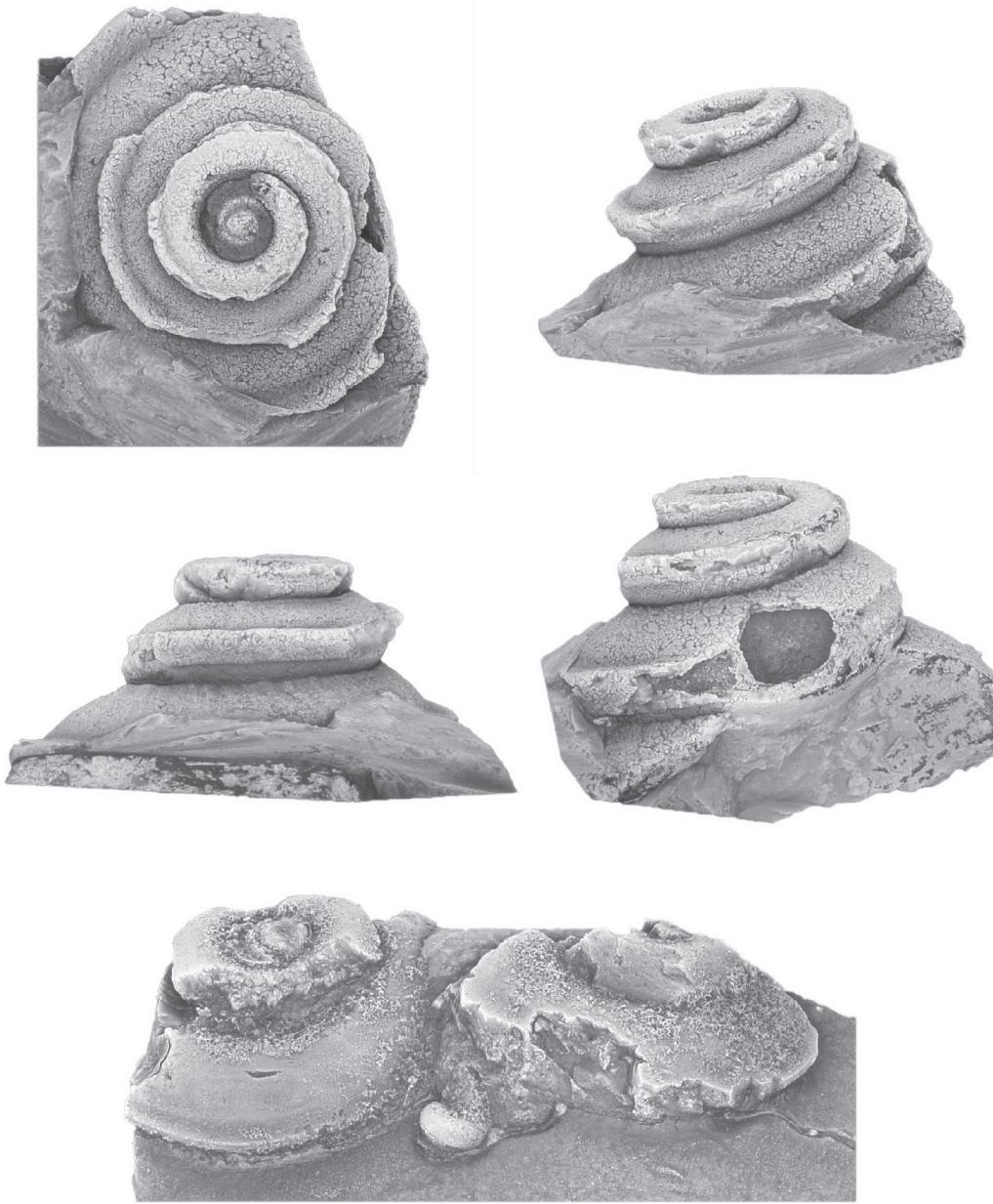


# PALEONTOLOGÍA MEXICANA

Número 11 Volumen 1



*Ulrichospira?* sp., Ordovícico medio de Sonora, México.

Universidad Nacional Autónoma de México





# PALEONTOLOGÍA MEXICANA

ISSN:2007-5189

Segunda Época (2012-actualidad)

**Entidad de edición:** Unidad Editorial del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

**Revista incluida en:** Periódica, Biblat, Toda la UNAM en Línea, Latindex directorio, Ulrichsweb.

## 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 Martín 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.*

Víctor Adrián Pérez Crespo  
*Instituto de Geología, UNAM, México.*

Roque Aguado Merlo  
*Departamento de Geología, Universidad de Jaén, 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 editorial:** Sandra Ramos Amézquita

**Corrección de estilo:** Oscar Felipe Hernández Monzón, José Roberto Ovando Figueroa y Lía Rodríguez Gómez

**Formación y diseño:** Mónica Antúnez Argüelles y León Felipe Álvarez Sánchez

## ÍNDICE DE NÚMERO REGULAR – *REGULAR ISSUE NUMBER INDEX*

PÁGINA / PAGES	ARTÍCULOS – ARTICLES
1	<b>Oligocene Dawn Baleen Whales in Mexico (Cetacea, Eomysticetidae) and Palaeobiogeographic Notes.</b> Hernández-Cisneros, Atzcalli Ehécatl; Nava-Sánchez, Enrique Hiparco.
13	<b>Addenda sobre las características morfológicas de la langosta fósil (<i>Atherfieldastacus magnus</i>) en México.</b> González-León, Oscar.
21	<b>Mecanismos de alteración tafonómicos y paleoecológicos del yacimiento fosilífero de la Formación Agua Nueva, en Vallecillo, Nuevo León.</b> Guadiana-Padilla, Greta; Silva-Martínez, Luis Encarnación.
29	<b><i>Ulrichospira Donald</i> (Gastropoda – Phanerotrematidae) from the Middle Ordovician of central Sonora, Mexico: Paleobiogeographical considerations.</b> Cuen-Romero, Francisco Javiera; Rohr, David M.; Noriega-Ruiz, Héctor Arturo; Monreal, Rogelio; Blodgett, Robert B.; Palafox-Reyes, Juan José; Ochoa-Granillo, José Alfredo.
35	<b>Bioestratigrafía del Cámbrico en México.</b> Cuen-Romero, Francisco Javier; Noriega-Ruiz, Héctor Arturo; Monreal, Rogelio; Palafox-Reyes, Juan José; Ochoa-Granillo, José Alfredo; Montijo-González, Alejandra.

## DATOS DEL PRESENTE NÚMERO – *DATA OF THIS NUMBER*

Título: [Paleontología Mexicana](#)

ISSN: [2007-5189](#)

ISSN-L: [0543-7652](#)

(revista electrónica): [2007-5189](#)

Tipo de publicación: [Periódica](#)

Periodicidad: [Semestral](#)

Número de publicación: [Volumen 11 Número 1](#)

Fecha de publicación: [Junio de 2022 \(finales\)](#)

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

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

Editada por: [Unidad Editorial del 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 11(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. PM 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 licenciatario 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/>

# Oligocene Dawn Baleen Whales in Mexico (Cetacea, Eomysticetidae) and Palaeobiogeographic Notes

## Ballenas del Alba en el Oligoceno de México (Cetacea, Eomysticetidae) y Notas Paleobiogeográficas

Hernández-Cisneros, Atzcalli Ehécatl<sup>1,\*</sup> , Nava-Sánchez, Enrique Hiparco <sup>1</sup> ,

<sup>1</sup> Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) - Instituto Politécnico Nacional, Av. Instituto Politécnico Nacional S/N, Playa Palo de Santa Rita, Apdo. Postal 592, CP 23096, La Paz, Baja California Sur, Mexico. <https://orcid.org/0000-0003-1740-8670>; <https://orcid.org/0000-0003-1727-828x>

\* atz\_nemesis@hotmail.com

### Abstract

Eomysticetids are an extinct basal taxon of baleen whales (Mysticeti: Chaeomysticeti - 'true whales'), which appeared during the Oligocene and reflected a transitional stage between the origin of baleen and the loss of teeth, a trait that characterizes extant baleen whales. The eomysticetids are recognized as a diverse and widely distributed lineage with a rich record in the Australasia region (Australia and New Zealand). Several features of their palaeobiology, such as ontogenetic growth and ecological feeding, have been discussed; however, traits related to their biogeography and inherent speciation (origin and extinction) have only been briefly reviewed. In this context, the present study addresses biogeographic aspects based on a new fossil from the eastern North Pacific belonging to the records of the El Cien Formation of Baja California Sur, Mexico. Our description and phylogenetic analysis classify this new specimen of eomysticetid within the genus *Eomysticetus* (cf. *Eomysticetus* sp.). In addition, we identify the biogeographic relationship between the (eastern) North Pacific and the (western) North Atlantic, which indicates a possible exchange of their Oligocene cetacean faunas. Furthermore, the presence of the Gaarlandia terrestrial arc during the Oligocene indicate vicariance events, which likely led to allopatric speciation within Eomysticetidae in the North Hemisphere. Lastly, the Oligocene cetacean fossil record from Baja California Sur, unique in Mexico, might explain several aspects of the eomysticetids palaeobiology, considering the several unnamed specimens housed in the local collections.

**Keywords:** Baja California Sur, El Cien Formation, Eomysticetidae, Gaarlandia, Palaeobiogeography.

### Resumen

Los eomisticetidos son un taxón basal extinto de las ballenas barbadas (Mysticeti: Chaeomysticeti - "ballenas verdaderas"), los cuales aparecieron durante el Oligoceno y reflejan una etapa de transición entre el origen de las barbas y la pérdida de dientes, rasgo que caracteriza a las ballenas actuales. Los eomisticetidos son considerados un linaje diverso y ampliamente distribuido con un rico registro en la región de Australasia (Australia y Nueva Zelanda). Varios aspectos de su paleobiología como el crecimiento ontogenético y ecología alimenticia han sido discutidos; sin embargo, elementos relacionados con su biogeografía e inherente especiación (origen y extinción) sólo han sido brevemente revisados. En este contexto, el presente estudio aborda aspectos biogeográficos a partir de un nuevo fósil del Pacífico Norte oriental perteneciente a los registros de la Formación El Cien de Baja California Sur, México. Nuestra descripción y análisis filogenético clasifica a este nuevo ejemplar de eomisticetido dentro del género *Eomysticetus* (cf. *Eomysticetus* sp.). Asimismo, identificamos la relación biogeográfica entre el Pacífico Norte (este) y el Atlántico Norte (oeste), lo que indica un posible intercambio de sus faunas de cetáceos durante el Oligoceno. Además, la presencia del arco terrestre de Gaarlandia durante el Oligoceno indica eventos de vicarianza, que probablemente condujeron a la especiación alopátrica dentro de Eomysticetidae en el Hemisferio Norte. Por último, el registro fósil de cetáceos de edad Oligoceno presente en Baja California Sur, único en México, podría aclarar varios aspectos acerca de la paleobiología de los eomisticetidos considerando los varios especímenes sin nominar en las colecciones locales.

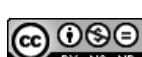
**Palabras clave:** Baja California Sur, Eomysticetidae, Formación El Cien, Gaarlandia, Paleobiogeografía

**How to cite / Cómo citar:** Hernández-Cisneros, A.E., Nava-Sánchez, E. H., (2022). Oligocene Dawn Baleen Whales in Mexico (Cetacea, Eomysticetidae) and Palaeobiogeographic Notes. Paleontología Mexicana 11(1), 1-12.

Manuscrito recibido: Junio 26, 2021.

Manuscrito corregido: Diciembre 12, 2021.

Manuscrito aceptado: Diciembre 20, 2021.



## 1. Introduction

Eomysticetidae represents an archaic lineage of Oligocene ‘toothless’ mysticetes (*Chaeomysticeti*), which appeared during the second evolutionary radiation among cetaceans, the rise time of the clade Neoceti (Fordyce, 2009; Fordyce & Marx, 2018). Eomysticetids were contemporaneous to the tooth-bearing mysticetes, archaic odontocetes and relict archaeocetes (Kekenodontidae; Fordyce & Marx, 2018), and show a widespread distribution in the Pacific, Atlantic, and perhaps Mediterranean-Paratethys seas (Boessenecker & Fordyce, 2017). At present, eleven eomysticetid species have been described mainly from the New Zealand fossil record from the Southern Hemisphere (Boessenecker & Fordyce, 2016, 2017). However, their diversity and palaeobiology are still far from being completed, as shown by the discussion on the origin of the baleen (Boessenecker & Fordyce, 2015c, 2016; Peredo *et al.*, 2018; Ekdale & Deméré, 2022) and the several unnamed fossils from the North Hemisphere (e.g., Hernández-Cisneros *et al.*, 2017).

On the other hand, the fossil record of late Oligocene marine mammals from Baja California Sur, Mexico indicates a rich evidence of Oligocene *Chaeomysticeti* from El Cien and San Gregorio formations (Hernández-Cisneros *et al.*, 2017; Hernández-Cisneros, 2018). Such fossils include several eomysticetids species promising new interpretations of their palaeobiology. Herein, we describe a new eomysticetid specimen for the North Pacific, which belongs to the southernmost fossil assemblage of Oligocene cetaceans in North America (Barnes, 1998). Its morphology is similar to the Atlantic species (*Eomysticetus* and *Micromysticetus*; Sanders & Barnes, 2002a, 2002b; Boessenecker & Fordyce, 2016), but the fragmented material makes difficult to identify a likely new species. Nonetheless, the phylogenetic analysis supports a biogeographic relationship between the North Pacific and the North Atlantic, allowing interpretations regarding distributional patterns.

### 1.1 Abbreviations

MHN-UABCS (MU), Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, Baja California Sur, Mexico.

## 2. Methods

The specimen MU\_EcSj1/29/142 belongs to the palaeontological collection of the Universidad Autónoma de Baja California Sur, in La Paz, Baja California Sur, Mexico. The fossil materials (partial skull and postcranial elements) were prepared using pneumatic chisels, hand tools, coated and glued with polyvinyl acetate. Vertebrae set are fragmented and unprepared. Thus, only three cervical (include atlas and axis) and three thoracic vertebrae are illustrated with diagnostic

features. The positions of some sutures were confirmed using a magnifying glass. Photographs were taken with a Canon PowerShot G10 camera. The used anatomical terms follow that of Mead and Fordyce (2009). The taxonomic classification follows the current criteria of the inclusion of Cetacea within Artiodactyla (Waddell *et al.*, 1999; Gatesy *et al.*, 2013; O’Leary *et al.*, 2020; Prothero *et al.*, 2021). Measurements from the skull and vertebrae are in Tables 1 and 2.

The fossil MU\_EcSj1/29/142 was coded into the matrix published by Hernández-Cisneros and Velez-Juarbe (2021; derived initially from Marx & Fordyce, 2015) with 272 characters and 112 terminal taxa. The character 83 in *Tohoraata*, *Tokarahia* and *Matapanui* were changed from 0 to 1 (according to the distinctive feature, the parasagittal and oval temporal fossa present in eomysticetids; Boessenecker & Fordyce, 2016). Morphological coding is as follows (?=missing or inapplicable).

20112?00?0	?0?011??10	1?0101????	?????????10	0?0000????0
00????00?0	0000001001	0010000?1?	0010020?01	10000?????
?????0?000	020101????	???????????	????1?????	????????????
???????????	???????????	???????????	???????????	???????????
???????????	????1?1???	200??0?0???	?????????10	00?0101???
???????????	???????????	??		

The phylogenetic analysis was focused on the relationship of MU\_EcSj1/29/142 within Eomysticetidae. The cladistic analysis was performed using T.N.T. v.1.5 software (Goloboff & Catalano, 2016) under the heuristic parsimony analysis (‘traditional search’). Characters were treated under equal weights and implied weights, applying a backbone constraint tree (see Hernández-Cisneros & Velez-Juarbe, 2021). The concavity constant ( $k = 18.374024$ ) was calculated with the script setk (Goloboff *et al.*, 2008; Goloboff *et al.*, 2018). Only the strict consensus tree under implied weights was illustrated –the phylogenetic relationship of MU\_EcSj1/29/142 is the same in both strict consensus tree under equal weights and implied weights. The analysis settings include 10,000 random stepwise-addition replicate (in Memory option) and Tree Bisection Reconnection (TBR) branch swapping with ten trees per replicate. Support values were obtained by symmetric resampling based on 1000 replicates (Goloboff *et al.*, 2003).

Our interpretation follows the concept of the biotic components as the basic unit in biogeography (‘sets of spatiotemporally integrated taxa that coexist in given areas’; Morrone, 2009). The area cladogram was obtained following the main steps of the cladistic biogeographic approach: i) construction of taxon-area cladograms from taxon cladograms by replacing their terminal taxa with the areas they inhabit; ii) obtaining resolved area cladograms (if necessary); and iii) getting the general area cladogram (Morrone & Carpenter, 1994; Morrone, 2009). We resolved the area cladogram based on the redundant distributions criteria (see Ebach, 2005; Morrone, 2009; Parenti & Ebach, 2009).

**Table 1.** Skull measurements of cf. *Eomysticetus* sp., MU\_EcSj1/29/142, (in mm; following Boessenecker & Fordyce, 2015). (~) denotes estimated measurement.

Anteroposterior length preserved	1100
Premaxilla length as preserved	695
Nasal length	285
Greatest length of the temporal fossa, frontal to nuchal crest	420
Length of parietal, occipital apex to frontoparietal suture	100
Greatest transverse width of the premaxilla	~53.6
Transverse width of the anteriormost nasal	24
Transverse width of the posteriormost nasal	12
Width of the intertemporal region	85.9

**Table 2.** Vertebrae measurements of cf. *Eomysticetus* sp., MU\_EcSj1/29/142, in mm. (~) denotes estimated measurement.

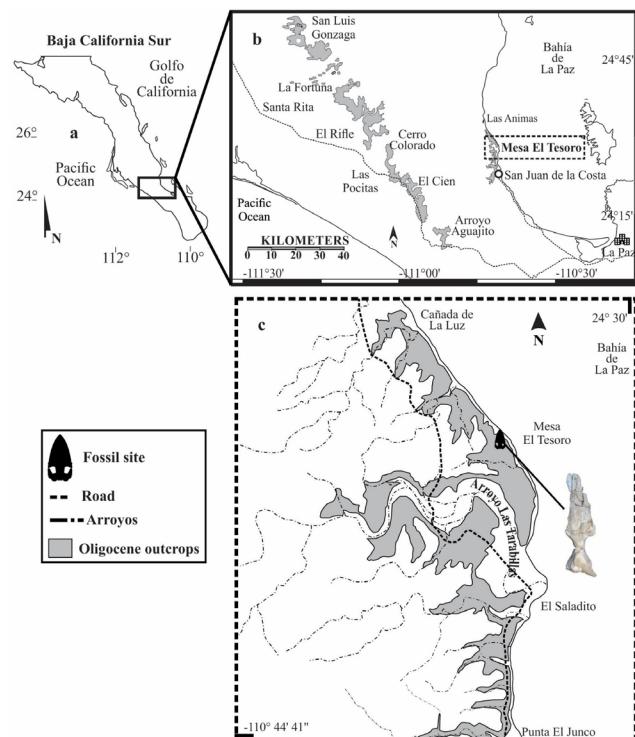
	Length of body	Transverse width of the body	Dorsal depth of the body	Total height	Width of vertebra at transverse process
Atlas (C1)	55	~160	~85	~123.5	260
Axis (C2)	53.2	~130	~82	~185	220
Cervical C3	---	---	---	---	---
Thoracic (?T5)	---	68	---	---	---
Thoracic (?T6)	---	75	---	---	---
Thoracic (?T7)	~106	~80.5	---	---	---

### 3. Geological Setting

The fossil MU\_EcSj1/29/142 was collected from the San Juan Member outcrops (El Cien Formation, late Oligocene; Fischer *et al.*, 1995) at the locality Mesa del Tesoro (24.47366 N, -110.69646 W), which is a rich fossiliferous site 10 km north of San Juan de la Costa village in Bahía de La Paz, located ~50 km northwest from La Paz city, Baja California Sur, Mexico (Figure 1). The San Juan Member is the lower section of the El Cien Formation, which is composed of mudstones, siltstones, sandstones, conglomerates, coquinas, tuffs and phosphorites (Fischer *et al.*, 1995). The strata show multiple transgressive and regressive sedimentary cycles, which end at the Oligocene/Miocene boundary (Fischer *et al.*, 1995), and indicate coastal environments not deeper than 200 m suggesting shelf environments, coastal lagoons, estuaries and deltas (Schwennicke, 1994). The age of the San Juan Member has been estimated at ~28 to 25 Ma (Hausback, 1984; Applegate, 1986; Kim & Barron, 1986; Smith, 1991; Fischer *et al.*, 1995; Drake *et al.*, 2017; Galván-Escovedo *et al.*, 2020).

In the San Juan de la Costa area, many cetacean fossils have been found within the numerous phosphatic beds from the San Juan Member's middle section due to the mining activity that exploits the phosphatic beds and from palaeontological research (Hernández-Cisneros *et al.*, 2017; Hernández-Cisneros, 2018). However, several records lack stratigraphic data because they were obtained from reworked material or are by-product mine spoils, e.g., MU\_EcSj1/29/142. The eomysticetid,

MU\_EcSj1/29/142, likely belongs to an unknown phosphatic bed from the middle part of the stratigraphic section at the Mesa del Tesoro, perhaps close to the Humboldt bed, the main exploited phosphatic bed at the San Juan de la Costa zone (see Fischer *et al.*, 1995; Hernández-Cisneros, 2018). Hence, due to the unknown stratigraphic data, we give an age between 25 to 28 Ma for MU\_EcSj1/29/142 same as the estimated age for the San Juan Member at San Juan de la Costa area (Fischer *et al.*, 1995; Drake *et al.*, 2017; Galván-Escovedo *et al.*, 2020).



**Figure 1.** Map with the fossil site of MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.). (a) State of Baja California Sur, (b) Distribution of the San Juan Member outcrops, and (c) Locality of Mesa El Tesoro (map modified from Hernández-Cisneros, 2018; original map base Romero-Rojas, 2002)

### 4. Systematic Palaeontology

- Order Artiodactyla, Owen (1848)
- Suborder Whippomorpha, Waddell *et al.* (1999)
- Infraorder Cetacea, Brisson (1762)
- Pavorder Mysticeti, Gray (1864)
- Section Chaeomysticeti, Mitchell (1989)
- Family Eomysticetidae, Sanders and Barnes (2002b)
- Genus *Eomysticetus*, Sanders and Barnes (2002b)
- cf. *Eomysticetus* sp.
- Figures 2–8.

#### 4.1 Material

MHN-UABCS\_EcSj1/29/142, partial skull, atlas and axis, third and fourth cervical vertebrae, eight incomplete thoracic vertebrae, approximately fourth

fragmented lumbar vertebrae and several bone fragments. The specimen is housed in the palaeontological collection from the Universidad Autónoma de Baja California Sur. The specimen was collected by Gerardo González Barba, Lawrence G. Barnes and James Goedert, in November of 1999.

#### 4.2 Locality

Mesa del Tesoro, San Juan de la Costa, La Paz, Baja California Sur, Mexico. (24.47366 N, -110.69646 W). San Juan Member, El Cien Formation.

#### 4.3 Horizon

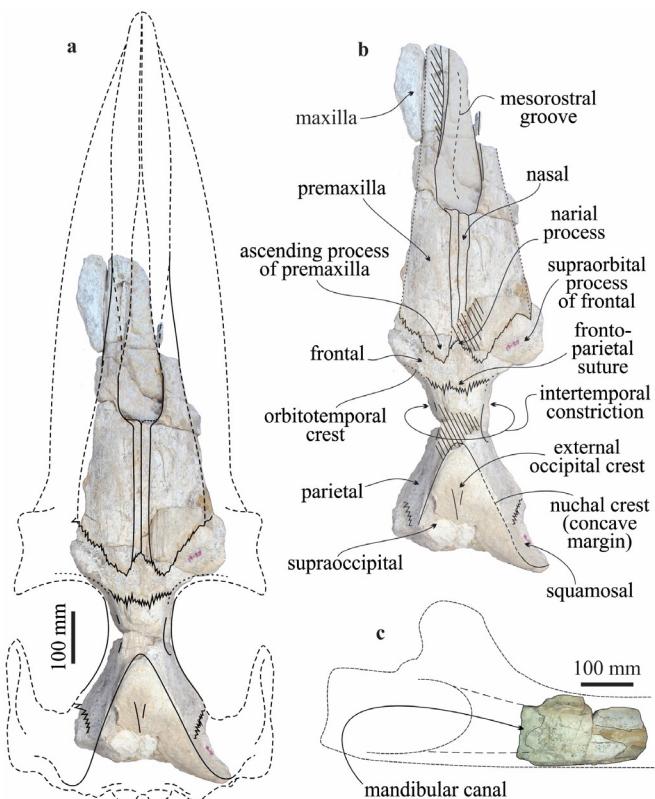
From an unknown phosphatic bed of the middle section at Mesa del Tesoro, around 35 to 60 m level in the stratigraphic column of the San Juan Member (see Hernández-Cisneros, 2018).

#### 4.4 Age

Late Oligocene, ~28 to 25 Ma (Fischer *et al.*, 1995; Drake *et al.*, 2017; Galván-Escovedo *et al.*, 2020).

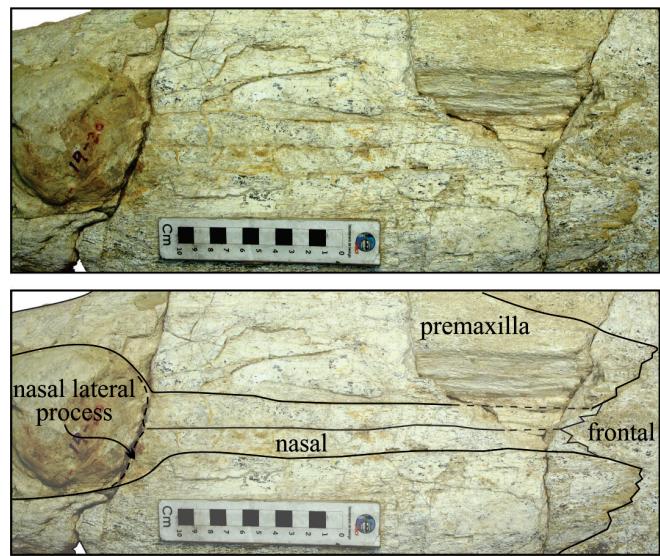
#### 4.5 Diagnosis

The specimen, MU\_EcSj1/29/142, is classified as an eomysticetid animal (Sanders & Barnes, 2002b;

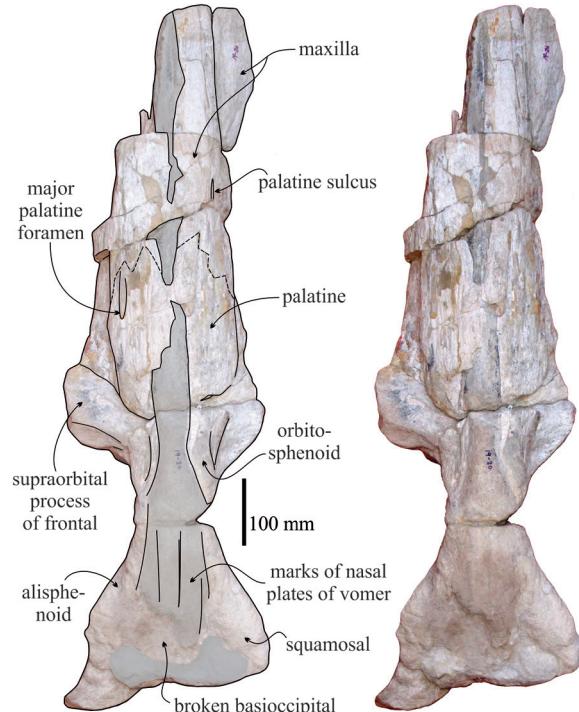


**Figure 2.** Skull, MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.), dorsal view. (a) Reconstruction lines of the skull based on the preserved material. (b) Anatomical details. (c) Fragment of the left mandible, medial view.

