

Ocurrencia de un decápodo braquiuro extinto, *Necronectes proavitus* (Rathbun, 1918), en los yacimientos marinos de la Formación Tulijá (Mioceno temprano) en las cercanías de Palenque, Chiapas, sureste de México

Ana Cristina Martínez-Ortiz^a, Jesús Alvarado-Ortega^{a,*}, Martha Cuevas-García^b

^a Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México; Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México.

^b Instituto Nacional de Antropología e Historia, Dirección de Registro Público de Monumentos y Zonas Arqueológicas. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Av. Victoria 110, Copilco El Bajo, Ciudad de México, 04510, México.

* alvarado@geologia.unam.mx

Resumen

El proyecto arqueológico-paleontológico, emprendido en 2008 por el Instituto Nacional de Antropología e Historia y la Universidad Nacional Autónoma de México, permitió la colecta de fósiles en un buen número de localidades fosilíferas Cenozoicas en los alrededores de la ciudad de Palenque, Chiapas, al sureste de México. Estos esfuerzos llevaron al hallazgo de un decápodo braquiuro fósil casi completo encontrado en los estratos marinos miocénicos de la Formación Tulijá. En este trabajo dicho ejemplar es descrito e identificado como representante de la especie *Necronectes proavitus*, cuya distribución temporal previamente fue señalada como Oligoceno-Mioceno. Este descubrimiento amplía el número de especies del género *Necronectes* en México, al mismo tiempo que complementa su distribución temporal y espacial, al sumarse a *N. nodosa* reconocida en yacimientos del Eoceno de Baja California y a *N. tajinensis* proveniente de rocas del Mioceno en Veracruz. Este reporte también extiende la distribución geográfica de *N. proavitus*, que ahora es conocida a todo lo largo de los dominios del mar Caribe, desde el Norte de Sudamérica hasta el extremo sur de Norteamérica, pasando por Centroamérica donde fue identificado por primera vez.

Palabras clave: Decapoda, Brachyura, Portunidae, fósil, Río Chacamax.

Abstract

The archaeological-paleontological project, launched in 2008 by the Instituto Nacional de Antropología e Historia and the Universidad Nacional Autónoma de México, allowed for the collection of fossils in a number of Paleocene and Neogene fossil localities around the city of Palenque, Chiapas, southeast Mexico. Those efforts led to the discovery of a nearly complete fossil decapod brachyuran in the Miocene marine strata of the Tulijá Formation. Herein, this specimen is described and identified as representative of the species *Necronectes proavitus*, whose temporal distribution was previously recognized as limited to the Oligocene-Miocene. Present discovery increases the number of Mexican species of *Necronectes*, complementing the previous record of *N. nodosa* recovered in the Eocene of Baja California and *N. tajinensis* from Miocene strata of Veracruz. This discovery also extends the geographic distribution of *N. proavitus*, throughout the marine deposits along the domain of the Caribbean Sea, from northern South America to the southern end of North America, and through Central America where the species was first identified.

Keywords: Decapod, Brachyura, Portunidae, fossil, Chacamax River.

1. Introducción

En 2008, personal académico y estudiantes del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) emprendieron el proyecto conjunto “Estudio arqueológico-paleontológico de los fósiles marinos del sitio de Palenque, Chiapas”. Los objetivos planteados consistieron en determinar la identidad taxonómica de los peces fósiles previamente encontrados en distintos contextos arqueológicos dentro de Palenque y otros sitios arqueológicos mayas cercanos (Ruz-Lhuillier, 1959, p. 53; Fernández, 1991; entre otros), así como reconocer su posible procedencia dentro del contexto geológico en los alrededores de Palenque. Las tareas de prospección emprendidas con estos fines permitieron la colecta de distintas asociaciones fósiles en yacimientos Cenozoicos (Cuevas-García, 2008; Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2008; Alvarado-Ortega et al., 2009, 2015; Riquelme-Alcántar et al., 2011).

En 2009, se recuperaron elementos de una asociación fósil conservada dentro de los estratos de lutitas y coquinas carbonatadas de la Formación Tulijá, expuestas a lo largo del lecho del Río Chacamax. En este conjunto destacan distintos fragmentos de crustáceos braquiuros, cuya afinidad taxonómica no había sido investigada hasta ahora. Después de la preparación mecánica de un bloque de coquina, en donde originalmente se creyó que sólo se conservaban un par de quelas, notables por su tamaño y buen estado de conservación, se descubrió un cangrejo casi completo. Provisionalmente, este ejemplar fue identificado como representante de la familia Portunidae y del género *Necronectes* A. Milne-Edwards, 1881.

El género *Necronectes* fue erigido para incluir su especie *Necronectes vidalianus*, descrita a partir de un ejemplar proveniente de los estratos marinos del Eoceno-Mioceno cercanos a la ciudad de Biaritz, Francia, ubicados en un sitio impreciso próximo a la costa del Golfo de Vizcaya. De acuerdo con Schweitzer et al. (2002), este género agrupa otras doce especies extintas de cangrejos portunidos, cuyo alcance temporal conocido se extiende desde el Eoceno hasta el Mioceno. Representantes de este género han sido recuperados en yacimientos de origen marino depositados en condiciones someras y/o costeras que están ampliamente distribuidos en la región del centro y sur de Europa y tal vez Medio Oriente, así como en el Caribe y sus alrededores, desde el extremo sur de América del Norte hasta al extremo norte de América del Sur, pasando por Centro América (Rathbun, 1918, 1935; Tice, 1962; Collins y Donovan, 1995; Schweitzer et al., 2006; Cáceres et al., 2016; entre otros).

El objetivo de este manuscrito es proporcionar una descripción detallada del ejemplar del género *Necronectes* ya mencionado que fue encontrado en Chiapas. También se pretende ofrecer y discutir los rasgos morfológicos conservados en este ejemplar que permiten determinar su

identidad taxonómica a nivel específico. Al mismo tiempo, se discuten las distintas implicaciones de este hallazgo. Los resultados preliminares de este trabajo fueron presentados recientemente por sus autores en el III Simposio de Paleontología en el Sureste de México (Martínez-Ortiz y Alvarado-Ortega, 2016).

2. Marco geológico

El ejemplar descrito en este trabajo fue colectado en el sitio llamado “Río Chacamax” que de manera formal fue registrado en el catálogo de localidades de la Colección Nacional de Paleontología, bajo el número IGM-loc 3880 (= localidad JAO 137, dentro de la bitácora de campo del primero de los autores). Este lugar se encuentra a casi 3 Km al sureste del centro del pueblo de Palenque, cerca de 250 metros al sur del puente que atraviesa el Río Chacamax, construido sobre la Carretera Federal 199 que une a los pueblos chiapanecos de Palenque y Ocosingo. Este sitio se ubica entre las coordenadas 17°28'41.3" Norte y 91°58'31.8" Oeste, a una altitud de 102 msnm, dentro del Municipio de Palenque, Chiapas (Figura 1).

De acuerdo con mapas geológicos recientemente publicados por el Servicio Geológico Mexicano (2006 a, b), el sitio IGM-loc 3880 está incluido dentro de un amplio afloramiento de la Formación Tulijá (Figura 1). La edad miocénica y el origen marino de esta unidad geológica sedimentaria fueron reconocidos por Böse (1905) y Gutiérrez-Gil (en Quezada-Muñetón, 1987); sin embargo, más tarde López (en Quezada-Muñetón, 1987), al estudiar las secuencias sedimentarias expuestas en el valle formado por el Río Tulijá, se refirió a esta unidad como “rocas del Mioceno de Tulijá”. Desde entonces, el nombre de Formación Tulijá se generalizó sin que hasta el momento exista una denominación formal de la misma (Sáenz-Pita y López-Palomino, 2011).

El sitio IGM-loc 3880 está ubicado en el extremo noreste de la Sierra de Chiapas, dentro de la provincia geotectónica de la Falla Reversa descrita por Meneses-Rocha (2001, fig. 2, p. 190). En la región de estudio, las rocas más antiguas corresponden a la Formación Angostura de edad Campaniano-Maastrichtiano. Sobre esta formación Cretácica descansan las rocas de las formaciones Tenejapa y Lacandón, cuya edad ha sido señalada como paleocénica. Dada la dificultad en reconocer si las rocas paleocénicas dentro del área de estudio de este trabajo pertenecen a alguna de estas dos formaciones, Alvarado-Ortega et al., (2015) decidieron denominarlas temporalmente como unidad Tenejapa-Lacandón. Las rocas eocénicas que yacen sobre esta unidad sedimentaria paleocénica han sido identificadas como parte de las formaciones El Bosque y Lomut, y sobre ellas están depositadas las rocas miocénicas de la Formación Tulijá. Finalmente, esta última formación están cubierta por

