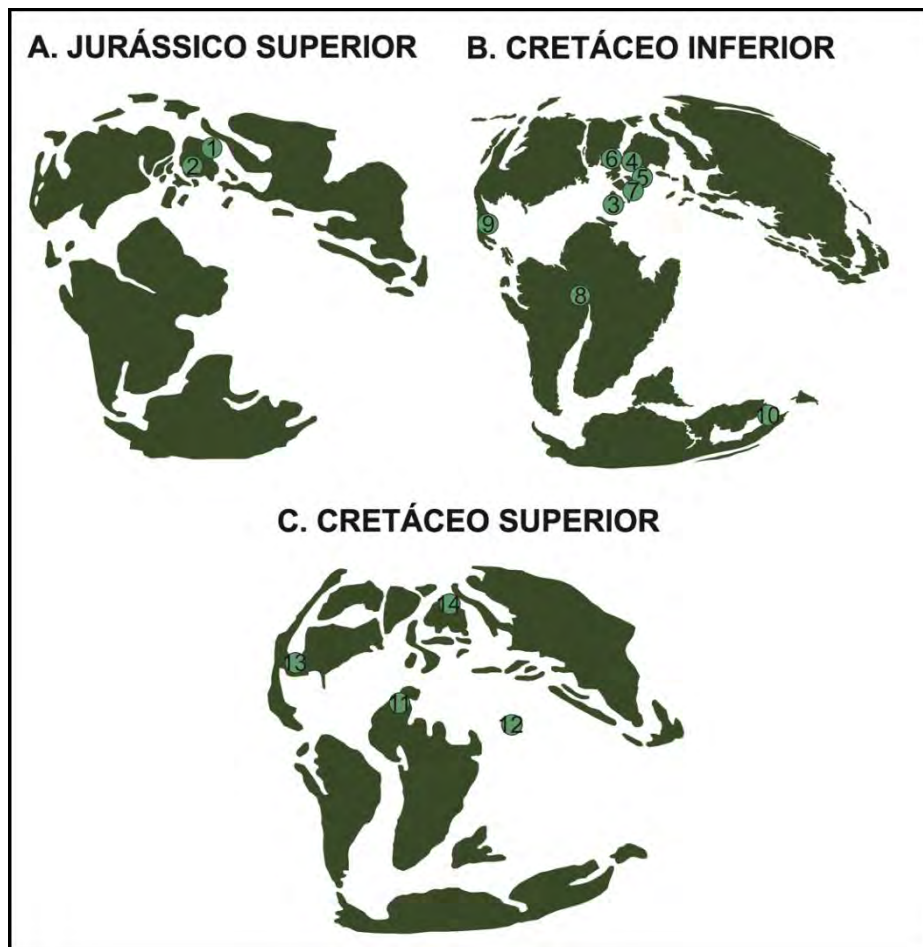
Os Elopomorpha representam uma superordem de peixes Teleostei conhecidos no registro fóssil desde o final do Jurássico Superior até o recente. Eles são atualmente distribuídos por todos os oceanos, com seus registros totalizando cerca de cinco ordens (*sensu* DORNBURG et al., 2015), 24 famílias, 156 gêneros e 856 espécies (NELSON et al., 2006; ESCHMEYER et al., 2016). Durante a era Mesozóica, seus principais registros eram majoritariamente pertencentes a duas ordens, os Elopiformes (23 táxons) e os Albuliformes (12 táxons), distribuídas pelos mares epicontinentais próximos a Europa, América do Norte, América do Sul, África e Austrália (ver Figura 24). Baseado nos dados aqui apresentados, esta distribuição e diversidade são expressas em resposta a dois eventos de dispersão, quatro de vicariância e cinco de radiação (ver Figura 25).

Como o registro fóssil desta superordem é bastante escasso, nada se sabe quanto à transição ou cladogênese entre as ordens Elopiformes/Albuliformes, sendo possível apenas hipotetizar que ela possa ter ocorrido anterior ao Hauteriviano (início do Cretáceo Inferior), momento do registro mais antigo de Albuliformes basal (†*Baugeichthys*: FILLIEUL, 2000) ou anterior ao Kimmerigiano (Jurássico Superior), momento em que espécies do gênero †*Anaethalion*, o elopiformes mais basal, já estava bem estabelecido e distribuído pelos mares epicontinentais do Tétis europeu (e.g. NYBELIN, 1967; GAUDANT, 1968; ARRATIA, 1987).

Baseado no diagrama apresentado na Figura 25 se nota que durante o Jurássico ocorreu um evento de vicariância em escala regional, responsável por separar as linhagens presentes em duas localidades contemporâneas (Solnhofen/Alemanha e Cerin/França), seguido por dois processos de radiação, os quais em conjunto originaram sete espécies para este gênero. Além de †*Anaethalion*, outros três gêneros também sofreram processos de radiação, originando três espécies de †*Sedenhorstia* (R3) e duas de †*Lebonichthys* (R5) para o Cenomaniano do Líbano, e finalmente três espécies de †*Osmeroides* (R4) para os estratos do Albiano-Cenomaniano da Inglaterra. Os outros três casos de vicariância identificados podem ser hipotetizados como resposta a imposição de barreiras geográficas entre paleocontinentes que por consequência separaram os gêneros: †*Epaelops*/†*Paraelops* (V2, América do Norte-Sul), †*Paraelops*/†*Ichthyemidion* e †*Osmeroides*/†*Brannerion* (V3 e V4, Laurásia-Gondwana). Enquanto os eventos dispersivos atendem, respectivamente, abertura de

corredores ou origem de oceanos, caso para o Corredor Hispânico que propiciou migração de elopiformes basais (D1) para América do Norte e Sul, e abertura do oceano proto-Atlântico Sul (D2), paleo-rota que facilitou o acesso de uma linhagem pré †*Brannerion*/†*Lebonichthys* intercambiarem entre margem oriental da África e nordeste do Brasil.

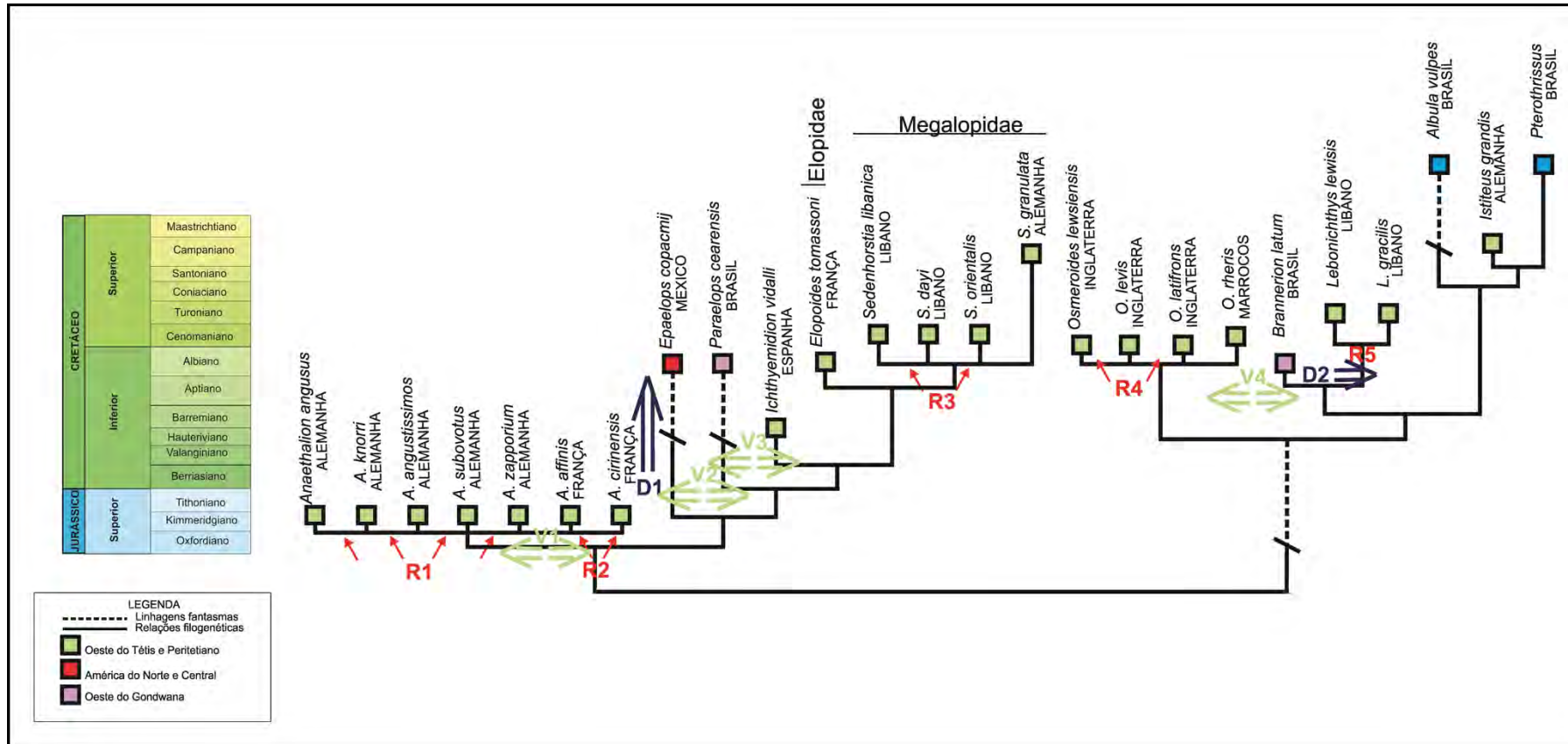
Figura 24 -Distribuição paleobiogeográfica dos Elopomorpha durante o Mesozóico.



Legenda: Para cada gênero fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (e província quando relevante), assim como as referencias bibliográficas correspondentes a Tabela 6 do Apêndice C. **A. Jurássico Superior** – 1: Alemanha (Solnhofen), †*Anaethalion*, †*Elopsomolos*; 2: França (Cerin), †*Anaethalion*, †*Naiathaelon*; **B. Cretáceo Inferior** – 3: Espanha (Las Hoyas), †*Ichthyemidion*; 4: Bélgica (Bernissart), †*Arrataielops*; 5: França (Massif des Bauges), †*Baugeichthy*; 6: Inglaterra (Sussex), †*Arrataielops*, †*Osmeroides*; 7: França (Vallentigny), †*Elopoides*; 8: Brasil (Araripe), †*Paraelops*, †*Brannerion*, †*Bullichthys*; 9: México (Tlayúa), †*Epaelops*; 10: Austrália, †*Flindersichthys*, †*Marathonichthys*; **C. Cretáceo Superior** – 11: Marrocos, †*Davichthys*, †*Osmeroides*; 12: Líbano, †*Lebonichthys*, †*Ctenodentelops*, †*Sedenhorstia*, †*Hajulia*, 13, EUA (Texas), †*Deltaichthys*; 14, Alemanha, †*Sedenhorstia*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTese, 2005 e informações plotadas provenientes de referencias da Tabela 6 no Apêndice C.

Figura 25 - Cladograma ilustrando inter-relações de Elopomorpha.



Legenda: Flechas e D1-2 em azul indicam os eventos de dispersão; Flechas e R1-5 em vermelho, eventos de radiação; flechas opostas e V1 -4 em verde, vicariância.  
 Fonte: Cladograma modificado e adaptado de Forey e Maisey, 2010, com inclusão de *Anaethalio*, *Epaelops* (nov gen et sp de elopiformes), *Elopoides* e *Sedenhorstia*.

### 5.1.7 Crossognathiformes

Os †Crossognathiformes (*sensu* TAVERNE, 1989) compreendem uma extinta ordem de Teleostei marinhos cujo registro fóssil abrange temporalmente do início do Jurássico Superior ao final do Cretáceo Superior (e.g. CAVIN, 2001; ARRATIA; TISCHLINGER, 2010), excetuando um único gênero que se estende do Paleoceno ao Eoceno (†*Platinx cognitus*: DANIL'CHENKO, 1968; †*P. macropterus*: TAVERNE, 1980).

Seus primeiros registros datam do Oxfordiano do Chile (†*Chongichthys*) e Kimmeridgiano-Tithoniano da Alemanha (†*Bavarichthys*), sendo plausível explicar uma origem no pangeia para o grupo (anterior ao Jurássico Médio), apesar de até o momento não se conhecer formas mais antigas no registro. A história natural do grupo demonstra que em diferentes momentos da era Mesozóica, eles se distribuíram por todos os continentes (Figura 26). Apesar da ampla distribuição geográfica e registro temporal inexpressível quando comparado aos outros grupos apresentados, há aproximadamente 30 espécies conhecidas, incluídas em 15 gêneros (ver apêndice C tabela 7 e referências), sendo que 85% desta diversidade “coexistiram” durante o intervalo entre o Albiano e o Turoniano.

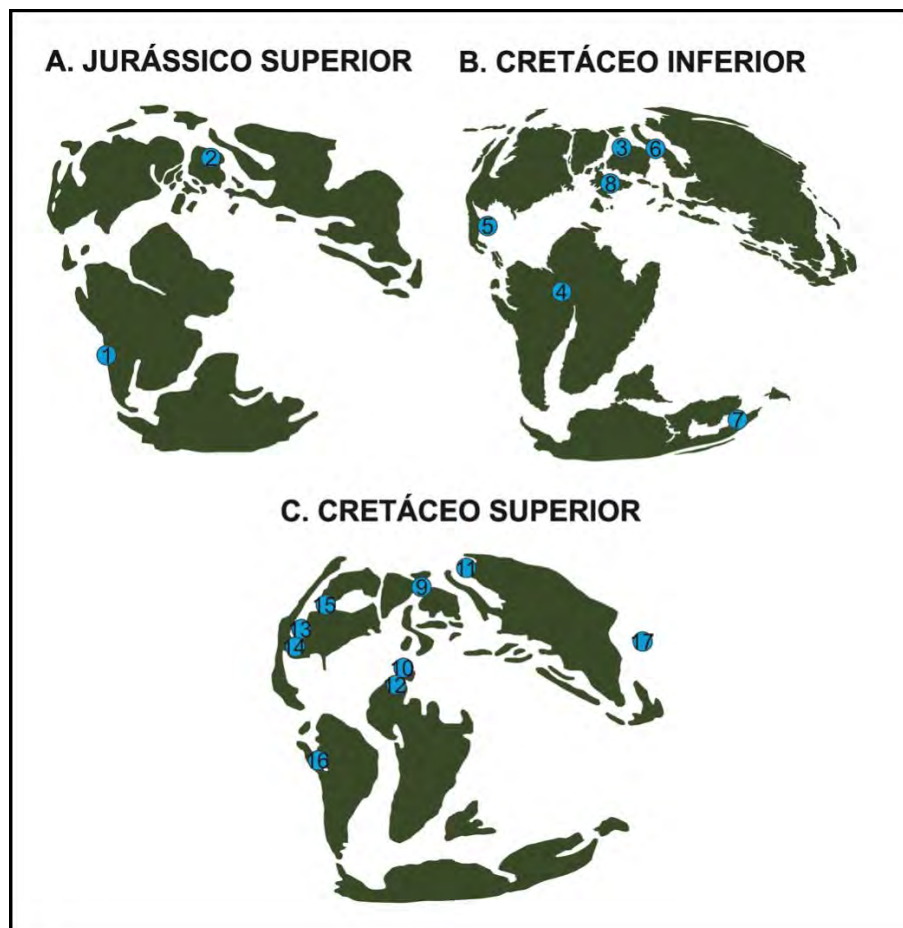
O diagrama apresentado na Figura 27 demonstra que a diversidade dos †Crossognathiformes ocorreu em resposta a cinco eventos de dispersão e cinco de vicariância. Devido o fato da hipótese filogenética adotada não incluir espécies do gênero †*Elopopsis* (4), †*Michin* (1), †*Pachyrhizodus* (10), †*Aquilopiscis*(1) e †*Tingitanichthys*, que forneceriam dados substanciais para modificar as análises realizadas, estes resultados são fornecidos como passíveis de reestruturação.

Dentre os eventos migratórios recuperados, é importante ressaltar a abertura de duas rotas de comunicação com o Tétis europeu durante o final Jurássico: conexão com o oceano Pacífico (D1: gênero †*Chongichthys* ou seu ancestral em direção à Europa) e Caribe (D2: gênero †*Bavarichthys* ou seu ancestral em direção a América do Norte). Estas duas rotas provavelmente permitiram a colonização dos †Crossognathiformes mais basais tanto horizontalmente quanto verticalmente ao longo do globo. Os outros três movimentos migratórios foram responsáveis pela especiação dos táxons mais derivados do grupo (†*Pachyrhizodontidae* e †*Crossognathidae*) durante o intervalo Albiano-Turoniano. Provavelmente, elevações do nível oceânico durante a ruptura entre a América do Sul e África, e América do Norte e Europa entre o final do Albiano e início do Cenomaniano,

facilitaram a dispersão de †*Rhacolepis* ou seus derivados (D3) da costa leste da América do Sul para o oeste da América do Sul (Colômbia), América do Norte e África ocidental; e finalmente o gênero †*Apsopelix* da Europa para os Estados Unidos (D4) e Ásia (D5).

Finalmente, cinco eventos de vicariância apresentados ocorreram em resposta a: cladogênese entre †*Opotchlichthys* (América do Norte) e †*Notelops* (América do Sul) - V1; separação entre as famílias †Pachyrhizodontidae (origem no Gondwana) e †Crossognathidae (origem na Laurásia) – V2; três espécies de †*Goulmimichthys* no Turoniano do Líbano (†*G. arambourgi*), Colômbia (†*G. gasparini*) e México (†*G. roberti*) – V3-V4; e divisão entre duas espécies do gênero †*Crossognathus*, †*C. saubadianus* (Alemanha e França) e †*C. danubiensis* (Romênia) – V5.

Figura 26 - Distribuição paleobiogeográfica dos †Crossognathiformes durante o Mesozóico.



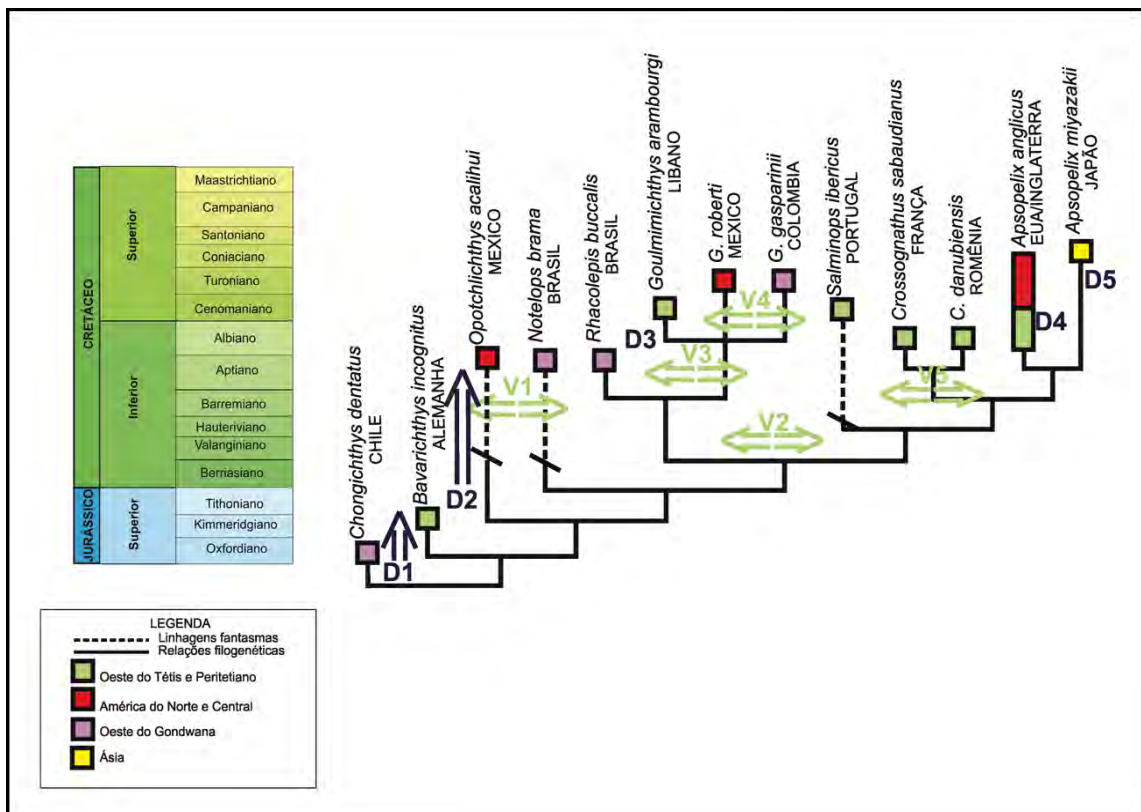
Legenda: Para cada gênero fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (e província quando relevante), assim como as referências bibliográficas correspondentes a Tabela 7 do Apêndice C. **A, Jurássico Superior** – 1: Chile (Quebrata Del Profeta), *Chongichthys*; 2: Alemanha (Solnhofen), *Bavarichthys*; **B, Cretáceo Inferior** – 3: Alemanha (Helgolândia), *Crossognathus*; 4: Brasil (Araripe), *Notelops*, *Rhacolepis*; 5: México (Tlayúa), *Michin*, *Opotchlichthys* (nov gen et sp); 6: Romênia (Girgiu), *Crossognathus*; 7: Austrália (Eromanga),



*Pachyrhizodus*; 8: França (Vallentigny), *Crossognathus*; 9: Inglaterra (Kent), *Pachyrhizodus*; *Elopopsis*, †*Apsopelix*; C. **Cretáceo Superior** – 10: Portugal (Caranguejeira), *Salminops*; 11: Eslováquia (Komen), *Elopopsis*; 12: Líbano, *Elopopsis*, *Tingitanichthys*, *Goulmimichthys*; 13: EUA (Texas), *Apsopelix*; 14, México (Vallecillo), *Pachyrhizodus*, *Goulmimichthys*; 15: Canadá (Lac des Bois), *Aquilopiscis*; 16 Colômbia (Magdalena); 17 Japão (Saku), *Apsopelix*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTSE, 2005 e informações plotadas provenientes de referências da Tabela 7 no Apêndice C.

Figura 27 - Cladograma ilustrando inter-relações de Crossognathiformes.



Legenda: Flechas e D1-5 em azul indicam os eventos de dispersão; flechas opostas e V1-5 em verde, vicariância.

Fonte: Cladograma modificado e adaptado de Arratia e Tischlinger, 2010, com inclusão de *Salminops* e *Opotchlichthys* (nov. gen. et sp. de Crossognathiformes).

### 5.1.8 Ellimmichthyiformes

A ordem †Ellimmichthyiformes representa um grupo de peixes Teleostei pertencentes à infra-classe Clupeomorpha, que está presente no registro fóssil do início do Cretáceo Inferior ao Eoceno. Geograficamente, distribuíram-se principalmente pelos estratos da África, América do Norte, Europa e Ásia (ver Figura 28). Compõem esta ordem aproximadamente 27

espécies, distribuídas em 13 gêneros e três famílias (ver Tabela 8 no apêndice C). Esta diversidade é expressa em nossos dados em resposta a cinco eventos de dispersão, seis de vicariância e seis de radiação (ver diagrama na Figura 29).

O registro mais antigo da ordem †Ellimmichthyiformes data do Valanginiano do Brasil, um †Paraclupeidae basal descrito como †*Scutatospinosus itapagiensis*. Porém a hipótese filogenética aqui adotada define seis espécies da família †Armigmatidae, presentes no Cenomaniano do Líbano e Inglaterra, como os mais primitivos dentro do grupo. Apesar de haver um hiato temporal de 39 M.a. entre os registros mais antigos das duas famílias, o aporte filogenético apresentado, suporta seus primeiros movimentos saindo do Mar de Tétis, ao mínimo antes do Valanginiano, realizado pela família †Sorbinichthyidae ou seu ancestral, e depois alcançando rios com conexão com mares epicontinentais no interior do Gondwana ocidental (ver D1). A presença da família †Thorechyinae, grupo irmão de †Scutopinosinae, no Cenomaniano do Marrocos (ver D2) e o clado †‘*Diplomystus*’ *solignaci* - †*Rhombichthys intoccabilis*, grupo-irmão de †*Ellimmichthys*, no Cenomaniano do oriente Médio (ver D3) reforçam a hipótese de dispersão destes ou seus ancestrais saindo do Gondwana ocidental para estas áreas.

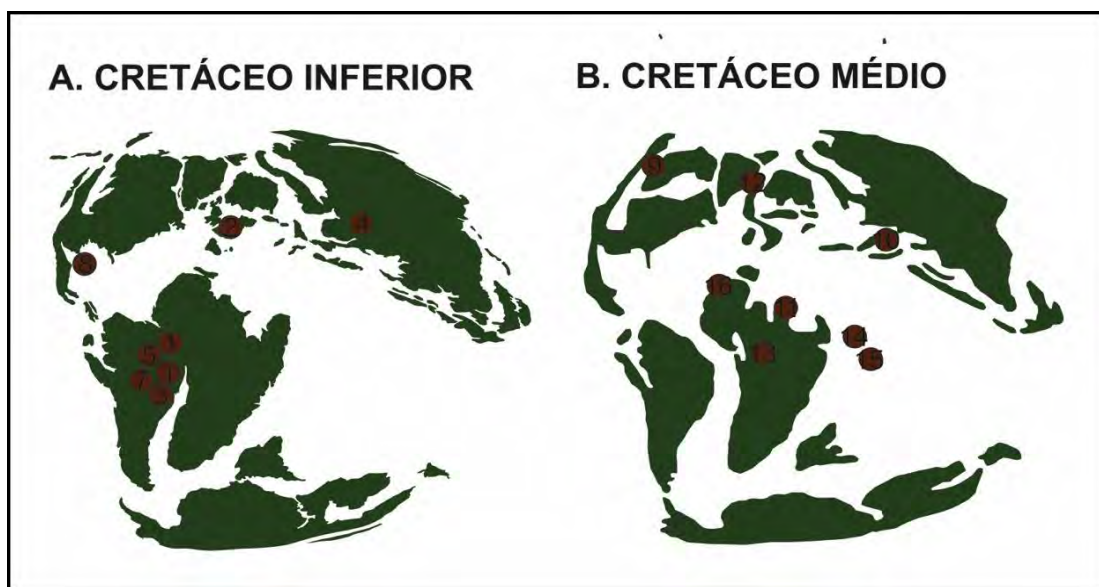
Três eventos vicariantes sucessivos ocorridos no Gondwana foram responsáveis pela grande diversificação da ordem †Ellimmichthyiformes: a) o isolamento ambiental ocorrido entre as faunas do Norte da África (marinhas) e interior do Gondwana (dulcícolas), que diferenciou as famílias †Sorbinichthyidae e †Paraclupeidae (ver V1 na Figura 29; corroborado por reconstituições costeiras de SMITH et al., 1994); b) cladogênese de uma série de táxons supostamente em resposta a separação entre África e América do Sul (V2-4; e.g. MAISEY, 2000). Este isolamento culminou na deriva taxonômica entre †*Scutatospinosus*-†*Kwangoclupea* (respectivamente, Brasil e Congo; V2), †*Ellima branneri*-†*E. guinensis* e †*Ellimmichthys maceioensis*-†*E. goodi* (ambos, respectivamente, Brasil e Guiné Equatorial; V3 e V4); c) isolamento entre as faunas da América do Norte e Sul, que diferenciou †Ellimmichthyinae e †Paraclupeinae (V6).

A subfamília †Paraclupeinae representa entre os grupos pertencentes a esta ordem, o mais cosmopolita. Suas espécies até o momento foram encontradas em depósitos marinhos, dulcícolas e eurialinos do Hemisfério Norte. Foram identificados dois eventos de dispersão oriundos da América do Norte, um em direção a Ásia (†*Paraclupea*; ver D4 na Figura 29), e outro alcançando o norte da África (†*Triplomystus*; D5).

Finalmente, dos seis eventos de radiação ocorridos nos estratos tetianos, ao mínimo

três linhagens se diversificaram no Cenomaniano do Líbano, e outras duas ocorreram no Cenomaniano do Marrocos. Estes eventos geraram três espécies do gênero †*Armigatus* (†*A. brevissimus*, †*A. mamourensis* e †*A. alticorpus*; R1); dois †*Diplomystus* (†*D. birdi*, †*D. dubertreti*; R2); dois †*Sorbinichthys* (†*S. elusivo* e †*S. africanus*; R3), dois †*Thorectinichthys* (†*T. macronensis* e †*T. rhadinus*) e dois †*Triplomystus* (†*T. noorae* e †*T. oligocostatus*) – R4.

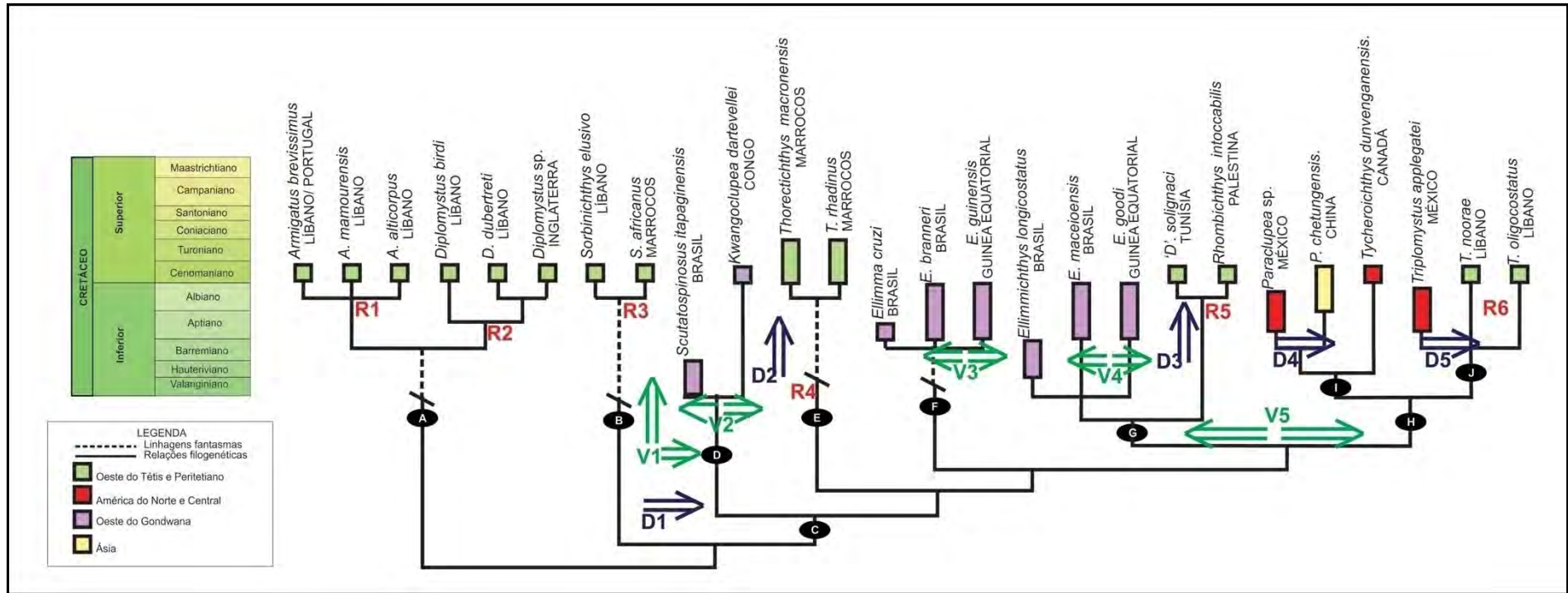
Figura 28 -Distribuição paleobiogeográfica de †Ellimmichthyiformes durante o Mesozóico.



Legenda: Para cada gênero fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (e província quando relevante), assim como as referências bibliográficas correspondentes a Tabela 8 do Apêndice C. **A. Cretáceo Inferior** – 1: Brasil (Bahia), †*Scutatupinosus*; 2: Espanha (Biscay), †*Ezkutuberezi*; 3: Brasil (Bahia), †*Ellimmichthys*; 4: China (Zhejiang e Fujian), †*Paraclupea*; 5: Brasil (Pernambuco), †*Ellimma*; 6: Brasil (Alagoas), *Ellimmichthys*; 7: Brasil (Sergipe), †*Ellimma*; 8: México (Chiapas), †*Paraclupea*, †*Triplomystus*; **B. Cretáceo Médio** – 9: Canadá (Duvengan), †*Tychoichthys*; 10: Palestina (Yabrub), †*Rhombichthys*; 11: Tunísia (Gaès), †*Diplomystus*; 12: Inglaterra (Kent), †*Diplomystus*; 13: Zaire (Kwango), †*Kwangochlupea*; 14: Líbano (Sahel Alma), †*Diplomystus*; 15: Líbano (Namoura), †*Armigatus*, †*Sorbinichthys*, †*Triplomystus*; 16: Marrocos (Akrabou), †*Sorbinichthys*, †*Thorectichthys*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTese, 2005 e informações plotadas provenientes de referências da Tabela 8 no Apêndice C.

Figura 29 - Cladograma mostrando interrelações de †Ellimmichthyiformes.



Legenda: Flechas e D1-5 em azul indicam os eventos de dispersão; R1-6 em vermelho, eventos de radiação; flechas opostas e V1 -5 em verde, vicariância. Clados são representados por bolas negras com letras, que indicam: A, †Armigatidae; B, †Sorbiniichthyidae; C, †Paraclupeidae; D, †Scutatopinosinae; E, †Thorectichthyinae; F, †Ellimminae; G, †Ellimmichthyinae; H, †Paraclupeinae; I, †Paraclupeini; J, †Triplomystini.

Fonte: Cladograma modificado de Murray e Wilson, 2013.

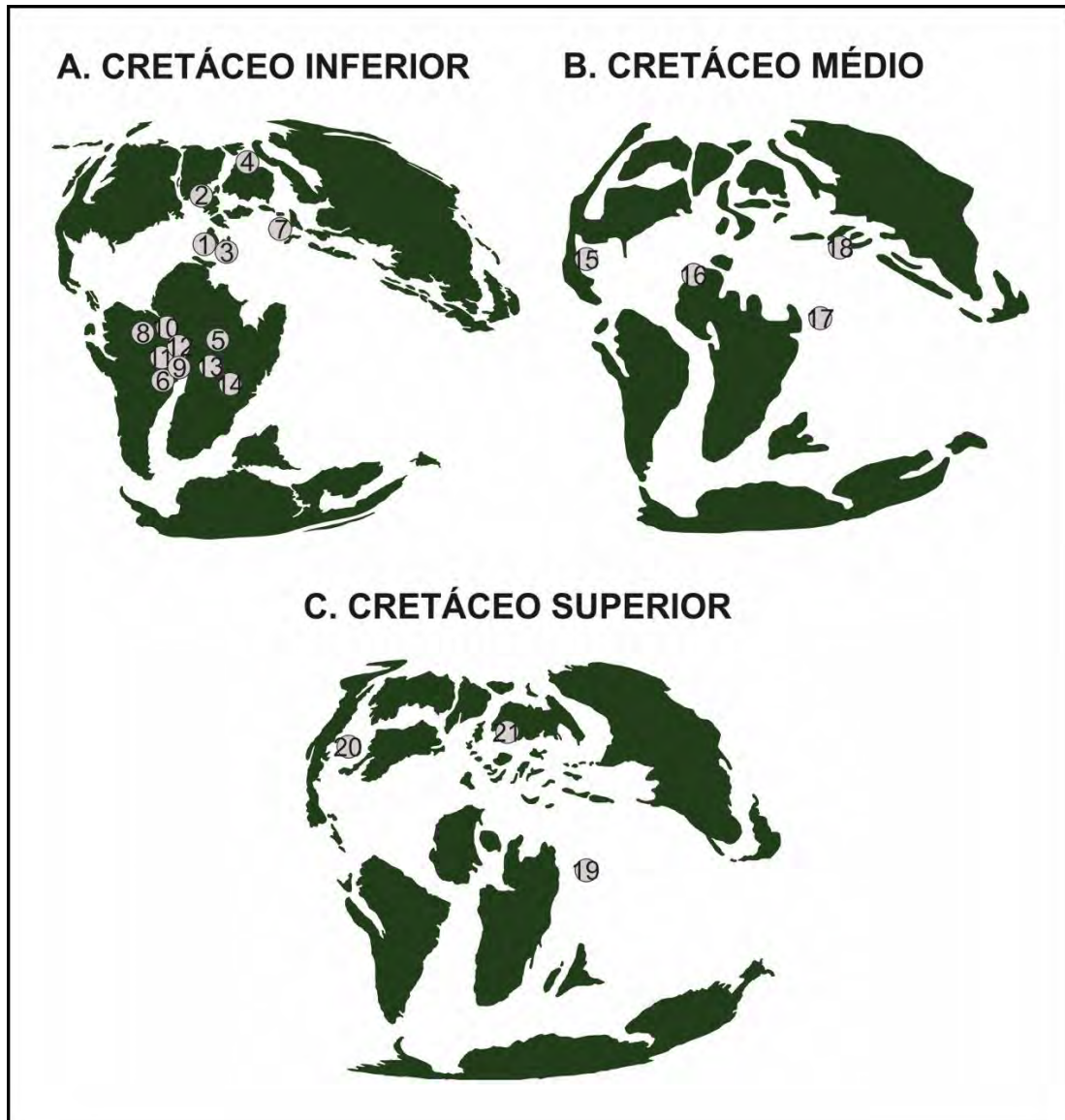
### 5.1.9 Gonorynchiformes

Gonorynchiformes representa uma ordem de peixes Teleostei pertencentes à superordem Ostaryophisi (GREENWOOD *et al.*, 1966). Levando em conta o registro fóssil, sua história evolutiva iniciou-se no início do Cretáceo, ocupando ambientes marinhos, dulcícolas e lacustres principalmente da Europa, América do Sul, África Central e Setentrional, e Oriente Médio (ver Figura 30 e 31). Durante este período em questão, este grupo era restrito a duas subordens, Chanoidei (†*Aethalionopsis* + Chanidae) e Gonorynchoidei (apenas Gonorhynchidae) (*sensu* GRANDE; POYATO-ARIZA, 1999), 14 gêneros e 17 espécies (ver Figura 30 e Tabela 9 no apêndice C). Atualmente, são restritos a dois gêneros marinhos presentes no Indo-Pacífico (i.e. *Chanos* e *Gonorhynchus*) e outros cinco africanos dulcícolas ou eurialinos (*Phractolaemus*, *Cromeria*, *Grasseichthys*, *Parakneria* e *Kneria*) (e.g. GRANDE; POYATO-ARIZA, 1999).

As relações de parentesco entre alguns grupos pouco estabelecidos entre os gêneros da subfamília Chaninae e Gonorynchinae, os primeiros registros no Berriasiano da Europa e a presença abrupta de vários táxons nas Américas, África e Oriente Médio num intervalo de tempo curto entre Albiano-Cenomaniano, nos leva a crer que a origem e diversificação do grupo são bastante artificiais com relação à realidade. Esta artificialidade de registro será explicada detalhadamente, abaixo.

Voltando ao início do Cretáceo em questão, especificamente no Berriasiano de Bernissart (Belgica) e Berriasiano-Valanginiano de Montsec, são registradas as formas mais antigas dentro da ordem, respectivamente, o Chanoidei basal †*Aethalionopsis* e os Rubiesichthyinae basais †*Rubiesichthys* e †*Gordichthys* (e.g. GAUDANT, 1968; WENZ, 1984; POYATO-ARIZA, 1996). A presença destes três táxons bastantes distintos morfológicamente no mesmo intervalo de tempo (ver distinções morfológicas nos trabalhos citados anteriormente), denotam a origem deste grupo no mínimo ao Jurássico Superior do Oeste do Tétis, apesar de nenhum estrato do Jurássico europeu apresentar até o momento, um táxon ancestral a estas formas. Como mencionado anteriormente, uma série de argumentos suportam estas hipóteses (i.e. filogenéticos, geocronológicos e geográficos).

Figura 30 -Distribuição paleobiogeográfica de Gonorynchiformes durante o Cretáceo.



Legenda: Para cada gênero fornecemos o estágio (ou intervalo estratigráfico) cujo cada táxon foi encontrado, o país de origem (e província quando relevante), assim como as referências bibliográficas correspondentes a Tabela 9 do Apêndice C. **A. Cretáceo Inferior** – 1: Espanha (Montsec), †*Rubiesichthys*; 2: Inglaterra (Sussex), †*Aethalionopsis*; 3: Espanha (Las Hoyas), †*Rubiesichthys*, †*Gordichthys*; 4: Belgica (Bernissart), †*Aethalionopsis*; 5: Gabão (Rio Muni), †*Parachanos*; 6: Brasil (Minas Gerais), †*Dastilbe*; 7: Itália (Castellamare), †*Aethalionopsis*; 8: Brasil (Maranhão), †*Dastilbe*; 9: Brasil (Bahia): †*Nanaichthys*, †*Dastilbe*; 10: Brasil (Paraíba): †*Tharrhias*; 11: Brasil (Ceará), †*Dastilbe*, †*Tharrhias*; 12: Brasil (Pernambuco): †*Dastilbe*; 13: Guiné Equatorial (Rio Benito), †*Parachanos*; 14: Congo, †*Charitosomus*; **Cretáceo Médio** – 15: México (Chiappas), †*Sapperichthys*; 16: Marrocos, †*Parachanos*; 17: Líbano (Hakel), †*Charitosomus*, †*Hakeliosomus*, †*Charitopsis*; 18: Jerusalém (Ramallah), †*Judeichthys*, †*Ramallichthys*; **Cretáceo Superior** – 19: Líbano (Sahel Alma), †*Charitosomus*; 20: EUA (Montana), †*Notogoneus*; 21: Alemanha (Baumberg), †*Charitosomus*.

Fonte: Mapas adaptados de SCOTSE,2005 e informações plotadas provenientes de referências da Tabela 9 no Apêndice C.

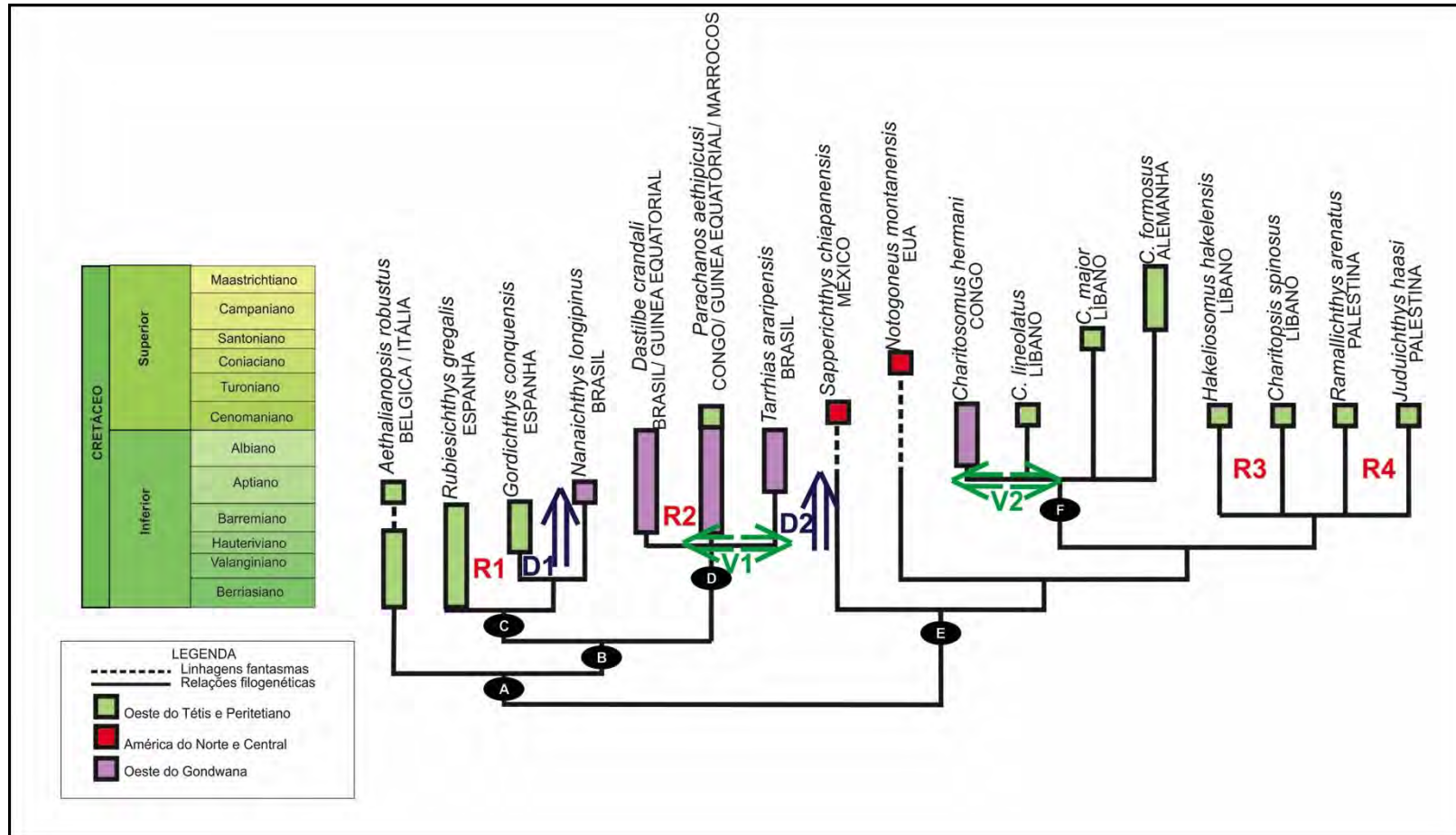
A presença do Gonorynchidae mais basal, †*Sapperichthys* (ver AMARAL et al. 2013) no Cenomaniano da América do Norte; e do †Rubiesichthyinae gondwanico, †*Nanaichthys* (ver AMARAL et al., 2012), proximamente mais relacionado às formas mais basais da Espanha (ver clado na Figura 31, e D1 e D2 na mesma figura), reforça a hipótese que estes eram táxons bem estabelecidos em ambos continentes, e possivelmente seus ancestrais transpuseram rota epicontinentais oriundas da expansão Tétis Mediterrâneo-Caribenho no Jurássico Médio (ver ABERHAM, 2002). Nenhum Chanidae ainda foi encontrado na América do Norte, e nenhuma evidência ajuda a sustentar a natureza desta ausência (i.e. extinto antes de ser preservado, existiu porém não foi preservado ou de fato não existiu).

Outros táxons mais derivados de ambos clados, Chanidae e Gonorhynchidae, registrados no Barremiano da América do Sul e África Central (Chaninae †*Dastilbe*, †*Parachanos* e †*Tharrhias*; e Gonorhynchidae †*Charitosomus*), corroboram que estas linhagens fantasmas se dispersaram anterior a esta idade.

Além de dispersão, outros dois eventos vicariantes são rastreados na filogenia adotada. O V1, ocorrido em Chaninae no Gondwana, é um processo de cladogênese em resposta a separação entre América do Sul e África (ver V1 na Figura 31; e.g. Maisey, 2000), responsável por divergir †*Parachanos* (presente do Barremiano-Cenomaniano do Congo, Guinéa Equatorial e Marrocos) e *Tharrhias* (Aptiano-Albiano do nordeste do Brasil). O V2, ocorrido entre duas espécies de †*Charitosomus*, uma presente em estratos dulcícolas do Albiano-Cenomaniano do Congo (†*C. hermani*) e marinho do Cenomaniano do Líbano (†*C. lineolatus*). Provavelmente a intolerância? à salinidade impediu estas faunas de intercambiar (mesmo evento observado em Ellimmichthiformes explicado na seção anterior).

Finalmente, quatro eventos de radiação, ocorridos principalmente: no Hauteriviano-Barremiano de Las Hoyas, Espanha (ver R1 na Figura 31; evento responsável pela diferenciação a nível genérico entre †*Rubiesichthys* e †*Gordichthys*); Aptiano-Albiano do nordeste do Brasil (ver R2 na Figura 31; diferenciação a nível genérico entre †*Dastilbe* e †*Tharrhias*); Cenomaniano de Hakel e Cenomaniano de Sahel Alma, Líbano (ver R3 na Figura 31; diferenciação de dois táxons monoespecíficos, †*Hakeliosomus* e †*Charitopsis*); e Cenomaniano de Ramallah, Oriente Médio (ver R4 na Figura 31; diferenciação de dois gêneros monoespecíficos, †*Ramallichthys* e †*Judeichthys*).

Figura 31 - Cladograma mostrando interrelações de Gonorynchiformes.



Legenda: Flechas e D1-2 em azul indicam os eventos de dispersão; R1-4 em vermelho, eventos de radiação; flechas opostas e V1 -2 em verde, vicariância. Clados são representados por bolas negras com letras, que indicam: A, Chanoidei; B, Chanidae; C, Rubiesichthynae; D, Chaninae; E, Gonorynchidae; F, Gonorynchinae.  
 Fonte: Cladograma modificado de Grande e Poyato-Ariza, 1999 ; Amaral et al. 2013.



## 5.2 Correlações entre os processos

Vários autores (e.g. NORELL, 1992; ALROY et al., 2001; CAVIN; FOREY, 2007) questionaram o quanto as linhagens fantasmas, o efeito *lagerstätten* e a própria natureza amostral podem enviesar a investigação de quaisquer dos eventos biogeográficos quando o objeto de estudo trata-se do registro fóssil. Apesar de todos estes problemas levantados terem alto impacto no estudo de táxons individuais, os modelos globais aqui apresentados são genuínos e refletem a evolução do sistema Terra afetando a diversidade e distribuição dos grupos aqui levantados.

Entre os dados aqui analisados foram obtidos no total, em ordem de significância, 45 eventos de radiação, seguidos por 39 de dispersão e 28 de vicariância (ver Tabela 6). Por questões práticas, os eventos de dispersão e vicariância, ambos em suas devidas proporções, melhor explicam a distribuição das faunas ao longo do tempo. Ao evento de radiação caberá um questionamento pertinente, reforçado pelas tabelas 6 e 7 apresentadas abaixo.

Tabela 6 - Comparação entre quantidade de eventos biogeográficos ocorridos aos táxons durante o Mesozóico.

TÁXON	R	D	V
†Macrossemiidae	5	2	-
†Ionoscopiformes	5	3	2
†Pycnodontiformes	8	8	-
†Aspidorhynchiformes	5	4	2
†Ichthyodectiformes	7	8	8
Elopomorpha	5	2	4
†Crossognathiformes	-	5	5
†Ellimmichthyiformes	6	5	5
Gonorynchiformes	4	2	2
<b>TOTAL</b>	<b>45</b>	<b>39</b>	<b>28</b>

Legenda: o significado das abreviaturas, **R**, radiação, **D**, dispersão e **V**, vicariância

Os eventos de radiação são identificados no registro fóssil como resultados de especiação simpátrica e/ou sucessão faunísticas ocorridas durante o tempo. São mais sensíveis de serem diagnosticados quando o táxon em questão esteve presente em depósitos cuja natureza de preservação é excepcional. Na Tabela 7 são enumerados os depósitos de

preservação atribuídos na literatura corrente como *konservat-lagerstätten*, onde os processos de radiação foram melhor identificados para os nove grupos. Os dados ilustram que o maior impacto para estes eventos ocorreram principalmente no intervalo Kimmeridgiano-Tithoniano (i.e. Purbeck Beds, Cerin e Solnhofen) e no Cenomaniano (i.e. Namoura, Goulmina, Kem Kem Beds). Todos os táxons em uma forma geral tiveram suas diversidades mais afetadas por radiação que outros eventos (exceção para †Ichthyodectiformes). Segundo Cavin et al. (2007), 60% da ictiofauna marinha presente no Aptiano, também estava presente no Jurássico Superior (e.g. †pseudonotídeos, †macrosemiídeos, †ionoscópiiformes, †aspídorhínchideos e †Ichthyodectiformes), enquanto outros 40% (e.g. gonorínchideos, chanídeos e †Ellimmichthyiformes) surgiram naquele momento em questão e se diversificaram no Cenomaniano. Isto ilustra que em certos casos a natureza do registro reflete sincronicamente as maiores taxas de diversificação das biotas globais, assim como as apresentadas na Tabela 7.