Boessenecker & Fordyce, 2016) by having: long and slender skull, an elongate and transversally narrow intertemporal region with exposures of the frontal and parietal, elongate nasal bones; narrow and elongated rostrum, oval and long temporal fossa. The specimen MU\_EcSj1/29/142 share with *Eomysticetus whitmorei* Sanders & Barnes, 2002b: an anterolaterally concave margin of the occipital shield in dorsal view (an autapomorphy for *Eomysticetus whitmorei*; Boessenecker & Fordyce, 2016), a nasal lateral process and a sharp triangular



**Figure 3.** Nasal region, MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.), skull, dorsal view.



**Figure 4.** Skull, MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.), ventral view and anatomical details.

supraoccipital. Also, the specimen, MU\_EcSj1/29/142, has similar morphology with *Eomysticetus carolinensis* Sanders and Barnes, 2002b. However, the holotype of *Eomysticetus carolinensis* represents a possible juvenile ontogenetic state and a likely synonym regarding *Eomysticetus whitmorei* (Boessenecker and Fordyce, 2016). Thus, it is a challenge to suggest morphological affinities due to ontogenetic changes (Tsai & Fordyce, 2014; Boessenecker & Fordyce, 2015c). On the other hand, it is similar to *Micromysticetus rothauseni* Sanders & Barnes, 2002a, because it has a relatively short intertemporal region, broad and parallel premaxilla along nasals (Sanders & Barnes, 2002a; Boessenecker & Fordyce, 2016). Furthermore, the specimen, MU\_EcSj1/29/142, is different from other eomysticetids by having a wide mesorostral groove, a broad premaxilla with an ascending process extended farther than the posterior ending of the nasals, long rectangular nasal bones with wedge posterior end, narial process, and a neural spine with an elliptical foramen and bifurcated end.

The following features separate the specimen MU\_EcSj1/29/142 from the crown Mysticeti: transversely narrow intertemporal region, extremely long nasals (> 65% bizygomatic width), rigid nasals and premaxillae sutures, a dorsoventrally shallow palatal keel, and axis without vertebral arterial canal (for an extensive review of Eomysticetidae see Boessenecker & Fordyce, 2015a; 2016).

## 5. Description

### 5.1 Ontogenetic age and size

The specimen, MU\_EcSj1/29/142, display well-developed and fused cranial sutures, well-fused vertebral epiphyses and neural arches, and a bifurcated neural spine in the axis indicating likely physical maturity of an adult animal (Perrin, 1975; Walsh & Berta, 2011; Boessenecker & Fordyce, 2015a). The body size is difficult to estimate due to the fragmented material but based on the preserved skull, we suggest that the specimen's total body length may vary around 5 to 6 m long, similar to *Tokarohia* (Boessenecker & Fordyce, 2015b).

### 5.2 Skull

In dorsal view, the rostrum as preserved lacks most of the maxilla (Figures 2, 4, 6), but some fragments are attached to the premaxilla. On the other hand, the premaxilla is a distinctive feature of MU\_EcSj1/29/142, mainly by the broad ascending process of the premaxilla readily distinct from other known eomysticetids. At the level of the narial fossa, the premaxilla is the wall of a wide mesorostral groove and inflected medially

towards the nasal opening. In the anterior end of the nasal bones, the premaxilla is broad with a convex dorsal surface at the level of the nasal. It extends posteriorly to form the ascending process of the premaxilla, which lays on the medial part of the frontal. The posterior end of the ascending process extends far from the rear of the nasal bones, and the premaxilla/frontal suture is relatively tight (Figure 3). Premaxillae were

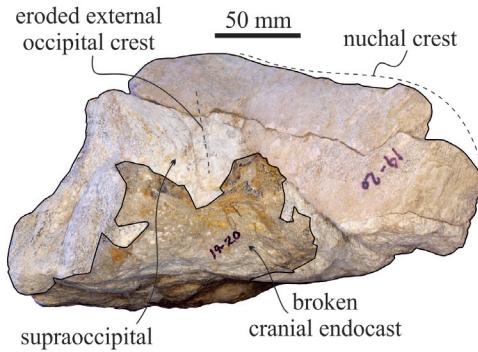


Figure 5. Cranium in posterior view with anatomical details, MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.).

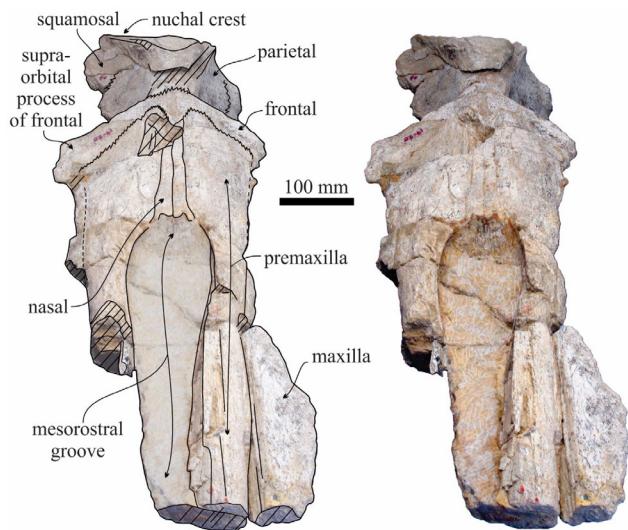


Figure 6. Skull, MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.), anterodorsal view and anatomical details.

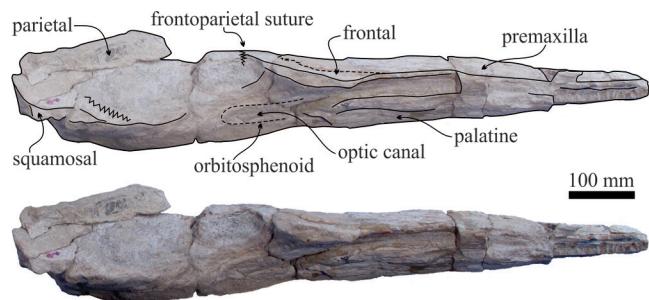
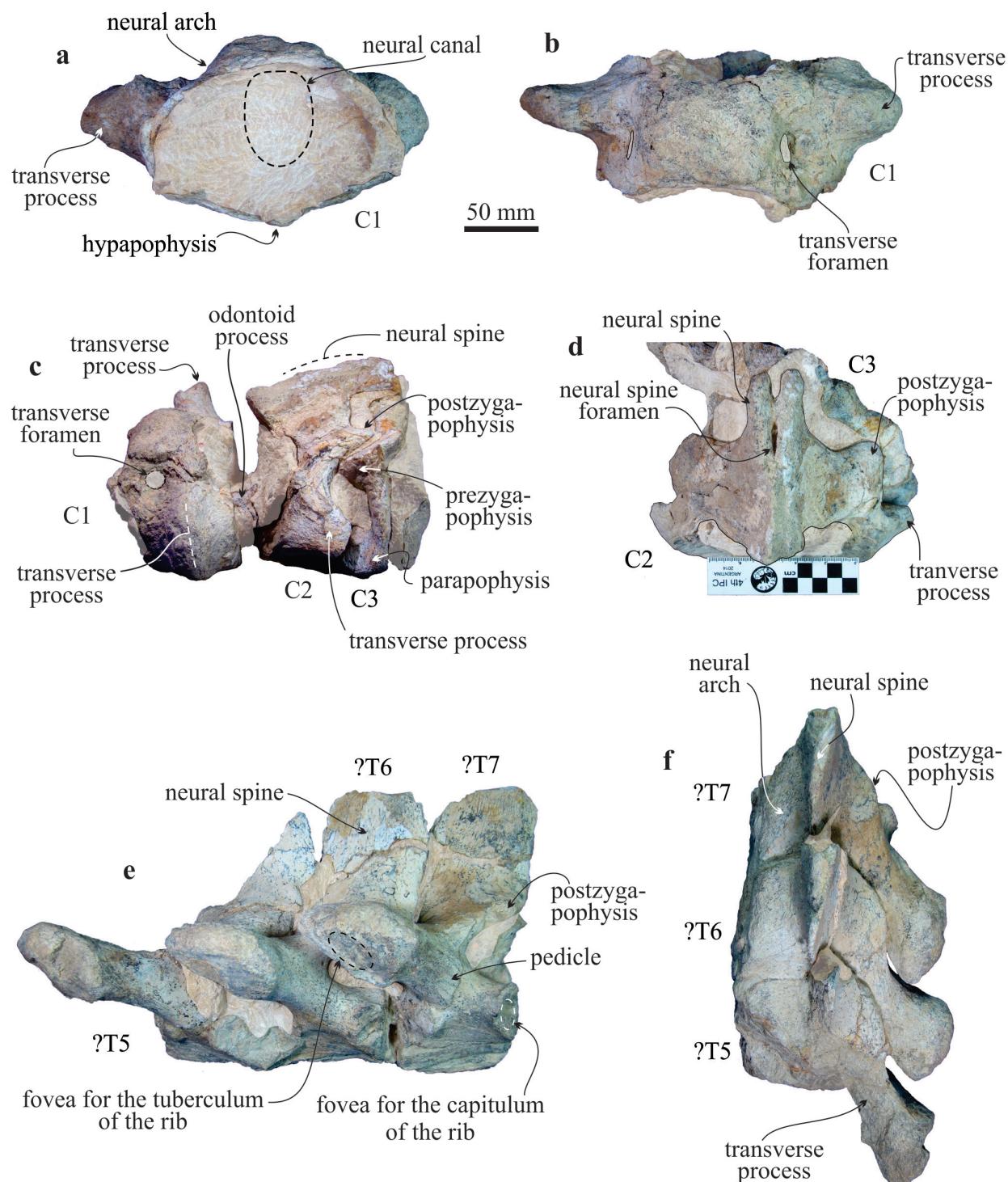


Figure 7. Skull, MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.), right lateral view and anatomical details.

wrapped laterally by the maxilla, but the contact and contribution of the maxilla are unclear.

In a lateral view, the rostrum is straight with not well preserved maxillary, and its lateral edge lay below the apex of the supraoccipital (Figure 7). However, the suture of the maxilla/palatine, plus the palatine sulcus and major palatine foramen, are visible. The nasal

bones, like in other stem mysticetes, are longer and anterior to the antorbital notch. Their dorsal surface is flat, transversely narrow and rectangular. The anterolateral end of the nasals shows a more or less preserved short lateral process like a wedge (Figure 3), similar to *Eomysticetus whitmorei*. The nasal bones are joined tightly between the premaxillae, and the posterior suture



**Figure 8.** Vertebrae and anatomical details, MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.). (a-b) Atlas (C1), anterior and dorsal view. (c) Atlas (C1), Axis (C2), and third cervical vertebra (C3) in left lateral view. (d) Axis (C2) in dorsal view. (e-f) Thoracic vertebrae, likely fifth to the seventh vertebra (?T5-T7), left lateral and dorsal view respectively.

is relatively tight with the frontal. The frontal is incomplete, the right supraorbital process conserves part of the orbital roof, the dorsal surface lacks supraorbital foramina, and the joint with the parietal has an irregular suture. The orbitotemporal crest is present in the posteromedial part of the frontal and near to the posterior edge. In the ventral view can be seen traces of the optical canal in the medial part of the frontal.

The parietals are widely exposed in the temporal region. The elongate dorsal surface of the intertemporal region is broken; the cross-section is semicircular to elliptic in shape. The parietal surface is slightly convex on the braincase, and the supraoccipital joint with the parietal forms the slightly concave edges of the nuchal crest. In lateral view, the parietal/squamosal suture down obliquely above the incomplete alisphenoid. The supraoccipital is triangular with a relatively concave surface and displays an eroded external occipital crest (Figures 2, 5). The broken surface of the occipital shield allows observing part of the cranial endocast. Ventrally, the cranium lacks details of the basioccipital, squamosal, pterygoid, sphenoid bones.

### 5.3 Vertebrae

Around 16 vertebrae are partially preserved and require preparation. Only the atlas, axis, and thoracic vertebrae (?T5–T7) allow identifying morphological features (Figure 8). The atlas shape is similar to other vertebrae found in different eomysticetids (e.g., *Yamatocetus*, *Eomysticetus*, *Tokarahia*), with an approximately elliptical to rounded profile in anterior view. The transverse process is prominent and thick (akin to the present in *Yamatocetus* or *Tokarahia*). The hypapophysis and a rounded transverse foramen are present in the atlas. On the other hand, the axis contrasts widely with the known fossils mainly by having a bifurcated neural spine with defined lobules and a foramen (Figure 8d). These features are distinct to the medial sulcus and small tubercles present in the neural spine of *Micromysticetus rothauseni* (a youth animal, ChM PV4844; Sanders & Barnes, 2002a; Boessenecker & Fordyce, 2016) and *Tokarahia* sp., cf. *Tokarahia lophocephalus* (a likely subadult animal, OU 22081; Boessenecker & Fordyce, 2015b).

The thoracic vertebrae ?T5–T7, as preserved (Figures 8e, 8f), have a dense and long transverse process, distinct to the short process present in the first four anterior thoracic vertebrae (e.g., *Tohoraata* and *Waharoa*; Boessenecker & Fordyce, 2015a, 2015c). The length of the incomplete centrum of the vertebra ?T7 (106 mm), the relatively high pedicle, the size and position of the fovea for the tuberculum and capitulum of the ribs, plus the lateral shape of the neural spine similar to the thoracic vertebrae 6–7 from *Yamatocetus canaliculatus* Okazaki, 2012, indicate a middle position in the thoracic vertebrae set (see Okazaki, 2012; Martínez-Cáceres *et al.*, 2017).

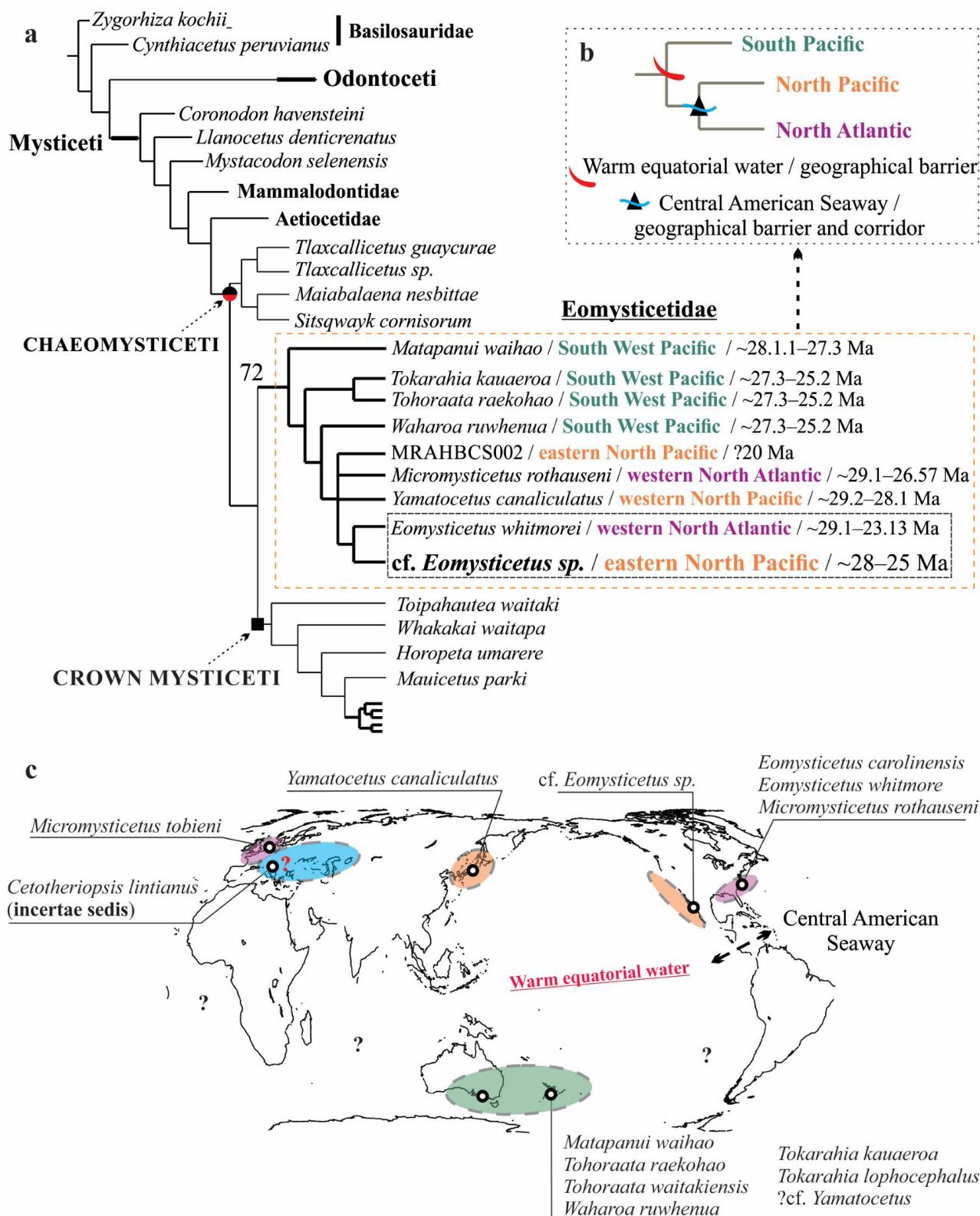
## 6. Phylogenetic Analysis and Biogeographic Results

### 6.1 Phylogenetic results

Our phylogenetic result (Figure 9a) is similar to previous phylogenetic analyses (e.g., Boessenecker & Fordyce, 2016; Fordyce & Marx, 2018), which back up the monophyly of the group with branch support ~60 to 90%. The branch support is 72% and includes the known eomysticetid taxa *Matapanui*, *Tokarahia*, *Waharoa*, *Micromysticetus*, *Yamatocetus*, and *Eomysticetus*. We only illustrate the strict consensus tree under implied weights (Figure 9a; strict consensus tree recovered from 20 parsimonious trees,  $k = 18.374024$ , 42.85138 steps, consistency index CI = 0.250, retention index RI = 0.736, rescaled consistency index RCI = 0.184, tree total length 1448). The following synapomorphic characters support the branch of Eomysticetidae: functional rostrum length more than one and a half times the bizygomatic width (1/2); oval temporal fossa (83/1); the anterior process of periotic in lateral view as two-bladed and L-shaped (146/2); anterior border of the proximal opening of the facial canal is continuous with the hiatus Fallopii and shaped like a fissure (178/2); medial lobe of tympanic bulla subequal in width to the lateral lobe or smaller (202/1); supraspinous fossa of scapula absent or nearly absent, with acromion process located near the anterior edge of the scapula (256/1). The relationship of MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.) with *Eomysticetus whitmorei* has branch support of 43% both share a common character, the concave lateral edge of the supraoccipital (112/2), perhaps an unequivocal feature for the genus *Eomysticetus*.

### 6.2 Biogeographic results

The geographic area relationships based on the phylogenetic results (Figures 9a, 9b) highlight the connection between the (eastern) North Pacific and the (western) North Atlantic concerning the South (western) Pacific Ocean (Figures 9a, 9b). The results illustrate the wide distribution of Eomysticetidae (Figure 9c; Boessenecker & Fordyce, 2017), perhaps linked to their zooplankton food sources (Clementz *et al.*, 2014; Boessenecker & Fordyce, 2015c), but many distributional patterns among eomysticetids species still remain unclear. Furthermore, a relevant point is the presence of two different geographic barriers between the areas: 1) the warm equatorial waters in the Pacific Basin recognized as a crucial barrier regarding the cetacean distribution (Davies, 1963; Hernández-Cisneros & Velez Juarbe, 2021), and 2) the intermittent terrestrial barrier named as Gaarlandia in the Central American Seaway (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Iturralde-Vinent, 2006). Interestingly, the presence of the Gaarlandia barrier and the oscillation of oceanographic conditions (change on currents flows, temperature, and salinity) in the Central American Seaway (Iturralde-Vinent &



**Figure 9.** Phylogeny, area cladogram and eomysticetid distribution map. (a) Cladogram showing the phylogenetic relationship of MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.) between Eomysticetidae (range ages are from Bossenecker & Fordyce, 2016). (b) The general area cladogram shows the relationship of the areas where eomysticetids are distributed and indicates potential barriers and influence of the Central America corridor. (c) Map with the main eomysticetid species and its distribution, plus *Cetotheriopsis lintianus*, a likely eomysticetid (see Bossenecker & Fordyce, 2016). The black dashed arrow indicates the Central America Seaway corridor.

MacPhee, 1999; von der Heydt & Dijkstra, 2006; Zhang *et al.*, 2011; Tremblin *et al.*, 2016) indicate what could have controlled the cetacean dispersal processes during the Oligocene, between the Atlantic and Pacific oceans. In fact, Gaarlandia was almost a complete terrestrial arch during the early Oligocene, and in the late Oligocene, the land arch was mostly an archipelago (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). Both geological events influenced the distributional patterns of the surrounding marine fauna in the Central American Seaway region (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Iturralde-Vinent, 2006; Agnolin *et al.*, 2019). Such a scenario indicates that the Pacific and Atlantic cetacean faunas were subject to vicariance events during the early Oligocene and dispersal events in the late Oligocene. Still, it is unclear if the fauna exchange was unidirectional, from one ocean to another or in both directions. In addition, the relationship of MU\_EcSj1/29/142 (cf. *Eomysticetus* sp.) and *Eomysticetus whitmorei* proposes allopatric speciation events in this region (allopatric model I: vicariance; Wiley & Lieberman, 2011).

## 7. Discussion

The specimen MU\_EcSj1/29/142 represents the first eomysticetid animal from the Pacific Coast of North America. However, the new fossil's relevance lies in the biogeographical interpretation of the Eomysticetidae distributional patterns, which are a key to the Mysticeti evolutionary history. Hence, the biogeographical results indicate that eomysticetids are a good indicator of the environmental conditions that drove the origin of the “modern” baleen whales (Chaeomysticeti). The Eomysticetidae distribution and diversity show correspondence within multiple areas with key food sources for the crown Mysticeti evolution (Fordyce, 1977, 1980; Marx & Uhen, 2010; Clementz *et al.*, 2014; Marx & Fordyce, 2015; Marx *et al.*, 2019). Besides, the distributional patterns make it possible to identify likely speciation events between eomysticetids, such as allopatric speciation in the North Hemisphere, which may lead to explain how local environmental conditions and barriers drove cladogenesis of other chaeomysticetes during the Oligocene (e.g., *Horopeta*, *Whakakai*, *Toipahautea*; Tsai & Fordyce, 2015, 2016, 2018).

On the other hand, the new record of MU\_EcSj1/29/142 as cf. *Eomysticetus* sp. on the North American west coast indicates a close relationship between the North Pacific and North Atlantic cetacean faunas during the Oligocene. Moreover, the studies of the Oligocene cetacean fauna in the most southern record of North America (Baja California Sur) are still in the first steps, but it is known that the record has representative groups of stem Neoceti and relict taxa such as Kekenodontidae (Hernández-Cisneros & Tsai, 2016; Hernández-Cisneros *et al.*, 2017), which are likely related with the North Atlantic faunas. Consequently, these

potential records will allow knowing details on turnover fauna processes and distributional patterns of the cetaceans during the Eocene–Oligocene transition and Oligocene in the North Hemisphere, plus the role of the Central American Seaway corridor and the Gaarlandia barrier in these processes (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Leigh *et al.*, 2014).

Lastly, it is noteworthy that the widespread eomysticetid distribution lacks an accurate explanation regarding their ancestral area. The current evidence of the perhaps oldest eomysticetids (e.g., *Yamatocetus*; Marx & Fordyce, 2015) suggests that their common ancestor during the late Eocene likely inhabited the North Hemisphere before colonizing the Southern Hemisphere oceans. However, this idea needs to be supported with more evidences. In addition, the fossil record in Mexico indicates having new eomysticetid species, and propose occurrences of *Eomysticetus whitmorei* (MHN-UABCS\_EcTm9/82/254 and MHN-UABCS\_EcSj1/29/276; Hernández-Cisneros, 2012; Hernández-Cisneros *et al.*, 2017) and ?*Yamatocetus* species (MHN-UABCS\_Sg6/71/208; Hernández-Cisneros *et al.*, 2017; Cedillo-Avila, 2018). Another record perhaps implicates an early Miocene surviving eomysticetid from Baja California Sur, but its geochronological dating is still uncertain (specimen MRAHBCS 002, Figure 9a; AEHC *et al.*, pers. comm.).

## 8. Concluding remarks

Eomysticetidae fossil record indicates distributional patterns that might help to explain the baleen whales evolution in the oceans. Besides, the fossil record of North America has much to add about eomysticetids and other baleen whales. On the other hand, the Oligocene cetacean fossil record from Baja California Sur will contribute significantly to the Neoceti evolutionary history, which is until now the closest point to the extinct Central American Seaway with Oligocene cetacean record in North America. In addition, it represents a transitional climate point (tropical to temperate) with a rich fossil biota. Lastly, the biogeographical approach offers insight into the cetacean evolution from spatial and geographical scales. It allows establishing a frame to identify environmental variables, biological or geological events, and others processes that might influence the cetacean evolutionary history. The biogeographical approach applied to the cetacean palaeontology is young, but we hope to see more maps illustrating the intricate cetacean evolution.

