

REPUBLICA DE COLOMBIA
MINISTERIO DE MINAS Y ENERGÍA
INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN E INFORMACIÓN
GEOCIENTÍFICA MINERO- AMBIENTAL Y NUCLEAR

INGEOMINAS

**LOS PECES DE LA FAMILIA PACHYRHIZODONTIDAE
(TELEOSTEI) DEL TURONIANO
DEL VALLE SUPERIOR DEL
MAGDALENA**

MARÍA EURÍDICE PÁRAMO FONSECA

Bogotá, diciembre de 2001

CONTENIDO

RESUMEN	51
ABSTRACT	51
INTRODUCCIÓN	52
SISTEMÁTICA	53
<i>Goulmimichthys gasparinii</i> nov. sp.	53
DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS ESPECÍMENES	54
DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	59
DETERMINACIÓN	66
<i>Pachyrrhizodus etayoi</i> nov. sp.	68
DESCRIPCIÓN	70
DETERMINACIÓN	76
DISCUSIÓN	79
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81

FIGURAS

Figura 1: Localización de los sitios en que fueron hallados los especímenes descritos.....	55
Figura 2: <i>Goulmimichthys gasparinii</i> nov. sp., MP-10 (holotipo). Vista lateral del espécimen	56
Figura 3: <i>Goulmimichthys gasparinii</i> nov. sp., MP-10 (holotipo). Esqueleto caudal. A: con los radiales; B: sin los radiales.	57
Figura 4: <i>Goulmimichthys gasparinii</i> nov. sp., MP-10 (holotipo). Hueso pélvico y aleta izquierdos, vista dorsal.	58
Figura 5: <i>Goulmimichthys gasparinii</i> nov. sp., MP-5 . Vista general del espécimen.	59

- Figura 6: *Goulmimichthys gasparinii* nov. sp., **MP-5**.
Reconstrucción esquemática del paladar, lado izquierdo. Sin escala. 63
- Figura 7: *Goulmimichthys gasparinii* nov. sp., **DON1995-10**.
Vista general del espécimen. 64
- Figura 8: *Goulmimichthys gasparinii* nov. sp., **DON1995-10**.
A: cráneo, vista dorsal. En el esquema se han restaurado algunos huesos y se han suprimido elementos del dermatocráneo del lado derecho. B: escama (lado anterior hacia la izquierda). 65
- Figura 9: *Pachyrhizodus etayoi* nov. sp., **DON1995-9** (holotipo).
Vista general lateral (1) y ventral (2). 69
- Figura 10: *Pachyrhizodus etayoi* nov. sp., **DON1995-9** (holotipo).
Cráneo, vista lateral 71
- Figura 11: *Pachyrhizodus etayoi* nov. sp., **DON1995-9** (holotipo).
A: reconstrucción del techo craneano con el dermoesfenótico, el supratemporal, el opercular y el infraorbital 5 del lado izquierdo;
B: escama (lado anterior hacia la izquierda). 73

LOS PECES DE LA FAMILIA PACHYRHIZODONTIDAE (TELEOSTEI) DEL TURONIANO DEL VALLE SUPERIOR DEL MAGDALENA, COLOMBIA, DOS NUEVAS ESPECIES

RESUMEN

Se estudian cinco especímenes de peces de la familia Pachyrhizodontidae, provenientes de capas del Turoniano del Valle Superior del Magdalena, Colombia. Cuatro de estos especímenes son asignados a una nueva especie del género *Goulimimichthys*: *G. gasparinii* y el quinto es referido a una nueva especie del género *Pachyrhizodus*: *P. etayoi*. Las dos nuevas especies muestran algunas características que difieren de la diagnosis establecida por Forey (1977) para el suborden Pachyrhizodontoidei: en las dos especies colombianas los cinco infraorbitales están libres; en la especie *G. gasparinii* se observa una osificación entre el dermoetmoides y el premaxilar; en *P. etayoi* el único centro vertebral visible no lleva orificio notocordal.

El estudio del nuevo material colombiano amplía la distribución paleogeográfica de la familia Pachyrhizodontidae en el Turoniano, la cual estaba limitada a la región de Europa y Norte de Africa. Además, confirma la presencia de esta familia en capas del Cretácico Superior en Suramérica.

ABSTRACT

Five specimens of Pachyrhizodontidae family of fishes, found in Turonian beds of the Upper Magdalena Valley in Colombia, are studied. Four of these specimens are referred to a new species of the *Goulimimichthys* genus: *G. gasparinii*, and the fifth of them is assigned to a new species of the *Pachyrhizodus* genus: *P. etayoi*. Some characteristics of these new species differ from the suborder Pachyrhizodontoidei diagnosis established by Forey (1977): in both Colombian species the five infraorbitals are independent; in the *G. gasparinii* species an ossification between dermethmoid and premaxilla is present; in *P. etayoi* the only exposed vertebral centrum is not pierced by notochordal canal.

The study of this Colombian material extends the paleogeographical distribution of the family in the Turonian time, which was hitherto restricted to the Europe and North Africa region. Furthermore, it confirms the presence of this family in Upper Cretaceous beds in South America.

INTRODUCCIÓN

Los peces fósiles constituyen un porcentaje importante de los restos de vertebrados marinos cretácicos de Colombia. No obstante, estos fósiles son poco conocidos. La mayoría de ellos se encuentra actualmente en colecciones particulares colombianas y extranjeras y su estudio se limita a unos pocos trabajos. En los estudios realizados se menciona el siguiente material: un Pycnodontiforme del Barremiano-Aptiano de Barrancabermeja, Santander (De Porta, 1970), dos ptychodóntidos del Turoniano del Valle Superior del Magdalena (Reinhart, 1951) y un pachyrhizodóntido y restos de teleósteos indeterminados, encontrados en capas del Cretácico Inferior del Valle del Magdalena (localidad no especificada) (Weeks 1957; Silva Santos & Ramalho de Oliveira, 1994). En un estudio reciente sobre los vertebrados marinos turonianos del Valle Superior del Magdalena (Páramo, 1997a) se mencionan restos de Condrictios, pycnodontiformes, tselfatioi-

deos (ver Páramo, 1997b) y Pachyrhizodóntidos. El estudio de los nuevos especímenes de Pachyrhizodóntidos constituye el objeto de esta publicación.

Los Pachyrhizodóntidos cretácicos están ampliamente representados en el mundo. La mayoría de ellos provienen de capas del Cenomaniano-Turoniano de Inglaterra (Woodward, 1901; 1907; Forey, 1977). Son conocidos también en el Albiano de Brasil (Woodward, 1887; 1907; Jordan, 1921; Forey, 1977; Maisey, 1991a), en el Aptiano de Australia (Bardack, 1962; Bartholomai 1969) y de Alemania (Taverne & Ross, 1973; Taverne, 1991), en el Albiano de Francia (Wenz & Fricot, 1985), en el Cenomaniano-Turoniano de Italia, Slovenia y Marruecos (Arambourg, 1954; Sorbini, 1976; Taverne, 1976; 1993; Cavin, 1995), en el Cretácico Superior de Norteamérica (Applegate, 1970) y en el Maastrichtiano de Nueva Zelanda (Wiffen, 1983).

En Suramérica los Pachyrhizodóntidos estaban representados hasta ahora por el único género *Rhacolepis* Agassiz, 1841 del Albiano de Brasil (Wood-

ward, 1887; 1907; Jordan, 1921; Forey, 1977; Maisey, 1991a) y del Cretácico Inferior de Colombia (Silva Santos & Ramalho de Oliveira, 1994). De este género, conocido solamente en Suramérica, se han establecido dos especies: *R. defio-rei* Erasmo, 1938 y *R. buccalis* Agassiz, 1841. A esta última fue asignado el material colombiano estudiado por Silva Santos & Ramalho de Oliveira. Se debe indicar también la referencia que hacen Moody & Maisey (1994) de un posible *Pachyrhizodus* proveniente de capas de la Formación La Luna (Coniaciano-Santoniano) en Venezuela.

El material que se da a conocer en este trabajo comprende cuatro especímenes conferidos a una nueva especie del género *Goulmimichthys* Cavin, 1995 y un espécimen determinado como una nueva especie del género *Pachyrhizodus* Dixon, 1850.

Todo el material proviene de capas de la Formación Hondita del Grupo Villeta del Valle Superior del Magdalena y ha sido datado como Turoniano por Etayo-Serna (com. pers.)

con base en el estudio de amonitas provenientes de los mismos niveles en que fueron encontrados los especímenes.

Todos los ejemplares se conservan actualmente en la colección paleontológica del Museo Geológico José Royo y Gómez de INGEOMINAS en Bogotá.

SISTEMÁTICA

División TELEOSTEI

incertae sedis

Orden

CROSSOGNATHIFORMES

Taverne, 1989

Suborden

PACHYRHIZODONTOIDEI

Forey, 1977

Familia

PACHYRHIZODONTIDAE

Cope, 1872

Forey (1977) divide el suborden Pachyrhizodontoi-dei en dos familias: Note-lopidae Forey 1977 y Pa-chyrhizodontidae Cope 1872. De los caracteres utilizados por Forey (1977) para dicha subdivisión, los siguientes permiten ubicar los especímenes aquí descritos dentro de la familia Pachyrhizodonti-

dae: la presencia de una concavidad en el techo craneano, la ausencia de comi-sura etmoidea, el frontal recortado sobre la espina autoesfenótica, los parietales separados por el supraoccipital, el dentario con una sola fila de dientes y la ausencia de placa gular.

Género *Goulmímichthys* Cavin, 1995

Definición: El género *Goulmímichthys* fue definido por Cavin (1995), con base en la única especie conocida hasta ahora *G. arambourgi*, por los siguientes caracteres diagnósticos: techo craneano ancho al nivel de los pteróticos; supraoccipital con una fina lámina posterior; epióticos y pteróticos formando puntas dirigidas hacia atrás; rama ascendente del preopercular ancha y truncada; hueso pélvico con una prolongación anterior ósea en forma de vara delgada, con la región isquial muy desarrollada y con una expansión lateral de la región ilíaca; centros de las dos primeras vértebras preurales fusionados; 15 radios en la aleta pectoral y 13 en la pélvica.

En un estudio detallado de la osteología de *G. arambourgi*, en proceso de publicación (Cavin, com. pers.), los caracteres siguientes son adicionales a la diagnosis original: huesos de la región ótica mostrando suturas interdigitadas; exoccipital sin contacto con el paraesfenoides; foramen magnum formado por los exoccipitales únicamente; paraesfenoides ensanchado anteriormente; vómer con una placa en su extremo anterior cubierta de pequeños dientes; 5 infraorbitales libres; ectopterigoides con numerosos pequeños dientes redondeados (Cavin, en prep.).

Distribución estratigráfica:
Turoniano

Distribución geográfica:
Sur del Atlas, Marruecos (Cavin, 1995) y ahora Valle Superior del Magdalena, Colombia.

Especies reconocidas: *G. arambourgi*, especie sobre la cual se definió el género.

Goulmímichthys *gasparinii* nov. sp.

Holotipo: MP-10, esqueleto casi completo. La parte anterodorsal del cráneo se encuentra erodada (figs. 2, 3 y 4)

Diagnosis: *Goulmimichthys* en el cual los infraorbitales posteriores cubren totalmente el extremo dorsal del preopercular; el borde ventral del opercular es muy inclinado; el subopercular es posteriormente alto y se extiende hacia atrás sobrepasando el nivel del borde posterior del opercular; el paraesfenoides se adelgaza regularmente hacia adelante; la placa anterior del vómer se ensancha en la parte media y está cubierta de pequeños dientes solamente en su parte posterior; al menos un postcleitro, cuya forma presenta una larga proyección posteroventral, está presente; el hueso pélvico muestra la región púbica anteriormente truncada y un proceso anterior en la región ilíaca; las aletas pectorales presentan entre 17 y 19 radios; las aletas pélvicas presentan 17 radios; los centros preurales I y II no están fusionados.

Etimología: Nombre dado en honor a la paleontóloga argentina Zulma Gasparini.

Localidad tipo: Río Baché, 14 km al noroeste de Neiva (fig. 1).

