



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**UNA REVISIÓN DE LOPHORANINA CRISTASPINA
(CRUSTACEO, DECAPODO) DEL EOCENO MEDIO
DE CHIAPAS, MÉXICO E IMPLICACIONES
PALEOBIOLOGICAS Y EVOLUTIVAS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

Oscar Felipe Hernández Monzón



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Francisco Javier Vega Vera
2009**

In memoriam a
P. D. T.

**UNA REVISIÓN DE *LOPHORANINA CRISTASPINA* (CRUSTÁCEO,
DECAPODO) DEL EOCENO MEDIO DE CHIAPAS, MÉXICO E
IMPLICACIONES PALEOBIOLOGICAS Y EVOLUTIVAS**

Oscar Felipe Hernández Monzón

Hoja de Datos del Jurado

<p>1. Datos del alumno Hernández Monzón Oscar Felipe 57 87 21 95 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 30006565</p>
<p>2. Datos del tutor Dr. en C Francisco Javier Vega Vera</p>
<p>3. Datos del sinodal 1 Dra. en C Sara Alicia Quiroz Barroso</p>
<p>4. Datos del sinodal 2 Dr. en C Francisco Sour Tovar</p>
<p>5. Datos del sinodal 3 Dr. en C Jesús Alvarado Ortega</p>
<p>6. Datos del sinodal 4 Dr. en C Marcelo Aguilar Piña</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito. Una revisión de <i>Lophoranina cristaspina</i> (Crustáceo, Decapodo) del eoceno medio de Chiapas, México e implicaciones paleobiológicas y evolutivas 58 p. 2009</p>

INDICE

Índice.....	4
Resumen.....	5
Introducción.....	6
Objetivo Generales.....	7
Objetivos Particulares.....	7
Generalidades de Crustáceos.....	8
Clase Decápoda.....	9
Orden Braquiura.....	9
Caracteres de Reconocimiento de la Cutícula de Raninidos.....	15
Área de estudio.....	17
Localidad.....	17
Paleontología sistemática.....	21
Dimorfismo sexual.....	30
Morfología Funcional de las Terrazas en <i>Lophoranina cristaspina</i>	37
Evolución.....	41
Conclusiones.....	47
Discusión.....	48
Bibliografía.....	51

RESUMEN

Se presenta el conocimiento actual sintetizado de la sistemática y la paleobiología de los crustáceos decápodos del género *Lophoranina*. Se enfatiza la especie *Lophoranina cristaspina* reportada para el Eoceno Medio de la Formación San Juan, en la región central del Estado de Chiapas, al Sureste de México.

Se ofrece una revisión del Ranínido *Lophoranina cristaspina*, con base en nuevos ejemplares se establecen diferencias morfológicas que reflejan un posible dimorfismo sexual para esta especie. La presente revisión apoya interpretaciones paleobiológicas previas del género, además aporta información adicional sobre los posibles paleoambientes dentro de la localidad ubicada cerca del Cerro Mactumatza y su probable repercusión sobre la ecología de la especie estudiada.

Además se revisaron otras especies el género *Lophoranina* con el fin de proponer la posible evolución que tuvo el taxa considerando su distribución geográfica y temporal.

INTRODUCCIÓN

Los braquiuros son un grupo de crustáceos con un cefalotórax que protege el cuerpo, cinco pares de pereopodos y son comúnmente conocidos como cangrejos verdaderos. Este grupo se originó durante el Jurásico y ha presentado dos grandes radiaciones: la primera fue en el Cretácico tardío (Glaessner, 1969), con un gran número de especies que se desarrollaron en torno a ambientes deltaicos y la segunda durante el Eoceno, la segunda radiación se dio en ambientes arrecifales, donde un gran número de especies se desarrollaron en todo el mundo. El registro más antiguo de algunos grupos de braquiuros se encuentra en México (Vega y Perrilliat, 2004). En general, se trata de géneros que tuvieron una distribución cosmopolita, y que han sido encontrados en estratos más jóvenes para otras partes del mundo (Vega y Perrilliat, 2004).

Diferencias en la forma de las espinas anterolaterales de *Lophoranina cristaspina* sugieren una posible variación intraespecífica, la cual puede representar un caso de dimorfismo sexual. La revisión de la morfología de ejemplares juveniles sugiere que la forma general del caparazón y su ornamentación permanecen constantes durante el desarrollo.

Una comparación basada en la morfología de las terrazas y espinas de los márgenes anterolaterales entre especies del Cretácico y especies del Terciario (Eoceno-Oligoceno) provenientes de América y Europa, sugieren que existieron al menos dos linajes evolutivos para *Lophoranina*.

OBJETIVO GENERAL

Realizar una revisión general a nivel taxonómico, morfológico paleobiológico y evolutivo del taxa *Lophoranina* y en particular el caso de la especie *Lophoranina cristaspina* de la Formación San Juan en Chiapas, México.

Reconocer algunos aspectos paleobiológicos y evolutivos. Basados en estos ejemplares y estudios previos, sugerir algunas afinidades paleobiológicas, paleoecológicas y proponer posibles líneas evolutivas del taxa con base en evidencias fósiles provenientes de diversos registros de diferentes especies, de diferentes localidades y en algunos casos diferentes edades geológicas. No realizados previamente para esta especie; contribuyendo así, al estudio y enriquecimiento del conocimiento paleontológico del taxa *Lophoranina*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Proponer una explicación adecuada para la presencia de dos morfotipos de *Lophoranina cristaspina* en la Formación San Juan en Chiapas, México.
- Realizar un análisis de las terrazas en el caparazón de *Lophoranina cristaspina* y su posible función ecológica.
- Revisar otras especies del mismo género y observar si hay afinidades o disimilitudes dentro del género.

GENERALIDADES DE CRUSTACEOS

El subfilum Crustácea es el grupo de artrópodos marinos más diverso. Su distribución es mundial y la mayoría son marinos, aunque existen muchas especies dulceacuícolas. Hay también muchas especies terrestres, pero por lo general, los grupos terrestres continúan teniendo características muy similares a las formas de vida acuática (Barnes y Ruppert., 2002). Entre los taxos más conocidos de este grupo destacan los Braquiuros, Carideos, Palinuros, Anomuros, Cefalocaridos, además de muchos otros taxos pertenecientes a otras categorías, como los ostracodos, copépodos, cirrípedos, isópodos, anfípodos, etc. Muchos de estos organismos forman parte importante de las cadenas tróficas.

La diversidad dentro de los crustáceos es muy amplia, tanto en formas como en tamaño y en comportamientos. Por ejemplo, encontramos a *Macrocheira kaempferi*, o cangrejo araña gigante, cuya envergadura alcanza hasta los 4 metros, en contraste con *Daphnia retrocurva*, cuya longitud llega solo a 1 milímetro. Por tal motivo, describir una forma “típica” de los crustáceos es muy complicado. Aunque, desde el punto de vista estructural, encontramos algunas características comunes (Brusca y Brusca., 2003), como son:

- Se presentan dos pares de antenas, en algún momento de su ciclo de vida.
- El Cuerpo esta dividido en tres tagmas o regiones, cefalón (cabeza), tórax (pereion) y pleon (abdomen).
- El cuerpo está formado por un número variable de metameros o segmentos.
- La mayoría de los crustáceos tienen caparazón o concha que cubre todo el cuerpo o parte del tórax y que protege al individuo de agentes externos.

- La cutícula de la mayoría de los crustáceos está generalmente calcificada.

CLASE DECAPODA

- Evolución y registro fósil.

Los decápodo son un grupo de crustáceos cuyo registro fósil es relativamente escaso si se les compara con la diversidad de otros grupos de artrópodos fósiles como los trilobites y los insectos (Vega y Perrilliat., 2004). Sin embargo, esto no ha sido limitante en su estudio y comprensión, así por ejemplo, tenemos que en México se han encontrado más de 70 especies cuyo registro abarca desde el Cretácico Inferior hasta el Mioceno (Vega y Perrilliat, 2004).

Es común encontrar fósiles de crustaceos en rocas sedimentarias de origen marino, en particular aquellas rocas asociadas a ambientes someros, aunque los fósiles de estos crustáceos solamente se encuentran en determinados estratos, que pueden representar desde depósitos de tormenta, incluyendo periodos de crecimiento poblacional de tipo oportunista (Bishop, 1983), lo que indica que una vez encontrado el estrato portador, existe una gran probabilidad de encontrar más crustáceos, si se sigue horizontalmente los afloramientos del estrato.

ORDEN BRAQUIURA

Los braquiuros (grupo central de este trabajo) o verdaderos cangrejos son probablemente los miembros con mayor éxito evolutivo dentro de los decápodo y cuyo patrón corporal básico es fácilmente reconocible. La determinación taxonómica de decápodo fósiles, y en particular de los braquiuros, se basa en gran medida en la forma y morfología del caparazón, con especial atención a la región dorsal del cefalotórax. La morfología ventral no ha desempeñado un papel importante en la sistemática, puesto

que no es común que esta región se preserve el registro fósil, en la gran mayoría de los casos esto se debe al hecho de que frecuentemente los fósiles encontrados son solo los restos de la muda de un *decápodo*, y la región ventral no es parte de la muda, estas mudas no obstante, son muy útiles en la determinación taxonómica de la especie, y para estudios paleoecológicos. La región ventral también es útil en estudios paleoecológicos, pues ayuda a determinar el sexo de los ejemplares. Desafortunadamente es poco común encontrar ejemplares con dicha región. Y aún cuando encontremos solo la región dorsal del caparazón no siempre permiten la visualización de todas las regiones, debido a que frecuentemente su preservación es muy pobre y puede estar deformada. De igual forma, otras estructuras como los pereiópodos no siempre se llegan a preservarse por los mismos motivos.

- **Morfología.**

La morfología de los decápodo es muy característica y aunque existen diferentes grupos, éstos presentan más o menos los mismos segmentos. Sin embargo no hay que olvidar que hay diferencias morfológicas de estos segmentos para cada grupo.

Los miembros del infraorden Brachyura son conocidos comúnmente como cangrejos verdaderos, tienen un patrón corporal corto y especializado (Barnes y Ruppert 2002), y a pesar de presentar un esquema morfológico general bastante estable, el cuerpo de los brachyuros puede ser variable en cuanto a forma y tamaño.

- Caparazón

El cuerpo está cubierto por un caparazón o cefalotórax, aplanado lateralmente. La forma depende del género, por lo que es importante para su correcta identificación. El caparazón está típicamente regionalizado y ornamentado con algunas estructuras tales como; pliegues, surcos, tubérculos, espinas y dientes, entre otros. En cuanto a la forma, ésta puede ser muy variada, entre las geometrías más recurrentes que pueden citarse

son: convexo, circular, globular, hemisférico, hexagonal, octagonal, orbicular, oval, ovalado, triangular, pentagonal, poligonal, entre otras. La superficie se puede observar lisa, tuberculosa, granulada, con nódulos, desgastada, etc.

- Regiones del caparazón

El caparazón presenta regiones bien diferenciadas que permiten la identificación taxonómica, por lo que algunas regiones pueden estar presentes en algunos géneros y ausentes en otros, además de que la forma de estas regiones puede variar de un género a otro. Las regiones están determinadas por la posición que guardan con los órganos internos, en la Figura 1 pueden observarse las diferentes regiones.

- Abdomen

El abdomen es simétrico y altamente reducido, flexionado debajo del tórax (Figura 2) (abdomen Masculino y Femenino). Es la estructura sexual secundaria que permite la diferenciación entre los sexos, en hembras maduras, éste es semicircular y con segmentos liberados; por otra parte, en los machos el abdomen es triangular o con forma de t invertida. Los urópodos ausentes en la mayoría de las especies (Brusca y Brusca., 2003).

- Pleópodos

En la hembra, los pleópodos se conservan para incubar huevos, mientras que en el macho sólo se conservan los dos pares anteriores, aunque estos no son visibles en ejemplares fósiles (Barnes y Ruppert., 2002).

