



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**PRIMER REGISTRO DE PERCIFORMES FÓSILES
PALEOCÉNICOS DE PALENQUE, CHIAPAS, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ABRIL ALANIZ GALVAN



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Jesús Alvarado Ortega**

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno

Alaniz

Galvan

Abril

56 53 84 66

Universidad Nacional Autónoma de

México

Biología

301616595

2. Datos de sinodal 1

Dra.

Katia Adriana

González

Rodríguez

3. Datos de sinodal 2

M en C

Luis

Espinosa

Arrubarrena

4. Datos de sinodal 3

Dr.

Jesús

Alvarado

Ortega

5. Datos de sinodal 4

M en C

Héctor

Salvador

Espinosa

Pérez

6. Datos de sinodal 5

Dra.

Martha

Cuevas

García

7. Datos del trabajo escrito

Descripción de los peces perciformes fósiles del Paleógeno de Palenque,
Chiapas, México.

90 p.

2011

Agradecimientos

Agradezco al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, por su apoyo al proyecto de investigación (IN225008) del que se derivó el desarrollo de la presente tesis y por la beca que me permitió culminarla con éxito. De igual manera, agradezco al Instituto Nacional de Antropología e Historia (–Estudio arqueológico y paleontológico de los fósiles marinos que proceden del sitio de Palenque, Chiapas”) que permitió el estudio paleontológico-arqueológico de los peces fósiles encontrados en la ciudad Maya de Palenque. Agradezco también al Instituto de Geología por permitirme tener un lugar en el cual pude concretar este trabajo.

Deseo expresar mi mayor agradecimiento a mis padres, Guadalupe Galvan Rosas y Alberto Alaniz Rivera, por toda su ayuda a lo largo de mi mayor aventura, la vida. Gracias papis los quiero mucho. A mis hermanos Wendy y Beto, por todo su apoyo consejos, gritos, regaños; pero sobre todo, por el amor que siempre me han brindado. Gracias por todo hermanitos.

Al Dr. Jesús Alvarado Ortega le agradezco por tenerme paciencia, enseñarme lo que aprendí de paleoictiología durante este proyecto, por apoyarme y escucharme cuando lo necesite.

A mis sinodales, Dra. Martha Cuevas, Dra. Katia González Rodríguez, M. en C. Héctor Espinosa y M. en C. Luis Espinosa, les agradezco los atinados consejos que permitieron mejorar el manuscrito y contenido de esta tesis.

A Francisco Javier Zamarripa por ser mi compañero durante estos últimos años, por soportar mis berrinches, gritos, locuras, pero sobre todo por tu amor y compartir la vida.

A mis amigos que se convirtieron parte de mi familia, Rocksa, Ángel, Gisel, Elsa, Germán, Hermes, Víctor, Ricardo y los que me faltaron por estar siempre conmigo. A mis compañeros del cubículo, Francisco Riquelme, Fabiola Gutiérrez, Pilar Melgarejo y Rafa Hernández, por todos los momentos agradables compartidos en la oficina y el campo.

Finalmente a la Universidad Nacional Autónoma de México, por ser mi segunda casa, en la que sin duda, pase los mejores años de mi vida.

RESUMEN

La presente tesis presenta la descripción de un perciforme recuperado en las rocas margosas paleocénicas de la Formación Tenejapa cercanas a la Zona Arqueológica de Palenque. A pesar de que la mayor parte de sus huesos se encuentran fracturados, el estado de conservación de este ejemplar es bueno. Este pez muestra características que permiten reconocerlo como una forma cercana a la subfamilia Serraninae, hasta hace poco tiempo incluida en la familia Serranidae, suborden Percoidei y orden Perciformes, taxones que fueron considerados por mucho tiempo como grupos naturales y recientemente se concluyó que no los son; además, éste presenta una serie de caracteres nunca antes observada que permiten reconocerlo como un género y especie nuevos y como una forma perciforme basal cuyas afinidades aún son inciertas.

Este primer reporte de peces paleocénicos marinos al sur de México y de Norte América es importante por sus implicaciones taxonómicas. El registro de peces perciformes paleocénicos es escaso en el mundo y por eso los patrones de diversidad de este grupo son mal conocidos para este periodo de la historia de la Tierra, lo cual ha provocado que las hipótesis evolutivas respectivas hasta ahora sugeridas no estén sustentadas en el registro fósil. En este escenario, la descripción del fósil señalado resulta interesante porque aporta datos sobre la diversidad de los peces perciformes paleocénicos en una región geográfica donde hasta ahora eran desconocidos.

Aún cuando la descripción formal de este fósil mexicano deberá culminarse en una publicación científica como lo establece el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, este manuscrito ofrece su descripción completa y una discusión ampliada sus afinidades dentro del contexto actual de los perciformes. Con esta labor se cumple con uno de los objetivos del proyecto arqueológico-paleontológico del cual se desprende este trabajo.

INDICE

Agradecimientos.....	I
Resumén.....	II

INTRODUCCIÓN

Antecedentes del proyecto.....	1
Los perciformes fósiles en México.....	4
Objetivo.....	6

ÁREA DE ESTUDIO

La Cantera División del Norte.....	7
Geología regional.....	11
Geología histórica.....	13

MATERIAL Y MÉTODO

Colecta del material fósil	17
Preparación del material fósil.....	17
Material de comparación.....	18
Abreviaturas institucionales.....	19
Abreviaturas anatómicas y datos merísticos.....	20

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Nota sobre la nomenclatura específica asignada.....	21
Material referido.....	21
Localidad.....	22
Rango geológico.....	22
Diagnosis.....	22
Descripción.....	22
Proporciones generales.....	22
Cráneo.....	24
Serie circumorbital.....	27
Mandíbulas.....	27
Serie opercular.....	29
Suspensión mandibular	31
Serie branquial.....	31
Columna vertebral.....	32
Cintura y aletas pectorales.....	35
Cintura y aletas pélvicas.....	37
Aleta dorsal.....	37
Aleta anal.....	39
Escamas.....	40
Posición taxonómica del nuevo género y especie JAO 70.....	40
El nuevo género y especie como un Percomorfo.....	40
Pez JAO 70 y la familia Serranidae.....	50
Pez JAO 70 y otros perciformes fósiles.....	54

LOS PECES FÓSILES DE PALENQUE

Los peces del Paleoceno.....	62
Los peces fósiles del Mioceno.....	66
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	
Incremento en la diversidad paleocénica de peces perciformes.....	70
Reconocimiento de los patrones morfológicos basales de los perciformes	71
LITERATURA CITADA.....	75

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.-	Esqueleto de <i>Perca</i> donde se resaltan los rasgos diagnósticos de los perciformes.....	2
Figura 2.-	Distribución de peces Perciformes fósiles en México.....	4
Figura 3.-	Mapa de la Cantera División del Norte, Chiapas.....	8
Figura 4.-	Cantera División del Norte.....	9
Figura 5.-	Mapa geológico donde se ubica la cantera División del Norte.....	13
Figura 6.-	Correlación de la unidades litológicas de la región noreste del estado de Chiapas donde se ubica la cantera División del Norte.....	14
Figura 7.-	Mapa de ubicación de las provincias geológicas del estado de Chiapas.....	15
Figura 8.-	Geología de Chiapas durante el Paleoceno.....	16
Figura 9.-	Preparación y análisis visual del material fósil.....	19
Figura 10.-	Datos merísticos tomados del ejemplar estudiado.....	21
Figura 11.-	Perciforme fósil de Palenque descrito en este trabajo JAO 70 como un género y especie nuevos.....	24
Figura 12.-	Cabeza del ejemplar JAO 70.....	27
Figura 13.-	Mandíbulas de JAO 70.....	29
Figura 14.-	Serier opercular JAO 70.....	31
Figura 15.-	Fotografía y reconstrucción de la suspensión mandibular y huesos circunorbitales.....	32
Figura 16.-	Serie branquial.....	33
Figura 17.-	Columna vertebral de del ejemplar JAO 70.....	35
Figura 18.-	Aletas pélvicas del ejemplar JAO 70.....	40
Figura 19.-	Escamas del ctenoides del genero y especie nuevo JAO 70.....	43
Figura 20.-	Comparación de la posición de los epineurales con <i>Holocentrus</i> y JAO 70.....	45
Figura 21.-	Evolución de la familia Serranidae con base en la modificación de la estructura y composición de la aleta dorsal y supraneurales según Kendall.....	54
Figura 22.-	Coparación de las espinas operculares de <i>Ephinephelus analogus</i> y JAO 70.....	57
Figura 23.-	Fósiles de la Formción Tenejapa encontrados dentro del sitio arqueológicos de Palenque.....	65
Figura 24.-	Distribución de los acantopterigios incluyendo a los perciformes recientemente descritos.....	74
Figura 25.-	Diversidad Morfológica de los acantopterigios incluyendo perciformes y no perciformes durante el período Crétacico-Mioceno.....	75

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.-	Fósiles de las tres secciones de la Formación Tenejapa en el estado de Chiapas	11
Tabla 2.-	Datos merísticos y proporciones del ejemplar JAO 70.....	25
Tabla 3.-	Longitud de los elementos de la aleta dorsal y anal	38
Tabla 4.-	Distribución de las familias del Suborden Percoidei de acuerdo con la forma de su aleta dorsal.....	50
Tabla 5.-	Comparación de la composición de la columna vertebral y las aletas dorsal y anal del nuevo género y especie JAO 70 y las familias Percoidei con aleta dorsal continua y mellada.....	51
Tabla 6.-	Comparación del nuevo género y especie JAO 70 y otros perciformes <i>incertae sedis</i> del Cretácico-Paleoceno.....	60
Tabla 7.-	Peces fósiles de la Formación Tenejapa encontrados dentro y fuera del contexto arqueológico de la ciudad maya de Palenque.....	68

INTRODUCCIÓN

Antecedentes del proyecto

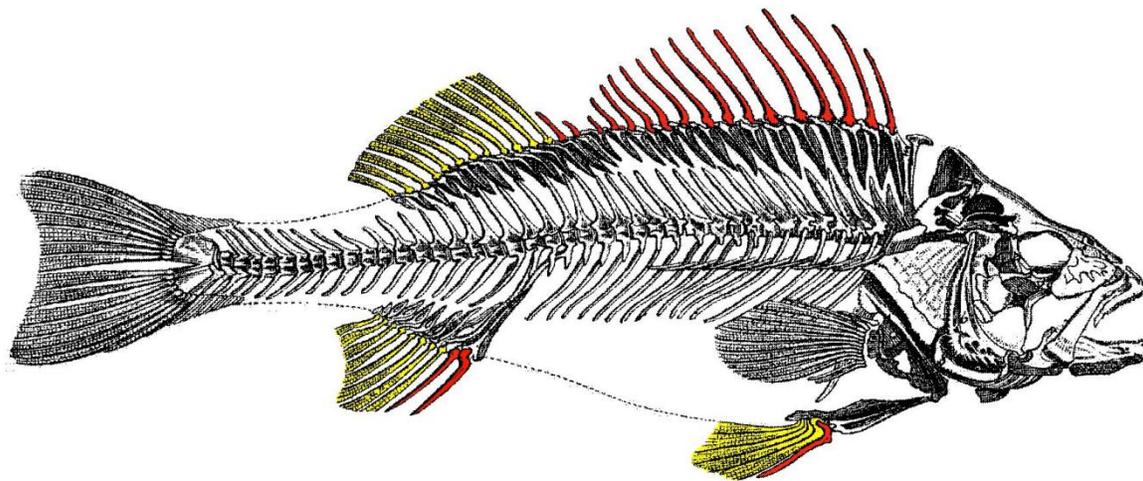
Recientemente, como parte de los trabajos arqueológico-paleontológicos encabezados por personal académico del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), fue reportado el hallazgo de peces fósiles en yacimientos de rocas margosas paleocénicas de la Formación Tenejapa (Alaniz-Galván y Alvarado-Ortega, 2009; Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2009). Estos fósiles fueron recuperados tanto en canteras cercanas a la actual ciudad de Palenque, así como en lajas previamente extraídas durante excavaciones arqueológicas en la zona arqueológica de Palenque (Ruz-Lhuillier, 1959:53; González-Cruz, 1958:208), ubicada a 8 Km al suroeste de lo que actualmente es la ciudad de Palenque. (Véase en este trabajo el capítulo: Los peces fósiles de Palenque.)

Los fósiles recuperados en el proyecto mencionado constituyen una asociación peculiar; tanto por los taxones que incluye, como por su edad y por el área geográfica donde fueron colectados. A pesar de que esta asociación fósil incluye principalmente peces, con ejemplares muy bien conservados, también se han recolectado restos de plantas (hojas y tallos), un cangrejo y una posible tortuga. Entre los peces presentes en esta asociación se cuenta con representantes de los órdenes Clupeiformes, Gonorynchiformes, Pycnodontiformes, Anguilliformes y Perciformes; además de algunos otros taxones que aún no han sido identificados.

De acuerdo con Alvarado-Ortega *et al.*(2009), un aspecto sobresaliente de este proyecto INAH-UNAM es el reconocimiento de los primeros peces fósiles paleocénicos encontrados en México. Actualmente, la determinación taxonómica detallada de la mayoría de estos ejemplares aún requiere de una intensa labor de preparación y estudio; así como de un mayor esfuerzo de colecta que, eventualmente contar con un mayor número de ejemplares fósiles. Uno de los ejemplares de la asociación arriba descrita presenta características que

permiten reconocerlo como un perciforme y posible representante de la Familia –Serranidae” (Alaniz-Galvan y Alvarado-Ortega, 2009).

Los Perciformes son peces teleósteos que poseen espinas en sus aletas pélvicas, dorsal y anal (Nelson, 2006). Sus aletas pélvicas siempre presentan una espina anterior seguida por cinco radios; mientras que en las aletas dorsal y anal hay un número variable de espinas que se encuentran colocadas por adelante de los radios que conforman las secciones posteriores de estas aletas (Figura1). El nombre de este orden significa –en forma de perca”, y hace referencia al género *Perca* empleado por Linneo (1758) para nombrar a un pez comestible, común y muy abundante en ríos y lagos de Europa y Asia.



Ludwing, 1891. Figura 1.- Esqueleto de *Perca* donde se resaltan los rasgos diagnósticos de los perciformes. Rojo, espinas; amarillo, radios.

Los Perciformes son el grupo de vertebrados más grande en la actualidad; son el orden de peces con la distribución geográfica más amplia (Nelson, 2006); y además habitan en una gran variedad de ambientes (Eschmeyer, 1998). De acuerdo a las estimaciones de diversos autores (Arratia *et al.*, 2004; Nelson, 2006; Wiley y Johnson, 2009; entre otros), las 10033 especies de perciformes recientes reconocidas, pueden ser agrupadas en cerca de 20 subórdenes, 160 familias y 1539 géneros. El registro fósil de los perciformes comprende un periodo temporal comparativamente amplio, mismo que se remonta al menos hasta el

Santoniano, hace 85 millones de años (Arratia *et al.*, 2004). A pesar de la amplia diversidad de formas recientes, el registro fósil del orden es escaso. Hasta ahora sólo han sido descritas pocas especies perciformes fósiles. Actualmente, estos peces están presentes en todo tipo de ambientes, se les pueden encontrar desde zonas costeras hasta mar abierto, incluyendo desde regiones pelágicas hasta abisales; también se les encuentra en las regiones tropicales, subtropicales, templadas, polares y en cuerpos de agua continentales, como ríos, lagos y pantanos (Stianssy y Moore, 1992).

A pesar de que restos fósiles de perciformes han sido recuperados en un buen número de localidades en todo el mundo, sólo en pocas de ellas se han encontrado ejemplares lo suficientemente completos para describirlos a detalle y determinar con precisión su identidad taxonómica (Arratia *et al.*, 2004). Lo anterior ha generado un vacío en el estudio y conocimiento de los patrones evolutivos y biogeográficos de estos peces durante el Cretácico y el Paleógeno, rango de tiempo donde el registro fósil de estos peces es más raro. En la década de 1990, algunos autores como Johnson y Patterson (1993) y Nelson (1994), entre otros, reconocieron la complejidad que encierra el reconocimiento de una clasificación natural de los Perciformes, debido en parte al gran número de especies incluidas en este orden, a la posibilidad de que especies de otros ordenes (i.e. Scorpaeniformes, Pleuronectiformes y Tetraodontiformes) pudieran ser Perciformes, debido a la enorme variedad morfológica de este orden, y sobre todo, a los problemas metodológicos que enfrentan los cladistas al abordar el hecho de que no han sido descritos suficientes caracteres que permitan distinguir de manera clara la identidad de las familias que conforman este orden. Como resultado de estos problemas, las relaciones filogenéticas y la clasificación de los perciformes y sus subtaxones son modificadas constantemente (Nelson, 2006).

Dentro de los cerca de 20 subórdenes que conforman el orden Perciformes, el suborden Percoidei es el más diverso, al incluir cerca de 2860 especies (28 % del total de las especies perciformes recientes), mismas que son agrupadas en 528 géneros y unas 76 familias (Nelson, 2006). Esta amplia diversidad provoca que los problemas metodológicos, señalados en el párrafo anterior sean extensivos a este suborden; estos problemas, sumados a la escasez del registro fósil han planteado serias dudas sobre la naturaleza monofilética del grupo y de un buen número de las familias que lo componen.

Los perciformes fósiles en México

Hasta este momento, el registro fósil de Perciformes recuperado en México ha sido escaso y ha tenido poco impacto en el conocimiento de la diversidad de este grupo a nivel global. De acuerdo con la información de las localidades fosilíferas y la naturaleza taxonómica de estos peces, recopilada por diversos autores (i.e Barrios-Rivera, 1985; Aranda-Manteca, 1994; entre otros), es posible señalar que hasta ahora sólo se conocían peces perciformes fósiles distribuidos en yacimientos del Mioceno y el Pleistoceno en tres regiones del país: la Península de Baja California, la región veracruzana del Golfo de México, y los alrededores del Lago de Chapala (Figura 2).

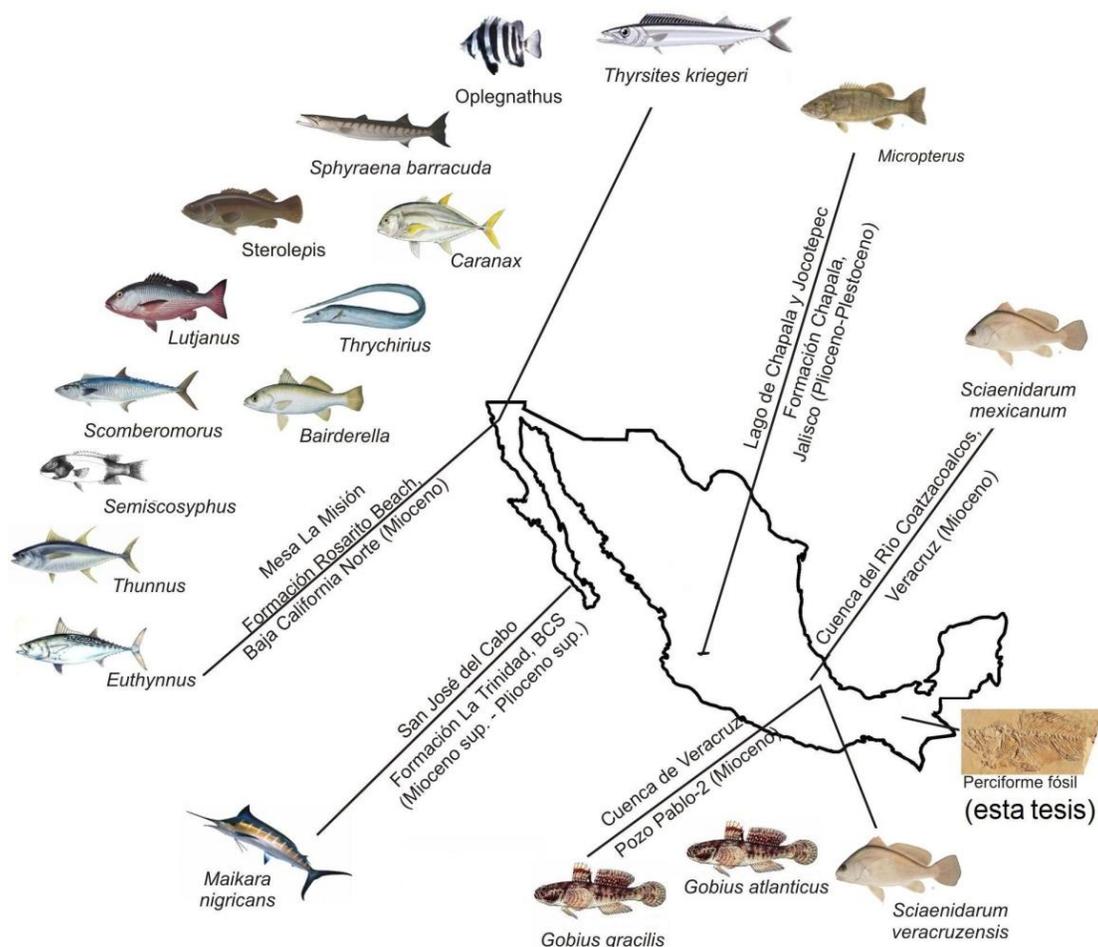


Figura 2.- Distribución de peces Perciformes fósiles en México.

En la región del Golfo de México, sólo en el Estado de Veracruz han sido colectados restos fósiles de perciformes (Figura 2). Leriche (1938) reportó dos otolitos encontrados en sedimentos marinos miocénicos dentro de la cuenca del Río Coatzacoalcos en las cercanías de Colombia; los cuales erigió como *Sciaenidarum mexicanum* (Familia Scianidae). Más tarde, Weiler (1959) describió otra especie de este género como, *Sciaenidarum veracruzensis*, a partir de otolitos recuperados en sedimentos marinos del Pozo Pablo-2 extraído por Pemex en la Cuenca de Veracruz. Este último autor también identificó los otolitos de la Familia Gobiidae recuperados en el mismo pozo como parte del género *Gobius* Linneo, 1758, mismos que nombró como *G. atlanticus* y *G. gracilis*; además identificó la especie *Lepidogobiusgatumensis* Schubert, 1909.

Por otro lado, fósiles perciformes marinos también han sido recuperados en localidades de la Península de Baja California (Figura 2). Minch *et al.* (1970) recuperaron restos de un Scombridae indeterminado en sedimentos marinos del Mioceno medio de la Formación Rosarito Beach, expuestos en la Mesa La Misión, cerca de Tijuana, Baja California. Recientemente Aranda-Manteca (1994) reportó otros fósiles perciformes procedentes de esta localidad. Aún cuando la mayor parte de estos nuevos materiales son elementos fragmentados, desarticulados o aislados, este último autor logró identificar diferentes taxones incluyendo restos de la columna vertebral de un género y especie indeterminado semejante al género *Caranax* Forskål, 1775 (Familia Carangidae); restos de la mandíbula del género *Stereolepis* Ayres, 1859 (Familia Serranidae) y *Oplegnathus* Temmnick y Schegel, 1844 (Familia Oplegnathidae); vértebras atribuibles al género *Lutjanus* Berg, 1958 (Familia Lutjanidae); otolitos del género *Bairderella*, Gill, 1863 (Familia Scianidae). Aranda-Manteca (1994) también identificó dientes y restos mandibulares de distintas familias perciformes incluyendo a *Sphyraena barracuda*, Walbaum, 1972 (Familia Sphyraenidae); los Trichiuridae *Thrichiurus* cf. *T. leptus*, Linneo, 1958; así como los Labridae *Semicosyphus* Ayres, 1854, *Calamus*, Valenciennes, 1830 y *Thyrsoles kriegeri* (Jordan y Gilbert, 1919); y los Scombridae *Thunnus*, Lesson, 1831, *Scomberomorus acanthocybium*, Lacepède, 1801, y *Euthynnus*, Cantor, 1849.

Por otro lado, a principios del presente siglo, Fierstine *et al.* (2001) describieron los restos del cráneo de *Makaira nigricans* Lacépède, 1802, (Familia Istiophoridae) recolectado en los sedimentos marinos de la Formación Trinidad en las cercanías de San José del Cabo, Baja California Sur, cuya edad comprende desde el Mioceno Superior hasta el Plioceno Superior.

Hasta el momento el único perciforme fósil dulceacuícola colectado en México fue identificado por distintos autores (Smith *et al.*, 1975; Cavender y Miller, 1982; y Miller y Smith, 1986) como *Micropterus sp.* (Lacépède, 1802), a partir de numerosos fragmentos del cráneo y de la columna vertebral recolectados en sedimentos del Plioceno-Pleistoceno de la región del Lago de Chapala y Jocotepec, ambos pertenecientes a la Formación Chapala, en el Estado de Jalisco (Figura 2).

Dado el contexto anterior, cualquier incremento en el conocimiento la diversidad y distribución de los peces perciformes en el pasado geológico será de gran valor para entender mejor su biología y evolución; por ello, el objetivo planteado en esta tesis es el siguiente:

Objetivo

Objetivo: Describir y determinar la taxonomía del primer ejemplar perciforme fósil encontrado en los sedimentos del Paleoceno de la Formación Tenejapa, en las cercanías de Palenque, Chiapas, México.

ÁREA DE ESTUDIO

La Cantera División del Norte

El perciforme fósil motivo del presente estudio fue encontrado en la Cantera División del Norte. Esta localidad fosilífera se ubica a 5 km al sureste de la actual ciudad de Palenque, aproximadamente a 2 km al sureste de la zona arqueológica de Palenque, en las coordenadas 17° 16' 12.17" Norte y 97° 40' 40.7" Oeste (Figura 3). El acceso a esta localidad es posible a través del tramo Palenque-Ocosingo de la Carretera Federal 199, en donde hay un acceso que lleva a las comunidades de San Manuel y San Miguel. La Cantera División del Norte se encuentra aproximadamente a dos kilómetros al norte de esta última población y al norte del río Chacamax.

