



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**Determinación taxonómica de los peces fósiles con procesos  
transversos hipertrofiados del Turoniano de la Cantera San José  
de Gracia, Puebla, México.**

**TESIS**

**Que para obtener el título de**

**BIÓLOGO**

**P R E S E N T A**

**MAYA AKETZALI VILLEDA RUIZ**

**DIRECTOR DE TESIS**

**DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA**



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México 2022



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.

## Agradecimientos

Este estudio fue financiado por la Universidad Nacional Autónoma de México, a través del proyecto DGAPA-PAPIIT 110920, otorgado al Dr. Alvarado-Ortega, del cual esta tesis forma parte.

Al instituto de Geología de la Universidad Autónoma de México.

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

A mis sinodales por tomarse el tiempo de leer y dar correcciones.

### **Agradecimientos personales**

A mis padres

A toda mi familia

A Jesús Alvarado Ortega, gracias por tenerme tanta paciencia y por todas las conversaciones, muchas de ellas me han hecho comprender mejor el mundo.

A Toño bebé, George, Gallo, Damián y Marcos, gracias por escucharme y estar ahí en todo momento, sin ustedes esto no sería posible, los quiero mucho.

A Gisela y Ángel, ustedes son parte de mi familia, gracias por tanto apoyo y comprensión.

A Joshua, tú sabes por que.

A Jair, por atender mis dudas sobre la tesis incluso sin estar obligado, te quiero doc.

A Carmen, por tantas platicas en el laboratorio.

A los profesores que han estado a lo largo de mi formación.

## Resumen

*Laminospondylus transversus* Springer, 1975, representa un género teleósteo monoespecífico extinto de afinidad taxonómica problemática que ha sido recuperado en sedimentos marinos del Turoniano-Santoniano en sitios de USA y norte de México. Este pez está caracterizado por presentar: 1) un cuerpo fusiforme; 2) escamas ausentes excepto en el tercio anterior del cuerpo; 3) entre 44 y 48 vértebras totales; 4) procesos transversos laminares e hipertrofiados presentes en todas las vértebras excepto en las cerca de seis más caudales, inclinados anteriormente y bordeando la mitad del centro vertebral anterior. Esta especie ha sido considerada como un posible miembro representante de la familia Elopidae o del orden Crossognathiformes; sin embargo, ninguna de estas propuestas se ha corroborado. Recientemente, en los yacimientos marinos del Turoniano explotados en la Cantera San José de Gracia (CSJG), Puebla, centro de México, fueron recuperados dos ejemplares casi completos de peces atribuibles a este género por presentar procesos transversos hipertrofiados similares a los de *L. transversus*. Los ejemplares de CSGJ difieren de la especie tipo del género por presentar un cuerpo más robusto (más altos y cortos), con tan solo 41 vértebras totales, la hipertrofia de los procesos transversos se limita a la región abdominal (esto no ocurre en ninguna vértebra caudal), al mismo tiempo que las aletas pélvica, anal y dorsal poseen un número relativamente menor de radios. Las diferencias observadas entre este pez de CSGJ y *L. transversus* señalan que estos representan especies distintas; sin embargo, por el momento no es posible concluir de el de CSJG representa un género distinto. El presente hallazgo, complementa el panorama taxonómico de las formas afines *Laminospondylus*, amplía el conocimiento de su diversidad morfológica y el escenario histórico en el que se desarrolló este grupo de peces Cretácicos. Este resultado permite reconocer que estos peces ocuparon una región que incluye el mar Interior de Norteamérica (hoy ocupada por USA y la región Norte de México) y la región del Paleo-golfo de México (centro de México).

## INDICE

### INTRODUCCION

<i>Laminospondylus transversus</i> , un pez problemático del Cretácico.....	5
Registro de <i>Laminospondylus</i> en México.....	6
Hipótesis	
Objetivos	7
Metas	7

### LA CANTERA SAN JOSÉ DE GRACIA

Localización e historia.....	
Contexto Geológico de la Cantera San José de Gracia.....	

### MATERIALES Y METODOS

Materiales referidos	
Preparación del material fósil.....	8
Registro fotográfico del material	
fósil Nomenclatura y abreviaciones	

### RESULTADOS

Paleontología sistemática .....	11
Nota nomenclatural .....	11
Nota nomenclatural.....	11
Descripción .....	12

### DISCUSION

### CONCLUSIONES

Referencias bibliográficas	21
----------------------------	----

## INTRODUCCIÓN

### *Laminospondylus transversus*, un pez problemático del Cretácico

El pez fósil *Laminospondylus transversus* Springer, 1975, es un teleósteo extinto de afinidad incierta, recuperado en depósitos marinos del Cretácico Superior de distintos sitios paleontológicos de México y USA. cuya edad comprende entre el límite Turoniano-Coniaciano hasta el Santoniano y que fueron depositados en el centro y sur del Mar Interior de Norteamérica (Figura 1). Esta especie fue reconocida a partir de 14 esqueletos incompletos recuperados de los sedimentos de la Formación Austin (hoy formalmente reconocida como Grupo Austin en México), en dos sitios al noreste de Texas, USA, Savoy Pit y Wallace Quarry, en los condados Fannin y Grayson, respectivamente (Springer, 1975: 136). Diferentes autores han reconocido que los estratos fosilíferos explotados en Savoy Pit y Wallace Quarry son parte de la Formación Ector Chalk y se ubican bioestratigráficamente en la Zona Peroniceras haasi, cuya edad corresponde al Coniaciano inferior (Young, 1963 1986; Thurmond, 1969; Parris y Echols, 1992; Bureau of Economic Geology, 1967, 1992).

Actualmente, el registro de *Laminospondylus transversus* es relativamente más numeroso y proviene de otros sitios fosilíferos en USA y México (Alvarado-Ortega et al., 2006; Shimada, 2006; Carpenter, 2008; Giersch, 2014; entre otros); sin embargo, este pez aun es poco conocido porque sus restos continúan siendo escasos, mal conservados y, sobre todo, poco estudiados. Algunos ejemplares atribuibles a esta especie fueron identificados en la fauna del Miembro Smoky Hill Chalk de la Formación Niobrara, Kansas, USA. Por un lado, en su revisión de la fauna de Smoky Hill, Shimada (2006) reiteró la existencia de un ejemplar completo (KUVF 312) recuperado en el Condado de Logan que previamente fue referido como *Leptichthys agilis* Stewart, 1899 (Stewart, 1900; Jordan, 1924; Schultze et al., 1982). Por otro lado, en el estudio bioestratigráfico de la fauna de Smoky Hill, Carpenter (2008) identificó un número impreciso de ejemplares de esta especie en cuatro biozonas (*Protosphyraena pernicosa*, *Spinaptychus* n.sp., *Clioscaphtes vermiformis*—*Clioscaphtes choteauensis* y *Spinaptychus sternbergi*) que permiten identificar que, al menos, *L. transversus* vivió cerca de cuatro y medio millones de años en las aguas marinas registradas en el Smoky Hill entre el Coniaciano y el Santoniano, entre 88 y 83.5 ma antes del presente. En la revisión de los peces Osteictios Mesozoicos de México, Alvarado-Ortega et al. (2006,

fig. 7, p. 190) reconocieron a *L. transversus* debido a que se presentaba de manera abundante en la asociación fósil recuperada de distintos yacimientos del Cretácico Superior cercanas a Múzquiz, Coahuila, al norte del país. Más tarde, Giersch et al. (2008) y Giersch (2014) confirmaron este último hallazgo, señalando que, los restos de esta especie están presentes al menos en depósitos de la Formación Austin, cercanos al límite Turoniano-Coniaciano, en los sitios de Carranza, Los Tanques y El Rosario, en el flanco oriental de la Sierra del Carmen, Coahuila.



Figura 1. B.E.G. 40092, holotipo de *Laminospondylus transversus*, proveniente de Savoy Pit, Condado de Fannin, Texas, USA (longitud total= 270 mm) (Tomado de Springer, 1957, pl. I).

### **Rasgos distintivos y afinidad taxonómica de *Laminospondylus transversus***

La descripción de *Laminospondylus transversus*, basada en fósiles mexicanos, publicada en la tesis doctoral de Giersch (2014), es más amplia y detallada que aquella publicada por Springer (1975). A pesar de que ambos autores coinciden en reconocer algunos rasgos osteológicos importantes, sus diagnósis y determinaciones taxonómicas difieren. Por un lado, el autor de la especie señala en su diagnósis que *Laminospondylus transversus* representa Springer (1975: 136): 1) Un pez alargado; 2) con 44 a 48 vértebras totales; 3) con vértebras abdominales y caudales de la porción media del cuerpo (excepto las 6 vértebras caudales posteriores y algunas vértebras abdominales anteriores) mostrando procesos transversales laminares anchos, alargados, inclinados anteriormente y articulados con la porción posterior del centro vertebral anterior siguiente (Figura 2); y 4) con escamas presentes sólo en el tercio enterodorsal del cuerpo (Figuras 3 y 4). Por otro lado, en la diagnósis emendada de esta especie publicada por Giersch (2014: 84), los rasgos 1, 2 y 4 antes señalados no son

considerados; el rasgo 3 anterior, que describe la hipertrofia de los procesos laterales de las vértebras, es parafraseado como “procesos transversos lanceolados horizontales que apuntan a craneolateralmente, cada uno de los cuales se extiende al cuerpo vertebral craneal siguiente“ (Figura 2); y además, se agregan otros cinco rasgos adicionales (5-9, continuando con la numeración anterior): 5) longitud estándar mayor próxima a los 400 mm; 6) placa gular presente (Figura 4); 7) la presencia de al menos 19 radios branchiostegos (Figura 4); 8) hipurales 1 y 2 poco desarrollados y diferenciados del resto (Figura 5A y 5B); y 9) serie hypural con al menos siete elementos (Figura 5B).

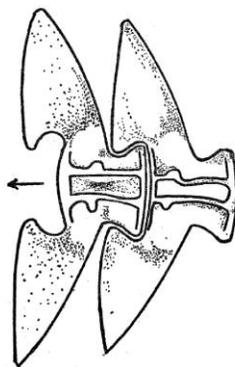


Figura 2. Vista dorsal de las vértebras abdominales de *Laminospondylus transversus* mostrando procesos transversales laminares hipertrofiados (La flecha apunta a la cabeza del pez) (Tomado de Springer, 1957, fig. 2).

Sobre la pertenencia de *Laminospondylus transversus* en algún grupo taxonómico supragenérico, existen dos propuestas. Por un lado, este pez fue referido como un posible miembro de la familia Elopidae (Springer, 1957: 136, 139). No obstante, es necesario señalar que tal determinación taxonómica fue basada en un ejercicio de anatomía comparada superficial y escasamente documentado, en donde los rasgos óseos de esta especie fueron pobremente contrastados con aquellos de dos elópidos bien conocidos (Figura 6), *Elops* Linnaeus, 1766 (los llamados como malachos, machetes, tarpones machete o bananos) y *Megalops* Valenciennes, 1847 (conocido como sábalo o tarpón) (véase Nelson et al., 2016).

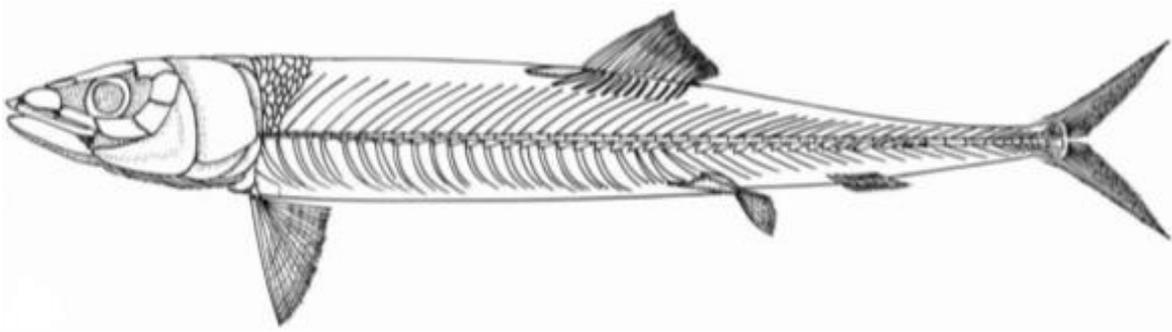


Figura 3. Esqueleto de *Laminospondylus transversus*, basado en los ejemplares CPC 515 y CPC-516, procedentes de El Rosario, Coahuila, México, en donde se muestra la presencia de escamas sólo en la región anterodorsal del tronco (Tomado de Giersch, 2014, fig. 4.44).

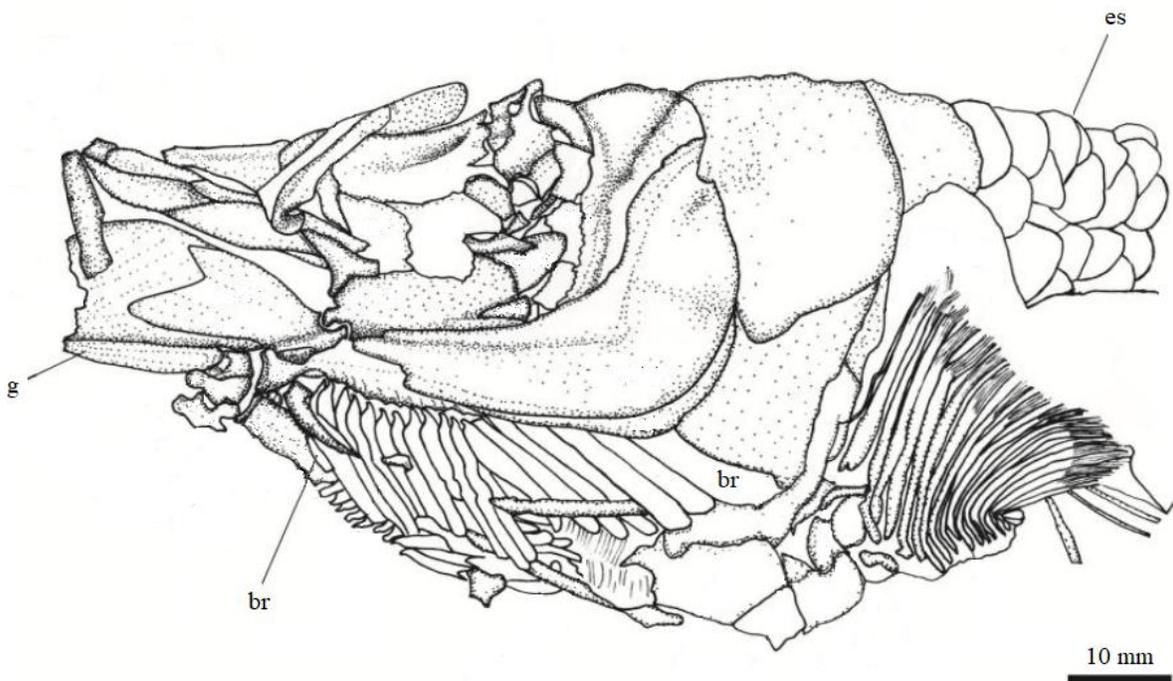


Figura 4. Cráneo y región abdominal anterior de *Laminospondylus transversus*, basado en el ejemplar CPC-516, procedente de El Rosario, Coahuila, México, en donde se muestra la parte anterodorsal dorsal del tronco cubierta con escamas (es), la placa gular (g) y la serie de 19 rayos branquístegos (br) (Modificado de Giersch, 2014, fig. 4.45).

De acuerdo con Springer (1957), *Laminospondylus transversus* puede ser considerado un Elopidae porque comparte las siguientes características osteológicas con miembros de dicha familia: i) La forma trapezoidal del hiomandíbular (semejante a la observada en *Megalops*); ii) el dentario es un hueso corto, curvo en vista ventral, y con un proceso coronoideo grande (semejante

al observado en *Megalops*); y iii) la presencia de vértebras con estructuras semejantes en *Elops* y *Megalops* (las llamadas parapófisis de Forey (1973:25), las cuales pudieron dar origen a los procesos transversos de *L. transversus*).

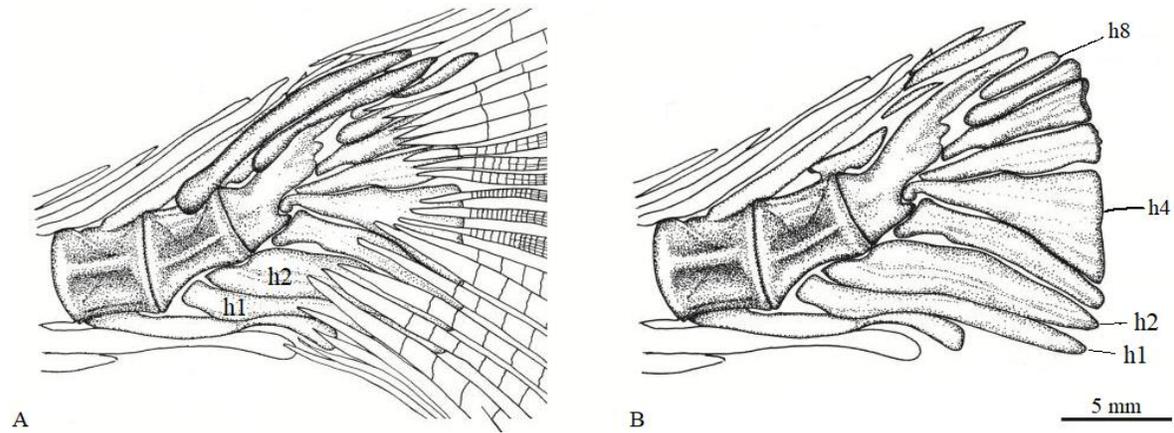


Figura 5. Esqueleto caudal *Laminospondylus transversus*, con (A) y sin (B) los radios caudales, mostrando la serie hipural con 8 elementos y los hipurales 1 y 2 poco desarrollados (h1 y h2 respectivamente) (Modificado de Giersch, 2014, fig. 4.49).

La familia Elopidae fue establecida por Bonaparte (1846) a partir de rasgos anatómicos externos de *Elops* y especies afines recientes. Más tarde, Forey (1973: 7) emendó la diagnosis de esta familia con base en rasgos anatómicos esqueléticos. Es notable que ninguno de los caracteres enlistados en el párrafo anterior, que según Springer (1957) soportan la posible inclusión de *Laminospondylus transversus* como un elopido, forma parte de la diagnosis de Forey. Con base en estas observaciones es posible señalar que, la inclusión de esta especie en dicha familia aún debe ser comprobada.

Por otro lado, en su tesis doctoral, Giersch (2014) señaló que *Laminospondylus transversus* forma parte de la familia Crossognathidae. Esta familia fue originalmente establecida por Woodward (1901: 348) para incluir a especies afines a *Crossognathus* Pictet, 1856 (Figura 7); después, Patterson y Rosen (1977: 131) consideraron que ésta también incluye a *Apsopelix* Dixon, 1850. Más tarde, Taverne (1989) reconoció que los crossognatidos, en conjunto de peces fósiles extintos agrupados por Forey (1977) dentro del suborden Pachyrhizodontoidei, forman parte del orden Crossognathiformes.