Tanto o final do Jurássico quanto o Cretáceo Médio foram marcados por vários eventos no sistema Terra, para citar alguns: elevação do nível oceânico, expansão do Tétis do Mediterrâneo ao Oceano Pacífico (no Jurássico), origem do oceano Atlântico Sul (no Cenomaniano), além de mudanças drásticas de temperatura (e.g. SMITH, 1983; GALE et al., 2000; MAISEY, 2000; DROMART et al., 2003; CAVIN et al., 2007). O real desafio talvez seja encontrar metodologias que correlacionam eventos de radiação à plasticidade e tolerância de algumas espécies que compõem estes grupos a modificações de temperatura para constatar o quanto estes efeitos influenciaram a diversificação destas faunas. CAVIN et al. (2007) hipotetizou que a diversidade de alguns clados marinhos (entre os aqui estudados: †Ionoscópiiformes, †Ichthyodectiformes e †Ellimmichthyiformes) são correlacionadas as modificações da temperatura oceânica (negativamente ou positivamente). As maiores taxas, envolvendo principalmente o Tétis, ocorreram justamente durante o Tithoniano e Cenomaniano.

Tabela 7 - Unidades *fossil lagerstätten* mesozóicas que apresentaram maior quantidade de eventos de radiação.

N	Unid/tx	MAC	ION	PYC	ASP	ICH	ELO	CRO	ELL	GON
1	Purbeck	-(3)	<b>2(3)</b>	<b>1(2)</b>	<b>1(3)</b>	<b>2(5)</b>	-	-	-*	-*
2	Cerin	<b>2(5)</b>	2(3)	<b>1(5)</b>	<b>1(3)</b>	<b>1(3)</b>	<b>1(3)</b>	-	-*	-*
3	Solnhofen	<b>3(8)</b>	2(10)	<b>2(10)</b>	<b>2(5)</b>	<b>1(4)</b>	<b>1(6)</b>	(1)	-*	-*
4	Las Hoyas	-(2)	-	-	-	-	-(1)	-	-*	<b>1(2)</b>
5	Araripe	-	1(3)	<b>1(3)</b>	<b>1(3)</b>	<b>1(1)</b>	-(1)	(2)	-*	<b>1(2)</b>
6	Tlayúa	-(2)	1(2)	<b>1(2)</b>	-(2)	-(1)	-(1)	(2)	-*	-
7	Namoura	-	-	<b>2(8)</b>	-(1)	-	<b>2(9)</b>	(1)	<b>3(8)</b>	<b>2(4)</b>
8	Kem Kem	-	-	-(2)	-	-(2)	-	-	<b>2(3)</b>	-
9	Yabrub	-	-	-	-(1)	-	-	-	-(1)	<b>1(2)</b>

Legenda: Além dos eventos de radiação em negrito, são apresentados entre parênteses a diversidade taxonômica para cada grupo analisado. As ausências com asterisco representam ausências genuínas, por tal taxa não existirem no tempo geológico envolvido. Localidades: 1, Purbeck Beds, Inglaterra; 2, Cerin, Ain, França; 3, Solnhofen, Bavária, Alemanha; 4, Las Hoyas, Espanha; 5, Araripe, Ceará, Brasil; 6, Tlayúa, Puebla, México; 7, Namoura, Líbano; 8, Kem Kem Beds, Gba Sba, Marrocos; 9, Ein Tabrub, Palestina. Táxons: MAC, Macrosemiidae; ION, Ionoscopiformes; PYC, Pycnodontiformes; ASP, Aspidorhynchiformes; ICH, Ichthyodectiformes; ELO, Elopomorpha; CRO, Crossognathiformes; ELL, Ellimmichthyiformes; GON, Gonorynchiformes.

Fonte: Literatura apresentada em anexo para tabelas 1-9 no Apêndice A.

### 5.2.1 Principais rotas de dispersão

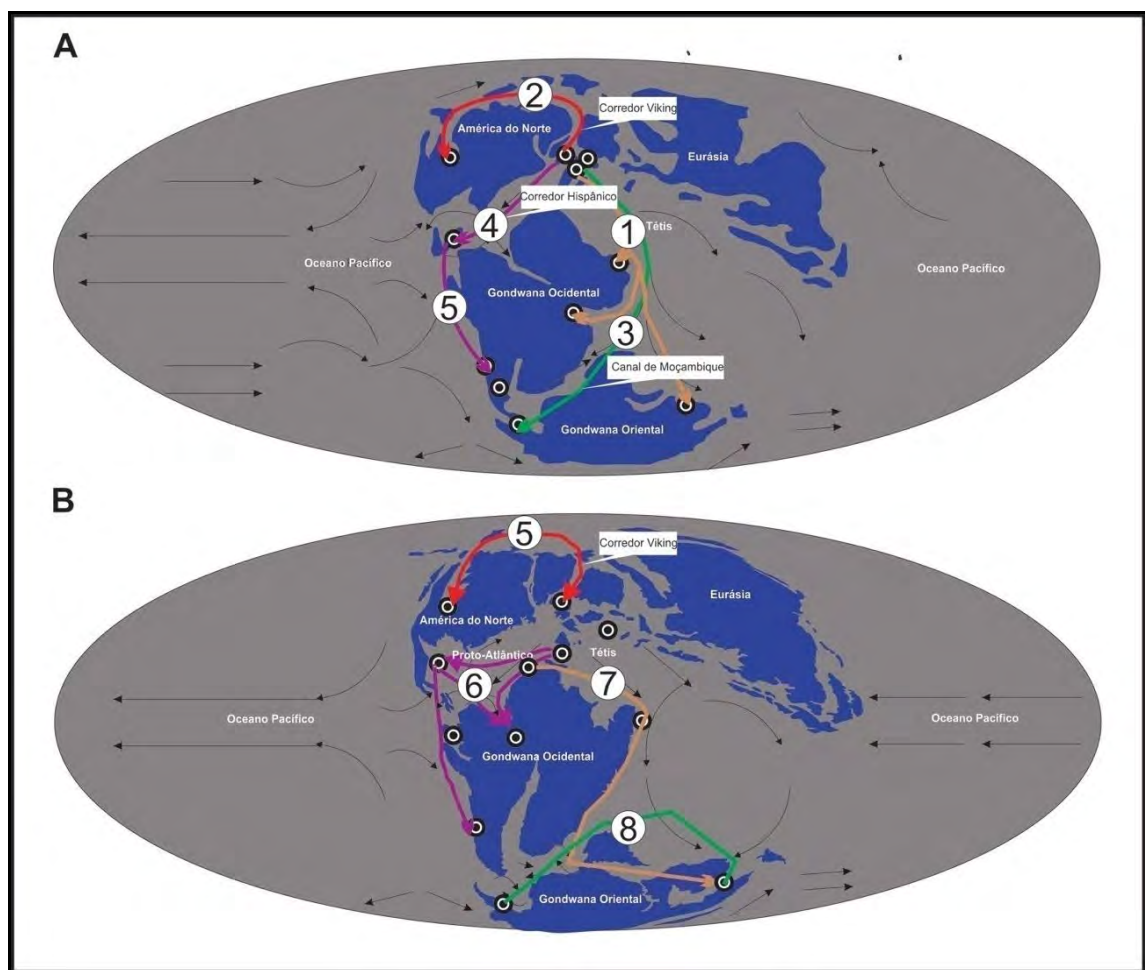
Na figura 32 foram plotados oito rotas que representaram as mais significativas e que possivelmente influenciaram na distribuição e diversificação da paleoictiofauna aqui apresentada. Como os sinais obtidos entre os períodos Triássico Médio e Jurássico Inferior pouco contribuíram nos dados apresentados, foi focado apenas em dados referentes aos períodos sucessivos a estes dentro do Mesozóico, em específico Oxfordiano-Turoniano.

No início do Triássico (~250 m.a.), todos os blocos continentais se encontravam unificados num só paleocontinente (Pangeia), rodeada exclusivamente por dois oceanos, o Pantalassa à oeste e o Tétis, à leste. Fundamentalmente, as principais rotas marinhas acessíveis para a dispersão das faunas marinhas eram: Peri-Pangeia, Tetiana e trans-Pantalassa (Bardet et al., 2014). No intervalo Rhaetiano-Hetttagiano (~200m.a.), o Pangeia começa a se fragmentar. Consequentemente, dois paleocontinentes nitidamente começam a se individualizar, Laurásia ao norte (onde atualmente se encontram América do Norte, Groelândia, Europa, Ásia) e Gondwana ao sul (atualmente, América do Sul, África, Antártica, Índia e Oceania).

A atividade tectônica e as mudanças no nível do mar propiciaram a formação de novas rotas ou corredores, que foram importantes para dispersão de faunas cujo ponto de origem era o Tétis (ver Figura 32). Dentre estas, destaca-se: A) Corredor Viking (ver WESTERMANN,

1993), um mar epicontinental entre Noruega e Groelândia, aberto no Pliensbachiano Superior, responsável pela conexão entre Ártico e o mar de Tétis; B) Corredor Hispânico, mar epicontinental efetivado durante o Oxfordiano, conectou o Tétis ao Pacífico e eventualmente ao interior do Gondwana ocidental (ver KOUTSOUKOS, 1992; ABERHAM, 2002); C) Canal de Moçambique, rota que conectava o leste da África com o sul dos Andes via Antártica, aberto no Calloviano e efetivado durante o Tithoniano (ver ENNEY, 1993).

Figura 32 – Hipóteses de rotas reconstruídas baseado nos principais eventos de dispersão ocorridos nos nove táxons analisados.



Legenda: A, Reconstrução do Jurássico Superior, B, Reconstrução do Cretáceo Inferior. 1, Rota Tetiano (linha amarela); 2, Corredor Viking (linha vermelha); 3, Canal de Moçambique (linha verde); 4, Corredor Hispânico (linha roxa); 5, Oceano Pacífico (linha roxa); 6, Proto Atlântico (linha roxa); 7, Rota África-Oceania (linha amarela); 8, Península Antártica-Oceania.

Todos estes três corredores apresentados acima foram reconstruídos baseados em modelos de distribuição de invertebrados marinhos (e.g. HALLAM, 1994; CECCA, 2002). Apenas por questões práticas, o equivalente ao Corredor Hispânico, presentes no Cretáceo foi tratado como oceano Proto-Atlântico Central. Apesar de nome diferente, estes corredores se equivalem em localização.

#### 5.2.1.1 Rota Tetiana (ver Figura 32 [1])

A rota Tetiana era um “corredor” responsável pela dispersão de táxons na costa leste do paleocontinente Pangeia. Esta rota era influenciada pela circulação oceânica que propulsionava o intercâmbio entre faunas Europeias, costa oeste da África e Oceania. Isto explica a presença de †*Ophiopsis* tanto no Jurássico superior (Tithoniano) da Europa quanto Zaire e Etiópia e os gêneros †*Uarbrychthys* e †*Aspidorhynchus* na Austrália.

#### 5.2.1.2 Corredor Viking (ver Figura 29A[2] e B[5]) e Canal de Moçambique (32A[7])

Tanto o corredor Viking quanto o Canal de Moçambique foram caminhos mais curtos para colonização das regiões Ártica e Antártida durante o Jurássico (BARDET et. al. 2014). O Corredor Viking facilitou a dispersão de †*Occithrissopsis* (presente no Bathoniano da Formação Wyoming, EUA) para o noroeste da América do Norte, enquanto o Canal de Moçambique, †*Antarctithrissops* (presente no Tithoniano da Antártida) para península Antártica. A proximidade filogenética de ambos os táxons europeus mais basais do Kimmeridgiano-Tithoniano como †*Thrissops* e †*Allothrissops* suporta estas duas passagens. Diferentemente da hipótese biogeográfica proposta por Arratia et al. (2004) e Cavin et al. (2014), não foi encontrado nenhum †Ichthyodectiformes basal no Jurássico da costa oeste da América do Sul, tampouco leste da América Central para corroborar a migração para as duas áreas via Corredor Hispânico. Apesar da disparidade amostral entre estudos de estratos do Jurássico do Hemisfério Norte e Sul (ver LOPEZ-ARBARELLO et al., 2008), a hipótese aqui levantada é suportada pela similaridade de faunas de ambas as unidades Jurássicas (noroeste

da América do Norte, oeste do Tétis e Antártida). Este mesmo modelo foi reconstruído para †ictiossauros cosmopolitas da família †Ophthalmosauridae (e.g. BARDET et al., 2014) e invertebrados (e.g. ABERHAM, 2002; DERA et al., 2011; ARIAS, 2006).

Durante o intervalo Aptiano-Turoniano, o Corredor Viking também conectou faunas das Bacias do Interior Oeste (*Western Interior Basin*; ver SHIMADA et al., 2006) às encontradas em regiões próximas ao Ártico na Eurásia (i.e. Kent e Saxônia, Inglaterra e Alemanha). Na tabela 8 são apresentados os táxons que reforçam esta similaridade de faunas entre as duas paleoprovíncias.

Tabela 8 - Similaridade filogenética entre faunas que possivelmente intercambiaram pelo Corredor Viking entre o Cretáceo Inferior e o Cretáceo Médio.

Clados/Faunas	WIB	Eurásia
†Ionoscopiformes	<i>Macripistius arenatus</i>	<i>M. arenatus</i>
†Pycnodontiformes	<i>Micropycnodon</i>	Mesturidae ancestral
	<i>Anomoedus barberi</i>	<i>A. angustus</i>
†Ichthyodectiformes	<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	<i>I. tenuidens</i>
	<i>Xiphanicus audax</i>	<i>X. mantelli</i>
	<i>Prosaurodon pygnaeus</i>	<i>Prosaurodon</i> sp.
†Crossognathiformes	<i>Apsopelix anglicus</i>	<i>A. anglicus</i> , <i>A. miyazakii</i>
	<i>Pachyrhizodus caninus</i>	<i>Pch. caninus</i>

Legenda: As unidades estratigráficas que compõem cada fauna: Bacias do Interior Oeste, Cenomaniano-Turoniano dos Estados Unidos e Canadá; Eurásia, Aptiano-Turoniano de Kent (Inglaterra) e Cenomaniano da Saxônia (Alemanha). Sigla WIB, Western Interior Basin.

Fonte: Dados referentes as Tabelas 2,3 e 5-7 no Apêndice A.

### 5.2.1.3 Corredor Hispânico (ver Figura 32B[4 e 5])

O Corredor Hispânico foi a principal rota responsável pela conexão do Tétis com Caribe e o oceano Pacífico (oeste da América do Sul). Na literatura ainda é discutido o momento exato em que esta rota efetivamente propiciou o intercâmbio entre estas faunas (e.g. ABERHAM, 2002; ARIAS, 2006; DERA et al., 2011). Dados baseados principalmente em paleoinvertebrados confirmam que este corredor tenha surgido ainda no Hettagiano, e durante

o Toarciano tornou-se mais efetivo.

A presença de †*Gyrodus* e †*Aspidorhynchus*, aos estratos do Kimmeridgiano-Tithoniano da Europa, Oxfordiano da América Central (México e Cuba) e costa oeste da América do Sul (Argentina e Chile) (ver Figura 32A[4 e 5]; e.g. BRITO, 1997; KRIWET, 2001), suscita a relação entre estas áreas no mínimo ao Oxfordiano. Resultados semelhantes foram encontrados por ARRATIA (1994; 1996) com o estabelecimento das relações filogenéticas de teleósteos da família †Varasichthyidae e por uma série de trabalhos sobre répteis marinhos (e.g. GASPARINE & FERNANDES, 2006; GASPARINE, 2007).

#### 5.2.1.4 Corredor Proto-Atlântico Central (ver Figura 29B [6])

Maiores aspectos com respeito a este corredor foram explorados em maiores detalhes no próximo capítulo apresentado (Capítulo 7). Aqui apenas alguns tópicos foram colocados em questão.

Durante o Cretáceo, especificamente o intervalo Aptiano-Albiano, três rotas na região do Atlântico Central (derivadas do Corredor Hispânico) propiciaram o intercâmbio entre as faunas do Tétis, América Central e Gondwana (aqui são as bacias que Arai [2014] definiu como BCMB, bacias marginais continentais brasileiras). Na tabela 9 foi demonstrada uma série de 28 táxons que filogeneticamente suportam a existência desta paleo-rota. A rota Tétis – América Central é obviamente demonstrada pela proximidade entre as áreas, sedimentação marinha da Formação Tlayúa (e.g. APPLEGATE, 1998), além de reconstituições tectônicas e das circulações oceânicas para aquele tempo (e.g. SCOTese, 2005; BARCLAY, 2008). Enquanto a rota Tétis – BCMB, pouca atenção tem recebido nos modelos clássicos de reconstituições paleogeográficas baseadas na tectônica de placas (ARAI, 2014). A hipótese aqui apresentada é amparada pela presença de uma série de peixes filogeneticamente relacionados ao Tétis europeu, o que também foi observado por diversos autores em estudos de faunas de dinoflagelados, equinóides e amonitas (e.g. KOUTSOUKOS, 1992; DIAS-BRITO, 2002; ARAI, 2014). Embora o suporte filogenético aponte maiores similaridades entre as faunas da BCMB com Tétis que América Central, a rota América Central-BCMB também pode ser reconstruída, se confirmado a presença de †*Vinctifer comptoni* (também presente no Aptiano-Albiano do nordeste do Brasil) no Albiano da Formação Tlayúa

(ALVARADO-ORTEGA & BRITO, observação pessoal). Além de †*Vinctifer*, são encontrados em ambas as províncias, †*Araripychthys* e †*Neoproscinetes*.

Tabela 9 - Similaridade filogenética entre faunas que possivelmente intercambiaram pelas Rotas do Central Atlântico.

Clados/faunas	Oeste Tétis	América Central	Gondwana
†Macrosemiidae	<i>Notogogus</i>	<i>Notogogus</i>	-
	<i>Macrosemius</i>	<i>Macrosemiocotzus</i>	-
†Ionoscopiformes	<i>Ophiopsis</i>	<i>Teoichthys</i>	<i>Placidichthys</i>
	<i>Ionoscopus</i>	<i>Quetzalichthys</i>	<i>Oshunia</i>
†Pycnodontiformes	<i>Ocloedus</i>	<i>Tepexichthys</i>	
	<i>Proscinetes</i>	<i>Neoproscinetes</i>	<i>Neoproscinetes</i>
†Aspidorhynchiformes	<i>Aspidorhynchus/Belonostomus</i>	<i>Belonostomus</i>	<i>Belonostomus</i>
	-	<i>Vinctifer</i>	<i>Vinctifer</i>
†Ichthyodectiformes	<i>Chriocentrites/Eubiodectes</i>	-	<i>Cladocyclus</i>
Elopomorpha	<i>Anaethalion</i>	nov. táxon	<i>Paraelops</i>
†Crossognathiformes	<i>Bavarichthys</i>	novo táxon	<i>Notelops</i>
Gonorynchiformes	<i>Gordichthys</i>	-	<i>Nanaichthys</i>

Legenda: As unidades estratigráficas que compõem cada fauna: Oeste do Tétis, Kimmeridgiano de Cerin (França), Kimmeridgiano-Tithoniano de Solnhofen (Alemanha), Berriasiano-Valanginiano de Las Hoyas (Espanha), Barremiano de Haute-Savoie (França); América Central, Albiano da Formação Tlayua, México; Gondwana, Aptiano-Albiano das bacias Araripe, Tucano, Parnaíba e Sergipe Alagoas.

Fonte: Dados referentes as Tabela 1-7 e 9 no Apêndice A.

### 5.2.2 Vicariância

Vicariância foi um processo físico que afetou principalmente faunas que colonizaram uma gama maior de ambientes distintos, como o caso de †*Ellimmichthyiformes* e †*Ichthyodectiformes*. Além da distinção de ambientes físicos como alterações de salinidade e temperatura (ver CAVIN et al., 2007) a tectônica de placas foi um fator crucial (ver MATIN-ABAD & POYATO-ARIZA, 2013).

Ao longo da explanação sobre os processos identificados em filogenia para cada grupo, é possível sumariá-los em pelo menos quatro modelos em consequência à deriva continental da Terra (*i.e.* Laurásia – Gondwana, Eurásia - América do Norte, Gondwana Leste - Gondwana Oeste, América do Sul – África).



### 5.2.2.1 Laurásia-Gondwana

Envolvidos neste processo, encontra-se táxons cuja história de origem e distribuição iniciou-se na Pangeia. BRITO (1997) postulou que a fauna de †Aspidorhynchiformes é biogeograficamente caracterizada por †*Aspidorhynchus* de distribuição pangéica (idade mínima Bathoniano), †*Belonostomus* com distribuição Laurásica e †*Vinctifer* com distribuição Gondwanica. Tanto †*Vinctifer* quanto †*Belonostomus* mais antigos são provenientes, respectivamente, do Tithoniano da Antártica e Europa. Isto indica as relações pangéicas dentro do grupo, no mínimo no Jurássico Inferior. Apesar das conexões tetianas demonstradas à exaustão durante o Oxfordiano, provavelmente ambas as províncias em algum momento da história foram impedidas de intercambiar-se. Este mesmo padrão foi demonstrado acima para †Ionocopiformes †*Placidichthys*/†*Teoichthys* e †*Quetzalichthys*/†*Oshunia*, Elopiformes †*Epaelops*/†*Paraelops*, †Crossognathiformes basais †*Opotchlichthys*/†*Notelops*, além de †*Ellimmichthyinae* e †*Paraclupeinae*, porém hiato de registro dificulta rastrear o momento exato das quatro cladogenias.

### 5.2.2.2 Eurásia – América do Norte

Acima foi postulado que o Corredor Vinking foi uma importante rota que propiciou o intercâmbio entre faunas destes dois paleocontinentes que seriam influenciadas pelas correntes do Ártico. Segundo Cavin (2008), determinados †Ichthyodectiformes como †*Prosaurodon*, †*Saurodon*, †*Ichthyodectes*, †*Gillicus* e †*Xiphatinus* presentes em ambas províncias sofreram estes processos de vicariância. Mas quais eventos físicos impediram intercâmbio de ambas faunas marinhas? Diminuição eustática dos mares oceânicos, modificação dos níveis de temperatura? Ainda é necessário testar estas informações.

### 5.2.2.3 Gondwana leste – Gondwana oeste

Este evento é suportado pela presença de †*Vinctifer comptoni* e †*Cladocycclus gardneri* no Albiano nas bacias marginais do nordeste do Brasil, †*Richthmondithys sweeti* e †*Cladocycclus geddesi* no Albiano da Austrália. O caso dos †Aspidorhynchiformes são mais simples de explicar, sendo que †*Vinctifer* estava presentes na Península Artártica ainda no Tithoniano (ARRATIA et al., 2010). Uma rota curta transpondo as margens do Gondwana oriental (ver Figura 32B[8] torna plausível de hipotetizar como este táxon tenha chegado a Austrália. Alta diferenciação de latitudes entre Austrália e bacias equatoriais do Gondwana ocidental pode ter impedido o intercâmbio entre províncias do leste e oeste do Gondwana. Entre o Tithoniano e Albiano são pelo menos 45 M.a. de evolução (BARTHOLOMAI, 2004).

O segundo caso, é um pouco mais complicado porque depende da capacidade de †*Cladocycclus* em transpor uma rota intercontinental, apesar de comprovado sua tolerância a salinidade (LEAL; BRITO, 2004). BERREL et al. (2014) postulou que †*Cladocycclus* poderia ter dispersado para esta parte da Austrália saindo do nordeste do Brasil via linhas costeiras no entorno da África, passando por Antártica e possivelmente Madagascar (ver 32B[8]. Apesar de plausível, ainda não foram encontrados †*Cladocycclus* em nenhuma destas províncias (exceto a África).

#### 5.2.2.4 América do Sul – África

Este evento afetou principalmente faunas dulcícola presentes ao mesmo tempo na América do Sul e África, anterior as fases de rifteamento. Este evento vicariante é documentado em uma infinidade de táxons (i.e. Osteoglossomorpha, Amiidae e Lepisosteiformes; ver GRANDE; BEMIS, 1998; TAVERNE, 1998; MAISEY, 2000; CAVIN et al., 2007), assim como eventos dispersivos complementares em invertebrados marinhos entre o Tétis Caribenho e o Atlântico Sul (e.g. BEURLIN, 1966; BERTHOU, 1990). Entre os táxons aqui citados, foram identificados em †*Ellimmichthiformes* †*Scutatopinosus*/†*Kwangoclupea* (TAVERNE, 1997), os Gonorynchiformes †*Tharrias*/†*Parachanos* (MAISEY, 2000), assim como espécies dentro do próprio gênero †*Cladocycclus* (FOREY; CAVIN, 2009), †*Dastilbe* (GRANDE; POYATO-ARIZA, 1999), †*Ellimma* (CHANG; MAISEY, 2003) e †*Ellimmichthys* (CHANG; MAISEY, 2003).

### 5.3 Considerações sobre o método e o estudo

Com todos os resultados apresentados e discutidos acima, as seguintes conclusões podem ser ilustradas. Primeiramente, a metodologia proposta por CAVIN (2008), apesar da arbitrariedade do método, demonstrou-se eficiente na identificação dos processos biogeográficos utilizando filogenia, distribuição geográfica e cronológica. Dificuldades na interpretação de algum dos resultados são inerentes ao pouco conhecimento sistemático de alguns grupos e/ou do registro paleontológico ser incompleto. Segundo, eventos de radiação e dispersão foram mais significativos. O último caso principalmente em resposta a evolução do Tétis, que influenciou a colonização de massas continentais, principalmente da costa Pacífica da América do Sul, América Central e Gondwana como relatado aqui e comprovado com a literatura corrente. Terceiro, várias rotas e padrões de vicariância rastreados são correlacionáveis com as reconstituições paleogeográficas, circulação dos oceanos e registro fóssil de outros organismos. Porém, ainda existe a necessidade destas rotas serem testadas em uma metodologia mais analítica para mapear o tempo (mesmo que relativo) em que estas colonizações ocorreram (o caso das faunas que colonizaram o BCMB e a América Central). A falta de estratos no intervalo Kimmerigiano-Hauteriviano em BCMB correlacionáveis aos cronocorrelatos do Tétis Europeu, dificulta reconhecer o tempo que estas entradas de mares epicontinentais ocorreram.

## **6 COMENTÁRIOS SOBRE AS RELAÇÕES ENTRE A PALEOICTIOFAUNA PRESENTE NO APTIANO-ALBIANO DA FORMAÇÃO TLAYÚA E MARGINAIS CONTINENTAIS DA AMÉRICA DO SUL**

Na literatura diversos autores têm discutido modelos biogeográficos para explicar a extensão e direção de propagação dos mares epicontinentais durante o Cretáceo Inferior pelo nordeste do Brasil. Na Figura 33 é apresentado um mapa contendo a localização das bacias brasileiras mencionadas no texto.

Silva Santos (1991) advogou pela hipótese de que uma transgressão marinha iniciou-se na costa leste do oceano Atlântico Sul via Bacia de Sergipe-Alagoas e então se espalhou para o norte, atravessando as bacias do Recôncavo-Tucano, Araripe e finalmente Parnaíba. Posteriormente, Martill (1993) sugeriu um curto episódio marinho na Bacia do Araripe, com a possível transgressão estendendo-se para as bacias de Potiguar, Parnaíba e o complexo Tucano-Jatobá-Recôncavo. Mais recentemente, uma nova hipótese foi proposta por Arai (2014). Nesta proposta, Arai sugeriu que a transgressão marinha se estendeu primariamente do Tétis caribenho para dentro de diversas bacias sedimentares continentais brasileiras (com exceção da Bacia de Pelotas, separada das outras por uma barreira resultante do alinhamento formado pelo Dorsal de São Paulo e Alto de Florianópolis), iniciando-se da Bacia de São Luís e posteriormente se estendendo para as bacias do Parnaíba, Araripe, Tucano e Sergipe. Sustenta esta hipótese a similaridade entre assembléias marinha recuperada de todas as bacias supramencionadas e aquelas do Tétis (e.g. dinoflagelados, equinóides, moluscos, peixes).

Neste capítulo foram enfocados alguns aspectos os quais a paleoictiofauna da Formação Tlayúa tem de contribuição para compreender as entradas dos mares epicontinentais oriundas do Tétis para as bacias marginais continentais brasileiras (BCMBs). Para este fim, foi confeccionada uma tabela comparando todos 60 táxons designados entre as 12 unidades geológicas analisadas (ver tabela no apêndice D).

A dificuldade na comparação entre estas faunas se dá porque elas foram afetadas por uma história tectônica complexa, que culminou em sucessivos eventos geológicos ao invés de um único rifteamento (ARAI, 2009; CHANG et al., 1992; MAISEY, 2000, 2011). Este desdobramento de eventos tectônicos é relatado a uma separação continental que se iniciou por volta do final do Jurássico (MAISEY, 2000). Provavelmente isto explica haver diferenças taxonômicas (gêneros ou espécies distintas) quando as faunas brasileiras são comparadas

entre si, ou mais além quando adicionado a Formação Tlayúa na comparação. É notório enfatizar que tal sucessão de eventos tectônicos pode ter apresentado oportunidades para especiação, tanto por vicariância quanto por dispersão.

O nível eustático das marés oscilou bastante entre o intervalo Aptiano-Albiano, ora intercomunicando algumas bacias sedimentares brasileiras (e.g. Araripe e Parnaíba; SILVA SANTOS, 1991; LINDOSO et al., 2016) ou regredindo formando vários pequenos lagos sem comunicação, que provocou radiação vicariante de diversas espécies tais como do gênero †*Vinctifer* (†*V. comptoni*, †*V. longirostris* e †*V. punctatus*) e do gênero †*Placidichthys* (†*P. bidorsalis* e †*P. tucanensis*) (ver modelo apresentado na Figura 34; e.g. MARTILL et al., 2007; BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008; ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2010).

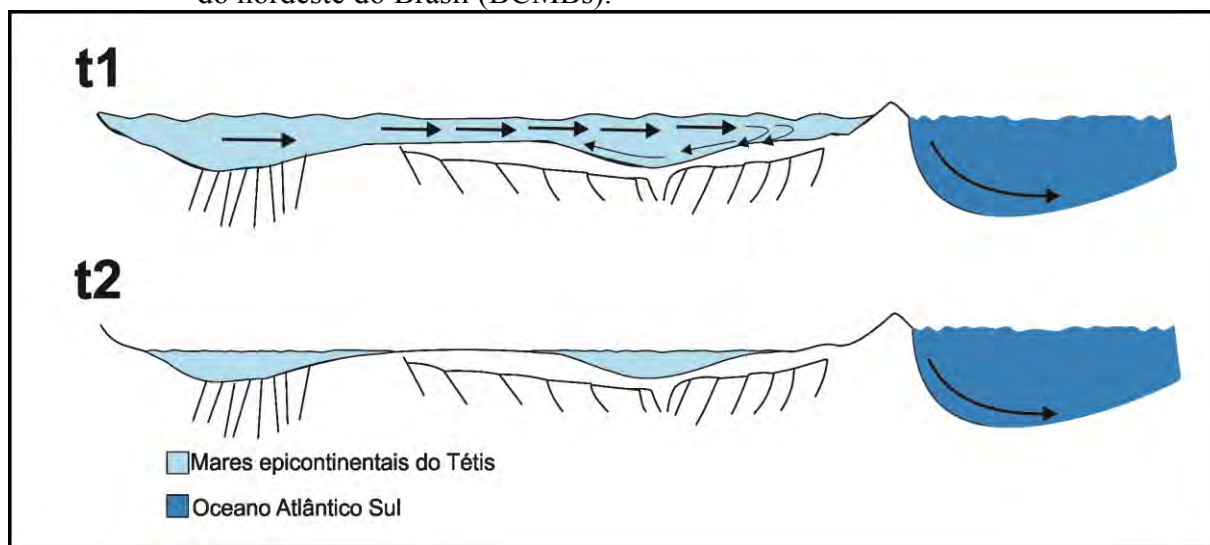
Figura 33 – Mapa das bacias sedimentares brasileiras.



Legenda: As bacias marginais continentais brasileiras (BCMBs) discutidas e comentadas na análise estão indicadas em negrito.

Fonte: Mapa retirado de Milani et al. 2007

Figura 34 – Cenários paleoceanográficos ocorridos para explicar a diversidade taxonômica durante o intervalo Aptiano/Albiano da fauna das bacias continentais marginais do nordeste do Brasil (BCMBs).



Legenda: Este modelo explica como houve a diversificação dos peixes fósseis no BCMBs em dois momentos temporais. O t1 representa a explicação para a proximidade faunística, principalmente para Codó, Santana e Riachuelo, com a transgressão dos mares epicontinentais oriundas do Tétis as conectando. Enquanto t2, o momento de regressão dos mares formando vários lagos, que provocou vicariância.

Fonte: Arai 2009, 2014; Chang et al. 1992; Maisey 2000, 2011; Carvalho et al. 2016, Lindoso et al. 2016 e outros citados.

A similaridade da paleoictiofauna de Tlayúa às marginais continentais da América do Sul pode ser explicada por pelo menos quatro tipos de associações. Há as formas cosmopolitas, provavelmente pertencentes à mesma espécie e que são muito bem distribuídas tanto no México quanto na América do Sul. Caso da espécie †*Vinctifer comptoni*, que é largamente distribuída pelo Aptiano-Albiano do Brasil, Colômbia, Venezuela e México (ver BRITO, 1997). Outros dois prováveis candidatos para este contexto seriam os gêneros †*Neoproscinetes* e †*Belonostomus*. Infelizmente, o primeiro caso apesar de presente na Formação Tlayúa, não possui elementos morfológicos satisfatórios para designá-lo ao nível específico. Enquanto os †*Belonostomus* presentes, possivelmente representam uma nova espécie (BRITO, com. pes). No entanto, a espécie †*Vinctifer comptoni*, em particular, é o melhor exemplo para sustentar que deva ter ocorrido dispersão durante o Aptiano da América do Norte para o Gondwana via Tétis. A presença de †*Vinctifer* em estratos do Jurássico superior (Kimmeridgiano) da Formação Tlaxiaco, México, corrobora esta hipótese (BRITO; ALVARADO-ORTEGA, com. pes.).

Adicionalmente, Maisey (2000) assinalou para a Formação Tlayúa a presença de quatro táxons (†*Paraelops*, †*Notelops*, †*Rhacolepis* e †*Brannerion*) também co-ocorrentes na

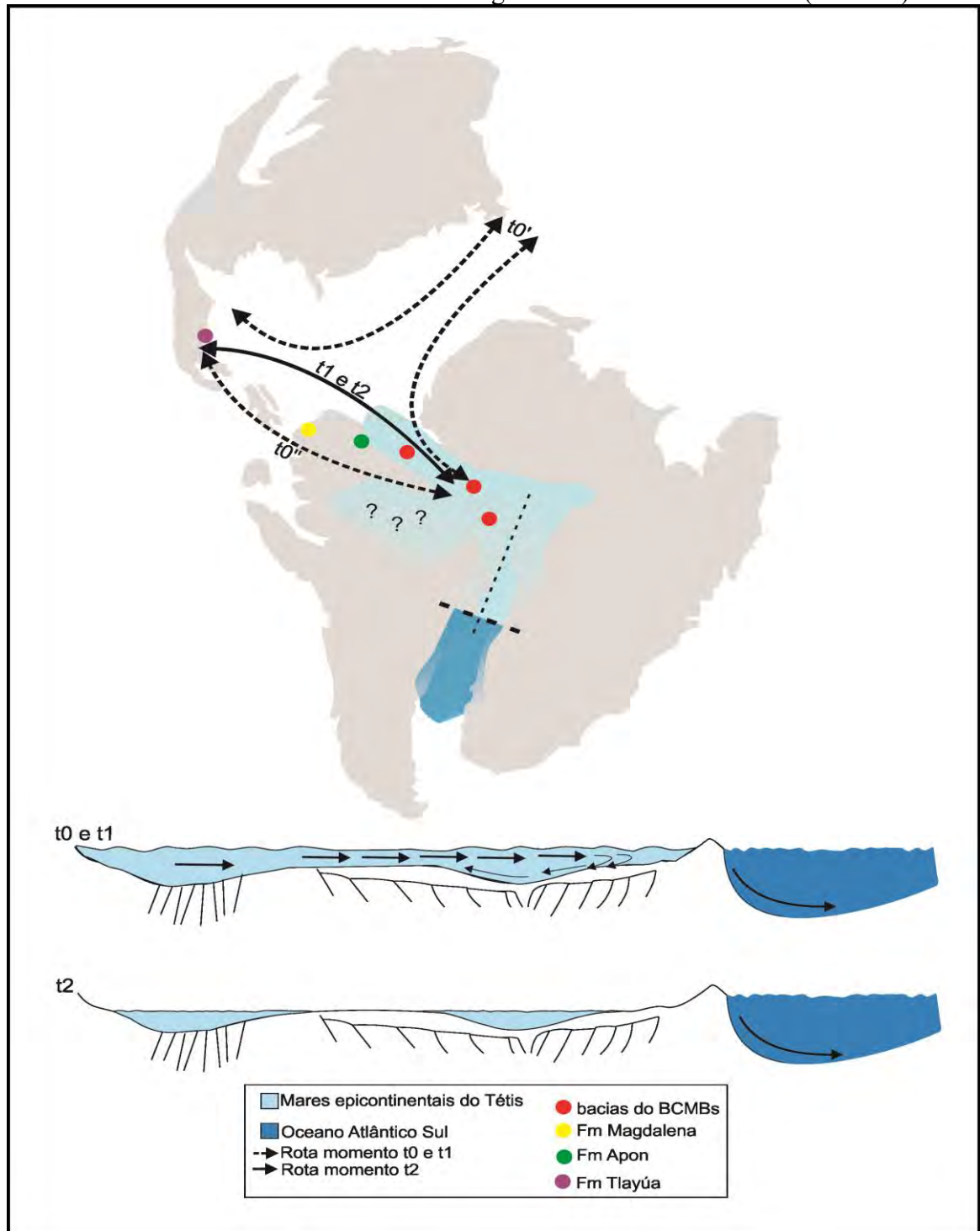
Bacia do Araripe (Brasil), Apon (Venezuela) e Magdalena (Colômbia). Porém nenhum dos casos foi confirmado neste estudo (os primeiros foram re-examinados no capítulo 4 e 5, o terceiro por Alvarado-Ortega et al., 2009, e último deve representar também um novo gênero e espécie de Albuliformes).

Outro táxon que também poderia ser mencionado no contexto acima são as espécies pertencentes ao gênero †*Araripichthys*, presentes na Venezuela (†*A. axelrodi*), México (†*A. weberi*) e Brasil (†*A. castilhoi*). Porém possivelmente esta associação ocorreu no momento de regressão dos mares epicontinentais durante o Albiano (ver t2 na figura 35). Aparentemente, as formas gondwanicas são mais primitivas (MAISEY; MOODY, 2001; ALVARADO-ORTEGA; BRITO, 2011), o que viria a representar uma rota invertida quando comparado à †*Vinctifer*, sendo esta uma linhagem originada no Gondwana que se dispersou para a América do Norte naquele intervalo de tempo, porém se diferenciaram.

O terceiro tipo de associação é explicado através de formas endêmicas a América do Norte e Gondwana, filogeneticamente “irmãs”. Casos de †*Pachyamia*/†*Cratoamia* (Vilamiini); †*Teoichthys*/†*Placidichthys* (Ophiopsidae); e †*Quetzalichthys*/†*Oshunia* (Ionoscopidae). As mais recentes hipóteses filogenéticas demonstram que todas estas formas possivelmente experimentaram uma história biogeográfica semelhante (GRANDE; BEMIS, 1998; BRITO; ALVARADO-ORTEGA, 2008). Este provincianismo de táxons irmãos no Hemisfério Norte (Laurásia) e outro no Sul (Gondwana) sugerem que possivelmente a linhagem ancestral a cada um dos casos supramencionados invadiu a América do Norte e Sul concomitantemente (ver t0' na figura 35), e experimentaram um longo período de tempo de isolamento. O fato de a forma mais basal a cada uma destas associações estarem presentes nos estratos do limite Jurássico-Cretáceo da Europa (e.g. Cerin, Solnhofen, Montsec) corrobora com esta observação.

A quarta associação são formas mexicanas mais primitivas com quando comparado às sulamericanas. Nos manuscritos referentes ao capítulo 4 e 5 foram descritos dois táxons (um Elopiformes e um Crossognathiformes, ambos primitivos) que endossam esta hipótese. Outro táxon que também se encaixa neste contexto é o †Ichthyodectoidei basal †*Unamichthys*, próximo filogeneticamente das formas jurássicas da Europa (†*Thrissops*) e os †Cladocyclidae (Alvarado-Ortega, 2004), um grupo taxonômico endêmico ao Gondwana no intervalo Albiano-Cenomaniano (Berrel et al., 2014; Cavin et al., 2014).

Figura 35 – Modelo paleogeográfico e biogeográfico sustentado pela associação de faunas entre Tétis e bacias marginais continentais do Brasil (BCMBs).



Legenda: O paleomapa é uma reconstrução durante o período Valanginiano-Barremiano. As flexas representam o intercâmbio e tempo das diferentes formas de associações explicadas no texto. O t0' e t0'' representam, respectivamente, as associações do tipo 3 (Vilaminii, Ionoscopidae e Ophiopsidae) e 4 (†Ichthyodectitoidei, †Crossognathiiformes e †Elopiiformes), enquanto t1 representa a associação do tipo 1 (†Vinctifer comptoni e talvez †Neoprosclinetes), e finalmente t2, associação do tipo 2 (Araripichthys).

Fonte: Mapa paleogeográfico retirado de Scotese (2005); modelo paleoceanográfico segundo Arai (2014), Carvalho et al. (2016).



Dentro do proposto é possível afirmar que estas quatro formas de associações requerem um cenário histórico espacial e temporal extenso e variável para explicar a origem e diversificação da fauna marinha tetiana presente nos estratos continentais das bacias interiores brasileiras. Além de suportar a existência de três intervalos de tempo estes dados demonstram que uma conexão entre o domínio tetiano e Gondwana (como comprovado por estudos anteriores) apenas durante o Aptiano seria insuficiente para gerar uma grande variedade de gêneros tão distintos e especializados como os das associações três e quatro. Em suma, pode-se concluir que grande parte da fauna de origem tetiana presente no Gondwana (e.g. †Ionoscopidae; †Ophiopsidae; †Crossognathiformes; †Elopiformes) dispersaram anteriormente ao estágio datado mais antigo pelas bacias estudadas (Aptiano). Porém infelizmente, até o momento pouco conhecimento se tem a respeito de bacias sedimentares no norte e nordeste do Brasil anteriores ao Aptiano, com mesmo nível de riqueza fossilífera aos aqui apresentados.

## CONCLUSÕES GERAIS

Dentre as contribuições desta tese, os principais resultados obtidos foram:

1) Descoberta de um novo gênero e espécie da ordem Elopiformes, baseado em dois espécimes, um juvenil (parátipo) com apenas crânio e cintura peitoral preservados, e um adulto com preservação lateral (holótipo).

Este novo táxon faz parte da superordem Elopomorpha sensu Forey (1973b) e ordem Elopiformes sensu Forey et al. (1996), por reunir as seguintes sinapomorfias: um componente cartilaginoso acima das vertebrae Ural 1 e Preural 1; ossos que participam da articulação entre o dentário e o quadrado contendo angular e retroarticular fusionados; primeira costela pleural ossificada ocorrendo após a quarta vertebra; e inúmeros dentes viliformes inseridos em complexos alvéolos nos entornos do aparelho oral mandibular (premaxila, maxila e dentário).

A comparação anatômica deste com outros peixes Elopiformes (fósseis e recentes) revelam uma peculiar combinação de caracteres que suportam sua singularidade: presença de um antorbital triangular cobrindo a porção dorso-anterior do primeiro infra-orbital (também conhecido como lacrimal); amplo lacrimal inclinado 45 graus em relação ao parasfenóide e ocupando  $\frac{1}{4}$  da circunferência orbital; posição do canal sensorial passando medialmente ao preopérculo.

Os resultados da análise filogenética indicam que este novo táxon representa uma linhagem basal dentro da ordem Elopiformes, mais especificamente entre os gêneros *Anaethalion* e *Paraelops*, não pertencendo a nenhuma das famílias atuais, Megalopidae e Elopidae.

Estes resultados ainda sugerem que esta linhagem dispersou através do Corredor Hispânico entre o final do Jurássico e o início do Cretáceo, saindo do Tétis europeu para o oeste da Laurásia e sucessivamente para o norte do Gondwana.

2) Descoberta de um novo gênero e nova espécie de Crossognathiformes baseado em 18 espécimes, sendo um adulto com corpo parcialmente bem preservado (holótipo), e inúmeros outros elementos demonstrando uma variedade morfológica da espécie.

Este peixe foi identificado como um Crossognathiformes baseado nas seguintes características designadas por Taverne (1989): círculo orbital fechado; contato entre os ossos

supraorbital e infraorbital; hipurais 1 e 2 parcialmente fusionados um ao outro, e também ao centro ural 1.

O novo crossognathiformes de Tlayúa difere de todos os outros Crossognathiformes pelas seguintes apomorfias: teto craniano enrugado; circum-orbital triangula como anel fechado; presença de antorbital, mesmo que atrofiado; dermosefenótico comparativamente mais curto (em geral os Crossognathiformes apresentam dermosefenótico hipertrofiado); presença de dois supramaxilares, sendo a supramaxila posterior atrofiada e posicionada póstero-dorsalmente à supramaxila anterior; corpo contendo escamas cicloides largas com margem posterior crenulada; espinhos neurais e hemais das vertebra caudais atrofiados e justapostos antero-posteriormente.

A hipótese filogenética apresentada o posicionou como um *stem group*, abaixo apenas das formas jurássicas *Chongichthys* e *Bavarichthys*, e na base quando comparado aos outros mais derivados Pachyrhizodontoidei e Crossognathidae.

Além do mais, a presença de um crossognathiformes “primitivo” no Albiano do México, contemporâneo aos avançados pachyrhizodontoideis do norte do Gondwana (*Notelops* e *Rhacolepis*), implica uma história biogeográfica parecida à encontrada para os Elopiformes no Tétis.

3) Proposição de um Modelo de distribuição biogeográfica para Neopterygii durante o Mesozóico.

O método utilizado demonstrou-se eficiente no reconhecimento dos processos (radiação, dispersão e vicariância) responsáveis pela diversificação da paleoictiofauna do Tétis.

Os resultados apresentados indicam que a evolução do mar de Tétis influenciou na colonização das novas massas continentais formadas, principalmente da costa oeste e leste da América do Sul (banhados pelo oceano Pacífico) e América Central, em consequência da fragmentação dos continentes ao longo do tempo.

4) A análise comparativa dos táxons presentes nas formações Tlayúa (México), Apon (Venezuela), Magdalena (Colômbia) e bacias marginais continentais brasileiras, permitem hipotetizar que o intercâmbio faunístico entre formas do Hemisfério Norte e Sul, não só ocorreram durante o Aptiano como registrado na literatura (ver Koutsokos, Maisey, 2000; Arai, 2009, 2014). As associações faunísticas encontradas, principalmente as do tipo 3 e 4

endossam que a migração oriunda do Tétis se iniciou ao mínimo no intervalo Berriasiano-Valanginiano. Porém, somente a descoberta de mais afloramentos contendo peixes fósseis neste intervalo de tempo no norte e nordeste do Brasil pode fornecer conclusões mais robustas.

## REFERENCIAS

- ABERHAN, M. Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, v. 165, p. 375-394, 2001.
- ABERHAN, M. Opening of the Hispanic Corridor and Early Jurassic bivalve biodiversity. In: CRAME, J.A.; OWEN, A.W. (Eds.). *Palaeobiogeography and Biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations*. London: The Geological Society of London, 2002. v. 194, p. 127-139.
- ALROY, J.; MARSHALL, C.B.; BAMBACH, R.; BEZUSKO, K.; FOOTE, M.; FÜRSICH, F.T.; HANSEN, T.A.; HOLLAND, S.M.; IVANY, L.C.; JABLONSKI, D.; JACOBS, D.K.; JONES, D.C.; KOSNIK, M.A.; LIDGARD, S.; LOW, S.; MILLER, A.I.; NOVACK-GOTTSHALL, P.M.; OLSZEWSKI, T.D.; PATZKOWSKY, M.E.; RAUP, D.M.; KOY, K. SEPKOWSKI JR, J.J.; SOMMERS, M.G.; WAGNER, P.J.; WEBBER, A. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. *PNAS*, v. 98, n. 11, p. 6261-6266, 2001.
- ALVARADO-ORTEGA, J. *Descripción preliminar de un género nuevo Ichthyodectiforme (Neopterygii: Teleostei) de la Cantera Tlayúa (Cretácico temprano) en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México*. 88f. Tesis de licenciatura (Grado en Biología) - Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de Mexico, 1998.
- ALVARADO-ORTEGA, J. Description and relationships of a new ichthyodectiform fish from the Tlayúa Formation (Early Cretaceous: Albian), Puebla, Mexico. *J. Vert. Paleontol.*, v. 24, n. 4, p. 802-813, 2004.
- ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P.M. A new ichthyodectiform (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, north-east Brazil. *Palaeontol.*, v. 53, n. 2, p. 297-306, 2010.
- ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P.M. A new species of *Araripichthys* (Teleostei: Elopoccephala) from the Tlayúa Formation (Cretaceous, Albian), Mexico. *J. Vert. Paleontol.*, v. 31, n. 6, p. 1376-1381, 2011.
- ALVARADO-ORTEGA, J.; ESPINOZA-ARRUBARRENA, L. A new genus of ionoscopiform fish (Halecomorphi) from the Lower Cretaceous (Albian) lithographic limestones of the Tlayúa Quarry, Puebla, Mexico. *J. Paleontol.*, v. 82, n. 1, p. 163-175, 2008.

ALVARADO-ORTEGA, J.; ESPINOSA-ARRUBARRENA, L.; BLANCO, A.; VEJA, F.J.; BENAMMI, M.; BRIGGS, D.E.G. Exceptional preservation of soft tissues in cretaceous fishes from Tlayúa quarry, central Mexico. *Palaios*, v. 22, p. 682-685, 2007.

ALVARADO-ORTEGA, J.; GARIBAY-ROBERMO, L.M.; BLANCO-PIÑÓN, A.; GONZÁLEZ-BARBA, G.; VEGA, F.V.; CENTERO-GARCÍA, E. Los peces fósiles de la Formación Mexcala (Cretácico Superior) en el estado de Guerrero, México. *Rev. Bras. Paleontol.*, v. 9, n. 3, p. 261-272, 2006.

ALVARADO-ORTEGA, J.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.A.; BLANCO-PIÑÓN, A.; ESPINOSA-ARRUBARRENA, L.; OVALLES-DAMIÁN, E. Mesozoic Osteichthyans of Mexico (Chapter 9). In: VEGA, F. J.; NYBORG, T.G.; PERRILLIAT, M.C.; MONTELLANO-BALLESTEROS, M.; CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S.; QUIROZ-BARROSO, S.A. (Eds.). *Studies on Mexican Paleontology, Topics on Geobiology 24*. Dordrecht: Springer, 2006. p. 169-207.

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

AMARAL, C. R. L.; ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M. *Sapperichthys* gen. nov., a new gonorynchid from the Cenomanian of Chiapas, Mexico. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M. V. H. Eds. *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013. p. 305-326.

AMARAL, C. R. L.; BRITO, P. M. A new Chanidae (Ostariophysii: Gonorynchiformes) from the Cretaceous of Brazil with Affinities to Laurasian Gonorynchiforms from Spain. *Plos one*, v. 7, n. 5, e37247, 2012.

AMORIN, D.S. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto: Holos, 2002. 156p.

APPLEGATE, S.P. A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev. Soc. Mex. Paleontol.*, v. 1, p. 40-50, 1987.

APPLEGATE, S. P. A new genus and species of holostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev. Inst. Geol.*, v. 7, n. 2, p. 200-205, 1988.

APPLEGATE, S.P. A new genus and species of pycnodont from the Cretaceous (Albian) of Central Mexico, Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev. Inst. Geol.*, v. 10, n. 2, p. 164-178, 1992.

APPLEGATE, S.P. An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G., (Eds), *Mesozoic Fishes Systematics and Paleoecology*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996. p. 529-538.

APPLEGATE S.P.; ESPINOSA-ARRUBARRENA L.; ALVARADO-ORTEGA J.; BENAMMI, M. Revision of Recent Investigations in the Tlayúa Quarry. In: VEJA, F.J.; NYBORG, T.G.; PERRILLIAT, M.C.; MONTELLANO BALLESTEROS, M.; CEVALLOS FERRIZ, S.R.S.; QUIROZ BARROSO, S.A. (Eds.). *Studies on Mexican Paleontology: Topics on Geobiology 24*. Dordrecht: Springer, 2006. p. 276-304.