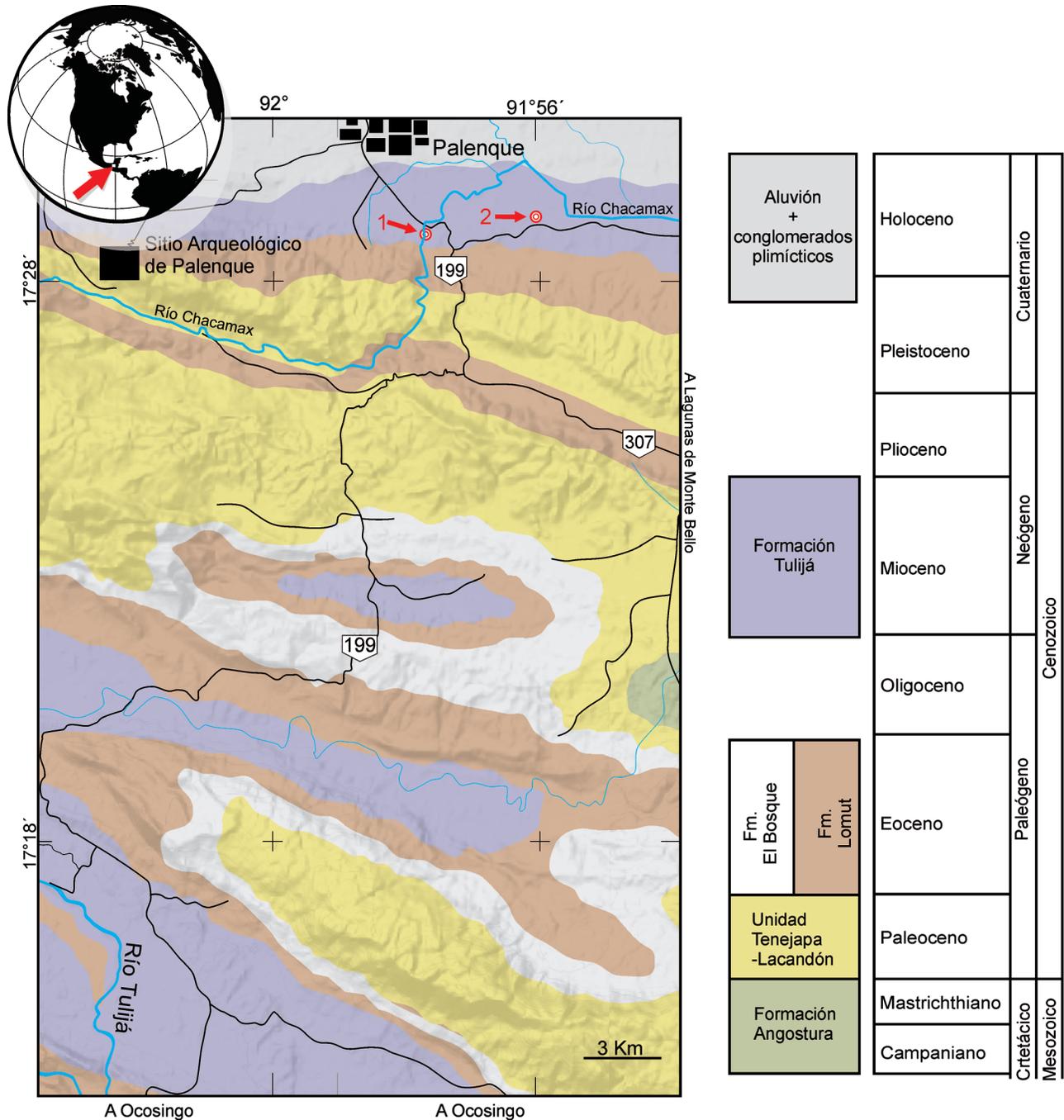


Figura 1. Mapa de la localidad Río Chacamax. El mapa geológico, la columna geológica generalizada y los alcances temporales de las distintas unidades estratigráficas están basados en los mapas del Servicio Geológico Mexicano (2006 a, b) y sus textos explicativos. 1 indica el sitio “Río Chacamax” (= IGM-loc 3880) y 2 indica la posición del sitio “El Gato”, ambos sitios paleontológicos de la Formación Tulijá.

aluvión y conglomerados polimícticos de origen continental del Plioceno-Holoceno (Figura 1).

Durante el Mioceno temprano, la sedimentación al norte de Chiapas estuvo dominada por componentes calizos de origen marino que dieron origen a la Formación Macuspana (fuera de la Figura 1); en tanto que, hacia el sur y a partir de la zona de Palenque, los terrígenos clásticos finos determinaron la formación de las margas y lutitas

que hoy constituyen la Formación Tulijá. Mientras que la Formación Macuspana fue depositada en un ambiente nerítico interno-medio en donde se desarrollaron arrecifes de corales (Salas y López-Ramos, 1951; Islas-Tenorio *et al.*, 2004), la Formación Tulijá posiblemente fue depositada en ambientes de alta energía y baja profundidad en lagunas de plataforma interna (PEMEX 2004, en Sáenz-Pita y López-Palomino, 2011) o en un ambiente transicional afectado

por eventos de transgresión y regresión que estuvieron controlados por el levantamiento gradual del Macizo de Chiapas (Meneses-Rocha, 2001).

El ejemplar estudiado en este manuscrito fue colectado en un estrato de cerca de 10 cm de grosor de roca coquina color beige-amarillo, constituida por granos finos de arena y arcilla fuertemente carbonatados y con abundantes restos orgánicos recristalizados o no, de bivalvos, gasterópodos y foraminíferos. En este estrato también se colectaron equínidos completos fuertemente deformados por compresión que actualmente están bajo estudio. Por arriba y debajo de esta capa de coquinas, se presentan capas de lutitas y areniscas de color gris-azul oscuro y de grosor variable entre 5 y 20 cm, mismas que también están intercaladas con otros estratos de coquina similares en donde son abundante restos de ostreidos en posición de vida similares a los ya identificados por Velasquillo-García (2011) en el sitio de “El Gato” ubicado a 3 km al este del sitio IGM-loc 3880 (Figura 1).

Gran parte de los fósiles colectados en este proyecto INAH-UNAM a lo largo del Río Chacamax aún requieren ser preparados y estudiados a detalle. A pesar de ello debe señalarse que la asociación fósil contenida en los estratos erosionados por este río es notablemente rica, diversa y en muchos casos representada por fósiles bien conservados. Esta asociación incluye macrofósiles de invertebrados (gasterópodos, bivalvos, equinodermos, crustáceos decápodos, corales, esponjas y anélidos, entre otros) y vertebrados (restos de peces óseos, dientes de seláceos y restos de sirénidos), así como abundantes microfósiles (foraminíferos y ostrácodos) (Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2009).

3. Materiales y Métodos

Preparación. La matriz rocosa que cubría gran parte del fósil aquí estudiado fue enteramente removida siguiendo procedimientos mecánicos. Se emplearon micro-cinceles neumáticos de diferente potencia y con puntas de diferentes formas y diámetros; los de mayor potencia se usaron para desgastar las partes más externas de la roca portadora mientras que los de menor potencia y las puntas más finas fueron empleados para desprender la roca de la superficie del fósil. Los detalles más finos del fósil fueron descubiertos manualmente removiendo la matriz rocosa con agujas metálicas y excavadoras odontológicas. Dado que los extremos de los dientes del borde anterolateral del cuerpo sufrieron un fuerte deterioro antes de la preparación, éstos fueron endurecidos con cianocrilato. Todas las observaciones morfológicas del ejemplar estudiado fueron hechas bajo microscopio estereoscópico y con luz blanca.

Durante la preparación del ejemplar fue necesario remover sus quelípedos. Es así que, las fotografías que acompañan el presente trabajo fueron tomadas tanto con los

quelípedos removidos como con estos apéndices colocados nuevamente en su posición original.

Material comparativo. *Necronectes tajinensis* Vega, Feldmann, Villalobos-Hiriart y Gio-Argiez, 1999: IGM 7721. *Portunus ateuicuilis* Vega, Feldmann, Villalobos-Hiriart y Gio-Argiez, 1999: IGM 7654 e IGM 7653.

Abreviaciones institucionales. El acrónimo “IGM”, utilizado en el número de catálogo de todos los ejemplares referidos en este manuscrito, corresponde a la Colección Nacional de Paleontología (CNP), albergada en el Museo “María del Carmen Perrilliat Montoya” del Instituto de Geología ubicado dentro del campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México, en la Ciudad de México. Originalmente este acrónimo correspondía al Instituto Geológico de México, cuyos acervos paleontológicos pasaron a formar parte de la CNP.

Nomenclatura y abreviaciones anatómicas. La descripción del ejemplar estudiado en este manuscrito emplea la nomenclatura general y abreviaciones de los braquiuros previamente sugerida por otros autores (Rathbun, 1930; Spiridonov et al., 2014; entre otros).

4. Paleontología Sistemática

Orden DECAPODA Latreille, 1802
 Infraorden BRACHYURA Latreille, 1802
 Familia PORTUNIDAE Rafinesque, 1815
 Subfamilia NECRONECTINAE Glaessner, 1928
 Género *NECRONECTES* A. Milne-Edwards, 1881

Especie Tipo. *Necronectes vidalianus* A. Milne Edwards, 1881, por designación original.

Especie *Necronectes proavitus* (Rathbun, 1918)

Sinonimia.

Gatunia proavita Rathbun, 1918, p.168, pl. 56.
Necronectes proavita; Vega et al., 1999, p. 412;
 Karasawa et al., 2008, p. 106.
Necronectes proavitus; Glessner, 1928, p. 181, 182,
 185, fig. 4; Rathbun, 1935, p. 6, 118; Gordon,
 1966, p. 184, fig. 1 a-e; Glaessner, 1969, p.
 R512; Collins y Morris, 1976, p. 125; Collins
 y Donovan, 1995, p. 125; Schweitzer et al., 2002,
 p. 13, 15, 38; Schweitzer e Iturralde-Vinent,
 2005, p. 2; Schweitzer et al., 2006, p. 111, 121,
 123, tbl. 2; Schweitzer et al., 2008, p. 5; Karasawa
 et al., 2008, p. 123, 126; Schweitzer et al., 2010,
 p. 109; Collins et al., 2009, p. 70, 74; Cáceres
 et al., 2016, p. 146, fig. 2.

Ejemplar referido. IGM 4878, ejemplar casi completo que exhibe el caparazón y los quelípedos, sin la parte terminal de los pereiópodos (Figuras 2 – 4).

Localidad. Nivel de coquinas del Mioceno temprano de la Formación Tulijá expuesta a lo largo del cauce del Río Chacamax, en el sitio registrado como IGM-loc 3880. Municipio de Palenque, Estado de Chiapas, sureste de México (Figura 1).

Descripción.

En vista dorsoventral el caparazón de IGM 4878 tiene forma subhexagonal o de diamante, es fuertemente comprimido (Figuras 2, 3). En éste, la longitud total del caparazón 74.9 mm está dividida en 41.5 mm de la longitud anterior y 33.4 mm de la longitud de la región posterolateral. En este ejemplar la anchura máxima del caparazón es de 106.3 mm, la anchura fronto-orbital es de 43.2 mm, la anchura del borde posterior es de 25.1 mm.

En este cangrejo los bordes fronto-orbital y anterolaterales forman un límite anterior claramente convexo. El borde posterior y los bordes posterolaterales son casi rectos y forman ángulos internos obtusos de cerca de 160°; estos bordes enmarcan la región posterior del caparazón, cuya longitud (LRP) que es relativamente pequeña respecto a la longitud de la región anterior (LRA), representando un radio LRP/LRA de tan sólo 0.446. Los pereiópodos no están conservados excepto por los quelípedos que son de tamaño considerable y heteroquelíidos.

La cutícula del exoesqueleto de este ejemplar está bien conservada en grandes extensiones de su caparazón y apéndices. El grosor de la cutícula es en general milimétrico excepto en las quelas donde es grueso y macizo. La estructura granular de la cutícula está presente en todos los apéndices, el abdomen y la superficie dorsal del caparazón (Figura 2). No existen restos de los ojos o de las antenas conservados en este ejemplar.

Caparazón. En vista dorsal es posible observar que los bordes fronto-orbital y anterolaterales del caparazón conforman un límite anterior claramente convexo que enteramente está ornamentados con dientes y enmarca el 55.4 % de la longitud total del caparazón. Considerando la región orbital, ésta se encuentra limitada por cinco bordes, dos bordes laterales, dos bordes orbitales y un borde frontal (Figuras 2 y 3). En IGM 4878, sólo el borde anterolateral derecho está bien conservado, mostrando siete dientes triangulares uniformemente distribuidos y separadas. Los dientes anterolaterales son de tamaño ligeramente decreciente en orden posteroanterior; además éstos están ligeramente inclinados hacia adelante, siendo aquellos en posición lateral las más afectados. Dada esta condición, en todos los dientes anterolaterales, el margen interno es ligeramente cóncavo mientras que el margen externo es ligeramente convexo.

