



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Descripción de los peces fósiles del género *Enchodus* Agassiz, 1835  
(Teleostei, Aulopiformes), de la Cantera San José de Gracia  
(Cretácico, Turoniano), Molcaxac, Puebla.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

Alexis Enrique Romero García

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Jesús Alvarado Ortega



2013



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

## Hojas de datos del jurado

<b>1.- Datos del alumno (a)</b> Apellido paterno Apellido materno Nombre (s) Teléfono Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Carrera Número de cuenta	Romero García Alexis Enrique 46239366 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 30434495-4
<b>2.- Datos del tutor (a)</b> Grado Nombre (s) Apellido paterno Apellido materno	Dr. Jesús Alvarado Ortega
<b>3.- Datos del sinodal 1</b> Grado Nombre (s) Apellido paterno Apellido materno	M. en C. Luis Espinosa Espinosa Arrubarrena
<b>4.- Datos del sinodal 2</b> Grado Nombre (s) Apellido paterno Apellido materno	M. en C. Gabino De la Rosa Cruz
<b>5.- Datos del sinodal 3</b> Grado Nombre (s) Apellido paterno Apellido materno	M. en C. David Salinas Torres
<b>6.- Datos del sinodal 4</b> Grado Nombre (s) Apellido paterno Apellido materno	M. en C. Juan Carlos Campuzano Caballero
<b>7.- Datos del trabajo escrito</b> Título Número de páginas Año	Descripción de los peces fósiles del género Enchodus Agassiz, 1835 (Teleostei, Aulopiformes), de la Cantera San José de Gracia (Cretácico, Turoniano), Molcaxac, Puebla. 66 2013

---

Sitio en donde se desarrolló el trabajo:

DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGIA  
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM.

ASESOR

---

Dr. Jesús Alvarado Ortega

SUSTENTANTE

---

Alexis Enrique Romero García



Este trabajo se realizó en el Departamento de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM,  
bajo la asesoría del Dr. Jesús Alvarado Ortega.

---

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, por su apoyo al proyecto de investigación (IN106011) del que se derivó el desarrollo de la presente tesis

Debo expresar mi mayor y profundo agradecimiento a mis padres, Enrique Romero Hernández y Claudia Elizabeth García Ordoñez, quienes se unieron a esta locura y siempre entendieron a su hijo, papá eres el mayor ejemplo de constancia y de valor para salir adelante en la vida, te agradezco tus enseñanzas de ser perseverante, no tengo palabras para agradecerte el apoyo y entrega ya que sin ti esto no sería posible te adoro. A mi hermana Yozune y cuñado Gustavo quienes me dieron los mejores consejos para mantenerme siempre luchando. A ti ~~mi~~ "princesita" mi mayor agradecimiento ya que nunca dejaste de creer en mí y siempre estuviste a mi lado con una palabra de aliento y tu apoyo Te amo. Les dedico este trabajo a dos seres increíbles y únicos que llegaron a mi vida para convertirla en amor y dulzura, sé que ustedes estarán orgullosos de mí así como yo lo estaré siempre de ustedes los quiero chaparros. A mis Abuelos gracias por su apoyo y cariño. Sé que faltan muchas personas a quienes va dedicado esto pero me gustaría mencionar a Norma y a mi hermanita con quienes eh podido contar en momentos tan difíciles les agradezco permitirme ser parte de su familia.

Al Dr. Jesús Alvarado Ortega le agradezco su paciencia y enseñanzas, pero sobre todo por la amistad generada en este proceso, por su apoyo y consejos.

A mis sinodales, M. en C. Luis Espinosa Arrubarrena, M. en C. Gabino De la Rosa Cruz, M. en C. David Salinas Torres y M. en C. Juan Carlos Campuzano Caballero, les agradezco los consejos y apoyo en mejorar este escrito y por ser excelentes personas conmigo.

Por ultimo agradezco a mi segunda casa la Universidad Nacional Autónoma de México, en donde sin duda he pasado los mejores momentos de mi vida.

---

## ÍNDICE

Resumen.....	8
1 INTRODUCCIÓN.....	10
1.2 El género <i>Enchodus</i> .....	11
1.3 El registro de <i>Enchodus</i> en México.....	14
1.4 Objetivo.....	17
2 ÁREA DE ESTUDIO.....	18
2.1 Cantera San José de Gracia.....	18
2.2 Geología Regional .....	20
2.3 La Cantera San José de Gracia, un afloramiento de la Formación Mexcala.....	21
3 MATERIAL Y MÉTODO.....	26
3.1 Colecta del material fósil.....	26
3.3 Material de comparación .....	28
3.4 Abreviaturas institucionales .....	30
3.5 Abreviaturas anatómicas y datos merísticos .....	30
4 PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	31
4.1 Nota sobre la nomenclatura específica asignada.....	31
4.2 Material referido.....	32
4.3 Diagnósis.....	36
4.4 Descripción.....	36
4.5 Proporciones generales.....	36
4.6 Cráneo.....	39
4.7 Serie circumorbital.....	40
4.8 Mandíbula .....	40
4.9 Serie opercular y rayos branquiostegos.....	43
4.10 Suspensión hiomandibular.....	44
4.11 Columna vertebral.....	46
4.12 Aleta y cintura pectoral.....	47
4.13 Cintura y aleta pélvica.....	49
4.14 Aleta dorsal.....	50
4.15 Aleta anal.....	50

---

4.16 Aleta caudal.....	51
4.17 Escamas.....	53
5 ANÁLISIS COMPARATIVO Y DISCUSIÓN.....	53
6 CONCLUSIÓN.....	61
7 LITERATURA CITADA .....	63

## LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

- Figura 1. Representación artística de *Enchodus*.
- Figura 2. Características osteológicas de *Enchodus*
- Figura 3. Distribución del registro fósil de *Enchodus* previamente reportado en México
- Figura 4. Localización de la Cantera San José de Gracia
- Figura 5. Fotos de la Cantera y Columna estratigráfica.
- Figura 6. Mapa Geológico de los alrededores de la Cantera San José de Gracia.
- Figura 7. Preparación y observación del material fósil de San José de Gracia.
- Figura 8. Datos merísticos.
- Figura. 9. Ejemplar ER 2, asignado a *Enchodus sp. nov.* de la Cantera San José de Gracia
- Figura. 10 Ejemplar ER 1
- Figura. 11. Ejemplar ER 2
- Figura. 12 Ejemplar ER 3
- Figura 13. Ejemplar ER 4
- Figura. 14. Ejemplar ER 5
- Figura. 15. Ejemplar ER 6
- Figura. 16. Vista dorsal y lateral del Cráneo de *Enchodus sp. nov.*
- Figura. 17. Fragmentos de huesos circumorbitales presentes en ER 2.
- Figura. 18. Mandíbula inferior del ejemplar ER 2
- Figura. 19. Progs

- 
- Figura. 20. Serie opercular y rayos branquiostegos observados en el ejemplar ER 2
- Figura. 21. ER 2 descrito como *Enchodus* sp. nov. que expone el hueso cuadrado
- Figura 22. Dermopalatino de *Enchodus* sp. nov.
- Figura 23. ER1 que muestra el número de vértebras abdominales y caudales
- Figura 24. Detalle que muestra la cintura pectoral de ER 1
- Figura 25. Cintura y aleta pélvica del ejemplar ER1
- Figura 26. Aleta anal de ER 1 descrito en este trabajo como *Enchodus* sp. nov.
- Figura 27. Aleta caudal ER 1 descrito en este trabajo como *Enchodus* sp. nov.
- Figura 28. Escudos predorsales en ER 3
- Figura 29. Hipótesis filogenéticas sobre *Enchodus* y géneros afines
- Figura. 30. Reconstrucción de *Eurypholis* y *Saurorhamphus*

## TABLA Y ANEXO

Tabla 1. Proporciones mirísticas *Enchodus* sp. nov.

Tabla 2. Carta cronoestratigrafía 2013



---

## RESUMEN

En este trabajo se realizó la descripción de cuatro peces fósiles de la Cantera San José de Gracia, Puebla, Cretácico superior, Turoniano; los cuales son descritos como una nueva especie perteneciente al género extinto de *Enchodus*. En base al análisis comparativo realizado en este trabajo, que incluye a aquellas especies bien determinadas por distintos autores, señala que los fósiles de San José de Gracia son una nueva especie, la cual es nombrada informalmente dentro de este trabajo como *Enchodus sp. nov.* Los distintos caracteres osteológicos de cada uno de los fósiles descritos permite incluirlos en distintos taxones supragenéricos (orden Aulopiformes; superfamilia Enochontoidea; familia Enchodontidae y subfamilia Enchodontinae) hasta su pertenencia dentro del género *Enchodus*. Los fósiles de San José de Gracia son una especie nueva la cual es diferente a otras especies del mismo género, tanto por características merísticas, como por caracteres osteológicos únicos, dentro de los que se incluyen, el número de vertebras totales, con solo 34 vertebras; En *Enchodus sp. nov.* todas las aletas están colocadas sobre el borde del cuerpo. Las aletas pectoral y pélvica son totalmente ventrales, la pectoral está colocada por debajo del borde posterior del cleitrum mientras que la aleta pélvica se ubica por detrás de la mitad del cuerpo, a 58.5 % de la longitud estándar (LS), justo a la mitad de la distancia que existe entre la base de la aleta pectoral y el origen de la aleta anal. Los radios que componen estas aletas suman cerca de 8-9 y 11 respectivamente y en ambos casos son notablemente largos; en la aleta pélvica los radios más largos cubren toda la región abdominal y la base de los radios pélvicos (esto es la longitud de las 10 vertebras abdominales de dicha región del cuerpo) y en la aleta pectoral los radios más largos son la distancia que un poco más de la mitad de los radios pectorales mayores. *Enchodus sp. nov.* no solo se incluye como una especie nueva para este género, sino que también ayuda en implicaciones importantes como los estudios filogenéticos que se han estado realizando, así como para clasificaciones futuras. *Enchodus sp. nov.* es la segunda especie que se describe para México y permite reconocer que este país es el mejor lugar para llevar a cabo un estudio más detallado en cuanto a la filogenia de este grupo ya que en México se han encontrado una gran diversidad de peces fósiles pertenecientes a *Enchodus*, los cuales si son estudiados permitirán reordenar la historia evolutiva de dichos peces. Así bien

---

*Enchodus sp. nov.* permite reconocer la paleodiversidad de Puebla y en particular de la Cantera San José de Gracia.

---

## INTRODUCCIÓN

En el año 2006, los habitantes del pueblo San José de Gracia, perteneciente al Municipio de Molcaxac, ubicado al sur del Estado de Puebla, abrieron una cantera dentro de los límites de sus terrenos comunales. En este sitio, denominado “Cantera San José de Gracia”, se extraen lajas margosas color marrón que son comercializadas dentro de la industria de la construcción, en la cual y debido a su buen aspecto y resistencia, son usadas para recubrir pisos y muros. Hasta ahora la explotación de dichas rocas ha sido sólo a través de métodos artesanales y manuales; lo que ha permitido que eventualmente, durante la separación de las lajas, los trabajadores descubran una variedad de microfósiles de organismos marinos que hace poco comenzaron a ser el objetivo de investigaciones científicas formales.

En 2007 el Sr. Sebastián Aranguthy, comercializador de las lajas de San José de Gracia, le hizo llegar algunos fósiles de esta localidad al Dr. Jesús Alvarado Ortega. Desde el 2008 este investigador del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) implementó los proyectos de investigación “Estudio de los peces fósiles de México” y “Los peces fósiles de México y sus implicaciones evolutivas, biogeográficas y taxonómicas” (apoyados por la UNAM a través de las subvenciones PAPIIT IN225008 e IN106011, respectivamente), a través de los cuales un grupo de paleontólogos y estudiantes de la UNAM y de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) se han dado la tarea de coleccionar los microfósiles de este sitio paleontológico. Uno de los objetivos de estos proyectos de investigación es determinar la identidad taxonómica de los microfósiles de San José de Gracia y explorar las implicaciones que estos tienen en los diversos campos relacionados con la paleontología (filogenia, biogeografía, tafonomía, taxonomía etc.).

Dado que los fósiles de la Cantera San José de Gracia, en comparación con aquellos coleccionados en la Cantera Tlayúa, ubicada a menos de 10 Km y bien caracterizada como un sitio paleontológico de conservación extraordinaria o *Largestätte*, están mal conservados y son relativamente poco abundantes, sus explotadores y dueños han desdeñado el valor científico de esos fósiles. Así, un número no determinado de ejemplares de esta nueva localidad se han perdido cuando son vendidos junto con las lajas que los contienen. A pesar de ello, los investigadores de la UNAM y la BUAP cuentan con una colección que comprende cerca de 100 ejemplares fósiles. Estos fósiles representan una asociación fósil

---

que incluye amonites, belemnites, inocerámidos y otros bivalvos, así como algunos restos de vertebrados (peces y reptiles) y muy escasos restos de plantas (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; Pulido-González, 2011; Pulido-González *et al.*, 2011). Entre los peces, los representantes del género *Enchodus* Agassiz, 1835, son los más abundantes y de mayor talla hasta ahora encontrados.

Los objetivos de esta tesis son describir los restos de los peces provenientes de la Cantera San José de Gracia previamente identificados como posibles miembros del género *Enchodus*, así como determinar de manera más precisa su identidad taxonómica y discutir sus posibles implicaciones dentro de los escenarios de la evolución y paleobiogeografía de este grupo de peces Mesozoicos.

### **El género *Enchodus***

El género *Enchodus* es un grupo extinto de peces osteíctios marinos. Aunque éste incluye cerca de 70 especies nominales, en los trabajos más recientes sólo 26 de ellas son consideradas especies válidas (Arambourg, 1954; Goody, 1976; Chalifa, 1996; Fielitz, 2004; Jacobs *et al.*, 2006). Estos peces cosmopolitas vivieron durante el periodo comprendido entre el Albiano-Cenomaniano (Fielitz y González-Rodríguez, 2010) y el Eoceno (Bogan y Agnolin, 2010). Sus fósiles han sido colectados principalmente en yacimientos ubicados en los márgenes de lo que, durante parte de este rango de tiempo, fuera el antiguo Mar Interior de Norteamérica, en Estados Unidos de Norteamérica y Canadá, y Mar de Tetis (que en la parte terminal del Cretácico e inicios del Terciario se transformó en el proto-Atlántico y proto-Mediterráneo) en América del Norte, América del Sur, Europa, África, Medio Oriente; e incluso se les ha reportado en yacimientos de la Antártica (Rana *et al.*, 2005).

Las especies del género *Enchodus* son un grupo fósil que incluye peces depredadores especializados que vulgarmente son llamados “sardinas dientes de sable”, aunque en realidad estos no forman parte de los clupeomorfos (grupo de las sardinas) y son ampliamente reconocidos como parte de los Aulopiformes (Everhart, 2010). Las especies de *Enchodus* presentan cuerpos musculosos, aplanados lateralmente, y con forma de torpedo, en donde la aleta anal es corta y colocada por detrás de la aleta dorsal,

---

características que revelan que estos peces fueron excelentes nadadores de largas distancias (como el atún). Estas capacidades motrices, sumadas a la presencia de enormes hocicos y grandes dientes en forma de agudos colmillos en la parte anterior de las mandíbulas y el paladar (dermopalatino), permiten saber que *Enchodus* fue un depredador feroz y exitoso (Figura 1). Por otro lado, aunque en estos peces el número de vértebras es variable específicamente entre 32 y 47, aquellas vértebras colocadas en su región caudal tienen un rango corto que se limita a 24-25, lo cual sugiere que la cavidad abdominal sufrió importantes modificaciones tal vez en respuesta a los cambios en los hábitos alimenticios que estas especies sufrieron a lo largo de su historia.



Figura 1. Representación artística de *Enchodus* mostrando sus características más sobresalientes (tomada de <http://images.nationalgeographic.com>).

Goody (1969), Silva (2007) y Silva y Gallo (2011), revisaron las relaciones de los Aulopiformes, incluyendo a *Enchodus*, y en los dos últimos trabajos al género monoespecífico *Paraenchodus* Raab y Chalifa, 1987; estos autores reconocieron que *Enchodus* es monofilético; sin embargo, en los análisis filogenéticos desarrollados por Fielitz (2004) y Fielitz y Rodríguez-González (2010), en donde se involucra a ambos géneros y las formas similares tradicionalmente llamados “enchodontidos”, *Paraenchodus* es parte de un clado interno del género *Enchodus* y en consecuencia sugieren que son sinónimos. Desafortunadamente, los grupos de especies de *Enchodus* están débilmente

---

soportados en dichos trabajos y la reorganización taxonómica no ha sido abordada. Más adelante, en la sección “Análisis comparativo” de este manuscrito, se describe mejor esta problemática taxonómica del género *Enchodus*.

Distintas características osteológicas de *Enchodus* han sido señaladas por los autores que han trabajado con estos fósiles (Figura 2). En la página 64 del tomo V de la serie “Recherches sur les Poissons fossiles” publicada por Agassiz entre 1833 y 1845, donde se argumenta a favor de la creación de un nuevo género a partir de restos fósiles antes considerados como parte de la “familia Scomberoides”, este autor señala que *Enchodus* es discernible porque estos presentan grandes dientes a lo largo de todo el borde de la mandíbula inferior, los cuales están intercalados con dientes más pequeños pero de talla irregular.

En la sinopsis de la familia Enchodontidae publicada por Woodward (1901) señala que *Enchodus* es diferenciable de otras taxa parecidos por presentar un diente palatino terminal, aleta dorsal colocada delante de la anal, y carecer de una placa postclavicular (= expansión posterior del cleitro).

Después, en la diagnosis enmendada de *Enchodus* publicada por Goody (1969) se señalan otros dos rasgos peculiares de los apéndices de este género, en donde la aleta pectoral es solo un poco más larga que la aleta pélvica, y además, las aletas dorsal y anal son relativamente cortas, con la primera colocada por delante de la segunda. En este trabajo también se señala una reducción relativa en el número de escudos predorsales y la ausencia de superposición entre estos, así como la total ausencia de escamas u otros escudos en el resto del cuerpo.

Fielitz (2004) y Fielitz y Rodríguez-González (2010) señalaron la existencia de una sinapomorfia única en *Enchodus* (incluyendo a “*Paraenchodus*”), que consiste en la proyección anterior y posterior de la base del preopérculo (Figura 2). Fielitz (2004) también creó la subfamilia Enchodontinae para darle cabida al género *Enchodus* (incluyendo a *Paraenchodus* como sinónimo); por lo tanto, la diagnosis de dicha subfamilia es extensiva a este género. En esa diagnosis se señala la combinación distintiva que incluye tres rasgos adicionales, el ensanchamiento postocular del paraesfenoideo, el ensanchamiento de la porción anterior del cleitro, y el engrosamiento del borde posterior del articular que forma una barra vertical.