En la Cantera División del Norte existen al menos cuatro puntos de extracción de lascas. El principal de ellos (Figura 4), donde fue colectado el pez fósil motivo de este trabajo, es una cavidad de aproximadamente cuatro metros de profundidad, dos metros de ancho y tres metros de largo (Figura 4.1). En este punto de excavación, los estratos superiores se encuentran en proceso de formación de suelo, pero a partir de los 30-50 centímetros de profundidad la roca está bien conservada. Los estratos explotados en esta localidad son margas de color beige de grosor variable entre 5 y 15 centímetros, bien laminados milimétricamente, que yacen horizontalmente y muestran planos de estratificación paralelos entre sí (Figuras 4.2 y 4.3).

En estos estratos de la Cantera División del Norte se han observado nódulos esféricos enriquecidos con carbonato de calcio, cuyos diámetros son de unos pocos centímetros y raras veces rebasan los 10 centímetros. Estos nódulos alteran la laminación paralela de los estratos margosos (Figura 4.2). Debido a que el límite inferior de la secuencia explotada en la Cantera División del Norte no es visible y su límite superior está alterado por la formación de suelo, el espesor de esta unidad fosilífera aún está por ser delimitado.

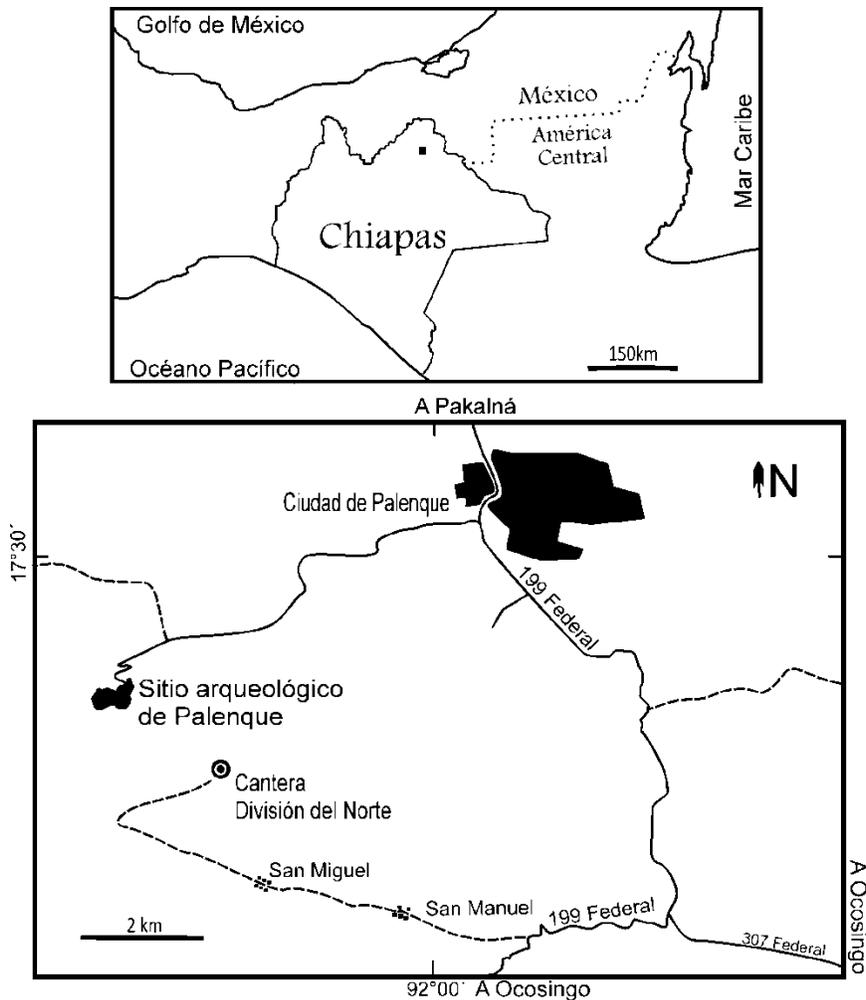


Figura 3.- Mapa de la Cantera División del Norte.

De acuerdo con los mapas publicados recientemente por el Servicio Geológico de México (SGM, 2006 a y b), la Cantera División del Norte está ubicada en un afloramiento de rocas de la Formación Tenejapa (Figura 5). Esta formación también incluye una gran parte de la superficie sobre la que fue construida la ciudad Maya de Palenque. Toda esta región se encuentra expuesta en la cara sur y por debajo del límite superior del anticlinal Zona Sola. Considerando la posición de esta localidad respecto al anticlinal mencionado y su altitud sobre el nivel del mar (475 msnm), es posible señalar que la secuencia fosilífera de la Cantera División del Norte podría alcanzar un espesor de varias decenas de metros.

Los afloramientos margosos presentes en la zona arqueológica de Palenque, se extienden al norte y sur del anticlinal Zona Sola (Figura 5), incluyendo gran parte de este sitio

arqueológico y la Cantera División del Norte. La edad paleocénica de estas rocas se determinó a través de un análisis de isótopos estables de Estroncio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ aplicado a dientes de un pez pycnodontiforme. Este ejemplar fue encontrado en rocas de la Formación Tenejapa dentro de la zona arqueológica de Palenque. Tal estudio isotópico indica que la edad de estas rocas es de 63 millones de años (Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2009).



Figura 4.- Cantera División del Norte. 1, Panorama general de la excavación principal. 2, Estratos horizontales y paralelos en la Cantera División del Norte, se observa un nódulo (N). 3, Arreglo laminar de los estratos margosos.

La Formación Tenejapa fue descrita por Quezada (1987) como una secuencia de estratos carbonatados color ocre claro-crema, de textura packestone y portadores de pequeños bioclastos y organismos planctónicos. Esta secuencia también se caracteriza por poseer intraclastos, bandas y nódulos de pedernal presentes principalmente en los niveles

inferiores, e intercalaciones de brechas calcáreas. La localidad tipo de esta formación se ubica a 3 km al noroeste de la población Tenejapa y a 20 km al noreste de la ciudad de San Cristóbal de las Casas, en la región central de Chiapas. Este autor complementó la descripción de esta formación a partir de la descripción litológica y contenido fosilífero (Tabla 1) de las siguientes tres secciones (incluyendo aquella de la localidad tipo):

- Sección Tenejapa – Esta sección se divide en dos unidades: unidad I su espesor es de aproximadamente 420 metros, de color ocre crema a gris, bandas y nódulos de pedernal de color gris claro y negro. La unidad II tiene un espesor aproximadamente de 5 metros de grainstone de aspecto margoso de color gris, packestone arenoso dispuesto en capas lenticulares, las cuales alternan con lutitas limosas de color gris verdoso. La microfauna contenida en esta sección indica que su edad es Paleoceno inferior – medio.
- Sección Chacomá – Esta sección es casi de 102 metros de espesor tiene bandas y nódulos de pedernal en sus estratos basales. La macro y microfauna indican que su base es Maastrichtiana. En la cima de esta sección hay intercalación de calizas de textura variable entre packestone y wackestone de color crema y gris claro.
- Sección San Cristóbal – Esta sección tiene un grosor aproximado de 250 metros de estratos calizos de textura wackestone a packestone con intraclastos, bioclastos y microfauna planctónica de globigerínidos, de color ocre claro a crema, con bandas y nódulos de pedernal, estratificación “boudinada” en capas de 10 a 70 cm.

Hasta la publicación de Quezada (1987), el contenido fósil conocido de la Formación Tenejapa sólo incluía invertebrados (Tabla 1). Aunque el hallazgo de los peces y otros fósiles de vertebrados y plantas en la Cantera División del Norte incrementa la diversidad conservada en esta formación. Hasta el momento no han sido identificados microfósiles en esta localidad. De este modo, cualquier intento por correlacionar los estratos de la Cantera División del Norte con aquellos ya descritos de la Formación Tenejapa no es posible, debido que no se han encontrado restos de microfósiles. Por ello, en el futuro serán necesarios más estudios en torno a la Cantera División del Norte en busca de dichos fósiles.

De acuerdo con las características litológicas y el contenido de microfauna planctónica mezclada con formas de bentónicas, Quezada (1987) interpretó que el depósito de los

estratos que componen la Formación Tenejapa ocurrió en un ambiente marino de plataforma alejado de la costa, en donde que fueron comunes las intercalaciones de flujos turbidíticos provenientes de una zona de mares someros que se extendían hacia el este, donde evolucionaron simultáneamente los depósitos de la Formación Lacandón.

Tabla 1.- Fósiles de las tres secciones de la Formación Tenejapa conocidos antes del descubrimiento de la Cantera División del Norte.

Sección Tenejapa	Sección Chacomá	Sección San Cristóbal
<i>Chiloguembelina</i> sp.	<i>Chiloguembelina</i> sp.	
<i>Elphidium nassauensis</i>		
<i>Elphidium</i> sp.	<i>Elphidium</i> sp.	
<i>Globorotalia angulata</i>		
<i>Globorotalia apanthasma</i>		
<i>Globorotalia chremberge</i>		
<i>Globorotalia pusilla</i>		
		<i>Globorotalia trinidadensis</i>
		<i>Globorotalia uncinata</i>
	<i>Globorotalia</i> sp.	<i>Globorotalia</i> sp.
<i>Globigerina triloculinoides</i>	Globigerínidos	Globigerínidos
<i>Lenticulina</i> sp.		<i>Lenticulina</i> sp.
Miliólidos		
<i>Storsella haastersi</i>		
Restos de equinodermos	Restos de equinodermos	
	Espículas de esponjas	
Fragmentos de gasterópodos, briozoarios, braquiópodos y algas.		<i>Textularia</i> sp.

Geología regional

La geología del Estado de Chiapas es compleja. Sapper (1894, 1896, 1899) fue uno de los primeros en hacer observaciones de los rasgos geológicos de Chiapas y reconocer que en Palenque existían peces fósiles dentro del sitio arqueológico. En esos trabajos Sapper señaló que, en torno a la actual ciudad de Palenque hay existen sedimentos Terciarios al sur y Cuaternarios al norte. De acuerdo con estas observaciones, la Cantera División del Norte estaría ubicada en los “sedimentos Terciarios”.

Más tarde, Böse (1905) estableció su propia división geológica de Chiapas y Tabasco. En el mapa elaborado por este autor en 1903 (publicado en 1905) se reconoce que la actual ciudad de Palenque está asentada sobre yacimientos miocénicos marinos, y aún cuando él no señaló la posición de la zona arqueológica de Palenque al sur, este sitio podría estar ubicado dentro de alguna de las regiones que él llamó —Cretáceo medio” o —Eoceno”.

Cuando Mülleried (1951) analizó fósiles procedentes del sitio arqueológico de Palenque, incluyendo quizás aquel reportado por Sapper (1899), concluyó que la presencia del género *Pycnodus*(Agassiz, 1833), sugiere que estas rocas con peces fósiles son de edad eocénica. Sin embargo, ninguno de estos autores identificó el origen de estas rocas en el contexto geológico de Palenque; siendo éste, uno de los objetivos planteados en el proyecto INAH-UNAM recientemente implementado y del que se deriva la presente tesis.

Más recientemente, Ferrusquía-Villafranca (2000) y Meneses-Rocha (1985) publicaron otros estudios geológicos de la región noreste de Chiapas, donde se ubica la Cantera División del Norte fueron. En estos trabajos se emplearon distintas nomenclaturas y se reconocieron distintos límites temporales de las unidades litológicas presentes en esta región que difieren de aquellas sugeridas por el Servicio Geológico Mexicano (SGM, 2006 a y b) adoptadas en este trabajo (Figuras 5 y 6).

En su estudio sobre la evolución tectónica de Chiapas, Meneses-Rocha (1985) reconoció las siguientes provincias tectónicas: Sierra de Chiapas, Provincia Strike Slip Fault, Provincia de la Falla Reversa y Provincia Sierra Monoclinal (Figura 7). La Cantera División del Norte, la actual ciudad de Palenque, la ciudad Maya de Palenque, y gran parte de la región noreste de Chiapas, se ubican dentro de la provincia tectónica de la Falla Reversa. Este autor publicó una columna estratigráfica de las unidades geológicas de la Provincia de la Falla Reversa (Meneses-Rocha, 1985, figura 6), donde no se reconoce la Formación Tenejapa, pero se señala la existencia de una unidad de —calizas y dolomitas” de edad paleocénica que corresponde a la Formación Tenejapa (Figura 6).

Ferrusquía-Villafranca (2000) publicó un esquema de correlaciones litoestratigráficas de las unidades cretácicas y paleógenas del sureste de México y norte de Centroamérica, en donde tampoco fue reconocida la Formación Tenejapa; sin embargo, la unidad —elástica sin nombre” de este autor parece corresponder con esta formación paleocénica (Figura 6).

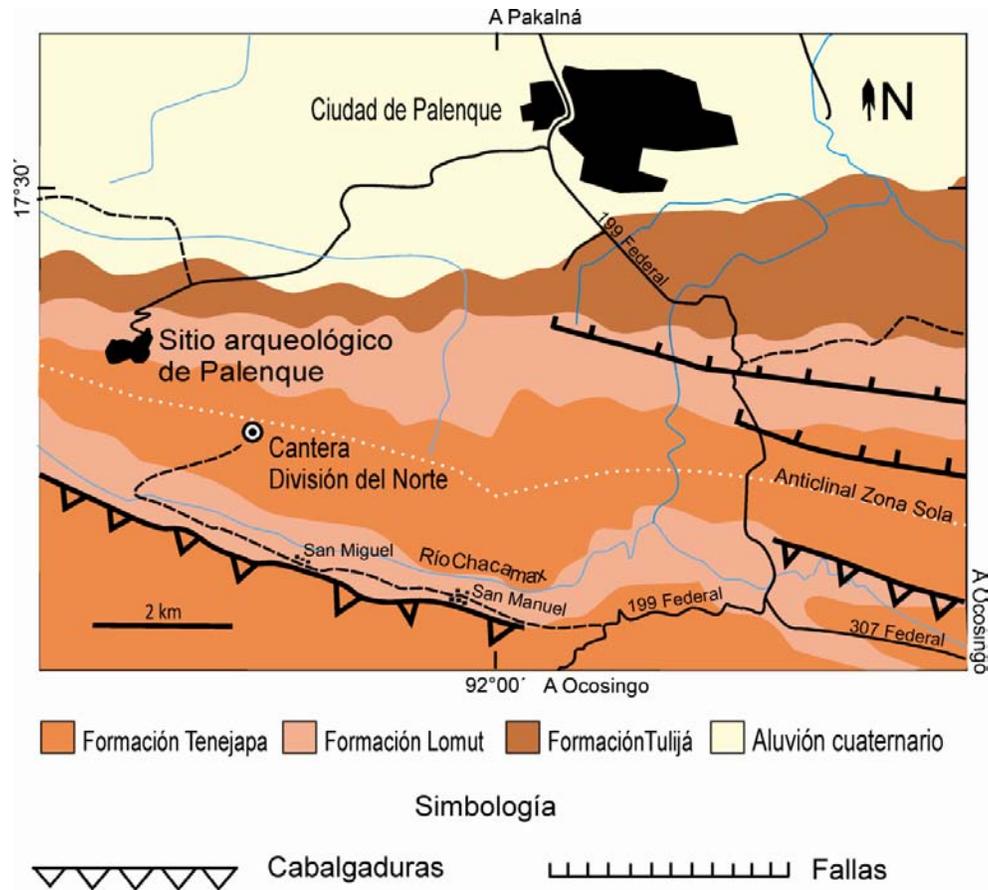


Figura 5.- Mapa geológico de la región donde se ubica la Cantera División del Norte (ver Figura 3, modificado a partir del SGM, 2006a y b). Los colores utilizados corresponden con aquellos del columna en la Figura 6.

Geología histórica

La Sierra de Chiapas es una cadena montañosa que se extiende de manera paralela a la costa del Pacífico desde el Istmo de Tehuantepec hasta al límite México-Guatemala, este límite está formado principalmente por rocas sedimentarias del Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico. Los diferentes estilos estructurales y en menor grado, la edad de las rocas expuestas, permite la identificación de cuatro provincias tectónicas: la Provincia Strike-slip fault; Provincia de la Falla Reversa; la Sierra Monoclinal y el Anticlinal de Chicomosuelo (Figura 7) (Meneses-Rocha, 2001)

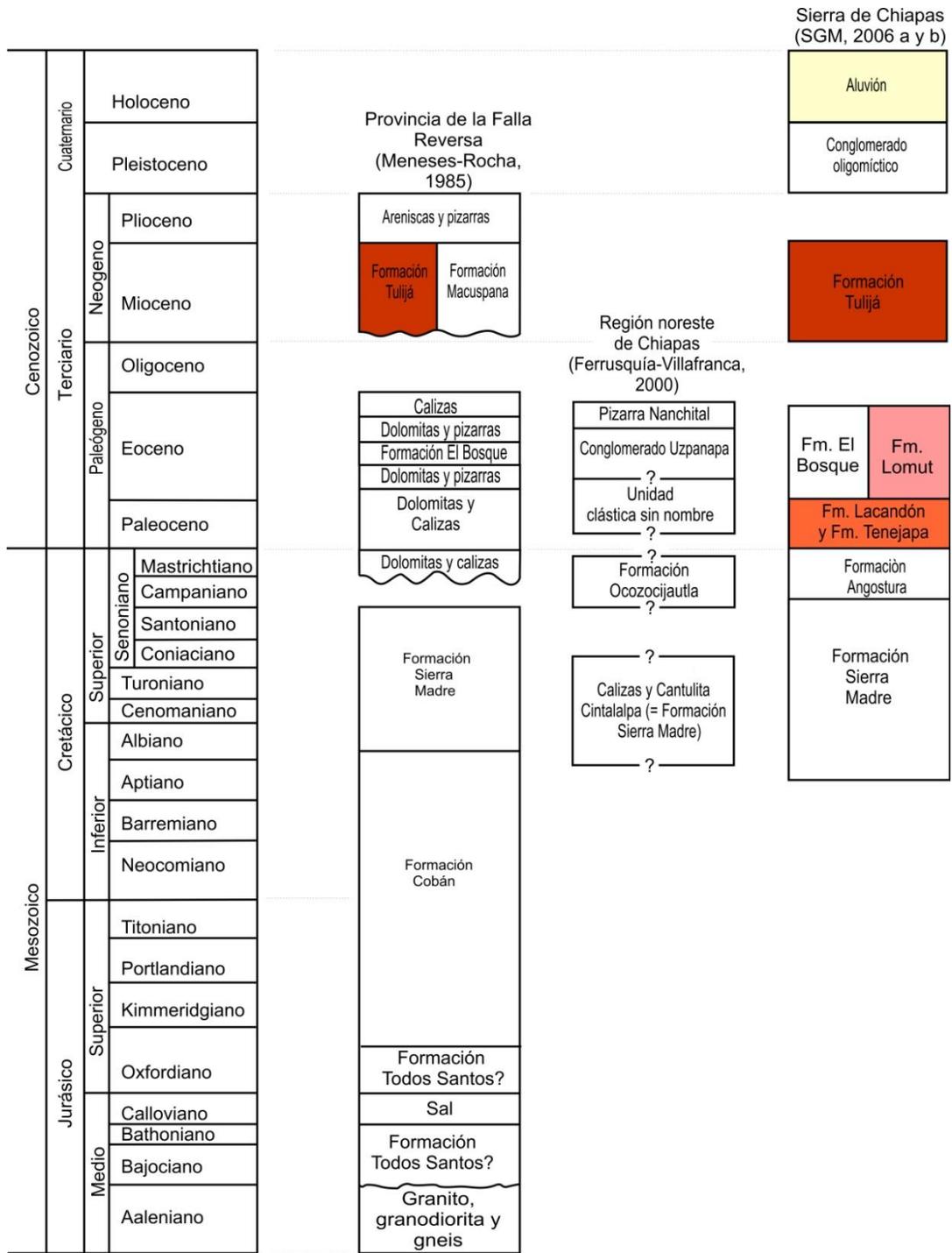


Figura 6.- Correlaci3n de las unidades litol3gicas de la regi3n noreste del Estado de Chiapas donde se ubica la Cantera Divisi3n del Norte. Los colores utilizados corresponden con aquellos del mapa en la Figura 5.(Meneses-Rocha, 1985; Ferrusqu3a-Villafranca, 2000y SGM, 2006 a y b.)

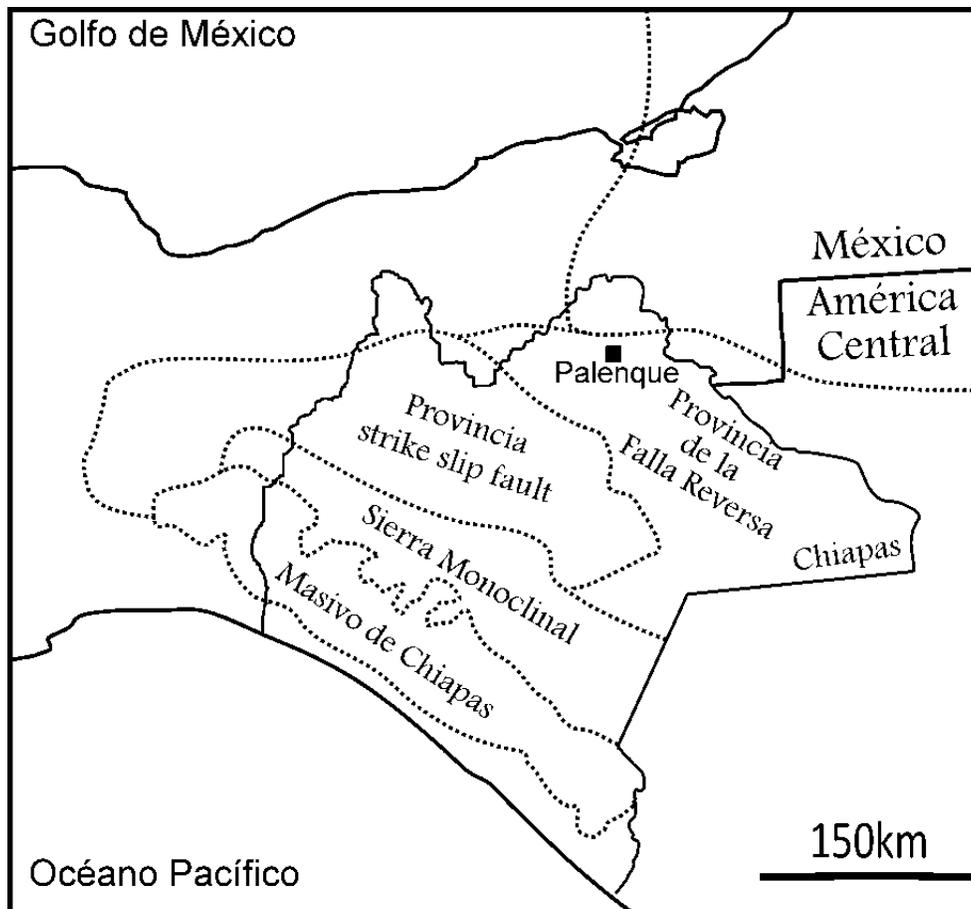


Figura 7.-Mapa de ubicación de las provincias geológicas en el estado de Chiapas (tomado de Meneses-Rocha,2001)

La Cantera División del Norte se ubica en la Provincia de la Falla Reversa, esta ocupa la región este de la Sierra de Chiapas extendiéndose desde Ocosingo hasta el río Usumascinta. Los anticlinales de la región central de esta provincia exponen carbonatos del Cretácico superior o Paleoceno-Eoceno inferior. (Figura 7) (Meneses-Rocha,2001)

La sedimentación de la Sierra de Chiapas, cambio marcadamente durante el Paleoceno cuando desde hace tiempo la plataforma carbonatada fue inundada por depósitos de Flysho depósitos marinos de flujo (Formación Soyaló) (Figura 8) y en la región parte central estuvo sometida a una subsidencia significativa.

El flujo de escombros pudo ser confinado para el área actual del graben de Ixtapa, para finales del Paleoceno, los restos de estos flujos fueron depositados en una depresión

local. Esta depresión probablemente fue formada por los precursores del actual graben de Ixtapa, que, además debido a la inestabilidad de la corteza a lo largo de sus márgenes produjeron levantamientos. Es posible que esta inestabilidad estuviera controlada por los movimientos verticales a lo largo de las fallas de San Francisco y Chicoasén-San Crsitobal.

La subsidencia diferencial también tuvo lugar en el Golfo de Tehuanepec, en la parte norte de esta zona y " el posible levantamiento del bloque del basamento es registrado por el adelgazamiento de los sedimentos del Paleoceno". Desde una perspectiva regional, esta fase de hundimiento diferencial flyschy la sedimentación en Chiapas marca el inicio de la Orogenia Laramide en el sureste de México.

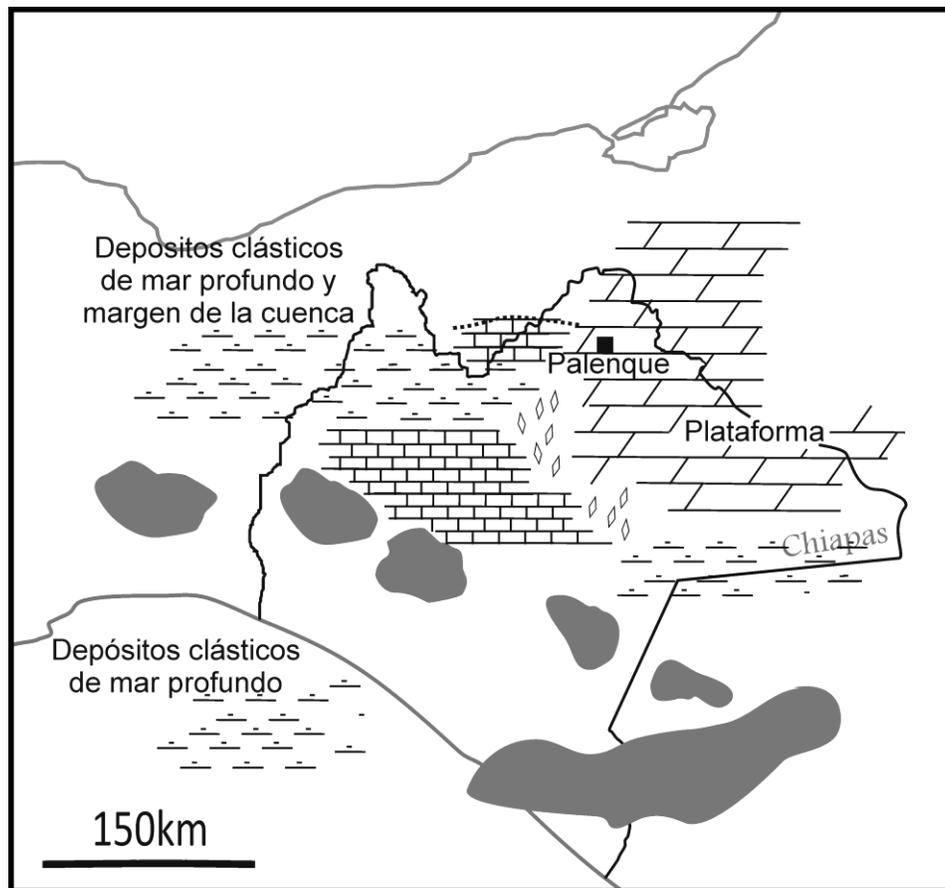


Figura 8.- Geología de Chiapas durante el Paleoceno. (tomado de Meneses-Rocha,2001)

MATERIAL Y MÉTODO

Colecta del material fósil

El pez fósil del presente trabajo fue donado al Instituto de Geología de la UNAM por Don Nicolás Hurtado indígena de habla tzetzal, propietario de la Cantera División del Norte, quien lo colectó en diciembre de 2008.