En IGM 4878, el borde fronto-orbital está limitado por una borde frontal en el centro que muestra con cuatro dientes y un par de bordes orbitales en posición lateral que cuentan con tres dientes colocados encima de cada órbita (Figuras

2 y 3). La anchura del borde fronto-orbital representa el 40.6 % de la anchura total del caparazón. En general, los dientes frontales son más agudos que aquellos del borde anterolateral del caparazón; y aunque, su longitud parece ser similar, la anchura de sus bases es mayor en los dientes más alejados de la línea media del caparazón. En este ejemplar sólo los dientes que bordean la cavidad orbital del lado derecho del caparazón están completos y bien conservados. Existen cuatro dientes orbitales, tres colocados por encima de la órbita u orbitales y el infraorbital que está colocado abajo (Figuras 2 y 3). El diente orbital externo es triangular, casi tan largo como el diente anterolateral más próximo; sin embargo, distintamente, su borde interno es recto y su base es casi la mitad de la presente en ese diente anterolateral. El diente supraorbital del lado derecho del caparazón es triangular, tan largo como ancho; su base está colocada ligeramente por arriba de la base del diente orbital externo, a la cual cubre sólo parcialmente. El diente orbital interno es ancho y convexo, tan largo como el diente supraorbital pero con una base dos veces más ancho; éste contrasta claramente con el diente orbital interno del lado izquierdo del caparazón, el cual es triangular, casi tan largo pero con una base contrastantemente menos ancha. El único diente infraorbital conservado es una proyección triangular que es ligeramente más larga que los dientes orbitales y casi tan ancho como todos ellos (Figuras 2 y 3). El margen interno del diente infraorbital es recto y paralelo al eje longitudinal del caparazón mientras que su margen externo es ligeramente cóncavo e inclinado.

La superficie dorsal del caparazón presenta una serie de lóbulos definiendo sus distintas regiones, los cuales están más o menos delimitados por surcos o depresiones (Figura 4). En términos generales, en IGM 4878 estos lóbulos son poco pronunciados y los surcos son amplios y poco profundos. Los dos pares de lóbulos protogástricos son casi circulares y se ubican atrás del borde fronto-orbital y en la parte interior del borde anterolateral. El único lóbulo mesogástrico es ovoide y está colocado por detrás del par de lóbulos protogástricos posteriores. A cada lado del caparazón, detrás del borde anterolaterales y al lado de los lóbulos protogástricos y mesogástrico, se presenta un lóbulo epibranquial poco desarrollado (Figura 4). Detrás de cada uno de estos últimos, se presenta un lóbulo mesobranquial amplio, que también es poco desarrollado y tiene un aspecto liso. Finalmente, detrás de cada uno de los lóbulos mesobranquial, está desarrollado un pequeño lóbulo metabranquial.

Sin duda, el surco más conspicuo en la superficie dorsal del caparazón es aquel que separa a los lóbulos metagástrico y el cardíaco (Figura 4). Este surco tiene un borde bien definido, es amplio, uniformemente profundo, y su unión con los surcos contiguos forma una "H" con los extremos proyectadas hacia afuera. En IGM 4878, la cutícula sobre el lóbulo cardíaco no está bien conservada; a pesar de ello, éste lóbulo puede describirse como una cúpula trapezoidal que tiende a ser más alta en su parte posterior. En el molde

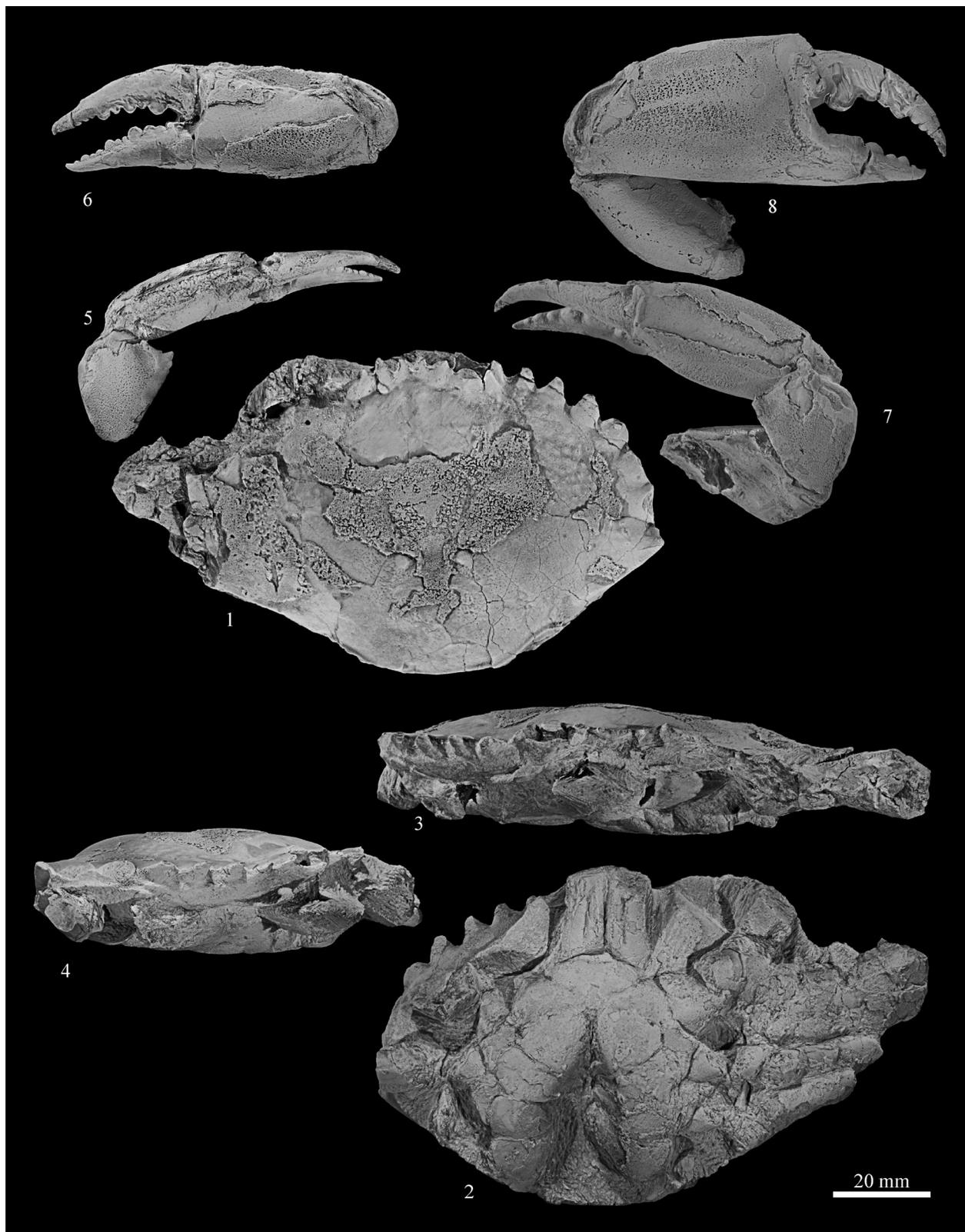


Figura 2. IGM 4878, ejemplar parcialmente desarticulado representante de la especie *Necronectes proavitus* (Rathbun, 1918); 1) vista dorsal del caparazón; 2) vista ventral del caparazón; 3) vista anterior del caparazón; 4) vista anterolateral del extremo derecho del caparazón; 5 y 6) quelípedo izquierdo en vistas dorsal y anterior; 7 y 8) quelípedo derecho en vistas dorsal y anterior.

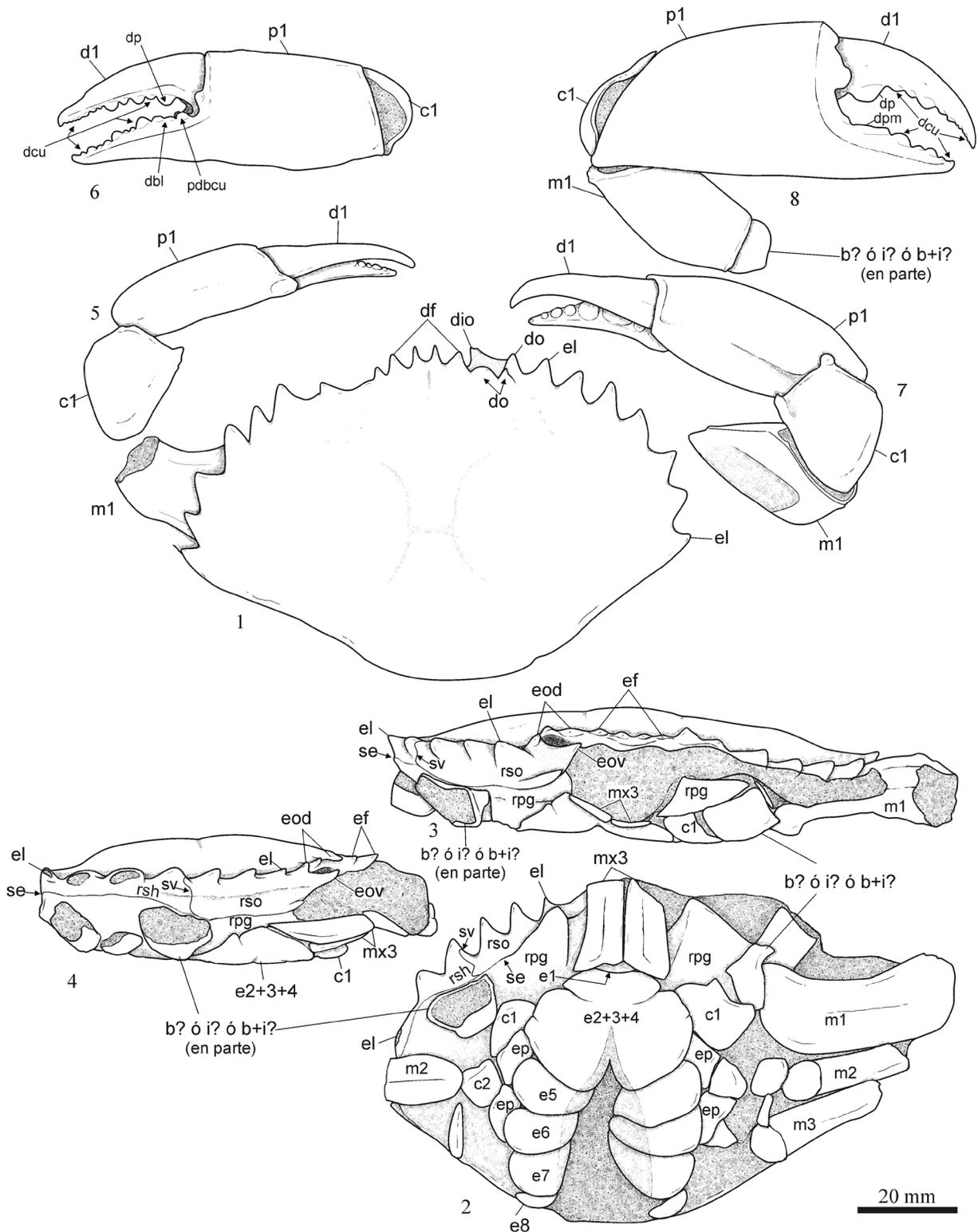


Figura 3. Dibujos idealizados del ejemplar IGM 4878, ejemplar parcialmente desarticulado representante de la especie *Necronectes proavitus* (Rathbun, 1918) proveniente del Río Chacamax, Chiapas, México, elaborados con base en la Figura 2; 1) vista dorsal del caparazón; 2) vista ventral del caparazón; 3) vista anterior del caparazón; 4) vista anterolateral del extremo derecho del caparazón; 5 y 6) quelípedo izquierdo en vistas dorsal y anterior; 7 y 8) quelípedo derecho en vistas dorsal y anterior. Abreviaturas: b, base; c, carpo; c, coxa; d, dactilopodio; dbi, diente bilobulado; dcu, diente cónico unilobado; dio, diente infraorbital; dl, diente lateral; dp, diente en forma de perilla; dpm, diente plano molariforme; dso, diente supraorbital; e, esternito; ef, espina frontal; ep, episternito; i, isquion; m, mero; mx3, maxilípedo 3; p, propodio; pdbcu, par de dientes basales cónicos unilobulados; rpg, región pterostogomial; rsh, región subhepática; rso, región suborbital; se, surco ecdisial (=línea epimeral); sv, surco vertical; los números después de las abreviaturas indican su posición en la serie correspondiente o bien su pertenencia a uno de los cinco apéndices de este cangrejo.