Estrato tipo: Formación Hondita (calizas de La Frontera del Grupo Villeta en la nomenclatura estratigráfica de Etayo-Serna, 1994), edad Turoniano (Etayo-Serna, com. pers.).

Colectores: INGEOMINAS (M. E. Páramo y G. Vargas) (1995).

Otros especímenes:

MP-5 (figs.5 y 6): cráneo completo y parte anterior del cuerpo con las dos aletas pectorales y la parte anterior de la aleta dorsal. Proviene de la quebrada Itaibe, 78 km al suroeste de Neiva (fig.1). Colectado por INGEOMINAS (M. E. Páramo y G. Vargas) en 1995.

DON1995-10 (figs. 7 y 8): cráneo cuyo extremo anterior se encuentra erodado y parte anterior del cuerpo con las dos aletas pectorales. Su procedencia geográfica es imprecisa. Colectado por el geólogo F. Colmenares en la vía que une las poblaciones de Yaguará e Íquira (fig. 1).

DON1995-13: fragmentos de la parte posterior del cráneo y de la región

pectoral. Proviene de la quebrada Chichayaco, 35 km al suroeste de Neiva (fig. 1). Colectado por los geólogos M. Moreno y J. C. Robles.

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS ESPECÍMENES

Los cuatro especímenes muestran una excelente preservación tridimensional. El único que no se presenta en conexión anatómica es el espécimen DON1995-13, cuyos huesos se encuentran ligeramente desplazados de su posición original.

El holotipo se encontró reposando sobre su lado izquierdo, la parte anterodorsal del cráneo está erodada. Los huesos del esqueleto axial están ligeramente desplazados de su posición original y las aletas están conservadas en conexión anatómica. Las aletas pares del lado derecho se han conservado extendidas, pero con sus extremos distales rotos y desplazados hacia el fondo del depósito. Del lado izquierdo la aleta pectoral está recogida mientras la pélvica está extendida.

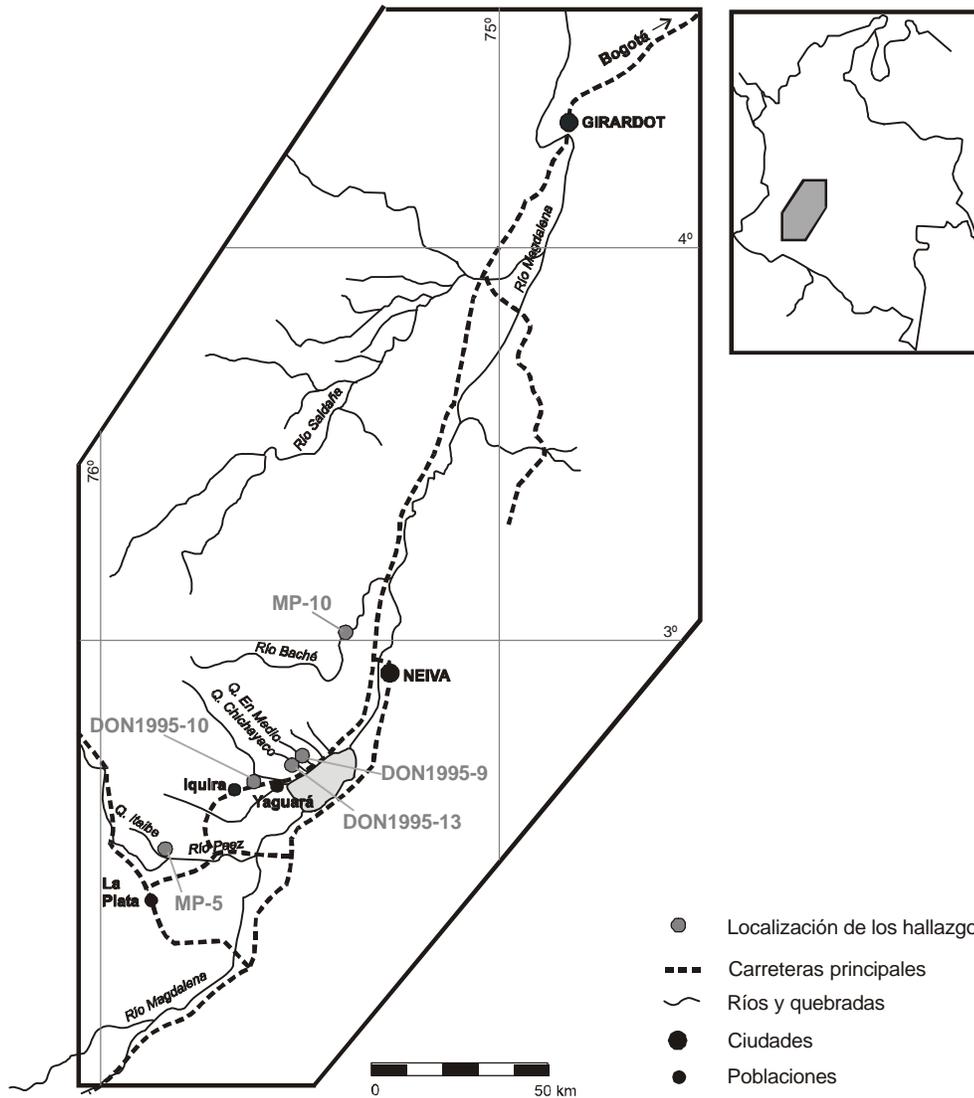


Figura 1: localización de los sitios en que fueron hallados los especímenes descritos.

Una parte del tubo digestivo se ha conservado y algunos fragmentos de columnas vertebrales de peces pequeños, no determinables, están presentes

en la cavidad abdominal. En el espécimen DON1995-10, cuya extremidad anterior se ha perdido por erosión reciente, la aleta izquierda

está recogida mientras la derecha se encuentra extendida. El abdomen de este espécimen se encuentra roto y hundido del lado derecho.

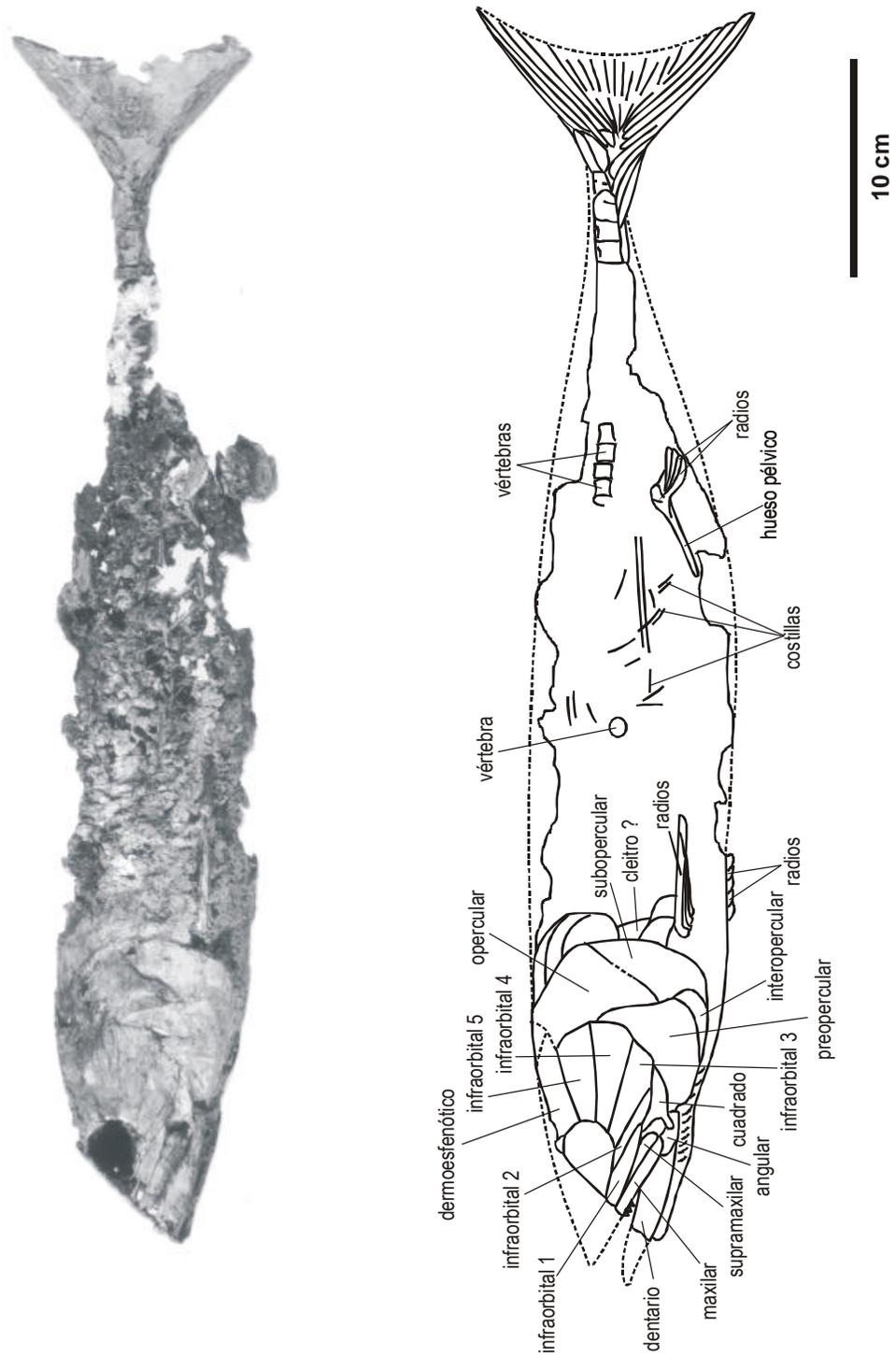


Figura 2: *Goulmimichthys gasparinii* nov. sp., MP-10 (holotipo). Vista lateral del espécimen.