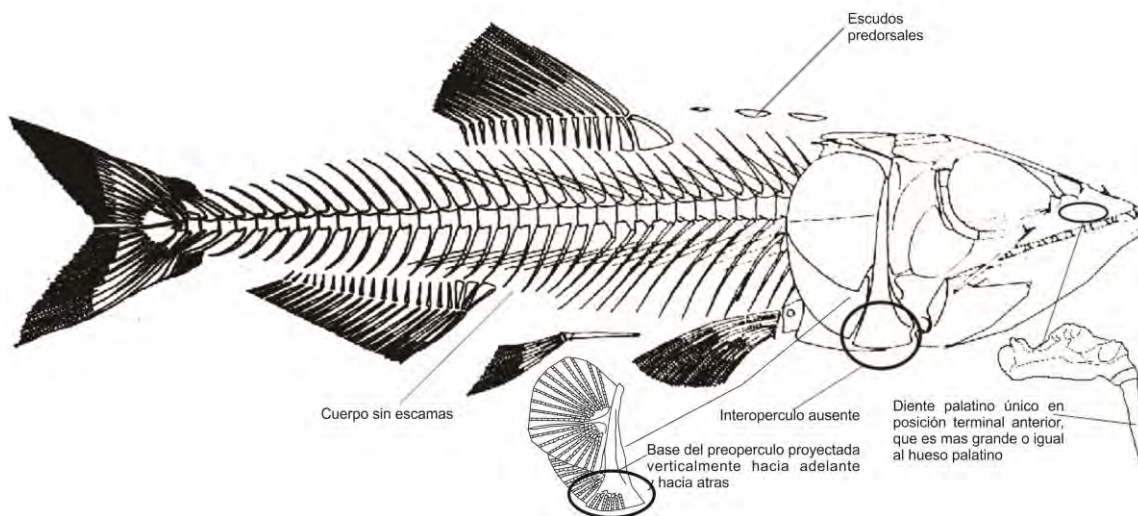


Figura. 2. Características osteológicas de *Enchodus*, así como la única sinapomorfia.

### **El registro de *Enchodus* en México**

Los primeros reportes de restos fósiles de *Enchodus* recolectados en México son extremadamente escasos (Figura 3). Por un lado, Maldonado-Koerdell (1956), describió la impresión de un opérculo derecho de *Enchodus* encontrado en las rocas sedimentarias marinas Turonianas de la Formación Agua Nueva explotadas en Xilitla, Estado de San Luis Potosí, así como fragmentos de vértebras y dientes en rocas cretácicas recuperados de un

---

núcleo extraído por PEMEX en San José de la Rusias, Estado de Tamaulipas. Más tarde, Piñón (1988) reportó restos de ejemplares semiarticulados de *Enchodus* recolectados en los yacimientos Turonianos de la Formación Agua Nueva explotados en la Cantera Vallecillos, ubicada dentro del Estado de Nuevo León. Afortunadamente, en la última década se han venido recuperado ejemplares completos y abundantes de un número creciente de localidades distribuidas por todo el país (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006a).

Al Norte del país, González-Barba y Espinosa-Chávez (2005) reportaron dientes atribuibles a *Enchodus* en los sedimentos cenomaniano-Turonianos de la Formación Boquillas expuestos en la localidad Jaboncillos, al noroeste del Estado de Coahuila (también ver Giersch *et al.* 2008). Dentro de este mismo Estado, otros autores reportaron ejemplares casi completos y dientes aislados de *Enchodus* de edad turoniano-coniacianas encontrados en distintas localidades que han sido identificadas como afloramientos del Grupo Austin y/o del Grupo Eagle Ford, entre las que se cuenta con las canteras: Carranza, Los Tanques, Los Temporales, La Mula, La Rosario (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006b; Alvarado-Ortega y Porras-Múzquiz, 2009; Blanco-Piñón *et al.*, 2004a-c; Giersch *et al.*, 2008); entre éstos Porras-Múzquiz y Alvarado-Ortega (2011) identificaron dientes afines a la especie *E. petrosus* Cope, 1874 provenientes de La Mula y Los Temporales. En el Estado de Chiapas, al extremo Sureste de México, se han recolectados dientes aislados de *Enchodus* en las calizas masivas maastrichtianas de la Formación Ocozocuautila, en las cercanías de Tuxtla Gutiérrez (Than-Marchese *et al.*, 2011). Un hueso dentario de este género fue encontrado en los yacimientos turonianos marinos de la Formación Mexcala explotados en la Cantera Arroyo las Bocas, al Norte del Estado de Guerrero (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006b).

Fielitz y González-Rodríguez (2010) describieron la primera especie mexicana de este género, *Enchodus zimapanensis*, representada por ejemplares articulados completos y cuasi-completos recolectados en las calizas del albiano-cenomanianas de la Formación el Doctor, que son explotadas comercialmente en la Cantera Muhi, dentro del Municipio de Zimapán, al Este del Estado de Hidalgo (véase también González-Rodríguez y Applegate, 2000).



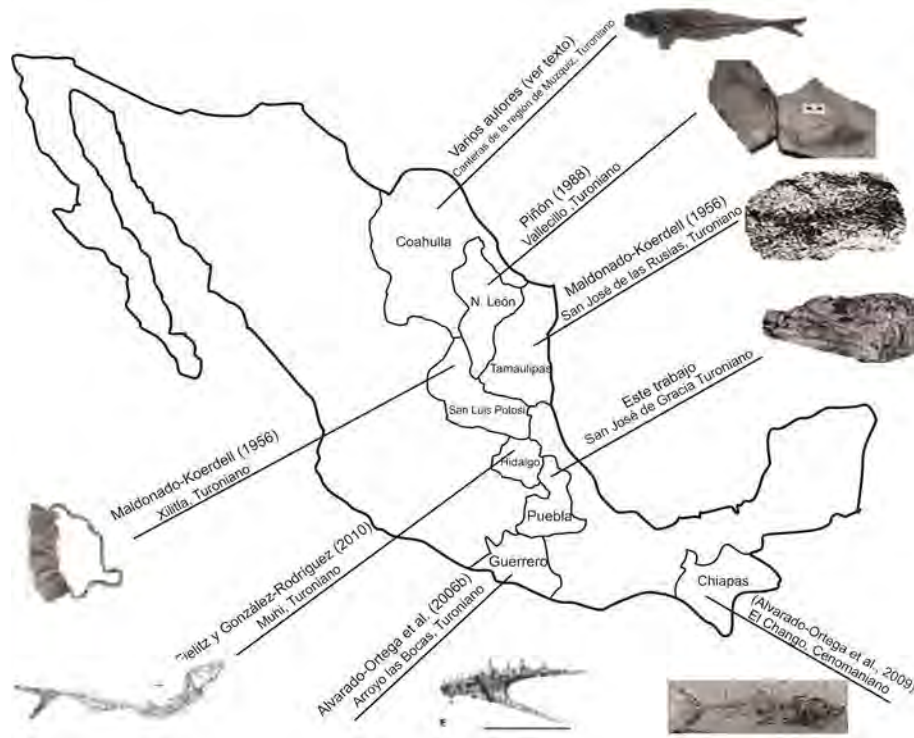


Figura 3. Distribución del registro fósil de *Enchodus* previamente reportado en México.

Finalmente, Alvarado-Ortega y colaboradores (2009) señalaron la presencia de ejemplares articulados completos y cuasi-completos que fueron señalados como representantes de una nueva especie de *Enchodus*, los cuales han venido siendo colectados desde el 2004 en la Cantera El Chango, un afloramiento cenomaniano de las Calizas de la Sierra Madre de Chiapas.

El contexto anterior revela que la presencia de *Enchodus* en México comprende un registro amplio dentro del Cretácico, desde el Albiano hasta el Maastrichtiano. Tal rango de distribución temporal es inusual para América, ya que en el resto del continente estos peces están presentes sólo dentro del período Coniaciano-Maastrichtiano y Norteamérica y se limitan al Turoniano-Maastrichtiano en Sudamérica (Silva-Santos, 1969; Silva y Gallo, 2011). Es importante señalar que, dentro de este amplio rango temporal de *Enchodus* en México, están potencialmente representadas especies nominales, ya conocidas en otras partes del mundo, y especies potencialmente nuevas que aportarán nuevos datos a los estudios paleontológicos encaminados a comprender los procesos evolutivos y biogeográficos de estos peces en particular, y en general de las faunas marinas con las que

---

se encuentran asociados. Desafortunadamente, este enorme potencial representado por los fósiles mexicanos de *Enchodus* se enfrenta a la superficialidad y escasez de estudios taxonómicos detallados, por ello los objetivos y la hipótesis planteados en este trabajo son los siguientes:

## **OBJETIVOS:**

Objetivo general: Determinar la identidad taxonómica de los fósiles del género *Enchodus* provenientes de los sedimentos del Turoniano de la Formación Mexcala, explotados en la Cantera San José de Gracia, al Sur del Estado de Puebla, México.

Objetivos particulares: 1) Describir los fósiles del género *Enchodus* encontrados en la Cantera San José de Gracia.  
2) Llevar a cabo un estudio de anatomía comparada del género *Enchodus* que incluya las especies nominales y los fósiles de Cantera San José de Gracia.

**Hipótesis de trabajo:** Los restos fósiles de *Enchodus* colectados en la Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla, representan una nueva especie.

**Hipótesis nula:** Los restos fósiles de *Enchodus* colectados en la Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla, son restos de una especie nominal previamente descrita.

## ÁREA DE ESTUDIO

### La Cantera San José de Gracia

Los ejemplares de *Enchodus* descritos en el presente trabajo fueron recolectados en la Cantera San José de Gracia. Este sitio fosilífero se ubica a 2.5 kilómetros del pueblo del mismo nombre, dentro del Municipio de Molcaxac, al sur del Estado de Puebla, entre las coordenadas N 18° 39' 22" y W 97° 52' 14" y a una altitud de 1930 msnm.

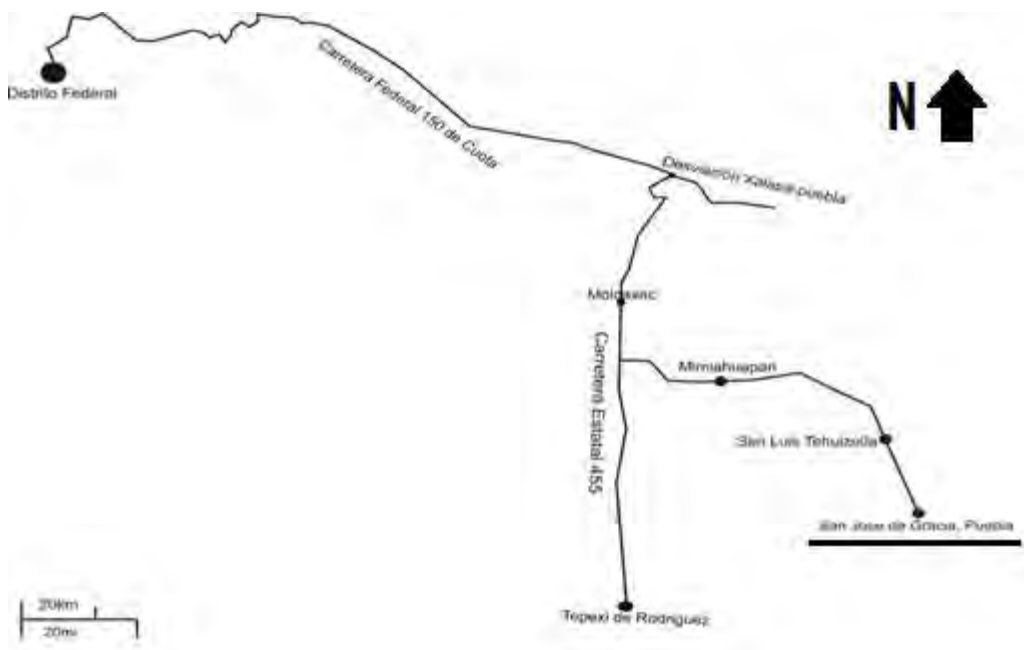


Figura 4. Localización de la Cantera San José de Gracia, en el Estado de Puebla y rutas de acceso desde la Ciudad de México.

El acceso a la Cantera San José de Gracia es posible desde la Ciudad de México a través de la Carretera Federal 150 (autopista México-Puebla) y la Carretera Estatal 455. Esta última vía debe ser tomada a partir de la desviación a Tepeaca (Puebla) presente en la autopista México-Puebla. A un par de kilómetros al sur del pueblo de Molcaxac se toma la desviación al Este, rumbo a los pueblos de Miahuapán, San Luis Tehuizotla y San José de Gracia. La Cantera San José de Gracia se une a este último pueblo por una camino de terracería de cerca de 2.5 km de largo (Figura 4).

En la Cantera San José de Gracia se extraen lajas que son comercializadas para cubrir pisos y muros (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009). Ésta es una secuencia de cerca de 4 m de espesor, en donde se incluye la alternancia de limolitas y areniscas calcáreas depositadas en estratos desimétricos compuestos de láminas finas y paralelas (Pulido-González, 2011). No se conoce el espesor real de la unidad rocosa explotada en esta cantera, pues su contacto inferior no es conocido y su extremo superior está expuesto, muestra fuertes efectos de la intemperización y forma parte de la roca madre del suelo que cubre toda la zona. En estas rocas existen marcas de carga y de flujo que alteran la disposición recta de las superficies de contacto (Figura 5).

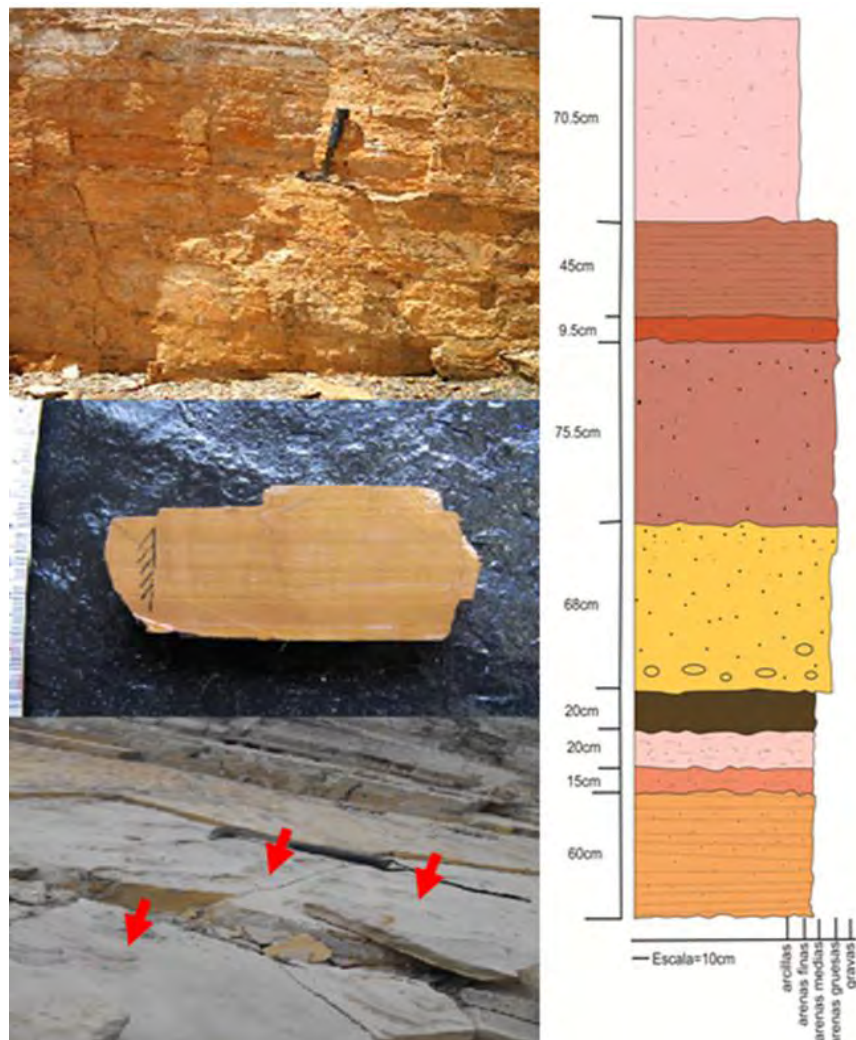


Figura 5. Fotos de la Cantera y Columna estratigráfica. Las flechas de la fotografía de abajo indican las marcas de carga.

Aunque el suelo no permite observar el contacto entre las unidades rocosas en torno a la Cantera San José de Gracia, y tampoco la presencia de fallas; sus estratos fosilíferos están plegados. Mientras que en su extremo oriental estos estratos tienen un rumbo N 50-90° W, hacia su extremo occidental este rasgo geomorfológico se expresa en una dirección franca E-W. La inclinación de estos estratos varía dentro del rango 23-35° hacia SE y S respectivamente (Figuras 5 y 6).



Figura 6. Mapa Geológico de los alrededores de la Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla, según mapa del SGM (2006). CSJG = Cantera San José de Gracia, cuya edad no corresponde a lo señalado en el Mapa citado y es discutida abajo.

## Geología regional

En los alrededores de la Cantera San José de Gracia los esquistos y filitas de edad Cámbrica-Devónica del Complejo Acatlán son las rocas más antiguas (Ortega-Gutiérrez, 1978). Estas rocas paleozoicas están cubiertas en discordancia angular por capas rojas terrígenas y lentes calcáreas cuya edad varía entre el Jurásico Superior y el Cretácico Inferior (Neocomiano–Aptiano) (Ortega-Guerrero, 1989). Por arriba de la secuencia

---

anterior, se encuentra la unidad de rocas calizas de al menos 300 metros que Pantoja-Alor (1992) describió como Formación Tlayúa; aunque en ésta los límites inferior y superior son desconocidos el rango de edad de esta secuencia ha sido determinado como Aptiano-Cenomaniano temprano. El Miembro Superior de la Formación Tlayúa está erosionado y es cubierto por rocas sedimentarias terciarias pertenecientes a las formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna.

No se ha observado el contacto entre sedimentos del Miembro Superior de la Formación Tlayúa y otras unidades sedimentarias del Cenomaniano; sin embargo, es posible que sobre éste se hayan depositado las calizas masivas de la Formación Morelos que afloran ampliamente en los alrededores de San José de Gracia. Rocas de esta última formación afloran en la parte más elevada de la orografía al sur de Molcaxac y San José de Gracia y al norte del área de Tepexi de Rodríguez y Atenayuca.

### **La Cantera San José de Gracia, un afloramiento de la Formación Mexcala.**

De acuerdo con los mapas recientemente elaborados por el Servicio Geológico Mexicano (SGM, 2006), las rocas explotadas en la Cantera San José de Gracia pertenecen a la Formación Morelos; sin embargo, Alvarado-Ortega y colaboradores (2009) han sugerido que la litología y la asociación fósil de estas rocas indican que en realidad son parte de la Formación Mexcala.