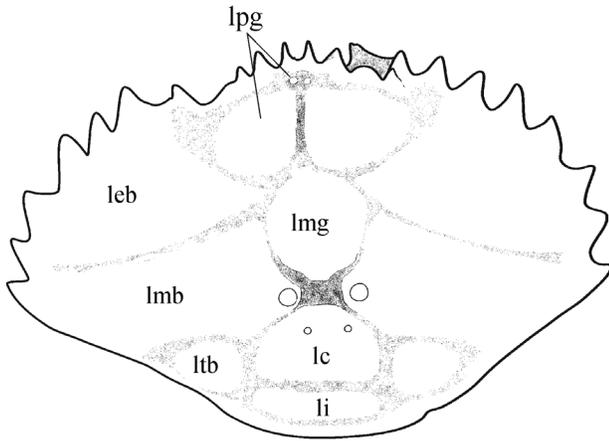


Figura 4. Dibujo idealizado de la distribución de los lóbulos en el caparazón de IGM 4878, ejemplar parcialmente desarticulado representante de la especie *Necronectes proavitus* (Rathbun, 1918) proveniente del Río Chacamax, Chiapas, México, elaborados con base en la Figura 3. Abreviaturas: lc, lóbulo cardíaco; leb, lóbulo epiabranquial; li, lóbulo intestinal; lmb, lóbulo mesobranquial; lmg, lóbulo metagástrico (lóbulo mesogástrico + lóbulo mesogástrico+ lóbulo urogástrico); lpg, lóbulo protogástrico; ltb, lóbulo metabranquial.

interno del caparazón y entorno al lóbulo cardíaco muestran cuatro protuberancias circulares están distribuidas siguiendo un patrón trapezoidal invertido (Figura 4); de éstas, las mayores se ubican adelante y están más separadas entre sí que las menores. El lóbulo intestinal es inconspicuo y está presente por detrás del lóbulo cardíaco, del cual se separa por surcos amplios y muy poco profundos.

En la superficie ventral del caparazón es posible observar que la región infraorbital es corta y sólo tan ancha como la cavidad orbital. En posición lateral a ésta última, la región subhepática forma una banda que anteriormente es tan alta como la región suborbital, pero lateralmente, tiende a ser cada vez menos alta y se extiende por debajo de todo el borde lateral del caparazón. En el lado derecho del caparazón, las regiones pterostomial y suborbital están desplazadas entre sí a lo largo de toda la línea epimeral o sutura edisial; este es un efecto de la preservación que no alteró la región izquierda del caparazón, en donde la región pterostomial conserva su posición natural.

Caparazón torácico. En IGM 4878, los elementos del caparazón torácico o plastrón están desplazados fuera de su posición natural, mostrando un ligero desplazamiento hacia la parte derecha del cuerpo (figuras 2 – 3). Esta estructura, que contiene los esternitos torácicos y el abdomen, tiene forma ovalada, siendo más ancha entre los esternitos 5 – 7, extendiéndose en los tres cuartos posteriores de la longitud total del caparazón, y alcanzando un radio longitud/anchura cercano a 0.83. Los segmentos que componen el abdomen están totalmente perdidos en IGM 4878; sin embargo, la forma triangular aguda de la cavidad esterno-abdominal sugiere que éste fue un ejemplar de sexo masculino.

El caparazón torácico está compuesto de ocho pares de esternitos. En el extremo anterior, el esternito 1 no se observa porque debe estar cubierto por los maxilípedos. Sólo la parte posterior del esternito 2 está expuesta detrás de los maxilípedos. Los esternitos 3 y 4 están fusionados entre sí, formando una amplia placa trapezoidal. La sutura entre los esternitos 3 y 4 sólo es visible lateralmente como un pequeño surco interrumpido en el centro. El ápice de la depresión abdominal se extiende hasta alcanzar la mitad del esternito 4. Los esternitos 5, 6, 7 y 8 son subrectangulares, más anchos que largos, con los márgenes externos redondeados, y sus tamaños decrecen en orden anteroposterior. Las suturas entre los esternitos 4/5 – 7/8 son completas. El esternito 8 es el más pequeño de la serie, y su superficie es casi sólo la mitad que la del esternito anterior inmediato. En IGM 4878 sólo se observan los episternitos 4 y 5; éstos son triangulares y colocados detrás y al lado de los esternitos 3 – 4 y 5.

Apéndices torácicos. En IGM 4878 el tercer par de maxilípedos son los únicos apéndices torácicos asociados a la boca que están conservados, así como el primer par de pereiópodos, los quelípedos. En este ejemplar sólo se conservan algunas partes de los cuatro pereiópodos restantes.

En vista ventral, los dos isquiones son los únicos elementos expuestos de los dos maxilípedos 3. Éstos son rectangulares, dos veces más largos que anchos, y sus bordes posteriores están un poco inclinados hacia la línea media del cuerpo. IGM 4878 no conserva ningún elemento de las mandíbulas u otros apéndices bucales.

Aunque ambos quelípedos representan con mucho los apéndices más grandes de este ejemplar; éste presenta heteroquelia, en donde su quelípedo derecho está notablemente más desarrollado que el izquierdo. Los segmentos basales del quelípedo derecho están en una posición que es difícil describir sus detalles; en éste, la coxa es bastante desarrollada y con mucho es el segmento más desarrollado en la base del quelípedo. No es posible definir si la base y el isquión están fusionados o no, pero al parecer el segundo de los segmentos de este apéndice tiene forma cilíndrica y su superficie es lisa. El mero es el segundo segmento más largo en el quelípedo derecho; éste tiene la forma de un cono cortado tangencialmente, donde la superficie dorsal es plana; sus superficies anterior y posterior son continuamente redondeadas y coinciden ventralmente formando un borde redondeado. La superficie del mero es totalmente lisa, no presenta ornamento alguno. La terminación del mero posiblemente presenta una superficie ovoide y amplía mientras que la terminación proximal posee una superficie comparativamente pequeña y de forma triangular. El carpo es otro segmento cuya forma es semejante a la de un cono cortado tangencialmente, en donde el extremo proximal esta reducido mientras que el extremo es notablemente mayor. Aunque la superficie media del mero es prácticamente plana, este segmento es continuamente

redondeado desde su cara dorsal hasta la ventral. El mero es totalmente liso excepto por una espina dorsal.

El quelípodo derecho es masivo y sin ornamentaciones (figuras 2, 3). La superficie anterior de este segmento muestra dos líneas oscuras, en donde la cutícula es más oscura y menos granulosa que en el resto del quelípodo. Aunque tales líneas oscuras ocupan la posición de las quillas, este quelípodo es totalmente liso. La palma es casi rectangular en vista anteroposterior, sus bordes ventral y dorsal son rectos pero su altura proximal ligeramente menor que la distal. En el propodio, las superficies dorsal y ventral son estrechas y redondeadas mientras las superficies anterior y posterior son altas, siendo la anterior más convexa que la posterior. El dedo fijo representa cerca de un tercio de la longitud del propodio; su forma triangular incluye un borde ventral recto y un borde dorsal ligeramente curvo recto e inclinado cerca de 30 grados. Contrariamente, en vista anterior, el dactilopodio tiene forma de gancho, en donde la base es menos alta que la base del propodio y sus bordes dorsal y ventral son armoniosamente curvos. En vista dorsoventral, la base del propodio es más ancha que la base del dactilopodio y el extremo terminal de ambos dedos se curva ligeramente hacia atrás.

El quelípodo derecho es heterodonte. A lo largo del borde dorsal del dactilopodio hay una serie de nueve dientes cónicos masivos, unilobulados, formando una hilera; el primero de ellos es el más desarrollado y tiene forma de perilla; los restantes están uniformemente espaciados, son de talla irregular, y aunque hay dientes grandes y pequeños intercalados, en general, tienden a ser más pequeños hacia el ápice. En el borde ventral del dedo fijo hay siete dientes, cuyo aspecto es similar a la de los dientes del dactilopodio excepto por los dientes basales; la serie comienza con dos dientes cónicos unilobulados, colocados cercanamente lado a lado y con la superficie aplastante plana; éstos son seguidos por una hilera de siete dientes unilobulados, en donde el primero es un diente molariforme que es único en toda la quela por poseer la base más larga y una superficie aplastante ligeramente cóncava; los últimos dientes de esta serie están uniformemente espaciados, son de talla irregular y con tendencia a ser más pequeños hacia el ápice.

IGM 4878 presenta heteroquelia notable. Así, los segmentos que componen el quelípodo izquierdo son comparativamente más gráciles que los segmentos del quelípodo derecho, en particular es notable la hipertrofia de la quela derecha (figuras 2 y 3). En general, los dientes de ambos quelípedos son semejantes; sin embargo, existen algunas peculiaridades de los dientes del quelípodo izquierdo que merecen ser mencionadas. En el quelípodo izquierdo hay 10 y 11 dientes en el dactilopodio y el dedo fijo respectivamente. Aunque el dactilopodio izquierdo también presenta un par de dientes basales seguidos por una hilera terminal de dientes; por un lado, en este segmento el par de dientes basales también son cónicos y unilobulados, pero sus superficies aplastantes son notablemente agudas y convexas; por otro lado, el primero de los dientes

alineados es claramente bilobulado y presenta una superficie aplastante bicúspide.

Comparación anatómica.

Recientemente, Karasawa y colaboradores (2008) publicaron un estudio filogenético de los decápodos braquiuros de la superfamilia Portunoidea que está basado en caracteres morfológicos. Siguiendo los resultados del mencionado análisis filogenético, es posible confirmar que IGM 4878 pertenece a la familia Portunidae, Rafinesque, 1815.