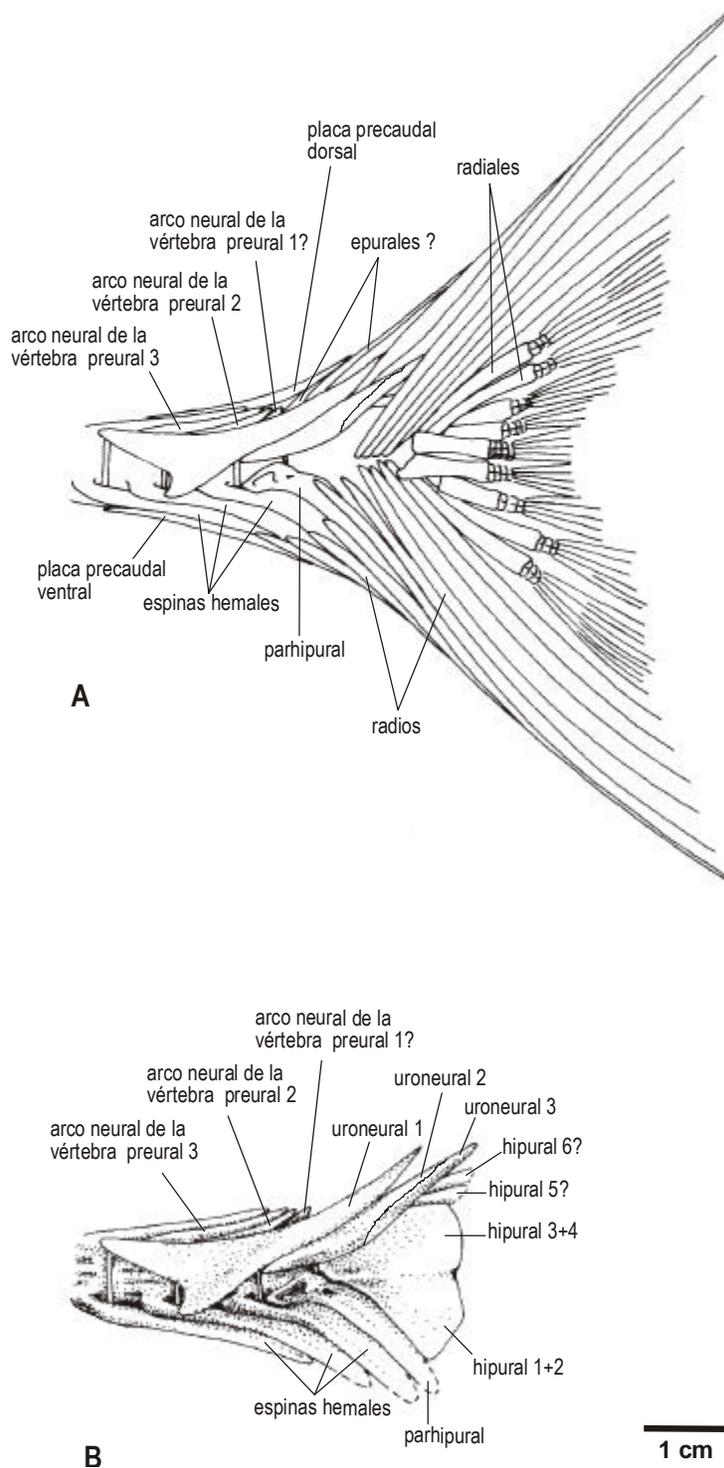
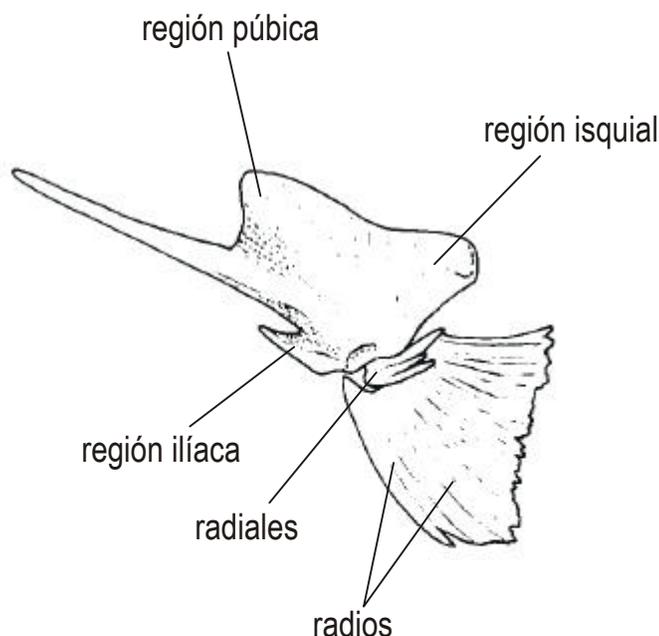


Figura 3: *Goulmimichthys gasparinii nov. sp.*, MP-10 (holotipo). Esqueleto caudal. A: con los radiales; B: sin los radiales.



1 cm

Figura 4: *Goulmimichthys gasparinii* nov. sp., MP-10 (holotipo). Hueso pélvico y aleta izquierdos, vista dorsal.

El espécimen DON1995-13 consta de algunos huesos de la parte posterior de la cabeza y de la región pectoral del cuerpo con la parte proximal de las dos aletas. Estos huesos se encuentran ligeramente desplazados de su posición original. Fragmentos de la co-

bertura escamosa están incrustados en la parte posterior medial de la cabeza.

El tamaño de estos tres especímenes es similar. Su longitud total estimada es de aproximadamente 50 cm de los cuales 14 o 15 corresponden a la cabeza

con la serie opercular incluida. En estos tres especímenes el color de los huesos es de amarillo a rosado.

El espécimen MP-5 es más pequeño y de color negro. El largo de la cabeza con la serie opercular incluida es de 7,5 cm. Este espécimen muestra algunas características que sugieren que se trata de un individuo juvenil (ver determinación). Fue encontrado dentro de una concreción y muestra una excelente conservación. La boca se ha conservado abierta lo cual permite observar algunos huesos del paladar y del interior de las mandíbulas. Este es el único espécimen en el que se observaron los huesos de la región occipital gracias a una fractura ocurrida durante su extracción. La aleta pectoral derecha está recogida mientras que la del lado izquierdo está extendida. La cobertura escamosa falta en la región posterior izquierda del cuerpo, detrás de la aleta pectoral. La columna vertebral está desplazada hacia la cobertura escamosa del lado derecho. La disposición del esqueleto axial y de las aletas sugiere que este pez se depositó sobre su lado derecho.

DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

Cráneo

(figs. 7 y 8A)

El techo craneano es alargado y ahusado hacia adelante, más ancho al nivel de los pteróticos que al nivel de los autoesfenóticos. La región postorbital es muy extendida hacia atrás. La articulación de la mandíbula con el cuadrado se ubica al nivel del borde posterior de la órbita; en el espécimen MP-5 esta articulación se encuentra ligeramente más atrás (fig. 5).

El dermoetmoides es ligeramente más ancho que largo y no presenta comisura. De cada lado lleva un proceso ventrolateral dirigido hacia atrás. Por debajo del frontal sus extremos posterolaterales se extienden notablemente hacia atrás.

Los frontales son grandes y presentan su borde lateral recortado al nivel de los autoesfenóticos. Dorsomedialmente muestran una depresión longitudinal que forma una fuerte concavidad ovalada en la región medial del techo craneano. La sutura entre los dos frontales es irregular pero no interdigitada.

La superficie dorsal es lisa anteriormente y finamente estriada en la región posterior. En el espécimen MP-5 dicha superficie muestra en el centro de la concavidad dorsal, en la región correspondiente al centro de osificación de cada frontal, una textura notoriamente porosa que podría corresponder a tejido en proceso de osificación.

Cada autoesfenótico presenta una espina lateral bien desarrollada. El pterótico, que cubre una parte de la "*dilator fossa*", no presenta concavidad en su superficie dorsal y lleva una fuerte espina lateral que se extiende hacia atrás. Los parietales están ampliamente separados por el supraoccipital, son pequeños y de contorno irregular. El supraoccipital presenta una larga espina posterior comprimida lateralmente, la cual, en el espécimen DON1995-10, se encuentra rota. En el espécimen MP-5 se puede apreciar el epiótico con una proyección posterior.

La región postorbital interna está expuesta solamente en el espécimen MP-5, en el cual se presentan fontanelas en la unión de

los huesos de dicha región.

El foramen magnum está formado por los exoccipitales únicamente. El basioccipital se une con estos por detrás del foramen magnum y se extiende por debajo hacia adelante entre los mismos y el paraesfenoides.

En el paladar (fig. 6), los endopterigoides son grandes, alargados y, al igual que los dermopalatinos, exhiben un tapiz de dientes pequeños. De cada lado se aprecia un hueso que bordea longitudinalmente el endopterigoides y que carece de dientes en su superficie anterior. Este hueso probablemente corresponde al autopalatino, aunque, si se compara con la morfología del paladar de *Elops* (Nybelin, 1968; Taverne, 1974), podría también corresponder a una parte del ectopterigoides. El vómer es alargado y presenta en su extremo anterior una pequeña placa ensanchada en la mitad de su longitud que lleva dientes pequeños en su parte posterior. Del paraesfenoides sólo se observa su parte anterior como una angosta lámina acuminada hacia adelante.



Figura 5: Goulmimichthys gasparinii nov. sp., MP-5. Vista general del espécimen.

El cuadrado, del cual sólo la parte inferior lateral es visible, posee un proceso articular muy desarrollado, dirigido anteroventralmente.

Serie circumorbital

(figs. 2, 5 y 7)

La serie circumorbital está compuesta de siete elementos: un supraorbital, un dermoesfenótico y cinco infraorbitales. El supraorbital es grande y se ensancha hacia adelante. Su borde ventral anterior es horizontalmente recto y no se une con el primer infraorbital. Entre estos dos huesos se observa, en el espécimen MP-5, estructuras aparentemente cartilaginosas. Dorsalmente el supraorbital muestra una inflexión hacia el frontal en donde se ubica un canal longitudinal. En el espécimen MP-5 este canal es más notorio y está asociado a vestigios de una sutura anterolateral, lo cual sugiere que el supraorbital es el resultado de la fusión de dos huesos. En este mismo espécimen se observa, entre el supraorbital, el dermoetmoides y el premaxilar, una osificación relativamente grande que po-

dría corresponder a un anteorbital. El dermoesfenótico es grande, delgado y de forma subtriangular. Cubre la "*dilator fossa*" y se extiende ampliamente hacia atrás alcanzando, al parecer, el opercular. El primer infraorbital es alto y largo y forma la parte anterior del borde ventral de la órbita. Posteriormente se extiende ahusándose hasta cerca del borde posterior del supramaxilar. El segundo infraorbital es estrecho y largo y se extiende hacia atrás cubriendo una parte del cuadrado. El infraorbital 3 es grande y de forma subtriangular, forma el borde posteroventral de la órbita y se extiende ampliamente hacia atrás cubriendo una parte del preopercular. Dos ramas del canal sensorial infraorbital divergen hacia atrás sobre este hueso. Los infraorbitales 4 y 5, de forma rectangular alargada, se extienden notoriamente hacia atrás y cubren el extremo dorsal del preopercular y la región anterodorsal del opercular. La superficie de los infraorbitales 3, 4 y 5 presenta estrías divergentes que se tornan muy marcadas hacia el borde posterior de estos

huesos. El canal infraorbital recorre los infraorbitales cerca del borde de la órbita.

En la órbita derecha del espécimen MP-5 se encuentran restos óseos muy finos que probablemente corresponden a los restos de un anillo esclerótico.

Serie opercular

(figs. 2, 5 y 7)

El preopercular es grande. Su rama ventral se ensancha hacia atrás y lleva numerosos ramales del canal sensorial preopercular. La rama ascendente muestra el borde posterior oblicuo y casi rectilíneo; su extremo dorsal se encuentra cubierto por los infraorbitales posteriores, lo cual impide observar si esta rama es truncada dorsalmente. El extremo anterior ventral del preopercular se extiende hacia adelante bordeando el cuadrado y se une con el proceso retroarticular de la mandíbula. En el holotipo se observa en dicho extremo un pequeño proceso anterior.

El opercular es grande y de borde posterodorsal semicircular. Su borde ventral es muy inclinado dejando ampliamente expuesto el subopercular en

vista lateral. La superficie externa del opercular tiene finas estrías radiadas y onduladas. El subopercular es alto, se extiende notablemente hacia atrás sobrepasando ligeramente el borde posterior del opercular. El interopercular es grande, más largo que alto y de borde posterior semicircular.

Mandíbulas

(figs. 5, 6 y 7)

Cada rama mandibular superior está compuesta por un premaxilar, un maxilar y un sólo supra-maxilar. El premaxilar es grande, corresponde a más o menos un tercio del largo total de la rama mandibular. Su borde oral lleva una fila de 14 a 16 dientes agudos y curvados hacia atrás. El extremo anterior de este hueso se curva formando un proceso medial que se une con su relativo. En este proceso se encuentran dos dientes internos ligeramente más grandes. Hacia la parte media del premaxilar se observa un proceso dorsal que alcanza el dermoetmoides. El maxilar es largo y estrecho, lleva de 30 a 40 dientes agudos y curvados posteromedialmente siendo

los anteriores más pequeños que los posteriores y que los premaxilares. El supramaxilar es muy estrecho y bordea el maxilar desde aproximadamente la mitad de la longitud de este último. Posteriormente se extiende sobrepasando ligeramente el maxilar.

La mandíbula inferior se extiende hacia atrás sobrepasando considerablemente el borde posterior de la mandíbula superior. Sus tres cuartos anteriores están formados por el dentario. El borde ventral de la mandíbula inferior es longitudinalmente rectilíneo y medialmente curvado. En la superficie lateral, cerca del borde ventral, se encuentra un canal longitudinal que presenta dorsalmente algunos forámenes del canal sensorial.

El dentario sólo se observa completo en el espécimen MP-5. Este hueso exhibe una fila de aproximadamente 40 dientes de tamaño creciente hacia atrás y de forma similar a la de los dientes maxilares y premaxilares. En su extremo anterior el dentario muestra un corto proceso descendente. El angular y el articular están aparente-

mente fusionados. En vista lateral un sólo hueso (anguloarticular?) forma la parte posterior de la mandíbula y la totalidad de la articulación con el cuadrado. Este hueso forma un gran proceso retroarticular y un proceso coronoideo alto en el cual se observa una concavidad lateral que se extiende longitudinalmente a lo largo del dentario. El proceso retroarticular se dirige posterodorsalmente y su superficie lateral es convexa. Por debajo del borde ventral del angular se ve expuesto un retroarticular pequeño.

