

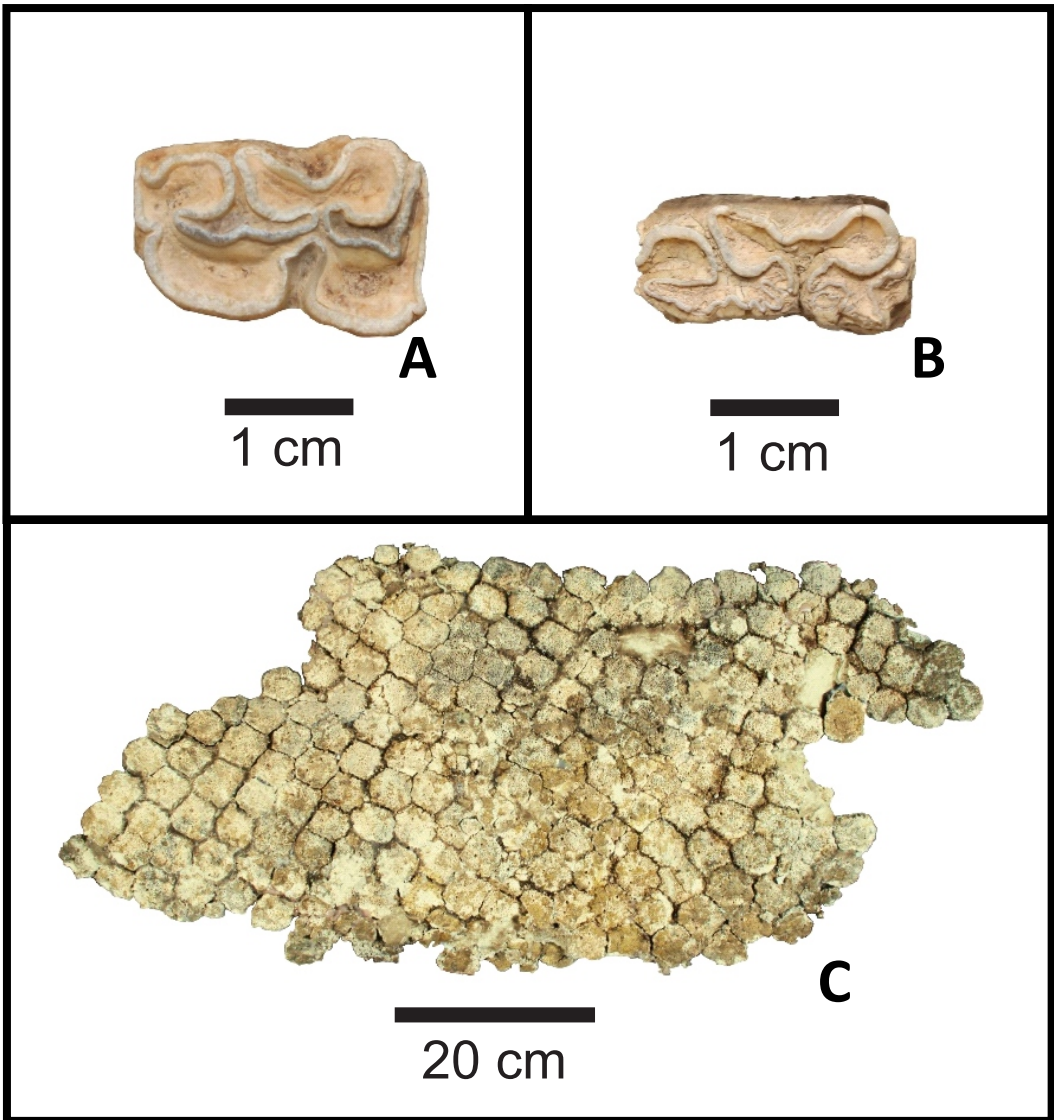
PALEONTOLOGÍA

MEXICANA

Número

8

Volumen 1



Fósiles de vertebrados de Santa Cruz Nuevo, Puebla, del Pleistoceno Tardío. A-B: Molares de caballo. C: Fragmento dorsal de un carapacho de Glyptotherium.

Universidad Nacional Autónoma de México





PALEONTOLOGÍA MEXICANA

ISSN 2007-5189

Segunda Época (2012-actualidad)

Entidad de edición: Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México

EDITOR EN JEFE — EDITOR-IN-CHIEF

Josep Anton Moreno Bedmar
Instituto de Geología, México

COMITÉ EDITORIAL — EDITORIAL ADVISORY BOARD

Miguel Company Sempere
Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, España.

Carles Martin Closas
Facultad de Geología, Universidad de Barcelona, España.

Francisco Javier Vega Vera
Instituto de Geología, UNAM, México.

Angélica Oviedo García, Facultad de Ingeniería
Universidad Autónoma de Chihuahua, México.

Gerardo F. Carbot Chanona
Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera, Instituto de Historia Natural, Chiapas, México.

Victor Adrian Pérez Crespo
Instituto de Geología, UNAM, México.

Roque Aguado Merlo
Departamento de Geología, Universidad de Jaen, España.

Beatriz Aguirre Urreta
Departamento de Paleontología, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Liseth Pérez Alvarado
Instituto de Geosistemas y Bioindicaciones, Universidad Técnica de Braunschweig, Alemania.

EDICIÓN TÉCNICA Y PÁGINA WEB — TECHNICAL EDITION AND WEBSITE

Coordinadora de edición técnica: Sandra Ramos Amézquita

Corrección de estilo: José Roberto Ovando Figueroa

Formación y diseño: León Felipe Álvarez Sánchez y Esmeralda Morales Domínguez

ÍNDICE DE NÚMERO – NUMBER INDEX

PÁGINA / PAGES	ARTÍCULOS – ARTICLES
1	Systematic review of brazilian Nautiloidea cephalopods Vladimir de Araújo Tavora, Débora Barroso Monteiro, Iolanda Clara do Carmo Gomes
17	Preliminary assessment of hadrosaur dental microwear from the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous: Campanian) of Coahuila, northeastern Mexico Héctor E. Rivera-Sylva, Christina I. Barrón-Ortíz, Rafael Vivas González, Rosalba Lizbeth Nava Rodríguez, José Rubén Guzmán-Gutiérrez, Fernando Cabral Valdez, Claudio de León Dávila
29	Adiciones a la mastofauna local Santa Cruz Nuevo, Pleistoceno Tardío de Puebla, México Edwing Jarquin-Abundiz, Ismael Ferrusquia-Villafranca, José E. Ruiz-González
41	Paleogene ostreoids (Bivalvia, Gryphaeidae, Ostreidae) from Northeast Iran Mahmoud Reza Majidifard, Morteza Taherpour-Khalil-Abad, Naeimeh Omidbakhsh, Jafar Taheri, Francisco J. Vega
51	Equinodermos de las familias Echinolampadidae Gray, 1851 y Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847 fósiles y recientes de México: estudio comparativo con base en macro y microestructuras Blanca Estela Buitrón-Sánchez, Francisco Alonso Solís-Marín, Carlos Andrés Conejeros-Vargas, Andrea Alejandra Caballero-Ochoa
65	Restos mandibulares de un cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) del Llano Yosobé, en Tlaxiaco, Oaxaca, México Jair Israel Barrientos-Lara, Jesús Alvarado-Ortega

DATOS DEL PRESENTE NÚMERO – DATA OF THIS NUMBER

Título: [Paleontología Mexicana](#)

ISSN (revista impresa): [0185-478X](#)

(revista electrónica): [2007-5189](#)

Tipo de publicación: [Periódica](#)

Periodicidad: [Semestral](#)

Número de publicación: [Volumen 8 Número 1](#)

Fecha de publicación: [Junio de 2019 \(finales\)](#)

Año de inicio de la publicación: [1954](#)

Materia de la publicación: [550 \(Ciencias de la Tierra\)](#)

Editada por: [Instituto de Geología de la UNAM](#)

Domicilio: [Instituto de Geología, UNAM, Ciudad Universitaria, 04360, Coyoacán, CDMX. \(México\)](#)

Tiraje: No aplica

Tipo de impresión: No aplica

Gramaje: No aplica

Tipo de papel: No aplica

AGRADECIMIENTOS – ACKNOWLEDGEMENTS

Paleontología Mexicana agradece el trabajo editorial realizado en el volumen 8(1) por la M. en C. Sandra Ramos Amézquita y el M. en C. León Felipe Álvarez Sánchez.

DECLARATORIAS – STATEMENTS

Declaratoria de Acceso Abierto

Paleontología Mexicana (PM) provee acceso abierto a todos sus contenidos para la labor académica. Todo el contenido de la revista, desde el inicio de publicación de la revista (1954) hasta la actual fecha, se encuentra publicado en acceso abierto por PM. No existe cargo alguno a los autores y lectores por publicar o descargar el material publicado para fines académicos. De esta forma, PM está bajo el modelo acceso abierto dorado. El acceso a los contenidos de PM es libre en todo momento y sin restricciones. Paleontología Mexicana depende del apoyo financiero del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, del apoyo de la Unidad Editorial del Instituto de Geología, de su comité editorial y su padrón de revisores expertos.



Creative Commons License CC-BY-NC-ND

Paleontología Mexicana (PM) sigue las líneas de la organización Creative Commons. El usuario de PM está en libertad de:

- Copiar, compartir y redistribuir el material en cualquier medio o formato. Bajo los siguientes términos:
- Atribución —Usted debe dar el crédito apropiado, proveer un vínculo a la licencia, e indicar si se hicieron cambios. Lo puede hacer en cualquier manera razonable, pero no de ninguna manera que sugiera que el licenciante lo respalda a usted o a su uso.
- No comercial — No puede usted usar el material para propósitos comerciales.
- Sin restricciones adicionales—Usted no puede aplicar términos legales medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros de hacer cualquier otra cosa que la licencia permite.
- Sin Derivados —Si usted hace un remix, transforma, o reconstruye el material, entonces usted no puede distribuir el material modificado.

Avisos:

- No se dan garantías. Es posible que la licencia no le proporcione todos los permisos necesarios para su uso previsto. Por ejemplo, otros derechos como la publicidad, privacidad, o derechos morales pueden limitar el uso del material.
- Usted no tiene que cumplir con la licencia para elementos del material de dominio público o donde su uso está permitido por una excepción o limitación aplicable.

Sobre derechos de autor (copyright) y de publicación

Paleontología Mexicana permite a los autores mantener los derechos de autor sobre el material incluido en sus contribuciones (a menos que existan demandas legítimas de terceros) y retener los derechos de publicación sin restricciones, con la condición de citar de forma precisa la fuente exacta de PM para así respetar los derechos de autor.



DORA: Declaración de San Francisco sobre la evaluación de la Investigación.

Paleontología Mexicana se adhiere como firmante a la Declaración de San Francisco sobre la Evaluación de la Investigación (San Francisco Declaration on Research Assessment, DORA). Ver la siguiente liga: <https://sfdora.org/read/es>

Open Access Statement

Paleontología Mexicana (PM) provides open access to all the articles that it publishes. All the content of the journal, from the beginning of publication of the journal (1954) to the current date, is published in open access. There is no charge to authors and readers for publishing or downloading the published material for academic purposes. In this way, PM is under the golden open access model. Access to PM content is free at all times and without restrictions. PM depends on the financial support of the Institute of Geology of the National Autonomous University of Mexico (UNAM), on the editorial support of the Department of publications of the Institute of Geology, UNAM, on its editorial committee and its list of expert reviewers.



Creative Commons License CC-BY-NC-ND

Paleontología Mexicana follows the Creative Commons lines. You are free to:

- Share —copy and redistribute the material in any medium or format

Under the following terms:

- Attribution —You must give appropriate credit, provide a link to the license, and indicate if changes were made. You may do so in any reasonable manner, but not in any way that suggests the licensor endorses you or your use.
- Non-Commercial —You may not use the material for commercial purposes.
- No additional restrictions —You may not apply legal terms or technological measures that legally restrict others from doing anything the license permits.
- No Derivatives —If you transform, remix or build upon the material, you may not distribute the modified material.

Notices:

- No warranties are given. The license may not give you all of the permissions necessary for your intended use. For example, other rights such as publicity, privacy, or moral rights may limit how you use the material.
- You do not have to comply with the license for elements of the material in the public domain or where your use is permitted by an applicable exception or limitation.

Concerning copyright and publishing rights

Paleontología Mexicana allows all authors to hold the copyright of the material included in their contributions (provided that no rightful claims can be raised by a third party) and to retain publishing rights, without restrictions. The authors are required to cite the original source of such material within Paleontología Mexicana.



DORA: San Francisco Declaration on Research Assessment.

Paleontología Mexicana adheres as a signatory to the San Francisco Declaration on Research Assessment (DORA). Please see the link: <https://sfdora.org/read/>



Systematic review of brazilian Nautiloidea cephalopods

Vladimir de Araújo Tavora^{a,*}; Débora Barroso Monteiro^a; Iolanda Clara do Carmo Gomes^a

^aUniversidade Federal do Pará, Instituto de Geociências, Faculdade de Geologia, Laboratório de Paleontologia, Caixa Postal 1611, 66075-110, Belém, Pará, Brazil.

* vladimir@ufpa.br

Abstract

This work deals with the systematic study of the nautiloid cephalopods from Brazil recorded in Manacapuru, Ponta Grossa, Maria Farinha and Pirabas formations (Silurian-Devonian, Devonian, Paleocene and Lower Miocene, respectively) at Pará, Paraná and Pernambuco states. Herein are presented the Paleozoic species *Michelinoceras* cf. *M. telamon* (Hall, 1879), *M. sp.A*, *M. sp.B* and the first record of *Trematoceras exile* (Hall, 1861) and *Spyroceras crotalum* (Hall, 1861). For Cenozoic taxa was confirmed *Nautilus pernambucensis* (Maury, 1930), *Hercoglossa lamegoi* Oliveira, 1953 and *Aturia ackermanii* Oliveira, 1958 were considered synonymous of *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson, 1936 and *Aturia cubanesis* (Lea, 1841) respectively.

Keywords: Brazil, Cenozoic, Nautiloidea, systematic.

Resumen

Este trabajo trata sobre el estudio sistemático de los cefalópodos nautiloideos colectados en estratos del Silúrico-Devónico, Devónico, Paleoceno y Mioceno Inferior, correspondientes a las formaciones Manacapuru, Ponta Grossa, Maria Farinha y Pirabas en las provincias de Pará, Paraná y Pernambuco. En este trabajo se presentan las especies paleozoicas *Michelinoceras* cf. *M. telamon* (Hall, 1879), *M. sp.A*, *M. sp. B*, el primer registro de *Trematoceras exile* (Hall, 1861) y *Spyroceras crotalum* (Hall, 1861). Para el cenozoico se confirma la presencia de *Nautilus pernambucensis* (Maury, 1930), *Hercoglossa lamegoi* Oliveira, 1953 y *Aturia ackermanii* Oliveira, 1958 y las sinonimias con *Hercoglossa harrisi* Miller y Thompson, 1936 y *Aturia cubanesis* (Lea, 1841).

Palabras clave: Brazil, Cenozoico, Nautiloidea, sistematica.

1. Introduction

The nautiloid cephalopods were highly diversified into many different orders during the Early Paleozoic and most became extinct by the end of Devonian, from these, only five species of *Nautilus* are alive today. During mid-Devonian, the ammonoids began to evolve as an offshoot of one of these extinct groups of straight-shelled nautiloids, the Bactritida, an obscure group, and regarded as a transitional stock between nautiloids and ammonoids (Miller and Thompson, 1936; Jain, 2017).

One of the biggest gaps of brazilian paleontological research is the systematic review of Nautiloidea cephalopods, specially to define its relation with the synchronous faunas and biogeographic patterns identified in the Americas. This

paper deals with the systematic studies of 54 specimens of Manacapuru, Ponta Grossa, Maria Farinha and Pirabas formations, deposited in the paleoinvertebrates collection at Museu de Ciências da Terra- CPRM/RJ- Divisão de Geologia e Mineralogia (DGM), Museu Nacional/Universidade Federal Rio de Janeiro (MN/UFRJ), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia e Geociências da Universidade Federal de Pernambuco (DGEO-CTG-UFPE), Instituto de Geociências da Universidade Federal Rio de Janeiro (Cf- Cephalopoda collection, IB- Ignácio Brito collection) and Museu de Geociências- Universidade Federal do Pará (MG/UFPA).

The records of nautiloids of the Ponta Grossa Formation were formalized by Clarke (1913) and Ferreira and Cassab (1996). In other works (i.e. Lange and Petri,

1967; Bosetti *et al.*, 2012; Carbonaro and Ghilardi, 2016; Cichowolski and Rustán, 2017), occurrences are restricted to citations. For the Maria Farinha Formation White (1887) introduced the systematic characterization recognizing *Nautilus sowerbyanus*, later considered as *Eutrephoceras pernambucensis* by Maury (1930). Oliveira (1953) repositioned this species at *Cimomia* genus and proposed the new species *Hercoglossa lamegoi*. At Manacapuru Formation the nautiloids were recorded by Ferreira and Cassab (1996) and only cited by Tomassi *et al.* (2015), while at the Pirabas Formation Oliveira (1958) described *Aturia ackermanii*.

The Paleozoic specimens studied in this work were collected in the Jaguariaíva site, near Jaguariaíva city, Paraná State, (24°14'S, 49°42'W) and Ribeirão do Norte locality, near Rio Bonito city, Goiás State (16° 55' 48" S, 51° 46' 48" W) as well as Tapajós river outcrop, near Itaituba city (4°17'22"S, 56°1'55"W), Vira Mundo waterfall, Trombetas river (1°3'14"S, 57°3'11"W), locality 1 (3°7'36"S, 51°47'23"W) and locality 2 (3°7'38"S, 51°47'19"W) situated at Travessão 27 site, near Altamira city, located at Pará state (figures 1, 2, 3 and 4). The Cenozoic specimens

are coming from the Poty quarry, Paulista city (7° 56' 24" S, 34° 52' 20" W), Pernambuco state (Figure 5), Pedro Teixeira district (1°10'38"S, 47°13'W), near Capanerma city and Atalaia beach, Salinópolis city (0° 36' 5" S, 47° 18' 48" W), Pará state (Figure 6). The Paleozoic nautiloids identified were typical of cool to temperate regions and the Cenozoic species lived in subtropical to tropical shallow marine environments with normal salinity (Cichowolski and Rustán, 2017; Nielsen *et al.*, 2009). The current contribution synthesizes and updates the current knowledge of Brazilian Nautiloidea and this will allow to define its relation with the synchronous faunas and biogeographic patterns identified in the Americas.

2. Location and stratigraphy

The Amazon Basin, with an area of approximately 500000 km² and elongated in the ENE and WSW direction, covers portions of the states of Amazonas and Pará. An initial stage of pulsating deposition of alternating glacial and marine sedimentary rocks in the basin was followed by

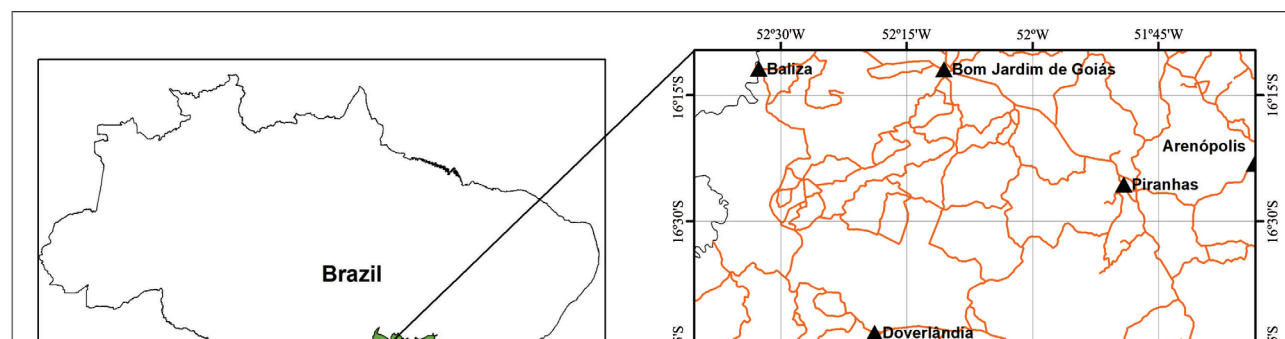


Figure 1. Map showing the localities study area in Goiás and Paraná states where the fossil nautiloids were collected.

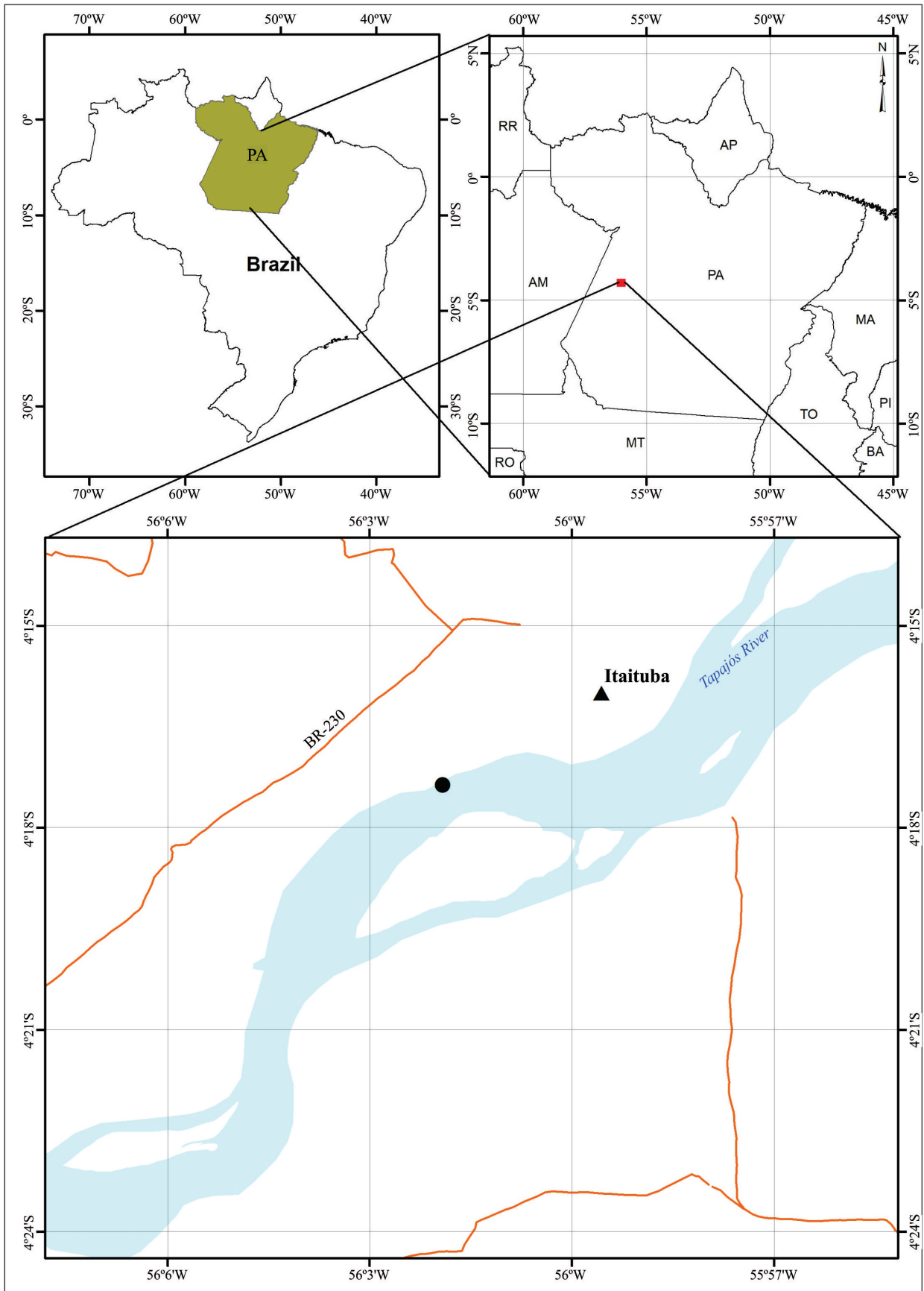


Figure 2. Map showing the locality study area in Pará state and Itaituba city where the fossil nautiloids were collected.

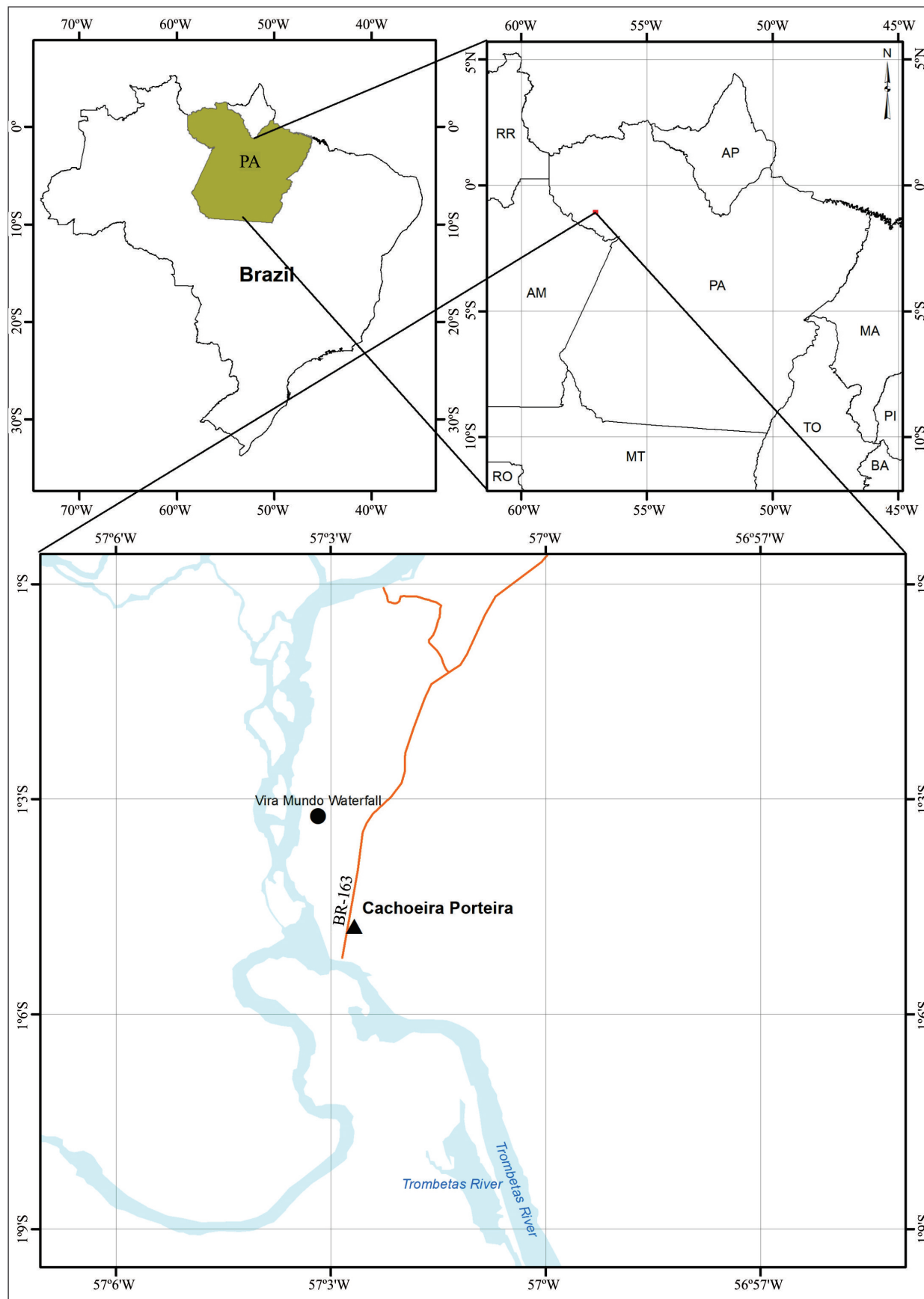


Figure 3. Map showing the localities study area in Pará state and Vira Mundo waterfall where the fossil nautiloids were collected

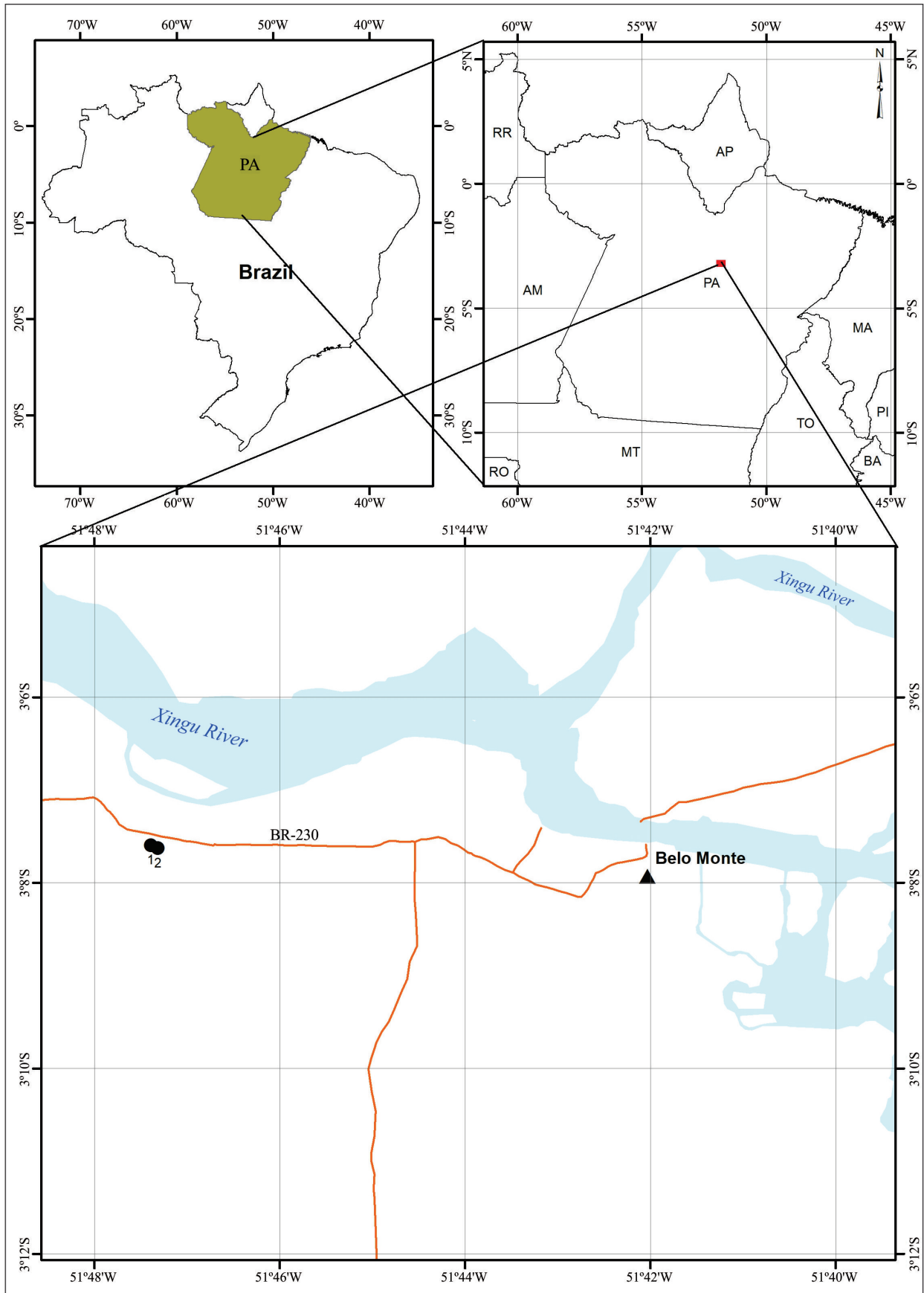


Figure 4. Map showing the localities study area in Pará state and Belo Monte Site where the fossil nautiloids were collected.

a transgressive-regressive cycle (Devonian and Tournasian Sequence) of deposition of marine and glacial sedimentary rocks of the Urupadi and Curuá groups, which extended to the northwestern African basins, without connection to the Solimões Basin to the west (Scheffler *et al.*, 2014).

The Manacapuru Formation is composed by fine to medium sandstones, shales and laminated siltstones interbedded, deposited in shallow marine environment with coastal influence and normal to low salinity, in times of marine ingression/regression which occurred during the sineclise stage of the Amazonas Basin evolution. The paleontological content of this formation presents linguloid and rhynchonellid brachiopods, tentaculitoids, conularids, rare orthoconic cephalopods, acritarcha, chitinozoans and ichnofossils (Cunha *et al.*, 1994, 2007; Tomassi *et al.*, 2015).

The Paraná Basin is a huge intracratonic basin on the South-American platform, with NE-SW elongated shape located in southernmost Brazil and northwestern Uruguay, parts of Paraguay and Argentina, occupies a surface area of about 1700000 km², where the sedimentary fill was conditioned by tectonic-eustatic cycles linked to the evolution of West Gondwana during Palaeozoic and Mesozoic times (Holz *et al.*, 2010).

The Ponta Grossa Formation is dominated by mudstones, siltstones, black shales, and fine sandstones in its lower portion (Jaguariaíva Member), deposited in shallow marine shelf environment while the middle portion is composed by sandstone-dominated (Tibagi Member). Finally, siltstones, fine- to medium-grained sandstones and subordinate black

shales characterize its upper portion (São Domingos Member). This formation exhibits three major (3rd-order) depositional sequences containing a record of three to seven higher-order relative sea-level cycles regressive profile of high- to low- energy oscillations (Sedorko *et al.*, 2018). The paleontological content of this lithostratigraphic unit presents brachiopods, trilobites, bryozoans, conularids, bivalves, gastropods, cephalopods, tentaculitoids, annelids, echinoderms, fishes and plants of middle Emsian (Devonian) age (Milani *et al.*, 2007; Holz *et al.*, 2010).

The Paraíba Basin in northeastern Brazil occupies a continental area of about 7600 km² and oceanic area about 31400 km², extending along continental shelf deeper than 3000 m, where a complete carbonate sequence of Cretaceous-Paleogene rocks is present. The depositional history of these rocks started with the Beberibe Formation, followed by the Itamaracá, Gramame and Maria Farinha formations, deposited on a carbonate distal steepened ramp (Nascimento-Silva *et al.*, 2011).

The Maria Farinha Formation is composed of limestones, marly limestones and thick levels of marls in its lower portion, while dolomitic limestones, containing fossil reefs and lagoonal reefs, characterize its upper portion. This formation exhibits regressive profile of high- to low-energy oscillations. At the contact between the Gramame and Maria Farinha formations, there is an erosional unconformity characterized by a carbonate sequence with intraclasts, displaying conglomeratic aspect associated to the Cretaceous-Paleogene transition (Nascimento-Silva *et al.*,

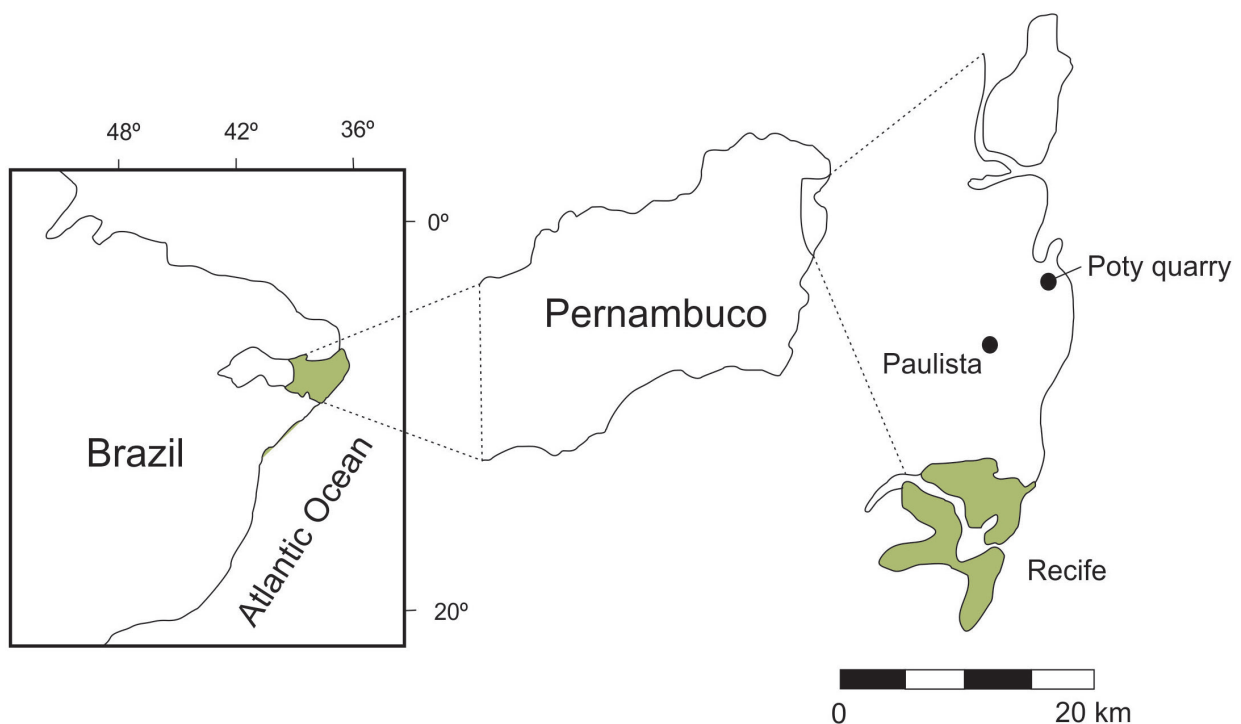


Figure 5. Map showing the locality study area in Pernambuco state and Poty quarry where the fossil nautiloids were collected (Távora and Miranda, 2004)

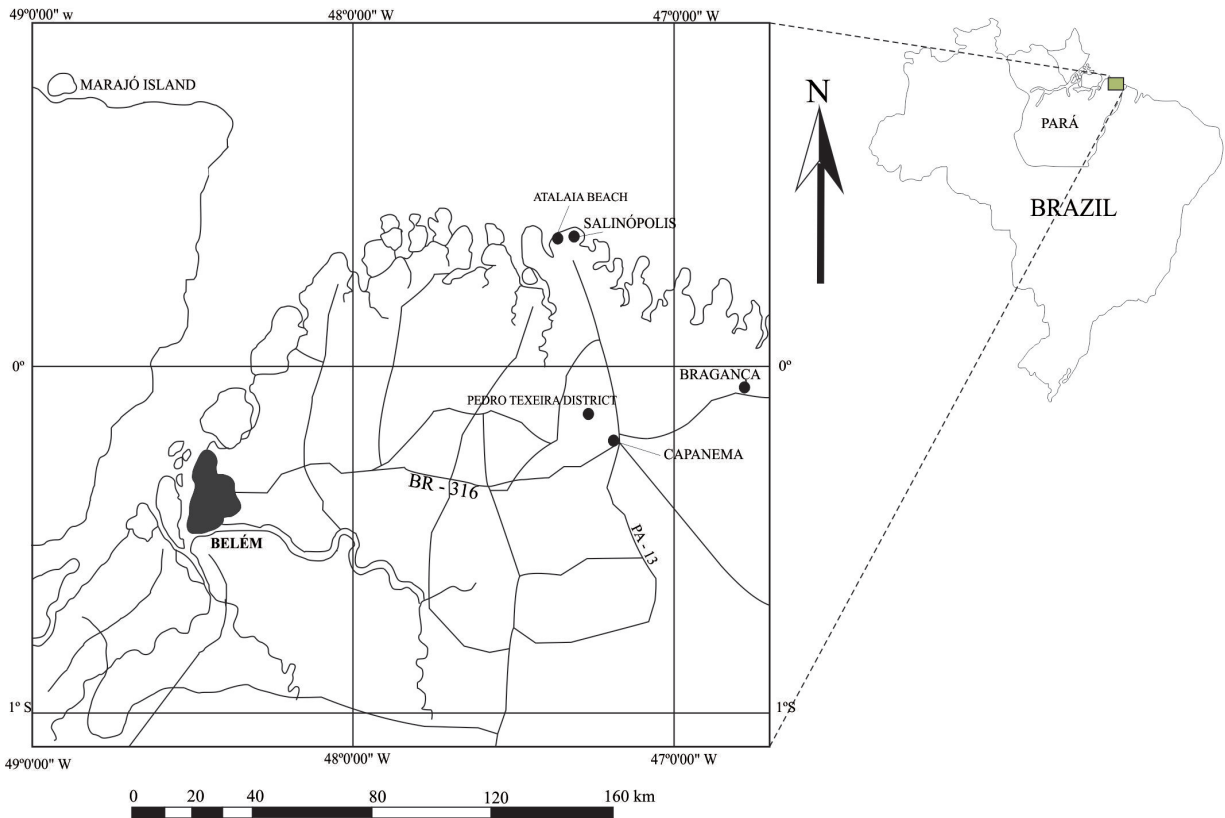


Figure 6. Map showing the localities study area in Pará state and Atalaia Beach and Pedro Teixeira District where the fossil nautiloids were collected.

2011). The paleontological content of this lithostratigraphic unit presents calcareous algae, foraminifera, corals, bryozoans, bivalves, gastropods, cephalopods, decapods crustaceans, echinoderms, fishes, reptiles and plants of Paleocene-Eocene age (Távora and Miranda, 2004).

The sedimentary evolution in western Amazonia region, during the Miocene was mostly influenced by NW-SE normal faults dipping northeasterly and also sets of NE-SW strike-slip and transfer faults. This geometry is related a manifestation of the final extensional deformation phase of to the Gondwana breakup responsible for the split of South American and African continents (Costa *et al.*, 1993; Rossetti and Góes, 2004).

The Pirabas Formation (Maury, 1925), with broadly outcrops along northeastern region of the Pará, Maranhão, and Piauí states, provides some of the best marine Cenozoic paleontological occurrences in Brazil. The Pirabas Formation-type location is the Pirabas River estuary, near the Salinópolis city, northeastern of Pará state in the Bragantina platform east of Salinas County in Pará state (Rossetti and Góes, 2004). The Pirabas Formation consists of richly fossiliferous limestones that indicate a warm, shallow marine depositional environment where lived foraminifera, ostracods, porifera, corals, bryozoans, bivalves, gastropods, cephalopods, decapoda and cirripedia

crustaceans, echinoderms, fishes, reptiles and mammals all of Lower Miocene age (Fernandes, 1981; Távora *et al.*, 2010; Zagorsek *et al.*, 2014; Ramalho *et al.*, 2015).

3. Systematic descriptions

The descriptions, systematic classification, essential terminology and nomenclature used in this paper is mainly based on Flower (1945), Miller (1947), Teichert *et al.* (1964) and Dzik (1984). In addition, other complementary works such as Clarke (1913), Miller and Thompson (1936), Oliveira (1953, 1958), Nielsen *et al.* (2009), Wilson (2014) and Laurito and Mora (2018) were considered.

The following abbreviations are used to indicate the dimensions of the Orthoceratida, h: height; l: length; ml: maximum length; mw: maximum width; bs: basal septa; cd: camerae distance; si: septa interspace and st: suture thickness. For Nautilida, fd: full diameter; mh: maximum height; mw: maximum width; sd: siphuncle diameter and ud: umbilical diameter.

Subclass Nautiloidea Agassiz, 1847
Order Orthoceratida Kühn, 1940
Family Orthoceratidae Kühn, 1940

Genus *Michelinoceras* Foerste, 1932

Michelinoceras cf. *M. telamon* (Hall, 1879)
Figure 7A

- 1879 *Orthoceras telamon* Hall. pt. 2, pl. 85, figs. 3–4.
1899 *Michelinoceras telamon* (Hall). Hall, p. 289, fig. 223.
1903 *Orthoceras telamon* Hall. Clarke and Ruedmann, p. 642.
1939 ?*Michelinoceras telamon* (Hall). Kindle and Miller, p. 87.
1996 “*Orthoceras*” sp. Ferreira and Cassab, p. 316.
2014 *Michelinoceras telamon* (Hall). Wilson, p. 190–191.

Description: Straight, narrow, subcylindrical, regularly and gradually enlarging orthoconic shell, with smooth chambers, concave and regularly spaced septa. Apical angle four degrees, concavity of septa about 100 degrees.

Occurrence: United States of America: Hamilton Group, Middle Devonian (Hall, 1879; Grabau, 1899; Kindle and Miller, 1939; Wilson, 2014); Brazil: Manacapuru Formation, Silurian-Devonian (Ferreira and Cassab, 1996).

Material: one shell fragment (MN 2448-I) from the Tapajós river outcrop, near Itaituba city, Pará State, Brazil.

Dimensions: l: 35 mm; mw: 9 mm; cd: 4 mm.

Discussion: The preservational features of this specimen suggests that is belong to the *Michelinoceras* genus, but the diagnostic morphological elements for species classification are obliterated, not allowing systematic characterization as *M. telamon*.

Michelinoceras sp. A
Figure 7B

- 1913 *Orthoceras* cf. *O. gamkaense* Reed. Clarke, p. 159, pl. 8, fig. 10.
1996 *Michelinoceras gamkaense* (Reed). Ferreira and Cassab, p. 313–314.
1996 “*Orthoceras*” sp. A. Ferreira and Cassab, p. 314–315.

Description: Straight, elongate, narrow, long, subcylindrical, gradually tapering orthoconic shell. Inflated embryonic area, long and simple living chamber, circular cross section and septal necks straight. External surface crossed by delicate, contiguous and regularly convex transverse lines. A rounded and central cavity at posterior end suggest the position of siphuncle. Inflated and broadly rounded apical end resembling a septum and septal neck.

Occurrence: Brazil: Ponta Grossa Formation, Devonian (Clarke, 1913; Ferreira and Cassab, 1996).

Material: two shell fragments, from the Jaguariaíva site, near Jaguariaíva city, Paraná State, Brazil (DGM 87-I) and Ribeirão do Norte locality, near Rio Bonito city, Goiás State, Brazil (DGM 2001-I).

Dimensions: (DGM 87-I): l: 80 mm; mw: 25 mm; bs:

15 mm; si: 17 mm; (DGM 2001-I): l: 40 mm; mw: 10 mm; bs: 8 mm.

Discussion: The preservational setting of this specimen suggests that belongs to the *Michelinoceras* genus. Others diagnostic morphological elements for species classification are obliterated due the preservation, causing doubted systematic characterization at specific status.

Michelinoceras sp.B
Figure 7C

- 1996 “*Orthoceras*” sp. B. Ferreira and Cassab, p. 315.
1996 “*Orthoceras*” sp. C. Ferreira and Cassab, p. 315.

Description: Straight conical orthocone shell with narrow and probably smooth chambers; straight traverse sutures with a concave, delicate and slightly undulated striae at each suture.

Occurrence: Brazil: Manacapuru Formation, Silurian-Devonian (Ferreira and Cassab, 1996).