Karasawa y colaboradores (2008, p. 103) definieron que la familia Portunidae se caracteriza por presentar: 1) Caparazón, más ancho que largo. 2) El margen anterolateral del caparazón tiene entre 3 y 9 dientes (incluyendo el diente supraorbital externo). 3) Los quelípedos son de mayor tamaño que otros pereiópodos. Todos estos rasgos están presentes en IGM 4878 confirmando que éste es sin duda un miembro de la familia Portunidae.

A pesar de que A. Milne-Edwards (1881) no proporcionó una diagnosis genérica, ni específica cuando describió su *Necronectes vidalianus*, la cual hoy se considera la especie tipo del género *Necronectes*, otros autores (*i.e.* Schweitzer *et al.*, 2002; Cáceres *et al.*, 2016) han coincidido en señalar que este género es claramente identificado por las siguientes características (continuando con la numeración iniciada en el párrafo anterior): 4) El caparazón relativamente liso. 5) El caparazón con las regiones axiales bien desarrolladas. 6) El caparazón con la cresta epibranchial ausente o poco desarrollada. 7) La región anterolateral del caparazón más grande que la región posterolateral. 8) El último diente anterolateral del mismo tamaño o más pequeño que los anteriores. 9) El borde posterolateral del caparazón es casi recto e inclinado hacia el borde posterior. 10) Ocho dientes a lo largo del borde anterolateral del caparazón (incluyendo el diente orbital externo). 11) Cuatro dientes en el borde frontal del caparazón. La identificación de IGM 4878 como parte del género *Necronectes* está claramente justificada porque este ejemplar presenta todas estas características (figuras 2 – 4).

Recientemente y con base en un análisis filogenético de la familia Portunidae, Karasawa y colaboradores (2008, p. 92 y p. 105) reconocieron que parte de las características arriba señaladas son extensivas a la diagnosis de la subfamilia Necronectinae, en la que también se incluyen los géneros *Scylla* de Haan, 1833, y *Sanquerus* Manning, 1989. Entre estas características adicionales deben señalarse las siguientes (continuando con la numeración anterior): 12) La anchura de los bordes frontal y orbital representa entre 40 y 50 por ciento de la anchura máxima del caparazón. 13) Las quelas (propodio + dactilopodio) son robustas y presentan una superficie externa lisa. 14) Las superficies oclusales en el dedo fijo del propodio y el dactilopodio están ornamentadas con dientes basales más desarrollados (en un dedo el diente basal tiene forma de perilla y se contrapone con el diente molariforme del dedo opuesto) que son

seguidos por una serie de dientes cónicos (de acuerdo con Spiridonov *et al.*, 2014). Sin duda alguna, IGM 4878 puede ser considerado un necronectino porque también presenta las características 12 – 14 (figuras 2 – 4).

Una característica que diferencia a *Necronectes* de sus dos congéneres, *Scylla* y *Sanquerus* (Karasawa *et al.*, 2008, p. 105 – 106), es el número de dientes en el borde anterolateral del caparazón. Mientras que en estos dos géneros dichos dientes son ocho (nueve, si el conteo incluye el diente ocular externo); en *Necronectes*, es distintivo que este número sea siete (ocho, si el conteo incluye el diente ocular externo). IGM 4878 es un necronectino con siete dientes y por eso su pertenencia al género *Necronectes* es innegable.

La diversidad taxonómica actualmente conocida del género *Necronectes* incluye 11 especies nominales. Los primeros fósiles conocidos de *N. vidalianus* A. Milne-Edwards, 1881 (p. 1), fueron colectados en una localidad imprecisa cercana a la ciudad de Biarritz, al suroeste de Francia, donde afloran capas sedimentarias marinas depositadas en la Cuenca Aquitaine que son ricas en foraminíferos nummulíticos, cuya edad comprende desde el Eoceno hasta el Mioceno (también véase Cahuzac y Janssen, 2010; entre otros). Posteriormente, se han sumado otras 11 especies provenientes de distintas localidades en América, Europa y tal vez del Medio Oriente. Ordenados por su edad, estas especies incluyen:

A) Una especie del Eoceno [*Necronectes nodosa* Schweitzer, Feldmann, González-Barba, Vega, 2002, proveniente de los yacimientos de la Formación Tepetate expuestos en el Estado de Baja California, México].

B) Una especie de edad eocénica dudosa [*N. beaumonti* (H. Milne-Edwards, 1850 en d'Archiac, 1850, p. 304k), originalmente señalada como parte del género *Platycarcinus*, después reportado por A. Milne-Edwards (1862, p. 62) como parte del género *Cancer* Linnaeus, 1758, y finalmente señalada como una especie válida de *Necronectes* (A. Milne-Edwards, 1864; Schweitzer *et al.*, 2002; Karasawa *et al.*, 2008; Cáceres *et al.*, 2016; entre otros). Es notable que el autor de esta especie reconociera que el origen de este ejemplar es impreciso; sin embargo, él mismo, también señaló que su matriz rocosa es similar a la de otros cangrejos colectados en los yacimientos del Eoceno en Verona, Italia].

C) Dos especies del Oligoceno [*N. vicksburgensis* (Stenzel, 1935), proveniente de Mississippi y Florida, USA, que originalmente fue descrita como parte del género *Portunus*, Weber, 1795, y hoy considerada como sinónimo de *N. vaughani* Rathbun, 1935 (véase Rathbun, 1936). *Necronectes summus* Collins y Donovan, 1995, colectada en yacimientos de la Isla de Antigua].

D) Dos especie del Oligoceno-Mioceno. *Necronectes proavitus* (Rathbun, 1918) [la especie fue originalmente descrita como *Gatunia proavita* (Rathbun, 1918); sin embargo, Glaessner (1928) la incluyó en el género *Necronectes* y modificó su epíteto específico, quedando finalmente como *Necronectes proavitus*] que ha sido

recuperada en yacimientos miocénicos de Panamá, Antigua y Venezuela (Gordon, 1966; Glaessner, 1969; Collins y Morris, 1976; Donovan, 1994; Schweitzer *et al.*, 2006; Collins *et al.*, 2009; Cáceres *et al.*, 2016) y en oligocénicos de Puerto Rico (Collins *et al.*, 2009). *Necronectes collinsi* Schweitzer, Iturralde-Vinent, Hetler y Velez-Juarbe, 2006, cuyo registro fósil en Puerto Rico se extiende desde el Oligoceno temprano hasta el Mioceno temprano (Schweitzer e Iturralde-Vinent, 2005)].

E) Al menos cuatro especies del Mioceno [*N. tajinensis* Vega, Feldmann, Villalobos-Hiriart y y Gio-Argiez, 1999, descrita a partir de sólo un ejemplar colectado en yacimientos de la Formación Tuxpan, en Veracruz, México. Una especie proveniente de Cataluña, España, *N. batalleri* (Vía, 1932), que originalmente fueron descritas como parte del género *Scylla*. *Necronectes schafferi* Glaessner, 1928, reconocida en yacimientos de Polonia, Hungría e Italia (de Angeli y Marangon, 1992). *Necronectes drydeni* Rathbun, 1935, registrada en yacimientos de la Formación Choptank en Meryland, USA. Y finalmente, *N. iranensis* Toraby y Yazdi, 2002, que podría representar el primer registro del género en Medio Oriente (Irán), no ha sido formalmente descrita y por ello Schweitzer *et al.* (2009) la consideran como *nomen nudum*].

Los rasgos distintivos de las especies nominales de *Necronectes* se concentran en los quelípedos y el caparazón (figuras 5 y 6). En *N. vidalianus* las quelas son de tamaño similar y los dientes anterolaterales del caparazón son más anchos que largos y están continuamente colocados lado a lado (A. Milne-Edwards, 1881, pl. 21, figs. 1 y 1a); mientras tanto, IGM 4878 presenta heteroquelia más marcada y los dientes anterolaterales están separadas entre sí por espacios casi tan anchos como la base de estos mismos dientes.

El caparazón de *N. nodosa* presenta una región branquial cubierta con algunas protuberancias o nodos redondeados dispersos (Schweitzer *et al.*, 2002, p. 15, fig. 16) que no están presentes en IGM 4878. En *N. beaumonti* los dientes anterolaterales son más anchos que largos y están continuamente colocados uno al lado del otro (A. Milne-Edwards, en d'Archiac, 1850); tal condición difiere de la observada en IGM 4878, donde las bases de estos dientes son relativamente más angostos permitiendo la existencia de espacios interdentes amplios. El borde anterolateral del cuerpo de *N. vicksburgensis* es notablemente más recto que en las otras especies de *Necronectes*; en consecuencia, todos los dientes anterolaterales en *N. vicksburgensis* están dirigidos hacia el frente y la longitud anterolateral del caparazón es notablemente más corta su longitud posterolateral (Stenzel, 1935, pl. 14, fig. 5; Rathbun, 1935, T. 22, figs. 7-11). IGM 4878 difiere de *N. vicksburgensis* porque su borde anterolateral es curvo y anteriormente extendido como en otras especies del género.

Desafortunadamente, *Necronectes summus*, sólo se conoce por sus quelas; en vista anterior, éstas son de aspecto triangular (Figura 6), notablemente más altas en su extremo distal que en el proximal (Collins y Donovan,