Entre 2008 y 2009 se llevaron a cabo trabajos de colecta en la Cantera División del Norte. La colecta de fósiles en esta localidad se realizó con la finalidad de reconocer la geología regional y recuperar materiales fósiles. Esta actividad fue realizada en colaboración con los habitantes del municipio de Palenque, siguiendo los procedimientos artesanales tradicionalmente de Don Nicolás Hurtado, sólo empleando cinceles y martillos. Dado que las rocas son laminadas, al golpearlas con el cincel de manera adecuada, los estratos se desprenden entre sí a lo largo de las superficies de interstratificación, en donde es posible encontrar los restos fósiles. Una vez recuperado, el material fósil fue empacado de manera adecuada y transportado al Instituto de Geología de la UNAM.

Preparación del material fósil

En el laboratorio, el material fue cortado con un disco de diamante para eliminar el exceso de roca. El material fue preparado de forma mecánica con ayuda de excavadores odontológicos, con los cuales se desprendieron los restos de matriz rocosa de la superficie de los elementos óseos fósiles conservados. Este procedimiento se llevó a cabo bajo la constante observación del microscopio estereoscópico (Figura 9). Al finalizar este procedimiento, la superficie fósil fue cubierta con endurecedor plexygum.

Finalizada la preparación manual del ejemplar, se procedió a tomar fotografías bajo condiciones diferentes para optimizar su observación (Figura 9). Se tomaron fotografías

con luz natural y en estudio fotográfico. En otras fotografías el ejemplar fue aclarado con humo de magnesio (para obtener fotografías de alto contraste). Finalmente, se tomaron fotografías con luz ultravioleta con 366 nm de longitud de onda (onda larga comerciales), para obtener detalles no visibles con luz blanca. Los esquemas y reconstrucciones del ejemplar fósil estudiado fueron generados en la cámara lúcida.



Figura 9.- Preparación y de análisis visual del material fósil. Limpieza manual bajo el microscopio (izquierda). Ejemplar bajo luz natural (derecha arriba). 3, Ejemplar aclarado con magnesio (derecha centro). 4, Ejemplar bajo luz UV (derecha abajo).

Material de comparación

El pez fósil estudiado en este trabajo fue comparado con perciformes recientes y fósiles, a través del uso de la bibliografía a continuación señalada y/o del estudio de los ejemplares depositados en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM:

- *Bannikovperca apula* Taverne, 2010: Consulta bibliográfica de la descripción original. Localidad, Nardo, Italia. Edad, Campaniano-Maastrichtiano tardío.
- *Epinephelus acanthistius*. (Gilbert, 1892): Material sin número de catálogo depositado en el CNPE-IBUNAM. Esqueleto desarticulado. Localidad inderteminada, Sonora, México. Sin datos merísticos disponibles.
- *Indiaichthys bamanborensis* Arratia et al., 2004: Consulta bibliográfica de la descripción original. Localidad, capas de ceniza volcánica de la Meseta del Deccan, en las cercanías de Bamanbor, India. Edad, Cretácico Tardío – Paleoceno.
- *Johnsonperca annavaccari* Taverne, 2010 Consulta bibliográfica de la descripción original.. Localidad, Nardo, Italia. Edad, Campaniano-Maastrichtiano tardío.
- *Mycteroperca rosacea*. (Streets, 1877): CNPE-IBUNAM-P3879, organismo completo conservado en alcohol. Localidad Isla Partida, Golfo de California, Baja California, México.
- *Nardoichtys francisci* Sorbini y Bannikov, 1991: Consulta bibliográfica de la descripción original. Localidad, Nardo, Italia. Edad, Campaniano-Maastrichtiano tardío.
- *Saldenioicthys remotus* López-Arbarello, et al., 2003: Consulta bibliográfica de la descripción original. Localidad, Formación Saldeño, Provincia de Mendoza, Argentina. Edad, Maastrichtiano.
- *Zorzinperca weverbeghi* Taverne, 2010: Consulta bibliográfica de la descripción original. Localidad, Nardo, Italia. Edad, Campaniano-Maastrichtiano tardío.

Abreviaturas institucionales

CPBA-V: Colección de Vertebrados de la Cátedra de Paleontología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

CNPE-IBUNAM: Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología, UNAM, México.

IGM: Instituto de Geología, UNAM, México.

INAH: Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.

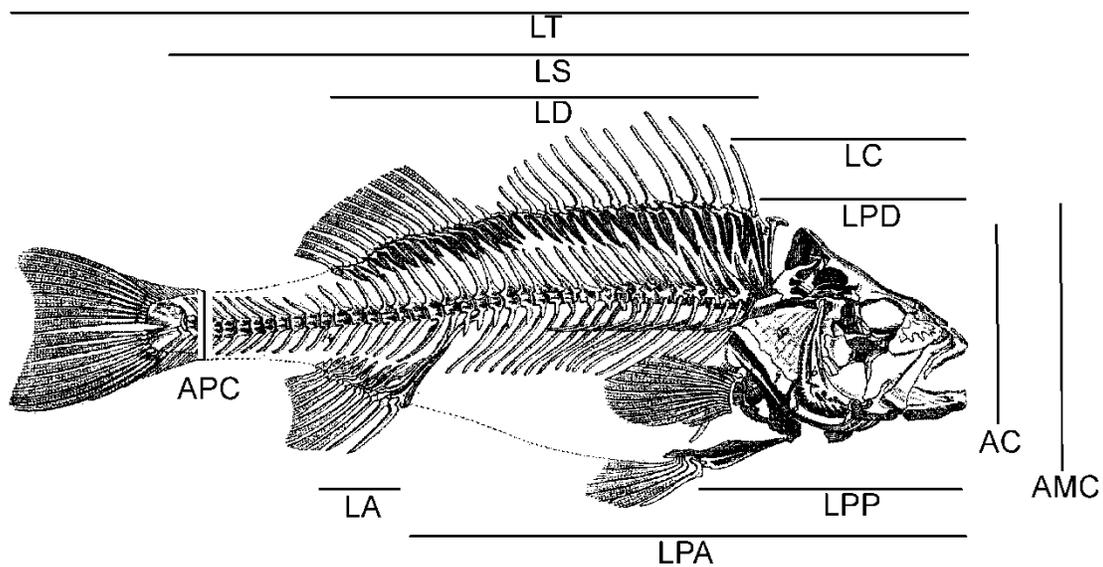
MB.f.: Colección de peces fósiles, Museo de Historia Natural de la Universidad de Humboldt, Alemania

UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México.

VPL/JU/IFI: Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Universidad de Jammu, India.

Abreviaturas anatómicas y datos merísticos

La nomenclatura y abreviaturas anatómicas empleadas en este trabajo y que aparecen los textos explicativos de figura que ilustran la sección de Paleontología Sistemática (Figuras 11-17) son adoptadas a partir de Patterson (1964) y Arratia *et al.*(2004); además, estos términos fueron castellanizados a partir de Rojo (1998). La Figura 8 muestra los criterios empleados para tomar los datos merísticos del ejemplar estudiado.



Ludwing, 1891. Figura 10.- Datos merísticos tomados al ejemplar aquí estudiado (modificado a partir de la Figura 1 en este trabajo). AC, Altura de la cabeza; AMC, Altura máxima del cuerpo; APC, Altura del pedúnculo caudal; LA, Longitud de la aleta anal; LC, Longitud de la cabeza; LD, Longitud de la aleta dorsal; LPA, Longitud pre-anal; LPD, Longitud pre-dorsal; LPP, longitud pre-pélvica LSE, longitud estándar estimada, LT, Longitud total (abreviaciones también en Tabla 2).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase Actinopterygii (Wiley y Jhonson, 2010)

Subclase Neopterygii (Wiley y Jhonson, 2010)

Infraclasse Teleostei (*sensu* Müller, 1845)

Supercohorta Teleocephala (*sensu* Pinna, 1996)

Percomorpha Rosen, 1973

Orden Perciformes, *sensu*, Bleeker, 1859

Suborden Percoidei, *sensu*, Bleeker, 1859

Familia *incertae sedis*

Género y especie nuevo

Nota sobre la nomenclatura específica asignada —De acuerdo con las normas establecidas en el artículo 7 de El Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 1999), donde se establece que para proponer nombres científicos de especies nuevas, éstos deberán aparecer en publicaciones formales que faciliten el acceso público permanente, tales como revistas científicas periódicas, series científicas y libros especializados. El presente trabajo no es una publicación científica de estas características y en consecuencia, el fósil aquí descrito representante de un nuevo género y especie, sólo es nombrado informalmente como con su número de campo asignado durante su colecta.

Material referido — JAO 70; ejemplar articulado que expone su superficie lateral izquierda, casi completo, sin la aleta caudal y con una longitud estándar estimada (LSE) de 69 mm. Este número de catálogo es informal y sólo hace referencia al sistema de control de localidades adoptado por el Dr. J. Alvarado Ortega. El número de catálogo definitivo que recibirá este ejemplar, será asignado cuando se le deposite en la Colección Nacional de

Paleontología y sea descrito en una publicación formal, como lo señala al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Localidad — Cantera División del Norte, Formación Tenejapa, Municipio de Palenque, Chiapas, México.

Rango geológico — Paleoceno inferior, Daniano (63 millones de años) (Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2009).

Diagnosis— El ejemplar JAO 70 presentante del pez que representante de un género y especie nuevos aquí describimos muestra una combinación peculiar de rasgos anatómicos donde se incluye un cuerpo fusiforme comprimido y cubierto de escamas ctenoides; aleta dorsal con 8 espinas y 10 radios soportados por 17 pterigióforos dividida en dos lóbulos continuos; aleta pectoral en posición torácica aleta pélvica en posición yugular y formada por una espina y cinco radios. La aleta anal con tres espinas y siete radios; primer pterigióforo anal articulado con las dos primeras espinas anales. La columna vertebral formada por 24 vértebras, 10 abdominales y 14 caudales; última vertebra abdominal con parapófisis; premaxila con un proceso ascendente grande y en forma de espina; proceso articular de la premaxila con una espina anterior casi tan grande como el proceso ascendente y por una sección laminar redondeada posterior; fórmula predorsal de este pez es 0/0/0+2/1+1/; primeras 5 vértebras asociadas a epineurales proyectados horizontalmente y entre los espacios interneurales; y espacio interneurales entre las vértebras tres y cuatro ocupado por los pterigióforos dorsales dos y tres.

Descripción

Proporciones generales — La Tabla 2 reúne los datos merísticos que permiten establecer las proporciones del cuerpo del ejemplar JAO 70 (para complementar esta información véase la Figura 11).

Este ejemplar es fusiforme y comprimido lateralmente. Aún cuando la aleta caudal no se conoce, la aparición de los primeros radios del lóbulo dorsal permite reconocer su origen y establecer así que, su longitud standard estimada (LSE) de este pez es de 69 mm. La cabeza es ligeramente más larga que alta y ocupa poco más de un tercio de la LSE (34.7 %). La

apertura bucal es grande y está inclinada ligeramente hacia arriba. El tronco es más alto entre la cabeza y el origen de la aleta dorsal, donde éste llega a ser hasta de 30 mm y es igual al 43.4 % de la LSE. Entre los primeros radios del lóbulo dorsal de la aleta caudal y el borde posterior de la aleta anal, existe un pequeño espacio que aquí es interpretado como el pedúnculo caudal.



Figura 11.-Perciforme fósil de Palenque descrito en este trabajo, JAO 70, como un género y especie nuevos.

Dado que altura del cuerpo es clara y progresivamente menor por detrás de las aletas anal y dorsal, puede estimarse que la altura del pedúnculo caudal es próxima a 10 mm y corresponde al 14.4 % de la LSE. La aleta pectoral está colocada en la región torácica del cuerpo, entre el borde ventral del abdomen y la columna vertebral. Aún cuando no es posible la caracterización detallada de todos los radios pectorales, es probable que la aleta pectoral fuera redondeada y que su longitud máxima fuera cercana a 9 mm. La aleta pélvica tiene una posición yugular; es decir, está colocada justo por debajo de la aleta pectoral y está compuesta por cinco radios y una espina. La aleta dorsal es relativamente larga, representa 40.5 % de la LSE y está colocada entre 40.5% y 81.1% de esta misma longitud.

La aleta dorsal presenta dos lóbulos redondeados continuos separados por una muesca pequeña y poco profunda que está formada por la reducción del tamaño de las últimas espinas. El lóbulo anterior de la aleta dorsal es cerca del 20 % más largo que el posterior y está formado sólo por 8 espinas; mientras que, el posterior está formado solo por 10 radios. Aunque la forma de la aleta anal no está bien definida, su longitud es cercana al 13 % de la LSE, está colocada entre 78.2% y 88.5% de ésta, y está compuesta por tres espinas anteriores de talla creciente seguidas de 7 radios menores y más finos.

Tabla 2.- Datos merísticos y proporciones del ejemplar JAO 70 (Véase información complementaria en la Figura 8).

Medidas	en milímetros	como % de LS
Longitud Total (LT)	?	-
Longitud estándar estimada (LSE)	69	100
Longitud de la cabeza (LC)	24	34.7
Altura de la cabeza (AC)	22	31.8
Altura máxima del cuerpo (AMC)	30	43.4
Altura del pedúnculo caudal (APC)	≈10	14.4
Longitud pre-pélvica (LPP)	29	42
Longitud pre-dorsal (LPD)	28	40.5
Longitud de la aleta dorsal (LD); (sección de espinas + sección radios)	28 (16+12)	40.5, colocada entre 40.5 y 81.1
Longitud pre-anal (LPA)	54	78.2
Longitud de la aleta anal (LA) (sección de espinas + sección radios)	9 (2+7)	13, colocada entre 78.2 y 88.5

Cráneo — En vista lateral, el cráneo del ejemplar JAO 70 es robusto y de forma triangular. Este tiene una longitud de 20 mm y una altura cercana a 10 mm (Figura 9). Considerando el opérculo, la longitud de la cabeza es de 24 mm o 34.7 % de la LS. Aún cuando la cabeza de este ejemplar está muy fragmentada y no es posible caracterizar los huesos del cráneo con precisión, algunos detalles pueden ser observados.

Gran parte de la sección laminar del supraoccipital que forma la cresta supraoccipital está conservada como impresión en el ejemplar JAO 70 (Figura 12); sin embargo, es posible definir que esta estructura es triangular, casi tan alta como larga, representa cerca de un tercio de la altura del cráneo y se extiende en la superficie dorsal del cráneo desde su parte

media al borde posterior (no ilustrado).

Dado que el frontal izquierdo es visible en JAO 70, puede señalarse que el par de frontales son huesos alargados, extendidos anteriormente desde la región ethmoidea, techando toda la región ocular y cubriendo la mitad la sección postocular del cráneo, donde se unen al extremo anterior del supraoccipital. Este contacto conservado entre el frontal y el supraoccipital sugiere que el par de huesos parietales son relativamente pequeños y no tienen contacto entre sí. También es posible señalar que, los frontales son lisos, excepto por el abultamiento longitudinal formado por el canal nervioso supraorbital, y son angostos en su parte ocular y son casi de tres veces más anchos su extremo posterior.

La región posterior del cráneo no está conservada en el ejemplar JAO 70; sin embargo, parte de la fosa posttemporal puede observarse. Esta fosa se encuentra bordeada dorso-anteriormente por un fragmento del parietal, mismo que está en contacto con el extremo latero-posterior del frontal. Ventralmente, la fosa posttemporal está bordeada por el pterótico que es un hueso masivo, alargado que se proyecta desde el extremo anteroventral del parietal hacia abajo y atrás. Detrás del pterótico existen otros fragmentos óseos mal conservados que podrían corresponder al epiótico o al exoccipital. La fosa dilatadora del está bordeada posteriormente por el pterótico y anteriormente por un fragmento del esfenótico.

En la región ethmoidea los huesos están conservados sólo por algunos fragmentos. Al frente del borde anterior de los frontales donde se abre el canal sensorio, existe un pequeño fragmento óseo masivo que por su posición puede corresponder al nasal.

En la parte anterior del nasal existen algunos otros fragmentos, que pueden corresponder a restos del mesethmoides. Un fragmento del ethmoides- lateral, curvo y expandido ventralmente, está ubicado por debajo de la región anterior de los frontales y bordeando anteriormente la orbita ocular.

El lateroethmoides se extiende ventralmente hasta unirse al paraesfenoides posteriormente y anteriormente al vómer. El extremo anterior del vómer se une anteriormente al paraesfenoides. La porción ocular del paraesfenoides es una estructura recta, edentada y delgada que atraviesa la órbita por debajo de su eje horizontal.



Figura 12.- Cabeza del ejemplar JAO 70 bajo luz UV (abajo y arriba derecha) y luz blanca (arriba izquierda). Abreviaturas: d, dentario; epo, epioccipital; exo, exoccipital; fd, fosa dilatadora; fh, fosa homandibular; fpt, fosa posttemporal; fr, frontal; hm, hiomandibular; le, lateroethmoides lateral; mes, mesethmoides; mx, maxilar; na, nasal; nc, cápsula nasal; op, opérculo; pa, parietal; pmx, premaxila; psp, paraesfenoides; pto, pterótico; smx, supramaxilar; smx, supramaxilla; soc, supraoccipital (cresta); spo, esfenótico (autoesfenótico); v, vómer.

El lateroethmoides se extiende ventralmente hasta unirse al paraesfenoides posteriormente y anteriormente al vómer. El extremo anterior del vómer se une anteriormente al paraesfenoides. La porción ocular del paraesfenoides es una estructura recta, edentada y delgada que atraviesa la órbita por debajo de su eje horizontal.

El resto de la órbita ocular está vacía, excepto por fragmentos laminares que en su parte posterior podrían corresponder a los únicos huesos conservados de la serie circumorbital (infraorbitales) o a huesos internos de la cavidad ocular (por ejemplo el orbitoesfenoides). Lo anterior sugiere que no hay escleróticos osificados.

Serie circumorbital — En el ejemplar JAO 70, los huesos circumorbitales están mal conservados y sólo es posible reconocer restos que posiblemente fueron los infraorbitales 1-3, cubriendo la parte anterior del paraesfenoides y bordeando ventralmente la órbita ocular (Figura 12).

Mandíbulas — En el pez JAO 70, los huesos de la mandíbula superior e inferior izquierdos no están conservados; solo se conservaron los restos de la mandíbula superior e inferior del lado derecho en vista media. La mandíbula superior está compuesta por la premaxila, la maxila y una supramaxila. La mandíbula inferior de este pez está compuesta por el dentario, el anguloarticular y posiblemente el retroarticular (Figura 13). Aunque la maxila es totalmente edentada, los bordes alveolares de la premaxila y el dentario muestran numerosos dientes de talla milimétrica y con coronas redondeadas.

La premaxila es un hueso con forma de "E", más largo que alto, y con un borde alveolar plano; la sección vertical está compuesta por un proceso ascendente anterior con forma de espina ligeramente curva hacia atrás. Detrás del proceso ascendente está el proceso articular que se compone de dos secciones; la sección anterior de este un aspecto de espina parecido al proceso ascendente anterior de la premaxila, pero es ligeramente más corto; mientras que su sección posterior es una estructura aparentemente redondeada que está fuertemente articulada con los procesos anteriores de la maxila. La sección horizontal de la premaxila es laminar y presenta un borde dorsal curvo que comienza con una fuerte constricción ubicada justo detrás del proceso articular y que es seguida de una expansión posterior (Figura 13).

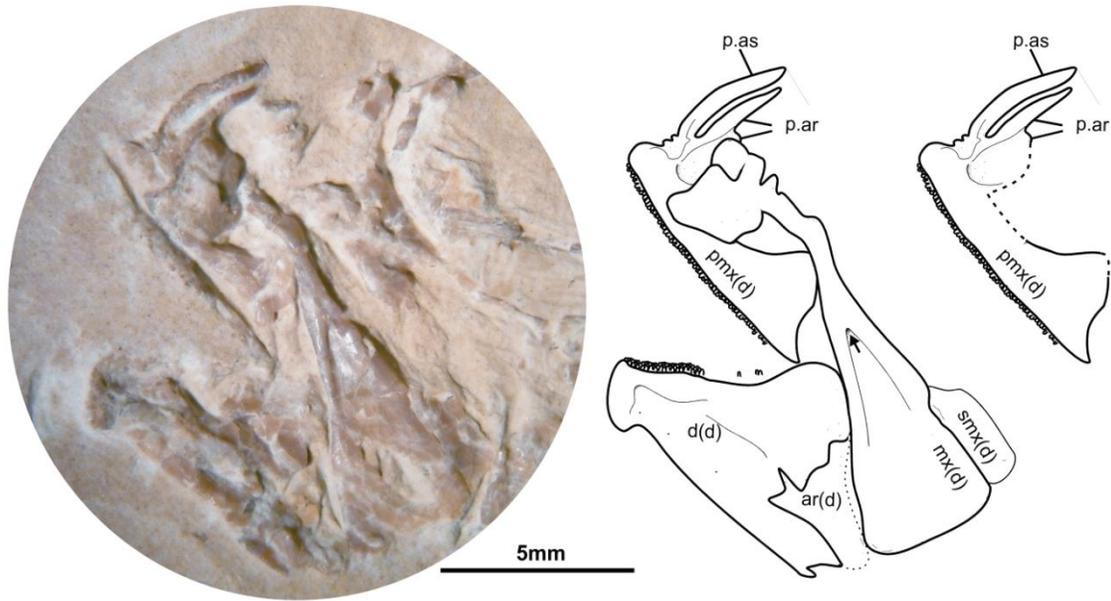


Figura 13.- Las mandíbulas de JAO 70 (vista lateral interna). Abreviaturas: ang: angular; d; dentario; mx; maxilar, p. ar: proceso articular; p. asc: proceso ascendente, pmx; premaxilar, smx; supramaxilar; (d), derecho. La línea punteada muestra la posible forma del proceso articular. (La flecha indica la apertura del canal sensitivo del maxilar en la cara interna del maxilar derecho).

La maxila es un hueso casi 1.5 veces más largo que la premaxila y presenta una sección laminar posterior sin ornamentación y de aspecto triangular, dos veces más larga que alta, que ocupa cerca de dos tercios de la longitud total de este hueso, y donde se abre el foramen para la rama maxilar del nervio cranial V. El tercio anterior está compuesto por hueso masivo que forma una estructura tubular que anteriormente se expande para formar un par de procesos articulares. Aún cuando sólo una parte del proceso externo de la maxila es visible en JAO 70, es claro que entre el espacio formado por éste y el proceso interno, grande y masivo, se encuentra intercalada el proceso articular de la premaxila.

En JAO 70 presenta una supramaxila de aspecto laminar, liso y con forma de gota expandida posteriormente. Este hueso está colocado por arriba de la región terminal del borde dorsal de la maxila y se extiende anteriormente ocupando cerca de un cuarto de la longitud de este hueso.

La mandíbula inferior de JAO 70 tiene forma triangular. El dentario presenta un proceso coronoide formando una prominencia posterior dorsal, elevada y redondeada. El borde ventral del dentario es recto, excepto por una pequeña muesca colocada justo detrás de la sínfisis. La sección anterior del dentario tiene aspecto rectangular. La sínfisis dentaria es recta e inclinada ligeramente postero-ventralmente; por detrás. Al menos tres forámenes están presentes a lo largo de la parte media de la superficie lingual del dentario, dos forámenes del nervio craneal VII cerca del borde de la sínfisis y a la mitad del dentario, y tal vez uno tercero en cerca de la fosa meckeliana del dentario, donde este hueso se articula con el anguloarticular.

Aunque el hueso anguloarticular no está conservado en su totalidad, su forma está definida por su impresión y fragmentos debajo de la maxila. (línea punteada, Figura 13). Este hueso ocupa cerca del último tercio de la longitud de la mandíbula inferior; su forma triangular está proyectada hacia arriba, presenta un borde posterior redondeado (Figura 11) y un proceso articular corto. En el extremo posterior ventral de este hueso existe una muesca en donde seguramente estaba fijo el retroarticular.

Serie opercular— En JAO 70 la serie de huesos operculares está conservada parcialmente por huesos bien conservados o sus fragmentos dispersos y en gran parte sólo por su impresión (Figura 14).

El opérculo es el hueso más grande que se observa en la cabeza; su forma es de un triángulo proyectado hacia atrás y su borde externo es liso. El borde anterior es vertical, está engrosado y cerca de su límite superior presenta una foseta articular poco pronunciada que se encuentra con el proceso opercular del hiomandibular (no ilustrado). El borde ventral del opérculo es recto pero está proyectado hacia arriba y atrás formando un ángulo agudo con el borde anterior de este hueso. El borde dorsal es redondeado.

Aunque la región posterior del opérculo está muy mal conservada, su forma triangular sugiere que el extremo posterior está proyectado como una espina; mientras que, cerca del ápice posterior del margen ventral se presenta una discontinuidad (Figura 14) que forma una proyección posterior o pequeña espina. No hay evidencia de la existencia de una tercera espina en el opérculo.