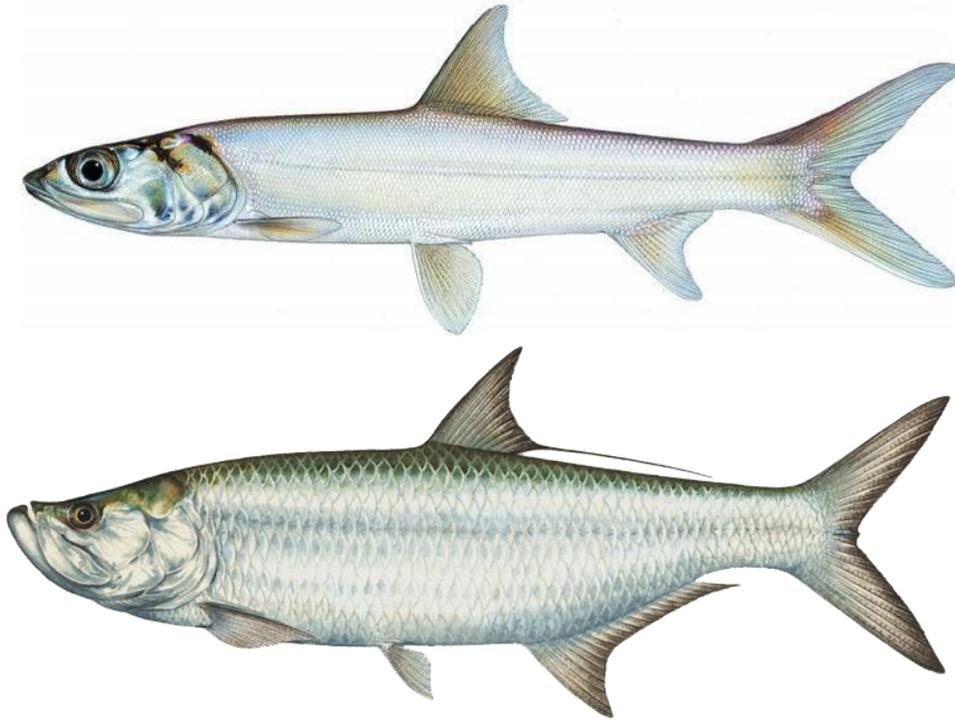


Figura 6. Representantes de la familia Elopidae, *Elops* (arriba) y *Megalops* (abajo), posibles formas afines de *Laminospondylus transversus* según Springer (1957) (sin escala).

De acuerdo con Giersch (2014), el reconocimiento de *Laminospondylus transversus* como un crossognatido está basado en los siguientes siete rasgos compartidos: a) el palatino es alargado; b) la región occipital del cráneo es muy amplia en relación con la región rostral; c) las aletas pélvicas están colocadas muy atrás en el tronco, en un punto cercano al 70% de la longitud estándar SL (compartido por *Laminospondylus* y *Apsopelix*); d) la placa gular es estrecha (compartido por *Laminospondylus* y *Crossognathus*); e) el hueso pélvico o basipterigio es similar (compartido por *Laminospondylus* y *Apsopelix*); f) e) la morfología de la articulación cuadrado-mandibular es similar (en *Laminospondylus* y *Apsopelix*); g) hay una serie numerosa de radios branquiestegos, de entre 19 y 21 (semejante entre *Crossognathus danubiensis* Cavin y Grigorescu, 2005 (21) y *L. transversus* (19, ver Figura 3); y h) la no fusión de los hipurales 1 y 2 (en *Laminospondylus* y crossognatidos).

Actualmente, existen cerca de 25 géneros formando parte del orden Crossognathiformes (incluyendo a *Crossognathus* y *Apsopelix* como parte de la familia Crossognathidae) y las interrelaciones entre estos continúan siendo controversiales (Cavin, 2001; Arratia y Tischlinger, 2010; Hernández-Guerrero, 2015; Mayrinck et al., 2015; London y Shimada,

2020; Veysey et al, 2020; Alvarado-Ortega y Alves, 2022). Por eso, el reconocimiento de *Laminospondylus transversus* debe ser mejor analizada y esperar por una mejor definición filogenética de este orden y sus miembros.

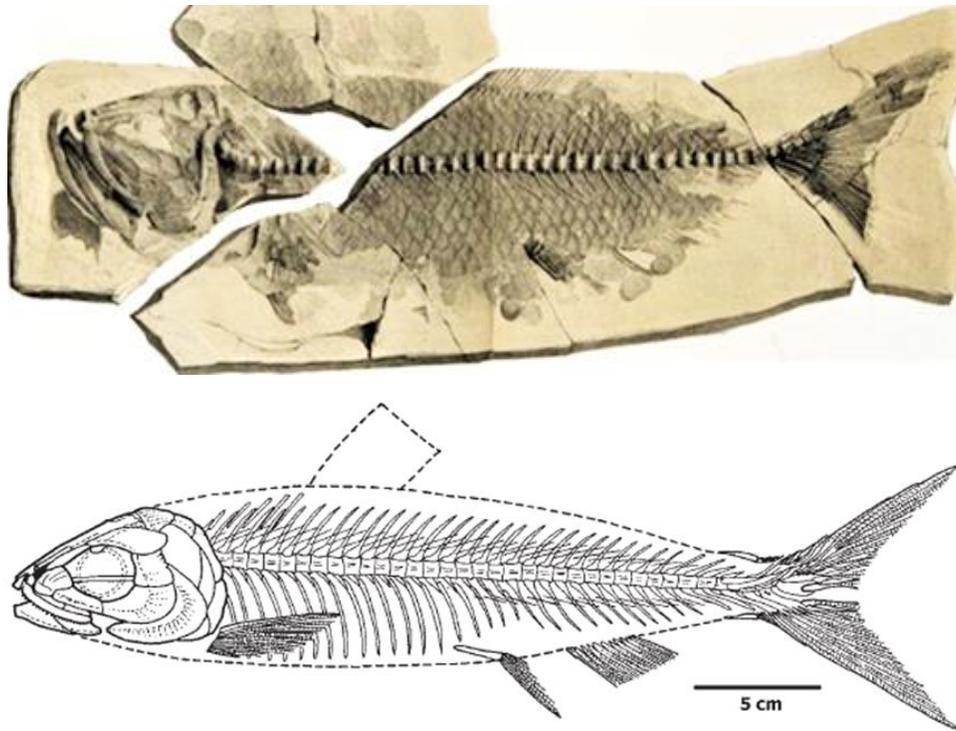


Figura 7. Litografía y reconstrucción de *Crossognathus sabaudianus* Pictet, 1858, que según Giersch (2014) es un pariente cercano a *Laminospondylus transversus* (Tomados de Pictet 1858, pl. II (arriba); y Taverne, 1989, fig.1 (abajo).

### ¿Un nuevo registro de *Laminospondylus* en México?

Recientemente, Alvarado-Ortega et al (2020) reportaron el hallazgo de una asociación de peces fósiles marinos del Turoniano recuperado en la Cantera San José de Gracia, Municipio de Molcaxac, Puebla, centro de México. Los autores de ese reporte intentaron incluir un fragmento de la columna vertebral de *Laminospondylus* (referido en este trabajo como MV 3); sin embargo, los revisores y el editor del mencionado artículo rechazaron esta observación. A pesar de ello, tal intento quedó patente de manera involuntaria debido a que, a pesar de que la descripción de tal fósil fue retirada, la figura 8 originalmente sometida para iniciar el proceso de arbitraje de este trabajo, con la palabra “*Laminospondylus*” incluida, no

fue sustituida en la versión impresa del mismo (sobreviviendo así la evidencia de que en este sitio paleontológico hay fósiles atribuibles a *Laminospondylus*).

En 2016, el Biol. Vania Jair Pérez Rodríguez, profesor del curso “Paleontología” en la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la Universidad Nacional Autónoma de México, tuvo a bien llevar a cabo una salida de campo con sus estudiantes con fines didácticos. Al pasar por el cruce de la carretera estatal 445 (entre Molcaxac y Tepexi de Rodríguez) y el camino al oeste que conduce a los pueblos de Mimiahupan, San Luis Tehuizotla y San José de Gracia, se dio cuenta que se encontraba un vendedor de rocas distintas a las que había observado antes. Al entrevistarse con el vendedor, éste le mencionó que sus rocas también contenían fósiles y le mostró varios ejemplares. Al final, este profesor pudo obtener de aquel vendedor un par de piezas con cuerpos reconocible de peces fósiles. En 2019, después de la aceptación del artículo arriba referido para ser publicado, el Biol. Pérez Rodríguez tuvo a bien contactar al Dr. Alvarado-Ortega para mostrarle estos fósiles e invitarlo a dirigir un proyecto paleontológico para que su alumna, autora de la tesis presente, pudiera graduarse como Licenciada en Biología. Cuando el Dr. Alvarado-Ortega observó por primera vez estos ejemplares, reconoció que estos podían ser representantes afines o miembros de una posible nueva especie del género *Laminospondylus* porque éstos presentan el estado hipertrofiado de los procesos transversos de las vértebras de la región media del cuerpo, diagnósticos de *L. transversus*, y además presentan un cuerpo más robusto. Con el fin de identificar estos dos ejemplares, en este texto son referidos como MV 1 y MV 2.

La ocurrencia potencial de *Laminospondylus transversus* o una forma afín en la Cantera San José de Gracia tienen dos aspectos de suma importancia para entender la historia natural de estos peces extintos. Por una parte, las rocas de este sitio fueron referidas como una secuencia del Turoniano que posiblemente pertenecen a la Formación Mexcala (Alvarado-Ortega et al., 2020). Esta situación, sumada a la posición de este sitio paleontológico en la región central del país, amplían de manera importante los rangos temporal y geográfico de estos peces, reconocidos a partir de sus fósiles encontrados en sitios alejados a más de 500 Km al norte, en Coahuila, Texas y Kansas. El registro de estos peces en San José de Gracia pudiera acabar con el mote de “problemáticos” dado a estos peces. El estudio detallado de estos peces podría aumentar la diversidad taxonómica de *Laminospondylus* o representar una o afín, al mismo tiempo podría arrojar nuevos datos para reconocerlos formalmente como

parte de los crossognathiformes, los elópidos, o bien de algún otro grupo de teleósteos. Aunque de manera modesta, esto ampliará el conocimiento sobre la biodiversidad de los mares del Cretácico de América del Norte, aportará nuevos datos sobre la interrelación e influencia que las comunidades ícticas del límite Turoniano-Coniaciano de la región del Paleo-golfo de México y del Mar Interior de Norteamérica.

### **Justificación, Hipótesis, Objetivos y Metas**

Dado el contexto histórico y taxonómico arriba expuesto en esta introducción, el desarrollo de esta tesis tiene la siguiente justificación, hipótesis, objetivos y metas:

**Justificación**— Antes de este trabajo, *Laminospondylus* era un género monoespecífico marino presente en la región central y sur del Mar Interior de Norteamérica. Este género de afinidad taxonómica incierta era conocido a través de un registro fósil escaso, relativamente poco estudiado y restringido a yacimientos de Coahuila, Texas y Kansas, cuya edad es cercana al límite Turoniano-Cenomaniano y se extiende hasta el Santoniano. El descubrimiento en las rocas marinas del Turoniano de la cantera San José de Gracia, Puebla, de dos ejemplares fósiles casi completos de peces atribuibles a este género por presentar su característica más distintiva, procesos transversos hipertrofiados, tiene implicaciones importantes en el reconocimiento de la historia natural de estos peces. Potencialmente, el estudio emprendido aquí ampliará la diversidad taxonómica y los alcances temporal y geográfico de estos peces.

**Hipótesis**— Los rasgos anatómicos conservados en los ejemplares MV 1, MV 2 y MV 3 permiten identificarlos como una especie nueva afín a *Laminospondylus transversus*.

**Objetivos**— Los objetivos de este trabajo son los siguientes:

- Determinar la identidad taxonómica específica de los ejemplares MV 1, MV 2 y MV 3 procedentes de la Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla, Mexico.
- Discutir sus posibles relaciones filogenéticas de estos fósiles con *Laminospondylus transversus* y otros grupos de teleósteos, como los Elopidae y Crossognathidae, en los que anteriormente se propuso incluir a *L. transversus*.

- Revisar las implicaciones que tienen estos peces como en la distribución temporal y geográfica de *Laminospondylus*.

**Metas**— Las metas que deberán cumplirse para alcanzar los objetivos y comprobar la hipótesis planteados en este trabajo son los siguientes:

- Preparar los ejemplares MV 1 y MV 2 siguiendo procedimientos y técnicas paleontológicas adecuados, que expongan la mayor cantidad de rasgos morfológicos y garanticen la mejor conservación de estos fósiles.
- Describir de manera precisa la anatomía ósea conservada en los ejemplares MV 1, MV 2, MV 3 aplicando en todo momento la nomenclatura adecuada previamente considerada en trabajos paleontológicos similares.
- Obtener un registro fotográfico amplio de los ejemplares MV 1, MV 2 y MV 3 aplicando diferentes técnicas fotográficas, bajo luz de día, bajo luz blanca en el laboratorio fotográfico y con los ejemplares sin no-contrastados y contrastados con magnesio y/o cloruro de amonio, y con los ejemplares no contrastados bajo luz ultravioleta.
- Llevar a cabo un análisis comparativo de la anatomía ósea conservada en los ejemplares MV 1, MV 2 y MV 3 que incluya a *Laminospondylus transversus* y otros teleósteos.

## LA CANTERA SAN JOSÉ DE GRACIA

### Historia

La Cantera San José de Gracia es un sitio donde se extraen lajas color ocre que son comercializadas para cubrir pisos y muros (Alvarado-Ortega et al., 2009). Este sitio comenzó a ser explotado de manera esporádica en la primera parte de la década de 2000; las noticias de la existencia de la Cantera San José de Gracia y sus fósiles fueron posibles cuando la explotación comercial de este sitio fue más permanente y sus lajas color ocre ganaron presencia en el mercado (Alvarado-Ortega, com. pers.). En 2007, los señores Félix y Sebastián Aranguthy Contreras le entregaron de algunos fósiles de San José de Gracia al Dr. Jesús Alvarado Ortega, entonces ya responsable académico del proyecto Tlayúa y del Museo Regional Mixteco-Tlayúa. Estos hermanos habitantes de la localidad de Tepexi son apasionados por los fósiles, comerciantes de rocas de diferentes tipos y procedencia, así como, colaboradores del mencionado proyecto, desarrollado desde la década de 1980 por paleontólogos del Instituto de Geología (Igl) de la Universidad Nacional Autónoma de México (Igl-UNAM).

El proyecto de investigación paleontológica “Tlayúa” fue establecido para estudiar los fósiles extraordinariamente conservados de la Cantera Tlayúa. Éste, el primer sitio Lagerstätte de México, se ubica a las afueras de Tepexi de Rodríguez, un pueblo vecino inmediato al sur de San José de Gracia. Varias razones condujeron a que, al principio, los trabajadores de San José de Gracia no concibieran la importancia de los fósiles que ellos encontraban en su cantera, lo que eventualmente ha provocado su pérdida y/o destrucción.

Primero, se conjugaron dos factores que impidieron la comunicación directa entre los cantereros de San José de Gracia y los distintos equipos de paleontólogos estudiantes de la región sur Puebla; por un lado, la idea infundada de que la UNAM beneficia el desarrollo comercial de sus colegas y amigos de la familia Aranguthy, y por otro lado, la competencia comercial que naturalmente surgió entre dos grupos de cantereros, la familia Aranguthy dueña de la Cantera Tlayúa y los comuneros que explotan la Cantera San José de Gracia, evitó una comunicación sana entre estos y provocando que los fósiles de ese sitio se perdieran al ser despachados para la venta como cualquier otra roca de San José de Gracia.

En segundo lugar, la conservación que presentan los fósiles de San José de Gracia y de Tlayúa es en extremo contrastante. Tal vez, por esta razón, al ser descubiertos los fósiles de San José de Gracia son concebidos como de bajo valor o calidad; sobre todo porque la mayor parte de ellos se rompen al momento de ser descubiertos; otros son muy pequeños para ser reconocidos en primera instancia; unos más, están desarticulados y ampliamente dispersos; y algunos otros muestran una ligera o notable deformados por distensión. Al parecer, el interés de los trabajadores de este lugar sólo está concentrado en los ejemplares de mayor tamaño que pueden ser reconocidos a simple vista, la mayoría de los cuales son llevados a sus domicilios, como objetos de ornato o trofeos.

En 2008, los paleontólogos Dr. Alvarado-Ortega del Igl-UNAM y el M. en C. Carlos Castañeda Posadas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) establecieron un acuerdo verbal, en conjunto con algunos trabajadores de la Cantera San José de Gracia para recuperar, conservar y estudiar los fósiles de esta localidad. Actualmente, los macrofósiles de este sitio recuperados bajo este compromiso están depositados en dos colecciones científicas, la Colección Nacional de Paleontología incorporada al Igl-UNAM en el Campus de Ciudad Universitaria, en la Ciudad de México y en el Laboratorio de Paleontología, en la Facultad de Ciencias Biológicas de la BUAP, en la ciudad de Puebla. En estos acervos se conservan fósiles de la Cantera San José de Gracia que representan distintos grupos de invertebrados (amonitas, belemnites, gasterópodos, bivalvos, cangrejos), vertebrados (abundantes peces y fragmentos de un mosasaurio), así como escasos restos vegetales (Alvarado-Ortega et al., 2009, 2020).

Hasta el momento, son pocos los estudios llevados a cabo sobre la geología y la paleontología de la Cantera San José de Gracia y sus fósiles. Después de que Alvarado-Ortega et al. (2009) diera a conocer esta localidad en un Congreso Científico Nacional organizado por la Sociedad Mexicana de Paleontología, hubo pocos avances. En 2011, el Biólogo por la BUAP, Emerson Paúl Pulido-González (2011) culminó su tesis, en la que identificó taxa indicadores de la edad de la asociación fósil de la Cantera San José de Gracia (también véase Pulido-González et al., 2011). Más tarde, el hoy Biólogo por la UNAM Alexis Enrique Romero García (2013), defendió su tesis sobre los peces del género *Enchodus* de la Cantera San José de Gracia. Dos años después, la M. en C. egresada del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, Valentina Zavaleta Villareal (2015) incluyó en su tesis de maestría

un ejemplar de mosasaurio de este sitio paleontológico, el cual en ese momento representa el más austral de América del Norte (también véase Zavaleta-Villareal et al., 2013, 2014).

### **Ubicación**

La Cantera San José de Gracia se encuentra a una altitud de 1930 msnm, ocupa una superficie de entre dos a tres hectáreas y se ubica entre las coordenadas 18 ° 39 '27.25" N y 97 ° 52 '13.94" O. Este sitio ocupa parte de una propiedad comunal, a unos 2.5 Km a las afueras del extremo. Este del pueblo de San José de Gracia, perteneciente al Municipio de Molcaxac, Estado de Puebla, en el centro de México (Figura 8).

Para acceder a la Cantera San José de Gracia desde la Ciudad de México, debe conducirse hacia el Este a través de la Carretera Federal 150 (autopista México-Puebla), hasta llegar al pueblo de Tepeaca, donde deberá continuarse hacia el sur por la Carretera Estatal 455, rumbo a Tepexi de Rodríguez. Esta última carretera pasa por el pueblo de Molcaxac, a un par de kilómetros pasando este pueblo; ésta se une a una carretera pavimentada que se dirige hacia el Este, rumbo a los pueblos de Mimiahuan, San Luis Tehuizotla y San José de Gracia. La Cantera San José de Gracia se está a unos 2.5 Km al Oeste del convento y centro de este pueblo, y se llega a ella a través de un camino de terracería (Figura 8).

### **Aspectos geológicos**

La Cantera San José de Gracia presentan una litología distintiva en la región de Molcaxac-Tepexi de Rodríguez. (Alvarado-Ortega, Et al, 2020). De acuerdo con Pulido-González (2011), en este sitio se explota una secuencia de cerca de 4 m de espesor, compuesta de una alternancia de una secuencia margas de textura fina depositada en estratos laminares y paralelos con espesores milimétricos. Desafortunadamente, los contactos superior e inferior de esta secuencia aún son desconocidos; su techo está expuesto, fuertemente intemperizado y forma parte de la roca madre del suelo que cubre toda la zona mientras que, su base aún está enterrada porque los pedreros no han cavado más profundo debido a que la obtención de lajas en esas rocas no es posible (Figura 9).