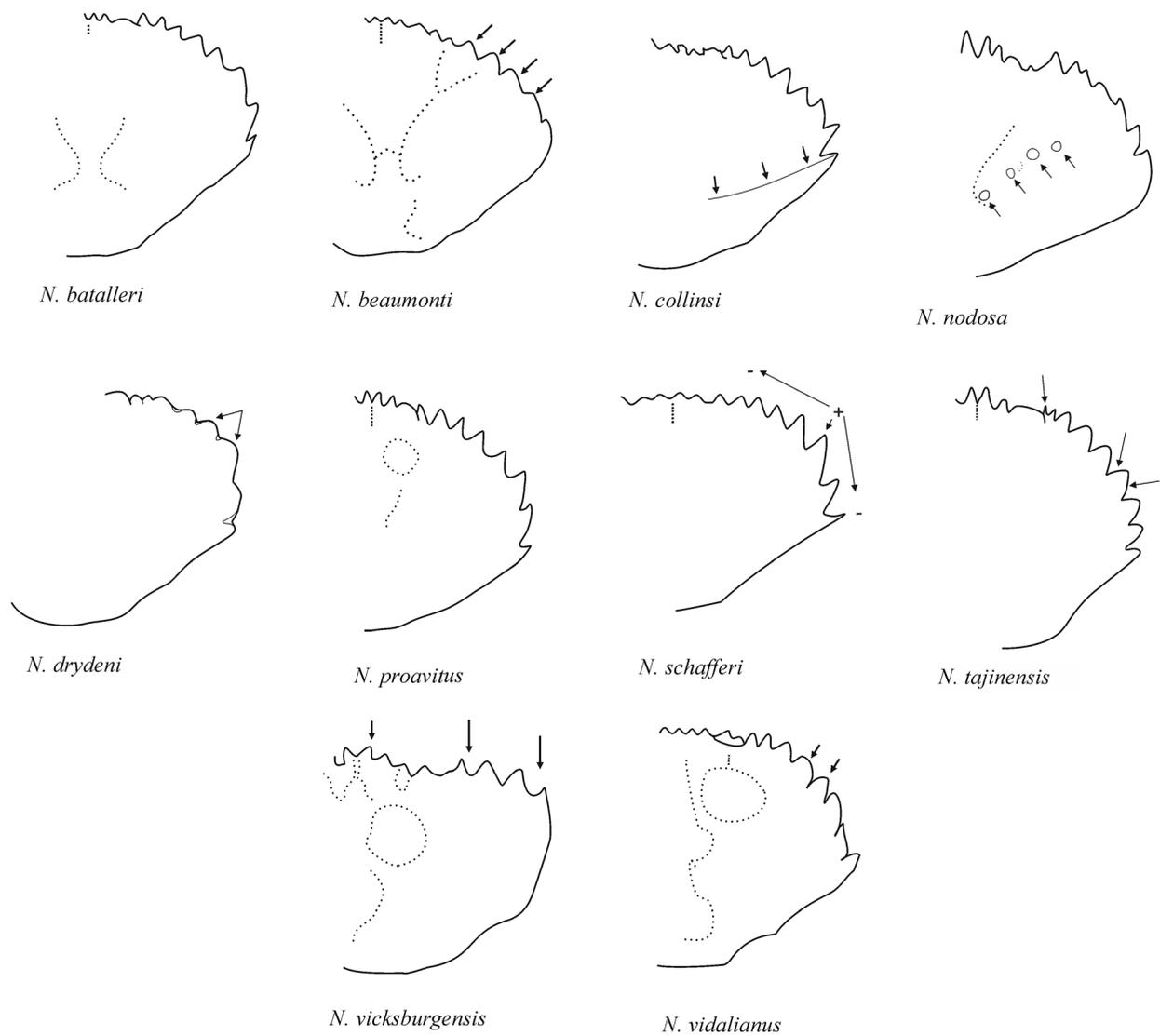


Figura 5. Dibujos idealizados mostrando los rasgos morfológico variable en el caparazón de las especies de *Necronectes* (flechas), incluyendo forma de las espinas y prominencia de los lóbulos del caparazón (con base en Vía, 1941, lam. V, figs. 31-32; A. Milne-Edwards, 1862, pl. 3; Schweitzer *et al.*, 2006, figs. 5A, 5C; Schweitzer *et al.*, 2002, figs. 15.1- 15.4; Rathbun, 1935, pl. 22, figs. 12, 13; Rathbun, 1918, pl. 56, figs. 1-2; Glaessner, 1928, t.I,III, fig. 6; Vega *et al.*, 1999, fig. 3; Stenzel, 1935, pl. 14, fig. 15; A. Milne-Edwards, 1881, pl. 21, fig. 1a; respectivamente); véase explicación en el texto de la sección de “Comparación anatómica” de este trabajo.

1995). Contrariamente en las otras especies de *Necronectes* donde las quelas son conocidas, así como en IGM 4878, éstas son más bien rectangulares en vista anterior, presentando un extremo distal sólo un poco más alto que el extremo proximal. En vista dorsal, el caparazón de *N. collinsi* presenta una cresta epibranchial que se extiende axialmente desde la octava espina anterolateral hacia la región cardíaca (Schweitzer *et al.*, 2006, p. 122, figs. 5A y 5B); distintivamente, en IGM 4878 y en otras especies del género esta cresta no está presente.

En *N. tajinensis*, la espinas del borde ocular y anterolateral presentan dos rasgos únicos; el diente orbital externo es peculiarmente muy delgado y curvo además de que todos sus dientes anterolaterales tienen bordes convexos (Vega *et al.*, 1999, pp. 411 – 412, figs. 3.8, 3.9, 5). Ninguno de estos dos rasgos es observado en IGM 4878, en donde el diente orbital externo es más pequeño que los contiguos pero mantiene una forma triangular y todos los dientes anterolaterales presentan el borde anterior cóncavo y el borde posterior convexo.

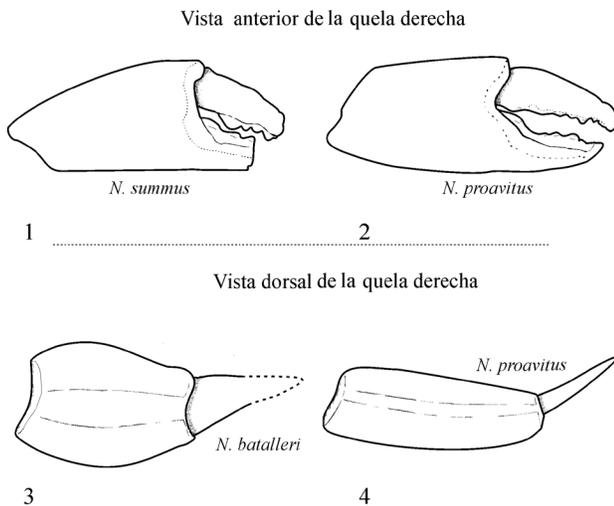


Figura 6. Esquema idealizados mostrando los rasgos morfológico variable en la quela derecha (la mayor o hipertrofiada) de las especies de *Necronectes*, incluyendo la forma de la quela en vista anterior y grosor de la quela en vista dorsal; 1) quela triangular (basado en Collins y Donovan, 1995, fig. 3); 2) quela rectangular (basado en Rathbun, 1918, pl. 56); 3) quela robusta (basado en Vía, 1941, lam. V, fig. 31); 4) quela delgada (basado en Rathbun, 1918, pls. 54, 55).

Cuando Vía (1932, p. 132) nombró su especie *Scylla batalleri*, hoy *Necronectes batalleri* (Müller, 1993, p. 16), este ejercicio nominal sólo fue acompañado de una corta descripción poco informativa y sin ninguna ilustración. Tal situación fue remediada rápidamente por este mismo autor (Vía, 1941, pp. 86–89, láms. V y VI). En vista dorsal, la quela hipertrofiada de esta especie presenta un rasgo diagnóstico único, su forma “abombada” que es comparativamente robusta respecto al aspecto más grácil o delgado de las quelas hipertrofiadas de las otras especies del género y de IGM 4878, en donde las superficies anterior y posterior de esta quela son ligeramente convexas. Además, Vía (1941) reportó que en esta especie dicha quela tiene una superficie “superior bien marcada y terminada en sólidos dientes”; estos dientes no están presentes en ninguna otra especie de *Necronectes* ni en IGM 4878.

En *Necronectes schafferi* los dientes anterolaterales son de talla irregular; mientras que los tres en posición central son los mayores de la serie, aquellos colocados adelante y atrás son progresivamente más pequeños (Glaessner, 1928, p. 179 y p. 180, Tf. III, fig. 6). En IGM 4878 como en otras especies de *Necronectes*, el tamaño de los dientes anteriores y centrales en esta serie no difiere significativamente de los otros dientes anterolaterales.

De acuerdo con la descripción e ilustraciones de *N. drydeni* (Rathbun, 1935, p. 107 y p. 108, pl. 22, figs. 12 y 13), ésta especie es peculiar porque su caparazón presenta dientes anterolaterales relativamente más robustos, más anchos que largos, con ambos bordes casi rectos y tan cercanamente espaciadas entre sí que reducen casi totalmente los espacios entre ellas. Como ya se mencionó

anteriormente, IGM 4878 muestra dientes anterolaterales de menor tamaño que dan cabida a la presencia de espacios interdentes relativamente amplios.

Tras una cuidadosa comparación de las descripciones morfológicas e ilustraciones disponibles de los ejemplares previamente referidos a *Necronectes proavitus* (Rathbun, 1918, pp. 126-181, pl. 56, figs. 1, 2; Cáceres et al., 2016; entre otros) con aquellas aquí generadas a partir del ejemplar IGM 4878, no fue posible reconocer ninguna diferencia significativa. El único rasgo de este ejemplar merecedor de una mención es la presencia de cuatro tubérculos en la región cardíaca del caparazón; sin embargo, estos están conservados en el relleno o el molde interno del ejemplar y no hay certeza de que se hayan manifestado en la superficie externa del exoesqueleto del caparazón. Este rasgo no puede ser comparado con ejemplares previamente descritos de *N. proavitus*, en donde dichos tubérculos no han sido encontrados como ornamentos reconocibles en el molde interno del caparazón ni como ornamentos superficiales del exoesqueleto. En consecuencia y de acuerdo a la imposibilidad de considerar a IGM 4878 como un posible representante de otras especies de *Necronectes*, este ejemplar es reconocido como representante de la especie *N. proavitus*.

5. Discusión y conclusiones

El estudio comparativo de IGM 4878, desplegado arriba, demuestra que este ejemplar es un decápodo braquiuro marino, como las actuales jaibas, representante de la especie *Necronectes proavitus*. Originalmente, esta especie fue descrita a partir de ejemplares colectados en estratos del Mioceno de la Formación Gatún expuestos en la zona del Canal de Panamá, en las cercanías de la Presa Gatún, Provincia de Colón, en el extremo centro-este de Panamá (Rathbun, 1918). Otros fósiles de esta misma especie se han venido reportando en depósitos sedimentarios dentro de los dominios del mar Caribe (Figura 7). De acuerdo con Gordon (1966), esta especie forma parte de las asociaciones fósiles del Mioceno temprano de la Formación San Sebastián o de la base de las Calizas Lares, en el extremo noroeste de Puerto Rico (también véase Schweitzer e Iturralde-Vinent, 2005; Schweitzer et al., 2006; Schweitzer e Iturralde-Vinent, 2005). Otros fósiles de esta especie provienen de rocas del Mioceno medio pertenecientes a las capas de “Garra de Cangrejo” de la Formación Brasso, en las cercanías de Caparo Saca Manteca, en la isla de Trinidad (Collins y Morris, 1976). Recientemente, ésta también se reportó en los sedimentos del Mioceno tardío de la Formación Urumaco, en el Municipio de Buchivacoa, Estado de Falcón, al noroeste de Venezuela (Cáceres et al., 2016).

Es necesario hacer notar que la edad de uno de los reportes de *N. proavitus* arriba señalados es cuestionable (Collins et al., 2009). Este reporte corresponde al publicado por Gordon (1966), quien claramente señaló que los fósiles

que él estudió proceden de estratos del Mioceno temprano pertenecientes a la Formación San Fernando o a la base de las Calizas Lares. No obstante, antes y después de esta publicación, dichas unidades geológicas han sido reiterada y ampliamente consideradas como oligocénicas (Hubbard, 1923; Zapp *et al.*, 1948; Sachs, 1959; Monroe, 1980; Larue 1994). Debido a esto, Collins y colaboradores (2009) descartaron este registro en su estudio de los “Decápodos del Neógeno del Caribe”.