Esqueleto hiodeo-branquial

En el espécimen DON1995-10 se observa la cresta vertical del hiomandibular ligeramente inclinada posterodorsalmente. En el holotipo y en el espécimen MP-5 se observa, entre las mandíbulas inferiores, algunos huesos del aparato hiodeo-branquial: adelante una fina placa, dorsalmente dentada, que corresponde al dermobasihial; detrás de ésta los hipohiales dorsales y ventrales seguidos de los ce-

ratohiales anteriores; entre estos el urohial cuyo extremo anterior es bifurcado; a cada lado de éste los branquióstegos, siendo los posteriores más altos que los anteriores. En el espécimen MP-5 hay al menos 17 branquióstegos y en el holotipo se observan 25.

El ceratohial posterior y una parte del ceratohial anterior se aprecian en vista lateral en el espécimen DON1995-13. El posterior es de forma triangular, exhibe un orificio posterior y soporta 7 rayos branquióstegos.

Esqueleto apendicular y aletas pares

La cintura pectoral está compuesta por huesos robustos. El supratemporal (fig. 8A) cubre la parte posterior del pterótico y una parte del parietal, pero no parece unirse con su simétrico por debajo del supraoccipital. Del posttemporal sólo se observa la parte posterior ovalada sobre el supraclitro en los especímenes MP-5 y DON-10. El supraclitro es grande y arqueado, se extiende ven-

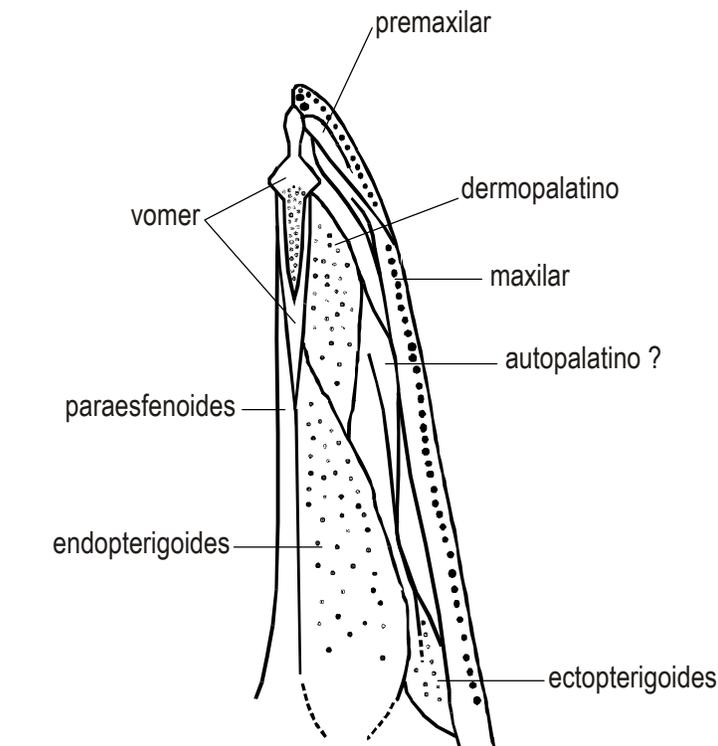
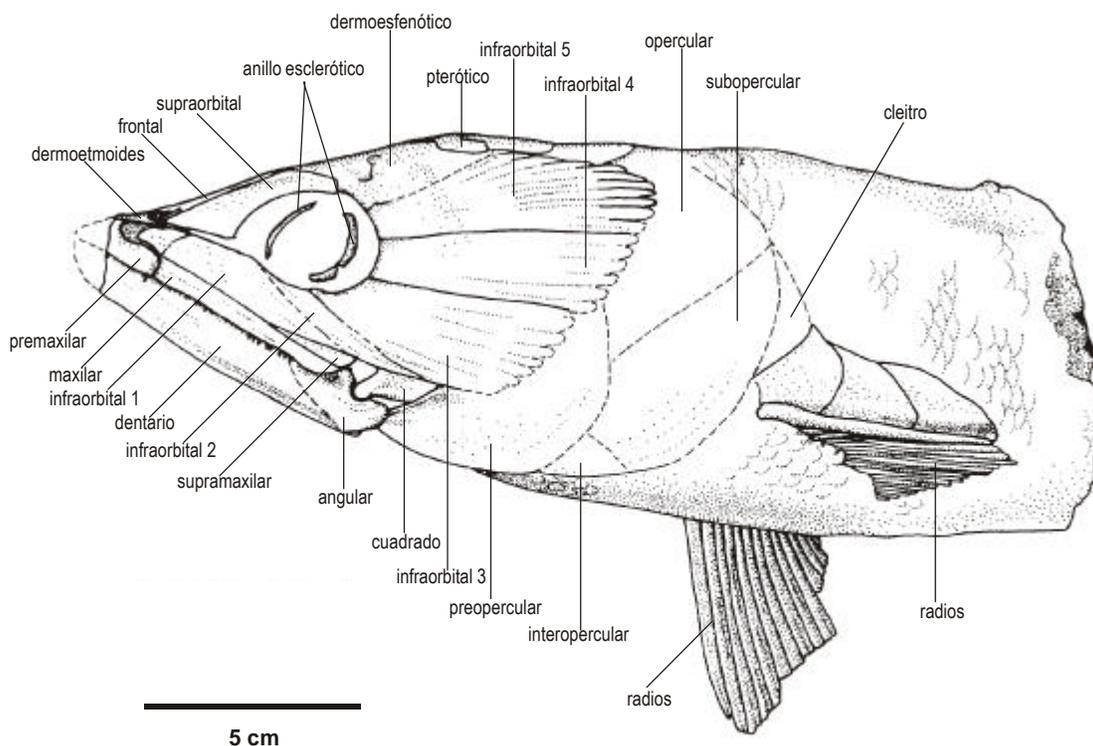


Figura 6: *Goulmimichthys gasparinii* nov. sp., MP-5. Reconstrucción esquemática del paladar, lado izquierdo. Sin escala

tralmente casi hasta el nivel de la inserción de la aleta cubriendo lateralmente una gran parte del cleitro. El cleitro se extiende ampliamente hacia atrás y al nivel de la inserción de la aleta es recortado. Sólo una parte del coracoides y de la escápula están expuestas en el espécimen DON1995-10. En

este espécimen se observa un postcleitro el cual posee una larga proyección posteroventral.

Las aletas pectorales se insertan horizontalmente en las márgenes ventrolaterales del cuerpo (figs. 5 y 7). Tienen de 17 a 19 radios, el primero de ellos, estrechamente articulado, es el más



**Figura 7: *Goulmimichthys gasparinii* nov. sp., DON1995-10.
Vista general del espécimen**

robusto y no se ramifica como los otros. No se observa una pequeña espina anterior. El segundo y el tercer radio son los más largos, miden aproximadamente el equivalente de 7 vértebras abdominales.

Las aletas pélvicas se insertan más atrás de la inserción de la aleta dorsal. Solamente se observa la izquierda del holotipo. El hueso pélvico (fig. 4), de forma irregular, presenta un largo y fino proceso

anterior cuya longitud corresponde a la mitad del largo total del hueso. La región púbica es anteriormente truncada, la región isquial es robusta y la región ilíaca es amplia y presenta un proceso anterior. La aleta pélvica tiene 17 radios.

Esqueleto axial y aletas impares

Algunos de los huesos del esqueleto axial de la parte abdominal se pueden

observar en el holotipo y en el espécimen MP-5 (figs. 2 y 5). Las vértebras, más largas que altas, están perforadas por un pequeño canal notocordal. Poseen espinas neurales y hemales altas, soldadas a la parte anterior del centro vertebral. De cada lado del canal neural, los arcos neurales y hemales llevan en su base una concavidad, probablemente relacionada con la presencia de apófisis posteriores sobre el centro vertebral preceden-

te. Los centros vertebrales son notoriamente horadados. Algunas costillas finas y al parecer algunas espinas epineurales se observan desplazadas de su posición original.

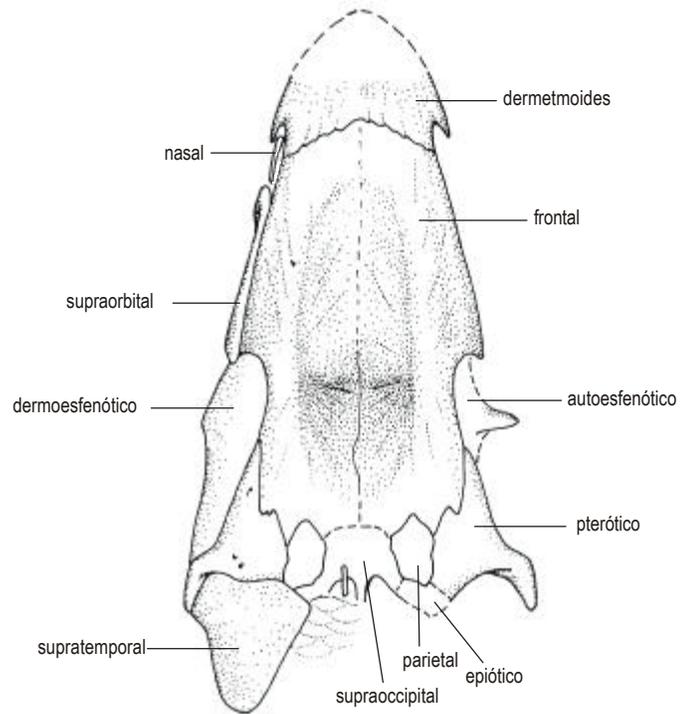
La aleta dorsal se conserva en el holotipo y parcialmente sobre el espécimen MP-5, pero en ambos casos la preservación es deficiente. Su articulación con el esqueleto axial no es visible. Los primeros radios (cerca de 12) son los más largos.

La aleta anal no se conoce.

Esqueleto caudal

(fig. 3)

La aleta caudal se ha preservado en el holotipo. Todos sus elementos se han conservado pero los centros vertebrales se encuentran muy fracturados y sus relaciones con los arcos no son siempre identificables. No hay fusión entre los dos primeros centros preurales. El parhipural está fusionado al primer centro preural y tiene una hipuroapófisis. Los hipurales inferiores y superiores aparecen fusionados formando una sola



A

1 cm



B

0,2 cm

Figura 8: *Goulmimichthys gasparinii* nov. sp., DON1995-10. A: cráneo, vista dorsal. En el esquema se han restaurado algunos huesos y se han suprimido elementos del dermatocráneo del lado derecho. B: escama (lado anterior hacia la izquierda)

placa, la cual está fusionada al primer centro ural. Aparentemente hay dos hipurales suplementarios dorsales. Se presentan tres uroneurales. El primero, grande y bifurcado hacia adelante, muestra su rama dorsal extendida al menos hasta el tercer centro preural. El segundo es alargado y cubre lateralmente el primer centro preural. El tercero es más corto y cubre lateralmente la parte posterior del segundo. Al menos un epural es visible en el lado derecho de la aleta. Se observa una placa precaudal dorsal y una ventral. La aleta es muy alta y los radios caudales cubren la placa hipural inclinados aproximadamente 50° con respecto a la horizontal.

Escamas

(fig. 8B)

Las escamas son cicloides, aún más finos en la región anterior. El campo posterior está provisto de gruesas estrías divergentes que se desprenden del centro de la escama formando una superficie subtriangular radiante.

En la parte anterior del cuerpo de estos peces, las

escamas aumentan ligeramente su tamaño y cerca de la cabeza son notoriamente grandes. Sobre las aletas pectorales, por detrás del cleitro, se observan tres osificaciones que parecen ser escamas grandes (fig. 7). Estos tres elementos poseen una depresión longitudinal que aloja la aleta cuando está recogida.