Por un lado, la Formación Morelos, originalmente denominada como “Caliza Masiva del Cretácico Medio” por Guzmán (1950), fue descrita formalmente poco después por Fries (1957, 1960) como una unidad de edad Albiano medio-Cenomaniano compuesta por dos miembros, el de anhidrita y el carbonatado. Más tarde De Cserna y colaboradores (1980, en Zamudio-Ángeles 2005) reconocieron el primero de estos miembros como una formación diferente, cuya distribución se limita al área entre Tequesquitengo, Iguala y el Río Balsas hacia el suroeste dentro del Estado de Guerrero, a la cual le dieron el nombre informal de Anhidrita Huitzucó. Los últimos autores también señalaron que el “miembro carbonatado”

---

de Fries (1960) realmente representa a toda la Formación Morelos. Recientemente, Basáñez-Loyola y Ruiz (1983) y Zamudio-Ángeles (2005) señalaron que los criterios propuestos por Fries (1960), para separar a las formaciones Cuautla y Morelos, no son suficientes y en consecuencia Zamudio-Ángeles (2005) propusieron dejar de usar el nombre de Formación Cuautla e incluir estas dos unidades dentro de la Formación Morelos.

Según Fries (1960) y otros autores (De Cserna, 1978; Benavides-Muñoz, 1978; García-Díaz, 2004; Martínez-Amador *et al.*, 2001; y Zárate-López, 2006; entre otros) la Formación Morelos es una sucesión sedimentaria marina reconocible a través de grandes afloramientos expuestos a lo largo de los estados de Morelos, sur de Puebla, noreste de Guerrero, Estado de México, Oaxaca, Michoacán; la cual está compuesta de calizas y dolomías interestratificadas, portadoras de nódulos, granos, y fragmentos de pedernal, así como de fósiles intensamente silicificados. Además, dichos estratos muestran un color gris claro-oscuro y su grosor va desde los 20 hasta los 60 cm., componiendo secuencias que van desde los 250 hasta los 1000 m. de espesor. Aunque estas rocas han sido bien caracterizadas por estar compuestas de carbonatos casi puros (98%) de texturas variables entre mudstone, wackestone, grainstone y boundstone, y por la casi total ausencia de elementos terrígenos; recientemente, Aguilera-Franco y Allison (2005) señalaron que aunque esta formación incluye calizas y dolomías con bajo contenido de terrígenos, ocasionalmente existen niveles ricos en arcilla.

Distintos autores se han ocupado de caracterizar el ambiente de depósito de la Formación Morelos (Tarango, 1973; Benavides-Muñoz, 1978; Johnson, 1990; Guerrero-Suastegui, 2004), señalando que éste corresponde al de una plataforma marina somera de baja energía localizada en el interior de un arco volcánico activo que existió a lo largo del Pacífico, en donde se han identificado facies de frente de arrecife (forereef), a lo largo del margen de la plataforma, y facies lagunares con circulación moderada. Además, Aguilera-Franco y Hernández-Romano (2004) y Aguilera-Franco y Allison (2005) reconocieron la presencia de facies de supramarea (sin evaporitas), intermarea y submarea formadas en dentro de una laguna bajo la influencia de un clima húmedo y cálido, donde la circulación era restringida promoviendo que el agua fuera cálida, bien oxigenada, y con una salinidad que debió ser ligeramente mayores a las normales.

---

La edad de la Formación Morelos fue determinada como Albiano medio-Cenomaniano por Fries (1960), Bonet (1971), De Cserna y Fries (1981), debido a la presencia de los foraminíferos *Dicyclina schlumbergeri* y *Nummuloculina heimi*; sin embargo, Ontiveros-Tarango (1973) señaló que ésta es Aptiano tardío-Albiano-Cenomaniano. Por su parte, Benavides-Muñoz (1978) y Hernández-Romano *et al.* (1998) determinaron su edad como Albiano-Cenomaniano a partir de la presencia de los foraminíferos *Nummuloculina heimi*, *Valvulina* y *Pseudorhapydionina*. Finalmente, Zamudio-Ángeles (2005) propuso con base en la información de foraminíferos bentónicos reconocidos en esta formación (Aguilera-Franco, 2003), su edad es Albiano medio-Turoniano temprano.

Por otro lado, la Formación Mexcala, cuyas rocas fueron estudiadas por primera vez por Bohnenberger-Thomas en 1955 (en Fries, 1960) y que años después fue propuesta formalmente por Fries (1960), está compuesta por dos o tres miembros informales. Zamudio-Ángeles (2005) restringió el uso de este nombre formacional a una sección basal carbonatada-arcillosa ubicada en la parte basal originalmente señalada por Fries. Actualmente, afloramientos pertenecientes a la Formación Mexcala han sido reportados en las cercanías de Cuernavaca, Jojutla, Río Chinameca (Estado de Morelos), Chilpancingo, Taxco, Amacuzac, Tulimán, Tehuixtla, Santa Teresa, Mexquitlán, Acatempan, Acayahualco, Cuacoyula, Mayanalán, Santa Cruz y sur de Tepecoacuilco (Estado de Guerrero), en Ixmiquilpan y al norte por el Estado de Hidalgo, en el área Bernal-Jalpan (Estado de Querétaro) y al oriente por la parte occidental de Puebla y Oaxaca (Fries, 1960; Bolívar, 1965; Segerstrom, 1961; Seijas-Iribarren, 1965; Ontiveros-Tarango, 1973; Zamorano-Montie, 1977; de Cserna *et al.* 1980; de Cserna y Fries, 1981; y Zamudio-Ángeles, 2005).

De acuerdo con Guerrero-Suástegui (2004) la caracterización litológica de la Formación Mexcala es difícil tanto en un orden vertical como horizontal, debido a su complejidad estructural. En la primera descripción litológica de esta unidad, Fries (1960) la describió como una sucesión interestratificada de areniscas, limolitas y lutitas calcáreas con escasos lentes de caliza clástica, en donde la sección basal es caracterizada por una mayor presencia de carbonatos y calcareníticas laminadas entre 10 y 20 cm de espesor, de color gris oscuro. De acuerdo al último autor, arriba de esta sección basal se encuentran estratos de subgrauvaca o arenisca, algunas capas de conglomerados de grano fino cuyo grosor varía



---

entre pocos centímetros hasta más de un metro. Sobre los planos de estratificación de las areniscas, abundan rizaduras y marcas o huellas irregulares. Guerrero-Suástegui (2004) documentó que la Formación Mexcala consiste principalmente de arenisca de grano fino a mediano, presente en estratos delgados a medianos, la cual presenta localmente gradación normal y laminación planar, y que dichas areniscas están interestratificadas con lutita y capas delgadas de caliza, brecha calcárea y pedernal. Finalmente, Zamudio-Ángeles (2005) menciona que la porción siliciclástica-calcárea, está constituida por la alternancia de arenisca y limonita calcárea, lutita calcárea y marga.

El espesor de estratos que componen la Formación Mexcala es difícil de determinar debido a lo incompleto de las secuencias hasta ahora conocidas y a la complejidad estructural que éstas presentan (Fries, 1960); sin embargo, algunos autores han señalado que éste debe ser cercano a 1300 m o más. (Fries, 1960; Bohnenberger-Thomas, 1955; Crespo-Hernández, 1963; Seijas-Iribarren, 1965; Ontiveros-Tarango, 1973; Cabral-Cano, 1995; entre otros). Por el contrario, otros autores han señalado un espesor entre 500 y 700 m. (Campa y Ramírez, 1979; Zamorano-Montiel, 1977; Cserna y Fries, 1981; Guerrero-Suástegui, 2004; y Zamudio-Ángeles, 2005).

De acuerdo con Fries (1960), la Formación Mexcala se depositó en una región cratónica en lo que actualmente corresponde a las regiones central y oriental de México, durante el proceso de acreción en el sur de México (Ramírez *et al.*, 1991; Talavera, 1993 en Guerrero-Suástegui, 2004). Aunque Ontiveros-Tarango (1973) indicó que ésta se depositó en cuencas marginales de profundidades moderadas; Guerrero-Suástegui (2004) reconoció facies indicadoras de corrientes de turbidez de baja densidad congruentes a depósitos pelágicos y hemipelágicos. Más tarde, Zamudio-Ángeles (2005) consideró que estas rocas se depositaron en un mar epipelágico de temperatura fría y baja energía, bajo la influencia de sedimentación carbonatada.

Originalmente, Fries (1958, 1960) señaló que la edad de la Formación Mexcala como Coniaciano temprano-post Campaniano; sin embargo, esta determinación ha venido cambiando conforme su contenido fósil que ha sido estudiado. De acuerdo con Alencáster (1980 en Aguilera-Franco, 2000), la parte superior de la Formación presenta fauna de moluscos típica del Maastrichtiano. Posteriormente, Aguilera-Franco (1995 en Aguilera-Franco, 2000), reconoció que la base de esta formación presenta microfauna típica del

---

periodo Cenomaniano tardío-Turoniano “medio” y Guerrero-Suástegui (2004) estimó que ésta podría ser Cenomaniano “temprano”-Turoniano. Recientemente, Zamudio-Angeles (2005) señaló que el rango temporal representado por la porción siliciclástica Formación Mexcala es Coniaciano-Santoniano. Con base en los datos anteriores y tomando en cuenta la edad más antigua y más joven reportada, Ramírez-Garza y colaboradores (2008) consideran que lo más adecuado es reconocer que la edad de esta formación es Cenomaniano-Maastrichtiano; aunque las relaciones estratigráficas y la edad máxima de la Formación Mexcala varían de acuerdo al área geográfica donde aflora.

Cerca de 15 Km al noreste de San José de Gracia los sedimentos marinos de arenisca y lutitas carbonatadas de la Formación Mexcala sobreyacen a la Formación Morelos (SGM, 2001) (también ver Fries, 1960; Crespo-Hernández, 1963; Ontiveros-Tarango, 1973; Cserna y Fries, 1981). Aunque el contacto entre ambas unidades en esta región no está expuesto ni sus alcances temporales han sido determinados con precisión. A pesar de ello, es posible señalar que los estratos fosilíferos de la Cantera San José de Gracia no corresponden a la litología (calcárea) y al contenido faunístico (dominado por microfósiles) descritos para la Formación Morelos, como fue propuesto en el mapa del Servicio Geológico Mexicano (SGM, 2006; Figura 6), y en cambio, estos corresponden a la descripción litológica (con fuerte influencia terrígena) y contenido faunístico (en donde los microfósiles son frecuentes) de la Formación Mexcala, como fue sugerido por Alvarado-Ortega y colaboradores (2009).

---

## MATERIAL Y MÉTODO

### Colecta y preparación del material fósil

La colecta del material fósil de la Cantera San José de Gracia realizó siguiendo los procedimientos artesanales, donde sólo se emplean barretas, cinceles y martillos. La extracción de estas lajas permite detectar los macrofósiles ya señalados en los planos de estratificación, justo al momento en que los trabajadores separan dos estratos. Aunque el equipo de paleontólogos ya descrito ha acudido a esta cantera en busca de coleccionar nuevos fósiles, la mayor parte de ellos han sido descubiertos por los propios trabajadores y comerciantes de estas rocas, quienes eventualmente los donan al proyecto de investigación. Dado lo anterior, es difícil determinar la posición de los fósiles dentro de la secuencia de margas explotada en este sitio paleontológico.

En todo caso, los fósiles son empacados y transportados al Instituto de Geología de la UNAM o al Laboratorio de Paleontología de la BUAP, en donde el exceso de roca es cortado usando sierras de diamante.

La identificación preliminar y general de cada ejemplar es posible después de su preparación, totalmente mecánica; lo cual se debe a la inexistencia de una matriz carbonatada en estas rocas. Con ayuda de excavadores odontológicos se separan los restos de matriz que cubren la superficie de los elementos óseos fósiles conservados. Este procedimiento se lleva a cabo bajo la constante observación del microscopio estereoscópico (Figura 7). Al finalizar este procedimiento, la superficie fósil se endurece con una solución de plexygum bien diluida en acetona.

Antes del inicio de este proyecto de Tesis, el Dr. Alvarado Ortega elaboró un molde de silicón negro del ejemplar SJG 299 que es usado en este trabajo junto con el material original. Esto se llevó a cabo en los otros ejemplares aquí descritos.

Se tomaron múltiples fotografías de los ejemplares fósiles bajo diferentes condiciones. Se empleó luz natural, así como luz blanca de estudio fotográfico, para obtener imágenes de alta resolución y a diferentes escalas de todos los ejemplares. En cada caso éstos fueron aclarados al exponerlos a humo de magnesio, mismo que genera una finísima capa de

---

magnesio blanca que permite obtener imágenes en blanco y negro con alto contraste, lo cual permite observar finos detalles de los relieves en la anatomía fósil.



Figura 7. Preparación y observación del material fósil de San José de Gracia. **Arriba derecha**, limpieza del material fósil, **arriba izquierda**, microscopio estereoscópico para la observación del material, **abajo izquierda**, aclarado con humo de magnesio, **abajo centro**, fotografía del ejemplar en luz natural, **abajo derecha**, observación del ejemplar al microscopio.

---

## Material de comparación

Dado que existe un gran número de especies nominales dentro del género *Enchodus*, de las cuales muchas están descritas con materiales fragmentarios que podrían representar sinónimos, en este trabajo se emplearon tanto las especies reconocidas en los análisis filogenéticos de Fielitz (1999, 2004), Fielitz y González-Rodríguez (2010), como aquellas publicadas recientemente y que no fueron incluidos en el último de estos análisis. Los detalles de la anatomía esquelética de las especies abajo enlistadas fueron estudiados con el objetivo de llevar a cabo un ejercicio comparativo que fundamente las conclusiones expresadas en este trabajo respecto a la identidad taxonómica de los peces *Enchodus* de San José de Gracia.

*Enchodus brevis* Chalifa, 1989b. Ein-Yabrud, Israel, Cenomaniano. Se consultó la descripción original.

*Enchodus dirus* Leidy, 1857. Rio Cannon Ball, Dakota, Campaniano. Se consultó la descripción original

*Enchodus gladiolus* (Cope, 1875) Niobrara, Kansas, Turoniano- Maastrichtiano. Descripción tomada de Goody 1976. Además se empleó la revisión del ejemplar KUVF 812 Endopterigoide y dientes Endopterigoides (Fielitz 2002).

*Enchodus gracilis* (Von Der Marck, 1858). Westphalia, Alemania, Santoniano. Además de la descripción original de esta especie se emplearon los datos publicados por Goody 1969.

*Enchodus lewesiensis* (Mantell, 1822). Saxony y Bohemia, Inglaterra, Turoniano. Además de la descripción original de esta especie se emplearon los datos publicados por Goody 1969.

*Enchodus marchesettii* (Kramberger 1895). Hakel y Hadjula, Libano. Se empleó la descripción publicada por Goody 1969.

*Enchodus petrosus* Cope, 1874. Niobrara Chalk, Kansas, Turoniano-Campaniano. Además se empleó la descripción del ejemplar SMU-SMP 62396 remanentes del cráneo desarticulado (Willimon 1973).

*Enchodus shumardi* Leidy, 1856. Sage Creek, Dakota, Maastrichtiano. Descripción tomada de Goody 1976. Además de los datos tomados de los ejemplares FHSM VP-15241, VP-

---

15242, VP-15243, dientes y hueso palatino de los ejemplares FHSM VP-15245 (Shimada 2006).

*Enchodus venator* Arambourg, 1954. Jebel Tselfat en el área Goulmima, Morocco, Cenomaniano-Turoniano. Se consultó la descripción original. Especie completa.

*Enchodus zinensis* Chalifa, 1996. Oron y zin, Negev, Israel. Campaniano-Maastrichtiano. Descripción original. Especie completa.

*Enchodus zimapanensis* Fielitz y González-Rodríguez, 2010. Cantera Muhi, Hidalgo, México. Cenomaniano. Se consultó la descripción original. Especie completa

*Enchodus faujasi*. Agassiz 1843. Holanda, Maastrichtiano. Se consultó la descripción original. Fragmentos de cráneo, mandíbula y diente palatino.

*Enchodus ferox* Leidy 1855. Greensand, New Jersey, Campaniano-Maastrichtiano. Se consultó la descripción original, diente palatino. Además de los datos tomados del ejemplar PLII dientes de la mandíbula inferior (Green 1913)

*Enchodus major* (Davis, 1887). Sahel Alma, Libano, Cretácico superior. Se consultó la descripción original. Especie completa.

*Enchodus macropterus* (Marck, 1863). Baumberg y Sendenhorst, Westphalia Alemania, Santoniano. Se consultó la descripción original. Especie completa con el cráneo escasamente preservado.

*Enchodus mecoanalis* Forey, Yi, Patterson y Davies, 2003. Namoura, Libano. Cenomaniano. Se consultó la descripción original. Especie completa.

*Enchodus libycus* (Quaas, 1902) oeste del desierto de Egipto, Campaniano. Se consultó la descripción de Chalifa 1996.

*Enchodus longipectoralis* (Schaeffer, 1947) Formación Cotinguiba, Brazil. Se consultó la descripción dada por Chalifa 1996.

*Enchodus pulchellus* Woodward 1901. Kent y Sussex, Inglaterra, Turoniano. Se consultó la descripción original. Especie completa.

*Enchodus longidens* (Pictet, 1850). Sahel Alma, Libano, Senoniano. Se consultaron los datos de Kramberger 1895.

*Enchodus annectens* Woodward, 1901. English Chlak, Turoniano. Se consultó la descripción original. Fragmentos de mandíbula, huesos palatinos y dientes.

---

*Enchodus lemonnieri*. Dollo 1893. Danian, Holanda, Santoniano. Se consultó la descripción original. Mandíbula, dentario y diente palatino.

*Enchodus bursauxi* (Arambourg, 1952). Depósitos fosfáticos en el Norte de Negev Campaniano. Se consultaron los datos dados por Chalifa 1989.

*Enchodus oliverai* Maury, 1930. Formación Gramame, Brasil, Cenomaniano-Coniciano. Se consultó los datos de Arratia 1996.

**Abreviaturas institucionales.** Las abreviaturas de las Instituciones señaladas en este trabajo son: **IGM**, Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México; **BUAP**, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

**Abreviaturas anatómicas.** La nomenclatura y las abreviaturas anatómicas empleadas en este trabajo (Figuras 11-17), se adoptaron a partir de Goody (1976) y Fielitz y González-Rodríguez (2010). Estos términos fueron castellanizados a partir de Rojo (1998). La Figura 8 muestra los criterios empleados para tomar los datos merísticos de los ejemplares estudiados.