Una situación similar a la del reporte de *Necronetes proavitus* en Puerto Rico por parte de Gordon (1966) podría ocurrir con el presente manuscrito. Esta situación se debe a que los fósiles terciarios de Palenque han sido motivo de múltiples estudios publicados en la primera parte del siglo XIX, los cuales, de manera conjunta señalan la posibilidad de que la edad de los materiales fosilíferos a lo largo del Río Chacamax, donde fue colectado el fósil aquí identificado como *N. proavitus*, corresponda sólo al Oligoceno, se extiendan desde el Oligoceno hasta el Mioceno, o bien sólo pertenezcan al Mioceno (Engerrand y Urbina, 1910; Woodring, 1928; Schuchert, 1935; Sapper 1937; Limón-Gutiérrez, 1950; Mülleried, 1951). No obstante, por un lado, los estudios posteriores han venido confirmando que las rocas cenozoicas en la vecindad de Palenque, donde el ejemplar IGM 4878 fue colectado, son depósitos marinos del Mioceno temprano (Bortolotti, 1978; Quezada-Muñetón, 1987; Sánchez, 1987 en Islas-Tenorio *et al.*, 2005). Al mismo tiempo, la asociación faunística contenida en la formación Tulijá, descrita en las revisión de Quezada-Muñetón (1987) y Sáenz-Pita y López-Palomino (2011), en términos generales está representada por los elementos colectados en los trabajos de campo del proyecto INAH-UNAM del que se deriva este manuscrito (Cuevas-García y Alvarado-Ortega, 2009; Velasquillo-García, 2011). En

particular, dos hechos permiten eliminar la posibilidad de que IGM 4878 represente un fósil del Oligoceno. Por un lado, de acuerdo con la cartografía reciente del Servicio Geológico Mexicano (SGM, 2006a, b) en las proximidades de Palenque no existen sedimentos del Oligoceno. Y por otro lado, fragmentos de un foraminífero soritado, tal vez del género *Sorites* Ehrenberg, 1839, está conservado en la región del abdomen del ejemplar IGM 4878, éste es semejante a otros foraminíferos ya observados en la Formación Tulijá.

El presente hallazgo de la especie *Necronectes proavitus* en yacimientos miocénicos de la Formación Tulijá, en la vecindad de Palenque, demuestra que esta especie tuvo una amplia distribución geográfica dentro del Caribe (Figura 7), desde el sur de México hasta el extremo norte de Sudamérica (Venezuela), pasando por el sur de Centroamérica e islas circundantes (Puerto Rico y Antigua) donde ésta fue reconocida por primera vez (*i.e.* Cáceres *et al.*, 2016).

Agradecimientos

Los autores agradecemos al INAH por el soporte financiero y la autorización para llevar a cabo el proyecto del que se desprende este estudio. La UNAM, a través del proyecto DGAPA-PAPIIT IN 207314, brindó recursos adicionales para culminar este estudio. Damos las gracias al Dr. Josep Anton Moreno Bedmar por su invitación a publicar este manuscrito y al Sr. Àlex Ossó, por su invaluable ayuda para tener acceso a una buena parte de la bibliografía revisada. Los comentarios críticos y sugerencias del Dr. Javier Luque y de un revisor anónimo, permitieron mejorar el contenido de este manuscrito. El Sr. Juan Miguel Contreras elaboró el material fotográfico aquí publicado. El

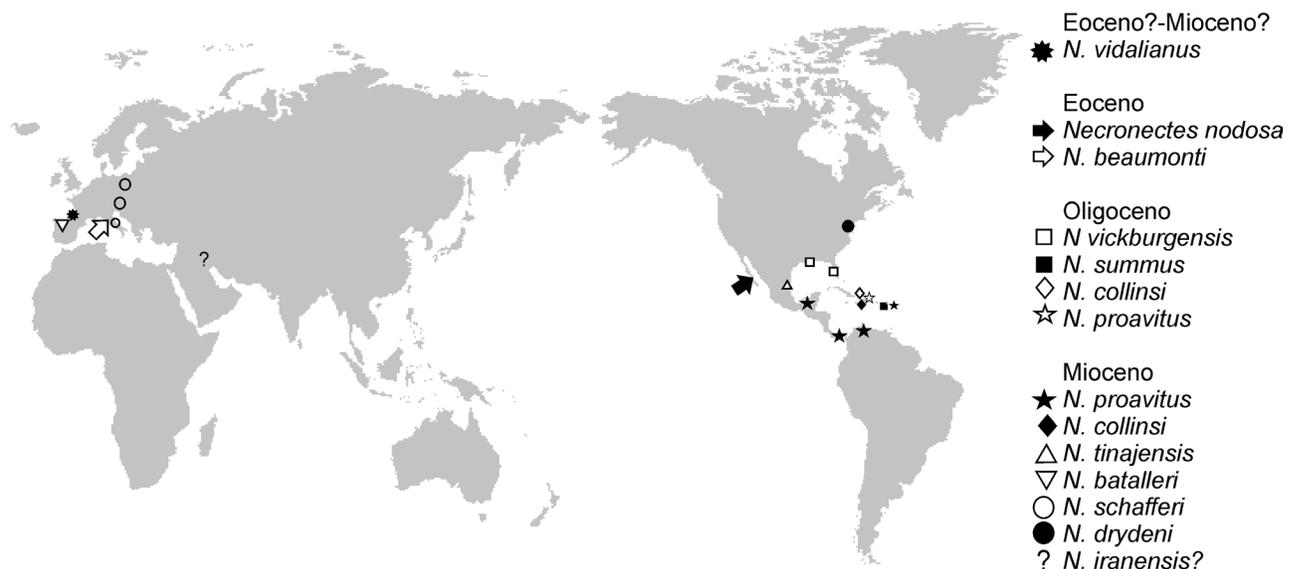


Figura 7. Distribución de las especies nominales del género *Necronectes*, incluyendo el primer hallazgo aquí reportado de la especie *N. proavitus* en yacimientos del Mioceno pertenecientes a la Formación Tulijá, cercanos a la ciudad de Palenque, Chiapas.

Sr. Gerardo Álvarez Reyes participó de manera importante en la preparación del ejemplar aquí descrito.

Referencias

- Alvarado-Ortega, J., Cuevas-García, M., Melgarejo-Damián, M.P., Cantalice, K.M., Alaniz-Galvan, A., Solano-Templos, G., Than-Marchese, B.A., 2015, Paleocene fishes from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico: *Palaeontologia Electronica*, 18(2), 1–22.
- Alvarado-Ortega, J., Cuervas-García, M., Ovalles-Damián, E., Espinosa-Arrubarrena, L., 2009, Estudio de dos localidades fosilíferas explotadas en tiempos prehispánicos por los Mayas de Palenque, Chiapas (resumen), en XI Congreso Nacional de Paleontología: Centro de Geociencias, Campus UNAM-Juriquilla, Queretaro, Libro de Resúmenes, 7.
- Bortolotti, A.C., 1978, Geología de las Provincias: Arco de La Libertad y la de Fallas de Transcurrencia, 1ª Etapa: Palenque-Agua Azul (resumen), en IX Excursión Geológica al Sureste de México, Petróleos Mexicanos, Departamento de Geología Superficial, 1–38.
- Böse, E., 1905, Reseña acerca de la Geología de Chiapas y Tabasco: Boletín del Instituto Geológico de México, 20, 1–116.
- Cáceres, C., Rincon, A.D., Solorzano, A., Nuñez, M., Flores, D.R.R., Sánchez L., 2016, The first record of the extinct crab *Necronectes* (Decapodacopoda: Portunidae) in Venezuela: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19(1), 145–148.
- Cahuzac, B., Janssen, A.W., 2010, Eocene to Miocene holoplanktonic Mollusca (Gastropoda) of the Aquitaine Basin, southwest France: *Scripta Geologica*, 141, 1–191.
- Collins, J.S., Donovan, S.K., 1995, A new species of *Necronectes* (Decapoda) from the upper Oligocene of Antigua: *Caribbean Journal of Science*, 31(1–2), 122–127.
- Collins, J.S.H., Morris, S.F., 1976, Tertiary and Pleistocene crabs from Barbados and Trinidad: *Palaeontology*, 19, 107–131.
- Collins, J.S.H., Portell, R.W., Donovan, S.K., 2009, Decapod crustaceans from the Neogene of the Caribbean: diversity, distribution and prospectus: *Scripta Geologica*, 138, 55–111.
- Cuevas-García, M., 2008, Paisaje Paleontológico en Palenque (resumen), en Laporte, J.P., Arroyo, B., Mejía, H.E. (eds.), XXI Simposio de Investigaciones Arqueológicas en Guatemala: Museo Nacional de Arqueología y Etnología, Guatemala, 1, 483–490.
- Cuevas-García, M., Alvarado-Ortega, J., 2008, El Mar de la Creación primordial: un escenario mítico y geológico en Palenque (resumen), en VI Mesa Redonda de Palenque-Arqueología, -Imagen y Texto-, Homenaje a Ian Graham: Palenque, Chiapas, México, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Libro de Ponencias, 15–16.
- Cuevas-García, M., Alvarado-Ortega, J., 2009, Estudio arqueológico y paleontológico de los fósiles marinos que proceden del sitio de Palenque, Chiapas, Informe de la primera temporada de campo 2008: Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 54 pp.
- d'Archiac, A., 1850, Histoire des progrès de la géologie de 1834 à 1849, tome 3: Formation nummulitique, roches ignées ou pyrogènes des époques quaternaire et tertiaire: Paris, 624 pp.
- de Angeli, A., Marangon S., 1992, *Necronectes schafferi* Glaessner nel Miocene della Sardegna (Italia). Lavori: Società Veneziana di Scienze Naturali, 17, 175–182.
- de Haan, W., 1833–1850, Crustacea, en P.F. von Siebold, Dauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japonian, Jessu et Auspiciis Superiorum, qui Summum in India Batava Imperium Tenent, Suscepto, Annis 1823–1830 Collegit, Notis, Observationibus et Admurationibus illustravit Lugduni-Batavorum, Leiden, i-xvii, i-xxxii, ix-xvi, 1-23 pp., pls. A-J, L-Q, 1-55, Tab. 2.
- Donovan, S.K., 1994, Trinidad, in Donovan, S.K., Jackson, T.A. (eds), Caribbean Geology: An Introduction: Kingston, University of the West Indies Publishers' Association, 209–228.
- Ehrenberg, C.G., 1839, Die Bildung der europäischen, libyschen und arabischen Kreidefelsen und des Kreidemergels aus mikroskopischen Organismen, dargestellt und physiologisch erläutert: Berlin, Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften, 91 pp. + 3 tabs., 4 pl.
- Engerrand, J., Urbina, F., 1910, Primera nota acerca de la fauna miocénica de Zuluzum (Chiapas): Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 6 (2), 119–140.
- Fernández, M.A. 1991, Las ofrendas del Templo del Sol y de la Cruz Enramada, Temporada de trabajos en la zona arqueológica de Palenque, Chiapas, en García-Moll, R. (ed.), Palenque 1926–1945: Antologías. Serie Arqueología, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 239–298.
- Glaessner, M.F., 1928, Die Dekapodenfauna des österreichischen Jungtertiärs: Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt, 78, 161–219.
- Glaessner, M.F., 1969, Decapoda: R399-R533, R626-R628, en Moore, R. C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda: Laurence, Kansas, the Kansas University Press and Geological Society of America, R.399–R533.
- Gordon, W.A., 1966, Two crab species from the Middle Tertiary of Puerto Rico, en Robinson, E. (ed.), Transactions of the Third Caribbean Geological Conference: Kingston, Jamaica, 184–186.
- Hubbard, B., 1923, The geology of the Lares District, Porto Rico: New York Academy of Sciences, Science Survey Porto Rico and Virgin Islands, 115 pp.
- Islas-Tenorio, J.J., Ramírez-García, Ma.G., Moreno-Ruiz, J.P, Gómez-Ávilez, J., 2004, Carta Geológica-Minera, Villahermosa, E15-8, 1:250000: Pachuca, Hidalgo, México, Servicio Geológico Mexicano, 1 mapa e informe, 76 pp.
- Islas-Tenorio, J.J., Sáenz-Pita, M.R., Beltrán-Castillo, D.H., Valdés-Vigil, J.E., 2005, Carta Geológico-Minera Tenosique E15-9, escala 1:250000: Pachuca, Hidalgo, México, Servicio Geológico Mexicano, 1 mapa e informe, 58 pp.
- Karasawa, H., Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., 2008, Revision of Portunoidea Rafinesque, 1815 (Decapoda: Brachyura) with emphasis on the fossil genera and families: *Journal of Crustacean Biology*, 28(1), 82–127.
- Larue, D.K., 1994, Puerto Rico and the Virgin Islands, en Donovan, S.K., Jackson, T.A. (eds.), Caribbean Geology: An Introduction: University of the West Indies, Kingston, Publishers' Association, 151–165.
- Latreille, P.A., 1802, Histoire naturelle, generate et particuliere, des crustacés et des insectes, volumen 3: Paris, F. Dufart, xii + 467 pp.
- Limón-Gutiérrez, L., 1950, Las capas "Sorites" del Oligoceno superior de México y sus foraminíferos: Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 11(10), 617–630.
- Linnaeus, C., 1758, Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis (tenth edition). Holmia, Stockholm.
- Manning, R.B., 1989, *Sanquerus*, a replacement name for *Posidon* Herklots, 1851 (Crustacea, Decapoda, Portunidae): *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102(3), 698–700.
- Martínez-Ortiz, A.C., Alvarado-Ortega, J., 2016, Sobre la ocurrencia de *Necronectes* (Portunidae, Brachyura) en yacimientos marinos del Mioceno de la Formación Tulijá, Palenque, Chiapas (resumen), en III Simposio de Paleontología en el Sureste de México: Puebla, 63 pp.
- Meneses-Rocha, J.J., 2001, Tectonic Evolution of the Ixtapa Graben, an Example of a Strike-slip Basin of Southeastern Mexico: Implications for Regional Petroleum Systems, en Bartolini, C., Buffler, R.T., Cantu-Chapa, A., (eds.), The western Gulf of Mexico Basin: Tectonics, sedimentary basins, and petroleum systems: Tulsa, Oklahoma, USA, The American Association of Petroleum Geologists, Memoir 75, 183–216.
- Milne-Edwards, A., 1881, Note sur quelques Crustacés fossiles des environs de Biarritz: *Annales des Sciences Géologiques*, Paris, 11(2), 1–8 + pls. 21, 22.
- Milne-Edwards, A., 1862, Monographie des Crustacés de la famille Cancériens: *Annales des Sciences Naturelles*, (Zoologie), (4)18, 31–85.
- Milne-Edwards, A., 1864, Monographie des Crustacés de la famille Cancériens: *Annales des Sciences Naturelles*, (Zoologie), 5(1), 31–88.