APPLEGATE, S.P.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.; ALVARADO-ORTEGA, J. Fish fauna of the Tlayúa quarries. In: ESPINOSA-ARRUBARRENA, L.; MONTELLANO-BALLESTEROS, M.; APPLEGATE, S.P. (Eds.). *Paleontological highlights of the Mixteca Poblana in Central Mexico: Field Guide*. Supplement. Abstract of papers. 60th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, 2000. v. 20, n. 3, p. 95-105.

ARAI, M. Paleogeografia do Atlântico Sul no Patiano: um novo modelo a partir de dados micropaleontológicos recentes. *B. Geoci. Petrobras*, Rio de Janeiro, v.17, p.331-351, 2009.

ARAI, M. Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective. *Brazilian J. Geol.*, v. 44, n. 2, 339-350, 2014.

ARAMBOURG, C. Les poissons créacés du Jebel Tselfat. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, Rabat, v. 118, p. 1-188, 1954.

ARIAS, C. Northern and Southern Hemispheres ostracod palaeobiogeography during the Early Jurassic: Possible migration routes. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, v. 233, p. 63-95, 2006.

ARRATIA, G. *Chongichthys dentatus*, new genus and species from the Late Jurassic of Chile (Pisces, Teleostei: Chongichthyidae, new family). *J. Vert. Paleontol.*, v. 2, p.133-149, 1982.

ARRATIA, G. *Anaethalion* and similar teleosts (Actinopterygii, Pisces) from the Late Jurassic (Tithonian) of southern Germany and their relationships. *Palaeontogr. Abt. A*, Stuttgart, v. 200, n. 1, p. 1-44, 1987.

ARRATIA, G. Phylogenetic and paleogeographic relationships of the varasichthyid group (Teleostei) from the Late Jurassic of Central and South America. *Rev. Geol. Chile*, v. 21, n. 1, p. 119-165, 1994.

ARRATIA, G. The Jurassic and the early history of teleosts. In: ARRATIA, G., VIOHL, G. (Eds.). *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*. München: Verlag Dr. F. Pfeil, 1996. p.243-259.

ARRATIA, G. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyol.*, v. 7, p. 1-168, 1997.

ARRATIA, G. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P (Eds.). *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999. p. 265-334.

ARRATIA, G. Remarkable teleostean fishes from the Late Jurassic of southern Germany and their phylogenetic relationships. *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl.*, Geowiss Reihe, v. 3, p. 137-179, 2000.

ARRATIA, G. Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity off in Ray elements, and the problem of identifying homologies. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, V.H. (Eds). *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2008. p. 40-101.

ARRATIA, G. The varasichthyid and other crossognathiform fishes, and the Break-up of Pangaea. In: CAVIN, L.; LONGBOTTOM, A.; RICHTER, M. (Eds). *Fishes and the Break-up of Pangaea*. London: Special publications of Geological Society, 2008. v. 295, p. 71-92.

ARRATIA, G. Identifying patterns of diversity of the actinopterygian fulcra. *Acta Zool.*, Stockholm, v. 90, p. 220-235, 2009.

ARRATIA, G. Critical analysis of the impact of fossil on teleostean phylogenies, especially that of basal teleosts. In: ELLIOTT, D.K.; MAISEY, J.G.; YU, X.; MIAO, D. (Eds). *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of fossil fishes*. München: Verlag Dr Friedrich Pfeil, 2010. p. 247-274.

ARRATIA, G.; HIKUROA, D.C.H. Jurassic fishes from the Latady Group, Antarctic Peninsula, and the oldest teleosts from Antarctica. *J. Vert. Paleontol.*, v. 30, n. 5, p. 1331-1342, 2010.

ARRATIA, G.; SCASSO, R.A.; KIESSLING, W. Late Jurassic fishes from Longing gap, Antarctic Peninsula. *J. Vert. Paleontol.*, v. 24, n. 1, p. 41-55, 2004.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P. Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes. III. Salmonidae. Homologization of caudal skeletal structures. *J. Morphol.*, v. 214, p. 1-63, 1992.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P. Outstanding features of a new Late Jurassic pachycormiform fish from the Kimmeridgian of Brunn, Germany and comments of current understanding of pachycormiforms. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, V.H. (Eds). *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013. p. 87-120.



ARRATIA, G.; TISCHLINGER, H. The first record of Late Jurassic crossognathiform fishes from Europe and their phylogenetic importance for teleostean phylogeny. *Fossil Rec.*, v. 13, n. 2, p. 317-341, 2010.

BARDET, N.; FALCONNET, J.; FISCHER, V.; HOUSSAYE, A.; JOUVE, S.; PEREDA-SUBERBIOLA, X.; PÉREZ-GARCÍA, A.; RAGE, J.-C.; VINCENTE, P. Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Res.*, v. 26, n. 3-4, p. 869-887, 2014.

BARTHOLOMAI, A. The large aspidorhynchid fish, *Richmondichthys sweeti* (Etheridge Jnr and Smith Woodward, 1891) from Albian marine deposits of Queensland, Australia. *Mem. of Queensl. Mus.*, Nature, v. 49, n. 2, p. 521-536, 2004.

BARTHOLOMAI, A. Revision of *Flidersichthys denmeadi* Longman, 1932, an elopiform teleost from the marine Lower Cretaceous (latest mid to late Albian) of the Great Artesian and Carpentaria Basins, Queensland, Australia. *Mem. of Queensl. Mus.*, Nature, v. 55, n. 1, p. 43-68, 2010.

BARTHOLOMAI, A. The pachyrhizodontid teleosts from the marine Lower Cretaceous (latest mid to late-albian) sediments of the Eromanga Basin, Queensland, Australia. *Mem. of Queensl. Mus.*, Nature, v. 56, n. 1, p. 119-147, 2012.

BARTRAM, A.W.H. The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes. *Bull. Br. Mus. (Geol. Series)*, v. 29, n. 2, p. 138-231, 1977.

BEMVENUTI, M.A.; FISCHER, L.G. Peixes: Morfologia e adaptações. *Cadernos de Ecologia Aquática*, v. 5, n. 2, p. 31-54, 2010.

BENAMMI, M.; ALVARADO-ORTEGA, J.; URRUTIA-FUCUGAUCHI, J. Magnetistratigraphy of the Lower Cretaceous strata in Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodriguez, state of Puebla, Mexico. *Earth Planets Space*, v. 58, p. 1295-1302, 2006.

BERRELL, R.W.; ALVARADO-ORTEGA, J.; YABUMOTO, Y.; SALISBURY, S.W. First Record of the ichthyodectiform fish *Cladocyclus* from eastern Gondwana: Na articulated skeleton from the Early Cretaceous of Queensland, Australia. *Acta Palaeontol. Pol.*, <http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0019>, 2013.

BERTHOU, P.Y.; VIANA, M.S.S.; CAMPOS, D.A. Coupe de la Formation Santana dans Le secteur de Pedra Branca (Santana do Cariri, Bassin d'Araripe, NE du Brésil): contribution à l'étude de la sedimentologie et dès paleoenvironnements. In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1., 1990, Crato. *Atas... Crato: URCA*, 1990. p. 173-191.

BEURLLEN, K. Novos equinóides no Cretáceo do Nordeste do Brasil. *An. Acad. Bras Ciênc.*, v. 38, n. 3-4, p. 455-464, 1966.

BLAKEY, R. Gondwana paleogeography from assembly to breakup – a 500 m.y. odyssey. In: FIELDING, C.R.; FRANK, T.D.; ISBELL, J.L. (Eds.). *Resolving the Late Paleozoic Ice Age Time and Space*. London: Geological Society, Special Publications, 2008, n. 441, p. 1-28.

BLANCO, A.; CAVIN, L. New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico). *C. R. Palevol*, v. 2, p. 299-306, 2003.

BRAVI, S. New observations on the Lower Cretaceous fish *Notagogus pentlandi* Agassiz (Actinopterygii, Halecostomi, Macrosemiidae). *Boll. Soc. Ital.*, v. 33, n. 1, p. 51-70, 1994.

BRITO, P. M. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas*, n. 19, p. 681-772, 1997.

BRITO, P.M.; ALVARADO-ORTEGA, J.A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi: Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous marizal Formation, northeastern Brazil, with a review of the biogeographical distribution of the Ophiopsidae. In: CAVIN, L.; LONGBOTTOM, A.; RICHTER, M. (Eds.). *Fishes and Break-up of Pangaea*. London: Geological Society, Special Publications, 2008. v. 295, p. 145-154.

BRITO, P.M.; ALVARADO-ORTEGA, J. *Cipactlichthys scutatus*, gen. nov., sp. nov. a new halecomorph (Neopterygii, Holostei) from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation of Mexico. *Plos one*, v. 8, n. 9, e73551, 2013.

BRITO, P. M.; CANTALICE, K. M. S.; MACHADO, L. P.; MAYRINCK, D. Peixes de água doce com distribuição na América do Sul e África. In: GALLO, V.; SILVA, H.M.A.; BRITO, P.M.; FIGUEIREDO, F.J. Orgs. *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre a América do Sul e África*. Rio de Janeiro: Interciências, 2012, v. 2, p. 209-225.

BROOKS, D.R.; VAN VELLER, M.G.P.; MCLENNAN, D.A. How to do BPA. *J. Biogeogr.*, v.28, p.345-358, 2001.

CALENDINI, F.; MARTIN, J.-F. *PaupUp v1.0.3.1*. A free graphical frontend for Paup\* Dos Software. Available by Jean-François Martin, 2005.

From: [www.agromontpellier.fr/sppe/Recherche/JFM/PaupUp/main.tm](http://www.agromontpellier.fr/sppe/Recherche/JFM/PaupUp/main.tm).

CANTÚ-CHAPA, A. Las amonitas del Albiano Superior de Tepexi de Rodriguez, Puebla. *Rev. Soc. Mex. Paleontol.*, v. 1, p. 159-160, 1987.

CARVALHO, M.A.; BENGTON, P.; LANA, C. Late Aptian (Cretaceous) paleoceanography of the South Atlantic Ocean inferred from dinocyst communities of the Sergipe Basin, Brazil. *Paleoceanogr.*, 10.1002/2014PA002772, 2016.

CAVIN, L. *Goulmimichthys arambourgi* n. g., n. sp., un Pachyrhizodontidae (Actinopterygii, Teleostei) d'une nouvelle localité à nodules fossilifères du Turonien inférieur marocain. *C.R. Acad. Sci. Paris t*, v. 321 (ser. II a), p. 1049-1054, 1995.

CAVIN, L. Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Eclogae Geol. Helv.*, v. 94, p. 509-535, 2001.

CAVIN, L. Palaeobiogeography of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnois and Actinopterygii). In: CAVIN, L.; LONGBOTTOM, A.; RICHTER, M. (Eds). *Fishes and the Break-up of Pangaea*. London: Geological Society, Special Publication, 2008. v. 295, p. 165-183.

CAVIN, L.; FOREY, P. L. Using ghost lineages to identify diversification events in the fossil Record. *Biol. Lett.*, Palaeontology, v. 3, 0. 201-204, 2007.

CAVIN, L.; FOREY, P.L.; LÉCUYER, C. Correlation between environment and Late Mesozoic Ray-finned fish evolution. *Palaeogeog., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, v. 245, p. 353-367, 2007.

CAVIN, L.; FOREY, P.L.; GIERSCH, S. Osteology of *Eubiodectes libanicus* (Pictet & Humbert) and some other ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications. *J. Syst. Palaeontol.*, v. 11, n. 2, p. 115-177, 2014.

CAVIN, L.; GRICORESCU, D. A new *Crossognathus* (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous of Romania with comments on Crossognathidae relationships. *Geodiversitas*, v. 27, n. 1, p. 5-16, 2005.

CECCA, F. Palaeobiogeography of Marine Fossil Invertebrates – Concepts and Method. London: Taylor & Francis, 2002. 273 pp.

CECCA, F. La dimension biogéographique de l'évolution de la Vie. *C. R. Palevol*, v. 8, p. 119-132, 2009.

CHANG, H.K.; KOWSMANN, R.O.; FIGUEIREDO, A.M.F.; BENDER, A.A. Tectonics and stratigraphy of the East Brazil Rift System: an overview. *Tectonophysics*, v. 213 (Issues 1-2), p.97-138, 1992.

CHANG, M-M.; MAISEY, J. Redescription of *Ellimma branneri* and *Diplomystus shengliensis*, and relationships of some basal clupeomorphs. *Am. Mus. Novit.*, v. 3404, p. 1-35, 2003.

CHEN, J.-N.; LÓPEZ, J.S.; LAVOUÉ, S.; MIYA, M.; CHEN, W.-J. Phylogeny of Elopomorpha of the Elopomorpha (Teleostei): Evidence from six nuclear and mitochondrial markers. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 70, p. 152-161, 2014.

CUMBAA, S.L.; MURRAY, A.M. New Late Cretaceous pachyrhizodontid and enchodontoid fishes and associated ichthyofaunal from the Northwest Territories, Canada. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P., WILSON, M.V.H. (Eds.). *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. p. 229-256.

DANIL'CHENKO, P.G. Ryby verkhnego paleostema Turkmenii. In: OBRUCHEV, D.V. (Ed.). *Ocherki po filagenii I sistematike iskopor emyth ryb i bescheliustnykh*. Moscow: Nauka, 1968. p. 113-156.

DERA, G.; NEIGE, P.; DOMMERGUES, J.-L.; BRAYARD, A. Ammonite paleobiogeography during the Pliensbachian-Toarcian crisis (Early Jurassic) reflecting paleoclimate, eustasy, and extinctions. *Glob. Planet. Change*, v. 78, p.92-105.

DE QUEIROZ, A. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends Ecol. Evol.*, v.20, n.2, p.68-73,2005.

DIAS-BRITO, D. Global stratigraphy, palaeobiogeography and palaeoecology of Albian-Maastrichtian pironellid calcispheres: impact on Tethys configuration. *Cretaceous Res.*, v.21, p.315-349, 2002

DIETZ, R.S.; HOLDEN, J.C. Reconstruction of Pangaea: breakup and dispersion of continents, Permian to present. *J. Geophysic. Res.*, v. 75, n. 26, p. 4939-4956.

DORNBURG, A.; FRIEDMAN, M.; NEAR, T.J. Phylogenetic analysis of molecular and morphological data highlights uncertainty in the relationships of fossil and living species of Elopomorpha (Actinopterygii: Teleostei). *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 89, n. 205-218, 2015.

DOTT, R.H.; BATTEN, R.L. *Evolution of the Earth*. New York: McGraw-Hill Book, 1998. 555p.

DROMART, G.; GARCIA, J.-P.; PICARD, S.; ATROPS, F.; LÉCUYER, C.; SHEPPARD, S.M.F. Ice age at the Middle-Late Jurassic transition? *Earth Planet. Sci. Lett.*, v. 213, p. 205-220, 2003.

DUNKLE, D.H. The cranial osteology of *Notelops brama* (Agassiz), an elopid from the Cretaceous of Brazil. *Looydia, Cincinnati, Ohio*. v. 3, p. 157-190, 1940.

ENAY, R.; BELLION, Y.; CARIOU, E.; GUIRAUD, R.; MARGOLD, C.; RICOU, L.E.; THIERRY, J.P. Callovian. In: DERCOUR, J.; RICOU, L.E.; VRIELYNK, B. (Eds.). *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*. Paris: CCGM, 1993.

ESPINOSA-ARRUBARRENA, L.; APPLGATE, S.P. A possible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G. (Eds.). *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*. München: Verlag Dr Friedrich Pfeil, 1996. p. 539-550

FARRELL, A.P.; SIMONOT, D.L.; SEYMOUR, R.S.; CLARK, T.D. A novel technique for estimating the compact myocardium in fishes reveals surprising results for an athletic air-breathing fish, the Pacific tarpor. *J. Fish Biol.*, v. 71, p. 389-398, 2007.

FARRIS, J.S. The logical basis of phylogenetic analysis. *Adv. Cladistics*, v. 2, p. 7-35, 1983.

FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, v. 39, n. 4, p. 783-791, 1985.

FIGUEIREDO, F.J. *Osteologia e afinidades filogenéticas de Paraelops cearensis Silva Santos, 1971 (Pisces, Teleostei, Elopiformes)*. 77 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1989.

FILLEUL, A. *Baugeichthys caeruleus*, gen. et. sp., a new albuliform fish from the Hauterivian of the Massif des Bauges (France). *J. Vert. Paleont.*, v. 20, n. 4, p. 637-644, 2000.

FOREY, P.L. A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Br. Mus., Geol. Supp.*, v. 10, p. 1-222, 1973.

FOREY, P. Relationships of elopomorphs. In: GREENWOOD, P.H.; MILES, R.S.; PATTERSON, C. (Eds). *Interrelationships of fishes*. London: Academic Press, 1973b. p. 351-368.

FOREY, P.L. The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). *Bull. Br. Mus., Geol. Supp.*, v. 28, n. 2, p. 123-204, 1977.

FOREY, P.; CAVIN, L. A new species of *Cladocycclus* (Teleostei: Ichthyodectiformes) from the Cenomanian of Morocco. *Palaeo. Electr.*, v. 10(3), n. 12A, p. 10, 2007.

FOREY, P.L.; LITTLEWOOD, T.J.; RITCHIE, P.; MEYER, A. Interrelationships of elopomorph fishes. In: STIASNY, M.L.J.; PARENTI, L.R.; JOHNSON, G.D. (Eds). *Interrelationships of fishes*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 351-368.

FOREY, P.L.; MAISEY, J.G. Structure and relationships of *Brannerion* (Albuloidei), an Early Cretaceous teleost from Brazil. In: NELSON, J.S.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M.V.H. (Eds). *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 183-218.

FOREY, P.L.; YI, L.; PATTERSON, C.; DAVIES, C.E. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *J. Syst. Palaeontol.*, v. 1, n. 4, p. 227-330, 2003.

FRIEDMAN, M. Ecomorphological selectivity among marine teleost fishes during the end-Cretaceous extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, v. 106, 5218-5223, 2009.

GALE, A.S. The Cretaceous world. In: CULVER, S.J.; RAWSON, P.F. Eds. *Biotic Response to Global Change: The Last 145 Million Years*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 1-19.

GAUDANT, J. Contribution à une révision des *Anaethalion* de Cerin (Ain). *Bull. Bur. Rech. Géol. Minér. Paris*, v. 4, n. 2, p. 95-115, 1968.

GASPARINE, Z.; FERNANDEZ, M. Jurassic marine reptiles in the Neuquén basin. In: VEIGA, G.D.; SPALLETI, L.A.; HOWELL, J.A.; SCHWARZ, E. (Eds.). *The Neuquén Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamic*. London: Geological Society of London, Special Publication, 2005, v. 252, p. 279-294.

GASPARINE, Z.; FERNÁNDEZ, M.; DE LA FUENTE, M.; SALGADO, L. Reptiles marinos jurásicos y cretácicos de la Patagonia argentina: su aporte al conocimiento de la herpetofauna mesozoica. In: ARCHANGELSKI, S.; SÁNCHEZ, T.M.; TONNI, E. (Eds.). *Ameghiniana 50º Aniversario*. Buenos Aires: Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, 2007. v. 11, p. 125-136.

GASPARINE, Z.; POL, D.; SPALLETI, L.A. An unusual marine crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. *Science*, v. 311, p. 70-73, 2006.

GAUDANT, J. Contribution à une révision des *Anaethalion* de Cerin (Ain). *Bull. Bur. Rech. Géol. Minér. Paris*, (2), v. 4, p. 95-115, 1968.

GEIGER, S.P.; TORRES, J.J.; CRABTREE, R.E. Air breathing and gill ventilation frequencies in juvenile tarpon, *Megalops atlanticus*: responses to changes in dissolved oxygen, temperature, hydrogen sulfide, and pH. *Env. Biol. Fish.*, v. 59, p. 181-190, 2000.

GHOSH, D. Index fossils – Evidence from plant sources. *Resonance: J. Sci Educ.*, p.69-77, 2006.

GOLDRING, R. Fossil Lagerstätten. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, v. 311, p. 25-26, 1985.

GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J.S.; NIXON, K.C., T.N.T., a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, v. 24, p. 774-786, 2008.

GONZALEZ-RODRIGUEZ, K.; APPLGATE, S.P.; ESPINOSA-ARRUBARRENA, L. A new world macrosemiid (Pisces: Neopterygii-Halecostomi) from the Albiano of México. *J. Vert. Paleontol.*, v. 24, n. 2, p. 281-289, 2004.

GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.; ESPINOSA-ARRUBARRENA, L.; GONZÁLEZ-BARBA, G. An overview of the Mexican fóssil fish record. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M.V.H., (Eds.). *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013. p.9-34.

GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.; FIELITZ, C.; BRAVO-CUEVAS, V.M.; BAÑOS-RODRÍGUEZ, R.E. Cretaceous osteichthyan fish assemblages from Mexico. In: KHOSLA, A.; LUCAS, S.G. (Eds.). *Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, v. 71, p. 1-14, 2016.

GONZALEZ-RODRIGUEZ, K.; REYNOSO, V.H. A new *Notagogus* (Macrosemiidae, Halecostomi) species from the Albian Tlayúa Quarry, Central México. In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. (Eds.). *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. p. 265-278.

GORDON, W.A. Marine life and ocean surface currents in the Cretaceous. *J. Geol.*, v. 81, n.3, p. 269-284, 1972.

GOURIC-CAVALLI, S. *Jonoichthys challwa* gen. et sp. Nov., a new Aspidorhynchiform (Osteichthyes, Neopterygii, Teleostomorpha) from the marine Upper Jurassic sediments of Argentina, with comments about paleobiogeography of Jurassic aspidorhynchids. *C. R. Palevol*, v. 14, n. 4, p. 291-304.

GRANDE, L. The use of Paleontology in systematic and biogeography, and a Time control refinement for Historical Biogeography. *Paleobiol.*, v. 11, n. 2, p. 234-243, 1985.

GRANDE, L.; BEMIS, W.E. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patters of natural history. *Soc. Vert. Paleontol.*, Memoir 4, v. 18, n. 1, p. 1-690, 1998.

GRANDE, T.; POYATO-ARIZA, F. J. Phylogenetic relationships of fóssil and Recent gonorynchiform fishes (Teleostei: Ostariophysii). *Zool. J. Linn. Soc.*, n. 125, p. 197-238, 1999.

GREENWOOD, P.H.; ROSEN, D.E.; WEITZMAN, S.H.; MYERS, G.S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, v. 131, n. 4, p. 339-456, 1966.

HALLAM, A. Early and Mid Jurassic Molluscan Biogeography and the establishment of Central Atlantic seaway. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 43, p. 181-193, 1983.

HALLAM, A. A Review of Mesozoic climates. *J. Geol. Soc.*, London, v. 142, p. 433-445, 1985.

HEADS, M. Towards a panbiogeography of the seas. *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 84, p. 675-723, 2005.

HENNIG, W. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutsche Zentralverlag, 1950.

HENNIG, W. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press, 1965.

HUBBS, C.L.; LAGLER, K.F. *Fishes of the Great Lakes Region*. Michigan: University of Michigan Press, 1958. 213 p.

HUNN, C.A.; UPCHURCH, P. The importance of Time/Space in diagnosing the causality of Phylogenetic events: Toward a "Chronobiogeographical" Paradigm? *Syst. Biol.*, v. 50, n. 3.391-407, 2001.

INOUE, J.G.; MIYA, M.; TSUKAMOTO, K.; NISHIDA, M. Mitogenomic evidence for the monophyly of elopomorph fishes (Telostei) and the evolutionary origin of the leptocephalous larva. *Mol. Phylogenet. Evo.*, v. 32, n. 1, p. 274-286, 2004.

JESSEN, H. Schultergürtel und Pectoralflosse bei Actinopterygiern. *Fossil and Strata*, v. 1, p. 1-101, 1972.

KASHIYAMA, Y.; FASTOVSKY, D.E.; RUTHERFORD, S.; KING, J., MONTELLANO, M. Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: Paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, México). *Cretaceous Res.*, v. 25, p. 153-177, 2004.

KITCHING, L.J.; FOREY, P.L.; HUMPHRIES, C.J.; WILLIAMS, D. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. Oxford: The Systematics Association Publication no 11, Oxford Science Publication, 1998. 228p.

KOUTSOUKOS, E.A.M. Late Aptian to Maastrichtian foraminiferal biogeography and palaeoceanography of the Sergipe Basin, Brazil. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, v. 92, p. 295-324, 1992.

KRIWET, J. Palaeobiogeography of pycnodontiform fishes (Actinopterygii, Neopterygii). *Sem. Paleontol. Zaragoza*, v. 5, n 1, p. 121-130, 2001.

LAVINA, E.L.; FAUTH, G. Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. In: CARVALHO, C.J.B.; ALMEIDA, E.A.B. (Org.). *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. São Paulo: Roca, 2010. p. 4-13.



LEAL, M. E. C.; BRITO, P. M. The ichthyodectiform *Cladocyclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana Formation, Lower Cretaceous of Araripe Basin, North-Eastern Brazil. *Ann. Paléontol.*, v. 90, p. 103-113, 2004.

LINDOSO, R.M.; MAISEY, J.G.; CARVALHO, I.S. Ichthyofauna from the Codó Formation, Lower Cretaceous (Aptian, Parnaíba Basin), Northeastern Brazil and their paleobiogeographical and paleoecological significance. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, v. 447, p. 53-64, 2016.

LOPEZ-ARBARELLO, A.; RAUHUT, O.W.M.; MOSER, K. Jurassic fishes of Gondwana. *Rev. Asoc. Geol. Argent.*, v.63, n.4, 586-612, 2008.

LOPEZ-ARBARELLO; STOCKAR, R.; BÜRGIN, T. Phylogenetic relationships of the Triassic *Archaeosemionotus* Deecke (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the 'Perledo Fauna'. *Plos one*, v.9, n.10, e108665, 2014.

MACHADO, L. P.; BRITO, P. M. The new genus *Potiguara* (Actinopterygii: Pycnodoniformes) from the Upper Cretaceous of northeast Brazil. *J. Vert. Paleontol.*, v. 26, n. 1, p. 1-6, 2006.

MADDISON, W.P.; MADDISON, D.R. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 2.75. Available by Duke University and Oregon State University, 2011. From: <http://mesquiteproject.org>.

MAISEY, J.G. *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. Neptune city: T.F.H. Publications, 1991. 208 p.

MAISEY, J. G. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Res.*, v. 21, p. 281-314, 2000.

MAISEY, J.G. Northeastern Brazil: Out of Africa?. In: CARVALHO, I.S.; SRIVASTAVA, J.K.; STROHSCHOEN JUNIOR, O.; LANA, C.C. (Eds.). *Paleontologia: Cenários de Vida*. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2011. v. 4, p. 545-559.

MAISEY, J.G.; BLUM, S. *Paraelops* Silva Santos, 1971. In: MAISEY, J.G. (Ed.). *Santana fossils: an illustrated atlas*. Neptune City: TFH Publications, 1991. p. 238-247.

MAISEY, J.G.; MOODY, J.M. A review of the problematic extinct teleost fish *Araripichthys*, with description of a new species from the Lower Cretaceous of Venezuela. *Am. Mus. Novit.*, v. 3324, 27p.

MAKOVICKY, P. J. Telling time from fossils: a phylogeny-based approach to chronological ordering of paleobiotas. *Cladistics*, v.24, p. 350-371, 2009.

MARTILL, D.M. A new 'Solenhofen' in Mexico. *Geology Today*, v. 5, n. 1, p. 25-28, 1989.

MARTILL, D.M. *Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil*. London: The Palaeontological Association London, 1993. 159 p.

MARTILL, D.M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R.F. *The Crato Fossil Beds of Brazil. Window into an ancient World*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 625 p.

MARTÍN-ABAD, H.; POYATO-ARIZA, F. J. Historical patterns of distribution in Pycnodontiform and Amiiform fishes in the context of moving plates. *Geol. Belg.*, v. 16, n. 4, p. 217-226, 2013.

MCPHEE, J. *Basin and range*. New York: Farrar, Straus and Giroux, 1981.

MILANI, E.J.; RANGEL, H.D.; BUENO, G.V.; STICA, J.M.; WINTER, W.R.; CAIXETA, J.M.; PESSOA NETO, O.C. Bacias sedimentares brasileiras: Cartas estratigráficas – Introdução. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, v. 15, n. 20, p. 193-198.

MOODY, J. M.; MAISEY, J. G. New Cretaceous marine vertebrate assemblages from north-western Venezuela and their significance. *J. Vert. Paleontol.*, v. 14, n. 1, p. 1-8, 1994.

MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H. A new late Cretaceous Macrosemiid fish (Neopterygii, Halecostomi) from Morocco, with temporal and geographical range extensions for the family. *Palaeontol.*, v. 52, n. 2, p. 429-440, 2009.

MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H. Two new paraclupeid fishes (Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Upper Cretaceous of Morocco. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M.V.H. Ed. *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013. p. 267-290.

NELSON, G.J. Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of Osteoglossomorph fishes. *Am. Mus. Novit.*, v. 2394, p. 1-37, 1969.

NELSON, G.J. Cephalic sensory canals, pit-lines, and the classification of esocoid fishes, with notes on galaxiids and other teleosts. *Am. Mus. Novit.*, v. 2492, p. 1-49, 1972.

NELSON, G.J. Notes on the Structure and Relationships of Certain Cretaceous and Eocene Teleostean Fishes. *Am. Mus. Novit.*, v. 2524, p. 1-31, 1973a.

NELSON, G.J. Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. In: GREENWOOD, P.H.; MILES, R.S.; PATTERSON, C. (Eds). *Interrelationships of fishes*. London: Academic Press, 1973b. p. 333-349.

NELSON, G.J.; PLATNICK, N.I. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. New York: Columbia University Press, 1981.

NELSON, J.S. *Fishes of the World*. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2006. 661 p.

NORELL, M.A. Taxic origin and temporal diversity: effect of phylogeny. In: NOVACEK, M.J.; WHEELER, Q.D. Eds. *Extinction and phylogeny*, New York: Columbia University Press, 1992, p. 88-118.

NYBELIN, O. Zur morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. *Ark. Zool.*, v. 15, p. 485-516, 1963.

NYBELIN, O. Versuch einer taxonomischen revision der Anaethalion-Arten des Weissjura Deutschlands. *Acta Reg. Soc. Sci litt*, Gothoburg, Zool., v. 2, p. 1-53, 1967.

NYBELIN, O. On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other Teleostean Fishes. *Acta Regiae Soc. Sci. litt*. Gothoburg, Zool. v. 7, p. 1-52, 1971.

NUDDS, J.; SELDEN, P. Fossil-Lagerstätten. *Geol. Today*, v. 24, n. 4, p. 153-158, 2008.

PAGE, R.D.M. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.*, v. 43, p. 58-77, 1994.

PANTOJA-ALOR, J. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodriguez, estado de Puebla. *Rev. Inst. Geol.*, v. 9, p. 156-169.

PARRISH, J.T. Climate of the supercontinent Pangea. *J. Geol.*, v. 101, p. 215-233, 1993.

PATTERSON, C. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, v. 269, p. 275-579, 1975.

PATTERSON, C. Osteichthyes: Teleostei. In: Benton, M. (Ed.). *The Fossil Record*. London: Chapman & Hall; p. 621-663, 1993.

PATTERSON, C.; JOHNSON, G.D. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithson. contrib. Zool.*, v. 559, p. 1-85, 1995.

PATTERSON, C.; ROSEN, D.E. Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, v. 158, n. 2, p. 83-172, 1977.

PLATINICH, N.I. Philonomy and the transformation of cladistics. *Syst. Zool.*, v.28, p.537-546, 1979.

PINNA, M.C.C. Teleostean monophyly. In: STIASSNY, M.L.J.; PARENTI, L.R.; JOHNSON, G.D. (Eds). *Interrelationships of Fishes*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 147-162.

POYATO-ARIZA, F.J. *Ichthyemidion*, a new genus for the elopiform fish "*Anaethalion vidali*", from the Early Cretaceous of Spain: phylogenetic comments. *C. R. Sci. Paris*, v 320 (sér. IIa), p. 133-139, 1995.

POYATO-ARIZA, F. J. A revision of *Rubiesichthys gregalis* Wenz, 1984 (Ostariophysi: Gonorynchiformes), from the Early Cretaceous of Spain In: ARRATIA, G., VIOHL, G. (Eds.) . *Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996. p. 319-328.

POYATO-ARIZA, F.J. The elopiform fish *Anaethalion angustus* retored, with comments on individual variation. In: Arratia,G., Schultze, H.-P. (Eds). *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999. p. 361-368.

POYATO-ARIZA, F.J.; WENZ, S. *Naiathaelon okkidion* nov. gen. nov. sp., (Teleostei, Elopomorpha) from the Early Tithonian of Cajuers (Var, France). *Geobios*, 16, 157-166, 1993.

POYATO-ARIZA, F. J.; WENZ, S. A new insight into pycnodontiform fishes. *Geodiversita*, v. 24, n. 1, p. 139-248, 2002.

POYATO-ARIZA, F. J.; WENZ, S. The new pycnodontid fish genus *Turbomesodon*, and a revision of *Macromesodon* based on new material from Lower Cretaceous of Las Hoyas, Cuenca, Spain. In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. Ed. *Mesozoic Fishes – Systematics, Paleoenvironment, and Biodiversity*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004, p. 341-378.

RIDEWOOD, W.G. On the Cranial Osteology of the Fishes of the Families Elopidae and Albulidae, with Remarks on the Morphology of the Skull in the Lower Teleostean Fishes generally. *Proc. Zool. Soc.*, London, v. 2, n. 6, 35-81, 1904.

RONQUIST, F. *TreeFitter 1.3 Computer Program and Manual*. Available by Anonymous FTP from Uppsala University, 2000. From: [www.ebc.uu.se/systzoo/research/treefitter/treefitter.html](http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/treefitter/treefitter.html).

ROSEN, B.R. Empiricism and the biogeographical Black Box: concepts and methods in marine palaeobiogeography. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, v. 92, 171-205, 1988.

ROSEN, D.E.; GREENWOOD, P.H. Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *Am. Mus. Novit.*, v. 2428, p. 1-25, 1970.

SANMARTÍN, I.; RONQUIST. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Syst. Biol.*, v. 53, p. 216-243, 2004.

SCHUH, R.T. *Biological Systematics: Principles and Applications*. Ithaca and London: Cornell University Press, 2000. 236 p.

SCHULTZE, H.-P.; ARRATIA, G. Reevaluation of the caudal skeleton of actinopterygian fishes. I. *Lepisosteus* and *Amia*. *J. Morphol.*, v. 190, p. 215-241, 1986.

SCHULTZE, H.-P.; ARRATIA, G. The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii, Osteichthyes). *Zool. J. Linn. Soc.*, v. 97, p. 189-231, 1989.

SCHULTZE, H.-P.; ARRATIA, G. The caudal skeleton of basal teleosts, its conventions, and some of its major evolutionary novelties in a temporal dimension. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, V.H. (Eds). *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013. p. 187-246.

SCHULTZE, H. P.; STÖHR, D. *Vinctifer* (Pisces, Aspidorhynchidae) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. *N. J. Geol. Paläontol.*, v. 199, p. 395-415, 1996.

SCOTESE, C.R. *Paleomap project*. Available by University of Chicago and University of Texas, 2005. From: <http://www.scotese.com>.

SEIBERTZ, E.; BUITRÓN, B.E. Paleontología y estratigrafía de los *Neohibolites* del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Cretácico medio, México). *Rev. Soc. Mex. Paleontol.*, v. 1, p. 285-299, 1987.

SEIBERTZ, E; SPAETH, C. Cretaceous belemnites of México III: the Albian Neo- and Mesohibolites of the “Mexican Solnhofen” Tepexi de Rodríguez (state of Puebla) and their biostratigraphy (Lower Cretaceous). *Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Abhandlungen*, v. 225, p. 55-74, 2002.

SEILACHER, A. Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, v. 19870, p. 34-39, 1970.

SEILACHER, A.; REIF, W.-E.; WESTPHAL, F. Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil-Lagerstätten. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, v.311, p.5-23.

SILVA SANTOS, R. Nouveau genre et espèce d'Elopidae du bassin sédimentaire de la Chapada do Araripe. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, v. 43, p. 439-442, 1971.

SILVA SANTOS, R. Fósseis do nordeste do Brasil: Paleoictiofauna da Chapada do Araripe. Rio de Janeiro: Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 1991. 94p.

SMITH, P.L. The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayiceroides* and Early Jurassic paleogeography. *Can. J. Earth Sci.*, v. 20, p. 86-91, 1982.

SMITH, A.G.; SMITH, D.G.; FUNNELL, B.M. Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines. Cambridge: Cambridge University Press, 1994, 99 pp.

SHIMADA, K.; SCHUMACHER, B.A.; PARKIN, J.A.; PALERMO, J.M. Fossil marine vertebrates from the lowermost Greenhorn limestone (upper Cretaceous: Middle Cenomanian) in Southeastern Colorado. *The Paleontological Society*, p. 1-45, 2006.

STANLEY, S.M. *Earth system History*. New York city: W.H. Freeman and Company, 2005. 580 p.

SWOFFORD, D. PAUP\*: *Phylogentic Analysis Using Parsimony (\*and other methods)*. Version 4.0 b10. Available by Sinauer Associates, Sunderland, Massachussetts, 2001. From: <http://paup.csit.fsu.edu>.

TAVERNE, L. À propôs de trois téléostéens fossiles determines erroneément comme ostéoglossides, Cearana Jordan, D. S. et Branner, J.C. 1908, Eurychir Jordan, D. S. 1924, et Genartina Frizzell, D. L. et Dante, J. H. 1965. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* n. 105, p. 15-30, 1975.

TAVERNE, L. Ostéologie et position systématique du genre *Platinx* (Pisces, Teleostei) de l'éocène du Monte Bolca (Italie). *Acad. Roy. Belg. Bull. Cl. Sci.*, v. 66, p. 873-889, 1980.

TAVERNE, L. *Crossognathus* Pictet, 1858 du cretace inferieur de L'Europe et systematique, paleozoogeographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord.(teleosteens) du Cretace et du Tertiaire. *Palaeontogr. A*, v. 207, p. 79-105, 1989.

TAVERNE, L. Les clupéomorphes (Pisces, Teleostei) du Cénomaniien (Crétacé) de Kipala (Kwango, Zaire): Ostéologie et phylogénie. *Belg. J. Zool.*, n. 127, p. 75-97, 1997.

TAVERNE, L. Les poissons crétacés de Nardò. 6°. *Belonostomus* sp. (Aspidorhynchidae) et considérations sur les relations entre les Aspidorhynchiformes et les Téléostéens. *Boll. Mus. Stor. nat. Verona*, v. 22, p. 275-290, 1998.

TAVERNE, L. Ostéologie et position systématique d'*Arratiaelops vectensis* gen. nov., téléostéen élopiforme du Wealdien (Crétacé inférieur) d'Angleterre et de Belgique. *Bull. Inst. R. sci. Nat. Belg.*, Sci. Terre, v. 69, p. 77-96, 1999.

TELLER-MARSHALL, S.; BARDACK, D. The morphology and relationships of the Cretaceous teleost *Apsopelix*. *Fieldiana Geol.*, v. 41, p. 1-35, 1978.

TOOMBS, H.A.; RIXON, A.E. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, v. 2, p. 304-312, 1959.

UPCHURCH, P.; HUNN, C.A.; NORMAN, D.B. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proc. R. Soc. Lond. B*, v. 269, p. 613-621, 2002.

UPCHURCH, P.; ANDRES, B.; BUTLER, R.J.; BARRET, P.M. An analysis of pterosaurian biogeography: implications for the evolutionary history and fossil Record quality of the first flying vertebrates. *Hist. Biol.*, v. 27, n. 6, p. 1-21, 2014.

XU, G.-H.; ZHAO, L.-J.; COATES, M. I. The oldest ionoscopiform from China sheds new light on the early evolution of halecomorph fishes. *Biol. Lett.*, <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0204>, n. 10, p. 20140204, 2015.

WENZ, S. Les poissons albiens de Vallentigny (Aube). *Annl. Paléontol. (Vert)*, v. 51, p. 3-23, 1965.

WENZ, S. *Rubiesichthys gregalis* n. g., n. sp., pisces Gonorynchiformes, du Crétacé inférieur du Montsech (providence de Lérida, Espagne). *Bull Mus. Natn. Hist. Nat.*, Paris, 4e., sér. 6, sec. C, n. 3, p. 275-285, 1984.

WESTERMANN, G.E.G. Global bio-events in Mid Jurassic ammonites controlled by seaways. In: HOUSE, M.R. Ed. *Ammonoidea: Environment, Ecology, and Evolutionary Change*. Oxford: Oxford University Press, 1993, p. 187-226.

WILEY, E.O.; JOHNSON, G.D. A teleost classification based on monophyletic groups. In: NELSON, J.S., SCHULTZE, H.-P., WILSON, M.V.H. (Eds.). *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 123-182.

WILEY, E. O.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS, D.R.; FUNK, V.A. *The Compleat Cladistic: a primer of phylogenetic procedures*. Kansas: University of Kansas, Museum of Natural History Special Publications, 1991.

WINGE, M. *Glossário Geológico Ilustrado*. Versão Eletrônica, 2017. Acesso em: <http://sigep.cprm.gov.br/glossario/>.

YABUMOTO, Y.; HIKIDA, Y.; NISHIDO, T. *Apsopelix miyazakii*, a new species of crossognathid fish (Teleostei) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Paleontol. Res.*, v. 16, n. 1, p. 37-46, 2012.

**APENDICE A** - A North American Early Cretaceous (Albian) elopiform fish (Teleostei, Elopomorpha) from the Tlayúa quarry, Mexico, and its phylogenetic relationships

Yuri Modesto Alves<sup>ab\*</sup>, Jesús Alvarado-Ortega<sup>b</sup> and Paulo M. Brito<sup>a</sup> <sup>a</sup>Departamento de Zoologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil; <sup>b</sup>Departamento de Paleontología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

\*Corresponding author: alves\_modesto@yahoo.com.br

**Abstract**

A new basal elopiform (Elopomorpha, Teleostei) is described from the Albian (Lower Cretaceous) of the Tlayúa Formation, near Tepexi Rodrigues, Puebla, central Mexico. The anatomical description of gen. et sp. nov., is based on two well-preserved and acid-prepared specimens. The comparison of the new species with other fossil and extant elopiform fishes reveals a peculiar combination of characters supporting its singularity. A phylogenetic analysis indicates that this new species is part of the stem group of the Elopiformes order, and its position is between the tethyan †*Anaethalion* and the gondwanan †*Paraelops* suggests a dispersion route for the elopiform lineage through the Hispanic/Caribbean Corridor during the Tithonian-Aptian age, from Tethys/Mediterranean to western Laurasia and Gondwana.

**Keywords:** gen. et sp. nov., anatomy, taxonomy, systematic, paleobiogeography, Elopiformes, paleobiogeography.



## 1. Introduction

The order Elopiformes presents a superficial range of teleostean species including two extant genera, *Elops* (ladyfishes) and *Megalops* (tarpons), and a rich fossil record dated from the Late Jurassic to Miocene (e.g. Forey, 1973a; Arratia, 1999, 2000). Elopiformes is a group widespread distributed nowadays in marine and brackish water throughout tropical and subtropical regions of the world (Nelson et al., 2016), economically relevant (specially tarpons; Adams et al., 2014) and responsible for several studies on many topics concerning strategies for greater diversification of teleosts (e.g. Greenwood, 1977; Dornburg et al., 2015).

Considering its scientific importance to better understand the intrarelationship of Elopomorpha, papers were published dealing with the systematic and taxonomic status of the order (Greenwood, 1977; Greenwood et al., 1966; Forey, 1973a,b; Forey et al., 1996; Arratia, 1997), however the monophyletic condition remains weakly supported (Poyato-Ariza, 1995; Forey et al., 1996; Arratia, 2010). According to Forey et al. (1996), the unique state of character “posterior opening of the mandibular sensory canal medial in position (rather than lateral)”, proposed as the synapomorphy for Elopiformes, is questionable and depending on the outgroup comparison. Probably, this should be related in one hand with the extremely restricted modern diversity (two families, two genera and ten species), and on the other hand with the high diversity of forms in the fossil record, which would prevent the recognition of the origin and early diversification of Elopiformes.

The Mesozoic elopiform fossil records are composed by nine valid species from the Jurassic and by fourteen from the Cretaceous (see Tab. 1). These records are widespread distributed in localities from Europe, South America, the Middle East, Australia, and northern Africa (see Arratia, 2000, 2010).

Considering the rich fossil record compared to the extant diversity of Elopiformes, its complete absence in Mesozoic sediments of the North America and the suspicious unique synapomorphy for the order as already pointed out, the discovery and study of a new species from the Cretaceous of Mexico could help to better understand the intrarelationship of the order.

-----Tab 1 here-----

The Tlayúa quarry is a small outcrop of rich fossiliferous limestone strata deposited during the Albian under marine shallow water conditions within the western domains of the Tethys Sea at the southern end of North America (more details in Applegate, 1987; Espinosa-

Arrubarrena and Applegate, 1996; Kashiyama et al., 2004; Benammi et al., 2006; Alvarado-Ortega et al., 2007).

This lagerstätte site is exposed in the walls of the Tlayúa ravine, near Tepexi de Rodríguez, Puebla State, central Mexico (Fig. 1A). Although different authors previously reported the occurrence of elopiforms in the Tlayúa quarry referred as †*Paraelops* and/or *Megalops*-like (e.g. Applegate et al., 2006; Alvarado-Ortega et al., 2006 and others), until now, these fossils remain undescribed. The main aim of this paper is described a new species of elopiform from the Tlayúa quarry. To discuss its phylogenetical affinities, we include this fossil taxon in a recent data matrix of basal teleosts (Forey and Maisey, 2010).

-----Fig 1 here-----

## 2. Geological settings

The Tlayúa quarry is a rich fossil bearing deposit and one of the most important Konservat-Lagerstätten palaeontological sites of the new world. The limestone strata of this site belong to the Middle Member of the Tlayúa Formation, whose beds are discontinuously lying over the Paleozoic basement of the trans volcanic Acatlán Complex and resting under the continental Pliocene-Pleistocene sandstones of the Pie de Vaca Formation (e.g. Applegate, 1987; Pantoja-Alor, 1992; see Fig 1B).

The depositional environment at Tlayúa has been variously interpreted as either some type of shallow-water restricted setting, based mainly on comparisons with Solnhofen (Applegate, 1987; Espinosa-Arrubarrena and Applegate, 1996), or as a deeper open marine setting (Kashiyama et al., 2004). Recently, Alvarado-Ortega et al. (2007) argued that the association of shallow marine foraminifera together with abundant ooids and isotopic freshwater foraminifera in stratigraphy sequence, foment a shallow and restricted-marine paleoenvironment.

Undoubtedly, among the vertebrate taxa recovered in the Tlayúa quarry the fishes are the most abundant, best preserved, and most diverse. These are represented by †Amiiformes, †Aspidorhynchiformes, †Pycnodontiformes, †Semionotiformes, †Ionoscipiformes, †Crossognathiformes, †Ichthyodectiformes and Clupeomorpha. These taxa constitute a peculiar assemblage that resembles those ichthyologic associations already known along the Tethys domains in Europe and the Middle East (e.g. Applegate et al., 2006; Alvarado-Ortega et al., 2006; González-Rodríguez et al., 2016).

### 3. Material and Methods

For this study, the specimen was prepared using 10% acetic acid (CH<sub>3</sub>COOH). Under a binocular microscope, pin vices and needles were used to clean remaining patches of limestone. After preparation, the specimens were coated with magnesium dust to obtain high contrast black and white photographs under white light.

Comparative data were taken from the literature, mainly following Silva Santos (1971), Forey (1973a), Arratia, (1987, 2000), Maisey (1991), Poyato-Ariza (1995, 1999), Forey et al. (2003) and material examined like †*Paraelops cearensis* (AMNH 12792, DGM-734, UERJ PMB 145, Pz UERJ 057), *Elops saurus* (UERJ PMB 530) and *Megalops atlanticus* (UERJ PMB 531). For the osteological nomenclature, we followed the anatomical studies of Forey (1973a), Patterson (1977) and Patterson and Rosen (1977). Anatomical abbreviations are given in figure captions.

A cladistic analysis was performed using PAUP 4b10 (Swofford, 2002). We used the Forey and Maisey (2010) data matrix, modified by Figueiredo et al. (2012), and processed with the same parameters: all characters unweighted, unordered, and considered simple and independent of one another. We only added the lines concerning †*Anaethalion angustus* [codification of the characters following Arratia (1997, 2000)], and †*Epaelops copacmij* nov. sp. (see Tab. 2).

-----Table 2 here-----

#### 3.1. Institutional abbreviation

**AMNH:** American Museum of Natural History, New York, USA; **DGM/DNPM:** Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brazil; **IGM:** Colécion Nacional de Paleontología, Instituto de Geologia, Universidade Nacional Autónoma de Mexico, D.F., Mexico; **UERJ:** Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil.

#### 3.2. Anatomical abbreviations

af, rays of anal fin; ag-rt, angular-retroarticular; ao, antorbital; asp, autosphenotic; bri, broken ribs; brr, branchiostegal rays; c1-58, vertebrae centrum one to five; cl, cleithrum; cor, coracoid; de, dermethmoid; df, rays of dorsal fin; dsc, dorsal caudal scute; dsp,

dermosphenoid; ebfu, epaxial basal fulcra; enp, endopterygoid; ep 1-3, epurals 1-3; epl, epipleural spines; epi pr, epineural process; ffu, fringing fulcra; fr, frontal; hm, hyomandibular; h1-5, hypural 1-5; hbfu, hypaxial basal fulcra; hsp, haemal spines; io1-5, infraorbitals one to five; iop, infraoperculum; max, maxilla; mpt, metapterygoid; m.s.c, mandibula sensory canal; na, nasal; napu + nau1, compound neural arch associated with pu1 and u1; nsp, neural spines; op, operculum; pa, parietal; pap, parapophysis; par, parasphenoid; pec, rays of pectoral fin; ph, prehypural; pmx, premaxilla; pop, preoperculum; pop. s.c, preoperculum sensory canal; pr1-20, principal rays of 1-20; pt, pterygiophores; pto, pterotic; pu1-4; preural centra 1-4; qu, quadrate; ri, ribs; ros, rostral ossicles; scl, supracleithrum; smx, supramaxilla; so, supraorbital; soc, supraoccipital; sop, suboperculum; so.s.c, supraorbital sensory canal; stt, supratemporal; su, supraneural spines; sy, symplectic; u1-2, ural centra 1-2; ud, urodermal; un 1-3, uroneurals 1-3; vpro, ventral precurrent or procurrent rays; vsc, ventral caudal scute.

## 4. Results

### 4.1. Systematic paleontology

Subdivision Teleostei Müller, 1845

Superorder Elopomorpha Greenwood et al., 1966

Order Elopiformes Greenwood et al., 1996 (sensu Forey et al., 1996)

Family incertae sedis

Genus nov. gen.

*Diagnosis.* As for the type and only species

*Etymology.* The generic name includes the words “Epa” or “shadow or darkness” in Popoloca (local language of the original habitants of the Tepexi region) and “elops” that in Greek refers to a kind of serpent. The species name consists of two words of the Popoloca, “cópac” or head plus “mij” that means large. The complete generic and species name of this elopiform means

“the darkness fish serpent with big head”

sp. nov.

(Figs 2–5, Tbl. 3)

*Holotype.* CT 6772, almost complete specimen exposing the right side of the body and missing part of the abdomen, the entire the pectoral girdle, and the posterior end of the caudal fin; collected in the section of the Tlayúa quarry catalogued as IGM-locality 2772 in the level “zona XVII” (Fig. 2-5).

*Type locality.* Tlayúa quarry, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (see Fig. 1B).

*Type horizon.* The specimen studied here is from the Albian limestone deposits exploited in the Tlayúa Quarry, near Tepexi de Rodríguez, Puebla State, Mexico, which belong to the Middle Member of the Tlayúa Formation.

*Diagnosis.* An elopiform fish that shows a singular combination of characters, including a alveolar surface of premaxillae, maxillae and dentary totally occupied by hundreds of minute enamel-copped villiform teeth attached on shallow sockets; the dermosphenoid is ahead of the fifth infraorbital; preopercle L-shaped with its ventral limb small and posterior margin slightly expanded; sensory canal runs along the middle of the preoperculum; 12 pectoral rays; 21 dorsal rays; 17 anal rays; approximately 60 preural vertebrae, of which 21 are caudals; presence of three fringing fulcra on dorsal caudal fin lobes; presence of urodermal; spines of the posterior four preurals support the caudal fin; three uroneurals; first uroneural with proximal portion forked; three epurals; proximal edge of hypurals one and two partially fused; presence of large dorsal and ventral basal caudal scutes; the unique character found of this fish are: the presence of a triangular antorbital bone overlying the dorso-anterior portion of the first infraorbital; premaxilla with acute ascendant process on the anterior surface; dorsoposterior margin of maxilla slightly concave; and small caudal diastema between hypurals two and three.