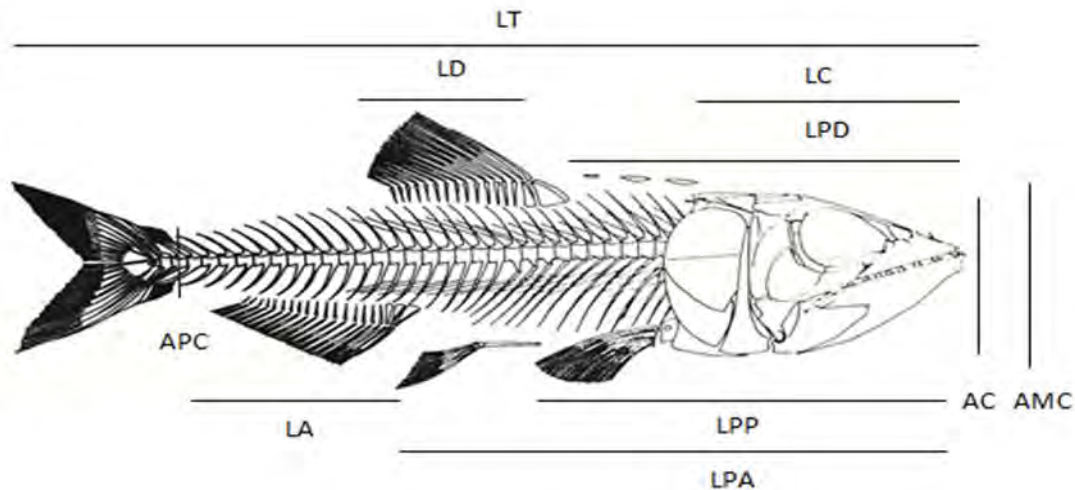


Figura 8. Datos merísticos. **AC**, altura de la cabeza; **AMC**, altura máxima del cuerpo; **APC**, altura del pedúnculo caudal; **LA**, longitud de la aleta anal; **LC**, longitud de la cabeza; **LD**, longitud de la aleta dorsal; **LPA**, longitud pre-anal; **LPD**, longitud pre-dorsal; **LPP**, longitud pre-pelvica; **LT**, longitud total

---

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Infraclase TELEOSTEI *sensu* Arratia 1999

Orden AULOPIFORMES Rosen, 1973

Suborden ENCHODONTOIDEI *sensu* Goody, 1969

Familia. ENCHODONTIDAE *sensu* Fielitz, 2004

Género *Enchodus* Agassiz, 1835

***Enchodus* sp. nov.**



Figura 9. Ejemplar ER 2, asignado a *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia, Puebla, México.

**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 señala que la creación y establecimiento de nombres científicos de especies nuevas es solo posible a través de publicaciones formales que faciliten el acceso público permanente a dicha información, 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 una nueva especie, sólo es nombrado informalmente como “sp. nov”.

**Material referido**— Dado que los ejemplares no han sido catalogados formalmente, los ejemplares estudiados son numerados arbitrariamente en este trabajo con la abreviatura “ER” o Enrique Romero.

**ER 1:** Este espécimen es el más pequeño, completo y totalmente articulado hasta ahora conocido; su longitud estándar es de 45 mm y expone la superficie izquierda del cuerpo, con las vértebras posteriores a la aleta anal inclinadas ventralmente y con los radios de la aleta caudal cubiertos (Figura 10). Éste fue encontrado por el equipo del Dr. Alvarado Ortega en junio de 2009 en las lajas seleccionadas para la venta por los trabajadores de la cantera.

**ER 2:** Este ejemplar se compone de un cráneo completo y articulado, representa el ejemplar más grande hasta ahora encontrado (Figura 11). Aunque muchos huesos sólo están parcialmente conservados, su impresión muestra finos detalles. En Enero de 2008 este ejemplar fue donado por el Sr. Sebastián Aranguthy, comerciante de las lajas de la Cantera San José de Gracia, para que el Dr. Alvarado Ortega iniciara el estudio paleontológico de este sitio.

**ER 3:** Este ejemplar articulado expone el lado derecho del cuerpo y la cabeza, carece de la aleta caudal. Éste fue colectado en Abril de 2010 por el Dr. Alvarado Ortega, quien lo extrajo directamente en la superficie de los estratos en explotación de cantera (Figura 12).

**ER 4:** Este ejemplar es un palatino desarticulado aislado, en éste sólo se conserva parte del diente palatino (Figura 13). Éste fue encontrado en los desechos de la cantera por el equipo del Dr. Alvarado Ortega en junio de 2009.

**ER 5:** Este ejemplar presenta huesos de la cabeza y la cintura pectoral desarticulados (Figura 14). Éste fue encontrado en los desechos de la cantera por el equipo del Dr. Alvarado Ortega en junio de 2008.

**ER 6:** Ejemplar colectado por el Dr. Alvarado Ortega en abril del 2010 que muestra la superficie dorsal del cráneo expuesta y un gran número de vértebras y posibles radios pectorales desarticulados (Figura 15).



Figura 10. Ejemplar ER 1; *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia, Puebla.



Figura 11. Ejemplar ER 2, cabeza de *Enchodus* sp. nov. colectado en la Cantera San José de Gracia, Puebla, México.



Figura 12. ER 3. Este ejemplar articulado expone el lado derecho del cuerpo y la cabeza, colectado en la Cantera San José de Gracia, Puebla.



Figura 13. ER 4. Palatino desarticulado y aislado, donde se observa parte del diente palatino, colectado en la Cantera San José de Gracia, Puebla.



Figura 14. ER 5. Ejemplar que presenta huesos de la cabeza y la cintura pectoral desarticulados. Encontrado en los desechos de la Cantera San José de Gracia.



Figura 15. ER 6. Ejemplar que muestra la superficie dorsal del cráneo. Colectado dentro de la Cantera San José de Gracia.

---

**Localidad**— Cantera San José Gracia, Molcaxac, Puebla, centro de México. Formación Mexcala, Cretácico superior, Turoniano (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009).

**Diagnosis**— Especie de *Enchodus* que se diferencia de otras por ser la única en presentar la siguiente combinación de características. *Enchodus sp. nov.* tiene un cuerpo esbelto, en donde la longitud de la cabeza es ligeramente menor a un tercio de su longitud estándar (LC= 29.5 % de LS) y la longitud total es cerca de un tercio mayor que la longitud estándar (LT= 127 % LS), la columna vertebral se compone de 34 centros vertebrales totales divididos en 17 abdominales y 17 caudales, y a su vez estos últimos incluyen 15 preurales y 2 urales. El hueso palatino es un hueso masivo, con el borde ventral recto y el dorsal es ligeramente curvo, y cerca de cuatro veces más largo que alto que lleva un único diente anterior, que en un corte trasversal es de forma ovalada con carinae anterior. El dentario es triangular y forma cerca de cuatro quintas partes de la longitud de la mandíbula inferior. Su borde ventral es ligeramente convexo y presenta al menos dos proyecciones anteriores. Está armado con una hilera de dientes grandes uniformemente espaciados y un diente hipertrofiado anterior. La mandíbula inferior en su superficie lateral externa se encuentra ornamentada únicamente de crestas. Opérculo y subopérculo están ornamentados con crestas y tubérculos.

## **Descripción**

**Proporciones generales**— El conjunto de fósiles aquí descritos como *Enchodus sp. nov.* de la Cantera San José de Gracia se compone de ejemplares grandes representados por fragmentos del cuerpo incompletos y/o por elementos óseos desarticulados; así como de ejemplares pequeños, articulados y comparativamente bien conservados. Aunque todos ellos son considerados en este trabajo como parte de una misma especie, *Enchodus sp. nov.*; es deseable que en el futuro se incluya un mayor número de ejemplares de esta localidad para generar una descripción más robusta de ésta.

La Tabla 1 muestra los datos merísticos y las proporciones del cuerpo que fundamentan la descripción de las proporciones generales de *Enchodus sp. nov.* en este trabajo. Este pez tiene un cuerpo esbelto, en donde la longitud de la cabeza es ligeramente menor a un tercio

---

de su longitud estándar (LC= 29.5 % de LS) y la longitud total es cerca de un tercio mayor que la longitud estándar (LT= 127 % LS). Considerando estas medidas el mayor ejemplar (ER 2) encontrado pudo alcanzar una longitud total de 903.7 mm.

En *Enchodus* sp. nov., la altura del tronco es uniforme casi en todo su largo, desde la parte posterior del cráneo hasta el origen de la aleta dorsal. Aunque en la Tabla 1 los promedios obtenidos en la proporción de la altura de la cabeza y la altura máxima son diferentes (13.85 y 12.6 % de la LS respectivamente); estas proporciones son iguales en los ejemplares más completos hasta ahora conocidos, ER 1 y ER 3. La parte posterior del tronco se estrecha formando un pedúnculo caudal con una altura cercana al 8 % de LS.

En *Enchodus* sp. nov. todas las aletas están colocadas sobre el borde del cuerpo. Las aletas pectoral y pélvica son totalmente ventrales, la pectoral está colocada por debajo del borde posterior del cleitrum mientras que la aleta pélvica se ubica por detrás de la mitad del cuerpo, a 58.5 % de la LS, justo a la mitad de la distancia que existe entre la base de la aleta pectoral y el origen de la aleta anal. Los radios que componen estas aletas suman cerca de 8-9 y 11 respectivamente y en ambos casos son notablemente largos; en la aleta pélvica los radios más largos cubren toda la región abdominal y la base de los radios pélvicos (esto es la longitud de las 10 vertebras abdominales de dicha región del cuerpo) y en la aleta pélvica los radios más largos son la distancia de un poco más de la mitad de los radios pectorales mayores.

La aleta dorsal y anal de *Enchodus* sp. nov. son relativamente cortas y están colocadas en la mitad posterior del cuerpo; la longitud de aleta la dorsal está colocada entre el 59.6 y el 73.95 % de la LS. En cambio, la base de la aleta anal, que está colocada más atrás, se extiende a lo largo del 86.3 y el 94.7 % de la LS. La aleta caudal conservada en el ejemplar ER 1 es profundamente furcada y sus dos lóbulos son triangulares, redondeados posteriormente, y de tamaño similar.

**Tabla 1.** Datos merísticos y proporciones corporales de los ejemplares de *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia descritos en este trabajo. Todas las medidas están expresadas en milímetros; entre paréntesis se expresan las proporciones del cuerpo como % de la longitud estándar; en ER 2 y ER 3 la LS y LT están determinadas a partir de la longitud de la cabeza considerando la proporción que ésta tiene en ER 1; en la columna “Promedio” no se consideraron los datos desconocidos o dudosos ( $\approx$  o ?); “Mín” es mínimo; “Máx” es máximo; pu, vértebras preurales; u, vértebras urales.

	ER 1	ER 2	ER 3	ER 4	Mín.	Máx.	Promedio
Longitud Total (LT)	57 (127)	<u>903.9</u>	<u>107.5</u>	?	57	<u>903.9</u>	-
Longitud estándar (LS)	44(100)	<u>711.8</u>	<u>84.7</u>	?	44	<u>711</u>	-
Longitud de la cabeza (LC)	13(29.5)	210( <u>29.5</u> )	25( <u>29.5</u> )	?	12	210	(29.5)
Altura de la cabeza (AC)	5?(11.3?)	98(13.7)	12(14)	?	5?	98	(13.85)
Altura máxima del cuerpo (AMC)	5(11.3)	?	12(14)	?	5	12	(12.6)
Altura del pedúnculo caudal (APC)	$\approx 3(\approx 6.8)$	?	7(8)	?	$\approx 3$	7	(8)
Longitud pre-pélvica (LPP)	26(59)	?	49(58)	?	26	49	(58.5)
Longitud pre-dorsal (LPD)	26.5(60.2)	?	50(59)	?	26.5	50	(59.6)
Longitud de la aleta dorsal (LD)	6.5(14.7)	?	12(14)	?	6.5	12	(14.35)
Longitud pre-anal (LPA)	38(86.3)	?	64?(75.5?)	?	38	64?	(86.3)
Longitud de la aleta anal (LA)	3.5(7.9)	?	6?(7?)	?	3.5	6?	(7.9)
Número de radios pectorales	$\approx 9$	?	8?	?	8?	$\approx 9$	entre 8 y 9
Número de radios pélvicos	$\approx 11$	?	?	?	$\approx 11$	$\approx 11$	$\approx 11$
Número de radios dorsales	11	?	11	?	11	11	11
Número de pterigióforos dorsales	10	?	10	?	10	10	10
Número de radios anales	11	?	?	?	11	11	11
Número de pterigióforos anales	10	?	7+?	?	7+?	10	10
Número total de vértebras	34	?	?	?	33	33	33
Número de vertebras abdominales	17	?	16?	?	16?	16	16
Número de vertebras caudales	17	?	10+?	?	10+?	16	16
	(15pu+2u)	?	?	?	?	(14pu+2u)	(14pu+2u)

**Cráneo**— Aunque los ejemplares ER1 y ER 3 muestran sus cráneos completos, éstos están fuertemente aplanados y son tan pequeños que muchos de sus rasgos no son visibles; sin embargo, en ER 2 muchos de los huesos del cráneo aunque fragmentados son visibles parcialmente. El cráneo tiene forma triangular, cerca de tres veces más largo que alto (Figura 16). En vista dorsal el cráneo también es triangular, este es un poco más de dos veces más largo que ancho (Figura 16). El rostrodermetmoideo es una estructura semejante a una estrella, con el borde anterior redondeado, una sección central es angosta de la cual surgen dos procesos laterales amplios y largos y dos procesos posteriores delgados y largos. El par de huesos frontales forman casi todo el techo del cráneo, estos se extienden desde la región etmoidea hasta atrás de la órbita ocular; al menos en su extremo posterior, estos huesos están ornamentados con crestas radiantes. La sección ocular del paraesfenoideo es recta, y edentada. Las suturas entre otros huesos del cráneo no son claras en ER 2 ni en ER 6.

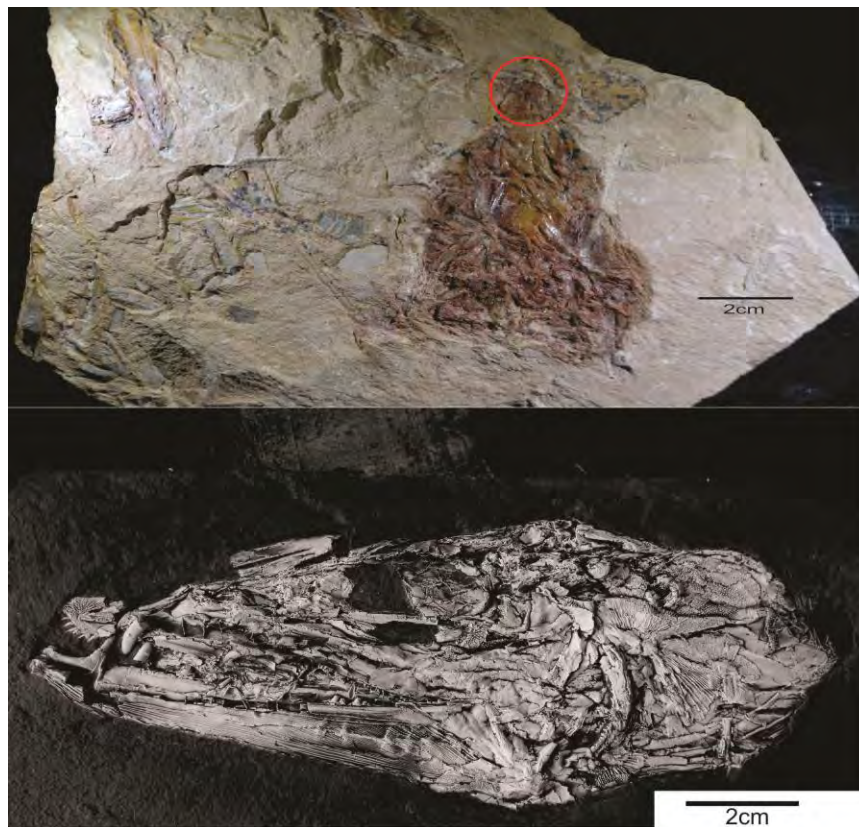


Figura 16. Vista dorsal y lateral del Cráneo de *Enchodus sp. nov.* el círculo muestra el rostrodermetmoideo.



---

**Huesos circunorbitales**— Los huesos circunorbitales no se encuentran bien conservados en ninguno de los ejemplares referidos. En ER 2 hay fragmentos de estos huesos dispersos en torno a la órbita ocular; estos están intensamente ornamentados con tubérculos (Figura 17).



Figura 17. Fragmentos de huesos circunorbitales presentes en ER 2. Abreviaturas: orb; órbita. Las flechas rojas señalan estos fragmentos

**Mandíbula superior**— La mandíbula superior está compuesta por dos elementos, el premaxilar y el maxilar. Aunque no es posible definir las dimensiones de estos huesos, en ER 2 y ER 5 se observan algunas características de estos. El extremo anterior del premaxilar es elevado, con bordes redondeados y está fuertemente ornamentado con numerosas crestas y tubérculos. Hay una hilera de pequeños dientes cónicos rectos en el borde alveolar del premaxilar. El maxilar es una barra larga, lisa, edentada y aparentemente recta que forma el borde superior posterior del hocico. No hay indicios de que existan huesos supramaxilares.

---

**Mandíbula inferior**— La mandíbula inferior es una estructura triangular tan larga que, su articulación con el cuadrado se ubica justo al nivel del borde posterior de la órbita ocular (Figura 18).

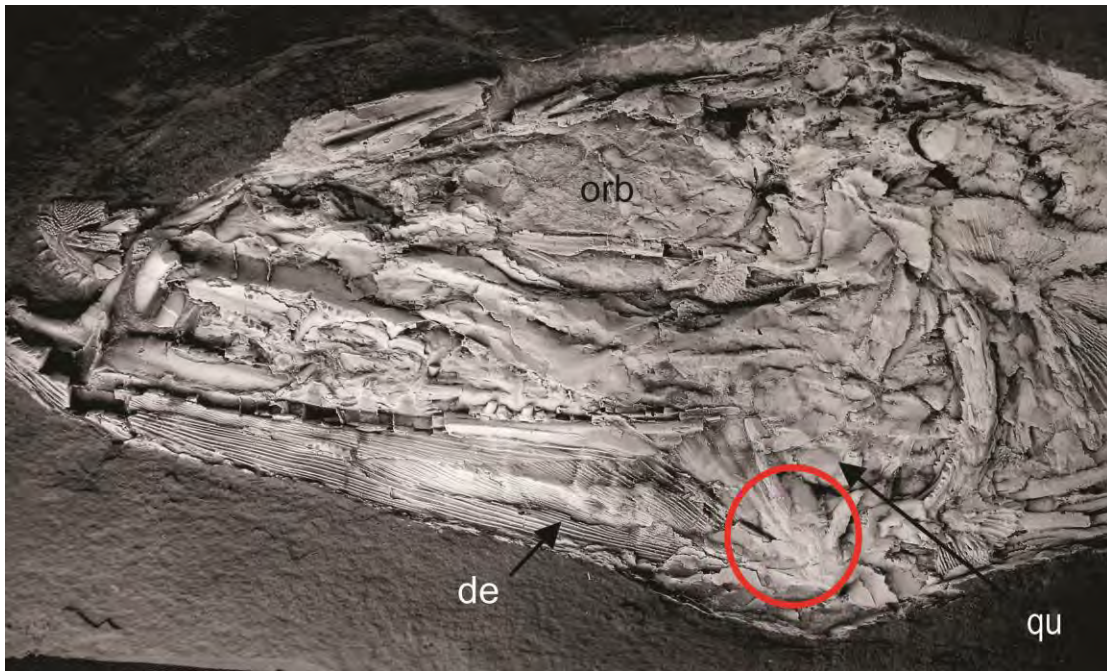


Figura 18. Mandíbula inferior del ejemplar ER 2 donde se observa la superficie lateral externa ornamentada con crestas. Abreviaturas: orb; orbital, de; dentario, qu; cuadrado. El círculo indica la articulación de la mandíbula inferior con el cuadrado.