## Acknowledgements

We want to thank anonymous reviewers, as well as the editors, for their assistance and comments. We are also grateful to Cruz-Silva, J.A., for his comments during the preparation of this paper. We appreciate the editorial

support of Sandra Ramos Amézquita. The projects SIP 20131259 and 20211371 (CICIMAR-IPN) led by EHNS supported the present work. We want to thank G. González-Barba for allowing access to the MU\_EcSj1/29/142 fossil. Our appreciation goes to many people who helped us in different ways. Part of this study was made during AEHC's MSc thesis work at Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN), supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), scholarship 290143 (2012–2014). AEHC was funded by CONACYT/Becas Mexico, Doctoral Fellowship; Grant No. 513362/290143 (2017–2021), and Programa de Beca Institucional de Posgrado-IPN (2021–2022).

## Author Contributions

AEHC conceived the study; AEHC and EHNS analysed the data and wrote the paper. Both authors approved the final version of this manuscript and agree to be held accountable for the content therein.

## References

- Agnolin, F.L., Chimento, N.R., Lucero, S.O., 2019, Pre-GABI biotic connections between the Americas: an alternative model to explain the “less-splendid isolation” of South America: Revista Geológica de América Central, 61, 91–106.
- Applegate, S.P., 1986, The El Cien Formation, strata of Oligocene and Early Miocene age in Baja California Sur: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 6, 145–162.
- Barnes, L.G., 1998, The sequence of fossil marine mammal assemblages in México, in Carranza-Castañeda, O., Córdoba-Méndez, D.A. (eds.), Avances en Investigación, Paleontología de Vertebrados: Hidalgo, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 26–79.
- Boessenecker, R.W., Fordyce, R.E., 2015a, A new Eomysticetid (Mammalia: Cetacea) from the Late Oligocene of New Zealand and a re-evaluation of '*Mauicetus*' *waitakiensis*: Papers in Palaeontology, 1(2), 107–140. <https://doi.org/10.1002/spp2.1005>
- Boessenecker, R.W., Fordyce, R.E., 2015b, A new genus and species of eomysticetid (Cetacea: Mysticeti) and a reinterpretation of '*Mauicetus*' *lophocephalus* Marples, 1956: transitional baleen whales from the upper Oligocene of New Zealand: Zoological Journal of the Linnean Society, 175(3), 607–660. <https://doi.org/10.1111/zoj.12297>
- Boessenecker, R.W., Fordyce, R.E., 2015c, Anatomy, feeding ecology, and ontogeny of a transitional baleen whale: a new genus and species of Eomysticetidae (Mammalia: Cetacea) from the Oligocene of New Zealand: PeerJ, 3:e1129, 1–69. <https://doi.org/10.7717/peerj.1129>
- Boessenecker, R.W., Fordyce, R.E., 2016, A new eomysticetid from the Oligocene Kokoamu Greensand of New Zealand and a review of the Eomysticetidae (Mammalia, Cetacea): Journal of Systematic Palaeontology, 15(6), 429–469. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1191045>
- Boessenecker, R.W., Fordyce, R.E., 2017, Cosmopolitanism and Miocene survival of Eomysticetidae (Cetacea: Mysticeti) revealed by new fossils from New Zealand: New Zealand Journal of Geology and Geophysics, 60(2), 145–157. <https://doi.org/10.1080/00288306.2017.1300176>
- Brisson, M.J., 1762, *Regnum Animale in classes IX distributum, sive synopsis methodica: sistens generalem animalium distributionem in classes IX, & duarum primarum classium, quadrupedum scilicet & cetaceorum, particularem divisionem in ordinates, sectiones, genera & species: cum brevi cujusque speciei descriptione, citationibus auctorum de iis tractantium, nominibus eis ab ipsis & nationibus impositis, nominibusque vulgaribus: Netherlands, Lugduni Batavorum, Apud Theodorum Haak, 296 p.* <https://doi.org/10.5962/bhl.title.40361>
- Cedillo-Avila, A.C., 2018, Una ballena primitiva (Eomysticetidae?) del oligoceno tardío (Formación San Gregorio) en la localidad del pilón en San Isidro, Baja California Sur: Baja California Sur, México, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Undergraduate Dissertation, 36 p.
- Clementz, M.T., Fordyce, R.E., Peek, S.L., Fox, D.L., 2014, Ancient marine isoscapes and isotopic evidence of bulk-feeding by Oligocene cetaceans: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 400, 28–40. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.09.009>
- Davies, J.L., 1963, The antitropical factor in cetacean speciation: Evolution, 17(1), 107–116. <https://doi.org/10.2307/2406339>
- Drake, W.R., Umhoefer, P.J., Griffiths, A., Vlad, A., Peters, L., McIntosh, W., 2017, Tectono-stratigraphic evolution of the Comondú Group from Bahía de La Paz to Loreto, Baja California Sur, Mexico: Tectonophysics, 719–720, 107–134. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2017.04.020>
- Ebach, M.C., Humphries, C.J., Newman, R.A., Williams, D.M., Walsh, S.A., 2005, Assumption 2: opaque to intuition?: Journal of Biogeography, 32(5), 781–787. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01283.x>
- Ekdale, E.G., Deméré, T.A., 2022, Neurovascular evidence for a co-occurrence of teeth and baleen in an Oligocene mysticete and the transition to filter-feeding in baleen whales: Zoological Journal of the Linnean Society, 194 (2), 395–415. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab017>
- Fischer, R., Galli-Oliver, C., Gidde, A., Schwennicke, T., 1995, The El Cien Formation of southern Baja California, Mexico: Stratigraphic precisions: Newsletters on Stratigraphy, 32(3), 137–161. DOI: 10.1127/nos/32/1995/137
- Fordyce, R.E., 1977, The development of the Circum-Antarctic current and the evolution of the Mysticeti (Mammalia: Cetacea): Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 21(4), 265–271. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(77\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0031-0182(77)90038-4)
- Fordyce, R.E., 1980, Whale evolution and Oligocene southern ocean environments: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 31, 319–336. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(80\)90024-3](https://doi.org/10.1016/0031-0182(80)90024-3)
- Fordyce, R.E., 2009, Cetacean evolution, in Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. (eds.), Encyclopedia of marine mammals: San Diego, Elsevier, 201–207.
- Fordyce, R.E., 2017, Cetacean evolution, in Würsig, B., Thewissen, J.M.G., Kovacs, K.M. (eds.), Encyclopedia of marine mammals: London, Elsevier, 180–185.
- Fordyce, R.E., Marx, F.G., 2018, Gigantism Precedes Filter Feeding in Baleen Whale Evolution: Current Biology, 28(10), 1670–1676. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.04.027>
- Galván-Escobedo, I.G., Ramírez-Arriaga, E., Valiente-Banuet, A., Usanga-Mortera, E., García-Moya, E., Kohashi-Shibata, J., 2020, Paleopalinología y fechamiento por U-Pb en zircones de la Formación El Cien (Oligoceno), Baja California Sur, México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 72(2), A300819. <http://dx.doi.org/10.18268/BSGM2020v72n2a300819>
- Gatesy, J., Geisler, J.H., Chang, J., Buell, C., Berta, A., Meredith, R.W., Springer, M.S., McGowen, M.R., 2013, A phylogenetic blueprint for a modern whale: Molecular Phylogenetics and Evolution, 66(2), 479–506. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.012>
- Goloboff, P.A., Catalano, S.A., 2016, TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics: Cladistics, 32(3), 221–238. <https://doi.org/10.1111/cla.12160>

- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M.J., Szumik, C.A., 2003, Improvements to resampling measures of group support: *Cladistics*, 19(4), 324–332. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00376.x>
- Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S., Miranda-Esquivel, D.R., 2008, Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets: *Cladistics*, 24(5), 758–773. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00209.x>
- Goloboff, P.A., Torres, A., Arias, J.S., 2018, Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology: *Cladistics*, 34(4), 407–437. <https://doi.org/10.1111/cla.12205>
- Gray, J.E., 1864, On the cetaceous mammals, in Richardson, J., Gray, J. E. (eds.), *The zoology of the voyage of the H.M.S. Erebus and Terror, under the command of Capt. Sir. JC Ross, RN, FRS, during the years 1839–1843*, Vol. 1 & 2: London, UK, E.W. Janson, 1–53.
- Hausback, B.P., 1984, Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, Mexico, in Frizzell, V.A. (ed.), *Geology of the Baja California Peninsula*: Los Angeles, USA, Pacific Section S.E.P.M., 219–236.
- Hernández-Cisneros, A.E., 2012, Registro fósil de cetáceos del Oligoceno en las formaciones San Gregorio y El Cien, Baja California Sur, México: Baja California Sur, México, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Undergraduate Dissertation, 42 pp.
- Hernández-Cisneros, A.E., 2018, A new group of late Oligocene mysticetes from México: *Palaeontología Electronica*, 21.1.7A, 1–30. <https://doi.org/10.26879/746>
- Hernández-Cisneros, A.E., Tsai, C.-H., 2016, A possible enigmatic kekenodontid (Cetacea, Kekeodontidae) from the Oligocene of Mexico: *Paleontología Mexicana*, 5(2), 147–155.
- Hernandez-Cisneros, A.E., Velez-Juarbe, J., 2021, Palaeobiogeography of the North Pacific toothed mysticetes (Cetacea, Aetiocetidae): a key to Oligocene cetacean distributional patterns: *Palaeontology*, 64(1), 51–61. <https://doi.org/10.1111/pala.12507>
- Hernández-Cisneros, A.E., González-Barba, G., Fordyce, R.E., 2017, Oligocene cetaceans from Baja California Sur, Mexico: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 69(1), 149–173. <http://dx.doi.org/10.18268/BSGM2017v69n1a7>
- Iturralde-Vinent, M.A., 2006, Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region: *International Geology Review*, 48(9), 791–827. <https://doi.org/10.2747/0020-6814.48.9.791>
- Iturralde-Vinent, M.A., MacPhee, R.D.E., 1999, Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography: *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 238, 1–95.
- Kim, W.H., Barron, J.A., 1986, Diatom biostratigraphy of the upper Oligocene to lowermost Miocene San Gregorio Formation, Baja California Sur, Mexico: *Diatom Research*, 1(2), 169–187. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1986.9704967>
- Leigh, E.G., O'Dea, A., Vermeij, G.J., 2014, Historical biogeography of the Isthmus of Panama: *Biological Reviews*, 89(1), 148–172. <https://doi.org/10.1111/brv.12048>
- Martínez-Cáceres, M., Lambert, O., de Muizon, C., 2017, The anatomy and phylogenetic affinities of *Cynthiacetus peruvianus*, a large *Dorudon*-like basilosaurid (Cetacea, Mammalia) from the late Eocene of Peru: *Geodiversitas*, 39(1), 7–163. <https://doi.org/10.5252/g2017n1a1>
- Marx, F.G., Uhen, M.D., 2010, Climate, Critters, and Cetaceans: Cenozoic Drivers of the Evolution of Modern Whales: *Science*, 327(5968), 993–996. DOI: 10.1126/science.1185581
- Marx, F.G., Fordyce, R.E., 2015, Baleen boom and bust: a synthesis of mysticete phylogeny, diversity, and disparity: *Royal Society Open Science*, 2(4), 1–14. <https://doi.org/10.1098/rsos.140434>
- Marx, F.G., Fitzgerald, E.M.G., Fordyce, R.E., 2019, Like phoenix from the ashes: how modern baleen whales arose from a fossil “dark age”: *Acta Palaeontologica Polonica*, 64(2), 231–238. <https://doi.org/10.4202/app.00575.2018>
- Mead, J.G., Fordyce R.E., 2009, The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes: *Smithsonian Contributions to Zoology*, 627, 1–249. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.627>
- Mitchell, E.D., 1989, A New Cetacean from the Late Eocene La Mesta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(2), 2219–2235. <https://doi.org/10.1139/f89-273>
- Morrone, J.J., 2009, *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*: New York, Columbia University Press, 301 pp.
- Morrone, J.J., Carpenter, J.M., 1994, In Search of a Method for Cladistic Biogeography: An Empirical Comparison of Component Analysis, Brooks Parsimony Analysis, and Three-area Statements: *Cladistics*, 10(2), 99–153. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1994.tb00169.x>
- O'Leary, M.A., Orlac, M.J., Spaulding, M., Gatesy, J., 2020, *Artiodactyla R. Owen 1848*, in de Queiroz, K., Cantino, P. D., Gauthier, J. A. (eds.), *Phylonyms: A Companion to the PhyloCode*: Boca Raton, CRC Press, 949–954.
- Okazaki, Y., 2012, A new mysticete from the upper Oligocene Ashiya Group, Kyushu, Japan and its significance to mysticete evolution: *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A*, 10, 129–152. [https://doi.org/10.34522/kmnh.10.0\\_129](https://doi.org/10.34522/kmnh.10.0_129)
- Owen, R., 1848, Description of teeth and portions of jaws of two extinct Anthracotheroid quadrupeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop. bovinus*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the NW coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop Cuvier's idea of the Classification of Pachyderms by the number of their toes: *Quarterly Journal of the Geological Society*, 4, 103–141. <https://doi.org/10.1144/GSL.JGS.1848.004.01-02.21>
- Parenti, L.R., Ebach, M.C., 2009, *Comparative biogeography: Discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic earth*: London, University of California Press, 295 pp. <https://doi.org/10.1525/9780520944398>
- Perego, C.M., Pyenson, N.D., Marshall, C.D., Uhen, M.D., 2018, Tooth loss precedes the origin of baleen in whales: *Current Biology*, 28(24): 3992–4000. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.10.047>
- Perrin, W.F., 1975, Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the Eastern Pacific and Hawaii: *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 21, 1–206.
- Prothero, D.R., Domning, D., Fordyce, R.E., Foss, S., Janis, C., Lucas, S., Marriot, K.L., Metais, G., Naish, D., Padian, K., Rössner, G., Solounias, N., Spaulding, M., Stucky, R.M., Theodor, J., Uhen, M., 2021, On the Unnecessary and Misleading Taxon “Cetartiodactyla”: *Journal of Mammalian Evolution*, 29, 93–97. <https://doi.org/10.1007/s10914-021-09572-7>
- Romero-Rojas, S.A., 2002, *Carta geológico-minera San Juan de la Costa G12-D17*, Baja California Sur, escala 1:50,000: Pachuca, Hidalgo, México, Servicio Geológico Minero, 1 mapa.
- Sanders, A.E., Barnes, L.G., 2002a, Paleontology of the late Oligocene Ashley and Chandler Bridge formations of South Carolina, 2: *Micromysticetus rothauseni*, a primitive cetotheriid mysticete (Mammalia: Cetacea): *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 93, 271–293.
- Sanders, A.E., Barnes, L.G., 2002b, Paleontology of the late Oligocene Ashley and Chandler Bridge formations of South Carolina, 3: *Eomysticetidae*, a new family of primitive mysticetes (Mammalia: Cetacea): *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 93, 313–356.
- Schwendnicke, T., 1994, Deep and shallow water phosphorite-bearing strata of the Upper Oligocene of Baja California, Mexico (San Juan Member, El Cien Formation): *Zentralblatt Geologie und Paläontologie*, 1, 567–580.

- Smith, J.T., 1991, Cenozoic marine mollusks and paleogeography of the Gulf of California, in Dauphin, J.P., Simoneit, R.T. (eds.), The Gulf and Peninsular province of the Californias: USA, American Association of Petroleum Geologists Memory, 637–666.
- Tremblin, M., Hermoso, M., Minnelli, F., 2016, Equatorial heat accumulation as a long-term trigger of permanent Antarctic ice sheets during the Cenozoic: Proceedings of the National Academy of Sciences, 113(42), 11782–11787. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608100113>
- Tsai, C-H., Fordyce, R.E., 2014, Disparate Heterochronic Processes in Baleen Whale Evolution: Evolutionary Biology, 41, 299–307. <https://doi.org/10.1007/s11692-014-9269-4>
- Tsai, C-H., Fordyce, R.E., 2015, The earliest gulp-feeding mysticete (Cetacea: Mysticeti) from the Oligocene of New Zealand: Journal of Mammal Evolution, 22, 535–560. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9290-0>
- Tsai, C-H., Fordyce, R.E., 2016, Archaic baleen whale from the Kokoamu Greensand: earbones distinguish a new late Oligocene mysticete (Cetacea: Mysticeti) from New Zealand: Journal of the Royal Society of New Zealand, 46(2), 117–138. <https://doi.org/10.1080/03036758.2016.1156552>
- Tsai, C-H., Fordyce, R.E., 2018, A new archaic baleen whale *Toipahautea waitaki* (early Late Oligocene, New Zealand) and the origins of crown Mysticeti: Royal Society Open Science, 5(4), 172453. <https://doi.org/10.1098/rsos.172453>
- von der Heydt, A., Dijkstra, H.A., 2006, Effect of ocean gateways on the global ocean circulation in the late Oligocene and early Miocene: Paleoceanography, 21, PA1011. <https://doi.org/10.1029/2005PA001149>
- Waddell, P.J., Okada, N., Hasegawa, M., 1999, Towards Resolving the Interordinal Relationships of Placental Mammals: Systematic Biology, 48(1), 1–5. <https://doi.org/10.1093/sysbio/48.1.1>
- Walsh, B.M., Berta, A., 2011, Occipital ossification of balaenopteroid mysticetes: The Anatomical Record, 294(3), 391–398. <https://doi.org/10.1002/ar.21340>
- Wiley, E.O., Lieberman, B.S., 2011, Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics: New Jersey, Wiley-Blackwell, 406 pp.
- Zhang, Z., Nisancioğlu, K.H., Flatøy, F., Bentsen, M., Bethke, I., Wang, H., 2011, Tropical seaways played a more important role than high latitude seaways in Cenozoic cooling: Climate of the Past, 7(3), 801–813. <https://doi.org/10.5194/cp-7-801-2011>

## Addenda sobre las características morfológicas de la langosta fósil (*Atherfieldastacus magnus*) en México

### ***Addenda on the morphological characteristics of the fossil lobster (*Atherfieldastacus magnus*) in Mexico***

González-León, Oscar<sup>1,\*</sup> 

<sup>1</sup>Laboratorio de Ciencias de la Tierra y Paleontología, Facultad de Estudios Superiores Iztacala Universidad Nacional Autónoma de México, C.P. 54090, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, México. <https://orcid.org/0000-0002-3671-430X>

\* [oscar.gonzalez@unam.mx](mailto:oscar.gonzalez@unam.mx)

#### Resumen

Un ejemplar de la especie *Atherfieldastacus magnus* recolectado en el estado de Puebla preserva los apéndices natatorios conocidos como pleópodos. Estas estructuras se han reconocido previamente en ejemplares del Reino Unido y España, pero no para México. Para el registro fósil mexicano se conocen bien las características anatómicas del céfalocefáto, pélvico, telson, pereípodos y más recientemente antenas. Sin embargo, la presencia de pleópodos no había sido reportada. El registro presentado en este trabajo muestra detalles moderadamente preservados de las articulaciones basales y distales que incluyen la presencia de flagelos segmentados. La forma de los bordes en las pleuras abdominales permite asignar al ejemplar como un macho. De este modo, se aporta información adicional al conocimiento sobre la morfología en esta langosta fósil en México y que estuvo ampliamente distribuida durante el Cretácico Inferior.

**Palabras clave:** *Atherfieldastacus magnus*, morfología, pleópodos, Puebla, México.

#### Abstract

*A specimen of the *Atherfieldastacus magnus* species collected in the state of Puebla shows preserved swimming appendages known as pleopods. These structures have been previously recognized in specimens from the United Kingdom and Spain, but not in Mexico. For the Mexican fossil record, the anatomical characteristics of the cephalothorax, pleon, telson, pereiopods and more recently antennae are well known. However, the presence of pleopods had not been reported. The record presented in this work shows moderately preserved details of the basal and distal articulations, including the presence of segmented flagella. The shape of the edges on the abdominal pleura allows us to assign the specimen as a male. This way, additional information is provided to the knowledge on the morphology of this fossil lobster in Mexico, and that it was widely distributed during the Early Cretaceous.*

**Keywords:** *Atherfieldastacus magnus*, morphology, pleopods, Puebla, Mexico.

**Cómo citar / How to cite:** González León, O., (2022). Addenda sobre las características morfológicas de la langosta fósil (*Atherfieldastacus magnus*) en México. Paleontología Mexicana 11(1), 13–20.

Manuscrito recibido: Octubre 10, 2021.

Manuscrito corregido: Mayo 4, 2022.

Manuscrito aceptado: Mayo 6, 2022.



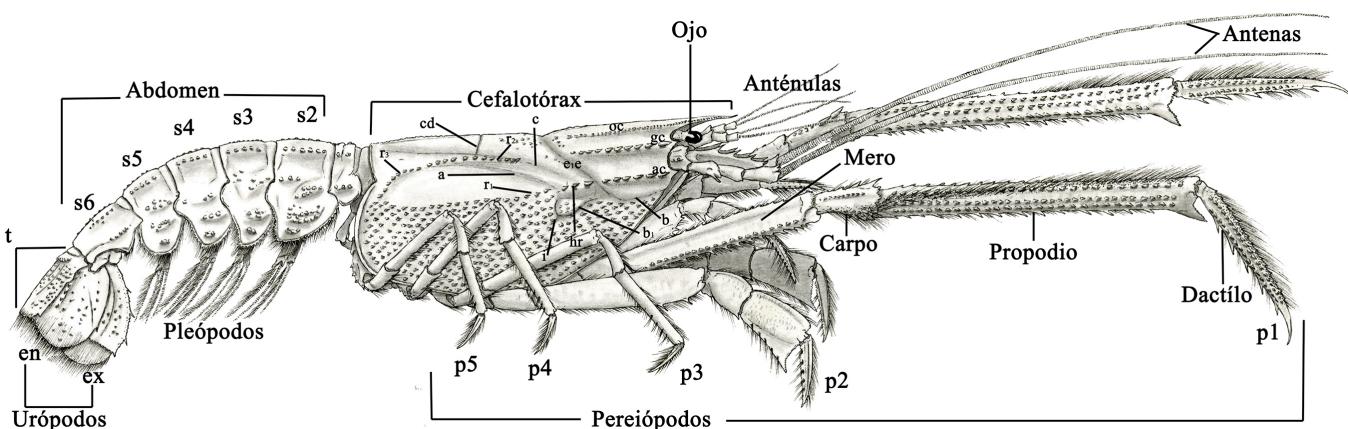
## 1. Introducción

A pesar de que usualmente el registro de langostas es escaso en el registro fósil, *Meyeria magna*, ahora *Atherfieldastacus magnus* (M'Coy, 1849), se presenta de manera abundante en estratos de la Isla de Wigth (sur de Inglaterra) donde fue descrita por primera vez (López-Horgue, 2009). El registro fósil de la langosta *Atherfieldastacus magnus* (figura 1) representa actualmente un ejemplo de distribución amplia durante el Cretácico Temprano con registros en muchas localidades alrededor del mundo (González-León *et al.*, 2019). En México el primer registro de la langosta fósil *A. magnus* fue publicado por Feldmann y colaboradores en 1995, para depósitos sedimentarios de la Formación San Juan Raya en el estado de Puebla. Sin embargo, originalmente la descripción taxonómica de la especie se asignó al género *Meyeria* (Feldmann *et al.*, 1995 y 2007). Desde entonces, diversos trabajos se han publicado con el registro de esta langosta fósil en diferentes localidades del centro y norte del país (p. ej. Feldmann *et al.*, 2007; González-León *et al.*, 2014; González León *et al.*, 2015; González-León *et al.*, 2018 a y b; González León *et al.*, 2019 y González-León *et al.*, 2020). Dichos trabajos se han centrado en la descripción taxonómica y morfológica, su ontogenia, así como algunos aspectos paleoambientales y sobre la estructura cuticular. Los detalles anatómicos previamente descritos incluyen la presencia delcefalotórax, abdomen, telson, pereiópodos y más recientemente la presencia de antenas (González-León *et al.*, 2019); a pesar de esto, la presencia de pleópodos no había sido reportada. En los organismos pertenecientes a la Clase malacostraca

los pleópodos son los apéndices abdominales anteriores (normalmente los primeros 5 pares) y son parecidos entre sí. Tienen diversas funciones ya que pueden ser útiles para nadar, excavar, ventilación, en el caso de las hembras para llevar los huevos, o para el intercambio gaseoso en algunos casos. En los machos el primer y segundo par de pleópodos suelen estar modificados como apéndices copuladores. De manera general en cada rama del sexto apéndice abdominal forman una cola que se utiliza para la natación de huida (Ruppert y Barnes, 1996). Los pleópodos en la langosta fósil *A. magnus* han sido ilustrados previamente para localidades en Europa. La presente contribución constituye el primer reporte de estas estructuras morfológicas en un ejemplar proveniente de depósitos sedimentarios del centro de México (fig. 2A). Estos caracteres brindan información que permite complementar el rompecabezas morfológico asociado al registro de esta langosta fósil en México. Adicionalmente la información abona a la discusión sobre la asignación taxonómica del registro mexicano, así como, aspectos relacionados a su paleobiología y tafonomía.

## 2. Área de estudio y estratigrafía

El ejemplar ilustrado en este trabajo fue colectado en Santa Isabel Atenayuca, en el estado de Puebla (Figura 2 B). Se muestran detalles de la sección estratigráfica y el horizonte de donde fue obtenido el fósil estudiado en este trabajo (Figura 2C y Figura 3). Para obtener más detalles sobre la geología y estratigrafía del área de estudio ver González-León *et al.*, 2014 y 2015.



**Figura 1.** Reconstrucción de *Atherfieldastacus magnus* (M'Coy, 1849) en el que se indican algunos detalles sobre su morfología: Antenas; anténulas; Cefalotórax (a = surco branquiocárdico, b = surco antenal, b1 = surco hepático, c = surco post-cervical, cd = surco cardíaco, e1e = surco cervical, gc = carina gastro-orbital, hr = cresta hepática, i = surco inferior, oc = carina orbital, r1-r3 = crestas branquiales); pereiópodos = (p1-5 dactilo, propodio, carpo y mero); Abdomen (s2-26 = pleuras abdominales); Pleópodos; Telson, Urópodos (en = edopodito y ex = exopodito). Modificado de Ferratges, 2017.