DETERMINACIÓN

De acuerdo con la definición del género *Goulmimichthys* (Cavin, 1995; Cavin, en prep.) en el material descrito se presentan los siguientes caracteres diagnósticos: techo craneano ancho al nivel de los pteróticos; supraoccipital con una fina lámina posterior; epióticos y pteróticos formando puntas dirigidas hacia atrás; rama ascendente del preopercular ancha; exoccipital sin contacto con el paraesfenoides; foramen magnum formado por los exoccipitales únicamente; vómer con una placa en su extremo anterior cubierta de pequeños denticulos; 5 infraorbitales libres; hueso pélvico con una prolonga-

ción anterior ósea en forma de vara delgada, con la región isquial muy desarrollada y con una expansión lateral de la región iliaca.

Aunque algunos de estos caracteres pueden encontrarse en *Rhacolepis*, *Elopopsis* o en *Pachyrhizodus*, la presencia simultánea de estos, y el hecho de que los exoccipitales no estén en contacto con el parasfenoides y que el foramen magnum esté formado por los exoccipitales únicamente, justifican la ubicación de la especie colombiana dentro del género *Goulmimichthys*.

El extremo anterior del cráneo de *Goulmimichthys* era hasta ahora desconocido (Cavin, 1995). Algunas características de esta región, observadas en los especímenes colombianos, evocan la morfología de *Rhacolepis*: los extremos lateroanteriores del dermoetmoides llevan una proyección ventral dirigida hacia atrás; el premaxilar posee un proceso dorsal en la mitad de su longitud; el maxilar lleva de 30 a 40 dientes; el dentario presenta una fila de aproximadamente 40

dientes y un proceso descendente en la sínfisis.

El número de dientes premaxilares externos (de 14 a 16) es elevado con respecto al de *Rhacolepis* y *Pachyrhizodus*, excepción hecha de *P. magnus* en el que el número de dientes es de 14 (Forey, 1977). La presencia de dos dientes premaxilares internos no es frecuente en los Pachyrhizodontidos.

La especie colombiana presenta un hueso relativamente grande entre el dermoetmoides y el premaxilar que podría corresponder a un anteorbital, hueso que no se ha determinado en ningún pachyrhizodontido. El suborden Pachyrhizodontoidei ha sido definido por Forey (1977) por una larga lista de caracteres de los cuales sólo el relacionado con la pérdida del anteorbital es considerado por Taverne (1993) como una especialización única del grupo. Según Taverne (1993) «., ce qui est une spécialisation unique aux Pachyrhizodontoïdes, c'est de présenter ce caractère associé à la perte de l'antorbitaire et à la fermeture du cercle circumorbi-

taire par le rabattement antérieur du supraorbitaire sur le premier infraorbitaire (lacrymal).»

El esqueleto caudal del género *Goulmimichthys* se conocía sólo parcialmente a través de una parte de una aleta caudal. Sobre el espécimen MP-10, en el cual el esqueleto caudal se ha conservado completo, se pueden observar rasgos hasta ahora no descritos. Como en *Pachyrhizodus*, la aleta caudal presenta tres uroneurales y al menos un epural y los radios están dispuestos en un ángulo obtuso sobre la placa hipural (Forey, 1977; Taverne, 1987). Como en *Rhacolepis* los dos primeros centros preurales no están fusionados.

La única especie conocida del género *Goulmimichthys*, *G. arambourgi*, presenta algunas diferencias morfológicas con los especímenes colombianos. En *G. arambourgi* los infraorbitales posteriores, aunque extendidos, no cubren toda la extremidad dorsal del preopercular; el borde ventral del preopercular no es tan inclinado como en los especímenes colombianos y, por lo tanto, el

subopercular no está tan expuesto en vista lateral; el paraesfenoides se ensancha en la región anterior; la placa anterior del vómer muestra una forma regular y está cubierta totalmente de dientes pequeños; no se observa ningún postcleitro; el proceso anterior del hueso pélvico no es tan alargado como en la forma colombiana, además que la región púbica muestra un contorno más regular y la región ilíaca no lleva proceso anterior; las aletas pectorales presentan 15 radios y las pélvicas solamente 13; los dos primeros centros preurales están fusionados y la placa hipural está formada por dos elementos fusionados sólo en la región proximal (Cavin 1995; Cavin, en prep.).

El paraesfenoides regularmente afilado hacia adelante, la presencia de un postcleitro alargado hacia atrás y los primeros centros preurales no fusionados son caracteres que la especie colombiana comparte con *Pachyrhizodus* y *Rhacolepis*. La presencia de un proceso anterior en la región ilíaca es un rasgo compartido con *Rhacolepis*.

Aunque las variaciones intraespecíficas concernientes a la fusión de los hipurales son frecuentes en los euteleosteos (Forey, 1977: 186), las particularidades que presentan los especímenes colombianos permiten atribuir el material colombiano a una nueva especie del género *Goulimimichthys*.

Características tales como la presencia de textura porosa sobre los centros de osificación de los frontales, así como la presencia de un esbozo de sutura en el supraorbital, estructuras cartilaginosas entre el supraorbital y el primer infraorbital, y aun la existencia de fontanelas entre los huesos de la región postorbital en el espécimen MP-5, parecen corresponder a variaciones ontogenéticas, más que a diferencias entre especies. Dada la presencia de caracteres diagnósticos en dicho espécimen, estas características particulares, así como la diferencia de tamaño, sugieren que el ejemplar MP-5 corresponde a un individuo juvenil de la misma especie.

Género *Pachyrhizodus* Dixon, 1850

Definición (según Forey, 1977): techo craneano marcado por una depresión sobre los frontales; dermoetmoides ancho; "dilator fossa" con un techo posterior; pterótico sin espina posterior; exoccipitales unidos por encima, mas no por debajo del foramen magnum; elementos de la región ótica unidos por suturas interdigitadas; ausencia de ventana entre el autoesfenótico y el pterótico; foramen de la arteria orbital situada junto a la abertura posterior del canal yugular, ambos situados sobre la cara lateral del proótico y encerrados en una cavidad; ceratohial anterior con o sin ventana; infraorbitales posteriores generalmente muy extendidos cubriendo el preopercular y muchas veces una gran parte del opercular; preopercular extendido posteroventralmente y con su rama vertical no truncada; canal sensorial preopercular ampliamente ramificado; margen ventral del opercular oblicua; interopercular más largo que ancho; postcleitro ventral extendido posteriormente; ra-

dio externo de la aleta pectoral ancho y estrechamente articulado; radios de la aleta caudal (cuando se conocen) cubriendo los hipurales en un ángulo importante.

Wenz & Fricot (1985) indican que la presencia de un dermoesfenótico alargado que alcanza posteriormente el opercular es un carácter propio del género *Pachyrhizodus*.

Distribución estratigráfica: Del Albiano al Campaniano-Maastrichtiano

Distribución geográfica: Sussex, Kent, Surrey y Cambridgeshire en Inglaterra; Alabama y Kansas en Estados Unidos; Queensland en Australia (Forey 1977); Aube en Francia (Wenz & Fricot, 1985); North Island en Nueva Zelandia (Wiffen, 1983) y ahora Valle Superior del Magdalena en Colombia.

***Pachyrhizodus etayoi* nov. sp.**

(figs. 9, 10 y 11)

Holotipo: DON1995-9, cráneo completo y parte anterior del cuerpo con las dos aletas pectorales (fig. 9).



1



2

10 cm

**Figura 9: *Pachyrhizodus etayoi* nov. sp., DON1995-9 (holotipo).
Vista general lateral (1) y ventral (2)**

Diagnosis: *Pachyrhizodus* en el cual el techo craneano es ancho y corto; el ancho del cráneo al nivel de los autoesfenóticos es ligeramente mayor que al nivel de los pteróticos; el diámetro de la órbita representa aproximadamente el 30 % del largo del neurocráneo; el premaxilar es comprimido dorsoventralmente y reposa subhorizontalmente sobre el maxilar; el borde posterior de los frontales dibuja un arco continuo no recortado; los infraorbitales son grandes y cubren una parte del preopercular; el preopercular presenta una pequeña proyección anterior dirigida hacia el proceso articular de la mandíbula; el borde posteroventral del opercular es notoriamente inclinado; el subopercular está muy extendido; los dientes son curvados postero-medialmente; los dientes dentarios son más grandes que los maxilares y premaxilares; el premaxilar lleva alrededor de nueve dientes marginales y 2 dientes internos, más grandes y apenas curvados; el número de dientes maxilares es de aproximadamente 35 y el de los dentarios es de 25 a 30; la

mandíbula muestra una marcada inflexión ventral de tal forma que se observa ligeramente más expuesta ventralmente que lateralmente; el dentario no presenta canales longitudinales; las escamas llevan sobre los campos anterior, dorsal y ventral gruesas crestas irregulares más o menos concéntricas y a lo largo del borde posterior un gran número de crestas finas radiales muy.

Etimología: Nombre dado en honor al paleontólogo colombiano Fernando Etayo-Serna.

Localidad tipo: Quebrada En Medio, 33 km al suroeste de Neiva (fig. 1).

Estrato tipo: Formación Hondita (calizas de La Frontera del Grupo Villeta en la nomenclatura estratigráfica de Etayo-Serna, 1994), edad Turoniano (Etayo-Serna, 1994; com. pers.).

Colector: colectado por el geólogo G. Carrillo en 1993.

DESCRIPCIÓN

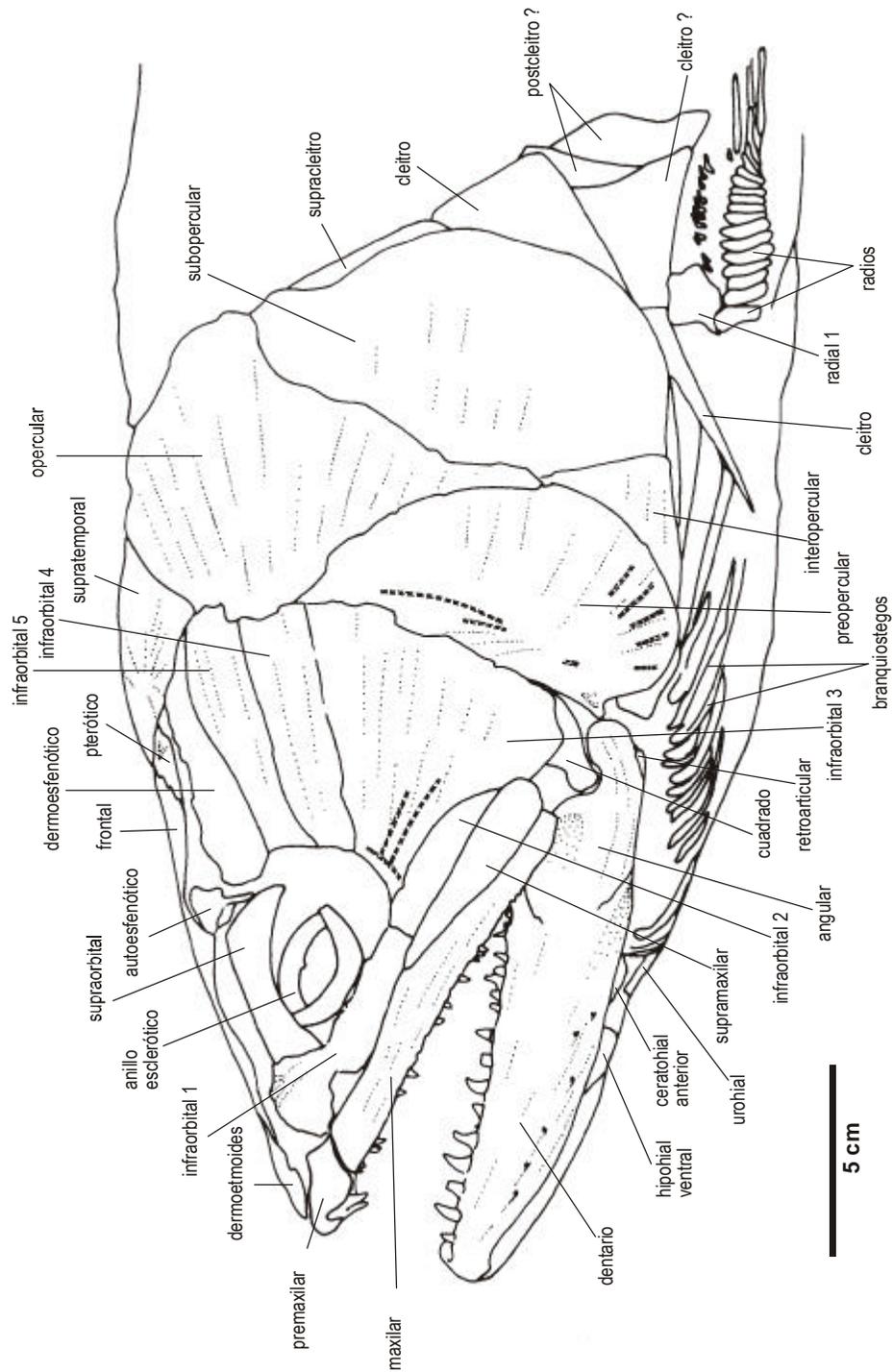
El espécimen, conservado en tres dimensiones, com-

prende la cabeza y la parte anterior del cuerpo con las dos aletas pectorales extendidas lateralmente (fig. 9). El lado derecho muestra hundimiento por detrás de la cabeza. La cabeza tiene 13 cm de largo sobre la línea media dorsal y 25 cm sobre la línea media lateral, incluyendo la serie opercular. Se estima que el pez completo medía aproximadamente 110 cm de largo.