El dentario es triangular y forma cerca de cuatro quintas partes de la longitud de la mandíbula inferior. Su borde ventral es ligeramente convexo y presenta al menos dos proyecciones anteriores (Figura 19, “progs” de acuerdo con Fielitz (2004)) mientras que su borde alveolar es casi recto, sólo ligeramente cóncavo en la parte media. Este hueso está armado con una hilera de dientes grandes uniformemente espaciados, cónicos, con numerosas estrías dispuestas en toda su altura y con el ápice ligeramente curvo hacia atrás; uno de los dientes ubicado cerca del extremo anterior de este hueso está hipertrofiado, es más del doble de largo que los otros. Toda la superficie lateral externa del dentario está ornamentada por numerosas crestas dispuestas longitudinalmente. En este hueso el proceso coronoideo no está desarrollado y la sínfisis es muy poco baja y forma un borde anterior

---

sinuoso. Este hueso presenta al menos tres hileras de dientes. Sobre el borde alveolar hay dientes cónicos, cortos y uniformemente espaciados, cuya talla es regular (semejante a aquella de los dientes ectopterigoideos) excepto en su extremo más anterior del dentario, donde estos dientes son ligeramente más largos y curvados hacia atrás. Sobre la cara lateral interna del dentario, muy cerca del borde alveolar, hay dos hileras de dientes, éstos son más delgados, altos y numerosos que los ya descritos; en la parte media del dentario dichos dientes son tan numerosos que prácticamente no hay espacio libre entre las bases, son los más largos, y están ligeramente inclinados hacia adelante; atrás y adelante de esta región los dientes tienden a ser más pequeños y más espaciados entre sí, y sólo aquellos de la región anterior tienden a curvarse hacia atrás.

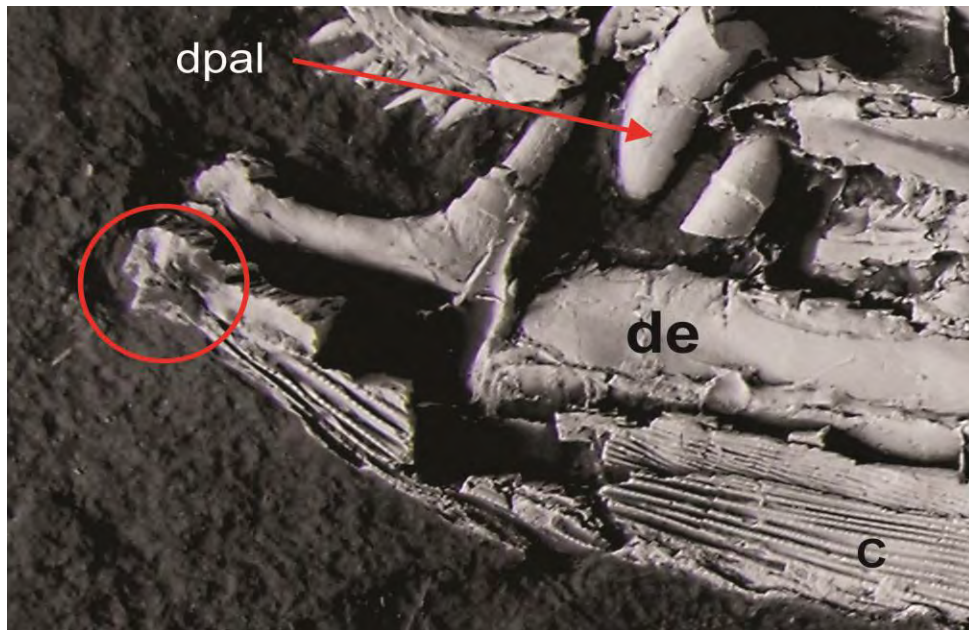


Figura 19. Progs. El círculo indica los “prgs” observados en el ejemplar ER2  
Abreviaturas: de; dentario, dpal; diente palatino y C; crestas en el dentario.

---

El extremo posterior del dentario presenta una profunda mella que se extiende a lo largo de la longitud de este hueso, en la cual se fija el extremo anterior del angular. Este último hueso tiene un aspecto triangular; su extremo anterior es agudo y se articula firmemente al dentario; en cambio su borde posterior presenta un proceso articular corto y lateralmente expuesto. Por arriba del proceso articular del angular, este hueso presenta un engrosamiento que forma una banda que se extiende hasta la región del proceso coronoideo. La superficie lateral externa del angular está fuertemente ornamentada con crestas que, aunque son semejantes a las del dentario, éstas están alineadas de manera inclinada. No fue posible reconocer la presencia del retroarticular ni del articular en los fósiles estudiados aquí.

**Serie opercular y rayos branquístegos**— En ER 2 y ER 5 es posible observar restos de los huesos de la serie opercular, la cual se compone del opérculo, subopérculo y preopérculo (Figuras 20).

El opérculo tiene forma arriñonada, con el extremo anterior recto y el borde posterior redondeado; su superficie lateral externa está fuertemente ornamentada con crestas y tubérculos alineados sobre estas que, en conjunto radian hacia los bordes desde la parte media del lado anterior de este hueso. La cresta media del opérculo es la más gruesa de todas.

El preopérculo tiene forma de triángulo invertido, su porción vertical es más estrecha, gruesa, y tan alta como el opérculo mientras que, su porción horizontal es más amplia, de aspecto laminar, y su sección anterior es más pequeña que la posterior. La superficie posterior ventral del preopérculo está intensamente ornamentada con crestas radiales semejantes a las observadas en el opérculo.

---

Sólo un fragmento pequeño del subopérculo está conservado por debajo del opérculo y detrás del preopérculo del ejemplar ER 2; este está intensamente ornamentada con crestas radiantes semejantes a las observadas en el opérculo. No hay indicios de la presencia del infraopérculo. En ER 2 están preservados cinco branquistegos ubicados por detrás del preopérculo y debajo del opérculo y restos del subopérculo. Estos tienen aspecto de espinas largas y curvas. No es posible determinar el número real de branquistegos (Figura 20).

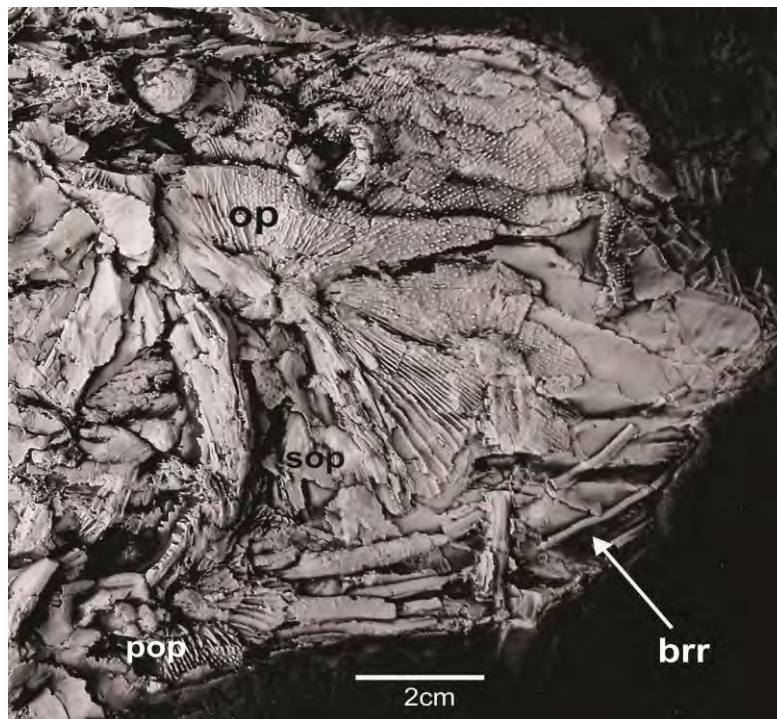


Figura 20. Serie opercular y rayos branquiostegos observados en el ejemplar ER 2. Pertenece a *Enchodus sp. nov.* Abreviaturas: op: opérculo; sop: subopérculo; pop: preopérculo y brr: rayos branquiostegos

**Suspensión hiomandibular**— El ejemplar que mejor expone los huesos de la suspensión hiomandibular es ER 2 (Figura 21). No se observan restos del hiomandibular. El cuadrado es triangular; la cabeza ventral masiva con la faceta articular desnuda.

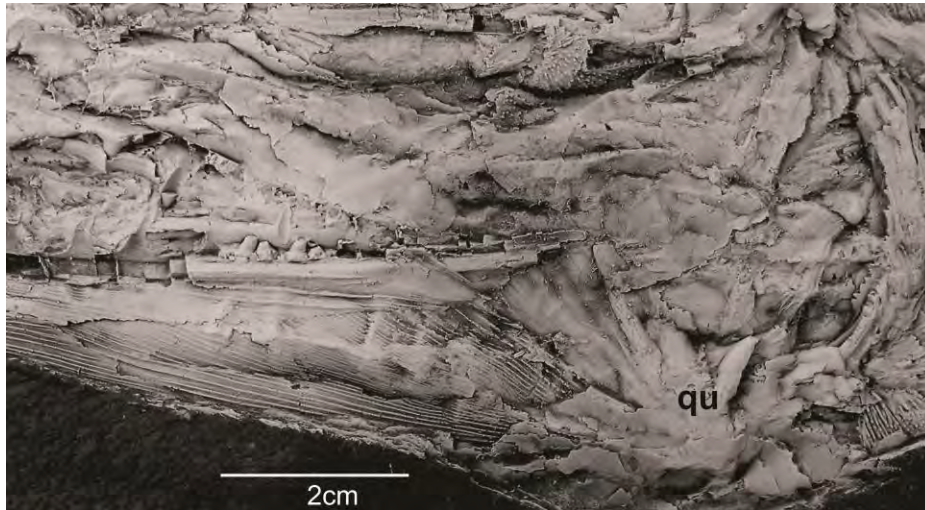


Figura 21. Ejemplar ER 2 descrito como *Enchodus sp. nov.* que expone el hueso cuadrado (qu) el cual es de forma triangular.

El ejemplar ER 4 es un hueso palatino aislado que presenta un largo diente en posición anterior formando un ángulo recto con el eje longitudinal del palatino. El palatino es un hueso masivo, con el borde ventral recto y el dorsal es ligeramente curvo, y cerca de cuatro veces más largo que alto. Aunque el diente palatino no está completo, este parece ser recto, su sección transversal tiene forma de gota, detrás es redondeado y anteriormente presenta un borde cortante o carina (Figura 22). La impresión de la base de los dientes palatinos, mejor conservados en ER 2 que en ER 4, muestra finas y numerosas estriaciones.

Aunque se observa la sección laminar del endopterigoideo en ER 2, no se observan los bordes de este hueso. En cambio, gran parte del ectopterigoideo está expuesto en este ejemplar; este hueso es una barra larga, masiva y dentada. Los dientes ectopterigoideos forman una sola hilera, son cónicos, gruesos, uniformemente espaciados y aparentemente de talla similar. Estos dientes son casi dos veces más largos que los dientes dentarios posteriores pero más cortos que el diente hipertrofiado anterior del dentario.



Figura 22. Ejemplar ER 4; dermopalatino de *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia, Puebla. El recuadro muestra un acercamiento del corte transversal del diente palatino.

**Columna vertebral**— La columna vertebral está conservada en su totalidad en el ejemplar ER 1 y sólo parcialmente expuesta en ER 3. Esta se compone de 34 centros vertebrales totales divididos en 17 abdominales y 17 caudales, y a su vez estos últimos incluyen 15 preurales y 2 urales (Figura 23).

Los centros vertebrales tienen forma de carrito más largo que profundo; sus bordes anterior y posterior son casi iguales en su altura, y la región central forma una fuerte constricción. Al parecer tanto los arcos como las espinas hemales y neurales están fusionados al centro vertebral correspondiente. Aunque la forma de las costillas y de las espinas hemales es muy parecido, ambas estructuras son finas y redondeadas, las costillas se reconocen fácilmente por presentarse en pares y por articularse directamente sobre las primeras vértebras abdominales y sobre pequeñas basiapofisis de las últimas vértebras abdominales. En las dos primeras vértebras abdominales, que están cubiertas lateralmente por el opérculo y la cintura pectoral, no hay costillas.

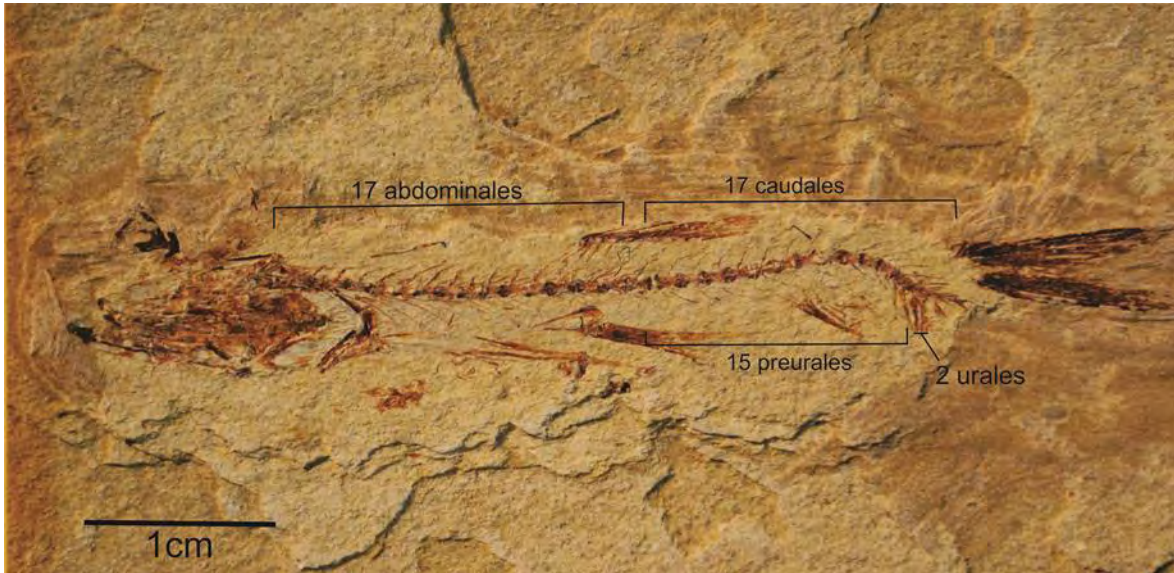


Figura 23. Ejemplar ER1 que muestra el número de vértebras abdominales y caudales (15 preurales y 2 urales).

Aunque en ER 1 hay sólo tres supraneurales libres justo adelante de la aleta dorsal, ocupando los espacios entre las espinas neurales de las vértebras abdominales 9-10, 10-11, y 11-12, por detrás de la cabeza otros seis supraneurales parecen estar fusionados a los arcos neurales de vértebras abdominales más anteriores. Los supraneurales libres son tan gruesos como las espinas neurales de las vértebras abdominales cercanas.

Huesos epineurales muy delgados, tan largos como una vértebra y media, y proyectados casi en paralelo con la columna vertebral, están presentes en todas las vértebras abdominales. Estas vértebras también están asociadas a huesos epipleurales; sin embargo, dado que estos están dispuestos sobre los centros vertebrales, no es posible determinar sus características.

**Aleta y cintura pectoral**— La parte dorsal de la cintura pectoral está compuesta de un hueso posttemporal con dos procesos proyectados anteriormente, de los cuales el dorsal está proyectado horizontalmente y es casi tres veces más largo que el ventral. La superficie del posttemporal es aparentemente lisa en los ejemplares pequeños (ER 1 y ER 3); sin embargo, en ER 2 este hueso está intensamente ornamentado con crestas, sobre las cuales están



alineados numerosos tubérculos (Figuras 24). El supracleito está colocado por debajo y atrás del posteporal y se articula con el extremo dorsal del cleitro; la superficie de este hueso no es clara en ninguno de los ejemplares.

El cleitro tiene forma de media luna, con la región ventral estrechada. En ER 1 y ER 3 no es posible observar ningún ornamento en el cleitro y en ER 2 este hueso no está conservado. Los detalles de los posibles postcleitros y de los huesos que componen la cintura pectoral no son claros en ningún ejemplar.

Aunque no es posible determinar el número de radios de la aleta pectoral; esta aleta se compone de al menos siete radios que son tan largos como todo el espacio existente entre las cinturas pectoral y pélvica. Nueve radios segmentados de la aleta fueron contados.