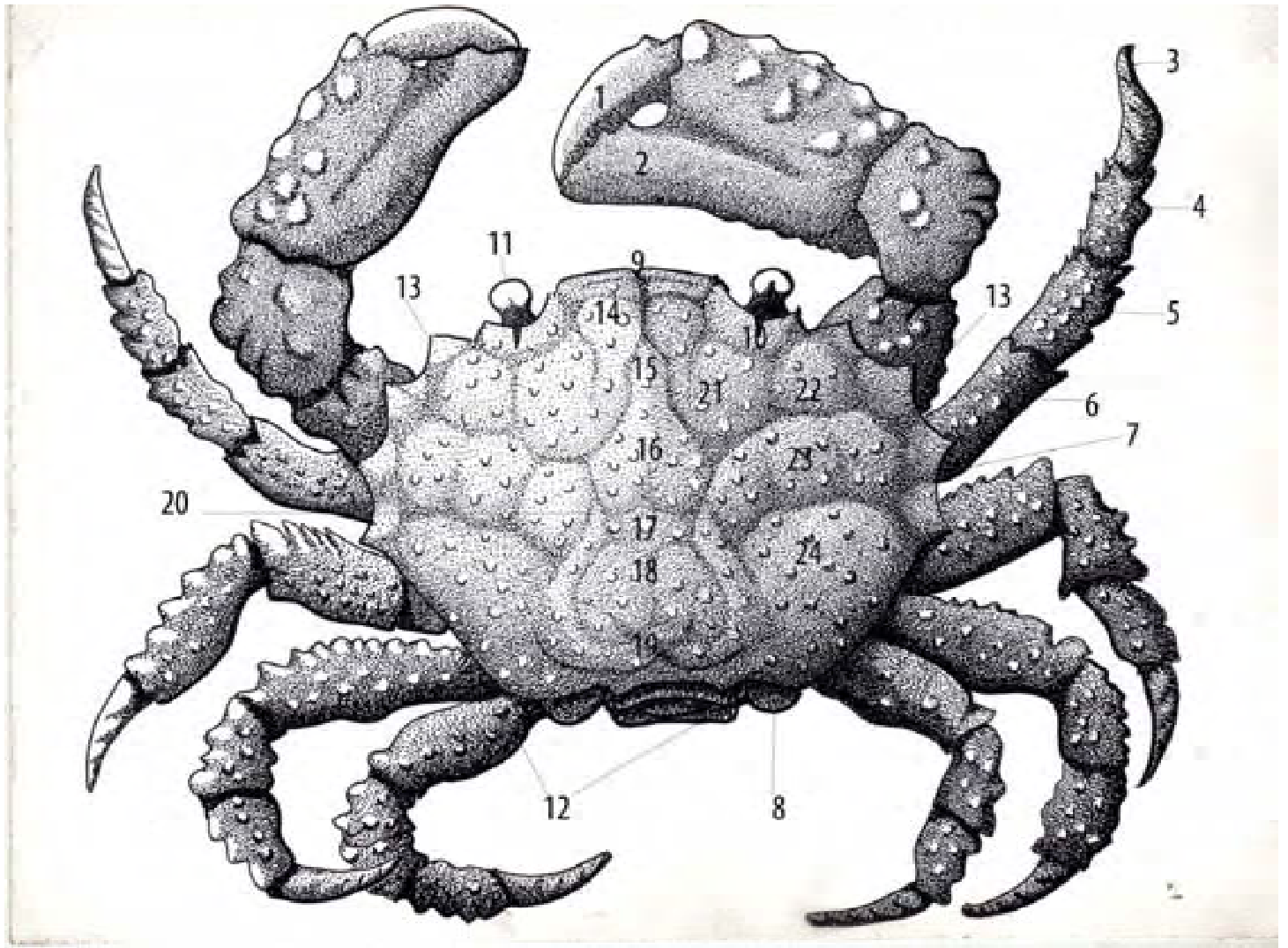


Figura 1. Cangrejo de la familia Xantidae del género *Medaeus*, donde se muestran las regiones del caparazón y de los pereiopodos. 1. Dedo Móvil; 2. Palma; 3. Dactilo; 4. Propodio; 5. Carpo; 6. Mero; 7. Ischio; 8. Basis; 9. Frente; 10. Orbita; 11. Ojo; 12. Margen Posterolateral; 13. Margen anterolateral; 14. Región protogástrica; 15. Región mesogástrica; 16. Región Metagástrica; 17. Región Urogástrica; 18. Región Cardíaca; 19. Región Intestinal; 20. Sulco Cervical; 21. Región Hepática; 22. Región Epibranquial; 23. Región Metabranquial; 24. Región Mesobranquial

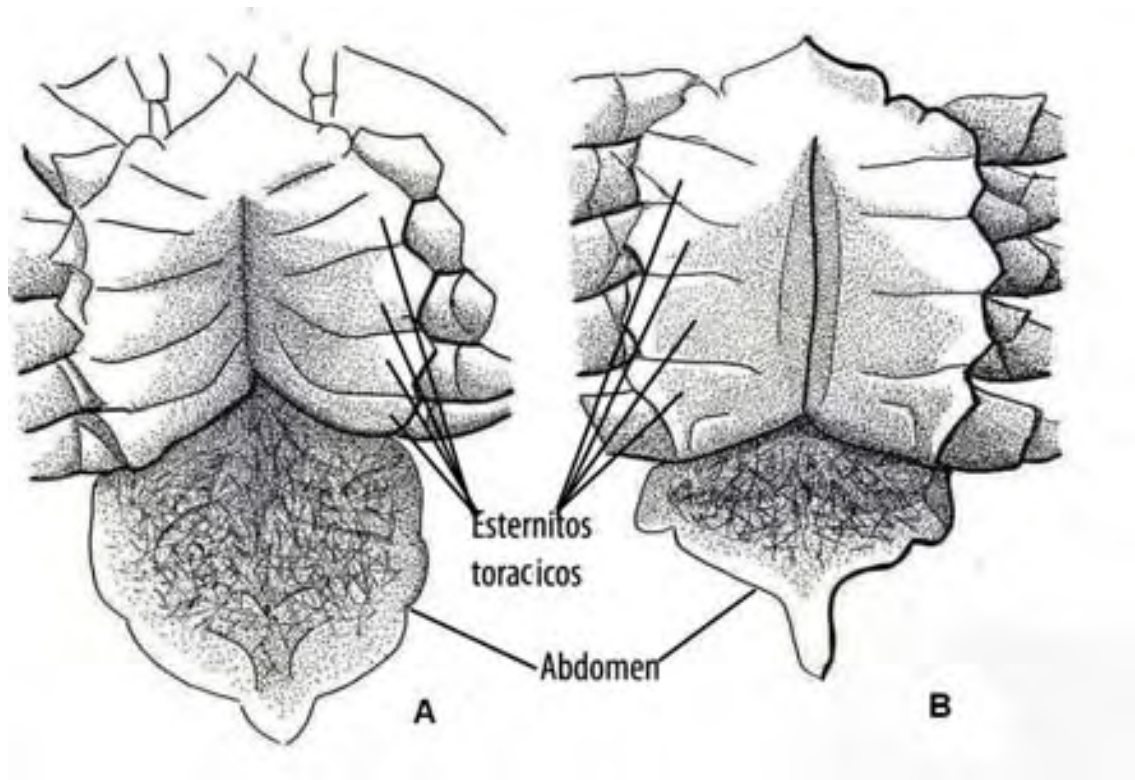


Figura 2. Esquema del abdomen de un braquiuro; A) Macho; B) Hembra

- Pereiódodos

Al igual que los demás grupos de decápodo, los brachyuros presentan 5 pares de pereiópodos. El primer par son los quelípedos y están usualmente alargados, no son usados en la reptación sino en la defensa y ataque. Los pares 2, 3, 4, 5 de pereiópodos son simples, largos y delgados, usualmente sirven para la locomoción, aunque en ciertas familias pueden estar reducidos y/o modificados para otras funciones. Cada pereiópodo a su vez está subdividido en los siguientes segmentos: coxa, base, isquion, mero, carpo, propodio y dactilo. En la familia de los portunidos, el último par está modificado y termina en anchas paletas aplastadas, útiles para el nado o para sepultarse.

- Cutícula

La cutícula de los decápodos es muy particular y fácilmente reconocible pues presenta terrazas, las terrazas son crestas irregulares presentes en el cefalotórax y que lo

atraviesan transversalmente solo están presentes en la región dorsal. Los primeros estudios hechos sobre la cutícula afectaban severamente la preservación de la cutícula de los decápodos, además de estas técnicas invasivas, estos estudios también se basaban en experimentos tafonómicos y en observaciones en ambientes modernos; en estos estudios, (Schäfer, 1951; 1972; Bishop, 1981; 1986; Allison, 1986; 1988; Plotnick, 1986, 1990; Plotnick *et al.*, 1988; Stempien., 2005; entre otros) en algunos se concluía que la cutícula de los decápodos se deterioraba después de las primeras dos semanas, no obstante, otros autores (Allison, 1988; Poulicek *et al.*, 1988), proponían que la cutícula podía permanecer inalterada por casi un año, aunque es importante señalar que muchos decápodos; en particular braquiuros, han sido preservados dentro de concreciones, por lo tanto, la calidad de la preservación depende de los procesos tafonómicos y del proceso de diagénesis. El estudiar la cutícula de los decápodos es una herramienta muy útil usada en la sistemática del grupo.

La cutícula de los decápodos está típicamente compuesta por 4 capas diferentes (Vega Vera *et al.*, 2005) (Figura 3): una capa membranosa no calcificada, una endocutícula laminar fuertemente calcificada y gruesa, una exocutícula calcificada delgada y laminar y la más externa capa, la epicutícula, delgada y bilaminar (Dennell, 1960; Passagno, 1960; Skinner, 1962; Glaessner, 1969; Roer y Dillaman, 1984; Hadley, 1986).

La estructura típica laminar que se aprecia en la endocutícula y la epicutícula ha sido interpretada como interferencia óptica originada por la presencia de fibras de quitina helicoidales (Roer y Dillaman, 1984; Hadley, 1986). Este tipo de arreglo también está presente en decápodos fósiles (Neville y Berg, 1971).

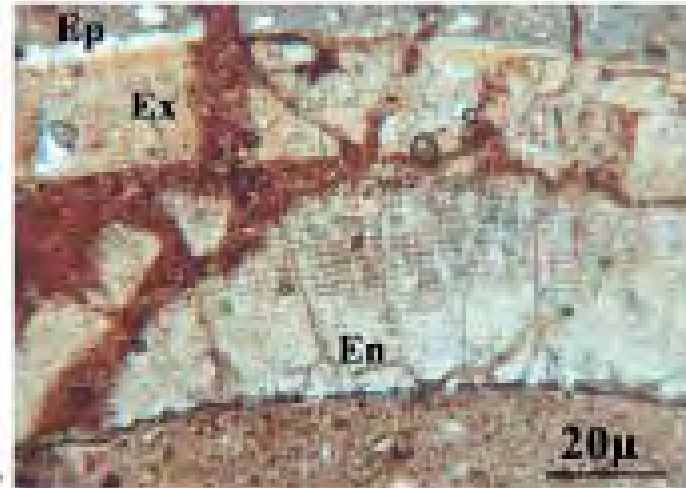


Figura 3. Sección transversal bajo microscopio de luz polarizada de *Palaeoxanthopsis meypaquensis* (Vega, *et al.*, 2001) del Maastrichtiano, de la Formación Ocozocoautla, Chiapas. Abreviaciones de las estructuras de la cutícula: En = endocutícula, Ep = epicutícula, Ex = exocutícula. Tomado de Vega *et al.*, 2005

Otras estructuras observadas se encuentran en la capa membranosa, tales como ductos tegumentales y canales porosos, entre otros (Vega *et al.*, 2005).

El uso de la microestructura de la cutícula en estudios filogenéticos o taxonómicos es muy difícil de realizar pues existen pocos caracteres establecidos y un reducido número de publicaciones incluyen datos con información sobre la cutícula. Sin embargo, si es posible establecer algunas diferencias y afinidades en la microestructura de la cutícula de los braquiuros (Waugh *et al.*, 2009)

Lophoranina es fácilmente distinguible de otros Raninidos por sus terrazas características que se extienden transversalmente a lo largo del caparazón dorsal. Las terrazas están formadas por uniones laterales de nódulos y sus depresiones asociadas. El ancho de las terrazas varía según la especie. En algunas especies se observan pequeñas espinas que se extienden de los nódulos con un dirección hacia la región anterior. La

fuerte ornamentación de la superficie hace la caracterización de *Lophoranina* posible (Waught, *et. al.*, 2009).

CARACTERES DE RECONOCIMIENTO DE LA CUTÍCULA DE RANINIDOS

Microestructura: los componentes más básicos de la superficie cuticular son los nódulos, depresiones y perforaciones. Las depresiones son las áreas más bajas de la cutícula; las fosas son subdivisiones de las depresiones que son de forma circular a ovalada. Los nódulos son lo opuesto a las depresiones, son áreas elevadas de la cutícula. Las perforaciones son penetraciones dentro de la cutícula. Esas características básicas tienen varias formas y se encuentran en varias combinaciones; así por ejemplo encontramos nódulos inclinados, fosas con lados escarpados, nódulos inclinados sobre fosas, nódulos inclinados con depresiones, nódulos aislados, nódulos concentrados, terrazas etc., que en conjunto crean las configuraciones tan características que nos permiten las identificaciones de cada género.

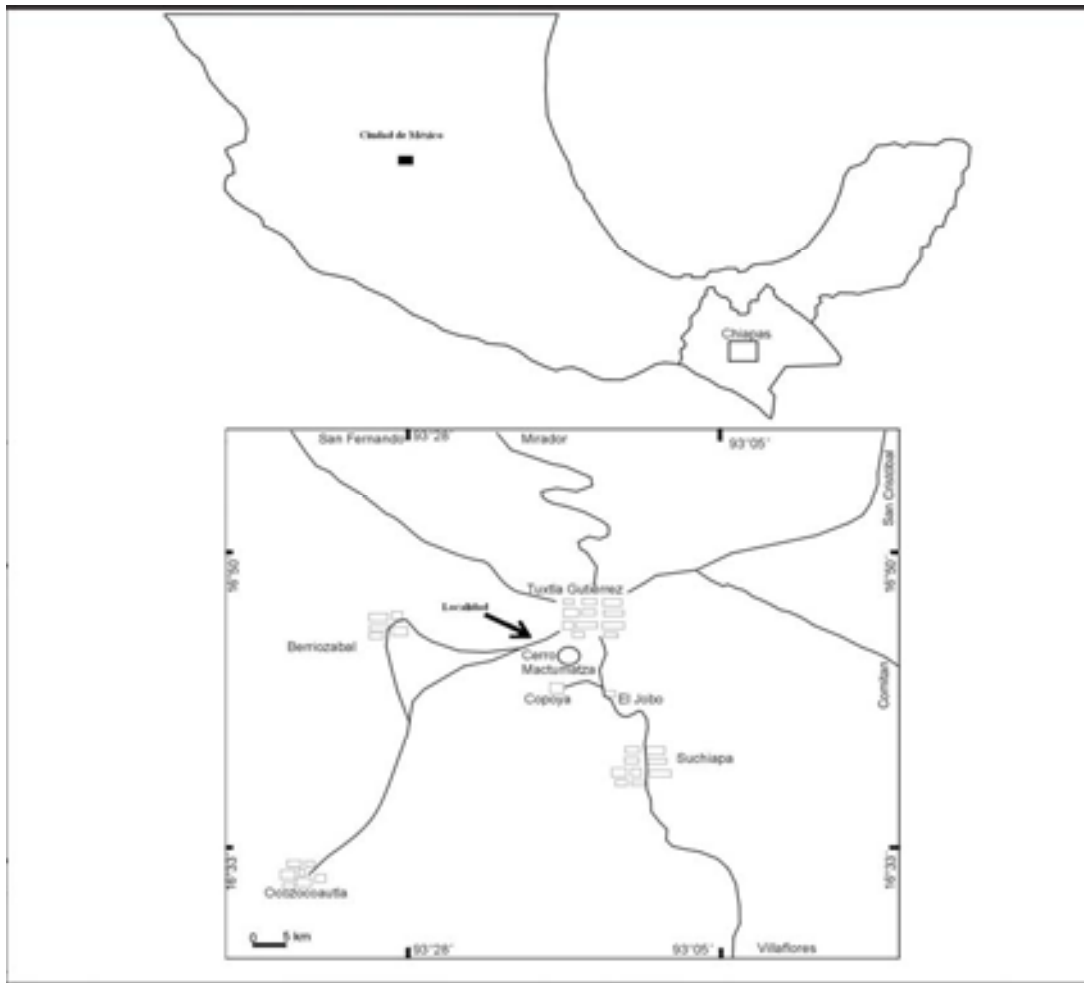


Figura 4. Mapa de localización del afloramiento cercano al Cerro Mactumatza, al sur de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. (Tomado de Vega *et al.*, 2001a).