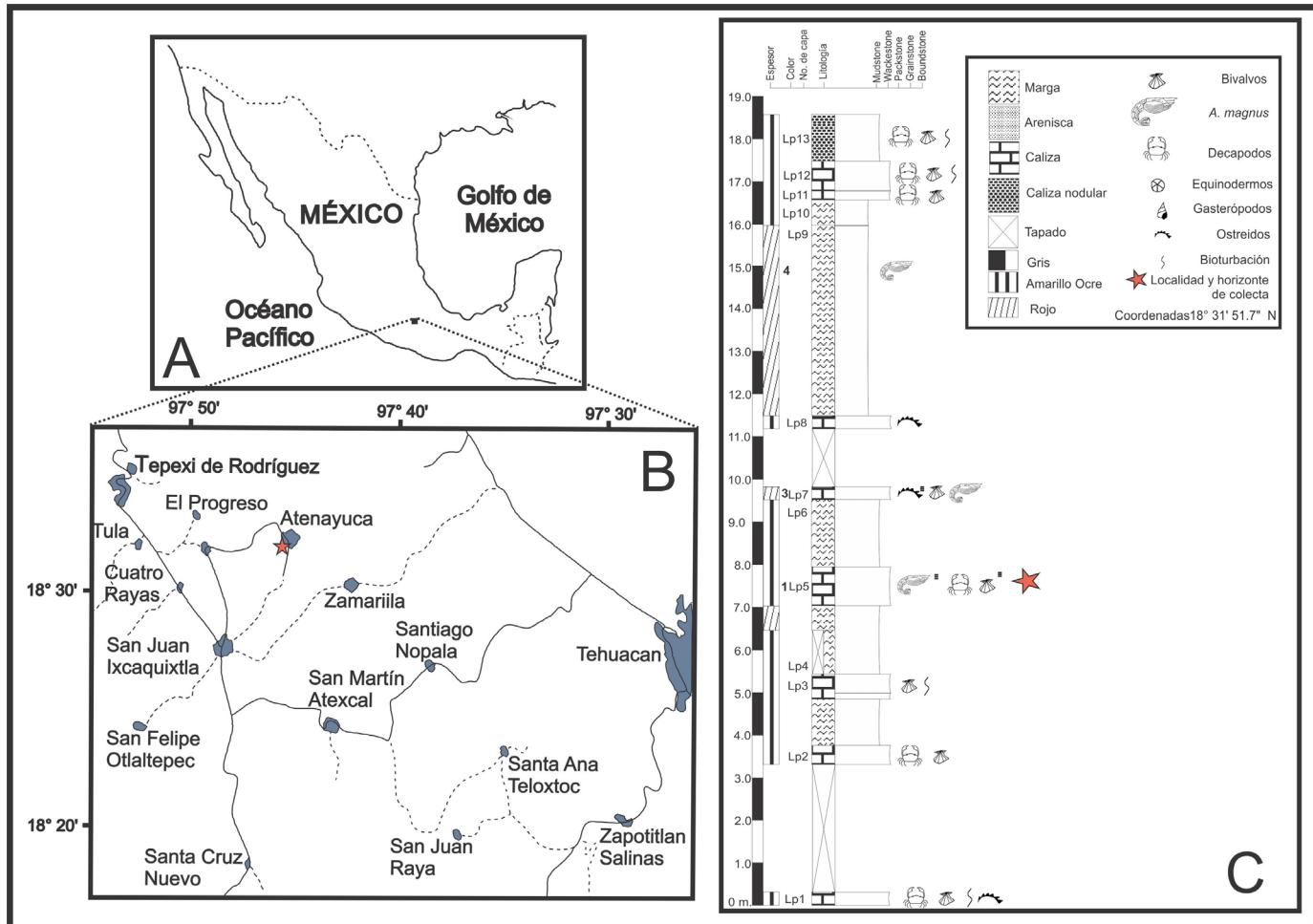


Figura 2. A. Mapa que indica la ubicación del área de estudio respecto a la República Mexicana. B. Área de estudio ubicada en el Santa Isabel Atenayuca al suroeste de Tepexi de Rodríguez, estado de Puebla. C. Columna estratigráfica en la que se indica el horizonte de donde provienen los ejemplares de *Atherfieldastacus magnus* (Modificado de González-León, 2014).

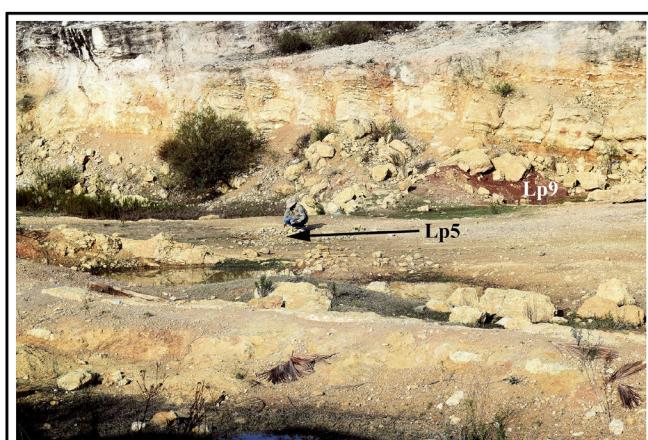


Figura 3. Fotografía que muestra la cantera conocida como "La Palmera", la flecha indica la posición del horizonte Lp5 donde fue encontrado el ejemplar estudiado en este trabajo. (ver Figura 2 C para más detalles de la columna estratigráfica).

### 3. Paleontología sistemática

Orden Decapoda Latreille, 1802  
 Suborden Pleocyemata Burkenroad, 1963  
 Infraorden Glypheidea Zittel, 1885  
 Superfamilia Glyphoidea Zittel, 1885  
 Familia Mecochiridae Van Straelen, 1925

Género *Arthelfieldastacus* Simpson en Robin, Charbonnier, Merle, Simpson, Petit y Fernandez, 2016

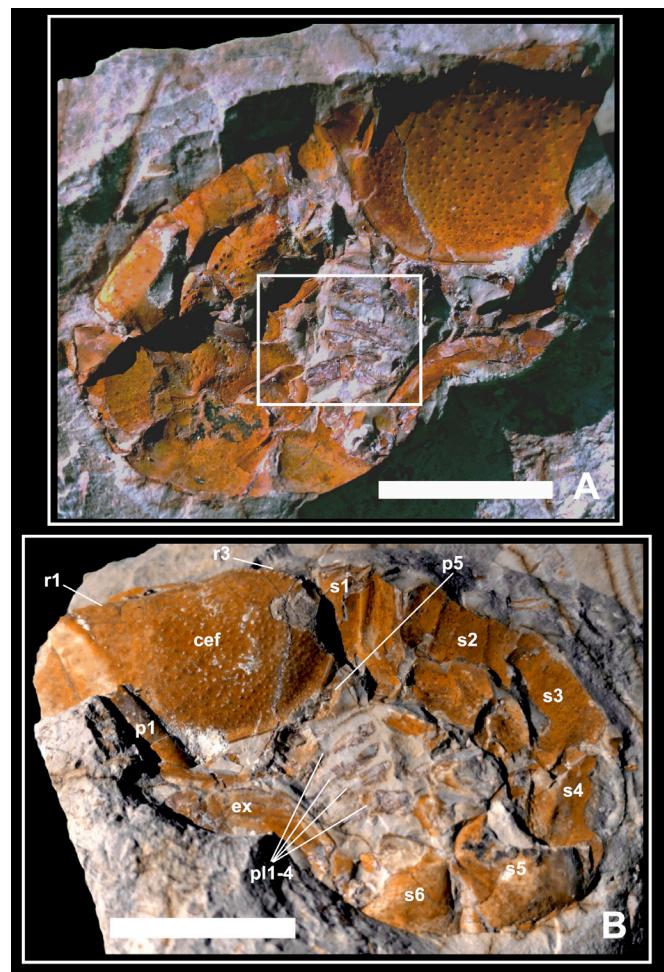
Especie tipo: *Meyeria magna* M'Coy, 1849 por designación original Robin *et al.*, 2016.

Especies incluidas: *Atherfieldastacus magnus* (M'Coy, 1849), *A. rapax* (Harbort, 1905), *A. schwartzi* (Kitchin, 1908).

Para obtener más información y detalles sobre la descripción taxonómica de los ejemplares mexicanos el

lector deberá remitirse a (González-León *et al.*, 2014 y 2018).

El ejemplar estudiado se encuentra depositado en la Colección Nacional de Paleontología “María del Carmen Perrillat” en el Instituto de Geología de la UNAM con el número de referencia IGM=13075. Como se muestra en la figura 4 originalmente el ejemplar estudiado disponía de dos piezas, lamentablemente una de ellas se encuentra actualmente perdida (Figura 4A) siendo la contraparte (Figura 4B) la que porta el número IGM en este trabajo.



**Figura 4.** A. Espécimen incompleto de *Atherfieldastacus magnus* (SIA01 perdido) proveniente de Santa Isabel Atenayuca, Estado de Puebla. En el ejemplar se muestran algunos detalles del céfalo-tórax, pleuras abdominales, parte del telson y, en menor grado, pereiópodos. Adicionalmente enmarcados en A se observan detalles de los pleópodos por debajo de los segmentos abdominales (s2-s5) ver fig. 5. B. Contraparte del mismo fósil (IGM=13075) en donde se indican las estructuras morfológicas observadas. Abreviaciones: cef = céfalo-tórax, r1 y 3 = crestas branquiales, s1-5 = pleuras abdominales, p1 = primer pereiopodo, pl1-5 = pleópodos y ex = exopodio. Barra de escala equivalente a 1cm.

#### 4. Discusión

Muchas descripciones taxonómicas de material fosilizado en Decápoda no incluyen información de los pleópodos. Estas estructuras son muy frágiles y delicadas por lo que muy raramente pueden ser observadas fosilizadas (Feldmann *et al.*, 2015). Sin embargo, existen reportes en donde estas estructuras se han podido reconocer e ilustrar en diferentes niveles de detalle, así lo demuestran los trabajos de (Woodward, 1900; Miller y Ash, 1988; Kensley y Williams, 1990; Maisey y De Carvalho, 1995; Schweitzer y Feldmann, 1997; Taylor, 1999; Yanbin *et al.*, 2001; Saraiava *et al.*, 2009; Schweigert y Garassino, 2003; Huang *et al.*, 2013; Huang *et al.*, 2013; Gueriau *et al.*, 2014; Schweitzer *et al.*, 2014; Oliveira *et al.*, 2015; Feldmann *et al.*, 2015; Schweigert *et al.*, 2016; Feitosa-Saraiva *et al.*, 2018; Luque *et al.*, 2019; Alencar *et al.*, 2020) por mencionar algunos. En contraposición, existen localidades en donde el registro fósil de decápodos ha incluido detalles morfológicos bien preservados de los pleópodos. Como ejemplo existen aquellas localidades conformadas por calizas litográficas del Jurásico Superior en las que fueron descritas la mayor parte de las faunas de crustáceos decápodos del sur de Alemania (von Schlotheim, 1820, 1822; von Münster, 1839 y Oppel, 1861, 1862 en Schweigert y Garassino, 2003). En estas calizas sin bioturbación, la alteración de los esqueletos de decápodos es reducida, de modo que, además de las partes fuertemente mineralizadas como quelas y caparazón, a menudo pueden preservarse estructuras delicadas como pleópodos y antenas (Schweigert y Garassino, 2003).

A pesar de esto, en langostas fósiles los pleópodos son raramente observados (Feldmann *et al.*, 2015). Particularmente, la presencia de pleópodos en la especie *A. magnus* ha sido reportada esporádicamente. El primer reporte corresponde al trabajo de Simpson y Middleton (1985, pág. 206, fig. 2k) para la Formación Atherfield clay en el Reino Unido, posteriormente en España, los ilustrados por López-Horgue (2009, pág. 27, fig. 2I) para el Albiano temprano de Ajo, Ferratges (2017, Lámina 3A) y Ferratges *et al.* (2021, Figura 8A) para el registro proveniente de Teruel.

La preservación de *A. magnus* en diferentes localidades está asociada a concreciones calcáreas, aunque también se les encuentra dentro de niveles margosos (p. ej. Vega *et al.*, 2008; López-Horgue., 2009; González-León *et al.*, 2018 y Ferratges *et al.*, 2021). El espécimen analizado en este trabajo se encuentra preservado en un horizonte de caliza, donde los fósiles se encuentran ligeramente aplastados, aunque conservan detalles de la forma original en 3D. Adicionalmente el registro en esta localidad se asocia a horizontes margosos y horizontes de caliza arcillosa en donde el registro se encuentra aplastado, mostrando detalles anatómicos con variación en su preservación (González-León *et al.*, 2014 Fig. 12 g-i).

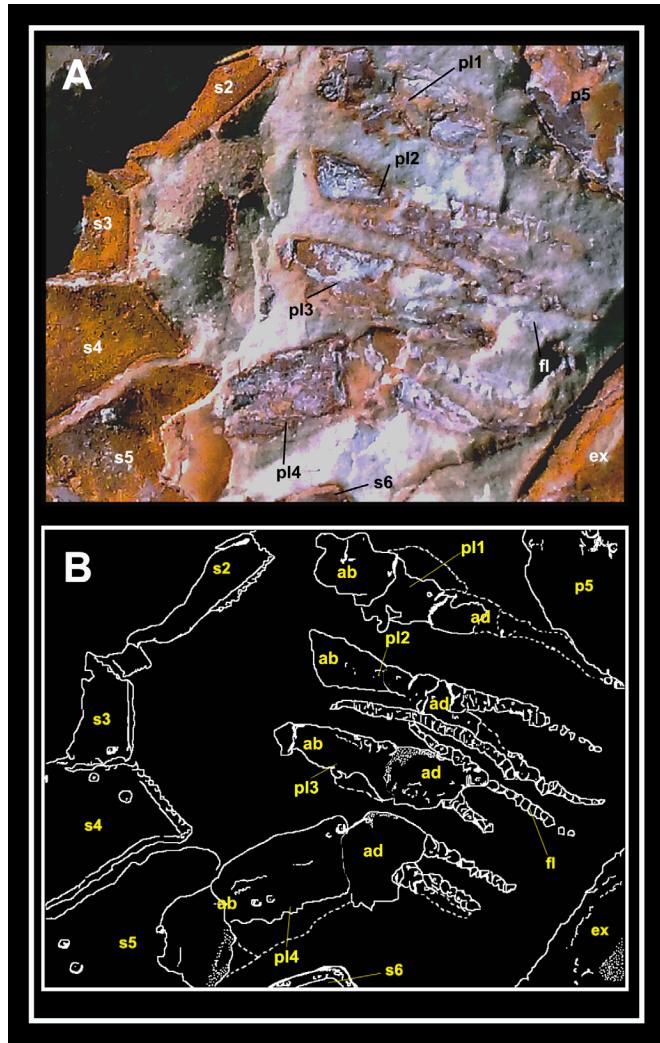


Figura 5. A. Acercamiento en el que es posible observar detalles anatómicos de los pleópodos. B. Representación esquemática de A en la que es posible observar la presencia de un par de flagelos por cada pleópodo, mismo que se encuentran segmentados. Abreviaciones: ab = articulación basal, ad = articulación distal, s2-6 = pleuras abdominales, p5 = quinto pereípodo, pl2-5 = pleópodos, fl = flagelos y ex = exopodio.

Considerando la abundancia de registros de esta especie en diversos depósitos sedimentarios de Europa (p. ej. M'Coy, 1849; Bell, 1863; Vilanova, 1863; de Tribolet, 1876; Spence-Bate en Lee, 1881; Mallada, 1892; Van Straelen, 1927; Woods, 1928; Glaesner, 1929; Battalier y Calatayud, 1937, 1945 y 1950; Vía, 1951; Förster, 1971; Simpson y Middleton, 1985; Garassino y Schweitzer, 2006; López-Horgue, 2009; Schweitzer *et al.*, 2009; Schweitzer *et al.*, 2010; Astrop, 2011; Robin *et al.*, 2016; López-Horgue y Bodego, 2017; Ferratges, 2017; y Ferratges *et al.*, 2021), Asia (ej. Wang, 1981; Zhang, 2000) y América (ej. Aguirre Urreta, 1989; Feldmann *et al.*, 1995; Feldmann *et al.*, 2007; Vega *et al.*, 2008; González-León *et al.*, 2014, 2015, 2016, 2018, 2019 y 2020) la preservación de pleópodos es más bien rara.

Simpson y Middleton (1985) consideran que los pleópodos en *M. magna* corresponden en forma y tamaño exactamente a las formas de muchos fósiles y organismos nadadores recientes, por lo que, estas estructuras debieron haber funcionado como estructuras nadadoras al menos en un grado limitado. Robin y colaboradores (2016) incluyen una breve caracterización de pleópodos en su descripción sobre *A. magnus* en el Reino Unido: "Pleópodos birrámeos con flagelo largo y estrecho". Los autores infieren que combinaba un modo de vida enterrado parcialmente con caparazón fuera de su madriguera y locomoción libre en áreas abiertas. Lo anterior a partir de la disparidad de elementos epibióticos reconocidos en el caparazón con respecto al pleon y telson.

Los pleópodos están muy desarrollados en decápidos de vida pelágica o que requiere desplazamiento en la columna de agua, por ejemplo, en las gambas, siendo largos y flagelados o modificados a modo de remos (p. ej. Ferratges, 2017).

El ejemplar estudiado en este trabajo (figura 4) conserva algunos detalles morfológicos de los pleópodos (pl) debajo de los segmentos abdominales (s2-5) (SIA01 y IGM=13075). El tercer pleópodo tiene una longitud aproximada de 1.2 cm, esto representa 1/6 de la longitud total del abdomen y telson juntos. Los pleópodos 2-4 son de naturaleza birránea, ya que los flagelos (fl) se encuentran segmentados hacia el extremo distal. Los elementos reportados son similares a los figurados previamente por Simpson y Middleton en (1985 pág. 206, fig. 2k). Las articulaciones basales (ab) están incompletas y aparentemente se encuentran unidas al cuerpo. Por otro lado, las articulaciones distales (ad) al menos en los pleópodos 1-4 se aprecian parcialmente (figura 5A y B).

La morfología de los pleópodos es flagelada, segmentada (parecida a las antenas) y de una forma cilíndrica, por lo que parece poco probable que pudieran mover un volumen significativo de agua. Es probable que su función principal estuviera asociada a la sujeción de los huevos en las hembras y como apéndices copulatorios en los machos (F.A. Ferratges comunicación personal).

Aunque la forma de los pleópodos no es determinante en este caso para establecer el sexo del ejemplar, la forma de los bordes en las pleuras abdominales si lo son. Por lo que, se reconoció al ejemplar como un macho en el que el margen posterior de las pleuras es recto y no redondeado como en las hembras (figura 5A). Esta característica ya se ha reconocido previamente en algunos glifeidos fósiles y recientes (p. ej. Étallon, 1859; Forest *et al.*, 1976; Forest y de Saint Laurent, 1981; Feldmann y De Saint Laurent, 2002; Feldmann *et al.*, 2007 y González León *et al.*, 2019).

Aún no está claro si la función de los pleópodos en *A. magnus* les confería ayuda adicional para desplazarse sobre la columna de agua o si estas estructuras presentan alguna modificación con funciones reproductivas como en el caso de los machos de *Neoglyphea inopinata*.

(Forest y De Saint Laurent, 1976), especie descrita como miembro viviente de un grupo que durante mucho tiempo se consideró extinto desde el Mesozoico (Schram y Ahyong, 2002). En esta especie el primer par de pleópodos están modificados como apéndices copulatorios, compuestos por dos segmentos (Forest y De Saint Laurent, 1981, fig. 22 a-c y fig. 22).

Si bien la presencia de pleópodos en el registro mexicano complementa a la información morfológica de la especie, es necesario el estudio de más fósiles que presenten un mejor grado de preservación en estas delicadas estructuras. Lo anterior permitirá a futuro reforzar aspectos sobre dimorfismo sexual, procesos tafonómicos y las posibles funciones que brindaron dichas estructuras a la aptitud de esta langosta fósil ampliamente distribuida durante del Cretácico Inferior.

## 5. Conclusiones

El análisis de un ejemplar de *Atherfieldastacus magnus* permite reconocer por primera vez la presencia de pleópodos en el registro fósil de México. La preservación moderada de estas estructuras nadadoras permite reconocer su naturaleza birránea, así como información sobre las articulaciones basales y distales. A partir de la observación de la morfología en las pleuras abdominales se puede asignar al ejemplar estudiado como un macho de la especie. El material estudiado añade información que complementa cada vez más el rompecabezas morfológico de esta langosta fósil en México.

## Agradecimientos

Agradezco profundamente al editor en jefe de la Revista Paleontología Mexicana Dr. Josep Anton Moreno Bedmar por su apoyo y comentarios durante el proceso editorial. A todos los revisores anónimos quienes con sus observaciones y acertados comentarios mejoraron sustancialmente el contenido de esta contribución. Agradezco a Fernando Ari Ferratges por sus comentarios sobre los pleópodos en la discusión del ejemplar aquí estudiado. Igualmente le agradezco por permitirme utilizar la reconstrucción sobre *A. magnus* para ilustrar el presente trabajo. Finalmente, también agradezco a la Mtra. Sandra Ramos Amézquita por el excelente apoyo editorial.

## Referencias

Aguirre Urreta, M.B., 1989, The Cretaceous decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula: Palaeontology, 32(3), 499–552.

- Alencar, D.R., De Oliveira, R.G., Pinheiro, P.A., Feitosa-Saraiva, A.A., 2020, New findings on Dendrobranchiata fossils of the Romualdo Formation, Araripe Basin, Northeast of Brazil: Zootaxa, 4731(1), 063–074. doi.org/10.11646/zootaxa.4731.1.4
- Astrop, T.I., 2011, Phylogeny and Evolution of Mecochiridae (Decapoda: Reptantia: Glypheoidea): An Integrated Morphometric and Cladistic Approach: Journal of Crustacean Biology, 31(1), 114–125. doi: 10.1651/10-3307.1
- Bataller i Calatayud, J.R., 1937, Catàleg de les espècies fòssils noves del cretacià de Catalunya i d'altres regions: Arxiu d'Escola Superior d'Agricultura, (n. s.), 3(1), 581–619.
- Bataller i Calatayud, J.R., 1945, Enumeració de les espècies noves del Cretacià de Espanya: Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona (3a é.), núm. 571, t. 27 (11), 373–441.
- Bataller i Calatayud, J.R., 1950, Sinopsis de las especies nuevas del Cretacià de España: Pars. IX, Arthropoda, Annales de la Escuela de Peritos Agrícolas, 9, 418–428, 12 figs.
- Bell, T., 1863, A Monograph of the Fossils Malacostracous Crustacea of Great Britain. Part II. Crustacea of the Gault and Greensand: Palaeontographical Society Monographs, The Palaeontographical Society, London, pp. 21
- Burkenroad, M.D., 1963, The evolution of the Eucarida (Crustacea, Eumalacostraca), in relation to the fossil record: Tulane Studies in Geology, 2, 3–17.
- de Tribolet, M., 1876, Description de quelques espèces de crustacés décapodes du Valanginien, Néocomien et Urgonien de la Haute-Marne, du Jura et des Alpes: Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel, X, 295–304.
- Étallon, A., 1859, Description des Crustacés fossiles de la Haute-Saône et du Haut-Jura: Bulletin de la Société Géologique de France, Series 2(16), 169–205.
- Feitosa-Saraiva, A.A., Pinheiro, P.A., Santana, W., 2018, A remarkable new genus and species of the planktonic shrimp family Luciferidae (Crustacea, Decapoda) from the Cretaceous (Aptian/Albian) of the Araripe Sedimentary Basin, Brazil: Journal of Paleontology, 92(3), 1–7. doi.org/10.1017/jpa.2018.5
- Feldmann, R.M., De Saint Laurent, M., 2002, *Glyphea foresti* n. sp. (Decapoda) from the Cenomanian of northern territory, Australia: Crustaceana, 75, 359–373. doi: 10.1163/156854002760095435
- Feldmann, R.M., Vega, F.J., García-Barrera, P., Rico-Montiel, R., Martínez López, L., 1995, A New Species of *Meyeria* (Decapoda: Mecochiridae) from the San Juan Raya Formation (Aptian: Cretaceous) Puebla State, Mexico: Journal of Paleontology, 69(2), 402–406. doi.org/10.1017/S0022336000034740
- Feldmann, R.M., Vega, F.J., Martínez-López, L., González-Rodríguez, K.A., González-León, O., Fernández-Barajas, R.M., 2007, Crustacea from the Muhi Quarry (Albian Cenomanian), and a review of Aptian Mecochiridae (Astacidea) from México: Annals of Carnegie Museum, 76(4), 135–144. doi.org/10.2992/0097-4463(2007)76[145:CFTMQA]2.0.CO;2
- Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Blażejowski B., 2015, A new species of lobster (Glypheoidea: Mecochiridae) from the Late Jurassic (late Tithonian) Lagerstätte from central Poland: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläonlogie, Abhandlungen, 275(1), 107–114. doi: 10.1127/njgp/2015/0457
- Ferratges, F.A., 2017, Los crustáceos fósiles de las cuencas Surpirenaicas: Cuadernos de Paleontología Aragonesa, 8, 100 pp.
- Ferratges, F.A., Hyžný, M., Zamora, S., 2021, Taphonomy and systematics of decapod crustaceans from the Aptian (Lower Cretaceous) in the Oliete Sub-basin (Teruel, Spain): Cretaceous Research, 122 (2021), 104767. doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104767
- Forest, J., de Saint Laurent, M., Chace F.A., 1976, *Neoglyphea inopinata*: a crustacean “living fossil” from the Philippines: Science, 192, 884. doi: 10.1126/science.192.4242.884