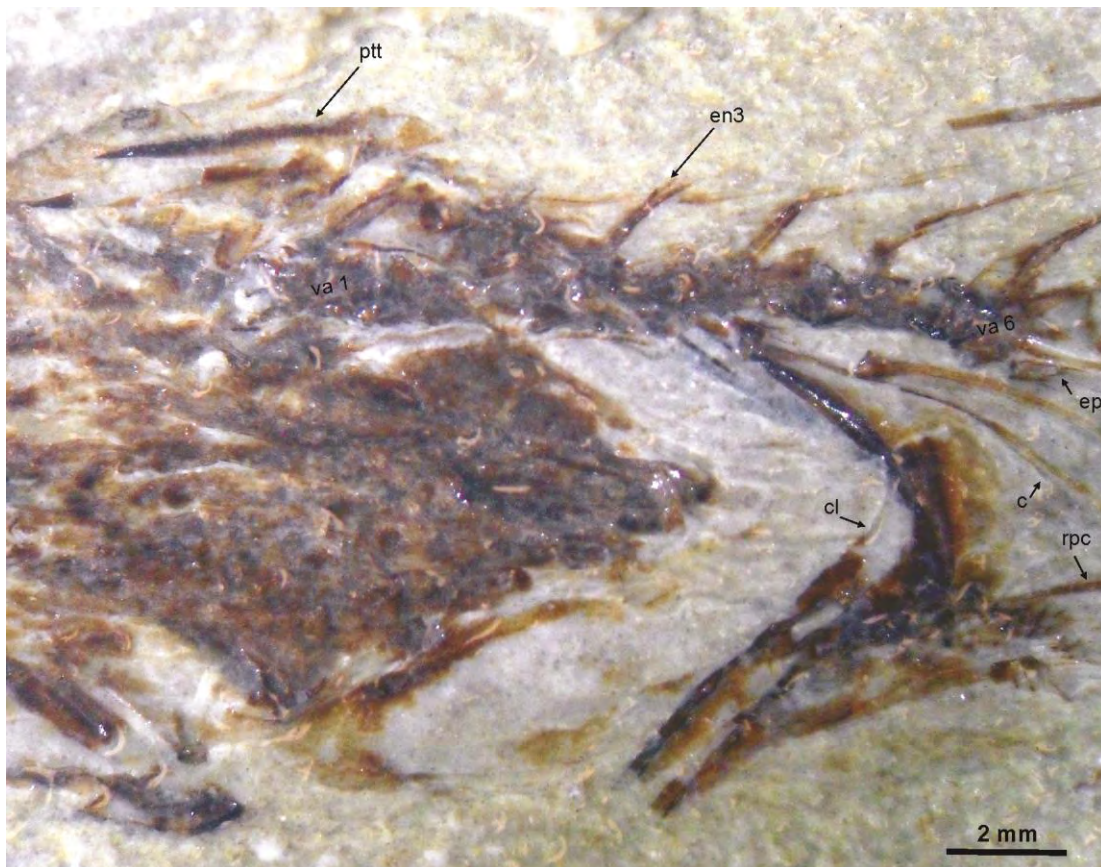


Figura 24. Detalle que muestra la cintura pectoral de ER 1, ejemplar referido a *Enchodus* sp. nv. Colectado en la Cantera San José de Gracia, Puebla. Abreviaturas: c: costilla; cl: cleitro; en: espina neural; epl: epipleural; ptt: postteporal; rpc: radio pectoral; y va: vértebra abdominal.

**Cintura y aleta pélvica**— La cintura pélvica está colocada cerca del límite posterior de la cavidad abdominal, en total oposición a la mitad anterior de la aleta dorsal. Los huesos pélvicos presentan un proceso anterior triangular agudo tan largo como dos y medio centros vertebrales de la región abdominal. Estos huesos también presentan un proceso medio tan largo como un tercio del proceso anterior, entre ambos procesos se forma un ángulo casi recto.

La aleta pélvica se compone de diez radios segmentados y ramificados. Aunque la longitud de estos radios es desconocida porque sus segmentos terminales están desarticulados en los ejemplares referidos; estos son casi tan largos como el espacio existente entre la cintura pélvica y la base de la aleta anal (Figura 25).

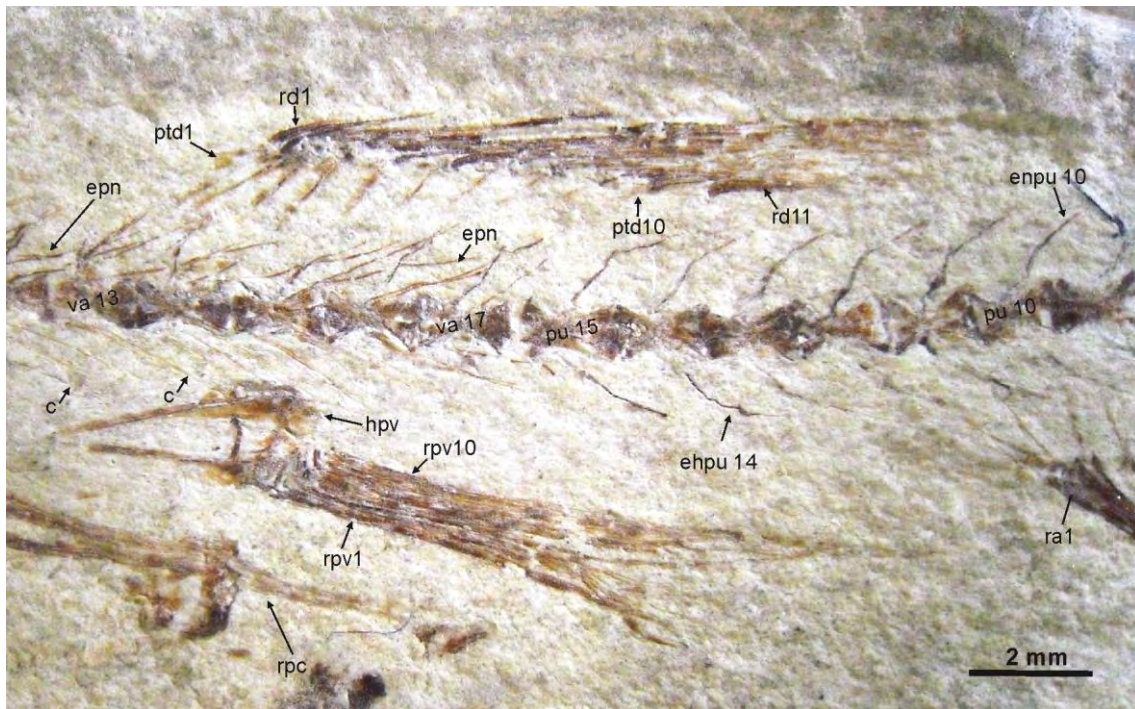


Figura 25. Cintura y aleta pélvica del ejemplar ER1, ejemplar referido a *enchodus sp. nov.* Abreviaturas: ehpu, espina hemal de una vértebra preural; enpu, espina neural de una vértebra preural; epn, espina neural; ra, radio anal; pu, vértebra pleural; va, vértebra abdominal.

---

**Aleta dorsal**— La aleta dorsal esta conservada en los ejemplares ER 1 y ER 3; ésta se compone de 11 radios que están colocados por arriba de cinco vértebras, la abdominal 15-17 y las dos caudales anteriores (= preurales 15 y 14 ) (Figura 25). El primer radio es fino y casi la mitad de largo del segundo. Los radios 2-4 parecen ser los más largos y los posteriores tienden a ser más cortos. Los dos radios dorsales anteriores sólo están segmentados distalmente pero el resto además está ramificado distalmente.

La aleta dorsal está soportada por 10 pterigióforos proximales que son relativamente cortos (respecto a los primeros pterigióforos anales). No es posible determinar si están presentes los pterigióforos dorsales mediales y distales, o si estos están fusionados a los proximales. Los dos primeros pterigióforos dorsales proximales están colocados dentro del espacio existente entre las espinas neurales de las vértebras abdominales 13 y 14, y el último está por arriba de la espina neural de la segunda vértebra caudal (= preural 14). Aunque todos los pterigióforos dorsales proximales tienen forma de barra o espina, el primero de ellos presenta una proyección laminar anterior que le da forma triangular, y los siguientes cuatro presentan dos pequeñas laminas óseas o alas, colocadas por adelante y por detrás de la barra central. Estos elementos de soporte tienden a ser más cortos en orden anteroposterior; el primero de estos pterigióforos dorsales es cerca de tres veces más largo que el último de ellos.

**Aleta anal**— En ER 1, único ejemplar donde la aleta anal está conservada completa, ésta se compone de 10 radios que están segmentados distalmente y que se ubican por debajo de las vértebras preurales 10 – 7 (Figura 26). La aleta parece tener forma triangular; en ella el primer radio es tan largo como las vértebras mencionadas y la longitud de los radios posteriores tiende a decrecer suavemente. La longitud del último radio anal es contenida cerca de tres veces en la del primer radio anal.

No es claro si los elementos de soporte de la aleta anal (i.e. pterigióforos anales mediales, distales y proximales) están fusionados, o si en su defecto los elementos mediales y distales están ausentes. Los radios anales están soportados por nueve pterigióforos proximales que tienen forma de espina, de los cuales al menos los primeros cuatro están articulados uno tras otro. Los dos primeros pterigióforos anales proximales están colocados dentro del

espacio existente entre las espinas hemales de los preurales 13 y 12, y el último está por debajo del espacio entre las espinas hemales de los preurales 9 y 8. Estos elementos de soporte también tienden a ser más cortos en orden anteroposterior; aunque no es posible determinar la longitud del primero de ellos, el segundo pterigióforo proximal anal es al menos dos veces más largo que el noveno.

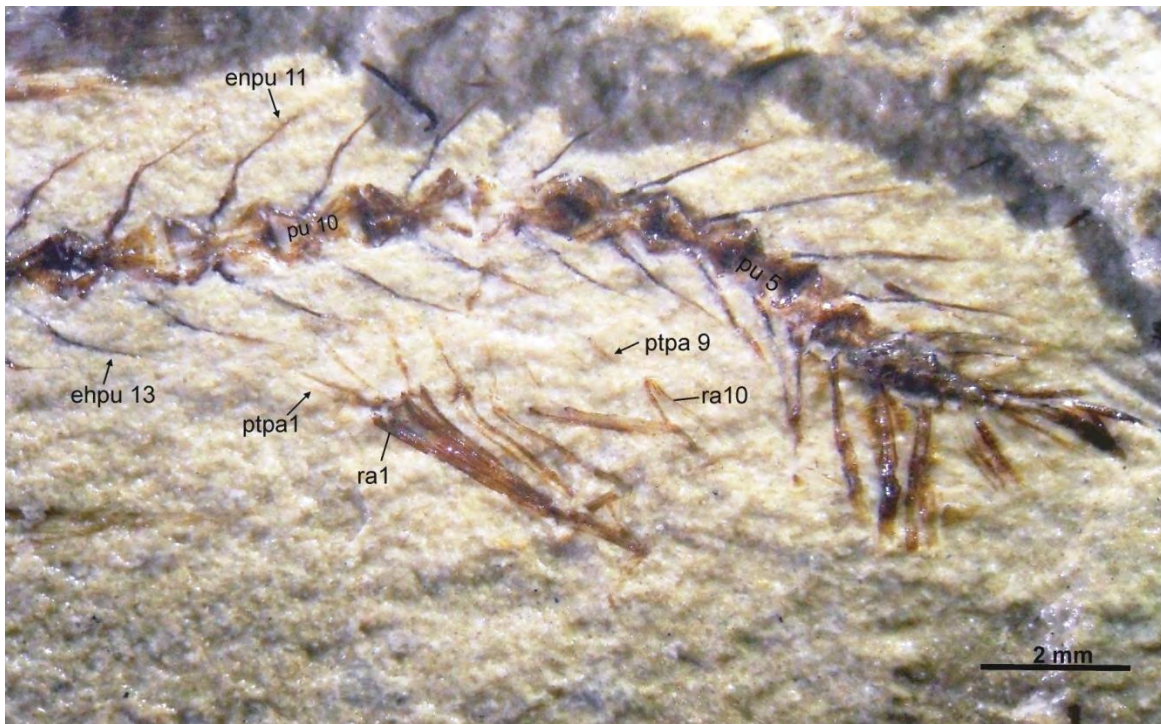


Figura 26. Aleta anal de ejemplar ER 1 descrito en este trabajo como *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla, México. Abreviaturas: ehpu, espina hemal de una vértebra preural; enpu, espina neural de una vértebra preural; ptpa, pterigióforo anal; pu, vértebra preural; ra, radio anal.

**Aleta caudal**— Aunque los lóbulos de la aleta caudal no están conservados en ninguno de los ejemplares y su forma y composición no puede ser determinada; sin embargo, parte del soporte de esta aleta o esqueleto caudal está conservado en ER 1 (Figura 27).

Las espinas hemales de los preurales 2 y 3, así como el parahipural (espina hemal del preural 1) son notablemente más gruesas que aquellas que las preceden, y en la parte basal del parahipural y la espina hemal del preural 2 se presenta una proyección laminar anterior.

---

Estas vértebras presentan espinas neurales largas. No es posible definir si los arcos hemales y neurales están fusionados a sus respectivas vértebras y tampoco si hay fusión entre el preural 1 y el ural 1.

Los hipurales 1 y 2 están asociados al ural 1, el primero es rectangular y casi tan largo como el parahipural mientras que el segundo es de aspecto triangular y ampliamente expandido posteriormente. Al menos otros cuatro hipurales están asociados al ural 2, todos ellos son de aspecto rectangular, semejante al del hipural 1. Aparentemente, los hipurales 2 y 3 están colocados uno al lado del otro (no existe hiatus entre estos elementos). Aunque existe un par de huesos laminares alargados sobre las vértebras urales que corresponden a los uroneurales 1 y 2; no es posible observar si estos son autógenos o están fusionados a los Urales.



Figura 27. Aleta Caudal ER 1 descrito en este trabajo como *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla, México. Abreviaturas: ehpu, espina hemal de una vértebra preural; ph, parahipural; h, hipural; ur, ural. Los ?? indican que no se sabe que estructura es.

---

**Escamas**— En todos los ejemplares el cuerpo es totalmente desnudo, no hay evidencia de la presencia de escamas o escudos, excepto en el ejemplar ER 3, donde se observan al menos un par de escudos predorsales colocados por detrás de la cabeza (Figura 28). Estos escudos parecen ser lisos y presentan un engrosamiento medio longitudinal. Debido a que los extremos donde estos escudos se encontraban entre sí fueron fracturados en la colecta del ejemplar, y no es posible saber si en estos escudos se sobreponían entre sí.

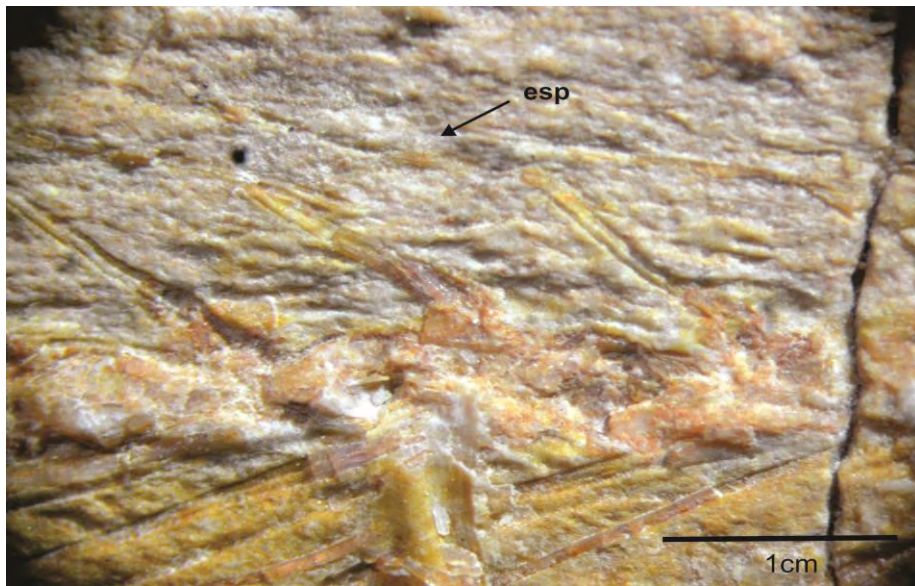


Figura 28. Ejemplar ER 3 descrito como *Enchodus sp. nov.* que muestra los escudos predorsales. Abreviaturas: esp; escudos predorsales.

## ANÁLISIS COMPARATIVO Y DISCUSIÓN

La denominación formal de los peces fósiles de la Cantera San José de Gracia identificados aquí como pertenecientes al género *Enchodus*, requerirá de un análisis filogenético, cuyo desarrollo está más allá de los objetivos planteados en esta tesis. También será necesario revisar todos los ejemplares que forman parte de las colecciones depositadas en la BUAP y el IGL, con el objeto de incluir todos los ejemplares de este género hasta ahora colectados. A pesar de esto, el presente análisis comparativo permite reconocer la singularidad de la especie descrita como *Enchodus sp. nov.*

---

Dentro del presente análisis se hace referencia al único análisis filogenético desarrollado para reconocer las relaciones interespecíficas de las especies que conforman el género *Enchodus*, mismo que fue realizado por Fielitz (2004) y que más tarde complementado por Fielitz y González-Rodríguez (2010) (Figura 30). Con el objeto de incluir el mayor número posible de las especies nominales descritas, también se tomó en cuenta los análisis comparativos ya publicados (Chalifa, 1996; Santos y Salgado, 1969; Goody, 1969, Raab y Chalifa, 1987; Forey et al. 2003; Woodward, 1901; Green, 1913.), donde se analiza la diversidad taxonómica del género a partir de variables morfológicas y características discretas (forma del palatino, dentario, forma del diente palatino, entre otras) y continuas (número de vértebras y radios que componen las distintas aletas, entre otras).

El estudio Fielitz (2004) señala que la familia Enchodontidae está formada por los géneros *Rharbichthys*, *Palaeolycus*, *Eurypholis*, *Saurorhamphus*, y *Enchodus*, y además concluye que *Paraenchodus* es sinónimo de *Enchodus*. De acuerdo con su filogenia, éstos peces se derivaron de manera escalonada siguiendo el mismo orden, así que reconoció la existencia de cuatro subfamilias, Rharbichthyinae (incluye a *Rharbichthys*) es el grupo basal, Palaeolycinae es otra subfamilia monogénico que ocupa una posición intermedia (incluye *Palaeolycus*), Eurypholinae es una subfamilia bigenérica (incluye a *Eurypholis* y *Saurorhamphus*) que en conjunto con la subfamilia Enchodontinae forman el grupo más derivado dentro de la familia Enchodontidae. De esta manera, la subfamilia Enchodontinae incluye sólo al género *Enchodus*. Aunque posteriormente la misma matriz de datos de Fielitz (2004) fue utilizada por Fielitz y González-Rodríguez (2010) para determinar la posición filogenética de *Enchodus zimapanensis*, los resultados de este último análisis muestran que *Rharbichthys* podría no pertenecer a la familia Enchodontidae ya que existe una politomía formada por Cimolichthyidae, Rharbichthyinae, y el resto de los Enchodontidae de Fielitz (2004); desafortunadamente estos autores no hicieron ningún comentario respecto a las diferencias entre ambas hipótesis filogenéticas.

El rastreo de algunas de las características empleadas en la reconstrucción filogenética de Fielitz (2004), algunas de las cuales se revela como sinapomorfias de la familia Enchodontidae, subfamilia Enchodontinae, especies y grupos de especies de *Enchodus*, permite determinar las afinidades de *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia descrito aquí. Entre dichas características se incluyen las siguientes:

---

Familia Enchodontidae

- 1) Único diente dermopalatino
- 2) Interopérculo ausente

Las sinapomorfias para el grupo Eurypholinae + Enchodontinae son:

- 3) Dentario con proyecciones anteroventrales
- 4) Superficie externa del opérculo y subopérculo ornamentado con tubérculos.

La subfamilia Enchodontinae.

- 5) Las porciones ventral anterior y ventral posterior del preopérculo son amplias

Dentro de la subfamilia Enchodontinae se tiene dos grupos los cuales están sustentados por varias sinapomorfias.