AREA DE ESTUDIO

- Localidad

En una localidad cerca del Cerro de Mactumatza (Fig.4), no ha sido formalmente reportada pero se han encontrado ejemplares con estructuras morfológicas no descritas previamente para *Lophoranina cristaspina* (Vega *et al.*, 2001b), reportada para areniscas calcáreas del Eoceno medio en la Formación San Juan, en un afloramiento cercano a Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Este afloramiento ha sido clasificado como la localidad 1004 en el cataáogo de localidades del Instituto de Historia Natural del estado de Chiapas.

La Formación San Juan aflora aproximadamente en 135 kilómetros cuadrados y se observa en la estructura que forma la Mesa de Copoya (Ferrusquia-Villafranca 2000). Licari (1960) fue el primero en proponerle el nombre de Esquistos San Juan por afloramientos de esquistos con foraminíferos, areniscas, conglomerados y camas con conchas de ostras que se sobrelapan en El Bosque. Allison (1967) introdujo el nombre de Formación San Juan, además construyó una sección compuesta para esta formación y la subdividió en tres miembros; el Miembro Inferior compuesto por esquistos y limolita; el Miembro Medio de areniscas y conglomerados de cantos de cuarzo y mucho más heterogéneo que los otros; y el Miembro Superior integrado por limolita y arenisca.

Sin embargo la secuencia estratigráfica tipo quedó incompleta, y Ferrusquia-Villafranca (1996) describió las variaciones litológicas verticales de la Formación, estimando un grosor aproximado de 800 m. En la localidad estudiada, los afloramientos corresponden al Miembro Medio de Arenisca, con un espesor de 275 m, incluyendo areniscas anaranjadas intercaladas con conglomerados de cuarzo (Figura 5).

- Edad

Una edad del Eoceno medio fue atribuida con base en varias especies de foraminíferos, enumeradas en un trabajo previo de la zona (Vega *et al.*, 2001a). Otros foraminíferos reportados por Durham *et al.*, (1955) fueron: *Camerina guayabalensis*, *Eulinderina guayabalensis*, *Lepidocyclina (Polylepidina) antillea*, *Pseudophragmina (Proporocyclina) perpusilla*, *P. (Proporocyclina) zaragosensis*, *Helicostegina gyralis* y *Ferrayina coralliformis*, estas especies fueron usadas para documentar la edad del Eoceno Medio para esta litología en la parte superior de Mesa de Copoya. La abundancia de *Nummulites striatoreticulatus* también reporta una edad del Eoceno medio y fue la razón por la que varios autores han llamado a estas rocas capas de "Nummulites" (Pechaux, 1984; Aguilar, 1993). Otros foraminíferos que confirman la

edad de la región son *Helicostegina dimorpha*, *Amphistegina parvula*,
Pseudophragmina teres, *Eofabiania cushmani*, *Nummulites Floridensis*, y
Quinquelocolina sp. reportados por Aguilar en 1993

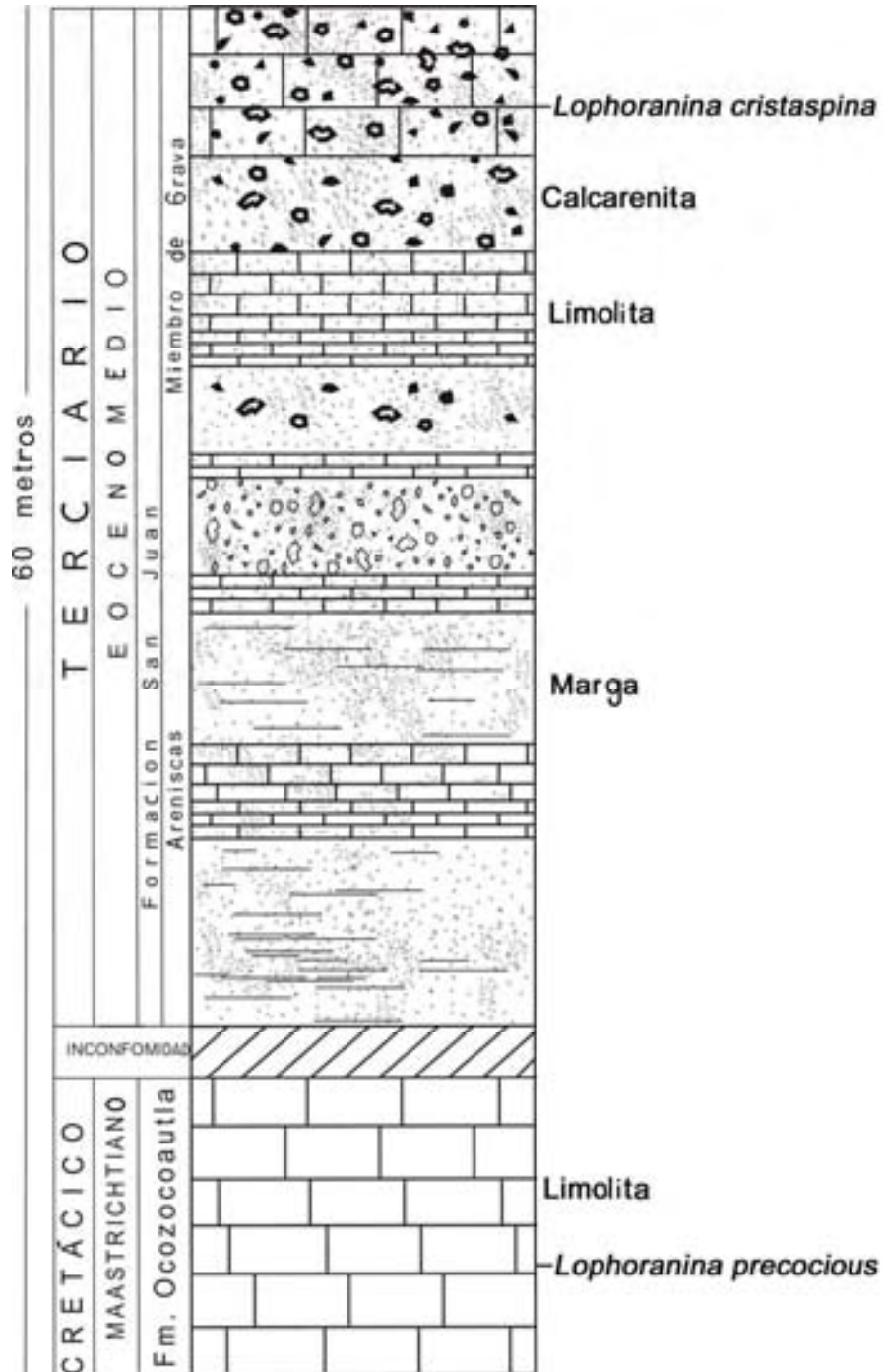


Figura 5. Columna estratigráfica perteneciente al Cretácico-Terciario de una sección del Cerro Mactumatza, que incluye también la Fm. San Juan del Eoceno medio. (Tomado de Vega *et al.*, 2001a).

- Paleoambiente

La litología presente en la Mesa de Copoya sugiere que el paleoambiente se formó bajo condiciones arrecifales de escasa profundidad, (Gutiérrez-Gil, 1956; Frost y Langenheim, 1974; Quezada-Muñeton, 1990). Sin embargo; Aguilar (1993) basado en la presencia de raíces y restos de madera sugiere la influencia de aguas continentales. La alternancia de carbonatos con areniscas y limonitas puede representar la influencia periódica de agua dulce dentro de un ambiente marino poco profundo. Esas condiciones pueden ser observadas a través de las estructuras sedimentarias como son la estratificación cruzada, donde se pueden apreciar cambios variables en la dirección e intensidad de la corriente (Vega et al., 2001b).

En esta localidad, fragmentos incompletos de caparzones de *Lophoranina cristaspina* fueron encontrados, pero sólo un pequeño ejemplar juvenil pudo encontrarse casi completo. Esos restos de braquiuros pueden ser interpretados como mudas que sufrieron un transporte posterior a la muerte del individuo (Vega et al., 2001b), lo que puede ser la causa del pobre estado de conservación de los ejemplares estudiados.

- Registro fósil

Los fósiles de la Formación San Juan incluyen foraminíferos, corales, anélidos, moluscos, crustáceos, equinodermos, dientes de tiburones y madera, (Perilliat *et al.*, 2003) trabajos previos como los de Durham *et al.*, 1955; Licari, 1960; Frost y Langenheim, 1974; Pechaux, 1984; Quezada-Muñeton, 1990 y Aguilar, 1993, reportaron faunas muy diversa de foraminíferos para esta formación. Una fauna abundante de corales fue reportada por Frost y Langenheim, (1974). En cuanto a gasterópodos de tipo turrítelidos fueron reportados por Allison (1967) y Allison y

Adegoke (1969) y mas recientemente han sido reportados crustáceos para esa misma localidad por Vega y colaboradores (2001b).

Los ejemplares de este estudio están depositados en el museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera", Instituto de Historia Natural de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden Decapoda Latreille, 1803

Infraorden Brachyura Latreille, 1803

Sección Podotremata Guinot, 1977

Subsección Archaeobrachyura Guinot, 1977

Superfamilia Raninoidea De Haan, 1839

Familia Raninidae De Haan, 1839

Género *Lophoranina* Fabiani, 1910

Este género de Raninidos tiene una amplia distribución geográfica durante el Terciario Temprano. El registro fósil de *Lophoranina* en este periodo se extiende desde el Eoceno Inferior hasta el Oligoceno en sitios como; el Sudeste de los Estados Unidos, Baja California Sur, Chiapas, España, Francia, Italia, Hungría y en la Región Indopacífica (Tucker 1998).

El registro más antiguo del género pertenece a *Lophoranina praecocious* (Figura 6) encontrado en rocas del Maastrichtiano de Chiapas, por la forma de las terrazas aparenta ser mucho más sencilla al ser comparada con las especies pertenecientes al Terciario (Feldmann et al., 1996; Vega et al., 2001b) también es importante resaltar que *L. praecocious* tiene un caparazón ligeramente más alto que las especies que le sucedieron.

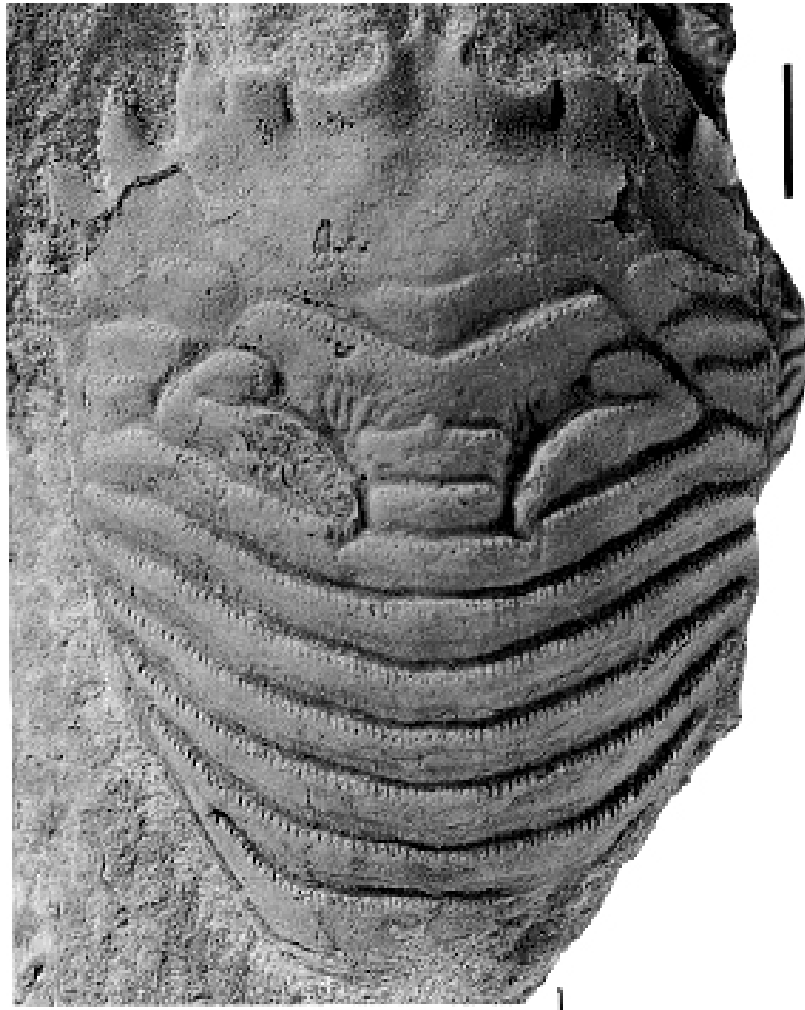


Figura 6 *Lophoranina praecocious*. Tomado de Feldmann, *et al.*, 1996

La única especie viviente de la familia Raninidae (Figura 7) se encuentra exclusivamente en la región Indopacífica en sustratos arenosos (Vega *et al.*, 2001b).