- Monroe, W.H., 1980, Geology of the middle Tertiary formations of Puerto Rico: description of the stratigraphy and structure of Oligocene and Miocene age near the northern and southern coasts of Puerto Rico (No. 953): Washington, US Government, Print Office, 93 pp.
- Müller, P., 1993, Neogene Decapod Crustaceans from Catalonia: Scripta Musei Geologici Seminarii Barcinonensis, 225, 1–39.
- Müllerried, F.K.W., 1951, Algunos fósiles marinos del Terciario inferior y medio de Palenque, Chiapas: Sociedad Mexicana Historia Natural, Revista, 12(1–4), 209–227.
- Petróleos Mexicanos (PEMEX), 2004, Informe Final de Geología de Campo en la Sierra de Chiapas, Cuarto entrenamiento, Brigada Escuela, 58 pp.
- Quezada-Muñetón, J.M., 1987, El Cretácico medio-superior, y el límite Cretácico superior-Terciario inferior en la Sierra de Chiapas: Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 39(1), 1–98.
- Rafinesque, C.S. 1815, Analyse de la nature, ou tableau de l'univers et des corps organisés. L'Imprimerie de Jean Barravecchia, Palermo, Italy, 224 pp.
- Rathbun, M.J., 1918, Decapod crustaceans from the Panama Region: United States National Museum Bulletin, 103, 123–184.
- Rathbun, M.J., 1930, The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae: Bulletin of the United States National Museum, 152, 1–609.
- Rathbun, M.J., 1935, Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. Geological Society of America, special paper 2, 1–160.
- Rathbun, M.J., 1936, Corrections of names of fossil decapod crustaceans: Proceedings of the Biological Society of Washington, 49, 37.
- Riquelme-Alcántar, F., Cuevas-García, M., Alvarado Ortega, J., Ruvalcaba-Sil, J.L., 2011, Los fósiles marinos en el estuco del Templo de las Inscripciones, Palenque, Chiapas: ¿Cómo ves?, 147, 16–19.
- Ruz-Lhuillier, A., 1959, Guía oficial de Palenque: México, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 60 pp.
- Sachs, K.N., Jr., 1959, Puerto Rican upper Oligocene larger Foraminifera: Bulletins of American paleontology, 39(183), 399–416.
- Sáenz-Pita, M.R., López-Palomino, I., 2011, Tulijá, Formación, en Léxico Estratigráfico de México: Pachuca, Servicio Geológico Mexicano, actualización Octubre 2011, disponible en <<http://mapserver.sgm.gob.mx/lexico/Tulija.pdf>>, consultado 27 de octubre de 2016.
- Salas, P.G., López-Ramos, E., 1951, Geología y Tectónica de la Región de Macuspana, Tabasco y parte norte de Chiapas: Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 3(1–2), 3–56.
- Sapper, K., 1937, Mitteleuropa; Handbuch der Regionalen Geologie, v. 8, pt. 4, Hft. 29: Heidelberg, Carl Winter, 160 pp.
- Schuchert, T.Ch., 1935, Historical geology of the Antillean-Caribbean región: New York, John Wiley & Sons, 81 pp.
- Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., Gonzales-Barba, G., Vega, F.J. 2002, New crabs from the Eocene and Oligocene of Baja California Sur, Mexico and an assessment of the evolutionary and paleobiogeographic implications of Mexican fossil decapods: Journal of Paleontology, 76(6), 1–43.
- Schweitzer, C.E., Iturralde-Vinent, M., 2005, Biogeography of Caribbean Oligocene and Miocene Decapods (Thalassinidea: Brachyura), disponible en <<http://www.redciencia.cu/cdorigen/arca/paper/bgcrabs.pdf>>; consultado 23 de octubre de 2016.
- Schweitzer, C.E., Iturralde-Vinent, M., Hetler, J.L., Velez-Juarbe, J., 2006, Oligocene and Miocene decapods (Thalassinidea and Brachyura) from the Caribbean: Annals of Carnegie Museum, 75(2), 111–136.
- Schweitzer, C.E., Velez-Juarbe, J., Martinez, M., Hull, A.C., Feldmann, R.M., Santos, H., 2008, New Cretaceous and Cenozoic Decapoda (Crustacea: Thalassinidea, Brachyura) from Puerto Rico, United States Territory: Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, 34(1), 1–56.
- Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., Garassino, A., Karasawa, H., Schweigert, G., 2010, Systematic list of fossil decapod crustacean species. Crustacean Monographs 10: Boston, Koninklijke Brill Academic Publisher, Leiden, 221 pp.
- Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2006a, Estados de Chiapas y Tabasco, 1:500000: Pachuca, Servicio Geológico Mexicano, Carta Geológico-Minera, 1 mapa con texto.
- Servicio Geológico Mexicano (SGM), 2006b, Tenosique E15-9, 1: 150000: Pachuca, Servicio Geológico Mexicano, Carta Geológico-Minera, 1 mapa con texto.
- Spiridonov, V.A., Neretina, T.V., Schepetov, D., 2014, Morphological characterization and molecular phylogeny of Portunoidea Rafinesque, 1815 (Crustacea Brachyura): Implications for understanding evolution of swimming capacity and revision of the family-level classification: Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology, 253(5), 404–429.
- Stenzel, H.B., 1935, Middle Eocene and Oligocene decapod crustaceans from Texas, Louisiana, and Mississippi: The American Midland Naturalist, 16, 379–400.
- Tice, W.K., 1962, An occurrence of *Necronectes drydeni* Rathbun: Journal of Paleontology, 36, 1127.
- Toraby, H., Yazdi, M., 2002, First report on Miocene decapod fauna (Crustacea) from Central Iran, a preliminary study on their environmental and ecological factors (resumen), en Brock, G.A., Talent J.A (Eds.), First International Palaeontological Congress: Macquarie University, N.S.W. Australia, 156 pp.
- Vega, F.J., Feldmann, R.M., Villalobos-Hiriart, J.L., Gio-Argiez, R., 1999, A new decapod fauna from the Miocene Tuxpan Formation, Eastern Mexico: Journal of Paleontology, 73(3), 407–413.
- Velasquillo-García, G.E., 2011, Ostras fósiles de Palenque: Estado de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 69 pp.
- Vía, L., 1932, Els crancs fòssils del Terciari de Catalunya. Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural, 32(4), 131–146.
- Vía, L., 1941, Los cangrejos fósiles de Cataluña: Boletín del Instituto Geológico y Minero de España, 55, 3–73, pls., 1–11.
- Weber, F., 1795, Nomenclator entomologicus secundum Entomologiam Systematicum ill. Fabricii, adjectis speciebus recens detectis et varietatibus. C.E. Bohn, Chilonii and Hamburgi, viii + 171 pp.
- Woodring, W.P., 1928, Miocene mollusks from Bowden, Jamaica. Pt. II. Gastropods and discussion of results: Carnegie Institute of Washington, Publications, 385, 1-564 +1-40 pic.
- Zapp, A.D., Bergquist, H.R., Thomas, C.R., 1948, Tertiary geology of the coastal plains of Puerto Rico: US Geological Survey Oil and Gas, Investigation Preliminar, Map 85, 2.

Manuscrito recibido: Noviembre 28, 2016.

Manuscrito corregido recibido: Febrero 13, 2017.

Manuscrito aceptado: Febrero 14, 2017.