Material: three shell fragments (MN 3306-I) and ten shell fragments (MN 2700-I), from the Vira Mundo waterfall, Trombetas river, Pará State, Brazil.

Dimensions: (MN 3306-I) l: 20 mm; mw: 9 mm; (MN 2700-I) ml: 21 mm; mw: 17 mm, on average.

Discussion: The specific diagnostic morphological elements are obliterated by fossilization state, preventing systematic characterization at specific status.

Family Pseudorthoceratidae Flower and Caster, 1935
Genus *Trematoceras* Eichwald, 1851

Trematoceras exile (Hall, 1861)
Figures 7D, 7E

- 1861 *Orthoceras exile* Hall, p. 78, pl. 8, fig. 5.
1903 *Orthoceras exile* Hall. Clarke and Ruedmann, p. 625.
1939 *Michelinoceras? exile* (Hall). Kindle and Miller, p. 101.
1996 “*Orthoceras*” cf. *O. gamkaense* (Reed). Ferreira and Cassab, p. 315–316.
2014 *Dolorthoceras exile* (Hall). Wilson, p. 191.

Description: Elongate, straight, slender, depressed, cylindrical, very gradually tapering, swelling in the first third, with circular cross-section and probably thick orthocone shell. Septa distant and convex. Straight traverse sutures, parabolically ending apical. Transverse striae in the external surface no visible.

Occurrence: United States of America: Hamilton Group, Middle Devonian (Hall, 1861; Kindle and Miller, 1939; Wilson, 2014); Brazil: Manacapuru Formation, Silurian-Devonian (Tomassi *et al.*, 2015) and Ponta Grossa Formation, Devonian (Ferreira and Cassab, 1996).

Material: one shell fragment (DGM 1573-I) from the Jaguariaíva site, near Jaguariaíva city, Paraná State, four shell fragments (MPEG 3089-I, MPEG 3090-I, MPEG

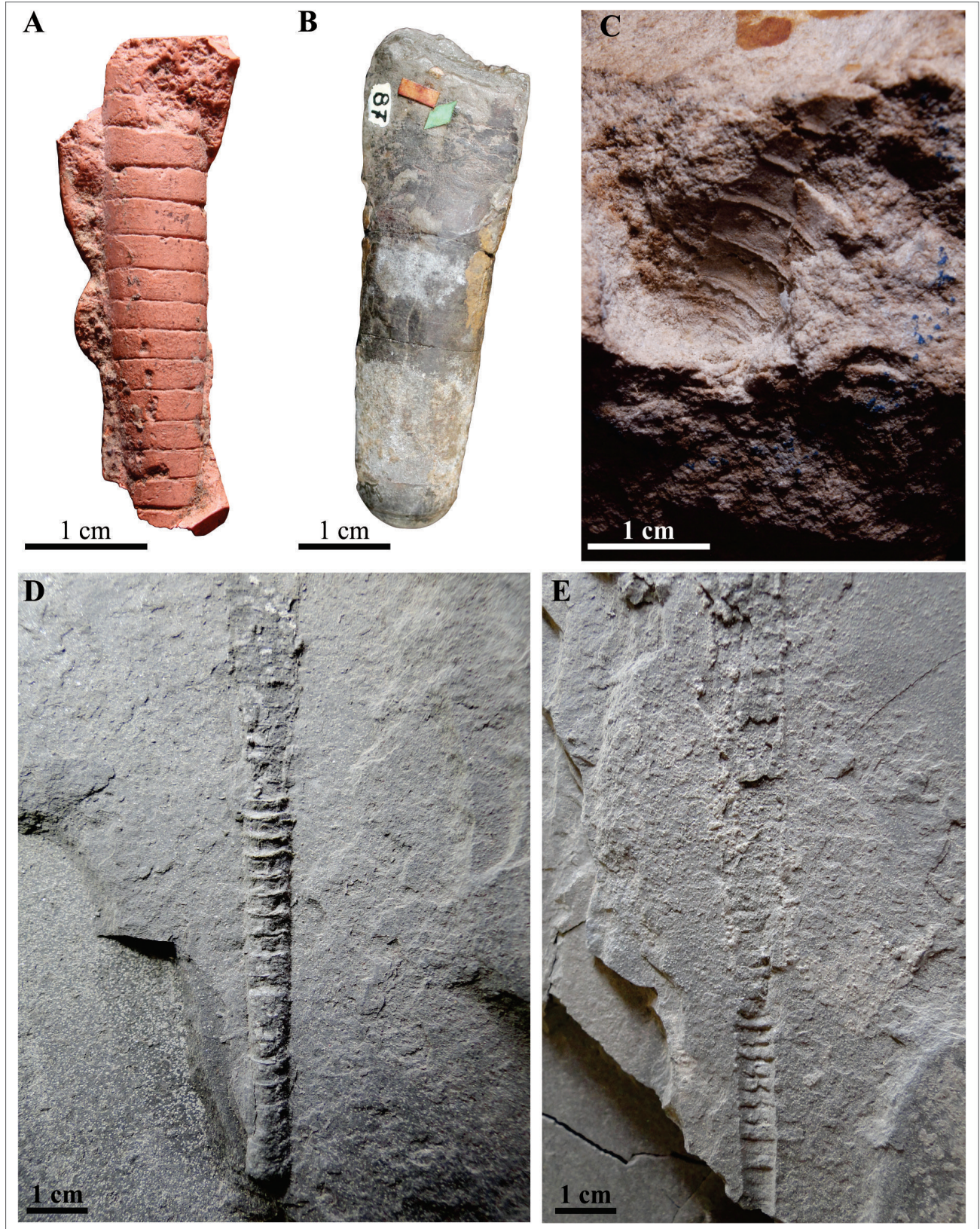


Figure 7. Longitudinal view: A: *Michelinoceras* cf. *M. telamon* (Hall, 1879) (MN-2448-I); B: *M. sp. A* (DGM-87-I); C: *M. sp. B* (MN-3306-I); D: *Trematoceras exile* (Hall, 1861) (MPEG-3089-I); E: *Trematoceras exile* (Hall, 1861) (MPEG-3090-I).

3091-I, MPEG 3092-I) from localities 1 and 2, Travessão 27 site, near Altamira city, Pará State, Brazil.

Dimensions: (DGM 1573-I) l: 145 mm; mw: 12 mm; (MPEG 3089-I): l: 65 mm; mw: 7 mm; (MPEG 3090-I): l: 63 mm; mw: 7 mm; (MPEG 3091-I): l: 27 mm; mw: 5 mm; (MPEG 3092-I) l: 34 mm; mw: 4 mm.

Discussion: Although the preservation of these specimens is not all that could be desired, the above description presents the main diagnostic characters that allows recognize *T. exile*.

Family Kionoceratidae Hyatt, 1900

Genus *Spyroceras* Hyatt, 1884

Spyroceras crotalum (Hall, 1861)

Figures 8A, 8B, 8C

1861 *Orthoceras crotalum* Hall, p. 78–79, pl. 8, figs. 1–2.

1903 *Orthoceras* (*Spyroceras*) *crotalum* Hall. Clarke and Ruedmann, 622.

1913 *Spyroceras zoilus* Clarke, p. 159–160, pl. 8, fig. 11.

1939 *Spyroceras crotalum* (Hall). Kindle and Miller, p. 101.

1996 *Spyroceras meloi* Ferreira and Cassab, p. 311–312, figs. 1, 3–4.

Description: Narrow, straight, cylindrical and very gradually tapering orthocone shell. Straight transverse sutures. Septa numerous, moderately convex, more visible toward the apical end, at intervals equal to those of the rings. External surface marked by strong, high and rounded transverse annulations, little undulating or bent backwards on one side not corresponding with the line of septa, become more conspicuous toward the aperture and the outline of latter annulations may become oblique (Figure 8B). Other important and well marked morphological character are delicate, longitudinal and contiguous striae sometimes slightly undulated, in passing over the annulations, more elevated near the outer chamber.

Occurrence: United States of America: Hamilton Group, Middle Devonian (Hall, 1861; Kindle and Miller, 1939; Wilson, 2014); Brazil: Manacapuru (Silurian-Devonian) and Ponta Grossa (Devonian) formations (Clarke, 1913; Ferreira and Cassab, 1996).

Material: one shell fragment (DGM 86-I) from the Ponta Grossa city, Paraná State, Brazil and one shell fragment (MN 6082-I), from the Tapajós river outcrop, near Itaituba city, Pará State, Brazil.

Dimensions: (DGM 86-I): l: 145 mm; mw: 20 mm; bs: 6 mm; si: 7 mm; st: 4 mm; (MN 6082-I): l: 140 mm; mw: 25 mm; bs: 8 mm; si: 7.5 mm; st: 3 mm.

Discussion: The species *Orthoceras crotalum* was included in *Spyroceras* genus since Kindle and Miller (1939). The morphological features of *S. meloi*, including shape and size of orthoconic shell, septa numbers, annulated surface and longitudinal striae patterns are diagnostic of *S.*

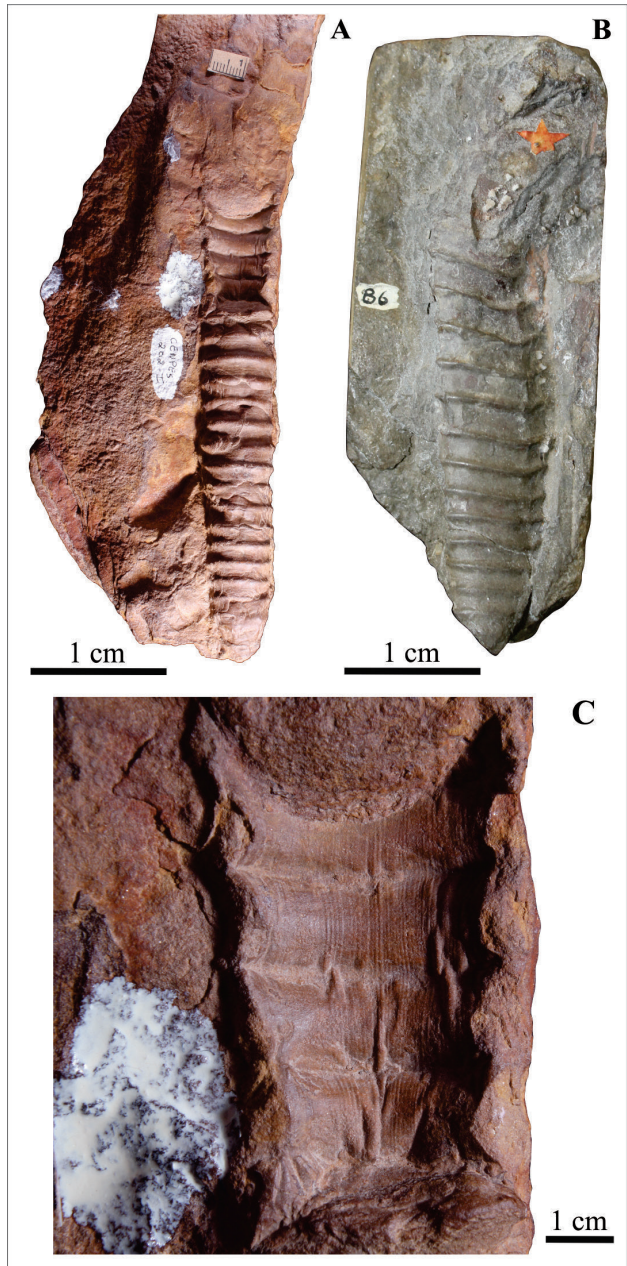


Figure 8. Longitudinal view: A: *Spyroceras crotalum* (Hall, 1861) (MN-6082-I); B: *Spyroceras crotalum* (Hall, 1861) (DGM-86-I); C: Details of external surface showing transverse annulations, and the longitudinal striae of *Spyroceras crotalum* (Hall, 1861) (MN-6082-I).

crotalum. Also, the morphological review of *Kionoceras zoilus* is sufficient to consider it synonymous with *S. crotalum* considering that the differences, including the oblique pattern of the annulations represents taphonomic signatures or intraspecific variation.

Order Nautilida Agassiz, 1847
Suborder Nautilina Agassiz, 1847
Family Nautilidae Blainville, 1825
Genus *Hercoglossa* Conrad, 1866

Hercoglossa harrisi Miller and Thompson, 1936
Figure 9A–E; Figure 10A

- 1936 *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson, p. 62–64, pl. 7, figs. 1–2.
1947 *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson, p. 51–53, pl. 35, figs. 1–4, pl. 53, figs. 1–2.
1953 *Hercoglossa lamegoi* Oliveira, p. 27–30, est. 3, figs. 1–3, est. 4, figs. 1–2.
1993 *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson. Schmidt and Jung, p. 349, fig. 4–3.

Description: Nautilonic, involute, sublenticular to subglobose shell, rapidly expanded oral and large, consisting of at least four or five whorls. Early whorls wider than high and broadly rounded laterally and rather deep dorsally. Living chamber compressed laterally and gently rounded ventrally, length longer than half of the one complete whorl. Septa concave transversely, curved ventrally and dorsally, defining a sigmoidal outline; septal necks cylindrical, a third as long as the camerae. In mature specimens there are at least 10 camerae in phragmocone. Each suture is formed by a large broadly ventral saddle and narrower dorsally with shallow and rounded lateral lobe, followed by a rounded dorsolateral saddle and lobe. Ending with a broader lower rounded asymmetrical saddle and a broad rounded dorsal lobe. Umbilicus small, inconspicuous, closed and low ends. Rounded and gently distinct umbilical flanges. Siphuncle small, circular in cross section, located nearer the venter than the dorsum (Figure 10A).

Occurrence: United States of America: Midway Group, Paleocene (Miller and Thompson, 1936; Miller, 1947); Trinidad: Soldado Rock, Paleocene (Miller and Thompson, 1936; Miller, 1947); Venezuela: Misoa-Trujillo Formation, Paleocene (Miller and Thompson, 1936; Miller, 1947); Brazil: Maria Farinha Formation, Paleocene (Oliveira, 1953).

Material: 13 shells (DGEO-CTG-UFPE-2435, DGEO-CTG-UFPE-2436, DGEO-CTG-UFPE-2439, DGEO-CTG-UFPE-2446, DGEO-CTG-UFPE-2448, DGEO-CTG-UFPE-2450, DGEO-CTG-UFPE-2452, DGEO-CTG-UFPE-2453, DGEO-CTG-UFPE-2455, DGM 4097-I, DGM 4306-I, 033-Cf, 144-IB) from Poty quarry, Paulista city, Pernambuco State, Brazil.

Dimensions: The specimens have on average fd: 150 mm; mh: 87 mm; mw: 105 mm; sd: 3 mm; ud: 12 mm.

Discussion: Miller (1947) reported that *H. harrisi* is a rather primitive member of the genus, and its most distinctive character is the shape of suture, including the low ventral saddle, narrow lateral lobes and narrow dorsolateral saddles. Accordingly Oliveira (1953) the differences between *H. harrisi* and *H. lamegoi* are the shape and outline of lateral saddles and dorsal lobe. In this research is considered that the differences pointed out by Oliveira (1953) are a result of ontogenetic or intraspecific variations, and that the same

shape of suture is sufficient for to consider *H. lamegoi* as synonymous of *H. harrisi*.

Genus *Nautilus* Linnaeus, 1758

Nautilus pernambucensis (Maury, 1930)
Figure 9F–J; Figure 10B

- 1887 *Nautilus sowerbyanus* White, p. 230–231, est. 25, figs. 1–4.
1930 *Eutrephoceras pernambucense* Maury, p. 249–250.
1947 *Cimomia pernambucense* (Maury). Miller, p. 45–46, pl. 30, figs. 1–4.
1953 *Cimomia pernambucensis* (Maury). Oliveira, p. 27–30, est. 3, figs. 1–3, est. 4, figs. 1–2.

Description: Planispiral, involute, subglobose and smooth shell; rounded transversely, convex ventrally and gently curved at contact with lateral lobes, transverse section reniform. Whorls increasing rapidly, ovate whorl section. The whorls enveloping form a well marked concave zone. Undulate to nearly direct line septal suture defined by shallow lobes and absence of ventral lobe (Figure 10B). This suture crossing the periphery and great part of each side, sometimes forward curve near umbilicus. Umbilicus very small and narrow with rounded ends.

Occurrence: Brazil: Maria Farinha Formation, Paleocene (Oliveira, 1953).

Material: 14 shells (DGEO-CTG-UFPE-1220, DGEO-CTG-UFPE-2438, DGEO-CTG-UFPE-2439, DGEO-CTG-UFPE-2443, DGEO-CTG-UFPE-2444, DGEO-CTG-UFPE-2445, DGEO-CTG-UFPE-2449, DGEO-CTG-UFPE-2451, DGEO-CTG-UFPE-2454, DGEO-CTG-UFPE-2456, DGEO-CTG-UFPE-4755, DGM 4106-I, MN 3057-I, 287-IB) from Poty quarry, Paulista city, Pernambuco State, Brazil.

Dimensions: The specimens have on average fd: 175 mm; mh: 31 mm; mw: 98 mm; sd: 5 mm; ud: 32 mm.

Discussion: The specimens described by White (1887) at Maria Farinha Formation as *Nautilus sowerbyanus*, typical species of the Cretaceous of Europe were once again studied by Maury (1930), that pointed out resemblance of these specimens with tertiary species of Texas and Peru. Accordingly she proposed the new name *Eutrephoceras pernambucense* for this Brazilian species. Miller (1947) repositioned the taxon and Oliveira (1953) it confirms at *Cimomia* genus. Finally Dzik (1984) considered *Cimomia* as a variety and synonymous with *Nautilus*.

Family Aturidae Chapman, 1857
Genus *Aturia* Bronn, 1838

Aturia cubaensis (Lea, 1841)
Figures 9K–M; Figure 10C

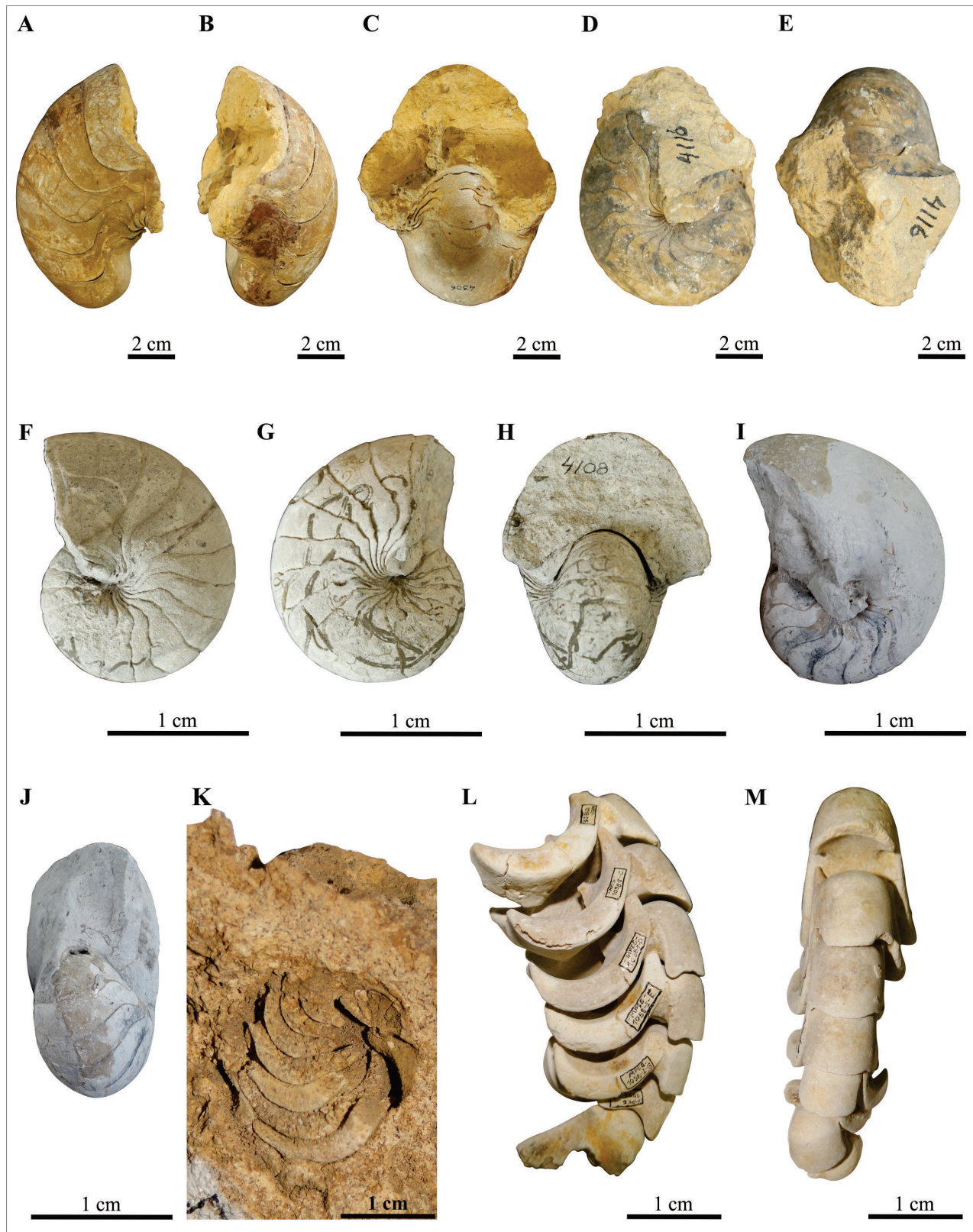


Figure 9. *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson, 1936. A, B: Lateral views (DGM-4306-I); C: Dorsal view of *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson, 1936 (DGM-4306-I); D: Lateral view of *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson, 1936 (DGM-4116-I); E: Dorsal view of *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson, 1936 (DGM-4116-I); F-G: Lateral views of *Nautilus pernambucensis* (Maury, 1930) (DGM-4108-I); H: Dorsal view of *Nautilus pernambucensis* (Maury, 1930) (DGM-4108-I); I: Lateral view of *Nautilus pernambucensis* (Maury, 1930) (DGEO-CTG-UFPE-P12); J: Dorsal view of *Nautilus pernambucensis* (Maury, 1930) (DGEO-CTG-UFPE-P12); K: Lateral view of *Aturia cubaensis* (Lea, 1841) (MG-807-I); L: Lateral view of *Aturia cubaensis* (Lea, 1841) (MPEG-1058-I); M: Ventral view of *Aturia cubaensis* (Lea, 1841) (MPEG-1058-I).

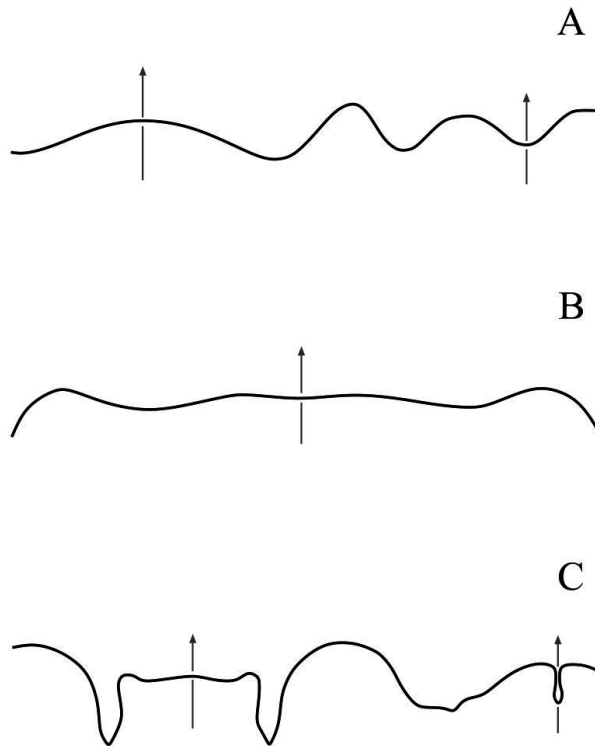


Figure 10. Suture line of (A) *Hercoglossa harrisi* Miller and Thompson, 1936; (B) *Nautilus pernambucensis* (Maury, 1930); and (C) *Aturia cubaensis* (Lea, 1841).

- 1841 *Nautilus cubaensis* Lea, p. 259, pl. 10, fig. 15.
 1936 *Aturia curvilineata* Miller and Thompson, p. 69–70, pl. 9, figs. 1–4, pl. 10, figs. 1–2.
 1947 *Aturia curvilineata* Miller and Thompson. Miller, p. 93–94, pl. 73, figs. 3–4, pl. 84, figs. 1–2, 5–8, pl. 85, figs. 4–6.
 1956 *Aturia cubaensis* (Lea). Miller and Furnish, p. 1154, pl. 121, figs. 1–4.
 1958 *Aturia ackermanii* Oliveira, p. 3–5, est. 1, fig. 1, est. 2, figs. 1–2.
 1966 *Aturia cubaensis* (Lea). Jung, p. 489–491, pl. 1, figs. 2–7, pl. 2, figs. 2–6.
 1982 *Aturia curvilineata* Miller and Thompson. Woodring, p. 725–726, pl. 120, figs. 5–6.
 1982 *Aturia cubaensis* (Lea). Woodring, p. 726.
 1990 *Aturia cubensis* (Lea). Beu and Maxwell, p. 239, pl. 26, fig. Q.
 2009 *Aturia cubaensis* (Lea). Nielsen *et al.*, p. 76–81, figs. 3–4.
 2018 *Aturia cubaensis* (Lea). Laurito and Mora, p. 172–173, figs. 2–3.

Description: Nautiliconic, planispiral, involute and subdiscoidal shell ornamented by delicate growth lines or smooth. Whorls laterally compressed, flattened laterally, rounded ventrally and impressed dorsally; last whorl enveloping the previous and a center with a small and pocket-like umbilicus on each side. Lateral lobes pointed to

gently convex, acute and deep dorsally, compressed laterally and with narrow ends. Septa closely spaced increasing the space as it moves away from the adaptional zone. Septal face with a narrow and deep hollow in mid-dorsal position, and 15 short camerae at last whorl. Undulated and broadly rounded suture at dorsal and umbilical areas with pointed lateral lobe without ventral lobe. The median saddle is wide, moderately convex and the lateral saddle is curve with ends not attached to the umbilical seam. It forms a deep arch forward from umbilicus and a deep, narrow and pointed lateral lobe on septal face backwards from umbilicus (Figure 10C). Siphuncle subdorsal, moderate, circular in cross-section, located close to the dorsum in an adaptional flexure of the septa. Umbilicus small and narrow; umbilical shoulders rounded.

Occurrence: United States of America: Chipola Formation, Miocene (Laurito and Mora, 2018); Venezuela: Cantaure and Falcón formations, Miocene (Miller and Thompson, 1936; Miller, 1947; Laurito and Mora, 2018); Colombia: La Guajira peninsula, Miocene (Laurito and Mora, 2018); Trinidad: Brasso Formation, Middle Miocene (Miller and Thompson, 1936; Miller, 1947); Panama: Gatun Formation, Miocene (Woodring, 1982); Costa Rica: Río Banano and Punta Carballo formations, Miocene (Laurito and Mora, 2018); Cuba: Nipe Series, Oligocene to Miocene (Miller and Furnish, 1956; Laurito and Mora, 2018); Argentina: San Julián Formation, Upper Miocene (Laurito and Mora, 2018); Chile: Navidad, Ranquil and Lacui formations, Upper Eocene to Upper Miocene (Nielsen *et al.*, 2009); Brazil: Pirabas Formation, Lower Miocene (Oliveira, 1958).

Material: one fragment shell (MG-807-I) from the Atalaia beach, Salinópolis city, and three shell fragments (MPEG 264-I, MPEG 1058-I, DGM 4546-I) from Pedro Teixeira district, near Capanema city, Pará State, Brazil.

Dimensions: The specimens have on average fd: 74 mm; mh: 45 mm; mw: 31 mm; sd: 2 mm; ud: 3 mm.

Discussion: Oliveira (1958) pointed out that the *Aturia ackermanii* are not closely similar to *A. curvilineata* due the differences in the size of the camerae in last whorl specially at adaptional area, which can be attributed to intraspecific variation. Jung (1966) did regards the type lot of *A. curvilineata* represents juvenile stages of *A. cubaensis*, and so proposed both as synonyms. Since then all subsequent research, including this one has followed this proposal.

4. Considerations of the Brazilian nautiloid faunas

Some studies on Upper Silurian-Early Devonian deposits of the northern margin on Gondwana suggest the presence of cosmopolitan faunas (Gnoli, 2003). The records of bactritids, orthoceratoids, bivalves, corals and ostracods in seas of the southwestern Gondwana indicate that cool waters from the extreme southern paleolatitudes were not an effective biogeographic barrier that affected

the dispersal ability of marine invertebrates (Bosetti *et al.*, 2012; Cichowolski and Rustán, 2017).

The fauna of Paraná Basin is related with the Malvinokaffric Realm and the fauna of Amazonas Basin appear to be transitional between Malvinokaffric and Eastern Americas Realm. The nature of barriers separating these two faunal realms was probably a combination of temperature gradients and narrow intermittent marine connections limiting faunal dispersal (Barrett and Isaacson, 1988).

The Devonian nautiloids identified in this research at Manacapuru and Ponta Grossa formations confirms the complex paleobiogeographic affinities between the American faunas. *Michelinoceras* spp., *Trematoceras exile* (Hall) and *Spyroceras crotalum* (Hall) attest the influence from Eastern American Realm in South America, existence of marine connections and consequent faunal dispersal that explain the achievement of same nautiloid taxa at Eastern American and Malvinokaffric realms.

During the Cenozoic, a large-scale northeastward movement following by an eastward one of the east-pacific-Caribbean plate allowed considerable displacements of the fossil biota of the Caribbean region until the Miocene (Galácz, 1988). In this time, the nautiloids were fairly abundant with eight genera in Paleocene and Eocene at Atlantic Gulf Coast Plain and Tropical America where in South America *Hercoglossa* genus seems to be limited to the Early Tertiary.

The nautiloids undergo a decline throughout the rest of Tertiary, only *Aturia* was well represented until Miocene (Miller and Thompson, 1936). This genera *Aturia* is considered as typical of tropical and subtropical regions, and *A. cubaensis* (Lea) reached wide paleobiogeographical occurrence, until USA, Central and South America to New Zealand, Australia, India, Japan and Europe due the unique morphology and position of the siphuncular tube as well as your multi-layered nature (Jung, 1966; Nielsen *et al.*, 2009; Laurito and Mora, 2018). The large septal necks suggest great adaptation to an energy efficient buoyancy regulation, great vertical migration and resistance to transport of dead shells through ocean currents explain their notorious distribution (Chirat, 2000; Nielsen *et al.*, 2009). The populations achieved on south of South America presents taphonomic features that suggest they are autochthonous, as well as several gastropods genera associated such as *Xenophora*, *Strombus*, *Ficus* and *Terebra* that attest a relative warm environment in the region, reinforcing the paleobiogeographic and paleoceanographic connection in this area during the Cenozoic times (Nielsen *et al.*, 2009). This context justifies the occurrence of *A. cubaensis* at Pirabas Formation.

Acknowledgements

It is a pleasure to thank Ph.D. Alcina Magnólia Franca Barreto (UFPE), Maria Inês Feijó Ramos (MPEG) and Mr. Rodrigo da Rocha Machado (Museu de Ciências da Terra, DNPM-RJ), the loan of specimens of Maria Farinha and Pirabas formations, Ph.D. Fábio H. G. Domingos (UFPA), Ph.D. Francisco R. G. Barroso (UFC), Mr. João P. A. Almeida (IFPA) and Ph.D. Sandro M. Scheffler (MN/UFRJ) for help drawing the figures. Special thanks are also the reviewer Dr. Francisco Vega Vera and another anonymous reviewer, as well as Dr. Josep Anton Moreno Bedmar, editor in chief of the Paleontologia Mexicana.

References

- Agassiz, L., 1847, Lettre sur quelques points de'organisation des animaux rayonnées, Comptes rendus, 25, 677–682.
- Barrett, S.F., Isaacson, P.E., 1988, Devonian paleogeography of South America: Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir, 14, 655–667.
- Beu, A.G., Maxwell, P.A., 1990, Cenozoic Mollusca of New Zealand: New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin, 58, 1–518.
- Blainville, H.M.D., de, 1825–27, Manuel de malacologie et de conchyliologie: Paris and Strasbourg, Levrault, 664 p.
- Bosetti, E.P., Grahn, Y., Horodyski, R.S., Mauller, P.M., 2012, The first recorded decline of the Malvinokaffrik Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences: Journal of South America Earth Sciences, 37, 228–241.
- Bronn, H.G., 1838, Lethaea Geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen: Zweiter Band, das Kreide-Und Molassen-Gebirge enthaltend. E. Schweizerbart, Stuttgart, 545–1350 pp.
- Carbonaro, F.A., Ghilardi, R.P., 2016, Fósseis do Devoniano de Goiás, Brasil (Sub-Bacia Alto Graças, Bacia do Paraná): Papéis Avulsos de Zoologia, 56 (11), 135–149.
- Chapman, E.J., 1857, On the occurrence of the genus *Cryptoceras* in Silurian Rocks: Annals and Magazine of Natural History (Series 2) 20, 114–115.
- Chirat, R., 2000, The so-called “cosmopolitan paleobiogeographic distribution” of tertiary Nautilidae of the genus *Aturia* Bronn 1938: the result of post-mortem transport by oceanic palaeocurrents: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 157, 59–77.
- Cichowolski, M., Rustán, J.J., 2017, First report of Devonian bactritids (Cephalopoda) from South America: paleobiogeographic and biostratigraphic implications: Journal of Paleontology, 91 (3), 417–433.
- Clarke, J.M., 1913, Fósseis Devonianos do Paraná: Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, Monografia 1, 159–160.
- Clarke, J.M., Ruedemann, R., 1903, Catalogue of type specimens of Paleozoic fossils in New York State Museum, New York State Museum Bulletin, Paleontology 8 (65), 1–847.
- Conrad, T.A., 1966, Observations on recent and fossil shells with proposed new genera and species: American Journal of Conchology, 2, 101–103.
- Costa, J.B.S., Borges, M.S., Bemerguy, R.L., Fernandes, J.M.G., Costa Junior, P.S., Costa, M.L., 1993, Evolução cenozóica da região de Salinópolis, nordeste do Estado do Pará: Geociências, 12 (2), 373–396.

- Cunha, P.R.C., Gonzaga, F.G., Coutinho, L.F.C., Feijó, F.J., 1994, Bacia do Amazonas: Boletim de Geociências da Petrobrás, 8 (1), 47–55.
- Cunha, P.R.C., Melo, J.H.G., Silva, O.B., 2007, Bacia do Amazonas: Boletim de Geociências da Petrobrás, 15 (2), 227–251.
- Dzik, J., 1984, Phylogeny of the Nautiloidea: *Palaeontologia Polonica*, 45, 1–219.
- Eichwald, E. von, 1851, Naturhistorische Bemerkungen, als Beitrag zur vergleichenden Geognosie, auf einer Reise durch die Eifel, Tyrol, Italien, Sizilien und Algier gesammelt: *Nouveaux Memoires de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou*, 9, 1–464.
- Fernandes, A.C.S., 1981, Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. Um novo Flabellum (Anthozoa-Scleractinia) na Formação Pirabas: *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, nova série, Geologia*, 24, 1–7.
- Ferreira, C.S., Cassab, R.C.T., 1996, Orthocerida (Mollusca-Cephalopoda) do Siluriano e Devoniano do Brasil, in *Simpósio Sul Americano do Siluro-Devoniano*, 1, Ponta Grossa, 1996: *Anais, Ponta Grossa, Sociedade Brasileira de Paleontologia*, 1, 310–318.
- Flower, R.H., 1945, Classification of devonian nautiloids: *The American Midland Naturalist*, 33 (3), 675–724.
- Flower, R.H., Caster, K.E., 1935, The stratigraphy and paleontology of northwestern Pennsylvania. Part II: Paleontology. Section A: The cephalopod fauna of the Conewango Series of the Upper Devonian in New York and Pennsylvania: *Bulletins of American Paleontology*, 22, 199–271.
- Foerste, A.F., 1932, Black River and other cephalopods from Minnesota, Wisconsin, Michigan, and Ontario (Part 1): *Denison University Bulletin, Journal of the Scientific Laboratories*, 27, 47–136.
- Galácz, A., 1988, First record of Paleocene nautiloids from Cuba: *Paläontologische Zeitschrift*, 62 (3/4), 265–269.
- Gnoli, M., 2003, Northern Gondwana Siluro-Devonian and palaeogeography assessed by cephalopods: *Palaeontologia Electronica*, 5 (2), 1–19.
- Grabau, A.W., 1899, Geology and Palaeontology of Eighteen Mile Creek and the Lake Shore Sections of Erie County, New York: *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, 6, Part II - Palaeontology, 93–403.
- Hall, J., 1861–1862, Contributions to Paleontology comprising descriptions of new species of fossils from the Upper Helderberg, Hamilton and Chemung Groups: *Annual Report of the Regents of the University of the State of New York, on the Condition of the State Cabinet of Natural History and the Historical and Antiquarian Collection Annexed Thereto*, 15, 1–197.
- Hall, J., 1879, Palaeontology of New York. Gasteropoda, Pteropoda and Cephalopoda of the Upper Helderberg, Portage and Chemung Groups: *Geological Survey of the State of New York*, 5, Part 2, 1–492.
- Holz, M., França, A.B., Souza, P.A., Iannuzzi, R., Rohn, R., 2010, A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America: *Journal of South America Earth Sciences*, 29, 381–399.
- Hyatt, A., 1884, Genera of Fossil Cephalopoda (2nd part): *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, 22, 273–320.
- Hyatt, A., 1900, Cephalopoda, in von Zittel, K.A. (Ed.), 1896–1900, *Textbook of Palaeontology* (transl. Eastman, C.R.): Macmillan, London and New York, 502–604.
- Jain, S., 2017, Cephalopods, in: *Fundamentals of Invertebrate Palaeontology*: Springer, 31–102.
- Jung, P., 1966, Zwei miocene arten von *Aturia* (Nautilaceae): *Eclogae Geologicae Helveticae*, 59, 485–493.
- Kindle, E.M., Miller, A.K., 1939, Bibliographic index of north american Devonian cephalopoda: *Geological Society of America, Special Papers*, 23, 1–179.
- Kühn, O., 1940, *Paläozoologie in Tabellen*. Fischer Verlag, Jena, 50 p.
- Lange, F.W., Petri, S., 1967, The Devonian of the Paraná Basin: *Boletim Paranaense de Geociências*, 21/22, 5–55.
- Laurito, C.A., Mora, M.J., 2018, Nuevo registro fóssil de *Aturia cubaensis* (Lea, 1841) [Cephalopoda, Nautilidae] para el Mioceno Inferior-Medio de Costa Rica: *Revista Geologica de América Central*, 58, 171–178.
- Linnaeus, C., 1758, *Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis, Tomus I, regnum animale*, Laurentius Salvius, Stockholm.
- Lea, I., 1841, Notice of the Oolitic Formation in America, with descriptions of some of its organic remains: *Transactions of the American Philosophical Society*, 7, 251–260.
- Mauray, C.J., 1925, Fósseis terciários do Brasil com descrição de novas formas cretáceas: *Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, Monografia*, 4, 665 pp.
- Mauray C.J., 1930, O Cretaceo da Parahyba do Norte: *Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, Monografia* 8, 305 p.
- Milani, E.J., Melo, J.H.G., Souza, P.A., Fernandes, L.A., França, A.B., 2007, Bacia do Paraná: *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 15 (2), 265–287.
- Miller, A.K., 1947, Tertiary nautiloids of the Americas: *The Geological Society of America, Memoir* 23, 1–129.
- Miller, A.K., Thompson, M.L., 1936, Some tertiary nautiloids from Venezuela and Trinidad: *Eclogae Geologicae Helveticae*, 30, 59–73.
- Miller, A.K., Furnish, W.M., 1956, An *Aturia* from eastern Cuba: *Journal of Paleontology*, 30 (5), 1154–1155.
- Nascimento-Silva, M.V., Sial, A.N., Ferreira, V.P., Neumann, V.H., Barbosa, J.A., Pimentel, M.M., Lacerda, L.D., 2011, Cretaceous-Paleogene transition at the Paraíba Basin, northeastern Brazil: carbon-isotope and mercury subsurface stratigraphies: *Journal of South America Earth Sciences*, 32, 379–392.
- Nielsen, S.N., Bandel, K., Kröger, B., 2009, Palaeobiogeographical provenance, taphonomy, and mode of life of *Aturia cubaensis* (Cephalopoda, Nautiloidea) from Cainozoic deposits of Chile: *Geobios*, 42, 73–88.
- Oliveira, P.E., 1953, Invertebrados fósseis da Formação Maria Farinha. I-Cephalopoda: *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional da Produção Mineral*, 146, 1–33.
- Oliveira, P.E., 1958, Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará um novo nautilóide da Formação Pirabas IV (Mollusca-Cephalopoda): *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Geologia*, 7, 1–7.
- Ramalho, L.V., Távora, V.A.; Tilbrook, K.J., Zagorsek, K., 2015, New species of *Hippopleurifera* (Bryozoa, Cheilostomata) from the Miocene Pirabas Formation, Pará state, Brazil: *Zootaxa*, 3999 (1), 125–134.
- Rossetti, D.F., Góes, A.M., 2004, *Geologia*, in Rossetti, D.F., Góes, A.M., (eds.), *O Neógeno da Amazônia Oriental*, Coleção Friederich Katzer: Editora do Museu Paraense Emílio Goeldi, 13–52.
- Scheffler, S.M., Fernandes, A.C.S., Fonseca, V.M.M., 2014, Crinoids columnals (Echinodermata) of the Ererê Formation (Late Eifelian-Early Givetian, Amazon Basin), State of Pará, Brazil: *Journal of South America Earth Sciences*, 49, 63–72.
- Sedorko, D., Netto, R.G., Savrda, C.E., 2018, Ichnology applied to sequence stratigraphic analysis of Silurian-Devonian mud-dominated shelf deposits, Paraná Basin, Brazil: *Journal of South America Earth Sciences*, 83, 81–95.
- Távora, V.A., Miranda, M.C.C., 2004, *Sistemática e Tafonomia de uma fauna de crustáceos decápodes da Formação Maria Farinha (Paleoceno), Estado de Pernambuco, Brasil*: *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 (1), 45–52.
- Távora, V.A., Santos, A.A.R., Nogueira Neto, I.L.A., 2010, Eventos biológicos da Formação Pirabas (Mioceno Inferior): *Revista Brasileira de Geociências*, 40 (2), 256–264.
- Tomassi, H.Z., Almeida, C.M., Ferreira, B.C., Brito, M.B., Barberi, M., Rodrigues, G.C., Teixeira, S.P., Capuzzo, J.P., Gama Junior, J.M., Santos, M.G.K.G., 2015, Preliminary results of paleontological salvage at Belo Monte powerplant construction: *Brazilian Journal of Biology*, 75 (3), 277–289.
- Teicher, C., Kummel, B., Sweet, W.C., Stenzel, H.B., Furnish, W.M., Glenister, B.F., Erben, H.K., Moore, R.C., Zeller, D.E.N., 1964, Cephalopoda, General Features, Endoceratoidea-Actinoceratoidea-Nautiloidea-Bactritoidea, in Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Mollusca* 3, Part K: Lawrence, The University of Kansas Press, K1–K519.

- White, C.A., 1887, Contribuições à Paleontologia do Brasil: Archivos do Museu Nacional, 7, 1–273.
- Wilson, K.A., 2014, Field guide to Devonian fossil of New York: Paleontological Research Institution, 1–260.
- Woodring, W.P., 1982, Geology and Paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama, descriptions of tertiary mollusks (Pelecypods: Propeamussidae to Cuspidariidae; additions to families covered in P 306-E; additions to gastropods; cephalopods): Geological Survey Professional Paper, 306-F, 541–759.
- Zágoršek, K., Ramalho, L.V., Berning, B., Távora, V.A., 2014, A new genus of the family Jaculinidae (Cheilostomata, Bryozoa) from the Miocene of the tropical western Atlantic: Zootaxa, 3838 (1), 98–111.

Manuscript received: October 19, 2018.

Corrected manuscript received: December 17, 2018.

Manuscript accepted: December 25, 2018.



Preliminary assessment of hadrosaur dental microwear from the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous: Campanian) of Coahuila, northeastern Mexico

Héctor E. Rivera-Sylva^{a,*}, Christina I. Barrón-Ortíz^b, Rafael Vivas González^c,
Rosalba Lizbeth Nava Rodríguez^d, José Rubén Guzmán-Gutiérrez^a, Fernando Cabral Valdez^a,
Claudio de León Dávila^e

^a Museo del Desierto, Carlos Abedrop Dávila 3745, 25022, Saltillo, Coahuila, México.

^b Royal Alberta Museum, 9810 – 103a Avenue, T5J 0G2, Edmonton, AB, Canadá.

^c Villa Nápoles 6506, Colonia Mirador de las Mitras, 64348, Monterrey, Nuevo León, México.

^d Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Dr. Manuel Nava 8, Zona Universitaria Poniente, 78290, San Luis Potosí, San Luis Potosí, México.

^e Benemérita Escuela Normal de Coahuila, Calz. de los Maestros 858 pte., Zona Centro, 25000, Saltillo, Coahuila, México.

* hrivera@museodeldesierto.org

Abstract

Here we report new hadrosaur remains recovered from the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous: Campanian) at La Parrita locality, northeastern Mexico. Although the material is fragmentary, the identification of dental microwear in three out of the four teeth collected is notable. This sample allows for a preliminary assessment of hadrosaur dental microwear from this geographic region and time frame. The variables studied were the orientation and average count of scratches, average count of pits, and average microwear feature width in an area of 400 X 400 μm at 35X magnification. The results show a predominance of dorsodistally-ventromesially inclined scratches in all three teeth indicating that the mandible primarily moved in an orthopalinal direction during the power stroke. The pattern of scratch orientation we recorded is comparable to that reported for different hadrosaur species from Alberta, Canada, and Wyoming, U.S.A.; suggesting similar jaw mechanics in the hadrosaurs from Coahuila. In contrast, there are significant differences in the average number of pits and microwear feature width between the Alberta and the Coahuila hadrosaurs samples, with the latter presenting more pits and finer microwear features. Given the similar jaw mechanics between the Alberta and Coahuila hadrosaurs, suggested by our analysis, the difference in average number of pits and microwear feature width is probably due to differences in diet and/or the type and amount of grit ingested during feeding. The greater number of pits in the hadrosaurs from Coahuila might indicate that these individuals ingested a greater proportion of hard food items than the Alberta hadrosaurs.

Keywords: Palaeogeography, Palaeoecosystem, Hadrosauridae, microwear, Coahuila, Mexico.