-----Fig. 2 here-----

## 4.2. Description

### 4.2.1. General proportions (Fig. 2)

Table 3 summarizes the measures and proportions of gen. and sp. nov. Although these measures are estimates based on CT 6772, the shape of this fish is distorted. The six first abdominal vertebrae are dislocated and displaced from each other, which led to a misalignment of the head in relation with the body. Additionally, in this fish, the posterior extremity of both caudal fin lobes is missing, and the abdominal region of the trunk where the pelvic fin is not preserved.

-----Table 3 here-----

CT 6772 is an elongated and fusiform fish. Its triangular head presents a large mouth opening frontward, whose estimated standard length (SL) is approximately 532 mm. The maximum head depth is at least 81.8mm but this measure is sub-estimated because the skull roof is not exposed. The 173 mm of head length found in this fossil could represent one third of the standard length (32.2%), resembling the head length recorded in other allied taxa (e.g. †*Anaethalion*, †*Paraelops* and *Megalops*) but different from short-headed elopiforms such as †*Davichthys* and *Elops*.

The maximum body depth in this fossil seems to be placed between the occiput and the dorsal fin origin, being at least 145mm and close to 27% of SL. The caudal peduncle is narrow (58.1 mm depth) and represents 10.8% of the SL. In this fish, the abdominal cavity occupies about two thirds of the length of the trunk and all its fins are located on the border of the trunk. The dorsal and anal fins are similar in size and occupy part of the posterior half of the body. The dorsal fin represents 11% of the SL and is located within the third quarter of the body, between 58.4 and 69.4% of the SL. In contrast, the anal fin is 10.1% of the SL and is positioned further back, between 77.9 and 88% of the SL. The rears of the caudal fin rays are preserved, near to the bones of the caudal skeleton, suggesting that this fish has a deeply forked caudal fin.

#### 4.2.2. Skull

Albeit the only exemplar is strongly compressed in lateral view, it is possible to identify some separated bones dorsal of the skull roof (Fig. 2). The frontals are sutured in a straight line, concavely curved along the orbit and posteriorly they are expanded to meet the parietals and the pterotic. The anterior edges of the frontals suture with a stout dermethmoid bone. The dermethmoid is triangular with two elongated laminar wings extended backward

and two short lateral process on each side. The ethmoidal commissure crosses the anterior end of this bone; it is enclosed in a bony tube opening in two or three small pores transversely aligned. The nasal is preserved and is pierced longitudinally by the sensorial canal.

Posteriorly, the parietal is apparently rectangular, sutured laterally with a triangular pterotic that roofs part of the hyomandibular fossa. Except for the parasphenoid, none identifiable bones of the postorbital part of the skull are exposed in the specimen studied here. No teeth are visible on it, but this may be an artefact of preservation.

-----Fig. 2 here-----

#### 4.2.3. Circumorbital series

The circumorbital series consists of supraorbital, antorbital, dermosphenoid, and three infraorbitals. The antorbital is broad, triangular, and overlies the dorsoanterior part of the first infraorbital. The first infraorbital is an ovoid bone which occupies almost one quarter of orbit length. Its anterior portion is 45 degrees inclined. The second infraorbital is very short and shallow, it meets the expanded posterior infraorbitals in an oblique suture. The third, fourth and fifth infraorbitals are apparently fused, forming a plate that covers a large part of the cheek from the last part of the ventral edge to the posterior edge of the orbit. Like the other elopiforms have five infraorbital bones, we don't know if this fused plate represents an artifact of fossil preservation, an autapomorphic intraspecific feature, or a populational and individual variation of posterior infraorbital bones as so well reported for early teleosts (e.g. Brito, 1997; Grande and Bemis, 1998; Arratia et al., 2018). The last hypothesis was reported on some different specimens of †*Paraelops* with both lateral views preserved (Silva Santos, 1971; Maisey, 1991), however require more studies with them and other extant elopiforms.

The dermosphenoid is a broad triangular plate that covers the dorsoposterior part of the orbit. The supraorbital is badly preserved. The circumorbital sensory canal is extended near the orbital edges of the first infraorbital up to the demosphenoid bones and opens through a series of pores present in this bone plate.

#### 4.2.4. Jaws and suspensorium

The mouth opening is long and extends back to the posterior orbital edge. The premaxilla is triangular with both ends slightly curved, being about one third of the maxilla, and with an acute anterior ascending process.

The maxilla is a long and slender bone, in which the endentulous anterior section represents one fifth of the bone length. The maxilla is almost straight except for its endentulous section and the last fifth of its toothed section that are upward bent. The endentulous maxillary section is massive; anteriorly it ends in a massive rounded head and bears a rounded palatine process upward projected from its base. The gen. nov. presents two supramaxilla with a rounded posterior edge and anteriorly pointed projected, which overlap the dorsal edge in the posterior third of maxilla.

The dentary corresponds to almost two thirds of the lower jaw. The angular seems to present its ventroposterior part fused with the retroarticular and develops a stout elongated postarticular process. The articular is almost imperceptible, hidden by the coronoid process. The mandibular sensory canal runs on the ventral borders of the dentary and angular bones. It opens throughout numerous small pores aligned in a single row from the post articular process to the symphysis.

The oral borders of premaxilla, maxilla, and dentary bones are covered with numerous minute enamel-capped conical teeth (villiform teeth). These form wide tooth patches, in which the teeth are randomly distributed.

A large part of the hyomandibular bones were covered and are little informative, except for the quadrate. The quadrate is triangular, with posterior side more oblique. The quadrate-mandibular articulation is located below of posterior part to orbit.

#### 4.2.5. Opercular bones and branchistegal rays

The opercular series consists of preopercle, opercle, subopercle, and interopercle. The opercle is rectangular-shaped, with its anterior border thickened and straight, and the posterodorsal surface being rounded. It is possible to observe on both opercle the hyomandibular facet on its anterodorsal portion.

The preopercle is L-shaped, in which the horizontal limb is short and represents approximately 2.5 times the height of the vertical limb. The anterior edge of this bone is thick and straight while its posteroventral edge is harmoniously rounded and expanded. The preopercular sensory canal runs in a deep groove and opens throughout 12 pores; half of them is exposed on the preopercular vertical limb and the other on the complementary horizontal limb.

Both subopercle and interopercle are smooth flat bones located below the opercle and preopercle respectively. The first of these bones is semicircular and has the same length as the



opercle; it has a short, sharp ascending process located on the anterior end of its straight dorsal border. The second has the same length as the horizontal preopercular and subopercle limbs; it is spatula-like in shape with the rear rounded and gently bent upward.

#### 4.2.6. Axial skeleton

The vertebral column is composed of approximately 60 vertebrae, including at least five under opercle. Among these vertebrae, 39 are abdominals, 21 are preurals, and two are urals (see Fig. 3). All centra are amphicoelous, with fine longitudinal grooves carving the lateral surfaces. Laterally these centra is rectangular, being approximately 1.5 times higher than longer close to the skull and become lower posteriorly. Despite the trunk of CT 6772 being covered by soft tissue patches and scales, the neural and haemal arches are apparently autogenous. At least, the last five abdominal centra have well-developed parapophyses that project downward from their anterior borders. At least 25 ribs are present in CT 6772; these join with the anterior ventral border of the respective abdominal centra, except the last five ribs, which attach to the tip of parapophyses.

The intermuscular bones are present. The epineurals are long and thin. At least three epineurals are attached to the posterior dorsal part of the skull. In the abdominal centra, these curved bones are extended from the base of the neural arches up to the dorsal tips of neural spines. The epipleurals are thin and present along the abdominal and caudal vertebrae except for the most posterior eight preural centra. Despite the badly preservation of these bones it is possible to confirm that in the abdominal region they are attached to the ventral part of the centra and are projected in parallel, below, and close to the vertebral column. In contrast, the epipleurals of the caudal region gradually become shorter, their origin is located away from the ventral edge of the vertebrae, and they are obliquely extended downward.

-----Fig. 4 here-----

#### 4.2.7. Paired fins and girdles

The supratemporal is elongated broad thin bone that anteriorly overlies the posterior edges of pterotic and parietal. The posttemporal is a plate-like bone in which the sensory canal and the process are not preserved in the material studied here.

The supracleithrum is a long narrow oblong bone that is posteroventrally inclined; its posteroventral end overlaps the dorsal part of cleithrum. The external lateral part of cleithrum

is almost flat and curved, forming an inverted-C; its surface is ornamented with shallow longitudinal grooves. No other bones of the pectoral girdle are exposed in the material available. Ten to twelve branched and segmented soft rays from the pectoral fin are present.

#### 4.2.8. Unpaired fins

The dorsal and anal fins are triangular. The dorsal fin lies close to the middle of the trunk (Table 3) and consists of 24 rays. The five anteriormost rays are unsegmented, unbranched, and short but their heights increase progressively. The rest of the dorsal fin rays are distally branched and segmented. The fifth dorsal ray is the largest one and is as long as five vertebrae located below this fin. Besides this, the dorsal rays decrease progressively. This fin is supported by at least 13 elongated pterygiophores. Certainly, CT 6772 has more dorsal pterygiophores. However, these are obscured because they are embedded within the abundant phosphatized soft tissues preserved in the dorsal fin base of this specimen.

The anal fin presents 17 rays: among them, the anteriormost three are unsegmented and unbranched while the fourth is distally segmented. These first small four rays become lightly longer. The fifth anal fin ray is the longest one, while the other posterior become progressively smaller, segmented and branched.

#### 4.2.9. Caudal skeleton

In gen. and sp. nov., the fin rays of the caudal fin are supported by structures associated with four preural centra and two ural centra; among these spines, the neurals are somewhat longer than the previous and the haemals are thicker than those of anterior centra (Fig. 4). Although the caudal fin is incompletely preserved in the specimens described here, its characteristics are similar to those of other elopiforms in which it is deeply forked and both caudal lobes are large, triangular, and similarly sized.

-----Fig. 5 here-----

In CT 6772 the caudal fin includes I+9—8+I principal rays (one unbranched plus nine branches rays in dorsal fin lobe and one unbranched plus eight branched rays in the ventral fin lobe). The dorsal caudal fin lobe is preceded by nine unbranched procurrent rays and at least three stout fringing fulcra, which border the principal ray. In contrast, the ventral caudal fin lobe does not have fringing fulcra and is preceded only by seven procurrent rays, of which the

posterior five are segmented in the terminal end. One large stout elongated ovoid caudal scute is located in front of the procurrent rays of both caudal fin lobes.

It seems that all neural and haemal arches of the preural region are autogenous elements but are tightly attached to their respective centra. In the lateral view, these preural centra are rectangular, slightly higher than their length, and regular in size except for preural 1, which is a little smaller. Both ural centra are tilted upward, while ural 1 is rectangular and smaller than preural 1, ural 2 is triangular and posteriorly narrower. Each of these neural arches ends in a long neural spine except for preural 1, in which this arch is atrophied, being a shallow rectangular structure that is slightly longer than its centra, with an irregular surface and no spine. The condition of the neural arch of preural 1 is also present in the incipient neural arch of ural 1. Hence, both neural arches are in contact with each other. The haemal spines of the last preural centra are thicker than the previous centra and the parahypural is thickest in this series. The lateral surface of the parahypural is smooth.

The nov. gen. and sp. has three long flat stick-like uroneurals inclined upward, whose widths and lengths decrease in anteroposterior order. The proximal end of uroneural 1 is bifurcated and progressively widened. This overlaps with the dorsal halves of preurals 1 and 2, covering small dorsal parts of both ural centra. The posterior uroneurals are progressively shorter and have thin proximal ends and are slightly displaced upward in relation to uroneural 1. A long ovoid urodermal is preserved over the caudal fins, near to the dorsal end of uroneural 3. Three long slender epurals are preserved CT 6772, occupying the whole space behind the neural spine of preural 2 and uroneural 1.

Only four bones of the hypural series are exposed in CT 6772. Hypurals 1 and 2 join ural centrum 1; while the first is triangular and has a thickened ventral edge, the last is flat and rectangular or spatula-like. Both hypurals 1 and 2 have their heads fused. Ural centrum 2 joins with the remaining hypurals, of which there are around four; these hypurals are also spatula-like structures that rest beside one another. The anterior halves of hypurals 2 and 3 lie in parallel and are in contact with each other, but these bones are separated beyond that, forming a small caudal diastema.

#### 4.2.10. Scales

The entire trunk of gen. and sp. nov. is covered with small cycloid scales of regular size, which extend from the pectoral girdle and cover the entire caudal skeleton and the anterior tips of caudal fin rays. The scales are ovate, deeper than they are long, and

ornamented with numerous concentric circuli. Along the trunk, the lateral line opens in the middle of the scales that cover the vertebral centra. This sensory canal penetrates up to the base of caudal fin, where the dorsal and ventral caudal fin lobes contact each other.

#### 4.3. Phylogenetic hypothesis

We performed two cladistic analysis running a heuristic search with the goal of testing the positioning of gen. and sp. nov. within Elopomorpha and its relationships.

The first experimental analysis produced 32 equally parsimonious trees, with a tree length of 179 steps (L), consistency index (CI) of 0.44, and retention index (RI) of 0.69. The resulting strict consensus tree is shown in Fig 5A. However, most of the nodes are weakly supported, because some taxa are incompletely known. We carried out an analysis withdrawing some taxa with more than 45% of missing data, like †*Baugeichthys* (46%), †*Bullichthys* (62%) and †*Farinichthys* (62%). This new heuristic search produced 24 equally parsimonious trees and new indices (L, 174; CI, 0,45; RI, 0,54). Its strict consensus displays the same 19 components, shown in Fig 5B. This new tree is more parsimonious than the first, because their nodes are strong supported, albeit the result of both topologies are similar (except on node 16, Albuliformes).

-----Fig. 6 here-----

Our analysis regards the Elopomorpha (Elopiformes + Albuliformes) polytomized with the Osteoglossomorpha (node 5) and Ostarioclupeomorpha (node 6). However, the discussion of these interrelationships is out of the scope of the present work.

The Elopomorpha appears as a monophyletic clade well supported (node 11) by three synapomorphies: posterior opening of mandibular sensory canal lying medially or posteriorly (cha.43, ci=1); presence of a compound neural arch over PU1 and U1 (cha.62, ci=1); and the presence of a leptocephalus larva (cha.74, ci=1). Five homoplastic characters also support this node: ethmoid commissure piercing ethmoid rostral ossification (cha. 8, ci= 0,500), vomer bearing teeth (cha.13, ci=0.200); presence of fringing fulcra (cha. 63, ci=0.200); presence of pelvic (cha. 69, ci=0.500) and pectoral splint (cha. 70, ci=0,500).

The Elopiformes appears as a monophyletic clade resolved at node 12, supported by two synapomorphies and two homoplasies, the presence of elongated jaw bearing numerous villiform teeth (cha. 37, ci = 1); and the first ossified pleural rib occurring on the fourth or

greater posterior centrum (cha.65, ci=1); parietal bones paired, meeting each other at the midline (cha. 4, ci = 0.250); and presence of basisphenoid (cha. 24, ci = 0.250). The tree of consensus has †*Anaethalion* as the most basal elopiforms, branching with gen nov. and †*Paraelops* (stem group) plus the trichotomy of †*Ichthyemidium*, *Elops* and *Megalops* (crown group).

The clade formed by Albuliformes is also greatly supported (node 16, bootstrap score = 92) by two synapomorphies and three homoplasies: a deep fossa present at the base of the parasphenoid ascending process (cha. 17; ci = 1); presence of metapterygoid cup/fenestra (cha.35, ci = 1); the presence of parasphenoid with granular or pebble-like teeth (cha.16, ci = 0.500); the presence of subepioccipital fossa (cha.20, ci = 0.500); first uroneural reaching Pu1 (cha. 55, ci = 0.333) and the presence of hypurapophysis (cha.58, ci = 0.250). The tree of consensus presented here, has †*Osmeroides* as the most basal taxon of the Albuliformes, and has the following internal topology: (†*Osmeroides* (†*Brannerion*, †*Lebonichthys* (*Albula* (*Pterothrissus*, †*Istieus*))))). †*Osmeroides*, is separated from the other taxa in six ways: supraorbital sensory canal running within a deep groove for at least one-quarter of its traverse of the frontal (cha.5, ci=0.500); nasal carrying the supraorbital sensory canal within an open gutter (cha. 10, ci = 0.500); presence of rostral ossicles (cha. 11, ci = 0.500); infraorbital sensory canal open in gutter/groove (cha. 27, ci = 0.500); presence of ectopterygoid process (cha. 36, ci = 1); and mandibular sensory canal lying within a groove for part or all of the transverse across mandible (cha. 44, ci = 0.500). The Albulidae (node 21) is supported by one synapomorphy, mouth subterminal (cha.41, ci = 1) and two homoplasies, nasal cavities represented as two or more ossicles (cha.9, ci = 0.500) and a horizontal ventral margin of quadrate (cha.39, ci = 0.250).

The 24 parsimonious trees differ in four situations: (1) the position of †*Ichthyemidium*, as basal with megalopids plus elopids or trichotomy involving within them; (2) the position of †*Lebonichthys*, as basal to albulids, sister group or dichotomy with †*Brannerion*; (3) the position of osteoglossomorphs in relation to the clupeocephalans and elopocephalans; (4) unresolved topology among osteoglossomorphs.

## 5. Discussion

### 5.1. Taxonomic attribution

Elopomorph fossils have generalized features that make it difficult to place them in a

superorder within Teleostei (Forey et al., 1996). Furthermore, many synapomorphies that define elopomorphs are only observable in extant elopomorphs or in some rare cases of fossil species with well-preserved soft tissue (e.g. sternohyoideus originating aponeurotically from hypaxial musculature; presence of leptocephalus larva; peculiar ultra-structure of sperm morphology; see Greenwood et al., 1966; Forey, 1973a,b; Greenwood, 1977; Filleul, 2000a,b). Hence, features that support Elopomorpha are controversial (see Filleul, 2000a,b; Arratia, 2010).

The gen. nov. is not an exception, because most of its defining characteristics are plesiomorphic to all the basal teleosts [i.e. medial position of the posterior opening of the mandibular sensory canal; two urals; three epurals; urodermals; fringing fulcra; dorsal and ventral caudal scutes (Forey, 1973b; Patterson and Rosen, 1977)]. Besides that, †*Epaelops* has two apomorphic elopocephalan features [i.e. two uroneurals extending forward beyond U2 (Patterson and Rosen, 1977), and epipleural intermuscular bone in the abdominal and anterior caudal region (Patterson, 1977)]. Conversely, †*Epaelops* presents two elopomorph synapomorphies that help to identify its phylogenetic placement: a mass of cartilage above the first preural and first ural centrum (Patterson and Rosen, 1977; Arratia, 1997), and a fusion between angular and retroarticular bones on lower jaw (Nelson, 1973).

There are many hypotheses about the relationships of elopomorph, and the number of orders within Elopomorpha depends on the adopted phylogenetic hypothesis (e.g. Greenwood et al. 1966; Forey et al, 1996; Filleul and Lavoué, 2001; Wang et al., 2003; Obermiller and Pfeil, 2003; Dornburg et al., 2015). According to the most current phylogenetic classification proposed by Dornburg et al. (2015), there are at least five orders: Elopiformes, Albuliformes, Anguilliformes, Saccopharyngiformes and Notacanthiformes.

Anguilliformes, Saccopharyngiformes and Notacanthiformes are placed between more diverse and derivate elopomorph fishes (e.g. Forey, 1973b; Forey et al., 1996). However, the character states (synapomorphies) those support Anguilliformes (e.g. absence of orbithosphenoïd, gular plate and supramaxilla), Saccopharyngiformes (e.g. absence of opercular bones, brachioistegal rays, pelvic fin and ribs) and Notacanthiformes (e.g. anal fin base long and merged with the remains of the caudal fin; caudal skeleton reduced or absent), are not present in gen nov. Therefore, the synapomorphies of the Albuliformes defined by Forey et al. (1996) and Forey and Maisey (2010) are not observable in gen. nov. (i.e. presence of deep fossa at the base of the parasphenoïd ascending process; presence of metapterygoid cup/fenestra), while two Elopiformes features are presence (i.e. first ossified pleural rib

occurring on the fourth or greater posterior centrum and villiform teeth present in elongated jaws).

The polarities, distribution and homologies of the characters that define groups of the Elopiformes are questionable, therefore it becomes somewhat difficult to place someone taxa or to create a new. A brief revision of some diagnostic features of the Elopiformes genera was done to compare with the new elopiform from Tlayúa Quarry (see Table 4). The gen. nov. shares several plesiomorphic or similesiomorphic features present in all elopiforms (with some exceptions), for instance: caudal fin with basal scutes (except for *Megalops*), fringing fulcra (except for *Elops* and the †*Davichthys gardneri*) and three epurals (except for †*Paraelops*, which has four), and finally jaws with villiform teeth (except for †*Ctenodentelops*, which has needle-like teeth).

-----Tab. 4 here-----

Moreover, despite we found some similarities, the new genus exhibits a unique combination of characters observed only in some isolated taxa. For example: the uroneural 1 has a forked basal region (like †*Ichthyemidion* and *Elops*); infraopercle expanded below of preopercle and subopercle (like †*Paraelops*), head of hypurals 1 and 2 partially fused (like †*Paraelops* and *Megalops*), and others (see Tab. 4).

In addition, the gen. nov. differs from other Elopiformes by possessing four autapomorphies: the presence of a triangular antorbital bone overlying the dorso-anterior portion of the first infraorbital; premaxilla with acute ascendant process on the anterior surface; the maxilla with a slightly concave dorsoposterior margin; and small caudal diastema between hypurals two and three.

## 5.2. Phylogenetic and paleobiogeographic implications

The hypothesis of relationships described in the phylogeny section confirms the monophyly of the Elopomorpha, based on three synapomorphies, and thus agreeing with the results of Forey and Maisey (2010) and Figueiredo et al. (2012), albeit with some divergence from the present study in the number of characters supported. According to Forey and Maisey (2010) this clade is supported by the characters 62(1) and 74(1) (presence of compound neural arch over Pu1 and U1; presence of leptocephalus larva), whereas according to Figueiredo et al. (2012) it is supported by the characters 43(0) and 74(1) (posterior opening of mandibula

sensory canal lying medially or posterior; presence of leptocephalus larva). The inclusion of †*Anaethalion*, and the gen. nov. together with the †*Paraelops* increasing the range of synapomorphic characters within this group.

Within Elopiformes, the relationships are supported by a combination of two synapomorphies and two homoplastic features (see bootstrap scores and features that support the clustering). Our result presents gen. nov. as a stem group of Elopiformes, close related to †*Anaethalion* and †*Paraelops*. This is supported by a combination of three conditions: 1) the sharing of one plesiomorphic feature only with †*Anaethalion* and †*Paraelops*, cephalic canals giving off simple tubules within bones; 2) the sharing of apomorphic features absent only in †*Anaethalion* (cf. infraorbital 1 expanded dorsally to the contact the skull roof/supraorbital forming the anterior margin of the orbit; seven or fewer hypurals; and quadrate-mandibular articulation posterior to orbit); and 3) two apomorphic features absent only in †*Anaethalion* and gen. nov. (cf. parietal pieced by supraorbital sensory canal, and presence of hypurapophysis).

The inclusion of †*Anaethalion*, gen. nov. and †*Paraelops* did not modify or improve the crown group topology of Elopiformes (trichotomy among *Megalops*, *Elops* and †*Ichthyemidion*) presented by both authors previously mentioned. We believe that the inclusion of other described taxa as †*Ctenodentelops striatus* Forey et al., 2003, †*Echnelops ozcani* Murray and Hosgör, 2012, new material of incomplete known taxa as †*Davichthys*, †*Eloposomolos* and †*Arratiaelops* in the data matrix and the study of new material might provide new information that may help to resolve †*Ichthyemidion* systematic position with extant elopids and megalopids.

The relationships between gen. nov. (Albian, Tlayúa Formation), †*Anaethalion* (Kimmeridgian-Tithonian Solnhofen, Germany), †*Paraelops* (Albian, Brazil) and †*Ichthyemidium* (Hauterivian, Spain) reinforce the faunal exchange among these domains, with probable Tethyan origin of Elopiformes before Kimmeridgian times (age of †*A. zapporum*; see Arratia, 2000) and horizontal/vertical dispersion maybe before Hauterivian times (age of †*I. vidalli*; see Poyato-Ariza, 1995). We have not shown the exact time that Elopiformes colonized western Laurasia and Gondwana because their fossil records of Tithonian-Barremian interval are scarce. Despite this, we know that the Hispanic corridor was open in the Pliensbachian (e.g. Smith, 1982; Arias, 2006) and that epeiric seas from the Tethys Ocean moved over the continent terrains of Gondwana during the Aptian (e.g. Koutsoukos, 1992; Arai, 2014). This pattern of dispersion is similar among several groups of fishes like



†Semionotiformes, †Ionoscopiformes, †Araripichthyidae, †Pycnodontoidea, †Ichthyodectiformes and †Aspidorhynchiformes.

## 6. Conclusions

The gen. nov., represents a new fossil fish from the Albian Tlayúa Formation, Mexico. This new species belongs to Elopomorpha superorder (sensu Forey, 1973b) and Elopiformes order (sensu Forey et al., 1996) based on the following synapomorphies: (a) a mass of cartilage above the first preural and first ural centrum, (b) angular and fused retroarticular, (c) first ossified pleural rib occurring on the fourth or greater posterior centrum and (d) villiform teeth present in elongated jaws. According to our phylogenetic hypothesis, the gen. nov. is a stem group Elopiformes and more related to †*Anaethalion* and †*Paraelops*. This result suggests a dispersion route for the elopiform lineage through the Hispanic/Caribbean Corridor during the Tithonian-Aptian age, from Tethys/Mediterranean to western Larasia and Gondwana.

## Acknowledgements

We are deeply indebted to the Aranguthy family and their quarry workers, who are the true discoverers of the fossil treasures in the Tlayúa quarry. To Dra. Gishlick (American Museum Natural History), Dra Valéria Gallo (Universidade do Estado do Rio de Janeiro) and Rodrigo Machado (Departamento Natural de Produção Mineral), for facilitating access to comparative materials. Also, we are indebted to J. M. Contreras for readying the photographs. UNAM provided the financial support of this research throughout the DGAPA/PAPIIT project IN 207314. This research forms part of the Ph.D. thesis of the first author, which is partially supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de pessoal de nível superior (CAPES/ Ph.D. fellowship/ process 1188718), Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ/Sandwich Ph.D. fellowship/ process E-26/200.068/2016) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Cnpq/ Postdoctoral researcher fellowship/ process 150146/2018-3).

## 7. References

- Adams, A.J., Horodysky, A.Z., McBride, R.S., Guindon, K., Shenker, J., MacDonald, T.C., Harwell, H.D., Ward, R., Carpenter, K., 2014. Global conservation status and research needs for tarpons (Megalopidae), ladyfishes (Elopidae) and bonefishes

- (Albulidae). *Fish Fish.*, 15, Issue 2, 280-311. <http://dx.doi.org/10.1111/faf.12017>.
- Alvarado-Ortega, J., Espinosa-Arrubarrena, L., Blanco, A., Veja, F.J., Benammi, M., Briggs, D.E.G., 2007. Exceptional preservation of soft tissues in cretaceous fishes from Tlayúa quarry, central Mexico. *Palaios*, 22, 682-685. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2006.p06-059r>.
- Alvarado-Ortega, J., González-Rodríguez, K.A., Blanco-Piñón, A., Espinosa-Arrubarrena, L., Ovalles-Damián, E., 2006. Mesozoic Osteichthyans of Mexico (Chapter 9). In: Vega, F. J., Nyborg, T.G., Perrilliat, M.C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Quiroz-Barroso, S.A. (Eds.), *Studies on Mexican Paleontology, Topics on Geobiology 24*. Springer, Dordrecht, 169-207.
- Applegate, S.P., 1987. A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev. Soc. Mex. Paleontol.*, 1, 40-50.
- Applegate S.P., Espinosa Arrubarrena L., Alvarado Ortega J., Benammi M., 2006. Revision of Recent Investigations in the Tlayúa Quarry. In: Vega F.J., Nyborg T.G., Perrilliat M.C., Montellano Ballesteros, M., Cevallos Ferriz S.R.S., Quiroz Barroso, S.A. (Eds), *Studies on Mexican Paleontology, Topics on Geobiology 24*. Springer, Dordrecht, 276-304.
- Arai, M., 2014. Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective. *Braz. J. Geol.*, 44(2), 339-350. <http://dx.doi.org/10.5327/Z2317-4889201400020012>.
- Arias, C., 2006. Northern and Southern Hemispheres ostracod palaeobiogeography during the Early Jurassic: possible migration routes. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. and Palaeoecol.*, 233, 63-95. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.09.006>.
- Arratia, G., 1987. *Anaethalion* and similar teleosts (Actinopterygii, Pisces) from the Late Jurassic (Tithonian) of southern Germany and their relationships. *Palaeontogr. Abt. A - Stuttgart*, 200(1), 1-44.
- Arratia, G., 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichth.*, 7, 5-168. <http://dx.doi.org/10.2307/1447369>.
- Arratia, G., 1999. The monophyly of Teleostei and stem group teleosts. Consensus and disagreements. In: Arratia, G., Schultze, H.-P. (Eds), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 265-334.
- Arratia, G., 2000. Remarkable teleostean fishes from the Late Jurassic of southern Germany and their phylogenetic relationships. *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss. Reihe*, 3, 137-

179. <http://dx.doi.org/10.1002/mmng.20000030108>.
- Arratia, G., 2010. Critical analysis of the impact of fossil on teleostean phylogenies, especially that of basal teleosts. In: Elliott, D.K., Maisey, J.G., Yu, X., Miao, D. (Eds), *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of fossil fishes*. Verlag Dr Friedrich Pfeil, München, 247-274.
- Arratia, G., González-Rodríguez, K.A., Hernández-Guerrero, C., 2018. A new pachyrhizodontid fish (Actinopterygii, Teleostei) from the Muhi Quarry (Albian-Cenomanian), Hidalgo, Mexico. *Foss. Rec.*, 21, 93-107. <https://doi.org/10.5194/fr-21-93-2018>.
- Benammi, M., Alvarado-Ortega, J., Urrutia-Fucugauchi, J., 2006. Magnetostratigraphy of the Lower Cretaceous strata in Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, state of Puebla, Mexico. *Earth, Planets and Space*, 58, 1295-1302.
- Brito, P.M., 1997. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas*, 19(4), 681-772.
- Dornburg, A., Friedman, M., Near, T.J., 2015. Phylogenetic analysis of molecular and morphological data highlights uncertainty in the relationships of fossil and living species of Elopomorpha (Actinopterygii: Teleostei). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 89, 205-218. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.004>.
- Espinosa-Arrubarrena, L., Applegate, S.P., 1996. A possible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. In: Arratia, G., Viohl, G. (Eds), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr Friedrich Pfeil, München, 539-550.
- Figueiredo, F.J., Gallo, V., Leal, M.E.C., 2012. Phylogenetic relationships of the elopomorph fish *Paraelops cearensis* Silva Santos revisited: evidence from new specimens. *Cretaceous Res.*, 37, 148-154. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2012.03.012>.
- Filleul, A., 2000a. *Baugeichthys caeruleus*, gen. et. sp., a new albuliform fish from the Hauterivian of the Massif des Bauges (France). *J. Vert. Paleontol.*, 20(4), 637-644. [http://dx.doi.org/10.1671/0272-4634\(2000\)020\[0637:BCGESN\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0637:BCGESN]2.0.CO;2).
- Filleul, A., 2000b. Analyse critique des synapomorphies des élopomorphes et analyse phylogénétique du groupe. *Cybium*, 24(3), 75-83.
- Filleul, A., Lavoué, S., 2001. Basal teleosts and the question of elopomorph monophyly. Morphological and molecular approaches. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 324, 393-399.

- [http://dx.doi.org/10.1016/S0764-4469\(00\)01302-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0764-4469(00)01302-0).
- Forey, P., 1973a. A revision of elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Brit. Mus. Natur. Hist., Geol. Suppl.*, 10, 1-222.
- Forey, P., 1973b. Relationships of elopomorphs. In: Greenwood, P.H., Miles, R.S., Patterson, C. (Eds), *Interrelationships of fishes*. Academic Press, London, 351-368
- Forey, P.L., Littlewood, T.J., Ritchie, P., Meyer, A., 1996. Interrelationships of elopomorph fishes. In: Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D. (Eds), *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, 351-368.
- Forey, P., Maisey, J.G., 2010. Structure and relationships of *Brannerion* (Albuloidei), an Early Cretaceous teleost from Brazil. In: Nelson, J.S., Schultze, H.-P., Wilson, M.V.H. (Eds), *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 183-218.
- Forey, P., Yi, L., Patterson, C., Davies, C.E., 2003. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *J. Syst. Palaeontol.*, 1(4), 227-330.  
<http://dx.doi.org/10.1017/S147720190300107X>.
- González-Rodríguez, K., Fielitz, C., Bravo-Cuevas, V.M., Baños-Rodríguez, R.E., 2016. Cretaceous osteichthyan fish assemblages from Mexico. In: Khosla, A., Lucas, S.G. (Eds), *Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography*. *Bull. N. M. Mus. Nat. Hist. Sci.*, 71, 1-14.
- Grande, L., 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. *Copeia*, 18(1), 1-696.  
<http://dx.doi.org/10.1080/02724634.1998.10011114>.
- Greenwood, P.H., 1977. Notes on the anatomy and classification of elopomorph fishes. *Bull. Brit. Mus. Zool.*, 32(4), 65-102.
- Greenwood, P.H., Rosen, D.E., Weitzman, S.H., Myers, G.S., 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 131, 339-456.
- Kashiyama, Y., Fastovsky, D.E., Rutherford, S., King, J., Montellano, M., 2004. Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: Paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, México). *Cretaceous Res.*, 25, 153-177.  
[http://dx.doi.org/10.1016/S0195-6671\(03\)00052-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0195-6671(03)00052-1).
- Koutsoukos, E.A.M., 1992. Late Aptian to Maastrichtian foraminiferal biogeography and

- paleoceanography of the Sergipe Basin, Brazil. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 92, 295-324. [http://dx.doi.org/10.1016/0031-0182\(92\)90089-N](http://dx.doi.org/10.1016/0031-0182(92)90089-N).
- Maisey, J.G., 1991. *Santana fossils: an illustrated atlas*. TFH Publications, Neptune City.
- Nelson, G.J., 1973. Notes on the structure and relationships of certain Cretaceous and Eocene teleostean fishes. *Amer. Mus. Nov.*, 2524, 1-31.
- Nelson, S.J., Grande, T.C., Wilson, M.V.H., 2016. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- Obermiller, L., Pfeiler, E., 2003. Phylogenetic relationships of elopomorph fishes inferred from mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 26, 202-214. [http://dx.doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00327-5](http://dx.doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00327-5).
- Pantoja-Alor, J., 1992. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodriguez, estado de Puebla. *Rev. Inst. Geol.*, 9, 156-169.
- Patterson, C., 1977. The contribution of palaeontology to teleostean phylogeny. In: Hecht, M.K., Goody, P.C., Hecht, B.M.(Eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum, New York, 579-643.
- Patterson, C., Rosen, D.E., 1977. Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossil. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 158(2), 81-172.*
- Poyato-Ariza, F.J., 1995. *Ichthyemidion*, a new genus for the elopiform fish "*Anaethalion vidali*", from the Early Cretaceous of Spain: phylogenetic comments. *C. R. Sci. Paris*, 320(sér. IIa), 133-139.
- Poyato-Ariza, F.J., 1999. The elopiform fish *Anaethalion angustus* retored, with comments on individual variation. In: Arratia, G., Schultze, H.-P. (Eds), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 361-368.
- Silva Santos, R., 1971. Nouveau genre et espèce d'Elopidae du Bassin Sédimentaire de la Chapada do Araripe. *An. Acad. brasil. Ciênc.*, 43(2), 439-442.
- Smith, P., 1982. The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayiceroides* and Early Jurassic paleogeography. *Can. J. Earth Sci.*, 20, 86-91.
- Swofford, D.L., 2000. *PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony and other methods (software)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Wang, C.-H., Kuo, C.-H., Mok, H.-K., Lee, S.-C., 2003. Molecular phylogeny of elopomorph fishes inferred from mitochondrial 12S ribosomal RNA sequences. *Zool. Scr.*, 32, 231-241. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1463-6409.2003.00114.x>.

## Tables and Figures

Table 1. Temporal distribution (stages) of the fossil elopiform fishes from the Mesozoic era.	Upper Jurassic		Lower Cretaceous				Upper Cretaceous		
	Km	Tt	Ha	Ba	Ap	Al	Ce	Sa	Ca
† <i>Eloposomolos frickhing</i>	X								
† <i>Anaethalion zapporium</i>	X								
† <i>Eichstaettia mayri</i>		X							
† <i>Daitingichthys tischlingeri</i>		X							
† <i>A. angustus</i>		X							
† <i>A. angustissimus</i>		X							
† <i>A. knorri</i>		X							
† <i>A. subovotus</i>		X							
† <i>Naiathaelon okkidion</i>		X							
† <i>Ichthymidion vidalli</i>			X						
† <i>Arratiaelops vinctensis</i>				X	X				
† <i>Elopoides tomassoni</i>					X				
† <i>Paraelops cearensis</i>						X			
† <i>Flindersichthys denmeadi</i>						X			
gen. and sp. nov.						X			
† <i>Ctenodentelops striatus</i>							X		
† <i>Davichthys gardneri</i>							X		
† <i>D. lacostei</i>							X		
† <i>D. dubius</i>								X	
† <i>Sedenhorstia libanica</i>							X		
† <i>S. dayi</i>						X			
† <i>S. orientalis</i>						X			
† <i>S. granulate</i>									X

Abbreviations: **Km**, Kimmeridgian; **Tt**, Tithonian; **Ha**, Hauterivian; **Ba**, Barremian; **Ap**, Aptian; **Al**, Albian; **Ce**, Cenomanian; **Sa**, Santonian; **Ca**, Campanian.

Table 2 -Codification of the characters for gen. et sp. nov. and *Anaethalion angustus* within the data matrix of Forey and Maisey (2010). For a list of characters and character states see Forey and Maisey (2010). The numbers in bold represent the characters.

<b>Taxa/Character</b>	<b>1-10</b>	<b>11-20</b>	<b>21-30</b>	<b>31-40</b>
	0000000100	0?0?00????	0000100000	010?001101
† <i>Anaethalion angustus</i>	<b>41-50</b>	<b>51-60</b>	<b>61-70</b>	<b>71-74</b>
	000000?110	000210?000	0111101011	100?
	<b>1-10</b>	<b>11-20</b>	<b>21-30</b>	<b>31-40</b>
gen. and sp. nov.	0000000100	11?00????	?0?000010	010?0?1001
	<b>41-50</b>	<b>51-60</b>	<b>61-70</b>	<b>71-74</b>
	000000??0	0002110000	01111010?1	?00?

Table 3 - Measurements and body proportions of CT 6772, holotype specimen known of gen. and sp. nov.

	<b>Mm</b>	<b>%Standard length</b>
<b>Standard length</b>	536,3	-
<b>Head length</b>	173	32,2%
<b>Head depth</b>	81,8	15,2%
<b>Maximum body depth</b>	145,4	27,1%
<b>Peduncle depth</b>	58,1	10,8%
<b>Predorsal length</b>	313,6	58,4%
<b>Preanal length</b>	418,1	77,9%
<b>Dorsal fin length</b>	163,6	11,0%
<b>Anal fin length</b>	54,5	10,1%
<b>Eyes diameter</b>	45,4	8,47%
<b>Length/Depth of head</b>	2,14	-

Table 4 - Comparative morphological analysis of diagnosis features of some extant and fossil Elopiformes.

	<i>Anaethalion</i>	<i>Elopsomolos</i>	<i>Naiathaelon</i>	<i>Paraelops</i>	<i>Ichthyemidion</i>	<i>Elops</i>	<i>Megalops</i>	gen. nov.	<i>Ctenodentelops</i>	<i>Davichthyes</i>	<i>Sedenhorstia</i>
<b>Apu</b>	five	five	three	three	three	<b>four</b>	three* <sup>1</sup>	<b>four</b>	six	<b>four</b>	<b>four</b>
<b>Aun</b>	five	four	four	<b>three</b>	four	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>
<b>Run1</b>	<b>Pu2</b>	<b>Pu2</b>	<b>Pu2</b>	<b>Pu2</b>	<b>Pu2</b>	<b>Pu2</b>	Pu1	<b>Pu2</b>	<b>Pu2</b>	Pu1	<b>Pu2</b>
<b>Sh</b>	not forked	not forked	not forked	not forked	<b>forked</b>	<b>forked</b>	not forked	<b>forked</b>	not forked	not forked	not forked
<b>Aep</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	four	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>	<b>three</b>
<b>Fh</b>	absent	<b>present</b> * <sup>2</sup>	absent	<b>present</b>	absent	absent	<b>present</b>	<b>present</b>	absent	absent	<b>present</b>
<b>Ah</b>	<b>six</b>	<b>six</b>	seven	<b>six</b>	seven	seven	seven	<b>six</b>	<b>six</b>	seven	seven
<b>Pud</b>	<b>present</b>	<b>present</b>	<b>present</b>	?	absent	<b>present</b>	absent	<b>present</b>	absent	absent	?
<b>Psc</b>	<b>present</b>	<b>present</b>	<b>present</b>	<b>present</b>	<b>present</b>	<b>present</b>	absent	<b>present</b>	<b>present</b>	<b>present</b>	<b>present</b>
<b>Pffu</b>	present	present	?	present	?	absent	present	present	?	present* <sup>3</sup>	present
<b>Affu</b>	<b>three</b> * <sup>4</sup>	<b>three</b>	?	<b>three</b>	?	-	nine	<b>three</b>	?	<b>three</b>	<b>three</b>
<b>Ac</b>	27/20(47)	35/17(52)	35/23(58)	47/18(65)	39/26(65)	50/19(69)	38/30(68)	36/24(60)	30/19(49)	36/20(56)	24/25(49)
<b>Pc%</b>	<b>58/42</b>	68/32	<b>61/39</b>	73/27	<b>60/40</b>	72/28	56/44	<b>60/40</b>	<b>62/38</b>	65/35	39/51
<b>Apf</b>	15-17	?	?	19	?	15-16	14	<b>10-12</b>	<b>10-11</b>	<b>12</b>	13
<b>Avf</b>	8-12	?	?	12	?	15-16	24	?	9	12	9
<b>Adf</b>	14-20	17	13	29	?	<b>25</b>	13-15	<b>24</b>	18-21	14	<b>23</b>
<b>Aaf</b>	11-15	14	11	10-11	?	<b>17</b>	22-25	<b>17</b>	12-14	9	22
<b>Tpa</b>	medio	?	medio	medio	lateral	medio	medio	?	?	?	medio
<b>Pdsp</b>	above	?	?	<b>ahead</b>		above	<b>ahead</b>	<b>ahead</b>	?	above	above
<b>Liop</b>	pop	pop	?	<b>pop+sop</b>		pop	pop	<b>pop+sop</b>	?	pop	pop
<b>Sop</b>	R	?	?	<b>TR</b>	<b>TR</b>	Q	Q	<b>TR</b>	R	<b>TR</b>	R
<b>Pqu-m</b>	b	<b>bp</b>	b	<b>bp</b>	<b>bp</b>	<b>bp</b>	b	<b>bp</b>	<b>bp</b>	b	b
<b>Dco.pr</b>	42%	31%	35%	13%	45%	14%	48%	26%	20%	31%	40%

Abbreviations: **Apu**, amount of preural centra supporting the caudal fin; **Aun**, amount of uroneurals on the caudal fin; **Run1**, position of the preural centra where the most proximal portion of the first uroneural reaches on the caudal fin; **Sh**, shape of the most proximal portion of the first uroneural on caudal fin (forked or not forked); **Aep**, amount of epurals on caudal fin; **Fh**, presence or absence of fusion among the head of the hypurals one and two; **Ah**, Amount of hypurals on caudal fin; **Pud**, presence or absence of urodermals on caudal fin; **Psc**, presence or absence of basal scutes on caudal fin; **Pffu**, presence or absence of fringing fulcra on caudal fin; **Affu**, amount of fringing fulcra on caudal fin; **Ac**, amount of abdominal and caudal vertebrae centra on the vertebral column; **Pc**, Proportion of abdominal and caudal vertebrae centra per total vertebrae; **Apf**, amount of pectoral rays on the pectoral fins; **Avf**, amount of pelvic rays on the pelvic fins; **Adf**, amount of dorsal rays on the dorsal fin; **Aaf**, amount of anal rays on the anal fins; **Tpa**, type of parietal bone (medio or lateral); **Pdsp**, position of dermosphenoid on circumorbital serie (ahead or above fifth infraorbital); **Liop**, length of the interopercle bone (ventral portion of preopercle or preopercle more subopercle); **Sop**, shape of opercle bone (R, rectangular; Q, quadrate; or TR, triangle rectangular); **Pqu-m**, position of quadrate-mandibular articulation (bp, bellow posterior part of orbit; b, bellow to orbit); **Dco.pr**, depth of the coronoid process in proportion to total length of dentary.



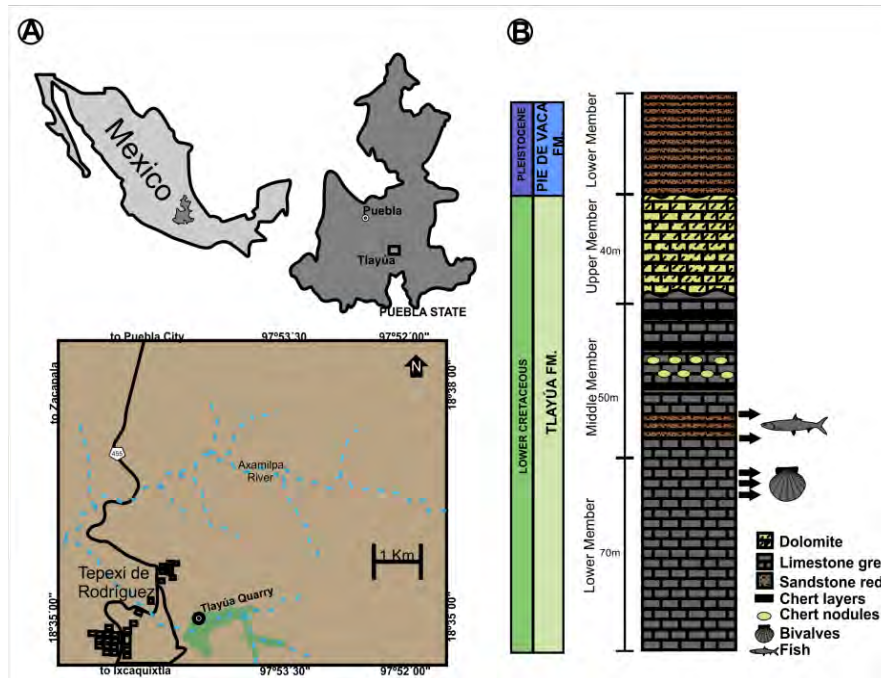


Fig. 1. Geographical maps and lithological profile of the Tlayúa quarry, Tepexi de Rodriguez area, Puebla State, Mexico. A. Geographical location maps that show the Puebla State, Tepexi de Rodriguez municipality and the Tlayúa Quarry extension (in green). B. Stratigraphic column of the Lower Cretaceous Tlayúa and the Pleistocene Pie de Vaca formations.

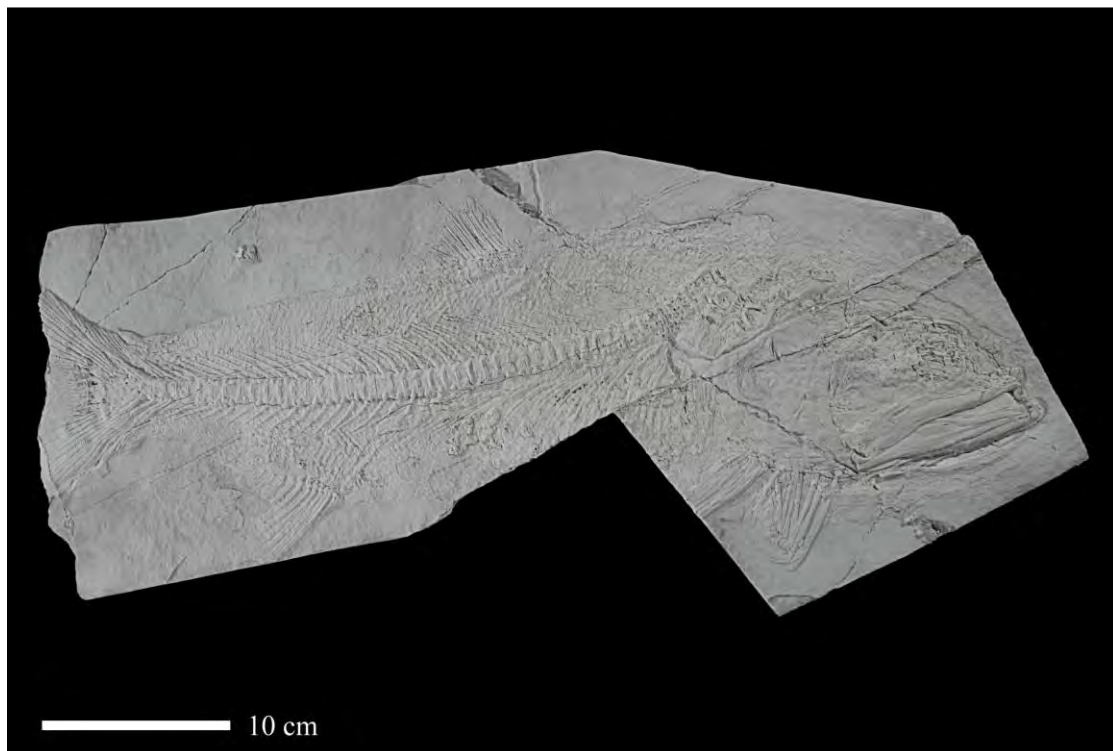


Fig. 2 - Specimen of the gen. et sp. nov from the Albian limestones of Tlayúa. An almost complete specimen CT 6772 (holotype).