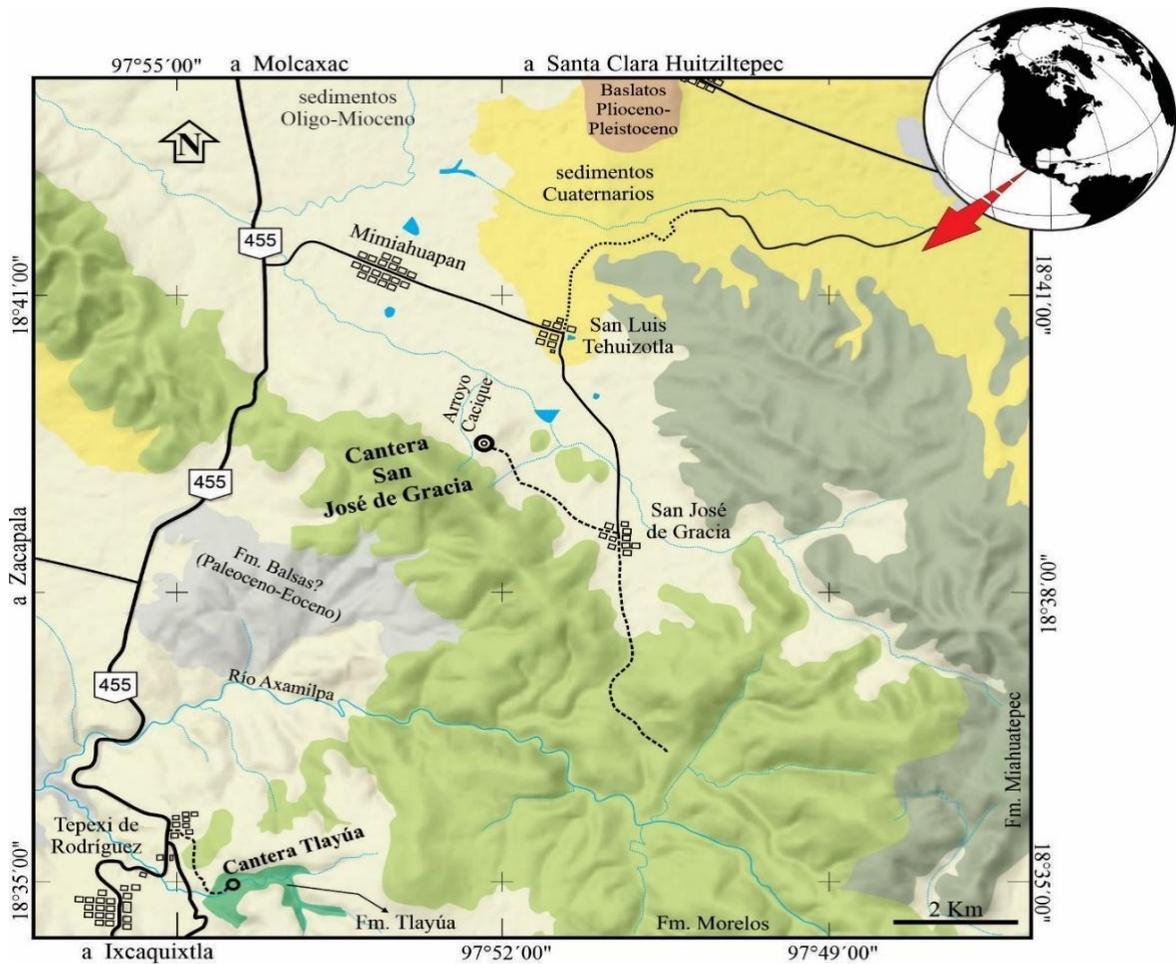


Figura 8. Mapa de la región Molcaxax-Tepexi de Rodríguez, Puebla, mostrando las unidades geológicas expuestas en la región, las vías de comunicación y posición de Cantera San José de Gracia (Tomados Alvarado-Ortega et al., 2020, fig. 1).

En el área de la Cantera San José de Gracia, el suelo cubre los contactos, las fallas y otros rasgos geológicos presentes en las distintas unidades geológicas presentes. A pesar de ello, el rumbo y buzamiento observados en este sitio sugieren la presencia de un pliegue anticlinal. El extremo de la cantera se encuentra alrededor de  $N50-88^\circ W$ , mientras que en el oeste esta característica geomorfológica está cerca de  $N90^\circ W$ . Al mismo tiempo, la inclinación en estas capas oscila entre  $23-35^\circ$  y  $23-40^\circ S$  respectivamente.

En los alrededores de la Cantera San José de Gracia, los esquistos y filitas Cámbrico-Devónicos que forman el Complejo Acatlán representan la unidad geológica más antigua (Ortega-Gutiérrez, 1978). En discordancia angular, sobre estas rocas paleozoicas están

depositadas capas rojas terrígenas y lentes calcáreas sin nombre, cuya edad ha sido propuesta como el Jurásico Superior-Cretácico Inferior (Neocomiano o Aptiano) (Ortega-Guerrero, 1989). Cubriendo a estas últimas, la Formación Tlayúa representa una secuencia de unidad de al menos 300 metros de espesor de rocas calizas de edad Aptiano-Cenomaniano temprano (Pantoja-Alor, 1992). Los tres miembros que componen la Formación Tlayúa están expuestos, fuertemente erosionado y cubiertos por rocas sedimentarias terciarias pertenecientes a las formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna (Applegate et al., 2006). Hasta el momento, el Miembro Superior de la Formación Tlayúa y otras unidades del Cretácico Superior no ha sido observado; sin embargo, considerando las edades, es posible que las calizas masivas del Cenomaniano de la Formación Morelos se hayan depositado directamente sobre la Formación Tlayúa.



Figura 9. Aspecto de un frente de explotación en la Cantera San José de Gracia, Puebla, mostrando el espesor de la secuencia explotada, la inclinación de los estratos y el Cerro Zolotepec al fondo (Julio, 2008; cortesía de Alvarado-Ortega).

San José de Gracia y los pueblos vecinos próximos están asentados en un pequeño valle, al sur de Molcaxac y norte de Tepexi de Rodríguez, bordeado por algunas estribaciones de las sierras del Tentzo y Miahuatpec, donde se exponen diferentes unidades geológicas (Figuras 8, 9). Las zonas bajas de este pequeño valle están cubiertas por suelo y sedimentos

Oligoceno-cuaternarios. Al sur y Oeste, las calizas masivas grises de la Formación Morelos forman los cerros Zolotepec, Pila del Toro y Tlacuacintepec, donde los estratos rocosos muestran una inclinada preferente hacia el norte. Al Este y Norte, separado del Cerro Tlacuacintepec por la Cañada Gavilán, se elevan los cerros Grande y Loma Larga, donde se exponen sedimentos calizos del Aptiano de la Formación Miahualtepec.

En un mapa de la región de Molcaxac-Tepexí de Rodríguez, recientemente elaborados por el Servicio Geológico Mexicano (SGM, 2006), las rocas explotadas en la Cantera San José de Gracia pertenecen a la secuencia de calizas masivas del cenomaniano de la Formación Morelos; sin embargo, esta observación fue refutada por Alvarado-Ortega y colaboradores (2009, 2020), quienes identificaron la peculiar litología y la asociación fósil de este depósito y señalar que en realidad éstos forman parte de la secuencia Cenomaniano-Mastrichtiano de la Formación Mexcala.

Las rocas de la Formación Mexcala fueron caracterizadas por primera vez por Bohnenberger-Thomas (1955 en Fries, 1960); sin embargo, esta unidad fue nombrada más tarde por Fries (1960). De acuerdo con Guerrero-Suástegui (2004), la caracterización litológica de la Formación Mexcala es difícil vertical como horizontalmente, debido a su complejidad estructural y composición; sin embargo, esta ha sido identificada en afloramientos expuestos y dispersos en los estados de Morelos, Guerrero, Hidalgo, Querétaro y en la región occidental de Puebla y Oaxaca (Fries, 1960; Bolívar, 1965; Segerstrom, 1961; Seijas-Iribarren, 1965; Ontiveros-Tarango, 1973; Zamorano-Montiel, 1977; de Cserna y Fries, 1981; de Cserna et al. 1980; entre otros). De acuerdo con diferentes autores (Fries, 1960; Guerrero-Suástegui, 2004; Zamudio-Ángeles, 2005), esta formación es un depósito epipelágico compuesto de secuencia carbonatada con terrígenos de textura variable, depositados en una plataforma marina, con cuencas marginales de profundidades moderadas, con corrientes de turbidez de baja densidad, temperatura fría y de baja energía. Originalmente, Fries (1960) señaló que la edad de esta secuencia es Coniaciano temprano-post Campaniano; sin embargo, esta determinación ha cambiado conforme su contenido fósil que ha sido estudiado. Alencáster (1980 en Aguilera-Franco, 2000), señaló que ésta posee moluscos típicos del Maastrichtiano; Aguilera-Franco (1995 en Aguilera-Franco, 2000), reconoció que su base presenta microfauna típica del periodo Cenomaniano tardío—Turoniano medio; y Guerrero-Suástegui (2004) estimó que ésta podría ser

Cenomaniano temprano—Turoniano. Recientemente, Ramírez-Garza et al., (2008) consideraron 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 en las diferentes áreas geográficas donde aflora.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Extracción y preparación del material fósil**

Aunque numerosos huesos del tronco y cabeza están conservados como impresión, los fósiles MV 1 y MV 2 están relativamente bien conservados, casi completos y articulados, excepto por los huesos desarticulados de la cabeza en MV 1 y por lo incompleto de la parte dorsal del cráneo en MV 2. Temporalmente, hasta su publicación formal en un artículo científico, estos fósiles están depositado en la Colección Nacional de Paleontología (CNP) del Igl-UNAM y fueron preparados para esta tesis en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados de este mismo instituto.

En la cantera, el proceso de extracción de rocas en forma de lajas es totalmente artesanal. Esta labor se basa principalmente en el golpeteo repetido y contundente, con cincel y marro, en los planos de interestratificación. Eventualmente, estos planos se debilitan y abren, dejando espacio a cinceles cada vez más gruesos y finalmente a la barra metálica larga con la cual se hace palanca y permite levantar grandes fragmentos de lajas planas. Toda vez que se logra separar un conjunto de lajas, ese fragmento rocoso es levantado y separado de la cantera, posteriormente se aplica percusión en los planos de estratificación para obtener lajas más delgadas. Este trabajo es ejecutado exclusivamente por los trabajadores de la Cantera San José de Gracia, quienes, al identificar un fósil, lo separan y resguardan hasta su entrega a algún paleontólogo interesado.

Los ejemplares aquí estudiados fueron preparados con procedimientos químicos y mecánicos que permitieron eliminar los restos rocosos de la superficie ósea de los fósiles, aplicando los procedimientos y materiales previamente usados y probados en este laboratorio.

**Limpieza con ácido acético**— De manera puntual, se aplicaron con brochas finas distintas soluciones acuosas de manera alterna, una de ácido acético (5-15 %) y otra de peróxido de hidrógeno (30 %), para disolver y reblandecer los cementantes de esta roca que se encontraba cubriendo estructuras óseas de los fósiles aquí estudiados. Los residuos producidos por esta reacción fueron removidos con agujas de disección y pinceles. Al final, la superficie tratada fue bañada repetidas veces con agua limpia aplicada con pinceles antes de dejar secar el ejemplar al aire. Estos procedimientos químicos fueron propuestos y mejorados por distintos autores en fósiles de vertebrados conservados en rocas carbonatadas (Rudner, 1972; Toombs, 1948; Toombs y Rixon, 1959; Maisey, 1991; Grande y Bemis, 1998, entre otros).

**Limpieza mecánica**—La roca que cubría los fósiles fue eliminada bajo un microscopio estereoscópico por abrasión, provocada con excavadores odontológicos, agujas de disección y el empleo una herramienta neumática tipo percutor (air-scribe Micro-Jack 1 marca Paleotool) con una punta de tungsteno para remover los sedimentos que cubren los huesos fósiles. Los restos rocosos generados por esta acción fueron eliminados usando pinceles y brochas finas. En los casos en donde los huesos se fracturaron por la vibración de air-scribe, o disolución de su matriz portadora, estos se pegaron plexigym o cianocrilato (pegamento tipo kola-loka). Los ejemplares donde la roca portadora estaba fracturada o rota, esta fue unida con un adhesivo de secado rápido hecho con cianocrilato y bicarbonato.

**Endurecimiento**— Los huesos o parte de huesos de naturaleza frágil y quebradiza fueron endurecidos al aplicar una solución ligera de plexigum P24 diluido en acetato de etilo. Esta solución fue aplicada sobre la superficie seca y limpia de los restos fósiles deseados, usando pinceles finos y dejando secar al aire.

#### **Toma de fotografías.**

Una vez terminada su preparación, los ejemplares estudiados fueron expuestos a distintas sesiones fotográficas para obtener imágenes detalladas de todas sus partes conservadas. Este trabajo se llevó a cabo en el Laboratorio de Fotografía de la Colección Nacional de Paleontología. En total, se obtuvieron 36 fotografías de alta resolución de estos fósiles, generadas bajo distintas condiciones de luz y contraste. Se tomaron fotos con luz de día y con luz, con los ejemplares contrastados o no con magnesio y bajo diferentes ángulos de incidencia de la luz. También se obtuvieron fotografías bajo luz ultravioleta. Al igual que la observación directa bajo el microscopio estereoscópico, todas estas fotografías fueron

utilizadas en la identificación y descripción de los ejemplares aquí estudiados. Parte del material fotográfico está ilustrado en esta tesis.

### Nomenclatura y abreviaciones

Los peces fósiles de la Cantera San José de Gracia aquí referidos fueron descritos utilizando la nomenclatura osteológica empleada por otros autores en trabajos paleontológicos similares. En particular, aquí se consideraron aquellos trabajos donde se describen ejemplares de *Laminospondylus transversus* de Texas y Coahuila (Springer, 1957; Giersch, 2014), así como aquellos donde se describen taxa de las familias Elopidae y Crossognathidae (Forey, 1973, 1977; Taverne, 1989; Arratia y Tischlinger, 2010; entre otros). Dado que en estos trabajos todos los términos osteológicos están escritos en inglés y francés, en este trabajo todos éstos fueron traducidos al español. De igual manera, las abreviaciones de estos rasgos osteológicos que aparecen en las figuras de esta tesis fueron derivadas de sus nombres traducidos al español. La figura 10 muestra los criterios utilizados en la métrica de los rasgos corporales considerados en este trabajo.

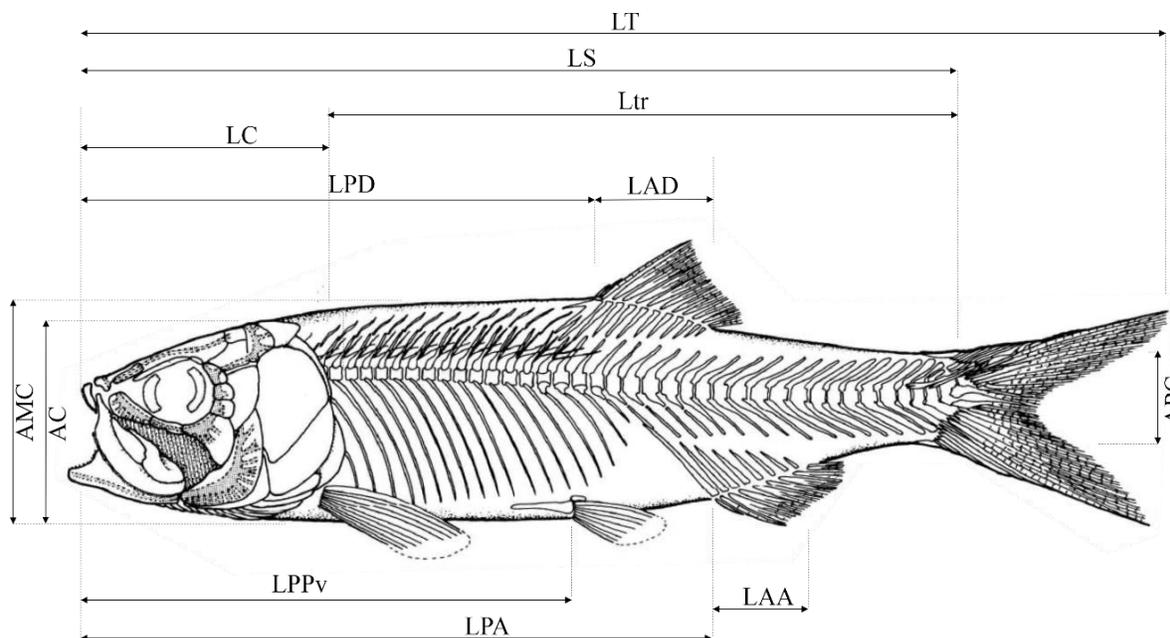


Figura 10. Medidas del cuerpo consideradas en este trabajo. Abreviaturas: AC, altura de la cabeza; AMC, altura máxima del cuerpo; APC, altura del pedúnculo caudal; LA, longitud de la aleta anal;

LC, longitud de la cabeza; LPA, longitud preanal; LPD, longitud predorsal; LPPv, longitud prepélvica; LS, longitud estándar; LT, longitud toral; LTr, longitud del tronco.

### Acrónimos

Los ejemplares fósiles ilustrados o referidos en este trabajo están depositados en diferentes instituciones académicas, cuyos acrónimos son los siguientes: **B.E.G.**, Bureau of Economic Geology, Universidad de Texas, USA (Springer, 1957: 136). **CPC**, Colección Paleontológica de Coahuila, Museo del Desierto, Coahuila, México. **IGM**, Colección Nacional de Paleontología, Igl, UNAM, Ciudad de México. **PAS**, Paleontólogos Asociados de Sabinas, Museo Paleontológicos de Múzquiz, Coahuila.

### Abreviaturas

apófisis no hipertrofiadas (pahn)	opérculo (op)
costillas (c)	parapófisis(pah)
coracoides (co)	parahapofisis hipertrofiados (pah)
cleitro (ct)	parhipuural (phi).
escamas (esc)	procesos anteriores (pa)
ecudo (escu),	preoperculo (pop)
escudo predorsal (spd)	post cleitro (pcl)
espina neural (en)	ptedigioforos distales (pdp).
espinas hemales (eh)	pterotico (pt)
espinas neurales (en)	prezigoapófisis (przh)
hiomandibular (hm)	radiales (rad)
huesos epineurales (epn)	radios anales (ra)
huesos extra escapular (ex)	radios dorsales (rd1)
hueso escapular (es)	radios branquióstegos (rbr)
hueso pélvico (hp)	radios pélvicos (rpv)
infraoperculo (inp)	radios pectorales (rp),

ptedigioforos dorsales intermedios (pdi)  
pterigiooros anales proximales (pap)  
supraneurales (spn)  
urales (u)

### **Materia de comparación**

En este trabajo se emplearon las siguientes especies y ejemplares con fines comparativos.

*Laminospondylus transversus*: PAS 328, CM 1, CM2 , CM 3, CM 4 y CM 5, procedentes de la Cantera La Mula (CM) , Múzquiz, Coahuila, México.

*Hastichthys totonacus* Alvarado-Ortega y Díaz-Cruz, 2021: IGM 7969, IGM 7970, IGM 11518 a IGM 11530, de los depósitos del Turoniano de la Cantera Huehuetla, Puebla, México.

*Nusaviichthys nerivelai* Alvarado-Ortega y Alves, 2022.

## **RESULTADOS**

### **Paleontología Sistemática**

Infraclasse **Teleostei** Muller, Müller, 1845.

Order **Crossognathiformes** Taverne 1989

Familia **Laminospondylidae** nueva

**Diagnosis**— Peces crossognathiformes en donde la mayor parte de las vértebras abdominales tienen prezigoapófisis y parapófisis hipertrofiadas, triangulares, proyectadas dorsoventralmente y expandidas anteriormente abrasando al menos la mitad de la vértebra próxima anterior; huesos pélvicos firmemente suturados medialmente a través de una sutura sinuosa; escamas sólo en la parte anterior del cuerpo; 11 vértebras caudales preurales; hipurales 1 y 2 rectangulares y gruesos; hipural 3 o 4 triangular y expandido.