Diagnosis: Caparazón ovalado, superficie del caparazón con terrazas transversales ornamentadas con pequeñas y agudas espinas paralelas a la superficie del caparazón en dirección a la región posterior del caparazón, estas terrazas pueden estar bifurcadas, y se tornan mas complejas hacia la parte posterior del caparazón; sulco cervical generalmente indiferenciado; sulcos en la región branquiocrdica muy marcados; frente con un rostro trífidio, orbitas anchas, con dos fisuras claramente marcadas en forma de V, margen anterolateral corto; con dos o tres espinas pequeñas, agudas y triangulares en

la mayoría de los casos, la última espina anterolateral puede ser bifidas, margen posterolateral largo y convexo, área frontal del caparazón estrecho, región cardíaca limitada por sulcos branquiocardiacos profundos; las demás regiones del caparazón no están diferenciadas. Quelas y elementos de los pereopodos ornamentados con crestas espinosas pequeñas o crestas granulares.



Figura 7. Foto de *Ranina ranina*; única especie viviente de la familia Raninidae tomado de http://zipcodezoo.com/Key/Animalia/Raninidae_Family.asp

Discusión: Los miembros de *Lophoranina* son fácilmente reconocibles de otros Raninidos por la presencia de terrazas con diminutas espinas y la forma y configuración del frente, las orbitas y los márgenes anterolaterales. Las especies de este género son

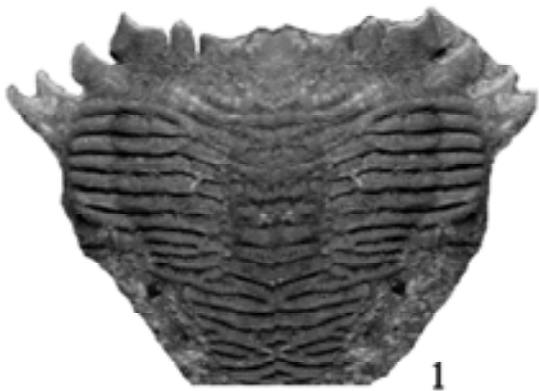
diferenciadas entre si por el desarrollo y modelo de las terrazas del caparazón, la forma del rostro, la forma y tamaño de las fisuras y espinas de las orbitas, además de la forma y tamaño de las espinas anterolaterales.

Lophoranina cristaspina Vega, Cosma, Coutiño, Feldmann, Nyborg, Schweitzer y
Waugh, 2001b

Figura 8.1 – 8.15

Diagnosis: caparazón ovalado, orbitas amplias, con dos fisuras y espinas orbitales interna y externa, la espina orbital externa acompañada de una pequeñísima espina en la base; margen anterolateral con dos espinas, la espina exterior bifurcada; la región que se encuentra inmediatamente después del frente esta ornamentada con múltiples gránulos; el resto del caparazón esta ornamentado con terrazas que portan pequeñísimas espinas, estas terrazas se encuentran ubicadas de forma paralela en la parte anterior y complejas y bifurcadas hacia la parte posterior (Vega *et al.*, 2001b).

Descripción: caparazón ovalado, subhexagonal, alargado. Margen anterior ligeramente cóncavo, alargado y con espinas anterolaterales que se ubican en la porción más ancha del caparazón; presenta tres espinas anterolaterales, la más externa bífida, o lobulada, la espina de en medio tan larga como la exterior, pero su ancho es solo la mitad de la espina exterior, ligeramente cóncava; espina interior semirectangular, tan larga como las otras dos espinas, pero mucho más ancha que las anteriores, superficie del caparazón con gránulos en la parte superior de la región anterior, con espinas orbitales; el resto del caparazón presenta terrazas longitudinales ornamentadas con pequeñas espinas que apuntan hacia la región posterior del caparazón, en la parte posterior del caparazón, estas terrazas se muestran paralelas entre si y hacia la parte posterior las terrazas se vuelven mas complejas y bifurcadas (Vega *et al.*, 2001b) .



1



2



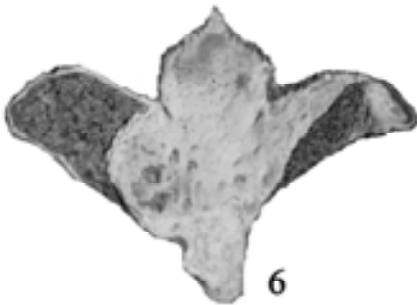
3



4



5



6



7



8



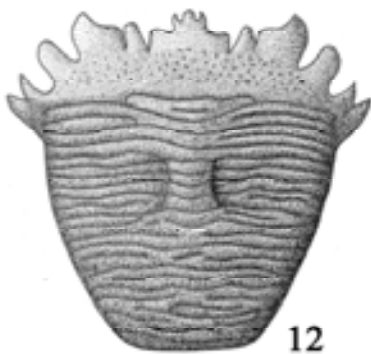
9



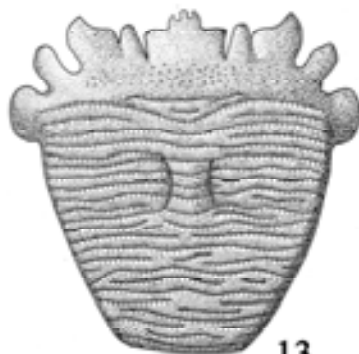
10



11



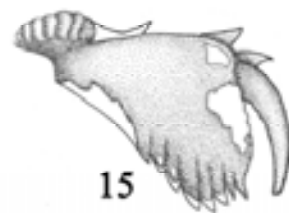
12



13



14



15

Figura 8. (1-15) *Lophoranina cristaspina* del cerro Mactumatza, Tuxtla Gutierrez, Chiapas. 1-2) imágenes espejo de ejemplares con espinas laterales bifidas y lobuladas. X 2.0. 3-4) Ejemplares con espinas laterales bifidas, X 1.6. 5) ejemplar más grande, X 1.0. 6) Parte anterior del esternito torácico, X 1.6. 7-8) Carpos de los quelipodos izquierdo y derecho, X 2.8. 9) Vista externa de la mano derecha, X 3.0. 10) Vista interna de la mano izquierda X 2.0. 11) Vista externa de la mano izquierda, X 2.0. 12-13) Reconstrucción de ejemplares con espinas laterales bífidas y lobuladas 14) reconstrucción del esternito 15) Reconstrucción del quelipodo izquierdo. Tomado de Hernández-Monzón *et al.*, 2007.

Rostro trífido, orbitas amplias, con dos fisuras abiertas en las orbitas; fisura proximal localizada ente la fisura distal y el margen interno de la orbita; fisura distal localizada aproximadamente a la mitad de la orbita, entre la fisura proximal y el margen externo de la orbita, orbita con una espina intraorbital aguda y limitada por fisuras; orbita externa con una espina larga dirigida hacia el margen superior de la espina, cóncava, con una pequeña espina triangular en la base, margen inferior convexo.

Margen anterolateral corto, con dos espinas; la espina proximal aguda; espina distal bifurcada o lobulada; bifurcación interna aguda, triangular y dirigida hacia delante; bifurcación externa aguda dirigida anterolateralmente. Margen posterolateral largo; convexo, con bordes granulados.

Sulco cervical colocado sobre las terrazas. Regiones gástrica y hepática indiferenciadas; las regiones hepática y gástrica están ornamentadas con gránulos intrincados, la región cardíaca con varias terrazas paralelas bien definidas por sulcos branquiocardiacos profundos. Región branquial ornamentada con terrazas paralelas anterolateralmente.

Segmentos del esternito fusionados dentro de la placa plana, elementos 1-3 subpentagonales, con márgenes anterolaterales espinosos, cuarto elemento con margen anterolateral ancho y cóncavo. Carpo del Quelipedo suboval, con seis terrazas transversales sin espinas; manus semirectangular, con hileras de espinas en el margen inferior que incrementan de tamaño hacia la parte distal, donde una espina puntiaguda forma la parte más alta del quelípido. Algunos de los apéndices están ornamentados con pequeños gránulos.

La cutícula presenta las típicas terrazas del género (Figura 9), la endocutícula laminada, cuyo grosor es aproximadamente la mitad del grueso de la exocutícula, el cambio entre ambas cutículas es muy evidente por un cambio de color bajo la luz

polarizada. La exocutícula esta muy laminada, abarcando cerca de dos tercios del grosor total de la cutícula, epicutícula bilaminar, canales porosos que se encuentran a lo largo de toda la cutícula, llegando a ser menos evidentes en la endocutícula (Vega *et al.*, 2005).

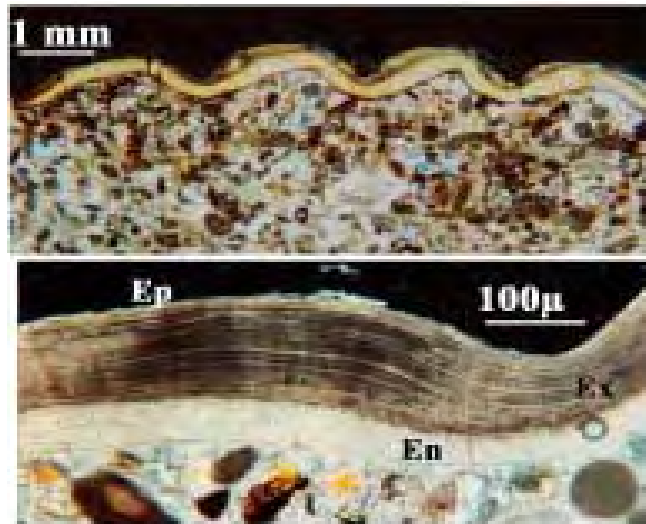


Figura 9. Corte transversal del caparazón mostrando la cutícula de *Lophoranina Cristaspina*. Tomado de Vega Vera et al., 2005.

Etimología: El nombre trivial deriva del latín "crista," que significa cresta, y "spina," que hace referencia a espinas, describiendo así las crestas transversales espinadas del caparazón.

Discusión: esta especie es diferente de las otras especies en que posee una espina orbital externa demasiado larga, con una pequeñísima espina en forma triangular en la base.

L. cristaspina es la segunda especie de un *Lophoraninido* para el Eoceno en México; la otra especie registrada del Eoceno es *L. bishopi*, (Figura 10) reportada en la Formación Bateque en Baja California Sur (Squires y Demetrion , 1992) otra especie de *Lophoraninido* ha sido reportada para México *L. precocious*, pero esta última pertenece al Cretácico Superior de Chiapas (Feldmann *et al.*, 1996).

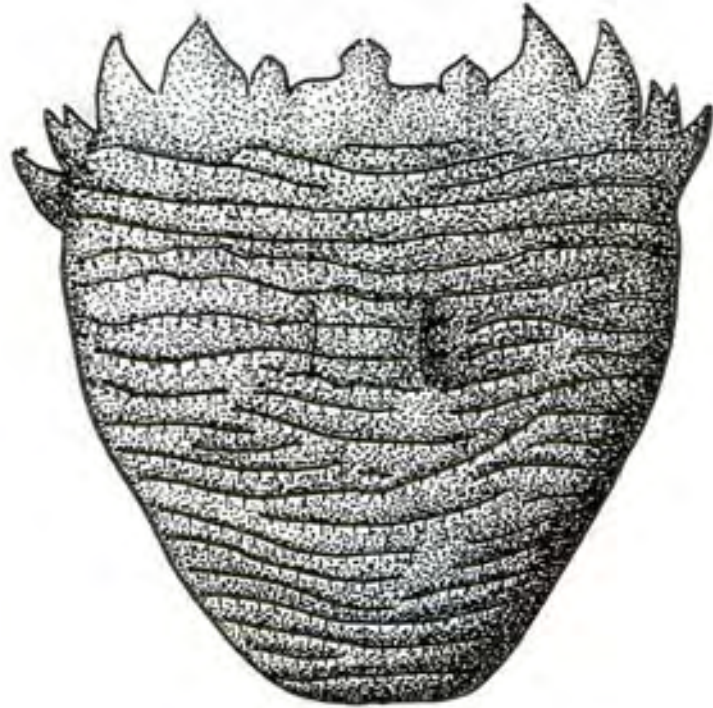


Figura 10. Reconstrucción de *L. bishopi*

DIMORFISMO SEXUAL

La diferenciación sexual entre hembras y machos dentro del grupo de los braquiuros es relativamente sencilla de apreciar, en ocasiones basta solo con observar el abdomen de dichos ejemplares, en general el abdomen de las hembras es mucho mas ancho en comparación con el abdomen del macho. Existen además otros caracteres sexuales secundarios como son los quelipedos, el tamaño, etc. por mencionar algunos. Estas características sexuales frecuentemente dependen de la especie en cuestión, sin embargo estos caracteres no son comúnmente utilizados en las descripciones taxonómicas de braquiuros fósiles, en parte porque en muchas ocasiones tales características morfológicas no son observables o no lograron preservarse en el ejemplar fosilizado. También puede deberse a que en ocasiones solo se trata de mudas.