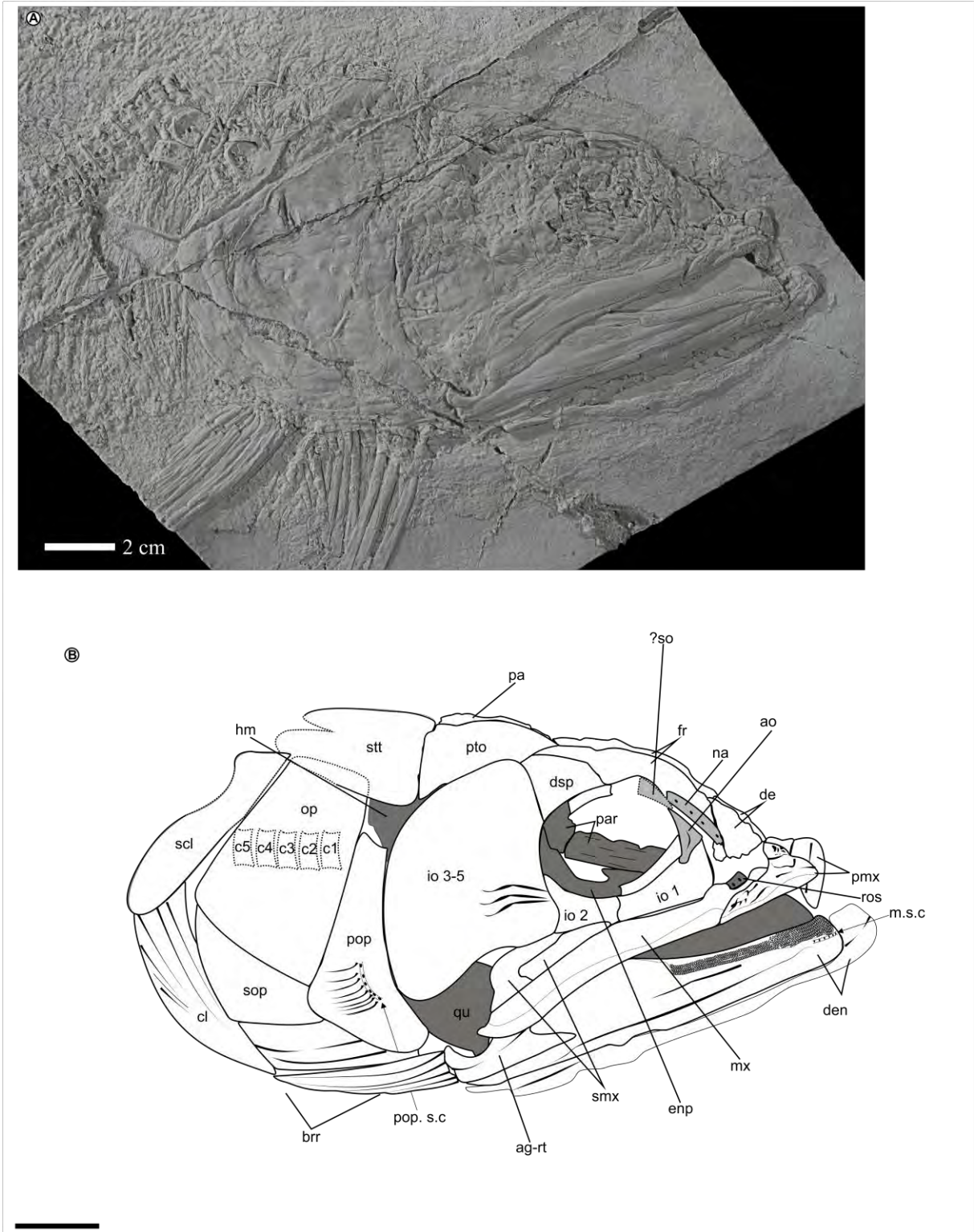


Fig. 3 - Cranium of the gen. et sp. nov. in right lateral view. A and B. Photograph and reconstruction, respectively, of CT 6772 (holotype).

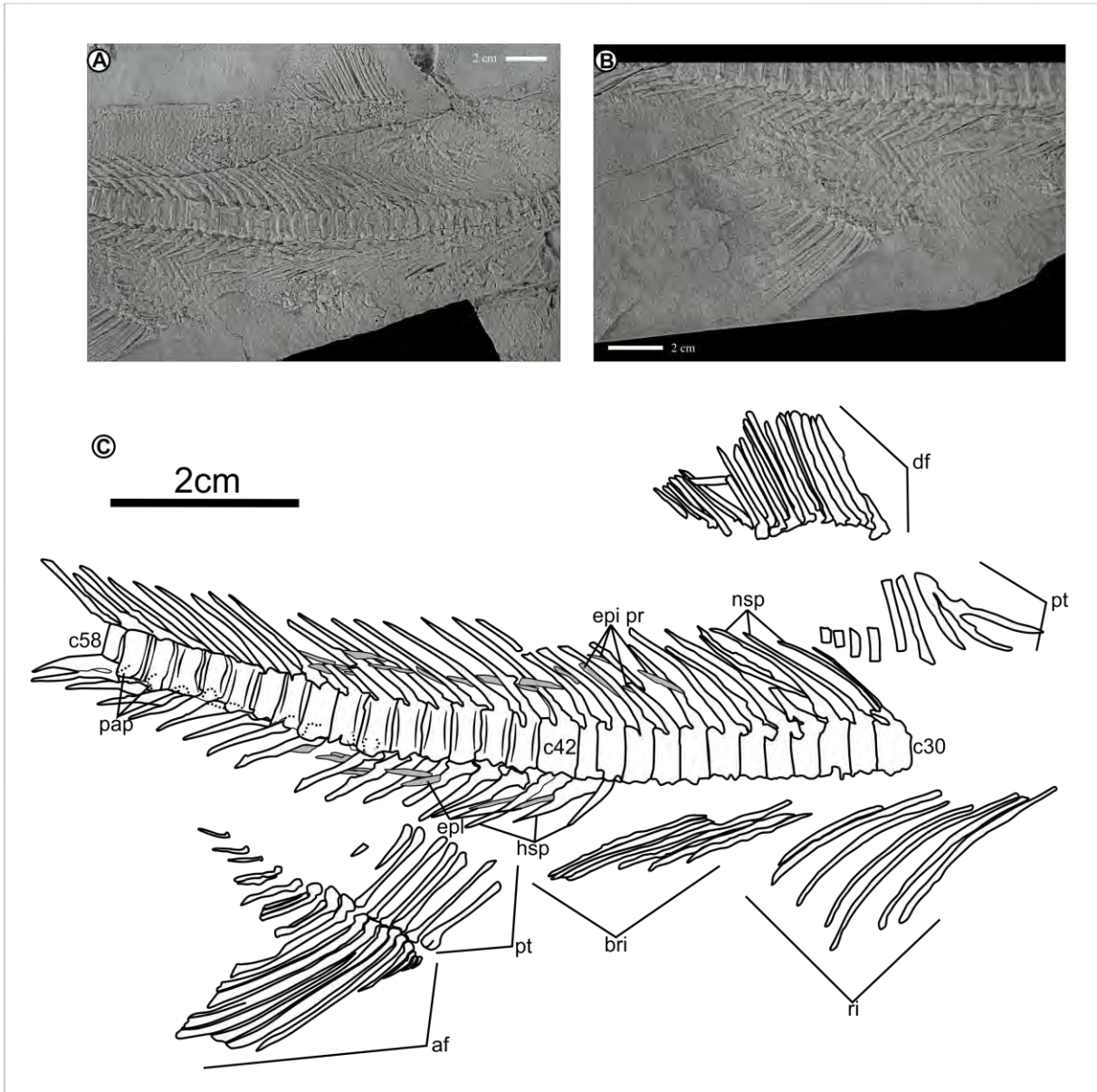


Fig. 4 - Middle section of the trunk of the gen. et sp. nov. (CT 6772 - holotype). A, B. Photograph of dorsal and anal fin and skeleton and axial skeleton. C. Line drawing of middle section of the trunk.

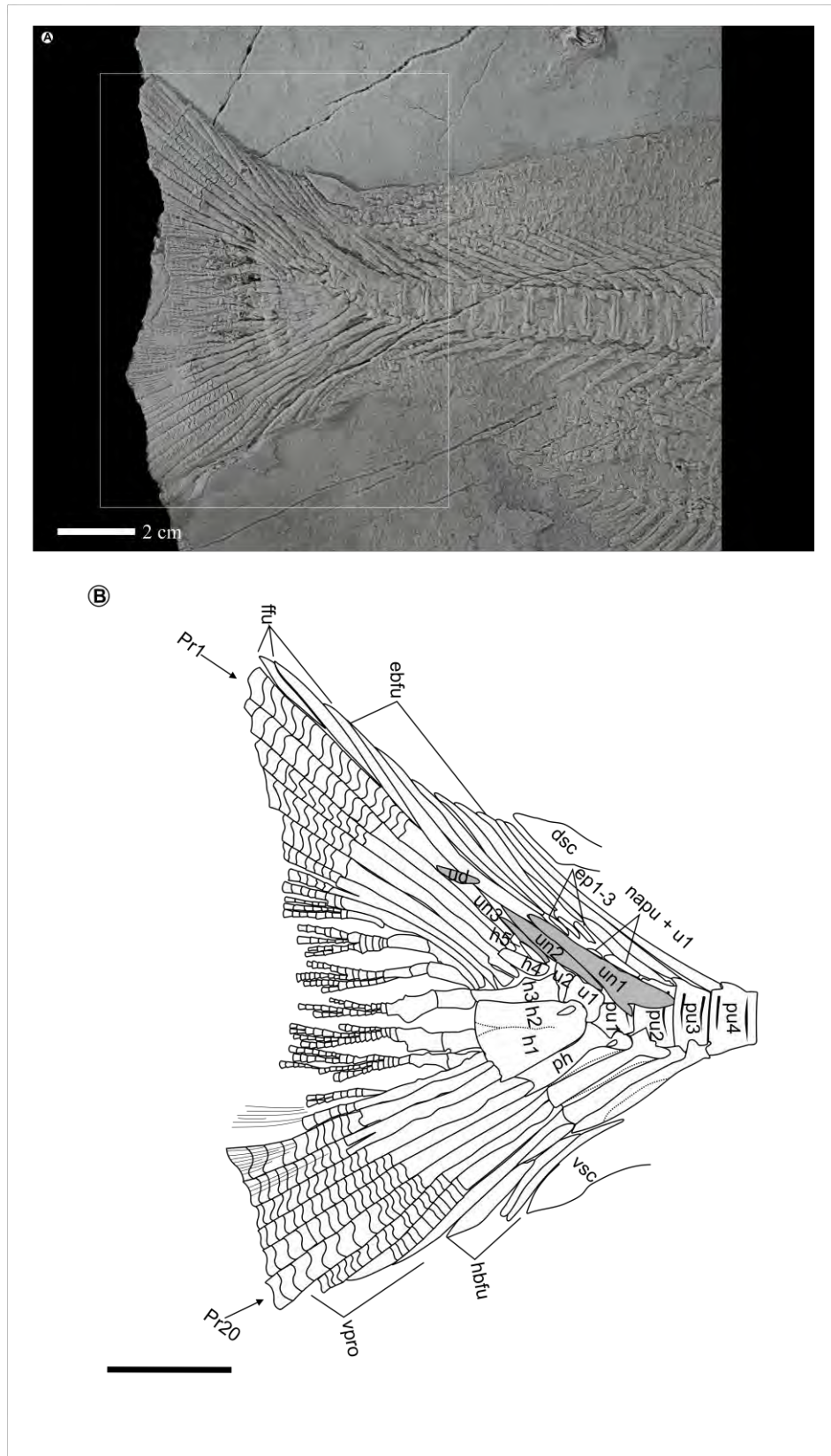


Fig. 5 - Caudal vertebrae and fin of the gen. et sp. nov. in lateral view (CT 6772 - holotype).

A. Photograph. B. Reconstruction.

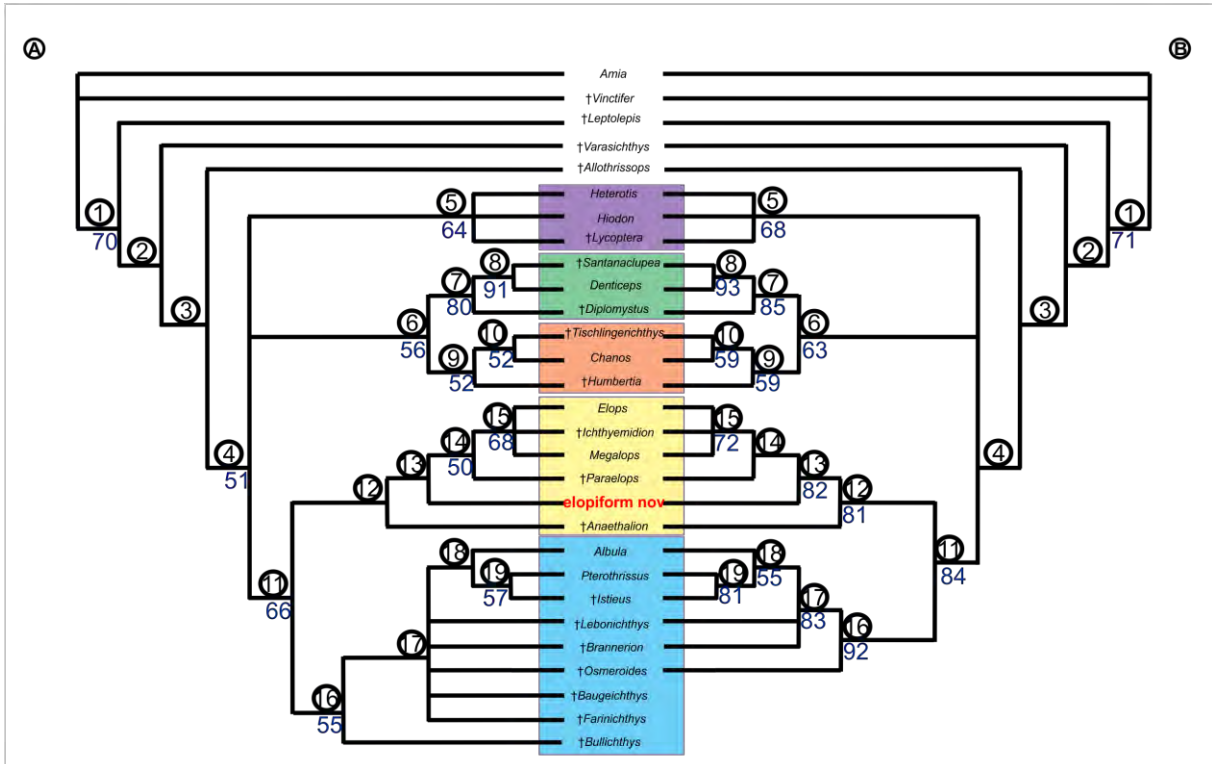


Fig. 6 - Phylogenetic hypothesis for basal teleosts obtained by including Elopiformes nov. to the data matrix of Forey and Maisey (2010). A. Experimental heuristic search keeping *Baugeichthys*, *Farinichthys* and *Bullichthys*. B. Heuristic search excluding *Baugeichthys*, *Farinichthys* and *Bullichthys*. Number in black are components of the strict consensus tree. Number in blue are results of bootstrap analysis.

## APPENDICES OF MANUSCRIPT

**Appendix A** - Character description and codes used in cladistic analysis (from Forey and Maisey, 2010)

Character 1: Parietal bones paired, meeting each other at the midline (0), parietal bones paired, not meeting in the midline (1).

Character 2: Parietal equidimensional or longer than wide (0), considerably shorter than wide (length/width ratio <60%).

Character 3: Supratemporal commissure running wholly within extrascapulars (0), running for at least part of the trajectory through parietals and/or supraoccipital (1).

Character 4: Parietal pierced by supraorbital sensory canal and /or crossed by anterior pit line (0), parietal without supraorbital sensory canal or pit line (1).

Character 5: Supraorbital sensory canal running in a bony tube within the frontal (0), running

- within a deep groove for at least one-quarter of its traverse of the frontal (1).
- Character 6: Frontal more than twice as long as parietal (0), less than twice as long (1).
- Character 7: Exposed temporal fenestra housing a temporal sinus: absent (0), present (1).
- Character 8: Ethmoid commissure not piercing ethmoid/ median rostral ossification (0);  
piercing ethmoid/median rostral ossification (1).
- Character 9: Nasals represented as a single ossicle (0), as two or more ossicles (1).
- Character 10: Nasal(s) carrying the supraorbital sensory canal within an enclosed bony tube  
(0), nasal(s) carrying the supraorbital sensory canal within an open gutter (1).
- Character 11: Rostral ossicles absent (0), present or fused to the premaxilla (1).
- Character 12: Middle pit line groove crossing the pterotic (0), groove absent (1).
- Character 13: Vomer bearing teeth (0), edentulous (1).
- Character 14: Lateral ethmoid free from parasphenoid (0); sutured to a wing of parasphenoid  
(1).
- Character 15: Parasphenoid with teeth extending whole length of orbit (0), restricted  
posteriorly beneath basisphenoid region (1), absent altogether (2).
- Character 16: Parasphenoid with villiform or pointed teeth (0), with granular or pebble like  
teeth (1).
- Character 17: Deep fossa present at the base of the parasphenoid ascending process: absent  
(0), present (1).
- Character 18: Ossified aortic canal/ groove: present (0), absent (1).
- Character 19: Canals for occipital arteries in basioccipital: present (0), absent (1).
- Character 20: Subepioccipital fossa: absent (0), present (1).
- Character 21: Otophysic connection penetrating the braincase through an auditory fenestra:  
absent (0), present (1).
- Character 22: Pre-epioccipital fossa: absent (0), present (1).
- Character 23: Recessus lateralis: absent (0), present (1).
- Character 24: Basisphenoid: present (0), absent (1).
- Character 25: Orbitosphenoid: absent (0), present (1).
- Character 26: Antorbital: carrying part of the infraorbital sensory canal (0), without sensory  
canal (1).
- Character 27: Condition of infraorbital sensory canal in at least some infraorbitals: enclosed in  
bony canal (0), open in gutter (groove) (1).
- Character 28: Supraorbital bone: present (0), absent (1).

- Character 29: Infraorbital 1: not expanded dorsally (0), expanded dorsally to the contact the skull roof or the supraorbital and forming the anterior margin of the orbit (1).
- Character 30: Posterior infraorbitals/suborbitals: broad, reaching preoperculum and covering cheek (0), reduced to tube-like bones leaving cheek uncovered.
- Character 31: Suborbital bones: absent (0), present (1).
- Character 32: Cephalic sensory canals: giving off branched tubules within bones (0), simple tubules within bones (1).
- Character 33: Preoperculum posteroventral expansion: absent (0), present (1).
- Character 34: Branchial spiracle: absent (0), present (1).
- Character 35: Metapterygoid process: absent (0), present (1).
- Character 36: Ectopterygoid process: absent (0), present (1).
- Character 37: Elongate jaw as bearing numerous villiform teeth: absent (0), present (1).
- Character 38: Position of quadrate-mandibular articulation: posterior to orbit (0), below posterior part of orbit (1), below or anterior to orbit (2).
- Character 39: Ventral of quadrate: inclined (0), horizontal (1).
- Character 40: Elongate posterior process of quadrate: absent (0), present (1).
- Character 41: Mouth: terminal (0), subterminal (1).
- Character 42: Retroarticular: included in joint for jaw glenoid (0), excluded from joint facet (1).
- Character 43: Posterior opening of mandibular sensory canal lying medially or posterior (0), lateral (1).
- Character 44: Mandibular sensory canal: enclosed in a bone-enclosed tube along entire length of mandible (0), lying within a groove for part or all of the transverse across mandible (1).
- Character 45: Supramaxilla(e): present (0), absent (1).
- Character 46: Gular plate: present (0), absent (1).
- Character 47: Hyoidean artery: not piercing hypohyal(s) (0), piercing hypohyal(s) (1).
- Character 48: Basibranchial/basihyal tooth plate: absent (0), present, paired (1).
- Character 49: Urohyal: absent (0), present (1).
- Character 50: Number of branched principal caudal fin rays: 17 or more (0), 16 or fewer (1).
- Character 51: Number of epurals: two or more (0), one (1), none (2).
- Character 52: Complete neural spine on Pu<sub>1</sub>: rudimentary or absent (0), present as full spine (1).

- Character 53: Fusion between H<sub>2</sub> and U<sub>1</sub>: absent (0), present (1).
- Character 54: Number of uroneurals: none (0), five or more (1), four or fewer (2).
- Character 55: First uroneural reaching: Pu<sub>3</sub> ou Pu<sub>4</sub> (0), Pu<sub>2</sub> (1), Pu<sub>1</sub> (2).
- Character 56: Number of hypurals: eight or more (0), seven or fewer (1).
- Character 57: Parhypural: autogenous (0), fused together (1).
- Character 58: Hypurapophysis: absent (0), present (1).
- Character 59: Pu<sub>1</sub> and U<sub>1</sub>: separate (0), fused together (1).
- Character 60: Ural neural arches: separate from the supporting centra (0), fused together (1).
- Character 61: First uroneural: separate from centrum (0), fused together (1).
- Character 62: Compound neural arch over Pu<sub>1</sub> and U<sub>1</sub>: absent (0), present (1).
- Character 63: Fringing fulcra: absent (0), present (1).
- Character 64: Series of ossified dorsal intermusculars (epineurals) in caudal region: absent (0), present (1).
- Character 65: First ossified pleural rib occurring on: second or third centrum (0), fourth or more posterior centrum (1).
- Character 66: Anterior neural arches: without anterior membranous wings (0), with anterior membranous wings (1).
- Character 67: Ossified abdominal epipleurals (ventral intermusculars): absent (0), present (1).
- Character 68: Neural arches of most abdominal vertebrae: formed of separate halves (0), fused to spines in the midline (1).
- Character 69: Pelvic splint: absent (0), present (1).
- Character 70: Pectoral splint: absent (0), present (1).
- Character 71: Pectoral propterygium: free from first pectoral ray (0), fused with first pectoral ray (1).
- Character 72: Scales on cheek: absent (0), present (1).
- Character 73: Abdominal scutes: absent (0), present (1).
- Character 74: Leptocephalus larva: absent (0), present (1).





## Continuation of Appendix B-

MATRIX	5				6				7					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
<i>Amia</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0
<i>Vinctifer</i>	2	1	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	?	0
<i>Leptolepis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?
<i>Varasichthys</i>	1	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0
<i>Allothrissops</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0
<i>Hiodon</i>	1	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heterotis</i>	2	1	0	0	-	1	0	0	0	0	-	0	0	0
<i>Lycoptera</i>	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	?	0
<i>Santanacupea</i>	?	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	0	?	?
<i>Diplomystus</i>	0	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Denticeps</i>	0	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Tischlingerichthys</i>	0	0	0	2	1	1	0	0	1	1	1	0	1	?
<i>Chanos</i>	1	0	0	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Humbertia</i>	0	0	0	2	1	1	0	1	1	?	0	0	0	1
<i>Elops</i>	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Ichthyemidion</i>	0	0	0	2	1	1	0	?	0	0	0	1	1	1
<i>Megalops</i>	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Albula</i>	0	0	0	2	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Pterothrissus</i>	0	0	0	2	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Lebonichthys</i>	0	0	0	2	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Osmeroides</i>	0	0	0	2	2	1	0	?	0	0	0	?	?	?
<i>Istieus</i>	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	?	1
<i>Brannerion</i>	0	0	0	2	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Baugeichthys</i>	0	0	0	2	2	1	0	?	0	0	0	1	1	?
<i>Paraelops</i>	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Farinichthys</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bullichthys</i>	0	?	0	2	1	1	0	1	0	0	0	?	?	1
<b>Elopiformes nov.</b>	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Anaethalion</i>	0	0	0	2	1	0	?	0	0	0	0	1	1	1

## APENDICE B - A new stem-crossognathiform fish (Teleostei) from the Albian of central Mexico and its phylogenetic relationships

Yuri Modesto Alves<sup>ac\*</sup>, Diogo Mayrinck<sup>b</sup>, Jesus Alvarado-Ortega<sup>c</sup> and Paulo Marques Brito<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Departamento de Zoologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil; Departamento de Ensino de Ciências e Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil; Departamento de Paleontología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México;

\*Corresponding author: alves\_modesto@yahoo.com.br

### ABSTRACT

The Lower Cretaceous new gen. and sp. from Tlayúa Quarry, Puebla, Central Mexico, is described. The new species represents the basal Cretaceous record of a crossognathiform together with *Chongichthys* from the Oxfordian of South America and *Bavarichthys* from the Oxfordian of Europe. The new genus is characterized by numerous autapomorphies compared with other crossognathiforms, such as a wrinkly skull roof; atrophied antorbital overlaying anterodorsally the first infraorbital; dorsal and ventral basal scutes on caudal skeletal are robusts; neural and haemal spines of the caudal skeleton are shorter and very joined to each other antero-posteriorly. This new taxon has significant morphologic features that help us to understand the relationships of crossognathiforms, including new insights into diversity and the palaeobiogeographic distribution of this group during Cretaceous times.

**Keywords:** Crossognathiformes relationships, stem-group, gen et sp new, Tlayúa Formation.

### Introduction

Crossognathiformes is an extinct order of teleostean fishes with Tethyan distribution from the Oxfordian (late Jurassic) to the Eocene (middle Paleogene) boundary. Albeit this clade is one of the most diverse and known within basal teleost fishes, their monophyly and interrelationships remain under discussion (e.g. Taverne 1989; Maisey 1991; Cavin 2001; Arratia, 2008; Cumbaa & Murray 2008; Arratia & Tischlinger 2010; Mayrinck et al. 2015; Sferco et. al. 2015). Nowadays, the Crossognathiformes comprises 16 genera: *Rhacolepis* Agassiz 1841; *Pachyrhizodus* Dixon 1850; *Elopopsis* Heckel 1856; *Crossognathus* Pictet

1858; *Apsopelix* Cope 1871; *Notelops* Woodward 1901; *Greenwoodella* Taverne 1973; *Platinx* Taverne 1980; *Chongichthys* Arratia 1982; *Goulimimichthys* Cavin 1995; *Tingitanichthys* Taverne 1996; *Michin* Alvarado-Ortega et al. 2008; *Nardopiscis* Taverne 2008; *Aquilopiscis* Cumbaa & Murray 2008; *Bavarichthys* Arratia & Tischlinger 2010; and *Motlayoichthys* Arratia et al. 2018. According to Arratia's (2008) and Arratia & Tischlinger's (2010) phylogenetic hypothesis, the Varasichthyidae family is also interpreted as belonging the Crossognathiformes. However, it appears in an unresolved position in the most current phylogenetic hypothesis (e.g. Sferco et al. 2015; Mayrinck et al. 2015), such as also confirmed in our analysis, then we not follow the first arrangement.

Up to now, four crossognathiform species were formally described to the Mexican Cretaceous: *Michin csernai* Alvarado-Ortega et al. 2008 from the Albian of the Tlayúa Formation, Puebla State (Alvarado-Ortega et al., 2008); *Motlayoichthys sergioi* Arratia et al. 2018 from the Albian-Cenomanian of the Muhi Quarry, Hidalgo State (Arratia et al. 2018); *Goulimimichthys roberti* Blanco & Cavin 2003 and *Pachyrhizodus caninus* Cope 1872 from the Turonian of the Vallecillos quarry, the Agua Nueva Formation, Nuevo León State (Blanco & Cavin 2003; Giersch et al. 2010). Additionally, similar specimens to *P. caninus* were also found in the Turonian of the Eagle Ford Formation, Guerrero State (Alvarado-Ortega et al. 2006). Other records are preliminary identifications which require review, such as *Notelops* sp. and *Rhacolepis* sp. from the Albian of the Tlayúa Formation (Applegate 1987), and *Tingitanichthys* sp. from the Turonian of the Vallecillos quarry (Gonzalez Rodríguez et al. 2016).

The discovery and study of new fossil crossognathiforms from the Tlayúa Formation are relevant because their sediments represent epicontinental seas from the Tethys Ocean, and they could have important implications for the reconstruction of a more robust and predictive phylogenetic hypothesis of the group. Therefore, the aim of this paper is to describe a new genus and species of fossil fish belonging to the Crossognathiformes, assigned anteriorly as *Notelops*-like (see Applegate 1987). A phylogenetic hypothesis is proposed to recognize its position within crossognathiforms.

### **Geographic and Geologic settings**

The fossil fishes described here come from Tlayúa Quarry, an important Konservat-Lagerstätte palaeontological site located near the town of Tepexi de Rodríguez, Puebla State, Central Mexico (Fig 1A). Their Cretaceous limestone beds occur between the lower

transvolcanic palaeozoic basement of the Acatlán Complex (also called the Trans-Mexican Volcanic Belt), and the upper continental Pliocene-Pleistocene sandstones of the Pie de Vaca Formation (see Applegate 1992; Pantoja-Alor 1992; Fig 1B).

The depositional environment at Tlayúa has been variously interpreted as either some type of shallow-water restricted setting, based mainly on comparisons with Solnhofen (Applegate 1987, 1992; Espinosa-Arrubarrena & Applegate 1996), or as a deeper open marine setting (Kashiyama et al. 2004). Recently, Alvarado-Ortega et al. (2007) argued that the association of shallow marine foraminifera together with abundant ooids and isotopic freshwater foraminifera in stratigraphy sequence, foment a shallow and restricted-marine paleoenvironment, disproving Kashiyama et al.'s hypothesis.

Undoubtedly, among the vertebrate taxa recovered in the Tlayúa Quarry, fish are the most abundant, best preserved and most diverse. These are represented by amiiforms, aspidorhynchiforms, pycnodontiforms, semionotiforms, macrosemiids, ionoscopiforms, ichthyodectiforms and clupeomorphs. These taxa constitute a peculiar assemblage that resembles those ichthyological associations already known in the Tethys domains in Europe and the Middle East (e.g. Alvarado-Ortega et al. 2006; González-Rodríguez et al. 2016).

-----Fig. 1 near here-----

## **Material and Methods**

### ***Preparation methods***

For this study, seven specimens were prepared using about 10 per cent acetic acid (CH<sub>3</sub>COOH). Under a binocular microscope, pin vices and needles were used to clean remaining patches of limestone. Once the preparation was finished, the specimens were coated with magnesium dust to obtain black and white photographs of high contrast under white light.

### ***Comparative material examined***

The following species of the Crossognathiformes were studied with comparative purposes including some of the original descriptions, other available papers and own observation on specimens deposited at American Museum of Natural History, New York (AMNH), Departamento de Zoologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ-PMB) and Colección Nacional de Paleontología, Universidad Nacional Autónoma de México

(IG-UNAM): *Michin csernai* Alvarado-Ortega, de Mayrinck & Brito 2008 [IGM: 9028, 9030, 9031, UERJ-PMB 105, 107]; *Notelops brama* (Agassiz 1841) [AMNH 11756, 11858, 11986, 11969, 12570, 12616, 12647, 12648, 19002, 19009, 19039, 19109, 19145, 19148, 19149, 19151, 19311, 19313, 19333]; *Pachyrhizodus caninus* Cope 1872 [AMNH 1900, 8055, 8151]; *Rhacolepis buccalis* Agassiz 1841 [AMNH 11956, 11957, 11959, 11960, 11966, 11967, 11975, 12784, 13106, 13952, 13689, 13693, 13694, 13698].

### ***Cladistic analysis***

The data matrix was built with Mesquite (Maddison & Maddison 2011) and the analysis was performed (heuristic search and bootstrap) using PAUP 4b10 (Swofford 2002) and TNT software (Goloboff et al. 2008).

A cladistic analysis was carried out based on the data matrix of Arratia & Tischlinger (2010), with the inclusion of *Salminops ibericus* (Gayet 1985), as done by Mayrinck et al. (2015), and *Opotchlichthys acalihui* new gen. and new sp (see its codification in Table 1). This matrix has 193 unordered and unweighted characters, with 54 terminal taxa, which 10 of them for outgroup: *Amia calva*, *A. pattersoni*, *Aspidorhynchus*, *Belonostomus*, *Hypsocormus*, *Lepisosteus*, *Mesturus*, *Obaichthys*, *Pachycormus*, *Vinctifer*.

-----Tab 1-----

### ***Anatomical abbreviations***

**Ao**, antorbital; **a.r**, anal rays; **Asp**, autosphenotic; **C18-c61**, probably vertebral centrum between 18 and 61; **Cl**, Cleithrum; **D**, dentary; **Dm**, dermethmoid; **d.pro**, dorsal procurrent or procurrent rays; **d.r**, dorsal rays; **d.sc**, dorsal scute; **Dsp**, dermosphenotic; **e.bfu**, epaxial basal fulcra; **Entp**, endopterygoid; **Ep1-3**, epurals 1-3; **f.f**, fringing fulcra; **ihl.sp**, infrahemal spine; **Io1, 2+3** and **4+5**, infraorbitals 1-5; **Iop**, infraoperculum; **Io.s.c.**, infraorbital sensory canal; **H**, hypural; **h.bfu**, hypaxial basal fulcra; **h.sp**, haemal spine; **Hy**, hyomandibular; **m.s.c.**, mandibular sensory canal; **Mtp**, metapterygoid; **Mx**, maxilla; **n.sp**, neural spines; **Op**, operculum; **Pa**, parietal; **Pc.r**, pectoral rays; **Ph**, parahypural; **pl.r**, pelvic rays; **pl.sp**, pelvic splint; **pl.pt**, pelvic plate; **Pmx**, premaxilla; **Pop**, preoperculum; **pop.s.c**, preoperculum sensory canal; **Pr1-18**, principal rays 1 to 18; **Ptg**, pterygiophores; **Pto**, pterotic; **Ptt**, posttemporal; **Pu1-13**, preural centra 1 to 13; **Qu**, quadrate; **R**, ribs; **Scl**, supracleithrum; **Smx**, supramaxillae; **So**, supraorbital; **Soc**, supraoccipital; **so.s.c**, supraorbital sensory canal;

**Sop**, suboperculum. **u.n.sp**, unpaired neural spines; **U1+H1+2**, Ural centra 1 plus Hypural 1 + 2; **U2**, ural centra 2; **Ud**, urodermal; **Un1-3**, uroneurals 1-3; **v.sc**, ventral scute.

### **Systematic Palaeontology**

Subdivision Teleostei Müller 1845

Order Crossognathiformes Taverne 1989

Suborder and Family indet

Genus gen. nov.

*Type species*: gen nov. et sp nov

*Etymology*: The genus name *Opotchlichthys* is formed from the words ‘opotchli’, which refers to the god of the fishermen in Popoloc mythology, and ‘ichthys’, which means ‘fish’ in the Greek language.

*Diagnosis*: As for species

sp. nov

(Fig. 2-6; Tab. 2)

-----Fig. 2 here -----

*Holotype*: CT 6763 is a complete specimen and well preserved in lateral view (see Fig. 2), although the circumorbital bones of the head are lost, exposing some bones of the suspensorium. The caudal fin is fully covered by scales. It was collected in the section of the Tlayúa quarry catalogued as IGM-locality 2772 in the level “zona XIII”.

*Paratypes*: The specimens CT 2879, 4253, 5528, 5862 and 7303 are specimens preserved in lateral view, which some are almost or partially complete and other poorly preserved. These specimens were collected in the section of the Tlayúa quarry catalogued as IGM-locality 2432 (CT 2879), locality 1995 (CT 4253), locality 2774 in the level “zona XIII” (CT 5528), locality 1970 (CT 5862) and locality 3661 (CT 7303).

*Type locality*: Tlayúa Quarry, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico (Fig. 1B).

*Type and age horizon*: Middle Member of the Tlayúa Formation (Pantoja-Alor 1992) (Fig. 1B), Albian Age (Benammi et al. 2006).

*Etymology*: The specific name of the fish is written in the Popoloc language. The Popoloc indigenous tribe was one of the mexican people that inhabited the area around the Tlayúa

Quarry in pre-Hispanic times. The specific name ‘acalihui’ means ‘wrinkled body’; a feature very apparent in the skull roof of this fish species.

*Diagnosis:* A crossognathiform fish differing from all species of Crossognathiformes (*sensu* this paper; see discussion) by the following combination of characters (autapomorphies are identified with an asterisk in brackets): the skull roof ornamented by prominent wrinkles [\*]; parietals uniting in the midline; atrophied antorbital overlaying anterodorsally the first infraorbital[\*]; circumorbital ring completely closed; infraorbital series only with infraorbital 1 independent, while the posterior infraorbital bones 2 + 3 and 4 + 5 are fused; two supramaxilla bones of different sizes; presence of gular plate; vertebral column with about 60–65 centra (18 caudals); body (postcranium) with large cycloid scales with posterior margin slightly crenulated; parahypural unfused to preural one; three epurals; dorsal and ventral basal scutes presents on caudal fin and each basal scutes are so robust that they occupy about one half of the caudal peduncle depth[\*]; neural and haemal spines of the caudal skeleton are shorter and very close antero-posteriorly to each other [\*]; three uroneurals.

## Description

### *General body form (see morphometric features in table 2)*

The new genus has standard length (SL) ranging between 183.10 and 330mm. Its subcylindrical and elongated body has a maximum depth of between 19 and 25 per cent of standard length. Its triangular head is moderately long (27–31 per cent of SL) and apparently as deep as the body (see Fig. 2). The snout length (calculated as the distance between the anterior margin of the orbit and the anterior margin of the premaxilla) is characteristically short, ranging from 13–17 per cent of the head length (HL). The origin of the dorsal fin is located close to the middle of the body, at about 48–55 per cent of the SL. Moreover, in respect of the origin of the pelvic fin, in new genus there are two variations. The first, the pelvic fin origin opposes the posterior part of the dorsal fin and is located at 69 per cent of the SL. The second is near to the posterior half of the dorsal fin, at 57 per cent of SL. The anal fin is well preserved only CT 2879 (paratype) and CT 6763 (holotype), and in these specimens, the anal fin originates at 78 and 83 per cent of SL, respectively. The caudal peduncle is narrower than the rest of body. The caudal fin is bifurcate and both lobes are similar in shape and length.

-----Tab 2 -----



### ***Braincase***

The skull roof of the new genus is straight and triangular, with its narrower surface close to the snout (ethmoid capsule) and more conspicuously upward on the pterotic level (see Fig. 3). The frontals are sutured on their middle line. This suture is squamous such as other crossognathiiforms.

The dermethmoid is triangular with two anterolateral process. The ethmoidal commissure is hidden or absent.

The parietals are rectangular and sutured along their midline, except posteriorly where a prominent supraoccipital is inserted. A rugose and pit ornamentation is observed on the surface of the bone, such as along of skull roof. The supraoccipital crest is well developed and extends posteriorly to the braincase.

The pterotic is a short bone with triangle shaped. Such as in *Notelops* and *Michin*, its pterotic produces a little developed posterolaterally directed spine ('notelopids' condition according by Forey 1977).

-----Fig 3 here-----

### ***Suspensorium***

The endopterygoid is partially exposed on CT 7303 or badly preserved on CT 6763. It is apparently edentulous. The metapterygoid presents a rhomboid shape, with any trace of a fenestra between the quadrate or hyomandibula.

The quadrate has a triangular shape with both margins (posterior and anterior) slightly symmetrical, although in a juvenile specimen its ventral margin is straight and the quadrate-mandibular articulation is below the posterior half of the orbit (CT 7303), whereas in adults its ventral margin is inclined, and quadrate-mandibular articulation is placed posteriorly to the orbit (CT 6763). Like the articulatory condyle of the quadrate, its posterior process is also robust.

The hyomandybula is large, has an oblong and broad articular head inclined anteriorly, a robust opercular process on its posterior border and a moderately wide ventral shaft above the sympletic.

The ectopterygoid is a bone covered by the upper jaw. Only remnants are observable, and we not know whether there are teeth on these bones (like *Rhacolepis* and *Pachyrhizodus*) or are edentulous (like *Notelops*).

### *Circumorbital series*

The circumorbital series consists of six flat and thin canal-bearing bones (antorbital, three infraorbital, dermosphenoid and supraorbital) forming a triangular closed ring (see Fig 3A-D). The antorbital is a short bone overlaying anterodorsally the first infraorbital. It also contacts the supraorbital in the middle region of its dorsal margin. On its surface, there are two pits that probably continue the infraorbital sensory canal coming from the supraorbital bone.

The presence of three infraorbital plates represents a reduction in the generalized teleost condition (see Nelson 1969; Forey 1977; Arratia & Tischlinger 2010). The first infraorbital is a long and rectangular plate that occupies almost the entire ventral margin of the orbit. Probably the infraorbital sensory runs along the ventral margin of this plate. The second plate fully covers the cheek region and contacts the third plate at its dorsal margin. This plate represents the 2 and 3 fused infraorbitals. On its surface, a curved sensory canal branched run along the dorsal bordering the ring. The third plate is the largest of the series and represents the 4 and 5 infraorbitals (also fused), covering the lateral surface of the postorbital part of the skull. The dermosphenotic and supraorbital bones close the ring and occupy the dorsal portion of the orbit. Both bones have a rough surface and a pit line.

### *Jaws*

The upper jaw is slender and long, reaching somewhat behind the orbit (except in CT 7303, in which the maxilla and orbit are at the same level) (see Fig. 3A-D). The premaxilla is short, occupying almost 30 per cent of total length of the upper jaw. It has a long ascendant process on the mesial surface, which gives its shape like a right triangle. Its teeth are small and conical, preserved in a single and inner row.

The maxilla is a long, rectangular and narrow bone, and its surface is fully wrinkled. In most anterior portions, the maxilla presents two well developed condyles: the palatine and ethmoid process. In the oral surface, only one row of conical teeth is observed of the same size of those found in the premaxilla. The first supramaxilla is a long flat bone, about 52 per cent of the length of the maxilla. The posterior part of first supramaxilla is covered by the second supramaxilla, which is shorter and wider than the other.

The dentary comprises about 78 per cent of the lower jaw length, extending below the angular ventroposteriorly. Apparently, there are three rows of teeth on its alveolar border. The

teeth are similar in shape and direction; however, they differ in size. The anterior ones are higher than the posterior one. There are about four or five mandibular sensory canal openings along the axis of this bone. The lateral portion of the angular extends anteriorly above the ends of the dentary, occupying almost 33 per cent of the mandible. It is unclear whether the angular and articular are fused medially. The retroarticular is not observable in any of the specimens.

### ***Opercular series and branchial elements***

The position of the opercular apparatus is variable among the specimens of the new genus. Among the specimens described here, there are two morphotypes for this feature. In morphotype one, the preopercle is placed posterior, or almost posterior, to the posterior margin of the pterotic (CT 6763, 5528, 2879), whereas in the second morphotype, the preopercle is before the posterior margin of the pterotic (CT 7303 and CT5862).

In its general form, the preopercle is a large L-shaped bone located behind the posterior infraorbitals and the quadrate, and below the level of articulation between the opercle and the hyomandibula. The posterior edge of the vertical limb has a posteroventral expansion as seen in some lower teleosts. The ventral pathway of the preopercular sensory canal is visible and runs close to the anterior margin of the ventral limb.

The opercle is a large kidney-shaped bone and is curved dorsally. Its dorsal margin is separated from the skull bones and the braincase. The anterior margin of the opercle is notched at the level of the articulatory facet for the hyomandibula.

The subopercle is narrow and its ventral margin is rounded like the opercle. The anterodorsal process is short and sharp. The infraopercle is longer and broader than other crossognathiforms, such as the *Bavarichthys*. It is placed below the ventral margin of the preopercle and extends posteriorly below and medial to the subopercle.

Among the branchial elements, only branchiostegal rays are observable in the specimens. In CT 5862 there are about 11 branchiostegal rays below the poorly preserved anterior and posterior ceratohyals. Only vestiges of these bones are apparent. At least five of them are wider and the spatulate only articulates with posterior ceratohyals.

### ***Girdles, paired and median fins***

The posttemporal is a plate-like, very large bone, whose ventral edge roofs the dorsal margin of the opercle. In specimen CT 5862, the sensory canal runs (lateral line) close to the

ventral margin of the bone and continues, extending obliquely to the upper portion of the supracleithrum, and posteriorly follows to the medial line of the trunk of the body (see Fig 3A and B). The supracleithrum is a long and narrow stick-shaped bone, covering the posterodorsal margin of the opercle.

The cleithrum is the longer and broader bone of the girdle, with a boomerang-like shape. Its anterior margin is concave, and the posterior one has posteromedial expansion above the articulation with the pectoral fins. The pectoral fin, in the CT7303 specimen, comprises eighteen branched rays. The other morphotype varies of eight to eleven preserved rays.

The pelvic fin originates at the level of the posterior end, or posterior half, of the dorsal fin (see general body section). It contains about 11–13 branched rays. The pelvic rays are attached to a long and triangular girdle along the lateral and posterior margins. It is not possible to provide more details about the pelvic girdle because this bone is covered by scales.

The dorsal fin is triangular and long. It contains about 13–15 segmented rays and four anterior precurrent or procurrent rays supported by 13 pterygiophores. The anal fin is short, formed by about 10–11 branched rays, supported by 7 small pterygiophores.

### ***Axial skeletal***

The exact number of preural vertebrae is unknown because the first postcranial centra are obscured by bones and soft tissue. Nevertheless, the total number can be estimated about 60–65, of which 18 are certainly caudal centra. The anterior vertebrae centra are equally as long as they are deep, and the remaining are variably deeper than long. Most of the centra are ornamented by a lateral and medial longitudinal ridge, which is more conspicuous caudally. The ribs (absent from the first six–seven centra) are gently curved and slightly expanded proximally without reaching the ventral midline.

The neural and haemal arches are autogenous throughout the body and are generally placed at the middle region of the centrum. In the abdominal region, most of the neural spines are strongly inclined toward the axis of the body. The epineurals and neural arches are apparently fused.

The neural and haemal spines of the caudal skeleton are the most peculiar among crossognathiforms fishes. They are inclined towards from the axis of the body but are stouter and shorter those post cranial and abdominal region, being the anterior spines overlaying the posterior neural and haemal spines.

The supraneural bones are slender and sigmoid-shaped. There are about 18 them, extending between the posterior part of the cranium and away from the beginning of the dorsal fin (Fig. 3A-B).

-----Fig. 4 here-----

### ***Caudal fin***

This description is based on a combination of the two specimens (CT 6763 and CT 4253; Fig. 5 and 6). Although the first is not associated with any cranial material, it belongs to nov. gen. et sp. since the vertebral ornamentation is like that of complete specimens of this species.

The caudal fin rays are supported by neural and haemal rays inclined posteriorly and associated with four preural centra. The parahypural is the most robust between the posterior haemal spines, and it is not fused to preural 1. There are three uroneurals curved and orientated posteriorly. The first is a roughly triangular bone, with a broad base expanded anteriorly and covering a large part of the preural 1. Uroneural 2 is roughly splint-like in shape, following the same orientation as uroneural 1. Uroneural 3 is shorter and narrower than the second and lies behind the second ural centrum. The exact number of hypurals is uncertain. The lower hypurals form a broad plate which is fused to the first ural centrum. In this plate, there is a hypural foramen which marks the proximal division between hypurals 1 and 2. The remaining hypurals should join to ural two.

Although the epurals in CT6763 and 4253 are poorly visible, fortunately in CT 2879 there are three epurals between the neural spine of Pu2 and Un1.

The caudal fin has one dorsal and one ventral scute. Both scutes are enlarged, posteriorly triangular, with a medial longitudinal acute ridge. Their anterior projection is as large as three preural centra. The caudal fins contain 18 principal rays, 4 ventral precurrent or procurrent rays, 3 fringing fulcra, 6 epaxial basal fulcra and 4 hypaxial basal fulcra.

-----Fig. 5 here-----

-----Fig. 6 here-----

### ***Scales***

Cycloid, large-size scales are presented along the body of the new genus and specie.

They extend from the pectoral girdle onto the entire caudal skeleton and the anterior tips of caudal fin rays. These cycloid scales are ornamented with numerous concentric circuli that give it an ovate shape that is deeper than long. Its posterior margin is crenulate.

### Phylogenetic affinities

We performed a cladistic analysis to test the position of the new genus and specie within Crossognathiformes. Consequently, only the nodes at the base of the Crossognathiformes will be presented and discussed below. The analysis running a heuristic search produced 10 equally parsimonious trees at 705 evolutionary steps, with a tree length of 705 steps (L), consistency index (CI) of 0.37, and retention index (RI) of 0.68, excluding uninformative characters. The strict consensus displays a total of 49 components (shown in Fig 7).

Our strict consensus tree shows lost resolution of node D1 (Crossognathiformes *sensu* Arratia & Tischlinger 2010). This resolution cluster node D3 (branching of *Chongichthys*, *Bavarichthys*, the new genus, *Notelops*, pachyrhizodontids and crossognathids) is polytomised with Ichthyodectiformes (node E1), Elopiformes plus Osteoglossocephala (node F), Varasichthyidae (node D2) and *Ascalabos*. However, discussions of these interrelationships are beyond the scope of the present work.

Node D3 appears as a monophyletic clade weakly supported by two highly homoplastic characters: the absence of the gular plate [cha.54(1)] and maxilla with a ventral straight margin [cha.185(0), ci=0,182]. Node D4 is supported by six homoplasies: quadrate-mandibular articulation posterior to orbit [cha 45(0), ci=0,200]; first uroneural reaches preural centrum 2 [cha 116(2)]; two uroneurals extend forward beyond the second ural centrum [cha 117(2), ci=0,273]; proximity of the basal fulcra or dorsal precurent rays to neural spines, epurals and posterior uroneurals [cha 130(1), ci=0,222]; absence of the dorsal processes of the bases of the innermost principal caudal rays of upper lobe [cha 136(0), ci=0,167]; posterior infraorbital bones overlapping the anterior margin of preopercle [cha 182(1), ci=0,500]. Node D5 (branching of the new genus, crossognathids plus ‘pachyrhizodontoids’) is supported by seven homoplastic characters [29(1), 32(1), 97(1), 120(2), 178(1), 181(1)], and node D6 is supported by twelve homoplasies [7(1), 54(0), 81(0), 92(1), 105(1) 116(3), 122(0), 158(2), 179(1)].

-----Fig. 7 here-----

The 10 parsimonious trees differ in five situations: (1) the position of varasichthyids, as stem teleost lineage between *Tharsis* and *Ascalabos* (twice trees) or within crossognathiforms (eight trees); (2) the position of *Ascalabos* in relation to the crossognathiforms and more advanced teleosts; (3) the position of ichthyodectiforms in relation to the crossognathiforms and other more advanced teleosts; (4) the position of *Notelops*, more related to crossognathids than pachyrhizodontids (six trees) or outgroup to clustering crossognathids plus pachyrhizodontids (four trees); and (5) unresolved topology among outgroup taxa.

### **Discussion about the new genus relationships and its taxonomic affinities**

In the late nineteenth century, Cope established the Pachyrhizodontidae family to include several species of the genus *Pachyrhizodus* (Cope 1871). Since this family has been assigned to different teleostean lineage, however, it was traditionally regarded as Elopomorpha, mainly because of the presence of plesiomorphic teleostean characters (see Maisey 1991). Forey (1977) reviewed this group and their relative forms and created the suborder Pachyrhizodontoidei to include two families: Notelopidae for *Notelops*; and Pachyrhizodontidae for *Rhacolepis*, *Pachyrhizodus* and *Elopopsis*; although, posteriorly *Notelops* appears within a non-monophyletic order Pachyrhizodontoidei in the phylogenetic hypotheses (see Arratia 2008; Arratia & Tischlinger 2010). Later, *Platinix*, *Greenwoodella* and *Tingitanichthys* were described and included by Taverne (1980) in this suborder. At the same time, Forey (1977) and Patterson & Rosen (1977) included *Apsopelix* and *Crossognathus* in the Crossognathidae family. Later Taverne (1989) clustered Pachyrhizodontoidei and Crossognathidae in the Crossognathiformes order, which was regarded as the sister group of the Clupeocephala.

Cavin (2001) recognized the monophyly of the Pachyrhizodontoidei, after including *Goulimimichthys arambourgi* in the family Pachyrhizodontidae. However, he argued that the Crossognathidae are not related to Pachyrhizodontoidei, but possibly share several features with Varasichthyidae, becoming the Crossognathiformes *sensu* Taverne (1989) a paraphyletic group. Recently, Arratia & Tischlinger (2010) after doing a thorough study of morphologic characters (see Arratia, 1997, 1999, 2000, 2008), proposed the monophyly of the Crossognathiformes, including varasichthyids (*Domeykos*, *Varasichthys*, *Protoclupea* and *Luisichthys*), plus branching of *Chongichthys*, *Bavarichthys*, *Notelops*, pachyrhizodontids plus

crossognathids.

On the other hand, two more recent works reconsider the discussion about the monophyly of the Crossognathiformes. Mayrinck et al. (2015) performed a phylogenetic analysis using the same character-taxon matrix as Arratia & Tischlinger (2010) to test the position of *Salminops ibericus* Gayet 1985 within Teleostei. Their results produced major changes in the tree topology, including the complete dissociation of Crossognathiformes from Varasichthyidae, Crossognathidae and Pachyrhizodontidae taking different positions in the phylogeny. Furthermore, Sferco et al. (2015) investigated the phylogenetic relationships of *Luisiella feruglioi* (Bordas 1942) with a new matrix, including other freshwater Jurassic taxa. Their results did not support the inclusion of Varasichthyidae in Crossognathiformes such as was proposed by Arratia & Tischlinger (2010), however retrieved the clade Varasichthyidae as a member of the stem Teleocephala, together with other basal teleosts, such as Arratia had already proposed in previous work (Arratia 2008). Other fish, such as *Chongichthys*, *Bavarichthys*, *Notelops* and Pachyrhizodontidae, remained in the Crossognathiformes clade, within Teleocephala, in agreement with Taverne (1989).

Our results partially replicate the resolution of the Crossognathiformes clade, as pointed by Sferco et al. (2015), despite the absence of synapomorphies to support it. We also recognized the morphological resemblance between Crossognathidae and Varasichthyidae (e.g. preopercle with ventroposterior region expanded; large and caudally expanded extrascapular; epiotic, pterotic, exoccipital and intercalary framing the posttemporal fossa), which evolved independently in the two clades owing to parallelism, as revealed by previous authors (Cavin & Gricorescu 2005; Sferco et al. 2015).