5 mm

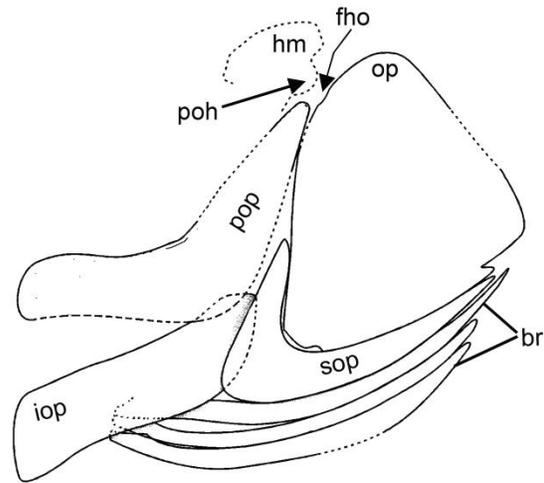


Figura 14.- Serie opercular de JAO 70. Abreviaturas: br; radios branquiostegos; fho: foseta hiomandibular del opérculo; foseta opercular del hiomandibular; hm, hiomandibular; iop: interopérculo; op, opérculo; pop, preopérculo; sop, subopérculo.

En JAO 70, el preopérculo se encuentra mal conservado, por lo que, sus rasgos generales y detalles son indescritibles, sus límites no observan claramente, excepto por la región mas gruesa de este hueso que delimita se borde anterior y por donde pasa el canal sensorial opercular (no ilustrado).

Por debajo del opérculo están conservados algunos restos del subopérculo, cuya forma triangular se proyecta hacia atrás y el margen dorsal es recto y el borde ventral ligeramente convexo. Al parecer el subopérculo presenta un proceso anterior o espina proyectado hacia arriba, hasta cerca de la mitad del margen anterior del opérculo. Restos de un hueso laminar están presentes por debajo del preopérculo. Por su posición es posible señalar que pertenecen al interopérculo. Debajo la serie opercular, existen restos de al menos 8 radios branquiostegos (no ilustrado), sin embargo, no es claro el número de estos en cada lado de la cabeza (ver mas adelante descripción de la serie branquial)

Suspensión hiomandibular—La mayor parte de los huesos de esta serie se perdieron en el ejemplar JAO 70; sin embargo, su impresión muestra sus rasgos generales y su posición (Figura 15). El palatino (conservado parcialmente por hueso) se articula con el piso de la región etmoidea del cráneo delante de la órbita.

El palatino es un hueso laminar alargado que presenta una cabeza masiva. El borde posterior del palatino se encuentra con otros dos huesos delgados y laminares, el endopterigoides dorsalmente y por el ectopterigoides posteriormente. El endopterigoides se extiende anteriormente hasta el borde posterior de la cabeza del palatino, cerca del borde orbital. El metapterigoides es un hueso laminar triangular y más largo que alto, que se articula anteriormente al endopterigoide y ventraposteriormente con la hiomandibula. Del hiomandibular solo se conserva la región ventral; misma que se articula con el borde dorsal recto del cuadrado. El cuadrado es triangular, casi tan alto como largo, y presenta una espina posterior ligeramente más elevada.

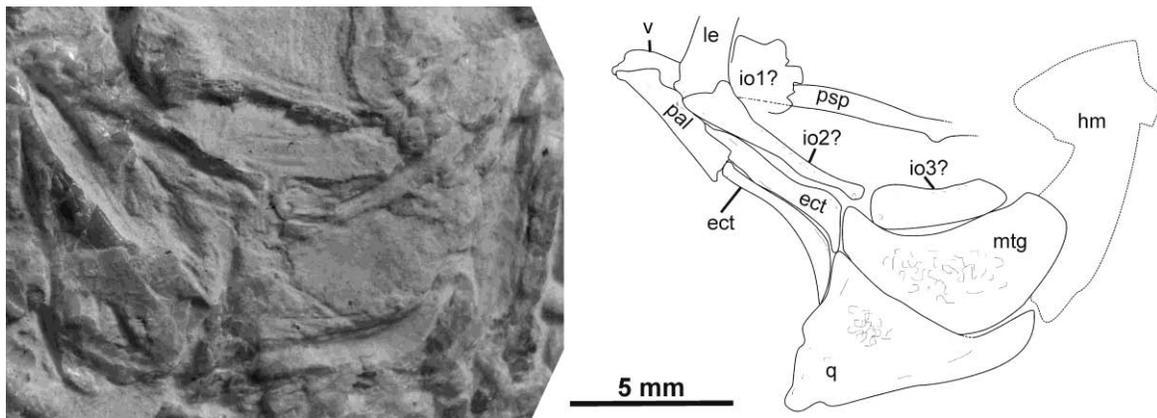


Figura 15.- Fotografía y reconstrucción de la suspensiónhiomandibulary huesos circunorbitales de JAO 70. Abreviaturas: ect, ectopterigoides; end: endopterigoides; hm, hiomandibular; io; infraorbital; le, lateroethmoides; mtg:metapterigoides, pal; palatino; psp: paraesfenoides; v: vómer.

Serie branquial—Se conservan una masa de huesos muy fracturados y deformados colocados por adelante y debajo del interopérculo en donde podrían estar involucrados el urohial, hipohial, ceratohial, epihial e interhial (Figura 16). A esta masa ósea están

asociados fragmentos de al menos cuatro radios branquióstegos. Estos radios son delgados y ligeramente curvos, solo se conservan dos completos y fragmentos de otros dos unidos al ceratohial. Por debajo de la impresión del infraorépulo existen al menos restos de tres radios branquióstegos más largos que los anteriores. No es claro si todos los branquióstegos observados son del mismo lado de la cabeza o no.

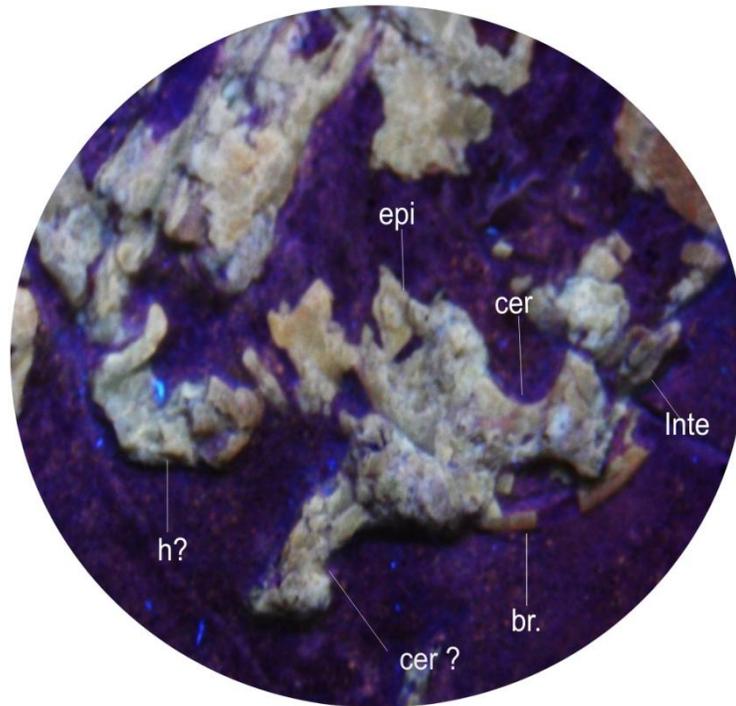


Figura 16.- Serie branquial de JAO 70 observado bajo luz UV. Abreviaturas: br, radidos branquiostegos; cer, ceratohial; epi, epihial; inte, interhial; h: hipohial.

Columna vertebral— Se ubica justo por encima del inicio de la region abdominal y de la posicion de las aletas pectoral y pelvica. Al menos 24 vertebra forman la columna vertebral(Figura 17).Dado que los limites entre las primeras vertebra no es claro, es posible reconocer 22 espinas neurales a lo largo del cuerpo que corresponden al mismo numero de centros vertebrales. Si esta cantidad es sumada al par de centros urales caracteristicos de los teleosteos (Johnson y Patterson, 1993: 613), se obtiene el total de vertebra senalado. De estas vertebra conservadas, 10 son abdominales y 14 caudales (v1-v10 y V11-v24 respectivamente).

Todos los centros vertebrales están articulados con los respectivos arcos y espinas hemales y neurales, lo cual sugiere que en JAO 70 todos estos elementos parecen estar fusionados entre sí. Las espinas y arcos neurales de las tres primeras vértebras están más desarrolladas que las restantes, siendo las mayores aquellas asociadas a las vértebras 2 y 3. Estos arcos y espinas neurales son más largos y gruesos que aquellos posteriores.

Hay epineurales asociados a las vértebras 1-3, que se proyectan dorsoposteriormente extendiéndose a través de los espacios interneurales de las tres primeras vértebras, los epineurales unidos al ápice dorsal de las costillas están asociados a las vertebras 4 y 5, y están proyectados horizontalmente extendiéndose entre las costillas. Las espinas neurales de las vertebras 4-23 son progresivamente más delgadas y cortas (desde 9 mm hasta 4 mm en la espina neural 21). Las espinas neurales son tan largas que alcanzan los primeros pterigióforos dorsales. Los espacios interneurales entre las espinas neurales de las vértebras 2-10 mantienen una relación uno a uno con los pterigióforos, excepto por el espacio interneural de las vértebras 3 y 4, en donde están intercalados los pterigióforos 2 y 3.

La espina hemal de la primera vértebra caudal es relativamente corta (5 mm); sin embargo, aquellas de las siguientes seis vértebras caudales (v11-v20 en Figura 13) son ligeramente las más largas (entre 7 y 8 mm) y llegan a superar la longitud de sus respectivas espinas neurales, cuyas longitudes son próximas a 6 mm (Figura 17).

Al menos hay ocho pares de costillas articuladas directamente con las últimas vértebras abdominales (v3-v10 en Figura 17). Sólo la última vertebra abdominal presenta parapófisis; en todas las vértebras abdominales anteriores, las costillas se articulan directamente con el centro vertebral. El par anterior de costillas sólo están conservadas por algunos fragmentos de su porción media; sin embargo, el resto de las costillas está bien conservado. Estos huesos sólo se extienden ventralmente abrazando solamente la mitad de la cavidad abdominal y tienden a ser más pequeños en orden anteroposterior, las primeras miden cerca de 14 mm y las últimas solo 6 mm. Las costillas son uniformemente delgadas, curvas y muestran un canal en su cara lateral externa que corre por toda su longitud.

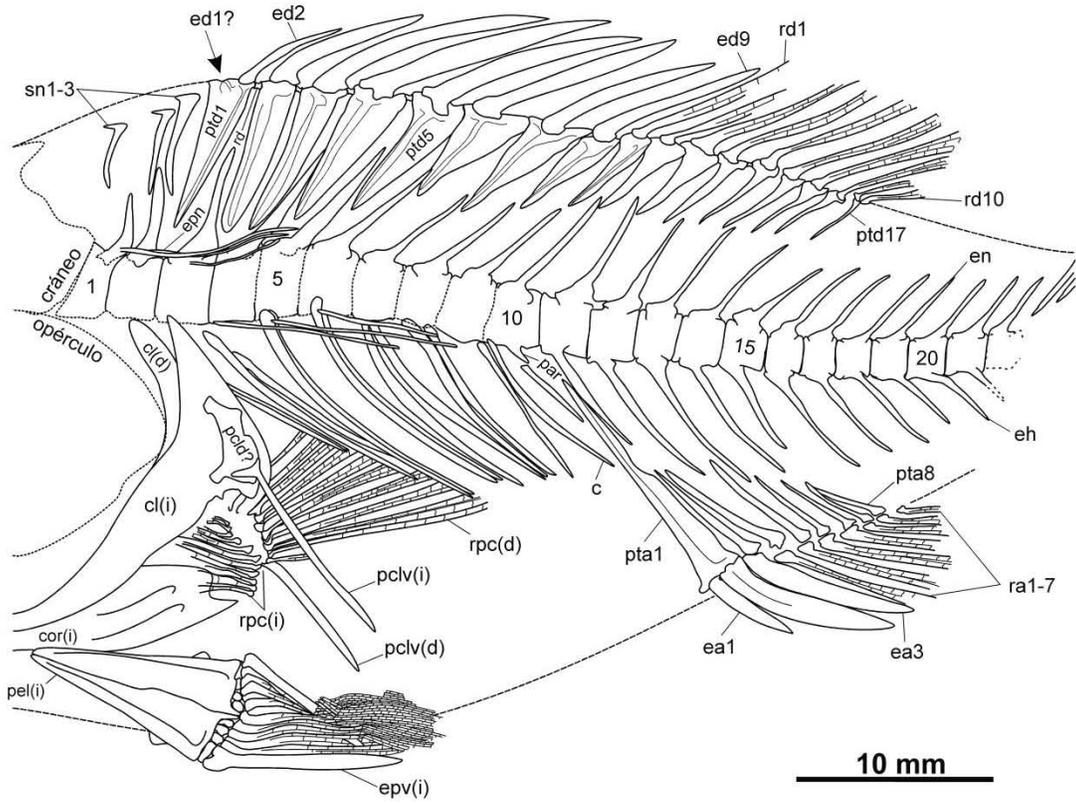
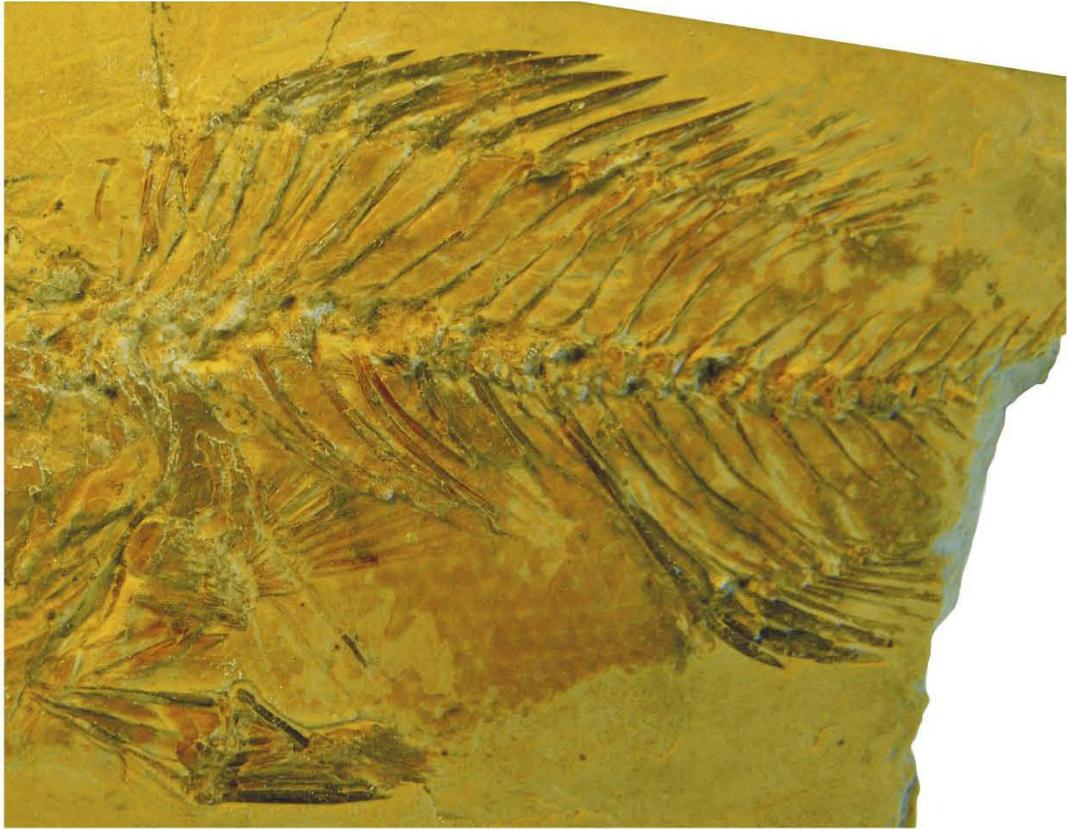


Figura 17- Columna vertebral del JAO 70 (la posición de las vértebras es indicada con números). Abreviaturas: c: costillas; cl: cleitro; cor: coracoides; ea: espina anal; ed: espina dorsal; eh: espina hemal; en: espina neural; epn: epineurales; epv: espina pélvica; ns: espina neural; par: parapófisis; pcl: poscleitro; pclv : postcleitro ventral; pel: aletas pélvicas; pta: pterigióforo anal; ptd: pterigióforo dorsal; ra: radios anales; ra: radial distal; rd: radio dorsal; rpc: radios pectorales; sn: supraneurales. Las letras (d) e (i) refieren a si son derechos o izquierdos y los números a los elementos que hay en cada una de las aletas.

Existen tres supraneurales entre la parte posterior del cráneo y el origen de la aleta dorsal (Figura 17). Estos huesos tienen el aspecto de espinas. Su extremo superior presenta una superficie plana y una pequeña proyección anterior. El resto del cuerpo de estos huesos se proyecta ventralmente formando una espina curva en su parte central dirigida hacia adelante. El primer supraneural es el más pequeño de todos y solo mide 3 mm de largo; aunque los supraneurales posteriores tienden a ser más largos, el tercero de ellos sólo mide 5mm. Cada uno de los supraneurales está colocado en un espacio interneural, entre las espinas neurales de las primeras vértebras.

Cintura y aletas pectorales — La posición de las aletas pectorales es subtorácica, cada una de estas estructuras pares está colocada a la mitad de la distancia entre el borde ventral del cuerpo y la columna vertebral (Figura17). En vista lateral el cleitro tiene forma de boomerang, con sus ramas horizontal y vertical de tamaño similar. Los radios pectorales están articulados con la cintura a través de un número impreciso de radiales colocados en el ángulo posterior formado por ambas ramas (Tabla 3). La rama vertical del cleitro es más ancha en la base, por eso los radios pectorales parecen estar articulándose dentro de una mella de la cintura pectoral.

Sobre la rama vertical del cleitro hay dos fragmentos óseos laminares que podrían ser restos del poscleitro dorsal y ventral. Además, el poscleitro ventral está fuertemente furcado, porque tiene forma de “ ∇ ” muy profunda, el proceso ventral es de aspecto

espinoso y está proyectado posteroventralmente hasta cerca del borde ventral del cuerpo. El supracleitro (no ilustrado) es alargado y en su extremo inferior está articulado con la terminación dorsal del cleitro. Aunque en la parte dorsal de la cintura hay fragmentos de huesos que corresponden con el supratemporal, no es posible confirmar sus características.

Tabla 3.- Longitud (en milímetros) de los elementos de las aletas dorsal y anal de JAO 70.

	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta pélvica	Aleta pectoral
Espina 1	?	5	9	
Espina 2	5	8?		
Espina 3	7	8.5		
Espina 4	10			
Espina 5	11.5			
Espina 5	10			
Espina 6	9			
Espina 7	8			
Espina 8	8			
Espina 9	9			
Radio 1	8?	9	9	3?
Radio 2	?	8?	?	8
Radio 3	14	7?	?	8?
Radio 4	14	6?	8?	9?
Radio 5	9	4?	?	9?
Radio 6	9	3?		9?
Radio 7	8	2?		9?
Radio 8	6			8?
Radio 9	6			8?
Radio 10	6			8?
Radio 11				8?

Por debajo de toda la rama horizontal del cleitro es posible observar restos de un hueso laminar, el coracoides. El ápice de la cintura pélvica está colocado por debajo del extremo anterior de la rama horizontal del cleitro, por debajo del coracoides. La escápula está totalmente cubierta por los radios de la aleta pectoral en JAO 70.

Ambas aletas pectorales son visibles en ejemplar JAO 70 (Figura 17). Los radios de la

aleta pectoral izquierda están mal conservados y sus restos cubren parte del cleitro, la escápula y los radiales izquierdos.

Los radios de la aleta pectoral derecha están casi completos y son visibles por debajo de las costillas. Los 11 radios que componen la aleta pectoral derecha posiblemente forman una estructura redondeada (Tabla 3). El grosor y la longitud de estos radios decrecen en orden dorso ventral. Al parecer todos los radios están ramificados desde la parte media y sólo presentan ramificaciones muy cerca de su ápice.

Cintura y aletas pélvicas— La posición de la cintura y aletas pélvicas es yugular. La cintura pélvica incluye un par de huesos pélvicos de aspecto laminar que se unen entre sí a lo largo de todo su borde longitudinal interno (Figura 18). La forma de cada hueso pélvico es triangular con 2 mm de base en la región donde se articulan los radios pélvicos y 8 mm de largo. El borde longitudinal externo de los huesos pélvicos es grueso y presenta una pequeña extensión lateral o ala externa dorsal (*sensu* Arratia *et al.*, 2004: fig. 9). En su base, los huesos pélvicos presentan una pequeña proyección o proceso postpélvico (*sensu* Arratia *et al.*, 2004: fig. 9) que escasamente alcanza la longitud de 1 mm y que en conjunto se proyectan hacia posteriormente. El ápice de estos huesos está proyectado anterodorsalmente hasta tener contacto con el extremo anterior de la cintura pectoral.

Cada una de las aletas pélvicas está compuesta por una espina y al menos 5 radios segmentados y ramificados. La espina y el primer radio pélvico son los más largos y el resto de los radios pélvicos tienden a ser más cortos (Tabla 3).

Aleta dorsal — Esta aleta está compuesta por 8 espinas y 10 radios ramificados y segmentados. El número de espinas podría incrementarse a 9, esto es porque que el primer pterigióforo dorsal presenta dos superficies articulares, la primera de ellas debió estar asociada a una espina que no se conservó en este ejemplar y la segunda está articulada con la primera espina conservada (que en este trabajo se sugiere es la segunda espina dorsal). Los elementos de la aleta dorsal están soportados por 17 pterigióforos, forman una aleta relativamente larga compuesta de dos lóbulos redondeados y continuos (Figura 17 y Tabla 3). Esta aleta está colocada por arriba de los centros vertebrales 3-16, se origina muy cerca de la parte posterior del cráneo y se dispone a lo largo del cuerpo hasta alcanzar justo la parte opuesta del término la aleta anal.

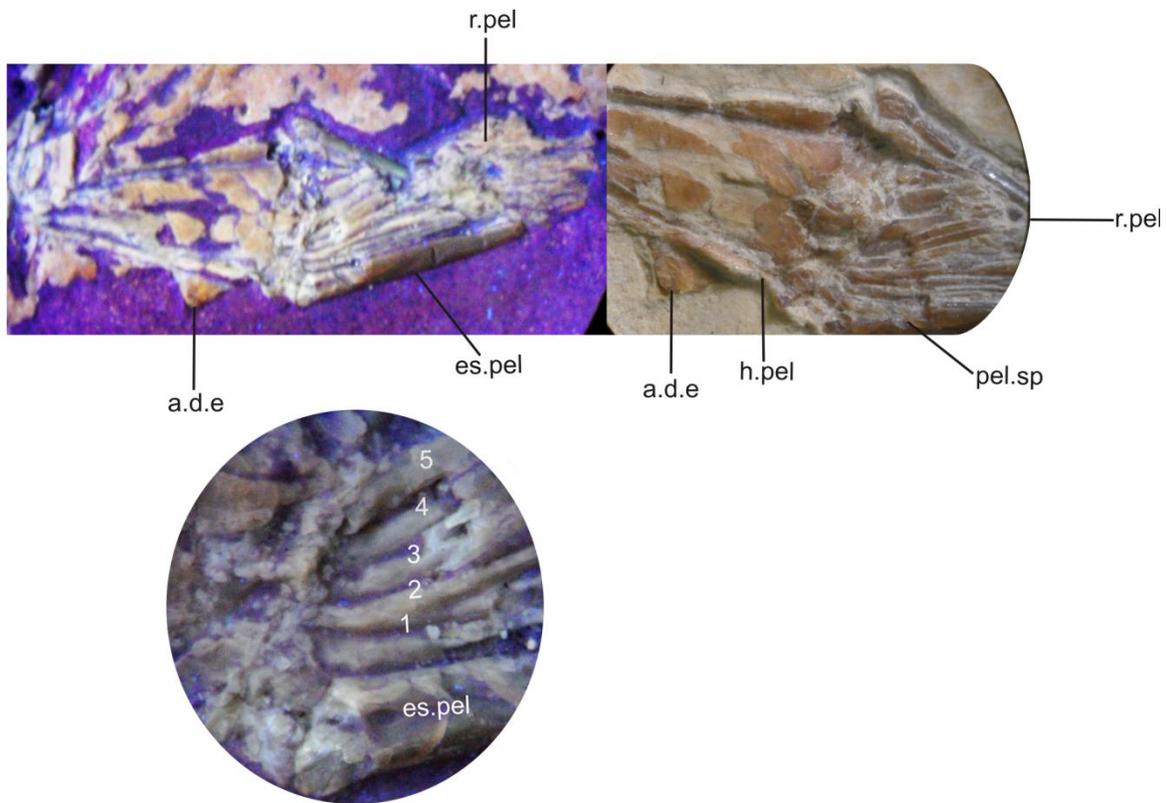


Figura 18.- Aletas pélvicas de JAO 70 bajo luz ultravioleta. Abreviaturas: a.d.e; ala dorsal externa (e.d.w: external dorsal wing en Arratiaet *al.*,2004) o proceso axilar; es. pel: espina pélvica; h.pel: hueso pélvico; r.pel: radios pélvicos. Los números representan el número de radios en cada una de las aletas pélvicas (ver Tabla 3).

El grosor de las espinas es uniforme; sin embargo, su longitud es irregular (Tabla 3). Al parecer las primeras siete espinas forman el lóbulo anterior de la aleta dorsal, en donde la longitud de las primeras espinas es creciente hasta la cuarta, que es la más larga, y desde allí las espinas tienden a ser más cortas hasta la séptima. El lóbulo posterior de la aleta dorsal incluye a la espina 8 y todos los radios dorsales. A pesar de que los dos primeros radios de la aleta dorsal no están totalmente conservados; es posible observar que la longitud de estos elementos es nuevamente creciente (entre la espina 8 y el radio 6) y decrece en los últimos radios (Tabla 3). La longitud del lóbulo dorsal anterior es de 25 mm

(medida a lo largo de la base de las espinas que lo componen) y la del lóbulo posterior es de tan sólo 15 mm.