**Taxa incluidos**— *Laminospondylus transversus* Springer, 1957, del límite Turoniano-Coniaciano hasta el Santoniano, de Coahuila, Texas y Kansas. *CSGJ* género y especie nuevos, descrito a continuación.

## *CSGJ* género y especie nuevos

**Notas sobre la denominación taxonómica**— De acuerdo con el artículo 7 de El Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2000), los nombres científicos nuevos asignados a géneros y especies deberán aparecer en publicaciones formales que faciliten el acceso público de manera permanente. Entre estas publicaciones se consideran las revistas científicas periódicas, series científicas y libros especializados. El presente trabajo no es una publicación científica que cumpla con estas características; por ello, a pesar de que el fósil aquí descrito represente una nueva especie, su nominación formal se levantará en un acto nomenclatural que se hará público a través de una publicación científica con las características que señala el mencionado código. Esta especie y género será informalmente referido aquí como *CSJG*.

**Material referido**— Ejemplares MV 1, MV 2 y MV 3 (Figuras 11-13). Los dos primeros son ejemplares casi completos y semiarticulados. MV 1, muestra los huesos de la cabeza desarticulados, MV 2 no conserva la región anterodorsal de la cabeza. MV 3 conserva 21 vértebras abdominales asociados a algunas costillas y arcos neurales. MV es abreviación del nombre y apellido de la autora de este trabajo.

### **Descripción**

**Proporciones y rasgos generales**— La Tabla 1 muestra las medidas y proporciones corporales de MV 1 y MV 2. Aunque en estos ejemplares, la cabeza está mal conservada; en conjunto, se obtuvieron medidas reales y estimadas sobre la forma que estos peces. Este es un pez de tamaño moderado y aspecto fusiforme, robusto y con un pedúnculo caudal corto y poco elevado. Las longitudes total y estándar (LS) máximas se estiman en 242 y 195 mm, respectivamente. Las longitudes de la cabeza y el tronco (Ltr) representan cerca del 28.3 % y el 71.7% de la LS. Al parecer, la cabeza de este pez fue chata, ligeramente menos alta que larga; su longitud y representa sólo el 25.8 % de la LS y 35.35 % de la Ltr. Más atrás, la altura máxima del cuerpo es similar a la altura de la cabeza. Las aleta pélvica, anal y dorsal se ubican en la mitad posterior del cuerpo, tanto si se considera la LS como Ltr. La pélvica y la dorsal son opuestas; en promedio, la primera surge al nivel del 69.9 % de la LS y al 57.05 % de la Ltr mientras que, la base de la aleta dorsal inicia un poco antes, en 65.3 % de la LS y 52 % de la Lt. La base de la aleta anal es opuesta a la región postdorsal del tronco, tiene

inicio muy atrás en el cuerpo; en promedio surge en el 86.7 % de la LS y 81.8 de la Ltr. Las aletas pares son triangulares y relativamente cortas; tras su origen, los radios más largos de la aleta pectoral cubren cerca de la longitud de la región prepélvica del tronco y representan el 18.25 % de la LS y 25.5 % de la Ltr; en cambio, la aleta pélvica es más corta y sólo representan el 9.95 % de la LS y 13.9 de la Ltr. Las aletas impares son cortas y de aspecto acuminado; la longitud de la base de la aleta dorsal representa el 9.4 % de la LT y 26.3 % de la Ltr en tanto que, la longitud de la base de la aleta anal es aún más corta y sólo representa el 2.95 % de la LS y 4.1 % de la Ltr. El pedúnculo caudal es poco elevado, su altura sólo representa 10.7 % de la LS y 15 % de la Ltr. La aleta caudal es amplia, un poco más alta que la máxima altura del cuerpo, profundamente bifurcada y compuesta de dos lóbulos triangulares similares en tamaño y forma.



Figura 11. Se muestra MV 1 desde una vista lateral con una escala de 10 mm.

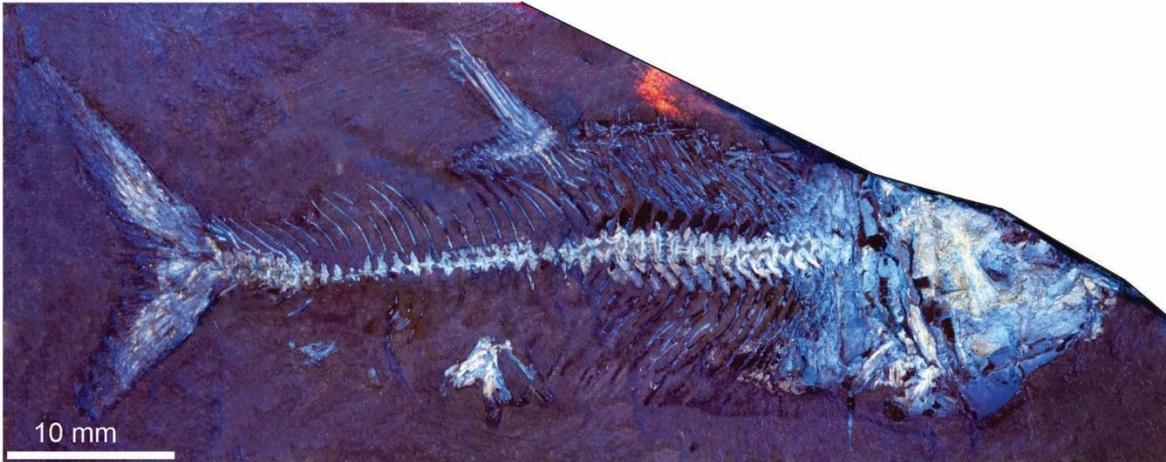


Figura 12. Se muestra MV 2 desde una vista lateral con una escala de 10 mm.

**Edad y localidad**— Margas marinas del Turoniano de la Formación Mexcala. Cantera San José de Gracia, Municipio de Molcaxac, Puebla, México (Alvarado-Ortega et al., 2020).

**Diagnosis**— Pez lamínospondylido robusto; prezigópofisis y parapófisis hipertrofiadas en 11 vértebras abdominales; últimas vértebras abdominales con parapófisis no-hipertrofiadas; cuerpo desnudo excepto en la región abdominal detrás de la cabeza y la cintura pectoral; hipural 3 triangular y expandido; escamas reducidas sólo en la región posterior del cuerpo, entre la nuca y la parte posterior de la aleta pectoral.

**Cráneo**— Los huesos del cráneo sólo están conservados parcialmente en MV 1. Aquí, el cráneo está girado, mostrando la superficie ventral, y además sus huesos están mal conservados, desarticulados y dispersos. De esta manera, la correcta identificación de estos huesos sea difícil porque su forma y topología no se pueden definir con claridad. A pesar de ello, es posible reconocer dos rasgos peculiares (Figura 14), la presencia de un hueso pterótico de forma un tanto irregular, más largo que alto, poseedor de una espina posterior notablemente larga y aguda, así como la presencia de un hueso extraescapular laminar y expandido colocado por detrás del cráneo y por encima de la cintura pectoral.

**Serie circunorbital**— Los huesos de la serie circunorbital no están mal conservados en los ejemplares referidos a *CSJG* género y especie nuevos. En MV 2 existen algunos huesos laminares, asilados y dispersos que parecen corresponder a aquellos huesos circunorbitales que cubren la mejilla y podrían representar la fusión de dos o más circunorbitales. Dado lo anterior, no es posible definir si este pez poseía una serie de huesos circunorbitales cerrada o abierta.

El primero de ellos, posiblemente ubicado debajo de la órbita es elongado y expandido posteriormente. Otro es de aspecto rectangular, dos veces más largos que alto, y profundamente franjado por dos cavidades angostas, puede corresponder a aquel que cubría la parte baja de la mejilla. Y el tercero, rectangular, con una escotadura en su esquina dorsoanterior, pudo en vida cubrir la parte alta de la mejilla y parte posterior baja de la región órbita.

**Mandíbula superior e inferior**— Ninguno de los huesos que forman las ramas mandibulares inferior y superior se conservan en los ejemplares referidos como CSJG género y especie nuevos.

Tabla 1. Medidas y proporciones corporales de los ejemplares MV 1 y MV 2, estudiados en esta tesis. MV 3 es excluido de esta tabla porque carece de cabeza y todos los apéndices. Las medidas se expresan en milímetros; las proporciones marcadas como % son porcentajes de la longitud estándar (LS) y de las marcadas como % tr longitud del tronco (= longitud estándar menos longitud de la cabeza); los asteriscos muestran medidas y proporciones estimadas.

	MV 1	MV 2	Promedios
Longitud total	173 *	242 *	-
Longitud estándar	139.4 *	195 *	-
Longitud de la cabeza	39.3 *	55 *	-
	28.2 %*	28.2 %*	28.2 %*
Longitud del tronco (= Ls-Lc)	100	140	-
	71.7 %*	71.7 %*	71.7 %*
Altura de la cabeza	40*	45*	-
	28.6 %*	23.0 %*	25.8 %*
	40 %tr*	31.0 %tr*	35.5 %tr*
Altura máxima del cuerpo	40	45	-
	28.6 %*	23.0 %*	25.5 %*
	40 %tr	31.0 %tr	35.5 %tr
Longitud predorsal	87.8 *	132 *	-
	63 %*	67.7 %*	65.3 %*
Longitud predorsal en el tronco	49	77	-
	49 % tr	55 %tr	52 %tr
Longitud preanal	123.8 *	165 *	-
	88.8 %*	84.6 %*	86.7 %*
Longitud preanal en el tronco	85.1	110	-
	85.1 %tr	78.5 %tr	81.8 %tr
Longitud prepélvica	95.6 *	135*	-
	68.7 %*	69.2 %*	68.9 %*
Longitud prepelvica en el tronco	57	80	-
	57 %tr	57.1 %tr	57.05 %tr
Longitud de la aleta pectoral	26	35	-
	18.6 %*	17.9 %*	18.25 %*
	26 %tr	25 %tr	25.5%tr

Longitud de la aleta dorsal	13.5	18	-
	9.6 %*	9.2%*	9.4 %*
	13.5 %tr	12.8 %tr	26.3 %tr
Longitud de la aleta anal	4.5	5.3	-
	3.2 %*	2.7%*	2.95 %*
	4.5 %tr	3.7 %tr	4.1 %tr
Longitud de aleta pélvica	14.3 *	19	-
	10.2 %*	9.7 %*	9.95 %*
	14.3 %tr*	13.5 %tr	13.9 %tr
Altura del pedúnculo caudal	-	21	-
	-	10.7%*	10.7 %*
	-	15 %tr	15 %tr



Figura 13. MV 3, representante de *CSGJ* género y especie de la Cantera San José de Gracia, fotografiado bajo luz ultravioleta, extremo anterior a la izquierda. Escala= 10 mm.

**Suspensión hiomandíbular**— La forma, dimensión y topología de los huesos de la suspensión mandibular se desconoce en los ejemplares referidos a CSJG, excepto por el hiomandíbular. Este hueso se encuentra aislado y desarticulado en MV 1 (Figura 14). Este hueso tiene forma de mazo, con un proceso descendente robusto, ancho, corto y recto excepto en su extremo terminal que se inclina un poco rostralmente. En el borde anterior de este proceso, se presenta una extensión laminar o a la que se extiende anteriormente hasta alcanzar el borde anterior de la cabeza articular. El proceso opercular es robusto, corto y sobresale caudalmente y manera horizontal, cerca del inicio del último cuarto de la altura de este hueso. La cabeza articular de este hueso es prácticamente rectangular y muestra una sola superficie articular, curva que se extiende en todo su borde dorsal.

**Serie Opercular y radios branquístegos** — Aunque dispersos los huesos de la serie opercular están conservados en MV 1. El opérculo es un hueso de aspecto algo romboidal, plano, con bordes redondeados y cerca de 1.5 veces más alto que largo. Aquí, la faceta

articular hiomandíbular está colocada cerca del borde anterior y dos tercios de la altura del hueso; por encima de esta faceta, el borde anterior del opérculo es redondeado y sobresale un poco anteriormente mientras que, abajo dicho borde es más bien recto.

En MV 1, vagamente es reconocible la parte anterior del subopérculo derecho, conservada debajo de la posición que debió tener el opérculo correspondiente. Como es común, en vida este hueso debió ser tan largo como el opérculo; tomando esto en cuenta puede señalarse que este hueso debió ser cerca de 1.5 veces más largo que alto, semicircular, con el borde



Figura 14. Acercamiento del cráneo dislocado de MV1, donde se observan los huesos extra escapular (ex), hiomandibular (hm), infraoperculo (inp), opérculo (op), preoperculo (pop), pterotico (pt) y radios branquiostegos (rbr). Escala = 10 mm..

dorsal recto y el borde ventral convexo. Al parecer, en su extremo anterior dorsal, el proceso ascendente de este hueso fue poco prominente (Figura 14)

El preopérculo es una estructura laminar que muestra la forma de bumerán o L-invertida típica este hueso. En este pez, la longitud de la rama horizontal del preopérculo es dos veces mayor que la altura de su rama vertical. Los bordes anterior y dorsal de las ramas vertical y horizontal son casi rectos excepto en su vértice, engrosados y entre ellos forman un ángulo obtuso, de entre 120 y 130°. En cambio, los márgenes posterior y ventral son armoniosos y muy delgados; el margen posterior es notablemente convexo y expandido en su región media mientras que, el margen ventral es recto. El canal nervioso preopercular está expuesto y corre cerca y a lo largo de los bordes anterior y dorsal de las ramas horizontal y vertical de este hueso. Al parecer, este canal nervioso no se ramifica en la rama vertical y muestra entre 4 y 5 ramificaciones en la rama horizontal que se extienden hasta cerca del borde ventral del hueso (figura 14).

El infraóperculo es un hueso laminar, plano y con forma casi triangular. Este es cerca de 2.5 veces más alto que largo y casi tan largo como la rama horizontal del preopérculo. Su región posterior es expandida y con el borde curvo y armonioso. La mitad anterior de su borde dorsal tiene un borde recto y engrosado mientras que, su mitad posterior se eleva abruptamente mostrando un borde es curvo, delgado y armonioso. Finalmente, su borde ventral es ligeramente curvo y armonioso (Figura 14 ).

En MV 1 se conservan algunos radios branquiestegos desarticulados y dispersos por encima y delante de la cabeza. Su número no puede ser determinado. Y aunque, en extremo fragmentados, es posible reconocer que estos huesos eran relativamente largos y casi rectos (Figura 14).

**Eje del cuerpo**— La columna vertebral de este pez incluye 42 vértebras totales, de las cuales 29 son abdominales, 11 caudales (=preurales) y dos urales (Tabla 2, figuras 15 y 16). A lo largo del cuerpo, los centros vertebrales están bien osificados y compactos; en vista lateral, éstos son cilíndricos, ligeramente más altos que largos y lateralmente ornamentadas por largas excavaciones. Al parecer, todos los arcos hemales y neurales están fusionados a su respectivo centro vertebral. Las espinas neurales son delgadas, ligeramente inclinadas y con el ápice curvado hacia atrás; estas son tamaño y forma similar a lo largo de toda la región preanal, más atrás éstas tienden a ser progresivamente más inclinadas y cortas y aquellas

asociadas a los preurales 1-5 son rectas y casi paralelas a la columna vertebral. Las espinas hemales colocadas por encima de la aleta anal son delgadas, pero fuertemente curvadas hacia atrás, las restantes son rectas, pero con el ápice doblado hacia abajo. Al menos existen 27 pares de costillas; a lo largo del cuerpo, éstas son uniformemente delgadas y tan largas que encierran prácticamente todo el abdomen.

No es posible definir si los dos primeros centros abdominales están asociados a costillas; los dos siguientes centros abdominales muestran costillas que se articulan directamente a los centros vertebrales correspondientes. Catorce vértebras abdominales, entre la 5 y 18, muestran en su extremo anteroventral parapófisis hipertrofiadas, laminares y triangulares que, anteriormente se inclinan y extienden envolviendo al menos la mitad del borde ventral del centro vertebral anterior. En estas vértebras, la cabeza articular de las costillas se unen la superficie lateral de la parapófisis hipertrofiada correspondiente. Más atrás, el resto de los centros abdominales (de la 19 a la 29) muestran parapófisis largas, robustas, pero de la forma típica de barra, en donde se articulan el resto de las costillas. En el borde dorsal de los centros vertebrales abdominales del 7 al 18, hay prezigoapófisis hipertrofiadas, cuyo aspecto es similar y casi simétricos al de las parapófisis arriba descritas. Estas prezigoapófisis son ligeramente más grandes y menos inclinados anteriormente. En esta serie de parapófisis y zigoapófisis hipertrofiadas, las mayores se ubican a la mitad del abdomen y corresponden a los centros abdominales 16 y 17; adelante y atrás de estos centros, las parapófisis y zigoapófisis tienden a ser progresivamente más pequeños y menos inclinados.

Un número es impreciso de predorsales (=supraneurales) rectangulares y anchos están presentes entre los espacios interneurales muy cerca del borde dorsal del cuerpo; en MV 1 pueden reconocerse 5 y en CSJG hay al menos 3 de estos huesos. En este pez, no se observan epipleurales ni epicentrales; sin embargo, largos y delgados epineurales están asociadas a las vértebras abdominales de la región predorsal del cuerpo. Estos epipleurales son peculiarmente largos; se extienden desde la base de las espinas neurales, se inclinan armoniosamente hacia atrás y sus extremos dan un giro para inclinarse hacia abajo.

**Cintura y aleta pectoral**— La cintura pectoral está formada por el extraexcapular, pottemporal, supracleitro, cleitro, escapular y coracoides. El extraexcapular es un hueso laminar, delgado y ovalado grande colocado detrás de la nuca y que en vida posiblemente cubría la parte posterior del posttemporal. Este último hueso es también ovalado, pero más

pequeño, con dos procesos anteriores cortos y que en vida debió estar ubicado por encima del opérculo. Desafortunadamente, el paso del canal sensorial supratemporal es estos huesos no puede ser observado.

El supracleitro es un hueso mal conservado en ambos ejemplares estudiados aquí. En MV 2 solo la parte dorsal de este hueso está conservado mientras que, MV 1 sólo conserva el supracleitro izquierdo cubierto por vértebras y otros huesos del lado derecho del cuerpo (Figuras 17). este hueso es grueso, oblongo, alargado y estrecho que está inclinado dorso anteriormente entre la parte dorsal del cleitro y el hueso supratemporal.