*Enchodus* menos *E. marchesettii*

- 6) Patrón dermal del opérculo y subopérculo presente con crestas y tubérculos
- 7) El patrón dermal de los huesos frontales está presente con crestas de forma radiante

Grupo gladiolus- gracilis (se incluye las especies *E. gracilis*, *E. petrosus*, *E. dirus*, *E. gladiolus* y *E. zimapanensis*) se incluye un carácter no sinapomórfico

- 8) Una hilera de dientes en el dentario

Grupo gladiolus-petrosus (se incluye las especies *E. petrosus*, *E. dirus*, *E. gladiolus* y *E. zimapanensis*)

- 9) El patrón dermal del cleitro está presente con ornamentaciones en forma de crestas

*Enchodus petrosus*

- 10) Dos carinaes en el diente dermopalatino
- 11) La forma del rostrodermetmoideo es ancha

*Enchodus dirus*

- 12) Superficie externa de la mandíbula sin ornamentaciones
- 13) Superficie externa del preopérculo sin ornamentaciones

*Enchodus zimapanensis*



14) Sin proyecciones anteroventrales en el dentario

*Enchodus gladiolus*

15) Dos hileras de dientes en el Dentario

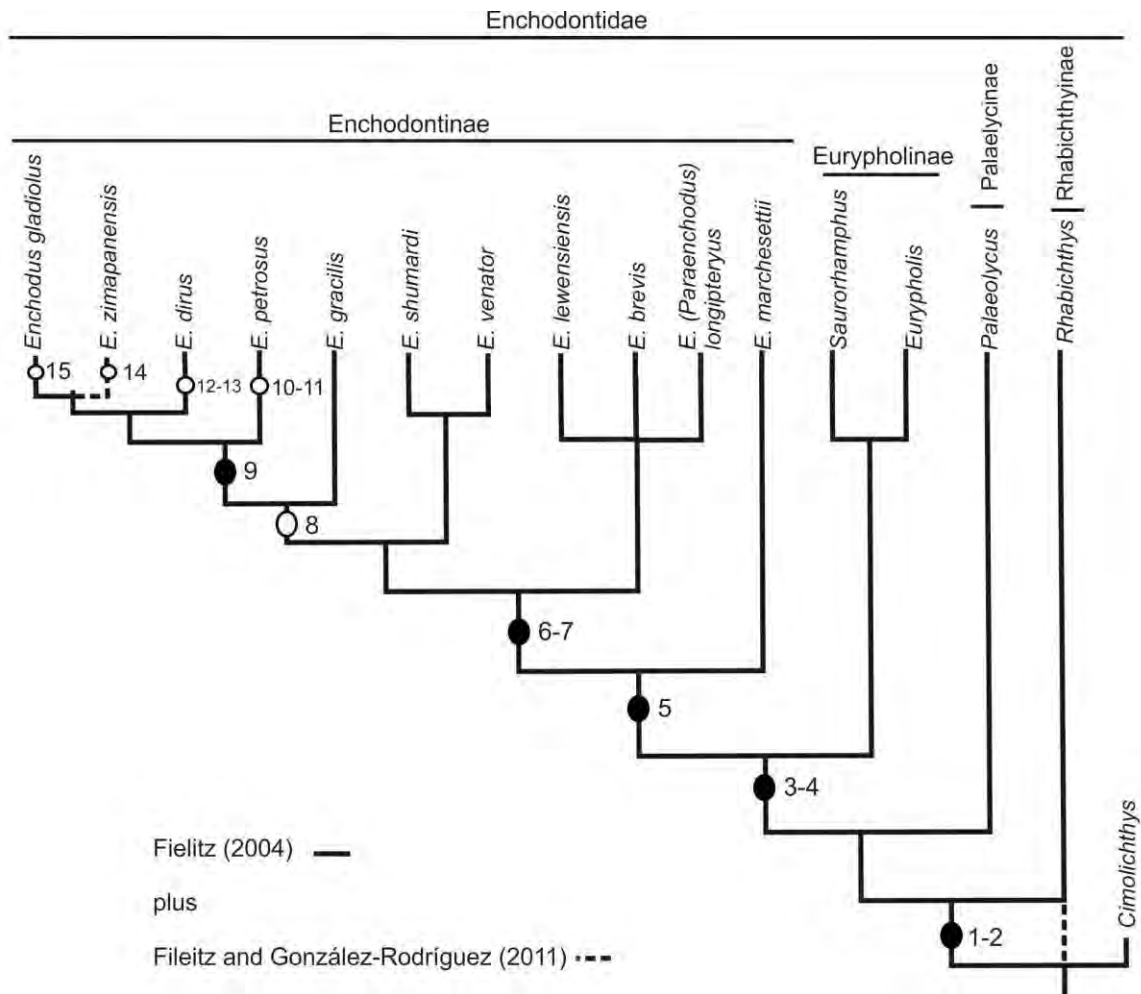


Figura 29. Hipótesis filogenéticas sobre *Enchodus* y géneros afines. Las sinapomorfias son señaladas con los círculos negros, mientras que los círculos blancos indican las homoplasias, todas ellas discutidas en esta sección

---

La inclusión de los ejemplares, descritos en esta tesis como *Enchodus* sp. nov., dentro de la familia Enchodontidae sensu Fielitz (2004) es contundente debido a que estos fósiles del estado de Puebla presentan las dos sinapomorfias de la familia arriba señaladas (2004); la condición unidentada del palatino es mostrada por el ejemplar ER 4 (Figura 22) y la ausencia interopérculo en ER 2 (Figura 20).

Es posible descartar la posibilidad de que los *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia pertenezcan a alguna de las subfamilias de enchodontidos que ocupan la base del grupo en la filogénia de Fielitz (2004). Por un lado, en la subfamilia Rharbichthinae los huesos de la serie opercular son lisos (no están ornamentados), el maxilar es dentado, y el único diente palatino es muy largo y está fuertemente inclinado hacia atrás; características contrastantes con las encontradas en los *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia (Figuras 17 y 11). Por otro lado, en la subfamilia Palaeolycinae el cuerpo es comparativamente muy largo y el dentario presenta una sínfisis dentaria elevada mientras que en *Enchodus* sp. nov. el cuerpo es más corto (semejante al de otras especies del género) y la sínfisis dentaria es poco alta (Figuras 23 y 19).

También es posible reconocer a *Enchodus* sp. nov. como miembro del grupo formado por las subfamilias Enchodontinae y Eurypholinae en la filogenia de Fielitz (2004). De acuerdo con este último autor, en estos peces el dentario presenta proyecciones óseas anteroventrales o “progs” y el opérculo y subopérculo están ornamentados (con tubérculos o crestas y tubérculos). *Enchodus* sp. nov. presenta “progs” en el dentario y sus huesos operculares están fuertemente ornamentados con crestas y algunos tubérculos. Debe señalarse que en el último trabajo monográfico de los enchodontidos y formas afines publicado por Goody (1969), el primero de estos rasgos no fue descrito ni ilustrado en los miembros de la subfamilia Eurypholinae (*Eurypholis* y *Saurorhamphus*) y por ello se sugiere que en el futuro esta confusión deberá ser aclarada (Figura 30). También, es necesario señalar que los progs en el dentario no están presentes en *E. zimapanensis*, descrito por Fielitz y Rodríguez-González (2010), lo que convierte a este rasgo en una homoplasia y que establece una diferencia fácil de reconocer entre *Enchodus* sp. nov. y *E. zimapanensis*.

---

De acuerdo con Fielitz (2004) la subfamilia Enchodontinae es monogénica, y por lo tanto su diagnosis es extensiva al nivel de género, se caracteriza porque sus secciones anterior y posterior del extremo ventral del preopérculo son amplias; en contraste en los Eurypholinae la sección posterior tiene forma de espina. Aunque la forma del preopérculo no es conocida en *Enchodus* sp. nov., éste presenta un sección posterior ventral ancha que contrasta con la forma de espina de los eurypholinos y justifica su inclusión dentro de la subfamilia Enchodontinae y el género *Enchodus*. Por otro lado, en los Eurypholinae el cleitro está hipertrofiado y forma una amplia placa; en contraste, en *Enchodus* este hueso no presenta ninguna modificación, tal y como ocurre en *Enchodus* sp. nov.

El grupo de especies aquí nombrado como “~~*Enchodus*~~ menos *E. marchesettii*”, no nombrado por Fielitz (2004) ni por Fielitz y González-Rodríguez (2010), se caracteriza por una sinapomorfia peculiar, los huesos de la serie opercular (opérculo y subopérculo) están intensamente ornamentados con crestas y tubérculos. La presencia de este tipo de ornamentación en *Enchodus* sp. nov. (Figura 20) permite reconocerlo como parte de este grupo de especies.

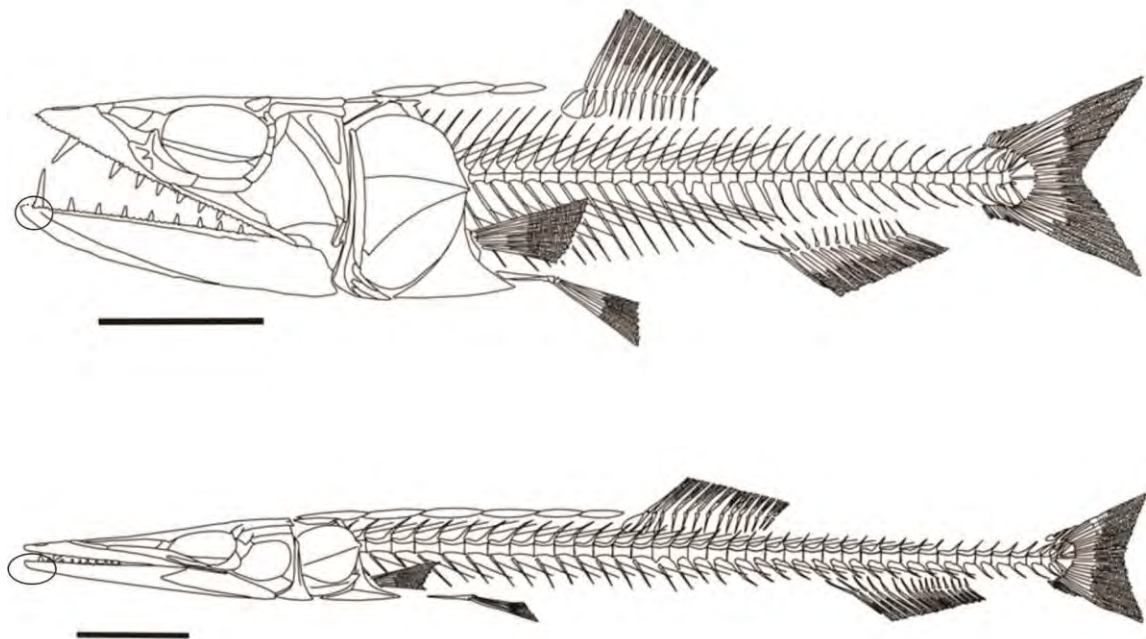


Figura 30. Reconstrucción de *Eurypholis* (arriba) y *Saurorhamphus* (abajo) tomados de Goody (1969); los círculos indican la ausencia de las proyecciones anteroventrales del Dentario. Barra = 2cm.

---

Además, *Enchodus* sp. nov. puede ser señalado como miembro del grupo de especies aquí reconocido como “*gladiolus-petrosus*”. En este grupo el hueso dentario presenta solamente una hilera de dientes (carácter 8 en Figura 18), aunque este rasgo es contrastante con la presencia más de una hilera de dientes en el dentario de los enchodontidos basales, Fielitz (2004) encontró que en *Enchodus gladiolus* la ocurrencia de más de una hilera de dientes dentarios debe ser interpretada como una condición regresiva que además permite separarla fácilmente de *Enchodus* sp. nov. en donde sólo existe una sola hilera de estos dientes.

También es posible reconocer diferencias significativas entre *Enchodus* sp. nov. y las otras especies del grupo “*gladiolus-petrosus*”, *E. zimapanensis* no presenta progs en el borde anterior ventral del dentario mientras que *Enchodus* sp. nov. y el resto de las especies del género si los presenta. *Enchodus gracilis* no presenta dientes endopterigoideos a diferencia de otras especies y de *Enchodus* sp. nov., en donde estos dientes están presentes (Figura 21). Adicionalmente, la sección transversal del diente palatino de *Enchodus* sp. nov. presenta un borde anterior cortante o carinae mientras que en *E. petrosus* hay dos carinae, es decir los bordes anterior y posterior de su diente palatino son cortantes. Finalmente, en *Enchodus dirus* el preopérculo no está ornamentado con crestas, mientras que en *Enchodus* sp. nov. este hueso está intensamente ornamentado con crestas (Figura 20).

Dentro del contexto anterior, en donde *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia, en donde se ha demostrado que *Enchodus* sp. nov. no puede ser identificado como parte de las especies incluidas en los análisis filogenéticos de Fielitz (2004) y Fielitz y González-Rodríguez (2010), es posible señalar que no forma parte de ninguna de esas especies.

La comparación directa con otras especies de *Enchodus* también permiten señalar la singularidad de *Enchodus* sp. nov. de la Cantera San José de Gracia. De acuerdo con Chalifa (1996), su especie *Enchodus zinensis* está caracterizada por presentar un palatino corto, dos veces más largo que alto, y un diente palatino bicarinado, en contraste *Enchodus* sp. presenta un palatino alargado, cuatro veces más largo que alto (Figura 13), su diente palatino solo presenta un borde cortante anterior. Según Silva-Santos y Salgado (1969), la columna vertebral de *Enchodus longipectoralis* cuenta con más 35 vertebras (se desconoce

---

la parte posterior de la columna vertebral desde la aleta anal, en donde al menos existen tres o cuatro vértebras preurales y las dos urales, lo que sumaría un total cercano a las 40 vértebras) mientras que en *Enchodus* sp. nov. las vértebras totales son sólo 34. .

En el “análisis comparativo” realizado en este trabajo, *Enchodus* sp. nov. presenta una combinación única de caracteres que lo diferencia del resto de especies. En este análisis se tomó en cuenta el número de bordes cortantes (carinae) en el diente palatino y la variabilidad dentro del género es alto, teniendo un grupo de especies que presentan carinae anterior y posterior (*E. lemonnieri* Dollo 1893, *E. zinensis* Chalifa 1996, *E. lewesiensis* Goody 1969, *E. marchesettii* Goody 1969, *E. petrosus* Willimon 1973), así como aquellas especies donde no hay presencia de carinae (*E. annectens* Woodward, 1901, *E. faujasi* Agassisz 1843) o aquellas con carinae anterior (*E. shumardi* Goody 1976, *E. longidens* Kramberger 1895, *E. major* Davis 1887 y *E. sp. nov.* del presente trabajo); *Enchodus* sp. nov. difiere de este grupo de peces porque presenta una combinación única con un diente que se sugiere que es recto y que presenta carinae anterior. En cuanto al comparativo en ornamentaciones de la superficie lateral externa del opérculo y las ornamentaciones en la mandíbula inferior, el género presenta distintos grupos, aquellos con ornamentaciones en el opérculo en forma de crestas (*E. lewesiensis* Goody 1969, *E. marchesettii* Goody 1969, *E. longipectoralis* Chalifa 1996, *E. faujasi* Agassisz 1843, *E. annectens* Woodward, 1901 y *E. sp. nov.* de este trabajo) otro grupo con solo tubérculos (*E. gladiolus*, *E. longidens*, *E. major* y *E. shumardi*), así como un grupo que presenta crestas y tubérculos (*E. macropterus* Marck 1863, *E. petrosus* Willimon 1973, *E. zimapanensis* Fielitz y González-Rodríguez 2010, *E. pulchellus* Woodward 1901, *E. venator* Arambourg 1954 y *E. gracilis* Goody 1969), por último un grupo del que se desconoce este carácter (*E. oliverai* Arratia 1996, *E. ferox* Green 1913, *E. brevis* Chalifa, 1989, *E. lemonnieri* Dollo 1893, *E. zinensis* Chalifa 1996, *E. dirus* Leidy 1857, *E. libycus* Chalifa 1996, *E. bursauxi* Chalifa 1989), *Enchodus* sp. nov. difiere de estas especies al presentar una combinación única de crestas y tubérculos en el opérculo y solo crestas en la mandíbula inferior.

El intentar resolver las relaciones filogenéticas para este género ha sido una labor complicada ya que las 25 especies nominales ahora descritas (Silva, 2007, Kaddumi, 2009; Fielitz y González-Rodríguez, 2010); lo hacen un grupo muy diverso, del cual gran parte de las especies fueron descritas con apenas algunos elementos aislado y/o fragmentados.

---

Debido a la carencia de información distintos autores han tratado de explicar la filogenia por diferentes vías, Silva (2007) y Silva y Gallo (2011) generaron un análisis sólo a nivel de género. Chalifa (1996) señala que dentro de las especies de *Enchodus*, como en otros enchodontidos, el cuerpo presenta dos tendencias contrarias, algunas especies como *E. macropterus*, *E. zimapanensis* y *E. longidens* desarrollaron cuerpos relativamente largos al poseer un número relativamente elevado de vértebras (entre 40 y 48,), mientras otras como *E. brevis*, *E. (Parenchodus) longipterygius* y *Enchodus sp. nov* presentaban cuerpos más cortos con un menor número de vértebras (33, 30 y 34 respectivamente). Por otro lado, Fielitz (2004) y Fielitz y González-Rodríguez (2010) sólo incluyeron a las 10 especies mejor conocidas y como se discutió anteriormente *Enchodus sp.* no puede ser incluido en este análisis.

## CONCLUSIÓN

Los ejemplares fósiles de *Enchodus* provenientes de la Cantera San José de Gracia, Puebla, descritos en este trabajo presentan las características que permiten incluirlos como miembros de la familia Enchodontidae y sub familia Enchodontinae, como fueron descritas por Fielitz (2004). Además presentan una combinación particular de características que hacen imposible su inclusión en ninguno en las especies nominales del género *Enchodus* previamente descritas, y por lo tanto se concluye que son representantes de una nueva especie, informalmente llamada aquí como *Enchodus sp. nov.*

Aunque las hipótesis filogenéticas previamente publicadas representan esfuerzos importantes y valiosos, encaminados a reconocer los procesos evolutivos experimentados por los enchodontidos, *Enchodus sp. nov.* muestra que estas hipótesis (Fielitz 2004; Fielitz y González-Rodríguez, 2010), podrían enfrentarse al problema de la existencia de un sesgo significativo en el registro fósil de este grupo de peces fósiles, por lo que la descripción formal de *Enchodus sp. nov.* deberá ser acompañada por un análisis filogenético que permita reconocer la robustez y predictibilidad de las hipótesis previas.