- Forest & de Saint Laurent, 1981, La morphologie externe de *Neoglyphea inopinata*, espèce actuelle de Crustacé Décapode Glypheide. En: Rés. Camp. MUSORSTOM, I. Philippines (18-28 mars 1976), 1(2): Mémoires de l'Office de la Recherche scientifique et technique Outre-Mer, 91, 51-84, figs.1-28.
- Förster, R., 1971, Die Mecochiridae, eine spezialisierte Familie der mesozoischen Glypheoidea (Crustacea, Decapoda): Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 137, 396-421.
- Garassino, A., Schweigert, G., 2006, The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions. Part I. Infraorders Astacidea, Thalassinidea, and Palinura: Memorie della Società Italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano, 34(1) 1-64.
- Glaessner, M.F., 1929, Crustacea Decapoda: Fossilium Catalogus I: Animalia Pt. 41 pp.
- González-León, O., Moreno-Bedmar, J.A., Vega, F.J., 2014, Morphology and ontogeny of the fossil lobster *Meyeria magna* M'Coy, 1849 (Astacidae, Mecochiridae) from the Lower Cretaceous (Lower Aptian) of Mexico, United Kingdom, and Spain: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 271(1), 49-68. doi: 10.1127/0077-7749/2014/0376
- González-León, O., Jeremiah, J., Schlagintweit, F., Bover-Arnal, T., Moreno-Bedmar, J.A., Mendoza-Rosales, C., Vega, F.J., 2015, Novel contributions and errata of the work "Morphology and ontogeny of the fossil lobster *Meyeria magna* M'Coy, 1849 (Astacidae, Mecochiridae) from the Lower Cretaceous (Lower Aptian) of Mexico, United Kingdom, and Spain": Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 276(3), 323-334. doi: 10.1127/njgpa/2015/0492
- González-León, O., Patarroyo, P., Moreno-Bedmar, J.A., Nyborg, T., Vega, F.J., 2016, A new record and cuticular structure of *Meyeria magna* (Decapoda, Mecochiridae) from the lower Albian (Lower Cretaceous) of Colombia: Cretaceous Research, 57, 342-349. doi.org/10.1016/j.cretres.2015.08.006
- González-León, O., Moreno-Bedmar, J.A., Vega, F.J., Oviedo-García, A., Franco-Rubio, M., 2018a, Review of *Meyeria mexicana* Rathbun, 1935 (Glypheidea, Mecochiridae) from the upper Aptian (Cretaceous) of Chihuahua, northern Mexico: Cretaceous Research, 91, 111-125. doi.org/10.1016/j.cretres.2018.05.009
- González-León, O., Vega, F., Ferratges, A.A., Moreno-Bedmar, J.A., 2018b, La presencia del crustáceo fósil *Atherfieldastacus magnus* en México: Nuestra Tierra, UNAM, diciembre 2018, 11-15.
- González-León, O., Moreno-Bedmar, J.A., Gómez-Cruz, A. de J., Bermudez, H.D., Moreno-Sánchez, M., Vega-Sandoval, F.A., Vega, F., 2019, *Atherfieldastacus magnus* (M'Coy, 1849), a widely distributed crustacean during Early Cretaceous (Valanginian-Albian) times: Journal of South American Earth Sciences 95, 102261. doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102261
- González-León, O., Moreno-Bedmar, J.A., Barragán-Manzo, R., Vega, F., 2020, Well-preserved cuticle of *Atherfieldastacus magnus* (Decapoda, Glypheoidea) from the Aptian of Mexico: Geologija 63(1), 55-62. doi.org/10.5474/geologija.2020.006
- Gueriau, P., Charbonnier, S., Clément, G., 2014, First decapod crustaceans in a late Devonian continental ecosystem: Paleontology, 57(6), 1203-1213. doi: 10.1111/pala.12111
- Harbort, E., 1905, Die Fauna der Schaumburg-Lippeschen Kreidemulde: Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt, neue Folge, 14, 10-22.
- Haug, C., Nyborg, T., Vega, F., 2013, An exceptionally preserved upogebiid (Decapoda: Reptantia) from the Eocene of California: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 65(2), 235-348.
- Huang, J., Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Hu, S., Zhou, C., Benton, M.J., Zhang, Q., Wen, W., Xie, T., 2013, New shrimp (Decapoda, Dendrobranchiata, Penaeoidea) from the middle Triassic of Yunnan, southwest China: Journal of Paleontology, 87(4), 603-611. doi:10.1666/13-024
- Kensley, B., Williams, A.B., 1990, *Axiopsis eximia*, a new thalassinidean shrimp (Crustacea, Decapoda, Axidae) from the middle Eocene of South Carolina: Journal of Paleontology, 64(5), 798-802.
- Kitchin, F.L., 1908, The invertebrate fauna and palaeontological relations of the Uitenhage Series: Annals of The South African Museum, 7, 212-268.
- Latreille, P.A., 1802-1803, Histoire naturelle, général et particulière des crustacés et des insectes (vol. 3): Paris, F. Dufart, 468 pp.
- Lee, J.L., 1881, Notebook of an Amateur Geologist: London (Longmans Green), 90 pp.
- López-Horgue, M.A., 2009, New occurrences of *Meyeria magna* M'Coy, 1849 (Decapoda, Mecochiridae) in the early Aptian and early Albian of the Basque Cantabrian Basin (North Spain): Geogaceta, 47, 25-28.
- López-Horgue, M.A., Bodego, A., 2017, Mesozoic and Cenozoic decapod crustaceans from the Basque-Cantabrian basin (Western Pyrenees): new occurrences and faunal turnovers in the context of basin evolution: Bulletin de la Société Géologique de France, 188(14), 1-28. doi.org/10.1051/bsgf/2017180
- Luque, J., Feldmann, R.M., Vernygora, O., Schweitzer, C. E., Cameron, C., B. Kerr, K.A., Vega F.J., Duque, A., Strange M., Palmer A.R., Jaramillo C., 2019, Exceptional preservation of mid-Cretaceous marine arthropods and the evolution of novel forms via heterochrony: Science Advances, 5, eaav 3875. doi: 10.1126/sciadv.aav3875
- Mallada, L., 1892, Catálogo general de las especies fósiles encontradas en España: Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España, 18, 1-253.
- Maisey, J.G., De Carvalho, M. da G.P., 1995, First Records of Fossil Sergestid Decapods and Fossil Brachyuran Crab Larvae (Anthropoda, Crustacea), with Remarks on Some Supposed Palaemonid Fossils, from the Santana Formation (Aptian-Albian, NE Brazil): American Museum Novitates, 3132, 20 pp.
- M'Coy, F., 1849, On the Classification of some British Fossil Crustacea, with notices of new Forms in the University Collection at Cambridge: The Annals and Magazine of Natural History, 2(4), 330-335.
- Miller, G.L., Ash, S.R., 1988, The oldest freshwater decapod crustacean, from the Triassic of Arizona: Paleontology, 31(2), 273-279.
- Oliveira, N.C., Silva, J.H., Barros, O.A., Pinheiro, A.P., Santana, W., Feitosa-Saraiva, A.A., Ferreira, O.P., Freire, P.T.C., Paula, A.J., 2015, Large-Field Electron Imaging and X-ray Elemental Mapping Unveil Morphology, Structure and Fractal Features of a Cretaceous Fossil at the Centimetre Scale: Analytical Chemistry, 87(19), 10088-10095. doi.org/10.1021/acs.analchem.5b02815
- Robin, N., Charbonnier, S., Merle, D., Simpson, M., Petit, G., Fernandez, S., 2016, Bivalves on mecochirid lobsters from the Aptian of the Isle of Wight: Snapshot on an Early Cretaceous palaeosymbiosis: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 453, 10-19. doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.03.025
- Ruppert y Barnes, 1996, Zoología de los Invertebrados: Sexta edición, McGraw-Hill/Interamericana, Madrid, 1001 pp.
- Saraiva, A.A., Nunes-Pralon, B.G., Gregati, R.A., 2009, Taxonomic remarks on Brazilian Cretaceous Decapoda from Araripe Basin, Brazil, and ecological inferences: Journal of Geoscience, 5(2), 70-74. doi: 10.4013/gaea.2009.52.03
- Schram, F.R., Ah Yong, S.T., 2002, The higher affinities of *Neoglyphea inopinata* in Particular and the Glypheoidea (Decapoda Reptantia) in General: Crustaceana, 75(2-3), 629-635. doi: 10.1163/156854002760095651
- Simpson, M.I., Middleton, R., 1985, Gross Morphology and the Mode of Life of Two Species of Lobster from the Lower Cretaceous of England: *Meyeria ornata* (Phillips) and *Meyerella magna* (M'Coy): Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 76, 203-215. doi.org/10.1017/S0263593300010440

- Schweigert, G., Garassino, A., 2003, New studies of decapod crustaceans from the Upper Jurassic lithographic limestones of southern Germany: Contributions to Zoology, 72(2-3), 173–179. doi: 10.1163/18759866-0720203022
- Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., 1997, Sexual dimorphism in fossil and extant species of *Callianopsis* de Saint Laurent: Journal of Crustacean Biology, 17(2), 236–252. doi.org/10.1163/193724097X00279
- Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., Lazar, I., 2009, Fossil Crustacea (excluding Cirripedia and Ostracoda) in the University of Bucharest collections, Romania, including two new species: Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, 35, 1–14.
- Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., Garassino, A., Karasawa, H., Schweigert, G., 2010, Systematic List of Fossil Decapod Crustacean Species: Crustacea Monographs, 10, 1–230.
- Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., Hu, S., Huang, J., Zhou, C., Zhang, Q., Wen, W., Xie, T., 2014, Penaeoid Decapoda (Dendrobranchiata) from the Luoping Biota (Middle Triassic) of China: systematics and taphonomic framework: Journal of Paleontology, 88(3), 457–474. doi.org/10.1666/13-039
- Schweigert, G., Garassino, A., Passini, G., 2016, The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions. Part II. Superfamily Penaeoidea and infraorder Caridea: Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, XLI, 3–40.
- Taylor, R.S., 1999, The fossil Crustacea of China: their taxonomy, paleobiology, biogeography and phylogenetic relationships; Fac. der Biologie, 63–84.
- Van Straelen, V.E., 1925, Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période Jurassique: De Académie Royale de Belgique, Classe des Sciences, Mémoires, 2(7), 1–462.
- Van Straelen, V.E., 1927, Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la Péninsule ibérique: Eos, 3, 69–79.
- Vega, F.J., Feldmann, R.M., Etayo-Serna, F., Bermúdez-Aguirre, H.D., Gómez, J., 2008, Occurrence of *Meyeria magna* M'Coy, 1849 in Colombia: a widely distributed species during Aptian times: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 60(1), 1–10.
- Vía, L., 1951, Contribución al estudio de los decápodos del secundario en España: Anales de la Escuela de Peritos Agrícolas y de Especialidades Agropecuarias y de los Servicios Técnicos de Agricultura de España, 10, 151–180.
- Vilanova, J., 1863, Ensayo de descripción geognóstica de la provincia de Teruel en sus relaciones con la agricultura de la misma: Junta general de Estadística, Madrid, 312 pp.
- Wang, Y., 1981, In the Scientific Expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, 1981, Palaeontology of Xizang (Book III): Beijing, Science Press, 349–354.
- Woods, H., 1928–1931, A monograph of the fossil macrurous Crustacea of England: Palaeontographical Society Monographs, 122 pp., London (The Palaeontographical Society).
- Woodward, H., 1900, Further notes on podophthalmous crustaceans from the Upper Cretaceous formation of British Columbia: Geological Magazine, New Series, 7, 432–435.
- Yanbin, S., Schram, F.R., Taylor, R.S., 2001, Morphological variation in fossil crayfish of the Jehol biota, Liaoning Province, China and its texonomic discrimination: Chinese Science Bulletin, 46(1), 26–33. doi: 10.1007/BF03183202
- Zhang, K.J., 2000, Cretaceous palaeogeography of Tibet and adjacent areas (China): tectonic implications: Cretaceous Research, 21(1), 23–33. doi.org/10.1006/cres.2000.0199
- Zittel, K.A. von, 1885, Handbuch der Palaeontologie, 1(2). Mollusca und Arthropoda: München and Leipzig, R. Oldenbourg, 893 pp.

## Mecanismos de alteración tafonómicos y paleoecológicos del yacimiento fosilífero de la Formación Agua Nueva, en Vallecillo, Nuevo León

### *Taphonomic and paleoecological alteration mechanisms of the fossiliferous deposit of the Agua Nueva Formation, in Vallecillo, Nuevo León*

Guadiana-Padilla, Greta<sup>1</sup> , Silva-Martínez, Luis Encarnación<sup>1,\*</sup> 

<sup>1</sup>Laboratorio de Paleobiología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Av. Pedro de Alba y Manuel L. Barragán s/n, Ciudad Universitaria, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México. C.P. 66455. <https://orcid.org/0000-0001-6770-4705>; <https://orcid.org/0000-0001-9152-734X>

\* aluis.silva.paleo@gmail.com

#### Resumen

Se describen los procesos de alteración tafonómicos de algunos ejemplares fósiles colectados en dos canteras del municipio de Vallecillo en Nuevo León, México, afloramiento que corresponde al Cenomaniano medio-Turoniano del Cretácico Superior. Aunado a esto, se realizaron análisis de microfacies para conocer el ambiente de depósito con base a texturas, microfacies y contenido microfaunístico para posteriormente, inferir las condiciones paleoambientales de la zona de muestreo que permitieron la preservación de los fósiles en el yacimiento fosilífero. Se infiere que existió un evento de anoxia local provocado por un estancamiento, fenómeno que permitió la preservación del material de Vallecillo.

**Palabras clave:** Cretácico Superior, Formación Agua Nueva, mecanismos de alteración tafonómica.

#### Abstract

*The taphonomic alteration processes of some fossil specimens collected in two quarries in the municipality of Vallecillo in Nuevo León, Mexico, an outcrop corresponding to the middle Cenomanian-Turonian of the Upper Cretaceous, are described. In addition, microfacies analyses were carried out to know the depositional environment based on textures, microfacies and microfaunal content, in order to infer the paleoenvironmental conditions of the sampling area that allowed the preservation of the fossiliferous deposit. It is inferred that there was a local anoxia event caused by stagnation, a phenomenon that allowed the preservation of the Vallecillo material.*

**Keywords:** Upper Cretaceous, Agua Nueva Formation, taphonomic alteration processes.

**Cómo citar / How to cite:** Guadiana-Padilla, G., Silva-Martínez, L.E., (2022). *Mecanismos de alteración tafonómicos y paleoecológicos del yacimiento fosilífero de la Formación Agua Nueva, en Vallecillo, Nuevo León*. Paleontología Mexicana 11(1), 21–28.

Manuscrito recibido: Diciembre 5, 2022.

Manuscrito corregido: Mayo 23, 2022.

Manuscrito aceptado: Mayo 28, 2022.



## 1. Introducción

El municipio de Vallecillo ha sido, históricamente, un lugar de explotación de minerales como plata y plomo, que data de la época de la colonia hasta días recientes, en los que se extrae la “piedra de Vallecillo”. La piedra laja se presenta en capas muy delgadas de donde se extraen fragmentos cortados de secciones correspondientes a la estratificación en los afloramientos rocosos. Algunos autores como Blanco-Piñón *et al.* (2001), indican que las capas fosilíferas de Vallecillo alcanzan espesores de 4 m, y están formadas de margas de colores rosados con laminación milimétrica, paralela a los estratos. Estas capas están intercaladas con bancos de lutita laminar de 2–6 cm. La secuencia fosilífera subyace a calizas grises de 30 cm y lutitas que pertenecen a la Formación Agua Nueva. Posteriormente, Blanco-Piñón (2003a) propone el nombre de “Miembro Vallecillo” debido a las particularidades que presenta la litología del afloramiento, como lo son la presencia de margas fosilíferas con laminación milimétrica, nódulos y bandas de óxidos entre los estratos. Desde su descubrimiento como yacimiento fosilífero en la década de los noventa, la localidad ha sido importante y reconocida a nivel mundial por su relevante contenido faunístico, el cual va desde bivalvos y ammonoideos, hasta peces y reptiles. Entre los reportes de peces se encuentran especies endémicas y en estados de conservación excepcionales, tales como la preservación de partes blandas de invertebrados, que incluyen los sifones en ammonoideos, o las vísceras en peces y reptiles. En el presente trabajo se analizarán los procesos tafonómicos que atravesaron algunos ejemplares fósiles de la localidad, y las implicaciones paleoambientales que contribuyeron a su preservación.

## 2. Descripción del área de estudio

La sección muestreada se localiza en el municipio de Vallecillo, Nuevo León. Las canteras se localizan a 4 km hacia el suroeste de la cabecera municipal de Vallecillo, Nuevo León, México, llegando por la carretera nacional 85, y se sitúan en las coordenadas 26°39'34.80" N y 99°59'12.68" O. El afloramiento está conformado por una secuencia de marga y caliza arcillosa, con intercalaciones de lutita laminar de estratificación milimétrica, que presenta algunos horizontes de materiales con alto contenidos de óxidos de hierro, tales como la limonita y la goethita. (Figura 1).

## 3. Material y métodos

Se siguieron los protocolos de muestreo en campo propuestos por Compton (1962). Se realizó el levantamiento del perfil estratigráfico, por medio de un

registro de las características del afloramiento, colectando muestras de roca y material fósil, que a su vez se marcaron y almacenaron en bolsas de polietileno para su posterior procesamiento en el laboratorio. A la par, se llevó a cabo el registro fotográfico, que forma parte de la caracterización tafonómica del material. En este se utilizó el método de análisis tafonómico estandarizado por Fernández-López (1988, 1997, 999, 2000), que consiste en la observación de asociaciones conservadas, características estructurales, y ubicación en el estrato entre otros elementos que se encuentran *in situ*. En conjunto con los resultados de los análisis de texturas y microfacies, esto nos permite interpretar los procesos que atravesó cada ejemplar fósil, desde el momento de su muerte hasta el instante de ser encontrados y analizados en el laboratorio.

Los análisis paleontológicos incluyen características geológicas y taxonómicas. Para analizar la roca se elaboraron láminas delgadas, siguiendo el método de Reed y Mergner (1953), con el propósito de analizarlas bajo el microscopio, y así determinar el ambiente de depósito, textura y microfacies, mediante los criterios de Dunham (1962), Folk (1962), Wilson (1975) y Flügel (1982), los cuales permitieron la posterior reconstrucción paleoambiental.

## 4. Resultados

### 4.1 Mecanismos de alteración tafonómica

Las dos principales divisiones de los mecanismos de alteración tafonómica son la bioestratinomía (que incluye procesos previos al enterramiento del organismo) y la fosildiagénesis (todo lo que acontece desde el enterramiento definitivo).

Entre los mecanismos bioestratinómicos tenemos a todos los procesos físicos, químicos y biológicos. En la Figura 2a, se observa un proceso químico conocido como disolución, en el cual se destruye el aragonito de la concha del organismo, de manera que deja expuesta la impresión de las partes internas. Por otro lado, en las Figuras 2b y 2c se observa un fenómeno biológico conocido como incrustación, en el cual se registra huella de actividad. En este caso, esto representa una asociación simbiótica de otro grupo, (Cirripedia), en la concha de los ejemplares de *Pseudaspidoceras* sp. En la Figura 3 se observan ejemplos de procesos físicos, entre los que se incluyen a la erosión y el transporte. En la Figura 3a se muestra un crustáceo que presenta pérdidas de partes. Esto se debe a un proceso de erosión bioestratinómica en donde se presenta la desarticulación del organismo, y la pérdida por desgaste y dispersión de sus partes. En la Figura 3b se observa el mismo fenómeno. En este caso queda solo el cráneo de un *Rhyncodercetis* sp., mientras que el cuerpo se pierde previo al proceso de litificación. Lo mismo sucede en la Figura 3d, donde se observan las vértebras de un pez y la evidente pérdida del material. En casos como este,

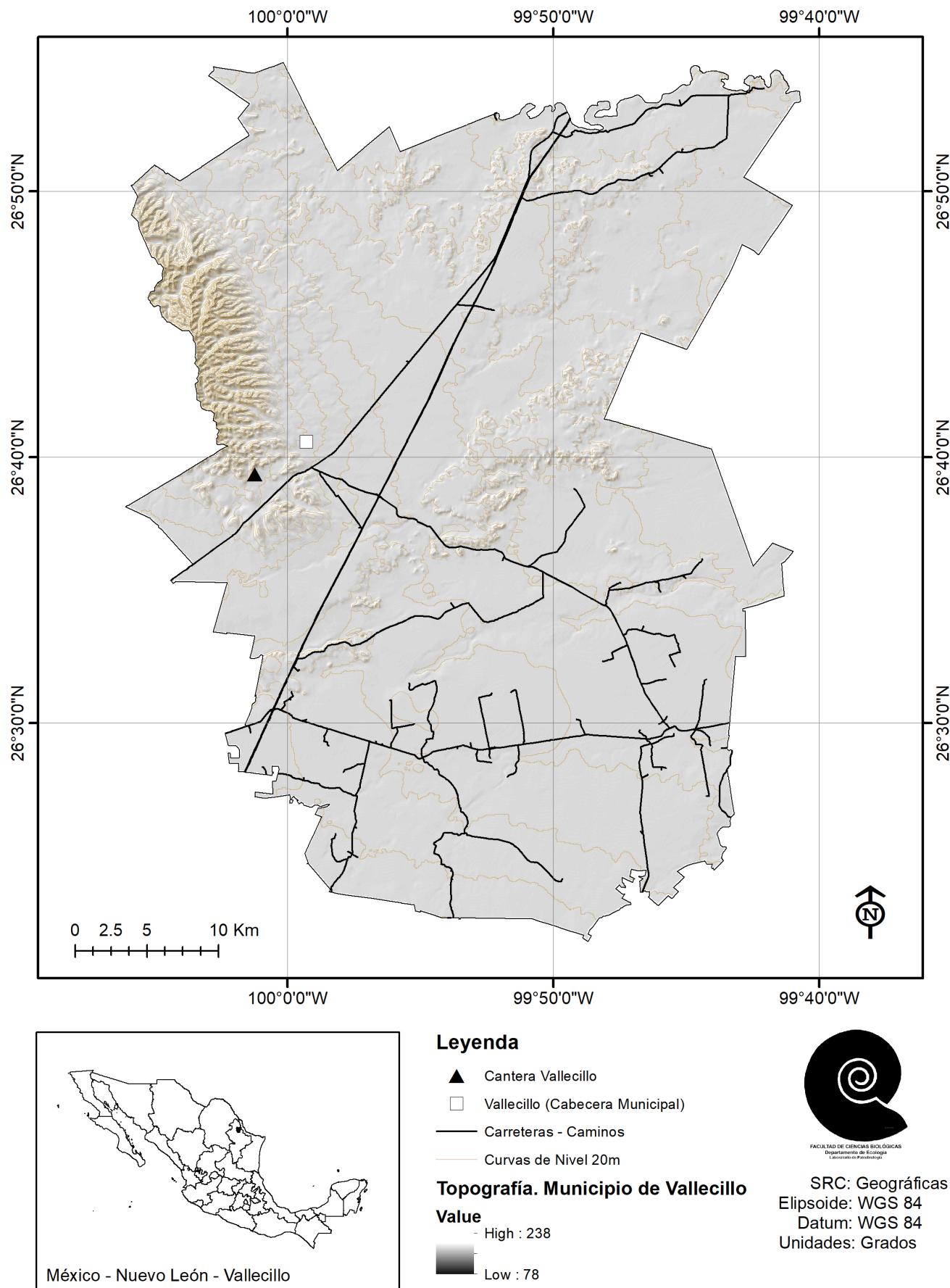


Figura 1. Mapa del área de estudio.

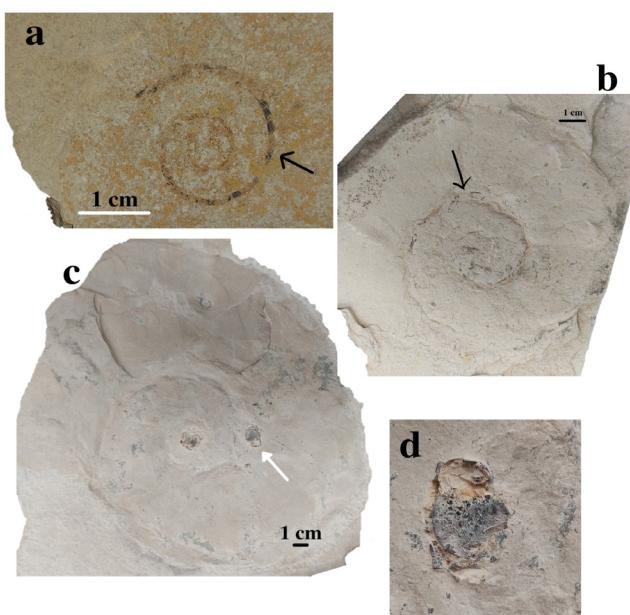


Figura 2. a Disolución, no existe rastro de la concha y marcado con una flecha, se presenta la mineralización del sifón en óxidos de hierro. b y c Incrustaciones de bivalvos en *Pseudaspidoceras* sp. d Acercamiento de la imagen c que muestra la epigénesis en el bivalvo incrustado sobre el ammonideo.

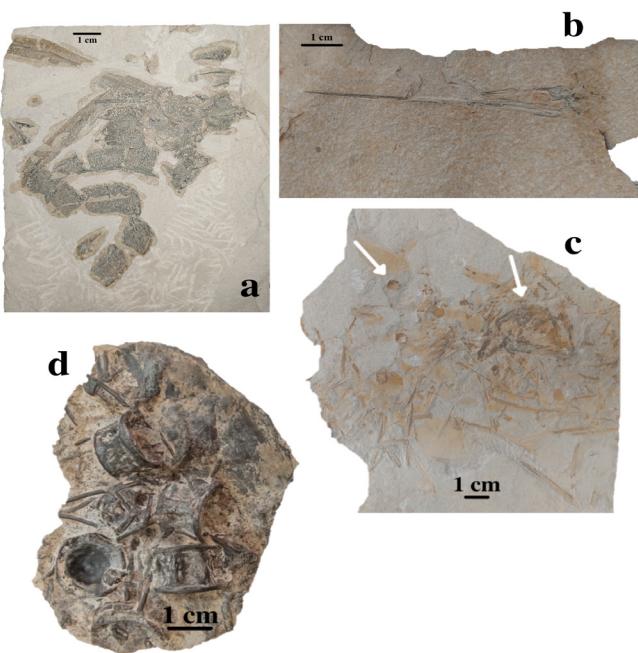


Figura 3. a Erosión bioestratinómica, pérdida y desarticulación de partes de cangrejo. b Desarticulación y pérdida en un *Rhyncodercetis* sp. c Desarticulación en osteóctio no identificado. Las flechas indican la cabeza y una vértebra en posición paralela al estrato. d Desarticulación en vértebras de pez no identificado.

se puede interpretar que el organismo estuvo sometido a un régimen de desplazamiento lo suficientemente evidente para generar pérdidas de sus partes, de modo que dió origen a un fósil alóctono. Sin embargo, para concluir esto se deberían considerar de igual manera las condiciones finales del yacimiento. Por ejemplo, en la Figura 3 se observa también la desarticulación de un pez no identificado, pero sus vértebras y espinas se encuentran en el mismo lugar, de modo que presenta cambios en la orientación conforme al estrato del que fueron recolectados. Esto indica que la desarticulación de sus partes se llevó a cabo por movimientos en el sustrato, y no debido a desplazamientos en la corriente del agua.

Los procesos fosildiagenéticos también se presentan de distintas formas. El aplastamiento es un fenómeno que sucede al inicio de la fosildiagénesis, y se genera debido a la compactación que experimenta el organismo, por los sedimentos que lo sepultan antes de la formación de los moldes. Este proceso aparece en varias de las imágenes, pero en la Figura 4, se representa marcado con una flecha, para señalar el aplastamiento de algunas de sus vértebras. Otro de los mecanismos es la mineralización, la cual presenta varios tipos de procesos y consiste en un intercambio o adición molecular a nivel orgánico. En la Figura 2a, señalado con una flecha, se encuentra el sifón de un ammonite. Este fenómeno corresponde al proceso de mineralización por concreción, que se origina por la formación de nuevos minerales en los espacios entre las partículas que rellenan los elementos conservados. En este caso, los minerales son de tipo ferruginoso. Este tipo de fósil suele formarse en restos orgánicos en fase de descomposición, cuando el ambiente es relativamente confinado. La Figura 4c presenta un ejemplar parcialmente preservado de *Goulimimichthys roberti* (Blanco y Calvin, 2003), y señalados con una flecha en la Figura 4 se encuentran partes del estómago y los intestinos, que incluyen materia fecal. La presencia de estas partes blandas, que suelen ser las primeras en ser consumidas o descompuestas, permite inferir la ausencia de carroñeros o detritívoros, quienes usualmente se alimentan de estos restos. También nos señalan que la descomposición fue anaeróbica, en un ambiente reductor donde es mucho más lenta y menos eficiente, lo que permitió la conservación de dichas estructuras.