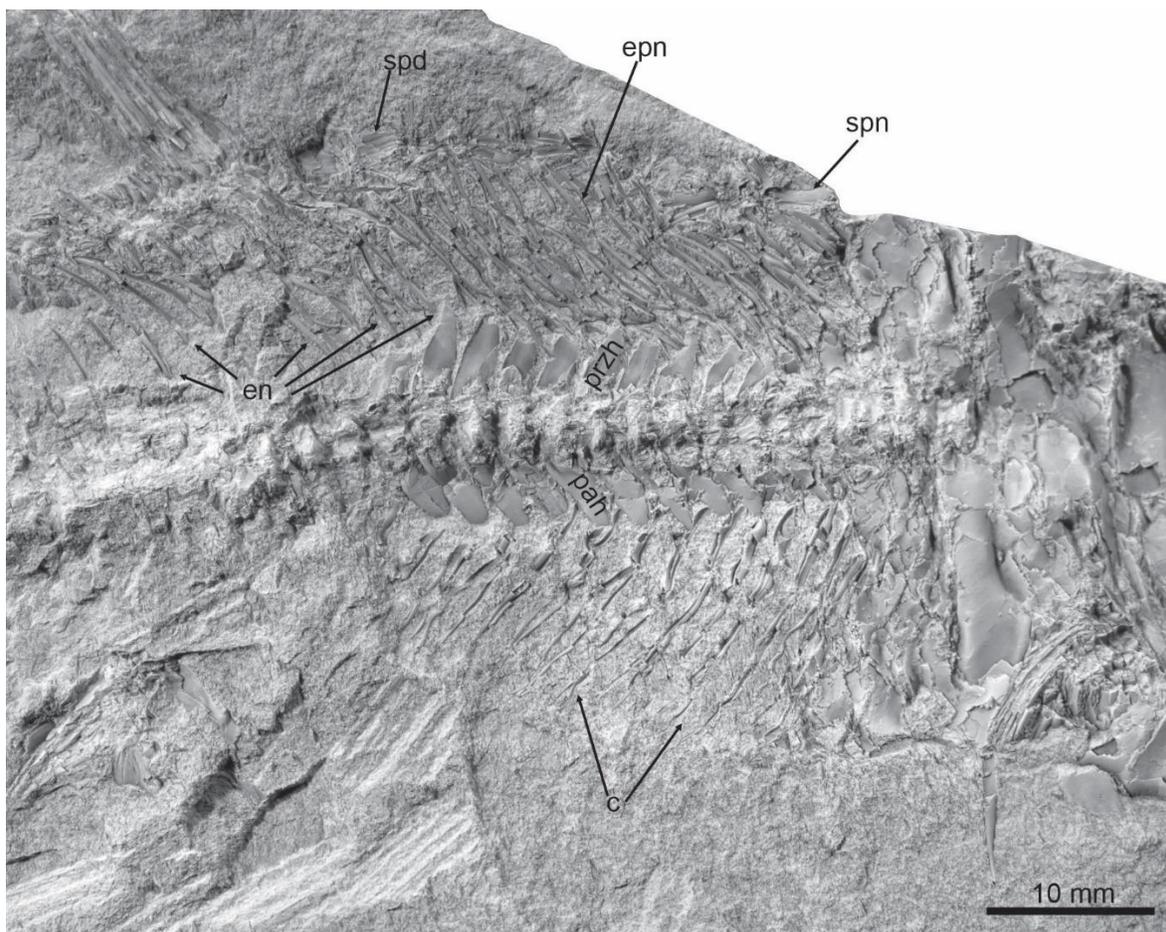


Figura 15. Vista lateral de MV2 preparado con magnesio, donde se muestran las costillas (c), las espinas neurales (en), los huesos epineurales (epn) y los supraneurales (spn), parapófisis(pah), prezigoapófisis (przh), escudo predorsal (spd) Escala 10 mm.

Dada su conservación su conservación, el paso del canal nervioso supratemporal por este hueso no se observa en su totalidad y tampoco es posible definir la posición donde surge la rama que forma línea lateral del cuerpo.

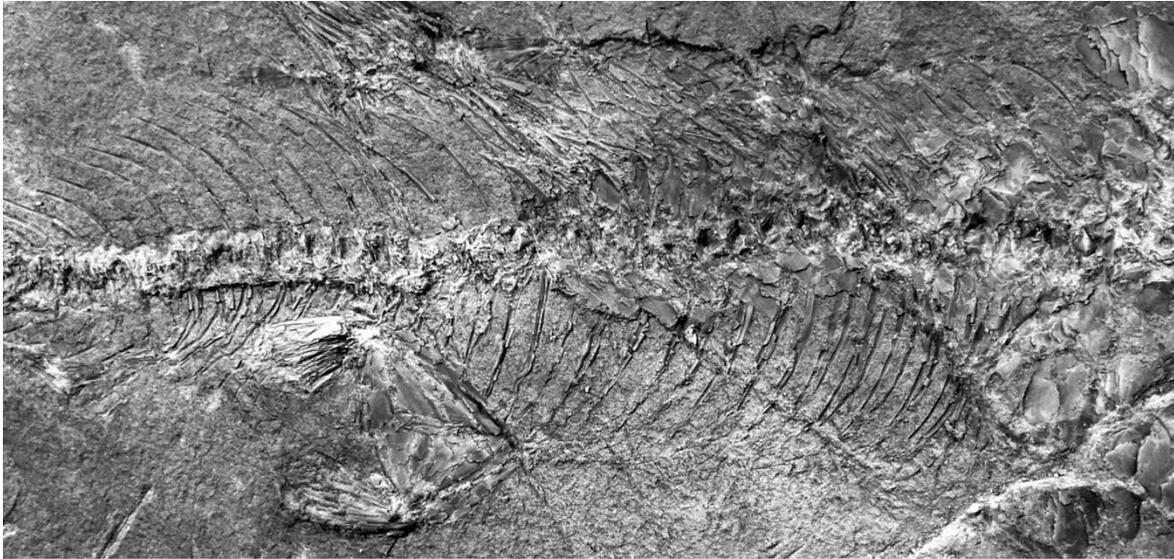


Figura 16. Vista lateral de MV1.

Tabla 2. Composición de las aletas y la columna vertebral de los ejemplares analizados en esta tesis.

	MV 1	MV 2	MV 3	Promedios
Vértebras totales	42	42	-	42
Vértebras abdominales	29	29?	21+	29
Vértebras caudales	11	11	-	11
Radios pectorales	13+	14	-	14
Radios pélvicos	9+	10	-	10
Radios dorsales	17	17	-	17
Radios anales	7	7	-	7
Formula caudal	v+I+9—8+I+vi	v+I+9—8+I+iii	-	v+I+9—8+I+v

Aunque en MV 1, como en MV 2, el cleitro es un hueso mal conservado; sin embargo, es posible observar algunos de sus rasgos más sobresalientes (Figuras 17). Este hueso complejo muestra dos componentes principales. La superficie lateral de este hueso, expuesta detrás del opérculo, tiene forma de boomerang, con un brazo vertical alto, oblongo y notablemente expandido hacia atrás. En cambio, el brazo horizontal de este hueso es curvo hacia abajo, notablemente más corto, y se expone lateralmente por delante de la base de la aleta pectoral. Sólo fragmentos del escapular y coracoides pueden ser observados en MV 1 (Figura 17). Al menos, existen cuatro poscleitros grandes, ovalados y laminares colocados cerca del borde abdominal del tronco, detrás de la aleta pectoral.

Las aletas pectorales son largas, triangulares, con una base larga casi vertical y ubicada muy cerca del borde abdominal del cuerpo (Figura 17). Estas se componen de 14 radios pectorales

alargados, segmentados y ramificados distalmente, excepto por el primer radio que sólo está segmentado (Tabla 2). El radio pectoral 1 es el más desarrollado y tan largo que representa casi un tercio de la longitud del tronco. Posteriormente, los otros radios pectorales tienden a ser progresivamente más pequeños, el 17 y menor de ellos es ligeramente mayor a un cuarto de la longitud del primero. Un número indeterminado de radiales pectorales cortos y robustos unen la cabeza articular de los radios pectorales con la cintura pectoral.

**Cintura y aleta pélvica**— La cintura y aleta pélvica se ubican detrás de la mitad del cuerpo, en oposición a la aleta dorsal (Figura 18). Los huesos pélvicos o basipterigios, son laminares, con forma de triángulo rectángulo y dos veces más largos que anchos. Estos están unidos firmemente en toda su longitud; sus bordes medios muestran una sutura sinuosa que tiene en su parte anterior muestra ondulaciones pequeñas que van siendo cada vez más profundas hacia la parte posterior. Estos huesos están engrosados a lo largo de sus bordes lateral externo y posterior, así como en una serie de tres crestas radiantes que surgen de su vértice posterolateral de cada hueso y se extienden hasta su borde lateral medio. Este hueso muestra un proceso axilar corto en su esquina lateral posterior. En la terminación anterior y posterior de la aleta dorsal hay un escudo o escama modificada, oval, alargado y en general liso, excepto por la presencia de una quilla media. Mientras que el escudo postdorsal muestra un borde posterior crenulado, en el escudo predorsal el borde anterior es crenulado.

Las aletas pélvicas son estructuras triangulares, alejadas y articuladas con el tercio posterior externo del borde posterior de los huesos pélvicos (Figura 18). Cada aleta pélvica se compone de 10 radios aparentemente segmentados y ramificados distalmente (Tabla 2), de entre los cuales el más lateral o primero son los más desarrollados y llegan a ser tan largos como 5 centros vertebrales abdominales. Un número indeterminado de radiales pélvicos cortos y robustos se interponen y articulan con el borde posterior de cada hueso pélvico y la cabeza articular de los radios pélvicos.

**Aleta dorsal**— La aleta dorsal es acuminada, corta y se ubica detrás de la mitad del cuerpo. Esta se extiende por arriba de seis vértebras correspondientes a los centros abdominales 18-24 (Figura 19). Esta se compone de 17 radios distalmente ramificados y segmentados (Tabla 2), excepto por los dos primeros que no están ramificados. El radio dorsal 5 es el más largo y representa cerca del 20-25 % de la longitud del tronco; atrás y adelante, los otros radios tienden a ser progresivamente más cortos.

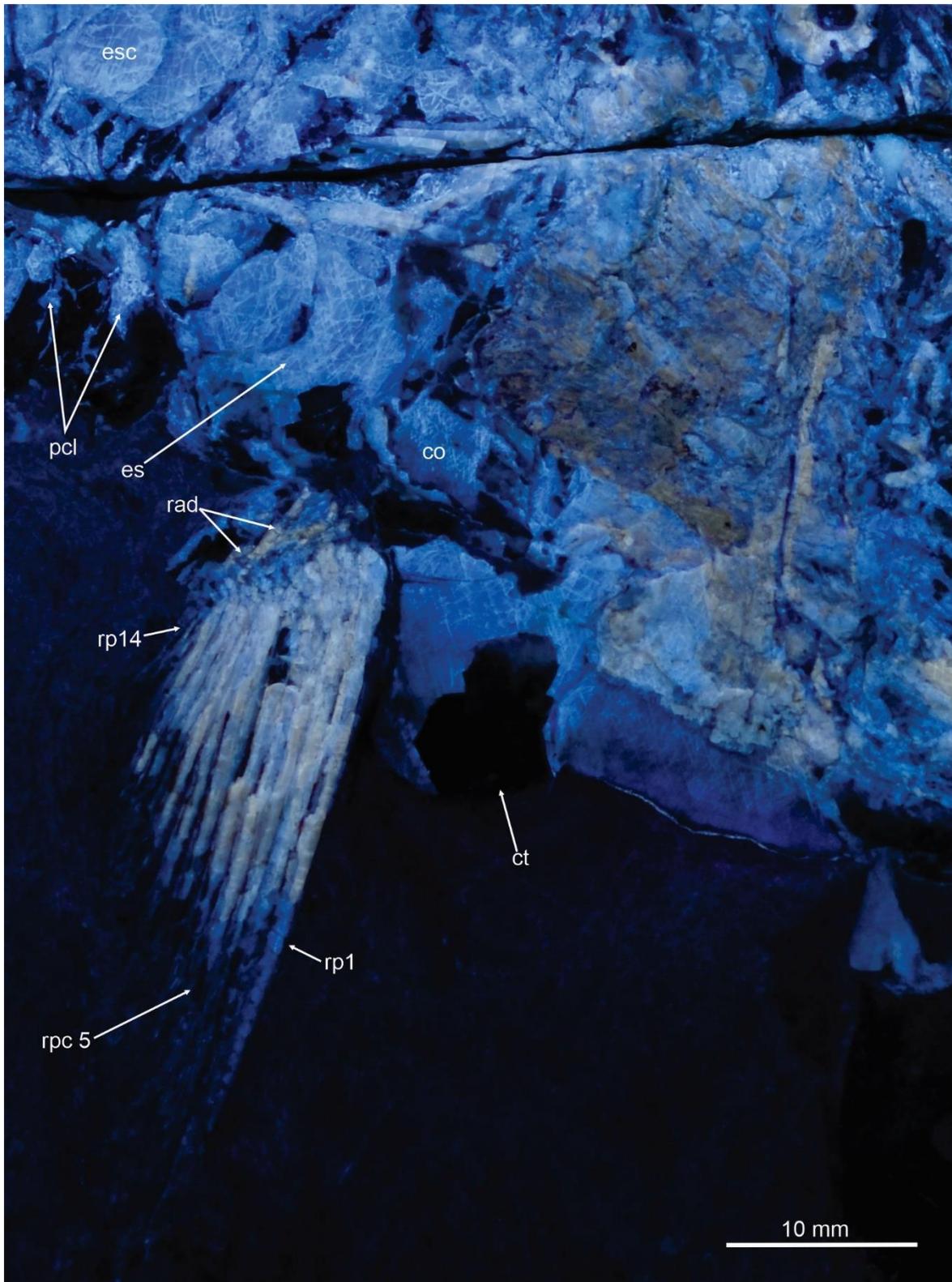


Figura 17. Se observa el coracoides (co), cleitro (ct), el hueso escapular (es), escamas (esc), los radios pectorales del 1 al 14 (rp), radiales (rad) y el post cleitro (pcl), de MV1.

La longitud del radio dorsal 1 es cerca de un cuarto la del quinto mientras que, el radio dorsal 17 es aún más pequeño.

La serie de pterigióforos que da soporte interno a la aleta dorsal incluye 17 pterigióforos proximales dorsales largos y delgados, así como un número impreciso de pterigióforos distales dorsales pequeños intercalados entre los proximales, al menos en los dos tercios posteriores de esta aleta (Figura 19).

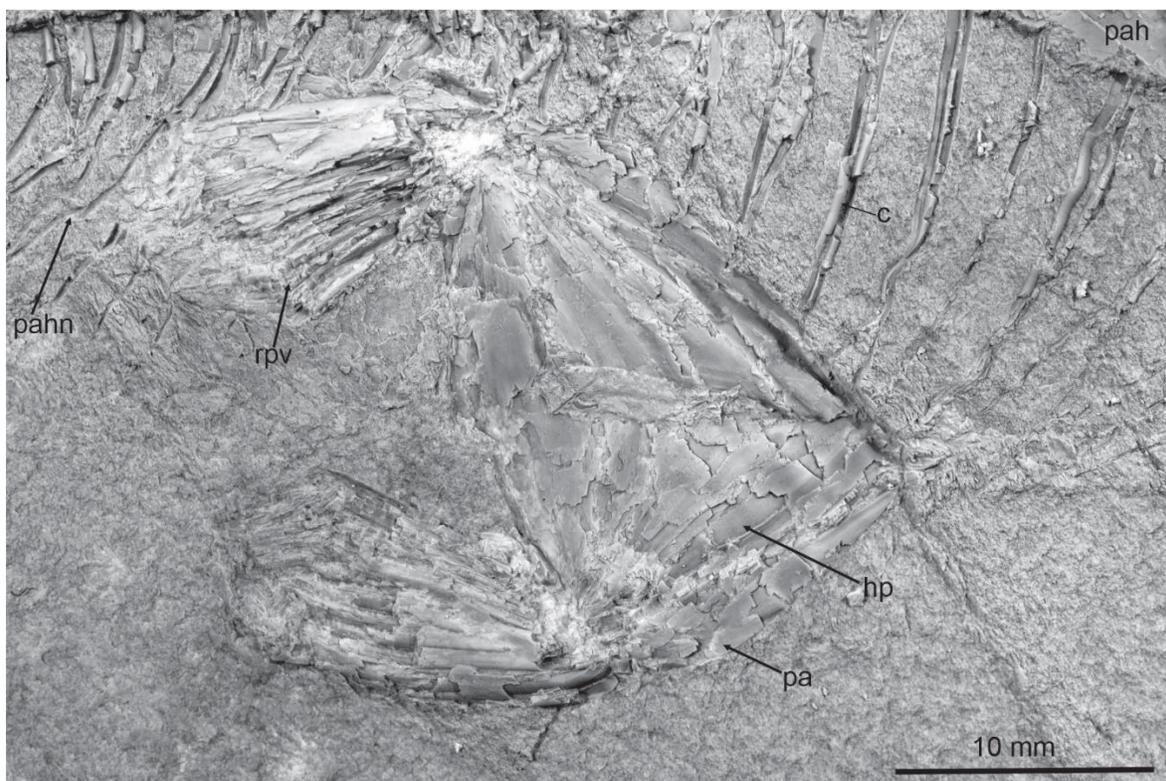


Figura 18. Se muestra la aleta pélvica del MV1 donde se observan el hueso pélvico (hp), radios pélvicos (rpv), los procesos anteriores (pa), los parahapofisis hipertrofiados (pah) y las parahapofisis no hipertrofiadas (pahn).

No es posible reconocer la presencia de pterigióforos mediales dorsales. El pterigióforo proximal dorsal 1 es tan largo como cinco centros vertebrales ubicados por debajo (18-22) y se inclina anteriormente entre los espacios interneurales de los centros abdominales 16 y 17; el tamaño de los pterigióforos proximales posteriores tiende a ser más corto, el último de ellos cabe cerca de cinco veces en la longitud del primero.

Esta aleta está limitada anterior y posteriormente por un par de escudos. Estos escudos son lenticulares y superficialmente ornamentados con crestas radiantes e inconspicuas.

Mientras que el escudo postdorsal muestra un borde posterior crenulado, en el escudo predorsal el borde anterior es crenulado.

**Aleta anal**— La aleta anal también es acuminada, muy corta y se ubica muy atrás en el cuerpo, en oposición de la segunda mitad de la región postdorsal y se extiende por debajo de los centros preurales 6-9 (Figura 20). Esta se compone de 7 radios distalmente ramificados y segmentados, de los cuales el segundo radio es el más largo (Tabla 2).

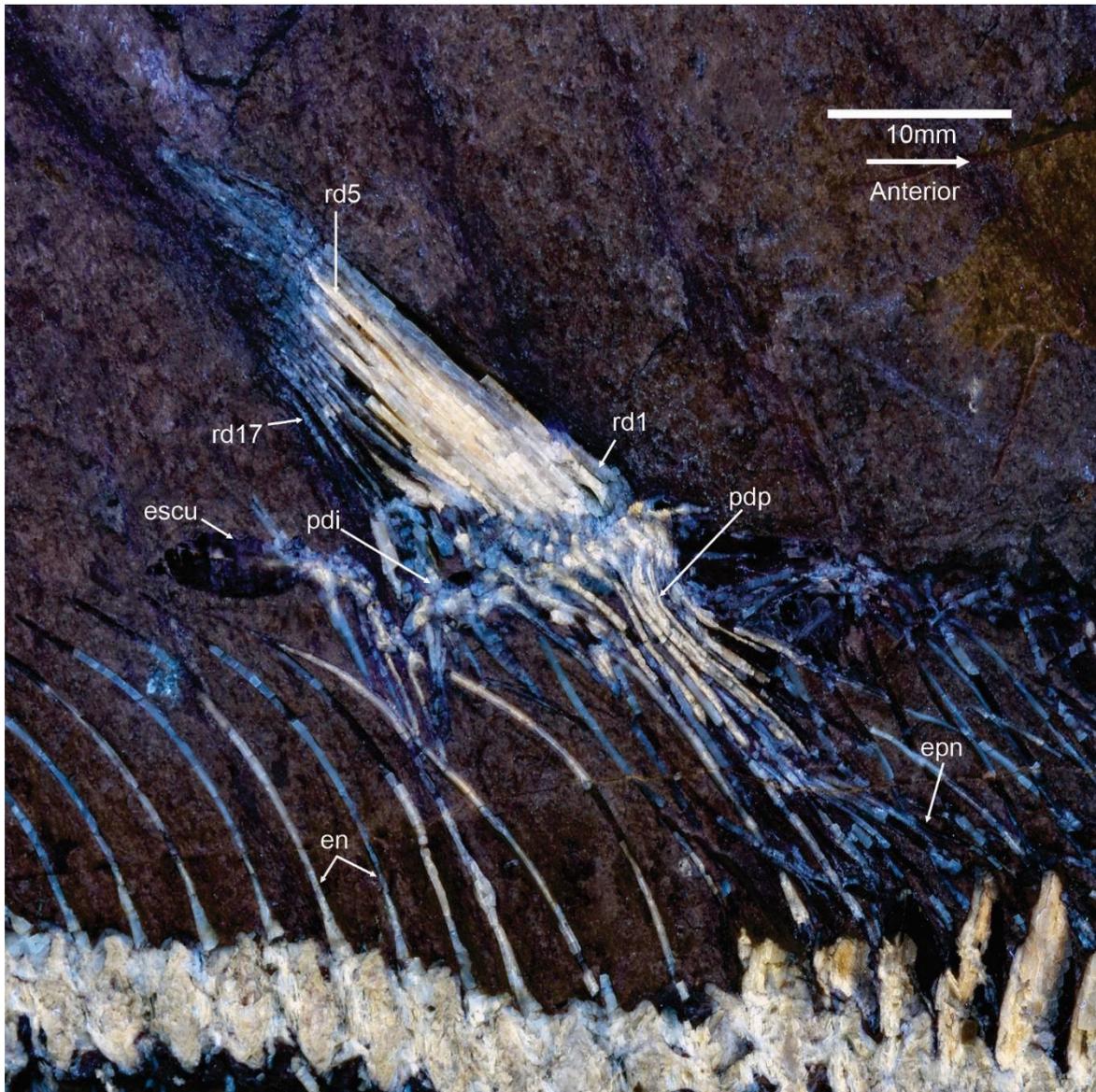


Figura 19. Aleta dorsal de MV1 donde se observa es escudo (escu), los huesos epineurales (epn), las espinas neurales (en), así como las radios dorsales del 1 al 17 (rd1,5 y 17) y los ptedigioforos dorsales intermedios (pdi), ptedigioforos distales (pdp).