Si bien, se han realizado muchos estudios taxonómicos recientes sobre los Raninidos, muy pocos han establecido las diferencias morfológicas sexuales de los ejemplares. Goeke (1981) y Guinot (1977) han realizado estudios de los miembros extintos de Raninidos y sin embargo la única referencia que se hace en relación al dimorfismo sexual es en relación al primer pleopodo del macho, otros autores no han hecho mención alguna de este tipo de características, sin embargo, Schweitzer y Feldmann (2007) abordaron el estudio del dimorfismo sexual en algunas familias de raninidos y en particular para la especie *Lophoranina bishopi* que es una de las pocas referencias que se pueden encontrar en relación a dimorfismo sexual del exoesqueleto de raninidos y la única que abarca un solo caso en especial.

Al hablar de dimorfismo sexual en raninidos debemos considerar a *Ranina ranina* un caso bien documentado de dimorfismo sexual, características como el tamaño del

caparazón, el abdomen y el quelipedo juegan un rol importante en la diferenciación sexual. (Minigawa, 1993; Krajangdara y Watanabe, 2005) (Fig. 11).

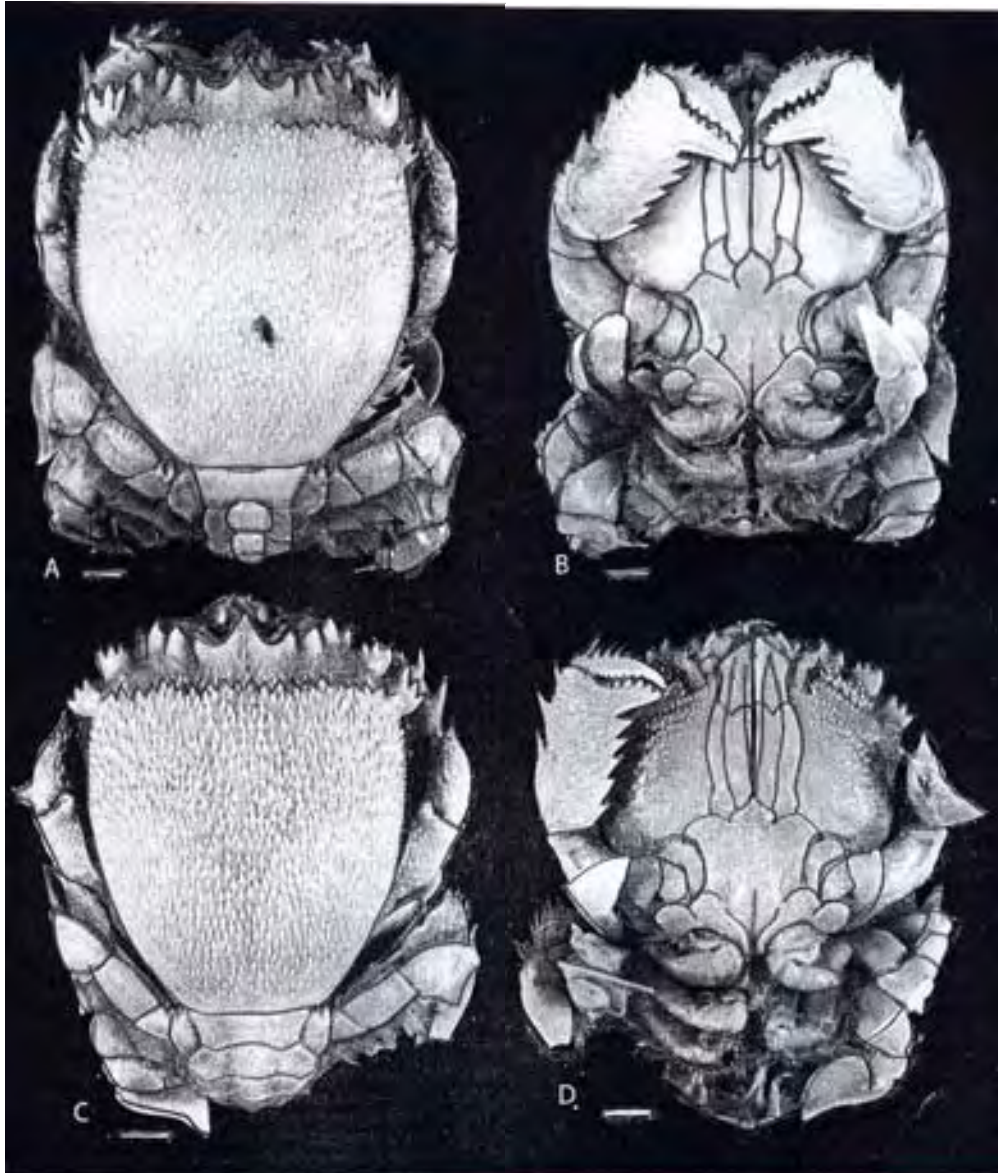


Figura 11 Dimorfismo sexual *Ranina ranina* A) Vista dorsal de un individuo macho; B) Vista ventral de un macho; C) vista dorsal de un ejemplar hembra; D) Vista ventral de una hembra. Tomado de Schweitzer Feldmann y (2007)

Dimorfismo sexual en la Familia *Raninidae*

De Hann (1841) y Ng (1998) ilustraron el dimorfismo sexual en *R. ranina* donde mostraron claramente las diferencias sexuales en el abdomen. Además, las espinas

anterolaterales y orbitales ilustradas por Ng (1998) muestran claramente diferencias morfológicas entre machos y hembras. Así, los machos presentan estas espinas mucho más largas, robustas y más ornamentadas, por otra parte las hembras exhiben estas mismas espinas mucho más pequeñas, menos robustas y menos ornamentadas.

El dimorfismo sexual en *R. ranina* ha sido reportado anteriormente por Fielding y Haley (1976); Minagawa, (1993) además de Schweitzer y Feldmann (2007) desafortunadamente existen pocas referencias bibliográficas sobre dimorfismo sexual dentro de esta familia en lo que se refiere a cangrejos fósiles. La morfología de Raninidos machos extintos presenta un caparazón angosto y aplanado dorsoventralmente, con somitas ligeramente estrechos en la parte distal, pero más o menos de la misma longitud. Los somitas no están fusionados, mientras que la morfología del abdomen de un ejemplar femenino difiere en algunos aspectos: es mucho menos angosto, presenta inflamaciones bulbosas sobre la superficie del segundo somita que no está presente en la morfología de los machos, además los somitas son notablemente más anchos con respecto al caparazón de los machos. Igualmente, el segundo somita en las hembras es ligeramente más ancho que el primer somita, cosa que no se observa en los individuos machos (Schweitzer y Feldmann 2007).

Estudios sobre *R. ranina* han documentado otras diferencias de género en cuanto a la morfología de caparazón y los quelipodos, por ejemplo, los machos tienden a tener un caparazón mucho más grande que las hembras (Fielding y Haley 1976); (Minigawa, 1993; Krajangdara y Watanabe, 2005) además, los quelipodos de los machos en edad reproductiva llegan a sufrir hipertrofia (Fielding y Haley, 1976; Minigawa 1993) también observaron que las espinas que se desarrollan a lo largo del margen anterolateral del caparazón son más largas, más anchas y más aplanadas en los machos, una observación que ya había sido hecha anteriormente por Iwata y colaboradores,

(1987). Aunque, si bien es difícil de generalizar pues la morfología de las espinas es muy variable de individuo a individuo (Schweitzer y Feldmann 2007).

Dimorfismo sexual en *Lophoranina*

En cuanto a Lophoraninidos, pocos ejemplares han sido encontrados con el abdomen preservado, *L. bishopi*, *L. straeleni*, *L. tayosimai* (Yabe y Sugiyama, 1935) y *L. Marestiana* (Via 1959), estos dos últimos registros perteneciente a individuos machos, aunque esto no fue indicado en la descripción original (Schweitzer y Feldmann 2007).

Via (1969) sugirió que probablemente existiera dimorfismo sexual basado en algunos rasgos morfológicos para la el género de *Lophoranina* del Eoceno de España. *L. bishopi*, (Figura 12) muestra claramente que existen dos morfologías típicas del abdomen asociadas al caparazón dorsal. El abdomen del macho esta extendido posteriormente hacia la parte dorsal del caparazón, los primeros cuatro somitas son visibles a en una vista dorsal; el primer somita es el mas ancho, estrecho en la parte distal, con un margen distal cóncavo muy marcado; somita 2 con un margen proximal convexo articulado al somita 1; margen distal cóncavo tan ancho como en el somita 1; somita 3 con margen proximal convexo y articulado al somita 2, margen distal ligeramente recto, somitas 2, 3 y 4 tan estrechos como el somita 1. Todos los somitas visibles sin fusionar. (Schweitzer y Feldmann 2007).

En la hembra, el abdomen esta extendido posteriormente hacia la parte dorsal del caparazón, mucho mas hinchado y redondeado que el abdomen del macho; el somita 1 con una proyección proximal triangular, presumiblemente ayuda en la articulación al margen posterior del caparazón, la proyección separada del resto del somita por una cresta, margen lateral del somita 1 convergiendo distalmente, margen distal sinuoso, marcadamente cóncavo hacia el centro; somita 2 tan ancho como el primero, con una

extensión triangular central sobre el margen proximal que lo articula con el margen distal de la concavidad del somita 1. Los márgenes laterales divergen distalmente, margen distal sinuoso; somita 3 tan estrecho como el somita 1 o 2.

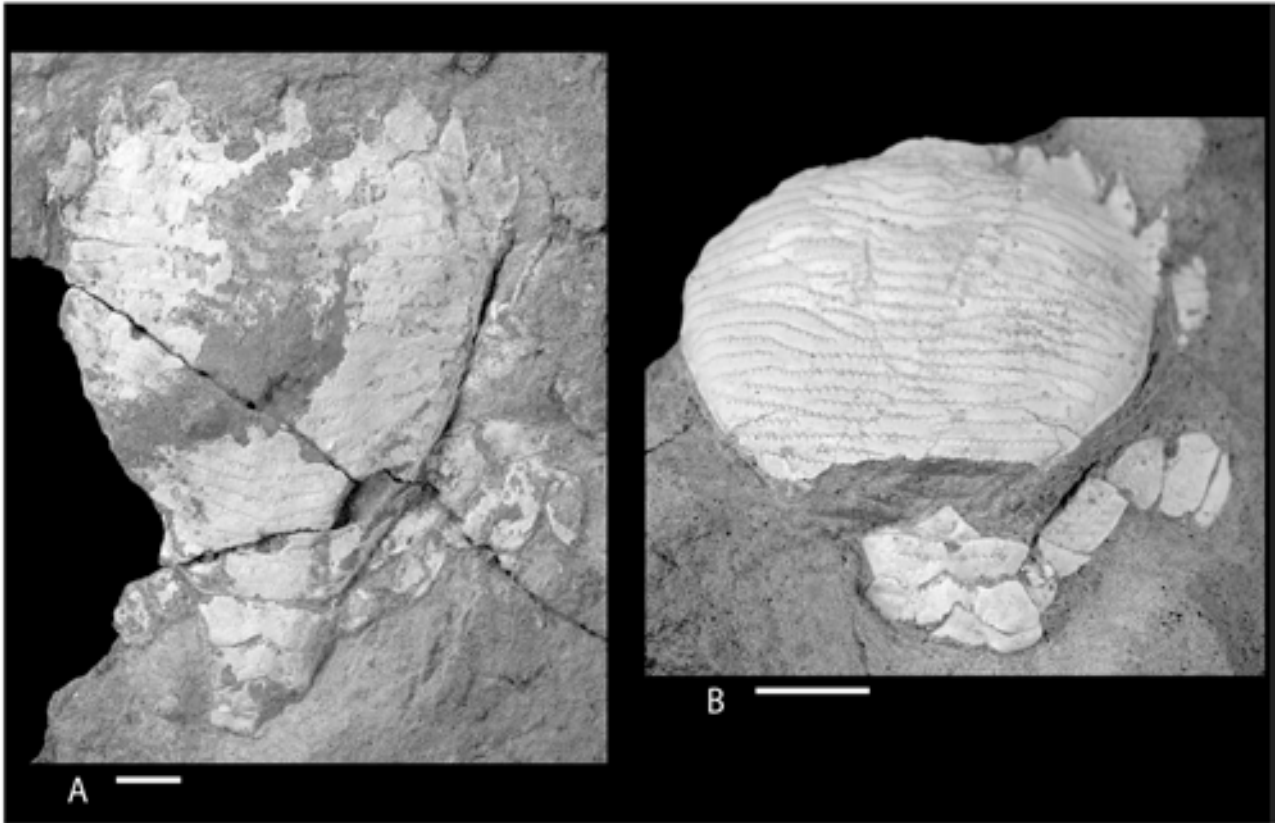


Figura 12 *Lophoranina bishopi* A) pertenece al caparazón de un ejemplar macho; B. pertenece a un ejemplar hembra, tomado de Squires y Demetron, 1992

Estas observaciones realizadas en *R. ranina* y *Lophoranina bishopi* muestran que existen características sexuales similares, demostrando, así, que el dimorfismo sexual dentro de los Raninidos esta ampliamente difundido. Por lo tanto, si extrapolamos esta información a otros grupos de Raninidos es muy probable que presenten las mismas características morfológicas o algunas muy similares en relación al dimorfismo sexual, y que al ser comparadas con otras formas extintas, nos brindan las bases para reconsiderar el dimorfismo sexual dentro de la Familia Raninidae (Schweitzer y

Feldmann 2007).