Los elementos de la aleta dorsal se articulan uno a uno con los pterigióforos dorsales, excepto por el último que, al parecer está libre o bien podría estar articulado en conjunto con el penúltimo radio dorsal al último de los pterigióforos. Todos los pterigióforos presentan una sección ósea masiva que se extiende por toda su altura, misma que constituye un fuerte soporte o quilla central, y dos secciones laminares longitudinales dispuestas anterior y posteriormente. El primer pterigióforo es el más largo (cerca de 7 mm), está colocado entre las espinas neurales de las vértebras 3 y 4, además presenta la sección laminar longitudinal anterior más amplia del toda la serie de pterigióforos. La longitud de los pterigióforos restantes se reduce progresivamente (el último tan solo mide 3mm). Los pterigióforos están articulados dorsalmente entre sí a través de radiales distales. Estos radiales distales se sobrelapan con la porción anterior del pterigióforo posterior siguiente. Los pterigióforos 2 y 3 están ubicados en el mismo espacio interneural, en formado por las espinas neurales de las vértebras 4 y 5.

Aleta anal — Esta aleta está formada por 3 espinas y 7 radios segmentados y ramificados que son soportados por 8 pterigióforos (Figura 17). La base de la aleta anal está colocada por debajo de las vértebras 14 y 18. Estos centros vertebrales corresponden a los centros preurales 5-9.

Las espinas anales son de talla irregular y esta aumenta en orden anteroposterior (Tabla 3). La longitud de la primera espina es ligeramente mayor que la mitad de la segunda; mientras que, la tercera espina es ligeramente más larga que la segunda. La segunda espina es la más robusta de las tres. El ancho de las espinas es regular desde su base hasta cerca de tres cuartos de su longitud, donde progresivamente se tornan más angostas.

Los siete radios anales son segmentados y ramificados. Los extremos de todos los radios están incompletos; sin embargo, al menos los primeros radios parecen ser más largos que la tercera espina.

El primer pterigióforo anal es el más grande y es el único que se articula con dos elementos de la aleta anal, que son las dos primeras espinas. Este pterigióforo está compuesto por una sección central larga y masiva, misma que se proyecta desde la base

hasta la punta del pterigióforo y que esta bordeada por dos secciones laminares laterales cuya anchura decrece rápidamente desde la base y desaparecen a la mitad de la longitud de la sección central. El ápice de este pterigióforo es tan largo que se proyecta hasta muy cerca de la columna vertebral y está colocado entre las espinas hemales de las vértebras 9 y 10 (que corresponden a los centros preurales 13 y 14).

El resto de los pterigióforos, son más simples que el primero, debido a que no presentan una sección central tan masiva y se articulan en relación uno a uno con la tercera espina anal y los radios anales 1-6. El séptimo radio anal parece no estar articulado con ningún pterigióforo. La longitud de los otros pterigióforos decrece progresivamente; aquellos en las posiciones 2-4 llegan a ser casi tan largos como la mitad del primer pterigióforo y el noveno pterigióforo es tan solo un cuarto.

Escamas— El nuevo género y especie JAO 70 tiene todo el cuerpo cubierto por pequeñas escamas tipo ctenoide (Figura 19). El número de escamas a lo largo y alto del cuerpo es desconocido. No es posible llevar a cabo un conteo adecuado de las escamas, debido a que en algunas partes del organismo las escamas están mal conservadas o se perdieron totalmente. En la región abdominal, donde los contornos de las escamas son más claros, éstas son ovoides, ligeramente más altas que largas y su longitud es menor a 1 mm. El arreglo de los *ctenii* en el borde posterior de las escamas no es suficientemente claro para definir el tipo de escama ctenoide que representan. La superficie de las escamas presenta numerosos *circulii* y entre cuatro y ocho *radii* proyectados desde el *focus* o centro.

La línea lateral corre a lo largo del cuerpo entre la columna vertebral y la base de la aleta dorsal solo en la mitad del tronco; en este punto la línea lateral se curva hacia abajo y al parecer se proyecta sobre la columna vertebral.

Posición taxonómica del Nuevo género y especie JAO 70

El nuevo género y especie JAO 70 como un Percomorfo

La Serie Percomorpha (Percomorphacea según Wiley y Johnson, 2009:151) fue nombrada por Rosen (1973), sin que este autor aportara una diagnosis, para incluir parte de los Acanthopterygii de Greenwood *et al.* (1966) (excluyeron a los Paracanthopterygii y

Atherinomorpha). Veinte años después, Stiassny (1990) y Stiassny y Moore (1992: fig. 15) encontraron dos rasgo diagnósticos únicos de los percomorfos que son:

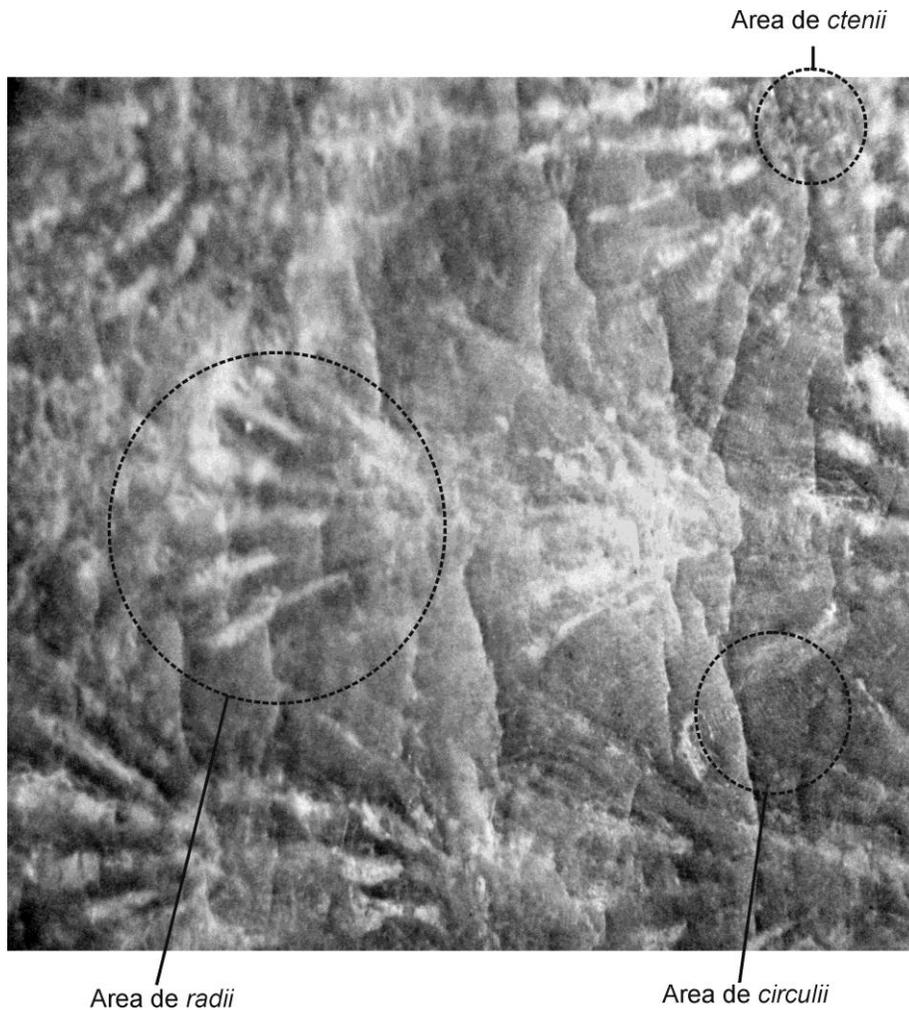


Figura 19.- Escamasctenoides del género y especie nuevo JAO 70.

- 1) La cintura pélvica se une a la cintura pectoral (a través del cleitro o coracoides)
- 2) Hay un proceso anteromedial proyectado ventralmente en de los huesos pélvicos.

Más tarde, Johnson y Patterson (1993) y Patterson y Johnson (1995:45) presentaron una nueva propuesta taxonómica de Percomorpha, en donde incluyeron a los Atherinomorpha y excluyeron a otros grupos previamente considerados percomorfos (Lampridiformes, Stephanoberyciformes, Beryciformes, Zeiformes). Recientemente esta propuesta en general, fue corroborada por un análisis filogenético, con base en datos moleculares y morfológicos, elaborado por Wiley *et al.* (2000) y también fue retomada por Wiley y

Johnson (2009) para establecer una nueva clasificación de los peces teleósteos a partir de grupos monofiléticos. Esta caracterización de los percomorpha está basada en los siguientes rasgos (se continúa con la numeración de caracteres iniciada en el párrafo anterior):

- 3) Aleta pélvica con seis o menos radios.
- 4) Escamas ctenoides transformantes [este rasgo no está presente en todos los percomorfos, pero la pérdida de este rasgo es sugerida como secundaria por Johnson y Patterson (1993: 614)].
- 5) Los primeros epineurales se originan sobre el septo horizontal de los centros vertebrales no portadores de costillas (vértebras 1 y 2) y sobre las costillas, parapófisis o arcos hemales de los centros vertebrales posteriores (Figura 20).
- 6) Cuando se presentan, los epicentrales nunca se sobrepone a los epineurales.
- 7) Los tendones oblicuos posteriores, en la región abdominal anterior, se extienden anteriormente más allá de los epicentrales y se unen a los epineurales.
- 8) Puntos de origen de todos los epineurales posteriores al segundo de ellos, se encuentra desplazado ventralmente, y sus ápices distales de todos los epineurales desplazados ventralmente dentro del septo horizontal de las vértebras (Figura 20).
- 9) Ausencia de radiales pélvicos autógenos (libres) en adultos.
- 10) Ausencia del centro ural 2 en el esqueleto caudal.
- 11) Presencia de 5 o menos hipurales en la aleta caudal.
- 12) Cartílago inter-arcual en forma de barra, uniendo el primer epibranchial y el segundo faringobranquial.
- 13) Aleta caudal con 17 radios principales en un arreglo I,8,7,I.

En el Nuevo género y especie JAO 70, no es posible observar los rasgos no-osteológicos enlistados arriba (6, 7 y 12), ni aquellos que se refieren a estructuras de la aleta caudal (10, 11 y 13), y tampoco los rasgos 2 y 9, referentes a características de la cintura pélvica. Dada la conservación del único ejemplar conocido de esta especie, tampoco es posible confirmar que posee escamas ctenoides transformantes (carácter 4); sin embargo, todos los demás rasgos excepto el 8 (discutido en el párrafo siguiente) han sido observados en este pez, fundamentando así su designación como un fósil de Percomorpha en ambas versiones, *sensu* Stiassny y Moore (1992) o *sensu* Johnson y Patterson (1993).

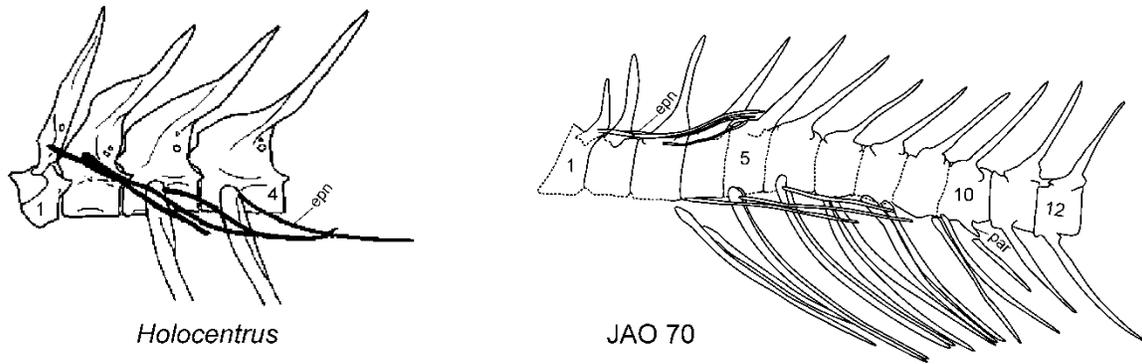


Figura 20: Comparación de la posición de los epineurales en *Holocentrus* (modificado de Johnson y Patterson, 1995) y el perciforme JAO 70.

Por otro lado, el patrón de distribución mostrado por los epineurales en el nuevo género y especie JAO 70 es singular, pues corresponde sólo parcialmente al patrón primitivo de los percomorfos descrito por Patterson y Johnson (1995: 45, fig. 17), en donde estos elementos están proyectados prácticamente de manera horizontal sobre los centros vertebrales (carácter 8). En el nuevo género y especie JAO 70, los epineurales de las primeras tres vértebras están proyectados de manera inclinada, hacia atrás y arriba, de tal manera que se ubican entre los espacios interneurales; mientras que los epineurales de las vertebra 4 y 5 se unen al ápice dorsal de las costillas y se proyectan justo debajo de la columna vertebral (Figura 17). La condición de estos tres primeros epineurales es semejante a la encontrada en *Polimixia lowei* Günther, 1859 (Polymixiiformes), un acantomorfo basal no-percomorfo (véase Johnson y Patterson, 1993: fig.1); lo cual sugiere que, ésta es una condición aún más primitiva que la descrita por los autores mencionados y apoya la creación de un nuevo género y especie de percomorfo a partir del ejemplar JAO 70 (véase la sección de diagnóstico).

Como ya se señaló, los peces perciformes de la Serie Percomorpha constituyen un grupo extraordinariamente diverso. Por esto, su clasificación aún encierra numerosos problemas, incluyendo la persistente falta de una diagnosis clara que describa al orden Perciformes (Johnson, 1993; López-Arbarello *et al.*, 2003; Nelson, 1994, 2006:341). El mejor acercamiento a las interrelaciones de los órdenes agrupados dentro los

percomorfos fue publicado por Johnson y Patterson (1993), quienes señalaron que aún no existen elementos suficientes para definir la filogenia del grupo. De acuerdo con Patterson (1964:466), quien consideró que el orden Perciformes se derivó del orden Beryciformes y sugirió que los perciformes presentan tres rasgos distintivos (se continúa con la numeración de caracteres iniciada en esta apartado):

- 14) Las aletas pélvicas se componen de una espina y cinco o menos radios.
- 15) Aleta caudal con 17 o menos radios principales.
- 16) No hay hueso orbitoesfenoides en el cráneo.

El nuevo género y especie JAO 70 presenta el carácter 14, es decir la aleta pélvica se compone de una espina y cinco radios; esto sugiere que este pez es una forma fósil del orden Perciformes. Desafortunadamente, el ejemplar analizado, no conserva la aleta caudal ni muestra los huesos del interior de la órbita, impidiendo así el posible reconocimiento de los caracteres 15 y 16.

Nelson (2006: 341) proporcionó una tabla de caracteres diagnósticos para el orden Percoidei, en donde incluye algunos de los caracteres que ya fueron señalados anteriormente en esta sección (caracteres 1-15). A continuación se muestran los caracteres distintivos no repetitivos que según el autor, definen el suborden Percoidei (se continúa con la numeración de caracteres iniciada en este apartado):

- 17) La aleta dorsal está formada por uno o dos lóbulos [cuando se presenta el segundo caso, comúnmente se señala que hay dos aletas dorsales]; en todos los casos hay espinas precediendo a los radios; el lóbulo anterior siempre está formado por espinas y el lóbulo posterior (o segunda aleta dorsal) puede estar constituido sólo de radios o por espinas anteriores y radios posteriores].
- 18) La premaxila es el único hueso que forma el borde ventral de la mandíbula superior.
- 19) No hay huesos intermusculares (epipleurales y epicentrales) asociados a la columna vertebral a lo largo del troco.
- 20) No hay hueso mesocoracoides en la cintura pectoral.
- 21) La vejiga natatoria es fisocística.

JAO 70 posee los caracteres osteológicos arriba señalados en los incisos 16-18 (véase la descripción y Figuras 13 y 17), confirmando que este pez puede ser colocado dentro del suborden Percoidei. Respecto a la ausencia de algunos de los huesos señalados en los incisos 19 al 20, el modo de conservación de JAO 70 no permite verificar la ausencia del mesocoracoides y no hay manera de reconocer las características de la vejiga natatoria. Es notable señalar que, de acuerdo con Wiley y Johnson (2009: 166), el orden "Perciformes" es un grupo no-natural y de posición incierta, que en un sentido amplio (*sensu lato*) agrupa a varios de los órdenes incluidos en la División Percomorphocea creada por estos autores, quienes en consecuencia, restringen la composición del orden "Perciformes", a lo que Johnson (1984) consideró suborden Percoidei [con excepción de algunos grupos como la familia Serranidae, que ellos reconocieron momentáneamente como parte de otro grupo *incertae sedis* y polifilético (Smith y Wheeler, 2004), el Orden Scorpaeniformes]. En este escenario, Perciformes y Percoidei (en sentido estricto definido por Wiley y Johnson, 2009) son el mismo grupo y por lo tanto, pueden ser definidos por los mismos rasgos.

Cómo ya se mencionó, en el suborden Percoidei existen cerca de 79 familias con representantes recientes (Nelson, 2006). Algunos de los rasgos empleados con mayor frecuencia en las diagnósticos de las familias del suborden Percoidei incluyen las formas del cuerpo y las aletas, los números de radios y espinas que constituyen de las aletas y el tipo de escamas (Tablas 4 y 5). Al llevar a cabo el ejercicio comparativo de JAO70 con los Percoidei, fácilmente se puede eliminar de que este pertenezca a alguna de las familias de este suborden (excepto la familia Serranidae) (Tabla 4). Sí la forma de la aleta dorsal es considerada, pueden definirse cuatro grandes grupos de peces Percoidei (Figura 17):

- A) La aleta dorsal tiene un borde dorsal continuo (los radios y espinas de la parte media de la aleta no presentan cambios abruptos de tamaño).
- B) La aleta dorsal se fusiona a la aleta caudal y anal.
- C) La aleta dorsal es continua y presenta una muesca a la mitad de su longitud (la muesca se forma porque algunos elementos de la parte media, radios o espinas, son más cortos que los adyacentes).

D) La aleta dorsal está separada en dos lóbulos (existe una región sin espinas o radios en medio de la aleta dorsal, esta condición también es llamada como doble aleta dorsal).

La condición de la aleta dorsal arriba descrita con la letra C, corresponde a la que presenta el ejemplar JAO 70, característica que es compartida por integrantes de otras familias del grupo como Ambassidae-Teraponidae, Serranidae, Centrarchidae y Percichthyidae (Tabla 4). Esto sugiere que el Nuevo género y especie JAO 70, podría estar relacionado o pertenecer a alguno de estos grupos; sin embargo, existen rasgos más puntuales que son presentados en la Tabla 5, los cuales permiten reconocer que no hay otras semejanzas compartidas con JAO 70 y dichas familias.

La comparación del número de vértebras que componen la columna vertebral y las espinas y radios que forman las aletas dorsal y anal del nuevo género y especie JAO 70 y las familias de Percoidei con aleta continua mellada (Tabla 5), permite reconocer que este pez fósil mexicano no puede ser comparado con ninguna otra familia Percoidei, excepto con la familia –Serranidae”. En el texto y en la tabla 5, esta familia aparece entrecomillada porque Smith y Craig (2007) encontraron que este grupo no es monofilético. Según estos autores, la familia Serranidae queda restringida a los géneros que analizaron (este grupo aparece como Serranidae (res.) en la Tabla 5) y se divide en las subfamilias Trachininae, Anthiniinae, Serraninae, y Epinephelidae (a partir de la subfamilia ephinephelinae). Es notable señalar que los trachininos son considerados en trabajos previos (Imamura y Yabe, 2002) como miembros de la Familia Trachinidae del suborden Scorpaeniformes.

No sólo la naturalidad de la familia Serranidae ha sido cuestionada (Smith y Craig, 2007); también su relación con otros percomorfos ha sido motivo de controversia. Una hipótesis contraria a la discutida en los párrafos anteriores, propuesta por Imamura y Shinohara (1998), parcialmente confirmada por Smith y Craig (2007) y retomada recientemente por Wiley y Johnson (2009), señala que la familia Serranidae forma parte del orden Scorpaeniformes y es la única familia del suborden Serranoidei. De acuerdo con estos autores, los Scorpaeniformes presentan los siguientes rasgos (también véase Wiley y Johnson 2009: 168).

- a) Espina opercular dirigida hacia atrás.
- b) Músculo abductor dorsal.
- c) Larvas con una espina postocular en la región subocular.

Debido al sesgo en su conservación, no es posible definir si el ejemplar JAO 70, presenta los rasgos b y c; sin embargo, el borde posterior del opérculo presenta una espina dirigida hacia atrás como lo define el inciso a. Esta observación parece señalar que JAO 70 también puede ser incluido entre los Scorpaeniformes; sin embargo, la presencia de este tipo de espinas en el opérculo es un rasgo que también se presenta en otros percomorfos (es decir, su naturaleza es potencialmente homoplásica), como en Epigonidae, Percophidae, Trachinidae y Channichthyidae (Johnson, 1983; Iwami, 1985; Imamura y Yabe, 2002; Wiley y Johnson, 2009).

Por otro lado, de acuerdo con Imamura y Yabe (2002) el suborden Serranoidei que está conformado sólo por la familia Serranidae, se caracteriza por presentar los siguientes rasgos (véase también Baldwin y Johnson, 1993; Nelson, 2006; Wiley y Johnson, 2009), que son enumerados siguiendo el listado anterior inmediato:

- d. Ausencia de uroneural posterior.
- e. Ausencia de espuela en el radio caudal procurrente anterior.
- f. Ausencia del cartílago interhemal en la cuarta espina preural.

No es posible definir la ausencia o presencia de los rasgos d-f en el género y especie nuevo JAO 70 y por lo tanto, no es posible determinar si el pez pertenece a la familia Serranidae como fue definida por Imamura y Yabe (2002). De acuerdo con estos autores, el orden Scorpaeniformes incluye al suborden Scorpaenoidei, que se define por la presencia de una extensión posterior del tercer infraorbital y la presencia de un músculo extrínseco de la vejiga natatoria derivado del músculo oblicuo superior. Desafortunadamente, la presencia o ausencia de estos rasgos scorpaenoidei no se observan en JAO 70; por lo que una determinación más precisa del Nuevo género y especie 70 dentro de los Scorpaeniformes *sensu* Imamura y Yabe (2002) queda en un punto muerto “porque los rasgos definidos por Imamura y Yabe no están presentes en JAO 70”.

Tabla 4.- Distribución de las familias del Suborden Percoidei de acuerdo con la forma de su aleta dorsal (Nelson, 2006 y Craig, 2000; entrecorillado de la familia –Serranidae” a partir de Smith y Craig, 2007).

Familia		Forma de la aleta dorsal
1. Bramidae	20. Malacanthidae	Aleta dorsal continua (el borde dorsal de esta aleta no muestra ninguna mella)
2. Caesionidae	21. Menidae	
3. Callanthidae	22. Monodactylidae	
4. Caristiidae	23. Nemipteridae	
5. Cepolidae (en parte)	24. Opistognathidae	
6. Chaetodontidae	25. Oplegnathidae	
7. Cheilodactylidae	26. Pempheridae	
8. Coryphaenidae	27. Pentacerotidae	
9. Echeidae (=Echeneneidae)	28. Plesiopidae	
10. Gerreidae	29. Pomacanthidae	
11. Glaucosomatidae	30. Polycentridae	
12. Grammatidae	31. Polyprionidae	
13. Haemulidae	32. Priacanthidae	
14. Kyphosidae	33. Pseudocromidae	
15. Latidae	34. Rachycentridae	
16. Leiognathidae	35. Sparidae	
17. Leptobramidae	36. Symphysanodontidae	
18. Lethrinidae	37. Toxotidae	
19. Lobotidae		
38. Cepolidae		Aleta dorsal continua y fusionada con las aletas caudal y anal
39. Notograpidae		
5. Cepolidae (en parte)		
40. Ambassidae (= Chandidae)	50. Drepaneidae	Aleta dorsal continua con muesca (La muesca es formada debido a que algunos elementos de la parte media de la aleta dorsal, radios o espinas, son más cortos que los adyacentes)
41. Aplodactylidae	51. Emmelichthyidae	
42. Arripidae	52. Enoplosidae	
43. Banjosidae	53. Kuhliidae	
44. Chironemidae	54. Latridae (=Latrididae)	
45. Centrarchidae	55. Lutjanidae	
46. Centrogenyidae	56. Nandidae	
47. Cirrhitidae	57. Scianidae	
48. Dichistiidae	58. –Serranidae”	
49. Dinopercidae	59. Terapontidae	
60. Acropomatidae	69. Mullidae	Aleta dorsal separada en dos lóbulos (entre los dos lóbulos o secciones de la aleta dorsal existe un hiatus o sección Del borde dorsal donde no hay radios o espinas)
61. Apogonidae	70. Nematistiidae	
62. Carangidae	71. Ostracoberycidae	
63. Centropomidae	72. Percidae	
64. Dinolestidae	73. Perciliidae	
65. Epigonidae	74. Pomatomidae	
66. Inermiidae	75. Polynemidae	
67. Lactariidae	76. Scombroidae	
68. Moronidae	77. Sillanginidae	
78. Centrarchidae		
79. Perciathyidae		

Tabla 5.- Comparación de la columna vertebral y las aletas dorsal y anal, de JAO 70 y las familias Percoidei, con la aleta dorsal continua y mellada. Los rasgos comunes son subrayados [Nelson (2006: 341-387) y complementos de Roberts (2003:734, Latridae), Russell (2000, Aplodactylidae), Meléndez (1990, Chironemiidae), Fahay (1983, Serraninae, Anthiniinae y Ephinephelinae =Ephinephelidae); entrecomillado y la familia subdivisión de la familia –Serranidae” por sugerencia de Smith y Craig (2007)]. Abreviaturas: ab, vértebras abdominales; ca, vértebras caudales; esp, espinas; rad, radios; res, restringido; *, espinas libres que no forman una aleta verdadera al no presentar tejidos entre ellas.