---

*Enchodus* sp. nov. contribuye al conocimiento del registro fósil del género *Enchodus* y de la familia Enchodontidae en el extremo sur de América del Norte, y en particular al de localidades Mexicanas. El descubrimiento progresivo de localidades fosilíferas con peces en distintas regiones del territorio mexicano (Alvarado-Ortega *et al.*, 2006a, 2006b, 2009, entre otros) ha permitido obtener un registro casi continuo que comprende desde el Albiano medio superior hasta el Maastrichthiano. Aunque se propone a México como el mejor lugar para conocer la historia evolutiva de estos peces, los estudios taxonómicos para este género son muy pocos, esto debido en ocasiones a la calidad del material fósil que es colectado, tal es el caso de la Cantera San José de Gracia que por el tipo de preservación de sus fósiles se ha desdeñado su valor científico.

Al considerar la hipótesis filogenética de Fielitz (2004), no es posible observar una compatibilidad con la propuesta de que en el género *Enchodus* y la familia Enchodontidae existan la tendencia de alargamiento o acortamiento de especies señalada por Chalifa (1996); es decir, hay especies cortas y largas mezcladas e intercaladas en los diferentes grupos de especies. Por ello, es posible concluir que estos grupos artificiales solo deben ser considerados como un ejercicio comparativo que intenta reconocer diferencias específicas dentro de los enchodontidos. Por otro lado, si se considera la hipótesis filogenética de Fielitz y González-Rodríguez (2010), en donde *E. zimapanensis* y *E. marchesettii*, dos de las especies más antiguas del género aparecen como en la base y la corona del árbol propuesto, señala la posibilidad de que la evolución del grupo fue tan rápida que sólo puede ser señalada como un evento de disparidad, cuya naturaleza explosiva impide generar reconstrucciones filogenéticas parsimoniosas.

Finalmente el hallazgo de *Enchodus* sp. nov. en la Cantera San José de Gracia, es una prueba irrefutable que el sur de América (extremo oeste del Mar de Tetis) ya estaba habitado por este género de peces y mostraba un amplia variabilidad morfológica, muy al contrario a lo observado en el extremo este del Mar de Tetis (Medio Oriente), *Enchodus* se encontraba representado por especies de cuerpo corto.

Los *Enchodus* de México son afines con formas presentes en otras dos regiones geográficas, donde los peces fósiles han sido bien estudiados. La primera es con América del Norte, en donde han sido descritas las especies más derivadas y afines a *Enchodus zimapanensis* (Fielitz y González-Rodríguez, 2010; Alvarado-Ortega, 2012 com. pers.), la

---

segunda área relacionada con México es el Medio Oriente, éstas se vinculan directamente por la presencia de *Enchodus* más primitivos.

Así en base a las discusión y conclusiones planteadas en el presente escrito la hipótesis de trabajo es aceptada, teniendo una nueva especie para México perteneciente al género *Enchodus*, la cual será nombrada formalmente en un futuro trabajo de mayor Formalidad.

## BIBLIOGRAFÍA

- Agassiz, L. 1833–1843. Recherches sur les poissonsfossiles [5 volumes]. Imprimerie de Petitpierre, Neuchâtel, 1420 pp.
- Albers, H. y Weiler, W. 1964. Eine Fischfauna aus der oberen Kreide von Aachen und neuere Funde von Fischresten aus dem Maestricht des angrenzenden belgisch-holländischen Raumes. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 120: 1-33.
- Alvarado-Ortega, J. 2005. Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa, Puebla, México. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, D.F., México, 308 p.
- Alvarado-Ortega, J., Garibay-Romero, L. M., Blanco-Piñón, A., González-Barba, G., Vega, F. J. & Centeno-García E. 2006. Los peces fósiles de la formación Mexcala (Cretácico Superior) en el estado de Guerrero, México. Revista Brasileña Paleontológica, 9(3):261-272.
- Alvarado-Ortega, J., González-Rodríguez, K. A., Blanco-Piñón A., Espinosa-Arrubarrena A. Ovalles-Damián E., 2006b. Mesozoic Osteichthyans of Mexico. en: Vega. J. F., Nyborg, G. T., Perrilliat M. del C., Montellano-Ballesteros, M. y Cevallos-Ferriz R. S. S. (Eds). Studies on Mexican Paleontology, Springer. Nertherlans, p. 169-207.
- Alvarado-Ortega, J. y Porrás-Múzquiz, H., 2009. On the occurrence of *Gillicus arcuatus* (Cope, 1875) (Pisces, Ichthyodectiformes†) in Mexico. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 61(2), 215–224.
- Baldwin, C.C., y Johnson G.D., 1996. Interrelationships of Aulopiformes, En: Stiassny M.L.J., Parenti L.R., Johnson y G.D. (Eds.), Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, p. 355-404.



- 
- Becker, A., Mallery, C. S. Jr. & Chamberlain, J. A. Jr. 2010. Osteichthyans from an Arkadelphia Formation–Midway Group Lag Deposit (Late Maastrichtian–Paleocene), Hot Spring County, Arkansas, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(4):1019-1036.
- Bogan S. & Agnolin L. F. 2010. Primera ictiofauna marina del cretácico superior (Formación Jaguel, Maastrichtiano) de la provincia de Rio Negro, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoología*, 50(12): 175-188.
- Blanco-Piñón, A., 1998. Vallecillo, Nuevo León: Yacimiento fosilífero del Noreste de México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Nuevo León, 148 p.
- Blanco-Piñón, A.; Porrás-Múzquiz, H., Vega, F.; González-Rodríguez, K. A. y Alvarado-Ortega, J. 2004. Múzquiz, Coahuila: a new fossiliferous locality, northern Mexico: En: Congreso Nacional de Paleontología, 9, 2004. Libro de resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, Chiapas, p. 23.
- Bravo-Cuevas, V. M., González-Rodríguez, K. A., Esquivel-Macías, C., Fielitz, C. 2009. Advances on Stratigraphy and Paleontology of the Muhi Quarry from the Mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Hidalgo, Central Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61:155-165
- Chalifa, Y. 1989. New species of *Enchodus* (Pisces: Enchodontoidei) from the lower Cenomanian of Ein-Yabrud, Israel. *Journal of Paleontology*, 63:356-364.
- Cavin, L. 1999. Occurrence of a juvenile teleost, *Enchodus* sp. in a fish gut content from the lower Turonian of Goulmima, Morocco. *Special Papers in Palaeontology*, 60:57–72.
- Cope, E.D. 1872. On the families of fishes of the Cretaceous Formation of Kansas. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 12: 327–357.
- Cope, E.D. 1874. Review of the Vertebrata of the Cretaceous period found West of the Mississippi River. *United States Geological Geographical Survey of the Territories Bulletin*, 1: 5–48.
- Fielitz, C. 1996. A Late Cretaceous (Turonian) ichthyofauna from Lacdes Bois, Northwest Territories, Canada, with paleobiogeographic comparisons with Turonian ichthyofaunas of the Western Interior Seaway. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33:1375–1389.
- Fielitz, C. 1999. Phylogenetic analysis of the family Enchodontidae and its relationship to recent members of the order Aulopiformes. Tesis Doctoral, University of Kansas, Lawrence, 86 p.
- Fielitz, C. 2002. First record of endopterygoid teeth in the North American late Cretaceous teleostean fish *Enchodus gladiolus* (Aulopiformes: Enchodontidae). *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 105(1-2): 27–32.

- 
- Fielitz, C. 2004. The phylogenetic relationships of the Enchodontidae (Teleostei: Aulopiformes). 619-634 pp. in: Arratia, G., Wilson, M.V.H., & Cloutier, R. (eds.), Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates. Verlag Dr. F. Pfeil, München, Germany.
- Fielitz, C. & Shimada K. 2009. A new species of *Apateodus* (Teleostei: Aulopiformes) from the Upper Cretaceous Niobrara Chalk of Western Kansas, U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3):650-658
- Fielitz, C. & González-Rodríguez, K. A. 2010. A New Species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Cretaceous (Albian to Cenomanian) of Zimapán, Hidalgo, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(5):1343-1351.
- Fishman, S. E., Shimada, K., & Fielitz, C. 1995. Stratigraphic record of the Late Cretaceous genus *Enchodus* (Osteichthyes: Teleostei), in Kansas. *Abstract Kansas Academy of Science*, 14:21.
- Goody, P.C. 1968. The skull of *Enchodus faujasi* from the Maastricht of southern Holland, I & II. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B71: 209-231.
- Goody, P. C. 1969. The relationships of certain Upper Cretaceous teleosts with special reference to the myctophoids. *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology, Supplement 7*: 1-255.
- Goody, P. C., 1970, The Cretaceous teleostean fish *Cimolichthys* from the Niobrara Formation of Kansas and the Pierre Shale of Wyoming. *American Museum Novitates*, 2434: 1-29.
- Goody, P. C. 1976. *Enchodus* (Teleostei: Enchodontidae) from the Upper Cretaceous Pierre Shale of Wyoming and South Dakota with an evaluation of the North American enchodontid species. *Palaeontographica, Abteilung A*, 152(4-6):91-112.
- González-Barba, G. y Espinosa-Chavez, B. 2005. Cenomanian-Turonian fish fauna from the Boquillas Formation, North-West Coahuila, Mexico. En: *International Meeting on Mesozoic fishes*, 4, 2005. Extended Abstracts, UAM Ediciones, Madrid, p. 105-108.
- González-Rodríguez, K. y Applegate, S.P., 2000. Muhi Quarry, a new Cretaceous fish locality in Central Mexico. 60th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3):45.
- González-Rodríguez, K. A., & Bravo-Cuevas, V. M. 2005. Potencial fosilífero de la Cantera Muhi (Formación El Doctor: Albiano-Cenomaniano) de la región de Zimapán, Estado de Hidalgo. *Paleos Antiguo*, 1:27-42.

- 
- Grandstaff, B. S., & Parris, D. C. 1990. Biostratigraphy of the fossil fish *Enchodus* Agassiz. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10( suppl. to 3):25A.
- Green, W. R. 1913. A description of the specimens of the teleostean genus *Enchodus* in the University of Kansas Museum. *The Kansas University Sciences Bulletin*, 7(2): 71–107.
- Hay, O. P. 1903. On certain genera and species of North American Cretaceous actinopteroous fishes. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 91:1-95.
- McNulty, C. L. & Kienzlen, G. 1970. An enchodontid mandible from the Eagle Ford Shale (Turonian), Dallas County, Texas. *Texas Journal Science*, 21:447-453.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the World* (third ed.): New York, John Wiley & Sons, 600 p.
- Porrás-Múzquiz, H.G. y Alvarado-Ortega, J, 2011. Sobre la ocurrencia de *Enchodus petrosus* Cope en el Cretácico tardío del Norte de México. En: Congreso Nacional de Paleontología, 12, 2011. Libro de resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología. Puebla, p. 23.?
- Pulido-González, E. P. 2011. Descripción e identificación de los fósiles índice de la Cantera San José de Gracia, Puebla. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México, 51 p.
- Raab, M., y Chalifa, Y. 1987. A new enchodontid fish genus from the Upper Cenomanian of Jerusalem, Israel. *Palaeontology*, 30(4): 717–731.
- Silva-Santos, R. & Salgado M.S. (1969). *Enchodus longipectoralis* (Schaeffer) um Teleostei do Cretaceo de Sergipe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 41(3):381.392.
- Silva-Hilda, M. A. 2007. Revisão taxonômica e filogenética dos peixes Enchodontoidei (*sensu* Nelson, 1994) e considerações biogeográficas. Tesis de Maestría. Universidad del Estado de Rio de Janeiro. Instituto de Biología Roberto Alcântara Gomes, 130 p.
- Silva-Hilda, M. A. & GALLO, V. 2011. Taxonomic review and phylogenetic analysis of Enchodontoidei (Teleostei: Aulopiformes). *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 83(2):483-511.
- Shimada, K., & Everhart, M. 2003. *Ptychodus mammillaris* (Elasmobranchii) and *Enchodus* cf. *E. shumardi* (Teleostei) from the Fort Hays Limestone Member of the Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) in Ellis County, Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 106(3):171-176.
- Schein, J.P., & Lewis, R. D. 2007. Actinopterygian fishes from Upper Cretaceous rocks in Alabama with emphasis on the Teleostan genus *Enchodus*. *Paludicola*, 6:41–86.

- 
- Wiley, E. O. y Johnson G. D., 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. In: Nelson, J. S., H.-P. Schultze and M. V. h. Wilson (eds.): Origin and Phylogenetic Relationships of Teleosts. Verlag Dr. Pfiel, Munich: 123-182.
- Willimon, E. L. 1973. An Enchodontid skull from the Austin Chalk (Upper Cretaceous) of Dallas, Texas. *Southwestern Naturalist*, 18:201–210.
- Woodward, A.S., 1901. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Parte 4. British Museum (Natural History), Londres, 636 pp.
- Zamudio-Angeles J.D. ; 2005. Analisis Análisis litoestratigráfico y biogeocronológico del Cretácico en el área de Mayanalán-Tulmán, Guerrero nororiental: México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, tesis de maestría, 103 p.

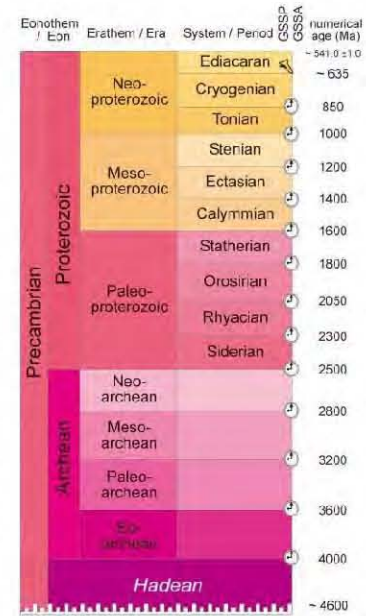
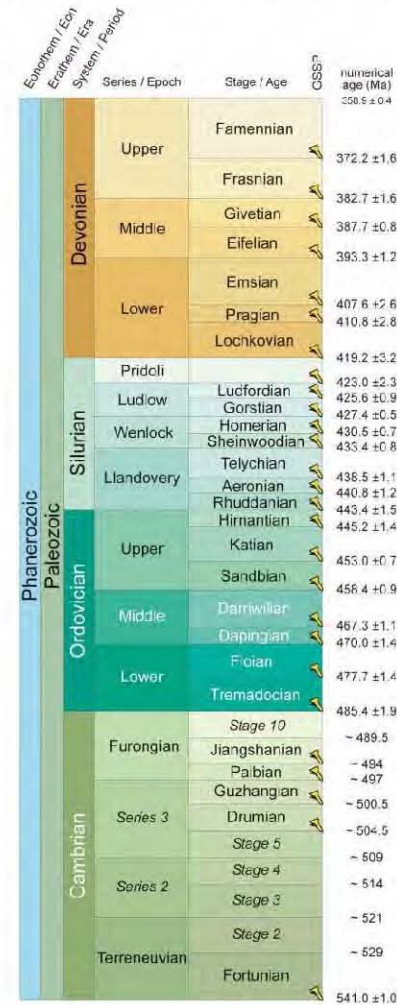
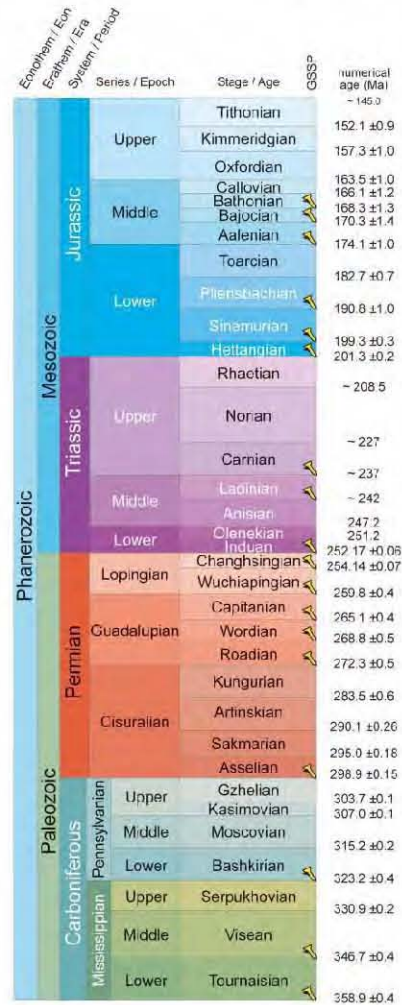
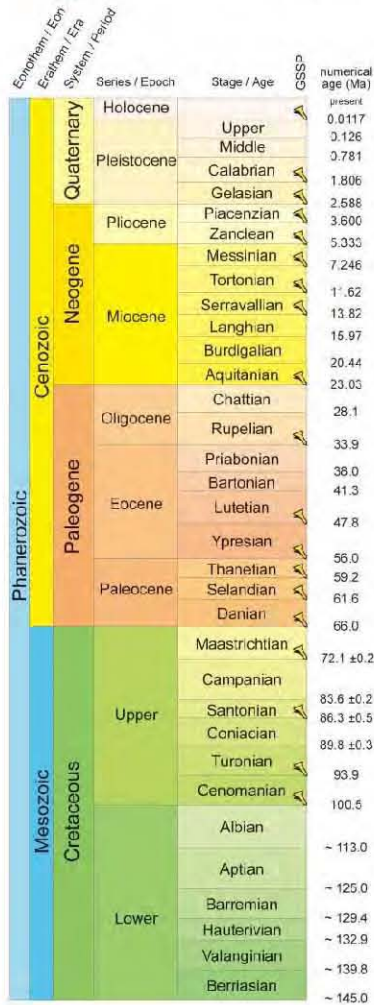


# INTERNATIONAL CHRONOSTRATIGRAPHIC CHART

www.stratigraphy.org

International Commission on Stratigraphy

v 2013/01



Units of all ranks are in the process of being defined by Global Boundary Stratotype Section and Points (GSSP) for their lower boundaries, including those of the Archean and Proterozoic long defined by Global Standard Stratigraphic Ages (GSSA). Charts and detailed information on ratified GSSPs are available at the website <http://www.stratigraphy.org>. The URL to this chart is found below.

Numerical ages are subject to revision and do not define units in the Phanerozoic and the Ediacaran; only GSSPs do. For boundaries in the Phanerozoic without ratified GSSPs or without constrained numerical ages, an approximate numerical age (-) is provided.

Numerical ages for all systems except Permian, Triassic, Cretaceous and Precambrian are taken from A Geologic Time Scale 2012 by Gradstein et al. (2012); those for the Permian, Triassic and Cretaceous were provided by the relevant ICS subcommissions.

Coloring follows the Commission for the Geological Map of the World. <http://www.cgmw.org>



Chart drafted by K.M. Cohen, S. Finney, P.L. Gibbard  
(c) International Commission on Stratigraphy, January 2013

<http://www.stratigraphy.org/ICS/chart/ChronostratChart2013-01.pdf>