Resumen

Aquí reportamos nuevos restos de hadrosaurio recuperados de la Formación Cerro del Pueblo (Cretácico Superior: Campaniano) provenientes de la localidad de La Parrita, noreste de México. A pesar de que el material es fragmentario, la identificación de microdesgaste dental en tres de los cuatro dientes recolectados es notable. Esta muestra permite una evaluación preliminar del microdesgaste dental en hadrosaurios de esta región geográfica y durante este marco de tiempo. Las variables estudiadas fueron la orientación y el número promedio de rayones, el número promedio de fosas y el ancho promedio de los rasgos de microdesgaste en un área de 400 X 400 μm con un aumento de 35X. Los resultados muestran que la mayoría de los rayones están inclinados dorsodistal-ventromesialmente en los tres dientes, lo que indica que la mandíbula se movió principalmente en dirección ortopalinal durante el golpe masticatorio. El patrón de orientación de los rayones que registramos es comparable al reportado para diferentes especies

de hadrosaurios de Alberta, Canadá y Wyoming, EE. UU.; Lo que sugiere una mecánica del movimiento mandibular similar en los hadrosaurios de Coahuila. En contraste, existen diferencias significativas en el número promedio de fosas y en el ancho de los rasgos de microdesgaste entre las muestras de hadrosaurios de Alberta y Coahuila, y esta última presenta más fosas y rasgos de microdesgaste más finos. Dada la similitud en el movimiento mandibular entre los hadrosaurios de Alberta y Coahuila, sugerida por nuestro análisis, la diferencia en el número promedio de fosas y el ancho promedio de los rasgos de microdesgaste probablemente se deba a las diferencias en la dieta y/o el tipo y la cantidad de sedimento ingerido durante la alimentación. El mayor número de fosas en los hadrosaurios de Coahuila podría indicar que estos individuos ingirieron una mayor proporción de alimentos duros que los hadrosaurios de Alberta.

Palabras clave: Paleogeografía, Paleoecosistema, Hadrosauridae, microdesgaste, Coahuila, México.

1. Introduction

Fossils of hadrosaurs have been found in many localities around the world and the largest concentration of sites is located in North America. Hadrosaur remains are particularly abundant in localities from western North America, ranging from southern Canada to northeastern Mexico (Ryan and Russell, 2001; Ramírez-Velasco *et al.*, 2015). Despite their abundance in the fossil record, there are still important gaps in the understanding of hadrosaur biogeography and paleobiology. Here we report new hadrosaur remains recovered from the Cerro del Pueblo Formation at La Parrita locality, which is located in the municipality of General Cepeda, southeast Coahuila, Mexico. The fossil locality is situated 53 km northwest of Saltillo (Figure 1). Although the material is fragmentary, the identification of dental microwear in three out of the four teeth collected is notable. This prompted us to examine additional hadrosaur teeth from the Cerro del Pueblo Formation housed at the Museo del Desierto. However, no additional specimens with well-preserved dental microwear were identified. Thus, this report presents the results of the dental microwear analysis of these teeth. Even though the sample size is far from ideal, it does serve to provide a preliminary assessment of the feeding ecology and jaw mechanics of the hadrosaurs from the Cerro del Pueblo Formation. The results are discussed in the context of what is known about the paleoenvironments of Laramidia during the late Campanian.

Several authors have observed that throughout western North America, the biotic associations of terrestrial and marine vertebrates as well as invertebrates vary in composition (Russell, 1967; Russell and Chamney, 1967; Armstrong, 1978; Horner, 1988; Fiorillo, 1989; Nicholls and Russell, 1990; Hunt and Lucas, 1992; Rowe *et al.*, 1992; Hotlz, 1993; Lehman, 1985, 1989, 1993, 1997; Eberth, 1997). Lehman (1997) pointed out that the dinosaur faunas and other terrestrial vertebrates corresponding to the Late Campanian were not homogenous but differed latitudinally from Canada to Mexico, which is reflected particularly in the sorts of hadrosaurs (including hadrosaurines and lambeosaurines) identified at the moment. Due to this

situation, Lehman (1997) identified provinciality and defined the existence of two different faunal assemblages:

Northern Fauna: from Alberta and Saskatchewan in Canada, as well as Montana, Wyoming, Utah, and northern and central Colorado in the United States, and Southern Fauna: from southern Colorado, New Mexico and western Texas in the United States to northeastern Mexico.

During the Late Cretaceous (Late Campanian), each of these faunas was comprised of a series of very characteristic hadrosaurs corresponding to one or the other subfamily. For example, in the case of the Northern Fauna it has been denominated by Lehman (1997) as the “*Corythosaurus* Fauna” due to the presence of a greater predominance of lambeosaurines than hadrosaurines, whereas in the southern fauna, which has been called the “*Kritosaurus* Fauna”, the situation is inverted. In addition to this pattern, there was a significant difference in the diversity of hadrosaur taxa represented in the two faunas. Lehman (1997) speculated about the possible factors that could influence the provinciality between faunas and argued that geographic barriers did not exist that had prevented the dispersal of organisms across Laramidia. In his work, he considered temperature, precipitation, the circulation of the ocean currents, and the distribution of the flora as the factors that determined provinciality in Laramidia.

The palynological records indicate that during the Late Cretaceous, North America was divided by an epicontinental sea in two floral provinces (Batten, 1984; Hengreen and Chlonova, 1981; Srivastava, 1994). The province of Aquilapollenites was found from western North America to eastern Asia and was characterized by a closed canopy forest with relatively cool temperatures and high humidity. The province of Normapolles was located from eastern North America to Western Europe and its vegetation corresponded to an open canopy forest with warm temperatures and moderate droughts (Graham, 1987). It is important to note that different localities in the southwestern region of North America show mixed deposits of pollen, for example in New Mexico and Texas (Anderson, 1960; Newman, 1965; Tschudy, 1980; Manfrino, 1984). Some deposits contain palynomorphs corresponding to the province of Normapolles, particularly within the Aguja Formation

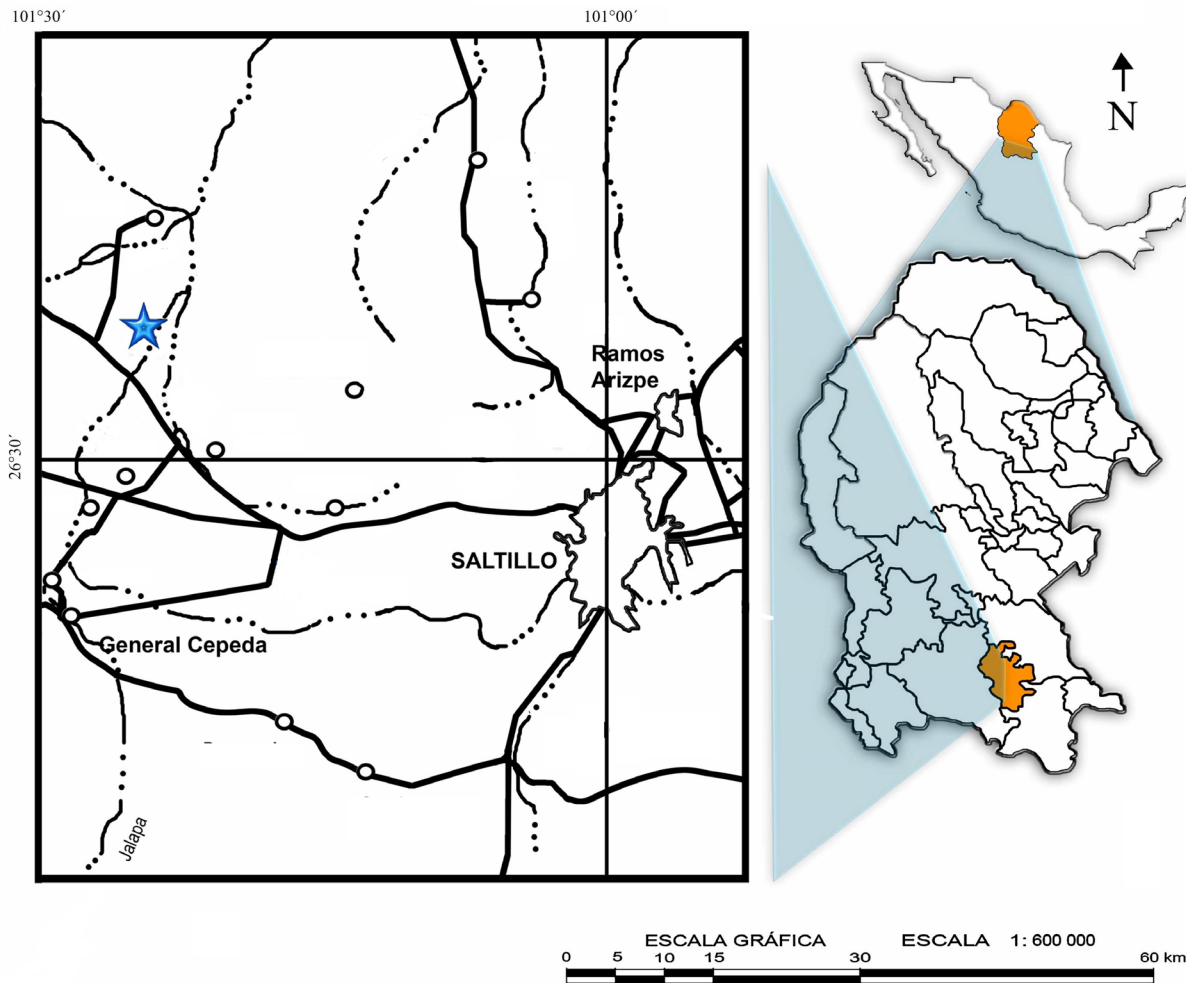


Figure 1. Geographical location of La Parrita locality (star), Coahuila, Mexico.

(Baghai, 1994) and in the northeastern region of Mexico (Medus and Almeida-Lenero, 1982). By comparing the palynological records and the hadrosaur assemblages from North America, Lehman (1997) observed that the limits between the hadrosaur faunas were similar to the limits of floral transition (forest of closed canopy – forest of open canopy) and climatic transition (mesothermal temperature – megathermal temperature). The combination of the oceanic circulation and the latitudinal zonation of temperature and precipitation, produced a series of warm and semi-dry conditions south of paleolatitude 45°N and cool and humid conditions north of this paleolatitude, which could have induced faunistic as well as floral provinciality.

It is important to emphasize that in spite of the diverse fossil remains of hadrosaurs that have been collected from northeastern Mexico, this region was not considered as an important region and, therefore, was not included as part of the southern fauna (“*Kritosaurus* Fauna”) of the great plains of North America (Lehman, 1997). Nevertheless, the most recent studies in Coahuila indicate the presence of rich hadrosaur faunas with a greater proportion of hadrosaurines than lambeosaurines, which is consistent with the data

obtained for the Fruitlan Formation (New Mexico, USA), as well as the Aguja and San Carlos Formations (Texas, USA).

2. Geology

In Saltillo, the Cerro del Pueblo (CdP) Formation has a thickness of 162 m, but to the west the formation grows thicker up to 449 m in Rincon Colorado (35 km west of Saltillo) and 540 m in Porvenir de Jalpa (70 km west of Saltillo). In several localities in the area, a stratigraphic interval of intercalated grey-green and red layers has been detected which, because of its composition, has been assigned to the Cerro Huerta (CH) Formation. The CdP Formation is at the base of the Difunta Group (Late Cretaceous – Paleocene), and is dated between 71 and 72.5 million years in age (Obradovich, 1993; Eberth *et al.*, 2004; Vogt *et al.*, 2015). Its layers on the south part of the Parras Basin near Saltillo and to the west are made of intercalated marine, brackish water and fresh water sediments, which were deposited to the east and north of the Sierra Madre Oriental. The CdP Formation records deposits of coastal

plain environments, influenced by changes in the sea level and storms. Multicolored rocks from the Difunta Group are composed by volcanic rocks and fluvial deposits, deltaic environments and of platform. The red, green and purple rocks are from normal deltaic, and the darker colors are present in all facies (Eberth *et al.*, 2004). The fossils recorded for the CdP Formation include several invertebrates: *Ethmocardium*, *Inoceramus vanuxemi*, *Turritella vertebroides*, *Eutreohoceras*, *Sphenodiscus*, among others. On the other hand, among the vertebrates, the following families have been reported: Alligatoridae, Kinosternidae, Trionychidae, Tyrannosauridae, Ornithomimidae, Ankylosauridae, Ceratopsidae, and Hadrosauridae, (Eberth *et al.*, 2004; Rivera-Sylva and Espinosa-Chávez, 2006; Carbot-Chanona, 2014; Rivera-Sylva and Carpenter, 2014a, b).

The locality of La Parrita is part of the Cerro del Pueblo Formation, and recorded shore line environments and low marine conditions which were influenced by sea-level fluctuations and storm events (Eberth *et al.*, 2004; Vogt *et al.*, 2015) and its facies illustrate low channels, wetlands with high concentration of vegetation, lakes, swamps, lagoons and deltaic systems (McBride, 1974; Hill, 1988; Vogt *et al.*, 2015). La Parrita is composed by alternation layers of sandstone, siltstone and shale (Figure 2) and for a detailed description of the geology see Rivera-Sylva *et al.* (2019). This sequence of alternating sediments suggests that La Parrita suffered a series of events related to marine regressions and transgressions during its deposition, which is consistent with other localities associated to the Cerro del Pueblo Formation that reflect those events (Eberth *et al.*, 2004).

3. Materials and methods

We examined the hadrosaur teeth (Figure 3) from La Parrita locality, Coahuila, Mexico, for dental microwear using high-resolution clear epoxy casts and a Nikon SMZ1500 stereomicroscope. Sixty-seven additional teeth from the Cerro del Pueblo Formation housed at the Museo del Desierto were also examined for dental microwear using the same methodology. We were unable to use the partial dentaries and maxillaries at the Paleontology Collection of the Museo del Desierto, because the tooth batteries were damaged. We acknowledge that the use of isolated teeth introduces an additional assumption in the study of hadrosaur dental microwear, namely that isolated teeth can provide microwear data which is characteristic of the complete tooth row. Some studies lend support to this assumption (*e.g.*, Williams *et al.*, 2009; Fiorillo, 2011), but others suggest that this may not always be the case (Mallon and Anderson, 2014). Additional research on well preserved specimens is needed to further evaluate the trends presented in these studies, but this is beyond the scope of this study.

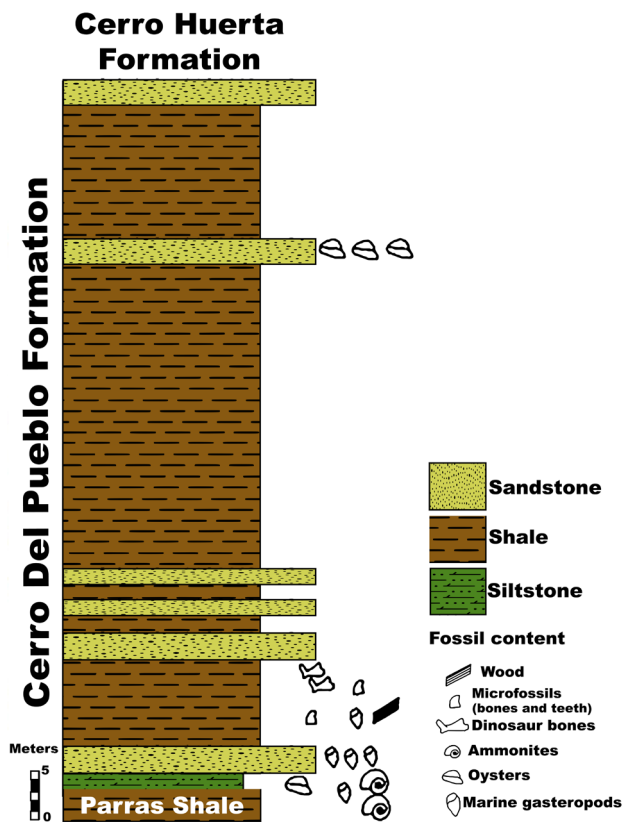


Figure 2. Stratigraphic column of La Parrita, Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico.

Isolated hadrosaur teeth cannot be identified to species and as a result we treated each tooth separately, given the possibility that they could represent different species. At least two hadrosaur species inhabited the region, the hadrosaurine *Latirhinus huitstlani* and the lambeosaurine *Velafrons coahuilensis* (Gates *et al.*, 2007; Prieto-Márquez and Serrano-Brañas, 2011). Teeth that have been taphonomically altered (*e.g.* postmortem abrasion and weathering) were identified following the criteria outlined by Teaford (1988) and were discarded from the study; these consisted of 68 specimens. After a thorough assessment of the sample, only three teeth that were collected from La Parrita locality showed sufficiently well preserved dental microwear (CPC 1857, CPC 1858 [Figure 4A], and CPC 1859). Most of the specimens we studied were surface collected and although they present distinct wear facets, when examined under the microscope they show signs of postmortem abrasion and weathering which obscure or obliterate dental microwear features (Figure 4B). Other researchers have noted the difficulty in finding dinosaur teeth that show well preserved microwear features despite the presence of wear facets (*e.g.*, Mallon and Anderson, 2014). As a result, many of the studies that have examined dental microwear in hadrosaurs have been conducted on relatively small sample sizes (*e.g.* Williams *et al.*, 2009;

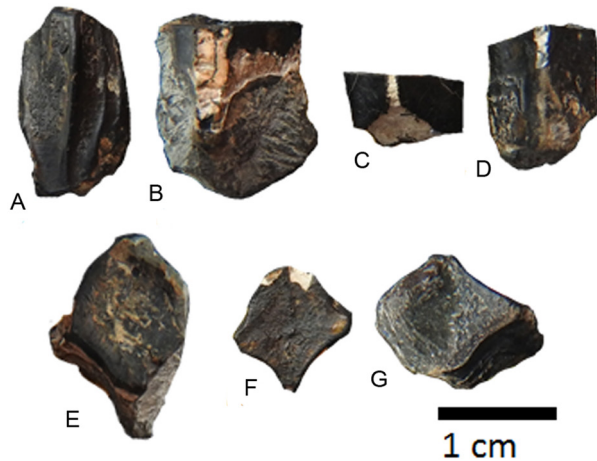


Figure 3. Hadrosaur teeth from La Parrita. lingual views of A) CPC 2612; B) CPC 1859; C) CPC 1857, and D) CPC 1858; dorsal view of teeth E) CPC 1859; F) CPC 1857; and G) CPC 1858.

Fiorillo, 2011; Mallon and Anderson, 2014). A possible explanation for this observation is that dentine, which is known to be softer than tooth enamel (Green, 2009), might be more susceptible to taphonomic alterations. Unlike in mammals where dental microwear analysis is typically performed on the occlusal enamel (Teaford, 2007), dental microwear analysis in hadrosaurs and other megaherbivorous dinosaurs is more commonly performed on the dentine, because the enamel is very thin (~100 μm) (Mallon and Anderson, 2014). Despite these differences, dentine has been shown to preserve a comparable dietary signal to tooth enamel (Green, 2009).

We used high dynamic range imaging following the methodology of Fraser *et al.* (2009), to obtain high contrast photographs of the occlusal surface of the teeth for microwear analysis. This was accomplished using a Nikon D200 digital camera coupled to a Nikon SMZ1500 stereomicroscope at 35X magnification. For each photographed specimen, the orientation and number of scratches as well as the number of pits were counted in an area of dentine 400 X 400 μm on the occlusal surface of the tooth as described by Mallon and Anderson (2014). When possible two sets of counts were obtained at different locations of the occlusal surface and average counts of scratches and pits were calculated. In addition, we measured the width of each microwear feature. We conducted Rao's test in order to test the null hypothesis of random orientation of scratches for each of the specimens studied. We compared scratch orientation in the Coahuila hadrosaurs to the values reported in previous studies, including the study by Williams *et al.* (2009) for *Edmontosaurus* Lambe, 1917 from the Lance Formation (Upper Cretaceous, Late Maastrichtian) of Wyoming, U.S.A., as well as the study by Mallon and Anderson (2014) for *Lambeosaurus* Parks, 1923, *Corythosaurus* Brown, 1914, and *Prosaurolophus* Brown, 1914 from the Dinosaur Park Formation (Late Campanian) of Alberta, Canada. In

addition, we conducted a PCA analysis on the correlation matrix using the average number of scratches, pits, and feature width for the specimens we studied and the data reported by Mallon and Anderson (2014). The data reported by Fiorillo (2011) could not be included in the analysis, because this author used a different methodology from that employed in our study and the study by Mallon and Anderson (2014). All statistical analyses were conducted using the software PAST 3.1 (Hammer *et al.*, 2001). The significance level for all tests was set to a p -value of 0.05.

4. Systematic palaeontology

Hadrosauridae Cope, 1869
Gen. et sp. indet.

Material: Four teeth (CPC 1857-1859, CPC 2612) (Figure 3). These elements are housed and registered in the Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, Mexico. CPC = Colección Paleontológica de Coahuila.

Horizon and Locality: Cerro del Pueblo Formation, La Parrita locality, 53 km northwest of Saltillo; municipality of General Cepeda, Coahuila, Mexico.

Age: Late Cretaceous (Upper Campanian).

Description: *Teeth* (CPC 1857; CPC 1858; CPC 1859; CPC 2612) – The four teeth have worn crowns. All of them bear prominent middle ridges on the enamel. CPC-2612 has a lingual rhomboidal shape. The largest tooth (CPC 2612) is 18 mm high, the smallest (CPC 1857) 5 mm. The specimens were identified as hadrosaur teeth based on their morphology and characteristics: enamel on a single side, and in the middle of this enamelled face, there is a strong median carina (Horner *et al.*, 2004).

5. Results of dental microwear analysis

The hadrosaur teeth from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico, possess a greater average number of scratches than average number of pits, with an average feature width that ranges between 6.36 μm and 7.37 μm (Table 1). The microwear scratches are not oriented at random (Table 2). All of the specimens in this study show a predominance of dorsodistally-ventromesially inclined scratches (Figure 5), and possess a high average number of pits and small microwear feature widths relative to the hadrosaurs from the Dinosaur Park Formation of Alberta studied by Mallon and Anderson (2014) (Figure 6). A PCA of the microwear variables for the specimens from Coahuila and the hadrosaurs from Alberta reveals that the Coahuila specimens occupy a separate region of the microwear multivariate space (Figure 7). According to the factor loadings (Table 3), these specimens differ from the Dinosaur Park Formation hadrosaurs because they possess a greater number of pits and finer microwear features.

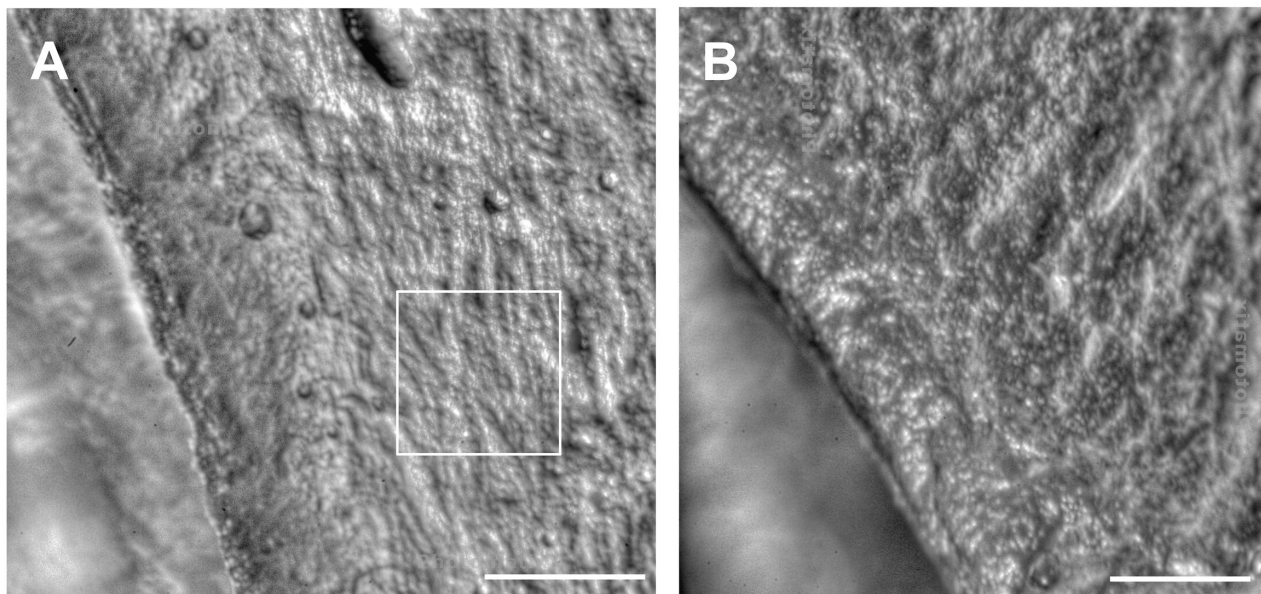


Figure 4. Occlusal surface of two hadrosaur teeth from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico. A) Portion of the occlusal surface of CPC-1858 showing one of the 400 X 400 μm counting areas indicated by the white square. B) Portion of the occlusal surface of CPC-2070 showing the total lack of dental microwear features as a result of postmortem abrasion and weathering. In both images the carina is oriented vertically and the scale bar corresponds to 400 μm .

Table 1. Summary statistics of microwear variables of the hadrosaur teeth from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico. s = average number of scratches; p = average number of pits; w = average microwear feature width (μm).

Specimen	s	p	w
CPC 1857	36	11	7.37
CPC 1858	42	9.83	6.36
CPC 1859	40.7	9	6.47

Table 2. Results of Rao's *U* test for scratch orientation of the hadrosaur teeth from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico. n = sample size.

Specimen	n	Rao's <i>U</i>	p-value
CPC 1857	36	187.6	< 0.001
CPC 1858	84	211.5	< 0.001
CPC 1859	41	237.2	< 0.001

Table 3. Eigenvalues, percentage variance, and factor loadings for the principal components resulting from PCA of the microwear variables in Table 1 and those reported by Mallon and Anderson (2014) for the hadrosaur dinosaurs from Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada. S = average number of scratches; P = average number of pits; W = average microwear feature width.

	PC1	PC2	PC3
Eigenvalue	1.975	0.7816	0.2435
% variance	65.83	26.05	8.12
<i>Factor loadings</i>			
S	0.4526	0.8642	0.2198
P	0.6048	-0.4786	0.6366
W	-0.6553	0.1552	0.7392

6. Discussion

Hadrosaur occurrences throughout North America are common in deposits from coastal plains, deltas and rarely, in marine shales. Serrano-Brañas (2006) suggested a preference by hadrosaurs for coastal habitats bordering the sea. In western North America, the assemblages of terrestrial and marine vertebrates, and also of invertebrates, differ in composition latitudinally, resulting in peculiar endemism during the Late Cretaceous (Russell and Chamney, 1967; Horner, 1988; Fiorillo, 1989; Holtz, 1993; Lehman, 1997, 2001; Zanno *et al.*, 2005). Our preliminary evaluation of hadrosaur dental microwear from the Cerro del Pueblo Formation is consistent with this pattern of latitudinal provinciality in western North America.

The predominance of dorsodistally-ventromesially inclined scratches observed in the hadrosaur teeth from the Cerro del Pueblo Formation of Coahuila, Mexico, indicates that the mandible in these individuals primarily moved in an orthopalinal direction during the power stroke. This pattern of scratch orientation is comparable to that reported by Mallon and Anderson (2014) for *Lambeosaurus*, *Corythosaurus*, and *Prosaurolophus* from the Dinosaur Park Formation of Alberta, Canada; suggesting similar jaw mechanics in the hadrosaurs from Coahuila. Similar results were obtained by Williams *et al.* (2009) for *Edmontosaurus* from the Lance Formation of Wyoming, indicating an orthopalinal motion of the jaw during the power stroke for this hadrosaur. The fact that both hadrosaurine (*Edmontosaurus* and *Prosaurolophus*) and lambeosaurine

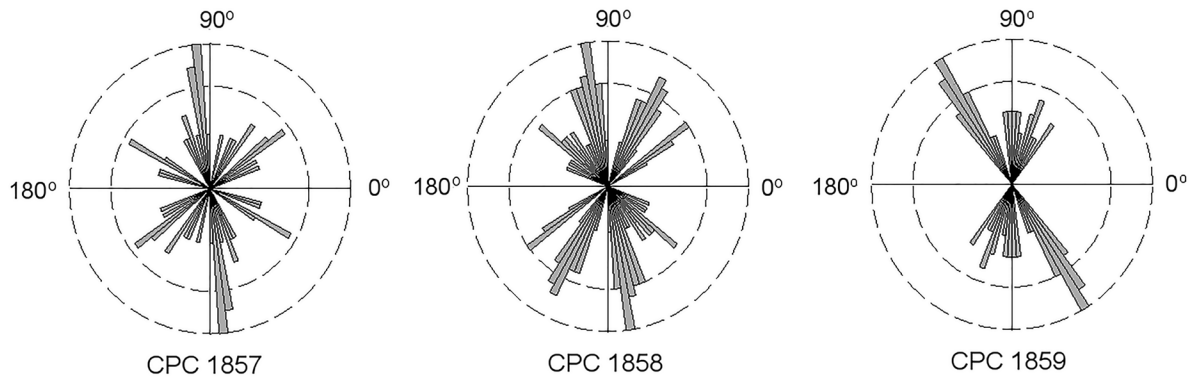


Figure 5. Rose diagrams showing the orientation of microwear scratches in the hadrosaur teeth from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico. 0° = mesial; 90° = apical.

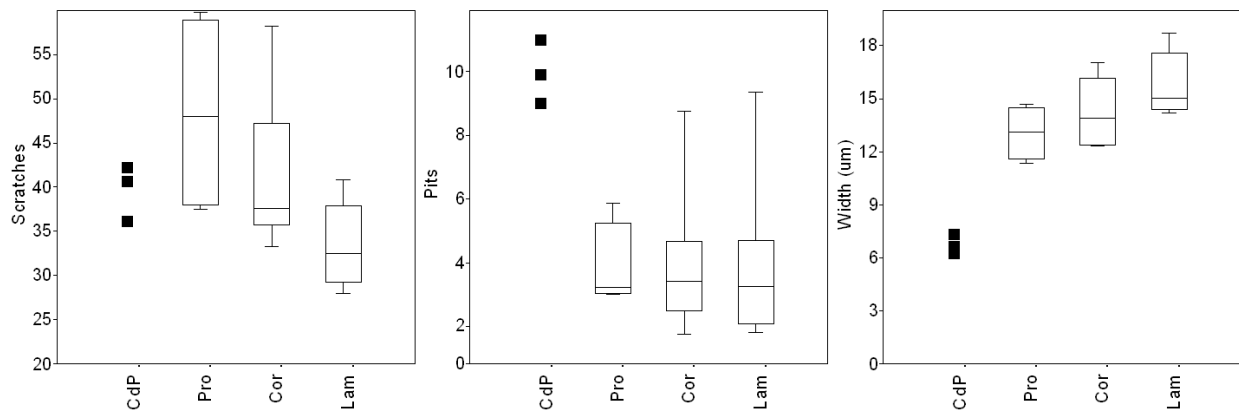


Figure 6. Mean scratches, pits, and microwear feature width of the hadrosaur specimens from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico (this study), and the Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada (Mallon and Anderson, 2014). CdP = Cerro del Pueblo hadrosaurs; Pro = *Prosaurolophus*; Cor = *Corythosaurus*; Lam = *Lambeosaurus*.

(*Lambeosaurus* and *Corythosaurus*) hadrosaurs show similar jaw mechanics suggests that this trait may have originated prior to the origin of these subfamilies.

The interpretation of dental microwear in relation to dietary habits of herbivorous dinosaurs remains difficult. This is largely because there is little direct evidence of the type of plants consumed by herbivorous dinosaurs (e.g. Currie *et al.*, 1995; Chin, 2007; Tewwt *et al.*, 2008), a limitation that hampers an assessment of the association between specific dietary habits and specific dental microwear patterns. Nonetheless, the study of dental microwear in extant vertebrates, particularly mammals, can assist in the interpretation of dinosaur dental microwear and its relationship to dietary habits at a broad level. The analysis of dental microwear in extant mammals reveals that comparable microwear patterns can be produced in animals with very disparate dietary habits. For example, a higher proportion of pits is generally found in fruit-dominated browsing ungulates (Solounias and Semprebon, 2002), frugivorous and hard-object feeding primates (Semprebon *et al.*, 2004; Merceron *et al.*, 2005), insectivorous and some

frugivorous murid rodents (Gomes Rodriguez *et al.*, 2009), and bone-crushing carnivores (Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Bastl *et al.*, 2012). These observations highlight that dental microwear primarily records the physical properties of the food items eaten (Ungar, 2010). A relatively high number of pits is generally associated with the consumption of hard food items, whereas a relatively high number of scratches and low number of pit is generally associated with the consumption of tough food items (e.g. Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Solounias and Semprebon, 2002; Semprebon *et al.*, 2004; Merceron *et al.*, 2004, 2005; Gomes Rodrigues *et al.*, 2009; Bastl *et al.*, 2012). Moreover, grit and soil adhering to food items has been proposed to also contribute to the formation of dental microwear, particularly in animals feeding close to the ground or in open and arid habitats (e.g. Ungar *et al.*, 1995; Sanson *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2013). Exogenous grit ingested during feeding has been proposed to contribute to the formation of scratches in extant ungulate mammals that feed relatively close to the ground and in open, arid habitats (Sanson *et al.*, 2007). Thus, three factors can potentially interact to produce dental microwear

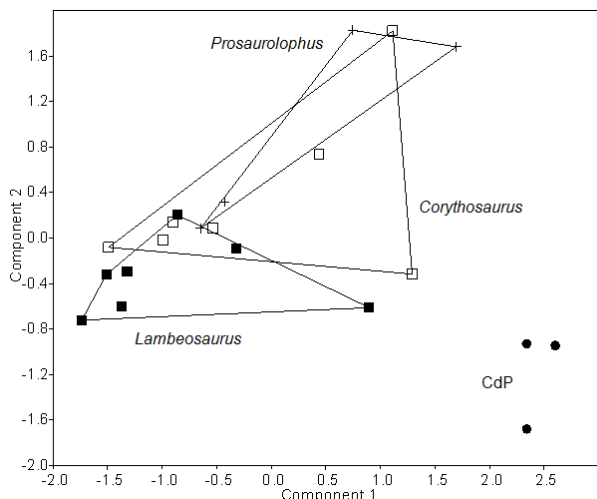


Figure 7. Plot of the first two principal components resulting from PCA of the microwear data (scratches, pits, and microwear feature width) of the hadrosaurs from the Dinosaur Park Formation, Alberta, Canada (Mallon and Anderson, 2014) and the Cerro del Pueblo Formation (CdP), Coahuila, Mexico (this study).

in herbivorous animals: 1) the type of vegetation eaten (i.e. tough or hard), 2) feeding height, and 3) whether the animal inhabited an open or closed habitat. It seems reasonable to assume that similar factors could interact to produce dental microwear in hadrosaur dinosaurs.

In the context of the foregoing discussion, different hypotheses can be devised regarding the feeding behaviour of hadrosaur dinosaurs from Alberta and Coahuila. Examination of the average number of scratches shows a trend in which *Lambeosaurus* possesses the lowest number of scratches, followed by the Coahuila hadrosaur specimens, *Corythosaurus*, and *Prosaurolophus* (Figure 6). These results suggest that *Lambeosaurus* had the less tough and less abrasive diet, *Prosaurolophus* the tougher and most abrasive diet, with *Corythosaurus* and the specimens from Coahuila occupying an intermediate position. Assuming that the degree of food toughness is the primary factor responsible for the formation of microwear scratches, then the results would indicate that *Lambeosaurus* primarily fed on soft leaves and twigs, whereas *Prosaurolophus* had a diet of tougher and coarser plants, and *Corythosaurus* and the Coahuila specimens fed on plants with intermediate toughness. Alternatively, if exogenous grit is identified as the main agent responsible for the formation of scratches, it follows that *Lambeosaurus* may have fed high above the ground or in closed habitats, whereas *Prosaurolophus* fed close to the ground or in open habitats, and *Corythosaurus* and the Coahuila hadrosaur specimens had an intermediate feeding height or preferred transitory habitats. Mallon and Anderson (2014) also suggested feeding height and habitat type (closed versus open) as possible explanations to account for the differences in dental microwear between *Prosaurolophus* and *Lambeosaurus*. The interpretation

that these dinosaurs inhabited different habitats would be consistent with the study presented by Carrano *et al.* (1999), which suggested that lambeosaurines typically inhabited closed habitats, while hadrosaurines preferred open habitats.

Analysis of additional microwear variables, particularly the mean feature width, provides further insights into the feeding ecology of these dinosaurs and modifies some of the hypotheses presented above. In extant herbivore mammals, such as ungulates (Solounias and Semprebon, 2002) and murid rodents (Gomes Rodrigues *et al.*, 2009), animals feeding on hard food items tend to have wide microwear features (i.e. wide scratches and large pits). In the case of the hadrosaurs, the specimens from Coahuila show the smallest mean feature width, followed by *Prosaurolophus*, *Corythosaurus*, and *Lambeosaurus* (Figure 6). A combination of a high number of scratches but fine microwear features may indicate that *Prosaurolophus* was a herbivore feeding on generally soft food items that inhabited open habitats, where grit could adhere to the vegetation eaten. The relatively large mean feature width, but a low number of scratches in *Lambeosaurus* is suggestive of a herbivore feeding on soft food items as well as a smaller proportion of hard food items in a more closed habitat. *Corythosaurus* is regarded as a generalist, which probably fed on plants with varying degrees of toughness and hard food items. The greater number of pits and relatively low number of scratches in the hadrosaurs from Coahuila suggest that these dinosaurs ingested a greater quantity of hard food items, than the Alberta hadrosaurs. The small mean feature width observed in the specimens studied further indicates that these hard food items were small in size. These dietary hypotheses can be tested with further analyses of dental microwear in addition to better paleoenvironmental reconstructions of the areas where these dinosaurs lived.

The flora reported from the Upper Campanian Cerro del Pueblo Formation mostly comprises abundant Zingiberales (ginger weed, *e.g. Tricostatarpon silvapididae* and *Striatornata sanantoniensis*), Alismantales (alismatids), Malvales (mallows, *e.g. Wheeleroxylon*), Laurales (laurels, *e.g. Olmosoxylon*), possible Sapindales (balsam trees), Caryophyllales (cloves, *e.g. Coahuilacarpon*) and Arecales (palms) (Estrada-Ruiz and Cevallos-Ferriz, 2007; Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz, 2007; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2008). In the northern province of Laramidia there is a record of Sapindales (*e.g. Porosia*), Cornales (Coniferales, *e.g. Geinitzia*) with many affinities to the floras known from coeval Asia (Koppelhus, 2005; Estrada-Ruiz *et al.*, 2010; Halamski, 2013). This floral provinciality must evidently have had an impact on herbivores, as they encountered diverging food sources in the north and south of Laramidia. The clustering of the hadrosaur specimens from Coahuila in a separate region of the microwear multivariate space from that occupied by the hadrosaurs from Alberta is consistent with this interpretation; however, additional studies with a larger sample size are needed to evaluate these results.

7. Conclusions

The analysis of dental microwear provided a preliminary assessment of the jaw mechanics and feeding ecology of the hadrosaurs from the Cerro del Pueblo Formation of northeastern Mexico. The predominance of dorsodistally-ventromesially inclined scratches indicates that the mandible primarily moved in an orthopalinal direction during the power stroke. This is comparable to what has been reported for *Edmontosaurus* from the Late Maastrichtian of Wyoming, U.S.A. (Williams *et al.*, 2009) as well as *Prosaurolophus*, *Corythosaurus*, and *Lambeosaurus* from the Late Campanian of Alberta, Canada (Mallon and Anderson, 2014).

In contrast, there are differences in the average number of pits and microwear feature width between the Alberta and the Coahuila hadrosaurs, with the latter presenting more pits and finer microwear features. Given the similar jaw mechanics between the Alberta and Coahuila hadrosaurs suggested by our study, the difference in average number of pits and microwear feature width are probably due to differences in the physical properties of the vegetation consumed and/or the type and amount of grit ingested. The greater number of pits and relatively low number of scratches in the hadrosaurs from Coahuila suggest that these dinosaurs ingested a greater quantity of hard food items, than the Alberta hadrosaurs. The small mean feature width observed in the specimens further indicates that these hard food items were small in size.

The floral diversity during the Late Cretaceous of the Cerro del Pueblo Formation suggests a hitherto unknown Upper Cretaceous ecological barrier that separated northeastern Mexico, located along the southern shoreline of Laramidia, from North Laramidia. The differences in dental microwear between the Coahuila hadrosaurs and the Alberta hadrosaurs are consistent with this interpretation. This barrier prevented terrestrial faunal interchange. In addition, a second ecological barrier must have existed within Coahuila separating the northern area (Aguja Formation) from the Parras Basin (Cerro del Pueblo Formation) to the south. This barrier was likely formed by specific plants that may have radiated within a small area. This interpretation is suggested by Rivera-Sylva *et al.* (2017) because of the separation of roughly coeval taxa of chasmosaurine ceratopsians (*Agujaceratops mavericus* in the north of Coahuila, *Coahuilaceratops magnacuerna* in the south). The existence of this ecological barrier is also suggested by the distribution of *Deinosuchus* (Rivera-Sylva *et al.*, 2011). This giant crocodylian is widely distributed in the southern U.S.A. and extends south into northern Coahuila, where it occurs in the Aguja Formation at La Salada. However, the taxon is characteristically absent in the Parras Basin (Cerro del Pueblo Formation) of southern Coahuila (Rivera-Sylva *et al.*, 2011).

Acknowledgements

We would like to thank Lucía Alfaro, and Isai Oyervidez for helping us search and collect the specimens in the field, and Zaira Casas for preparing the specimens. Also, we thank Iván Sánchez for his assistance in the preparation of Figures 1, 2, and 3. We thank Gerardo Carbot (MPEPA) and Tim Tokaryk (RSM) for their insightful comments on this paper. The Museo del Desierto is also thanked for supporting this investigation.

References

- Anderson, R.Y., 1960, Cretaceous-Tertiary palynology eastern side of the San Juan Basin New Mexico, New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources, Memoir 6, 59 pp.
- Armstrong, J.G., 1978, An aniliid snake and associated vertebrates from the Campanian of New Mexico: *Journal of Paleontology*, 52, 480–483.
- Baghai, N.L., 1994, Classification and analysis of palynomorphs of the Aguja Formation (Campanian), Big Bend National Park, Brewster County, Texas: *Transactions Gulf Coast Association of Geological Societies*, 44, 63–70.
- Bastl, K., Semperebon, G., Nagel, D., 2012, Low-magnification microwear in Carnivora and dietary diversity in Hyaenodon (Mammalia: Hyaenodontidae) with additional information on its enamel microstructure: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 348–349, 13–20.
- Batten, D.J., 1984, Palynology, climate and the development of Late Cretaceous floral provinces in the Northern Hemisphere; a review, in Brenchly, P. (ed.), *Fossils and Climate* New York, John Wiley and Sons, 127–164 pp.
- Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2007, Reproductive structures of Rhamnaceae from the Cerro del Pueblo (Late Cretaceous, Coahuila) and Coatzingo (Oligocene, Puebla) Formations, Mexico: *American Journal of Botany*, 94, 1658–1669.
- Carbot-Chanona, G., 2014, Overview of Mesozoic Crocodyliforms from Mexico, in Rivera-Sylva, H.E., Carpenter, K., Frey, E. (eds.), *Dinosaurs and other reptiles from the Mesozoic from Mexico*. Indiana University Press, Bloomington, 110–125 pp.
- Carrano, M.T., Janis, C.M., Sepkoski, J.J.Jr., 1999, Hadrosaurs as ungulate parallels: Lost lifestyles and deficient data: *Acta Palaeontologica Polonica*, 44(3), 237–261.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., Estrada-Ruiz, E., Pérez-Hernández, R.B., 2008, Phytolaccaceae infructescence from Cerro del Pueblo Formation, Upper Cretaceous (late Campanian), Coahuila, Mexico: *American Journal of Botany*, 95, 77–83.
- Chin, K., 2007, The paleobiological implications of herbivorous dinosaur coprolites from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana: Why eat wood?: *Palaios*, 22, 554–566.
- Currie, P.J., Koppelhus, E.B., Muhammad, A.F., 1995, Stomach contents of a hadrosaur from the Dinosaur Park Formation (Campanian, Upper Cretaceous) of Alberta, Canada, in Sun A., Wang, Y. (eds.), *Sixth symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota*, short papers. Ocean Press, Beijing: China, 111–114 pp.
- Eberth, D.A., Delgado-De Jesús, C.T., Lerbekmo, J.F., Brinkman, D.B., Rodríguez-De La Rosa, R.A., Sampson, S.D., 2004, Cerro del Pueblo Fm (Difunta Group, Upper Cretaceous), Parras Basin, southern Coahuila, Mexico: Reference sections, age, and correlation: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 21(3), 335–352.
- Eberth, D.A., 2005, The geology: in *Dinosaur Provincial Park. A spectacular ancient ecosystem revealed*, Currie, P.J., Koppelhus, E.B. (eds.), Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, 54–82 pp.