La epigénesis consiste en el intercambio molecular que se da en las partes inorgánicas del animal, como las conchas en invertebrados o los huesos en peces. Concluye con la formación de un molde, proceso en el cual el sedimento posteriormente litificado adopta la forma del organismo. La Figura 2d representa la epigénesis en invertebrados, mientras que los peces de las Figuras 4 y 4b, lo hacen en vertebrados. Se observa nuevamente la concreción de elementos y compuestos, en este caso alrededor o sobre el molde o impresión del fósil. En la Figura 5a lo vemos representado en el *Inoceramus labiatus* (Schlotheim, 1813) y por *Tselfatia formosa* (Arambourg, 1943) en las Figuras 5b y 5c.

#### 4.1 Interpretación paleoambiental

Del análisis de las láminas delgadas se determinó una textura (Dunham, 1962; Folk, 1962) predominantemente mudstone, con algunas capas consecutivas con una textura wackestone, en la cual los principales aloquímicos fueron los foraminíferos planctónicos, con una matriz micrítica con abundante presencia de granos de óxidos y calcita. El ambiente de depósito, conforme a los análisis de microfacies estándar de Wilson (1975), y a Flügel (1982), se ubica como SMF 3, lo que corresponde a un mudstone de plataforma externa o incluso a una cuenca (Figura 6) (Tablas 1 y 2).

La sedimentación y posterior litificación del sedimento, se dio bajo condiciones particulares. La región de Vallecillo presenta entre sus características, un yacimiento tipo “konservat-Lagerstätte” (Blanco-Piñón, 2003b; Ifrim y Stinnesbeck, 2007; Stinnesbeck *et al.*, 2020), que se refiere a zonas en las que la conservación del registro fósil es realmente buena, dando origen a fósiles de partes blandas, que inclusive abarcan tejido conectivo y piel. Este tipo de fosilización se restringe a menos de 200 sitios del planeta, de los cuales uno de los más importantes corresponde a las Lutitas de Burgess, localizado en la provincia de Columbia Británica en Canadá. Aquí se identificaron especies de invertebrados de la explosión del Cámbrico. Otro ejemplo es la Caliza de Solnhofen en Alemania, del periodo Jurásico, en la cual se identificaron los *Archaeopteryx* mejor preservados del mundo. En cuanto al material que se ha reportado en la localidad fosilífera de Vallecillo, se encuentran organismos endémicos, tales como los peces *Goulmimichthys roberti* y *Vallecillichthys multivertebratum* (Blanco y Calvin, 2003). Recientemente se reportó también el polémico tiburón águila *Aquilolamna milarcae* (Vullo *et al.*, 2021) y reptiles como el *Mauriciosaurus fernandezi* (Frey *et al.*, 2017), todos excelentemente preservados.

#### 5. Discusión

Durante el muestreo se corroboró la presencia de las coloraciones y los grosores de los estratos indicados por Blanco-Piñón *et al.* (2001), además de la característica de laminación milimétrica, que es el factor de formación de la famosa “piedra de Vallecillo”. Así mismo, los autores indican, refiriéndose a las características tafonómicas, que en la región de Vallecillo las partes refractarias, las cuales resisten mejor a la descomposición orgánica, presentan diferentes estados de preservación debido a la distinta composición química que tiene cada grupo fósil. El autor reporta cementación en los restos conservados de los vertebrados, además de un neomorfismo en bivalvos, observable también en el reemplazamiento del material original en ejemplares de peces. En los presentes resultados, la presencia de partes blandas se encontró en 2 ejemplares bien preservados, uno

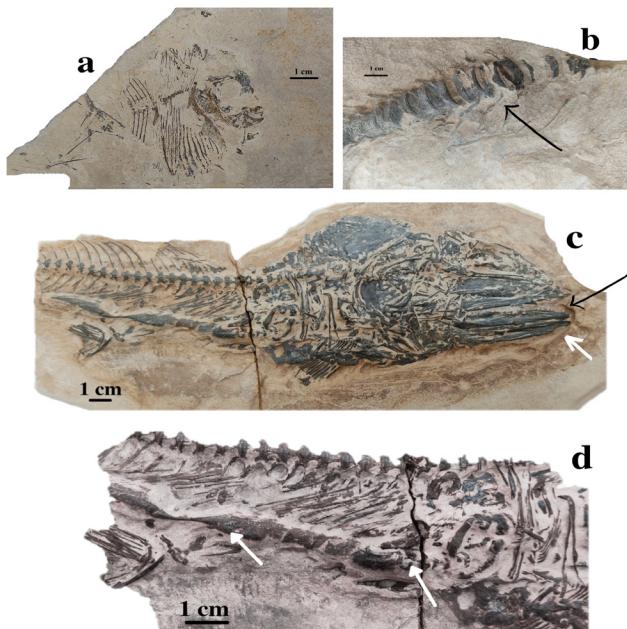


Figura 4. **a** Aplastamiento y epigénesis en *Nursallia* sp. **b** Aplastamiento en vértebras de pez no identificado **c** *Goulmimichthys roberti*, marcada con una flecha, la mandíbula ligeramente abierta **d** *Goulmimichthys roberti*, marcados con flechas el estómago e intestinos.

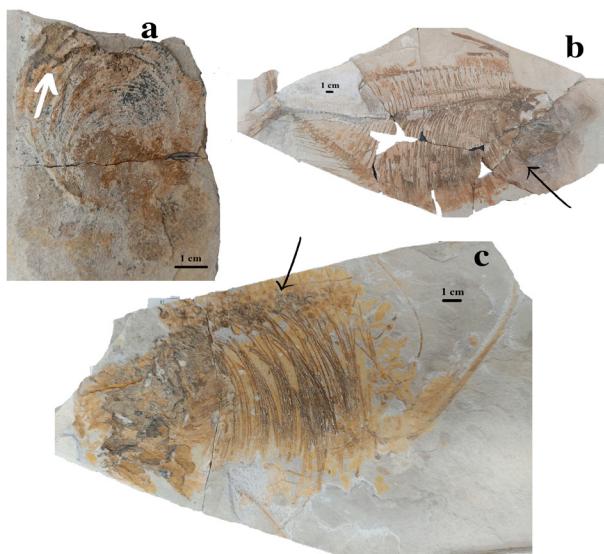


Figura 5. **a** Epigénesis y concreción a *Inoceramus labiatus* **b** y **c** *Tselfatia formosa*.

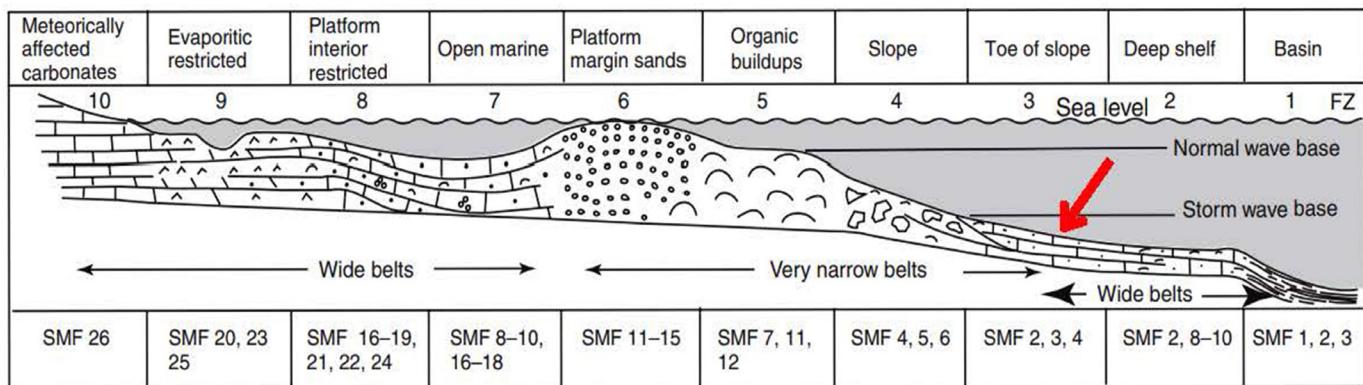


Figura 6. Diagrama de zonas de facies y tipos estándar de microfacies, en el cual, marcado con una flecha roja, aparece señalada la zona de plataforma abierta, justo bajo la zona de oleaje, característica que favorece la conservación fósil de la localidad, en las canteras de Vallecillo, Nuevo León, México. Modificado de Boggs Jr. (2009).

Tabla 1. Análisis de la Cantera 1, con clave CVG-1.

No. de lámina	Clave lámina	Capa	Color intemperizado	Color fresco	Textura	Matriz	Microfacies
1	1CVG_0	0	5YR 7/2	10R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
2	1CVG_1B	1	5YR 7/2	10YR 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
3	1CVG_1T		5YR 6/4	5YR 6/4	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
4	1CVG_2B		5YR 7/2	5YR 5/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
5	1CVG_2M	2	10YR 5/4	5YR 7/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
6	1CVG_2T		5YR 7/2	10R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
7	1CVG_4	4	5YR 7/2	10R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
8	1CVG_6B	6	5YR 7/2	10YR 8/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
9	1CVG_6T		5YR	10R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
10	1CVG_7B	7	5YR	10R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
11	1CVG_7T		5YR 6/4	10YR 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
12	1CVG_8	8	10YR 8/2	10YR 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
13	1CVG_9B	9	5YR 7/2	10R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
14	1CVG_9T		10YR 8/2	5R 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
15	1CVG_10	10	5R 6/2	5YR 7/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
16	1CVG_11	11	5YR 7/2	10YR 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
17	1CVG_12	12	10YR 8/2	10YR 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
18	1CVG_13	13	10YR 8/2	5YR 7/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
19	1CVG_14B	14	5YR 7/2	10YR 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
20	1CVG_14T		10YR 7/4	5YR 7/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
21	1CVG_15	15	5YR 5/6	5YR 7/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
22	1CVG_16	16	10YR 5/4	5R 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
23	1CVG_17B	17	10YR 6/2	10YR 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
24	1CVG_17M		5YR 6/4	5YR 5/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
25	1CVG_17T		10YR 6/2	10YR 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
26	1CVG_18B	18	10YR 8/2	10YR 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
27	1CVG_18T		10YR 8/2	10R 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
28	1CVG_19	19	10YR 8/2	5R 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR

Tabla 2. Análisis de la Cantera 2, con clave CVG-2.

No. de lámina	Clave lámina	Capa	Color intemperizado	Color fresco	Textura	Matriz	Microfacies
1	2CVG_1B	1	5R 6/2	10R 2/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
2	2CBG_1T		10YR 7/4	5R 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
3	2CVG_2	2	5YR 7/2	5R 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR
4	2CVG_3T	3	10R 6/2	5R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
5	2CVG_4B	4	10R 6/2	5R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
6	2CVG_4M		10R 6/2	5R 4/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
7	2CVG_4T		5YR 7/2	5YR 6/4	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
8	2CVG_5B	5	10YR 8/2	5YR 7/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
9	2CVG_5T		10YR 6/2	5R 6/2	Mudstone	Micrítica	SMF 3-FOR
10	2CVG_6T	6	10YR 4/2	10R 6/2	Wackestone	Micrítica	SMF 3-FOR

de ammonite no identificado y otro del pachyrhizodontidae *Goulimimichthys roberti*, parcialmente preservado. Esto es evidencia de la falta de desplazamiento del cadáver, y muestra la preservación del estómago y los ciegos intestinales, e inclusive de materia fecal. (Figuras 4c y 4d). Stinnesbeck *et al.* (2020) hacen un análisis tafonómico de la especie *Goulimimichthys roberti*, y mencionan la abundancia de individuos completos y articulados en las áreas de Vallecillo y Múzquiz. Los mismos autores indican que los individuos se conservan con la boca abierta y las aletas dorsal, pectoral y pélvica extendidas, lo que interpretan como el resultado del estrés respiratorio. El ejemplar reportado en este trabajo presenta mineralización de partes blandas que denotan que no experimentó depredación, probablemente ya que los depredadores se encontraban bajo las mismas condiciones de poca oxigenación en las aguas de Vallecillo. Ifrim y Stinnesbeck (2007) analizaron ammonoideos de Vallecillo, y mencionan la presencia de organismos alóctonos debido al desplazamiento del cadáver desde la zona de muerte, por lo que interpretan esto por la ausencia de ápticus unidos a las conchas de los ammonites. Además, notan la buena conservación de las conchas y la presencia de suturas en los moldes, como indicadores de que el transporte del organismo era entre distancias relativamente cortas y que no experimentaba alteraciones importantes. Aluden también, a que la ausencia de conchas de ammonites de pocos milímetros de diámetro, es debido a la disolución diagénética temprana por disolución del aragonito en condiciones de poco oxígeno.

En este trabajo se documenta un ammonoideo de pocos centímetros (31.4 mm) (Figura 2a), que solo presenta el sifón y una disolución completa de la concha. Sin embargo, la interpretación difiere a la de los autores previamente mencionados debido a que, aunque se sugiere que por su talla y probable nivel de maduración fue disuelto rápidamente, Ifrim (2006), y posteriormente, Ifrim y Stinnesbeck (2007), no terminan por concluir que todas las condiciones que se observan en los ammonoideos y los otros grupos taxonómicos

del yacimiento, (la anoxia de la zona, las condiciones de disolución del aragonito por encima de la línea de compensación de los carbonatos y la presencia de aguas salobres interpretado esto a partir de la paleobiota, las microfacies y la presencia de Mg y Fe en las rocas del afloramiento), son indicadores de que la anoxia de la región de Vallecillo fue debido a un evento local por estancamiento, en el cual las temperaturas cálidas favorecieron la evaporación del agua, lo que dejó estancadas a las comunidades que habitaban la zona. Por este motivo, los fósiles encontrados en el afloramiento difícilmente son alóctonos, dado que el estancamiento no provocó una muerte inmediata de la comunidad, sino que tuvo que ser un proceso lento, en el que se fueron dando las condiciones de falta de oxígeno y posterior muerte de los organismos enterrados. Blanco-Piñón (2003b) fue el primero en mencionar que el afloramiento de la Fm. Agua Nueva en Vallecillo podría pertenecer a un yacimiento tipo konservat-Lagerstätte, lo cual se deduce por la presencia de un sifón en un ejemplar de ammonoideo, propuesta que después fue retomada en trabajos posteriores de Ifrim y Stinnesbeck (2007) y Stinnesbeck *et al.* (2020). Particularmente, creemos que la zona corresponde a un ambiente de estancamiento, que corresponde al tipo de preservación Lagerstätte de conservación e indica zonas dentro de la plataforma externa. Cabe recordar que la sección de Vallecillo es constantemente explotada para la comercialización de la “piedra de Vallecillo”, y que la ausencia en número de ejemplares bien preservados y de conservación de partes blandas no es indicador de que no estén o no se conservaran, sino de la pérdida por daño o comercialización de estos.

## 6. Conclusiones

Siguiendo los criterios de clasificación de texturas de Dunham (1962), y el de microfacies estándar de Wilson (1975), los sedimentos corresponden a un mudstone

pelágico SMF3-FOR, que se interpreta como un ambiente de depósito de plataforma externa. La presencia de diferentes grupos taxonómicos y procesos de fosilización, indican condiciones konservat-Lagerstätte. Esto se interpreta como un ambiente que sufrió un sepultamiento súbito, generando la anoxia de la zona. La presencia de minerales calcófilos abundantes en las rocas, se infiere que se generó a partir de la reacción química de los carbonatos de los restos de los individuos, en el proceso diagenético de la fosilización interactuando con el agua. Todas estas condiciones descritas propiciaron la excelente conservación de los fósiles de Vallecillo.

## Referencias

- Arambourg, C., 1943, Note préliminaire sur quelques poissons fossiles nouveaux: Bulletin de la Société géologique de France, 8(5), 281–288. DOI: <https://doi.org/10.2113/gssgbull.S5-XIII.4-6.281>
- Blanco-Piñón, A., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J.G., Frey, E., Adatte, T., González, A.H., 2001, Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noreste de México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 2(18), 186–199. Disponible en: <http://rmcg.geociencias.unam.mx/index.php/rmcg/article/view/996>
- Blanco, A., Cavin, L., 2003, New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico): Comptes Rendus Palevol, 2(5), 299–306. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1631-0683\(03\)00064-2](https://doi.org/10.1016/S1631-0683(03)00064-2)
- Blanco-Piñón A., 2003a, Lithographic marls from Vallecillo, N.L. Mexico: Agua Nueva Formation or a new lithologic unit? in Geological Society of America, Annual Meeting, Seattle, Washington, USA: Geological Society of America, Abstracts with Programs, 35(6), 87.
- Blanco-Piñón A., 2003b, Peces fósiles de la formación Agua Nueva (Turoniano) en el Municipio de Vallecillo, Nuevo León, NE-Méjico, México, Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Nuevo León, Tesis doctoral, 345 pp. Disponible en: <http://eprints.uanl.mx/id/eprint/5834>
- Boggs, Jr, S., 2009, Petrology of Sedimentary Rocks (2nd ed.), Cambridge University Press, New York, 600 pp.
- Compton, R., 1962, Geología de Campo, México D.F., México: Editorial Pax México, 5–26.
- Dunham, R.J., 1962, Classification of carbonate rock according to depositional texture. Society of Economic Paleontologist and Mineralogist, Houston, Texas, 108–121. DOI: <https://doi.org/10.1306/M1357>
- Fernández-López, S., 1988, Bioestratigrafía y Biocronología: su desarrollo histórico. En Meléndez, B. (ed.), Curso de conferencias sobre Historia de la Paleontología, Madrid: Real Academia de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales, 185–215. Disponible en: <https://eprints.ucm.es/id/eprint/21130/>
- Fernández-López, S., 1997, Ammonites, clinos tafonómicos y ambientes sedimentarios: Revista Española de Paleontología, 12(1), 102–128. Disponible en: <https://eprints.ucm.es/id/eprint/21588/>
- Fernández-López, S., 1999, Tafonomía y Fosilización. Tratado de Paleontología, tomo I, En B. Meléndez (ed.), 1998: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 51-107, 438–441.
- Fernández-López, S.R., 2000, Temas de Tafonomía, Departamento de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid, 167pp. Disponible en: <https://eprints.ucm.es/id/eprint/22003/>
- Flügel, E., 1982, Microfacies Analysis of Limestones: Berlin, Springer Verlag, 633 pp.
- Folk, R.L., 1962, Spectral subdivision of limestone types, En Ham, W.E. (ed.), Classification of carbonate Rocks-A Symposium: American Association of Petroleum Geologist Memoir 1, 62–84.
- Frey, E., Mulder, E.W.A., Stinnesbeck, W., Rivera-Sylva, H.E., Padilla-Gutiérrez, J.M., González-González, A.H., 2017, A new polycotylid plesiosaur with extensive soft tissue preservation from the early Late Cretaceous of northeast Mexico, Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 69 (1), 87–134. Disponible: [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1405-33222017000100087&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-33222017000100087&lng=es&nrm=iso)
- Ifrim, C., 2006, The Fossil Lagerstätte at Vallecillo, North-Eastern Mexico: Pelagic Plattenkalks related to Cenomanian-Turonian Boundary Anoxia, Germany, University of Karlsruhe, PhD thesis, 151 pp. DOI: 10.5445/IR/100000452
- Ifrim, C., Stinnesbeck, W., 2007, Early Turonian ammonites from Vallecillo, northeastern Mexico: taxonomy, biostratigraphy and palaeobiogeographical significance: Cretaceous Research, 28(4), 642–664. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.10.004>
- Reed, F.S. y Mergner, J.L., 1953, Preparation of rock thin sections: Journal of Sedimentary Petrology, 38: 1184–1263. Disponible en: <https://pubs.geoscienceworld.org/msa/ammin/article-abstract/38/11-12/1184/539282/Preparation-of-rock-thin-sections?redirectedFrom=fulltext>.
- Stinnesbeck, E. S., Stinnesbeck, W., Herder, F., Rust, J., 2020, Taphonomy and paleobiology of the Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) pachyrhizodont Goulimimichthys roberti from Vallecillo and Múzquiz, northeastern Mexico: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 543(109607), 109607. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109607>
- Vullo, R., Frey, E., Ifrim, C., González-González, M.A., Stinnesbeck, E.S., Stinnesbeck, W., 2021, Manta-like planktivorous sharks in Late Cretaceous oceans. Science, 371 (6535): 1253–1256. DOI: 10.1126/science.abc1490
- Wilson, J.L., 1975, Carbonate facies in Geologic History: Berlin, Springer, 471 pp.



## ***Ulrichospira Donald (Gastropoda – Phanerotrematidae) from the Middle Ordovician of central Sonora, Mexico: Paleobiogeographical considerations***

### ***Ulrichospira Donald (Gastropoda – Phanerotrematidae) del Ordovícico Medio del centro de Sonora, México: consideraciones paleobiogeográficas***

Cuen-Romero, Francisco Javier<sup>a,\*</sup> ; Rohr, David M.<sup>b</sup>; Noriega-Ruiz, Héctor Arturo<sup>a</sup> ;  
Monreal, Rogelio<sup>a</sup> ; Blodgett, Robert B.<sup>c</sup>; Palafox-Reyes, Juan José<sup>a</sup>;  
Ochoa-Granillo, José Alfredo<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Departamento de Geología, Universidad de Sonora, Blvd. Luis Encinas y Rosales, CP. 83000, Hermosillo, Sonora, México. <https://orcid.org/0000-0001-8061-5600>; <https://orcid.org/0000-0002-6411-2832>; <https://orcid.org/0000-0001-5718-7660>

<sup>b</sup> Department of Biology, Geology and Physical Sciences, Sul Ross State University, Alpine, Texas 79832, USA.

<sup>c</sup> Consulting Geologist, 2821 Kingfisher Drive, Anchorage, AK 99502, USA.

\* francisco.cuen@ciencias.uson.mx

#### **Abstract**

The Ordovician gastropod *Ulrichospira* Donald is described from a stratigraphic sequence exposed in the area of Rancho Las Norias in central Sonora, Mexico. This is the first record of the genus from Mexico, and it was associated with abundant fauna composed of bryozoans, brachiopods, gastropods, and trilobites. This gastropods Ordovician association from Las Norias formation displays a clear affinity with the North American craton, including the United States and Canada.

**Keywords:** Gastropods, Ordovician, Mexico, Paleozoic, Sonora.

#### **Resumen**

Se describe el gasterópodo del Ordovícico *Ulrichospira* Donald de una secuencia estratigráfica expuesta en el área del Rancho Las Norias en el centro de Sonora, México. El presente trabajo constituye el primer registro del género para México, el cual se encuentra asociado con una abundante fauna constituida por briozoarios, braquiópodos, gasterópodos y trilobites. La asociación de gasterópodos del Ordovícico de la formación Las Norias muestra una marcada afinidad con el cráton de Norteamérica, incluyendo los Estados Unidos de América y Canadá.

**Palabras clave:** Gasterópodos, Ordovícico, México, Paleozoico, Sonora.

**Cómo citar / How to cite:** Cuen-Romero, F.J., Rohr, D.M., Noriega-Ruiz, H.A., Monreal, R., Blodgett, R.B., Palafox-Reyes, J.J., Ochoa-Granillo, J.A., (2022). *Ulrichospira Donald (Gastropoda – Phanerotrematidae) from the Middle Ordovician of central Sonora, Mexico: Paleobiogeographical considerations*. Paleontología Mexicana 11(1), 29–34.

Manuscrito recibido: Mayo 30, 2022.

Manuscrito corregido: Mayo 30, 2022.

Manuscrito aceptado: Mayo 31, 2022.



## 1. Introducción

In Mexico, Ordovician outcrops are mainly distributed in the states of Baja California, Sonora, Chihuahua, and Oaxaca (Buitrón, 1992; Cuen-Romero *et al.*, 2020). Paleontological studies of Ordovician sedimentary sequences are scarce, recording a relatively well-preserved fossil biota made up of algae, sponges, bryozoans, brachiopods, gastropods, cephalopods, trilobites, echinoderms, graptolites, and conodonts (Robison and Pan-toja-Alor, 1968; Poole *et al.*, 1995a; 1995b; Almazán-Vázquez *et al.*, 2006; Beresi *et al.*, 2012; Cuen-Romero *et al.*, 2022).

Of these faunas, gastropods are important because they are the most abundant and diverse group of mollusks, present in the fossil record from the Cambrian to recent times. These are adapted to a numerous environments, both marine and terrestrial (Milsom and Rigby, 2010).

Knowledge of gastropods from Ordovician of Mexico is limited, so that there are only two systematic works focused on the group. First one in the state of Oaxaca, the species *Eobucania mexicana* (Yochelson, 1968), is known in the Tiñú Formation from Lower Ordovician, and was associated with bellerophontiform gastropods`

fragments, which are considered Tremadocian in age (Yochelson, 1968). Second one, written by Cuen-Romero *et al.* (2022) in the state of Sonora, who describes several species of gastropods from the Middle Ordovician of the Rancho Las Norias area, including *Maclurites acuminatus* (Billings, 1865), ?*Monitarella* sp., *Lecanospira* sp., *Malayaspira* aff. *M. rugosa* Kobayashi, 1958, *Lophospira perangulata* (Hall, 1847), and *Hormotoma*? sp. Based on the above, and considering the abundance of gastropods from this area, which corresponds to the highest diversity Ordovician gastropod association in the country, a second collection of specimens from the Rancho Las Norias sequence was carried out. The objective of the present work is to describe and illustrate for the first time the species *Ulrichospira*? sp. in Mexico, which allows us to understand the distribution and early evolution of the Ordovician gastropods of Mexico and their affinity with the North American craton.

## 2. Location of the study area

The study area is located 5 km south of Rancho Las Norias, 30 km east of the Hermosillo city, at  $29^{\circ}1.064N$ ,  $110^{\circ}39.052'W$ ;  $28^{\circ}58.347'N$  and  $110^{\circ}35.982'W$  (Figure 1).