The presence of taxa with many missing data on the matrix, such as *Chongichthys* and *Salminops*, despite having substantial features, bias the results. Our resolution induces the inclusion of *Salminops* as the most basal taxon within Crossognathidae, as suspected by Mayrinck et al. (2015). However, the inclusion of *Salminops* is weakly supported by one homoplasy [cha 135(1): the absence of the base of the most principal dorsal rays of the caudal fin crossing obliquely over the entire upper hypural series].

Nevertheless, the new genus and specie seems to be a stem Crossognathiformes, placed between *Bavarichthys* and polytomy branches among *Notelops*, Pachyrhizodontidae and Crossognathidae (Fig. 7). The new genus has on the caudal skeleton the presence of fringing and epaxial basal fulcra, features only shared with *Chongichthys* and *Bavarichthys* among Crossognathiformes, although as said by Arratia & Tischlinger (2010): 335 “lacks



detailed descriptions of the epaxial series of the elements of the caudal fin of many crossognathiforms". On the other hand, the new genus is more advanced than *Chongichthys* and *Bavarichthys* by possessing three independent infraorbitals (*Chongichthys*, five; *Bavarichthys*, four), three uroneurals (*Chongichthys*, five; *Bavarichthys*, four) and others ahead.

In general aspects, such as those observed by Arratia & Tischlinger (2010), the synapomorphies hypothesized previously to support crossognathiforms, crossognathids and pachyrhizodontids, need further studies. Firstly, some homoplasies are also present in other teleosts such as ichthyodectiformes [81(0), 179(1)], elopocephalans [116(2), 117(2), 130(1), 136(0), 185(0)], osteoglossocephalans [54(1)], clupeocephalans [105(1)] and ostarioclupeomorphs [97(1), 116(3)]. Secondly, the new genus has some features hypothesized previously as exclusive to crossognathids and "pachyrhizodontoids" sensu Taverne 1989.

Even so this new species shares some features with Crossognathidae sensu Taverne (1989) (e.g. large scales, presence of antorbital, two supramaxillas, reduction in few and large infraorbitals), it differs from them by: antorbital not to cover on all the ethmoid region; posterior supramaxilla is atrophied; the premaxilla not so much reduced as nearly lost like in *Apsopelix* and *Crossognathus*; neither had so many uroneurals (four or more) and hypurals (six or more).

Among "Pachyrhizodontoids", the new genus already shares with *Michin* and *Notelops* the occurrence of gular plate (such as crossognathids), parietals uniting along the middle line (medioparietals) and three infraorbitals (2 + 3 fused; and 4 + 5 fused). The pachyrhizodontids have absence of gular plate, separated parietals (lateroparietals) and four or five infraorbitals (*Rhacolepis* and *Elopopsis*, four; *Goulmimichthys* and *Pachyrhizodus*, five). Additionally, we do not know if the new genus has separated angular and articular bones like the *Notelops*-condition, or both bones fused like pachyrhizodontids and crossognathids. It is appropriate to observe that this feature possibly pointed *Notelops* as a more basal condition regarding crossognathids and pachyrhizodontids.

In addition to the above features, the presence of the following autopomorphies support it as a new genus and species: a) the skull roof marked by prominent wrinkles; b) presence of atrophied antorbital overlaying anterodorsally the first infraorbital; c) dorsal and ventral basal scutes are robust d) neural and haemal spines of the caudal skeleton are shorter and very close antero-posteriorly to each other.

Finally, our phylogenetic results contribute relevant insights about crossognathiforms dispersion (see Arratia 2008; Arratia & Tischlinger 2010; Arratia et al. 2018). The presence of stem crossognathiforms in Albian of Mexico, contemporaneous with more advanced forms such as *Notelops* and *Rhacolepis* from Brazil, *Pachyrhizodus*, *Apsopelix* and *Crossognathus* from the Northern Hemisphere, suggest that primitive forms there occupied both domains before the Aptian times, maybe between the late Jurassic and early Cretaceous. Unfortunately, there is a gap in the fossil crossognathiform records since the Tithonian age that difficult to prove this hypothesis, therefore it requires further biogeography studies.

### Acknowledgements

We are deeply indebted to the Aranguthy family and their quarry workers, who are the true discoverers of the fossil treasures in the Tlayúa Quarry. Also, we are indebted to Juan Miguel Contreras for preparing the photographs. Thanks to research sources such as WIKIPALEO (managed for Jorge Bar and Peter Moon) and the Biodiversity Library Heritage for access to several papers and books. The Hennig Society is thanked for free access to TNT software. UNAM provided financial support for this research throughout the DGAPA/PAPIIT project IN 207314. This research forms part of the Ph.D. thesis of the first author, which is partially supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de pessoal de nível superior (CAPES/ Ph.D. fellowship/ process 1188718), Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ/Sandwich Ph.D. fellowship/ process E-26/200.068/2016) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Cnpq/ Postdoctoral researcher fellowship/ process 150146/2018-3).

### References

- Alvarado-Ortega, J, Espinosa-Arrubarrena, L, Blanco, A, Veiga, FJ, Benammi, M, Briggs, DEG. 2007. Exceptional preservation of soft tissues in cretaceous fishes from Tlayúa quarry, central Mexico. *Palaios*. 22:682-685. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2006.p06-059r>.
- Alvarado-Ortega, J, Garibay-Robermo, LM, Blanco-Piñón, A., González-Barba, G, Vega, FV, Centro-García, E. 2006. Los peces fósiles de la Formación Mexcala (Cretácico Superior) en el estado de Guerrero, México. *Rev Bras Paleontol*. 9(3):261-272.
- Alvarado-Ortega, J, de Mayrinck, D, Brito, PM. 2008. A basal Pachyrhizodontid fish

- (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous of the Tlayúa Quarry, Central Mexico. *C R Palevol.* 7:269-275. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2008.03.006>.
- Applegate, SP. 1987. A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev Soc Mex Paleontol.* 1:40-50.
- Applegate, SP. 1992. A new genus and species of pycnodont from the Cretaceous (Albian) of Central Mexico, Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev Univ Nac Autónoma Mex, I Geol.* 10(2):164-178.
- Arratia, G. 1982. *Chongichthys dentatus*, new genus and species from the Late Jurassic of Chile (Pisces, Teleostei: Chongichthyidae, new family). *J Vertebr Paleontol.* 2:133-149.
- Arratia, G. 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyol.* 7: 5-168.
- Arratia, G. 1999. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements. In: Arratia, G, Schultze, H-P, editors. *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record.* München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil; p. 265-334.
- Arratia, G. 2000. Remarkable teleostean fishes from the Late Jurassic of southern Germany and their phylogenetic relationships. *Mitt Mus Nat kd Berl, Geowiss Reihe.* 3:137-179. <http://dx.doi.org/10.1002/mmng.20000030108>.
- Arratia, G. 2008. The varasichthyid and other crossognathiform fishes, and the Break-up of Pangaea. In: Cavin, L, Longbottom, A, Richter, M, editors. *Fishes and the Break-up of Pangaea.* London: Special publications of Geological Society. 295: 71-92.
- Arratia, G, González-Rodríguez, KA, Hernández-Guerrero C. 2018. A new pachyrhizodontid fish (Actinopterygii, Teleostei) from the Muhi Quarry (Albian-Cenomanian), Hidalgo, Mexico. *Foss Rec.* 21:93-107. <http://doi.org/10.5194/fr-21-93-2018>.
- Arratia, G, Tischlinger, H. 2010. The first record of Late Jurassic crossognathiform fishes from Europe and their phylogenetic importance for teleostean phylogeny. *Foss Rec.* 13(2):317-341. <http://dx.doi.org/10.1002/mmng.201000005>.
- Benammi, M, Alvarado-Ortega, J, Urrutia-Fucugauchi, J. 2006. Magnetistatigraphy of the Lower Cretaceous strata in Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, state of Puebla, Mexico. *Earth Planets Space.* 58:1295-1302. <http://dx.doi.org/10.1186/BF03352624>.
- Blanco, A, Cavin, L. 2003. New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico). *C R Palevol.* 2:299-306. [http://dx.doi.org/10.1016/S1631-0683\(03\)00064-2](http://dx.doi.org/10.1016/S1631-0683(03)00064-2).
- Cantú-Chapa, A. 1987. Las amonitas del Albiano Superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla.

- Rev Soc Mex Paleontol. 1:159-160.
- Cavin, L. 2001. Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulimimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Eclogae Geol Helv.* 94:509-535. <http://dx.doi.org/10.5169/seals-168909>.
- Cavin, L, Gricorescu, D. 2005. A new *Crossognathus* (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous of Romania with comments on Crossognathidae relationships. *Geodiversitas.* 27(1):5-16.
- Cope, ED. 1871. On the families of fishes of the cretaceous formation of Kansas. *Proc Am Philosoph Soc.* 12(86): 327-357.
- Espinosa-Arrubarrena, L, Applegate, SP. 1996. A possible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. In: Arratia, G, Viohl, G, editors. *Mesozoic Fishes 1 – Systematics and Paleoecology.* München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil; p. 539-550.
- Forey, PL. 1977. The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). *Bull Brit Mus Nat Hist, Geology Supplement.* 28(2):123-204.
- Giersch, S, Frey, E, Stinnesbeck, W, González-González, AH. 2010a. *Pachyrhizodus caninus* Cope, 1872 (Teleostei, Crossognathiformes) from the early Turonian of Vallecillo (Mexico). *N Jb Geol Paläont Abh.* 258:219-228. <http://dx.doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0099>.
- Goloboff, PA, Farris, JS, Nixon, KC. 2008. T.N.T., a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics.* 24:774-786. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>.
- González-Rodríguez, K, Fielitz, C, Bravo-Cuevas, V, Baños-Rodríguez, RE. 2016. Cretaceous osteichthyan fish assemblages from Mexico. In: Khosla, A, Lucas, SG, editors. *Cretaceous Period: Biotic diversity and Biogeography.* New Mex Mus Nat Hist Sci Bull. 71:1-14.
- Kashiyama, Y, Fastovsky, DE, Rutherford, S, King, J, Montellano, M. 2004. Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: Paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, México). *Cretaceous Res.* 25:153-177. [http://dx.doi.org/0.1016/S0195-6671\(03\)00052-1](http://dx.doi.org/0.1016/S0195-6671(03)00052-1).
- Maddison, WP, Maddison, DR. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 (<http://mesquiteproject.org>).
- Maisey, JG. 1991. *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*, T.F.H. Publications, Neptune, New

- York, USA, 1991, pp.1-208.
- Mayrinck, D, Brito, PM, Otero, O. 2015. Anatomical review of *Salminops ibericus*, a Teleostei incertae sedis from the Cenomanian of Portugal, aciently assigned to Characiformes and possibly related to crossognathiform fishes. Cretaceous Res. 56:66-75. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.03.002>.
- Nelson, GJ. 1969. Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of osteoglossomorph fishes. Am Mus Novit. 2394:1-37.
- Pantoja-Alor, J. 1992. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodriguez, estado de Puebla. Rev Inst Geol. 9:156-169.
- Patterson, C, Rosen, DE. 1977. Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. Bull Brit Mus Nat Hist. 158(2):83-172.
- Sferco, E, López-Arbarello, A., Báez, AM. 2015. Phylogenetic relationships of *Luisiella feruglioi* (Bordas) and the recognition of a new clade of freshwater teleosts from Jurassic of Gondwana. BMC Evol Biol. 15:268. <http://dx.doi.org/10.1186/s12862-015-0551-6>.
- Swofford, DL. 2000. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony and other methods (software). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taverne, L. 1980. Ostéologie et position systématique du genre *Platinx* (Pisces, Teleostei) de l'éocène du Monte Bolca (Italie). B Cl Sci Ac Roy Belg. 66(5):873-889.
- Taverne, L. 1989. *Crossognathus* Pictet, 1858 du cretace inferieur de L'Europe et systematique, paleozoogeographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord.(teleosteens) du Cretace et du Tertiaire. Palaeontogr Abt A. 207:79-105.
- Teller-Marshall, S, Bardack, D. 1978. The morphology and relationships of the Cretaceous teleost *Apsopelix*. Fieldiana Geol. 41:1-35.
- Yabumoto, Y, Hikida, Y, Nishido, T. 2012. *Apsopelix miyazakii*, a new species of crossognathid fish (Teleostei) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. Paleontol Res. 16(1):37-46. <http://dx.doi.org/10.2517/1342-8144-16.1.037>.

### Tables and Figures

Table 1 - Codification of the character for the new genus and species of Crossognathiformes within the data matrix of Arratia & Tischlinger (2010). For list of character and character states see Arratia & Tischlinger (2010). The numbers in bold represent the characters.

<b>1-10</b>	<b>11-20</b>	<b>21-30</b>	<b>31-40</b>	<b>41-50</b>	<b>51-60</b>
0001?11??1	0?????0???	010?100013	210??00000	0000 <sup>0</sup> <sub>1</sub> ?21?	0010??????
<b>61-70</b>	<b>71-80</b>	<b>81-90</b>	<b>91-100</b>	<b>101-110</b>	<b>111-120</b>
?010000012	22000011?1	000100????	0110011000	0000??????	10?0?32?02
<b>121-130</b>	<b>131-140</b>	<b>141-150</b>	<b>151-160</b>	<b>161-170</b>	<b>171-180</b>
000000111	1 <sup>0</sup> <sub>1</sub> 2000000	0111??????	?11002 <sup>1</sup> <sub>2</sub> 12?	?201?1????	000000?110
<b>181-190</b>	<b>191-193</b>				
110000?000	0?0				

Table 2 - Morphometric characteristics of the new genus and species of Crossognathiformes, Albian, Tlayua Formation, Tepexi Rodrigues, Mexico.

<b>Specimen</b>	<b>SL</b>	<b>HL</b>	<b>TD</b>	<b>PDL</b>	<b>PVL</b>	<b>PAL</b>	<b>PD</b>	<b>DL</b>	<b>PL</b>	<b>VL</b>	<b>AL</b>	<b>TML</b>	<b>PML</b>
<i>CT 6763</i>	33	10,5	7,3	16	19	27,5	3,5	6,4	4,8	3,6	3	5,5	1,5
%	100	31,81	22,12	48,48	57,57	83,33	10,60	19,39	14,54	10,90	9,09	100	27,27
<i>CT 5862</i>	24,5	7,2	5,1	12,5	14	-	2	4,4	3	1,7	-	3,8	0,7
%	100	29,38	20,81	51,02	57,14	-	14,28	-	-	-	-	100	18,42
<i>CT 5528</i>	19,25	5,89	4,81	9,68	12,68	-	-	-	-	-	-	-	-
%	100	30,59	24,98	50,28	65,87	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>CT 2879</i>	18,36	5,06	3,58	10,12	10,54	14,32	0,92	1,92	1,41	0,8	0,72	2,06	0,67
%	100	27,55	19,49	55,11	57,40	77,99	5,01	10,45	7,67	4,35	3,92	100	32,52

Abbreviations. **SL**, standard length, measured as horizontal distance between tip of premaxilla and the posteriormost limit of the hypurals; **HL**, head length, measured as horizontal distance between tip of premaxilla and posterior limit of opercle; **TD**, total depth, measured as the greatest vertical distance of the body; **PDL**, pre dorsal length, measured as horizontal distance between tip of premaxilla and the point of articulation between first pterygiophore and first dorsal fin ray; **PVL**, pre pelvic length, measured as horizontal distance between tip of premaxilla and point of first pelvic fin ray; **PAL**, pre anal length, measured as horizontal distance between tip of premaxilla and the point of articulation between first pterygiophore and first anal fin ray; **PD**, caudal peduncle depth, measured vertical distance of the caudal peduncle; **DL**, measured between first and late dorsal fin ray; **PL**, measured between first and late pectoral fin ray; **VL**, measured between first and late pelvic fin ray **AL**, measured between first and late anal fin ray; **TML**, measured as horizontal distance between tip of premaxilla and late point of maxilla; **PML**, measured as horizontal distance between tip of premaxilla and late point of premaxilla.

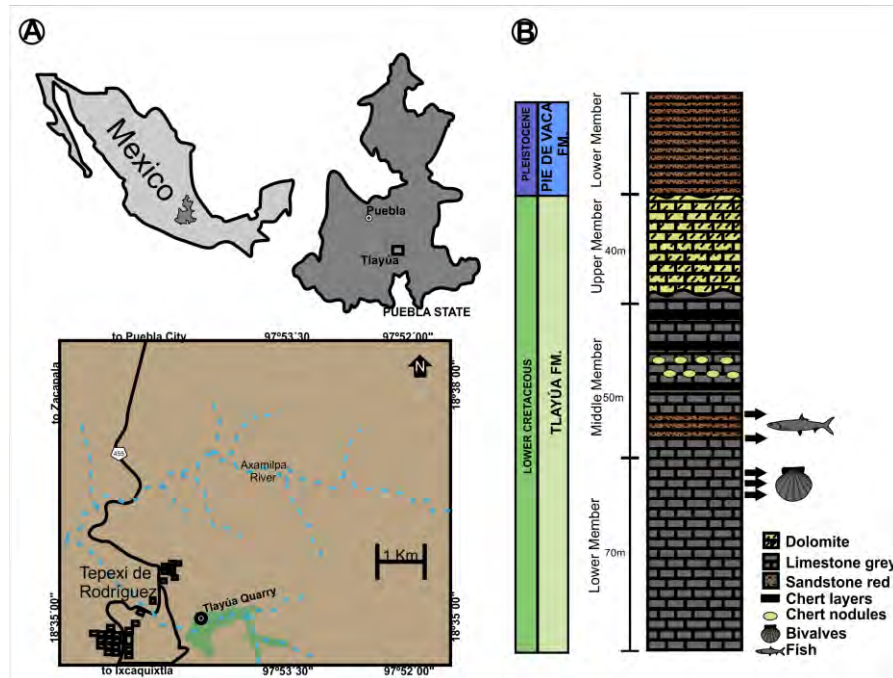


Fig. 1 - Geographical maps and lithological profile of the Tlayúa quarry, Tepexi de Rodriguez area, Puebla State, Mexico. A. Geographical location maps that show the Puebla State, Tepexi de Rodriguez municipality and the Tlayúa Quarry extension (in green). B. Stratigraphic column of the Lower Cretaceous Tlayúa and the Pleistocene Pie de Vaca formations.



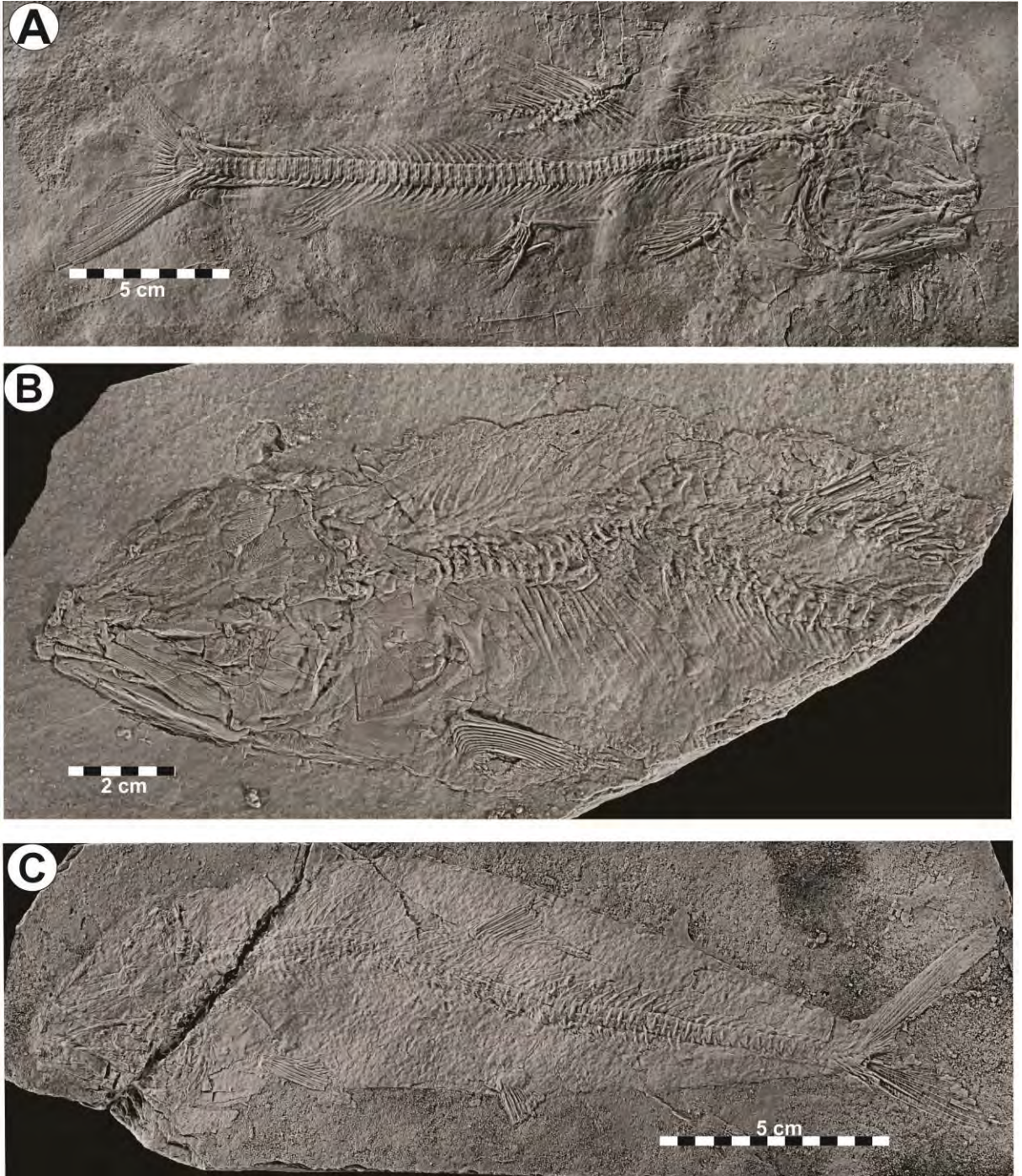


Fig. 2 - New genus and species of Crossognathiformes from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Mexico. A-C. Photographs of the holotype specimen, CT 6763 (A) and paratype specimens, CT 7303 (B) and CT 5862 (C).

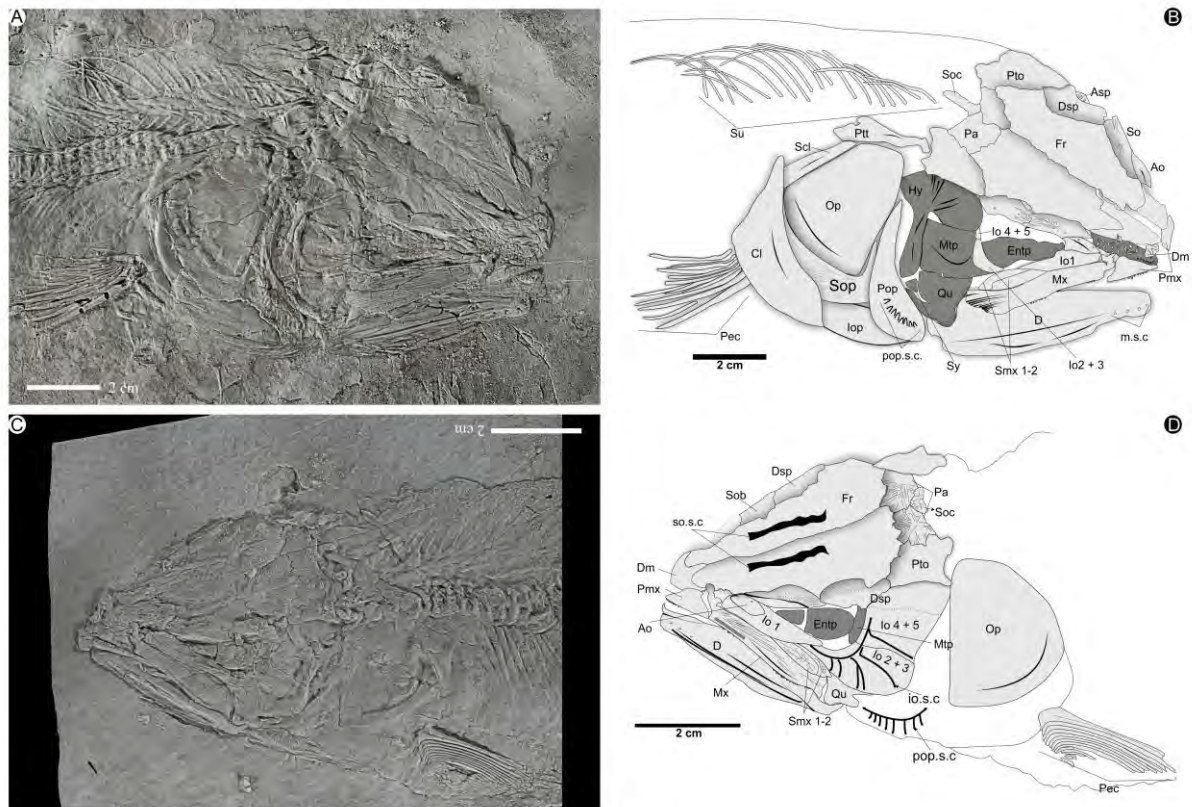


Fig. 3 - New genus and species of Crossognathiformes from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Mexico. A-B. Photograph (A) and line drawing (B) of the right side of the head, pectoral girdle and rays of the holotype CT 6763. B. C-D. Photograph (C) and line drawing (D) of the left side of the head and pectoral rays of the paratype CT 7370.

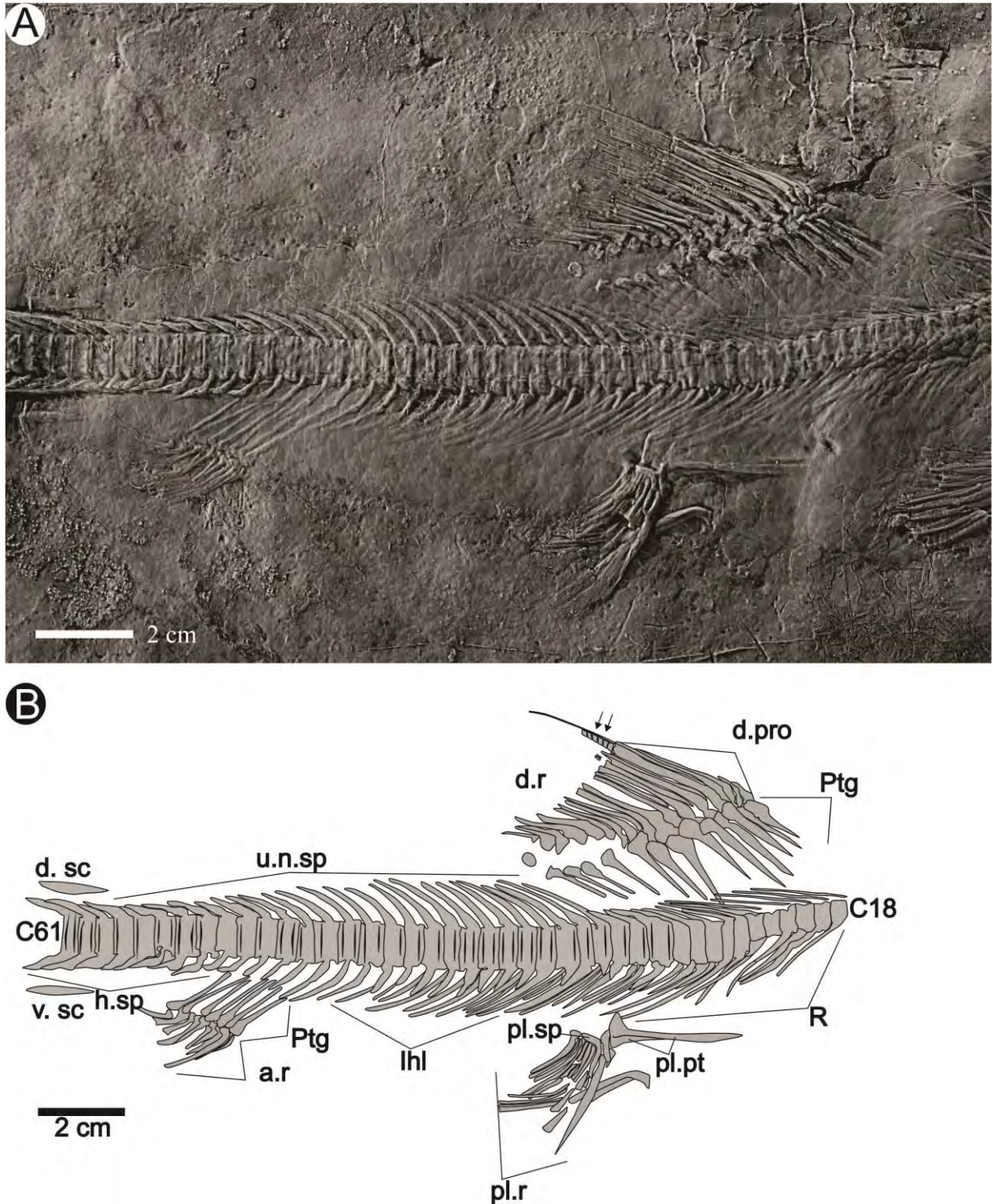


Fig. 4 - New genus and species of Crossognathiformes from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Mexico. A-B. Photograph (A) and line drawing (B) of middle section of the trunk of the CT 6763 (holotype).

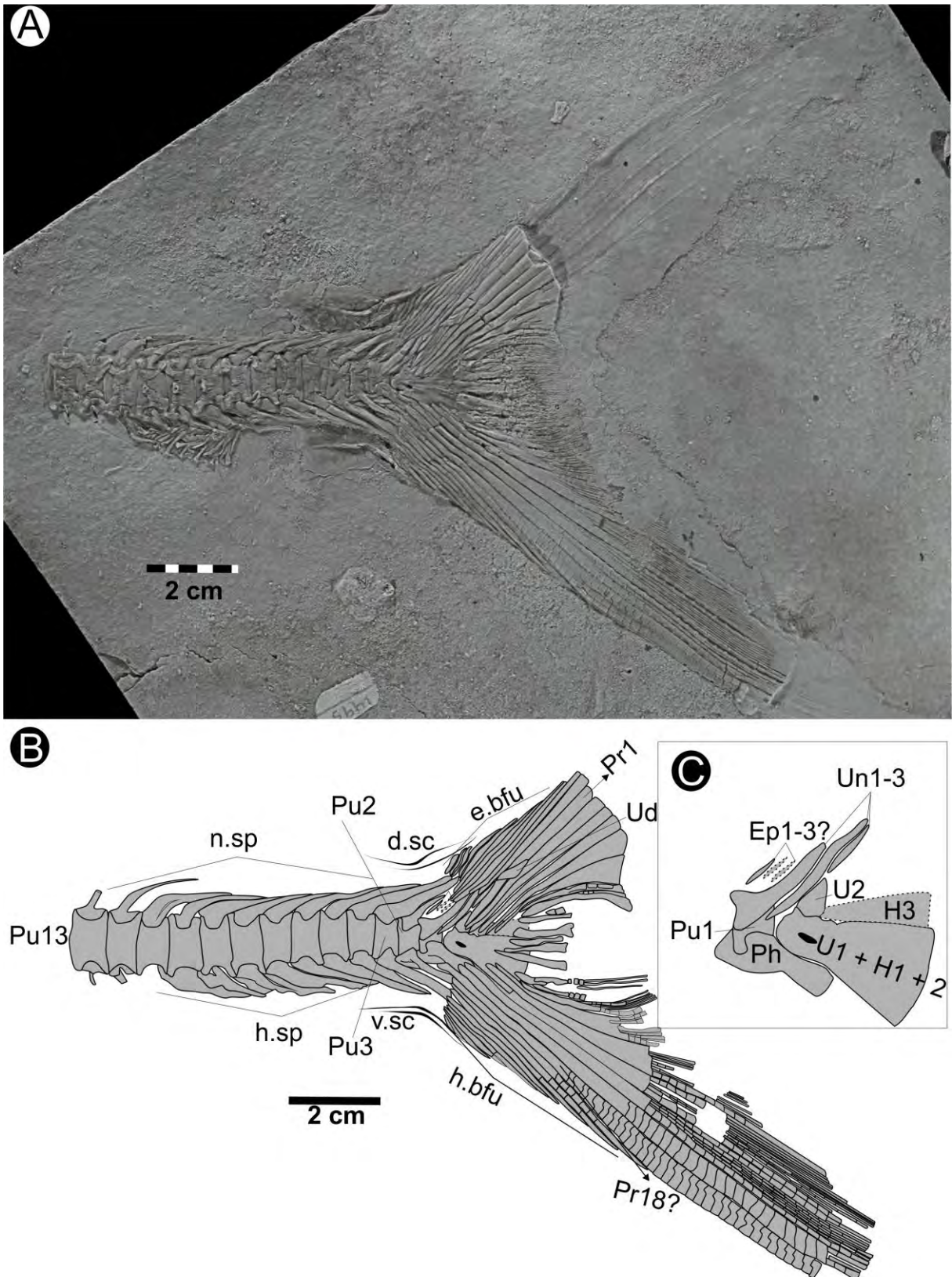


Fig. 5 - New genus and species of Crossognathiformes from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Mexico. A-C. Photograph (A), line drawing (B) of the caudal vertebrae and caudal fin in lateral view of the CT 4253 (paratype).

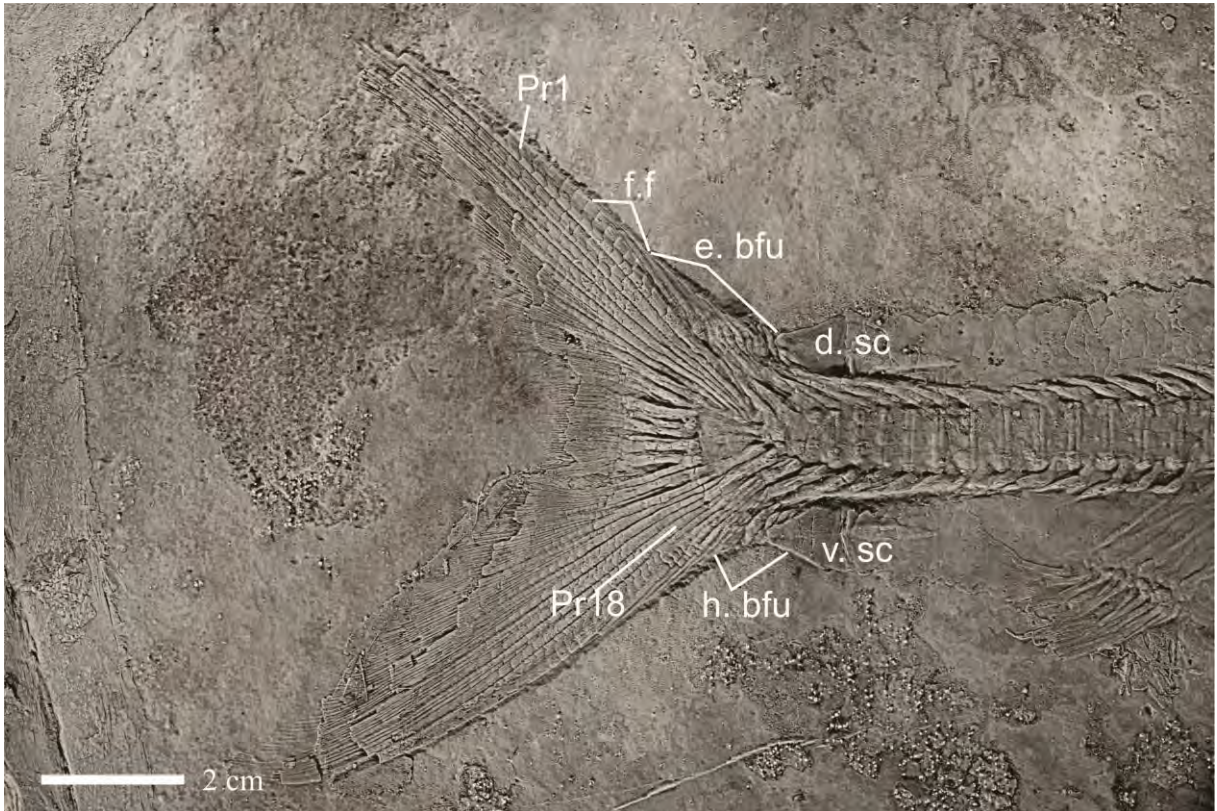


Fig. 6 - New genus and species of Crossognathiformes from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Mexico. Photograph of caudal vertebrae and caudal fin of the CT 6367 (holotype) in lateral view.

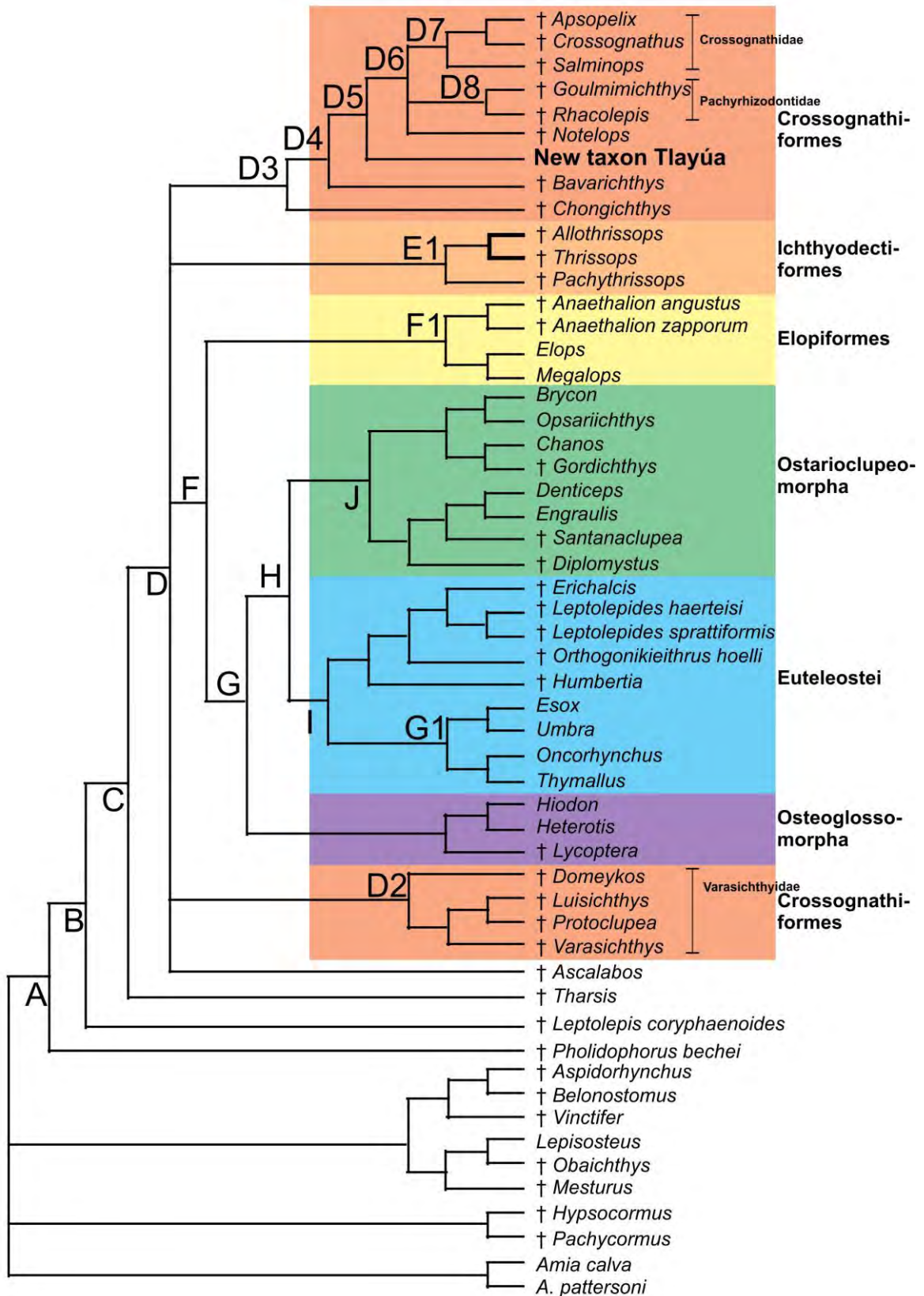


Figure 7 - Hypothesis of phylogenetic relationships of some fossil and recent teleosts. Consensus tree of 10 most parsimonious trees at 705 evolutionary steps (for characters and their coding see Appendix 1 and 2).

**Appendix A** - Character description and codes used in cladistic analysis (from Arratia & Tischlinger, 2010).

1. Ethmopalatine ossification in the floor of the nasal capsule articulating with autopalatine: Absent [0]; present [1].
2. Two paired endoskeletal ethmoidal ossifications: absent [0]; present [1].
3. Parietal (postparietal in Arratia and Tischlinger, 2010) bonés: independent [0]; fused to each other [1]; fused with dermopterotic or pterotic [2].
4. Supraoccipital boné: absent [0]; present [1].
5. Basisphenoid: present [0], absent [1].
6. Sutures between cartilage bonés in the braincase retained throughout life, rather than being lost ontogenetically: absent [0]; present [1].
7. Suture between frontals (called parietals by Arratia and Tischlinger, 2010) smooth (sutura armonica): present [0]; absent [1].
8. Orbithosphenoid boné: reduced or absent [0]; large [1].
9. Orbithosphenoid partially or completely reaching the parasphenoid ventrally: absent [0]; present [1].
10. Parasphenoid: with small teeth [0]; absent [1].
11. Parasphenoid long, extending posterior to basioccipital: absent [0]; present [1].
12. Ossified aortic canal: present [0]; absent [1].
13. Canals for occipital arteries in basioccipital bone: present [0]; absent [1].
14. Spiracular canal: well developed [0]; greatly reduced [1]; absent [2].
15. Posterior myodome: bone-enclosed [0]; opens posteriorly [1]
16. Recessus lateralis: absent [0]; present [1].
17. Otophysic connection involving a diverticulum of the swimbladder that penetrates the exoccipital and extends into the prootic within the lateral wall of the braincase: absent [0]; present [1].
18. Pre-epiotic fossa: absent [0]; present [1].
19. Foramen for glossopharyngeal nerve in exoccipital: absent [0]; present [1].
20. Foramen for vagus nerve placed in postero-lateral face of exoccipital alone: absent [0]; present [1].
21. Cephalic sensory canal components: continuous [0]; interrupted between them [1].

22. Cephalic sensory canals with: branched tubules [0]; simple tubules [1]; reduced or no tubules [2].
23. Antorbital bone: carrying a portion of the infraorbital canal [0]; without sensory canal [1].
24. An ethmoidal commissure that penetrates and passes through the whole width of a broad mesethmoid: absent [0]; present [1].
25. Middle pit-line groove crossing the dermopterotic (or pterotic): present [0]; absent [1].
26. Supratemporal commissure (primitively) passing through postparietals or through postparietals (= so called parietal) and supraoccipital: absent [0]; present [1].
27. Ankylosis or fusion between the mesial extrascapula and postparietal alone or postparietal (= so-called parietal) and supraoccipital; absent [0]; present [1].
28. A narrow tube-like infraorbital 1 or a broad antorbital plus infraorbital 1 combined with enlarged bone(s) representing the third and fourth and/or fourth and fifth of other teleosts: absent [0]; present [1].
29. Fourth and fifth infraorbital bones: separate [0]; fused forming an expanded bone [1].
30. Suborbital bone(s): Numerous [0]; two or three [1]; one [2]; none [3].
31. Supraorbital bone(s): more than two [0]; two [1]; one [2]; fused with other bone forming the supraorbito-dermosphenotic [3].
32. Large supraorbital bone with expanded antero-ventral portion: absent [0]; present [1].
33. Comma-shaped antorbital bone: absent [0]; present [1].
34. Toothed dermopalatine bone(s): present [0]; absent [1].
35. Autopalatine bone: ossifies late in ontogeny [0]; ossifies early in ontogeny [1].
36. Elongation of suspensorium: “normal”, no special elongation [0]; parasagittal elongation due to separation between quadrate and hyomandibula and elongation of symplectic [1] partial elongation due to enlargement of quadrate and symplectic and the separation between the long and narrow ventral part of the hyomandibula and symplectic [2].
37. Elongation of the suspensorium due to the ventro-posterior inclination of the hyomandibula: absent [0]; present [1].
38. Hyomandibular bone with a preopercular process at its posterior margin: absent [0]; present [1].
39. Elongate lower jaw bearing numerous villiform teeth: absent [0]; present [1].
40. Upper and lower jaws: with teeth [0]; without teeth [1].



41. Very broad, concave-convex premaxilla: absent [0]; present [1].
42. Articular process of maxilla very long and irregularly shaped: absent [0]; present [1].
43. Dentated maxilla: present [0]; absent [1]; other condition: maxilla and infraorbital bones fused [2].
44. Supramaxilla(ae): placed dorsal to the dorsal margin of maxilla [0]; placed posterior to maxilla [1].
45. Quadrate-mandibular articulation: posterior to orbit [0]; placed below the posterior half of orbit [1]; below anterior half of orbit [2]; anterior to orbit [3].
46. Retroarticular bone: included in the joint facet for quadrate [0]; excluded from the joint facet for quadrate [1]; retroarticular bone absent or not present as an independent bone [2].
47. Articular bone: not fused to angular and retroarticular [0]; fused with both angular and retroarticular bones [1]; fused with angular [2]; partially fused with anguloretroarticular late in ontogeny [3].
48. Postarticular process of lower jaw: poorly developed [0]; well developed, extending posterior to the articular facet for quadrate [1].
49. Characteristic notch (so-called leptolepid notch) in the deep dorsal ascending margin of the dentary: absent [0]; present [1].
50. Posterior opening of the mandibular sensory canal: placed medial or posterior to angular portion of the jaw [0]; placed lateral to the angular portion of the jaw [1].
51. Posterior section of the mandibular canal: present [0]; absent [1].
52. Mandibular canal enclosed in bone along the whole lower jaw: present [0]; or mandibular canal partially running in a tube bone and a groove.
53. Elongate posteroventral process of quadrate: absent [0]; present [1].
54. Gular plate: present [0]; absent [1].
55. Hyoidean artery piercing ventral hypohyals: absent [0]; present [1].
56. Basibranchials 1–3 and basihyal cartilages overlain by median tooth plate(s): present [0]; absent [1].
57. Tooth plate(s) associated (attached, ankylosed or fused) to pharyngobranchial 1: present [0]; absent [1].
58. Tooth plate(s) associated (attached or fused) to pharyngobranchial 2: present [0]; absent [1].

59. Tooth plate(s) associated (attached or fused) to pharyngobranchial 3: present [0]; absent [1].
60. Toothplate of last pharyngobranchial element formed by: confluence of many toothplates [0]; growth of one toothplate [1].
61. Independent endoskeletal basihyal: absent [0]; present [1]; other condition [2].
62. Suprapreopercle: absent [0]; present [1].
63. Vento-posterior (excluding dorsal limb) region of preopercle: narrow or slightly expanded [0]; broadly expanded [1].
64. Preopercular sensory canal with many tubules in ventral limb reaching ventral and ventroposterior margin of the bone: absent [0]; present [1].
65. Preopercular sensory canal with four or fewer short and simple tubules placed in the ventral limb of the bone: absent [0]; present [1].
66. Distinctively enlarged preopercle with a long ventral arm: absent [0]; present [1].
67. Irregular parallelogram, or oval, or kidney-shaped opercular bone: absent [0]; present [1].
68. Opisthocoelus centra with a convex articular surface and a concave posterior articular surface: absent [0]; present [1].
69. Each vertebral centrum of the caudal region of adult individuals formed by: mineralized chordacentrum and arcocentra [0]; chordacentrum and basal part of arcocentra surrounded by autocentrum [1]; basal part of arcocentra surrounded by autocentrum [2].
70. Vertebral autocentra: absent [0]; present: thin and smooth [1]; or thick and sculptured [2]; or thick and smooth [3].
71. Vertebral autocentrum: absent [0]; present: without cavities for adipose tissue [1]; with cavities for adipose tissue [2].
72. Vertebral autocentra: absent [0]; not constricting the notochord [1]; strongly constricting the notochord [2].
73. Neural arches of the abdominal region: not fused to the centra [0]; fused, except for the first five or six [1].
74. Dorso-medial portions of the anterior neural arches expanded and abutting against each other and the posterior margin of the exoccipital; absent [0]; present [1].
75. Neural arches of most abdominal vertebrae: with separate halves of the neural arch [0]; with fused halves of the neural arch forming a median neural spine [1].

76. Anterior pleural rib, on third vertebra, is distinctly larger than the next few ribs: absent [0]; present [1].
77. Neural spines of caudal region: paired [0]; unpaired [1].
78. Interhaemal bones: present [0]; absent [1].
79. The first supraneural anterior to the neural spine of vertebra 1 develops independently, and the remainders differentiate in rostral and caudal gradients from a focus midway between the occiput and dorsal fin origin: absent [0]; present [1].
80. In adult individuals, elongate, solid epineural processes of neural arch of abdominal vertebrae: absent [0]; present [1]; another condition: a separate bone joined to the neural arch by a ligament [2].
81. Epipleural intermuscular bones: absent [0]; few bones in the anterior caudal region only [1]; many bones developed in the abdominal and anterior caudal region [2].
82. Complex epipleural bones: absent [0]; present [1].
83. Series of dorsal intermuscular bones throughout caudal region: absent [0]; present [1].
84. Supracleithrum with main lateral line emerging: at its upper half [0]; at its most posteroventral margin [1]; lateral line not running through the supracleithrum [2].
85. Postsupracleithrum(ra): absent [0]; present [1].
86. Postcleithra: one to three [0]; four or more [1]; none [2].
87. Coracoid bone enlarged ventrally meeting its fellow in a midventral coracoid symphysis: absent [0]; present [1].
88. Pectoral propterygium fused with first pectoral ray: absent [0]; present [1]. (Jessen 1972; Patterson 1977).
89. Pectoral axillary process: absent [0]; present; formed by small bony elements [1]; present; formed by an elongate bony element [2]; present; formed by modified scales [3].
90. Pelvic axillary process: absent [0]; present; formed by na elongate bone [1]; present; formed by a combination of bony element(s) and modified scales [2]; present; formed by modified scales [3].
91. Dorsal and anal fins posteriorly placed: absent [0]; present [1].
92. Dorsal fin origin anterior to that of pelvic fin: absent [0]; present [1].
93. Dorsal fin acuminate: absent [0]; present [1].
94. Anal fin long, falcate, opposed by a short, remote dorsal fin: absent [0]; present [1]. (Patterson & Rosen 1977).

95. First anal pterygiophore placed posterior to fourth or fifth haemal spine: absent [0]; present [1].
96. Preural vertebrae (without preural centrum<sup>1</sup>) of adult individuals with haemal arches; autogenous [0]; laterally fused to their respective autocentra [1]; not fused laterally to their autocentra [2].
97. Parhypural (in adults) with haemal arch: autogenous [0]; laterally fused to its autocentrum [1]; laterally not fused to its autocentrum [2].
98. Hypurapophysis: absent [0]; present [1].
99. Neural spine of vertebrae 5–3 distally expanded by fine anterior and posterior membranous outgrowths; absent [0]; present [1].
100. Neural spines of at least preural vertebrae 4–2 with membranous outgrowths and leaf-like: absent [0]; present [1].
101. Neural spine of preural vertebra 3: inclined toward the horizontal at an angle of less than 45 degrees in relation to the dorsal margin of the centra [0]; inclined toward the horizontal at an angle of over 45 degrees [1].
102. Neural spine of preural centrum 2: shorter than neural spine of preural centrum 3 [0]; as long as neural spine of preural centrum 3 [1]; neural spine absent [2].
103. Neural spine of preural centrum 1: rudimentary or short [0]; long, close to, or reaching the dorsal margin of the body [1]; absent [2].
104. Neural arch on preural centrum 1: present [0]; absent or atrophic [1].
105. Neural spine of ural centra 1 and 2 or 'first' ural centrum: present [0]; absent [1]; other condition: preural centrum 1 fused with ural centrum(ra) [2].
106. Neural arch of ural centra 1 and 2 or 'first' ural centrum: present [0]; absent [1]; other condition: fusion of elements [2].
107. Neural arch over 'first' ural centrum: complete [0]; reduced [1]; other condition: fusion of elements [2].
108. A mass of cartilage, or uroneural cartilage, apparently originated by fusion of cartilaginous neural arches: absent [0]; present [1].
109. A compound neural arch formed in a mass of cartilage over preural centrum 1 and ural centra: absent [0]; present [1].
110. 110. (113) Ural centra (originated only) as expansion of the dorsal arcualia: absent [0]; present [1].
111. Number of epurals: four or more [0]; three [1]; two [2]; one [3]; none [4].