- Estrada-Ruiz, E., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2007, Infructescences from the Cerro del Pueblo Formation (late Campanian), Coahuila, and El Cien Formation (Oligocene-Miocene), Baja California Sur, México: *International Journal of Plant Sciences*, 168, 507–519.
- Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I. Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2010, Upper Cretaceous woods from the Olmos Formation (Late Campanian –Early Maastrichtian), Coahuila, Mexico: *American Journal of Botany*, 97(7), 1179–1194.
- Fiorillo, A.R., 1989, The Vertebrate Fauna from the Judith River Formation (Late Cretaceous) of Wheatland and Golden Valley Counties, Montana: *The Mosasaur*, 4, 127–142.
- Fiorillo, A.R., 2011, Microwear patterns on the teeth of northern high latitude hadrosaurs with comments on microwear patterns in hadrosaurs as a function of latitude and seasonal ecological constraints: *Palaeontologia Electronica*, 14(3), 20A,7.
- Fraser, D., Mallon, J.C., Furr, R., Theodor, J.M., 2009, Improving the repeatability of low magnification microwear methods using high dynamic range imaging: *Palaios*, 24(12), 818–825.
- Gates, T.A., Sampson, S.D., Delgado De Jesús, C.R., Zanno, L.E., Eberth, D., Hernandez, R., Aguillon Martinez, M.C., Kirkland, J.I., 2007, *Velafrons coahuilensis*, a new lambeosaurine hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) from the Late Campanian Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(4), 917–930.
- Gomes Rodrigues, H., Merceron, G., Viriot, L., 2009, Dental microwear patterns of extant and extinct Muridae (Rodentia, Mammalia): Ecological implications: *Naturwissenschaften*, 96, 537–542.
- Graham, A., 1987, Miocene communities and paleoenvironments of southern Costa Rica: *American Journal of Botany*, 74, 1501–1518.
- Green, J.L., 2009, Dental microwear in the orthodontine of the Xenarthra (Mammalia) and its use in reconstructing the palaeodiet of extinct taxa: the case study of *Nothrotheriops shastensis* (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae): *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 201–222.
- Halamski, A.T., 2013, Latest Cretaceous leaf floras from southern Poland and western Ukraine: *Acta Palaeontologica Polonica*, 58(2), 407–443.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001, PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis: *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 4A,9.
- Herngreen, G.F.W., Chlonova, A.F., 1981, Cretaceous microfloral provinces: Pollen et Spores, 23, 441–555.
- Hill, J.A., 1988, Sedimentology of delta-front sandstones, Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous), Parras Basin, Coahuila, Mexico: New Orleans, Louisiana, University of New Orleans, M. Sc. Thesis, 163 pp.
- Holtz, T.R.Jr., 1993, Paleobiogeography of late Mesozoic dinosaurs: implications for paleoecology in Abstracts of papers, Society of Vertebrate Paleontology, fifty-second annual meeting. Royal Ontario Museum Toronto, Ontario: *Journal of Vertebrate paleontology*, 13(3), 42.
- Horner, J., Weishampel, D.B., Forster, C.A., 2004, Hadrosauridae, in Weishampel, D.B., Dodson P., Osmólska H. (eds.), *The Dinosauria*: (2nd ed.), University of California Press, Berkeley, 438–463 pp.
- Horner, J.R., 1988, A new hadrosaur (Reptilia, Ornithischia) from the Upper Cretaceous Judith River Formation of Montana: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8, 314–321.
- Hunt, A.P., Lucas, S.G., 1992, Stratigraphy, paleontology and the age of the Fruitland and Kirtland formations (Upper Cretaceous), San Juan Basin, New Mexico, in Lucas, S.J., Kues B.S., Williamson T.E., Hunt A.P. (eds.), *San Juan Basin IV*, Guidebook No. 43: New Mexico Geology Society, 217–239 pp.
- Koppelhus, E.B., 2005, Paleobotany, in Currie, P.J., Koppelhus, E.B. (eds.), *Dinosaur Provincial Park: A spectacular ancient ecosystem revealed*. Indiana University Press, Bloomington, 131–138 pp.
- Lehman, T.M., 1985, Stratigraphy, sedimentology, and paleontology of Upper Cretaceous (Campanian-Maastrichtian) sedimentary rocks in Trans-Pecos, Texas. Unpublished Ph.D. dissertation, University of Texas at Austin; Austin, 299 pp.
- Lehman, T.M., 1989, *Chasmosaurus mariscalensis*, sp. nov., a new ceratopsian dinosaur from Texas: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9, 137–162.
- Lehman, T.M., 1993, New data on the ceratopsian dinosaur *Pentaceratops sternbergii* Osborn from New Mexico: *Journal of Paleontology*, 67, 279–288.
- Lehman, T.M., 1997, Late Campanian dinosaur biogeography in the western interior of North America. *Dinofest International: Proceedings of a symposium held at Arizona State University*, in D.L. Wolberg, Stump, E., Rosenberg, G.D., The Academy of Natural Sciences, 223–240 pp.
- Lehman, T.M., 2001, Late Cretaceous Dinosaur Provinciality, in Currie, P.J., Tanke, D.H., Carpenter, K. (eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*: Indiana University Press, Bloomington, 310–328 pp.
- Lucas, P.W., Omar, R., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A.S., Henry, A.G., Michael, S., Arockia Thai, L., Watzke, J., Strait, D.S., Atkins, A.G., 2013, Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: implications for hominin diet: *Journal of the Royal Society Interface*, 10, 20120923.
- Mallon, J.C., Anderson, J.S., 2014, The Functional and Paleontological Implications of Tooth Morphology and Wear for the Megaherbivorous Dinosaurs from the Dinosaur Park Formation (Upper Campanian) of Alberta, Canada: *PloS ONE*, 9(6), e98605. doi:10.1371/journal.pone.0098605
- Manfrino, C., 1984, Stratigraphy and palynology of the upper Lewis Shale, Pictured Cliffs Sandstone, and lower Fruitland Formation (Upper Cretaceous) near Durango, Colorado (M.S. thesis): Colorado School of Mines, Golden, Colorado, 97 pp.
- Mcbride, E.F., 1974, Significance of color in red, green, purple, olive, brown, and gray beds of Difunta Group, Northeastern Mexico: *Journal of Sedimentary Petrology*, 44(3), 760–773.
- Medus, J., Almeida-Leñero, L., 1982, Des Normapollens du Crétacé supérieur de Piedras Negras (Coahuila, Mexique): *Geobios*, 15, 225–229.
- Merceron, G., Blondel, C., De Bonis, L., Koufos, G.D., Viriot, L., 2005, A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece): *Palaios*, 20, 551–561.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., Heintz, E., 2004, The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, 143–163.
- Newman, K.R., 1965, Upper Cretaceous-Paleocene guide palynomorphs from northwestern Colorado: *University of Colorado Studies, Series in Earth Sciences*, 2, 21 p.
- Nicholls, E.L., Russell, A.P., 1990, Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: The vertebrate evidence: *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 79, 149–169.
- Obradovich, J.D., 1993, A Cretaceous Time Scale, in Caldwell, W.G.E., Kawfman, G.E. (eds.), *Evolution of the Western Interior Basin: Canadian Association of Geologists, Special Paper 39*, 379–396 p.
- Prieto-Márquez, A., Serrano-Brañas, C.I., 2012, *Latirhinus huitstlani*, a broad nose saurolophine hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) from the Late Campanian (Cretaceous) of northern Mexico: *Historical Biology*, 24(6), 607–619.
- Ramírez-Velasco, A.A., Hernández, R., Servín-Pichardo, R., 2015, The hadrosaurian record of Mexico, in Eberth, D.A., Evans, D.C. (eds.), *Hadrosaurs*, Indiana University Press, Bloomington Indiana, 340–360 pp.
- Rivera-Sylva, H.E., López-Espinosa, J., 2006, Informe de una nueva localidad del Cretácico Tardío en Coahuila, México, in Libro de Resúmenes del X Congreso Nacional de Paleontología, Ciudad de México: México, Sociedad Mexicana de Paleontología, 10, 130.
- Rivera-Sylva, H.E., Guzmán-Gutiérrez, R., Palomino-Sánchez, F., López-Espinosa, J., De La Peña Oviedo, I., 2007, New Vertebrate Fossil Locality from the Late Cretaceous of Northern Coahuila, México: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(Suppl. 3), 135A.

- Rivera-Sylva, H.E., Frey, E., Guzmán-Gutiérrez, R., Palomino-Sánchez, F., Stinnesbeck, W., A., 2011, *Deinosuchus riograndensis* (Eusuchia: Alligatoroidea) from Coahuila, Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(2), 267–274.
- Rivera Sylva, H.E., Carpenter, K., 2014, Ornithischian dinosaurs from Mexico, in Rivera Sylva, H.E., Carpenter, K., Frey, E. (eds.), *Dinosaurs and other reptiles from the Mesozoic from Mexico*: Indiana University Press, Bloomington, 156–180 pp.
- Rivera Sylva, H.E., Carpenter, K., 2014, Saurischian dinosaurs from Mexico, in Rivera Sylva, H.E., Carpenter, K., Frey, E., (eds.), *Dinosaurs and other reptiles from the Mesozoic from Mexico*: Indiana University Press, Bloomington, 143–155 pp.
- Rivera-Sylva, H.E., Frey, E., Stinnesbeck, W., González-González, A.H., Guzmán-Gutiérrez, J.R., 2017, Mexican Ceratopsids: Considerations on their diversity and biogeography: *Journal of South American Earth Sciences*, 75, 66–73.
- Rivera-Sylva, H.E., Carbot-Chanona, G., Vivas-González, R., Nava Rodríguez, L., Cabral-Valdez, F., 2019, The first globidontan alligatoroid (Eusuchia, Alligatoroidea) remains from La Parrita locality, Cerro del Pueblo Formation (Campanian), Coahuila, Mexico: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, (en prensa).
- Rowe, T., Cippelli, R.L., Lehman, T.M., Weil, A., 1992, The Campanian Terlingua local fauna, with a summary of other vertebrates from the Aguja Formation, Trans-Pecos, Texas: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12, 472–493.
- Russell, D.A., 1967, A census of dinosaurs specimens collected in western Canada, National Museum of Canada: *Natural History Papers*, 36, 1–13.
- Russell, D.A., Chamney, T.P., 1967, Notes on the biostratigraphy of dinosaurian and microfossil faunas in the Edmonton Formation (Cretaceous) Alberta: National Museum Canada, *Natural History Paper*, 35, 133–159.
- Ryan, M.J., Russell, A.P., 2001, Dinosaurs of Alberta (exclusive of Aves), in Tanke, D.H., Carpenter, K., Skrepnick, M.W. (eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*: Indiana University Press, Bloomington, 279–297 pp.
- Sanson, G.D., Kerr, S.A., Gross, K.A., 2007, Do silica phytoliths really wear mammalian teeth: *Journal of Archaeological Science*, 34(4), 526–531.
- Semprebon, G.M., Godfrey, L.R., Solounias, N., Sutherland, M.R., Jungers, W.L., 2004, Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet?: *Journal of Human Evolution*, 47, 115–144.
- Serrano-Brañas, C.I., Hernandez, R., Torres-Rodríguez, E., Espinosa-Chávez, B., 2006, A natural hadrosaurid endocast from the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous) of Coahuila, Mexico, in Lucas, S.G., Sullivan, R.M. (eds.), *Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior, New Mexico*: Museum of Natural History and Science Bulletin 35, 317–321.
- Solounias, N., Semprebon, G., 2002, Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids: *American Museum Novitates*, 366, 1–49.
- Srivastava, S.K., 1994, Palynology of the Cretaceous-Tertiary boundary in the Scollard Formation of Alberta, Canada, and global KTB events: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 83, 137–158.
- Teaford, M.F., 1988, Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth: *Scanning Microscopy*, 2, 1167–1175.
- Teaford, M.F., 2007, What do we know and not know about dental microwear and diet?, in Ungar, P.S. (ed.), *Evolution of the human diet: The known, the unknown, and the unknowable*: Oxford University Press, Oxford, 106–131 pp.
- Tschudy, R.H., 1980, Normapolles pollen from *Aquilapollenites* province, western United States: New Mexico Bureau of Mines & Mineral Resources, Circular 170, 11 p.
- Tweet, J.S., Chin, K., Braman, D.R., Murphy, N.L., 2008, Probable gut contents within a specimen of *Brachylophosaurus canadensis* (Dinosauria: Hadrosauridae) from the Upper Cretaceous Judith River Formation of Montana: *Palaaios*, 23, 624–635.
- Ungar, P.S., 2010, *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*: Johns Hopkins University Press, Baltimore, 304 pp.
- Ungar, P.S., Teaford, M.F., Glander, K.E., Pastor, R.F., 1995, Dust accumulation in the canopy: a potential cause of dental microwear in primates: *American Journal of Physical Anthropology*, 97, 93–99.
- Van Valkenburgh, B., Teaford, M.F., Walker, A., 1990, Molar microwear and diet in large carnivores: Inferences concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis*: *Journal of Zoology*, 222, 319–340.
- Vogt, M., Stinnesbeck, W., Zell, P., Kober, B., Kontny, J., Herzer, N., Frey, E., Rivera-Sylva, H., Padilla Gutierrez, J.M., Amezcua Torres, N., Flores-Huerta, D., 2015, Age and depositional environment of the “dinosaur graveyard” at Las Águilas, southern Coahuila, NE Mexico: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, doi:10.1016/j.palaeo.2015.10.020
- Williams, V.S., Barrett, P.M., Purnell, M.A., 2009, Quantitative analysis of dental microwear in hadrosaurid dinosaurs, and the implications for hypotheses of jaw mechanics and feeding: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(27), 11194–11199.
- Zanno, L.E., Gates, T.A., Sampson, S., Smith, J.A., Getty, M A., 2005, Dinosaur diversity and biogeographical implications of the Kaiparowits Formation (Late Campanian), Grand Staircase-Escalante National Monument, Southern Utah: *Abstracts with Programs*, Geological Society of America.

Manuscript received: July 24, 2018.

Corrected manuscript received: April 25, 2019.

Manuscript accepted: May 5, 2019.

Table S1. Direction (0 – 360 degrees) of microwear scratches relative to the mesiodistal plane of the tooth in hadrosaur teeth from the Cerro del Pueblo Formation (late Campanian), Coahuila, Mexico. In CPC 1857 and CPC 1859 scratches were counted in a 400 X 400 µm area on the occlusal surface of the tooth. In CPC 1858 scratches were counted in two 400 X 400 µm areas on different locations of the occlusal surface of the tooth.

CPC 1857	CPC 1858	CPC 1859	CPC 1857	CPC 1858	CPC 1859	CPC 1857	CPC 1858	CPC 1859	CPC 1857	CPC 1858	CPC 1859
82.266	77.347	51.34	115.641	120.579	65.376		83.047			144.246	
82.476	77.735	52.253	141.17	124.216	71.565		81.085			145.84	
84.428	86.634	53.843	125.166	104.931	85.135		81.404			124.216	
84.753	86.028	54.926	142.907	110.556	86.055		71.565			120.141	
82.011	79.796	55.67	63.435	117.474	87.274		72.734			113.356	
83.758	75.466	56.004	30.735	111.038	87.397		70.224			140.826	
88.238	74.578	56.31	30.579	122.735	90		78.996			116.565	
79.261	81.573	56.976	29.859	116.095	92.01		81.634			120.256	
83.66	83.157	57.031	15.945	120.141	94.865		76.43			141.953	
83.928	79.461	57.995	71.274	109.25	95.826		84.382			112.479	
83.911	80.407	59.3	66.615	119.745	97.524		64.799			115.821	
83.884	85.815	59.589	69.146	115.866	104.876		42.138			110.556	
77.196	80.727	59.676	79.461	77.242	106.074		56.023			29.745	
137.834	76.504	59.744	33.275	24.624	108.122		66.801			45.674	
156.705	70.71	59.744	20.807	118.179	108.178		74.476			50.194	
149.216	45	59.826		147.875	109.44		126.193			51.34	
125.34	55.257	60.141		141.71	113.07		114.944			41.424	
137.231	49.236	61.991		140.44	117.121		112.306			41.424	
100.84	34.695	63.435		141.633	123.977		115.201			70.201	
142.496	39.806	64.359		82.057	124.756		119.932			72.408	
112.443	125.311	64.398		80.074			146.535			70.821	



Adiciones a la mastofauna local Santa Cruz Nuevo, Pleistoceno Tardío de Puebla, México

Edwing Jarquin-Abundiz^{a,*}, Ismael Ferrusquía-Villafranca^a, José E. Ruiz-González^e

^a Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México; Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México.

* edjarabu@gmail.com

Resumen

Con el objetivo de complementar y mejorar el entendimiento de la vertebradofauna pleistocénica mexicana, el presente estudio incluye nuevos reportes sobre la composición taxonómica de la siguiente localidad RanchoLabreana: fauna local Santa Cruz Nuevo, Puebla. Los siguientes taxones son reportados por primera vez para el área de estudio: cf. *Stockoceros* sp., *Tetrameryx* sp., *Glyptotherium* aff. *G. cylindricum* y *Cuvieronius* aff. *C. hyodon*. Además, se describe nuevo material fósil perteneciente a Cervidae, *Equus* cf. *E. conversidens* y *Sylvilagus* sp. Con base en esta información, la fauna local Santa Cruz Nuevo está conformada por 14 órdenes, 30 familias, 36 géneros y 19 especies, referibles a las Clases Amphibia, Reptilia, Aves y Mammalia.

Palabras clave: Mamíferos, Pleistoceno, Puebla, RanchoLabreano.

Abstract

For the purpose of supplementing and improving the Mexican Pleistocene vertebrate fauna knowledge, the present study includes new records of the taxonomic composition of the following RanchoLabrean locality: Santa Cruz Nuevo local fauna, Puebla. The following taxa are reported for the first time in the study area: cf. *Stockoceros* sp., *Tetrameryx* sp., *Glyptotherium* aff. *G. cylindricum* and *Cuvieronius* aff. *C. hyodon*. Furthermore, new fossil material belonging to Cervidae, *Equus* cf. *E. conversidens* and *Sylvilagus* sp. its also described. Based on this information, the Santa Cruz Nuevo local fauna includes 14 orders, 30 families, 36 genera and 19 species, referable to the Amphibia, Reptilia, Aves and Mammalia classes.

Keywords: Mammals, Pleistocene, Puebla, RanchoLabrean.

1. Introduction

Los registros del Pleistoceno continental de México son muy amplios; no obstante, la mayor parte de ellos requieren ser descritos y diferenciados de manera geológica y estratigráfica. Más aún, las faunas locales, aunque abundantemente descritas, no son conocidas de manera equitativa; en el peor de los casos, se desconoce su ubicación exacta (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). La importancia de continuar describiendo faunas locales radica

en enriquecer el conocimiento a la constitución taxonómica de la vertebradofauna pleistocénica del país, con el fin de realizar inferencias paleobiológicas tan objetivas como sea posible, abordando aspectos tales como distribución, comportamiento ecológico y relaciones biogeográficas (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2017). El presente estudio es una contribución en esta dirección, al ampliar y actualizar la composición taxonómica de la fauna local de Santa Cruz Nuevo, Puebla.

2. Área de estudio

El área de Santa Cruz Nuevo ha sido objeto de diversos estudios (Gillette *et al.*, 2000; Ferrusquía-Villafranca y Cruz-Gutiérrez, 2003; Tovar-Liceaga, 2005; Tovar *et al.*, 2013; Tovar *et al.*, 2014). Se localiza al sur del estado de Puebla, dentro del municipio de Totoltepec de Guerrero, entre los poblados de Santa Cruz Nuevo y Santo Domingo

Tianguistengo (Figura 1). El depósito fosilífero corresponde a un lecho fluvial, dentro de la cadena de cerros nombrados como Xiotillo, perteneciente a la provincia morfotectónica Sierra Madre del Sur, entre las coordenadas 18° 16' 44.47" – 18° 17' 6.79" Norte y 97° 47' 55.24" – 97° 48' 52.77" Oeste, y en altitudes entre 1459–1549 msnm. Los sedimentos cuaternarios se presentan al fondo del valle del río Acatlán en forma de terrazas aluviales, constituidos principalmente por llanuras de inundación (Cruz-Cruz, 2012). Dichos

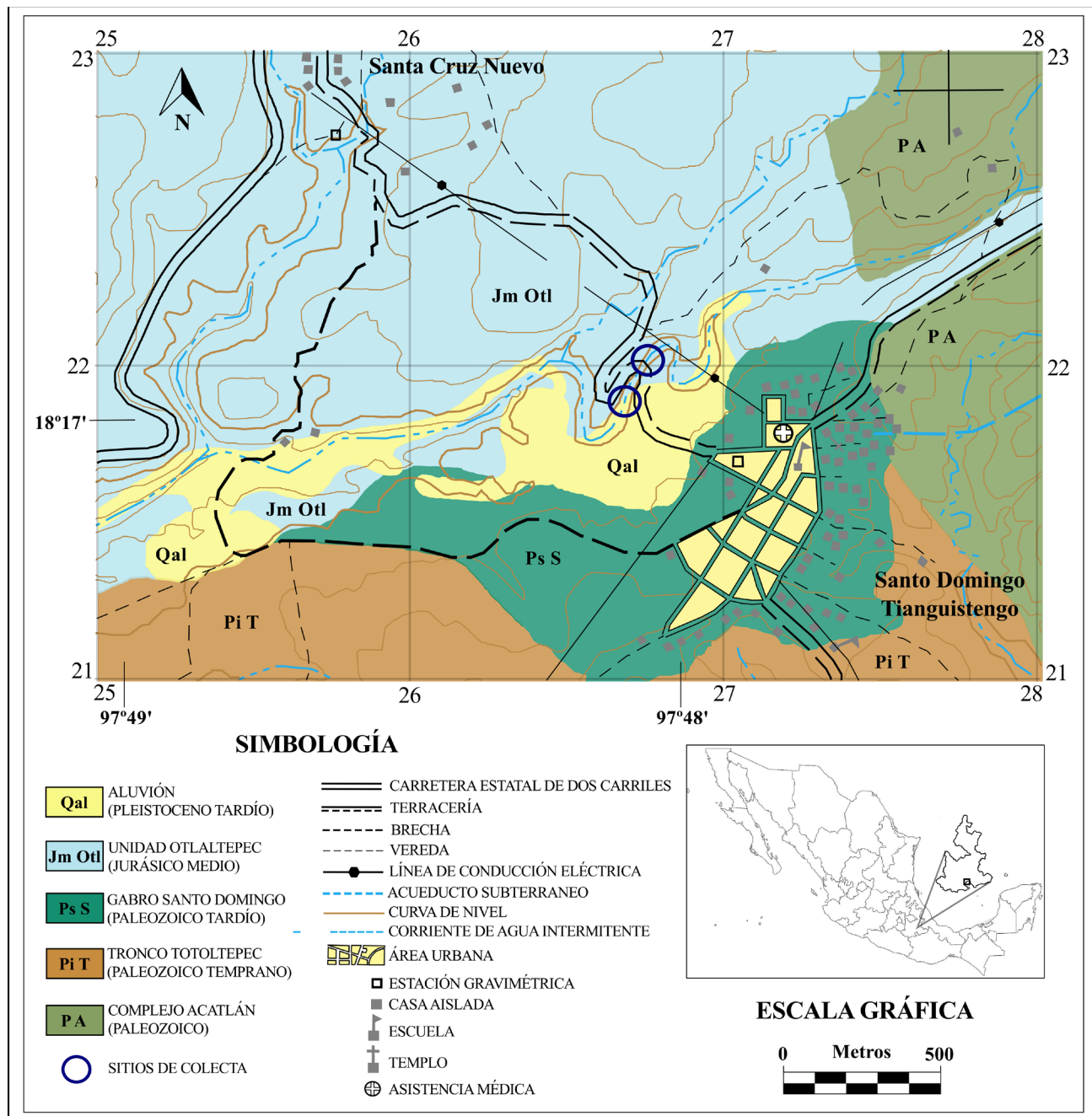


Figura 1. Mapa geológico del área de Santa Cruz Nuevo, elaborado por el Dr. Ismael Ferrusquía-Villafranca y el M. en C. José E. Ruiz-González, modificado de la Carta Topográfica San Juan Ixcaquixtla E14B74 del INEGI (2001). Escala 1:250000.

depósitos consisten de materiales clásticos sin consolidar, incluyendo bloques, gravas y arenas de caliza, pedernal, rocas ígneas y algunos de arenisca (Silva-Romo *et al.*, 2015). Los paleosuelos reportados incluyen fluvisoles y gleysoles (Tovar *et al.*, 2014). La fauna local tiene una edad asignada al Rancholabreano con base en los alcances estratigráficos de *Glyptotherium* sp., *Neotoma mexicana* y *Peromyscus difficilis* (Gillette *et al.*, 2000; Tovar-Liceaga, 2005).

3. Material y métodos

3.1. Trabajo de campo y preparación.

El trabajo paleontológico se realizó en dos temporadas: La primera en el 2000, al costado de un puente entre los poblados de Santa Cruz Nuevo y Santo Domingo Tianguistengo, con coordenadas de 18°17'8.51" Norte y 97°48'2.77" Oeste. La segunda entre el 6 al 10 de diciembre del 2014, en la pared de un lecho fluvial del río Acatlán, con coordenadas de 18°16'54.2" Norte y 97°48'10.2" Oeste. El material colectado fue preparado usando la metodología tradicional y depositado en la Colección Nacional de Paleontología, alojada en el Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

3.2. Abreviaciones institucionales.

El acrónimo "IGM" utilizado en el número de catálogo de todos los ejemplares referidos en este manuscrito, corresponde a la Colección Nacional de Paleontología, albergada en el Museo "María del Carmen Perrilliat Montoya" del Instituto de Geología, ubicado dentro del campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México, en la Ciudad de México.

El acrónimo "DP" utilizado en los siguientes ejemplares de comparación: *Antilocapra americana* (DP-I555), *Odocoileus virginianus* (DP-1965, DP-1183, DP-5486 y DP-16897), *Llama glama* (DP-7798), *Camelus dromedarius* (DP-819), *Sylvilagus audobonii* (DP-1293, DP-5618, DP-7073 y DP-7828), *S. floridanus* (DP-467, DP-923, DP-1257, DP-1322, DP-5406, DP-5740, DP-7362 y DP-8609) y *S. cunicularius* (DP-624, DP-625, DP-8028, DP-8029, DP-8030, DP-8031 y DP-8032); corresponde a la Colección Osteológica de Comparación del Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, ubicado en el Instituto Nacional de Antropología e Historia, en la Ciudad de México.

3.3. Nomenclatura anatómica.

La nomenclatura asignada a las diferentes estructuras descritas fueron tomadas de Bensley (1910), Skinner (1942), Gillette y Ray (1981), MacFadden (1984), Eisenmann *et al.* (1988), Alberdi *et al.* (2002), Bleefeld y Bock (2002), Evander (2004), Sisson y Grossman (2005) y Bärmann y Rössner (2011).

4. Palaeontología sistemática

Clase Mammalia Linnaeus von, 1758
Orden Artiodactyla Owen, 1848
Familia Antilocapridae Gray, 1866
Subfamilia Antilocaprinae Gray, 1866

Género *Stockoceros* Skinner, 1942
cf. *Stockoceros* sp.

Material: Un molar tres superior derecho, IGM-11195 (Figura 2A–B).

Descripción: El diente es hipsodonto y selenodonto, con ambos lóbulos completos. El metastilido está pobremente desarrollado. Los meso- y parastilidos son prominentes. El paracono y el metacono están separados y bien diferenciados. Las fosas son simples, con forma de "U" abierta, y no alcanzan los bordes externos. El protocono tiene forma de "V", mientras que el metacónulo tiene forma de "U". La longitud y el ancho de la superficie oclusal son de 16.7 mm y 12.5 mm respectivamente.

Observaciones: La morfología del molar es equivalente a la dentición típica de un rumiante (Bärmann y Rössner, 2011). El material se asigna a antilocáprido por la alta hipsodoncia y por la presencia de fosas que no alcanzan los bordes externos del molar. Además, comparte con *Stockoceros* un M³ con para- y mesostilidos poco prominentes y un metastilido más reducido que en *Antilocapra*; difiere de *Capromeryx* y *Tetrameryx* por presentar una hipsodoncia mayor y menor, respectivamente (Frick, 1937; Skinner, 1942). Debido a que la homogeneidad en la dentición del grupo hace imposible la identificación a nivel específico sin la presencia de la cornamenta, el espécimen IGM-11195 sólo es referido hasta nivel genérico.

Reportes previos para México: Se tienen reportes del género para el Irvingtoniano y Rancholabreano de Sonora; y *S. conklingi* para Nuevo León, San Luis Potosí, Aguascalientes, Estado de México, Puebla, Veracruz e Hidalgo (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Bravo-Cuevas *et al.*, 2013).

Género *Tetrameryx* Lull, 1921
Tetrameryx sp.

Material: Un fragmento de cornamenta izquierda, IGM-11196 (Figura 2C–D).

Descripción: La base ósea conserva los extremos proximales de dos cuernos divergentes, separados por una distancia de 26.1 mm y un ángulo de divergencia de 30°. El cuerno anterior se proyecta hacia arriba, con una forma ovalada en sección transversal. El cuerno posterior se curva hacia la línea media del cráneo, con una forma triangular en sección transversal. Conserva el foramen postorbital y parte del contorno de la cavidad orbitaria. El sulcus es poco

profundo y se extiende desde la base del cuerno posterior hasta la mitad de la longitud del cuerno anterior.

Observaciones: Por la presencia de una base ósea con cuernos, se determina que el material corresponde a un antilocáprido (Frick, 1937). El material comparte con *Tetrameryx* la presencia de cuernos pares asimétricos y divergentes, donde el cuerno anterior es de ligeramente a prácticamente aplanado; difiere de *Antilocapra americana* por la ausencia de un cuerno anterior, mientras que el cuerno posterior tiene forma de daga; difiere de *Capromeryx* por presentar cuernos pares paralelos y prácticamente verticales; difiere de *Stockoceros* por presentar cuernos pares casi simétricos (Skinner, 1942; Kurtén y Anderson, 1980; Heffelfinger *et al.*, 2004).

El género está conformado por cinco especies: *T. irvingtonensis*, *T. knoxensis*, *T. mooseri*, *T. shuleri* y *T. tacubayensis* (Hibbard y Dalquest, 1960; Dalquest, 1974; Mooser y Dalquest, 1975). El espécimen IGM-11196 difiere de *T. irvingtonensis* por la curvatura en dirección anterior del cuerno posterior; difiere de *T. knoxensis* por la ausencia de un sulcus anterior y por presentar un cuerno posterior en forma aplanada; difiere de *T. mooseri* por presentar ambos cuernos rectos y un sulcus anterior profundo, extendido prácticamente en toda la longitud del cuerno anterior; difiere de *T. shuleri* por presentar ambos cuernos rectos; y difiere de *T. tacubayensis* por presentar un cuerno posterior recto y un sulcus anterior externo. Como se consideró poco prudente la descripción de una nueva especie con base en el estado del material disponible, el espécimen IGM-11196 sólo es referido hasta nivel genérico.

Reportes previos para México: Se tienen reportes del género para el Irvingtoniano y Rancholabreano de Sonora; *T. mooseri* y *T. tacubayensis* para Aguascalientes; y *T. shuleri* para Jalisco, Puebla y Veracruz (Lucas, 2008b; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Bravo-Cuevas *et al.*, 2013).

Familia Cervidae Goldfuss, 1820

Gen. et sp. indet.

Material: Un fragmento de vértebra torácica, IGM-11197; y un fragmento de tibia izquierda, IGM-11198 (Figura 2E–H).

Descripción: El cuerpo de la vértebra es alargado, con forma pentagonal y un diámetro de 35.4 mm. La superficie craneal es convexa, mientras que la superficie caudal es cóncava. Conserva una faceta costal craneal y una caudal. La cresta ventral es prominente, presentándose a lo largo de toda la vértebra. No se observan el resto de las estructuras.

La tibia tiene forma prismática triangular en sección transversal. El borde craneal es sobresaliente, bien definido y presenta un giro ligeramente pronunciado hacia la derecha. El interior del hueso se encuentra hueco, sin presentar material esponjoso. Carece de los extremos distales y proximales.

Observaciones: Por la presencia de facetas costales, se determina que la vértebra pertenece a la región torácica; no

obstante, la ausencia de la apófisis espinos hace imposible determinar el número de vértebra al que pertenece. Por su parte, la tibia corresponde al lado izquierdo por la orientación del giro del borde craneal (Sisson y Grossman, 2005). El material fue comparado con los siguientes artiodáctilos, alojados en la Colección Osteológica de Comparación del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” del INAH: *Antilocapra americana* (DP-1555), *Odocoileus virginianus* (DP-1965, DP-1183, DP-5486 y DP-16897), *Llama glama* (DP-7798) y *Camelus dromedarius* (DP-819).

El espécimen IGM-11197 comparte con *O. virginianus* la presencia de una cresta ventral sobresaliente; difiere de *A. americana*, *L. glama* y *C. dromedarius* por presentar una cresta ventral reducida o prácticamente ausente. Por su parte, el espécimen IGM-11198 comparte con *O. virginianus* la presencia de un borde craneal sobresaliente, con un giro bien definido y ligeramente pronunciado; difiere de *A. americana* por presentar una superficie caudal reducida, con un borde craneal poco sobresaliente y con un giro pronunciado; difiere de *L. glama* por un borde craneal casi recto, con un giro pobremente definido; difiere de *C. dromedarius* por presentar un borde craneal en forma de costilla. Debido a que los caracteres diagnósticos a nivel genérico y específico de los cérvidos se localizan exclusivamente en el cráneo y la ornamenta (Croitor, 2006; Chávez, 2008); el material sólo es referido hasta familia.

Reportes previos para México: El registro pleistocénico de cérvidos incluye a *Cervus* sp., *Navahoceros fricki*, *Odocoileus* sp., *O. hemionus* y *O. virginianus*. Se tienen reportes de *Cervus* sp. para el Rancholabreano de la Ciudad de México, Estado de México, Jalisco y Puebla; *N. fricki* para el Rancholabreano del Estado de México; *Odocoileus* sp. para el Irvingtoniano de Sonora y el Rancholabreano de Chihuahua, Yucatán, Jalisco, San Luis Potosí, Oaxaca y el Valle de México; *O. hemionus* para San Luis Potosí, Sonora y el Valle de México; y *O. virginianus* para el Estado de México, San Luis Potosí, Yucatán, Oaxaca y Chiapas (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Montellano-Ballesteros y Carbot-Chanona, 2010; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2011; Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012).

Orden Cingulata Illiger, 1811

Familia Chlamyphoridae Bonaparte, 1850

Subfamilia Glyptodontinae Burmeister, 1879

Género *Glyptotherium* Osborn, 1903

Glyptotherium aff. *G. cylindricum* Brown, 1912

Material: Un fragmento dorsal de carapacho, IGM-11199; y un fragmento lateral de carapacho, IGM-11200 (Figura 2I–J).

Descripción: El espécimen IGM-11199 está conformado por 37 osteodermos completos y 14 fragmentados, mientras que el espécimen IGM-11200 por 200 completos y 31 fragmentados. Los osteodermos de las regiones dorsal y

lateral se caracterizan por presentar una forma hexagonal, con una figura central ligeramente sobreelevada y una superficie de plana a ligeramente cóncava, de 7–10 figuras periféricas, de 1–6 folículos pilosos alrededor de la figura central, y una superficie ventral perforada por 1–3 forámenes neurovasculares. La superficie ventral de los osteodermos dorsales es de cóncava a ligeramente cóncava, mientras que las laterales son planas (Bravo-Cuevas *et al.*, 2009).

Observaciones: Los osteodermos fueron asignados al Género *Glyptotherium* por presentar una figura central ovalada a sub-ovalada, rodeada por figuras periféricas de menor tamaño con simetría trapezoidal, perforadas por folículos pilosos en su superficie dorsal, y forámenes neurovasculares en su superficie ventral (Hill, 2006). El material sólo fue comparado con las especies *G. texanum* y *G. cylindricum*, con base en que autores recientes consideran que son las únicas especies válidas para el género (Ramírez-Cruz y Montellano-Ballesteros, 2014; Gillette *et al.*, 2016; Gillette y Zurita, 2017). Ambos especímenes comparten con *G. cylindricum* figuras centrales con un diámetro no mayor al 50% del diámetro total del osteodermo, con superficies de plana a ligeramente cóncavas, y la presencia de un máximo de diez figuras periféricas; difiere de *G. texanum* por figuras centrales más grandes o de igual tamaño que las figuras periféricas y superficies de planas a convexas (Gillette y Ray, 1981; Ramírez-Cruz y Montellano-Ballesteros, 2014; Gillette *et al.*, 2016). Por lo tanto, ambos especímenes son referidos a *G. cylindricum*.

Reportes previos para México: El registro pleistocénico de *Glyptotherium* incluye cuatro especies: *G. texanum*, *G. cylindricum*, *G. floridanum* y *G. mexicanum*. El género tiene reportes para Chihuahua, Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Guerrero, Jalisco y Morelos; *G. texanum* para el Blancano de Guanajuato; *G. cylindricum* para Jalisco, Sonora, Tamaulipas, Tlaxcala y Puebla; *G. floridanum* para Aguascalientes, Chiapas, Hidalgo, Tlaxcala y Veracruz; y *G. mexicanum* para Aguascalientes, Estado de México, Nuevo León, Oaxaca, Morelos y San Luis Potosí (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Ramírez-Cruz, 2014; Ramírez-Cruz y Montellano-Ballesteros, 2014; Sánchez-Salinas *et al.*, 2016; Viñas-Vallverdú *et al.*, 2017).

Orden Perissodactyla Owen, 1848
Familia Equidae Gray, 1821

Género *Equus* Linnaeus, 1758
Equus cf. E. conversidens Owen, 1869

Material: Un premolar cuatro inferior derecho, IGM-11201; un premolar cuatro inferior izquierdo, IGM-11202; un molar uno inferior derecho, IGM-11203; dos molares inferiores dos derechos, IGM-11204 y IGM-11205; un molar tres inferior izquierdo, IGM-11206; y cuatro fragmentos de molariformes, IGM-11207 (Figura 2K–P).

Descripción: La forma de los estilos de los premolares son cuadrangulares, mientras que los molares son redondeados. Los metacónidos tienen forma redondeada, mientras que los metastílidos son aguzados. Los linguafléxidos son moderadamente profundos y amplios en forma de “V” abierta. Los entocónidos son de forma ovoidal y se diferencian claramente del hipoconúlido. Los protocónidos e hipocónidos son amplios, subcuadrangulares y con bordes labiales rectos. Los ectofléxidos son moderadamente profundos y los plicaballínidos son simples y moderadamente desarrollados en los especímenes IGM-11201, IGM-11202 y IGM-11206; el ectofléxido es profundo y el plicaballínido es reducido en el espécimen IGM-11205. Debido al pobre estado de conservación de los especímenes IGM-11207, no es posible señalar ninguna de las estructuras que los conforman.

Observaciones: El material fue asignado a *Equus* por la presencia de un alargado complejo metacónido-metastílido con doble nudo, donde el metacónido es redondeado y el metastílido es más o menos angular, linguafléxidos alargados y más profundos en molares que premolares, ectofléxido angosto y sin penetrar el istmo en premolares, pero profundo en molares; y la presencia de un pequeño plicaballínido más marcado en premolares que en molares (Alberdi *et al.*, 2014). El material comparte con *E. conversidens* y *E. excelsus* un ectofléxido moderadamente profundo en los premolares y profundo en molares; se diferencia de *E. mexicanus* porque sus dimensiones oclusales son mayores que la del material; se diferencia de *E. francisci* y *E. cedralensis* por presentar ectofléxidos moderadamente profundos en molares (Priego-Vargas *et al.*, 2017). Debido a que la taxonomía de *Equus* continúa siendo revisada y sigue estando sujeta a cambio, incluyendo el dudoso estado taxonómico de *E. excelsus* en el Pleistoceno mexicano y la reconsideración de material de *E. conversidens* a una nueva especie, *Haringtonhippus francisci* (Heintzman *et al.*, 2017; Priego-Vargas *et al.*, 2017), el material descrito es referido tentativamente a *E. conversidens*.

Reportes previos para México: Se tienen reportes de *E. conversidens* para Sonora, Nuevo León, San Luis Potosí, Zacatecas, Aguascalientes, Jalisco, Michoacán, Guanajuato, Hidalgo, Tlaxcala, Estado de México, Puebla, Oaxaca, Veracruz, Chiapas, Yucatán y el Valle de México (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Bravo-Cuevas *et al.*, 2011; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2011; Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012; Priego-Vargas *et al.*, 2017).

Orden Lagomorpha Brandt, 1855
Familia Leporidae Fischer, 1817

Género *Sylvilagus* Gray, 1867
Sylvilagus sp.

Material: Un fragmento de hueso coxal derecho y un calcáneo derecho, IGM-11208 (Figura 2Q–S).

Descripción: El hueso coxal sólo conserva los extremos distales de los cuerpos del isquion y de la pubis. El cuerpo del ilion está incompleto, se conserva sólo el extremo proximal y las espinas inferiores anterior y posterior. El acetábulo tiene un diámetro de 7.1 mm, y conserva la fosa acetabular en su totalidad. El contorno del agujero obturador se observa parcialmente.

El calcáneo es alargado y comprimido bilateralmente en forma de cilindro. La prominencia ectal carece de la faceta ectal. La faceta fibular tiene forma redondeada, con una orientación hacia el extremo proximal del hueso. La faceta sustentacular no se observa. La faceta cuboides, aunque incompleta, tiene forma de media luna. Sólo se puede observar la entrada del canal del calcáneo, la cual atraviesa el hueso de manera diagonal, y se ubica en la cara lateral izquierda de la prominencia ectal.

Observaciones: Por la presencia del canal del calcáneo, el material se asignó a un lagomorfo (Bleefeld y Bock, 2002).

El material fue comparado con las siguientes especies de *Sylvilagus*, alojadas en la Colección Osteológica de Comparación del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” del INAH: *S. audubonii* (DP-1293, DP-5618, DP-7073 y DP-7828), *S. floridanus* (DP-467, DP-923, DP-1257, DP-1322, DP-5406, DP-5740, DP-7362 y DP-8609) y *S. cunicularius* (DP-624, DP-625, DP-8028, DP-8029, DP-8030, DP-8031 y DP-8032). Por lo general, el diámetro acetabular es parecido a *S. cunicularius*, pero mayor a *Sylvilagus audubonii* y *S. floridanus*; las dimensiones del calcáneo son parecidas a *S. audubonii* y *S. floridanus*, pero menores que *S. cunicularius*. Debido a que los caracteres diagnósticos del grupo se encuentran exclusivamente en el cráneo (Dice, 1929; Ruedas, 1998; Ruez Jr., 2002; Janis *et al.*, 2008), el material sólo se refiere hasta nivel genérico.

Reportes previos para México: El registro pleistocénico de *Sylvilagus* incluye siete especies: *S. audubonii*, *S. bachmani*, *S. brasiliensis*, *S. cunicularius*, *S. floridanus*, *S. hibbardi* y *S. leonensis*. Se tienen reportes del género para Aguascalientes, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí y Tamaulipas; *S. audubonii* para Aguascalientes, San Luis Potosí y Zacatecas; *S. bachmani* para Baja California Sur; *S. brasiliensis* para Yucatán; *S. cunicularius* para el Estado de México, San Luis Potosí y Zacatecas; *S. floridanus* para el Estado de México, Hidalgo, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz, Yucatán y Zacatecas; *S. hibbardi* para Sonora; y *S. leonensis* para Nuevo León (Arroyo-Cabrales y Polaco, 2004; Tovar-Liceaga, 2005; Arroyo-Cabrales y Johnson, 2008; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010).

Orden Proboscidea Illiger, 1811
Familia Gomphotheriidae Cabrera, 1929

Género *Cuvieronius* Osborn, 1923
Cuvieronius hyodon Fischer, 1814

Material: Un molar uno superior derecho, IGM-11209; un molar inferior izquierdo, IGM-11210; un fragmento de hueso coxal izquierdo, IGM-11211; una defensa superior derecha, IGM-11212 (Figura 2T–W).

Descripción: El espécimen IGM-11209 es bunodonto y trilofodonte, con forma rectangular en vista oclusal, cuyos lofos presentan una tendencia bilobulada. El desgaste es progresivo en dirección anteroposterior, aunque incipiente en el primer lofo y prácticamente inexistente en el tercero. El cónulo central posterior del tercer lofo del prétrito está bien desarrollado y en forma de cúspide. Los cóngulos anterior y posterior envuelven parcialmente al primer y tercer lofo, respectivamente. La línea media sólo se observa en los lofos dos y tres. El cóngulo lingual está mejor desarrollado que el cóngulo labial. Se conservan las tres raíces, aunque dos de ellas están fracturadas.

El espécimen IGM-11210 tiene un pobre estado de conservación. Sólo se observan dos lofos en el prétrito de la corona. El desgaste es muy avanzado en dirección anteroposterior. En el primer interlofo o interlófido, se observa un túberculo accesorio incipiente. El cóngulo labial está bien desarrollado. Se observan parcialmente en el postrito el segundo interlofo y un fragmento del cóngulo lingual. Conserva únicamente dos raíces incompletas.

El espécimen IGM-11211 está conformado por tres fragmentos. El primero es parte del hueso coxal derecho. Conserva los extremos proximales del cuerpo del ilion y del pubis, el surco púbico, la eminencia iliopúbica y la depresión para la inserción del tendón medio del recto femoral. El acetábulo conserva la faceta acetabular y parte de la superficie articular del acetábulo, con un diámetro de 127.2 mm. Se observa parcialmente el contorno del foramen obturador. El segundo corresponde al extremo distal del cuerpo del isquion, donde la tuberosidad isquiática está incompleta. El tercero parece pertenecer al ala del ilion, pero no es posible orientarlo ni señalar las estructuras que lo conforman debido a su pobre estado de conservación.

Finalmente, el espécimen IGM-11212 corresponde a un fragmento de defensa cercano al extremo distal. El material es delgado, casi de grosor uniforme, ligeramente arqueado, con forma oval en sección transversal y presenta una torsión en forma de espiral. Tiene una longitud de 31.0 cm y un ancho máximo de 5.51 cm. Debido al pobre estado de conservación de la superficie, no es posible apreciar la banda de esmalte.