	Aleta dorsal (esp + rad)	Aleta anal (esp + rad)	Vértebras (ab + ca)
Ambassidae	VII-VIII+ <u>7-11</u>	<u>III</u> + <u>7-11</u>	<u>24-25</u>
Aplodactylidae	XIV-XXIII + 16-21	III + <u>6-8</u>	34-35 (15-16+18-20)
Arripidae	<u>IX</u> + 13-19	III + 9-10	25
Banjosidae	X + 12	<u>III</u> + <u>7</u>	-
Chironemidae	<u>IV-XVI</u> + 15-21	<u>III</u> + <u>6-8</u>	-
Centrarchidae	XI-XIII + <u>9-17</u>	<u>III</u> + 9-16	<u>24</u>
Centrogenyidae	XIII-XIV + <u>9-11</u>	<u>III</u> + 5	-
Cirrhitidae	X + 11-17	<u>III</u> + <u>5-7</u>	26
Dichistiidae	X + 18-23	<u>III</u> + 13-14	-
Dinopercidae	<u>IX-XI</u> + 18-20	III + 12-14	26
Drepaneidae	XIII-XIV + 19-22	<u>III</u> + 17-19	<u>24</u>
Emmelichtyidae	XI-XIV + <u>9-12</u>	<u>III</u> + 9-11	<u>24 (10+14)</u>
Enoplosidae	<u>IX</u> + 14	<u>III</u> + 14	27 (10+17)
Kuhliidae	X + <u>9-13</u>	<u>III</u> + 9-13	25
Latridae (= Latrididae)	XVI-XXV + 22-44	0 + 18-35	35-46 (21-25 ca)
Lutjanidae	X-XII + <u>10-17</u>	<u>III</u> + <u>7-11</u>	<u>24 (10+14)</u>
Nandidae			
Nandinae	XIV-XVI + -	<u>III</u> + -	-
Badinae	VI-VII + <u>6-10</u>	<u>III</u> + <u>6-8</u>	26-31
Pristolepidinae	XIII-XVI + 14-16	<u>III</u> + 8-9	-
Rachycentridae	<u>VI-VII*</u> + I- + 26-33	<u>II-III</u> + 22-28	-
Scianidae	<u>III</u> VII-XIV + 20-35	I-II + <u>6-13</u>	<u>24-30</u>
–Serranidae”	<u>VII-XIII</u> + <u>10-27</u>	<u>III</u> + <u>6-17</u>	<u>24-30</u>
Ephinephelidae	<u>VIII-XI</u> + 13-20	<u>III</u> + <u>7-12</u>	<u>24 (10+14)</u>
Serranidae (res.)			
Trachininae	V-VII+ 21-32		34-43
Anthiniinae	X+ 13-20	<u>III</u> + <u>7-8</u>	26 (<u>10+16</u>)
Serraninae	X+ 11-15	<u>III</u> + <u>6-8</u>	<u>24 (10+14)</u>
Terapontidae	XI-XIV + <u>8-14</u>	<u>III</u> + <u>7-12</u>	25-27
Centrarchidae	<u>VI-XIII</u> + -	<u>III</u> - + -	28-38
Percichthyidae	<u>VII-XII</u> + 8-38	<u>VIII</u> III+ <u>7-13</u>	25-36
Pez X x (= JAO 70)	<u>IX</u> + <u>10</u>	<u>III</u> + <u>7</u>	<u>24(10-14)</u>

El pez JAO 70 y la Familia Serranidae

Los párrafos anteriores indican que el pez JAO 70 puede ser considerado como un miembro de la familia Serranidae. En esta sección se continuará con un análisis más detallado para intentar definir la posición de este fósil mexicano dentro de dicha familia.

La familia Serranidae fue definida inicialmente por Swainson (1839) para incluir al género *Serranus* Cuvier, 1817 y formas afines; sin embargo, durante mucho tiempo el desconocimiento de los rasgos distintivos del grupo, llevó a que éste se convirtiera en un “estío de basura taxonómico” (Johnson, 1983). Hasta la década de 1960, la naturalidad de la familia Serranidae no fue cuestionada; sin embargo, los primeros trabajos encaminados hacia el reconocimiento de las interrelaciones de este grupo generalizado de peces con aletas espinosas, enfrentaron enormes problemas (p.e. Walford, 1937; Rojas y Pequeño, 2001). Actualmente, este grupo es considerado como un grupo basal entre los perciformes (Gosline, 1966; Thomson *et al.*, 1979; Johnson, 1983).

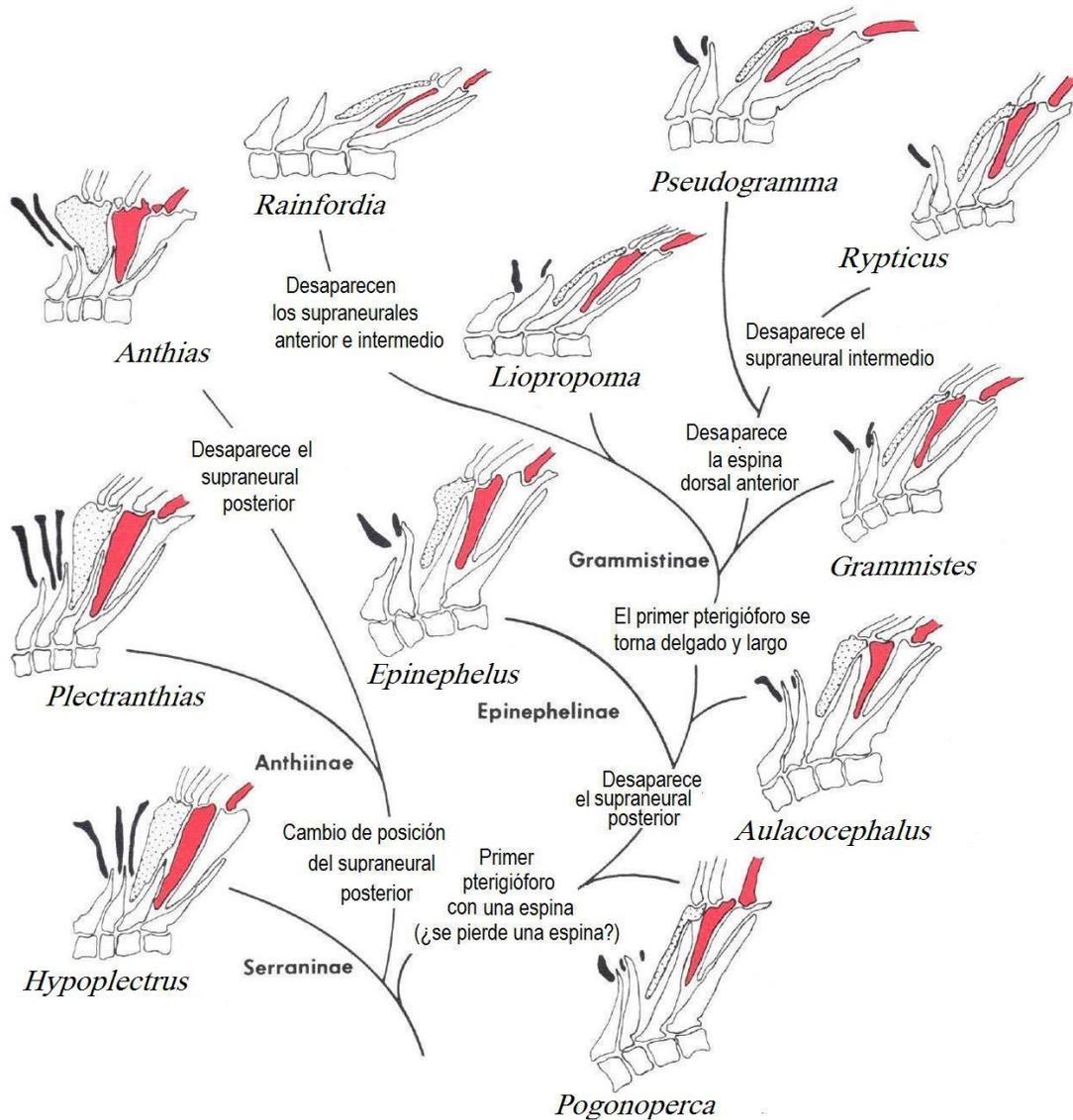
Al inicio de la década de 1960, el estudio de los serránidos fue retomado por diversos autores y comenzó a delinearse el concepto moderno de la familia Serranidae. En ese momento, Gosline (1968) consideró que la familia Serranidae podía ser definida por la presencia de tres espinas en el opérculo y la dividió en tres subfamilias: Serraninae, Anthininae y Ephunephelinae. Más tarde, Smith y Artz (1969) sugirieron agregar un nuevo grupo, la subfamilia Gramministinae. Esta idea fue retomada por Johnson (1983), quien además sugirió que el género *Niphon* Cuvier, 1828, es un Epinephelinae.

Smith y Bailey (1961) reconocieron el valor que tiene la estructura del soporte de la aleta dorsal y los supraneurales en los perciformes, para entender su evolución. Tras este reconocimiento, Kendall (1976) se embarcó en el análisis de los elementos asociados a la estructura de la aleta dorsal de los grammistínidos y otros serránidos de Smith y Artz (1969) en la búsqueda de resolver si estos grupos deben ser clasificados como parte de un mismo taxón. Este autor encontró una composición distintiva de las aletas dorsales y los supraneurales (predorsales para Kendall, 1976) en las cuatro subfamilias de serránidos que este autor empleó para señalar una hipótesis de la evolución de los serránidos (Figura 21). Aplicando la fórmula de Ahlstrom, Butler y Sumida (1976), en esta hipótesis, las subfamilias de la familia Serranidae *sensu* Johnson (1983) presentan la siguiente

distribución de supraneurales y elementos de la aleta dorsal (se establece una nueva numeración):

- S1.- Como rasgo general de la subfamilia Serraninae: 0/0/0+2/1+1/ (0 = supraneurales, / = espinas neurales, 1 y 2 = perigióforos y número de espinas articuladas)
- S2.- Como fase inicial en la evolución de la subfamilia Anthiniinae: 0/0+0/2/1+1/
- S3.- Como fase avanzada en la evolución de la subfamilia Anthiniinae: 0/0/2/1+1/
- S4.- Como fase inicial en la evolución de Ephinephelinae+Grammistinae (observado en *Pogonoperca*): 0*/0*/0*/1/1+1/ [Kendall (1976) sugiere una reducción del tamaño de los supraneurales (aquí denotado por el asterisco) y la pérdida de una de las espinas (la anterior) asociadas al primer pterigióforo dorsal]
- S5.- Como fase intermedia en la evolución de Ephinephelinae+Grammistinae (observado en *Ephinephelus* y *Aulacocephalus*, entre otros): 0*/0*/1/1+1/ [el supraneural posterior reducido se pierde (Kendall, 1976; Johnson, 1983)].
- S6.- Como fase inicial en la evolución de los Grammistinae: 0*/0*/1L/1+1/ [L denota la transformación del primer pterigióforo que se convierte en una estructura muy larga y delgada (Kendall, 1976; Johnson, 1983)]. Secundariamente, en este grupo se pierden los supraneurales (como en *Rainfordia*) y la espina asociada al primer pterigióforo (como en *Rypticus*).

Es notable señalar que JAO 70 presenta la fórmula dorsal definida en el inciso S1y que caracteriza a la subfamilia Serraninae (Figura21). Este fósil presenta tres supraneurales ocupando los espacios interneurales e intercalados uno a uno con las primeras espinas neurales; el supraneural posterior comparte el espacio interneural con el primer pterigióforo dorsal; el primer pterigióforo dorsal es robusto, presenta una sección longitudinal amplia y está articulado con las dos primeras espinas de la aleta dorsal; y finalmente, los pterigióforos dorsales 2 y 3 están colocados en el mismo espacio interneural (Figura17). Con base en las observaciones previas, el nuevo género y especie JAO 70, podría ser colocado como un serránido de la subfamilia Serraninae; sin embargo, Jonhson (1983:781) señaló que este grupo ~~no~~ puede ser definido solamente con base en el patrón” de estos huesos porque el mismo puede ser observado en otros Percoidei.



Kendall, 1976. Figura 21.- Evolución de la familia Serranidae con base en la modificación de la estructura y composición de la aleta dorsal y supraneurales según Kendall (1976, fig. 1). En negro se señalan los supraneurales, el primer pterigióforo está punteado, y otros elementos de la aleta dorsal en rosa (espina 3, pterigióforo 2 y radial distal).

Otros dos rasgos también presentes en el nuevo género y especie JAO 70 son la presencia de una supramaxila y de un elemento distal asociado al primer pterigióforo dorsal, que

enmarcan la singularidad de este fósil mexicano respecto a las subfamilias Serranidae analizadas por Kendall (1976), Johnson (1983), Baldwin (1990) y Baldwin y Johnson (1993). En serraninos y anthiinos hay un elemento radial distal no fusionado al primer pterigióforo; sin embargo, en epinephelinos y gramministinos, dicho elemento no está presente como una osificación independiente. Al mismo tiempo, los serraninos carecen de supraemaxila mientras que los anthiinos, gramministinos y epinephelinos si presentan este hueso (Meisler, 1987).

Los primeros análisis filogenéticos de la familia Serranidae (Gosline, 1966, Johnson 1975, 1983, Baldwin & Johnson 1993) señalaron que ésta constituye un grupo monofilético que se caracteriza por cuatro caracteres; uno innovador que es la presencia de tres espinas en el opérculo; y tres reductivos: la ausencia del uroneural posterior, la ausencia de las espinas en los radios procurrentes y la falta del cartílago radial preural. La conservación de JAO 70 no permite reconocer la presencia de ningún tejido no óseo, como el cartílago radial preural; además y aún cuando no es definitivo, es posible señalar que el opérculo de JAO 70 no presenta tres espinas y la falta de la región caudal, impide que la condición de los radios procurrentes y de la región de los uroneurales sean conocidos. En este sentido, el nuevo género y especie representado por el ejemplar JAO 70 no podría ser colocado como un miembro de esta familia sin dar espacio a dudas.

Un ejercicio filogenético recientemente desarrollado por Smith y Craig (2007), donde se incluyeron rasgos morfológicos y genéticos de perciformes recientes, sugiere que la familia Serranidae *sensu* Johnson (1983) no es natural. Un señalamiento muy importante de estos autores (Smith and Craig, 2007:48) es que “no hay diferencia filogenética entre los Percoidei, Perciformes y Percomorpha *sensu* Johnson y Patterson, 1983, porque los “percoideos” están dispersos a través de todo el grupo Percomorpha”; además, en este trabajo, la familia Serranidae de los autores resulta ser un grupo artificial, el cual es disgregado de la siguiente manera: Una nueva familia Epinephelidae (constituida por los epinephelinos y gramministinos); los géneros *Niphon* y *Acanthistius* son reconocidos como percoideos cercanos a la familia Notothenoidea; y la familia Serranidae queda restringida a las subfamilias Serraninae, Anthiinae y Trachininae.

Este ejercicio de comparación de del nuevo género y especie nuevo JAO 70 con los serránidos sugiere que el nuevo género y especie JAO 70 es un Perciforme primitivo *incertae sedis*, con características afines a la subfamilia Serraninae, de la cual podría diferenciarse por presentar un opérculo más simple (con menos espinas) y cuya posición taxonómica tendrá que ser revisada cuando la filogenia de los peces percomorfos sea más clara.

El pez JAO 70 y otros perciformes fósiles

El nuevo género y especie representado por el ejemplar JAO 70 no puede ser incluido en ninguna de las familias perciformes con representantes vivos (Tablas 4 y 5), excepto en la subfamilia Serraninae que es caracterizada (en conjunto con otros serránidos) por presentar un opérculo con tres espinas (Figura 22); sin embargo, el nuevo género y especie representado por el ejemplar JAO 70 presenta un opérculo más simple (tal vez solo con dos espinas). Por ello, en este trabajo este pez es considerado sólo como una forma cercana a los serráninos. Dado que los serráninos son considerados formas basales entre los serránidos, que al mismo tiempo, representan formas perciformes primitivas.

Es necesario extender el presente análisis comparativo de JAO 70 e incluir a otros fósiles perciformes de afinidad dudosa o representantes de familias fósiles, sobre todo aquellos colectados entre el Cretácico Tardío y el Paleogeno (Tabla 6). En este sentido, la presente sección muestra el ejercicio comparativo de JAO 70 y fósiles con dichas características, estos son los siguientes (Tabla 6): *Eoserranus hislopi* Woodward, 1908, descrito a partir de fragmentos del cráneo y las cinturas pectorales, Eoceno de Lameta (Formación Dongargaon), India, que ha sido reiteradamente señalado como un serránido (Arratia *et al.*, 2004; Pondella, 2003; Taverne, 2010). *Proserranus lundensis* (Davis, 1890) fue renombrado por Patterson (1964: 421) a partir de un ejemplar previamente descrito como *Hoplopteryx lundensis*, que fue colectado en sedimentos paleocénicos (Daniano) en Limhamn, al sur de Suecia (ver también Patterson, 1964). *Prolates heberti* (Priem, 1899) proveniente de los yacimientos paleocénicos de Mont Aimé, Chalons-sur-Marle, Francia (ver también Patterson, 1964); y *Prolates dormaalensis* (Casier, 1967), encontrado en

yacimientos del Eoceno inferior en Dormaal, Bélgica. Cuatro especies de los yacimientos marinos Campaniano-Maastrichtiano de Nardo, Italia, recientemente descritos como *Nardoichtys francisci* (Sorbini y Bannikov, 1991); *Bannikovperca apula* (Taverne, 2010); *Johnsonperca annavaccari* (Taverne, 2010); y *Zorzinperca weverbeghi* (Taverne, 2010). Dos peces colectados en los yacimientos del Cretácico Tardío–Paleoceno de la Meseta del Deccan, en las cercanías de Bamanbor, India, descritos por Arratia *et al.* (2004) como *Indiaichthys bamanborensis* y “*Percomorpha indet.*”. Además de la especie descrita por por Bannikov y Carnavale (2007) como *Jimtylerius temnopterus*, a partir de ejemplares del Eoceno de Monte Bolca, Italia, previamente descritos como *Dules temnopterus* (Agassiz, 1836), y previamente considerados como pertenecientes a la familia Scianidae. Finalmente, dos ejemplares incompletos recolectados en los yacimientos maastrichtianos de la Formación Saldeño, Provincia de Mendoza, Argentina., uno llamado *Saldenioichthys remotus* (López-Arbarello, *et al.*, 2003), y otro simplemente descrito como “*Undetermined Acanthomorpha*” por estos mismos autores.

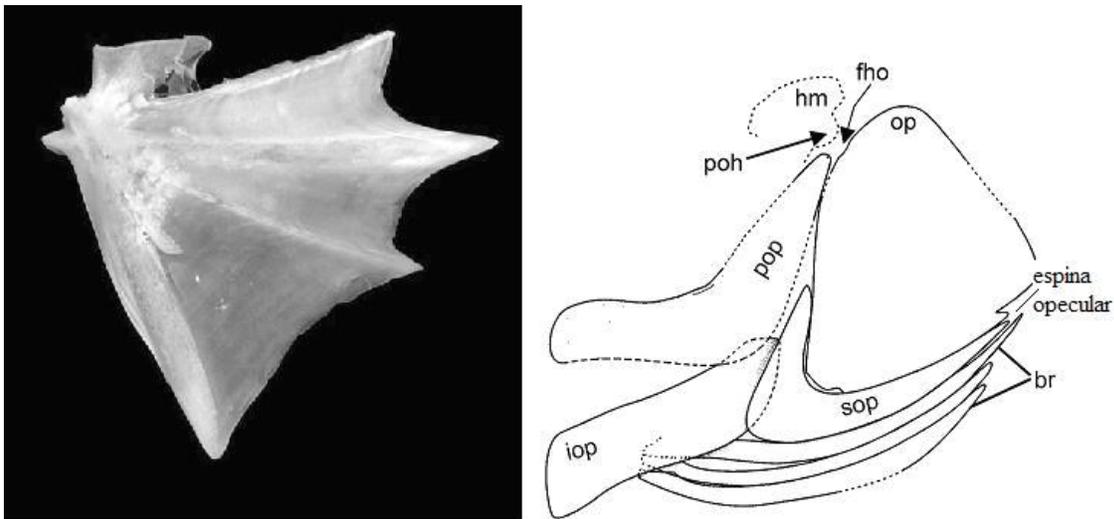


Figura 22.- Comparación de las espinas operculares de *Ephinephelus analogus*, familia Serranidae (izquierda), y el perciforme JAO 70 (derecha).

Como se describió anteriormente, la columna vertebral del nuevo género y especie JAO 70 se compone de 24 vértebras, con 10 abdominales y 14 caudales, la condición que ha

sido se considerada primitiva para los percoideis (véase Gosline 1968, 1971; Johnson, 1984; Bannikov y Carnavale, 2009; entre otros). Entre las formas fósiles arriba señaladas, el nuevo género y especie JAO 70 comparte esta condición con *Indiaichthys*, *Jimtylerius*, *Prolates* y *Proserranus*; mientras que, en otros perciformes fósiles, donde la composición de su columna vertebral es totalmente conocida (Tabla 6), se presentan más vértebras totales como en *Zornzinoperca* y *Nardoichthys* (con 25 vértebras). De acuerdo con Taverne (2010: 64) *Bannikovperca*, del cual no se conoce la columna vertebral completa, se caracteriza por presentar 15 vértebras caudales (13 preurales y dos urales); es decir, *Bannikovperca* se diferencia de JAO 70 (con 14 vértebras caudales) por presentar una vértebra caudal más. En *Saldenoichthys* hay, como en de JAO 70, 14 vertebras caudales pero sólo se conocen 6 vertebras abdominales (López-Arbarello *et al.*, 2003: 166).

Como ya se señaló, nuevo género y especie y los serráninos comparten la estructura y distribución del soporte de la aleta dorsal y lo supraneurales [aunque este no es un rasgo exclusivo de esta familia, ya que esta misma composición está presente en la familia Latidae (Otero, 2004: 84)], que a partir de la fórmula predorsal de Ahlstrom y colaboradores (1976) es descrita como $0/0/0+2/1+1/$ (0 = supraneurales, / = espinas neurales, 1 y 2 = perigióforos y número de espinas articuladas) y que fue enlistada como S1. Desafortunadamente, la fórmula predorsal de *Indiaichthys* no es precisa en cuanto a la distribución de los supraneurales dentro de los espacios interneurales (datos entrecomillados en la Tabla 6), y tras las posibles condiciones sugeridas por Arratia *et al.* (2004) no es posible llegar a conclusiones claras; sin embargo, debe señalarse la posibilidad de que entre los fósiles aquí analizados, sólo *Indiaichthys* y el nuevo género y especie JAO 70 compartan la fórmula predorsal típica de los serráninos (Tabla 6). Desafortunadamente, no se conocen las fórmulas predorsales de *Proserranus*, *Prolates*, *Saldenoichthys*, *Eoserranus*, *Bannikovperca* y de los ejemplares indeterminados reportados por López-Arbarello *et. a.,l.* (2003) y Arratia *et.al.*, (2004), por eso, en este caso el ejercicio comparativo del nuevo género y especie 70 y estos ejemplares no es informativo.

La distribución uno a uno de supraneurales y espacios interneurales observada en los serráninos también está presente en *Zornzinoperca* y es una de las condiciones observadas en *Nardoichthys*; sin embargo, en estos fósiles el primer pterigióforo dorsal sólo está asociado a la primera espina dorsal, como también ocurre en *Johnsonperca*. En contraparte, el nuevo

género y especie JAO 70, *Jimtylerius* e *Indiachthys* presentan el primer pterigióforo dorsal articulado con las primeras dos espinas dorsales y los pterigióforos dorsales 2 y 3 intercalados en el mismo espacio interneural, tal y como ocurre en los serránidos (Figura 19, Tabla 6). Por otro lado, la fórmula predorsal completa observada en *Jimtylerius* y *Johnsonperca* ha sido documentada dentro de la familia Epigonidae; mientras que, aquellas observada en *Zornziperca* y en una de las condiciones observadas en *Nardoichthys* (0/0/0+1/1/1 en Tabla 6), también han sido registradas en miembros de la familia Pempheridae (Taverne, 2010: 70-71).

Aún cuando se ha señalado que la presencia de las escamas cicloides de algunos percoides representa una condición primitiva encontrada en algunas familias (Ambassidae, Dinolestidae, Lactariidae, Leiognathidae, Pomatomidae y Scombroptidae, entre otros); su comportamiento lo largo de las árboles evolutivos propuestos para estos peces es difícil de evaluar, ya que secundariamente en algunos miembros de otras familias: Acropomatidae, Apogonidae, Percichthyidae, Sciaenidae, Serranidae), la aparición de escamas cicloides podría ser una condición que aparece de manera secundaria (Johnson, 1984; Bannikov y Carnavale, 2007). De acuerdo con Bannikov y Carnavale (2007: 77), *Eoserranus* posee escamas cicloides, como también ocurre en *Bannikovperca*, *Nardoichthys*, *Zornziperca*, *Johnsonperca* y *Jimtylerius* (Tabla 6). Por el contrario, entre los fósiles analizados en esta sección, las escamas ctenoides están presentes en el nuevo género y especie JAO 70, *Indiaichthys*, *Saldenioichthys*, *Proserranus*, *Prolates* y el percomorfo indeterminado de Arratia *et al.* (2004).

Por otro lado, la combinación de los número de espinas y radios que componen las aletas dorsal y anal del nuevo género y especie JAO 70 (9+10 y 3+7, respectivamente) podrían ser únicos entre los ejemplares fósiles en donde se han observado estas aletas y que son discutidos en esta sección. Aún cuando la aleta dorsal de *Prolates* y *Proserranus* es prácticamente idéntica a la del nuevo género y especie JAO 70, la aleta anal de estos peces no es suficientemente conocida para desarrollar un análisis comparativo productivo entre estos fósiles. Por otro lado, desafortunadamente las aletas dorsal y anal no se conocen o sólo han sido observadas parcialmente en *Johnsonperca*, *Bannikovperca*, y las formas indeterminadas señaladas en la Tabla 6.

Tabla 6.- Comparación del nuevo género y especie JAO 70 y otros perciformes *incertae sedis* del Cretácico-Paleoceno. Abreviaturas: ab, vértebras abdominales; ca, vértebras caudales; cic, escamas cicloides, cte; escamas ctenoides; esc, escamas; esp, espinas; rad, radios; smx, supramaxila; el número de vértebras con parapósis se muestra entre paréntesis en la columna correspondiente.