La variación morfológica en algunos ejemplares de *L. cristaspina* es evidente en la forma de la espina anterolateral externa, la mayoría de los ejemplares muestran una espina bifida, pero otros del mismo tamaño tienen una espina de forma lobulada (Figura 13).

Esta diferencia morfológica en las espinas anterolaterales externas puede ser causada por una variación intraespecífica. En este género ya han sido descritas otras variaciones morfológicas de este tipo para especies diferentes pero del mismo periodo, lo que demuestra que el dimorfismo sexual en el género existe y es ampliamente aceptado. Por lo tanto, con base en investigaciones anteriores como las de Schweitzer y Feldmann (2007) podemos suponer que el caso de la diferenciación de espinas anterolaterales en *L. cristaspina* se debe a un dimorfismo sexual.

Observaciones realizadas por Fielding y Haley (1976); Iwata et al., (1987); Minigawa (1993), sobre otros Lophoraninidos demostraron que en cuanto a morfología las espinas anterolaterales son más largas, más anchas y más aplanadas en los machos, mientras que en las hembras son mucho más pequeñas, menos robustas y menos ornamentadas, con base en estas observaciones se podría suponer que la morfología de espinas bifidas pertenecería a un macho, mientras que la morfología de espinas lobuladas pertenecen a un ejemplar hembra, aunque esto sólo puede ser confirmado hasta que se encuentre un ejemplar con el abdomen articulado, como ha sido señalado por Feldmann y Schweitzer (2007) para *L. bishopi*.



A

B

FUGURA 13. Ejemplares fósiles de *Lophoranina cristaspina* donde se muestran la morfología de las espinas anterolaterales; **A** espina bifida, presumiblemente macho; **B.** ejemplar con espina lobulada presumiblemente hembra.

MORFOLOGIA FUNCIONAL DE LAS TERRAZAS EN *Lophoranina cristaspina*

La superficie dorsal del caparazón de *Lophoranina cristaspina* presenta terrazas transversales. Estas terrazas son crestas con un borde agudo y un lado más escarpado que el otro. Estas terrazas generalmente son paralelas y la región escarpada está orientada en la misma dirección. Otros grupos de invertebrados (braquiópodos inarticulados, equinodermos, bivalvos, gasterópodos, isópodos, braquiuros y anomuros entre otros grupos) presentan patrones de terrazas similares a los vistos en *Lophoranina* y aparentemente existe una relación entre la morfología de las terrazas y la adaptación de estas especies a su medio (Savazzi, 1981).

Un gran número de invertebrados que poseen este tipo de terrazas viven enterrados en sedimentos suaves como la arena, en estos casos, las terrazas generalmente están orientadas perpendicularmente a la dirección de excavación del organismo.

Por la morfología de las terrazas se ejerce fricción contra el sustrato cuando el individuo es empujado o jalado en dirección contraria a la dirección de excavación. La función primordial de este tipo de terrazas, al menos en invertebrados marinos es la ejercer resistencia contra el sustrato, así, cuando un depredador intenta extraer al organismo de su sitio, las terrazas dificultan este proceso, permitiéndole al organismo intentar escaparse yendo hacia abajo en la arena y con esto evitar la depredación.

Dadas las características que presentan las terrazas de *Lophoranina* no es posible homogeneizar una sola terraza entre diferentes individuos pues el diseño varía entre estos, y aunque existen patrones repetitivos más o menos similares, existen ciertas diferencias morfológicas que cambian de individuo a individuo. En los caparazones más continuamente texturizados, las terrazas corren de un lado al otro del caparazón y cuando se llega a presentar una interrupción en la continuidad, pequeñas terrazas

aparecen con objeto de complementar el espacio faltante, así se mantiene la distancia de las terrazas aparentemente constante. Las terrazas en *Lophoranina* están más proyectadas hacia la parte anterior del caparazón, en la región central, esta proyección se reduce y en la porción posterior son de forma intermedia

Estudios previos hechos por Savazzi (1981; 1982 y 1985) basados en la presencia y configuración de las terrazas, forma del cuerpo y la roca que hospeda a los ejemplares fósiles de *Lophoranina*; proponen que estos braquiuros fueron excavadores de arena al igual que los individuos recientes de braquiuros raninoides. Las terrazas con esta forma y caparazón convexo, no son capaces de adherirse eficientemente a un sustrato sólido, por lo tanto no es común encontrar estos braquiuros como habitantes de cavidades rocosas (Figura 14) (Savazzi, 1981).

Schmalfuss (1978) también realizó estudios previos sobre decápodos que habitan en la arena. En este estudio se demostró que dichos decápodos exhiben una densidad alométrica, es decir que existe un incremento o desarrollo desigual en el tamaño y número de las terrazas conforme el individuo va creciendo. Esto le confiere al organismo una fricción mayor y mejor agarre al sustrato por parte del individuo conforme va creciendo pues el espacio y la continuidad de las terrazas también va aumentando conforme el individuo va creciendo en tamaño. Por tal motivo, si consideramos que el tamaño del grano del sedimento no varía con la edad del organismo debe existir un proceso capaz de compensar ese crecimiento del individuo sin que repercuta en la eficiencia de dicha fricción.

Ranina
(*Lophoranina*)

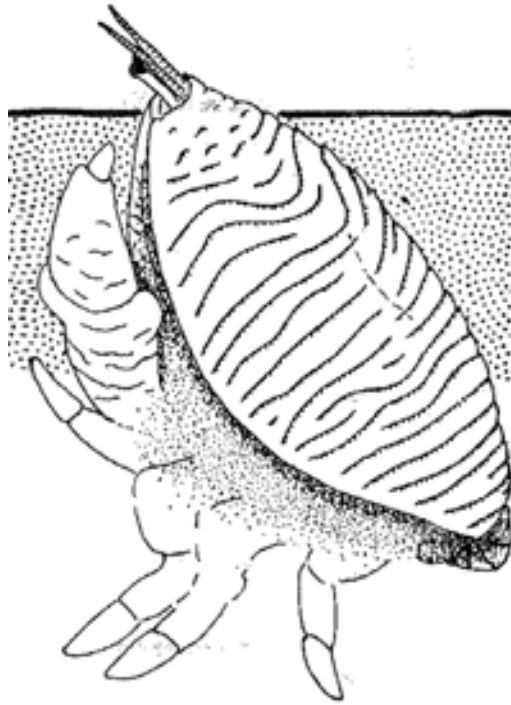


Figura 14. Representación de de los hábitos de vida de *Lophoranina* en la arena.

Tomado de Savazzi (1981).

Es importante señalar que la densidad alométrica no se presenta en *Lophoranina* pues no se observa un incremento en el número de terrazas causado por un proceso ontogénico, en vez de eso, al parecer, el perfil de las terrazas se modificaba progresivamente para compensar la disminución en la eficiencia de excavación (Savazzi 1985).

La falta de una densidad alométrica reduce considerablemente la resistencia contra la extracción del sustrato, debido a la reducción en el número de terrazas por unidad de superficie. Por otra parte, el crecimiento isométrico del tipo que presenta *Lophoranina* incrementa considerablemente la resistencia a la penetración en dirección de la

excavación, aunque un incremento de la resistencia contra la extracción es posible sin una densidad alométrica, en parte se debe al incremento absoluto de la superficie del caparazón y a un aumento en la fuerza de los músculos de las patas(aunque esto último no ha podido ser probado para individuos de *Lophoranina*), reduciendo así, la fuerza necesaria de penetración en el sustrato (Savazzi 1981).

. Un aspecto importante que presenta *L. cristaspina* es la presencia de espinas en los bordes inferiores de las terrazas que atraviesan el caparazón, estas espinas son pequeñas y agudas, en su mayoría están rotas, dándole así un apariencia de terrazas aserradas. La morfología característica de las espinas ubicadas al borde de las terrazas de *Lophoranina* fue descrita por Savazzi (1981) como una adaptación a sedimentos arenosos.

Los ejemplares de *L. cristaspina* muestran claramente este tipo de morfología en la terrazas demostrado por Savazzi (1981) (Figura 15) por lo tanto es probable que *L. cristaspina* viviera en ambientes arenosos y enterrados en el sustrato .



FIGURA 15. Ejemplar de *L. cristaspina* donde se muestran los bordes aserrados de las terrazas.

EVOLUCION

La complejidad, continuidad y el espacio de las terrazas del caparazón varía entre las diferentes especies de *Lophoranina*. La única especie del Cretácico; *Lophoranina praecocious* (Figura 16) tiene terrazas paralelas, continuas y ampliamente espaciadas.

Esta configuración es única entre los miembros de este género, y al pertenecer al Cretácico sugiere que la configuración de las terrazas de *L. praecocious* pudo ser una forma ancestral (Vega *et al.*, 2001a). Por otra parte, en las especies del Eoceno, se observa una gran variación en cuanto a la configuración de las terrazas; Por ejemplo, *L. marestiana*, *L. bittneri*, *L. laeviformis*, *L. levantina*, y *L. cristaspina* (Figura 17) tienen terrazas simples y paralelas en la región anterior del caparazón, las terrazas se vuelven complejas, discontinuas y bifurcadas hacia la región posterior del caparazón.

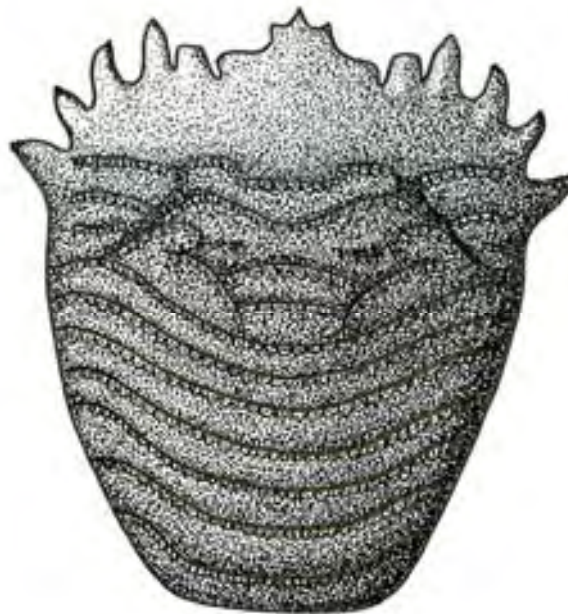


Figura 16. Reconstrucción de *Lophoranina praecocious*.



A



B

Figura 17. A: *L. marestiana*,; B *L. cristaspina*

L. raynoriae, *L. bishopi* y *L. reussi*, por otra parte, tienen terrazas complejas y discontinuas a lo largo de todo el caparazón. Las especies del Oligoceno *L. georgiana*, (Figura 18) tiene las terrazas simples, paralelas y ampliamente espaciadas sobre la región anterior del caparazón, y *L. porifera* tiene terrazas sencillas en la parte anterior y terrazas complejas en la parte posterior. Esto podría ser una tendencia evolutiva que indica que la evolución de las terrazas va de formas sencillas a formas mas complejas (Vega *et al.*, 2001a), aunque no hay datos que puedan afirmarlo.

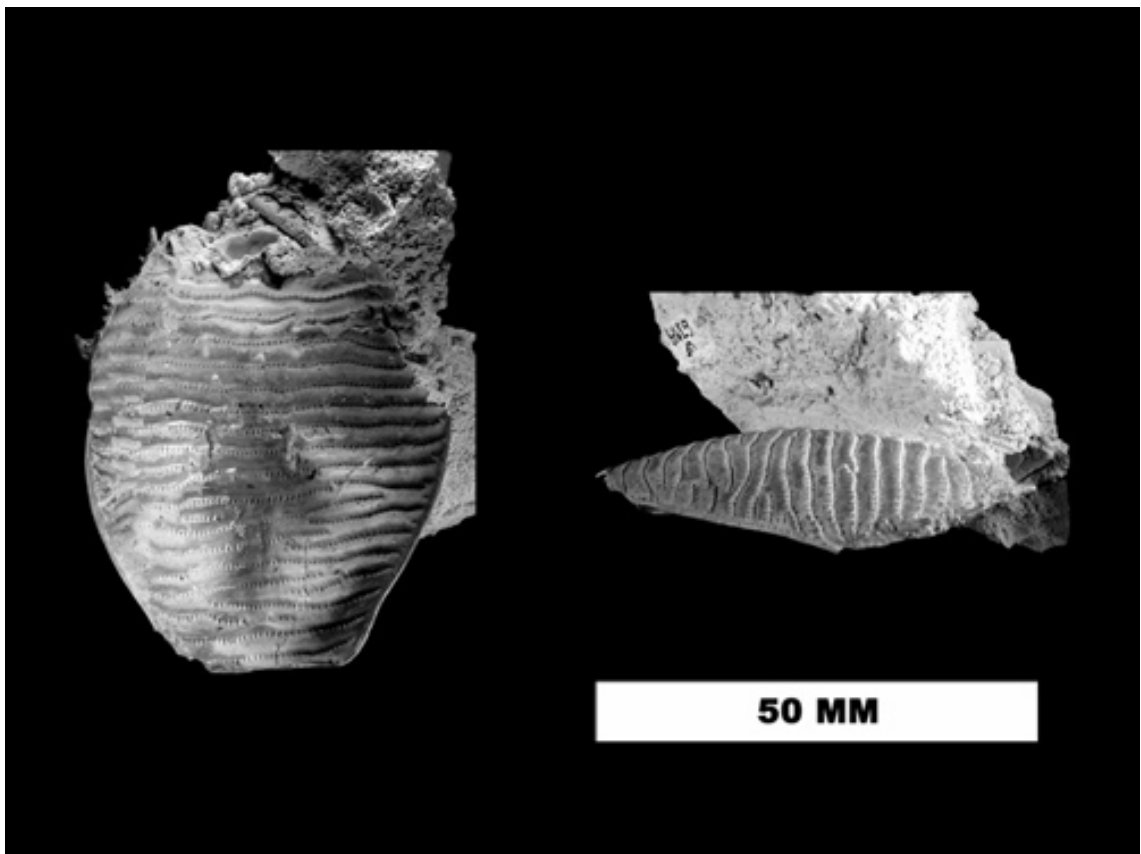


FIGURA 18. *L. georgiana* del Oligoceno.