Observaciones: El material dental comparte con la Familia Gomphotheriidae molares bunodontos y trilofodontes, con una tendencia a formar figuras treboladas por el desgaste de los cónulos accesorios, y de cúspides alargadas en los cónulos centrales accesorios; difiere de *Mammuthus* por presentar una dentición hipsodonta, formada por una serie de láminas y valles rellenos de cemento; difiere de *Mammuthus* por presentar valles abiertos entre las crestas, sin obstrucciones, cúspides ni pilares (Lucas y Alvarado, 2010; Sanders *et al.*, 2010; Pasenko, 2012). Con base en la forma del isquion e ilion del espécimen IGM-11211, se

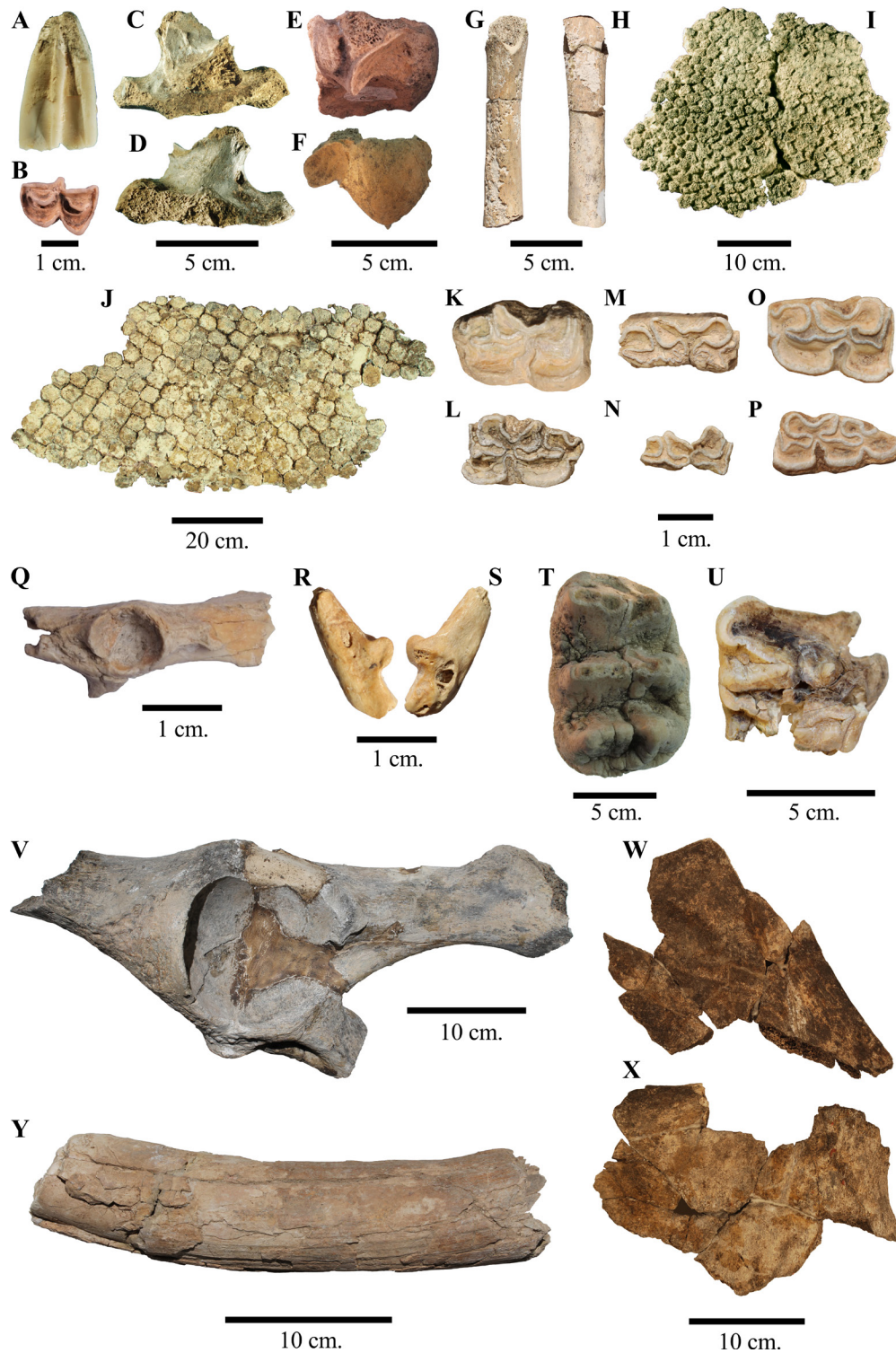


Figura 2. A–B. cf. *Stockoceros* sp. IGM-11195, M3 derecho. A, vista labial; B, vista oclusal. C–D. *Tetrameryx* sp. IGM-11196, fragmento de cornamenta izquierda. C, vista lateral derecha; D, vista lateral izquierda. E–H. *Cervidae*. IGM-11197, fragmento de vértebra torácica. E, vista craneal; F, vista lateral. IGM-11198, fragmento de tibia izquierda. G, vista craneal; H, vista lateral. I–J. *Glyptotherium* aff. *G. cylindricum*. IGM-11199, fragmento dorsal de carapacho. I, vista dorsal. IGM-11200, fragmento lateral de carapacho. J, vista dorsal. K–P. *Equus* cf. *E. conversidens*. IGM-11201, premolar cuatro inferior derecho. K, vista oclusal. IGM-11202, premolar cuatro inferior izquierdo. L, vista oclusal. IGM-11203, molar uno inferior derecho. M, vista oclusal. IGM-11204, molar dos inferior derecho. N, vista oclusal. IGM-11205, molar dos inferior izquierdo. O, vista oclusal. IGM-11206, molar tres inferior izquierdo. P, vista oclusal. Q–S. *Sylvilagus* sp. IGM-11208, fragmento de hueso coxal derecho. Q, vista lateral. IGM-11208, calcáneo derecho. R, vista lateral; S, vista dorsal. T–W. *Cuvieronius hyodon*. IGM-11209, molar uno superior derecho. T, vista oclusal. IGM-11210, fragmento de molar inferior izquierdo. U, vista oclusal. IGM-11211, fragmentos izquierdos de hueso coxal. V, pelvis en vista lateral; W, isquion en vista lateral; X, ilion? en vista lateral. IGM-11212, fragmento de defensa superior derecha. Y, vista lateral.

infiere que el foramen obturador era amplio, característica compartida con los gonfoterios; difiere de *Mammut* y *Mammuthus* por presentar un foramen obturador pequeño (Alberdi *et al.*, 2009; Tapia-Ramírez *et al.*, 2013). Por el reducido diámetro acetabular del material, se infiere que le podría corresponder a un individuo juvenil y/o a una hembra (Lister, 1996; Göhlich, 2000; Ferretti, 2010). Finalmente, el espécimen IGM-11212 comparte con *Cuvieronius* la presencia de una torsión en las defensas superiores; difiere de otros gonfoterios por la ausencia de dicha característica; difiere de *Mammut* y *Mammuthus* por presentar defensas fuertemente curvadas, con un giro pronunciado hacia arriba y, exclusivamente para *Mammut*, una forma circular en sección transversal (Alberdi *et al.*, 2009; Lister y Stuart, 2010; Lucas y Alvarado, 2010; Mothé *et al.*, 2012).

Con base en que el único registro Rancholabreano de gonfoterios en México corresponde a *Cuvieronius*, y que el género se considera como monoespecífico (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007; Lucas, 2008a; Tapia-Ramírez *et al.*, 2013; Mothé *et al.*, 2016); todos los especímenes son referidos a *C. hyodon*. Cabe destacar que sólo el espécimen IGM-11212 puede ser referido a esta especie con seguridad, debido a que los caracteres diagnósticos del grupo se encuentran exclusivamente en el cráneo, en la mandíbula inferior y en las defensas (Lucas y Alvarado, 2010).

Reportes previos para México: Se tienen reportes del género para Sonora, San Luis Potosí, Veracruz, Guanajuato, Jalisco, Hidalgo, Colima, Michoacán, Estado de México, Tlaxcala, Puebla, Morelos, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Tabasco, Yucatán y Quintana Roo (Alberdi y Corona-M., 2005; Corona-M. y Alberdi, 2006; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007; Peña-Serrano y Carbot-Chanona, 2010; Robles-Camacho *et al.*, 2010; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2011; Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012; Tapia-Ramírez *et al.*, 2013; Jiménez-Hidalgo y Pérez-Cruz, 2014; Sánchez *et al.*, 2014 y Sánchez-Salinas *et al.*, 2016).

5. Sumario y Conclusiones

El presente estudio complementó los trabajos paleontológicos previos de Gillette *et al.* (2000), Ferrusquía-Villafranca y Cruz-Gutiérrez (2003), Tovar-Liceaga (2005) y Tovar *et al.* (2007). Se describen por primera vez los taxones cf. *Stockoceros* sp., *Tetrameryx* sp., *Glyptotherium* aff. *G. cylindricum* y *Cuvieronius* aff. *C. hyodon*; y se reafirma la presencia de Cervidae, *Equus* cf. *E. conversidens* y *Sylvilagus* sp. en el área de estudio. Con base en esta información, la fauna local Santa Cruz Nuevo está conformada actualmente por 14 órdenes, 30 familias, 36 géneros y 19 especies, referibles a las Clases Amphibia, Reptilia, Aves y Mammalia (Tabla 1). Estos nuevos hallazgos corresponden al segundo registro de *Stockoceros* y *Tetrameryx*, el tercero de *G. cylindricum* y el sexto de *Cuvieronius* para el estado de Puebla (Arroyo-

Tabla 1. Composición taxonómica de la fauna local Santa Cruz Nuevo, basado en Tovar-Liceaga (2005), Tovar *et al.* (2007) y el presente estudio [la colección del material fósil descrito aquí está representado en negritas].

CLASE AMPHIBIA	CLASE AVES (Continuación)
ORDEN ANURA	ORDEN PASSERIFORMES
Familia Bufonidae	Familia Emberizidae
<i>Inciilius occidentalis</i>	<i>Pipilo</i> sp.
<i>Inciilius</i> cf. <i>I. valliceps</i>	Familia Icteridae
<i>Inciilius</i> sp.	<i>Icterus</i> sp.
Familia Ranidae	Familia Mimidae
<i>Rana</i> sp.	<i>Dumetella</i> cf. <i>D. carolinensis</i>
Familia Scaphiropodidae gen et sp. indet.	Familia Troglodytidae
ORDEN URODELA	<i>Campylorhynchus</i> cf. <i>C. rufinucha</i>
Familia Ambystomatidae	<i>Salpinctes</i> cf. <i>S. obsoletus</i>
<i>Ambystoma</i> sp.	Familia Turdidae
Familia Plethodontidae gen et sp. indet.	<i>Catharus</i> cf. <i>C. occidentalis</i>
CLASE REPTILIA	CLASE MAMMALIA
ORDEN SQUAMATA	ORDEN ARTIODACTYLA
Familia Phrynosomatidae	Familia Antilocapridae
<i>Sceloporus</i> cf. <i>S. grammicus</i>	†cf. <i>Stockoceros</i> sp.
<i>Sceloporus</i> cf. <i>S. horridus</i>	† <i>Tetrameryx</i> sp.
Familia Scincidae gen et sp. indet.	Familia Cervidae
SUBORDEN SERPENTES	<i>Odocoileus</i> sp.
Familia Colubridae	ORDEN CARNIVORA
cf. <i>Conopsis</i> sp.	Familia Procyonidae
cf. <i>Lampropeltis</i> sp.	<i>Bassariscus</i> cf. <i>B. sumichrasti</i>
cf. <i>Leptodeira</i> sp.	Familia Ursidae gen et sp. indet.
cf. <i>Senticolis</i> sp.	ORDEN CINGULATA
<i>Thamnophis</i> sp.	Familia Chlamyphoridae
<i>Trimorphodon</i> sp.	† <i>Glyptotherium</i> aff. <i>G. cylindricum</i>
Familia Viperidae	† <i>Glyptotherium</i> sp.
<i>Crotalus</i> sp.	†Familia Pampatheriidae
ORDEN TESTUDINES	† <i>Pampatherium mexicanum</i>
Familia Geoemydidae	ORDEN LAGOMORPHA
<i>Rhinoclemmys</i> sp.	Familia Leporidae
Familia Kinosternidae	<i>Sylvilagus</i> cf. <i>S. floridanus</i>
<i>Kinosternon</i> sp.	<i>Sylvilagus</i> sp.
Familia Testudinidae	ORDEN PERISSODACTYLA
<i>Gopherus</i> cf. <i>G. berlandieri</i>	Familia Equidae
	† <i>Equus</i> aff. <i>E. conversidens</i>
CLASE AVES	ORDEN PROBOSCIDEA
ORDEN COLUMBIFORMES	Familia Elephantidae
Familia Columbidae	† <i>Mammuthus</i> sp.
<i>Patagioenas fasciata</i>	†Familia Gomphotheriidae
ORDEN GALLIFORMES	† <i>Cuvieronius</i> aff. <i>C. hyodon</i>
Familia Odontophoridae	ORDEN RODENTIA
<i>Callipepla</i> cf. <i>C. squamata</i>	Familia Cricetidae
<i>Cyrtonyx</i> sp.	<i>Neotoma mexicana</i>
	<i>Peromyscus difficilis</i>
	<i>Reithrodontomys</i> sp.

† taxa extinto

Cabrales *et al.*, 2007; Bravo-Cuevas *et al.*, 2013; Ramírez-Cruz, 2014; Ramírez-Cruz y Montellano-Ballesteros, 2014).

Agradecimientos

La Universidad Nacional Autónoma de México permitió la realización de este proyecto; el CONACyT otorgó una beca al primer autor para realizar este trabajo; y la DGAPA mediante el proyecto PAPIIT IN207314. Además, se agradece los valiosos comentarios y correcciones realizados por el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, Dr. Cornelio Sánchez Hernández, Dr. Jesús Alvarado Ortega, Dr. Enrique Martínez Hernández y de la Dra. Ana Fabiola Guzmán Camacho. Se reitera un agradecimiento al Dr. Jesús Alvarado Ortega, al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales y a la Dra. Ana Fabiola Guzmán Camacho por permitir el acceso a las siguientes colecciones paleontológicas: Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM; la

Colección Paleontológica y la Colección Osteológica de Comparación del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH. Por último, se agradece a los revisores anónimos que leyeron críticamente este trabajo, los cuales sugirieron los comentarios pertinentes para mejorar el presente manuscrito.

Referencias

- Alberdi, M.T., Corona-M., E., 2005, Revisión de los gonfoterios en el Cenozoico tardío de México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 22(2), 246–260.
- Alberdi, M.T., Prado, J.L., Cartelle, C., 2002, El registro de *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno Superior de Brasil: Revista Española de Paleontología, 17(2), 217–235.
- Alberdi, M.T., Juárez-Woo, J., Polaco, O.J., Arroyo-Cabrales, J., 2009, Description of the most complete skeleton of *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) recorded for the Mexican late Pleistocene: Neues Jahrbuch Für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 251(2), 239–255.
- Alberdi, M.T., Arroyo-Cabrales, J., Marín-Leyva, A.H., Polaco, O.J., 2014, Study of central horses and their place in the Mexican Quaternary: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 31(2), 221–237.
- Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., 2008, Mammalian additions to the faunal assemblages from San Josecito Cave, Nuevo León, México, en Lorenzo, C., Espinosa, E., Ortega, J. (eds.), Avances en el estudio de los mamíferos de México II: Chiapas, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., Publicaciones Especiales, 65–87.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., 2004, Los lagomorfos fósiles de México, en Castro-Campillo, A., Ortega, J. (eds.), Homenaje a la Trayectoria Mastozoológica de José Ramírez Pulido: Ciudad de México, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, 83–102.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Laurito, C., Johnson, E., Alberdi, M.T., Zamora, A.L.V., 2007, The proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica: Quaternary International, 169–170, 17–23.
- Bärmann, E.V., Rössner, G.E., 2011, Dental nomenclature in Ruminantia: Towards a standard terminological framework: Mammalian Biology, 76, 762–768.
- Bensley, B.A., 1910, Practical anatomy of the rabbit; an elementary laboratory textbook in mammalian anatomy: The Blakiston Company, 391 pp.
- Bleefeld, A.R., Bock, W.J., 2002, Unique anatomy of lagomorph calcaneus: Acta Palaeontologica Polonica, 47(1), 181–183.
- Bravo-Cuevas, V.M., Ortiz-Caballero, E., Cabral-Perdomo, M.A., 2009, Gliptodontes (Xenarthra, Glyptodontidae) del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, Centro de México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 61(2), 267–276.
- Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Priego-Vargas, J., 2011, Taxonomía y hábito alimentario de *Equus conversidens* (Perissodactyla, Equidae) del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, centro de México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 28(1), 65–82.
- Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Cabral-Perdomo, M.A., Priego-Vargas, J., 2013, Taxonomy and notes on the paleobiology of the Late Pleistocene (Rancholabrean) antilocaprids (Mammalia, Artiodactyla, Antilocapridae) from the state of Hidalgo, central Mexico: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 30(3), 601–613.
- Chávez, A.M., 2008, Comparative vertebral morphology in medium-sized North American Artiodactyla: The Artifact, 46, 1–17.
- Corona-M., E., Alberdi, M.T., 2006, Two new records of Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea) in Southern México and some biogeographic implications: Journal of Paleontology, 80(2), 357–366.
- Croitor, R., 2006, Early Pleistocene small-sized deer of Europe: Hellenic Journal of Geosciences, 41, 89–117.
- Cruz-Cruz, M.A., 2012, Análisis estratigráfico de la secuencia jurásica de la región de Santo Domingo Tianguistengo, Oaxaca–Santa Cruz Nuevo, Puebla: Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 109 pp.
- Dalquest, W.W., 1974, A new species of four-horned antilocaprid from Mexico: Journal of Mammalogy, 55(1), 96–101.
- Dice, L.R., 1929, The phylogeny of the Leporidae, with description of a new genus: American Society of Mammalogists, 10(4), 340–344.
- Eisenmann, V., Alberdi, M.T., De Giuli, C., Staesche, U., 1988, Collected papers after the “New York International *Hipparion* Conference, 1981”, en Woodburne, M., Sondaar, P. (eds.), Studying fossil horses, 1, Methodology: Leiden, E. J. Brill, 1–72.
- Evander, R.L., 2004, A revised dental nomenclature for fossil horses: Bulletin of the American Museum of Natural History, 285, 209–218.
- Ferretti, M.P., 2010, Anatomy of *Haplomastodon chimborazi* (Mammalia, Proboscidea) from the late Pleistocene of Ecuador and its bearing on the phylogeny and systematics of South American gomphotheres: Geodiversitas, 32(4), 663–721.
- Ferrusquia-Villafranca, I., Cruz-Gutiérrez, V., 2003, Advance in the study of Puebla’s Pleistocene mammals: the Santa Cruz local fauna (resumen), en Geological Society of America, Cordillera Section, 99th annual meeting, Puerto Vallarta, Jalisco, México, Geological Society of America, Abstracts with programs, 35(4), p. 69.
- Ferrusquia-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2010, Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality: Quaternary International, 217, 53–104.
- Ferrusquia-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Ruiz-González, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., de Anda-Hurtado, P., Polaco, O.J., 2017, Quaternary mammals, people, and climate change: A view from southern North America, en Monks, G.G. (ed.), Climate change and human responses: Springer, Dordrecht: 27–67.
- Frick, C., 1937, Horned ruminants of North America: Bulletin of the American Museum of Natural History, 59, 1–669.
- Gillette, D.D., Ray, C.E., 1981, Glyptodonts of North America: Smithsonian Contributions to Paleobiology, 40, 1–255.
- Gillette, D.D., Zurita, A.E., 2017, The glyptodont, *Glyptotherium*, from the Pliocene and Pleistocene of North America: Update (resumen), en Western Association of Vertebrate Paleontology Annual Meeting, Prescott, Arizona, U.S.A., Paleobios, Program with abstracts, 34 Supplement, 7–8.
- Gillette, D.D., Ferrusquia-Villafranca, I., Jiménez-Hidalgo, E., Gutiérrez-Limón, O., Gunnell, G.F., 2000, Preliminary report on a new Pleistocene faunal site in southern Puebla, Mexico (resumen), en Society of Vertebrate Paleontology, Sixtieth Annual Meeting, Ciudad de México, México, Journal of Vertebrate Paleontology, Abstracts of papers, 20(3), 44A.
- Gillette, D.D., Carranza-Castañeda, O., White Jr., R.S., Morgan, G.S., Thrasher, L.C., McCord, R., McCullough, G., 2016, Ontogeny and sexual dimorphism of *Glyptotherium texanum* (Xenarthra, Cingulata) from the Pliocene and Pleistocene (Blancan and Irvingtonian NALMA) of Arizona, New Mexico, and Mexico: Journal of Mammalian Evolution, 23, 133–154.
- Göhlich, U.B., 2000, On a pelvis of the straight-tusked elephant *Elephas antiquus* (Proboscidea, Mammalia) from Binsfeld near Speyer (Rhineland-Palatinate, Germany): Paläontologische Zeitschrift, 74(1-2), 205–214.
- Gómez-Pérez, L.E., Carbot-Chanona, G., 2012, Contribución al estudio de los megamamíferos del Pleistoceno tardío del municipio de Villaflores, Chiapas, México: Lacandonia, 6(1), 31–41.
- Heintzman, P.D., Zazula, G.D., MacPhee, R.D.E., Scott, E., Cahill, J.A., McHorse, B.K., Kapp, J.D., Stiller, M., Wooller, M.J., Orlando, L., Southon, J., Froese, D.G., Shapiro, B., 2017, A new genus of horse from Pleistocene North America: eLife, 6, 1–43.
- Heffelfinger, J.R., O’Gara, B.W., Janis, C.M. y Babb R., 2004, A bestiary of ancestral antilocaprids: Proceedings of the 20th Biennial Pronghorn Workshop, 20, 87–111.

- Hibbard, C.W., Dalquest, W.W., 1960, A new antilocaprid from the Pleistocene of Knox County, Texas: *Journal of Mammalogy*, 41(1), 20–23.
- Hill, R.V., 2006, Comparative anatomy and histology of xenarthrans osteoderms: *Journal of Morphology*, 267, 1441–1460.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2001, Carta Topográfica San Juan Ixcaquixtla E14B74, escala 1:50,000: Aguascalientes, México, Dirección General de Geografía, 1 mapa con texto.
- Janis, C.M., Gunnell, G.F., Uhen, M.D., 2008, Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 2: Small Mammals, Xenarthrans and Marine Mammals: Cambridge University Press, 802 pp.
- Jiménez-Hidalgo, E., Pérez-Cruz, L.A., 2014, Primer registro de *Cuvieronius* (Proboscidea: Gomphotheriidae) en el Pleistoceno del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, sur de México, algunas consideraciones sobre su taxonomía y distribución geográfica en México: *Revista Mexicana en Ciencias Geológicas*, 31(2), 354–360.
- Jiménez-Hidalgo, E., Guerrero-Arenas, R., MacFadden, B.J., Cabrera-Pérez, L., 2011, The Late Pleistocene (Rancholabrean) *Viko vijn* local fauna from the Mixteca Alta, Northwestern Oaxaca, Southern Mexico: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(1), 15–28.
- Kurtén, B., Anderson, E., 1980, Pleistocene mammals of North America: Columbia University Press, 442 pp.
- Lister, A.M., 1996, Sexual dimorphism in the mammoth pelvis: an aid to gender determination, *en* Shoshani, J., Tassy, P. (eds.), *The Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*: Oxford University Press, 254–259.
- Lister, A.M., Stuart, A.J., 2010, The West Runton mammoth (*Mammuthus trogontherii*) and its evolutionary significance: *Quaternary International*, 228(1-2), 180–209.
- Lucas, S.G., 2008a, *Cuvieronius* (Mammalia, Proboscidea) from the Neogene of Florida, *en* Lucas, S.G., Morgan, G.S., Spielmann, J.A., Prothero, D.R. (eds.), *Neogene mammals: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 44, 31–38.
- Lucas, S.G., 2008b, Late Cenozoic fossil mammals from the Chapala rift basin, Jalisco, Mexico, *en* Lucas, S.G., Morgan, G.S., Spielmann, J.A., Prothero, D.R. (eds.), *Neogene mammals: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 44, 39–49.
- Lucas, S.G., Alvarado, G.E., 2010, Fossil Proboscidea from the upper Cenozoic of Central America: Taxonomy, evolutionary and paleobiogeographic significance: *Revista Geológica de América Central*, 42, 9–42.
- MacFadden, B.J., 1984, Systematics and phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannippus*, and *Cormohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World: *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 179, 1–196.
- Montellano-Ballesteros, M., Carbot-Chanona, G., 2010, Presencia de *Odocoileus* (Artiodactyla, Cervidae) en el Pleistoceno de Chiapas, México, *en* Cervantes, F.A., Vargas-Cuenca, J., Hortelano-Moncada, Y. (eds.), 60 años de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM, Aportaciones al Conocimiento y Conservación de los Mamíferos Mexicanos, 291–298.
- Mooser, O., Dalquest, W.W., 1975, Mammals from Aguascalientes, Central Mexico: *Journal of Mammalogy*, 56(4), 781–820.
- Mothé, D., Avilla, L.S., Cozzuol, M., Winck, G.R., 2012, Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American lowlands: *Quaternary International*, 276–277, 2–7.
- Mothé, D., Ferretti, M.P., Avilla, L.S., 2016, The dance of tusks: Rediscovery of lower incisors in the pan-american proboscidean *Cuvieronius hyodon*. Revises incisor evolution in Elephantimorpha: *PLoS ONE*, 11(1), 1–18.
- Pasenko, M.R., 2012, New remains of *Rhynchotherium falconeri* (Mammalia, Proboscidea) from the earliest Pleistocene 111 Ranch, Arizona, U.S.A. with a discussion on sexual dimorphism and paleoenvironment of rhynchotheres: *Palaediversity*, 5, 89–97.
- Peña-Serrano, J., Carbot-Chanona, G., 2010, New Pleistocene localities with *Cuvieronius* (Mammalia: Gomphotheriidae). Remains in the state of Veracruz, México: *Current Research in the Pleistocene*, 27, 186–188.
- Priego-Vargas, J., Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., 2017, Revisión taxonómica de los équidos del Pleistoceno de México con base en la morfología dental: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 20(2), 239–268.
- Ramírez-Cruz, G.A., 2014, Revisión morfométrica de los osteodermos del género *Glyptotherium* (Mammalia: Cingulata): Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 57 pp.
- Ramírez-Cruz, G.A., Montellano-Ballesteros, M., 2014, Two new glyptodont records (Mammalia: Cingulata) from the Late Pleistocene of Tamaulipas and Tlaxcala, Mexico: Implications for the taxonomy of the Genus *Glyptotherium*: *The Southwestern Naturalist*, 59(4), 522–530.
- Robles-Camacho, J., Corona-Chávez, P., Morales-Gómez, M., Guzmán, A.F., Polaco, O.J., Domínguez-Vázquez, G., Israde-Alcántara, I., Oliveros-Morales, A., 2010, Estratigrafía y paleoambiente asociados a un Gomphotheriidae (*Cuvieronius hyodon*) en Tzintzuntzan, Michoacán, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(3), 530–544.
- Ruedas, L.A., 1998, Systematics of *Sylvilagus* Gray, 1867 (Lagomorpha: Leporidae) from southwestern North America: *Journal of Mammalogy*, 79(4), 1355–1378.
- Ruez Jr., D.R., 2002, Mammalian taphonomy of the early Irvingtonian (late Pliocene) Inglis 1C fauna (Citrus County, Florida): *Southeastern Geology*, 41(3), 159–168.
- Sánchez, G., Holliday, V.T., Gaines, E.P., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Tagüeña, N., Kowler, A., Lange, T., Hodgins, G.W.L., Mentzer, S.M., Sánchez-Morales, I., 2014, Human (Clovis)-gomphothere (*Cuvieronius* sp.) association ~13,390 calibrated yBP in Sonora, Mexico: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(30), 10972–10977.
- Sánchez-Salinas, M., Jiménez-Hidalgo, E., Castañeda-Posadas, C., 2016, Mamíferos fósiles del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de San Mateo Huexoyucán, Tlaxcala, México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 68(3), 497–514.
- Sanders, W.J., Gheerbrant, E., Harris, J.M., Saegusa, H., Delmer, C., 2010, Proboscidea, *en* Werdelin, L., Sanders, W.J. (eds.), *Cenozoic mammals of Africa*: University of California Press, 161–251.
- Silva-Romo, G., Mendoza-Rosales, C.C., Morales-Barrera, W.V., 2015, Geología del estado de Puebla, *en* Castañeda-Posadas, C. (ed.), *El Registro Paleobiológico del Estado de Puebla: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla*, 17–101.
- Sisson, S., Grossman, J.D., 2005, Anatomía de los animales domésticos: MASSON, 1335 pp.
- Skinner, M.F., 1942, The fauna of Papago Springs Cave, Arizona and a study of *Stockoceros* with three new antilocaprines from Nebraska and Arizona: *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 80, 143–220.
- Tapia-Ramírez, G., Guzmán, A.F., Polaco, O.J., 2013, Los gonfoterios (Proboscidea, Gomphotheriidae) de Colima, México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(3), 591–607.
- Tovar, R.E., Montellano-Ballesteros, M., Corona-M., E., 2007, Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla, México, *en* Díaz-Martínez, E., Rábano, I. (eds.), 4th. European Meeting of the Paleontology and Stratigraphy of Latin America, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, Cuadernos del Museo Geominero, 8, 393–397.
- Tovar, R.E., Sedov, S., Montellano-Ballesteros, M., Solleiro, E., 2013, Dark humic alluvial paleosols in Central and Southern Mexico: Micromorphological indicators of Late Pleistocene megafauna habitats: *Spanish Journal of Soil Science*, 3(3), 217–235.
- Tovar, R.E., Sedov, S., Solís, B., Solleiro, E., 2014, The alluvial sequence of Santa Cruz Nuevo, Mexico: Paleocological interpretation of fossil vertebrates and pedosediments from marine isotope stage 3: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 3(31), 407–419.

Tovar-Liceaga, R.E., 2005, Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla: Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 120 pp.

Viñas-Vallverdú, R., Arroyo-Cabral, J., Rivera-González, I.I., Rodríguez-Álvarez, X.P., Rubio-Mora, A., Eudave-Eusebio, I.N., Solís-Torres, O.R., Ardelean, C.F., 2017, Recent archaeo-palaeontological findings from Barranca del Muerto site, Santiago Chazumba, Oaxaca, México: *Quaternary International*, 431, 168–180.

Manuscrito recibido: Septiembre 28, 2018.

Manuscrito corregido recibido: Mayo 31, 2019.

Manuscrito aceptado: Junio 2, 2019.

Paleogene ostreoids (*Bivalvia*, *Gryphaeidae*, *Ostreidae*) from Northeast Iran

Mahmoud Reza Majidifard^a, Morteza Taherpour-Khalil-Abad^b, Naeimeh Omidbakhsh^a, Jafar Taheri^c, Francisco J. Vega^{d,*}

^a Research Institute for Earth Science, Geological Survey of Iran, Tehran, Iran.

^b Young Researchers and Elite Club, Mashhad Branch, Islamic Azad University, Mashhad, Iran.

^c Geological Survey of Iran, NE territory, Mashhad, Iran.

^d Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, CDMX 04510, Mexico.

*vegver@unam.mx

Abstract

Three species of Paleogene ostreoids are reported for first time from the Chehel Kaman Formation of North Iran. Although there are numerous specimens of ostreoids, only a few are preserved sufficiently well to enable a specific identification. The species include *Pycnodonte brongniarti* (Bronn, 1831), *Pycnodonte pharaonum* (Oppenheim, 1903) and *Turkostrea multicostata* (Deshayes, 1832), all of them previously reported from Paleogene deposits of Europe.

Keywords: Ostreoids, Paleogene, Khangiran Formation, North Iran.

Resumen

Tres especies de ostréidos del Paleógeno son reportadas por vez primera para la Formación Chehel Kaman en el norte de Irán. A pesar de existir numerosos ejemplares, solo algunos tienen una preservación adecuada para ser determinados a nivel específico. Las especies reportadas son: *Pycnodonte brongniarti* (Bronn, 1831), *Pycnodonte pharaonum* (Oppenheim, 1903) y *Turkostrea multicostata* (Deshayes, 1832), todas reportadas previamente para depósitos del Paleógeno de Europa.

Palabras clave: Ostreoides, Paleógeno, Formación Khangiran, norte de Irán.

1. Introduction

The Kopet Dagh (or Koppeh Dagh) mountain range represents a NE-trending, about 650 m long and about 200 km wide, active fold belt at the border between Iran (this part is geographically located between 54°00' to 61°14'E and 36°00' to 38°16'N) and Turkmenistan, east of the Caspian Sea, stretching northwest–southeast from near the Caspian Sea in the northwest to the Harirud River in the southeast (Fig. 1). The active fold belt of NE Iran, Kopet-Dagh, was formed on a Hercynian metamorphosed basement, at the SW margin of the Turan Platform. The belt

consists of about 10 km of Mesozoic (Kashafrud, Chaman Bid, Mozduran, Shourijeh, Tirgan, Sarcheshmeh, Sanganeh, Aitamir, Abderaz, Abtalkh, Neyzar and Kalat formations) and Paleogene sediments (Pestehligh, Chehel Kaman and Khangiran formations), mostly of a carbonate composition. Like the Zagros mountains, it was rucked into long, linear NW-SE trending folds during the last Plio-Pleistocene phase of Alpine orogenesis. No magmatic rocks crop out in the Kopet-Dagh except those in the basement of the Aghdarband Window and some Triassic basic dikes (e.g., Berberian and King, 1981; Afshar-Harb, 1994; Golonka, 2004; Taherpour-Khalil-Abad *et al.*, 2010, 2013; Raisossadat and

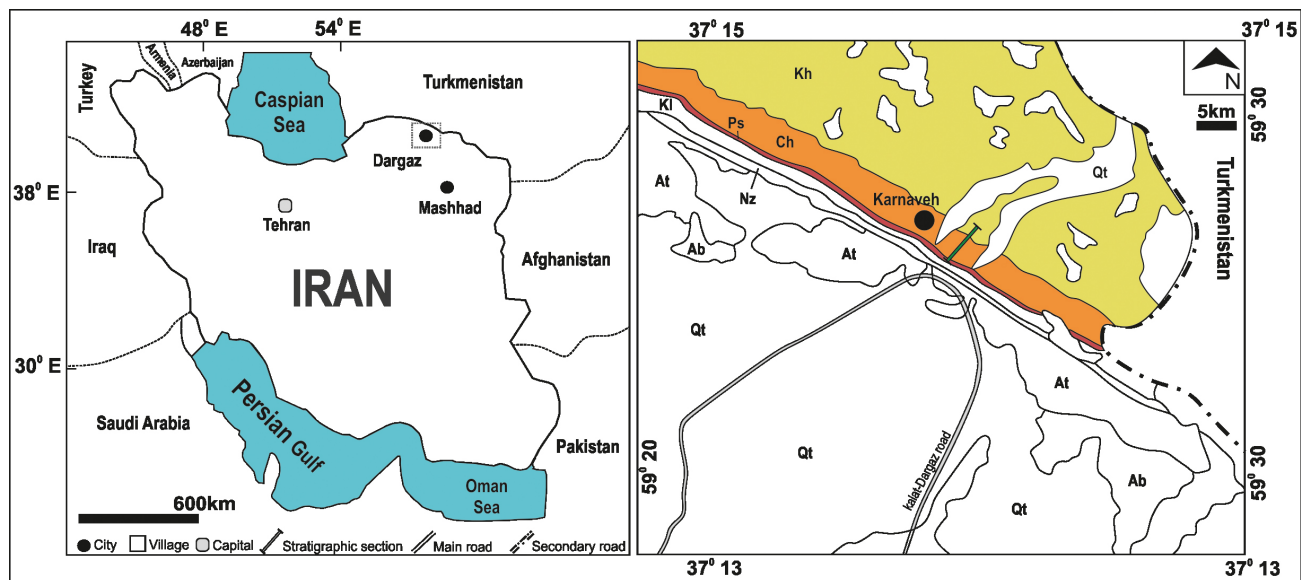


Figure 1. Location map of studied area in North Iran.

Shokri, 2011). The present report represents the first formal description for Paleogene ostreoids, previously described from the Tethyan Realm.

2. Paleogene in Iran

Regional folding in Late Cretaceous-Paleocene times produced a regional unconformity at the base of the Paleogene deposits throughout the greater part of northern, central and eastern Iran (Davoudzadeh and Schmidt, 1981, 1982, 1983, 1984, 1985; Davoudzadeh and Weber-Diefenbach, 1986, 1987; Davoudzadeh *et al.*, 1997; Rivandi *et al.*, 2013, among others). An exception to this is to be found in the Kopet-Dagh Range, where a short marine regression (Pestehligh Red Beds) but no important unconformity marks the boundary between Cretaceous and Paleocene, and in the border ranges between Iran and Pakistan and in some Coloured Melange zones (Turkish border area) where flysch-type and partly volcanic formations show more transitional relationships between Upper Cretaceous, Paleocene and Eocene (Stöcklin and Setudehnia, 1991).

Paleogene and Neogene deposits are entirely missing in eastern Central Iran (Tabas, Saghand, northern Kerman area), and in the adjoining western parts of the Lut Desert region of East Iran; here, the Paleogene is represented by conglomerates (*e.g.* Kerman Conglomerate), continental red beds and volcanic formations; these rocks are more or less arbitrarily divided into "Paleogene" and "Neogene" ones. In the remainder of Central Iran and in Northwest Iran, in the Alborz Mountains and in the eastern Lut Desert region, Paleogene marine deposits commonly start with thin limestones (Ziarat Formation in the Alborz) associated

with conglomerates ("Eocene basal conglomerate", Fajan Formation) containing Alveolinids and Nummulitids of early-middle Eocene age (Fig. 2). These are followed by widespread volcanic and tuffaceous formations of largely submarine origin and of great thickness; in the Alborz, where they reach into 4 km in thickness, they represent mainly the Middle-Upper Lutetian (Karaj Formation), whereas in parts of Central Iran, particularly in the "Urmia-Dokhtar zone" a volcanic belt crossing Iran diagonally from the Urmia Lake area in Azerbaijan to the Bazman volcanoes in Baluchestan, extend into the Upper Eocene and Oligocene "Paleogene volcanics" and into younger Tertiary levels. Southwest of the "Urmia-Dokhtar zone" the volcanic material decreases rapidly and the Eocene consists mainly of sandstone as well as sandy limestone. Entirely non-volcanic marine to brackish limestone, shales and sandstones characterize the Eocene and Oligocene strata of the Kopet-Dagh: thick flysch-type sandstones and shales (Eocene-Oligocene Flysch) prevail in the Paleogene of Baluchestan and, in partial association with volcanic rocks, in the ranges of easternmost Iran and in parts of Azerbaijan. Paleogene rocks are entirely missing on the northern side of the central and eastern Alborz (Stöcklin and Setudehnia, 1991).

3. Paleogene formations in the Kopet-Dagh sedimentary Basin

Like other regions of Iran, tectonic movements in early Paleogene, equal to Laramian, led to sea retrogradation from south to north in such a way that continental succession (Pestehligh Formation) is deposited in the south of Kopet-Dagh sedimentary Basin. During middle Paleocene, except in Sheikh area, fossiliferous limestone (Chehel Kaman

Formation) is deposited because of subsidence of the basin; but during early Eocene Sheikh area is also covered so that marine Eocene strata deposited also (Khangiran Formation). In late Eocene simultaneously with Ypresian event, Neogene continental environments deposited locally because of complete sea retrogradation from west to east (Afshar-Harb, 1994; Aghanabati, 2004). Paleogene successions in the Kopet-Dagh sedimentary Basin include of the Pestehligh Formation, which is mainly composed of brown to reddish shales, claystone, conglomerate and limy sandstone, the Chehel Kaman Formation, which is mainly composed of limestone, dolomite, marl and shales, the Khangiran Formation, which is mainly composed of olive shale, silts and sandstone (Fig. 3).

The Chehel-Kaman Formation (Paleogene) in the Kopet-Dagh Basin is mainly composed of limestone, dolomite and interbeds of marl, shale and evaporite sediments. It conformably overlies siliclastic sediments of Pestehligh

and underlies the olive-green shales of the Khangiran formations. The Chehel Kaman Formation is named after the Chehel Kaman locality in the Sarakhs area, southeastern Kopet Dagh. This name is used by geologists of the National Iranian Oil Company (NIOC) (Afshar-Harb, 1969, 1970). Afshar-Harb used the name to designate a unit of dense or chalky, massively bedded, ridge-forming organodetrital limestone developed in the eastern Kopet-Dagh sedimentary Basin. In some other localities (such as Gonbadli oil well no. 3) there are some layers of sandstone as well as gypsum beds. In the type area (Chehel Kaman) the unit reaches a thickness of 350 m. It overlies conformably the Pestehligh Red Beds and is overlain with sharp limit but conformable contact by olive shales of the Khangiran Formation; the upper contact is marked by a coquina bed that is taken as base of the Khangiran Formation. In the upper part, the limestone contains echinoids, gastropods and large oysters. According to the fossil fauna and flora, introduced by Afshar

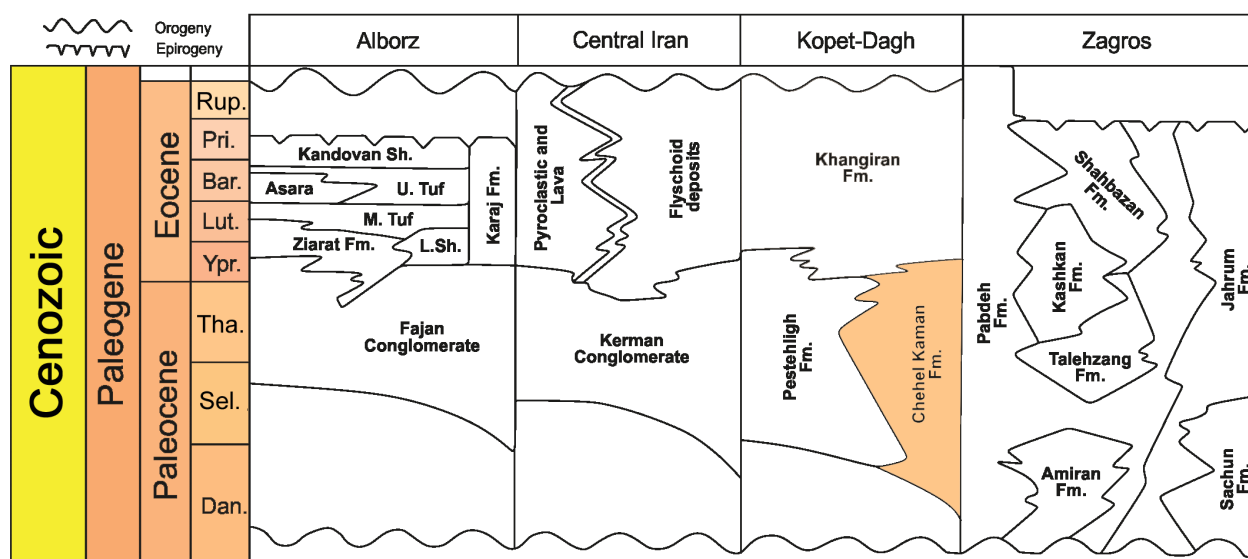


Figure 2. Paleocene-Eocene lithostratigraphic units of Iran.

Karnaveh stratigraphic section



Figure 3. Karnaveh stratigraphic section (containing the Kalat, Pestehligh, Chehel Kaman and Khangiran formations).

Harb (1969, 1970), it is assigned to the Paleocene-Early Eocene (Stöcklin and Setudehnia, 1991; Aghanabati, 2004).

4. Location of oyster banks

The studied samples were collected from the Paleogene Chehel Kaman Formation, referring to the Chehel Kaman Valley in the eastern Kopet Dagh (NE Iran) (Fig. 1). The name, introduced by Afshar-Harb (1969), applies to a lithostratigraphic unit of bedded, limestone, dolomite and inter-bedded of marl, shale and evaporite sediments occurring throughout the Kopet Dagh mountain range.

The study area is located in the Northern Khorasan-e-Razavi province, NE Iran (Fig. 1), an area where several outcrops of the Cretaceous Aitami, Abderaz, Abtalkh, Neyzar and Kalat formations as well as Paleogene Pestehligh, Chehel Kaman and Khangiran formations are present. The locality from which ostreoids were collected is named “Karnaveh stratigraphic section” (Figs. 2–4), located about 45 km west of Kalat township (37°13'57''N and 59°27'07''E). At the Karnaveh stratigraphic section (Fig. 4), the Chehel Kaman Formation is about 280 m thick and is exposed with both the under- and overlying formations. The Chehel Kaman Formation is underlain by the Pestehligh Formation disconformably and is overlain by the Khangiran Formation continuously.

5. Materials and methods

The material comprises 25 specimens, but only 11 are well preserved for a systematic identification. All of the studied samples collected by the authors are housed in the repository system of the Geological Survey of Iran and Geosciences Research Center, NE Territory, Geoscience Museum of Mashhad (Naeimeh Omidbakhsh collection) with prefix GMM (Geoscience Museum of Mashhad).

6. Systematic Paleontology

Suborder Ostreina Férussac, 1822

Superfamily Ostreacea Rafinesque, 1815

Family Gryphaeidae Vyalov, 1936

Subfamily Pycnodontinae Stenzel, 1959

Genus *Pycnodonte* Fischer de Waldheim, 1835

Type species: *Pycnodonte radiata* Fischer de Waldheim, 1835

Pycnodonte brongniarti (Bronn, 1831)

Fig. 5.1a – 5.7c

Description: Irregular gryphaeiform shell of medium size, inequivalve, inequilateral, longer than wider; left valve strongly convex; umbo prosogyrate, prominent

and recurved; radial posterior sulcus originating below umbonal area, leading to the development of a backwards-projected convex lobe; surficial ornament smooth; smooth interior of left valve; small subtriangular ligamental pit, rectilinear growth-lines; shallow resilifer; chomata small, perpendicular to edge of shell; commissure line well marked; small adductor scar, sub-circular, situated just posterior to the centre of valve. Smaller, opercular concave to flat right valve much smaller; ventral area semicircular; dorsal area narrower, umbo rectilinear; smooth ornamentation; ligament morphology similar to that of the left valve; chomata not very extensive; adductor scar semicircular, located just posterior to the centre of valve.

Material: Seven specimens with repository number GMM97FP339.

Measurements (in mm): Left valve of Fig. 5.1, length = 37.0, width = 31.0; left valve of Fig. 5.2, length = 34, width = 28.5; left valve of Fig. 5.3, length = 42.5, width = 38.5; left valve of Fig. 5.4, length = 39.0, width = 27.4; left valve of Fig. 5.5, length = 53.5, width = 37.0; left valve of Fig. 5.6, length = 62.4, width = 46.0; left valve of Fig. 5.7, length = 40.5, width = 27.0.

Comments: This species has a wide biostratigraphic and paleobiogeographic distribution, which includes Paleogene and Miocene deposits of north Africa to the south of Eurasia (Abad, 2001; Astibia *et al.*, 2018). For complete synonymy and references, see Abad (2001, p. 548).

Pycnodonte pharaonum (Oppenheim, 1903)

Fig. 5.8a – 5.8c

Description: Irregular shell of medium size, robust and thick, inequilateral and inequivalve. Convex left valve larger than right valve, with a median, keel projection where the valve is thicker, deep groove parallel to keel, ending in a wing-shaped extension at posterior margin of shell; umbo variable in shape; surface ornamented by fine growth lines parallel to exterior edge of shell; small tubular, small spines found at mid length of shell, inner surface smooth, ligament area reduced and triangular, with numerous growth striae; from ligament area a series of grooves reach paleal zone; numerous short, strong vermicular chomata, perpendicular to lateral edges; adductor scar subcircular, weak. Right valve smaller, opercular, ornamented by fine growth lines, parallel to exterior margin of shell; inner surface smooth; ligament area reduced, subtriangular; well-developed resilifer with reduced margins; vesicular chomata, identical to those of left valve, are found on lateral margins of ligament area; muscle scar, as the one at left valve, weakly impressed.

Material: One specimen with repository number GMM97FP340.

Measurements: Left valve of Fig. 5.8, length = 43.0, width = 23.3.

Comments: The species is reported from the Middle Eocene of Egypt (Mekawy, 2012) and the Paleogene of Spain (Abad, 2001).