112. Some preural neural arches modified as uroneural-like bones: absent [0]; present [1].
113. Number of ural neural arches modified as uroneurals: none [0]; seven or more [1]; six [2]; five or four [3]; three or less [4].
114. Six or seven uroneurals, the first three or four extending antero-ventrally to cover the entire lateral surface of the first, second and third preural centra: absent [0]; present [1].
115. Uppermost uroneurals (= 5 to 7 of primitive teleosts) forming a series that overlaps and lies at an angle to, longer anterior ones: [0] absent; present [1].
116. First uroneural reaches: no uroneural present [0]; preural centrum 4 or 3 [1]; preural centrum 2 [2]; preural centrum 1 [3]; reaching no preural centrum [4].
117. Uroneurals extending forward beyond the 'second' ural centrum (diural terminology): no uroneural present [0]; three or four [1]; two [2]; one [3].
118. Number of hypurals in adult individuals: eight or more than eight [0]; seven [1]; six or less [2]; all hypurals fused [3].
119. Only hypural 2 (between the lower set of hypurals) fused with 'first' ural centrum (diural terminology): absent [0]; present [1].
120. Hypurals 1 and 2: independent from each other [0]; fused at their bases only [1]; fused to each other along their length [2].
121. Both hypurals 1 and 2 associated by fusion or articulation with a 'compound centrum', apparently formed by preural centrum 1 and ural centrum(a): absent [0]; present [1].
122. A space or diasteme between hypurals 2 and 3: absent [0]; present [1]; other condition: fusion of hypurals [2].
123. First uroneural (pleurostyle) fused with a 'compound centrum' apparently formed by preural centrum 1 and ural centrum(a): absent [0]; present [1].
124. Stegural: absent [0]; present [1].
125. Membranous outgrowth of stegural covering laterally the ventral tips of epurals: absent [0]; present [1].
126. Median caudal cartilage(s): absent [0]; present [1].
127. Small 'urodermals' associated with the uppermost principal caudal fin ray(s): none [0]; two or three [1]; one [2].
128. Fringing fulcra preceding the first principal caudal fin ray: many [0]; one to five [1]; absent [2].
129. Epaxial basal fulcra on the dorsal margin of the caudal fin: present [0]; absent [1].

130. Proximity of the basal fulcra or dorsal precurrent (or procurrent) rays to: epurals and posterior uroneurals [0]; neural spines, epurals, and posterior uroneurals [1]; absence of structures [2].
131. Long dorsal segmented precurrent (or procurrent) ray(s); absent [0]; present [1].
132. Number of principal caudal rays: twenty or more [0]; nineteen [1]; less than nineteen [2].
133. Lower lobe of the caudal fin with: no well-defined ventral lobe [0]; more than nine principal rays [1]; nine principal rays [2]; less than nine principal rays [3].
134. Branched rays of the caudal fin: more than 16 [0]; 16 or less [1].
135. Bases of the dorsalmost principal rays of the caudal fin crossing obliquely over the entire upper hypural series (save the last); present [0]; absent [1].
136. Dorsal processes of the bases of the innermost principal caudal rays of upper lobe: absent [0]; present [1].
137. Marginal principal caudal rays with: Z-like or step-like segmentation [0]; straight segmentation [1].
138. One or more abdominal scutes, each of a single element, which crosses the ventral midline of the fish: absent [0]; present [1].
139. Dorsal scute(s) preceding caudal fin: present [0]; absent [1].
140. Amioid-type of scales or scales with radial structures
141. Lepidosteoid-type of scales (sensu Schultz 1996): absent [0]; present [1].
142. Cycloid scales: absent [0]; present [1]; other condition: without scales [2].
143. Cycloid scales posterior to the pectoral girdle with circuli crossed by transverse lines in the middle field: absent [0]; present [1]; other condition: without scales [2].
144. Cycloid scales with crenulate posterior margin: absent [0]; present [1]; other condition: without scales [2].
145. Leptocephalous larva: absent [0]; present [1].
146. Separation between olfactory organ and eye: narrow [0]; broad [1].
147. Primary olfactory lamellae bearing secondary lamellae: present [0]; absent [1].
148. Adipose fin: absent [0]; present [1].
149. Primary bite between parasphenoid and basihyal: absent [0]; present [1].
150. Intestine coiling to left of stomach: absent [0]; present [1].
151. Posterior margin of maxilla: concave or at least notched [0]; convexly rounded or straight [1]; sharp [2].

152. Symplectic: articulates with lower jaw [0]; does not articulate with lower jaw [1].
153. Solid perichondrally ossified diplospondylous centra in adult individuals: absent [0]; present [1].
154. Posterior margin of caudal fin convexly rounded: absent [0]; [present [1].
155. Number of ossified ural neural arches: more than two [0]; two [1]; one or none [2].
156. Arrangements of hypurals and caudal fin rays: each hypural normally articulates with one caudal ray [0]; each hypural normally articulates with a few caudal rays [1]; fusion of hypurals [2].
157. Number of independent ural centra (in adults): more than two [0]; two or one [1]; no ural centra [2].
158. First two hypurals supported by a single centrum: absent [0]; present [1]; fusion of elements [2].
159. Only ural neural arches modified as uroneurals: absent [0]; present [1].
160. Two ossified hypohyals: absent [0]; present [1].
161. Urohyal formed as an unpaired tendon-bone: absent [0]; present [1].
162. Premaxilla: without mobility [0]; with certain mobility [1]; mobile [2].
163. Coronoid bones in lower jaw: present [0]; absent [1].
164. Surangular bone in lower jaw: present [0]; absent [1].
165. Posterior myodome: not extending into basioccipital (e.g., in prootic) [0]; extending in basioccipital [1]; absent [2].
166. Vomer (in adults): paired [0]; unpaired [1].
167. Craniotemporal muscle: absent [0]; present [1].
168. Accessory nasal sacs: absent [0]; present [1].
169. Four proximal pectoral radials: absent [0]; present [1].
170. Premaxillae forming a rostral tube that projects into the ethmoidal region: absent [0]; present [1]. (Brito 1997).
171. Presence of toothed prementary: absent [0]; present [1].
172. Very posterior position of the preopercular sensory canal in a peculiarly shaped preopercle: absent [0]; present [1].
173. Interopercular bone: present [0]; absent [1].
174. An occipital process formed by fusion of intercalar and autopterotic absent [0]; present [1].

175. Large compound rostrodermethmoid meeting the parietal bones (so-called frontals) posteriorly, and separating the paired premaxillae and nasal bones: absent [0]; present [1].
176. Pectoral fin scythe-like and rays branching at their extreme ends: absent [0]; present [1].
177. Large, roofed posttemporal fossa framed by the epiotic, pterotic, exoccipital, and intercalar: absent [0]; present [1].
178. Large, well-developed extrascapular bone extending caudally close to the posterior margin of opercle: absent [0]; present [1].
179. Circumorbital ring: incompletely closed [0]; completely closed ring, no space left between bones [1].
180. Dermosphenotic: small [0]; very large, well-developed bone [1].
181. Independent antorbital bone: present [0]; absent [1].
182. Posterior infraorbital bones: small and not overlapping slightly overlapping the anterior margin of preopercle [0]; expanded posterior infraorbitals overlapping the anterior margin of preopercle [1].
183. Condition of skull roof: medioparietal [0]; lateroparietal [1].
184. Elongate maxilla bearing numerous villiform teeth: absent [0]; present [1].
185. Maxilla with a ventral margin: straight or almost straight [0]; slightly convex [1]; slightly concave [2].
186. Quadrate with an almost straight upper margin extending anterodorsally above the ectopterygoid: absent [0]; present [1].
187. Number of independent pharyngobranchials (bone/cartilage): three [0]; four [1].
188. Reticulated scales: absent [0]; present [1].
189. Laterally expanded and subrectangular dorsal scutes each of which bears a median keel: absent [0]; present [1].
190. Scaphium: absent [0]; present [1].
191. Tripus: absent [0]; present [1].
192. Autopalatine ossification: absent [0]; present [1].
193. Uroneurals cover the lateral faces of the ural centra and first two preural centra: absent [0]; present [1].



**Appendix B** – Data matrix of the cladistic analysis (from Arratia and Tischlinger, 2010).

MATRIX	1									2									3									4																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Apsopelix</i>	0	0	0	1	0	1	0	?	0	1	1	1	1	2	?	0	0	0	1	1	0	1	?	0	1	0	0	0	1	3	?	1	0	1	?	0	0	0	0	0	0							
<i>Allothrissops</i>	1	1	/	1	?	1	0	0	0	0	0	?	?	2	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	?	0	0	1	0	0	0							
<i>Amia calva</i>	0	0	/	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	/	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
<i>A. pattersoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0						
<i>Anaethalion</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	?	?	2	?	0	0	0	?	?	0	1	0	1	?	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0						
<i>A. zapporum</i>	0	0	?	?	0	1	?	0	0	0	0	?	?	?	?	0	0	0	?	?	0	1	?	1	?	0	0	0	0	3	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0					
<i>Ascalabos</i>	0	0	0	1	?	1	?	0	0	?	0	?	?	2	?	0	0	0	?	?	0	1	?	0	?	0	0	0	0	3	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0					
<i>Aspidorhynchus</i>	0	0	1	/	0	0	-	0	0	0	0	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0					
<i>Bavarichthys</i>	?	0	0	1	?	1	?	0	0	1	?	?	?	?	?	0	0	0	?	?	0	1	-	?	1	0	0	0	1	3	1	1	?	?	?	?	?	0	0	?	1	0	0	0				
<i>Belonostomus</i>	0	0	1	/	?	0	-	?	0	0	0	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Brycon</i>	0	0	0	1	1	1	-	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	1	0	0	0	3	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Chanos</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	3	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1			
<i>Chongichthys</i>	?	?	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	?	?	?	0	0	?	1	1	0	1	?	?	1	0	0	?	0	3	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Crossognathus</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	?	?	?	2	?	0	?	0	?	?	0	1	0	0	1	0	0	0	1	3	1	1	?	1	?	0	?	?	0	0	0	0	0	0				
<i>Denticeps</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	-	0	0	3	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0				
<i>Diplomystus</i>	0	0	0	1	?	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	?	0	0	3	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0				
<i>Domeykos</i>	0	0	0	1	?	1	?	0	0	1	0	?	?	2	?	0	0	0	1	?	0	1	?	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	?	0	?					
<i>Engraulis</i>	0	0	0	1	0	1	?	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	3	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Elops</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0			
<i>Erichalcis</i>	0	0	0	1	?	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	0	0	0	?	?	0	1	?	0	1	0	0	0	0	3	1	0	1	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Esox</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	3	1	0	-	0	1	0	0	0	0	?	?	0	0	0	?			
<i>Gordichthys</i>	0	0	0	1	1	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	0	?	0	0	3	1	0	0	1	?	1	0	?	0	1	?	0	1	0	0			
<i>Goulimichthys</i>	?	0	0	1	?	1	1	0	0	1	0	1	?	2	1	0	0	0	1	1	?	?	-	?	1	0	0	0	0	3	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Hiodon</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	-	0	1	0	0	1	1	3	2	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Heterotis</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	1	0	1	-	0	1	0	0	1	1	3	2	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Humbertia</i>	0	0	0	1	0	1	?	1	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	3	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Hypsocormus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	0	1	3	0	0	?	?	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0			
<i>Leptolepis coryp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	/	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0			



Continuation of Appendix B-

	5										6										7										8												
MATRIX	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0			
<i>Apsopelix</i>	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	?	0	0	1	1	?	1		
<i>Allothrissops</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	
<i>Amia_calva</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>A_pattersoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	
<i>Anaethalion</i>	0	0	0	0	1	?	1	1	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>A_zapporum</i>	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	
<i>Ascalabos</i>	0	0	0	0	1	0	?	1	1	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Aspidorhynchus</i>	0	0	0	1	0	?	1	0	0	?	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0
<i>Bavarichthys</i>	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	?	1	1	?	1		
<i>Belonostomus</i>	0	0	0	1	0	?	1	0	0	?	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0
<i>Brycon</i>	0	0	1	-	2	1	2	0	0	1	1	0	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	2	2	2	1	0	1	0	1	0	0	2		
<i>Chanos</i>	1	1	1	-	3	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	2	2	0	1	1	1	1	1	0	2		
<i>Chongichthys</i>	0	?	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	?	1	
<i>Crossognathus</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	?	/	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	?	0	0	1	1	?	1		
<i>Denticeps</i>	0	0	0	-	2	1	2	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	?	2	1	0	1	0	1	1	0	?		
<i>Diplomystus</i>	0	0	0	0	1	1	2	1	?	1	0	0	1	1	?	0	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	0	0	0	1	1	?	1		
<i>Domeykos</i>	?	?	0	0	1	?	0	1	?	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	?	1	
<i>Engraulis</i>	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	1	0	1	0	1	1	0	1		
<i>Elops</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	
<i>Erichalcis</i>	0	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	1	0	1	1	?	?		
<i>Esox</i>	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	1	1	1	?		
<i>Gordichthys</i>	1	1	1	-	3	1	2	0	1	?	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	0	0	1	2	?	2	0	1	0	1	1	1	?	1			
<i>Goulmimichthys</i>	0	0	0	0	0	?	2	1	0	?	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	
<i>Hiodon</i>	0	0	0	-	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	2	0	0	1	0	1	1	0	1		
<i>Heterotis</i>	0	0	0	-	2	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	-	-	1	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	?	2	1	0	1	0	1	1	0	1		
<i>Humbertia</i>	0	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	?	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	
<i>Hypsocormus</i>	0	0	0	?	0	?	?	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	0	0	0	-	0	0	0	0	?	0	0	0	1	?	0			
<i>Leptolepis_coryp.</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1		
<i>Lepisosteus</i>	0	0	2	?	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0		



Continuation of Appendix B-

	9									1 0									1 1									1 2																					
MATRIX	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Apsopelix</i>	2	0	1	?	0	?	1	?	?	?	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	/	0	2	0	0	1	1	0	0	2										
<i>Allothrissops</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	2	2	0	0	0	0	1	0	0	/	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0									
<i>Amia_calva</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	-	-	0	0	0	0										
<i>A_pattersoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	0	?	?	1	0	0	1	0	0	-	-	0	0	0	0									
<i>Anaethalion</i>	2	1	0	?	0	?	0	1	0	?	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	0	0	?	0	?	?	?	0	1	0	?	?	3	0	0	?	2	/	0	1								
<i>A_zapporum</i>	2	0	0	1	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	?	0	1	0	3	0	?	2	2	?	?	1									
<i>Ascalabos</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1										
<i>Aspidorhynchus</i>	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	/	/	1	1	-	0	0	0	4	1	4	0	2	/	1	2	0	0										
<i>Bavarichthys</i>	2	0	1	?	0	0	0	?	?	?	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	3	0	0	2	2	2	0	2											
<i>Belonostomus</i>	0	0	0	?	0	2	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	1	-	0	0	0	4	1	4	0	2	/	1	2	0	0										
<i>Brycon</i>	2	1	1	0	0	0	1	0	?	?	?	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	4	0	1	3	-	2	0	0											
<i>Chanos</i>	2	1	1	0	0	2	0	1	1	3	0	0	0	0	/	2	1	0	0	0	1	2	0	2	0	0	0	0	3	0	4	0	-	3	-	2	0	0											
<i>Chongichthys</i>	1	0	0	?	0	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?										
<i>Crossognathus</i>	2	0	1	0	0	?	0	?	?	0	0	1	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	/	0	2	0	0	1	1	0	0	2											
<i>Denticeps</i>	2	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	4	0	-	3	3	2	1	0								
<i>Diplomystus</i>	2	0	1	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	3	0	0	3	3	1	1	0									
<i>Domeykos</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	1	0	0	1	0	0										
<i>Engraulis</i>	2	0	1	0	1	0	0	1	3	?	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	?	1	0	0	/	1	-	0	0	0	2	0	4	0	1	3	3	?	1	0									
<i>Elops</i>	2	0	1	0	0	1	0	1	2	2	0	0	1	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	4	0	0	2	2	1	0	0										
<i>Erichalcis</i>	?	0	?	0	0	0	0	?	0	0	?	?	0	1	2	2	?	1	0	0	0	2	0	1	1	-	0	0	0	1	0	4	0	?	2	3	2	0	1										
<i>Esox</i>	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	2	1	1	1	-	0	0	0	2	0	4	0	-	3	3	2	0	0										
<i>Gordichthys</i>	1	0	0	?	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	4	0	-	2	3	2	0	0										
<i>Goulimichthys</i>	?	0	0	?	0	?	?	?	?	0	0	1	?	0	?	1	1	1	0	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	-	1	2	2	0	2						
<i>Hiodon</i>	2	0	0	0	0	0	0	1	2	3	1	0	0	0	0	1	/	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	3	0	4	0	-	2	2	1	0	0										
<i>Heterotis</i>	2	0	0	2	0	0	0	1	?	?	1	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0									
<i>Humbertia</i>	2	0	1	?	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	1	2	2	1	0	1	0	0	2	1	1	1	-	0	0	0	1	0	3	0	3	2	2	2	0	0									
<i>Hypsocormus</i>	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	?	-	-	?	?	-	2	0	0	?	0	1	-	0	-	0	0	3	-	-										
<i>Leptolepis_coryp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1								
<i>Lepisosteus</i>	0	0	0	?	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0										
<i>Lept_haerteisi</i>	2	1	0	?	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	1	2	2	?	0	1										
<i>Lept_sprattiformi</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	1	2	2	/	0	1										



Continuation of Appendix B-

	1 3										1 4										1 5										1 6																	
<i>MATRIX</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	0	1	2	0	1	?	0	0	0	0	0	1	0	?	?	0	?	0	0	?	?	1	0	0	2	1	1	1	1	?								
<i>Apsopelix</i>	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	?	0	0	?	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1								
<i>Allothrissops</i>	0	0	0	0	0	?	0	0	0	2	/	/	/	/	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	?	1	1	0	0	2	1	1	0	0	0								
<i>Amia calva</i>	0	1	0	0	0	?	2	1	0	1	0	1	2	0	0	0	/	0	0	0	0	?	?	?	?	0	?	?	0	?	1	1	0	0	2	1	1	1	1	?								
<i>A_pattersoni</i>	0	1	0	0	0	?	0	0	0	2	0	/	?	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	?	0	0	?	1	?	0	0	2	1	?	0	0	0								
<i>Anaethalion</i>	1	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	?	0	?	1	1	0	0	?	1	2	-	1	1								
<i>A_zapporum</i>	1	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	2	1	1	-	1	1								
<i>Ascalabos</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	1	0	0	?	0	?	0	0	?	2	1	0	0	?	?	?	?	?	?								
<i>Aspidorhynchus</i>	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	?	0	0	?	1	1	0	0	2	/	1	2	1	?								
<i>Bavarichthys</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	2	2	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1								
<i>Belonostomus</i>	0	1	0	0	0	?	0	2	1	1	1	1	2	0	1	0	?	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	?	1	0	0	2	1	1	1	1	1	?									
<i>Brycon</i>	0	1	0	0	0	?	?	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	?	0	0	1	1	1	?	0	?	0	0	?	1	1	0	0	1	1	1	1	1	?									
<i>Chanos</i>	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	2	1	1	-	1	1						
<i>Chongichthys</i>	0	1	0	0	0	0	2	2	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1						
<i>Crossognathus</i>	0	0	0	1	/	?	2	2	1	1	1	1	2	0	1	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	?	?	?	0	?	1	1	0	0	2	1	1	1	1	?							
<i>Denticeps</i>	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1							
<i>Diplomystus</i>	0	1	0	0	0	?	0	2	1	1	1	1	2	0	0	?	1	0	1	0	0	1	0	?	0	0	?	0	0	?	1	1	0	0	2	1	1	1	1	?								
<i>Domeykos</i>	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	?	?	?	0	?	0	?	?	1	1	0	0	?	/	?	2	?	?								
<i>Engraulis</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	2	3	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1						
<i>Elops</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	2	3	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	?	0	1	1	1	1	0	0	?	1	?	1	1	0						
<i>Erichalcis</i>	1	1	0	1	1	?	2	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	?	?	0	?	1	1	0	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1						
<i>Esox</i>	0	2	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	?	0	0	?	1	?	0	0	?	2	2	2	0	?					
<i>Gordichthys</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	?	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1						
<i>Goulmimichthys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	2	0	?	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0							
<i>Hiodon</i>	0	0	0	1	0	?	2	2	1	0	1	1	2	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	0	?	0	0	?	1	?	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1						
<i>Heterotis</i>	0	0	0	1	/	0	2	2	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	0	0	?	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1						
<i>Humbertia</i>	0	1	0	0	0	?	?	1	0	1	1	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	?	?	0	?	0	0	?	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	?							
<i>Hypsocormus</i>	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	?	-	-	?	?	-	2	0	0	?	0	1	-	0	-	0	0	3	-	-	-							
<i>Leptolepis coryp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	/	0	1	0	0	1	1	0	0	1

Continuation of Appendix B-





MATRIX	1 7												1 8												1 9											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3			
<i>Apsopelix</i>	?	2	1	1	?	1	?	?	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	?	1	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	1			
<i>Allothrissops</i>	1	2	1	1	1	1	?	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	1				
<i>Amia calva</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?				
<i>A pattersoni</i>	0	0	0	0	?	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?				
<i>Anaethalion</i>	1	2	1	1	1	1	?	?	1	0	0	0	?	0	0	?	0	0	?	0	0	0	1	?	0	?	0	0	0	0	0	0				
<i>A. zapporum</i>	1	2	1	1	?	?	?	?	?	0	0	0	?	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	1	0	0	?	0	0	0	0	?	0			
<i>Ascalabos</i>	1	2	1	1	?	1	?	?	1	0	0	0	?	0	0	?	0	0	0	?	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0				
<i>Aspidorhynchus</i>	0	0	?	0	0	1	?	?	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	2	0	?	0	0	0	?	0			
<i>Bavarichthys</i>	?	2	?	1	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	?	1	?	?	1	1	0	0	2	1	?	0	0	0	0	?	0			
<i>Belonostomus</i>	0	0	?	0	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0			
<i>Brycon</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0			
<i>Chanos</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Chongichthys</i>	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?			
<i>Crossognathus</i>	?	2	1	1	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0	?	?	0	0	0	0	?	1			
<i>Denticeps</i>	1	2	1	1	0	1	1	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0			
<i>Diplomystus</i>	?	2	1	1	1	1	?	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	?	0	1	0	0	0	0			
<i>Domeykos</i>	?	?	1	1	?	1	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	?	?	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0			
<i>Engraulis</i>	1	2	1	1	1	1	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0			
<i>Elops</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0			
<i>Erichalcis</i>	?	2	1	1	?	1	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	?	1	0	1	0	?	0	0	0	0	?	0			
<i>Esox</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Gordichthys</i>	?	2	1	1	?	?	?	?	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	1	0	?	0	0	0	0	?	0			
<i>Goulmimichthys</i>	1	2	1	1	1	1	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0	?	?			
<i>Hiodon</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0		
<i>Heterotis</i>	1	2	1	1	0	1	1	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	1	0	0	0	1	0			
<i>Humbertia</i>	1	2	1	1	1	1	?	?	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0		

Continuation of Appendix B-



## APENDICE C

Tabela 1 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de Macrosemiidae durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

N	LOCALIDADE	IDADE	TÁXON	REFERÊNCIA
01	Hallein, Áustria	Anisiano	<i>Legnotus krambergeri</i>	Bartram (1977)
02	Gloucerstershire, Inglaterra	Rhaetiano	<i>Legnotus cothamensis</i>	Bartram (1977)
03	Tabralgar Beds, Austrália	?Oxfordiano-Tithoniano	<i>Uarbrychthys latus</i>	Bartram (1977)
04	Cerin, Ain, França	Kimmeridgiano	<i>Macrosemius rostratus</i> , <i>M. fourneti</i> , <i>Histionotus falsani</i> , <i>Notagogus inimontis</i> , <i>Propteris microstomus</i>	Bartram (1977)
05	Eichstätt, Kelheim e Solnhofen, Bavária, Alemanha	Kimmeridgiano-Tithoniano	<i>Macrosemius dorsalis</i> , <i>Palaeomacrosemius thiollieri</i> , <i>Propteris microstomus</i> , <i>P. elongatus</i> , <i>Histionotus. oberndorferi</i> , <i>Notagogus parvus</i> , <i>N. denticulatus</i> , <i>Voelklichthys cominitus</i>	Bartram (1977); Arratia e Schulze (2012) Ebert et al. (2016)
06	Savonnières-en-Perthois, França	Tithoniano	<i>Enchelyolepis pectolalis</i>	Bartram (1977)
07	Purbeck Beds, Inglaterra	Tithoniano	<i>Histionotus angularis</i> , <i>Enchelyolepis andrewsi</i>	Bartram (1977)
08	Montsec e Lerida, Espanha	Berriasiano-Vallenginiano	<i>Propteris vidali</i> , <i>Notagogus ferreri</i>	Bartram (1977); Wenz (1984)
09	Las Hoyas, Espanha	Hauteriviano-Barremiano	<i>Notagogus ferreri</i>	Wenz (1984)
10	Bernissart, Bélgica	Hauteriviano-Barremiano	<i>Notagogus parvus</i>	Bartram (1977)
11	Castellamare, Itália	Aptiano-Albiano	<i>Propteris scachi</i> ,	Bravi 1994

			<i>Notagogus pentlandi</i>	
12	Fm Tlayúa, Puebla, México	Albiano	<i>Macrosemiocotzus americanus</i> , <i>Notagogus novomundi</i>	Gonzalez-Rodriguez e Reinoso (2004)
13	Fm Akrabou, Marrocos	Cenomaniano	<i>Agoultichthys chattertoni</i>	Murray e Wilson (2009)

### Bibliografías utilizadas

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H-P. The macrosemiiform fish companion of the Late Jurassic theropod *Juravenator* from Schamhaupten, Bavaria, Germany. *Foss. Record.*, v. 15, n.1, p. 5-25, 2012.

BARTRAM, A. W. H. The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes. *Bull. of the Brit. Mus. (Natural History)*, v. 29, n. 2, p. 137-234, 1977.

BRAVI, S. New observations on the Lower Cretaceous fish *Notogogus pentlandi* Agassiz (Actinopterygii, Halecostomi, Macrosemiidae). *Boll. della Socie. Paleonto. Italia.*, v. 33, n. 1, p. 51-70, 1994.

EBERT, M.; LANE, J.A.; KÖLBL-EBERT, M. *Palaeomacrosemius thiollieri*, gen. et sp. nov., a new macrosemiidae (Neopterygii) from the Upper Jurassic of the Solnhofen Archipelago (Germany) and Cerin (France) with a revision of the genus *Macrosemius*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1196081-2, 2016.

GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.; APPLGATE, S. P.; SPINOSA-ARRUBARRENA, L. A new world Macrosemiid (Pices: Neopterygii-Halecostomi) from the Albiano f Mexico. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 24, n. 2, p. 281-289, 2004.

GONZÁLEZ-RODRIGUEZ, K.; REYNOSO, V-H. A new Notogogus (Macrosemiidae, Halecostomi) species from the Albian Tlayúa Quarry, Central Mexico. In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. (Eds). *Mesozoic Fishes 3 – Systematic, Paleoenvironments and Biodiversity*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004, p. 265-278

MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H. A new late Cretaceous Macrosemiid fish (Neopterygii, Halecostomi) from Morocco, with temporal and geographical range extensions for the family. *Paleo.*, v. 52, n. 2, p. 429-440, 2009.

WENZ, S. Étude d'un nouveau *Notogogus* de la province de Lerida (Espagne). *Bulletin de la Société Géologique de France*, v. 7, p. 269-272, 1964.

Tabela 2 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de Ionoscopiformes durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

N	LOCALIDADE	IDADE	TÁXON	REFERENCIA
01	Carinthia, Austria	Anisiano	<i>Ophiopsis lariensis</i>	Sieber (1955)
02	Fm Guanling, China	Anisiano	<i>Robustichthys luopingensis</i>	Xu et al. (2015)
03	Perledo, Itália	Anisiano-Ladiniano	<i>Ophiopsis lepturus</i> , <i>Archaeosemionotus connectens</i>	Burgin (1995) López-Arbarello et al. (2014)
04	Kalkschiefer, Suíça	Anisiano-Ladiniano	<i>Ophiopsis lepturus</i>	Burgin (1995)
05	Lombardia, Itália	Noriano	<i>Furo hermesi</i> , <i>F. trotti</i>	Lambers (1998)
06	Dorsetshire, Inglaterra	Hettagiano-Sinemuriano	<i>Furo. philpotae</i> , <i>F. minor</i> , <i>F. serratus</i> , <i>F. altus</i> , <i>F. hastingsae</i> , <i>F. falsicutatus</i>	Lambers (1998)
07	La Cane, França	Toarciano	<i>Furo normandica</i>	Lambers (1998)
08	Purbeck Beds, Inglaterra	Bathoniano	<i>Furo orthostomus</i> , <i>Ophiopsis penicillata</i> , <i>O. dorsalis</i> , <i>O. brevicepes</i>	Bartram (1975); Lambers (1998)
09	Cerin, França	Kimmerigiano	<i>Ionoscopus desori</i> , <i>Furo muensteri</i> , <i>Ophiopsis. attenuata</i>	Saint-Seine (1949) Lane e Ebert (2015)
10	Montsec, Espanha	Kimmeridgiano	<i>Ophiopsis lepturus</i> , <i>O montsensenchis</i>	Wenz (1968)
11	Kellheim, Etting e Solnhofen, Alemanha	Kimmeridgiano-Tithoniano	<i>Ionoscopus cyprinoides</i> , <i>Furo lastimanus</i> , <i>Furo longiserratus</i>	Saint-Seine (1949)
12	Fm Mugher Mudstone, Etiopia	Tithoniano	<i>Ophiopsis leppersonei</i> , <i>O. attenuata</i>	Saint-Seine (1949)

13	Stanleyville Beds, Zaire	Tithoniano	<i>Ophiopsis leppersonei</i> , <i>O. attenuata</i>	Saint-Seine (1949)
14	Fm Marizal, Brasil	?Aptiano	<i>Placidichthys tucanensis</i>	Brito e Alvarado-Ortega (2008)
15	Bc do Araripe, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Placidichthys bidorsalis</i> , <i>Oshunia brevis</i>	Wenz e Kellner (1986) Brito (2000)
16	Castellamare, Itália	Aptiano-Albiano	<i>Ionoscopus petrarojae</i>	Saint-Seine (1949)
17	Fm Tlayúa, Puebla, México	Albiano	<i>Quetzalichthys perrillatae</i> , <i>Teoichthys kallistos</i> , <i>T. brevipinna</i>	Applegate (1998) Alvarado-Ortega e Espinosa-Arrubarrena (2008) Machado et al. (2013)
18	Fm Glen Rose, Texas, EUA	Albiano	<i>Macrepistius arenatus</i>	Schaeffer (1960)
19	Kent, Inglaterra	Turoniano	<i>Macrepistius arenatus</i>	Schaeffer (1971)

### Bibliografías utilizadas

ALVARADO-ORTEGA, J.; ESPINOZA-ARRUBARRENA, L. A new genus of ionoscopiform fish (Halecomorphi) from the Lower Cretaceous (Albian) lithographic limestones of the Tlayúa Quarry, Puebla, Mexico. *Journal of Paleontology*, v. 82, n. 1, p. 163-175, 2008.

APPLEGATE, S. P. A new genus and species of holostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revist.*, v. 7, n. 2, p. 200-205, 1988.

BARTRAM, A. W. H. The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. *Zoo. Jour. of the Linn. Soci.*, v. 56, n. 3, p. 183-205, 1975.

BRITO, P. M. 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. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes/Earth and Planetary Sciences*, v. 331, p. 749-754, 2000.

BRITO, P. M.; ALVARADO-ORTEGA, J. A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi: Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous marizal Formation, northeastern Brazil, with a review of the biogeographical distribution of the Ophiopsidae. In: Cavin, L.; Longbottom, A.; Richter, M. Ed. *Fishes and Break-up of Pangaea*. London: Geological Society, Special Publications, 2008, v. 295, p. 145-154

BÜRGIN, T. Actinopterygii fishes (Osteichthyes, Actinopterygii) from the Kalkschieferzone (Uppermost Ladinian) near Meride (Canton Ticino, Southern Switzerland). *Eclog. Geol. Helv.*, v. 803, n. 3, p. 803-826, 1995.

LAMBERS, P. H. The monophyly of the Caturidae (Pisces, Actinopterygii) and the phylogeny of the Halecomorphy. *Geob.*, v. 19, p. 201-203, 1998.

MACHADO, G. P.; ALVARADO-ORTEGA, J.; MACHADO, L. P.; BRITO, P. M. *Teoichthys brevipina*, sp. nov., a new ophiopsid fish (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Central Mexico. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 33, n. 2, p. 482-487, 2013.

SAINT-SEINE, P. de. Les poisons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nou. Arch. du Mus. d'Hist. Nat. de Lyon*, v. 2, p. 1-357, 1949.



SAINT-SEINE, P. de. Poissons fossils de l'étage de Stanleyville (Congo belge). Première Partie: La Faune des argilites et schistes bitumineux. Annales du Musée Royal du Congo Belge Tervuren (Belgique), Série in-8°, *Sci. Géol.*, n. 14, p. 1-126, 1955.

SIEBER, R. Ein bemerkenswerter Fischfund aus der Mitteltrias Kärntens. *Cari.*, n. 2, p. 91-96, 1955.

SCHAEFFER, B. The Cretaceous holostean fish *Macrepistius*. *Am. Mus. Nov.*, n. 2011, p. 1-18, 1960.

SCHAEFFER, B. The braincase of the holostean fish *Macrepistius*, with comments on neurocranial ossification in the actinopterygii. *Am. Mus. Nov.*, n. 2459, p. 1-34, 1971.

XU, G.-H., ZHAO, L.-J.; COATES, M. I. The oldest ionoscopiform from China sheds new light on the early evolution of halecomorph fishes. *Biol. Lett.*, <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0204>, n. 10, p. 20140204, 2015.

WENZ, S. Note préliminaire sur la faune ichthyologique du Jurassique supérieur du Montsec (Espagne). *Bull. de la Soc. Géol. de Fran.*, v. 10, n. 7, p. 116-119, 1968.

Tabela 3 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de Pycnodontiformes durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

N	LOCALIDADE	IDADE	TÁXON	REFERENCIA
01	Lombardia, Itália	Noriano	<i>Eomesodon hoferi</i> , <i>Gibodon cenensis</i> , <i>Brembodon riddens</i>	Tintori (1985)
02	Hallem, Austria	Noriano	<i>Eomesodon hoferi</i>	Tintori (1985)
03	Mortinsart, Belgica	Noriano	Pycnodontiformes indet.	Delsate e Kriwet (2004)
04	Kelper, Luxemburgo	Noriano-Rhaetiano	Pycnodontiformes indet.	Delsate e Kriwet (2004)
05	Oolite Series, Escócia	Bajociano	<i>Gyrodus</i>	Kriwet (2000)
06	Oolite series, Inglaterra	Bathoniano	<i>Gyrodus</i>	Kriwet (2000)
07	França	Calloviano	<i>Gyrodus</i>	Kriwet (2000)
08	Purbeck Beds, Inglaterra	Oxfordiano	<i>Mesturus leedisi</i>	Nursall (1999)
09	Fm Jagua, Cuba	Oxfordiano	<i>Gyrodus macrophthamus</i>	Kriwet (2001)
10	Quebrata Del Profeta, Chile	Oxfordiano	<i>Gyrodus</i>	Arratia e Schultze (1999)
11	Tlaxiaco, México	Kimmeridgiano	<i>Gyrodus macrophthalmus</i>	Alvarado-Ortega et al. (2014)
12	Cerin, França	Kimmeridgiano	<i>Gyrodus</i> , <i>Eomesodon</i> , <i>Macromesodon macropterus</i> , <i>M. surgens</i> , <i>Proscinetes</i>	Saint-Seine (1949); Poyato-Ariza e Wenz (2002) Kriwet e Schmitz (2005)
13	Mb Turble Limestone, Suíça	Kimmeridgiano	<i>Gyrodus</i>	Sulser e Meyer (1998)
14	Saxônia, Alemanha	Kimmeridgiano	<i>Gyrodus</i>	Thies (1985)
15	Japão	Tithoniano	<i>Gyrodus</i>	
16	Var, França	Berriasiano	<i>Gyrodus</i> , <i>Proscinetes</i>	Fabre et al. (1982)

17	Montsec, Espanha	Berriasiano-Valanginiano	<i>Ocloedus subdiscus</i>	Kriwet et al. (1999)
18	Fm Agrio, Argentina	Valanginiano-Barremiano	<i>Macromesodon agriosensis</i>	Bocchino (1977)
19	França	Hauteriviano	<i>Gyrodus</i>	Kriwet e Schmitz (2005)
20	Harz, Alemanha	Hauteriviano	<i>Gyrodus</i>	Kriwet e Schmitz (2005)
21	Veja de Pas, Espanha	Hauteriviano-Barremiano	<i>Arcodonichthys pasiegae</i>	Poyato-Ariza e Bermudez-Rochas (2005)
22	Clay Pit Gott, Alemanha	Barremiano	<i>Gyrodus</i>	Kriwet e Schmitz (2005)
23	Las Hoyas, Espanha	Barremiano	<i>Turbomesodon proeclarus</i> , <i>T. bernissartensis</i> , <i>Stenamara mia</i>	Poyato-Ariza e Wenz (2004)
24	Greensand, Inglaterra	Aptiano	<i>Gyrodus</i>	Kriwet e Schmitz (2005)
25	Castellamare, Itália	Aptiano	<i>Stemmatodus rhombus</i>	Kriwet (2004)
26	Speedton, Inglaterra	Albiano	<i>Gyrodus</i>	Kriwet e Schmitz (2005)
27	Bc do Araripe, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Neoproscinetes penalvai</i> <i>Iemanja palma</i>	Maisey (1991)
28	Fm Riachuelo, Brasil	Albiano	<i>Mercediella riachuelensis</i>	Koerber (2012)
29	Fm. Tlayúa, México	Albiano	<i>Tepexichthys aranguthyorum</i>	Applegate (1992)
30	Fm Jandaíra, Brasil	Cenomaniano	<i>Potiguara rosaidoi</i>	Machado e Brito (2006)
31	Fm Sierra Madre, México	Cenomaniano	<i>Nursallia</i>	Alvarado-Ortega et al. (2009)
32	Hakel, Namoura e Hajula, Líbano	Cenomaniano	<i>Proscinetes</i> , <i>Hensodon spinosus</i> ,	Forey et al. (2003);

			<i>Trewavasias carinatus, Coccodus armatus, C. lindstroemi, C. insignis, Nursallia goeldi</i>	
33	Kem Kem, Marrocos	Cenomaniano	<i>Pycnodus, N. gutturosum</i>	Martill et al. (2011)
34	Plauen e Gamighübel, Alemanha	Cenomaniano	<i>Anomoedus angustus, A. muensteri</i>	Licht e Kogan (2011)
35	Jebel Tselfat, Marrocos	Cenomaniano-Turoniano	<i>Paleobalistum orbiculatum</i>	Sorbini (1989)
36	Goriansk, Eslovênia	Cenomaniano-Santoniano	<i>Coelodus saturnus</i>	Nursall (1996)
37	Niobrara Chalk, EUA	Santoniano-Campaniano	<i>Micropycnodon kansasensis, Anomoedus barberi</i>	Shimada e Everhart (2009)
38	Polazzo, Itália	Santoniano	<i>Polazzodus coronatus</i>	Poyato-Ariza (2010)
39	Nado, Itália	Campaniano-Maastrichtiano	<i>Pseudopycnodus nardoensis</i>	Taverne e Capasso (2012)
40	Fm Yacoraite, Argentina	Campaniano-Maastrichtiano	<i>Coelodus toncoensis</i>	Benedeto e Sanchez (1972)
41	Fm El Molino, Bolívia	Campaniano-Maastrichtiano	<i>Coelodus toconensis</i>	Gayet et al. (2001)

### Bibliografias usadas

ALVARADO-ORTEGA, J.; BARRIENTOS-LARA, J. I.; ESPINOSA-ARRUBARRENA, L.; MELGAREJO-DAMIÁN, M. P. Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, souther Mexico. *Palae. Elect.*, v. 17, (1:24A), p. 25, 2014.

ALVARADO-ORTEGA, J.; OVALLES-DAMIÁN, E.; BLANCO-PIÑÓN, A. The Fossil Fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocoautla, Chiapas, Southern Mexico. *Palae. Elect.*, v. 12, n. 2:4A, p. 22, 2009.

APPLEGATE, S. P. A new genus and species of pycnodont from the Cretaceous (Albian) of Central Mexico, Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Revist. de Univer. Nacio. Autón. de Méx.*, Instituto de Geología, v. 10, n. 2, p. 164-178, 1992.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P. Mesozoic fishes from Chile. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G. Ed. *Mesozoic Fishes. Systematics and Fossil Record*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999, p. 565-593.

BENEDETO, J. L.; SÁNCHEZ, T. M. *Coelodus toncoensis* nov. sp. (Pisces, Holostei, Pycnodontiformes) de la Formacion Yacoraite (Cretácico Superior) de la Provincia de Salta. *Amegh.*, v. 9, n. 1, p. 59-71, 1972.

BOCCHINO, A. Un Nuevo Gyrodontidae (Pisces, Holostei, Pycnodontiformes) de la Formación Agrio (Cretácico Inferior) de la Provincia de Neuquén, Argentina. *Amegh.*, n. 14, p. 175-185, 1977.

DELSATE, D.; KRIWET, J. Late Triassic pycnodont fish remains (Neopterygii, Pycnodontiformes) from the Germanic basin. *Ecl. Geol. Helv.*, n. 97, p. 183-191, 2004.

EVERHART, M. J. Remains of a pycnodont fish (Actinopterygii: Pycnotontiformes) in a coprolite; An uppermost record of *Micropycnodon kansasensis* in the Smoky Hill Chalk, western Kansas. *Trans. of the Kans. Acad. of Sci.*, v. 110, n. 1/2, p. 35-43, 2007.

FABRE, J., BROIN, F.; GINSBURG, L.; WENZ, S. Les vertebrae du Berriasien de Canjures (Var, France) et leur environnement. *Géob.*, n. 15, p. 891-923, 1982.

FIGUEIREDO, F.J.; SANTOS, R.S. Pícnodontes da Formação Riachuelo, Membro Taquari, Estado de Sergipe, Nordeste do Brasil. *Ana. da Acad. Bras. de Ciên.*, v. 63, n. 4, p. 369-379, 1991.

FOREY, P., YI, L.; PATTERSON, C.; DAVIES, C. E. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Jour. of Syst. Palae.*, v. 1, n. 4, p. 227-330, 2003.

GAYET, M.; MARSHALL, L. G.; SEMPERE, T.; MEUNIER, F. J.; CAPPETTA, H.; RAGE, J.-C. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. *Palaeogeo., Palaeoclim., Palaeoecol.*, v. 169, n. 1-2, p. 39-68, 2001.

KOERBER, S. *Mercediella* nom., a replacement name for *Camposichthys* Figueiredo & Silva Santos, 1991 (Pisces: Pycnodontiformes). Bonn zoological Bulletin, v. 61, n. 1, p.29-30, 2012.

KRIWET, J. Revision of *Mesturus cordillera* Martill et al., 1998 (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of northern Chile. *Jour. of Vert. Paleo.*, n. 20, p. 450-455, 2000.

KRIWET, J. Palaeobiogeography of pycnodontiform fishes (Actinopterygii, Neopterygii). *Sem. de Paleo. de Zarag.*, v. 5, n1, p. 121-130, 2001.

KRIWET, J. A new pycnodont fish genus (Neopterygii: Pycnodontiformes) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of mount Lebanon. *Jour. of Vert. Pale.*, v. 24, n.3, p. 525-532, 2004a.

KRIWET, J. Dental morphology of the pycnodontid fish *Stemmatodus rhombus* (Agassiz, 1844) (Neopterygii, Pycnodontiformes) from the Early Cretaceous, with comments on its systematic position. *Trans. of the Roy. of Edin.: Ear. Sci.*, n. 94, p. 145-155, 2004b.

KRIWET, J.; POYATO-ARIZA, F.J.; WENZ, S. A revision of the pycnodontid fish *Coelodus subdiscus* Wenz 1989, from the Early Cretaceous of Montsec (Lleida, Spain). *Treb. Mus. Geol.*, Barcelona, n. 8, p. 33-65, 1999.

KRIWET, J.; SCHMITZ, L. New insight into the distribution and palaeobiology of the pycnodont fish *Gyrodus*. *Act. Geol. Polo.*, v. 50, n.1, p. 49-56, 2005.

LAMBERS, P. H. The actinopterygian fish fauna of the Late Kimmeridgian and Early Tithonian 'Plattenkalk' near Solnhofen (Bavaria, Germany): state of the art. *Geol. en Mijnb.*, n. 78, p. 215-229, 1999.

LICHT, M.; KOGAN, I. Late Cretaceous pycnodont fishes (Actinopterygii, Neopterygii) from Saxony (Eastern Germany). *Freib. Forsch.*, C 540: p. 79-90, 2011.

- MACHADO, L. P.; BRITO, P. M. The new genus *Potiguara* (Actinopterygii: Pycnodoniformes) from the Upper Cretaceous of northeast Brazil. *Jour. of Vert. Pale.*, v. 26, n. 1, p. 1-6, 2006.
- MAISEY, J.G. Santana Fossils: an illustrated atlas. New Jersey: Publications Inc, 1991, 459 pp.
- MARTILL, D. M.; IBRAHIM, N.; BRITO, P. M.; BAIDER, L.; ZHOURI, S., LOVERIDGE, R.; NAISH, D.; HING, R. A new Plattenkalk konservat Lagerstätte in the Upper Cretaceous of Gara Sbaa, south-eastern Morocco. *Creta. Resea.*, n. 32, p. 433-446, 2011.
- NURSALL, J. R. The phylogeny of pycnodont fishes. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G. Ed. *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*. München Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996, p. 125-152.
- NURSALL, J. R. The family Mesturidae and the skull of pycnodont fishes. In: ARRATIA G.; SCHULZE, H.-P. Ed. *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999, p. 153-188.
- POYATO-ARIZA, F. J. Polazzodus, gen. nov., a new pycnodont fish from the Late Cretaceous of northeastern Italy. *Jour. of Vert. Pale.*, v. 30, n. 3, p. 650-664, 2010.
- POYATO-ARIZA, F.J.; BERMUDEZ-ROCHAS, D. D. New pycnodont fish (*Ascodonichthys pasiegae* gen. et sp. Nov.) from the Early Cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin, Northern Spain. *Jour. of Vert. Pale.*, v. 29, n. 1, p. 271-275, 2009.
- POYATO-ARIZA, F. J.; WENZ, S. A new pycnodontiform fish from the early Cretaceous of Las Hoyas (Cuenca, Spain). *Bull. de la Soci. Géol. de Fran.*, v. 171, n. 2, p. 251-258, 2000.
- POYATO-ARIZA, F. J.; WENZ, S. A new insight into pycnodontiform fishes. *Geodiversitas*, v. 24, n. 1, p. 139-248, 2002.
- POYATO-ARIZA, F.J.; WENZ, S. The new pycnodontid fish genus *Turbomesodon*, and a revision of *Macromesodon* based on new material from Lower Cretaceous of Las Hoyas, Cuenca, Spain. In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. Ed. *Mesozoic Fishes – Systematics, Paleoenvironment, and Biodiversity*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004, p. 341-378.
- SAINT-SEINE, P. Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouv. Arch. du Mus. d'hist. nat. de Lyo.*, n. 2, p. 1-358, 1949.

SCHAEFFER, B.; PATTERSON, C. Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic fish distribution. *Amer. Mus. Nov.*, n. 2796, p. 1-86, 1984.

SHIMADA, K., EVERHART, M. J. First record of *Anomoeodus* (Osteichthyes, Pycnodontiformes) from the Upper Cretaceous Niobrara Chalk of Western Kansas. *Kans. Acad. of Sci.*, v. 112, n. 1/2, p. 98-102, 2009.

SORBINI, L. I fossili di bolca. Verona (*Mus. Civ. di Stor. Nat. di Ver.*), p. 133, 1989.

SULSER, H.; MEYER, C. Taxonomy and palaeoecology of terebratulid brachiopods (*Sellithyris subsella*-group) from the Late Jurassic of north-western Switzerland. *Ecol. Geol. Helv.*, n. 91, p. 439-451, 1998.

TAVERNE, L.; CAPASSO, L. Les poissons crétacés de Nardò. 35°. Compléments à l'étude des halécostomes *Belonostomus* (Aspidorhynchiformes) et *Pseudopycnodus* (Pycnodontiformes). *Boll. del Mus. Civ. di Stor. Nat. di Ver.*, n. 36, p. 25-44, 2012.

THIES, D. Eine Gaumenbezaehnung Von Gyrodus aus dem fränkischen Malm Gamma. *Geol. Blätt. NO-Baye.*, v. 34, n. 35, p. 389-406, 1985.

TINTORI, A. Two new Pycnodonts (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy (N. Italy). *Riv. Ital. Paleont. Strat.* n. 86, p. 795-824, 1981.



Tabela 4 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de *Aspidorhynchiformes* durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

N	LOCALIDADE	IDADE	TAXÓN	REFERENCIA
01	Gp Pubeck, Inglaterra	Bathoniano	<i>Aspidorhynchus crassus</i>	Egerton (1854)
02	Cambridgeshire, Inglaterra	Calloviano-Oxfordiano	<i>Aspidorhynchus euodus</i>	Egerton (1854)
03	Fm Nodenskjöld, Antártida	?Oxfordiano-Tithoniano	' <i>Aspidorhynchus</i> ' <i>antarticus</i>	Richter e Thomson (1989)
04	Fm Ameghino, Antártida	?Oxfordiano-Tithoniano	Vinctifer	Arratia et al. (2004)
05	Piñar Del Rio, Cuba	Oxfordiano	<i>Aspidorhynchus arawak</i>	Brito (1999)
06	Cerin, França	Kimmeridgiano	<i>Aspidorhynchus spekodes</i> , <i>A. acutirostris</i> , <i>Belonostomus tenuirostris</i>	Saint-Seine (1949), Dumontet e Wenz (1979)
07	Sawanage Oxford Clay, Inglaterra	Kimmeridgiano	<i>Aspidorhynchus fisheri</i>	Egerton (1854)
08	Solnhofen, Alemanha	Kimmeridgiano-Tithoniano	<i>Aspidorhynchus acutirostris</i> , <i>A. ornatissimus</i> , <i>A. sanzenbacheri</i> , <i>Belonostomus tenuirostris</i> , <i>B. muensteri</i>	Brito e Ebert (2009) Lopez-Arbarello e Schroder (2014)
09	Fm Vaca Muerta, Argentina	Tithoniano	<i>Jonoichthys challwa</i>	Gouric-Cavalli, 2015
10	Fm Serra de la Virgem, México	Valanginiano-hauteriviano	<i>Belonostomus ornatus</i>	Gonzalez-Rodriguez et al. (2013)
11	Ilhas Wight, Inglaterra	?Aptiano-Albiano	<i>Belonostomus hooleyi</i>	Woodward (1916)
12	Fm Cocobeach, Guiné Equatorial	Aptiano-Albiano	<i>Vinctifer</i>	Taverne (1969)
13	Fm Apon, Venezuela	Aptiano-Albiano	<i>Vinctifer</i>	Moody e Maisey (1994)
14	Fm Magdalena, Colômbia	Aptiano	<i>Vinctifer</i>	Schultze e Stöhr (1996)
15	Fm Marizal, Brasil	?Aptiano	<i>Vinctifer longirostris</i> , <i>V. araripensis</i>	Silva Santos (1985)
16	Fm Codó, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Vinctifer longirostris</i> , <i>V. comptoni</i>	Silva Santos (1990)
17	Bc Araripe, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Vinctifer longirostris</i> , <i>V. comptoni</i> , <i>V.</i>	Silva Santos (1990)

			<i>araripensis</i>	
18	Bc Sergipe-Alagoas, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Vinctifer comptoni</i>	Silva Santos (1990)
19	Fm Tlayúa, México	Albiano	<i>Belonostomus</i> nov sp, <i>Vinctifer comptoni</i>	Applegate (1996)
20	Rooring Downs, Austrália	Albiano	<i>Aspidorhynchus</i>	Grande e Eastman (1986)
21	Toolebuc e Alalu, Austrália	Albiano	<i>Richmondichthys sweeti</i>	Bartholomai (2004)
22	Namoura, Libano	Cenomaniano	<i>Belonostomus</i>	Forey et al. (2003)
23	Ramalla e Yabrud, Palestina	Cenomaniano	<i>Belonostomus</i>	Brito (1997)
24	Pietrarroja, Itália	Cenomaniano	<i>Belonostomus crassirostris</i>	D'Erasmus (1914-1915)
25	Fm La Luna, Venezuela	Cenomaniano-Santoniano	<i>Belonostomus</i>	Moody e Maisey (1994)
26	English Chalks, EUA	Turoniano	<i>Belonostomus cinctus</i>	Giersch et al. (2010)
27	Fm Ector Chalk, EUA	Coniaciano	<i>Belonostomus longirostris</i>	Bardack (1968)
	Fm Oldman, Canadá	Campaniano	<i>Belonostomus longirostris</i>	Estes (1969)
29	Fm Quiriquina, Chile	Campaniano- Maastrichtiano	<i>Belonostomus longirostris</i>	
30	Fm Allen, Argentina	Campaniano- Maastrichtiano	<i>Belonostomus lamarquensis</i>	Bogan et al. (2011)
31	Nardó, Itália	Campaniano- Maastrichtiano	<i>Belonostomus marquesbritoi</i>	Taverne e Capasso (2012)
32	Fm Coli Toro, Argentina	Maastrichtiano	<i>Belonostomus longirostris</i>	Casamiquela (1992)

### Bibliografías utilizadas

APPLEGATE, S.P. An overview of the quarries near Tepexi de Rodriguez, Puebla, México. In: ARRATIA, G., VIOHL, G. Ed. *Mesozoic Fishes; Systematics and Paleoecology*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996, p. 529-538.