La serie de pterigióforos que da soporte interno a la aleta anal incluye 7 pterigióforos proximales dorsales largos y delgados además de 3 o 4 distales pequeños intercalados entre los últimos proximales (Figura 20). No es posible reconocer la presencia de pterigióforos mediales anales. El pterigióforos proximal anal 1 es tan largo como los cuatro centros vertebrales por encima de esta aleta; el tamaño de los posteriores tiende a ser más corto, la longitud del último de ellos es tan sólo un tercio la del primero. Los pterigióforos proximales anales son tan largos que terminan dentro de los espacios interneurales de las colocadas arriba; de éstos, los dos o tal vez tres más anteriores ocupan el espacio entre la espina preural 11 y la parapófisis de la vértebra abdominal posterior.

**Aleta caudal**— En este pez, el esqueleto caudal está formado por elementos hemales y neurales de los preurales 1 y 2, más aquellos elementos asociados a los dos centros urales (Figura 21). El parhipural está fusionado con el preural 1; este hueso y la espina hemal del preural 2 son muy gruesos y más anchos que las espinas hemales precedentes; estos elementos son tan anchas que no espacio interhemal vacío entre ellos. En cambio, las espinas neurales correspondientes son tan largas y delgadas, pero menos inclinadas que las anteriores. La vértebra ural 1 es casi tan grande como las precedentes; desafortunadamente el tamaño y forma de la ural 2 no se puede definir porque está cubierta por los uroneurales. El ural 1 muestra un arco neural muy pequeño. Al parecer, existen dos epurales ocupando el espacio entre la espina preural 1 y los urales. Al menos, existen 7 hipurales; los dos primeros están fusionados al ural 1, son robustos y su forma es más bien rectangular, uniformemente anchos. En cambio, los hipurales 3-7 son autógenos y están articulados directamente con el hipural 2; estos son trapezoidales, expandidos en su extremo terminal y estrechos en su extremo articular. El hipural 3 es notablemente más expandido, su forma es más triangular y se expande ventralmente, desplazando así a los hipurales 1 y 2 y articulándose con algunos de los radios del lóbulo caudal ventral. No hay hiato caudal. Al menos existen dos uroneurales alargados, inclinados dorsocaudalmente y cubriendo la superficie lateral del ural 1; el primero de ellos es notablemente más ancho y largo que el segundo. La aleta caudal es profundamente furcada, expandida y formada por dos lóbulos caudales triangulares simétricos posteriormente expandida. La altura de esta aleta es rebasa un poco la altura máxima del cuerpo. La fórmula caudal es  $v+I+9-8+I+v$ .

Aunque en ambo lóbulos muestran 5 radios procurrentes; el número de esto radios varía de 6 en MV 1 a 3 en MV 2. No hay escudos caudales (Tabla 2).

**Escamas**— En este pez, el cuerpo carece de escamas excepto en la parte anterior del abdomen, desde la nuca y a la cintura pectoral (Figura 17). Aunque las escamas no se conservaron bien, algunas que se encuentran que están dispersas, demuestran que éstas son pequeñas, ovoides, ligeramente ovoides y más altas que largas. Al parecer todas ellas son cicloides y están cubiertas con numerosos circuli concéntricos.

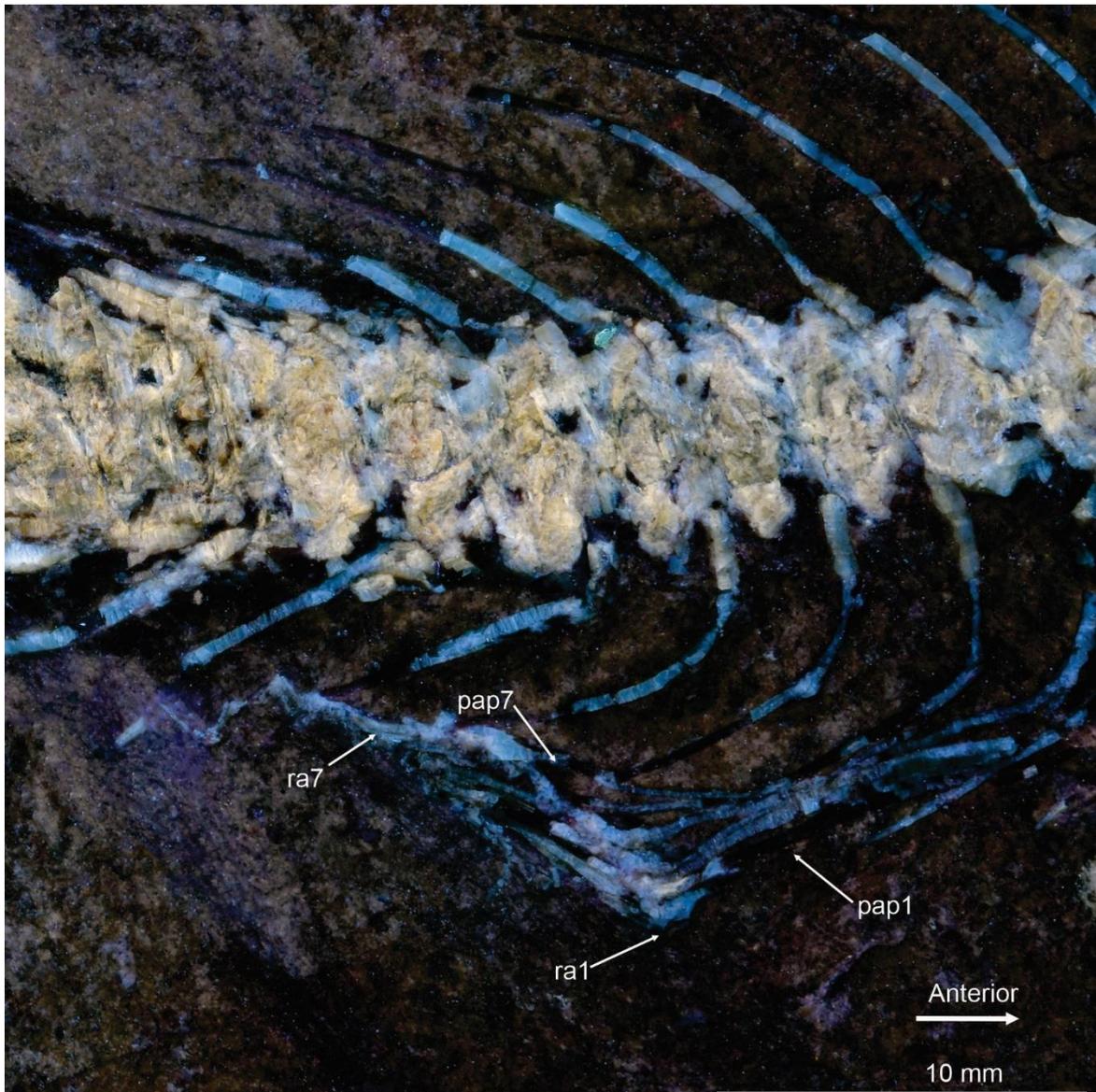


Figura 20. Aleta anal de MV1 donde se observan los radios anales (ra) y los pterigiooros anales proximales (pap).

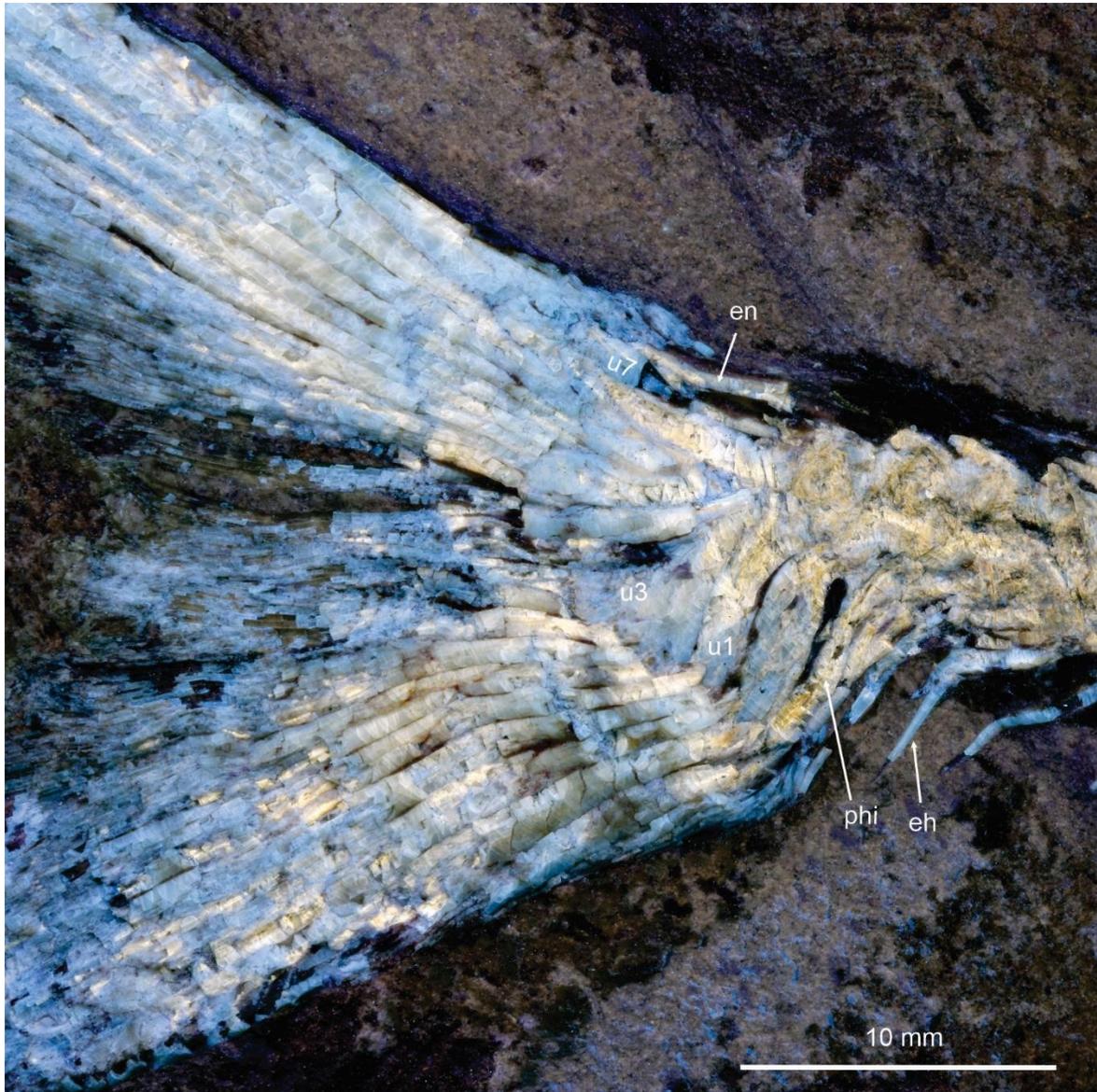


Figura 21. MV 2, donde se observa la espina neural (en), así como las espinas hemales (eh), de igual manera se muestran los radios anales (ra), los urales de la 1 hasta la 7 (u) y el parhipuural (phi).

## DISCUSIÓN

### Sobre los procesos transversos de *Laminospondylus*

La asignación del nombre *Laminospondylus transversus*, dada por Springer (1957), hace referencia al aspecto laminar de lo que este autor consideró eran los procesos transversos en esta especie (Figura 2). Más tarde Giersch (2014) reiteró la identificación de estas estructuras aladas en las vértebras de este pez. Con base en la descripción de *CSJG* y la observación de los ejemplares de *Laminospondylus transversus* aquí considerados como materiales de comparación; en este trabajo, se reconoce que estas estructuras laminares más bien corresponden a las prezigoapofisis dorsales y a las parapófisis de las vértebras abdominales, tal y como aparece en la descripción de *CSJG*.

En los cordados superiores, los tetrápodos, los procesos transversos son extensiones óseas que surgen lateralmente de la base del arco neural o del mismo centro vertebral que, separan los paquetes musculares hipaxiales y epaxiales, sirven de punto de fijación de sus ligamentos asociados, y además son el punto de articulación de las costillas. En distintos grupos de peces óseos existen estructuras similares, reconocidas bajo el mismo el mismo nombre, que se proyectan lateralmente desde la parte media de los centros vertebrales. En otras palabras, Springer (1957) reconoció que estos procesos son un rasgo homoplásico porque representan un rasgo derivado surgieron repetidas veces de manera independiente en diferentes linajes. En el género sygnathiforme *Fistularia* Linnaeus, 1758, (Figura 22) los procesos transversos son dorsoventralmente planos y tienen forma de paleta, ensanchados distalmente. Entre los Aulopiformes, los miembros de la familia Dercetidae, como *Hastichthys totonacus* Alvarado-Ortega y Díaz-Cruz, 2021, estos procesos son largas proyecciones laminares bilobuladas que surgen de la cara mediolateral de los centros abdominales. Según Springer (1957), entre los elopiformes, *Elops* y *Megalops*, los procesos transversos son proyecciones robustas, cortas, con forma de barra que surgen de la cara lateral de los centros vertebrales (véase Taverner 1971), figs. 30-33). 4) Entre los Clupeiformes, los miembros del género *Scombroclupea* Kner, 1963 [donde se incluye a la especie *S. macrophthalmus* (Heckel, 1849) que Springer (1957) refirió a lo largo de su trabajo como *Leptolepis macrophthalmus*], la región mediolateral de las primeras vértebras caudales se presentan las llamadas “horizontal laminae” o laminas horizontales, las cuales son pequeñas proyecciones triangulares, poco

pronunciadas y cortas que se extienden lateralmente a cada lado del centro vertebral respectivo. La comparación de estos procesos transversos *Fistularia*, *Dercetidos*, *Elops*, *Megalops* y *Scombroclupea* revela que los llamados “procesos transversos” observados en *Laminospondylus* (y aquí documentados en CSJG bajo otro nombre) son muy diferentes. En estos grupos, dichos procesos presentan formas diferentes, son notablemente menores y no están proyectados más allá del borde vertebral anterior ni se unen de manera tan compleja con la vértebra próxima anterior como ocurre en *Laminospondylus*.



Figura 22. Representación gráfica de un ejemplar de género de los signatiformes.

En la descripción de *Laminospondylus transversus*, Springer (1957) no logró reconocer la regionalización natural de los huesos asociados a la columna vértebras, vagamente sólo se refirió a ellos como huesos “dispersos” en torno a las vértebras y cuyas articulaciones están “perdidas”; esto canceló la posibilidad de que autor reconociera si los “procesos transversos” se proyectan de manera lateraromedial (como Springer los describió) o dorsoventralmente (como se describen en este trabajo).

En esta tesis, se reconoce que, en los ejemplares estudiados la columna vertebral está bien conservada; éstas no presentan alteraciones mayores, no muestran evidencia de que las vértebras estén desplazadas o giradas, y tampoco exhiben desarticulaciones notorias. Así, en todos estos ejemplares, las vértebras muestran la su cara lateral. Esto ayuda a observar la regionalización (no alterada) de las series de huesos asociados a las vértebras (costillas,

epipleurales y predorsales) y otras estructuras de los centros con una disposición espacial distintiva (parapófisis, así como, arcos y espinas neurales). De esta manera, por un lado, en todos los ejemplares de *CSJG* estudiados es posible reconocer que las costillas guardan su posición ventral natural, encerrando la cavidad abdominal; y articulándose de manera ordenada con la región ventrolateral de las primeras dos vértebras abdominales, con la cara lateral de las “parapófisis hipertrofiadas” en la región media del abdomen y con el extremo terminal de las parapófisis no-hipertrofiadas de la región abdominal terminal. Por otro lado, los llamados “prezigoapófisis hipertrofiadas” en estos peces se proyectan dorsalmente en la región predorsal del tronco. Entre ellos, es posible reconocer la proyección dorsoposterior de las espinas neurales y los huesos epipleurales asociados a las vértebras abdominales, y más arriba, algunos huesos predorsales. En uno de los ejemplares de *Laminospondylus transversus*, MV3 (Figura 23), incluidos en este trabajo como parte del material de comparación e posible observar la misma regionalización en los huesos asociados a las vértebras observada en *CSJG*; es decir es posible concluir que estos procesos hipertrofiados de *L. transversus* también se disponen dorsoventralmente y por ello no pueden ser nominados ni comparados aquellos de otros peces teleósteos poseedores de verdaderos procesos transversos, donde estas estructuras se disponen lateromedialmente. Con base en las observaciones mostradas arriba; sólo es posible concluir que los elementos laminares en las vértebras abdominales de *L. transversus* y *CSJG* en realidad representan prezigoapófisis y parapófisis hipertrofiados, no procesos transversos como fue señalado en *Laminospondylus* por Springer (1957).

Es notable que, los mal llamados “procesos transversos” de *Laminospondylus transversus* y las “prezigoapofosis dorsal y parapófisis hipertrofiadas” de *CSJG* representan la misma estructura. Por un lado, en ambas especies estas son proyecciones triangulares, laminares, lisas, con el borde anterior casi recto y el posterior más bien curvo. Por otro lado, en ambas especies, estas estructuras surgen en el extremo anterior de del centro vertebral y se extienden anteriormente rodeando los bordes de la vértebra próxima anterior hasta la mitad de su longitud. Y finalmente, estas estructuras se presentan sólo en la región abdominal de la columna. La presencia de prezigoapofosis dorsal y parapófisis hipertrofiadas es reconocido en este trabajo como un rasgo altamente especializado, derivado y compartido que permite reconocer que *L. transversus* y *CSJG* representan miembros de un mismo grupo, aquí

nombrado familia Laminospondylae. Aquí también se considera que, las diferencias observadas entre dichas estructuras hipertrofiadas de estas dos especies tienen valor diagnóstico y ayudan reconocer que *CSJG* representa una entidad biológica diferente a *L. transversus*, y por eso este pez del estado de Puebla es llamado momentáneamente con un epíteto taxonómico diferente (véase más adelante).