Este aumento en la complejidad de las terrazas y la modificación de las espinas anterolaterales puede ser debido a una influencia del medio en que estas especies se desarrollaban; si consideramos lo establecido por Savazzi (1981), quien propone que el

cambio del sustrato rocoso a un sustrato arenoso tuvo gran influencia en estos cambios importantes sobre la adaptación de estas especies a su ambiente. Es probable que al cambiar las condiciones del medio, cambiaran las condiciones en las que esta especie vivía, por lo tanto presiones de tipo ambiental pueden haber contribuido en este aumento de la complejidad; esto se muestra en la configuración de las terrazas de las especies del Eoceno. Sin embargo lo que se observa para las especies del Oligoceno es una reducción en la complejidad de las terrazas, tal vez propiciadas por la desaparición de presiones ambientales sobre estas especies.

En relación al número de espinas del género *Lophoranina* este también varía, la especie con registro mas antiguo, *L. precocious* tiene tres espinas anterolaterales. Dos especies del Eoceno, *L. marestiana* y *L. cristaspina* presentan dos espinas anterolaterales y la ultima aparece bifurcada, lo que sugiere una posible fusión del ultimo par de espinas para formar una sola espina bifurcada. El resto de las especies tienen dos espinas anterolaterales.

Contraponiendo a *L. precocious* con las especies del Terciario, se observa que las espinas anterolaterales tienden a ser mas complejas y ramificadas para las especies del Terciario.

Otro ejemplar de *Lophoranina*; *Lophoranina bishopi* se encontró en estratos del Eoceno Medio en la Formación Bateque de Baja California Sur y muestra que las espinas dorsales son mucho más escabrosas, lo que podría ser debido a un cambio en el hábitat, de complejos arrecifes ricos en carbonatos a ambientes mucho mas arenosos.

Recientemente fue descrita otra nueva especie para este género, la especie *Lophoranina albesensis* perteneciente a rocas del Eoceno de Rumania donde no habían sido reportados miembros de este género en estas latitudes. *L. albesensis* presenta un caparazón ovalado con dos espinas anterolaterales triangulares excluyendo la espina

orbital externa. Las espinas anterolaterales son triangulares, y están dirigidas hacia delante y hacia adentro, la espina externa es más larga que la interna (Figura 19), con terrazas atravesando el caparazón por la parte dorsal, las terrazas tienen ornamentaciones, con espinas robustas y sulco branquiocardiaco axialmente profundo. (Schweitzer y Feldmann 2009). Aunque *L. albeshensis* ha sido descrita como una nueva especie para Rumania, es importante resaltar que su morfología es muy parecida a *L. marestiana*, salvo con algunas pequeñas diferencias como son la forma de las terrazas en la región dorsal posterior y algunas características del frente, desafortunadamente solo se encontraron 5 ejemplares de *L. albeshensis* cuya descripción carece de una reseña morfológica del frente, por lo que establecer una diferencia clara entre *L. albeshensis* y *L. marestiana* resulta complicado



FIGURA 19. *Lophoranina albeshensis* del Eoceno de Rumania. Tomado de (Schweitzer y Feldmann 2009).

La comparación de la forma del caparazón y las espinas anterolaterales de *L. precocious* Feldmann, Vega, Tucker, García-Barrera y Avendaño (1996), de las

Formaciones Angostura y Ocozocoautla del Maastrichtiano, cercanas a Tuxtla Gutiérrez, sugieren una tendencia evolutiva en la cual las dos espinas externas de la especie del Cretácico, fueron fusionadas hacia una espina bifida para la especie del Eoceno de la misma región. El caparazón con espinas laterales abiertas y la región ensanchada del caparazón en el margen anterior, es también observado en *L. bishopi* (Squires y Demetron, 1992), del Eoceno de Baja California Sur. Las espinas laterales no se observan en las especies europeas del Eoceno-Oligoceno (Via, 1959, 1965, 1969; Beschin *et al.*, 2004), ni en *L. georgiana* (Rathbun, 1935) del Oligoceno del Sureste de Estados Unidos. Estas especies se caracterizan por tener el margen anterior estrecho, la porción mas ancha del caparazón se ubica en el tercio anterior del caparazón, detrás del margen anterior. Basados en esas características podemos sugerir dos posibles líneas evolutivas para el género de *Lophoranina*, el primer linaje incluye las especies del Eoceno para América, con espinas anterolaterales anchas, y un segundo linaje incluye las especies del Terciario Europeo, con márgenes anteriores relativamente cortos (Figura 20). También es importante resaltar otro aspecto importante sobre la morfología de las espinas anterolaterales en el género de *Lophoranina* y es que las espinas anterolaterales de las especies del Eoceno de Europa están dirigidas hacia adentro, mientras que para las especies de América las espinas apuntan hacia afuera. Esta es una diferencia muy importante pues refuerza la posibilidad de tener dos posibles líneas evolutivas para el género, la primera encabezada por las especies europeas y una segunda que abarca a las especies americanas basados en la morfología de los caparazones de este género.

La Presencia de *L. georgiana* en el Oligoceno de Georgia y Alabama, podría representar la influencia del linaje europeo, tal vez al extinguirse los linajes americanos para el Eoceno tardío.

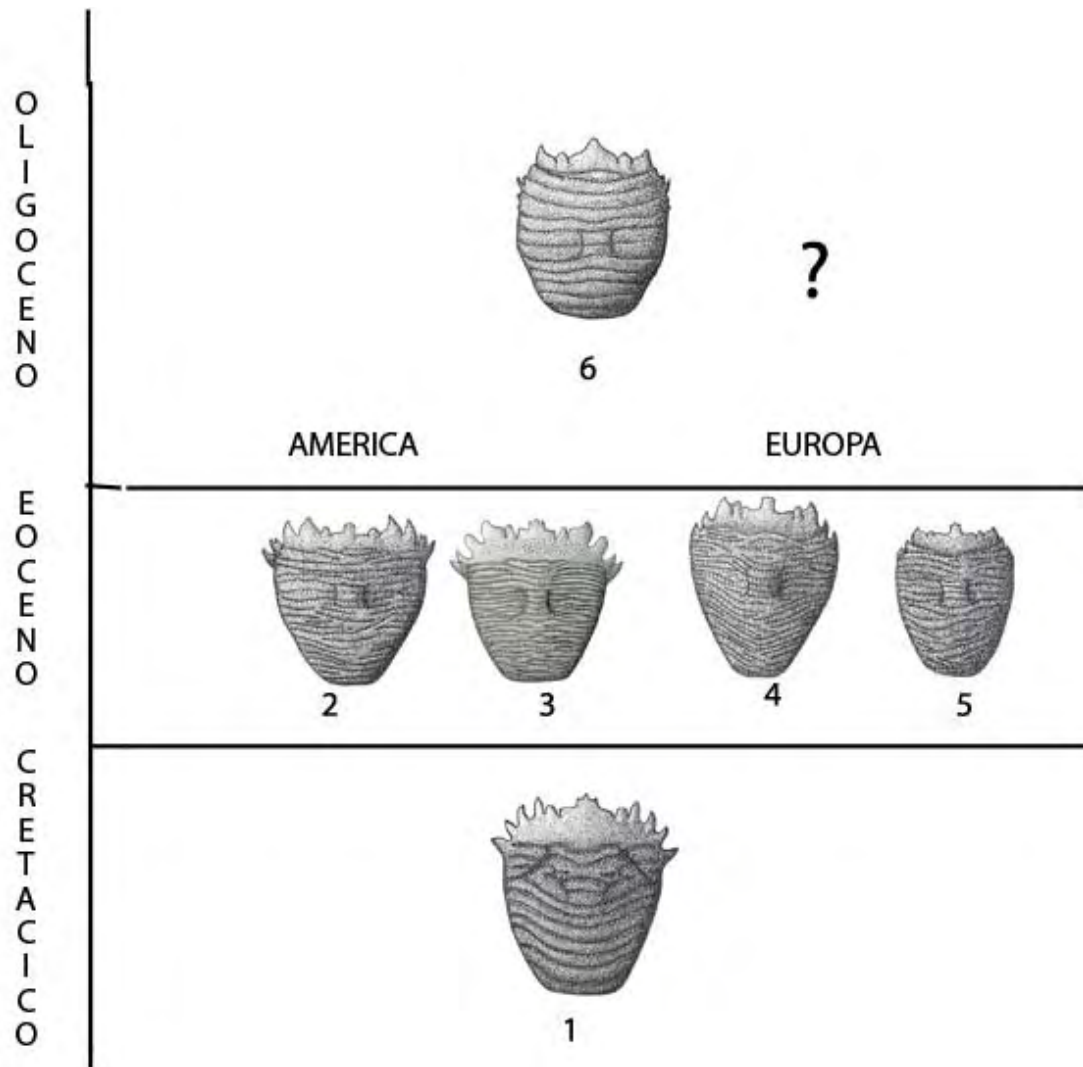


Figura 20. Posibles líneas evolutivas de *Lophoranina*. Desde el Cretácico al Oligoceno; 1. *L. precocious*; 2. *L. bishopi*; 3. *L. cristaspina*; 4. *L. straeloni*; 5. *L. marestiana*; 6. *L. georgiana*

DISCUSIÓN

En muchas ocasiones solo se encontraron las mudas de los organismos factor que impide conocer el sexo del organismo fosilizado; otro problema que hay que considerar es que para establecer las diferencias morfológicas entre machos y hembras es necesario contar con ejemplares de ambos sexos y esto no siempre es posible, debido en parte a la naturaleza del registro fósil y también por el azar que no siempre nos permite encontrar lo que buscamos.

Es importante señalar que esta localidad es la única del mundo donde se han encontrado Lophoraninidos que no se ha reportado un solo ejemplar completo de *L. cristaspina*, a diferencia de otras localidades, en esta solo se encontraron fragmentos del caparazón lo que es indicativo de un proceso de transportación de los fragmentos de una ambiente de alta energía a uno de baja energía que se observa en los restos de los caparazones antes de la depositación final para su posterior fosilización, en parte, muchos de estos fragmentos pueden ser solo exhubias pero no se descarta la posibilidad de encontrar un ejemplar completo en un futuro.

Para aseverar con certeza que los individuos de *L. cristaspina* vivían debajo del sustrato es necesario realizar más estudios para comprobar esto, pues al parecer, los ejemplares localizados en esta localidad sufrieron transporte antes de fosilizarse, por lo que no es posible hacer estudios sobre el sedimento en el que vivía *L. cristaspina* y así decir si era posible que esta especie viviera enterrada bajo el sustrato

CONCLUSIONES

En relación a *Lophoranina bishopi* Schweitzer y Feldmann (2007) sugirieron que el abdomen más robusto es el femenino, mientras que un esternito estrecho corresponde a un macho. Debido a que estos ejemplares son muy similares a los machos y hembras de

de *Ranina ranina*. Schweitzer y Feldmann (2007) propusieron que dicho dimorfismo sexual en la forma y diferencias del abdomen no están solo presentes dentro de la subfamilia, sino que también son visibles en muchos otros taxones de Raninidos. Para el caso particular de *Lophoranina cristaspina* el nuevo material encontrado agrega importantes detalles a la diagnosis y descripción de la especie; estos detalles permiten establecer lo que podría ser una diferenciación sexual basados en la variación morfológica de la espina anterolateral externa.

Se establecieron dos morfotipos para *L. cristaspina*. El primer morfotipo de espinas anterolaterales de tipo bifido se piensa podrían ser individuos machos, dado que este tipo de espina podría ser útil en la competencia intraespecífica o como un mecanismo de defensa, por otra parte los ejemplares con morfotipo de espinas anterolaterales lobuladas fueron reconocidas como hembras.

La configuración espacial de las terrazas en *L. cristaspina* no es un capricho de la naturaleza o un arreglo azaroso, estudios previos realizados por Savazzi (1981, 1982 y 1985) sugieren que los lophoraninidos solían enterrarse en la arena, y que la presencia de terrazas fungía como una especie de resistencia contra el sustrato para evitar la depredación por parte de otros organismos, lo mismo sucedía con *L. cristaspina* pues aunque no se ha encontrado ningún ejemplar completo, con base en el principio del actualismo científico podemos decir que la función de las terrazas era muy similar a la que tienen otros invertebrados marinos que presentan un arreglo similar de las terrazas.

La comparación de la morfología del caparazón y las espinas anterolaterales de las diferentes especies de *Lophoranina* sugiere una tendencia evolutiva en la cual las dos espinas externas de *L. precocious* del Cretácico, en *L. cristaspina* fueron fusionadas hacia una espina bifida. El caparazón con espinas laterales abiertas y la región ensanchada del caparazón en el margen anterior es también observado en *L. bishopi*

Squires & Demetrian(1992). No obstante en las especies europeas del Eoceno, así como *L. georgiana* del Oligoceno del SE de USA estas espinas se observan un poco más cerradas. Basados en esas características, podemos sugerir que existieron dos posibles líneas de evolución para el género, una incluye las especies del Eoceno para América, con espinas anterolaterales anchas, otro linaje incluye las especies del Terciario Europeo, con márgenes anteriores relativamente cortos. La Presencia de *L. georgiana* en el Oligoceno de Georgia y Alabama podría representar la influencia del linaje europeo, una vez que los linajes americanos llegaron a extinguirse para el Eoceno Tardío.