ARRATIA, G.; SCASSO, R.A.; KIESSLING, W. Late Jurassic fishes from Longing gap, Antarctic Peninsula. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 24, n. 1, p. 41-55, 2004.

BARDACK, D. *Belonostomus* sp., the first holostean from the Austin Chalk (Cretaceous) of Texas. *Jour. of Pale.*, n. 42, p. 1307-1309, 1968.

BARTHOLOMAI, A. The large aspidorhynchid fish, *Richmondichthys sweeti* (Etheridge Jnr and Smith Woodward, 1891) from Albian marine deposits of Queensland, Australia. *Mem. of the Quee. and Mus.*, v. 49, n. 2, p. 521-536, 2004.

BOGAN, S.; TAVERNE, L.; AGNOLIN, F. L. Description of a new aspidorhynchid fish, *Belonostomus lamarquensis* (Halecostomi, Aspidorhynchiformes), from the continental Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Bull. de l'Insti. Roy. des Sci. Nat. de Belg., Sci. de la Terr.*, n. 81, p. 235-245, 2011.

BRITO, P. M. Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiv.*, n. 19, p. 681-772, 1997.

BRITO, P. M. Description of *Aspidorhynchus arawaki* sp. nov. from the Late Jurassic of Cuba, with comments on the phylogeny of aspidorhynchid (Actinopterygii: Aspidorhynchiformes) In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P. Ed. *Mesozoic Fishes 2: Systematics and Fossil Record*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999, p. 249-264.

BRITO, P.M.; EBERT, M. A new aspidorhynchid fish (Teleostei: Aspidorhynchiformes) from the Upper Jurassic of Ettling, Solnhofen, Bavaria, Germany. *Comp. Rend. Paleo.*, n. 8, p. 395-402, 2009.

BRITO, P.M.; SUAREZ, M. E. Late Cretaceous *Belonostomus* (Pisces, Actinopterygii, Aspidorhynchidae) from Algarrobo, Chile, with comments on aspidorhynchid paleodistribution in South America. *Revis. Geol. de Chil.*, v. 30, n. 1, p. 117-127, 2003.

CASAMIQUELA, R. M. Notas sobre vertebrados de la frontera Cretácica-Terciaria II. La presencia del Aspidorrinquito 'Belonostomus' (Osteichthys, Aspidorhynchiformes) em la Formation Coli Toro (Maastrichtense), ingeniero Jacobacci, Rio Negro. *Mun. Amegh.*, n. 11, p. 9-18, 1992.

D'ERASMO, G. D. La fauna e l'età dei Calcarei a ittioliti di Pietraroia. *Paleontogr. Ital.*, n. 20-21, p. 1-111, 1914-1915.

DUMONTET, J-C., S. WENZ, S. Présence du genre *Belonostomus* (Actinoptérygien, Aspidorhynchidae) dans le Kimméridgien du Havre. *Bull. Trimes. de la Soci. Géol. de Norm. et des amis du mus. du Hav.*, n. 66, p. 93-96, 1979.

EGERTON, P. G. On some new species of fossil fishes, from the Oxford Clay at Christian Malford, p. 229-232, 1845.

EGERTON, P. G. On some new genera and species of fossil fishes, *Ann. Mag. Nat. Hist.* 13, 433-436, 1854.

ESTES, R. Fossil vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation Eastern Wyoming. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, n. 49, p. 1-180, 1964.

FOREY, P.; YI, L., PATTERSON, C.; DAVIES, C. E.. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Jour. of Syst. Palae.*, v. 1, n. 4, p. 227-330, 2003

GIERSCH, S.; FREY, E. K.; WOLFGANG, S. H.; GONZALEZ, A. H. *Pachyrhizodus caninus* Cope, 1872 (Teleostei, Crossognathiformes) from the early Turonian of Vallecillo (Mexico). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, v. 258, n. 2, p. 219-228, 2010.

GONZALEZ-RODRIGUEZ, K.; ESPINOSA-ARRUBARRENA, L.; GONZÁLEZ-BARBA, G. Na overview of the Mexican fossil fish Record. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M.V.H. Ed. *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013, p.

GOURIC-CAVALLI, S. *Jonoichthys challwa* gen. et sp. nov., a new Aspidorhynchiform (Osteichthyes, Neopterygii, Teleostomorpha) from the marine Upper Jurassic sediments of Argentina, with comments about paleobiogeography of Jurassic aspidorhynchids. *Comptes Rendus Paleovol*, dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.03.007, 2015.

GRANDE, L.; EASTMAN, J.T. A review of the Antarctic ichthyofauna in the light of new fossil discoveries. *Palaeontology*, v. 29, p. 113-137, 1986.

LOPEZ-ARBARELLO, A.; SCHRÖDER, K. M. The species of *Aspidorhynchus* Agassiz, 1833 (Neopterygii, Aspidorhynchiformes) from the Jurassic plattenkalks of Southern Germany. *Paläo. Z.*, n. 88, p. 167-185, 2014.

MOODY, J. M.; MAISEY, J. G. New Cretaceous marine vertebrate assemblages from north-western Venezuela and their significance. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 14, n. 1, p. 1-8, 1994.

RICHTER, M.; THOMSON, M. R. A. First Aspidorhynchidae (Pisces: Teleostei) from Antarctica. *Antar. Sci.*, v. 1, n. 1, p. 57-64, 1989.

SAINT-SEINE, P. Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouv. Mus. Hist. Nat. Lyon*, n. 2, p. 1-257, 1949.

SILVA SANTOS, R. Sobre a presença do *Vinctifer* Jordan (Pisces. Aspidorhynchiformes) na Formação Muribeca, Estado de Alagoas. In: VII Congresso brasileiro de Paleontologia, 1983. Anais do VII Congresso brasileiro de Paleontologia, 1985a, p. 147-150.

SCHULTZE, H. P.; STÖHR, D. *Vinctifer* (Pisces, Aspidorhynchidae) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. *Neu. Jahr. für Geol. und Paläo, Abhan.*, n. 199, p. 395-415, 1996.

SILVA SANTOS, R. Paleoictiofaunula da Formação Codo, Bacia do Parnaíba, nordeste do Brasil. In: VII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 1983. Anais do VII Congresso brasileiro de Paleontologia, 1985, p. 161-167.

SILVA SANTOS, R. *Vinctifer longirostris* Silva Santos, 1972, do Cretáceo Inferior da Formação Marizal, estado da Bahia, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 1990, 62, p. 251-260.

TAVERNE, L. Sur la présence d'un Aspidorhynchidae (Pisces Holostéens, ordre des Aspidorhynchidae) dans les terrains éocétaciques de la Guinée Equatoriale. *Ver. de Zoo. et de Bota. Afric.*, n. 79, p. 3-4, 1969.

TAVERNE, L.; CAPASSO, L. Les poissons crétacés de Nardò. 35°. Compléments à l'étude des halécostomes *Belonostomus* (Aspidorhynchiformes) et *Pseudopycnodus* (Pycnodontiformes). *Boll. del Um. Civ. di Stor. Nat. di Ver.*, n. 36, p. 25-44, 2012.

WOODWARD, A.S. *Catalogue of fossil fishes in the British Museum*. London: British Museum of Natural History, 1916, 730 pp.

Tabela 5 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de Ichthyodectiformes durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

N	LOCALIDADE	IDADE	TÁXON	REFERENCIA
01	Fm Sundance, EUA	Bathoniano	<i>Occithrissops willsoni</i>	Schaeffer e Patterson (1984)
02	Christtian Malford, Inglaterra	Oxfordiano	<i>Thrissops cephalus</i>	Bardack (1965)
03	Purbeck Bdes, Inglaterra	Oxfordiano	? <i>Thrissops curtus</i>	Bardack (1965)
04	Cerin, França	Kimmeridgiano	<i>Allothrissops regleyi</i> , <i>A. salmoneus</i> , <i>Thrissops formosus</i>	Nybelin (1964)
05	Orbaugnoux, França	Kimmeridgiano	<i>Thrissops rochei</i>	Nybelin (1964)
06	Solnhofen, Alemanha	Kimmeridgiano-Tithoniano	<i>Allothrissops salmoneus</i> , <i>A. mesogaster</i> , <i>Thrissops cirinensis</i>	Nybelin (1964)
07	Sawanage, Inglaterra	Tithoniano-Barresiano	? <i>Thrissops molossus</i>	Nybelin (1964)
08	Djebei Tselfat, Marrocos	Berriasiano-Hauteriviano	<i>Heckelichthys vexillifer</i>	Taverne e Chanut (2000)
09	Fm Candeias, Brasil	Hauteriviano	<i>Cladocyclus mawsoni</i>	Leal e Brito (2004)
10	Voirons montane, França	Hauteriviano	<i>Chirocentrites</i>	Taverne e Chanut (2000)
11	Bc Recôncavo, Brasil	Hauteriviano-Barremiano	<i>Chiromystus mawsoni</i> , <i>C. woodwardi</i>	Maisey (2000)
12	Tolfa, Itália	Barremiano	<i>Heckelichthys microdon</i>	Bardack (1965)
13	Fm Apon, Venezuela	Aptiano	<i>Cladocyclus</i> , <i>Ichthyodectes</i>	Moody e Maisey (1994)
14	Bc Tucano, Brasil	?Aptiano	<i>Ogunichthys triangularis</i>	Alvarado-Ortega e Brito (2010)
15	Punta yeke, Guiné Equatorial	Aptiano	<i>Chiromystus guinensis</i>	Taverne (2010)
16	Rio San Benito, Nova Guiné	Aptiano-Albiano	<i>Proportheus kameruni</i>	Blanco-Piñon e Alvarado-Ortega (2007)
17	Bc Sergipe-Alagoas, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Chiromystys alagoensis</i> , <i>Cladocyclus alagoensis</i>	Leal e Brito (2004)
18	Bc do Aratipe, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Cladocyclus gardneri</i>	Leal e Brito (2004)
19	Pietrarroja, Itália	Albiano	? <i>Chirocentrites calvolini</i>	Signore et al. (2005)
20	Folkestone, Inglaterra	Albiano	<i>Gillicus serridens</i>	Bardack (1965)

21	Fm Toolebuc, Austrália	Albiano	<i>Cooyoo australis</i>	Lees e Bartholomai (1987)
22	Fm Winton, Austrália	Albiano	<i>Cladocyclus geddesi</i>	Berrel et al (2014)
23	Fm Tlayúa, México	Albiano	<i>Unamichthys espinosai</i>	Alvarado-Ortega (2004)
24	Folhelho Carlite, EUA	Albiano-Cenomaniano	<i>Ichthyodectes ctenodon</i>	Bardack (1965)
25	Comen, Itália	Cenomaniano	<i>Chirocentrites gracilis</i> , <i>Heckelichthys microdon</i>	Signore et al (2005)
26	Fm La Luna, Venezuela	Cenomaniano	<i>Xiphactinus</i>	Carrilo-Briceno et al (2012)
27	Namoura, Líbano	Cenomaniano	<i>Eubiodectes libanicus</i>	Cavin et al. (2014)
28	Kent, Inglaterra	Cenomaniano-Turoniano	<i>Ichthyodectes ctenodon</i> , <i>Xiphactinus mantelli</i> , <i>Saurocephalus intermedius</i>	Bardack e Sprinkle (1969)
29	Garaa Sbaa, Marrocos	Cenomaniano-Turoniano	<i>Cladocyclus</i> , <i>Heckelichthys vexillifer</i>	Forey e Cavin (2007)
30	Vallecillo, México	Cenomaniano-Turoniano	<i>Heckelichthys</i> sp nov	
31	Calcário Greenhorn e Folhelho Carlilie, Kansas; Fm Niobrara, Nebraska; Folhelho Eagle Ford e Austin Chalk, Texas; Selma Chalk, Alabama (EUA)	Cenomaniano-Turoniano	<i>Xiphactinus audax</i> , <i>Saurodon leanus</i> , <i>Prosaurodon pygmaeus</i> , <i>Saurocephalus lanciformis</i>	Bardack e Sprinkle (1969), Stewart (1999), Everhart (2004)
32	Buhram, Inglaterra	Cenomaniano-Turoniano	<i>Xiphactinus mantelli</i>	Schwimmer et al. (1997)
33	Hvar, Lesina, Eslovênia	Turoniano	<i>Thrissops exiguous</i> , <i>Heckelichthys microdon</i>	Taverne (2008)
34	Kent, Inglaterra	Turoniano	<i>Ichthyodectes tenuidens</i> ,	Cavin et al. (2014)
35	Goulmina, Marrocos	Turoniano	<i>Ghrisichthys bardacki</i>	Cavin et al. (2014)
36	Nuevo León, México	Turoniano	<i>Vallecillichthys multivertebatum</i>	Blanco-Pinon e Alvarado-Ortega (2007)
37	Fm Eagle Ford, México	Turoniano	<i>Saurodon</i>	Alvarado-Ortega et al. (2006)
38	Nardo, Itália	Campaniano-Maastrichtiano	<i>Saurodon elongates</i>	Taverne e Bronzi (1999)
39	Fm Dermópolis, Mississipi; Fm Blufftowon, Alabama;	Campaniano-Maastrichtiano	<i>Xiphactinus vetus</i>	Schwimmer et al. (1997)

Fm Black River, Carolina do Norte;  
Fm Marshaltown, Delaware; (EUA)

40	Fm Gramame, Brasil	Maastrichtiano	<i>Saurocephalus</i>	Silva Santos e Figueiredo (1987)
41	Limburg, Holanda	Maastrichtiano	<i>Saurocephalus woodwardi</i>	Bardack e Sprinkle (1969)

---



### Bibliografías utilizadas

- ALVARADO-ORTEGA, J. Description and relationships of a new ichthyodectiform fish from the Tlayúa Formation (Early Cretaceous: Albian), Puebla. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 24, n. 40, p. 802-813, 2004.
- ALVARADO-ORTEGA, J.; BLANCO-PIÑÓN, A.; MÚZQUIZ, H. P. Primer registro de *Saurodon* (Teleostei: Ichthyodectiformes) em la cantera La Mula, Formación Eagle Ford (Cretácico Superior: Turoniano), Múzquis, Estado de Coahuila, México. *Rev. Mex. de Ciên. Geol.*, n. 23, p. 107-112, 2006.
- ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M. A new ichthyodectiform (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, North-east Brazil. *Palaeo.*, v. 53, n. 2, p. 297-306, 2010.
- BARDACK, D. Anatomy and evolution of chirocentrid fishes. The University of Kansas Paleontological Contribution, *Vert.*, n. 10, p. 1-88, 1965.
- BARDACK, D.; SPRINKLE, G. Morphology and relationships of saurocephalid fishes. Field Museum of Natural History, *Field. Geol.*, v. 16, n. 12, p. 297-340, 1969.
- BLANCO-PIÑÓN, A.; ALVARADO-ORTEGA, J. Review of *Vallecillichthys multivertebratum* (Teleostei: Ichthyodectiformes), a Late Cretaceous (early Turonian) "Bulldog fish" from northeastern Mexico. *Rev. Mex. de Cien. Geol.*, v. 24, n. 3, p. 450-466, 2007.
- BERRELL, R.W.; ALVARADO-ORTEGA, J.; YABUMOTO, Y.; SALISBURY, S.W. First Record of the ichthyodectiform fish *Cladocycclus* from eastern Gondwana: Na articulated skeleton from the Early Cretaceous of Queensland, Australia. *Act. Palae. Pol.*, <http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0019>, 2014.
- CARRILO-BRICEÑO, J.; ALVARADO-ORTEGA, J.; TORRES, C. Primer registro de *Xiphactinus* Leidy, 1810 (Teleostei, Ichthyodectiformes) em El Cretácico Superior de América del Sur (Formación La Luna, Venezuela). *Ver. Bras. de Paleo.*, v. 15, n. 3, p. 327-335, 2012.
- CAVIN, L.; FOREY, P. L.; GIERSCH, S. Osteology of *Eubiodectes libanicus* (Pictet & Humbert, 1866) and some other ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications. *Jour. of Syst. Palaeo.*, v. 11, n. 2, p. 115-177, 2014.
- EVERHART, M. Oceans of Kansas Paleontology, fossils from the Late Cretaceous Western Interior Sea. *Netv. Techn.*, [www.oceanoofkansas.com](http://www.oceanoofkansas.com), 2004.

FOREY, P.; CAVIN, L. A new species of *Cladocyclus* (Teleostei: Ichthyodectiformes) from the Cenomanian of Morocco. *Palaeo. Electr.*, v. 10(3), n. 12A, p. 10, 2007.

LEAL, M. E. C.; BRITO, P. M. The ichthyodectiform *Cladocyclus gardneri* (Actinopterygii: Teleostei) from the Crato and Santana Formation, Lower Cretaceous of Araripe Basin, North-Eastern Brazil. *Ann. de Paléo.*, v. 90, p. 103-113, 2004.

LEES, T.; BARTHOLOMAI, A. Study of a Lower Cretaceous actinopterygian (Class Pisces) *Cooyoo australis* from Queensland, Australia. *Mem. of the Queen. Mus.*, v. 25, n. 1, p. 177-192, 1987.

MAISEY, J. G. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, v. 21, p. 281-314, 2000.

MARTILL, D.M.; IBRAHIM, N.; BRITO, P.M.; BAIDER, L.; ZHOURI, S.; LOVERIDGE, R.; NAISH, D., HING, R. A new Plattenkalk konservat Lagerstätte in the Upper Cretaceous of Gara Sbaa, south-eastern Morocco. *Creta. Resea.*, n. 32, p. 433-446, 2011.

MOODY, J.M., MAISEY, J. G. New Cretaceous marine vertebrate assemblages from north-western Venezuela and their significance. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 14, n. 1, p. 1-8, 1994.

NYBELIN, O. Versuch einer taxonomischen revision der jurassischen fischgattung *Thrissops* Agassiz. *Medd. Från Göte. Mus. Zoo. Avd.*, n. 135, p. 1-44, 9 pl., 1964.

SCHAEFFER, B.; PATTERSON, C. Jurassic fishes from the western United States, with comments on Jurassic fish distributions. *Amer. Mus. Nov.*, n. 2796, p. 1-86, 1984.

SCHWIMMER, D.R.; STEWART, J.D.; WILLIAMS, G.D. *Xiphactinus vetus* and the distribution of *Xiphactinus* in the Eastern United States. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 17, n. 3, p. 610-615, 1997.

SIGNORE, M.; BUCCI, E. M.; PEDE, C.; BARBERA, C. A new ichthyodectid fish from the Lower Cretaceous of Pietraroja (Southern Italy), *Vertebrate Palaeontology*, www.PalArch.nl, 2,3, 2005.

SILVA SANTOS, R.; FIGUEIREDO, F. J. Sobre um Saurocephalidae da Formação Gramame (Camada de Fosfato), Estado de Pernambuco. In: X Congresso Brasileiro de Paleontologia. Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, UFRJ, 1987, p. 4.

STEWART, J. D. A new genus of Saurodontidae (Teleostei: Ichthyodectiformes) from Upper Cretaceous rocks of the Western Interior of North America. In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H-P. Ed. *Mesozoic fishes – Systematics and Fossil Record*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1999, p. 335-360.

TAVERNE, L. Considerations about the Upper Cretaceous genus *Chirocentrites* and erection of the new genus *Heckelichthys* (Teleostei, Ichthyodectiformes). A new visit inside the ichthyodectid phylogeny. *Bull. de l'Inst. Roy. des Sci. Nat. de Belgi., Sci. de la Terr.*, n. 81, p. 209-228, 2008.

TAVERNE, L. Les ichthyodectidae (Teleostei, Ichthyodectiformes) des schistes bitumineux de l'Aptien (Crétacé inférieur) de Guinée Équatoriale et du Gabon. *Bull. de l'Inst. Roy. des Sci. Nat. de Belgi., Sci. de la Terr.*, n. 80, p. 115-143, 2010.

TAVERNE, L.; BRONZI, P. 9°. Les poissons crétacés de Nardò. 9°. Note complémentaire sur le Saurodontinae (Teleostei, Ichthyodectiformes): *Saurodon elongatus* sp. nov. In: Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca. *Mus. Civ. di Stor. Nat. di Ver.*, p. 105-116, 1999.

TAVERNE, L.; CHANET, B. *Faugichthys loryi* n. gen., n. sp. (Teleostei, Ichthyodectiformes) de l'Albien terminal (Crétacé inférieur Marin) du vallon de la Fauge (Isère, France) et considérations sur la phylogénie de ichthyodectidae. *Geodiv.*, v. 22, n. 1, p. 23-34, 2000

Tabela 6 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de Elopomorpha durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

Nº	LOCALIDADE	IDADE	TAXON	REFERÊNCIA
01	Solnhofen, Alemanha	Kimmeridgiano-Tithoniano	<i>Anaethalion angustus</i> , <i>A. knorri</i> , <i>A. angustissimus</i> , <i>A. subovotus</i> , <i>A. zapporium</i> , <i>Elopsomolos frickhinger</i>	Nybelin (1967), Forey (1973), Arratia (1987), Arratia (2000)
02	Cerin, França	Kimmeridgiano-Tithoniano	<i>Anaethalion affinis</i> , <i>A. cirinensis</i> , <i>Naiathaelon okkidion</i>	Gaudant (1968), Poyato-Ariza e Wenz (1993)
03	Las Hoyas, Espanha	Hauteriviano-Barremiano	<i>Ichthyemidion vidali</i>	Poyato-Ariza (1995)
04	Bernissart, Belgica	Hauteriviano-Barremiano	<i>Arratiaelops venctensis</i>	Taverne (1999)
05	Massif des Bauges, França	Hauteriviano	<i>Baugeichthys caeruleus</i>	Fillel (2000)
06	Wealden, Sussex, Inglaterra	Albiano-Cenomaniano	<i>Arratiaelops venctensis</i> , <i>Osmeroides lewesiensis</i> , <i>O. levis</i> , <i>O. latifrons</i>	Forey (1973), Taverne (1999)
07	Vallentigny, França	Albiano	<i>Elopoides tomassoni</i>	Wenz (1965)
08	Bc Araripe, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Paraelops cearensis</i> , <i>Brannerion latum</i> , <i>Bullichthys santanensis</i>	Maisey e Blum (1991), Mayrinck et al. (2010), Forey e Maisey (2010)
09	Fm Tlayúa, Mexico	Albiano	nov gen et nov sp	
10	Fm Allaru e Normanton, Austrália	Albiano	<i>Flindersichthys denmeadi</i> , <i>Marathonichthys coyleorum</i>	Bartholomai (2010), Bartholomai (2013)
11	Jebel Tselfat <sup>1</sup> e Goulmina <sup>2</sup> , Marrocos	Cenomaniano	<i>Davichthys lacostei</i> (1), <i>Osmeroides rheris</i> (2)	Forey (1973), Cavin (1997)
12	Hakel <sup>1</sup> , Hajula <sup>2</sup> , Namoura <sup>3</sup> e Sahel Alma <sup>4</sup> , Libano	Cenomaniano-Turoniano	<i>Davichthys gardneri</i> , <i>Lebonichthys lewisi</i> (1), <i>D. dubius</i> , <i>L. gracilis</i> (4), <i>Ctenodentelops striatus</i> (3), <i>Sedenhorstia libanica</i> ,	Goody (1969), Forey (1973), Forey et al. (2003)

			<i>S. dayi</i> e <i>S. orientalis</i> , <i>Hajulia multicens</i> (2).	
13	Gp Eagle Ford, Texas, EUA	Cenomaniano-Turoniano	<i>Deltaichthys albuloides</i>	Fielitz e Bardack (1992)
14	Sendenhorst, Alemanha	Campaniano	<i>Sedenhorstia granulata</i>	Forey (1973)

### Bibliografias utilizadas

- ARRATIA, G. *Anaethalion* and similar teleosts (Actinopterygii, Pisces) from the Late Jurassic (Tithonian) of southern Germany and their relationships. *Palaeontographica Abteilung A*, Stuttgart, 200(1), 1-44, 1987.
- ARRATIA, G. Remarkable teleostean fishes from the Late Jurassic of southern Germany and their phylogenetic relationships. *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl.*, Geowiss Reihe, 3, 137-179, 2000.
- BARTHOLOMAI, A. Revision of *Flidersichtys denmeadi* Longman, 1932, a marine teleost from the Lower Cretaceous of the Great Artesian Basin, Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, Nature, 55(1), 43-68, 2010.
- BARTHOLOMAI, A. New teleosts (Elopomorpha: Albuliformes) from the Lower Cretaceous (Late Albian) of the Eromanga Basin, Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum*, Nature, 58, 73-94, 2013.
- CAVIN, L. Nouveaux teleostei du gisement du Turnonien inférieur de Goulmima (Marcoc). *C.R. Acad. Sci. Paris*, Sciences de la terre et des planètes, 325, 719-724, 1997.
- FIELITZ, C.; BARDACK, D. *Deltaichthys albuloides* a new and unusually preserved albulid (Teleostei) probably from the Cretaceous of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12(2), 133-141, 1992.
- FILLEUL, A. *Baugeichthys caeruleus*, gen. et. sp., a new albuliform fish from the Hauterivian of the Massif des Bauges (France). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(4), 637-644, 2000.
- FOREY, P.L. A revision of the elopiform fishes, fossil and recent. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology Supplement, 10, 1-222, 1973.
- FOREY, P.L.; LITTLEWOOD, T.J.; RITCHIE, P.; MEYER, A. Interrelationships of elopomorph fishes. In: STIASSNY, M.L.J.; PARENTI, L.R.; JOHNSON, G.D. (Eds). *Interrelationships of fishes*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 351-368.
- FOREY, P.; YI, L.; PATTERSON, C.; DAVIES, C.E. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1(4), 227-330, 2003.
- GAUDANT, J. Contribution à une revision des *Anaethalion* de Cerin (Ain). *Bull. Bur. Rech. Géol. Minér*, Paris, (2), 4, 1, 95-115, 1968.

GOODY, P.C. *Sedenhorstia dayi* (Hay), a new elopoid from the Cenomanian of Hajula in the Lebanon. *American Museum Novitates*, 2358, 1-23, 1969.

MAISEY, J.G.; BLUM, S. *Paraelops* Silva Santos, 1971. In: MAISEY, J.G. (Ed.), *Santana fossils: an illustrated atlas*. Neptune City: TFH Publications, 1991. p. 238-247.

MAYRINCK, D.; BRITO, P.M.; OTERO, O. A new albuliform (Teleostei: Elopomorpha) from the Lower Cretaceous Santana Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 31, 227-236, 2010.

NYBELIN, O. Versuch einer taxonomischen revision der Anaethalion-Arten dès Weissjura Deutschlands. *Acta Reg. Soc. Sci. litt. Gothoburg, Zool.*, 2, 1-53, 1967.

POYATO-ARIZA, F.J. *Ichthyemidion*, a new genus for the elopiform fish "*Anaethalion*" *vidali*, from the Early Cretaceous of Spain: phylogenetic comments. *C. R. Sci. Paris*, 320(sér. IIa), 133-139, 1995.

POYATO-ARIZA, F.J.; WENZ, S. *Naiathaelon okkidion* nov. gen. nov. sp., (Teleostei, Elopomorpha) from the Early Tithonian of Cajuers (Var, France). *Geobios*, 16, 157-166, 1993.

TAVERNE, L. Ostéologie et position systématique d'*Arratiaelops vectensis* gen. nov., téléostéen élopiforme Du Wealdien (Crétacé inférieur) d'Angleterre et de Belgique. *Bulletin de L'Institut Royal dès sciences naturelles Belgique, Sciences de la Terre*, 69, 77-96, 1999.

WENZ, S. Les poissons Albiens de Vallentigny (Aube). *Annls Paléont.*, Paris, 51, 1-24, 1965.

Table 7 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de Crossognathiformes durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

Nº	LOCALIDADE	IDADE	TÁXON	REFERÊNCIA
01	Quebrata del Profeta, Chile	Oxfordiano	<i>Chongichthys dentatus</i>	Arratia (1982)
02	Solnhofen, Alemanha	Oxfordiano	<i>Bavarichthys incognitus</i>	Arratia e Tischlinger (2010)
03	Helgolândia, Alemanha	Kimmeridgiano-Tithoniano	<i>Crossognathus sabaudianus</i>	Taverne (1989)
04	Bc Araripe, Brasil	Aptiano	<i>Notelops brama</i> , <i>Rhacolepis buccalis</i>	Forey (1977)
05	Fm Tlayúa, Mexico	Aptiano-Albiano	<i>Michin csernai</i> , nov. gen. et sp;	Alvarado-Ortega et al. (2008)
06	Girgiu, Romênia	Albiano	<i>Crossognathus sabaudianus</i>	Cavin e Gricorescu (2005)
07	Bc Eromanga, Austrália	Albiano	<i>Pachyrhizodus marathonensis</i>	Bartholomai (2012)
08	Vallentigny, França	Albiano	<i>Crossognathus sabaudianus</i>	Taverne (1989)
09	Gault Clay (Kent) <sup>1</sup> , Chalk Inferior (Sussex) <sup>2</sup> Inglaterra	Albiano	<i>Pachyrhizodus salmoneus</i> , <i>Elopopsis crassus</i> , <i>Apsopelix anglicus</i> (1), <i>P. megalops</i> , <i>P. magnus</i> , <i>P. subulidens</i> , <i>P. basalis</i> , <i>P. dibleyi</i> (2)	Forey (1977)
10	Caranguejeira, Portugal	Albiano-Cenomaniano	<i>Salminops ibericus</i>	Mayrinck et al. (2015)
11	Komen, Eslováquia	Cenomaniano	<i>Elopopsis fenzli</i> , <i>E. heckeli</i>	Forey (1977)
12	Jebel Tselfat <sup>1</sup> , Goulmina <sup>2</sup> , Marrocos	Cenomaniano	<i>Elopopsis microdon</i> (1), <i>Tingitanichthys heterodon</i> (1), <i>Goulmimichthys arambourgi</i> (2)	Forey (1977), Taverne (1996), Cavin (2001)
13	Texas, EUA	Cenomaniano-Turoniano	<i>Apsopelix anglicus</i>	Teller-Marshall e Bardack (1978)
14	Vallecillo, Mexico	Cenomaniano-Campaniano	<i>P. caninus</i> , <i>G. roberti</i>	Blanco e Cavin (2003), Giersch et al (2010)
15	Lac des Bois, Canadá	Turoniano	<i>Aquilopiscis wilsoni</i>	Cumbaa e Murray (2008)
16	Bc Magdalena, Colômbia	Turnoniano	<i>Goulmimichthys gasparinii</i> , <i>P. etayoi</i>	Paramo-Fonseca (2001)
17	Fm Saku, Japão	Turoniano	<i>Apsopelix miyazakii</i>	Yabumoto et al. (2014)



**Bibliografías utilizadas:**

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

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

ARRATIA, G.; TISCHLINGER, H. The first record of Late Jurassic crossognathiform fishes from Europe and their phylogenetic importance for teleostean phylogeny. *Fossil Record*, 13(2), 317-341, 2010.

BARTHOLOMAI, A. The pachyrhizodontid teleosts from the marine Lower Cretaceous (latest mid to late-albian) sediments of the Eromanga Basin, Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum, Nature*, 56(1), 119-147, 2012.

BLANCO, A.; CAVIN, L. New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico). *Comptes Rendus Palevol*, 2, 299-306, 2003.

CAVIN, L. Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulimimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 94, 509-535, 2001.

CAVIN, L.; GRICORESCU, D. A new *Crossognathus* (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous of Romania with comments on Crossognathidae relationships. *Geodiversitas*, 27(1), 5-16, 2005.

CUMBAA, S.L.; MURRAY, A.M. New Late Cretaceous pachyrhizodontid and enchodontoid fishes and associated ichthyofaunal from the Northwest Territories, Canada. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P., WILSON, M.V.H. (Eds.). *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. p. 229-256.

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

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

MAYRINCK, D, BRITO, PM, OTERO, O. Anatomical review of *Salminops ibericus*, a Teleostei incertae sedis from the Cenomanian of Portugal, aciently assigned to Characiformes and possibly related to crossognathiform fishes. *Cretaceous Research*, 56, 66-75, 2015.

PARAMO-FONSECA, M.E. Los peces de la familia Pachyrhizodontidae (Teleostei) del Turoniano del Valle Superior del Magdalena, Colombia, dos nuevas especies. *Boletín Geológico - Ingeominas*, 39, 48-84, 2001.

TAVERNE, L. *Crossognathus* Pictet, 1858 du cretace inferieur de L'Europe et systematique, paleozoogeographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord.(teleosteens) du Cretace et du Tertiaire. *Palaeontographica A*, 207, 79-105, 1989.

TAVERNE, L. Révision de *Tingitanichthys heterodon* (Arambourg, 1854) nov. gen. (Teleostei, Pachyrhizodontoidei) du Crétacé supérieur marin du Maroc. *Biol. Jb. Dodonaea*, 63, 133-151, 1996.

TELLER-MARSHALL, S.; BARDACK, D. The morphology and relationships of the Cretaceous teleost *Apsopelix*. *Fieldiana Geology*, 41, 1-35, 1978.

YABUMOTO, Y.; HIKIDA, Y.; NISHIDO, T. *Apsopelix miyazakii*, a new species of crossognathid fish (Teleostei) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, 16(1), 37-46, 2012.

Tabela 8 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de Ellimmichthyiformes durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

Nº	LOCALIDADE	IDADE	TÁXON	REFERÊNCIA
01	Gp Ilhas, Brasil	Valanginiano-Hauteriviano	<i>Scutatupinosus itapaginensis</i>	Silva Santos e Correa (1985)
02	Fm Villaro, Espanha	Valanginiano-Barremiano	<i>Ezcutuberezi carmeni</i>	Poyato-Ariza et al. (2000)
03	Fm Marfim, Brasil	Hauteriviano-Barremiano	<i>Ellimmichthys longicostatus</i>	Chang e Maisey (2003)
04	Fm Chawan, Zhejiang e Fujian, China	?Aptiano	<i>Paraclupea chetungensis</i>	Chang e Grande (1997)
05	Fm Cabo, Brasil	Aptiano	<i>Ellimma cruzi</i>	Silva Santos (1990)
06	Fm Maceió, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Ellimmichthys maceiosensis</i>	Malabarba et al. (2004)
07	Fm Muribeca, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Ellimma. branneri</i>	Chang e Maisey (2003)
08	Fm Sierra Madre, Mexico	Cenomaniano	<i>Paraclupea</i> sp. nov. <i>Triplomystus applegatei</i>	Ovalles-Damían (2004), Alvarado-Ortega e Ovalles-Damían (2008)
09	Fm Duvengan, Canadá	Cenomaniano	<i>Tychoeroichthys dunveganensis</i>	Hay et al. (2007)
10	Ein Yabrub, Palestina	Cenomaniano	<i>Rhombichthys intocabilis</i>	Khalloufi et al. (2010)
11	El Hamma, Arad e Matmata, Gaès, Tunisia	?Cenomaniano	' <i>Diplomystus</i> ' <i>solignaci</i>	Zaragüeta-Bagils, (2002)
12	Kent, Inglaterra	Cenomaniano	<i>Diplomystus</i>	Zaragüeta-Bagils (2004)
13	Kwango, Zaire	Cenomaniano	<i>Kwangoclupea dartevellei</i>	Taverne (1997)
14	Sahel Alma, Líbano	?Cenomaniano	<i>Diplomystus dubertreti</i>	Grande, (1982, 1985)
15	Namoura, Líbano	Cenomaniano	<i>Armigatus brevissimus</i> , <i>A. namourensis</i> , <i>A. alticorpus</i> , <i>Sorbinichthys elusivo</i> , <i>Triplomystus noorae</i> , <i>Tr. oligocostatus</i>	Bannikov e Bacchia (2000), Forey (2003)
16	Fm Akrabou, Marrocos	Cenomaniano-Turoniano	<i>Sorbinichthys africanus</i> , <i>Thorectichthys macrocensis</i> , <i>Th. rhadinus</i>	Murray e Wilson (2011), Murray e Wilson (2013)

## Referências utilizadas

- ALVARADO-ORTEGA, J.; OVALLES-DAMIÁN, E. *Triplomystus applegatei* sp. nov. (Teleostei, Ellimmichthyiformes), a rare “triple armored herring” from El Espinal Quarry (Early Cretaceous), Chiapas, southeastern Mexico. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 28, n. 1, p. 53-60, 2008.
- BANNIKOV, A. F.; BACCHIA, F. A remarkable clupeomorph fish (Pisces, Teleostei) from a new Upper Cretaceous marine locality in Lebanon. *Leth.*, n. 80, p. 3-111, 2000.
- CHANG, M-M.; GRANDE, L. Redescription of *Paracluepa chetungensis*, an Early Cretaceous Clupeomorph from the Lower Cretaceous of southeastern China. *Fieldiana (Geol.)*, *N. Ser.*, n. 37, p. 1-19, 1997.
- CHANG, M-M.; MAISEY, J. Redescription of *Ellimma branneri* and *Diplomystus shengliensis*, and relationships of some basal clupeomorphs. *Ame. n Mus. Nov.*, n. 3404, p. 1-35, 2003.
- FOREY, P. A three-dimensional skull of a primitive clupeomorph from the Cenomanian English Chalk, and implications for the evolution of the clupeomorph acusticolateralis system. In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. Ed. *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004, p. 405-427.
- GRANDE, L. A revision of the fossil genus *Diplomystus*, with comments on the interrelationships of clupeomorph fishes. *Ame. Mus. Nov.*, n. 2728, p. 1-34, 1982.
- GRANDE, L. Recent and fossil clupeomorph fishes, with materials for the revision of the subgroups of clupeoids. *Bull. Amer. Mus. Hist.* n. 181, p. 231-372, 1985.
- HAY, M.J.; CUMBAA, S.L.; MURRAY, A.M.; PLINT, A. G. A new paraclupeid fish (Clupeomorpha, Ellimmichthyiformes) from a muddy marine pro delta environment: middle Cenomanian Dunvegan Formation, Alberta, *Canadá*. *Can. J. Earth. Sci.*, n. 44, p. 775-790, 2007.
- KHALLOUFI, B.; ZARAGÜETA-BAGILS, R.; LELIÈVRE, H. *Rhombichthys intocabilis*, gen. et sp. nov. (Ellimmichthyiformes, Clupeomorpha, Teleostei), from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Ein Yabrub, Middle East: Anatomical Description and Phylogenetic Implications. *Jour. of Vert. Paleo.*, v. 30, n.1, p. 57-67, 2010.
- MALABARBA, M. C.; DO CARMO, D. A.; GÓMEZ-PÉREZ, I.; QUEIROZ-NETO, J. V. A new clupeomorph fish from the Cretaceous Maceió Formation, Alagoas Basin, NE Brazil. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, v. 233, n. 2, p. 255-274, 2004.

MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H. A new species of *Sorbinichthys* (Teleostei: Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous of Morocco. *Can. J. Earth Sci.*, n. 48, p. 1-9, 2011.

MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H. Two new paraclupeid fishes (Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Upper Cretaceous of Morocco. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M.V. H. Ed. *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013, p. 267-290.

OVALLES-DAMÍAN, E. Determinación taxonômica de um paracluido (Teleostei: Clupeomorpha) fósil de la Cantera El Espinal, Ocozocuatla de Espinosa, Chiapas. *Bachelor's Thesis, Escuela de Biología*, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, México, p. 73, 2004.

POYATO-ARIZA, F. J.; LÓPEZ-HORGUE, M. A.; GARCIA-GARMILLA, F. A new early Cretaceous clupeomorph fish from the Arratia Valley, Basque County, Spain. *Creta. Resea.*, n. 21, p. 573-585, 2000.

SILVA SANTOS, R. Clupeiformes e Gonorhynchiformes do Cretáceo Inferior (Aptiano) da Formação Cabo, NE do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 1990, v. 62, n. 3, p. 261-268.

SILVA SANTOS, R.; CORREA, V. L. S. Contribuição ao Conhecimento da Paleoictiofaúnula do Cretáceo no Brasil. In: BRITO, I. M.; VIANA, C. F. Ed. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos Série Geologia*, Rio de Janeiro: Ministério das Minas e Energia – Departamento Nacional de Produção Mineral, 1985, v. 27, n. 2, p. 9-174.

TAVERNE, L. Les clupéomorphes (Pisces, Teleostei) du Cénomanién (Crétacé) de Kipala (Kwango, Zaire): Ostéologie et phylogénie. *Belg. J. Zool.*, n. 127, p. 75-97, 1997.

ZARAGÜETA-BAGILS, R. Test morphologique et moleculaire dès hypothèses de phylogénie des Clupeomorpha (Teleostei). 2002. Unpublished PhD Thesis, *Mus. Nat. d'Hist.Nat., Dépar. Hist. de kA Terr.* Paris, France, p. 508, 2002.

ZARAGÜETA-BAGILS, R. Basal Clupeomorphs and Ellimmichthyi form Phylogeny. In: ARRATIA, G., TINTORI, A. Ed. *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004, p. 391-404.

Tabela 9 - Distribuição geográfica/estratigráfica e geocronológica de Gonorynchiformes durante o Mesozóico. Abreviações: Fm, Formação; Gp, Grupo; Bc, Bacia.

Nº	LOCALIDADE	IDADE	TÁXON	REFERÊNCIA
01	Montsec, Espanha	Berriasiano-Valenginiano	<i>Rubiesichthys gregalis</i>	Wenz (1984)
02	Sussex, England	Berriasiano-Hauteriviano	<i>Aethalionopsis robustus</i>	Taverne (1981)
03	Las Hoyas, Espanha	Hauteriviano-Barremiano	<i>Rubiesichthys gregalis</i> , <i>Gordichthys conquenses</i>	Poyato-Ariza (1996)
04	Bernissart, Belgica	Hauteriviano-Barremiano	<i>Aethalionopsis robustus</i>	Gaudant (1968)
05	Serie Rio Muri, Gabão	Barremiano	<i>Parachanos aethipicus</i>	Taverne (1974)
06	Fm Areado, Brasil	Barremiano-Aptiano	<i>Dastilbe crandalli</i>	Ribeiro et al. (2005)
07	Castellamare, Itália	Aptiano	<i>Aethalionopsis robustus</i>	Taverne (1981)
08	Fm Codó, Brasil	Aptiano	<i>Dastilbe crandalli</i>	Duarte e Silva Santos (1993)
09	Fm Marizal, Brasil	Aptiano	<i>Nanaichthys longipinnus</i> , <i>Dastilbe crandalli</i>	Brito e Amara (2008), Amaral e Brito (2012)
10	Fm Ilhas, Brasil	Aptiano	<i>Tharrhias araripisis</i>	Wenz e Brito (1990)
11	Bc. Ararape, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Dastilbe crandalli</i> , <i>Tharrhias araripisis</i>	Wenz e Brito (1990)
12	Fm Cabo, Brasil	Aptiano-Albiano	<i>Dastilbe crandalli</i>	Brito e Amaral (2008)
13	Rio Benito, Guinéa Equatorial	Aptiano-Albiano	<i>P. aethipicus</i>	Taverne (1974)
14	Kipala Series, Congo	Albiano-Cenomaniano	<i>Charitosomus hermani</i>	Taverne (1976)
15	Fm Sierra Madre, Mexico	Cenomaniano	<i>Sapperichthys</i> <i>chiapanensis</i>	Amaral et al. (2013)
16	Kem Kem, Marrocos	Cenomaniano	<i>P. aethipicus</i>	Taverne (1974)
17	Hakel, Lebanon	Cenomaniano	<i>Charitosomus lineolatus</i> , <i>Hakeliosomus hakelensis</i> , <i>Charitopsis spinosus</i>	Gayet (1993)
18	Ramallah, Palestina	Cenomaniano	<i>Judeichthys haasi</i> , <i>Ramallichthys orientalis</i>	Gayet (1982)
19	Sahel Alma, Líbano	Santoniano	<i>Charitosomus major</i>	Grande (1996)
20	Montana, EUA	Campaniano	<i>Notogoneus montanensis</i>	Grande e Grande (1999)
21	Baumberg, Germany	Campaniano-Maastrichtiano	<i>Charitosomus formosus</i>	Grande (1996)

## Referências utilizadas

- AMARAL, C. R. L.; ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M. *Sapperichthys* gen. nov., a new gonorynchid from the Cenomanian of Chiapas, Mexico. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M. V. H. Ed. *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2013, p. 305-326.
- AMARAL, C. R. L.; BRITO, P. M. A new Chanidae (Ostariophysii: Gonorynchiformes) from the Cretaceous of Brazil with Affinities to Laurasian Gonorynchiforms from Spain. *Plos one*, Doi:10.1371/journal.pone.0037247, v. 7, n. 5, e37247. 2012.
- BRITO, P. M.; AMARAL, C. R. L. An overview of the specific problems of *Dastilbe* Jordan, 1910 (Gonorynchiformes: Chanidae) from the Lower Cretaceous of western Gondwana. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M. V. H. Ed. *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2008, p. 279-294.
- DUARTE, L.; SILVA SANTOS, R. Plant and fish megafossils of the Codó formation, Parnaíba Basin, NE Brazil. *Creta. Resea.*, n. 14, p. 735-747, 1993.
- GAUDANT, J. Contribution à une revision des Anaethalion de Cérin (Ain). *Bull. B. R. G. M.*, v. 4, n. 2, p. 95-107, 1968.
- GAYET, M. Note préliminaire sur le materiel paléoichthyologique éocétacique du Rio Benito (sud de Bata, Guinée Equatoriale). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, v. 11, n. 1, p. 21-31, 1989.
- GAYET, M. Gonorhynchoidei du Crétacé supérieur marin du Liban et relations phylogénétiques des Charitosomidae nov. fam. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, n. 126, p. 1-131, 1993a.
- GAYET, M. Nouveau genre de Gonorynchidae du Cénomanién inférieur Marin de Hakel (Liban). Implications phylogénétiques. *C. R. Acad. Sci. Paris, ser. II* 432, p. 57-163, 1993b.
- GRANDE, T. The interrelationships of fossil and recent gonorynchid fishes with comments on two Cretaceous taxa from Israel. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G. Ed. *Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996, p. 299-218.
- GRANDE, L.; GRANDE, T. A new species of *Notogoneus* (Teleostei: Gonorynchidae) from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana, and the poor Cretaceous record of freshwater fishes from North America. *Jour. of Vert. Paleo.*, n. 19, p. 612-622, 1999.
- POYATO-ARIZA, F. J. A revision of *Rubiesichthys gregalis* Wenz, 1994 (Ostariophysii: Gonorynchiformes), from the Early Cretaceous of Spain In: ARRATIA, G., VIOHL, G. Ed. *Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996, p. 319-328.

RIBEIRO, A. C., BOCKMANN, F. A.; CARVALHO, M. R. Revision of *Dastilbe moraesii* Silva Santos 1955 (Ostariophysi: Chanidae), a valid species from the Areado Formation, Early Cretaceous of Brazil. In: POYATO-ARIZA, F.J. Ed. *Fourth International Meeting on Mesozoic Fishes. Systematics, Homology, and Nomenclature*, Extended Abst., 2005, p. 221-226.

TAVERNE, L. Parachanos Arambourg et Schneegans (Pisces Gonorynchiformes) du Crétacé inférieur du Gabon et de Guinée Equatoriale et Porigine dès Téléostéens Ostariophysi. *Ver. Zool. Afr.*, v. 88, n. 3, p. 683-688, 1974.

TAVERNE, L. Les téléostéens fossiles du Crétacé moyen de Kipala (Kwango, Zaïre). *Ann. Mus. Roy. Afrique Centrale, Tervuren, Sci. Géol.*, sér. 8, n. 79, p. 1-50, 1976.

TAVERNE, L. Osteologie et position systématique d' *Aethalionopsis robustus* (Pisces, teleostei) du Crétacé inférieur de Bernissart (Belgique) et considerations sur les affinités des Gonorynchiformes. *Bull. Acad. R. Belg. Clas. Sci.*, sér. 5, v. 67, n. 12, p. 958-982, 1981.

WENZ, S. *Rubiesichthys gregalis* n. g., n. sp., pisces Gonorynchiformes, du Crétacé inférieur du Montsech (providence de Lérida, Espagne). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, Paris, 4e., sér. 6, sec. C, n. 3, p. 275-285, 1984.

WENZ, S., BRITO, P. M. L'Ichthyofaune des nodules fossilifères de la Chapada do Araripe. In: I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias interiores do Nordeste, 1990. Campos, D.A., Beurlen, C., Brito, P.M., Viana, M.S. (Eds), Crato, Ceará (DNPM), p. 337-349, 1990.



**APENDICE D -**

Tabela - Distribuição dos peixes fósseis em unidades sedimentares do Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano) do Brasil, Colômbia e Venezuela (continua)

	SAN	CRA	MAR <sup>1</sup>	COD	RIA	MUR	MAR <sup>2</sup>	ARE	CAB	MAG	APO	TLA
<b>Obaychthyidae</b>												
<i>Obaychthys decoratus</i>		Rosa		Rosa	Rosa							
<i>Dentilepisosteus laevis</i>				Rosa	Rosa							
<b>Semionotidae</b>												
<i>Araripelepidotes temnurus</i>				Rosa	Rosa							
<i>Lepidotes wenzae</i>			Rosa				Rosa					
<i>L. roxoi</i>	Rosa		Rosa				Rosa					
<i>L. bahiaensis</i>	Rosa		Rosa				Rosa					
<b>Callipurbeckiidae</b>												
<i>Tlayuamichin itzli</i>												Rosa
<b>Macrosemiidae</b>												
<i>Macrosemiocotzus americanos</i>												
<i>Notogogus novomundi</i>												
<b>Calamopleurini</b>												
<i>Calamopleurus cylindricus</i>		Rosa		Rosa			Rosa					
<i>C. mawsoni</i>		Rosa		Rosa			Rosa					

Legenda: Bacias sedimentares utilizadas na comparação: Brasil (SAN- Fm Santana, CRA - Fm Crato, MAR<sup>1</sup> – Fm Marizal, COD – Fm Codó, RIA – Fm Riachuelo, MUR – Fm Muribeca, MAR<sup>2</sup> – Fm Marfim, ARE, Fm Areado, CAB – Fm Cabo), Colômbia (MAG - Fm Magdalena), Venezuela (APO – Fm Apon) e México (TLA – Fm Tlayúa). Significado das cores: Roxo, presença do táxon ou espécie; Rosa, espécie não presente, porém gênero sim; Verde, espécie e gênero ausentes, porém grupo pertencente a mesma linha é presente. Os táxons apontados com asterisco (\*) significa identificação apenas a nível de gênero.