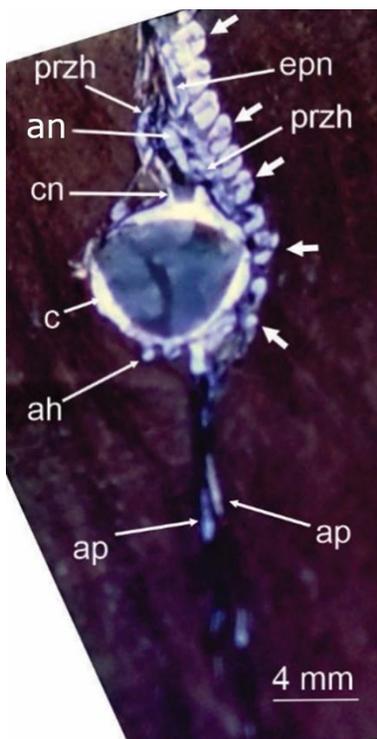


Figura 23. Corte cuasi-transversal de un centro vertebral abdominal del ejemplar MV 3, representante de *Laminospondylus transversus* de la Cantera la Mula, Coahuila, México. Abreviaciones: ah, arco hemal; an, arco neural; aph, apófisis hipertrofiada; c, costilla; cv, centro vertebral; en, espina neural; epn, espineural; przh, prezigoapofisis hipertrofiada; flechas gruesas señalan la serie de radios de la aleta pectoral izquierda.

### Los laminospondilos, ¿elópidos o crossognathiformes?

Los dos géneros aquí incluidos en la familia Laminospondylae, *Laminospondylus* y *CSJG*, son teleósteos porque muestran la condición diural del esqueleto caudal, la asociación del ural 1 a los hipurales 1 y 2, y la presencia de una aleta caudal homocerca que son algunos de los rasgos diagnósticos más ampliamente reconocidos de esta infraclase (Greenwood et al., 1966; Arratia, 1996). En su descripción original, *Laminospondylus transversus* fue sugerido como un posible miembro de la familia Elopidae, un grupo de peces comúnmente llamados

elopidos (Springer, 1957); posteriormente, Alvarado-Ortega et al (2006) asumieron tal idea al reportar los primeros restos mexicanos de esta especie. Más recientemente, esta especie también fue considerada como miembro del orden Crossognatiformes, (Giersch, 2014), un grupo Jurásico-Paleoceno extinto. En esta sección se discuten y valoran los argumentos de estas dos propuestas incluyendo los rasgos morfológicos de *L. transversus* y *CSJG* aquí documentados y previamente publicados.

En la Tabla 3 se presenta el resumen de los resultados obtenidos en este ejercicio de anatomía comparada mencionado arriba. Aquí, es necesario considerar que la definición de “elópidos” (vulgarización del nombre de la familia Elopidae) mostrada por Springer (1957), difiere de aquella moderna que comenzó a ser gestada en el trabajo de Forey (1973). El primero de estos autores consideró como parte de este grupo a *Elops*, *Megalops* y *Notelops* Woodward, 1901 (en este último sólo incluye *Notelops brama* (Agassiz, 1841); sin embargo, el segundo autor considera que los dos primeros géneros son parte de familias diferentes - Elopidae y Megalopidae- que en conjunto forman el suborden Elopoidei mientras que, *Notelops* es considerado hoy como parte del suborden Pachyrhizodontoidei y miembro del orden Crossognathiformes (Forey, 1977; Alvarado-Ortega y Alves, 2022). Por eso, en el presente ejercicio se considera rasgos presentes en el orden Elopiformes y el suborden Elopoidei, no los elópidos de Springer.

Tabla 3. Comparación de Elopodei, Laminospondylae y Crossognathiformes. Cada asterisco marca un rasgo compartido por *Laminospondylus transversus* y Crossognathiformes según Giersch (2014) y el gris enmarca los caracteres compartidos y únicos (basado en datos tomados de Springer, 1975; Forey, 1993; Taverne, 1989; Cavin, 2001; Alvarado-Ortega y Alves, 2022).

	Elopoidei	Laminospondylida e	Crossognathiformes
Proceso basipterigoideo.	presente	presente*	ausente
Hípurales 1 y 2	autógenos	autógenos	fusionados
Denticulos palatinos.			presente*
Retroarticular.	fusionado		no fusionado*
Dientes en el paraesfenoides.	si		no*
Retroarticular forma parte de la fosa articular para el cuadrado.	si		no*
Arco neural del preural 1 reducido.	no		si*
Extrascapular expandido.	no		si

Preural 1 lateralmente cubierto por los primeros uroneurales.	no	sí*	
Epineurales.	en toda la columna	sólo región abdominal	
Epipleurales.	sí	no	
Proceso axilar pectoral.	escamas	óseo	
Prezigoapófisis/ parapófisis hipertrofiadas.	no	sí*	no
Escamas.	en todo el tronco	sólo en región anterior del tronco	en todo el tronco

Previamente, Springer (1957) y Giersch (2014) ya había considerado algunos caracteres en su comparación entre *Laminospondylus transversus* y Crossognathiformes, otros son por primera vez considerados en este trabajo (Tabla 3), en los que están incluidos:

1. Proceso basipterigoideo. Este es un proceso pequeño que emerge lateroventralmente en la zona donde se encuentran la región orbital y craneal del hueso paraesfenoideo. De acuerdo con Springer (1957) este es un rasgo que *Laminospondylus* comparte con los elópidos. En este trabajo no fue posible identificar tal proceso en *CSGJ*.
2. Hipurales 1 y 2. En los elópidos y ambos *Laminospondylus*, los cuerpos de estos huesos no están fusionados entre sí; en cambio, en los crossognatidos estos se fusionan parcial o totalmente.
3. Dentículos palatinos. De acuerdo con Giersch (2014) el palatino carece de dientes en los elópidos y posee dentículos en *Laminospondylus* y los crossognathiformes. En este trabajo no fue posible identificar el palatino en *CSGJ*.
4. Dientes en el paraesfenoides. En los elópidos la superficie ventral por debajo de la órbita muestra un parche de dientes; por el contrario, los crossognathiformes, *Laminospondylus transversus* y al parecer *CSJG* este hueso es desdentado.
5. Retroarticular. El retroarticular es un hueso que en los elópidos está fusionado al articular mientras que en los *Laminospondylus transversus* y los crossognathiformes este hueso se mantiene como un hueso autógeno en la parte ventroposterior de la mandíbula inferior. En este trabajo no fue posible identificar el palatino en *CSGJ*.
6. Presencia de prezigoapófisis/ parapófisis hipertrofiadas en las vértebras abdominales. Como se demostró en la sección anterior, erróneamente descrito como “procesos transversos” por Springer (1957) y Giersch (2014), es rasgo exclusivo compartido *Laminospondylus transversus* y *CSJG*.

7. Preural 1 con arco neural reducido. En los elópidos el arco neural del preural 1 es grande y expandido; en cambio en *Laminospondylus transversus*, *CSJG* y los crossognatidos este arco neural es más bien reducido.
8. Extremo anterior de primeros uroneurales cubre lateralmente el preural 1. En los elópidos los uroneurales se extienden anteriormente cubriendo la región más dorsal de los urales y los primeros centros preurales. En cambio, en *Laminospondylus transversus*, *CSJG* y los crossognatidos estos huesos se extienden más abajo, cubriendo la cara lateral de esas vértebras. Esta disposición de los uroneurales sólo se presenta en otro grupo de teleósteos primitivos, los Ichthyodectiformes (Patterson y Rosen, 1977).
9. Extrascapular expandido. En los elópidos no se desarrolla el hueso extrascapular; en cambio, en *CSJG*, los crossognatidos e ichthyodectiformes este hueso está bien desarrollado en la nuca, donde se expande cubriendo el supratemporal (Arratia y Trischinger, 2010; Patterson y Rosen, 1977). La presencia de un hueso extrascapular con estas características aún debe ser confirmado en *Laminospondylus transversus*.
10. Epineurales. En los elópidos, los epineurales están desarrollados prácticamente a todo lo largo de la columna vertebral. En cambio, en *Laminospondylus transversus*, *CSJG* y los crossognatidos estos huesos intermusculares sólo se presentan asociados a los arcos y espinas neurales de las vértebras que ocupan la región predorsal del cuerpo.
11. Epipleurales. En los elópidos, los epipleurales están desarrollados y asociados a los arcos y espinas hemales de las vértebras caudales. En cambio, en *Laminospondylus transversus*, *CSJG* y los crossognatidos estos huesos intermusculares no se presentan.
12. Proceso axilar pectoral. De acuerdo con Arratia (1996), el llamado proceso axilar pectoral es una estructura formada por huesos, huesos y escamas o sólo por escamas, presente en diferentes grupos de teleósteos; y en el caso de que éstos sean huesos son frecuentemente llamados poscleitros. De acuerdo con esta autora, en los elópidos esta estructura está formada por escamas que presentan un tamaño mayor al resto del cuerpo; en cambio, en los crossognatidos esta estructura está formada por 3-5 huesos o postcleitros. En este trabajo, al menos cuatro poscleitros forman el proceso axilar pectoral.
13. Escamas. En los elópidos y crossognathiformes, el cuerpo está totalmente cubierto con escamas; en cambio, en los laminospondylos, éstas sufren una fuerte reducción y sólo persisten detrás de la cabeza.

A pesar de que, gran parte de los rasgos de la cabeza aquí analizados (Tabla 3) no han podido ser observados en los ejemplares referidos como *CSJG*; en este trabajo, se concluye que, *CSJG* y *Laminospondylus transversus*, incluidos aquí como parte de la familia Laminospondylae, son un grupo de afinidad incierta del orden Crossognatiformes. La inclusión de *CSJG* en los elópidos es desechada porque en este trabajo se comprueba que el “procesos transversos” en las vértebras de *Elops* y *Megalops* no corresponden en tamaño ni son homólogo a los elementos hipertrofiados observados en vertebrales abdominales de *CSJG* y *Laminospondylus transversus*, en donde son las prezigoapófisis y las apófisis los que están transformados y muestran una disposición dorsoventral distintiva (Figura 23).

### ***Laminospondylus transversus* versus *CSJG***

A pesar de que gran parte de los rasgos de la cabeza analizados en este trabajo (Tabla 4) no han podido ser observados en los ejemplares referidos como *CSJG*; es posible concluir que, *CSJG* y *Laminospondylus transversus*, incluidos aquí como parte de la familia Laminospondylae, son un grupo del orden Crossognatiformes con afinidad incierta. La inclusión de *CSJG* dentro de los elópidos es desechada porque aquí se comprueba que el “procesos transversos” en las vértebras de *Elops* y *Megalops* no corresponden en tamaño ni son homólogos a los elementos hipertrofiados observados en vertebrales abdominales de *CSJG* y *Laminospondylus transversus*, en donde son las prezigoapófisis y las apófisis los elementos vertebrales que están transformados y muestran una disposición dorsoventral distintiva. La naturalidad y relaciones filogenéticas de los laminospondylos dentro de los Crossognathiformes aún debe ser valorado a través de un análisis filogenético adecuado, tarea que va más allá de la presente tesis. También, es recomendable que se redoblen los esfuerzos de colecta de materiales fósiles en la Cantera San José de Gracia, en espera de recuperar materiales adicionales que permitan conocer la anatomía de la cabeza de *CSJG*.

El resultado de contrastar los rasgos comparables entre *Laminospondylus* y *CSJG* permite identificar que estos peces difieren en los siguientes rasgos.

A pesar de que la cabeza no está conservada en ninguno de los ejemplares referidos a *CSJG*, es posible reconocer que este es un pez relativamente robusto, en donde la altura de la cabeza es cercana al 28 % de la LS y al 40 % de la longitud del tronco. En cambio, con

base en el ejemplar que aparece en Giersch (2014, fig. 4.44 A) es posible estimar que *Laminospondylus transversus* fue un pez con un cuerpo relativamente grácil, en donde la altura de la cabeza sólo representa cerca del 20 % de la LS y 28 % de la longitud del tronco. Este aspecto compacto podría estar ligado a la presencia de un número comparativamente menor de vértebras totales en *CSJG*, donde hay 42 vértebras totales (incluyendo dos centros urales) en comparación con los 44-48 que se presentan en *Laminospondylus* (Tabla 4).

Sorprendentemente, el número de vértebras abdominales y caudales presentes en *Laminospondylus transversus* no fue establecido por Springer (1957). En cambio, Giersch (2014) señala la presencia de 28-29 centros abdominales en esta especie; así, de acuerdo a al número total de vértebras proporcionado por este autor (46-48), sus vértebras caudales deberían de ser entre 18 y 19. Desafortunadamente, este último autor no reconoció las diferencias entre las vértebras caudales y abdominales y, por lo tanto, estos números son cuestionables. En el ejemplar PAS 328 procedente de la Cantera La Mula y analizado en este trabajo, es claro que existen 11 vértebras caudales (sin incluir las dos urales), lo que significa que el número de vértebras abdominales de esta especie debe ajustarse a 33-37. Estos datos permiten señalar que *Laminospondylus transversus* es un pez con un número mayor de vértebras abdominales. Así, con base en las observaciones logradas en este trabajo, es posible concluir que en los laminospondylos el número de vértebras caudales es 11 y el número de vértebras abdominales es variable, 33-37 en *Laminospondylus transversus* y 29 en *CSJG* (Tabla 4).

En *CSJG* el número de elementos vertebrales hipertrofiados es relativamente reducido, incluyen 9 prezigoapófisis y 11 parapófisis; así, las 10 vértebras abdominales más posteriores posterior aún conservan las parapófisis no atrofiadas, robustas y en forma de barra. En cambio, en *Laminospondylus transversus*, tal vez con excepción de las dos o tres vértebras abdominales anteriores, todas las vértebras abdominales presentan prezigoapófisis y parapófisis hipertrofiadas (Tabla 4).

En *CSJG* y *Laminospondylus transversus* también difieren en el número de radios que componen sus aletas pares e impares (Tabla 4). En primer lugar, *CSJG* posee 14, 10, 17 y 7 radios en las aletas pectoral, pélvica, dorsal y anal respectivamente. En cambio, en *Laminospondylus transversus* las aletas pectoral y anal se componen de más radios; la pectoral tiene 19-20 según Giersch (2014) o sólo 17 según Springer (1957) y este trabajo

mientras que la anal tiene 9. En cambio, en esta última especie, hay menos radios pélvicos y dorsales; los pélvicos suman entre 7 y 9 mientras que los dorsales son sólo 14. Adicionalmente, la aleta dorsal de *CSJG* muestra dos escudos, el predorsal y el posdorsal, cuya forma ovala se expanden lateralmente y muestra un eje central engrosado; en cambio, ninguno de los autores que revisaron *Laminospondylus transversus* señalan la existencia de estos escudos.

Tabla 4. Cuadro comparativo de *CSJG* y *Laminospondylus transversus* (basado en la información obtenida en este trabajo, observada en el material comparativo incluido en este trabajo y aquella publicada por Springer (1975) y Giersch (2014)).

	<i>CSJG</i>	<i>Laminospondylus transversus</i>		
		Springer	Giersch	Este trabajo
Forma del cuerpo	Robusto	Alargado	Alargado	Alargado
HC % SL	≈28.6	-	≈19–20	-
HC % Ltr	40	-	≈28	-
Vértebrae totales	42	44-48	46-48	-
Vértebrae abdominales	29	-	28-29?	27+ (33-37)
Vértebrae caudales	11	38-42	18-19?	11
Prezigoapófisis/ hipertrofiadas	9	-	-	27+ (31-35)
Parapófisis hipertrofiadas	11	-	-	0
Radiales pectorales	14	17	19-20	17
Radiales pélvicos	10	7-9	8	8
Radiales dorsales	17	-	14	-
Radiales anales	7	-	9	9
Escudos pre y posdorsales	presentes	?	?	?
Ural 1	fusionados a hipurales 1 y 2	-	autógenos	-

Finalmente, *CSJG* y *Laminospondylus transversus* también difieren en el estado que guardan el ural 1 y los hipurales 1 y 2 (Tabla 4). En *CSJG*, ambos hipurales son de aspecto rectangular y sus extremos proximales, de robusto, se fusionan de manera independiente al extremo ventral del ural 1. En cambio, todos estos huesos son autógenos (no están fusionados) en *Laminospondylus transversus* (Figura 23).

Dadas las notables diferencias mostradas por *CSJG* respecto a *Laminospondylus transversus*, en este trabajo se tomó la decisión que los ejemplares MV 1 a MV 3 de la cantera

San José de Gracia, Puebla, representan un género y especie nuevos. Por un lado, el cambio en las proporciones corporales debido a la presencia de un número relativamente menor de vértebras en *CSJG*, afecta no sólo el aspecto físico de este pez sino también, en conjunto con el diferente número de elementos en las aletas pares e impares además de la fusión urall-hipurales 1 y 2, podría estar afectando el desempeño mecánico del esqueleto de este pez y su funcionamiento ecológico.

### Implicaciones del descubrimiento de *CSJG*

Entre los resultados del presente estudio de los ejemplares MV 1, MV 2 y MV 3, procedentes de la Cantera San José de Gracia, es posible reconocer que estos son representantes de una nueva especie, informalmente llamada aquí como *CSJG*. Tal descubrimiento tiene implicaciones importantes. Por un lado, se que reconoce la afinidad de *CSJG* y *Laminospondylus transversus*; por ello, en este trabajo se sugiere crear la familia Laminospondylae para incluir estos dos géneros.

La cercana ocurrencia temporal y geográfica de *CSJG* y *Laminospondylus* sugiere que Laminospondylae fue un grupo aparentemente endémico de América del Norte que, durante el Turoniano-Santoniano sus miembros habitaron las aguas marinas del Paleogolfo de México y el extremo sur del Mar interior de Norteamérica (Figura 24).

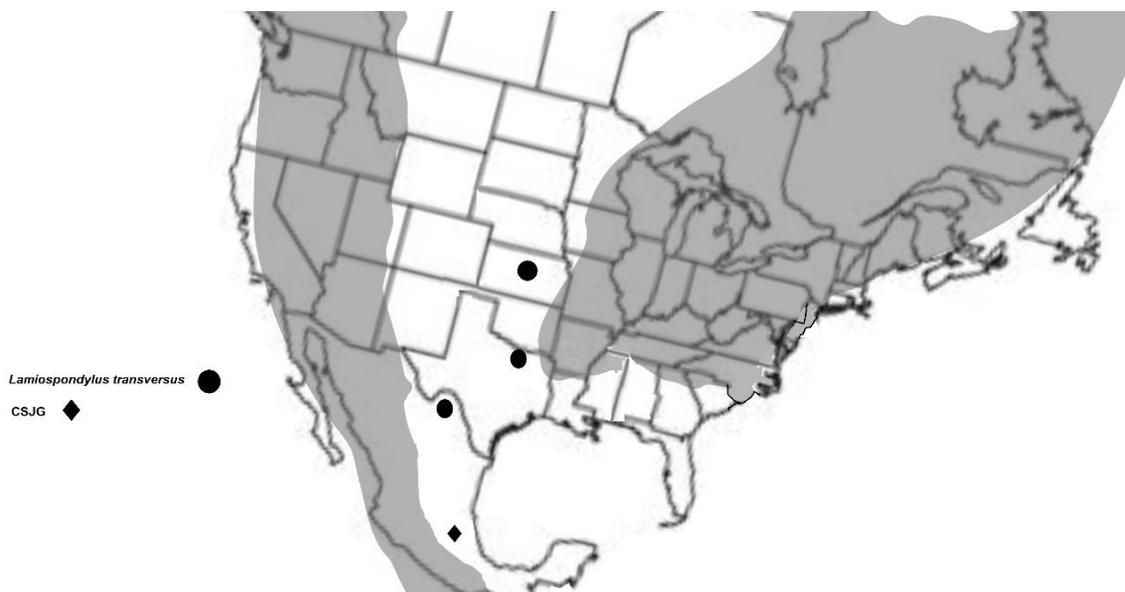


Figura 24. Mapa de los registros que se tienen de *Laminospondylus transversus* y CSJG. Donde la parte sombreada de gris corresponde a las regiones emergidas y las partes blancas corresponden a las partes cubiertas por el mar epicontinental.