BIBLIOGRAFIA

- Aguilar, M. 1993. Bioestratigrafía general del Terciario (Paleogeno) de la localidad El Jobo, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. *Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM*, 59 p.
- Allison, R. C. (1967), *The Cenozoic stratigraphy of Chiapas, México, with discussions on the classification of the Turritellidae and selected Mexican representatives*. Unpublished Ph. D. dissertation, University of California, Berkeley, 225 p.
- Allison, R. C., Adegoke, O. S., 1969, The *turritella rina* group (gasteropoda) and its relationship to *Torcula* gray; journal of Paleontology, 43 (5), 1248-1266
- Allison, P. A. 1986, Soft-bodied animals in the fossil record: the role of decay in fragmentation during transport. *Geology*, 14, 979-981.
- Allison, P. A. 1988, The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macrofossils. *Paleobiology*, 14, 139-154.
- Barnes, R.D, Ruppert E. E. 2002 *Zoología de los Invertebrados*. (sexta edición). Mac Graw Hill Interamericana 1114pp.
- Beschin C., Busulini A., De Angeli A., y G. Tessier. 2004. The Eocene decapod crustacean fauna of the "Main" quarry in Arzignano (Vicenza-NE Italy) with the description of a new species of Raninidae. *Lavori- Società Veneziana di Scienze Naturali*, Venezia, 29: 109-117.
- Bishop, G. A. 1981, Occurrence and fossilization of the *Dakoticancer* assemblage, Upper Cretaceous Pierre Shale, South Dakota. In J.Gray, A. J. Boucot, and W. B. N. Berry (eds.), *Communities of the Past*. Hutchinson Ross. p. 383-413. Stroudsburg.
- Bishop, G. A. 1983. Fossil Decapod Cushtacean from the Late Cretaceous Coon Creek Tongue, Ripley

- Bishop, G. A. 1986, Taphonomy of the North American decapods. *Journal of Crustacean Biology*, 6, 326-355.
- Brusca, RC y Brusca, GJ, 2003. Invertebrates. 2nd. Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Dennell, R. 1960, Integument and exoskeleton. In T. H. Waterman (ed.), *The Physiology of Crustacea*, 1. p. 449-472. Academic Press, New York.
- Durham, J. W. Arellano, A. R. V. Peck, J. H., 1955, Evidence for no Cenozoic Isthmus of Tehuantepec seaways; *Bulletin Geological Society of America*, 66, 977-992
- Fabiani R., 1910 – I crostacei terziari del Vicentino. *Bolletino del Museo Civico di Vicenza*, Vicenza, 1: 1-40
- Feldmann R. M., Vega F. J., Tucker A. B., García-Barrera P., y J. Avendaño. 1996. The oldest record of *Lophoranina* (Decapoda: Raninidae) from the Late Cretaceous of Chiapas, southeastern Mexico. *Journal of Paleontology*, Lawrence, 70, 2, 296-303.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1996), Contribución al conocimiento geológico de Chiapas – el área de Istapa-Soyaló, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín, 109, 1-130.
- Ferrusquilla- Villafranca, J. Applegate, S. P. Espinosa- Arrubarrena, L. 2000, First Paleogene Selachifauna of the middle American- Caribbean- Antillean region, La Mesa de Copoya, west- central Chiapas; geologic setting. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 17 (1), 1- 23.
- Fielding A. y Haley S.R. 1976 Sex ratio, size at reproductive maturity and reproduction of the Hawaiian Kona crab, *Ranina ranina* (Linnaeus) (Brachyura, Gymnopleurra, Raninidae). *Pacific Science*, 30; 131-145.

- Frost, S. H., y R. L. Langenheim. 1974. *Cenozoic Reef Biofacies; Tertiary larger Foraminifera and scleractinian corals from Chiapas, México*. Northern Illinois University Press, De Kalb, 388 p.
- Goeke, G.D. 1981. Symethinae, new subfamily and *symethis garthi*, new species and the transfer of *Raninoides ecuadorensis* to *Notosceles* (Raninidae; Brachyura; Gymnopleura). Proceedings of the Biological Society of Washington, 93; 971- 981
- Guinot, D. 1977, Proposition pour une nouvelle classification des Crustacés Dècapodes Brachyours: Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Academie des Sciences (D), 285, 1049-1052.
- Glaessner M. F. 1969. Decapoda. Part r, Arthropoda 4(2), pp R3999-R533. En Treatise on Invertebrate Paleontology (R. C. Moore, ed.), Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, 533 p.
- Gutierrez Gil, R. 1956. Bosquejo geologico del Estado de Chiapas. P. 9-32 in 20th International Geological Congress, Mexico, D.F. excursion C-15, incl. geologic map.
- Hadley, N. F. (1986), The arthropod cuticle. Scientific American, 225, 1, 104-112.
- Haan, W. de. 1833-1850. Crustacea: in P.F. De Siebold, *Fauna Japonica sive descriptio animalium, quae itinere in Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava Imperium tenent, suscepto, annis 1823-1830, collegit, notis, observationibus et adumbrationibus, illstravit*, ix-xvi, I-xxxI, vii-xvii, +243 p., pl. A-Q, 1-55, circ. 2, A. Arnz, Lugdunum Batavorum.
- Hernandez-Monzon O; Vega . V. y Coutiño M.; 2007 A Review of *Lophoranina cristaspina* from the Middle Eocene of Chiapas Mexico and evolutionary implications. Third Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustacean; Memorie Fascicolo II; 56- 58

- Iwata, Y., Sugita H. Kobashi T., Deguchi Y. y Kamemoto F. 1987. Mating, spawning and molting of the Ashahi-gani *Ranina ranina* of the Bulletin Agriculture and Veterinary Medicine, Nihon University, 44; 165-168.
- Krajangdara, T. y Watanabe S. 2005. Growth and reproduction of the red frog crac *Ranina ranina* (Linnaeus, 1758), in the Andaman Sea off Thailand. Fisheries Science, 71; 20-28.
- Latreille, P.A., 1803, Cours d'Entomologie, ou de l'histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides, des Myriapodes, et des Insectes, etc.: Annales I. Atlas, Roret, Paris. 26 pp.
- Latreille, P.A., 1810, Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des crustacés, des arachnides et des insectes; avec un tableau méthodique de leurs genres, disposés en familles. F. Schoell: Paris. 444 p.
- Licari, G. R. 1960. Geology and amber deposits of the Simojovel area, Chiapas, Mexico. *Tesis de Maestría, University of California at Berkeley*, 142 p.
- Minigawa, M 1993. relative growth and sexual dimorphism in the Red Frog Crab *Raninia ranina* (Decapoda; Raninidae). Nippon Suisan Gakkaishi (Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries), 59; 20025- 2030.
- Neville, A. C. and C. W. Berg 1971, Cuticle ultrastructure of a Jurassic crustacean. (*Eryma stricklandi*). Palaeontology, 14, 201-205.
- Ng, P.K.L, 1998, Crabs. Pp1045-1155, in The Living Marine Resources of the Western Central Pacific, Volume 2, Cephalopods, Crustacean, Holoturians and Sharks (K.E. Carpenter and V. H. Niem, eds.) FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Passagno, L. M. 1960, Molting and its control. In T. H. Waterman (ed.), The Physiology of Crustacea, 1. p. 473-546. Academia Press, New York,

- Pecheaux, J. F. 1984. Le Senonien Supérieur-Tertiaire de Chiapas (SE de Mexique) et ses macroforaminifères. Tesis de Tercer Ciclo, Université de Nice, 154 p.
- Perrilliat, M. C., J. Avendaño, y F. J. Vega. 2003. Middle Eocene Cypraeoideans from the San Juan Formation, Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20, 1, 41-51.
- Plotnick, R. E. 1986, Taphonomy of a modern shrimp: implications for the arthropod fossil record. *Palaios*, 1, 286-293.
- Plotnick, R. E. 1990, Paleobiology of the arthropod cuticle. In D. Mikulic (ed.), *Arthropod Paleobiology*. p. 177-196. Short Courses in Paleontology 3, The Paleontological Society, Tulsa.
- Plotnick, R. E., T. Baumiller, and K. E. Wetmore 1988, Fossilization potential of the mud crab, *Panopeus* (Brachyura: Xanthidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63, 27-43.
- Poulicek, M., G. Goffinet, C. Jeuniaux, and G. W. Gooday 1988, Early diagenesis of skeletal remains in marine sediments; a ten year study. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège*, 57, 313-330.
- Quezada-Muñeton, F. 1990 el Cretácico Medio-Superior y el límite Cretácico Superior-Terciario Inferior de la sierra de Chiapas. *Asociación Mexicana de Geólogos petroleros, Boletín*, 39: 3-98.
- Rathbun M. J. 1935. Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geological Society of America, Special Paper*, 2, 1-160.
- Roer, R. D. and R. M. Dillaman (1984), The structure and calcification of the crustacean cuticle. *American Zoologist*, 24, 893-909.

- Savazzi, E. 1981: Functional morphology of the cuticular terraces in Ranina (Lophoranina) (brachyuran decapods; Eocene of NE Italy). *Neues Jahrb. Geol. Palaont. Abh.* 162, 231-243.
- Savazzi, E. 1982: Burrowing habits and cuticular sculptures in recent sand-dwelling brachyuran decapods from the Northern Adriatic Sea (Mediterranean). *Neues Jahrb. Geol. Palaont. Abh.* 163, 369-388.
- Savazzi, E. 1985: Functional morphology of the cuticular terraces in burrowing terrestrial brachyuran decapods. *Lelhaia*, Vol. 18, pp. 147-154. Oslo. ISSN 0024-1164.
- Schäfer, W. 1951, Fossilisations-Bedingungen brachyurer Krebse. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 485, 221-238.
- Schäfer, W. 1972, *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*. University of Chicago Press, Chicago, 568 p.
- Schmalzfuss, H. 1978: Structure, patterns and function of cuticular terraces in Recent and fossil arthropods. I. Decapod crustaceans. *Zoomorph.* 90, 19-40.
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M. 2007 Sexual Dimorphism in Extinct and Extant Raninidae (Decapoda; Brachyura) *Annals of Carnegie Museum* 39-52
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M., González-Barba, G. y Čosović. V. 2006a. New Decapoda (Anomura, Brachyura) from the Eocene Bateque and Tepetate formations, Baja California Sur, México. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 33, 21-45.
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M., 2009. Fossil Crustacea (excluding Cirripedia and Ostracoda) in the University of Bucharest Collection, Romania including two new species. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, No 35 p 1-14
- Skinner, D. M. 1962, The structure and metabolism of a crustacean integumentary tissue during a molt cycle. *Biological Bulletin*, 123, 635-647.

- Squires R. L. & Demetron R. A., 1992 – Paleontology of, the Eocene Bateque Formation, Baja California Sur, Mexico. *Natural History Museum of Los Angeles County Contributions in Science*, Los Angeles, 434: 1-55.
- Squires, R. L., y R. A. Demetron. 1992. Paleontology of the Eocene Bateque Formation, Baja California Sur, Mexico. *Los Angeles County Museum, Contributions in Science*, 434, 1.55.
- Stempien, J. A. 2005, Brachyuran taphonomy in modern tidal-flat environment: preservation potential and anatomical bias. *Palaios*, 20, 400-410.
- Tucker, A. B. 1998. Systematics of the Raninidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura), with accounts of three new genera and two new species. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111, 2, 320-371.
- Vega, F.J., Feldmann, R.M., García-Barrera, P., Filkorn, H., Pimentel, F., Avendaño, J., 2001a, Maastrichtian Crustacea (Brachyura: Decapoda) from the Ocozocauitla Formation in Chiapas, southeast Mexico: *Journal of Paleontology*, 75, 319-329.
- Vega, F.J., Cosma, T., Coutiño, M.A., Feldmann, R.M., Nyborg, T.G., Schweitzer, C.E., Waugh, D.A., 2001b, New middle Eocene decapods (Crustacea) from Chiapas, Mexico: *Journal of Paleontology*, 75, 929-946.
- Vega Vera y Perrilliat 2004 Biodiversidad Taxonomía Y Biogeografía de Artrópodos, hacia una síntesis de su conocimiento.
- Vega Vera Francisco J, Víctor M. Dávila-Alcocer and Harry F. Filkorn 2005, Characterization of cuticle structure in Late Cretaceous and Early Tertiary decapod Crustacea from Mexico no. 32 p. 37-43, 4 pls., 2 figs.
- Vía L., 1959 – Decápodos fósiles del Eoceno español. *Boletín Instituto Geológico y Minero de España*, Madrid, 70: 331-402.

- Vía, L. 1965. Ranínidos fósiles de España. Contribución al conocimiento paleontológico de la familia “Raninidae” (Crustáceos, Decápodos). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, Madrid, 76, 233-275.
- Vía L., 1969 – Crustáceos decápodo del Eoceno español. *Pirineos*, Barcelona, 91-94: 1-479.
- Waught D. A, Feldmann R. M, Schweitzer, T.G.2009. Systematic evaluation of raninid cuticle microstructure. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, No 35 p 15- 41
- Yabe, H., Y Sugiyama T. 1935. A new species of the genus *Ranina* (*Lophoronina*) from Haba-zima, Ogasawara Group (Bouin Island), Japan. *Japanese Journal of Geology and geography*, XII (12); 1-226.