**Figure 1.** Location map of the study area.

### 3. Previous works

The geological works made in this area are scarce, and have been focused mainly on stratigraphic, paleontological, and microfacies studies. (Vega-Granillo and Araux-Sánchez, 1987; Page *et al.*, 2003; Almazán-Vázquez *et al.*, 2006; Beresi *et al.*, 2012; Cuen-Romero *et al.*, 2022). Stratigraphy for the study area was established by Vega-Granillo and Araux-Sánchez (1987), who described a succession of limestone with intraclasts, shale, fossiliferous limestone, dolomite and quartzite. Fauna at this unit was very abundant and composed of brachiopods, gastropods and trilobites, which was assigned to the Ordovician (Vega-Granillo and Araux-Sánchez, 1987).

Page *et al.* (2003), made a biostratigraphical study of the sequence, reporting the presence of an abundant biota made up by brachiopods, gastropods, cephalopods, trilobites, and conodonts from the *Histiodella donnae* to *Histiodella holodentata* Zone (Floian, Darriwillian). The above enabled dating the sequence for the first time with high precision. Then, Almazán-Vázquez *et al.* (2006) extended the geographic occurrence of this sequence to Rancho Pozo Nuevo, central Sonora.

After that, Beresi *et al.* (2012) made an Ordovician microfacies study in El Salazar hill at Rancho Las Norias. In this study, the authors documented the presence of abundant biota, in addition to conodonts from the *Oepikodus communis* to *Tripodus laevis* zones (Floian, Dapingian).

Recently, Cuen-Romero *et al.* (2022) made the first systematic study of Ordovician gastropods from the Rancho Las Norias sequence, documenting the presence of the species *Maclurites acuminatus*, ?*Monitorella* sp., *Lecanospira* sp., *Malayaspira* aff. *M. rugosa*, *Lophospira perangulata*, and *Hormotoma?* sp., and also relates these species to the North American craton and the Argentine Precordillera.

### 4. Stratigraphy

The studied sequence is composed mainly of limestone, silty and sandy limestone with dolomite and chert horizons, with abundant fossil fauna including brachiopods, gastropods, cephalopods, trilobites and conodonts from the Early–Middle Ordovician (Vega-Granillo and Araux, 1987; Page *et al.*, 2003; Cuen-Romero *et al.*, 2022). This unit overlies a Cambrian sequence consisting of sandstone and orthoquartzite, and discordantly underlies a Middle Devonian sequence (Vega-Granillo and Araux-Sánchez, 1987).

Intraclastic limestone package with intercalations of calcareous shale and massive limestone, which contains silicified annelid tubes and gastropods are placed at the base of the sequence (Cuen-Romero *et al.*, 2022). The middle part is composed of highly fossiliferous intraclastic limestone intercalated with calcareous shale moderately bioturbated while fossiliferous

content is depicted by the presence of gastropods (*Maclurites acuminatus*, ?*Monitorella* sp., *Lecanospira* sp., *Malayaspira* aff. *M. rugosa*, *Lophospira perangulata*, *Hormotoma?* sp.), and abundant orthid brachiopods (*Orthidiella* sp.) (Cuen-Romero *et al.*, 2022). The upper part of the sequence consists of sandy limestone and sandy dolomite with horizons of silty limestone and cross-bedded quartz sandstone lenses (Cuen-Romero *et al.*, 2022). According to Page *et al.* (2003) there are abundant orthid brachiopods, the gastropods *Maclurites* and *Palliseria*, and cephalopods (e.g., *Endoceras*) in the upper part of this unit (Figure 2).

### 5. Material and methods

The specimens were mechanically cleaned with a chisel and air hammer pen (34000 bpm, 0.1/\*0.2 /0.3 mm, steel casing). Subsequently, analysis and photography were carried out at the Paleontology Laboratory, Department of Geology, University of Sonora, to complete the description of the material studied. First, it was necessary to apply colloidal graphite to each specimen and then stain the surface of the fossil with a

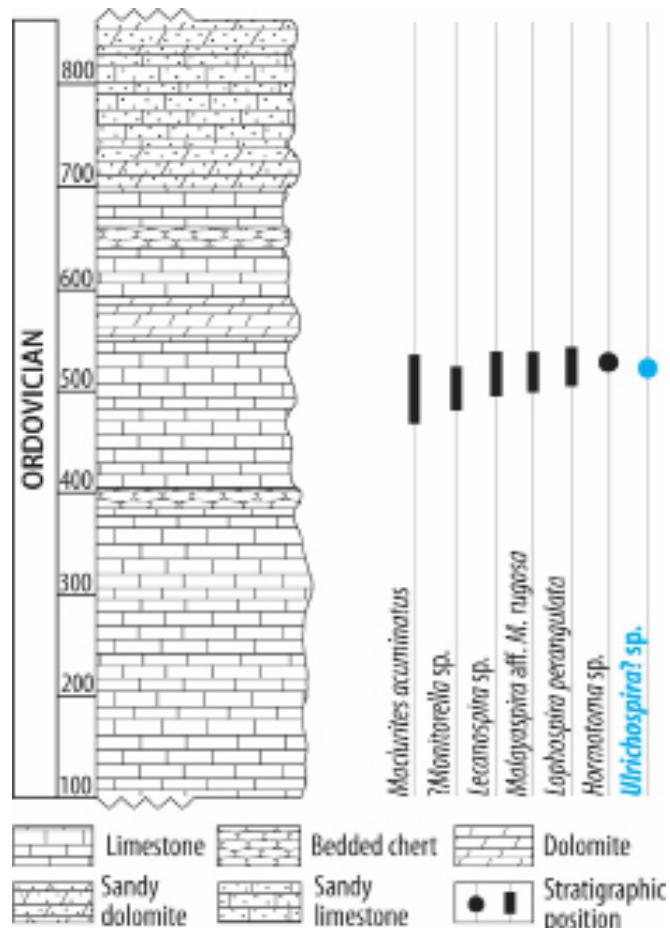


Figure 2. Stratigraphic column of the study area (Modified from Cuen-Romero *et al.*, 2022).

thin white film of ammonium chloride. The previously applied colloidal graphite absorbs the ammonium chloride and progressively the appropriate staining point for the sample is obtained.

Repository and institutional abbreviation: The material studied is deposited in the Paleontology Collection, Department of Geology, University of Sonora, with the acronym USDG. Classification of gastropods was based on the nomenclatural work of Bouchet *et al.* (2017).

## 6. Systematic Paleontology

Class Gastropoda Cuvier, 1795  
 Order Murchisoniina Cox and Knight, 1960  
 Superfamily Eotomarioidea Wenz, 1938  
 Family Phanerotrematidae Knight, 1956  
 Genus *Ulrichospira* Donald, 1905

Type species. *Ulrichospira similis* Donald, 1905. Silurian of Wales.

*Ulrichospira?* sp.  
 Figure 3.1–3.

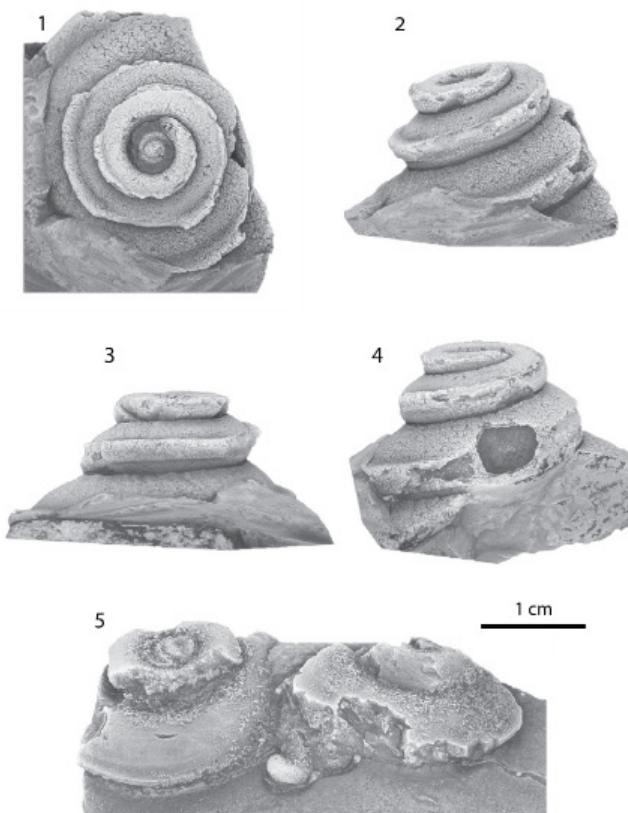


Figure 3. *Ulrichospira?* sp. from Las Norias formation. All specimens are from Las Norias area, central Sonora. (1–4) *Ulrichospira?* sp. USDG 401; (5) *Ulrichospira?* sp. USDG 402 and USDG 403.

**Description.** Apical angle about 75 degrees, sharp midwhorl angulation, upper whorl broadly convex from impressed suture to outer edge, outer margin appears to support a cord, base of shell unknown, no ornament present. Nature of aperture unknown.

**Occurrence.** Rancho Las Norias area, Lower–Middle Ordovician, Sonora, Mexico.

**Material.** Three illustrated specimens USDG 401, USDG 402 and, USDG 403. USDG 401 is the best-preserved due to silicification of the shell, beekite rings are clearly visible (Fig. 3.1–3.4). Specimens USDG 402 and USDG 403 are preserved as an inner calcareous moulds.

**Remarks.** Description is based on specimen USDG 401. This shell is lower spired than the type species, *U. similis*. The midwhorl angulation resembles *Lophospira*, but *Lophospira* is higher spired. The Sonora specimen is similar in size, spire, shape and prominent selenizone to *Ulrichospira notabilis* (Ulrich in Ulrich and Scofield, 1897) which was described from the Middle Ordovician Carter's Creek Limestone from Maury County, Tennessee and Mercer County, Kentucky. However, the Mexican specimens has no ornamentation and the aperture is not preserved, therefore, it is not possible to make a reliable determination. The shell is like *Schizolopha* described by Ulrich and Scofield (1897, pl. 65, fig. 30); however, Knight's photograph (1941, pl. 33, fig. 2) of the single known specimen illustrates that Ulrich and Scofield's drawing is not accurate. The Devonian *Ulrichospira kanekoi* Kase and Nishida 1986, is similar to *U. similis* but it has thicker cords which are not present on the Sonora specimens. *U. similis* of Pitcher (1939) is higher spired.

## 7. Paleobiogeographic considerations

As mentioned above, the gastropod association of the Rancho Las Norias sequence is composed of *Maclurites acuminatus*, *Monitarella* sp., *Lecanospira* sp., *Malayaspira* aff. *M. rugosa*, *Lophospira perangulata* and *Hormotoma?* sp. In the previous faunal assemblage of the Rancho Las Norias, there is a poorly preserved specimen, which does not expose the base; however, it is identified within the genus *Ulrichospira* Donald due to the form of the spire. The genus *Ulrichospira* was distributed mainly in the Silurian of Europe.

The Rancho Las Norias gastropod association has a wide geographical distribution, and the species documented in this region have also been described from Greenland, Canada, United States, Argentina and Mexico (Table 1).

## 8. Conclusions

The gastropod *Ulrichospira* sp. from the Middle Ordovician (Whiterockian) of central Sonora is reported for the first time for Mexico. The Ordovician

**Table 1.** Distribution of gastropod species of Ordovician Rancho Las Norias. GR= Greenland, CA= Canada, US= United States of America, MX= Mexico, AR= Argentina

Species	Formation	Location	Country
<i>Maclurites acuminatus</i>	Narwhale Sound Table Point Fort Cassin	Greenland Newfoundland Vermont	GR CA
<i>Lecanospira</i> sp.		Quebec Newfoundland Labrador Alberta Alaska Georgia Maryland Minnesota New York North Dakota Pennsylvania Texas Utah Sonora	CA US MX
<i>Malayaspira</i> aff. <i>M. rugosa</i>	Las Norias Skoki Kechika Table Point	Alberta British Columbia Newfoundland Labrador Precordillera of San Juan Province Las Norias Narwhale Sound	CA AR MX GR
<i>Lophospira perangulata</i>	Cape Calhoun Gull River Bobcaygeon Verulam Lindsay Lowville Watertown Table Point	Province of Ontario  Newfoundland Labrador Alaska California Colorado Illinois Iowa Indiana Kentucky Minnesota Missouri Nevada New York Ohio Pennsylvania Tennessee Virginia Sonora Ontario Quebec Manitoba Nunavut North Territories Alaska Arkansas California Georgia Illinois Iowa Indiana Kentucky Maryland Michigan Minnesota Missouri Montana New York Ohio Oklahoma Texas Vermont Virginia Wisconsin Wyoming	CA US MX CA
<i>Hormotoma?</i> sp.	Las Norias	Sonora Ontario Quebec Manitoba Nunavut North Territories Alaska Arkansas California Georgia Illinois Iowa Indiana Kentucky Maryland Michigan Minnesota Missouri Montana New York Ohio Oklahoma Texas Vermont Virginia Wisconsin Wyoming	CA US
<i>Ulrichospira notabilis</i>	Las Norias Carter's Creek Limestone	Sonora Tennessee Kentucky	MX US
<i>Ulrichospira?</i> sp.	Las Norias	Sonora	MX

paleocommunity of Rancho Las Norias was developed in a shallow marine environment, in the Laurentia platform. The similarity of the species documented for this region with those of Canada, United States and Argentina demonstrates the affinity of the biota of Mexico with North America during the Ordovician.

## Acknowledgments

The authors are grateful to the Department of Geology of the University of Sonora for providing financial support to carry out this research. The authors also thank two anonymous reviewers for improvements made to the manuscript.

## References

- Almazán-Vázquez, E., Buitrón-Sánchez, B.E., Franco-Vega, O., 2006, Formación Pozo Nuevo: Una nueva secuencia litoestratigráfica de plataformas del Ordovícico Temprano de la región central de Sonora, México; *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23, 23–38.
- Beresi, M.S., Cabaleri, N.G., Buitrón-Sánchez, B.E., Rodríguez, M.C., Heredia, S.E., Tortello, M.F., 2012, Microfacies, biota y paleoambientes sedimentarios del Ordovícico Temprano-Medio del Cerro Salazar, Sonora central, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(2), 330–345.
- Billings, E., 1865, Palaeozoic Fossils, Containing descriptions and figures of new or little known species of organic remains from the Silurian rocks, 1861–1865, Dawson Brothers, Montreal: Geological Survey of Canada, Separate Report, 1, 426 pp.
- Bouchet, P., Rocroi, J.P., Hausdorf, B., Kaim, A., Kano, Y., Nützel, A., Parkhaev, P., Schrödl, M., Strong, E.E., 2017, Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families: *Malacologia*, 61, 1–526. DOI <https://doi.org/10.4002/040.061.0201>.
- Buitrón, B.E., 1992. Las rocas sedimentarias marinas del Paleozoico inferior de México y su contenido biótico, in Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, J., Rábano, I. (Eds.), *Paleozoico inferior de Ibero-América, España*: Universidad de Extremadura, 193–201.
- Cox, L.R., Knight, J.B., 1960, Suborders of the Archaeogastropoda: Proceedings of the Malacological Society of London, 33, 262–264. DOI <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a064830>
- Cuen-Romero, F.J., Rohr, D.M., Noriega-Ruiz, H.A., Monreal, R., Blodgett, R.B., Beresi, M.S., Buitrón-Sánchez, B.E., 2022, Middle Ordovician (Whiterockian) gastropods from central Sonora, Mexico: affinities with Laurentia and the Precordillera: *Journal of Paleontology*, 96, 10. DOI <https://doi.org/10.1017/jpa.2022.25>
- Cuen-Romero, F.J., Reyes-Montoya, D.R., Noriega-Ruiz, H.A., 2020, El Paleozoico inferior de Sonora, México: 120 años de investigación paleontológica: *Paleontología Mexicana*, 9, 21–35.
- Cuvier, G., 1795, Second mémoire sur l'organisation et les rapports des animaux à sang blanc, dans lequel on traite de la structu-
- re des Mollusques et de leur division en ordres, lu à la Société d'histoire naturelle de Paris, le 11 Prairial, an III, *Magazin Encyclopédique: ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts*, 2, 433–449.
- Donald, J.G., 1905, Observations on some of the Loxonematidae, with descriptions of two species: *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 61, 564–566.
- Hall, J., 1847, Descriptions of the organic remains of the lower division of the New York system (equivalent of the Lower Silurian rocks of Europe): *New York Geological Survey, Paleontology*, 1, 1–338.
- Kase, T., Nishida, T., 1986. A Middle Devonian gastropod faunule from the Nakazato Formation of Kitakami, Northeast Japan: *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series C*, 12(3), 73–89.
- Knight, J.B., 1941, Paleozoic gastropod genotypes: *Geological Society of America Special Papers*, 32, 510 pp.
- Knight, J.B., 1956, New families of Gastropoda: *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 46 (2), 41–42.
- Kobayashi, T., 1958, Some Ordovician fossils from the Thailand-Malayan borderland: *Japanese Journal of Geology and Geography*, 29, 223–231.
- Milsom, C., Rigby, S., 2010. Fossils at a glance: Wiley-Blackwell, 2<sup>nd</sup>. Edition, 159 pp.
- Page, W., Harris, A., Poole, F., Repetski, J., 2003, Reinterpretation of the stratigraphy and structure of the Rancho Las Norias area, central Sonora, Mexico: *Journal of South American Earth Sciences*, 16, 523–540. DOI [https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(03\)00135-4](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(03)00135-4)
- Pitcher, B.L., 1939, The Upper Valentian gastropod fauna of Shropshire: *Annals and Magazine of Natural History*, 11(4), 82–132. DOI <https://doi.org/10.1080/00222933908526975>
- Poole, F.G., Stewart, J.H., Repetski, J.E., Harris, A.G., Ross, R.J., Jr., Ketner, K.B., Amaya-Martínez, R., Morales-Ramirez, J.M., 1995a, Ordovician carbonate shelf rocks of Sonora, Mexico, in Cooper, J.D., Droser, M.L., Finney, S.C. (eds.), *Ordovician Odyssey: Short Papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*: Fullerton, California, Pacific Section Society for Sedimentary Geology (SEPM), 77, 267–275.
- Poole, F., Stewart, J., Berry, W., Harris, A., Repetski, J., Madrid, R.J., Ketner, K.B., Carter, C., Morales-Ramirez, J., 1995b, Ordovician ocean-basin rocks of Sonora, Mexico, in Cooper, J.D., Droser, M.L., Finney, S.C. (eds.), *Ordovician Odyssey: Short Papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*: Fullerton, Calif., Pacific Section Society for Sedimentary Geology (SEPM), 77, 277–284.
- Robison, R.A., Pantoja-Alor, J., 1968, Tremadocian Trilobites from the Nochixtlán Region, Oaxaca, Mexico: *Journal of Paleontology*, 42, 767–800. <https://www.jstor.org/stable/1302374>
- Ulrich, E.O., Scofield, W.H., 1897, The Lower Silurian Gastropoda of Minnesota: *The Paleontology of Minnesota*, 3, 813–1081.
- Vega-Granillo, R., Araux-Sánchez, E., 1987, Estratigrafía del Paleozoico en el área del Rancho Las Norias, Sonora Central: Boletín del Departamento de Geología, Universidad de Sonora, 4, 41–50.
- Wenz, W., 1938, *Handbuch der Paläozoologie; Gastropoda*, Bd. 6, *Gastropoda*, Teil 1, Allgemeiner Teil und Prosobranchia: Berlin, Bornträger, 1639 pp. DOI [10.1017/S0016756800072459](https://doi.org/10.1017/S0016756800072459)
- Yochelson, E.L., 1968, Tremadocian mollusks from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico: *Journal of Paleontology*, 42, 801–803. <https://www.jstor.org/stable/1302375>



## Bioestratigrafía del Cámbrico en México

### Cambrian Biostratigraphy in Mexico

Cuen-Romero, Francisco Javier<sup>a,\*</sup>; Noriega-Ruiz, Héctor Arturo<sup>a</sup>; Montreal, Rogelio<sup>a</sup>; Palafox-Reyes, Juan José<sup>a</sup>; Ochoa-Granillo, José Alfredo<sup>a</sup>, Montijo-González, Alejandra<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Departamento de Geología, Universidad de Sonora, Blvd. Luis Encinas y Rosales, CP. 83000, Hermosillo, Sonora, México. <https://orcid.org/0000-0001-8061-5600>; <https://orcid.org/0000-0002-6411-2832>; <https://orcid.org/0000-0001-5718-7660>

\* francisco.cuen@ciencias.uson.mx.

#### Resumen

El Cámbrico en México aflora únicamente en los estados de Sonora y Oaxaca, como secuencias aisladas y esporádicas, aunque con una biota fósil relativamente bien conservada. Estudios recientes en bioestratigrafía de trilobites del Cámbrico de México, demuestran que la columna bioestratigráfica para este sistema en el estado de Sonora está bien representada, principalmente desde el Terreneuviano hasta el Furongiano temprano, comprendiendo el intervalo pre-trilobite, y Zona de *Fritzaspis* hasta la Zona de *Elvinia*. En el estado de Oaxaca se conoce únicamente la Zona de *Saukia* (Furongiano). Por lo anterior el Cámbrico tardío (Furongiano), corresponde a la parte menos conocida del Cámbrico en México.

**Palabras clave:** Cámbrico, México, Oaxaca, Sonora, Trilobites.

#### Abstract

*The Cambrian in Mexico crops out only in the states of Sonora and Oaxaca, as isolated and sporadic sequences, but with a relatively well-preserved fossil biota. Recent studies in trilobite biostratigraphy of the Cambrian of Mexico show that the biostratigraphic column for this system in the state of Sonora is well represented, mainly from the Terreneuvian to the early Furongian, and comprising the pre-trilobite interval, and *Fritzaspis* Zone to the *Elvinia* Zone. In the state of Oaxaca only the *Saukia* Zone (Furongian) is known. This indicates that the late Cambrian (Furongian) corresponds to the least known part of the Cambrian in Mexico.*

**Keywords:** Cambrian, Mexico, Oaxaca, Sonora, Trilobites.

**Cómo citar / How to cite:** Cuen-Romero, F.J., Noriega-Ruiz, H.A., Montreal, R., Palafox-Reyes, J.J., Ochoa-Granillo, J.A., Montijo-González, A. (2022). *Bioestratigrafía del Cámbrico en México*. Paleontología Mexicana 11(1), 35–40.

Manuscrito recibido: Junio 6, 2022.

Manuscrito corregido: Junio 8, 2022.

Manuscrito aceptado: Junio 9, 2022.



## 1. Introducción

El Cámbrico en México aflora únicamente en los estados de Sonora y Oaxaca (Cooper *et al.*, 1952; 1956; Robison y Pantoja-Alor, 1968; Landing *et al.*, 2007; Cuen-Romero *et al.*, 2018; 2020) aunque, con diferencia, mucho mejor representado en el estado de Sonora. Estos afloramientos se encuentran aislados y suelen ser de dimensiones relativamente reducidas, no obstante, poseen una biota fósil relativamente bien conservada que ha sido estudiada desde mediados de siglo pasado (Cooper *et al.*, 1952; 1956).

Avances en el estudio de la división del Cámbrico reconocen para este sistema cuatro series y diez pisos, de los cuales algunos aún presentan controversia respecto a sus límites y transiciones como es el caso de la Serie 2 y Piso 2 al Piso 4 (Cohen *et al.*, 2013; Peng *et al.* in Gradstein *et al.*, 2020) y que se fundamentan principalmente con base en trilobites (Cuen-Romero *et al.*, 2018). Dentro del phylum Arthropoda von Siebold, 1848, los trilobites constituyen las faunas marinas dominantes durante el Paleozoico temprano, ocupando importantes nichos ecológicos desde su primera aparición cerca de la base del Cámbrico hasta su extinción durante el Pérmico tardío (Fortey, 2014). Por otra parte, se ha sugerido que la bioestratigrafía de alta resolución basada en trilobites constituye una herramienta de suma importancia durante el Cámbrico, permitiendo también realizar reconstrucciones paleobiogeográficas (Webster, 2011).

La columna bioestratigráfica para el Cámbrico se encuentra fundamentada en rangos de trilobites, debido a su abundancia y amplia distribución geográfica (Lochman y Wilson, 1958). La presencia de otros grupos importantes en paleontología (arqueociatos, braquiópodos, moluscos y equinodermos) ha recibido importancia limitada, siendo útiles para correlación solo de manera local (Cuen-Romero *et al.*, 2018). En el presente trabajo se muestra una visión integrada y actualizada sobre los avances bioestratigráficos del Cámbrico en México.

## 2. Material y métodos

Este trabajo corresponde a una síntesis y actualización sobre el conocimiento de la bioestratigrafía basada en trilobites del Cámbrico de México. Por tal motivo, y con el fin de evaluar su estado actual, se realizó una búsqueda exhaustiva y recopilación bibliográfica sobre los estudios bioestratigráficos realizados en México; particularmente, el registro de faunas del Cámbrico documentadas en Sonora y Oaxaca. La integración de la información que ha sido publicada permite establecer comparaciones con el registro de otras áreas entre los estados anteriormente mencionados.

## 3. Sonora

Los afloramientos del Cámbrico del estado de Sonora fueron divididos por Cuen-Romero *et al.* (2018), en cuatro regiones de acuerdo con su posición geográfica: a) región noroeste, la cual comprende los depósitos del área de Caborca: Cerro Los Arrojos, Cerro San Clemente y Cerro Rajón; b) región noreste, comprende los depósitos del área de Cananea: Cerro El Tule y Cerro Mesteñas; c) región central, donde se localizan los depósitos del área de San José de Gracia y Mazatlán; d) región este, la cual contiene los depósitos del área de Arivechi, incluido el Cerro La Sata y El Mogollón (Figura 1).

### 3.1. Región noroeste:

La región noroeste comprende principalmente los depósitos localizados en el área de Caborca, incluyendo los cerros San Clemente, Rajón, Cerro Prieto, Los Difuntos, Buelna, La Proveedora y Los Arrojos. En esta región afloran cuatro unidades litoestratigráficas del Cámbrico correspondiente a las formaciones: Cerro Rajón (Barrón-Díaz *et al.* 2019), Puerto Blanco, Proveedora, Buelna, Cerro Prieto, Arrojos y El Tren (Cooper *et al.*, 1952; Stewart *et al.*, 1984; Cuen-Romero *et al.*, 2018).

Los primeros registros del Cámbrico han sido en el área de Caborca, y con base en la identificación de trilobites (Lochman, 1948) se reconocieron las biozonas *Obolella*, *Olenellus* y *Antagmus-Onchocephalus* para el Cámbrico inferior; así como las biozonas de *Albertella* y *Glossopleura-Kootenia* correspondientes al Cámbrico medio. Stewart *et al.* (1984) identificaron faunas pre-trilobíticas en la Formación La Ciénega, además de la ocurrencia de fósiles traza de trilobites como *Rusophycus*, asignando la Zona de pre-*Fallotaspis*. Mientras que para la Formación Puerto Blanco se asignó tentativamente la Zona de *Fallotaspis*.