La distribución temporal de estos dos géneros es prácticamente continua, *CSJG* es del Turoniano y *Laminospondylus* es del límite Turoniano-Coniaciano al Santoniano. Este orden temporal sugiere que, al menos, algunos rasgos distintivos de CSGJ representan estados potencialmente primitivos respecto a aquellos de *Laminospondylus*. Sin duda, entre ellos, el más notable es la hipertrofia de las prezigapófisis y parapófisis de las vértebras abdominales; es posible que, a lo largo de su evolución, los laminospondylos presentaran un número cada vez mayor de vértebras con estos procesos hipertrofiados. Así es posible esperar que existan fósiles de este grupo con un menor número de vértebras abdominales afectadas por esta hipertrofia.

## CONCLUSIONES

En esta tesis se presenta la descripción detallada de los restos de tres peces fósiles, MV 1 a MV 3, provenientes de la Cantera San José de Gracia que previamente fueron señalados como posibles representantes de *Laminospondylus transversus*. La información de la estructura ósea de estos fósiles obliga al rechazo de la hipótesis de trabajo planteada en esta tesis y al reconocimiento de una nuevo género y especie, aquí denominado temporalmente como CSJG, así como a la creación de una familia nueva, *Laminospondylae*, para alojar estos dos géneros monoespecíficos del Cretácico tardío de Norteamérica.

En este trabajo fue posible analizar la estructura de los llamados “procesos transversos” que le dieron nombre a la especie *Laminospondylus transversus*, la cual fue observadas en ejemplares atribuibles a esa especie procedentes de Múzquiz, México. A partir de la observación de cortes transversales de la columna vertebral de estos peces, se establece que dichas estructuras laminares hipertrofiadas en realidad son prezigopofisis y parapofisis que se extienden verticalmente, dorsal y ventralmente, desde los centros vértebras abdominales. Esto contradice la idea de que estos elementos hipertrofiados son procesos transversos similares a los observados en otros peces teleósteos, en donde se expanden horizontalmente hacia los lados del cuerpo.

Dada las observaciones anteriores, en la sección de Paleontología Sistemática de este trabajo se proporcionan las diagnosis de la familia *Laminospondylae* y CSJG gen. y esp. nov.; también, en consecuencia, a continuación, se modifica la diagnosis de *Laminospondylus transversus*, con base en la diagnosis original de Springer (1957) y las observaciones de Girsch (2008) y las de este trabajo:

***Laminospondylus transversus***: Pez alargado; escamas sólo en el tercio dorsal anterior del cuerpo correspondiente a la región poscraneal del cuerpo; columna vertebral compuesta por 44-48, incluyendo 33-37 abdominales y 11 caudales; las prezigopofisis y parapofisis están hipertrofiadas y trianguladas, anteriormente inclinadas, con el borde anterior recto, anteriormente expandidas abrazando la mitad anterior del centro vertebral subsecuente anterior (Diagnosis emendada).

Aunque aún es necesario incluir a *Laminospondylae* en un análisis filogenético que incluya otros grupos para definir su posición dentro de los teleósteos; la comparación de los rasgos morfológicos de *Laminospondylae*, incluyendo *Laminospondylus* y *CSJG* gen. y sp. nov., con aquellos observados en los grupos afines propuestos ya propuestos, permite reconocer que este grupo muestra parte de los rasgos diagnósticos de Crossognatiformes (Tabla 4), incluyendo dos rasgos diagnósticos de este orden -la presencia de un hueso extraescapular expandido y la presencia de procesos axilares pectorales (=poscleitros) óseos-, esto permite señalar que, *Laminospondylae* es parte de este orden, como lo había propuesto Giersch (2008). De esta manera se rechaza que *Laminospondylae* sea afín a los elopidos, como originalmente fue propuesto por Springer (1957). Sin duda, este resultado revela información inesperada sobre la diversidad taxonómica y morfológica de los crossognathiformes que merece ser analizada con mayor detalle en el futuro.

En este trabajo se han observados los rasgos que permiten separar a *CSJG* gen. y sp. nov. recuperado en los sedimentos Turonianos de la cantera San José de Gracia, Puebla, al centro de México, y *Laminospondylus transversus*, procedente de los sedimentos Coniaciano-Santoniano de Coahuila, al norte de México, así como Texas y Kansas, en USA. Estos peces difieren en un conjunto significativo de rasgos corporales no-merísticos que permiten apoyar su separación en dos géneros distintos. *CSJG* gen. y sp. nov. es más robusto, tiene escamas en una región mayor del tronco (detrás de la aleta pectoral y la nuca), presenta un menor número de prezigapófisis y parapófisis hipertrofiadas y no enteramente simétricas (= las prezigapófisis y parapófisis de un mismo centro vertebral son diferentes) y hay parapófisis distinguibles o no modificadas en los centros vertebrales abdominales posteriores. En cambio, *Laminospondylus transversus* es un pez claramente más elongado, retiene escamas en una región corporal más pequeña del tronco (sólo detrás de la nuca), todos sus centros vertebrales abdominales presentan prezigapófisis y parapófisis hipertrofiadas simétricas (= las prezigapófisis y parapófisis de un mismo centro vertebral son iguales en forma y tamaño y sólo se extienden en sentido contrario) y ninguna de ellas conserva parapófisis reconocibles, normales o no-hipertrofiadas. En este escenario, *CSJG* presenta rasgos morfológicos más cercanos al observado en los Crossognatiformes mientras que *L. transversus* se aleja más de ese patrón general.

Al observar la distribución temporal y el diferente distanciamiento morfológico de desde los rasgos crossognatiformes presentes en *CSJG* gen. y sp. nov. y *Laminospondylus transversus* es posible sugerir el siguiente escenario evolutivo de Laminospondylae. Aunque aún se requieren mayores evidencias, es posible que esta nueva familia se separara de otros crossognathiformes al inicio del Cretácico tardío o incluso en el Cretácico temprano, que sufrieran una progresiva pérdida de escamas en la región media y caudal del tronco, que prezigoapófisis y parapófisis de las vértebras abdominales del centro del cuerpo se expandieran progresivamente hasta alcanzar formas simétricas en todas las vértebras abdominales. Por su distribución temporal más antigua y sus rasgos morfológicos menos modificados, aquí se sugiere que *CSJG* es más primitivo que *L. transversus*. Dada los rasgos peculiares de estos peces y su escaso registro fósil, también es posible señalar que Laminospondylae fue gripo potencialmente endémico del Paleogolfo de México y el Mar Interior de Norteamérica.

## Bibliografía

- Aguilera-Franco N, 2000. High-resolution stratigraphy and palaeoecology of the Cenomanian-Turonian succession, southern Mexico. PhD thesis. T.H. Huxley School of Environment Earth Sciences and Engineering Imperial College of Science Technology and Medicine. University of London, UK. 202 p.
- Alvarado-Ortega J, González-Rodríguez KA, Blanco-Piñón A, Espinosa-Arrubarrena L, Ovalles-Damián E, 2006. Mesozoic Osteichthyans of Mexico. En Vega FJ, Nyborg TG, Perrilliat MDC, Montellano-Ballesteros M, Cevallos-Ferriz SRS, Quiroz-Barroso SA. Studies on Mexican Paleontology. Topics in Geobiology. Vol. 24. Springer, Dordrecht, 169–207 p.
- Alvarado-Ortega J, Alves YM, 2022. Nusaviichthys nerivelai gen. and sp. nov., an Albian crossognathiform fish from the Tlayúa lagerstätte, Mexico. Cretaceous Research. 105189.
- Alvarado-Ortega J, Martínez-Hernández E, Garibay-Romero L, 2009. Cantera San José de Gracia, Molcaxac, Puebla, una nueva localidad fosilífera de Puebla. XI Congreso Nacional de Paleontología. Centro de Geociencias, Campus UNAM-Juriquilla, Querétaro. Libro de Resúmenes, 80 p.
- Alvarado-Ortega J, Cantalice KM, Díaz-Cruz JA, Castañeda-Posadas C, Zavaleta-Villareal V, 2020. Vertebrate fossils from the San José de Gracia quarry, a new Late Cretaceous marine fossil site in Puebla. México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 72, 1.
- Alvarado-Ortega J, Díaz-Cruz, Ramírez-Sánchez MM, Bernard EL, Allington-Jones L, Graham M, 2021. Phylogenetic morphometrics, geometric morphometrics and the Mexican fossils to understand evolutionary trends of enchodontid fishes. Journal of South American Earth Sciences. 111, 103492.
- Arratia G, Lambers, P, 1996. The caudal skeleton of pachycormiforms: Parallel evolution. Mesozoic Fishes—Systematics and Paleoecology. 191, 218.
- Applegate SP, Espinosa-Arrubarrena L, Alvarado-Ortega J, Benammi M, 2006. En Vega, FJ, Nyborg, T., Perrilliat, M. del C, Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, SRS, Quiroz-Barroso, SA. Revisión de investigaciones recientes en la Cantera de Tlayúa. Estudios de Paleontología Mexicana. Holanda. Springer.
- Arratia G, Tischlinger H, 2010. El primer registro de peces crossognathiformes del Jurásico Superior de Europa y su importancia filogenética para la filogenia de los teleosteos. Registro fósil. 13, 317-341.
- Bolívar JM, 1965. Geología delimitada por el Tomatal, Huitzuco y Mayanalán, Estado de Guerrero. México. D.F. Facultad de Ingeniería. Universidad Nacional Autónoma de México. tesis profesional. 35 p.

- Bonaparte CL, 1846. *Catalogo metodico dei pesci europei*. Stamperia E. Cartiere del Fibreno.
- Bureau of Economic Geology, 1967. Sherman Sheet, Geologic Atlas of Texas: University of Texas at Austin. Bureau of Economic Geology. scale 1:250,000.
- Bureau of Economic Geology, 1992. Geologic Map of Texas. University of Texas at Austin. Virgil E Barnes. project supervisor. Hartmann, B.M. and Scranton. D.F. cartography, scale 1:500,000.
- Carpenter K, 2008. Vertebrate Biostratigraphy of the Smoky Hill Chalk, Niobrara Formation and the Sharon Springs Member (Pierre Shale). En Harries P J. *High-Resolution Approaches in Stratigraphic Paleontology*. Topics in Geobiology. vol 21. Springer. Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9053-0\\_11](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9053-0_11)
- Cavin L, 2001. Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 94, 509-535.
- Cavin L, Grigorescu D, 2005. A new *Crossognathus* (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous of Romania with comments on *Crossognathidae* relationships. *Geodiversitas*. 27,1, 5-16.
- Código internacional de nomenclatura zoológica, 2000. 4a edición. *Biota Colombiana*. 1.2. Recuperado a partir de <http://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/74>
- De Cserna Z, Ortega-Gutiérrez, F, Palacios-Nieto, M, 1980. Reconocimiento geológico de la parte central de la cuenca del alto Río Balsas, estados de Guerrero y Puebla, en V Convención Geológica Nacional, Libro Guía de la excursión geológica a la parte central de la cuenca del alto Río Balsas, estados de Guerrero y Puebla. México, Sociedad Geológica Mexicana, 2-33.
- De Cserna Z, Fries CJr, 1981. Hoja Taxco 14Q-h(7), con resumen de la hoja Taxco, estados de Guerrero, México y Morelos. México. D. F. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología. Carta Geológica de México. Serie de 1:100,000, 1 mapa con texto explicativo, 47 p.
- Dixon F, 1850. *The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex*. Longman. Brown. Green and Longmans.
- Forey PL, 1977. The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz, and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces. Teleostei). *Bulletin of the British Museum of Natural History. Geology* 28. 125–204.
- Forey PL, 1973. A revision of the Elopiformes fishes, fossil and recent. *Bull. Breau. Museum. Nature. History. Geology*, 10, 1-222.
- Fries JrC, 1960. *Geology of the State of Morelos and adjacent parts of Mexico and Guerrero, South Central Region of Mexico*.

- Giersch S, Frey E, Stinnesbeck W, González-González AH, 2008. Fossil fish assemblages of northeastern Mexico. New evidence of Mid Cretaceous actinopterygian radiation. En Z. Krempská.Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. Spišská Nová Ves. Slovak Republic. 6th Volume of abstracts, pp. 43-45.
- Giersch S, 2014. Die Knochenfische der Oberkreidezeit in Nordostmexiko. Beschreibung, Systematik, Vergesellschaftung, Paläobiogeographie und Paläoökologie. Ludwigsburg,Alemania .Tesis doctoral, p 275 .
- Grande L, Bemis WE, 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 18, 1-696.
- Greenwood P, Rosen D, Weitzman S, Myers G, 1966. "Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms". *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 131. 339–456.
- Guerrero-Suastegui M, 2004. Depositional and tectonic history of the Guerrero Terrane, Sierra Madre de Sur, with emphasis on sedimentary successions of the Teloloapan area, southwestern Mexico. Doctoral dissertation. Memorial University of Newfoundland, p 356.
- Hernández-Guerrero C, 2015. Revisión taxonómica y análisis filogenético de la Familia Pachyrhizodontidae de México. Tesis de maestría. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México, p 132.
- Jordan DS, 1924. A collection of fossil fishes in the University of Kansas from the Niobrara Formation of the Cretaceous. *Kansas Univ. Sci. Bull.v. 15*, p 219-245.
- Kner A, 1963. Arbeitsaufgaben des Pfarrausschusses. En *Echter .Lebendige Seelsorge*. 14, 137-142.
- London MG, Shimada K, 2020. A new pachyrhizodontid fish (Actinopterygii: Teleostei) from the Tarrant Formation (Cenomanian) of the Upper Cretaceous Eagle Ford Group in Texas, USA. *Cretaceous Research*. 113, 104490.
- Maisey JG, 1991. *Santana fossils, an illustrated atlas*. T.F.H. Publications, Neptune City, NJ.
- Mayrinck D, Brito PM, Otero O. 2015. Review of the osteology of the fossil fish formerly attributed to the genus† Chanoides and implications for the definition of otophysan bony characters. *Journal of Systematic Palaeontology*. 13(5), 397-420.
- Müller J, 1845. Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden, und über das natürliche System der Fische. *Archiv für Naturgeschichte*. 11, 1, 129.
- Nelson JS, Grande TC, Wilson MV, 2016. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons. Fifth Edition. p,752 .
- Ontiveros-Tarango G, 1973. Estudio estratigráfico de la porción noroccidental de la cuenca Morelos-Guerrero. *Boletín Asociación Mexicana Geólogos Petroleros*. 25, 190-234.

- Ortega-Guerrero B, 1989. Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área de Totoltepec-Ixcaquixtla, Estados de Puebla y Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México.
- Ortega-Gutierrez F, 1978. Estratigrafía del Complejo Acatlán en la Mixteca Baja, estados de Puebla y Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 2, 2, 112–131.
- Pantoja-Alor, 1992. La Formación Mal Paso y su importancia en la estratigrafía del sur de México. *Sociedad Geológica Mexicana. Convención Geológica Nacional*. 11. Veracruz. Veracruz. P, 121-123.
- Parris DC, Echols J, 1992. The Fossil Bird Ichthyornis in The Cretaceous of Texas. *The Texas Journal of Science*. 44, 2, 201-212.
- Patterson C, Rosen D, 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes, and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the AMNH*. v. 158, article 2.
- Pulido-González EP, 2011. Descripción e identificación de los fósiles índice de la Cantera San José de Gracia, Puebla. Puebla. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Tesis de licenciatura, p 51.
- Ramírez-Garza BM, López-Palomino I, Zamudio-Ángeles D. Última actualización 2008, *Léxico estratigráfico de México*. Mexcala, Formación Cretácico Tardío (Cenomaniano-Maastrichtiano), pp7.
- Romero-García AE, 2013. Descripción y comparación del género Enchodus (Teleostei, Aulopiformes) de San José de Gracia, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México.
- Rudner I, 1972. Preparing Fossils with Acid—A Step-by-Step Account. *Curator: The Museum Journal*. 15,2, 121-130.
- Schultze HP, 1982. A dipterid dipnoan from the Middle Devonian of Michigan, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology* .2,2, 155-162.
- Segerstrom K, 1961. Geology of the Bernal-Jalpan area, estado de Queretaro, Mexico. US Government Printing Office. pp. 19-86.
- Seijas-Iribarren FJ, 1965. Estudio geológico del área de Cuacoyula, Estado de Guerrero. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México.
- Servicio Geológico Mexicano, SGM, 2006. Carta Geológico-Minera Molcaxac E14-B64. Pachuca. Hidalgo. escala 1:50000. Servicio Geológico Mexicano, 1 mapa com texto.
- Shimada K, Fielitz C, 2006. Annotated checklist of fossil fishes from the Smoky Hill Chalk of the Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) in Kansas. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*. 35, 193-213.

- Springer, 1957. *Laminospondylus*, in GBIF Secretariat 2021. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2021-11-11.
- Stewart A, 1900. Teleosts of the Upper Cretaceous. University Geological Survey of Kansas. 6, 257–403.
- Taverne L, 1989. *Crossognathus* Pictet, 1858 du Crétacé inférieur de l'Europe et systématique, paleozoogéographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (Téléostéens) du Crétacé et du Tertiaire. *Paleontographica Abteilung A* 207, 79 – 105.
- Taverne L, 1971. Osteologie des genres *Marcusenius* Gill. *Hippopotamyrus* Pappenheim, *Cyphomyrus* Myers, *Pollimyrus* Taverne et *Brienomyrus* Taverne (Pisces Mormyriiformes). *Annales Musée Royal de l'Afrique Centrale. Série in-8". Sciences Zoologiques* 188, 1-144.
- Thurmond JT, 1969. Lower Vertebrates and Paleocology Of The Trinity Group (lower Cretaceous) in North Central Texas (Order No. 7019259). Available from ProQuest Dissertations y Theses Global. ProQuest One Academic.
- Toombs HA, 1948. The use of acetic acid in the development of vertebrate fossils. *The museum journal*, 48, 3, 2-2.
- Toombs HA, Rixon AE, 1959. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, 2, 4, 304-312.
- Veysey AJ, Brito PM, Martill DM, 2020. A new crossognathiform fish (Actinopterygii, Teleostei) from the Upper Cretaceous (Turonian) of Southern Morocco with hypertrophied fins. *Cretaceous Research*, 114, 104207.
- Woodward AS, 1901. *Catalogue of Fossil Fishes in the British Museum (Natural History)*, 4. Containing the Actinopterygian Teleostomi of the Suborders Isospondyli (in part), Ostariophysii, Apodes, Percesoces, Hemibranchii, Acanthopterygii and Anacanthini. Taylor and Francis. London, 636 pp.
- Young K, 1963. Upper Cretaceous ammonites from the Gulf Coast of the United States. *Puebla. University. Texas Bureau. Economic. Geology*. 6304, vii, 373 p.
- Young K, 1986. Cretaceous marine inundations of the San Marcos Platform, Texas. *Cretaceous Research*, 7, 117-140.
- Zamorano-Montiel G, 1977. Estudio geológico del yacimiento de sulfuros masivos El Rey de la Plata, en Teloloapan, estado de Guerrero. México. D.F. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México. tesis profesional, 141 p.
- Zamudio-Ángeles DJ, 2005. Análisis litoestratigráfico y biogeocronológico del Cretácico en el área Mayanalán Tulimán, Guerrero Nororiental. Tesis de Maestría. Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México, 103 p.

- Zavaleta-Villarreal V, Montellano Ballesteros M, Alvarado Ortega J, 2014. Mosasauroids from the State of Puebla, Central Mexico. Annual Meeting and Exposition. Vancouver, Canadá, 19-22, October. Program, 248 p.
- Zavaleta-Villareal V, 2015. Revisión de los mosasaurios (Squamata, Mosasauroidea) mexicanos. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F.México, 03 p.
- Zavaleta-Villarreal V, Montellano-Ballesteros M, Alvarado Ortega J, 2013. The Mexican Mosasaur fossil record. An overview. 4th Triennial International Mosasaur Meeting. Dallas, Texas May 20-25. Abstrac book, 47 p.