Cráneo

(figs.10 y 11A)

El cráneo está ligeramente deformado por aplastamiento. El techo craneano está fracturado a lo largo de la sutura de los frontales. Del lado derecho los huesos del sistema opercular están hundidos. La boca se ha conservado abierta lo cual permite observar algunos rasgos del paladar y del interior de las mandíbulas. El techo craneano es robusto y sólo un poco más largo que ancho. El cráneo es ligeramente más ancho al nivel de los autoesfenóticos que al nivel de los pteróticos. La región postorbital del cráneo se extiende considerablemente hacia atrás y



**Figura 10: *Pachyrhizodus etayoi* nov. sp., DON1995-9 (holotipo).
Cráneo, vista lateral**

constituye los 3/5 del largo total de la cabeza. La articulación de la mandíbula con el cuadrado se ubica a 2 cm por detrás del borde posterior de la órbita. En este punto la altura del cráneo es de 11 cm.

El dermoetmoides es más ancho que largo y de forma arqueada. Su preservación es mala y no se puede determinar la existencia de una comisura etmoidea. Los frontales forman la mayor parte del techo craneano, son anchos y su borde lateral notablemente excavado sobre los autoesfenóticos. Dorsalmente muestran una concavidad medial ancha, poco profunda, al nivel de las órbitas. La sutura posterior de cada frontal con el pterótico, el parietal y el supraoccipital, es ligeramente dentada y dibuja un arco continuo. La superficie dorsal de cada frontal muestra estrías dispuestas radialmente. El canal sensorial supraorbital está indicado por estrías longitudinales que pasan por el centro de osificación de cada frontal.

La presencia de nasales no es evidente. Sin embargo, del lado derecho se obser-

va en la región nasal un hueso pequeño alargado que podría corresponder a un nasal.

De los parietales, el izquierdo es visible sólo parcialmente y el derecho está fracturado por lo cual la forma de este hueso no puede ser establecida. Los parietales son pequeños y están separados por el supraoccipital que se une anteriormente con los frontales. El extremo posterior del supraoccipital se ha fracturado y no se puede diferenciar. El pterótico, de forma similar al de *Rhacolepis buccalis*, tiene una delicada espina posterior (Forey, 1977). Su superficie dorsal es cóncava y se extiende lateralmente hacia adelante bordeando el frontal y formando una parte del techo de la "dilatator fossa". El autoesfenótico lleva una gran espina lateral y su parte anterior, en contacto con el pteroesfenoides, es fuertemente corrugada. La sutura entre estos dos huesos es interdigitada.

El endopterigoides sólo tiene expuesto el extremo anterior, el cual parece estar en contacto con el vó-

mer. Estos dos huesos se presentan en esta región como láminas horizontales. En vista palatal, al lado del vómer se observa otro hueso delgado que probablemente corresponde a un dermopalatino.

Todos estos huesos están tapizados de dientes pequeños. Lateralmente y a lo largo de los dos tercios posteriores del paladar se observa el pterigoides provisto igualmente de un tapiz de dientes pequeños. Del cuadrado sólo se observa lateralmente su articulación con la mandíbula.

Serie circumorbital

(fig. 10)

La serie circumorbital está compuesta por siete elementos. No existe anteorbital. El supraorbital izquierdo, el único visible, está desplazado hacia la órbita. Este hueso es grande y alargado anteroposteriormente. Su extremo anterior no se observa por estar cubierto por un fragmento del primer infraorbital. A pesar de que los dos primeros infraorbitales están fracturados, el contacto entre los dos se alcanza a diferenciar atrás de la línea central de la

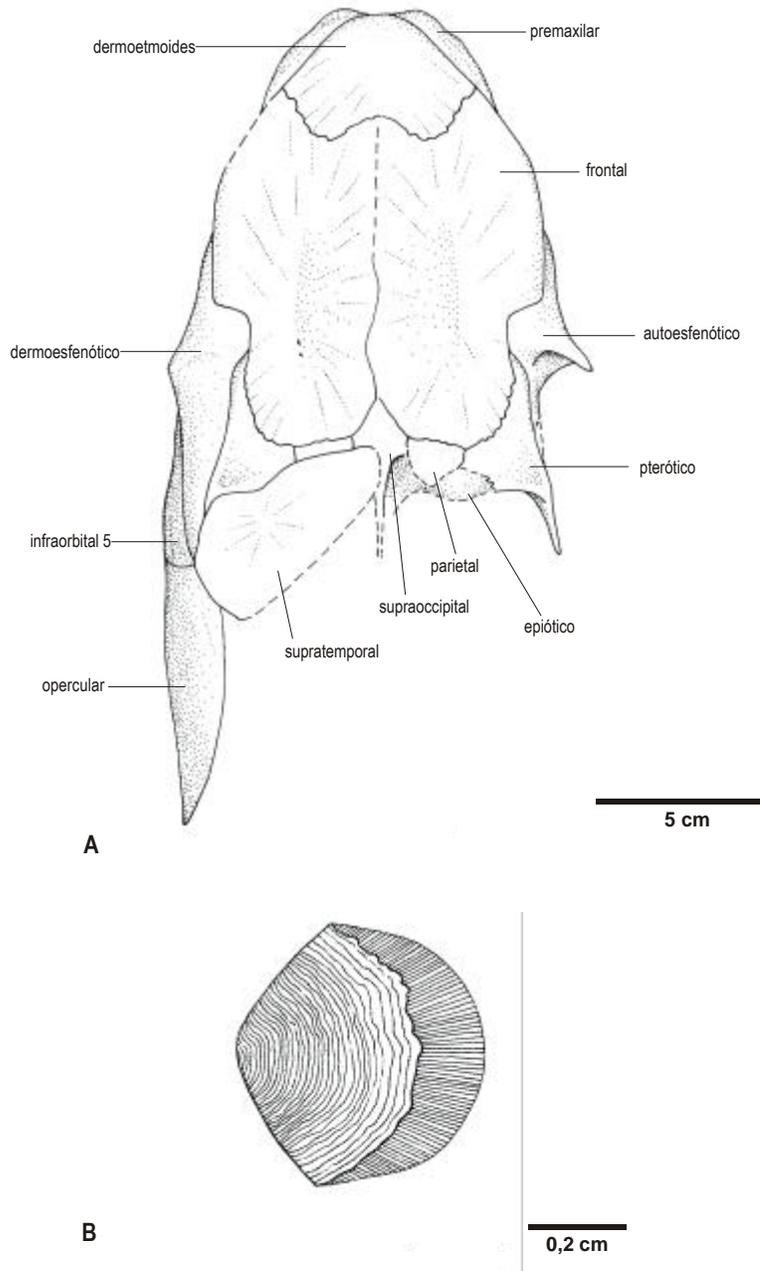


Figura 11: Pachyrhizodus etayoi nov. sp., DON1995-9 (holotipo). A: reconstrucción del techo craneano con el dermoesfenótico, el supratemporal, el opercular y el infraorbital 5 del lado izquierdo; B: escama (lado anterior hacia la izquierda)

órbita. El primer infraorbital forma adelante una superficie extendida que exhibe algunas estrías en su borde dorsal, posiblemente correspondientes al canal sensorial infraorbital. Hacia atrás este hueso es angosto. El segundo infraorbital se extiende hacia atrás bordeando el supra-maxilar hasta el borde posterior de éste. El infraorbital 3, que forma el borde posteroventral de la órbita, es grande, de forma subtriangular y cubre la parte anterodorsal del preopercular. Los infraorbitales 4 y 5, de forma rectangular alargada, se extienden ampliamente hacia atrás y cubren la región anterodorsal del opercular. La superficie externa de los infraorbitales 3, 4 y 5 muestra estrías divergentes. El dermoesfenótico es grande, delgado y de forma triangular. A pesar de que está muy fracturado, se puede observar que no se une con el opercular. Del canal sensorial infraorbital sólo se distinguen con claridad dos ramas sobre el infraorbital 3.

En la órbita izquierda se observa claramente un anillo esclerótico robusto compuesto de dos placas semicirculares.

Serie opercular

(fig. 10)

El preopercular, notablemente extendido hacia atrás, tiene forma semicircular y su rama ascendente se agudiza regularmente. En su extremo anterior presenta una pequeña proyección anterior dirigida hacia el proceso retroarticular de la mandíbula. Sobre su superficie se pueden identificar cinco ramales ventrales y dos dorsales del canal sensorial preopercular.

La parte superior del opercular está ampliamente expuesta en vista lateral. El borde ventral de este hueso es aparentemente muy inclinado. Su superficie externa está marcada por finas estrías onduladas dispuestas radialmente. El subopercular, ampliamente expuesto en vista lateral, se extiende notablemente hacia atrás sobrepasando el nivel del borde posterior del opercular. Del interopercular se observan los extremos anterior y posterior. Es más largo que alto y sus bordes posterior y ventral son rectilíneos.

Mandíbulas

(figs. 9 y 10)

Cada rama mandibular superior, compuesta por

un premaxilar, un maxilar y un sólo supramaxilar, mide 13,5 cm de largo y se extiende hasta 3 cm por detrás del borde posterior de la órbita.

En vista lateral el premaxilar es comprimido dorsoventralmente y corresponde a un sexto del largo total de la mandíbula. Es ligeramente más alto atrás en donde cabalga subhorizontalmente sobre el maxilar. Medialmente lleva 2 dientes grandes ligeramente curvados hacia atrás. No se ha conservado la superficie anterior del premaxilar y aunque ningún diente está presente se aprecia una sola fila de 9 a 10 alvéolos. Entre los dos premaxilares se encuentra una proyección ventral del dermoetmoides. El maxilar es largo y bajo, su borde ventral es rectilíneo y lleva aproximadamente 35 dientes dispuestos en una sola fila. Los dientes maxilares son los más pequeños de los dientes mandibulares. El supramaxilar se extiende desde la mitad del maxilar hasta 0,7 cm por detrás de éste. Tiene forma de cuña con el extremo anterior acuminado y el borde posterior redondeado.

Cada una de las ramas mandibulares inferiores, de 14,5 cm de largo, está formada externamente por el dentario sobre más de sus dos tercios y por el angular en su extremo posterior. La superficie externa de estas ramas es lateroventralmente convexa, ligeramente más ancha que alta y expone una fila de poros en la parte inferior que corresponden a las salidas del canal sensorial.