De acuerdo con los esquemas biozonales para esta región propuestos por Cuen-Romero *et al.* (2018) y Noriega-Ruiz *et al.* (2020), la Formación Cerro Rajón representa el intervalo pre-trilobite, lo cual corresponde al Terreneuviano, Piso 2. La Formación Puerto Blanco se extiende desde la Zona de *Fritzaspis* hasta la Zona no definida del Piso 4 (Serie 2, Piso 4). La Formación Proveedora comprende desde la zona no definida del Piso 4 hasta la Zona de *Bristolia mohavensis*, lo cual corresponde a la Serie 2, Piso 4. La Formación Buelna se extiende desde la Zona de *Bristolia mohavensis* hasta la Zona de *Bolbochenellus euryparia* lo cual corresponde a la Serie 2, Piso 4. La Formación Cerro Prieto comprende desde la Zona de *Bolbochenellus euryparia* hasta la Zona de *Eokochaspis nodosa*, correspondiendo a la Serie 2, Piso 4. La Formación Arrojos se extiende desde la Zona de *Amecephalus arrojosenensis* hasta la parte superior de la Zona de *Mexicella mexicana*, Subzona de

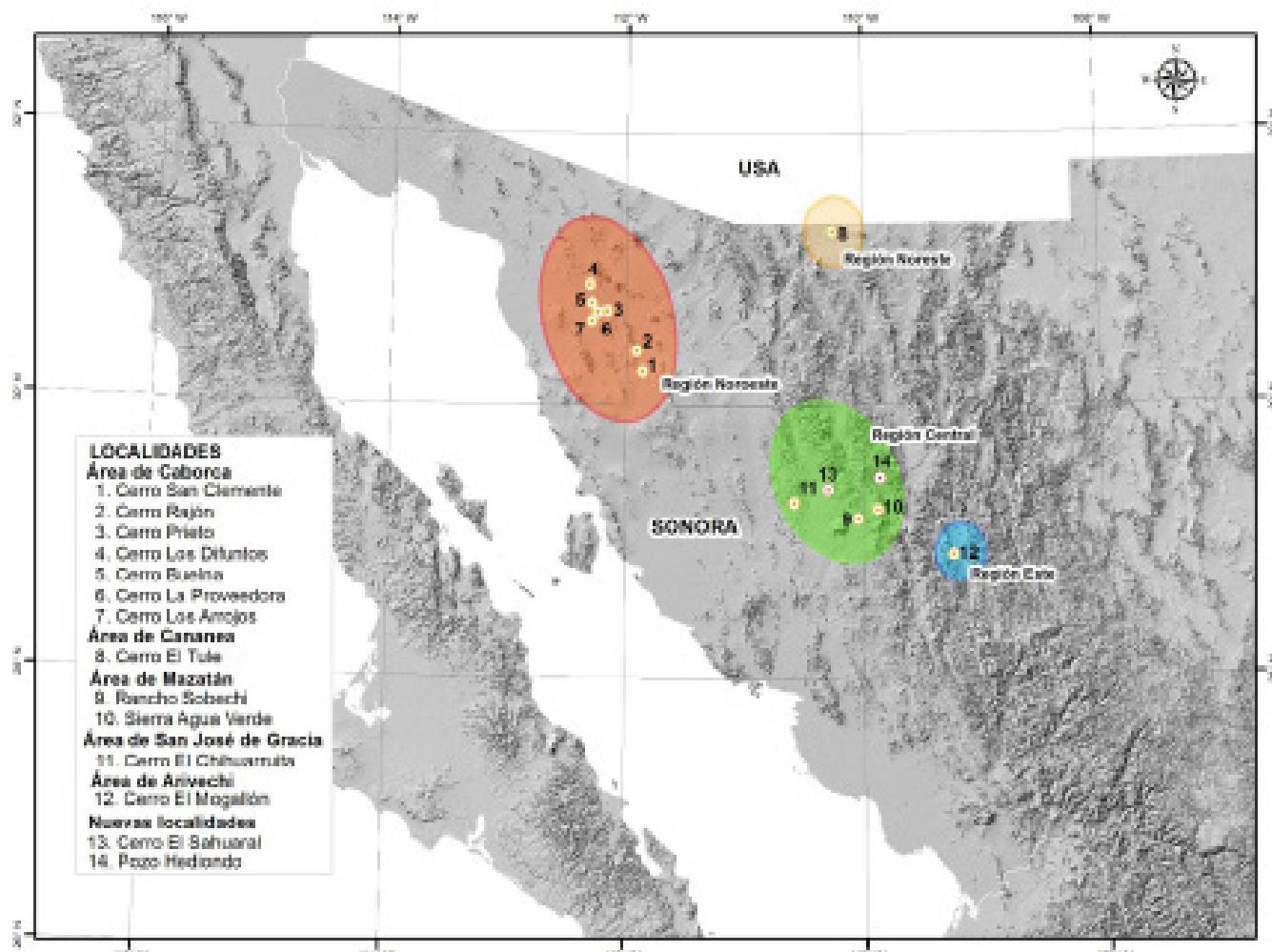


Figura 1 . Localización de los principales afloramientos del Cámbrico del estado de Sonora.

*Albertella highlandensis*, lo cual corresponde a un intervalo desde la Serie 2, Piso 4 al Miaolingiano, Wuliuan. Finalmente, la Formación El Tren comprende la Zona de *Glossopleura walcotti*, lo cual corresponde al Miaolingiano, Wuliuan. Las biozonas del Cámbrico actualizadas para la región norteña están representadas en la Figura 2.

### 3.2. Región noreste:

La región noreste comprende principalmente los depósitos del área de Cananea, incluyendo los cerros El Tule y Mesteñas, donde afloran las formaciones Bolsa y Abrigo (González-León, 1986; Sundberg y Cuen-Romero, 2021). González-León (1986) describió una secuencia paleozoica en la Formación Abrigo de la Sierra El Tule, donde identificó una fauna representativa del Cámbrico superior que incluye los géneros *Arapahoia*, *Cedaria*, *Tricrepicephalus*, *Llanoaspis*, *Coosella* y *Coosia*. Las características litológicas y paleontológicas determinadas permitieron establecer correlaciones con la

Cuarrita Bolsa y la Formación Abrigo de Arizona. De acuerdo con los esquemas biozonales propuestos por Cuen-Romero *et al.* (2018) y posteriormente por Sundberg y Cuen-Romero (2021), la Formación Abrigo en los cerros El Tule y Mesteñas representa para esta región posiblemente desde la Zona de *Bolaspidella* a la Zona de *Crepicephalus*, lo cual corresponde al Miaolingiano, Guzhangiano. Las biozonas del Cámbrico para la región noreste están representadas en la Figura 2.

### 3.3. Región central:

La región central comprende los depósitos del área de Mazatlán, incluyendo la Sierra Agua Verde, Rancho Sobechi, Cerro El Chihuarruita y El Sahuaral. En esta región se han identificado las formaciones: Proveedor, Buelna, Cerro Prieto, El Gavilán y El Tren (Stewart *et al.*, 1984; Cuen-Romero *et al.*, 2016; 2018; 2022; Noriega-Ruiz *et al.*, 2020). Vega-Granillo (1996) describe la geología y el análisis estructural de la Sierra Agua Verde, en Sonora central, reportando la presencia de

*Tonkinella valida*, *Peronopsis fallax depressa*, *Tomagnostus* sp. y *Syspacephalus* sp., asignando la Zona de *Ehmaniella*; sin embargo, posteriormente serían asignadas a la parte superior de dicha zona (Sundberg, 1994), específicamente a la Subzona de *Altiocculus* indicando una edad Serie 3, Piso 5, para Laurentia Lincolniano, Topazano.

De acuerdo con los esquemas biozonales propuestos por Cuen-Romero et al. (2018) y Noriega-Ruiz et al. (2020), en el área de Sierra Agua Verde la Formación Proveedora representa la Zona de *Bristolia mohavensis*, lo cual corresponde a la Serie 2, Piso 4. Mientras que en área del Cerro El Chihuarruita y El Sahuaral, la misma unidad se extiende desde el período no definido del Piso 4 hasta la Zona de *Arcuolenellus arcuatus*, lo cual también corresponde a la Serie 2, Piso 4. La Formación Buelna se extiende desde la Zona de *Bristolia mohavensis* hasta la Zona de *Peachella iddingsi*, indicando la Serie 2, Piso 4. La Formación Cerro Prieto comprende la Zona de *Amecephalus arrojensis* lo cual indica la Serie 2, Piso 4. La Formación El Gavilán en el Cerro El Chihuarruita representa la parte superior de la Zona de *Mexicella mexicana*, Subzona de *Albertella highlandensis*, la cual corresponde al Miaolingiano, Wuliuan. La Formación El Gavilán en el área de El Sahuaral y Rancho Sobechi, representa la parte superior de la Zona de *Ehmaniella*, Subzona de *Altiocculus*, lo cual indica también el Miaolingiano, Wuliuan. Finalmente, en esta región la Formación El Tren no contiene fósiles indicadores de edad. Las biozonas del Cámbrico correspondientes a las áreas de Mazatlán y San José de Gracia (El Chihuarruita y El Sahuaral) están representadas en la Figura 2.

#### 3.4. Región este:

La región este comprende principalmente los depósitos del área de Arivechi, incluyendo los cerros La Sata y El Mogallón. En esta región afloran las formaciones: La Sata, El Mogallón, La Huerta y Milpillas (Almazán-Vázquez, 1989; Cuen-Romero et al., 2019). La secuencia sedimentaria del Cámbrico en el área de Arivechi fue descrita originalmente por Almazán-Vázquez (1989), identificando la base de Cámbrico medio, la cual está representada por la Zona Pre-Glossopleura. Además, reporta una asociación de trilobites de la Zona *Dunderbergia* o *Elvinia*, situando esta parte de la secuencia en la parte media del Cámbrico superior.

De acuerdo con los esquemas biozonales propuestos por Cuen-Romero et al. (2018; 2019), la Formación La Sata comprende la Zona de *Poliella denticulata*, lo cual indica el Miaolingiano, Wuliuan. La Formación El Mogallón se extiende desde la Zona de *Ptychagnostus atavus* hasta la Zona de *Goniagnostus nathersti*, *Lejopyge armata* y/o *Lejopyge laevigata*, lo cual indica el Miaolingiano, Druimiano al Guzhangiano. La Formación La Huerta no proporcionó fósiles indicadores de edad, y la Formación Milpillas comprende la Zona de *Elvinia*, lo cual indica el Furongiano, Paibiano. Con base en esta actualización,

las biozonas del Cámbrico de la región este se encuentran representadas en la Figura 2.

#### 4. Oaxaca

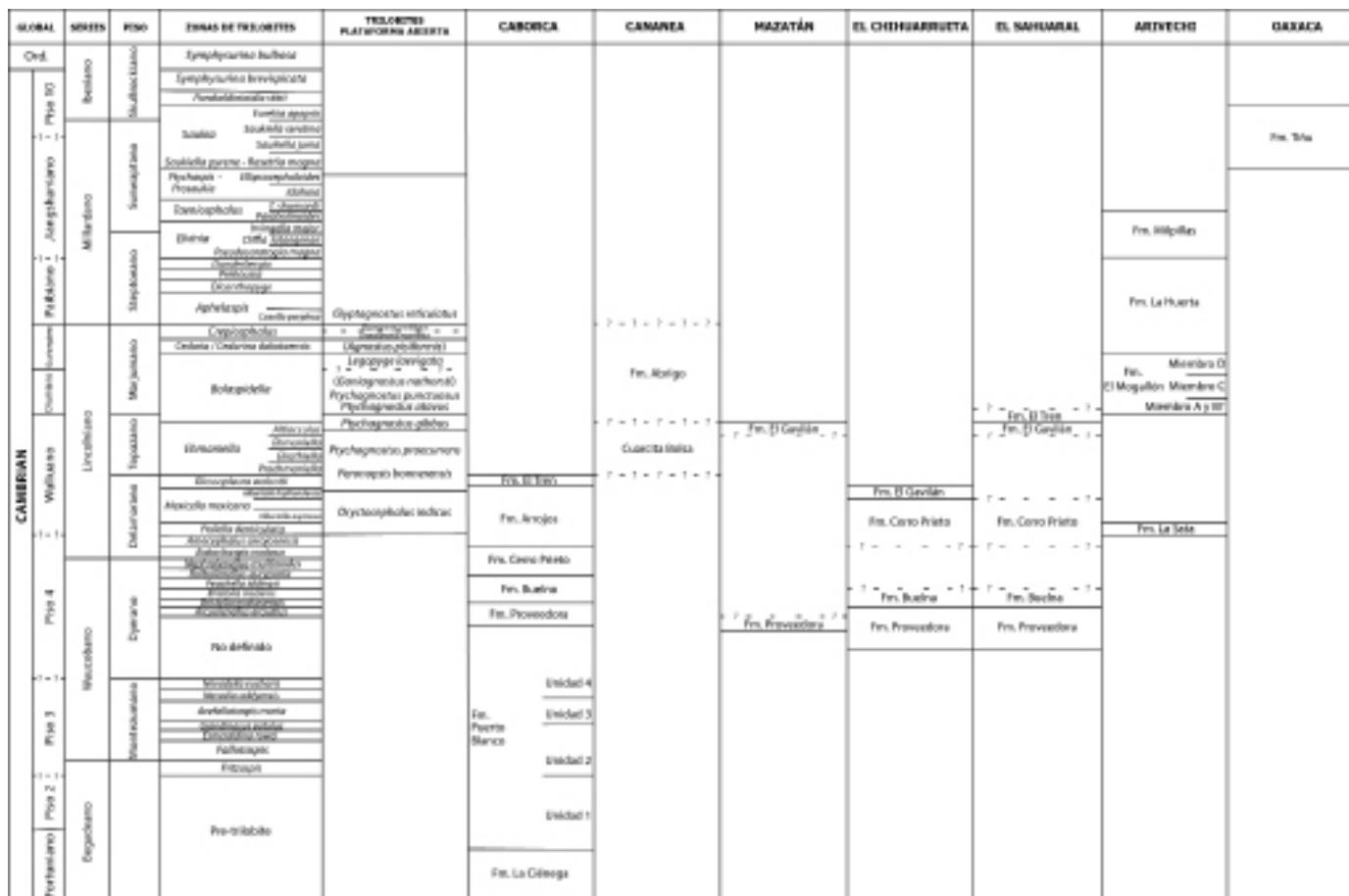
El primer reporte de rocas del Paleozoico inferior en la parte sur de México lo realizaron Pantoja-Alor y Robison (1967), quienes documentaron estratos del Cámbrico superior – Ordovícico Inferior en la Formación Tiñú de la región Nochixtlán, Oaxaca. Posteriormente, estos mismos autores describen la parte inferior de la Formación Tiñú, donde sugieren que la fauna identificada posiblemente sea correlacionable con la Zona *Saukia* del Cámbrico superior, biozona utilizada frecuentemente en Norteamérica y con el Tremadociano inferior de Europa y Sudamérica (Robison y Pantoja, 1968).

Los estudios y determinaciones paleontológicas en las rocas del Miembro Yudachica realizados por Landing et al. (2007) permitieron asignar una edad del Furongiano, Piso 10 (Cámbrico superior), en la parte inferior de la Formación Tiñú. Lo anterior se sustenta con base en la presencia de varios géneros de conodontos que permiten identificar las zonas *Cordylodus andresi* y *C. proavus* (Landing et al., 2007; Streng et al., 2011), las cuales están representadas en la Figura 2.

#### 5. Discusión

En décadas anteriores, se consideró que el Cámbrico en México únicamente afloraba en los estados de Sonora, Oaxaca, y Chihuahua (Bridges y DeFord, 1961; Pantoja-Alor, 1970; Landing et al., 2007). Bridges y DeFord (1961) reportan una secuencia paleozoica en las inmediaciones de Mina Plomosas, Chihuahua, donde en la parte basal identificaron la presencia de abundantes gasterópodos mal conservados. Esta asociación de gasterópodos fue tentativamente asignada al Cámbrico tardío, aunque posteriormente fue asignada al Ordovícico Temprano (Bridges y DeFord, 1961). Por otro lado, estudios recientes sobre la estratigrafía y estructura de la Sierra Plomosa en Chihuahua sugieren que la unidad más antigua, la Formación Sóstenes, pertenece al Ordovícico, posiblemente Inferior hasta Superior, con base en la fauna predominante de gasterópodos, braquípodos y conodontos (Barboza-Gudiño et al., 2016).

Asimismo, se ha sugerido que la Formación Tinú en Oaxaca corresponde a una secuencia sedimentaria la cual sobreyace a un basamento metamórfico del Precámbrico (Espinosa, 1984). Robison y Pantoja-Alor (1968) establecieron una correlación entre la Formación Tiñú y las faunas del Tremadociano de Avalonia en Inglaterra y Gales, además de las sucesiones del Cámbrico superior de Laurentia debido a la presencia de la Zona *Saukia*. La Formación Tiñú es considerada como el único registro de rocas fosilíferas del Paleozoico inferior al sur de las sucesiones de Laurentia de Sonora, Chihuahua y Texas;



**Figura 2.** Zonaciones con base en trilobites de los principales afloramientos del Cámbrico de México.

y al norte de las secuencias de Gondwana de Inglaterra y Gales, como también la región Andina y Venezuela (Landing *et al.*, 2007).

Aunque los depósitos del Cámbrico del estado de Sonora son potencialmente explotables para futuras investigaciones, también es importante que se exploren otras localidades del Paleozoico inferior de otros estados para reconocer la existencia del Cámbrico sedimentario.

## 6. Conclusiones

El Cámbrico sedimentario en México se encuentra expuesto principalmente en el estado de Sonora y Oaxaca. El Cámbrico de Sonora se caracteriza por una abundante biota fósil relativamente bien conservada con un rango de edad que abarca casi todo el Cámbrico. La biota fósil del Cámbrico de Sonora mantiene una estrecha similitud con otros depósitos pertenecientes al cráton norteamericano.

Los afloramientos del Cámbrico de Oaxaca están restringidos al Cámbrico superior, Furongiano, Piso 10 siendo de gran interés pues se trata del registro de rocas cámbricas más jóvenes conocidas en México.

Finalmente, es necesario que se prosiga con la investigación para conocer la existencia de afloramientos del Cámbrico en todas las localidades donde se ha documentado Paleozoico inferior en México.

## Agradecimientos

Los autores agradecen al Departamento de Geología de la Universidad de Sonora por las facilidades proporcionadas para realizar esta investigación. Los autores agradecen a dos revisores anónimos por las correcciones hechas al presente manuscrito.

## Referencias

- Almazán-Vázquez, E., 1989, El Cámbrico-Ordovícico de Arivechi, en la región Centro- Oriental del Estado de Sonora: Instituto de Geología, Revista, 8(1), 58–66.

Barboza-Gudiño, J.R., Torres-Hernández, J.R., Villasuso-Martínez, R., 2016, Revisión estratigráfica y estructura de la Sierra Plomosa, Chihuahua: Revista mexicana de ciencias geológicas, 33(2), 221–238.

- Barrón-Díaz, A.J., Paz-Moreno, F.A., Hagadorn, J.W., 2019, The Cerro Rajón Formation—a new lithostratigraphic unit proposed for a Cambrian (Terreneuvian) volcano-sedimentary succession from the Caborca region, northwest Mexico: Journal of South American Earth Sciences, 89, 197–210. DOI 10.1016/j.jsames.2018.11.003
- Bridges, L.W., DeFord, R.K., 1961, Pre-Carboniferous Paleozoic rocks in central Chihuahua, Mexico: American Association of Petroleum Geologists Bulletin, 45(1), 98–104. DOI 10.1306/0BDA6287-16BD-11D7-8645000102C1865D
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.X., 2013, The ICS international chronostratigraphic chart: Episodes, 36(3), 199204.
- Cooper, G.A., Arellano, A.R.V., Johnson, J.H., Okulitch, V.J., Stoyanow, A., Lochman, C., 1952, Cambrian Stratigraphy and Paleontology near Caborca, northwestern Sonora, México: Smithsonian Miscellaneous Collections, 119(1), 1–184.
- Cooper, G.A., Arellano, A.R.V., Johnson, J.H., Okulitch, V.J., Stoyanow, A., Lochman, C., 1956, Geología y Paleontología de la región de Caborca, norponiente de Sonora. Pt. 1<sup>a</sup>: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 1–259.
- Cuen-Romero, F.J., Valdez-Holgún, J.E., Buitrón, B.E., Monreal, R., Sundberg, F., Montijo-González, A., Minjarez-Sosa, I., 2016, Cambrian Stratigraphy of San José de Gracia, Sonora, Mexico: El Gavilán Formation, a new lithostratigraphic unit of middle Cambrian open shelf environment: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 68(3), 429–441. DOI 10.18268/BSGM2016v68n3a4
- Cuen-Romero, F.J., Valdez-Holgún, J.E., Buitrón-Sánchez, B.E., Monreal, R., Enríquez-Ocaña, L.F., Aguirre-Hinojosa, E., Ochoa-Granillo, J.A., Palafox-Reyes, J.J., 2018, Trilobite-based biostratigraphy (arthropoda-trilobita) and related faunas of the Cambrian from Sonora, Mexico: Journal of South American Earth Sciences, 83, 227–236. DOI 10.1016/j.jsames.2018.03.002
- Cuen-Romero, F.J., Beresi, M.S., Palafox-Reyes, J.J., Montijo-González, A., 2019, *Ptychagnostus atavus* (Tullberg, 1880) (Trilobita:Agnostida) del Cámbrico medio (Miaolingiano–Drumiano) de Arivechi, Sonora, México: Significado bioestratigráfico: Paleontología Mexicana, 8(2), 97–108.
- Cuen-Romero, F.J., Montijo-González, A., Monreal, R., Sundberg, F.A., Espinoza-Maldonado, G., Grijalva-Noriega, F.J., Noriega-Ruiz, H.A., Minjárez-Sosa, I., Ochoa-Granillo, J.A., 2022, Cambrian (Series 2 to Miaolingian) platform facies from central Sonora, Mexico and the regional correlation: Palaeoworld, 31(1), 41–57. DOI <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2021.03.002>
- Cuen-Romero, F.J., Reyes-Montoya, D.R., Noriega-Ruiz, H.A., 2020, El Paleozoico inferior de Sonora, México: 120 años de investigación paleontológica: Paleontología Mexicana, 9(1), 21–35.
- Espinosa, J.R., 1984. La acreción de los terrenos Mixteco y Oaxaca durante el Cretácico Inferior. Sierra Madre del Sur de México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 7–19. DOI <http://dx.doi.org/10.18268/BSGM1984v45n1a2>
- Fortey, R., 2014, The palaeoecology of trilobites: Journal of zoology, 292(4), 250–259. DOI <https://doi.org/10.1111/jzo.12108>
- González-León, C., 1986, Estratigrafía del Paleozoico de la Sierra del Tule, noreste de Sonora: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 6(2), 117–135.
- Landing, E.D., Westrop, S.R., Keppie, J.D., 2007, Terminal Cambrian and lowest Ordovician succession of Mexican West Gondwana: biotas and sequence stratigraphy of the Tiñu Formation: Geological Magazine, 144(6), 909–936. DOI <https://doi.org/10.1017/S0016756807003585>
- Lochman-Balk, C., Wilson, J.L., 1958, Cambrian biostratigraphy in North America: Journal of Paleontology, 32, 312–350.
- Lochman, C., 1948, New Cambrian trilobite genera from northwest Sonora, Mexico: Journal of Paleontology, 22, 451–464.
- Noriega-Ruiz, H.A., Cuen-Romero, F.J., Enríquez-Ocaña, L.F., Sundberg, F.A., Monreal, R., Varela-Romero, A., Palafox-Reyes, J.J., Grijalva-Noriega, F.J., 2020, Cambrian stratigraphy (Series 2 to Miaolingian) of the El Sahuaral area in central Sonora, México: Biostratigraphic implications: Journal of South American Earth Sciences, 103, 102797. DOI <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102797>
- Pantoja-Alor, J., 1970, Rocas sedimentarias paleozoicas de la región centro-septentrional de Oaxaca: Sociedad Geológica Mexicana, Libro guía de la excursión México–Oaxaca: México, 67–84.
- Pantoja-Alor, J., Robison, R.A., 1967, Paleozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico: Science, 157(3792), 1033–1035. DOI <https://doi.org/10.1126/science.157.3792.1033>
- Peng, S.C., Babcock, L.E., Ahlberg, P., 2020, The Cambrian Period, en Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., Ogg, G.M. (eds.): Geologic time scale 2020, Elsevier, 565–629.
- Robison, R.A., Pantoja-Alor, J., 1968, Tremadocian trilobites from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico: Journal of Paleontology, 767–800. <https://www.jstor.org/stable/1302374>
- Stewart, J.H., McMenamin, A.S., Morales-Ramirez, J.M., 1984, Upper Proterozoic and Cambrian Rocks in the Caborca Region, Sonora, México: Physical Stratigraphy, Biostratigraphy, Paleo-current Studies and Regional Relations, US Geological Survey Professional Paper 1309, 1–36.
- Streng, M., Mellbin, B.B., Landing, E., Keppie, J.D., 2011, Linguliform brachiopods from the terminal Cambrian and lowest Ordovician of the Oaxaquia microcontinent (southern Mexico): Journal of Paleontology, 85(1), 122–155. DOI <https://doi.org/10.1666/10-074.1>
- Sundberg, F.A., Cuen-Romero, F.J., 2021, Trilobites from the *Crepicephalus* Zone (upper Guzhangian Stage, Miaolingian Series, Cambrian) from northern Sonora, Mexico, and its correlation to Arizona and Texas, USA: Journal of South American Earth Sciences, 108, 103185. DOI <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103185>
- Sundberg, F.A., 1994, Corynexochida and Ptychopariida (Trilobita, Arthropoda) of the *Ehmaniella* Biozone (Middle Cambrian), Utah and Nevada: Contributions in Science, 446, 1–137. DOI <https://doi.org/10.5962/p.208082>
- Vega-Granillo, R., 1996, Geología de la Sierra de Mazatlán: Boletín del Departamento de Geología, Universidad de Sonora, 13(1), 89–102.
- Von Siebold, C.T., 1848, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen Thiere: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie Erster Theil, 1, 1–679. DOI <https://doi.org/10.5962/bhl.title.118645>
- Webster, M., 2011, Trilobite biostratigraphy and sequence stratigraphy of the upper Dyeran (Traditional Laurentian “lower Cambrian”) in the southern Great Basin, U.S.A., en Hollingsworth, J.S., Sundberg, F.A., Foster, J.R. (eds.), Cambrian Stratigraphy and Paleontology of Northern and Southern Nevada, Western Nevada and Eastern California: Museum of Northern Arizona, Bulletin, 67, 121–154.