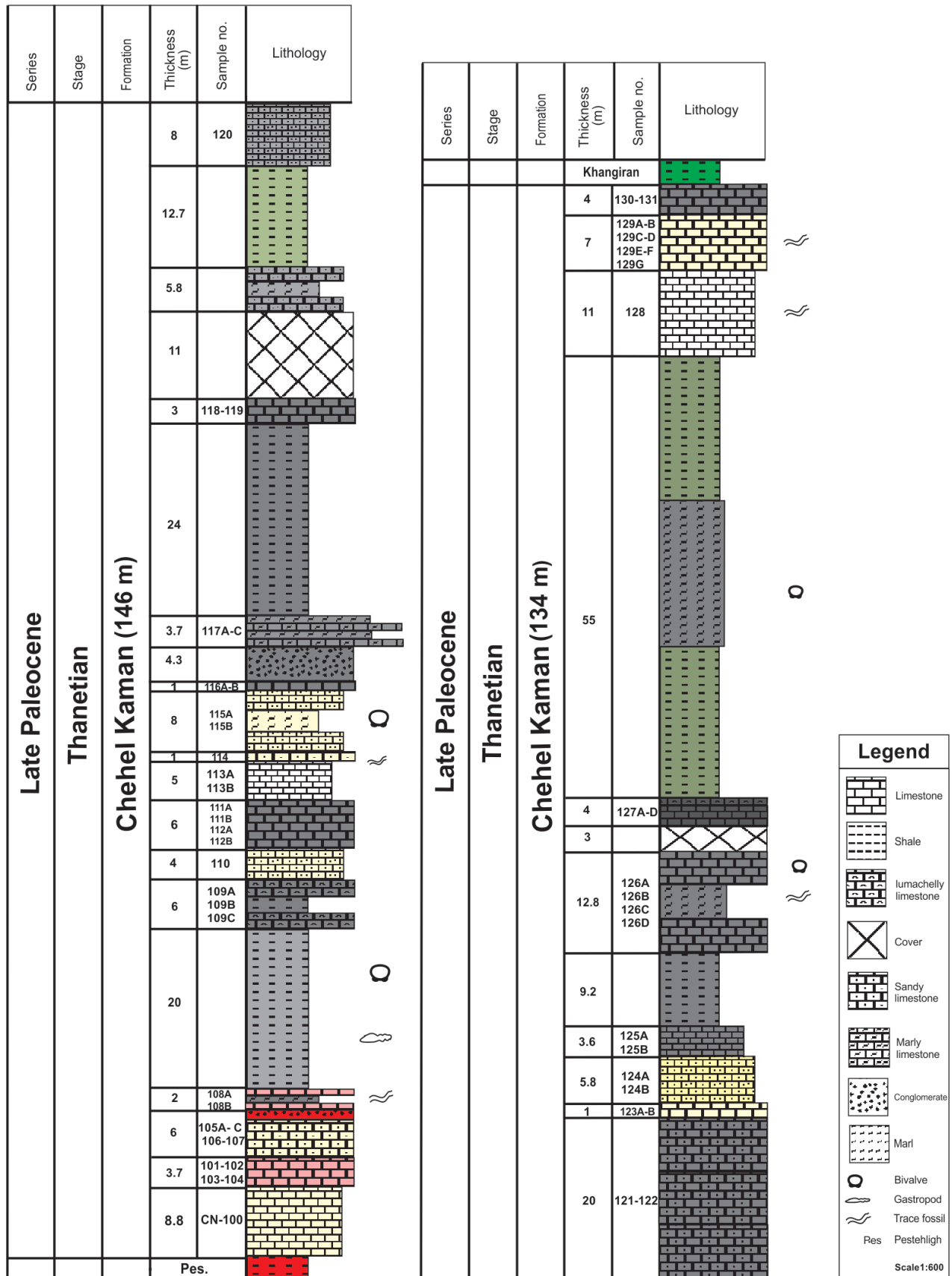


Figure 4. Stratigraphic column and the occurrence levels of Oyster samples in the studied stratigraphic section.

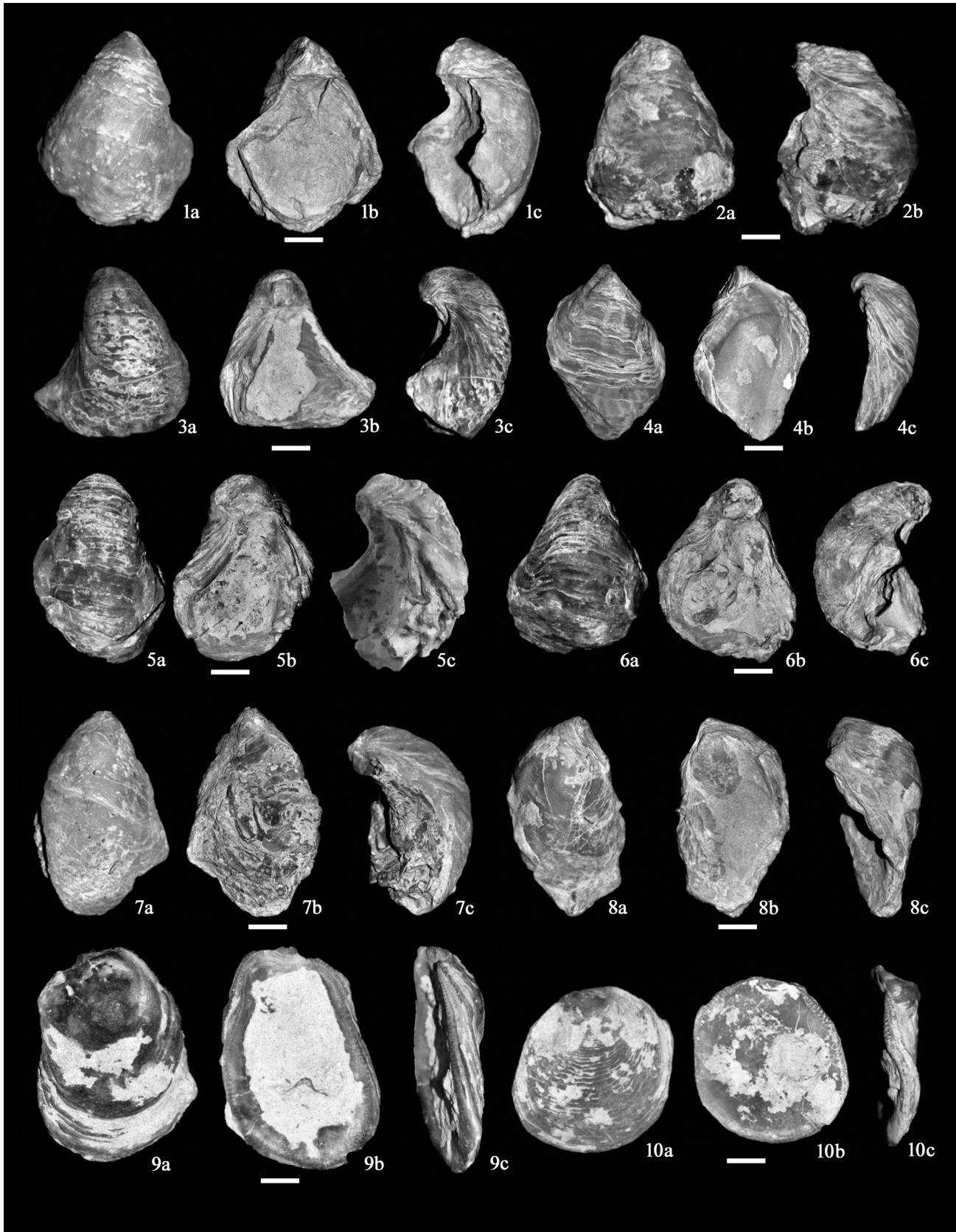


Figure 5. 1a–7c, *Pycnodonte brongniarti* (Bronn, 1831), GMM97FP339; 1a, 8a–8c, *Pycnodonte pharaonum* (Oppenheim, 1903), GMM97FP340; 9a–10c, *Turkostrea multicostata* (Deshayes, 1832), GMM97FP341. Scale bar equal to 1 centimeter.

Family Ostreidae Rafinesque, 1815
Subfamily Crassostreinae Scarlato and Starobogatov,
1979

Genus *Turkostrea* Vyalov, 1936

Type species: *Ostrea turkestanensis* Romanovsky, 1878, p. 112 (= *O. strictiplicata* Raulin and Delbos, 1855, p. 1158); by original designation.

Turkostrea multicostata (Deshayes, 1832)

Fig. 5.9a – 5.10c

Description: Shell inequivalve; left valve ovoid to sub-triangular, expanded towards ventral margin, convex and larger than right valve, surface carrying numerous lamellose commarginal growth lines, some specimens smooth but others with four or five rounded costae, beginning at one third the valve height and diverging towards ventral margin; crest of costae rounded, although most specimens are very worn; attachment area small, near the beak; beak opisthogyrous. Right valve ovoid to sub-triangular, slightly convex on dorsal half, flat towards ventral margin; outer surface with growth lines; ligament area wide, with flat central area; chomata on margins of both valves, with very conspicuous relict chomata along anterior and posterior dorsal margins of right valve; adductor muscle scar reniform, large, with convex lower margin; upper margin concave; quenstedt muscle scar on right valve strongly impressed.

Material: Two specimens with repository number GMM97FP341.

Measurements: Left valve of Fig. 5.9, length = 48.6, width = 34.5; right valve of Fig. 5.10, length = 31.5, width = 30.5.

Comments: This species has been reported from Paleogene deposits of north Africa (Tunisia and Algeria) (Strougo, 1976) and Spain (Abad, 2001).

7. Conclusions

Paleogene ostreoids of the Chehel Kaman Formation are reported for the first time from the Kopet-Dagh sedimentary Basin in NE Iran. According to the paleontological investigations on the Karnaveh stratigraphic section, a Late Paleocene age is assigned to the Chehel Kaman Formation in the studied stratigraphic section. Macropaleontological investigations of the Cenozoic successions in the previously-mentioned sedimentary basin, yield the numerous specimens of Paleogene ostreoids of the Chehel Kaman Formation, here reported for the first time from this region of Iran. The importance of the report of the ostreoid species is mainly represented by the extension in paleogeographic and biostratigraphic ranges for some of the reported species, including distribution from western Tethys (Spain) to the eastern Tethyan realm (Fig. 6).

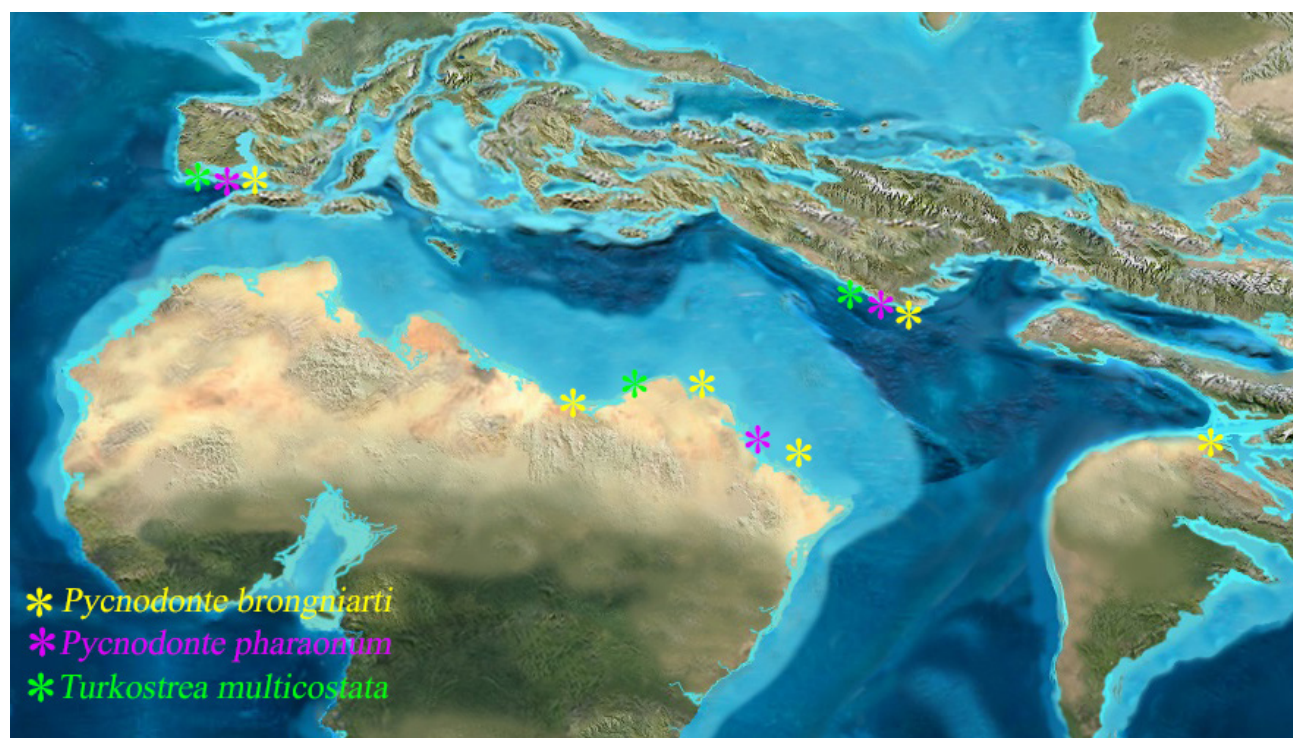


Figure 6. Paleogene paleogeographic map with distribution of ostreoid species studied. Image courtesy of Ron Blakey.

Acknowledgments

Our sincere gratitude to Drs. Jozef Michalík (Slovak Academy of Sciences, Earth Science Institute, Bratislava, Slovakia), and Alan G. Beu (Emeritus Scientist, Geologic and Nuclear Sciences, New Zealand) for his extremely kind and useful suggestions to improve the original manuscript. Suggestions of Dr. Josep A. Moreno-Bedmar (Instituto de Geología, UNAM) are also highly appreciated. We are very grateful to Ron Blakey that allows to us use the Paleogene paleogeographic for the current work. The authors would also like to thank the Geological Survey of Iran, NE territory (GSINET) for field working equipments and logistics. Special thanks to Mojtaba Taheri (Mashhad) for high-resolution photography of the bivalve materials. F. Vega wish to express his gratitude to Sandra Ramos Amézquita, for her usual kindness and professional support.

References

- Abad, A., 2001, Paleotaxodonta y Pteriomorphia del Eoceno del margen sur de la depresión Central Catalana: Universitat Autònoma de Barcelona, PhD thesis, 803 pp.
- Afshar-Harb, A., 1969, History of oil exploration and brief description of the geology of the Sarakhs area and the anticline of Khangiran: Bulletin Iranian Petroleum Institute, Tehran, 37, 86–94. [in Persian].
- Afshar-Harb, A., 1970, Geology of Sarakhs area and Khangiran gas field. Geological Division. Tehran: Exploration and Product Group, National Iranian Oil Company, 1–17.
- Afshar-Harb, A., 1994, Geology of Kopet Dagh, in Hushmandzadeh, A., (ed.), Treatise on the Geology of Iran: Geological Survey of Iran, Tehran, 275 pp. [in Persian].
- Aghanabati, A., 2004, Geology of Iran: Geological survey of Iran, 606 pp. [in Persian].
- Astibia, H., Merle D., Pacaud, J.-M., Elorza, J., Payros, A., 2018, Gastropods and bivalves from the Eocene marly formations of the Pamplona Basin and surrounding areas (Navarre, western Pyrenees): *Geodiversitas*, 40(11), 211–257.
- Berberian, M., King, G., 1981, Towards a Paleogeography and Tectonic Evolution of Iran: *Canadian Journal of Earth Sciences*, 18(2), 210–265.
- Bronn, H.G., 1831, Übersicht der Fossilen Überreste in den tertiären subappenninischen Gebirgen: Italiens Tertiär-Gebilde und deren organische Einschlüsse, 176 pp.
- Davoudzadeh, M., Lamerer, B., Weber-Diefenbach, K., 1997, Paleogeography, Stratigraphy, and Tectonics of the Tertiary of Iran: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 205(1), 33–67.
- Davoudzadeh, M., Schmidt, K., 1981, Contribution to the paleogeography and stratigraphy of the Upper Triassic to Middle Jurassic of Iran: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 162, 137–163.
- Davoudzadeh, M., Schmidt, K., 1982, Zur Trias des Iran: *Geologische Rundschau*, 71, 1021–1039.
- Davoudzadeh, M., Schmidt, K., 1983, Contribution to the paleogeography and stratigraphy of the Middle and Upper Jurassic of Iran: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 166, 327–346.
- Davoudzadeh, M., Schmidt, K., 1984, A review of the Mesozoic Paleogeography and Paleotectonic Evolution of Iran: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 168, 182–207.
- Davoudzadeh, M., Schmidt, K., 1985, Contribution to the Paleogeography, Stratigraphy and Tectonics of the Cretaceous and Paleocene of Iran: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 169, 284–306.
- Davoudzadeh, M., Weber-Diefenbach, K., 1986, Contribution to the paleogeography, stratigraphy and tectonics of the Infracambrian and Lower Paleozoic of Iran: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 175, 121–145.
- Davoudzadeh, M., Weber-Diefenbach, K., 1987, Contribution to the paleogeography, stratigraphy and tectonics of the Upper Paleozoic of Iran: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 172, 245–269.
- Deshayes, G.P., 1832, Description des Coquilles Fossiles des Environs de Paris: Chez l'auteur and others, Paris, 1, 147–290.
- Férussac, A.E. de, 1822, Tableaux systématiques des animaux mollusques classés en familles naturelles, dans lesquels on a établi la concordance de tous les systèmes; suivis d'un Prodrome général pour tous les mollusques ou fluviatiles, vivantes ou fossiles: Paris, 111 pp.
- Fischer de Waldheim, G., 1835, Lettre à M. le Baron de Férussac sur quelques genres de coquilles du Muséum-Demidoff et en particulier sur quelques coquilles fossiles de la Crimée: *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 8, 99–123.
- Golonka, J., 2004, Plate tectonic evolution of the southern margin of Eurasia in the Mesozoic and Cenozoic: *Tectonophysics*, 381, 235–273.
- Mekawy, M.S., 2012, Climatic changes in Egypt through Cretaceous-Recent times based on stable isotopes in oyster shells: *Egyptian Journal of Geology*, 56, 333–345.
- Oppenheim, P., 1903, Zur Kenntnis alttertiären Faunen in Agypten, 30(3), 1–164.
- Rafinesque, C.S., 1815, Analyse de la nature ou tableau de l'Univers et des corps organisés, etc.: Palermo, 224 pp.
- Raisossadat, S.N., Shokri, M.H., 2011, Biostratigraphic studies of the lower Cretaceous (Upper Barremian-lower Aptian) Sarcheshmeh and Sanganeh formations in the Kopet Dagh basin, NE Iran: an integration of calcareous nannofossil and ammonite stratigraphies: *Stratigraphy and Geological Correlation*, 19(2), 188–204.
- Raulin, V., Delbos, J., 1855, Extrait d'une monographie des *Ostrea* des terrains tertiaires de l'Aquitaine: *Bulletin de la Société Géologique de France, serie 2*, 12, 1144–1164.
- Rivandi, B., Vahidinia, M., Nadjafi, M., Mahboubi, A., Sadeghi, A., 2013, Biostratigraphy and Sequence Stratigraphy of Paleogene Deposits in Central Kopet-Dagh Basin (NE of Iran): *Journal of Geological Research*, 2013, 12 p. Article ID 892198.
- Romanovsky, G.D., 1878-1890, Materialy dlya geologii Turkestanskago kraja [Materials for the geology of the Turkestanian region]: *Academie Impériale des Sciences, St. Petersburg*, 1, 167 pp., 30 pls. (1878); 2, 161 pp., 27 pls. (1884); 3, 165 pp., 23 pls. (1890), Saint Petersburg [in Russian].
- Scarlato, O.A., Starobogatov, Y.L., 1979, Osnovny cherty evoliutsii i sistema klassa Bivalvia, in Starobogatov, Y.L. (ed.), *Morfologiya, sistematika i filogeniya molliuskov*: Akademiya NAUK SSSR, Trudy zoologicheskogo Instituta, Leningrad, 80, 5–38 [in Russian].
- Stenzel, H.B., 1959, Cretaceous oysters of southwestern North America, in *International Geological Congress, XX Session, Mexico City, 1956, El Sistema Cretácico 1*, 15–37.
- Stöcklin, J., Setudehnia, A., 1991, Stratigraphic lexicon of Iran, Geological Survey of Iran, Tehran, Report No. 18, 376 pp.
- Strougo, A., 1976, Le groupe de *Ostrea (Turkostrea) multicosata* Deshayes, 1832: *Géologie Méditerranéenne*, 3, 27–44.
- Taherpour-Khalil-Abad, M., Conrad, M.A., Aryaei, A.A., Ashouri, A.R., 2010, Barremian-Aptian dasycladalean algae, new and revisited, from the Tiran Formation in the Kopet Dagh, NE Iran: *Carnets de Géologie, Art 2010/05(CG2010_A05)*, 1–13.

Taherpour-Khaili-Abad, M., Schlagintweit, F., Vaziri, S.H., Aryaei, A.A., Ashouri, A.R., 2013, *Balkhania balkhanica* Mamontova, 1966 (benthic foraminifera) and *Kopetdagaria sphaerica* Maslov, 1960 (dasycladalean alga) from the Lower Cretaceous Tirgan Formation of the Kopet Dagh mountain range (NE Iran) and their paleobiogeographic significance: *Facies*, 59(1), 267–285.

Vyalov, O.S., 1936, Sur la classification des huîtres: Comptes rendus (Doklady) of the Academy of Sciences of the USSR, new series 4(13), 1(105), 17–20.

Manuscript received: May 2, 2019.

Corrected manuscript received: June 8, 2019.

Manuscript accepted: June 8, 2019.



Equinodermos de las familias Echinolampadidae Gray, 1851 y Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847 fósiles y recientes de México: estudio comparativo con base en macro y microestructuras

Blanca Estela Buitrón-Sánchez^{a,*}, Francisco Alonso Solís-Marín^b,
Carlos Andrés Conejeros-Vargas^c, Andrea Alejandra Caballero-Ochoa^d.

^a Instituto de Geología, Departamento de Paleontología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior, C.P. 04510 Ciudad de México, México.

^b Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), UNAM, Circuito Exterior, C.P. 04510 Ciudad de México, México.

^c Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México.

^d Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, C.P. 04510 Ciudad de México, México.

* blancab@unam.mx

Resumen

Se realizó el estudio morfológico de especies fósiles y recientes de las familias Echinolampadidae Gray, 1851 y Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847, provenientes de diversas localidades de México. En las especies fósiles *Echinolampas aldrichi* Twitchell, 1915 en Clark y Twitchell (1915), *Echinolampas mexicanus* Lambert, 1928 y *Echinolampas veracruzensis* sp. nov. se examinó la forma y tamaño de la testa, las características de las placas del sistema apical, la posición del periprocto y del peristoma. En las especies recientes *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801, *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863), *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz, 1878) y *Echinolampas depressa* Gray, 1851, se examinaron las características de la testa, las espinas y el tipo de pedicelarios con microscopía electrónica. Con los datos obtenidos de este análisis se encontraron características taxonómicas diferentes entre *Cassidulus caribaeorum* y *Rhyncholampas pacificus* que muestran un claro contraste entre los géneros. También se describe una nueva especie fósil de equinoideo, *Echinolampas veracruzensis* sp. nov., recolectado en afloramientos de la Formación Mesón (Oligoceno), región entre Moralillo y Mesón, estado de Veracruz. En la actualidad los equinoideos y otros invertebrados del Atlántico y el Pacífico de la región, muestran la huella de un intercambio moderado sobrepuesto al antiguo patrón provincial del Paleógeno–Neógeno.

Palabras clave: Equinoideos, Sistemática, Echinolampadidae, Cassidulidae, México.

Abstract

*The morphological study of fossil and recent species of the families Echinolampadidae Gray, 1851 and Cassidulidae L. Agassiz and Desor, 1847, from different localities of Mexico was carried out. In the fossil species, *Echinolampas aldrichi* Twitchell, 1915 in Clark and Twitchell (1915), *Echinolampas mexicanus* Lambert, 1928 and *Echinolampas veracruzensis* sp. nov., the shape and size of the testa, the characteristics of the plates of the apical system, the position of the periproct and the peristome were examined. In the recent species, *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801, *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863), *Conolampas sigsbei* A. (Agassiz, 1878) and *Echinolampas depressa* Gray, 1851, the characteristics of the testa, the spines and the type of pedicellariae are examined with electron microscopy. With the data obtained from this analysis, different taxonomic characteristics were found between *Cassidulus caribaeorum* and *Rhyncholampas pacificus* that show a clear contrast between both genera. A new fossil equinoid species, *Echinolampas veracruzensis* sp. nov., collected in outcrops of the Mesón Formation (Oligocene), region between Moralillo and Mesón,*

state of Veracruz is described. At the present, the echinoids and other invertebrates of the Atlantic and the Pacific region show the trace of a moderate exchange superimposed on the old provincial Paleogene–Neogene pattern.

Keywords: Echinoids, Systematics, Echinolampadidae, Cassidulidae, Mexico.

1. Introducción

La familia Echinolampadidae Gray, 1851, actualmente está conformada por dos géneros, *Conolampas* A. Agassiz, 1883 y *Echinolampas* Gray, 1825, que incluyen especies con representantes fósiles y recientes (Kroh y Smith, 2010). Particularmente, para las costas del golfo de México y del mar Caribe se han reportado las especies recientes, *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz, 1878) y *Echinolampas depressus* Gray, 1851 (Solís-Marín *et al.*, 2017). La familia Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847 comprende a los géneros *Glossaster* Lambert, 1918 y *Paralampas* Duncan y Sladen, 1882 con especies exclusivamente fósiles, mientras que los géneros *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869; *Cassidulus* Lamarck, 1801; *Eurhodia* Haime en d'Archiac y Haime 1853 y *Oligopodia* Duncan, 1889 incluyen especies fósiles y recientes (Byrne y O'Hara, 2017). Para la familia Cassidulidae se han reportado en México dos especies recientes, la primera de ellas es *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863) que se distribuye en las costas del Pacífico mexicano y la segunda es *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801 que fue inicialmente citada para las Bahamas, E.U.A. y actualmente está considerada como una especie común para el litoral del golfo de México y el Caribe mexicano (Solís-Marín *et al.*, 2017). Estas especies presentan problemas taxonómicos y sistemáticos pues A. Agassiz (1869) propuso que *C. caribaeorum* y *Rhyncholampas pacificus* se incluyeran en el género *Rhyncholampas*. En trabajos posteriores se ha tratado de confirmar la validez del género *Rhyncholampas* mediante la implementación de análisis morfométrico y molecular; sin embargo, hasta el momento no ha sido concluyente. El presente estudio se realizó con la finalidad de contribuir con información actualizada sobre la taxonomía de los géneros *Conolampas* A. Agassiz, 1883 y *Echinolampas* Gray, 1825 incluidos en la familia Echinolampadidae Gray, 1851 y de los géneros *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869 y *Cassidulus* Lamarck, 1801 pertenecientes a la familia Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847. Como antecedentes se tomó en cuenta el trabajo de Kier (1962) quien realizó una revisión detallada sobre los equinoideos cassiduloides; Souto *et al.* (2011) presentó información sobre especies fósiles y recientes incluidas en estas familias; Martínez-Melo *et al.* (2017) hicieron un estudio morfométrico de ejemplares de cassiduloides de México y últimamente, Souto y Martins (2018) utilizaron técnicas de microtomografía computarizada para esclarecer la sistemática del grupo.

La distribución de los equinoideos fósiles y recientes indica la existencia en el Paleógeno–Neógeno de una amplia provincia faunística marina, la cual abarcó el este de Estados Unidos de Norteamérica, México, Centroamérica, el Caribe y el noreste de Sudamérica, que difiere a nivel específico de la provincia faunística marina de la costa occidental de Norteamérica e incluye el noroeste de Estados Unidos y la península de Baja California, que implica, la existencia de una barrera terrestre o de algún otro tipo que impidió el intercambio faunístico entre estas dos provincias durante la mayor parte del Cenozoico (Buitrón, 1978); (Figura 1).

2. Método

Para la realización de esta investigación se tomó como referencia el estudio más reciente sobre equinodermos de México (Solís-Marín *et al.*, 2017) y la propuesta sistemática de Kroh y Smith (2010). Asimismo, se consultó la información sobre la morfología de estos equinoideos publicada por Mortensen (1948); Kier (1966); Phillips *et al.* (2008), Souto *et al.* (2011) y Martínez-Melo *et al.* (2017). Se estudiaron los ejemplares recientes depositados en la Colección Nacional de Equinodermos “Dra. María Elena Caso Muñoz” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México y de los fósiles depositados en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM. Para cada una de las especies, se presenta la información taxonómica, sinonimia, descripción, distribución geográfica y en el caso de especies fósiles, la información estratigráfica. Se corroboró la identidad taxonómica de los ejemplares incluidos en el presente trabajo, para esto, se examinaron y compararon la forma, tamaño de la testa y de las placas del sistema apical. Para las especies recientes se examinaron las características microscópicas de las espinas primarias, secundarias y de los pedicelarios con base en fotografías realizadas en el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). La preparación de las muestras se hizo siguiendo la técnica propuesta por Solís-Marín *et al.* (2009).

3. Sistemática

Phylum Echinodermata
Clase Echinoidea Leske, 1778
Orden Echinolampadoida Kroh y Smith, 2010
Familia Echinolampadidae Gray, 1851

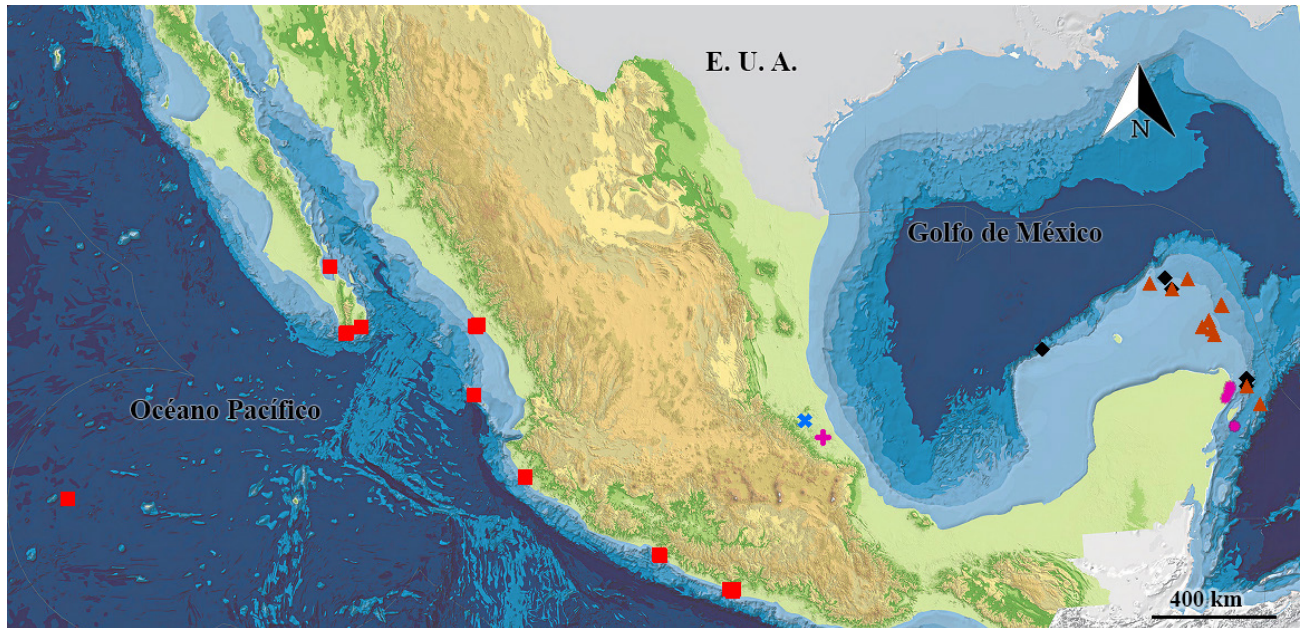


Figura 1. Mapa de distribución de *Echinolampas aldrichi* Twitchell, 1915 en Clark y Twitchell, 1915 (■); *Echinolampas mexicanus* Lambert, 1928 (▲); *Echinolampas veracruzensis* sp. nov. (◆); *Echinolampas depressa* Gray, 1851 (▲); *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz, 1878) (◆); *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801 (●) y *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863) (■).

Género *Echinolampas* Gray, 1825

Especie tipo: *Echinanthus ovatus* Leske, 1778 = *Echinolampas ovata* (Leske, 1778) por designación posterior de Pomel, 1883, p. 62 (Smith y Kroh, 2011).

Echinolampas aldrichi Twitchell en Clark y Twitchell, 1915.

(Figura 2 A, B, C)

1915 *Echinolampas aldrichi* Twitchell en Clark y Twitchell, p. 173, lám. 81, figs. 1a–d, 2; Buitrón, 1974, p. 40, lám. 3, fig. 4, lám. 4, figs. 1–3.

Descripción: La testa es grande subcircular, casi de igual longitud y anchura, superficie apical ligeramente convexa, superficie adoral plana pero ligeramente hundida en el peristoma, el margen posterior es redondeado, el margen anterior es anguloso. Las áreas ambulacrales en su fase petaloide, presentan los pétalos abiertos, el par anterior es menos largo que el posterior. Todos los pétalos tienen la zona porífera estrecha, la serie interna está formada por poros redondos y la externa por ranuras; la fase no petaloide de los ambulacros tiene series de pequeños poros que llegan al peristoma y constituyen el floscle, los filoides son rectos poco aparentes y los burletes sobresalientes y anchos. El sistema apical se localiza en la zona de mayor convexidad de la testa, es pequeño, monobasal, excéntrico formado por cuatro placas genitales, con gonoporo grande, la placa madreporica ocupa la mayor parte del sistema apical. El periprocto es grande, inframarginal y alargado

transversalente, el peristoma es grande, elíptico y excéntrico hacia el margen anterior. Las placas de la testa presentan tubérculos pequeños areolados e imperforados.

Dimensiones (en mm): Ejemplar núm. IGM 4123, longitud 70.0, anchura 67.0, altura 33.0, aparato apical 4.0, peristoma 8.0.

Localidad y posición estratigráfica: Entre la Hacienda de San Marcos y Mesón, estado de Veracruz. Formación Coatzintla (Oligoceno).

Discusión: *Echinolampas mexicanus* Lambert (1928, p. 272, figs. 1–3) es afín a *E. aldrichi*, pero se distingue por presentar el contorno más circular, el ápice es anterior y los pétalos son más cortos, sobre todo los posteriores. También se asemeja a *E. affinis* L. Agassiz (1835, p. 168–199) pero la diferencia radica en que en esta especie, el ápice es mucho más excéntrico y la posición del sistema apical y peristoma es diferente.

E. lycopersicus y *E. anguillae* Jackson (1922, p. 64, lám. 11, figs. 3–6; p. 66, lám. 11, figs. 7–9) son especies estrechamente relacionadas con *E. aldrichi*, la diferencia consiste en que estas dos especies presentan el contorno más ovalado, la superficie aboral más convexa y el ápice central.

Echinolampas mexicanus Lambert, 1928
(Figura 3 A, B, C)

1928 *Echinolampas mexicanus* Lambert, p. 173, figs. 1a–d, 2.

Descripción: La testa tiene el contorno redondo, la superficie apical es hemisférica, con el ápice excéntrico hacia el margen anterior, los ambulacros petaloideos están

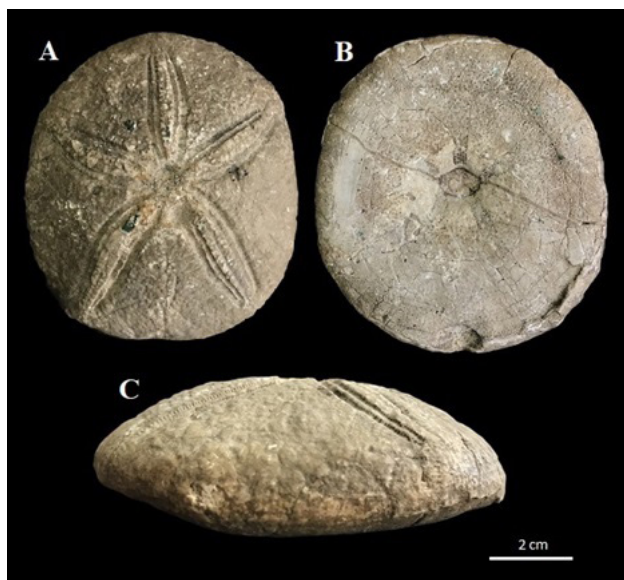


Figura 2. Fotografías de *Echinolampas aldrichi* Twitchell en Clark y Twitchell, 1915. Ejemplar IGM 4123: (A) superficie aboral; (B) superficie adoral; (C) superficie lateral izquierda.

formados por áreas poríferas muy desiguales. El pétalo impar es un poco más estrecho y corto que los demás, los pétalos pares anteriores, casi con la misma longitud que los posteriores. La superficie adoral es cóncava, el peristoma es de forma pentagonal y alargado transversalmente, ligeramente excéntrico hacia la zona anterior, los filodios están poco desarrollados. Los tubérculos de la testa son poco aparentes y en la sección de los petaloïdes, los tubérculos no están crenulados y no presentan perforación.

Dimensiones (en mm): 63 de largo por 57 de ancho y 30 de alto.

Localidad y posición estratigráfica: El ejemplar procede de los valles entre Moralillo (Hacienda San Marcos) y Mesón, estado de Veracruz. Formación Mesón (Oligoceno).

Discusión: Se recolectó un solo ejemplar con mala conservación. La especie *Echinolampas lycopersicus* es afín a *E. mexicanus* pero se distingue por la forma más hemisférica, el ápice se encuentra más cercano al margen anterior y los ambulacros en su fase petaloïde son estrechos.

Echinolampas veracruzensis sp. nov.
(Figura 4 A, B, C)

Holotipo: El ejemplar IGM 4124, Figura 4, A, B, C.

Descripción: La testa es de tamaño grande con el ámbito casi circular, la superficie apical es convexa, la superficie adoral está hundida en la periferia del peristoma, la región posterior es redondeada y región anterior angulosa. Las áreas ambulacrales en fase petaloïde tienen pétalos pares abiertos y el pétalo impar cerrado, los pétalos posteriores son aproximadamente de igual tamaño que los dos anteriores,

todos los pétalos presentan la zona porífera estrecha, la serie interna constituida por poros redondos y la externa por ranuras, la zona interporífera es aproximadamente tres veces más ancha que la porífera. La fase no petaloïde de los ambulacros está formada por series de pequeños poros que en la proximidad del peristoma forman el floscele. El sistema apical es excéntrico en posición anterior, se localiza en la zona de mayor convexidad de la testa, es grande, monobasal, formado por cuatro placas genitales con gonoporo grande, la placa madreporica es grande, el periprocto es amplio ligeramente inframarginal y alargado transversalmente, el peristoma es grande, ovoide y excéntrico hacia la parte anterior (Figura 4B). Todas las placas de la testa presentan tubérculos pequeños.

Dimensiones (en mm): Ejemplar num. IGM 4124, longitud 78.0, anchura 69.0, altura 22.0, aparato apical 6.0, peristoma 10.0.

Localidad y posición estratigráfica: Entre la Hacienda de San Marcos y Mesón, estado de Veracruz. Formación Coazintla (Oligoceno).

Discusión: *Echinolampas aldrichi* Twitchell 1915 en Clark y Twitchell (1915, p. 173, lám. 81, figs. 1a–d, 2) reportada del Oligoceno de Alabama, E.U.A., es afín a *E. veracruzensis* sp. nov. pero *E. aldrichi* se distingue esencialmente por la forma de la testa con el ámbito ovoidal, además, tiene la superficie apical con menor altura, la superficie adoral es casi plana, los pétalos pares más cerrados y el pétalo impar es de igual tamaño que los pétalos anteriores, la zona interporífera tiene menor anchura; el peristoma es subcentral y el periprocto ligeramente supramarginal.

Echinolampas depressa Gray, 1851
(Figura 5 A, B, C)

1851 *Echinolampas depressa* Gray, p. 38; Hawkins, 1911, p. 158.

1869 *Echinolampas superficietomoides* A. Agassiz, p. 269.

1872–74 *Echinolampas depressa* A. Agassiz, pags. 114, 218, 335–339, 551; A. Agassiz, 1904, p. 118; H.L. Clark, 1917, p. 115, lám. 144, figs. 18–19; H.L. Clark, 1925, p. 183; Pawson *et al.*, 2009, p. 1199.

1889 *Echinolampas blanchardi* Cotteau, p. 341.

1918 *Echinolampas (Miolampas) depressa* Lambert, p. 44.

1921 *Echinolampas (Progonolampas) blanchardi* Lambert y Thiéry, p. 387.

Descripción: La testa presenta casi la misma altura que el diámetro, el contorno es semicircular y ligeramente anguloso en el margen posterior. Las áreas ambulacrales tienen los pétalos abiertos, los anteriores y el impar son del mismo tamaño y llegan próximos al margen, los pétalos posteriores son más largos, la zona porífera es más estrecha que la interporífera. Las placas interambulacrales

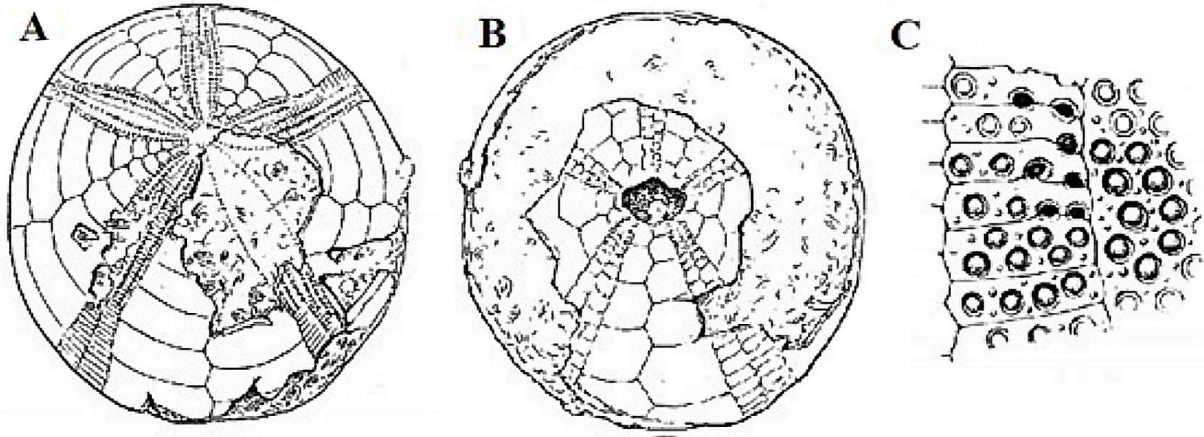


Figura 3. Esquemas utilizados por Lambert (1928) para ilustrar a *Echinolampas mexicanus* Lambert, 1928: (A) superficie aboral; (B) superficie adoral; (C) extremo del petaloide posterior derecho.

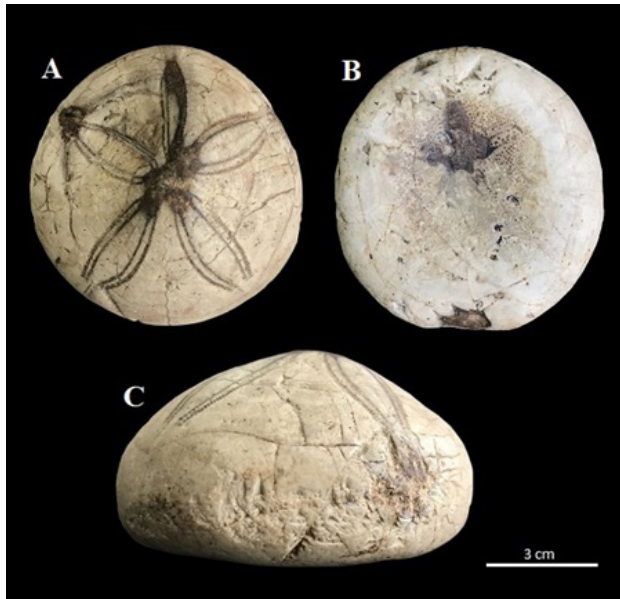


Figura 4. Fotografías de *Echinolampas veraacruzensis* sp. nov. Holotipo ejemplar IGM 4124: (A) superficie aboral; (B) superficie adoral; (C) superficie lateral izquierda.

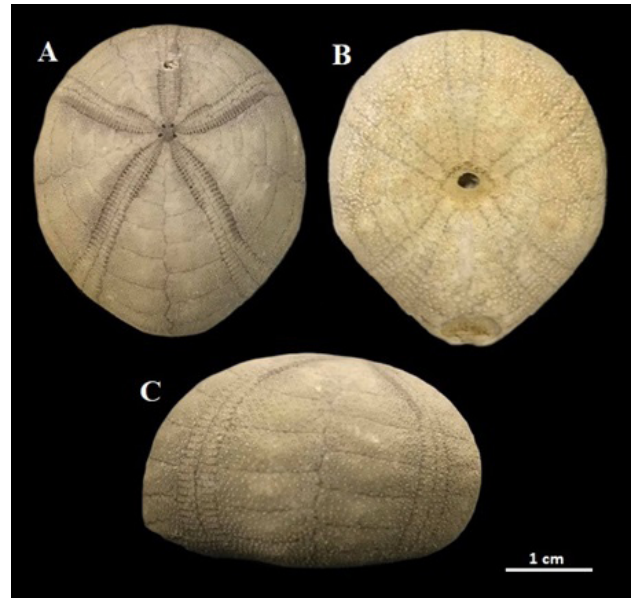


Figura 5. Fotografías de *Echinolampas depressa* Gray, 1851 [ICML-UNAM 4.106.0]: (A) superficie aboral; (B) superficie adoral; (C) superficie lateral izquierda.

son alargadas horizontalmente con uno a tres tubérculos primarios perforados y numerosos gránulos miliarios arreglados en círculos alrededor de los primarios o irregularmente dispersos. Cada placa de la zona ambulacral es estrecha con un tubérculo principal rodeado por gránulos miliarios. El sistema apical presenta la placa madreporica grande, el periprocto se localiza en el extremo posterior sobre el margen de la testa. La abertura del peristoma está en una posición central, con forma ligeramente romboidal. La región posterior de la testa es ligeramente más plana en su borde con respecto a la región anterior, la cual siempre es más redondeada.

Material tipo: Ver en Gray (1855).

Localidad tipo: Ver en Gray (1855).

Distribución geográfica: Se encuentra desde Cabo Cañaveral, Florida, E.U.A. a Cozumel, México y de Venezuela a Surinam (Serafy, 1979). En el golfo de México se distribuye desde San Petesburgo, Florida, E.U.A. hasta Cuba y del banco de Campeche a Cozumel en Quintana Roo (Serafy, 1979). Fue reportada para Venezuela (Tommasi, 1972) y para el Caribe (Hopkins *et al.*, 1991; Turner y Graham, 2003) y para Cabo Catoche e Isla Contoy, Quintana Roo y de Florida a Venezuela (Pawson *et al.*, 2009).