El dentario lleva una sola fila de dientes encerrados en alvéolos. Los alvéolos presentan su borde interno más bajo que el externo, dejando más expuestas las raíces de los dientes en el interior de la mandíbula. El borde alveolar medial forma una cresta longitudinal. El dentario tiene una protuberancia dorsal interna en la región de la sínfisis. El borde dorsal del dentario es longitudinalmente rectilíneo en su parte dentada. Posteriormente se eleva formando la parte anterior del proceso coronoides. Todos los dientes del dentario son cónicos, curvados medialmente y de raíz alta y robusta. El tamaño de los dientes decrece hacia

atrás. En la parte posterior interna de cada rama mandibular se encuentra un elemento alargado que parece corresponder a restos de cartílago. El angular forma adelante la mayor parte del proceso coronoides y atrás la cavidad articular para el cuadrado y el proceso retroarticular, fuertemente desarrollado. Al nivel del proceso coronoides el angular presenta una cavidad lateral que parece servir para alojar el extremo posterior de la mandíbula superior cuando la boca está cerrada. En vista lateral se puede observar en el extremo posteroventral de la mandíbula una pequeña parte del retroarticular.

Esqueleto hiodeo- branquial

(fig. 9)

En vista ventral se observa entre las dos ramas mandibulares inferiores y ligeramente desplazados hacia el lado izquierdo, los hipohiales ventrales y el extremo anterior de los ceratohiales anteriores.

Los hipohiales ventrales se unen medialmente al nivel del primer tercio an-

terior de la mandíbula. Por delante de estos se encuentra un fragmento de hueso que corresponde probablemente al dermobasihial. En medio de los ceratohiales, se observa el urohial cuyo extremo anterior es trilobulado. Sobre la parte posterior de este hueso se encuentran los branquióstegos, en número de 21, tornándose más altos hacia atrás.

Cintura y aletas pectorales

(fig. 10)

Los supratemporales son grandes, se extienden hacia atrás sobre el opercular y hacia adelante cubren casi en su totalidad los parietales y el supraoccipital. Sobre este último los supratemporales se unen medialmente. En el proceso de preparación una parte de los supratemporales fue levantada con el fin de observar la disposición de los parietales y del supraoccipital. Sobre la superficie del supratemporal se advierte la comisura supratemporal evidenciada por la presencia de varias estrías radiales.

De los huesos de la cintu-

ra escapular se distingue el cleitro con una larga proyección anteroventral, una parte del borde posterior del supracleitro y una pequeña parte de la rama anterior del postemporal que se extiende por debajo del opercular y se une con el supratemporal. Entre la región posterior del cleitro y la aleta pectoral se encuentran algunas placas óseas, no muy claramente diferenciables, que pueden corresponder a postcleitros.

Las aletas pectorales se articulan horizontalmente en las márgenes ventrolaterales del cuerpo. Se componen de 19 radios, de los cuales el primero es el más grueso. Este radio no es ramificado y está estrechamente articulado al primer elemento radial.

Ventralmente, en medio de los extremos anteriores de las aletas y por debajo de las escamas, se percibe un hueso de superficie cóncava, alargado y acuminado hacia adelante, cuyo extremo anterior se extiende hasta el extremo anterior del cleitro. Este hueso puede corresponder al coracoides.

Esqueleto axial

El esqueleto axial no es visible por estar cubierto por las escamas. Sólo la cara posterior de un centro vertebral está expuesto en la parte de atrás del fósil. Este centro no presenta orificio notocordal.

Escamas

(fig. 11B)

Las escamas son cicloides, relativamente pequeñas, más altas que largas. Encima de las aletas pectorales son más grandes. Su superficie sólo se ha conservado de forma incompleta en algunas huellas piritizadas. La región anterior, incluyendo los campos anterior, dorsal y ventral, exhibe crestas irregulares más o menos paralelas al borde posterior de la escama y en la región posterior lleva crestas finas divergentes y algunas crestas finas concéntricas.

DETERMINACIÓN

El espécimen **DON-1995-9** presenta un mosaico de caracteres compartidos

con diferentes géneros de la familia Pachyrhizodontidae. No obstante, las diferencias son mayores con algunos de ellos. Los siguientes caracteres se encuentran también en *Pachyrhizodus*: dermoetmoides ancho y sin proyecciones ventrolaterales, "dilator fossa" cubierta posteriormente, infraorbitales extendidos posteriormente sobre el preopercular y una parte del opercular, preopercular posteroventralmente amplio y de rama vertical no truncada, primer radio de la aleta pectoral grande y estrechamente articulado, vomer sin grandes dientes puntiagudos (Woodward, 1907; Forey, 1977). Además, la fuerte inflexión ventral de la mandíbula y la posición casi horizontal de los premaxilares son caracteres que sólo se encuentran en algunas especies de *Pachyrhizodus* (Woodward, 1907, fig. 2, Pl. XXV y XXVIII; Applegate, 1970; Forey, 1977; Wiffen, 1983). No obstante, en el espécimen en estudio el dermoesfenótico, aunque es alargado, está separado del opercular por el gran supratemporal, rasgo que no corresponde al carácter que Wenz & Fricot (1985)

proponen como característico del género *Pachyrhizodus*.

El pterótico de **DON-1995-9**, comparable con el del género *Rhacolepis*, presenta una concavidad dorsal y una espina posterior. Forey (1977) considera la presencia de esta espina como un carácter diagnóstico del género *Rhacolepis* y su ausencia como carácter diagnóstico del género *Pachyrhizodus*. Sin embargo, el pterótico no se conoce en muchas especies del género *Pachyrhizodus*. Caracteres tales como la forma del preopercular, de rama ascendente regularmente afilada, la ausencia de proyecciones en el dermoetmoides y la falta de dientes grandes en el vomer, apartan al espécimen colombiano del género *Rhacolepis* y lo acercan a *Pachyrhizodus*.

En *Rhacolepis*, a diferencia del ejemplar en estudio, el cráneo es más alargado y aguzado, los huesos del techo craneano son delgados excepto al nivel de los canales sensoriales y de algunas estrías de los frontales y del dermoetmoides, el borde de los frontales es notoriamente irregular y la serie circumor-

bital sólo tiene cuatro infraorbitales, estando el segundo fusionado con el tercero.

La morfología de *Elopopsis* difiere más notoriamente de la de **DON-1995-9**. En este género la órbita es proporcionalmente más grande, los infraorbitales posteriores son más cortos, el dermoetmoides presenta proyecciones posteroventrales, los dientes dentarios incrementan su tamaño en la región central del dentario, la distribución de los huesos de la serie opercular es diferente (Forey, 1977; Taverne, 1993).

El tamaño del espécimen en estudio es mucho mayor que todos los especímenes conocidos de *Rhacolepis* y *Elopopsis*.

Greenwoodella tockensis, poco conocido, fue determinado sobre material muy fracturado (Taverne & Ross, 1973). De acuerdo con las descripciones presentadas por Taverne (1991), se puede establecer algunas diferencias entre *G. tockensis* y **DON1995-9**. El techo muy alargado y estrecho, los canales sensoriales de los frontales notablemente marcados y

delimitando la concavidad dorsal de estos, los pteróticos sin espina posterior, la proyección lateral del autoesfenótico pobremente desarrollada y los infraorbitales posteriores poco extendidos hacia atrás son algunos de los caracteres de *G. tockensis* que difieren de la morfología del espécimen en estudio.

Con relación al género *Goulmimichthys*, entre los caracteres diagnósticos presentados por Cavin (1995), los siguientes pueden ser comparados. Al igual que en *Goulmimichthys*, en **DON1995-9** el supraoccipital termina posteriormente en una fina lámina, el vómer tiene en el extremo anterior una placa cubierta de pequeños dientes, la serie circumorbital presenta 5 infraorbitales libres y los pteróticos exhiben una proyección hacia atrás. Sin embargo, se pueden observar algunas diferencias con este género: a diferencia del espécimen en estudio en *G. arambourgi* el cráneo es alargado y aguzado hacia adelante, siendo más ancho al nivel de los pteróticos que al nivel de los autoesfenóticos y el preopercular, como en

Rhacolepis, presenta su rama ascendente truncada, lo cual difiere de la forma semicircular y regular del preopercular de **DON1995-9**. Además, en *G. arambourgi* los huesos del techo craneano son más delgados; la concavidad del techo craneano está más marcada y es alargada; el segundo infraorbital es muy estrecho; las mandíbulas no presentan inflexión ventral notable; los branquióstegos son mucho menos numerosos y la aleta pectoral posee sólo 15 radios. Las dos últimas características son, sin embargo, comparables con la nueva especie *G. gasparinii*.

De acuerdo con lo expuesto se puede concluir que a pesar de que el espécimen **DON1995-9** presenta algunas diferencias morfológicas con *Pachyrhizodus*, sus características osteológicas son más cercanas a las de este género que a cualquier otro de la familia. **DON1995-9** es, por lo tanto, referido al género *Pachyrhizodus*.

Con referencia a la especie, caracteres tales como el cráneo ancho principalmente al nivel de las órbitas, el

preopercular amplio y de contorno semicircular, el premaxilar en posición subhorizontal y las mandíbulas con una fuerte inflexión ventral, no se encuentran sino en las especies *P. caninus* Cope, 1872 del Mooreville Chalk de Norteamérica (Applegate, 1970) y del Campaniano-Maastrichtiano de Nueva Zelanda (Wiffen, 1983), *P. minimus* Stewart, 1900 del Mooreville Chalk (Applegate, 1970), *P. basalis* Dixon, 1850 y *P. dibleyi* Woodward, 1901 del Cenomaniano-Turoniano de Inglaterra (Forey, 1977).

Applegate (1970), en su descripción de los *Pachyrhizodus* norteamericanos, *P. caninus* y *P. minimus*, menciona varios caracteres que no se encuentran en **DON1995-9**: la presencia de una gran escama ósea sobre el opercular, dos filas de dientes en el premaxilar y la presencia de dos huesos gruesos ubicados por delante del parasfenoides que corresponden probablemente a vómeres. Forey (1977: 178) sugiere que la escama ósea sobre el opercular puede corresponder a un gran desarrollo del supratemporal o del dermoesfe-

nótico. De estos dos huesos, muy desarrollados en **DON1995-9**, sólo el supratemporal cubre, y apenas ligeramente, el opercular. Los rasgos expuestos permiten diferenciar el espécimen en estudio de las especies *P. caninus* y *P. minimus*.

Las especies inglesas *P. dibleyi* y *P. basalis*, notablemente más grandes que el espécimen colombiano, se conocen sólo por fragmentos de mandíbulas (Woodward, 1901; 1907; Forey, 1977). En *P. dibleyi* el hueso mandibular presenta una estructura particularmente fibrosa, los dientes no son curvados y el ápice de las coronas es romo (Woodward, 1907). Los fragmentos mandibulares conferidos a *P. basalis* presentan una morfología semejante a la de las mandíbulas del espécimen colombiano. Sin embargo, de acuerdo con la descripción y las figuras presentadas por Woodward (1907), la mandíbula en *P. basalis* está horizontalmente más extendida que en **DON1995-9** y exhibe un suave surco desde la sínfisis hasta el borde dentario, que no se encuentra en el espécimen en estudio.

Otras especies que mues-

tran inflexión ventral de las mandíbulas son *P. subulidens* (Owen, 1842) del Cenomaniano superior-Turoniano de Inglaterra (Woodward, 1901; 1907) y *P. marathonensis* (Etheridge, 1905) del Albiano de Australia (Bardack, 1962; Bartholomai, 1969). Bartholomai (en Forey, 1969) indica que *P. marathonensis* es muy similar a *P. subulidens* y que las únicas diferencias están en la estrechez del cráneo y la mayor exposición dorsal del supraoccipital en el primero. Según Forey (1977:178, fig. 33) y Woodward (1907, fig.39) el premaxilar en estas dos especies no es comprimido dorsoventralmente y se articula verticalmente con el maxilar. Woodward (1907: 129) anota que una característica específica de *P. subulidens* es la presencia de dos depresiones longitudinales en la superficie externa del dentario que separan una convexidad longitudinal. Esta característica se observa también en *P. marathonensis* (molde de la colección del British Museum, BMNH P.57785). En **DON1995-9** no hay depresiones longitudinales en el dentario. Solamente la par-

te más posterior de la mandíbula y la región del proceso coronoides se ven deprimidas. Por otra parte, en *P. subulidens* el borde posterior de los frontales es irregular (Woodward, 1907, fig.39, Pl.XVII-1a), lo cual difiere del borde regular arqueado del espécimen colombiano.