	Aleta dorsal (esp+rad)	Aleta anal (esp+rad)	Vértebras (ab+ca)	Vértebras con parapósis	Fórmula predorsal	Esc	Smx
Undetermined Acanthomorpha	?	?	?	?	?	?	?
Percomorpha indet.	IX? +4?	-	14?(8?+6?)	3-8? (6 ?)	?	cte	?
<i>Prolates</i>	VIII-IX +10?	III +6?	24-25(10-11+14)	?	?	cte	Si
<i>Proserranus</i>	IX-X+10	III + ?	24-25(10+14-15)	9-10 (2)	?	cte	?
<i>Eoserranus</i>	?	?	?	?	?	cic	?
<i>Bannikovperca</i>	?	III +9	17?(2?+15)	?	?	cic	No
<i>Nardoichthys</i>	VI-VII +11-12	0+10	25(11+14)	6-11 (6)	0//0+0+1/1/1/ ó 0/0/0+1/1/1	cic	No
<i>Zornziperca</i>	VI +11	0+10	25(11+14)	7-12 (6)	0/0/0+1/1/1/	cic	No
<i>Johnsonperca</i>	IV? +?	-	9?(9?+?)	4-9? (6?)	/0+0/0+1/1/1/	cic	No
<i>Jimtylerius</i>	X +9	III +7?	24(10+14)	6-10 (5)	/0+0/0+ 2/1+1/	cic	No
<i>Saldenioichthys</i>	VI? +?	III +?	20?(6?+14)	-	? 0/0/0+2/1+1/ ó	cte	No
<i>Indiaichthys</i>	VIII +8	III +10	24(10+14)	9-10 (2)	0/0+0+ 2/1+1/ ó 0+0/0+ 2/1+1/	cte	Si
<i>Xx</i> (= JAO 70)	IX +10	III +7	24(10+14)	10 (1)	0/0/0+2/1+1/	cte	Si

La presencia de una supramaxila es considerado como un rasgo primitivo dentro de los percomorfos, éste hueso también ha sido observado en las familias Enoplosidae, Emmelichthyidae, Latidae, Dinopercidae (Nelson, 2006; Bannikov y Carnavale, 2007; Otero, 2004). Es notable que entre los peces fósiles señalados en esta sección en donde la cabeza está suficientemente documentada, sólo el nuevo género y especie JAO 70, *Indiaichthys* y *Prolates* presentan una supramaxila (Tabla 6). Este hueso está ausente en otros fósiles (*Bannikovperca*, *Nardoichthys*, *Zornziperca*, *Johnsonperca*, *Jimtylerius* y *Saldenioichthys*), o bien, no es posible determinar su ausencia o presencia en *Eoserranus*,

Proserranus y las formas indeterminadas señaladas en la Tabla 6.

Como conclusión del presente ejercicio comparativo de la anatomía ósea del nuevo género y especie JAO 70 y los perciformes fósiles señalados, es posible señalar que el mayor número de rasgos comunes del nuevo género y especie JAO 70 son compartidos con tres formas fósiles *Prolates*, *Proserranus* e *Indiaichthys*. Desafortunadamente el grado de conservación y número de ejemplares conservados de todas estas formas fósiles, es por el momento insuficiente para llevar a cabo un análisis más profundo.

El nuevo género y especie puede JAO 70 ser diferenciado de estas tres especies fósiles por presentar sólo una vértebra con parapófisis (mientras que, en *Proserranus* e *Indiaichthys* existen dos), que es el único rasgo del nuevo género y especie no compartido con los otros taxones enlistados (Tabla 6); sin embargo, en *Prolates* este rasgo no está bien documentado. Para determinar este número, es necesario un análisis directo del material fósil; lo cual rebasa los alcances de la presente tesis.

Finalmente, existe un rasgo peculiar en el nuevo género y especie JAO 70, que ya ha sido señalado en la diagnosis propuesta para este pez, que es de difícil interpretación. Este rasgo es la presencia de dos espinas de proporciones similares en porción anterior del premaxilar, la anterior identificada como el proceso ascendente y la segunda como parte anterior del proceso articular de este hueso (Figura 13). La presencia de un proceso ascendente en la premaxila está ligado al desarrollo de un mecanismo de protusión de la mandíbula superior y ha sido reconocida como un rasgo diagnóstico de los peces acantomorfos (Gosline, 1981; Stiassny, 1986). La presencia de un proceso articular elevado y angosto, mejor descrito como de aspecto “espinoso” fue descrito por Barel *et al.* (1976) en el cíclido *Hapocromaelegans* y citado por López-Arbarello *et al.* (2003:165) como un ejemplo para comparar la condición que ellos encontraron en su ejemplar “Undetermined Acanthomorph”. La condición en el nuevo género y especie JAO 70 es peculiar por dos razones:

- El proceso articular de la premaxila es comparativamente largo, semejante a lo observado en otros serránidos (la disposición y tamaño del proceso articular del maxilar sugieren que el proceso articular del premaxilar se extiende al menos en el primer tercio de la longitud de este hueso);

- 2) El proceso ascendente de la maxila es rematado anteriormente por una espina tan larga como el proceso articular de la maxila (esta condición no ha sido descrita u observada anteriormente entre los perciformes) (Figura 13).

LOS PECES FÓSILES DE PALENQUE

Como ya se mencionó en la introducción de este manuscrito, la presente tesis surgió como parte de un proyecto mayor, desarrollado por personal del INAH (Proyecto interno) y de la UNAM (Proyecto PAPIIT IN2255008), titulado “Estudio arqueológico y paleontológico de los fósiles marinos que proceden del sitio de Palenque, Chiapas”, que fue aprobado por el Consejo de Arqueología del INAH en mayo de 2008 (Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2009).

En la primera etapa de este proyecto, se procedió a identificar materiales fósiles dentro del contexto arqueológico (en las colecciones del sitio arqueológico de Palenque) y a explorar el contexto geológico en el entorno de esta ciudad. Entre los resultados obtenidos hasta ahora, se logró determinar que los mayas de Palenque explotaron los yacimientos rocosos de su entorno inmediato; y con ello, este pueblo también tuvo la oportunidad de coleccionar materiales fósiles de diferente afinidad taxonómica y edad. De acuerdo a estas primeras observaciones, el aprovechamiento de estos recursos geológico-paleontológicos ocurrió en dos esferas: la constructiva y la religiosa (Cuevas García- y Alvarado-Ortega 2009; Riquelme *et al.*, 2011).

La antigua ciudad de Palenque está construida sobre rocas paleocénicas y eocénicas de las formaciones Tenejapa y Lomut respectivamente (Figura 5). La accidentada topografía de este sitio fue modificada por los mayas, quienes aprovecharon algunos montículos para construir sobre ellos algunas estructuras arquitectónicas y, además, extraían lajas de esta formación que emplearon como materia prima en la elaboración de los tableros tallados en bajo relieve y en la construcción de los techos, muros, pisos de los edificios y almas de bajorrelieves de estuco que aún se conservan en esta ciudad. Los sedimentos sonarcillosos de color marrónsemejantes a las que componen los afloramientos de la Formación Lomut, en donde está asentada el extremo norte de Palenque, fueron observados como materiales cementantes en algunas de las construcciones de esta ciudad (Alvarado-Ortega, 2010, com. pers.).

En Palenque también hay evidencias de que el estuco empleado por los mayas, como cementante y cobertura en sus edificios, contiene materiales de carga, elaborados con fósiles y/o rocas portadoras de fósiles provenientes de yacimientos miocénicos identificados como parte de la Formación Tulijá; misma que cuenta con amplios afloramientos en las cercanías de esta ciudad prehispánica (Figura 5). Estas evidencias de fósiles miocénicos incluyen restos identificables de foraminíferos y conchas de invertebrados y sus firmas químicas encontrados dentro de los estucos (Riquelme y Alvarado-Ortega, 2010; Riquelme *et al.*, 2010).

Durante la etapa de identificación de materiales fósiles del mencionado proyecto, señalada como una de las primeras labores emprendidas en el mismo, se lograron identificar elementos fósiles comunes entre aquellos colectados durante la prospección geológico-paleontológica dentro y fuera de la ciudad maya de Palenque y aquellos recolectados por los arqueólogos dentro de la ciudad maya de Palenque. En cumplimiento a uno de los objetivos planteados en el proyecto del que se desprende la presente tesis, se describen en esta sección algunos de estos elementos fósiles.

Los peces fósiles del Paleoceno

En la Formación Tenejapa, los peces fósiles fueron encontrados en lajas de material dolomítico, recuperados en distintos afloramientos dentro y fuera del sitio arqueológico de Palenque (Cuevas-García & Alvarado-Ortega, 2008, 2009).

En Palenque existen dos lajas de dolomía portadora de peces fósiles de la Formación Tenejapa, recuperadas en la zona arqueológica de Palenque, que portan esqueletos completos y fragmentados; así como distintos elementos óseos aislados (Figura de las lajas). La primera de estas lajas (cuyo número de registro en el inventario INAH es 10.335185) fue recuperada por Ruz-Lhullier (1959: 53) entre los escombros de El Palacio. La segunda laja (sin número de catálogo formal pero registrada como REG 1637 PJ10) fue descubierta por González-Cruz (1958:208) como una de las rocas que cubría el acceso a la Tumba del Edificio 3 del Grupo Murciélagos. Algo peculiar es que ambas lajas muestran fósiles en sus dos caras.

Durante la prospección a lo largo de los afloramientos de la Formación Tenejapa dentro del sitio arqueológico de Palenque. Se corroboró que bloques de estas rocas fueron empleados en la construcción de muros, pisos, techos, pisos de esta ciudad; y además, que muchos de los edificios mayas fueron construidos sobre estas rocas. Esta observación confirma que la Formación Tenejapa estaba siendo explotada por los Mayas Palencanos como fuente de materia prima para construir su ciudad.

Una de las prospecciones dentro de Palenque, se llevó a cabo a pocos metros al sur del Edificio XXVI, donde Barnhart (2001:17) reportó la presencia de una posible cantera prehispánica. Desafortunadamente, en este lugar no fueron encontradas evidencias directas (herramientas, cerámica, etc.) que permitan reconocerlo como un lugar donde hayan sido explotadas estas rocas; sin embargo, al tomar muestras en este afloramiento, se descubrió un hueso dentario de un pez pycnodontiforme. Dado que las muestras de roca tomadas en Palenque carecen de microfósiles, algunos dientes de este pez fósil fueron extraídos para determinar la edad de esas rocas y corroborar su pertenencia a la Formación Tenejapa. Las proporciones observadas de los isótopos estables de estroncio 86 y 87 ($Sr^{87}/^{86}Sr$) en estos dientes fósiles señalan que su antigüedad es de 63 millones de años [edad Daniano (65,5 - 61,1 Ma)], lo cual corresponde a la edad Paleocénica sugerida para esta formación (Cuevas-García & Alvarado-Ortega, 2008, 2009).

Otros sitios prospectados de la Formación Tenejapa, fuera del sitio arqueológico de Palenque, son: La Cantera de División del Norte y la Cantera Belisario Domínguez, que se encuentran en los alrededores de Palenque (Cuevas-García & Alvarado-Ortega, 2009).

Como ya se mencionó, el ejemplar aquí estudiado fue colectado en el primero de estos sitios. Aunque las relaciones estratigráficas entre estos dos sitios aún es motivo de estudio, éstas muestran litología y fósiles semejantes; lo que hace posible reconocerlas como parte de la Formación Tenejapa. En la Tabla 7 se presenta un listado preliminar de los taxones hasta ahora recuperados en rocas de la Formación Tenejapa, dentro del sitio prehispánico de Palenque y sus alrededores.



Figura 23. Los peces fósiles de la Formación Tenejapa encontrados dentro del sitio arqueológico de Palenque. A y B, Foto y dibujo de la roca y los peces conservados en la parte (A) y contraparte (B) del la laja REG 1637 PJ10 vistas en sus caras anterior y posterior; C y D, Foto y dibujo de la roca y los peces conservados en la parte (C) y contraparte (D) del la con número de registro en el inventario del INAH 10.335185.

Escalas igual a 10 cm.

Desafortunadamente, durante el desarrollo del presente estudio, no fue posible contar con la laja con peces descubiertas en el sitio arqueológico de Palenque, reportada por Sapper (1899) y Mülleried (1951); sin embargo, de acuerdo con el estudio superficial del segundo de estos autores, los restos de peces conservados en ella pertenecen al género *Pycnodus* Agassiz, 1833(pycnodontiformes) y a un teleósteo indeterminado. De acuerdo con Alvarado-Ortega (2010, com. pers.) los pycnodontes recuperados en las canteras División del Norte y Belisario Domínguez, podrían no pertenecer a este género ya que presentan características intermedias entre *Pycnodus* y *Oropycnodus* Poyato-Ariza y Wenz, 2002, actualmente los únicos miembros de la subfamilia Pycnodontinae (Poyato-Ariza y Wenz, 2002). La observación anterior, sumada a la posible pérdida de la laja referida por los dos primeros autores, no permite llevar más lejos este estudio y por ello, todos los pycnodontes recuperados dentro y fuera de Palenque serán referidos aquí simplemente como *Pycnodus?* en espera de que su estatus taxonómico sea aclarado más adelante (Alvarado-Ortega, en preparación).

Es notable que la diversidad de Perciformes en los yacimientos de la Formación Tenejapa sean inusualmente altos, en comparación con otras localidades paleocénicas donde se han encontrado perciformes fósiles. Hasta el momento, cuatro formas están plenamente identificadas, tres formas tentativamente identificadas como “Serranidae”, incluyendo el ejemplar JAO 70, y posiblemente por el ejemplar número nueve de la laja 10.335185 (Figura 23, D)] y uno como miembro de la familia Lutjanidae. Otros grupos taxonómicos encontrados en esta formación incluyen al menos una forma clupeiforme, un osteoglossomorfo, anguilliformes, gonorynchiformes y otros peces teleosteos que aún no

han sido identificados (Tabla 7). Otros fósiles están representados por una tortuga, impresiones de hojas y un cangrejo muy mal conservado.

Tabla 7.- Peces fósiles de la Formación Tenejapa encontrados dentro y fuera del contexto arqueológico de la ciudad Maya de Palenque (García-Cuevas y Alvarado-Ortega, 2008, 2009; Alvarado-Ortega, 2010, com. pers.).

Taxa	Prospección y lajas recuperadas en el sitio Arqueológico de Palenque	Cantera División del Norte	Cantera Belisario Dominguez
<i>Pycnodus?</i>	✓	✓	✓
Osteoglossiformes		✓	
Clupeiformes	✓	✓	✓
Anguilliformes			✓
Gonorynchiformes	?	✓	
"Serranidae" X x	✓	✓	✓
"Serranidae" forma 1		✓	
"Serranidae" forma 2		✓	✓
Lutjanidae	✓	✓	
Otros fósiles			
Teleósteos no determinados	✓	✓	✓
Tortuga		✓	
Cangrejo		✓	
Hojas		✓	✓

Los peces fósiles del Mioceno

Los peces fósiles del Mioceno recuperados en el proyecto INAH-UNAM ya mencionado, del cual se desprendió la presente tesis,proviene de la localidad llamada El Gato, ubicada a cerca de 7 km al este de Palenque, donde se detectaron evidencias de actividad humana, asociadas a un yacimiento fosilífero abundante y diverso (García-Cuevas y Alvarado-Ortega, 2008, 2009; Alvarado-Ortega, 2010); así como los márgenes del río Chacamax, entre la ciudad de Palenque y El Gato. Ambas localidades son afloramientos de la Formación Tulijá de edad Miocénica (Figura 6).

En El Gato, la alteración de la abundancia y diversidad de los fósiles en el sitio está asociada a la presencia de restos de cerámica que evidencian que los mayas explotaban este sitio, de donde posiblemente pudieron recuperar los dientes de tiburón como los

encontrados en ofrendas de Palenque, al mismo tiempo, que extrajeron moluscos fósiles conchas de carbonato de calcio que al parecer fueron aprovechados en la producción de cal y como elementos de carga en los estucos de Palenque (Riquelme *et al.*, 2011). Aún cuando gran parte de los fósiles recuperados en El Gato aún se encuentran bajo estudio, los peces fósiles recuperados son dientes de raya (Myliobatiformes), dientes de tiburón (Carcharhinidae) y dientes de otros peces indeterminados. En el sitio también fueron recuperados restos de cangrejos, fragmentos de costillas de manatí, galletas de mar, erizos de mar, gasterópodos, bivalvos, foraminíferos, ostrácodos, corales, galerías de gusanos tubícolas, entre otros (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009). Estos mismos fósiles también fueron encontrados en los márgenes del Río Chacamax, en donde también fueron recuperados un diente de tiburón *Carcharodon megalodon*, un cráneo y preopérculos con márgenes serrados (posiblemente de Perciformes) (Alvarado-Ortega, 2010, com. pers.)

En Palenque, los restos de peces fósiles recuperados en contextos arqueológicos semejantes a los encontrados en los yacimientos miocénicos de la Formación Tulijá, explorados incluyen: “dientes de tiburón” encontrados en el contenido de una vasija redonda encontrada como ofrenda en el piso del Templo de la Cruz Foliada (Ruz-Lhuillier, 1958a: 85-88); en el altar al centro de la plaza entre el Templo de la Cruz Foliada y el Templo del Sol (Ruz-Luhillier, 1958b:146); en el contenido de una caja cilíndrica con una cavidad tallada en forma de cruz, encontrada en el Templo V del Grupo Norte (Ruz-Lhuillier, 1958c:247); en asociación con los huesos humanos exhumados en la Tumba 7 del Edificio 5 del Grupo B (González-Cruz, 1993); en la Tumba 1 exhumada en el Edificio 2-B del Grupo C; como parte de los “basureros” de El Palacio, el Conjunto Piedras Bolas (Venegas-Durán, 2005: 58-59); y en el relleno del corredor 2-3 del Edificio 3 del Grupo B (ver también García-Cuevas y Alvarado-Ortega, 2008). Todos estos hallazgos representan dientes de tiburones megalodontes (*Carcharodon megalodon*).

Otros restos fósiles de tiburón encontrados dentro del contexto arqueológico Palenque por Ruz-Lhuillier (1958a: 79; veáse también García-Moll, 2007: 262, lam. XVIII) son un diente referido a la especie “*Odontaspis cuspidate*” y siete vertebras descritas como “elasmobranquios terciarios” que fueron depositadas como parte de la Ofrenda II encontrada en el Templo de la Cruz.

Otros hallazgos de fósiles dentro del contexto arqueológico de Palenque incluyen, fragmentos de espinas de raya encontrados en: el relleno del Cuarto 6 del Edificio 6 del Grupo B; en asociación con los restos humanos exhumados en la Tumba 7 del Edificio 5 del Grupo B; dentro de la Tumba III exhumada en el Templo del Conde (Ruz-Lhuillier, 1958d: 208, fig. 14-v, lám. XLVIII-m); como parte de la Ofrenda I encontrada en el Templo de la Cruz (Ruz-Lhuillier, 1958a: 79) [este ejemplar fue descrito como *Myliobatis* sp., probablemente *M. serratus* o *M. magister* (véase también García-Moll, 2007: 262, lám. XVIIIa)]; en la Ofrenda II del Templo de la Cruz (Ruz-Lhuillier, 1958a: 76-79, fig. 4i, lám. XVIIIb) [este ejemplar fue descrito como *Myliobatis* sp. (véase también a García-Moll, 2007: 262, lám. XVIIIb)]; y en asociación con un diente de tiburón y huesos de ave (recientes?), encontrado en conjunto con restos de jade, colocados como una ofrenda conservada en una vasija desenterrada en el templo del Sol (Fernández, 1991:240).

Aún cuando es cuestionable postular que todos los fósiles arriba mencionados, encontrados dentro del contexto arqueológico de Palenque, fueron recuperados en los yacimientos de la Formación Tulijá en torno a esta ciudad, hasta el momento sólo se han colectado un diente de *Charcharodon megalodon* y de otros tiburones, rayas y peces aún no determinados; estudios recientes han permitido reconocer que los palencanos explotaban yacimientos similares para extraer materias primas para producir estuco (Riquelme *et al.*, 2011). Además, las galletas de mar y los foraminíferos encontrados en El Gato y en el río Chacamax, son semejantes a aquellos reportados por Mülleried (1951) y otros que se encuentran depositados en las colecciones de Palenque, conservadas en el Museo de sitio (Alvarado-Ortega, 2011, com. pers.).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Después de la afirmación de que ~~no~~ hay diferencia filogenética entre los Percomorpha, Percoidei y Perciformes *sensu* Johnson y Patterson, 1983, porque los ~~percoidei~~ "están dispersos a través de todo el grupo Percomorpha", expresada por Smith and Craig (2007:48) a partir de un análisis filogenético molecular; el esfuerzo por clasificar los peces perciformes paleocénicos de la Formación Tenejapa, en Chiapas, parecería vano y de poca importancia porque como ya se vio, éste pez es sin duda un percomorfo pero es imposible ubicarlo dentro de las taxones percoidei. Así pues, en primer lugar deberían redoblar los esfuerzos por encontrar las sinapomorfias osteológicas de los grupos definidos en esta y otras teorías filogenéticas emergentes a partir de un diverso y abundante registro neontológico de peces percomorfos; antes de tener la posibilidad de interpretar su registro fósil, que por mucho, es más escaso e incompleto. Buscar estas posibles sinapomorfias osteológicas en los percomorfos vivos es una labor que está más allá de los alcances del presente trabajo; no obstante, en esta sección es posible señalar las implicaciones que la descripción de JAO 70 tiene dentro del escenario evolutivo de los percomorfos.

Por otro lado, este enorme ~~problema pendiente~~ que para la ictiología moderna representa la ausencia de una hipótesis de consenso de las relaciones filogenéticas de los Perciformes (y ahora también de los Serranidae, Percoidei y Percomorpha, entre otros), se encuentra apoyado en tres cuestiones por el momento irresolubles que son (Nelson, 1994, 2006; entre otros):

- 1) El enorme número de taxones incluidos en este grupo (al menos 20 subordenes, 160 familias, 1539 géneros y 10033 especies) dificulta su estudio detallado e inclusión en un análisis filogenéticos integral.
- 2) La extrema escasez de perciformes en el registro fósil (principalmente pre-eocénicos) no permite reconocer la expresión de los patrones morfológicos (osteológicos) en estos

procesos a través del tiempo. Esto ha provocado que hasta el momento no sea posible reconocer claramente las posibles rutas o procesos evolutivos del grupo ni generar una clasificación moderna (filogenética) adecuada.

- 3) La repentina aparición de peces altamente especializados en el registro fósil a partir del Eoceno [en algunas localidades como Monte Bolca, Italia (Bannikov, 2006; Bannikov y Carnavale, 2005, 2009, 2010); Green River, USA (Grande, 1984); Danekrae, Dinamarca (Bonde *et al.*, 2008); entre otras], representantes de una amplia gama de familias. Este fenómeno, recientemente reconocido como un evento de “disparidad” de los Percomorfos por Friedman (2010), como en el caso anterior, tampoco permite reconocer el orden de aparición de los rasgos que definen a los distintos taxones percomorfos y entorpece la generación de una teoría evolutiva y clasificación sistemática adecuados para estos peces.

En el presente escenario, en donde el establecimiento de una clasificación (filogenética) de los percomorfos parece ser un objetivo no-próximo a lograrse, y donde aún prevalece el ínfimo conocimiento de la diversidad taxonómica y morfológica de los perciformes paleocénicos. El presente trabajo es importante porque en este se describe un género y especie nuevos a partir del ejemplar JAO 70 que representa el perciforme fósil más completo y antiguo de México, el primer perciforme paleocénico de toda Norteamérica, y una forma basal dentro de los Perciformes cercana a la subfamilia Serraninae. No obstante, más allá de la del valor taxonómico que estas observaciones ya tienen, el reconocimiento de JAO 70 adquiere su mayor importancia debido a que aporta datos complementarios en los siguientes aspectos generales relacionados con su historia evolutiva de los perciformes.

1. Incremento en la diversidad paleocénica de peces perciformes.

Como se demostró en el ejercicio comparativo desarrollado en el presente trabajo el ejemplar JAO 70 (representado por el este ejemplar y posiblemente por un ejemplar (9) conservado en la laja con registro del INAH 10.335185 que fue recuperada en el contexto arqueológico de Palenque (Figura 23 D) representa una forma perciforme basal con rasgos muy parecidos a observados en los Serraninos. Hace cerca de 50 años,

cuando Patterson (1964) analizó la diversidad de los perciformes fósiles, observó que estos no contaban con un registro pre-paleogénico; sin embargo, sugirió que este grupo bien pudo originarse en el Cretácico. La actualización de la información brindada por Patterson (1964) con los datos de los Perciformes basales fósiles descritos más recientemente (señalados en el análisis comparativo de esta tesis), la diversidad de este grupo se ha incrementado para el Paleoceno e incluso hay algunas especies Cretácicas (Figura 24). Es notable que el número de formas perciformes encontradas en la Cantera División del Norte supera a todas las localidades en donde previamente fueron observados estos fósiles, incluyendo Nardo (Italia) (Bannikov,1991) donde recientemente fueron descritas tres especies, que por añadidura están representadas escasamente por ejemplares escasos, incompletos y/o mal conservados.

2. Reconocimiento de los patrones morfológicos basales de los perciformes.

De acuerdo con las causas enumeradas como responsables del patrón de especiación explosiva o disparidad que los perciformes presentaron en el paleoceno, documentado por Friedman (2010) y descrito a partir del surgimiento de nuevas morfologías, se señala que los perciformes fue el grupo que sustituyó a los grupos que desaparecieron durante el límite Cretácico-Paleoceno (K/P). En este trabajo se señala que los grupos que desaparecieron durante el K/P son formas altamente especializadas incluyendo a depredadores activos (Pachyrhizodontidae, Enchodontidae y Cimolichthyidae, entre otros) y nadadores especializados (Saurodontidos y Aspidorhynchidae, entre otros Figura 25). Aún más, dentro del análisis de componentes principales desarrollado por este autor (en la Figura 19, RW1 y RW2 representan estos componentes) para comprobar que la disparidad de los perciformes durante el Paleoceno se manifestó como el desarrollo explosivo en la diversidad de nuevas formas (que a la vez está ligado con un incremento diversidad taxonómica), es notable que los perciformes fue el grupo de acantopterigios que, de manera más rápida y contundente, ocupó los morfoespacios ocupados por las peces que desaparecieron en el límite K/P y además ocuparon mayores morfoespacios (formas en nuevas) (Figura 25).