Distribución batimétrica: 63–288 m (A. Agassiz, 1872); 37–310 m (Serafy, 1979; Turner y Graham, 2003; Pawson *et al.*, 2009).

Discusión: La especie fue referida por primera vez para México por Serafy (1979). Durán-González *et al.* (2005) la citan para Yucatán, México y Laguarda *et al.* (2005a y b) para el banco Campeche, México.

Género *Conolampas* (A. Agassiz, 1883)

Especie tipo: *Conolypus sigsbei* A. Agassiz, 1878 = *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz, 1878) por monotipia (Smith y Kroh, 2011).

Conolampas sigsbei (A. Agassiz, 1878)
(Figura 6 A, B, C)

1878 *Conolypus sigsbei* A. Agassiz, p. 190; A. Agassiz, 1883, p. 48; Pawson *et al.*, 2009, p. 1199.

1883 *Hypsoclypus sigsbei* Pomel, p. 63.

1904 *Conolampas sigsbei* A. Agassiz, p. 118.

Descripción: La testa es de tamaño grande con el margen circular, la superficie aboral es alta y la superficie adoral es plana. Los ambulacros son petaloides largos, rectos y se extienden hasta el ámbito con la zona porífera estrecha formada por poros iguales, redondos, no conjugados o ligeramente conjugados, la zona interporífera es tres veces más ancha que la zona porífera. El sistema apical es monobasal y se localiza en posición central. El peristoma es pentagonal, subcentral, ligeramente posterior, los bourreletes son conspicuos, ligeramente aplanados; el

periprocto está en posición inframarginal y es alargado, los filodios tienen poros anchos, arreglados generalmente en tres series en la parte media del ambulacro.

Material tipo: Cotipo MCZ 2696 (*Conolypus sigsbei*).

Localidad tipo: Banco de Yucatán, México.

Distribución geográfica: Golfo de México, Florida, Cuba, Honduras y Puerto Rico y en el Caribe (Pawson *et al.*, 2009).

Distribución batimétrica: 100–550m; 130–880m (Turner y Graham, 2003; Pawson *et al.*, 2009).

Discusión: La especie fue reportada por Pawson *et al.* (2009) para el sureste del golfo de México y por Durán-González *et al.* (2005) para Yucatán y el mar Caribe Mexicano.

Orden Cassiduloida Claus, 1880

Familia Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847

Género *Cassidulus* Lamarck, 1801

Especie tipo: *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801 por monotipia (Smith y Kroh, 2011).

Cassidulus caribaeorum Lamarck, 1801
(Figuras 7 A, B, C; Fig. 8 A–J; Fig. 9 A–L)

1801 *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, p. 349; Gray, 1855, p. 34; Lütken, 1864, p. 126, tabla II: 6; Lovén, 1874, lám. 7, p. 61–65; Mortensen, 1948, págs. 205–210; Bravo-Tzompazti *et al.*, 1999, p. 60.

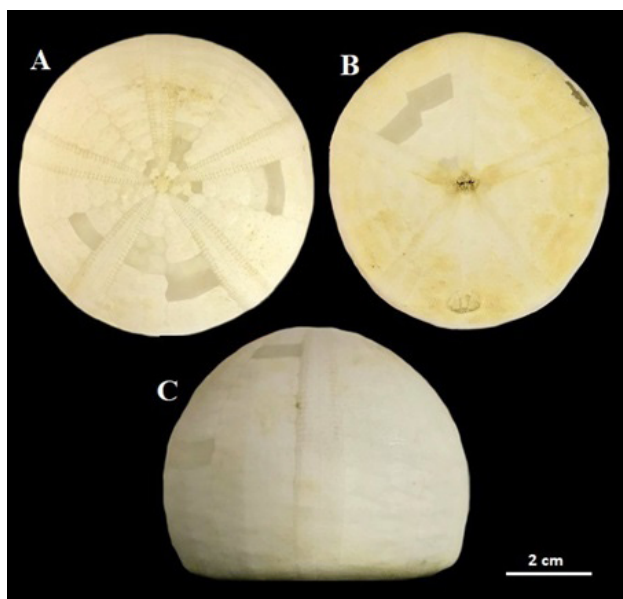


Figura 6. Fotografías de *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz, 1878) [ICML-UNAM 4.72.0]: (A) superficie aboral; (B) superficie adoral; (C) superficie lateral izquierda.

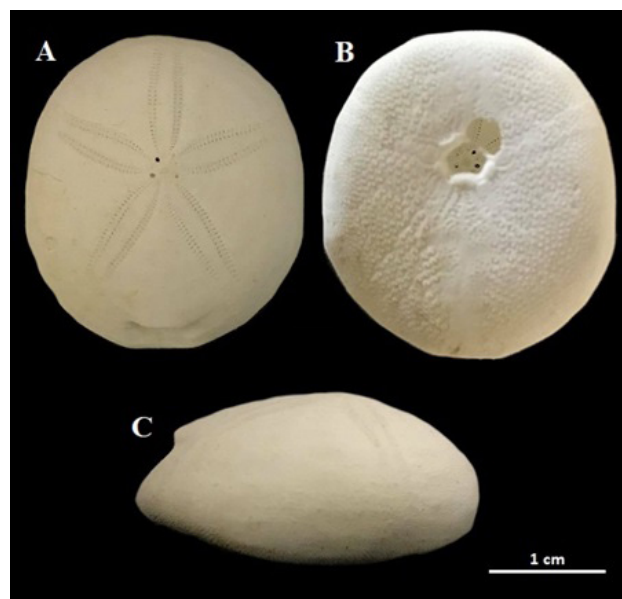


Figura 7. Fotografías de *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801 [ICML-UNAM 4.96.12]: (A) superficie aboral; (B) superficie adoral; (C) superficie lateral izquierda.

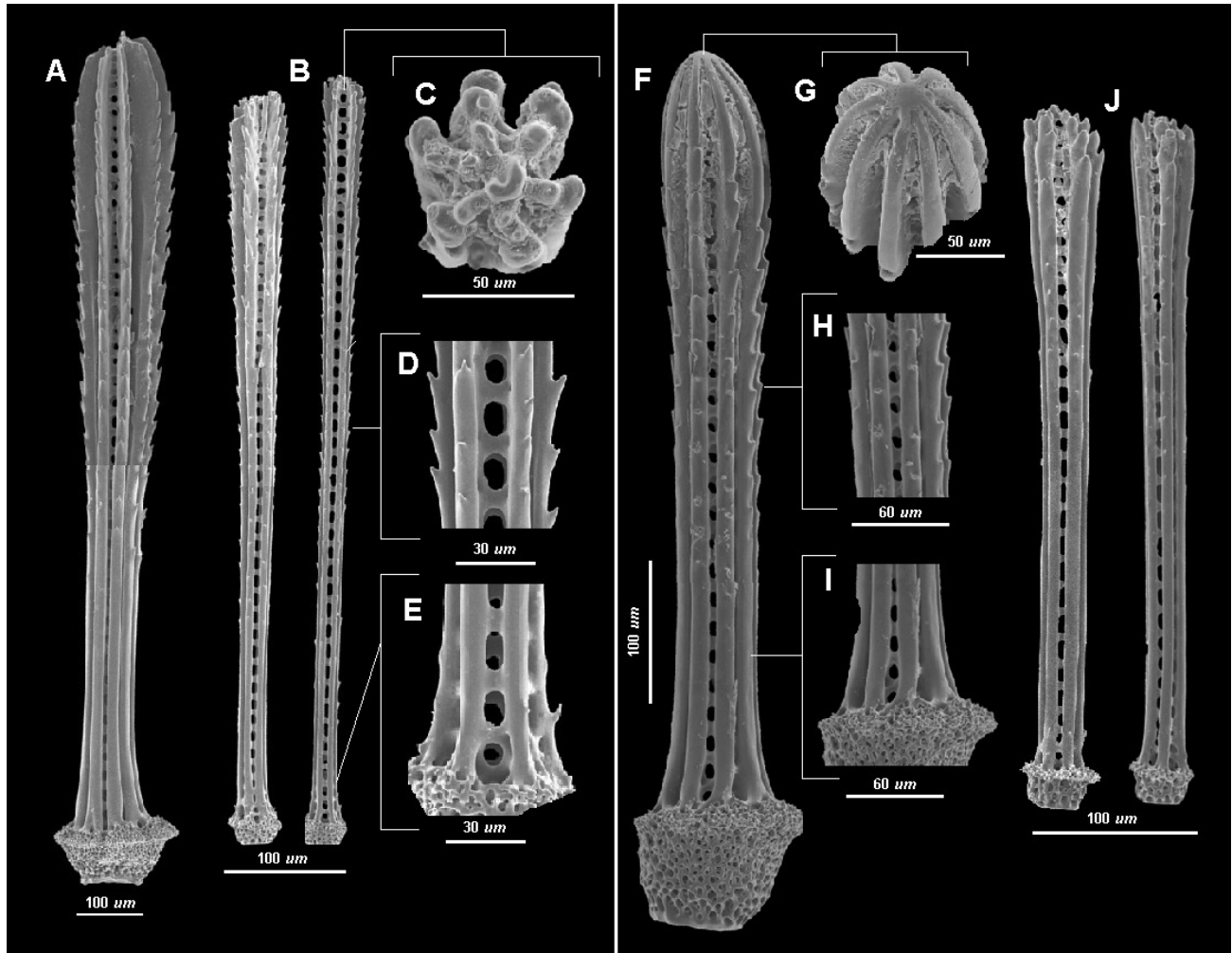


Figura 8. Fotografías de MEB de *Cassidulus caribbaearum* Lamarck, 1801 [ICML-UNAM 4.96.12]: (A) espina primaria de la superficie aboral; (B) espinas secundarias de la superficie aboral (C) ornamentación de la región apical (D) margen, (E) base de la espina secundaria; (F) espina primaria del margen de la testa; (G) ornamentación de la región apical; (H, I) base de la espina secundaria; (J) espinas secundarias del margen de la testa.

1816 *Cassidulus australis* Lamarck, p. 35; Blainville, 1830, p. 192; L. Agassiz y Desor, 1847, p. 157; Dujardin y Hupé, 1862, p. 582.

1837 *Nucleolites richardi* Des Moulins, p. 200.

1864 *Cassidulus (Rhynchopygus) Caribbaearum* Lütken, p. 1–2; A. Agassiz, 1872, p. 153, 218, 343, 553.

1869 *Rhyncholampas caribbaearum* A. Agassiz, p. 270; H.L. Clark, 1917, p. 106, lám. 144, figs. 6–7; H.L. Clark, 1925, p. 180.

1904 *Rhynchopygus caribbaearum* A. Agassiz, p. 119, figs. 153–154; Lambert y Thiéry, 1921, p. 364.

Descripción: La testa es pequeña, ligeramente alargada en sentido anterior-posterior. La superficie adoral es plana, la superficie aboral tiene la mayor altura en el sistema apical y presenta tubérculos grandes, con escrobículos poligonales. Los ambulacros en su fase petaloide tienen igual longitud, son anchos y cerrados ligeramente en la parte distal; en las placas finales del ambulacro petaloide se encuentra un poro pequeño. La zona interporífera es más de dos veces el ancho

que la zona porífera, estrechándose ligera y distalmente; la zona porífera es angosta, con los poros externos más grandes que los internos, redondos y escasamente conjugados. Sistema apical anterior monobasal, con cuatro poros genitales. Periprocto supramarginal transverso. Peristoma grande, pentagonal, y transverso. Bourreletes bien desarrollados, inflados. Poros bucales presentes. Filodios con poros sencillos, engrosados y en series sencillas excepto en algunas ocasiones en que el poro es externo a la serie, casi ocluido. Aproximadamente cuatro a seis poros en cada serie grande, menos anchos que los filodios. Zona desnuda en el interambulacro 5 y ambulacro III.

Material: Holotipo 1887.6.27.7. Natural History Museum, Londres.

Localidad tipo: Bahamas, EUA.

Distribución geográfica: Indias Occidentales (A. Agassiz, 1872). De Bahamas a Barbados, mar Caribe, océano Atlántico (Souto *et al.*, 2011).

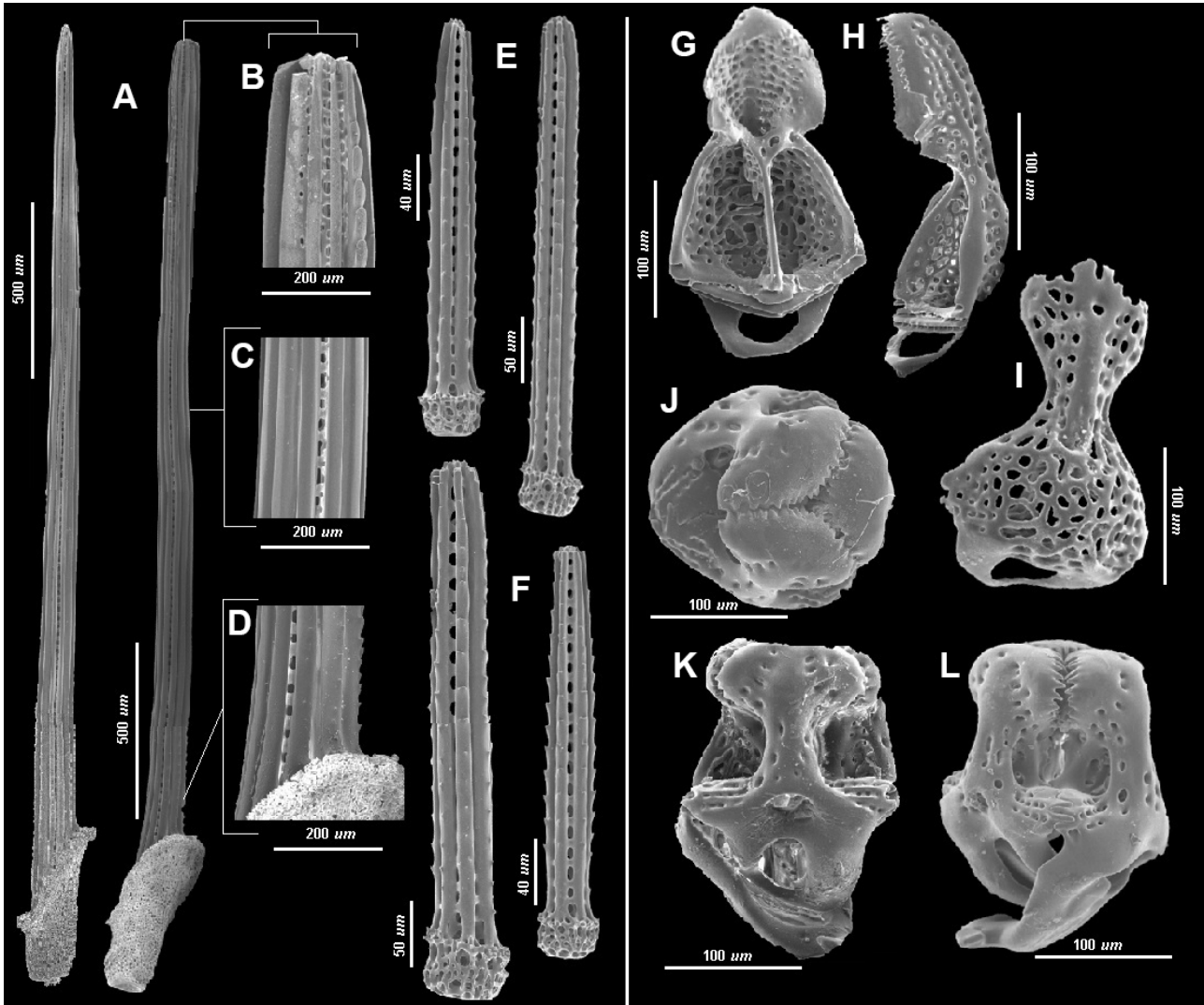


Figura 9. Fotografías de MEB de *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801 [ICML-UNAM 4.96.12]: (A) espinas primarias de la superficie adoral; (B) ornamentación de la región apical de la espina (C, D) base de la espina secundaria; (E-F) espinas secundarias de la superficie adoral; (G) superficie interna (H) vista lateral; (I) vista externa de la valva de un pedicelario trifoliado; (J) vista apical y lateral; (K-L) vista de pedicelarios trifoliados fusionados.

Distribución batimétrica: 0–30 m.

Discusión: La especie ha sido reportada por diversos autores para México, entre ellos Bravo-Tzompazti *et al.* (1999) y Laguarda *et al.* (2005a y b) para las localidades de Puerto Morelos, Quintana Roo y el mar Caribe.

Género *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869

Especie tipo: *Pygorhynchus pacificus* A. Agassiz, 1863 = *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863) por designación original.

Rhyncholampas pacificus (A. Agassiz, 1863)
(Figuras 10 A, B, C; Figura 11 A–J; Figura 12 A–O)

1863 *Pygorhynchus pacificus* A. Agassiz, p. 27.

1869 *Rhyncholampas pacificus* A. Agassiz, p. 270; Caso, 1983, p. 5–10.

1872–74 *Rhynchopygus pacificus* A. Agassiz, p. 153, 218, 554; Lovén, 1883, lám. 1, p. 118–119; 12, p. 133.

1874 *Cassidulus eugenie* Lovén, lám. 7, p. 66; 15, p. 130.

1874 *Cassidulus pacificus* Lovén, lám. 7, p. 67, p.179; Grant y Hertlein, 1938, p. 108, lám. 13, fig. 6, 29, figs. 4–5 y 30, fig. 6.

1917 *Rhyncholampas pacifica* H.L. Clark, p. 107, lám. 144, figs. 1–5.

Descripción: La testa es de tamaño mediano con el ámbito elíptico y de gran altura que coincide con la posición del sistema apical, ligeramente anterior. La superficie adoral es casi plana formando un ángulo con los márgenes de la testa. Los ambulacros son petaloideos lanceolados, extendiéndose hasta la proximidad del ámbito; los ambulacros anteriores son mucho más largos que los

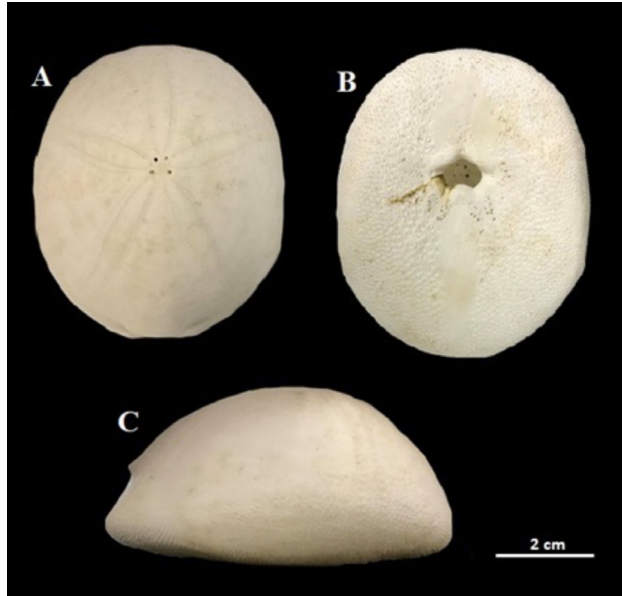


Figura 10. Fotografías de *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863) [ICML-UNAM 4.48.9]: (A) superficie aboral; (B) superficie adoral; (C) superficie lateral izquierda.

posteriores, la zona porífera es ancha. El sistema apical es pequeño, con los poros genitales posteriores más separados que el par anterior. El periprocto se localiza debajo de un labio posterior deprimido, el peristoma es pentagonal, en posición anterior que el sistema apical. Los bourreletes anteriores son prominentes mientras que los bourreletes posteriores son más pequeños. Los filodios son largos con siete a nueve poros en cada línea ambulacral, sin tubérculos en el interambulacro 5.

Material tipo: Sintipos ECH-2719, ECH-2714 y ECH-2751; ECH-2690. Museum of Comparative Zoology, Boston, E.U.A. (*Pygorhynchus pacificus*).

Localidad tipo: Acapulco, Guerrero, México (H.L. Clark, 1948).

Distribución geográfica: Golfo de California, Galápagos, Panamá (A. Agassiz, 1872). Golfo de California, México a Panamá (H.L. Clark, 1948).

Distribución batimétrica: 2.4–44.5 m (H.L. Clark, 1948).

Discusión: La especie fue descrita inicialmente con ejemplares recolectados en Acapulco, Guerrero y del golfo de California por A. Agassiz (1872); diversos autores continuaron citando dichas localidades como áreas de distribución (H.L. Clark, 1948; Caso, 1961; Maluf, 1988). En el trabajo de Solís-Marín *et al.* (2005) se reportó para las costas del estado de Sinaloa y en el trabajo de Honey-Escandón *et al.*, (2008) para las costas de Baja California Sur y Guerrero. Posteriormente, Galván-Villa *et al.* (2018) la citaron para la bahía de Chamela, Jalisco y para la bahía Santiago, Colima.

4. Discusión

Las especies examinadas pertenecientes al orden Echinolampadoidea propuesto por Kroh y Smith (2010) se clasifican en la familia Echinolampadidae Gray, 1851, la cual incluye a los géneros *Conolampas* y *Echinolampas*; sin embargo, en las base de datos digitales para corroborar la validez de los nombres científicos WoRMS (World Register of Marine Species) los autores Kroh y Mooi (2019) consideran al género monoespecífico *Hypsoclypus* Pomel, 1869 como un tercer género válido para la familia Echinolampadidae; condición que es contradictoria, pues en la misma base de datos la especie tipo *Hypsoclypus sigsbei* (A. Agassiz, 1878) es considerada un sinónimo de *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz, 1878), hecho que transfiere completamente a todas las especies del género *Hypsoclypus* al género *Conolampas*.

Particularmente, las especies del género *Echinolampas* Gray, 1825 estudiadas en el presente trabajo, corresponden a tres especies fósiles, *Echinolampas aldrichi* Twitchell en Clark y Twitchell, 1915, descrita para la Formación Coatzintla (Oligoceno) ubicada en el estado de Veracruz; la otra especie es *Echinolampas mexicanus* Lambert, 1928 cuya información fue tomada del trabajo de Lambert (1928, p. 173, figs. 1a–d, 2) y actualmente no se conoce su resguardo en alguna colección científica; finalmente, *Echinolampas veracruzensis* sp. nov., se propone como una especie nueva procedente de afloramientos de la Formación Coatzintla (Oligoceno) localizados entre la región de San Marcos y Mesón, estado de Veracruz.

En el material examinado, las dos especies de la familia Cassidulidae son *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863) y *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801, que aparentemente son afines; sin embargo, se pueden diferenciar por los siguientes caracteres morfológicos: la región posterior de la testa en el caso de *C. caribaeorum* es semicircular y presenta la superficie adoral plana (Figura 7). Por otro lado, las muestras de *R. pacificus* tienen el contorno de la testa, ligeramente rectangular, la región posterior es semi-triangular y la parte media de la superficie aboral es más alta (Figura 10). En ambas especies las espinas primarias y secundarias son diferentes (Figuras 8, 9, 11–12); pues en *C. caribaeorum* tienen bordes más elaborados con puntos verticilados bien desarrollados y con ornamentación conspicua, mientras los ejemplares de *R. pacificus*, presentan las espinas con ornamentación poco aparente y las espinas son más alargadas y aplanadas. Estas diferencias podrían ser una forma de evidenciar la existencia de una respuesta al hábitat específico de cada especie, particularmente hablando del tipo de sedimento y tamaño de grano en el que habitan, siendo éste componente abiótico uno de los más importantes que se ha identificado como un factor determinante de la distribución en equinoideos irregulares (Caballero-Ochoa

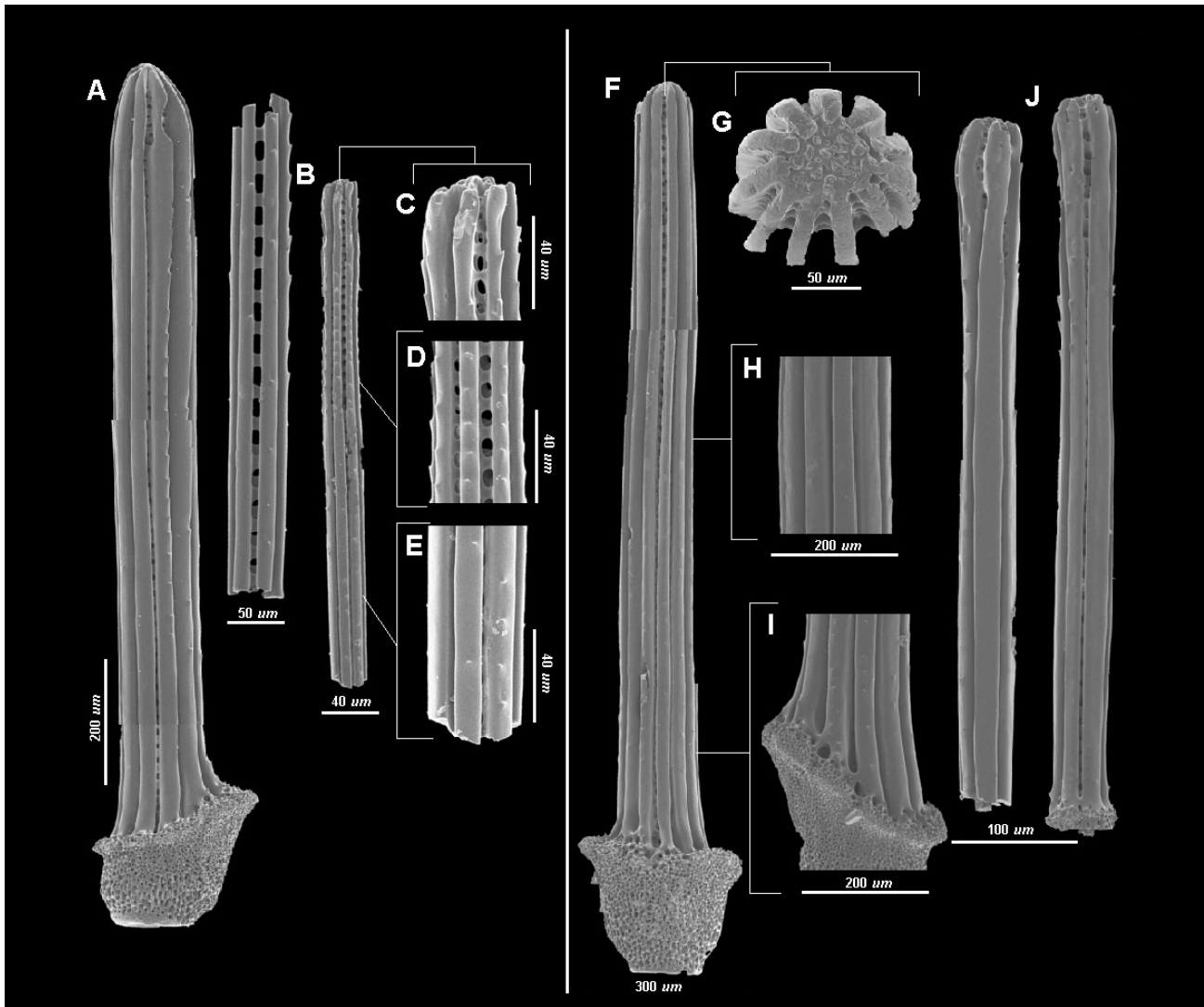


Figura 11. Fotografía de MEB de *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863) (ICML-UNAM 4.48.9): (A) espina primaria de la superficie aboral; (B) espinas secundarias de la superficie aboral; (C) ornamentación del margen apical; (D, E) base de la espina secundaria; (F) espina primaria del ámbito de la testa (G) ornamentación de la región apical; (H, I) base de la espina secundaria; (J) espinas secundarias del ámbito de la testa.

et al., 2017). Con respecto a los pedicelarios trifoliados presentes en ambas especies, el grado de complejidad de la ornamentación en las valvas es invertida; en las valvas de *R. pacificus* se puede identificar una gran ornamentación de la zona apical de la valva aserrada, mientras que en ejemplares de *C. caribaeorum* las valvas suelen estar poco ornamentadas y en algunos casos muy parecidas en forma y tamaño a las valvas que presentan los pedicelarios trifoliados. El tallo de los pedicelarios en ambas especies conserva la misma forma y grado de ornamentación.

5. Conclusiones

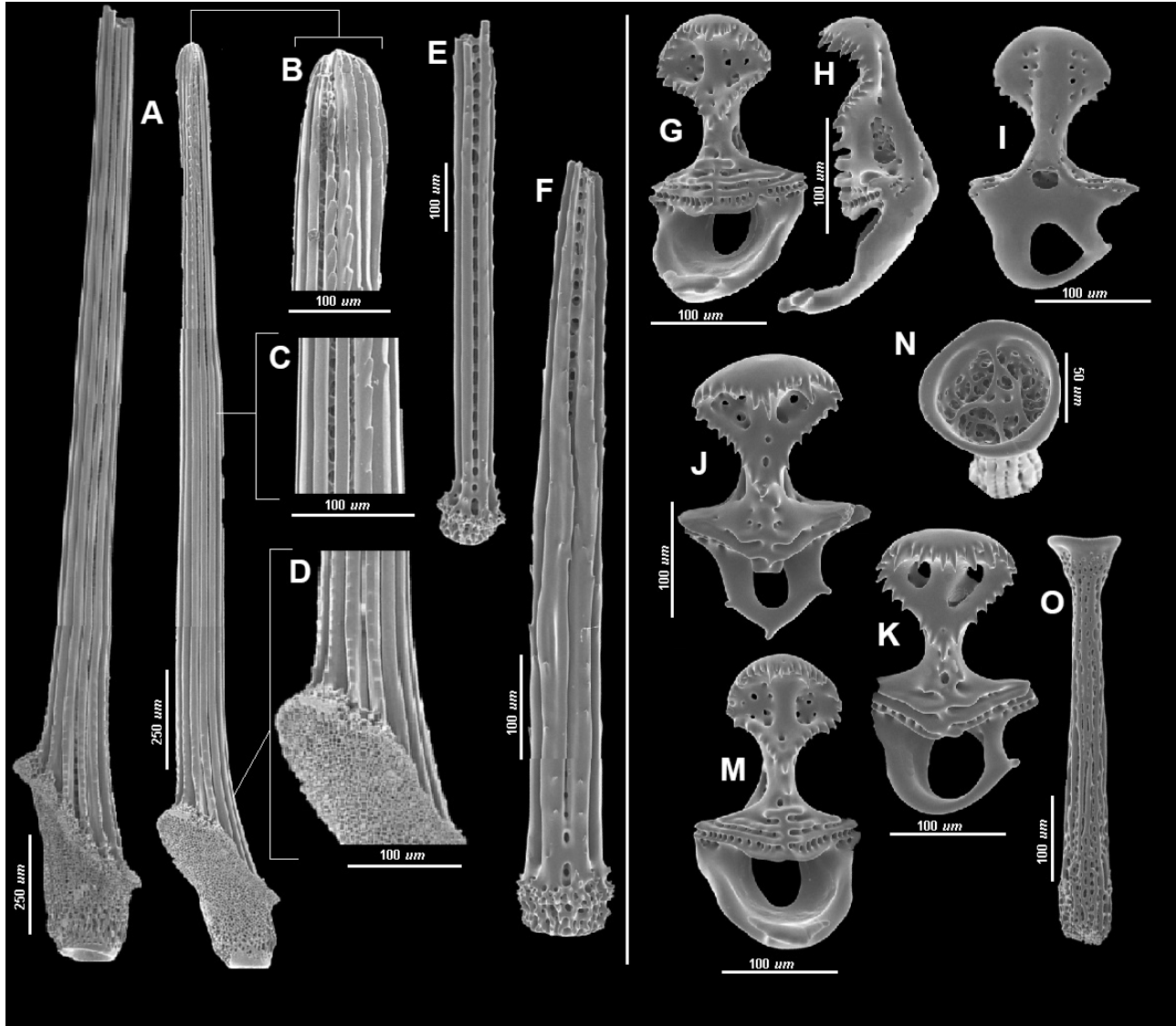
Se contribuye con información actualizada sobre la taxonomía de los géneros *Conolampas* A. Agassiz,

1883 y *Echinolampas* Gray, 1825 incluidos en la familia Echinolampadidae Gray, 1851; y de los géneros *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869 y *Cassidulus* Lamarck, 1801 pertenecientes a la familia Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847.

Se describe la especie nueva *Echinolampas veracruzensis* sp. nov. para la Formación Mesón (Oligoceno) de la región entre Moralillo y Mesón, estado de Veracruz.

En la actualidad los equinoideos y otros invertebrados del Atlántico y el Pacífico de la región estudiada, muestran la huella de un intercambio moderado sobrepuesto al antiguo patrón provincial del Paleógeno–Neógeno.

La información basada en la toma de imágenes de ejemplares de especies recientes en microscopio electrónico de barrido, permitirá contribuir a la solución de problemas taxonómicos de las especies fósiles.



Figuras 12. Fotografías de MEB de *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863) [ICML-UNAM 4.48.9]: (A) espina primaria de la superficie adoral; (B) ornamentación de la región apical; (C, D) base de la espina secundaria; (E-F) espinas secundarias de la superficie adoral; (G-J-K-M) superficie interna (H) vista lateral y (I) vista externa de la valva de un pedicelario trifoliado; (N) vista apical del tallo y (O) vista lateral del tallo de pedicelario trifoliado.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Berenit Mendoza por la asesoría en la toma de fotografías de MEB (Laboratorio de Biodiversidad Animal II (Microscopía Electrónica de Barrido) del Instituto de Biología, UNAM, Silvia Elizabeth Rivera Olmos e Iván Manuel Cuadros Mendoza, Facultad de Ingeniería, UNAM y a Alfredo Laguarda Figueras, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM la revisión crítica del manuscrito. Finalmente quisieramos agradecer a Sandra Ramos Amézquita y a León Felipe Álvarez Sánchez por el apoyo editorial brindado al artículo.

La investigación se llevó a cabo con el apoyo del Proyecto UNAM, DGAPA, PAPIIT Clave. IN108717 “Tasas de evolución y paleobiogeografía de la familia Cassidulidae (Echinodermata: Echinoidea)”.

Referencias

- Agassiz, A., 1863, Synopsis of the echinoids collected by Dr W. Stimpson on the North Pacific Exploring Expedition, under the command of Captains Ringgold and Rodgers: Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 15, 352–360.
- Agassiz, A., 1869, Preliminary report on the echini and starfishes dredged in deep water between Cuba and the Florida Reef. by L. F. de Poutalès: Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 1(9), 253–308.

- Agassiz, A., 1872, Revision of the Echini. Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. No. VII by Alexander Agassiz in four parts with ninety-four plates and sixty-nine wood-cuts: University Press, United States of America, Cambridge, 796 pp.
- Agassiz, A., 1878–1879, Reports on the results of dredging under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, by the United States Coast Survey Steamer "Blake", Lieutenant-Commander C.D. Sigsbee, U.S.N., Commanding: Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 9, 181–195.
- Agassiz, A., 1883, Reports on the results of dredging under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877–78), in the Caribbean Sea (1878–79), and along the Atlantic Coast of the United States (1880), by the US Coast Survey Steamer "Blake": Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 10, 1–94.
- Agassiz, A., 1904, Reports on an exploration of the west coasts of Mexico, central and south America and off the Galapagos islands in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. fish commission steamer "Albatross", during 1891. The Panamic deep-sea Echini: Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 31, 1–243.
- Agassiz, L., 1835, Prodrome d'une monographie des Radiaries ou Echinodermes: Neuchâtel Societe Sciences Naturelles Mémoires, 1, 168–199.
- Agassiz, L., Desor, E. 1847. Catalogue raisonné des espèces, des genres et des familles d'échinides. Annales des Sciences Naturelles: Zoologie, 3(7, 8), 129–168, 5–35.
- Archiac, E., d', Haime, J., 1853, Description des animaux fossiles du groupe Nummulitique de l'Inde: Gide and Baudry, Paris, 373 pp.
- Blainville, H.M.D., 1830, Zoophytes. Dictionnaire des sciences naturelles, dans lequel on traite méthodiquement des différents êtres de la nature, considérés soit en eux-mêmes, d'après l'état actuel de nos connaissances, soit relativement à l'utilité qu'en peuvent retirer la médecine, l'ag. vol. 60: Le Normat, Francia, Paris, 548 pp.
- Bravo-Tzompalti, D., Solís-Marín F.A., Laguarda-Figuera A., Abreu-Pérez M. y Durán-González A., 1999, Equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) del Caribe Mexicano: Puerto Morelos, Quintana Roo, México: Avicena, 10/11, 43–72.
- Buitrón B.E., 1974, Algunos equinoideos (Echinoidea) del Oligoceno de Chiapas, México: Paleontología Mexicana, (39), 29–53.
- Buitrón B.E., 1978, Distribución de los equinoideos terciarios en la planicie costera del Golfo de México, en América central, en el norte de América del Sur y en las Antillas: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 101, 67–113.
- Byrne, M., O'Hara, T.D. (Eds.), 2017, Australian Echinoderms: Biology, Ecology and Evolution: CSIRO PUBLISHING, Melbourne and ABRIS, Canberra xx, 612 pp.
- Caballero-Ochoa, A.A., Martínez-Melo, A., Conejeros-Vargas, C.A., Solís-Marín, F.A., Laguarda-Figuera, A., 2017, Diversidad, patrones de distribución y "hotspots" de los equinoideos irregulares (Echinoidea: Irregularia) de México: Revista de Biología Tropical, 65(1), S42–S59.
- Caso, M.E., 1961, Los Equinodermos de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis doctoral, 338 pp.
- Caso, M.E., 1983, Los Equinoideos del Pacífico de México. Parte 4. Ordenes Cassiduloida y Spatangoida: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Publicación especial, 6, 1–200.
- Clark H.L., 1917, The Echinoneidae, Nucleoliotidae, Urechinidae, Echinocorythidae, Calymnidae, Pourtalesidae, Paleostomatidae, Aeropsidae, Palaeopneustidae, Hemiasteridae, Spatangidae: Memories of the Museum Comparative Zoology, 46(1), 78 pp.
- Clark, H.L., 1925, A Catalogue of the Recent Sea Urchins (Echinoidea) in the Collection of the British Museum (Natural History): Oxford University Press, United Kingdom, 250 pp.
- Clark, H.L., 1948, A report of the Echini of the warmer Eastern Pacific, based on the collections of the Velero III: Allan Hancock Pacific Expeditions, 8(5), 225–351.
- Clark, W.B., Twitchell, M.W., 1915, The Mesozoic and Cenozoic Echinodermata of the United States: United States Geological Survey, 341 pp.
- Claus, C.F.W., 1880, Grundzüge der Zoologie. Zum wissenschaftlichen Gebrauche. Vol. 1. Elwert, Alemania, Marburg, 1–576.
- Cotteau, M.G., 1889, Echinides recueillis par M. Jullien sur les cotes de Guinée: Bulletin Société Zoologique de France, 14, 340–342.
- Des Moulins, C., 1835-1837, Premier Mémoire sur les Échinides: Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux, 3, 520 pp.
- Dujardin, F., Hupé, H., 1862, Histoire naturelle des zoophytes échinodermes: comprenant la description des crinoïdes, des ophiuriides, des astérides, des échinides et des holothuriides: Librairie encyclopédique de Roret, Francia, Paris, 627 pp.
- Duncan, P.M., 1889, A revision of the genera and great groups of the Echinoidea: Zoological Journal of the Linnean Society, 23, 1–311.
- Duncan, P.M., Sladen, W.P., 1882, The fossil Echinoidea from the Ranikot Series of Nummulitic strata in western Sind: Palaeontologica Indica, 14th series, 1(3), 21–100.
- Durán-González, A., Laguarda-Figuera, A., Solís-Marín, F.A., Buitrón-Sánchez, B.E., Gust-Ahearn, C., Torres-Vega, J., 2005, Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del Golfo de México: Revista de Biología Tropical, 53(Supl. 3), 53–68.
- Galván-Villa, C.M., Rubio-Barbosa, E., Martínez-Melo, A., 2018, Riqueza y distribución de equinoideos irregulares (Echinoidea: Cassiduloida, Clypeasteroida, Holasteroida y Spatangoida) del Pacífico central mexicano: Hidrobiología, 28 (1), 83–91.
- Grant, U.S., Hertlein, L.G., 1938, The West American Cenozoic Echinoidea: Publications of the University of California at Los Angeles in Mathematical and Physical Sciences, 2, 1–225.
- Gray, J.E., 1825, An attempt to divide the Echinida, or sea-eggs, into natural families: Annals of Philosophy, new series, 10, 423–431.
- Gray, J.E., 1851, Description of two new genera and some new species of Scutellidae and Echinolampadidae in the collection of the British Museum: Proceedings of the Zoological Society of London, 9, 34–38.
- Gray, J.E., 1855, An arrangement of the families of Echinida, with descriptions of some new genera and species: Proceedings of the Zoological Society, London, 23, 35–39.
- Hawkins, H., 1911, On the structure and evolution of the phylloides in some fossil Echinoidea: Geological Magazine, 8, 257–265.
- Honey-Escandón, M.A., Solís-Marín, F.A., Laguarda-Figuera, A., 2008, Equinodermos (Echinodermata) del Pacífico Mexicano: Revista de Biología Tropical 56(Supl. 3), 57–73.
- Hopkins, T.S., Valentine, J.F., Clintock, M.C., Marion, J.B., Watts S.A., 1991, Community pat-terns of echinoderms associated with substrate and depth in the northern Gulf of Mexico, in Yanagisawa, T., Yasumasu, I., Oguro, C., Suzuki, N., Motokawa, T. (eds.), Biology of Echinodermata: Proceedings of the 7th International Echinoderm Conference, Japan (Atami): Rotterdam, 231–239 p.
- Jackson, R.T., 1922, Fossils echini of the West Indies: Carnegie Institution Washington, Publication, 306, 103 pp.
- Kier, P.M., 1962, Revision of the Cassiduloid echinoids: Smithsonian Miscellaneous Collections, 144(3), 1–262.
- Kier, P.M., 1966, Treatise on invertebrate palaeontology Part U, in Moore, R.C. (ed.), Echinodermata 3 Vol. 2: Kansas, The Geological Society of America and the University of Kansas Press, 512 pp.
- Kroh, A., Mooi, R., 2019, World Echinoidea Database. Echinolampadidae Gray, 1851. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=196284> on 2019-05-18
- Kroh, A., Smith, A.B., 2010, The phylogeny and classification of post-Palaeozoic echinoids: Journal of Systematic Paleontology, 8(2), 147–212.
- Laguarda-Figuera, A., Solís-Marín, F.A., Durán-González, A., Gust-Ahearn, C., Buitrón-Sánchez, B.E., Torres-Vega, J., 2005a, Equinodermos (Echinodermata) del Caribe Mexicano: Revista de Biología Tropical, 53(Supl. 3), 109–122.

- Laguarda-Figueras, A., Gutiérrez-Castro, A.I., Solís-Marín, F.A., Durán-González, A., Torres-Vega, J., 2005b, Equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) del Golfo de México: Revista de Biología Tropical. 53(Supl. 3), 69–108.
- Lamarck, J.B.M. D', 1801, Système des animaux sans vertèbres; ou, tableau général des classes, des ordres, et des genres de ces animaux précédé du discours d'ouverture du cours de zoologie, donné dans le Muséum national d'histoire naturelle l'an 8 de la République: Chez Deterville, Francia, Paris, 432 pp.
- Lamarck, J.B.M. D', 1816, Stellérides, histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractéristiques généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation principales espèces qui s'y rapportent. Tomo II: Librairie Verdrière, Francia, Paris, 568 pp.
- Lambert, J., 1918, Considerations sur la classification des échinides atelostomes: Mémoire Société Académie Aube, serie 3, 55, 9–54.
- Lambert, J., 1928, Notes sur quelques échinides requilles par Mr. Walther Staub dans le Néogène del Est du Mexique: Société Paléontologique Suisse, Eclogae Geologicae Helvetiae, 21(1), 272–283.
- Lambert, J., Thiéry, P., 1909–1925, Essai de nomenclature raisonnée des Echinides, Chaumont septime Ferrière, 605 pp.
- Leske, N.G., 1778, Addictâmes ad Jacobi Théodoric Klein Naturalem dispositionnel echinodermatum et lucubratiunculam de aculés echinorum marinorum: Lipsie, Alémanie, Leipzig, 278 pp.
- Lovén, S., 1874, Études sur les échinidés: Kongelige Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 11, 1–91.
- Lovén, S., 1883, On *Pourtalesia* a genus of Echinoidea: Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 19(7), 1–95.
- Lütken, C.F., 1864, Bidrag til Kundskab om Echinoderm: Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening I Kjøbenhavn, 1863, 69–207.
- Maluf, L.Y., 1988, Composition and distribution of the Central Eastern Pacific echinoderms: Technical Reports of the Natural History Museum of Los Angeles County, The Museum, United States of America, Los Angeles, 2, 242 pp.
- Martínez-Melo, A., De Luna, E., Buitrón-Sánchez, B.E., 2017, Morfometría de los equinoideos de la Familia Cassidulidae (Echinoidea: Cassiduloidea): Revista de Biología Tropical, 65(1-1), S233–S243.
- Mortensen, Th., 1948, IV-1. Holoctypoida, Cassiduloidea, in Reitzel, C.A. (ed.), A Monograph of the Echinoidea: Dinamarca, Copenhagen, 371 pp.
- Pawson, D.L., Vance, D.J., Messing, C.G., Solís-Marín, F.A., Mah, C.L., 2009, 71 Echinodermata of the Gulf of Mexico. Gulf of Mexico-Origins, Waters, and Biota, in Felder, D.L., Camp, D.K. (eds.), Biodiversity: Texas A&M University Press, College Station, Estados Unidos, Texas, 1177–1204.
- Phillips, G.E., Ciampaglio, Ch. N., Hayes Jr. W.E., 2008, A new species of Faujasiid Cassiduloid (Echinoidea: Irregularia) from the Santonian-Campanian boundary (Upper Cretaceous) in the Eastern Gulf States: Southeastern Geology, 46(1), 43–54.
- Pomel, A., 1869, Revue des échinodermes et de leur classification pour servir d'introduction à l'étude des fossiles, Deyrolle, Paris, 67 pp.
- Pomel, N.A., 1883, Classification méthodique et généra des Echinides vivants et fossiles: Francia, Paris, Faculté des Sciences de Paris, Thèses présentées à la pour obtenir le Grade de Docteur dès Sciences Naturelle, 1–131.
- Serafy, D.K., 1979, Echinoids (Echinodermata: Echinoidea): Memoirs of the Hourglass Cruises, 5(pt. 3), 1–120.
- Smith, A., Kroh, A., 2011, The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication, available at <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory>
- Solís-Marín, F.A., Laguarda-Figueras, A., Durán-González, A., Ahearn-Gust, C., Torres-Vega, J., 2005, Equinodermos (Echinodermata) del Golfo de California, México: Revista de Biología Tropical 53(Supl. 3), 123–137.
- Solís-Marín F.A., Arriaga-Ochoa J., Laguarda-Figueras A., Frontana-Uribe S., Durán-González A., 2009, Holoturoideos (Echinodermata: Holothuroidea) del Golfo de California, CONABIO, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 164 pp.
- Solís-Marín, F.A., Caballero-Ochoa, A.A., Frontana-Uribe, S.C., Laguarda-Figueras, A., Durán-González, A., 2017, Catálogo de Autoridades Taxonómicas de los Equinodermos de México: México, SNIB-CONABIO, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Informe final, proyecto No. Z002.
- Souto, C., Manso, C.L., Martins, L., 2011, Rediscovery and redescription of *Cassidulus infidus* (Echinoidea: Cassidulidae) from Northeastern Brazil: Zootaxa, 3095(1), 39–48.
- Souto, C., Martins, L., 2018, Synchrotron micro-CT scanning leads to the discovery of a new genus of morphologically the conserved echinoid (Echinodermata: Cassiduloidea): Zootaxa, 4457(1), 78–82.
- Tommasi, L.R., 1972, Equinodermes da Regiao entre o Amapá (Brasil) e a Florida (EUA): Boletín del Instituto Oceanográfico de San Paulo, 21, 15–67.
- Turner, R.L., Graham B.D., 2003, *Calocidaris micans* (Cidaridae) and *Pseudoboletia maculata* (Toxopneustidae): additions to the sea urchin fauna (Echinodermata: Echinoidea) of the Gulf of Mexico: Proceedings of the Biological Society of Washington, 116(1), 61–81.