La especie más cercana a **DON1995-9** parece ser *P. basalis*. Sin embargo, las diferencias que se mencionaron, así como la condición fragmentaria de los especímenes conferidos a *P. basalis*, impiden incluir el espécimen en estudio a esta especie. Las diferencias que presenta el ejemplar colombiano con relación a las especies más próximas, así como la forma del pterótico y la forma del cráneo, ancho y corto, sugieren que **DON1995-9** corresponde a una nueva especie.

DISCUSIÓN

El grupo de los Pachyrhizodontoides fue definido por Forey (1977) por un gran número de caracteres de los cuales algunos han sido posteriormente dis-

cutidos por varios autores (Maisey & Blum, 1991; Maisey, 1991a; 1991b; Taverne, 1993). La morfología de los especímenes colombianos coincide ampliamente con la definición del suborden presentada por Forey (1977). Sin embargo, tres caracteres difieren de dicha definición y deben ser mencionados.

1- Según Forey (1977) en los Pachyrhizodontoides el segundo y tercer infraorbital están fusionados de tal forma que la serie circumorbital se compone de 6 elementos de los cuales cuatro corresponden a los cinco infraorbitales. De acuerdo con Taverne (1993, p. 186) la fusión de los infraorbitales 2 y 3 no está siempre presente en los Pachyrhizodontoides (ver Wenz & Fricot, 1985, fig. 1a). En el género *Goulimimichthys* (Cavin, 1995), como en los especímenes colombianos aquí descritos, los cinco infraorbitales están libres.

2- La presencia de un orificio notocordal en los centros vertebrales también es un carácter anotado por Forey (1977) como diagnóstico del suborden. No obstante, la perforación de

los centros vertebrales para el paso de la notocorda es un carácter que Woodward (1901) señala como diagnóstico del género *Rhacolepis*. En *Pachyrhizodus etayoi*, el único centro vertebral visible no lleva orificio notocordal.

3- La pérdida del anteorbital es también mencionado por Forey (1977) como diagnóstico del suborden. De acuerdo con lo que expone Taverne (1993: 187) este rasgo no sólo constituye una especialización única de los Pachyrhizodontoides, sino que los diferencia de los Elopomorfos en los cuales una de las mayores sinapomorfias es precisamente la de poseer rostrales laterales (anteorbitales anteriores). En los especímenes **MP-5** y **DON1995-10** conferidos a la nueva especie *G. gasparinii* se observa una osificación entre el dermoetmoides y el premaxilar que podría corresponder a un anteorbital.

Con respecto al complejo uroforo, Taverne (1993) señala que la asociación de los siguientes tres rasgos caracteriza a los Pachyrhizodontoides: La adhesión del parhupural a la

primera vértebra preural; la fusión proximal de los dos primeros hipurales y la hipertrofia del primer uroneural, permaneciendo independiente de las vértebras preural I y urales I y II. En el espécimen **MP-10** (holotipo), el único de los especímenes colombianos en que se ha conservado el esqueleto caudal, pese a que el parhipural está fusionado a la primera vértebra preural y a que el primer uroneural muestra la hipertrofia descrita por Taverne (1993), y también por Forey (1977), los hipurales 1 a 4 están completamente fusionados en una sola placa. Estos autores señalan, sin embargo, que la fusión de los elementos hipurales presenta variaciones intraespecíficas en varios grupos de Euteleosteos, lo cual puede corresponder a diferencias ontogenéticas. La presencia de los otros dos caracteres en el espécimen colombiano está de acuerdo con la definición de los Pachyrhizodontoides expuesta por Taverne (1993).

Dado que las definiciones de los diferentes géneros de la familia Pachyrhizodontidae involucran un mosaico de caracteres com-

partidos y que varios de estos caracteres se desconocen en varias especies, las relaciones filogenéticas en el seno de la familia son todavía inciertas.

La morfología del género *Goulmimichthys* corresponde a un mosaico de caracteres que se encuentran en los demás géneros, principalmente en *Rhacolepis*, *Pachyrhizodus* y *Elopopsis* (Cavin, 1995). Algunas partes del esqueleto, desconocidas hasta ahora para el género, tales como el extremo anterior del rostro y los radios de la aleta caudal, se conocen ahora en los especímenes colombianos. Estas partes presentan también afinidades con los mencionados géneros: en los especímenes colombianos el dermoetmoides, como en *Rhacolepis* y *Elopopsis*, presenta grandes procesos laterales, mientras que el esqueleto caudal, como en *Pachyrhizodus*, presenta los radios dispuestos en ángulo obtuso sobre unos hipurales notablemente fusionados (Forey, 1977; Taverne, 1987).

El espécimen **DON1995-9**, aunque presenta un conjunto de caracteres que permiten incluirlo dentro del gé-

nero *Pachyrhizodus* y su morfología mandibular es muy similar a la de la especie *P. basalis*, exhibe un pterótico con rasgos considerados hasta ahora como propios de los géneros *Rhacolepis* y *Elopopsis* (Forey, 1977; Taverne, 1993).

El estudio del material colombiano permite ahora extender la distribución geográfica del género *Goulmimichthys*, grupo que hasta ahora sólo se conocía en capas turonianas de Marruecos.

El género *Pachyrhizodus*, a pesar de estar muy difundido en el Cretácico del mundo, no se había registrado en América del Sur. Moody & Maisey (1994) indican su probable presencia en Venezuela. El estudio del material colombiano confirma la presencia de este grupo de peces en el continente suramericano. La presencia de dos nuevas especies de Pachyrhizodontidos en el Turoniano de Colombia constituye un nuevo testimonio de la gran extensión geográfica y el alto grado de especiación que alcanzó este grupo de peces durante el Cretácico.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APPLEGATE, S.P. 1970. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama, Part 8, The fishes. *Fieldiana, Geology Memoirs*, **3** (7 y 8):383-433.
- ARAMBOURG, C. 1954. Les poissons crétacés de Jebel Tselfat (Maroc). *Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires*, **118**, Rabat. 188p.
- BARDACK, D. 1962. Taxonomic status and geologic position of cretaceous fish *Ichthyodectes marathonensis*. *The Australian Journal of Science*, Sidney, **24**: 387-388.
- BARTHOLOMAI, A. 1969. The lower Cretaceous elopoid fish *Pachyrhizodus marathonensis* (Etheridge Jnr.). In Campbell, K.S.W. (ed.). *Stratigraphy and Paleontology*, Canberra: 249-263
- CAVIN, L. 1995. *Goulmimichthys arambourgi* n. g., n. sp., un Pachyrhizodontidae (Actinopterygii, Teleostei) d'une nouvelle localité à nodules fossilifères du Turonien inférieur marocain. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II a*, **321**: 1049-1054.
- De PORTA, J. 1965. La Estratigrafía del Cretácico Superior y Terciario en el extremo S del Valle Medio del Magdalena. *Boletín Geológico de la Universidad Industrial de Santander*, **19**: 5-50.
- De PORTA, J. 1970. Presencia de Pycnodontiformes en el Cretáceo Inferior de Colombia. *Geología Colombiana*, **7**: 99-103.
- ETAYO-SERNA, F. 1994. Epílogo: A modo de Historia Geológica del Cretácico en el Valle Superior del Magdalena. In: Etayo-Serna (ed), *Estudios Geológicos del Valle Superior del Magdalena*. Publicación Ecopetrol-Univ. Nac. de Colombia, W. Taller Editorial LTDA, Bogotá, Cap. 20: 1-5.
- FOREY, P.L. 1977. The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Geology)*, **28** (2): 123-204.
- JORDAN, D. S. 1921. Peixes cretaceos do Ceará e Piauí. *Monografia Serv. Geol. min. Brasil*, Rio de Janeiro, **3**: 1-97
- MAISEY, J. G. 1991a. *Rhacolepis* Agassiz, 1841. In Maisey, J. G. *Santana fossils: an illustrated atlas*: 248-257.

- MAISEY, J. G. 1991b. *Notelops* Woodward, 1901. In Maisey, J. G. Santana fossils: an illustrated atlas: 258-271.
- MAISEY, J. G.; BLUM, S. 1991. *Paraelops* Silva Santos, 1971. In Maisey, J. G. Santana fossils: an illustrated atlas: 238-247.
- MOODY, J. M.; MAISEY, J. G. 1994. New cretaceous marine vertebrate assemblages from north-western Venezuela and their significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14** (1): 1-8.
- NYBELIN, O. 1968. The dentition in the mouth cavity of *Elops*. Nobel Symposium, **4**, Courrent Problems of Lower Vertebrate Phylogeny: 439-443.
- PÁRAMO, M. E. 1997a. Les vertébrés marins du Turonien de la Vallée Supérieure du Magdalena, Colombie, Systématique, Paléoécologie et Paléobiogéographie. Tesis doctoral Université de Poitiers, Francia. (inérito).
- PÁRAMO, M. E. 1997b. *Bachea huilensis* nov. gen., nov. sp., premier Tselfatioidei (Teleostei) de Colombie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes*,. Paris, **325**: 147-150.
- REINHART, R. T. 1951. A new shark of the family Ptychodontidae from South America. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences*, Berkeley and Los Angeles, **28**: 195-202.
- SILVA SANTOS, R.; RAMALHO DE OLIVEIRA A. 1994. *Rhacolepis buccalis* Agassiz, 1841 (Pisces, Elopomorpha), no Crétaceo Inferior da Colômbia, AS. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **40**: 339-360.
- SORBINI, L. 1976. L'ittiofauna cretacea di Cinto Euganeo (Padova-Nord Italia); *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, **3**: 479-567.
- TAVERNE, L. 1974. Lostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Académie Royale de Belgique, Mémoires de la Classe de Sciences, Sér. 2*, Bruxelles, **41** (2), 96p.
- TAVERNE, L. 1976. À propos d'*Elopopsis microdon* Heckel, J. J., 1856, du Crétacé moyen d'Afrique et d'Europe et des affinités systématiques de la famille fossile des Pachyrhizodontidae au sein des Téléostéens primitifs. *Rev. Zool. Afr.*, **90** (2): 487-496.
- TAVERNE, L. 1987. On the cranial and caudal osteology of the cretaceous marine teleost *Pachyrhizodus* (Pachyrhizodontidae, Crossognathiformes). *Biol. Jb.*

Dodonaea, **55** (1): 136-145.

TAVERNE, L. 1991. *Greenwoodella tockensis* Taverne and Ross, 1973 from the marine lower Aptian (Töck) of Helgoland (West Germany), the oldest known pachyrhizodontid fish (Teleostei, Crossognathiformes). *Geologisches Jahrbuch*, Hannover, **A 120** (2): 305-309.

TAVERNE, L. 1993. Ostéologie et affinités du téléostéen crétacique *Elopopsis microdon* (Pisces, Crossognathiformes, Pachyrhizodontidae). *Biol. Jb. Dodonaea*, **61**: 172-192.

TAVERNE, L.; ROSS, P. H. 1973. Fischreste aus dem Töck (Unter-Aptian) von Helgoland. *Meyniana*, **23**: 99-111.

WEEKS, L. G. 1957. Origin of carbonate concretions in shales, Magdalena Valley, Colombia. *Bulletin of the Geological Society of America*, **68**: 95-102.

WENZ, S.; FRICOT, C. 1985. Présence de *Pachyrhizodus salmoneus* (Gunther), Pisces, Teleostei, Pachyrhizodontidae, dans l'Albien moyen de l'Aube (France). *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, **22** (4): 7-10

WIFFEN, J. 1983. The first record of *Pachyrhizodus caninus* Cope (Order Clupeiformes) from the late Cretaceous of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, Wellington, **26**: 109-119.

WOODWARD, A. S. 1887. On the fossil teleostean genus *Rhacolepis*, Agassiz. *Proceedings of the Zoological Society, London*, **1887**: 535-542.

WOODWARD, A. S. 1901. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part 4. British Museum (Natural History), 636 p.

WOODWARD, A. S. 1907. The fossil fishes of the English Chalk, **3**. *Palaeontogr. Soc.* (Monogr.), London: 97-128.