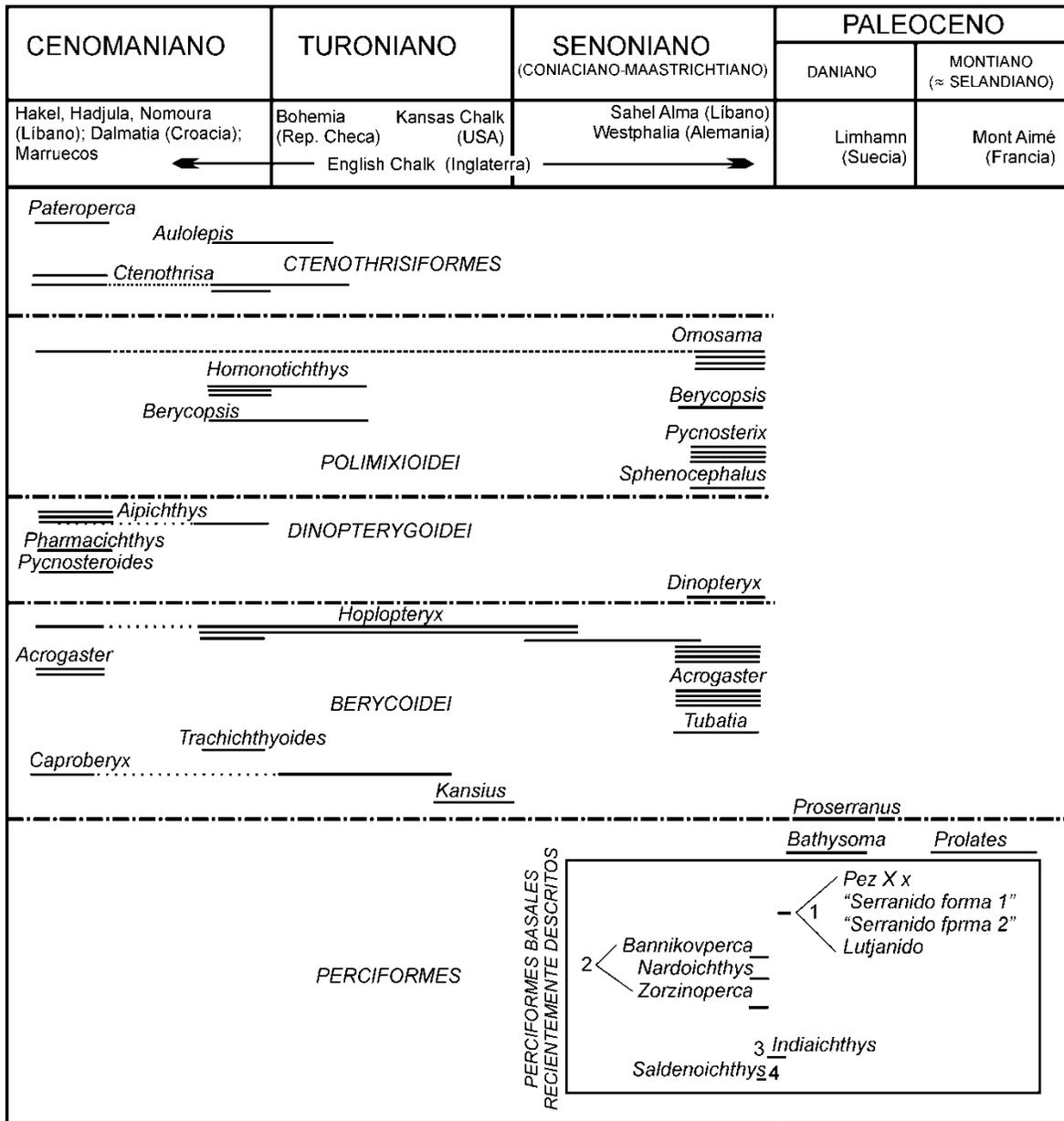
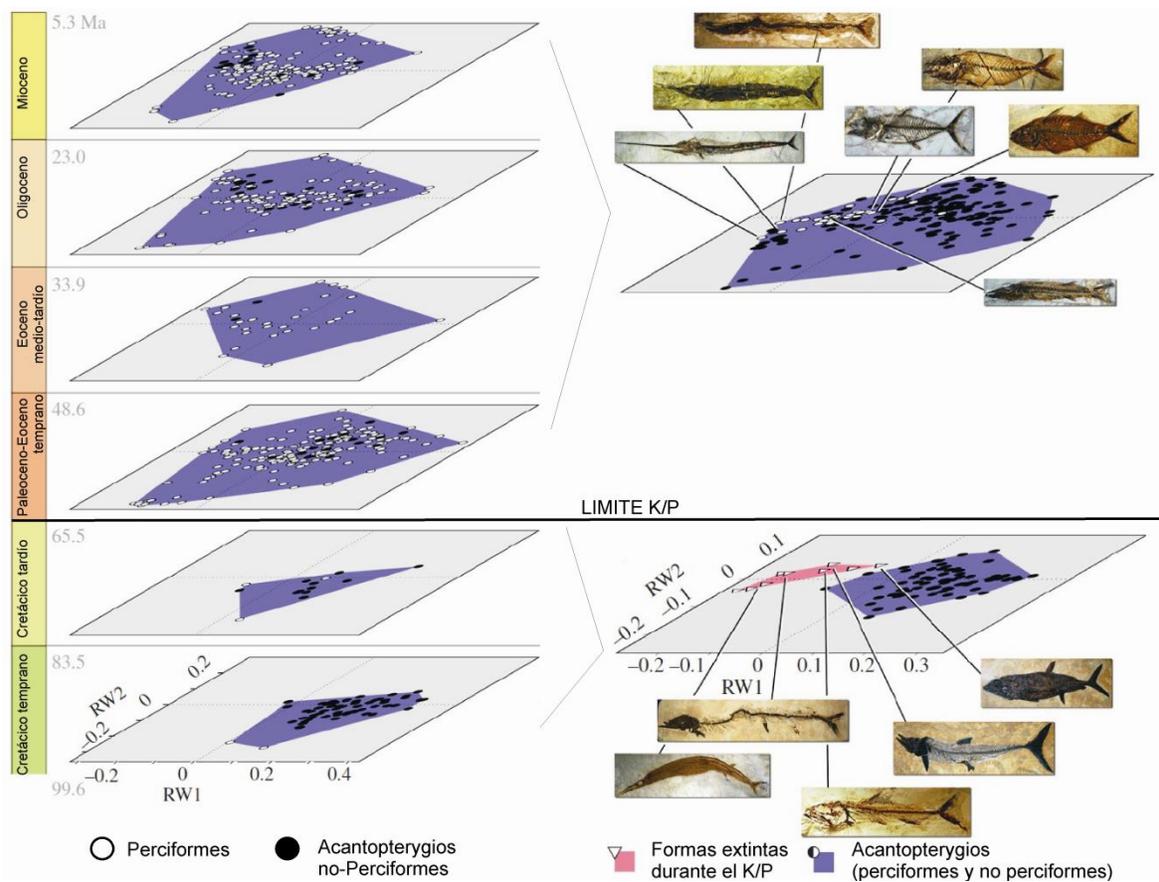


Figura 24. Distribución de Acantopterigios incluyendo los Perciformes recientemente descritos (modificado a partir de Patterson, 1964:fig. 99). Localidades de los perciformes recientemente descritos: 1, Cantera División del Norte (Formación Tenejapa), Palenque, Chiapas; 2, Nardo, Italia; 3, Meseta del Deccan, en las cercanías de Bamanbor, India; 4, Provincia de Mendoza (Formación Saldeño), Argentina.



Friedman ,2010. Figura 25. Diversidad morfológica de los Acantopterygios (expresada en el resultado de un análisis de componentes principales (RW1 y RW2)), incluyendo Perciformes y no-Perciformes, durante el periodo Cretácico-Mioceno (según Friedman, 2010: figs 2 y 3).

Dado que una de las conclusiones de Friedman (2010) señala que los perciformes sustituyeron principalmente a los peces especializados en la depredación; es posible reconocer que los primeros perciformes debieron ser formas no-especializados, con pocos rasgos suficientemente diferenciados (o especializados) que pudieran ser empleados para reconocer su diversidad taxonómica. En este sentido, la Forma X x de Palenque representa un pez muy parecido a otros perciformes del Cretacico-tadio-Paleoceno (i.e. *Indiaichthys* y *Saldenoichthys*) y a los perciformes hasta ahora considerados como basales (i.e. Serraninae). Esta observación es importante y debe ser

reconocida como una aleta para todos los paleoictiologos que alguna vez enfrenten la labor de describir y coleccionar peces perciformes cercanos al límite K/P, pues fácilmente podría incurrirse en una subestimación taxonómica del registro real, por que como ya se vio existe una baja diversidad morfológica de estos peces que no necesariamente representa un baja biodiversidad.

LITERURA CITADA

- Alaniz Galvan, A. & J. Alvarado Ortega. 2009. Primer registro de peces fósiles Paleocénicos del Orden Perciformes en México. XI Congreso Nacional de Paleontología, Centro de Geociencias, Campus UNAM-Juriquilla, Queretaro, 25 -27 de febrero del 2009. Libro de Resúmenes, p. 78.
- Ahlstrom, E. H., J. L. Butler, & B. Y. Sumida. 1976. Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the eastern Pacific: kinds, distributions, and early life histories and observations on five of these from the northwest Atlantic. *Bulletin of Marine Science* 26(3):285-402.
- Alvarado-Ortega, J. 2005. Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la cantera Tlayúa, Puebla, México. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, UNAM, México, 302 p.
- Alvarado-Ortega, J., K. A. González-Rodríguez, A. Blanco-Piñón, L. Espinosa-Arrubarrena, & E. Ovalles-Damián. 2006. Mesozoic Osteichthyans of Mexico. pp 169-207, in: Vega, F. J., Nyborg, T. G., Perrilliat, M. C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S. R. S., Quiroz-Barroso, S. A. (eds.), *Studies on Mexican Paleontology, Topics on Geobiology*, v. 24, 326 pp. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Alvarado-Ortega, J., M. Cuervas García, E. Ovalles-Damián & L. Espinosa-Arrubarrena. 2009. Estudio de dos localidades fosilíferas explotadas en tiempos prehispánicos por los Mayas de Palenque, Chiapas. XI Congreso Nacional de Paleontología, Centro de Geociencias, Campus UNAM-Juriquilla, Queretaro, 25 -27 de febrero del 2009. Libro de Resúmenes, p. 7.
- Aranda-Manteca, F.J. 1994. Vertebrados marinos de la Misión, Baja California, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Baja California, México, 197 p.

- Arratia, G., A. López-Arbarello, G.V.R. Prasad & J. Kriwet. 2004. Late Cretaceous-Paleocene percomorphs (Teleostei) from India- early radiation of perciformes, 635-663 pp., 18 figs. In-: G. Arratia, M. V. H. Wilson & R. Cloutier (eds.): Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Bannikov, A. F. & G. Carnavale. 2005. The Eocene *-Dules* temnopterus Agassiz, 1836 from Monte Bolca, and the problem of classifying fossil percoid fishes. *Palaeontographia Italica* 91: 69-84.
- Baldwin, C. Morphology of Larvae of American Anthiinae (Teleostei: Serranidae), with comments on relationships within the subfamily. *Copeia*, 1990 (4): 913-955.
- Baldwin, C.C. & G.D. Johnson. 1993. Phylogeny of the Epinephelinae (Teleostei: Serranidae). *Bulletin of Marine Science* 52:240-280.
- Bleeker, P. 1859. *Enumeratio specierum piscium hujusque in Archipelago Indico observatorum*. 4 [quatro] xxxi+276 pp., Batavia
- Böese E. 1905. *Reseña acerca de la geología de Chiapas y Tabasco*. Boletín del Instituto Geológico de México, 20: 1-116.
- Bonde, N., S. Andersen, N. Hals & S.T. Jakobsen. 2008. *Danekræ – Danmarks bedste fossiler*. Copenhagen, Gyldendal. 224 pp.
- Castro-Aguirre, J.L., H.S. Espinosa-Pérez & J.J. Schmitter-Soto. 1999. *Ictiofauna estuarino- lagunar y vicaria de México*. Serie Biotecnologías. Editorial Noriega Limusa-IPN, México, 81-87 p.
- Castro-Aguirre, J.L. 1999. *Ictiofauna estuarino lagunar y vicaria de México*. Ed. Limusa, IPN. México. 81-87p.
- Casier, E. 1967. *Le landenien de Dormaal (Bradant) et sa faune ichtyologique*. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Mémoires, 56:1-66.
- Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. 1999. *Código de Nomenclatura Zoológica Internacional*, cuarta edición. Consejo Superior de Investigación Científica,

- Museo Nacional de Ciencias Naturales, España, 156 p.
- Cuevas-García, M. & J. Alvarado-Ortega. 2009. Estudio arqueológico y paleontológico de los fósiles marinos que proceden del sitio de Palenque, Chiapas -Informe de la primera temporada de campo 2008-. Instituto Nacional de Antropología e Historia, 54 p.
- Cuvier, G. 1817. Le Règne animal distributé d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux at d'introduction à l'anatomie comparée. Paris, Vol. 2, 532 pp.
- Cuvier, G. 1828. In: Cuvier, G. & A. Valenciennes, Clasification of fishes, 2. Paris.
- Davis, J.W. 1890. On the fossil fishes of the Cretaceous formations of Scandinavia. Science Transactions of Royal Dublin Society, 4(II): 363-434 + 19 pls.
- Dettai, A., & G. Lecointre. 2005. Further support for the clades obtained by multiple molecular phylogenies in the acanthomorph bush. Comptes Rendus Biologies, 328 (7): 674-689.
- Eschmeyer, W.N. 1998. Catalog of Fishes. Special publication No.1 of the Center for Biodiversity Research and Information, California Academy of Sciences, 2095 pp.
- Fahay, M.P. 1983. Guide to the Stages of Marine Fishes Occurring in the Western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the Southern Scotian Shelf. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 4: 3-423.
- Friedman, M. 2010. Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. Proceedings of the Royal Society, Serie B, Biological Sciences, 277(1688): 1675-1683.
- Ferrusquilla-Villafranca, I. 2000. First paleogene selachifauna of the middleamerican-caribbean-antillean region, La Mesa Capoya, westcentral Chiapas-geological settings. Revista Mexicana de Ciencias. 17(1): 1-23.
- Gaudant, M. 1972. Recherches sur l'anatomie et systematique des Ctenothrissiformes et des Pattersonichtyformes (Poissons télèostéens) du cénomaniens du Liban. Série. C, Sciences de la Terre, Tomo XLI, 7-11 p.

- Gill, A. C., & R. D. Mooi. 2002. Phylogeny and systematics of fishes, pp. 15-42 in: Handbook of Fish Biology and Fisheries (P. J. B. Hart & J. D. Reynolds, eds.) Blackwell Publishing.
- González-Cruz, A. 1993. Trabajos Arqueológicos en Palenque, Chiapas - Informe, Volumen VII Serie Informes de Campo 6, INAH.
- Gosline W.A.1966. The limits of the fish familia serranidae with note on other lower percoids. Proceedings of the California Academy of Science. 33(6):91-112.
- Gosline W.A. 1968. The suborders of perciform fishes. Proceedings of the United States National Museum, 124, 1-78.
- Gosline, W.A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. University of Hawaii Press, Honolulu, 208 pp.
- Grande, L. 1984. Paleontology of the Green River Formation, with a review of the fish fauna. Segunda edición, Bulletin of the Wyoming State Geological Survey 63, 334 p.
- Gregory, W.K. 1959. Fish skulls a study of evolution of natural mechanism. Noble Offset Printers, INC. New York.
- Günther, A. 1859.Catalogue of the fishes in the British Museum.Catalogue of the acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum.Gasterosteidae, Berycidae, Percidae, Aphredoderidae, Pristipomatidae, Mullidae, Sparidae. v. 1: i-xxxi + 1-524.
- Imamura, H &M. Yabe. 2002.Demise of the escorpaneiformes (Actinopteriigy: Percomorpha): An alternative phylogenetic hypothesis. Bulletin fish. Sci. Hokkaido Univeristy. 53(3).107-128
- Iwami, T. 1985. Osteology and relationships of the family Channichthyidae. Memories of National Institute of Polar Research, Tokyo, Series E, Biology and Medical Science 36: 1-69.
- Johnson, G.D.1975.The procurrent spur:an undescribed perciform caudal characteron its phylogenetic implication. Occ.Pap. Cal.Acad.Sci. 121:1-23

- Johnson, G.D. 1980. The limits and relationships of the Lutjanidae and associated families. Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, volume 24, University of California Press. 114. P.
- Johnson, G.D. 1983. *Niphon spinosus*: A primitive epinepheline serranid, with comments on the monophyly and interrelationships of the Serranidae. Copeia 1998: 777-787.
- Johnson, G.D. & C. Patterson. 1993. Percomorph phylogeny: A survey of acantomorphs and new proposed. Bulletin of marine science. 52(1): 554-626.
- Jordan, D.S. & Gilbert, J.Z. 1919. Fossil fishes of the Miocene (Monterey) Formations: Fossil fishes of southern California. Stanford University
- Kendall, A.W. 1976. Predorsal and associated bones in Serranids and Grammistid fishes. Bulletin of marine science. 26(4):585-592.
- Leriche, M. 1938. Contribution à l'étude des poissons fossiles des pays riverains de la Méditerranée américaine (Venezuela, Trinité, Antilles, Mexique). Mémoires de la Société Paleontologique Suisse, vol. 61, pp. 1-42.
- Lindberg, G. U. 1974. Fishes of the world. A Key to families and checklist. A Harstedt press book John Wiley and sons Inc.
- López-Arbarello, A., G. Arratia, & A. Tunik. 2003. *Saldenioichtys remotus* gen. et. sp. Nov. (Teleostei, perciformes) and other acantomorph remains from Maastrichtian Saldeño Formation Mendoza, Argentina. Mitteilungen Aus Dem Museum Fuer Naturkunde In Berlin, 6: 161 – 172 p.
- Mullerried, F.K., 1951, Algunos fósiles marinos del Terciario Inferior y Medio de Palenque, Chiapas. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 12(1-4):209-227.
- Meisler, M. 1987. Limits and relationships of serranid seabasses, with revisions of *Serranus* and *Mentiperca* (Pisces Serranidae). Ph.D. Thesis. University of Southern California
- Mesneses-Rocha, J.J. 1985. Tectonic evolution of the Strike-slip fault province of

- Chiapas, Mexico: Master's thesis, University of Texas at Austin. 315 p.
- Meneses-Rocha, J.J., 2001. Tectonic evolution of the Ixtapagrabén, an example of strike-slip basin of Southeastern Mexico: implications for Regional Petroleum Systems, *in* C. Bortolini, R.T. Buffer, and A.C. Cantú-Chapa, eds. The western Gulf of Mexico Basin: Tectonics, sedimentary basins and petroleum systems: AAPG Memoir 75, p.183-216.
- Müller, J. 1845. Über den Bau und die Grenzender Ganoiden, und über das natürliche System der Fische. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1845 (for 1844): 117-216.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world. John Wiley and Sons, Inc. New York. 3a. edición. 600 p.
- Nelson, J. 2006. Fishes of the world. Ed. John Wiley and sons, Inc. New Jersey. 4a edición, 601 p.
- Otero, O. 2004. Anatomy, systematics and phylogeny of both recent and fossil latid fishes (Teleostei, Perciformes, Latidae). Zoological Journal of the Linnean Society, 141:81-133.
- Patterson, C. 1964. A review of Mesozoic acanthopterygian fishes with special reference to those of English chalk. Department of Biology, London. Vol.247, 213-217 p.
- Patterson, C. & D.G. Johnson. 1995. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 559: 1-84.
- Pinna, M.C.C. 1996. Teleostean monophyly. pp.147-162 *In*: Interrelationships of fishes (Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & G.D. Johnson (eds). San Diego: Academic Press.
- Pondella, D.J., M.T. Craig & P.C. Frank. 2003. The phylogeny of *Paralabrax* (Perciformes serranidae) And allied taxa inferred from partial 16S y 12S mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 176-184.
- Poyato Ariza, F.J., Wenz, S. 2002. A new insight onto picnodontiform fishes. *Geodiversitas*, 24(11): 139-248.
- Quezada, M.J.M. 1987. El Cretácico medio superior y el límite cretácico superior terciario inferior de la Sierra de Chiapas. *Boletín Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*,

39(1):3-98.

- Riquelme, F. & J. Alvarado-Ortega. 2010. Arqueometría en Palenque: paleoquímica en el estudio del estuco en el Templo de las Inscripciones. Congreso Internacional de Mayista una historia milenaria: La lucha de los mayas por su permanencia. Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, Gobierno del Estado de Tlaxcala. Libro de Resúmenes, p. 5.
- Riquelme, F., J.L. Ruvalcaba-Sil, M. Cuevas-García & J. Alvarado-Ortega. 2010. Palaeochemical signatures of fossil material present in Mayan lime plaster from the Temple of Inscriptions, Palenque, México. 38th International Symposium on Archaeometry; Tampa, Florida, USA, May 10-14, Abstract book, p. 48.
- Riquelme, F., M. Cuevas-García, J. Alvarado-Ortega & J.L. Ruvalcaba Sil. 2011. Fósiles marinos del Templo de las Inscripciones. *¿Como Ves?*, 147:16-19.
- Roberts, D.C. 2003. A New species of trumpeter (Teleostei; Perciformes; Latridae) from the central South Pacific Ocean with taxonomic review of striped trumpeter *Latris lineta*. Journal of the Royal Society of New Zealand. 33(4): 731-754.
- Rojas, J.R. & G. Pequeño. 2001. Revisión taxonómica de especies de las subfamilias Epinephelinae y Serraninae (Pisces Serranidae) de Chile. Revista de Biología Trópic. 49(1):157-177.
- Rojo, A.L. 1988. Diccionario enciclopédico de anatomía de peces. Monografías del Instituto Español de Oceanografía N° 3: 1- 566.
- Rosen, D.E. 1973. Interrelationships of higher teleostean fishes. In Greenwood, P.H., Miles, R.S. & Patterson, C. (eds). Interrelationships of Fishes: 397-513, Academic Press, London.
- Russell, C.B. 2000. Review of the southern temperate fish family Aplodactylidae (Pisces Perciformes). Journal of Natural History, 34: 2157-2171.
- Ruz-Lhuillier, A. 1959. Guía oficial de Palenque. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Córdoba, México, 49 p.
- Sapper, K., 1894, Informe sobre la geografía física y la geológica de los estados de Chiapas

- y Tabasco. Agricultura, Boletín Minería e Industria de México, 3: 67-97.
- Sapper, K. 1896. Sobre la geografía física y la geología de la península de Yucatán: Instituto Geológico de México, Boletín 3, 57 p.
- Sapper, K. 1899. Ueber Gebirgsbau und Boden des noerdlichen Mittelamerika. Peterm. Mitt., Erg. Heft 127. Gotha.
- Schubert, R. 1909. Fischreste, p. 687-691 in: F. Toula, Eine junglerlidre Fauna von Gatun am Panama-Kanal. Jahrbuch der kaiserlich-koniglichen geologischen Reichsanstalt, Bd. 58.
- SGM, 2006 a. Carta Geológico-Minera Estados de Chiapas y Tabasco; escala 1:500 000. Servicio Geológico Mexicano, Secretaria de Economía.
- SGM, 2006 b. Carta Geológico-Minera Tenosique E15-9; Chiapas, Tabasco y Campeche, escala 1: 150 000. Servicio Geológico Mexicano, Secretaria de Economía.
- Rosen, D.E. 1985. An Essay on Euteleostean Classification. American Museum Novitates, 2827:1-57.
- Smith, L. & T.M. Craig. 2007. Casting the Percomorph Net Widely: The Importance of Broad Taxonomic Sampling in the Search for the Placement of Serranid and Percid Fishes. Copeia, 2007(1): 35-55.
- Smith, L. 2010. Promoting resolution of the Percomorph Bush: A Reply to Mooi and Gill. Copeia, 2010(3):520-524.
- Smith, C.L. & R. M. Bailey. 1961. Evolution of the dorsal-fin support of percoid fishes. Papers of Michigan Academy of Sciences, Arts and Letters, 46:345-363.
- Smith, W.L. & W.C. Wheeler. 2004. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution, 32(2): 627-646.
- Stiassny, M.L.J. 1986. The Limits and Relationships of the Acanthomorph Teleosts. Journal of Zoology, London, series B, 1:411-460.
- Stiassny, M.L.J. & A.J. Moore. 1992. A review of pelvic girdle of acantomorph fishes with

- comments on hypothesis of acantomorph intrarelationships. *Zoological Journal of Linnean Society*, 104:209-242, with 16 figures.
- Taverne, L. 2010. Les poissons créacés de Nardò. 32°. Trois nouveaux Perciformes: *Zorzinperca weverberghi* gen. et sp. nov., *Johnsonperca annavaccarii* gen. et sp. nov. et *Bannikovperca apula* gen. et sp. nov. (Teleostei, Percomorpha). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 34: 51-80.
- Tercierie, S., P. Pruvost, P. Bearez, R. Vignes-Lebbe & N. Bailly. 2010. Osteobase. World Wide Web, Electronic publication. www.mnhn.fi/osteobase version september 2010.
- Wiley, E.O., G.D. Johnson & W.W. Dimmick. 2000. The interrelationships of Acantomorph fishes: A total evidence using molecular and morphological data. *Biochemical Systematic and Ecology*, 28:319-350
- Wiley, E.O. & G.D. Johnson. 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. In: p. 123-182 in: Nelson, J. S., H.-P. Schultze & M.V.H. Wilson (eds.): *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Weiler, W. 1959. Miozäne Fisch-ototholiten aus der Bohrung S. Pablo-2 im Becken von Veracruz in Mexiko, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 109(1): 147-172.