Manuscrito recibido: Mayo 21, 2019.

Manuscrito corregido recibido: Junio 7, 2019.

Manuscrito aceptado: Junio 8, 2019.



Restos mandibulares de un cocodrilo marino (*Thalattosuchia*, *Metriorhynchidae*) del Llano Yosobé, en Tlaxiaco, Oaxaca, México

Jair Israel Barrientos-Lara^{a,*}, Jesús Alvarado-Ortega^b.

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510 México.

^b Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510 México.

* j4ir@me.com

Resumen

La familia *Metriorhynchidae* (*Crocodylomorpha*) agrupa a cocodrilos marinos altamente especializados, habitantes permanentes de mar abierto y depredadores exitosos en los mares tropicales del Jurásico. Los metriorrínquidos cuentan con un amplio registro fósil en Europa y América del Sur mientras que en América del Norte sus restos son muy escasos con un par de especies descritas en el Norte y centro de México. Otros ejemplares de metriorrínquidos de afinidad incierta se han encontrado en Cuba. En este trabajo se presenta un nuevo ejemplar de metriorrínquido del Jurásico de la Formación Sabinal (*Kimmeridgian*), identificado como un *Metriorhynchinae* indeterminado con base en algunos rasgos dentales. Este ejemplar se suma a la diversidad y alta riqueza de ejemplares que ofrece la localidad del Jurásico Superior conocida como Llano Yosobé al sur de México.

Palabras clave: *Metriorhynchidae*, Yosobé, Oaxaca, Jurásico, *Kimmeridgian*.

Abstract

The Metriorhynchidae (Crocodylomorpha) gathers highly specialized marine crocodiles, permanent inhabitants of the open sea, and very efficient predators in the tropical seas of the Jurassic. These have a large fossil record in Europe and South America while in North America the metriorhynchid remains are very scarce and are limited to a couple of species found in north and central Mexico. Other specimens of this group of uncertain affinity have been found in Cuba. This work includes the description of a new metriorhynchid specimen from the Sabinal Formation (Kimmeridgian), which is identified as a Metriorhynchinae indeterminate for its dental characters. This specimen adds to the diversity and high richness of specimens offered by of the Upper Jurassic locality known as Llano Yosobé in southern Mexico.

Keywords: *Metriorhynchidae*, Yosobé, Oaxaca, Jurassic, *Kimmeridgian*.

1. Introducción

Thalattosuchia es un grupo extinto de cocodrilos marinos que forma parte de los *Crocodylomorpha* (*Archosauria*). Este infraorden representa uno de los taxa de vertebrados amniotas que durante el Mesozoico lograron abandonar tierra firme y lograron adaptarse a vivir en el mar. *Thalattosuchia* incluye dos clados, *Teleosauridae* y *Metriorhynchidae*. Los teleosauridos son organismos con

formas gráciles, extremidades cortas y placas dérmicas dorsales, que señalan que sólo alcanzaron un menor grado de adaptación a la vida marina, de manera similar a aquella que presentan los cocodrilos modernos. En cambio, los metriorrínquidos representan a organismos que lograron vivir permanentemente en el mar; así, entre otros rasgos especializados a este modo de vida, sus extremidades están modificadas en forma de aletas, poseen una cola heterocerca, sus glándulas de la sal están hipertrofiadas, llegaron a perder

la totalidad de sus osteodermos y sus arterias carótidas aumentaron su diámetro de manera notable (e.g., Fraas, 1902; Arthaber, 1906; Andrews, 1913; Hua y Buffrenil, 1996; Fernández y Gasparini, 2000; Fernández y Gasparini, 2008; Fernández y Herrera, 2009; Pol y Gasparini, 2009; Young *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2011; Young *et al.*, 2012; Herrera *et al.*, 2013a).

Numerosos fósiles de la familia Metriorhynchidae han sido recuperados en depósitos sedimentarios Mesozoicos de origen marino, de edades comprendidas entre el Jurásico Medio (Bajociano) y el Cretácico Inferior (Aptiano), en múltiples localidades dentro de Europa (e.g., Alemania, Inglaterra, Francia, España) y América (Argentina, Chile, Cuba y México) (e.g. Gasparini *et al.*, 2000; Gasparini y Iturralde-Vinent, 2001; Buchy *et al.*, 2006; Young, 2006; Young *et al.*, 2011; Herrera *et al.*, 2013b; Young *et al.*, 2013b; Chiarenza *et al.*, 2015; Barrientos-Lara *et al.*, 2018). Históricamente, los cocodrilomorfos de México han sido poco significativos en estudios evolutivos y biogeográficos, en parte, debido a que su registro fósil era escaso, fragmentario y estaba geográficamente limitado a algunas localidades del norte, centro y sur del país. En los estados de Coahuila y Nuevo León se reportan especímenes indeterminados del género *Dakosaurus* y dos ejemplares de la especie *Cricosaurus saltillensis* Buchy *et al.*, 2006, todos estos fósiles provienen de afloramientos de las formaciones La Casita y La Cajita de edad Kimmeridgiano–Titoniano (Buchy *et al.*, 2007, 2013; Buchy, 2008). Por otro lado, un ejemplar de la especie *Cricosaurus vignaudi* (Frey *et al.*, 2002) fue reportado en la región de la Sierra Norte del Estado de Puebla, México. En la región de Oaxaca en el municipio de Huajuapán de León, Ferrusquía-Villafranca y Comas (1988) reportaron el hallazgo de un *Thalattosuchia* indeterminado.

En 2008, el escenario descrito arriba dio un vuelco positivo tras el descubrimiento del Llano Yosobé, un pequeño afloramiento de lutitas bituminosas pertenecientes al Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, ubicado a las afueras del pueblo de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca (Alvarado-Ortega *et al.*, 2014). Este ha resultado ser el sitio con la mayor concentración y diversidad de vertebrados marinos jurásicos de México, entre cuyos fósiles se cuenta con peces, ictiosaurios, tortugas, plesiosaurios y particularmente abundantes restos de cocodrilos marinos talatosuquios (Barrientos-Lara, 2013; Barrientos-Lara *et al.*, 2015, 2018; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2018; Alvarado-Ortega y Brito, 2016; Brito *et al.*, 2017; López-Conde *et al.*, 2017; entre otros). La revisión general de los metriorrinquidos del Llano Yosobé fue abordada por Barrientos-Lara (2013); hasta el momento, de los taxa entonces descubiertos sólo se cuenta con la descripción formal de *Maledictosuchus nuyivijanan* Barrientos-Lara *et al.*, 2018. Otro cocodrilomorfo de la Formación Sabinal, el primero recuperado en México, está representado por sólo un ejemplar que fue colectado a escasos 3 km al suroeste del Llano Yosobé y descrito a principios del siglo XIX

como *Plesiosaurus (Polypticon) mexicanus* (Wieland, 1910). Recientemente, el ejemplar de Wieland, que conserva un fragmento mandibular con dientes bien conservados, fue estudiado por Barrientos-Lara *et al.* (2016), quienes concluyeron que este fragmento esquelético en realidad es de un metriorrinquido del género *Torvoneustes* Andrade *et al.*, 2010; en consecuencia, este ejemplar fue renombrado como *Torvoneustes mexicanus* Barrientos-Lara *et al.*, 2016.

El primer fósil colectado en el Llano Yosobé por los autores de este trabajo corresponde a un fragmento mandibular con dientes, aquí formalmente catalogado con el número IGM 9516. En los estudios preliminares de los vertebrados fósiles de este sitio, este ejemplar fue erróneamente identificado como un fragmento de plesiosaurio por Gutiérrez-Zamora (2011) y Barrientos-Lara (2013). Por eso, el objetivo de este trabajo es enmendar tal situación, proporcionar una descripción detallada de este ejemplar y argumentar a favor de su identificación taxonómica como una especie indeterminada de la subfamilia Metriorhynchinae.

2. Método

El ejemplar IGM 9516 descrito aquí como un metriorhynchinae indeterminado presentado en este trabajo fue extraído de un nódulo calcáreo usando técnicas de preparación mecánicas y químicas, los elementos óseos expuestos fueron cubiertos con una capa de solución de Plexigum en acetato de etilo. El ejemplar IGM 9516 está conservado en tres dimensiones y representa una mandíbula inalterada y prácticamente completa, excepto por las terminaciones posteriores de ambas ramas mandibulares y una porción media cercana a la sínfisis que no están conservados.

Abreviaciones institucionales: IGM, Colección Nacional de Paleontología Instituto de Geología UNAM, México; MUDE CPC, Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, México; MJCM, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Juan Cornelio Moyano” Mendoza, Argentina; MLP, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MOZ, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Profesor P. Olsocher”, Zapala, Neuquén, Argentina; UANL FCT, Universidad Autónoma de Nuevo León, México, Facultad de Ciencias de la Tierra.

Nomenclaturas anatómicas: En este trabajo se utilizó la nomenclatura, así como las abreviaciones anatómicas castellanizadas de los siguientes autores: Andrews (1913), Smith y Dodson (2003) y Young (2013b).

Ejemplares comparados: Los materiales siguientes fueron examinados de primera mano para el análisis comparativo. *Cricosaurus araucanensis* (Gasparini y Dellapé, 1976): MLP 72-IV-7-1 (holotipo), cráneo completo, esqueleto poscranial; *Cricosaurus lithographicus*, Herrera *et al.*, 2013b: MOZ-PV-5787 (holotipo), cráneo completo, elementos apendiculares; *Cricosaurus saltillensis* (Buchy

et al., 2006): MUDE CPC 218 (holotipo), fragmento posterior del cráneo, fragmento posterior de la mandíbula, primeras vértebras cervicales; *Cricosaurus vignaudi* (Frey *et al.*, 2002): UANL FCT-R1 (holotipo, réplica), cráneo mandíbula y primeras vértebras cervicales; *Dakosaurus andinensis* Vignaud y Gasparini, 1996: MOZ- 6146 (holotipo), cráneo y mandíbula; *Maledictosuchus nuyivijanan* Barrientos-Lara *et al.*, 2018: IGM 4863 fragmento del rostro; *Purranisaurus potens* (Rusconi, 1948) Herrera *et al.*, 2015: MJCM PV 2060 (holotipo), parte posterior del cráneo y fragmento de mandíbula.

3. Sistemática Paleontológica

Crocodylomorpha Walker, 1970

Thalattosuchia Fraas, 1901

Metriorhynchidae, Fitzinger, 1843

Metriorhynchinae Fitzinger, 1843

Metriorhynchinae indet.

Material referido: IGM 9516, mandíbula casi completa conservada en dos partes, con una porción media cercana a la sínfisis y con los bordes terminales de ambas ramas mandibulares no conservados (Figuras 1-3).

Ocurrencia: Estrato de lutita bituminosa entre los niveles L4 y L5 que forman parte de la secuencia sedimentaria expuesta en el Llano Yosobé, al suroeste de la ciudad de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca, México, perteneciente a la sección de edad Kimmeridgiana de la Formación Sabinal (Alvarado-Ortega *et al.*, 2014).

Descripción:

Generalidades: En general, esta mandíbula tiene forma de “Y”, en donde anteriormente la sínfisis es tan larga que comprende toda la región alveolar, y mientras que atrás, ambas ramas forman un ángulo agudo de 30°. Cada una de estas ramas mandibulares, es una estructura compacta y ligeramente curvada, tanto en vista dorsal como ventral y lateral. Por otro lado, en vista lateral, la mandíbula es sigmoidea, su parte sinfisial anterior está dirigida hacia abajo, su región media muestra un margen cóncavo, y el extremo post sinfisial está proyectado hacia arriba (Figuras 1 y 2). Cada una de las ramas mandibulares conservadas es una estructura compuesta por tres huesos estrechamente suturados entre sí, estos huesos son el esplenial, angular y dentario.

Dentario: El dentario es el hueso más grande en cada una de las ramas de la mandíbula (Figuras 1 y 2). Este hueso forma prácticamente toda la superficie lateral ventral y dorsal de la región anterior de la mandíbula. En vista dorsal, el dentario cubre una pequeña franja del borde lateral de la región post-sinfisial. Los alvéolos se abren sobre las superficies dorsales de ambos dentarios formando una hilera cercana a su borde lateral externo limitada a la región sinfisial. En vista dorsal y ventral, los bordes mediales de

los dentarios suturan con el esplenial (Figura 1C y 1E). El surco surangulodentario se extiende longitudinalmente en la parte central de la superficie lateral de ambas dentarios, es poco profundo y recto se proyecta desde el nivel del séptimo alvéolo hasta el límite posterior de la región sinfisial, después de este punto, la parte posterior de este surco no está conservada (Figura 2C y D).

Angular: Los fragmentos anteriores de ambos angulares están conservados en IGM 9516. Estos huesos están expuestos en vista ventral y parcialmente en vista lateral, son triangulares y alargados, ubicado entre el esplenial y el dentario. Los angulares superan el límite posterior de la sínfisis (Figura 1E).

Esplenial: Fragmentos anteriores de ambos espleniales están conservados en IGM 9516, el esplenial participa en la mandíbula, formando gran parte de las superficies sinfisial y ventral. En vista ventral y dorsal estos huesos tienen una forma triangular, muy larga. Los espleniales forman también parte de la superficie medial de cada una de las ramas de la mandíbula (Figura 1C y 1E). Ambos espleniales se unen entre sí a lo largo de una gran parte de la sínfisis hasta cerca del nivel del sexto alvéolo, en donde los dentarios finalmente forman la parte anterior de la sínfisis mandibular, y ocupando toda la superficie ventral de la mandíbula (Figura 1E). En vista dorsal, los bordes laterales de los espleniales suturan con los dentarios (Figura 1C), mientras que, en vista ventral, suturan en la región anterior, con los dentarios y en la región posterior con los angulares (Figura 1E). En corte transversal, los espleniales son triángulos altos en la parte anterior y hacia la región posterior de las ramas mandibulares son de forma irregulares, en este punto forman la pared lateral y el piso del canal Meckeliano.

Dentición: En IGM 9516 la rama mandibular izquierda tiene 14 dientes y la derecha 13; sin embargo, este número puede ser mayor porque hay un fragmento faltante en la porción media de la mandíbula. Los alvéolos son amplios y profundos, los anteriores son más grandes y circulares que los de la sección media y posterior. El diámetro de estas cavidades varía entre 20 a 10 mm. La distancia interalveolar es en promedio de 5 mm, lo que representa la tercera parte de la longitud promedio alveolar. En la rama izquierda de IGM 9516, los dientes están ligeramente inclinados hacia afuera y adelante (Figura 1), en la rama derecha de IGM 9516, los dientes tienen una proyección totalmente horizontal en el fragmento posterior de la mandíbula, mientras que, en el fragmento anterior, los dientes están dispuestos de manera horizontal (Figura 2A y 2C); sin embargo, se considera que esta rama se deformó durante el enterramiento y compresión del ejemplar.

Morfología dental: En IGM 9516, la mayoría de los dientes están mal conservados; sin embargo, hay algunos que conservaron el esmalte y muestran detalles finos de su morfología y ornamentación. La corona de estos dientes es curva, sus bases se orientan hacia afuera y sus ápices están curvados hacia la parte interna de la mandíbula. En corte transversal, la base de los dientes es redonda y la corona

dental muestra una forma semi-ovalada lo que representa una ligera compresión labiolingula. Los bordes mesial y distal de la corona son carenados. La superficie lingual es convexa desde su base hasta el ápice, en tanto que la superficie labial es en comparación con la superficie lingual menos convexa en la base y con una reducción notable de esta condición hacia el ápice (Figura 3).

Ornamentación dental: Las carenas corren apicobasalmente por toda la corona (Figura 3B), una de

estas carenas se encuentra en el borde mesial y otra en el borde distal. Las carenas son completamente lisas; es decir, que no presentan dentículos (Figura 3D y 3E) (condición no-ziphodonte, Andrade *et al.*, 2010). La superficie lingual de la corona dental está ornamentada con crestas poco prominentes, numerosas y discontinuas, proyectadas desde la base de la corona, sólo algunas de ellas alcanzan el ápice; en cambio, la superficie labial es totalmente lisa (Figura 3A y 3C).

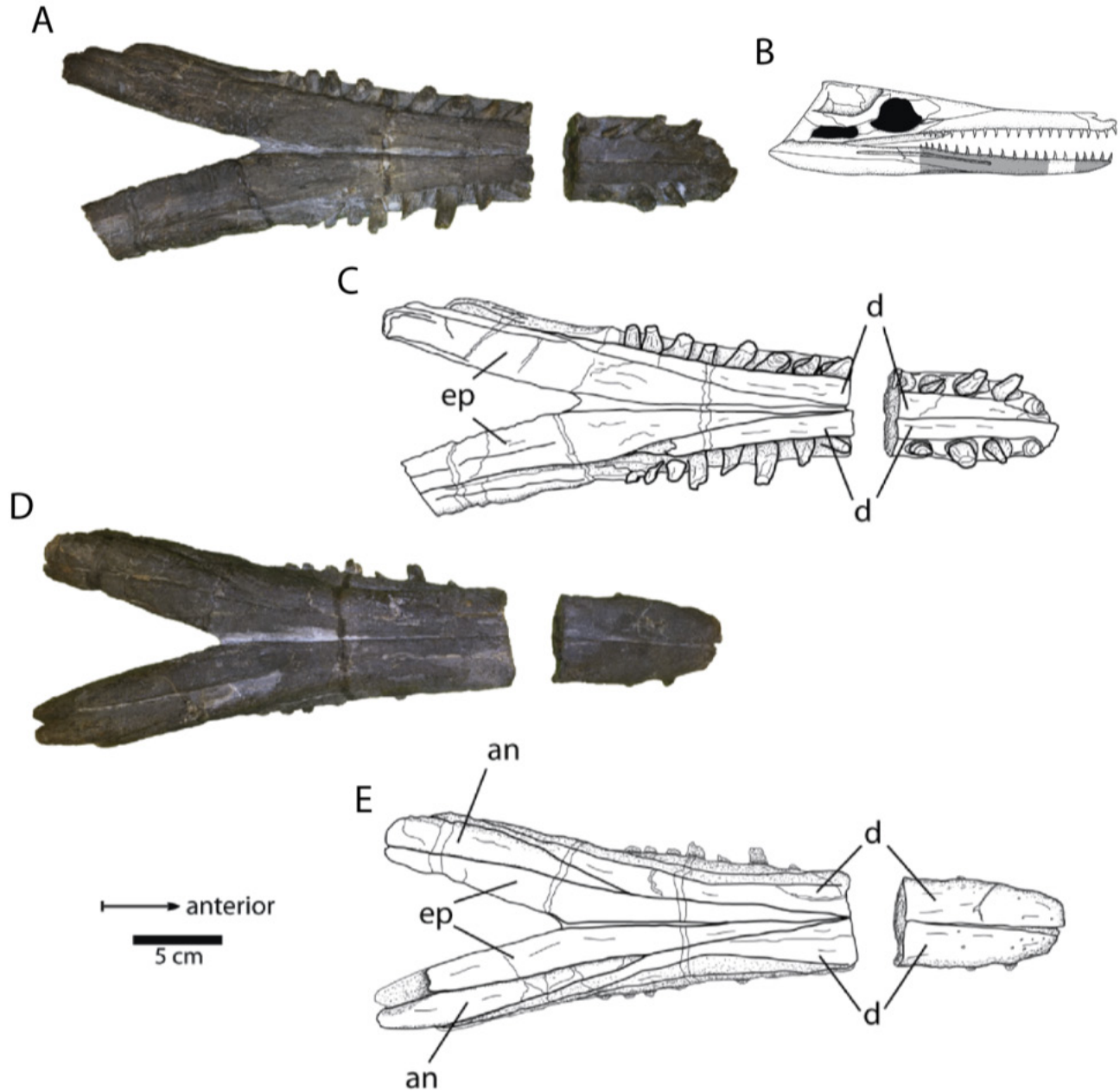


Figura 1. IGM 9516, mandíbula casi completa de Metriorhynchinae indeterminado. A, vista dorsal; B, dibujo vista lateral de cráneo mostrando los elementos conservados; C, dibujo de la vista dorsal; D, vista ventral. E, dibujo de la vista ventral. Abreviaciones: an, angular; ep, esplenial; d, dentario.

Notas taxonómicas

De manera general y a pesar de la naturaleza fragmentaria e incompleta del ejemplar IGM 9516, es posible afirmar que éste es un representante del grupo de los cocodrilos marinos, formalmente conocidos como parte del infraorden Thalattosuchia, con base en un rasgo distintivo. Este ejemplar muestra el surco surangulodentario, característico de los talatosuquios (Young y Andrade, 2009). Si bien, este ejemplar no conserva el surangular, este surco es evidente en ambos dentarios, tal y como ocurre en otros metriorrínquidos observados en este trabajo, incluyendo a *Cricosauria lithograficus* (MOZ-PV-5787), *C. saltillensis* (MUDE CPC 218), *C. vignaud* (UANL FCT-R1), y *Dakosaurus andinensis* (MOZ- 6146).

De manera más particular, IGM 9516 también puede ser señalado como un miembro de la familia Metriorhynchidae, no por la presencia de algún rasgo distintivo, sino por exclusión. Thalattosuchia se compone de las familias Teleosauridae y Metriorhynchidae. Un rasgo especial,

diagnóstico y considerado sinapomórfico de Teleosauridae es el ensanchamiento anterior de la región sinfisial de la mandíbula. En IGM 9516, tal ensanchamiento sinfisial no está desarrollado; por el contrario, su región sinfisial es más bien estrecha, donde los bordes laterales rectos se extienden anteriormente formando un ángulo agudo entre sí; aunque esta condición no es una sinapomorfía, ésta es común entre los talatosuquios no teleosauridos y, por lo tanto, por exclusión permite identificar a los metriorrínquidos.

Finalmente, la familia Metriorhynchidae consta de dos subfamilias, Metriorhynchinae y Geosaurinae (Young y Andrade, 2009); IGM 9516 también puede ser identificado como restos de un miembro de primera de estas subfamilias. Esta conclusión se basa en la presencia de dientes no-zifodontes en este ejemplar. De acuerdo con Young y Andrade (2009) y Young *et al.* (2013a), tal condición se define por la presencia de coronas dentales con carenas sin denticulos verdaderos. En los miembros la subfamilia Metriorhynchinae esa condición es compartida, tal y como

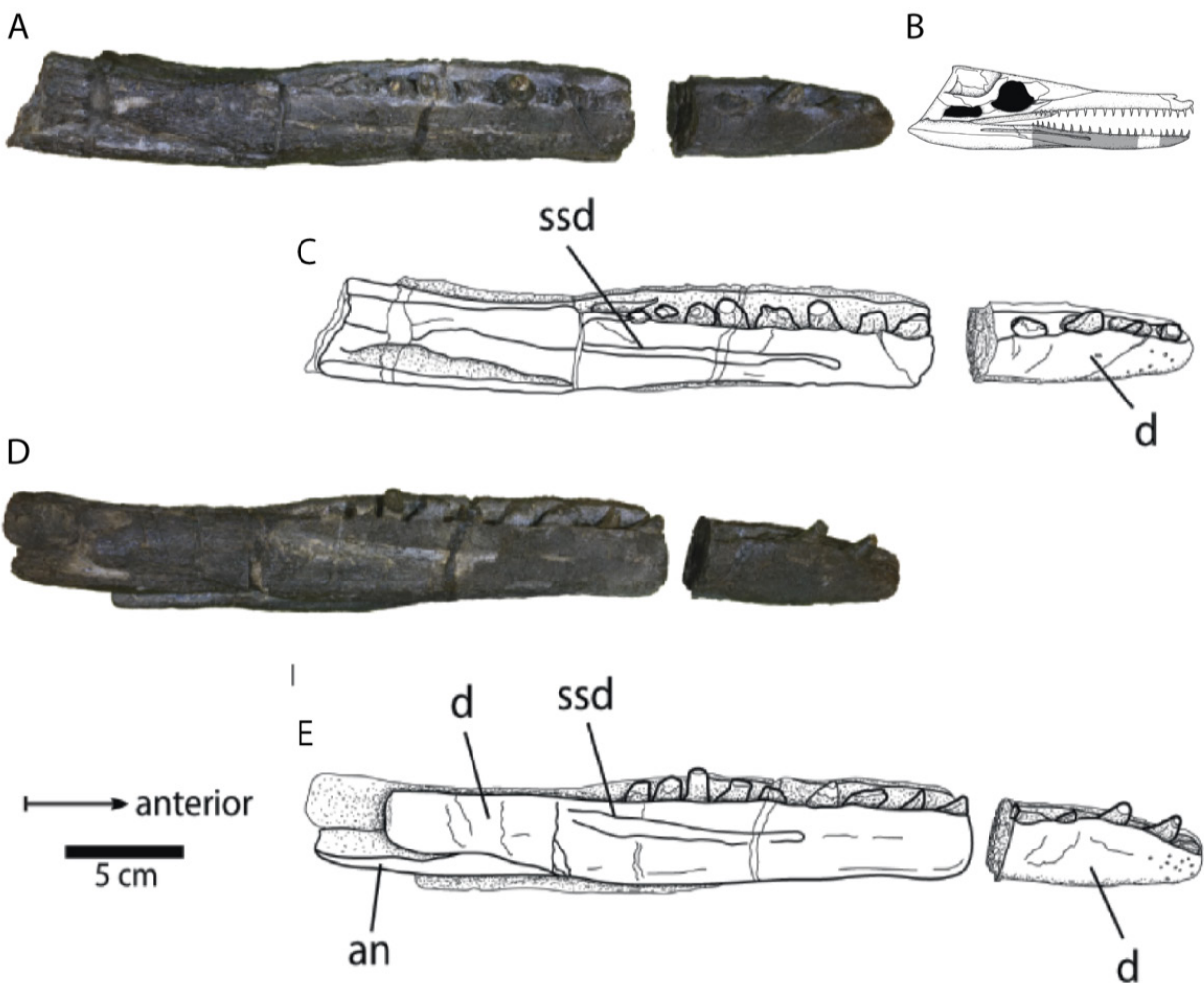


Figura 2. IGM 9516, mandíbula casi completa de Metriorhynchinae indeterminado. A, vista lateral derecha; B, dibujo vista lateral de cráneo mostrando los elementos conservados; C, dibujo de la vista lateral derecha; D, vista lateral izquierda vista lateral derecha; E, dibujo de la vista lateral izquierda. Abreviaciones: an, angular; d, dentario; ssd, surco surangulodentario. Imágenes D y E están invertidas.

se observó en los metriorrínchines estudiados en este trabajo, como son *Cricosaurios araucanensis* (MLP 72-IV-7-1), *C. lithographicus* (MOZ-PV-5787) y *Maledictosuchus muyivijanan* (IGM 4863). En cambio, en los miembros de la subfamilia Geosaurinae las carenas pueden presentar incipientes denticulos distribuidos de manera discontinua a lo largo de la carena como en *Suchodus*, *Tyranoneustes*, “*Metriorhynchus*” *brachirhynchus* (Young *et al.*, 2012; 2013b); o denticulos bien definidos y continuos en una serie a lo largo de la carena como en *Geosaurus* (Andrade *et al.*, 2010) o *Dakosaurus andinensis* (MOZ- 6146). Por otro lado, el espécimen IGM 9516 presenta un surco surangulodentario poco profundo, lo cual difiere de miembros del clado

Geosaurini como *Dakosaurus andinensis* (MOZ- 6146) donde este surco es profundo. Desafortunadamente, los rasgos dentales y mandibulares del espécimen IGM 9516 no son suficientes para identificarlo con mayor precisión taxonómica por lo que es asignado como una especie indeterminada de la subfamilia Metriorhynchinae.

4. Discusión y conclusiones

Inicialmente, en los primeros esfuerzos por abordar el estudio taxonómico de la fauna marina del Llano Yosobé, el ejemplar IGM 9516 fue erróneamente identificado

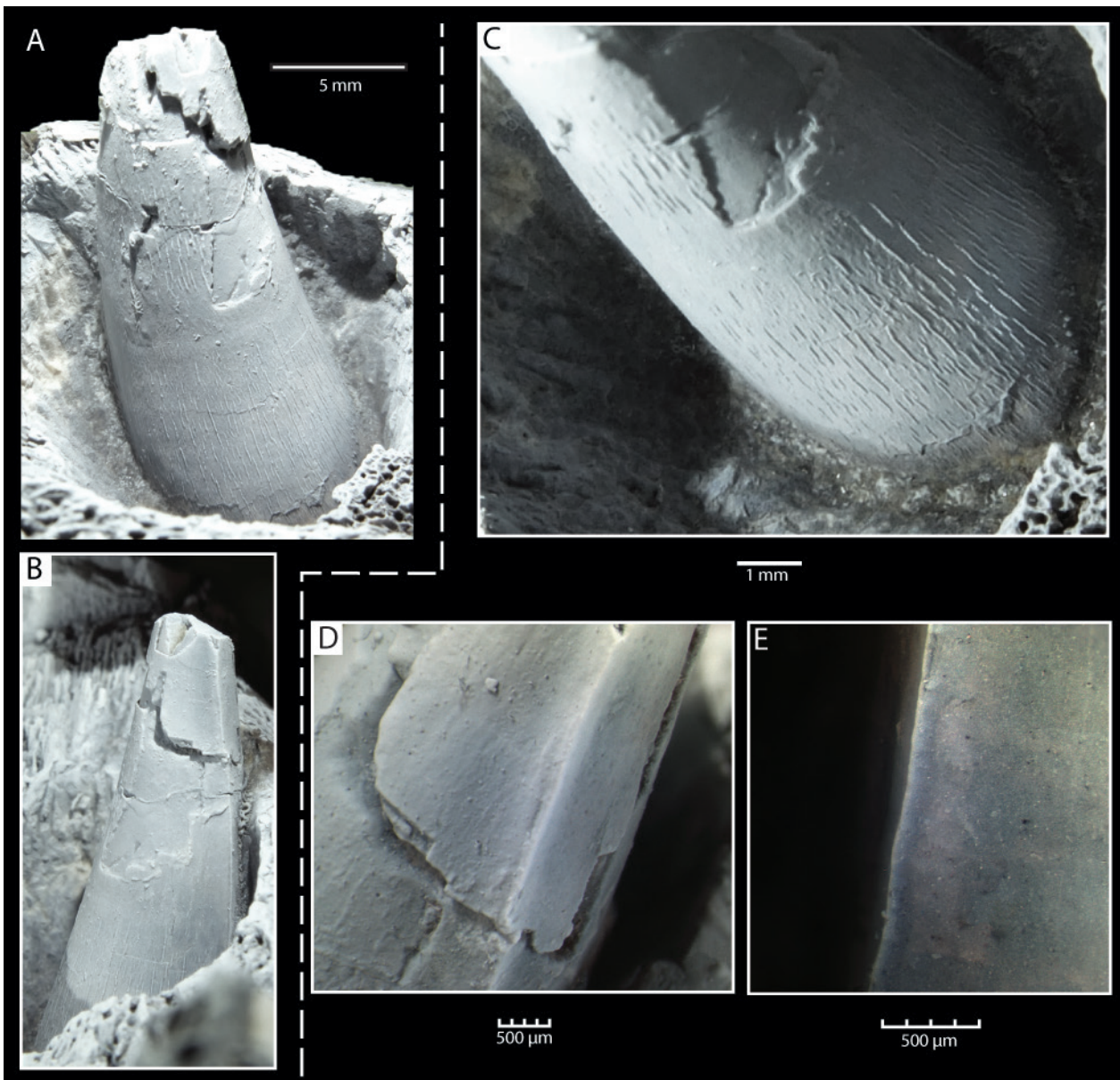


Figura 3. Detalles dentales de IGM 9516, Metriorhynchinae indeterminado. A, vista lingual del diente derecho 2 dentario; B, vista distal del diente derecho 2 dentario; C acercamiento a la sección de la base del diente derecho 2 dentario; D, carena distal del diente derecho 2 dentario; E, carena distal del diente izquierdo 4 dentario.

como restos de un plesiosaurio. En primer lugar, fue señalado como la mandíbula de un polycotylido (Gutiérrez-Zamora, 2011) y subsecuentemente como parte del género *Pliosaurus* Owen, 1841 (Barrientos-Lara, 2013). Con base en el análisis anatómico más preciso desarrollado en este trabajo, es posible precisar la su identidad taxonómica de IGM 9516 como una especie indeterminada de la subfamilia *Metriorhynchinae*.

En México la familia *Metriorhynchidae* está bien representada en distintos depósitos marinos jurásicos de edades comprendidas entre el Títoniano y el Kimmeridgiano (Frey *et al.*, 2002; Buchy *et al.*, 2006, 2007, 2013; Barrientos-Lara, 2013; Barrientos-Lara *et al.*, 2018). Entre estas, el Llano Yosobé, en las cercanías de Tlaxiaco, es una importante localidad por poseer una inusual abundancia de restos de reptiles marinos, incluyendo restos fragmentarios, aislados y elementos articulados de distintos taxa, que hacen de éste el sitio paleontológico del Jurásico más importante al sur de México y toda Norteamérica (Barrientos-Lara, 2013). Cabe señalar que el ejemplar IGM 9516, descubierto en 2008, fue el primer reptil marino colectado en esta localidad. Actualmente, la colección de fósiles del Llano Yosobé albergada en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, en el Campus principal de la UNAM, cuenta con al menos 10 especímenes identificados como restos de distintos taxa de cocodrilomorfos metriorrinquidos. De entre estos ejemplares, ya se han descrito la especie *Maledictosuchus nuyivijanan* (Barrientos-Lara *et al.*, 2018). Si bien, otros ejemplares de los materiales se encuentran en procesos de publicación, los resultados preliminares proporcionados por Barrientos-Lara (2013), señalan que el Llano Yosobé posee una diversidad taxonómica inusual de talatósquios. En este sitio, los ejemplares hasta ahora recuperados incluyen formas de distintos estadios ontogenéticos (adultos y juveniles) que en el futuro permitirán un mejor entendimiento de la variabilidad interespecífica de estos reptiles marinos. Entre los talatósquios encontrados en el Llano Yosobé, también se cuenta con grupos con adaptaciones a distintos hábitos alimenticios (desde piscívoros, teutófagos y hasta macro-depredadores), lo que demuestra que, durante el Jurásico el territorio mexicano fue un sitio que permitió el establecimiento y diversificación de los cocodrilos marinos (Barrientos-Lara, 2013). Sin duda, con el avance en el estudio de restos fósiles de cocodrilos marinos que, de manera creciente, se han venido colectando en México, esta región del continente americano será cada vez más importante para lograr un entendimiento integral de la evolución de *Talattosuchia*.

Agradecimientos

Nosotros agradecemos las oportunas observaciones de los revisores Y. Herrera y G. Carbot-Chanona que

ayudaron a mejorar este trabajo. Por otro lado agradecemos a las personas de la ciudad de Tlaxiaco, especialmente al Sr. J. F. Cisneros, y su sobrino A. A. Cruz por su ayuda en los trabajos de campo. De igual manera, se agradece al personal y estudiantes del Instituto de Geología G. Álvarez-Reyes, A. Alaniz, C. Nuñez-Alfaro, F.T. Gutiérrez-Zamora, A. González-Cervantes, O. Victoriano-Taboada e I.R. Espinoza-Encinas. De manera amable, V. Romero Mayen nos brindó todas las facilidades para tener acceso a los ejemplares fósiles depositados en la Colección Nacional de Paleontología del IGM. La UNAM nos proporcionó el soporte financiero para desarrollar el proyecto paleontológico en el Llano Yosobé a través de las subvenciones DGAPA-PAPIIT IN225008, IN207314 y IN209017. A Mr. J.M. Contreras por la toma de algunos materiales fotográficos usados en este trabajo. M. Reguero, A. Garrido, J. Aguilar, y J.M. Padilla por su apoyo en las visitas a las respectivas colecciones paleontológicas: MLP, MOZ, UANL FCT y MUDE.

Referencias

- Alvarado-Ortega, J., Brito, P.M., 2016, A Jurassic pleuropholid fish (Teleostei, Pleuropholidae) in the North American domain of the Tethys Sea: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36, e1201767.
- Alvarado-Ortega, J., Barrientos-Lara, J.I., Espinosa-Arrubarrena, L., Melgarejo-Damián, M.P., 2014, Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, southern Mexico: *Palaeontologia Electronica*, 17, 1.24A, 1–25.
- Andrade, M.B., Young, M.T., Desojo, J.B., Brusatte, S., 2010, The evolution of extreme hypercarnivory in *Metriorhynchidae* (Mesoeucrocodylia: *Thalattosuchia*) based on evidence from microscopic denticle morphology: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30 (5), 1451–1465.
- Andrews, C.W., 1913, A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part II: London UK, British Museum (Natural History), 206 pp.
- Arthaber, G., 1906, Beiträge zur Kenntnis der Organisation und der Anpassungserscheinung des Genus *Metriorhynchus*: *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients*, 19(4), 287–320.
- Barrientos-Lara, J.I., 2013, Determinación taxonómica de los reptiles marinos de la Formación Sabinal (Jurásico Superior Kimmeridgiano–Tithoniano), Tlaxiaco, Oaxaca: México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 92 pp.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J., 2018, The Jurassic marine reptiles of Mexico, en 5th International Paleontological Congress: Paris, France, International Palaeontological Association, The Fossil week, Abstract Book, 749 pp.
- Barrientos-Lara, J.I., Fernández, M.S., Alvarado-Ortega, J., 2015, Kimmeridgian pliosaurids (Sauropterygia, Plesiosauria) from Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 32, 293–304.
- Barrientos-Lara, J.I., Herrera, Y.M., Fernández, S., Alvarado-Ortega, J., 2016, Occurrence of *Torvoneustes* (Crocodylomorpha, *Metriorhynchidae*) in marine Jurassic deposits of Oaxaca, Mexico: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19, 415–424.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J., Fernández, M.S., 2018, The Marine Crocodile *Maledictosuchus* (*Thalattosuchia*, *Metriorhynchidae*) from the Kimmeridgian Deposits of Tlaxiaco, Oaxaca, Southern Mexico: *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2018.1478419.

- Buchy, M.C., 2008, New occurrence of the genus *Dakosaurus* (Reptilia, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of north-eastern Mexico, with comments upon skull architecture of *Dakosaurus* and *Geosaurus*: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, 249, 1–8.
- Buchy, M.C., Vignaud, P., Frey, E., Stinnesbeck, W., González, A.H., 2006, A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico: Comptes Rendus Palevol, 5, 785–794.
- Buchy, M.C., Stinnesbeck, W., Frey, E., González, A.H., 2007, Première mention du genre *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) dans le Jurassique supérieur du Mexique: Bulletin Société Géologique de France, 178, 63–69.
- Buchy, M.C., Young, M.T., Andrade, M.B., 2013, A new specimen of *Cricosaurus saltillensis* (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Mexico: evidence for craniofacial convergence within Metriorhynchidae: Oryctos, 10, 9–21.
- Brito, P.M., Alvarado-Ortega, J., Meunier, F.J., 2017, Earliest known lepisosteoid extends the range of anatomically modern gars to the Late Jurassic: Scientific Reports, 17830, 1–8.
- Chiarenza, A.A., Foffa, D., Young, M.T., Insacco, G., Cau, A., Carnevale, G., Catazariti, R., 2015, The youngest record of metriorhynchid crocodylomorphs, with implications for the extinction of Thalattosuchia: Cretaceous Research, 56, 608–616.
- Fernández, M., Gasparini, Z., 2000, Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance: Lethaia, 33, 269–276.
- Fernández, M., Gasparini, Z., 2008, Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms: Naturwissenschaften, 95, 79–84.
- Fernández, M.S., Herrera, Y., 2009, Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha): Journal of Vertebrate Paleontology, 29(3), 702–714.
- Fernández, M.S., Carabajal, A.P., Gasparini, Z., Chong-Díaz, G., 2011, A metriorhynchid crocodyliform braincase from northern Chile: Journal of Vertebrate Paleontology, 31, 369–377.
- Ferussquia-Villafranca, I., Comas, O., 1988, Reptiles marinos Mesozoicos en el sureste de México y su significación geológica-paleontológica: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología: Revista, 7(2), 168–181.
- Fitzinger, L.J.F.J., 1843, Systema Reptilium, Braumüller et Seidel: Vienna, 106 pp.
- Fraas, E., 1901, Die Meerkrokodile (Thalattosuchia n.g.), eine Sauriergruppe der Jura formation: Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württembergs, 57, 409–418.
- Fraas, E., 1902, Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des Oberen Juraunter specieller Berücksichtigung von *Dakosaurus* und *Geosaurus*: Palaentographica, 49, 1–79.
- Frey, E., Buchy, M.C., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J.G., 2002, *Geosaurus vignaudi* n.sp. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (State of Puebla): Canadian Journal of Earth Sciences, 39, 1467–1483.
- Gasparini, Z., Dellapé, D., 1976, Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Tithoniano) de la Provincia de Neuquén (Argentina): Actas 1º Congreso Geológico Chileno, Santiago, Chile, C1–C21.
- Gasparini, Z., Iturralde-Vinent, M., 2001, Metriorhynchid crocodylians (Crocodyliformes) from the Oxfordian of Western Cuba: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 534–542.
- Gasparini, Z.B., Vignaud, P., Chong, G., 2000, The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach: Bulletin de la Société Géologique de France, 171, 657–664.
- Gutiérrez-Zamora, F.T., 2011, Estudio sistemático de los vertebrados fósiles de la Cuenca Tlaxiaco, Oaxaca; México: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Informe del Proyecto de Titulación por apoyo a la Investigación, 40 pp.
- Herrera, Y., Fernández, M.S., Gasparini, Z., 2013a, The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids: Lethaia, 46, 331–340.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., Fernández, M., 2013b, A new patagonian species of *Cricosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia): first evidence of *Cricosaurus* in middle-Uppers Tithonian lithographic Limestones from Gondwana: Palaeontology, 56 (3), 663–678.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., Fernández, M.S., 2015, *Purranisaurus potens* Rusconi, an enigmatic metriorhynchid from the Late Jurassic–Early Cretaceous of the Neuquén Basin: Journal of Vertebrate Paleontology, 35(2), e904790.
- Hua, S., Buffrenil, V., 1996, Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia): Journal of Vertebrate Paleontology, 16, 703–717.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M., 2017, A new Platycheilyidae (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico: Papers in Palaeontology, 3, 161–174.
- Owen, R., 1841, Odontography, Part 2, en Owen, R. (ed.), Hippolyte Baillière: London, UK, foreign booksellers to the Royal College of Surgeons, 282–284.
- Pol, D., Gasparini, Z., 2009, Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia: Journal of Systematic Palaeontology, 7, 163–197.
- Rusconi, C., 1948, Nuevo plesiosaurio, pez y langosta del mar jurásico de Mendoza: Revista del Museo Historia Natural de Mendoza, 2, 3–12.
- Smith, J.B., Dodson, P., 2003, A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions: Journal of Vertebrate Paleontology, 23(1), 1–12.
- Vignaud, P., Gasparini, Z.B., 1996, New *Dakosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Upper Jurassic of Argentina: Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 2, 245–250.
- Walker, A.D., 1970, A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodylians: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 257, 323–372.
- Wieland, G.R., 1910, *Plesiosaurus (Polyptychodon) mexicanus* Wieland: Parergones del Instituto Geológico de México, 3, 359–365.
- Young, M.T., 2006, Evolution and taxonomic revision of the Mesozoic marine crocodyliforms Metriorhynchidae, a phylogenetic and morphometric approach: London, University of London Imperial College, MSc. Thesis, 75 pp.
- Young, M.T., Andrade, M.B., 2009, What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany: Zoological Journal of the Linnean Society, 157, 551–585.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta, M., Andrade, M.B., 2010, The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity and biomechanics: Zoological Journal of the Linnean Society, 158, 801–859.
- Young, M.T., Bell, M.A., Brusatte, S.L., 2011, Craniofacial form and function in Metriorhynchidae (Crocodylomorpha: Thalattosuchia): modelling phenotypic evolution with maximum-likelihood methods: Biology letters, 7, 913–916.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Andrade, M.B., Desojo, J.B., Beatty, B.L., Steel, L., Fernández, M.S., Sakamoto, M., Ruiz-Omeñaca, J.I., Schoch, R.R., 2012, The cranial osteology and feeding ecology of the metriorhynchid crocodylomorph genera *Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe: PLoS ONE, 7(9), e44985.
- Young, M.T., Steel, L., Middleton, H., 2013a, Evidence of the metriorhynchid crocodylomorph genus *Geosaurus* in the Lower Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England: Historical Biology, 26(5), 551–555.

Young, M.T., Andrade, M.B., Brusatte, S.L., Sakamoto, M., Liston, J., 2013b, The oldest known metriorhynchid super-predator: a new genus and species from the Middle Jurassic of England, with implications for serration and mandibular evolution in predacious clades: *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(4), 475–513.

Manuscrito recibido: Mayo 3, 2019.

Manuscrito corregido recibido: Junio 11, 2019.

Manuscrito aceptado: Junio 12, 2019.