



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO EJEMPLAR DE
LAGARTO (REPTILIA: SQUAMATA) DEL
CRETÁCICO INFERIOR DE LA FORMACIÓN
TLAYÚA EN TEPEXI DE RODRÍGUEZ, PUEBLA,
MÉXICO.**

TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE:

LIC. EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

KARMINA ARANGUTHY GARCÍA

DIRECTORES DE TESIS:

DR. CARLOS CASTAÑEDA
POSADAS

DRA. MARISOL MONTELLANO
BALLESTEROS

MAYO 2023

AGRADECIMIENTOS

“Estoy dispuesto a donar a la investigación todos los fósiles provenientes de mi cantera, siempre y cuando no aparezcan en las chimeneas de los millonarios y que estén disponibles para el pueblo de México”.

Miguel Aranguti Juárez

A las primeras personas a las que quiero agradecer es a mis ancestros inmediatos, Oscar y Marisol, porque no existen otras personas en el mundo que me apoyen incondicionalmente como ellos. A mi mamá por toda la paciencia, comprensión y amor que me ha brindado durante el tiempo que duró esta investigación y en realidad toda mi vida, pero sobre todo por ser mi ejemplo de responsabilidad y superación. A mi papá por creer siempre en todo lo que hago y que soy mucho más de lo que yo misma me imagino, por enseñarme que todo lo podemos hacer con nuestras propias manos y aunque me siento la más fuerte e independiente siempre voy a necesitar de su fuerza y consejos. Me formaron con reglas, responsabilidad y libertades, pero constantemente me motivaron a alcanzar mis sueños. Gracias infinitas por forjarme como la persona que soy; todos mis logros se los debo a ustedes, incluyendo este.

A mis bisabuelos Miguel Aranguti Juárez y Matilde Contreras González, por su contribución a la paleontología en descubrir, dar a conocer y conservar el patrimonio paleontológico más importante de México, Tlayúa. Gracias a ellos tengo un legado lleno de historia, que me enorgullece. A el tan conocido Don Félix Aranguti Contreras, mi abuelo, una persona entregada y apasionada a la paleontología, con la que crecí admirando su conocimiento y entusiasmo. De no haber sido por esta motivación, hoy no estaría titulándome como bióloga. A ellos les dedico la primera investigación de un fósil de Tlayúa hecha por un Aranguthy.

No me alcanzaría el papel para agradecer a todas las personas que me han apoyado directa o indirectamente a lo largo de la carrera y en el proceso de ser tesista y no quisiera dejar fuera a ninguna. Agradezco a mis directores de tesis la Dra. Marisol Montellano Ballesteros y el Dr. Carlos Castañeda Posadas, por el tiempo que me dedicaron, por responder siempre todas mis dudas con mucha paciencia y no ahorcarme en el proceso. A mis profesores de la facultad, porque sin sus enseñanzas yo no hubiera tenido las bases para hacer una investigación, en especial al Dr. José Alberto Cruz Silva quien me impartió la clase de paleontología y quien tuvo toda la disponibilidad de proporcionarme material de estudio y siempre muy amable en resolver mis dudas por su amplia experiencia en la paleoherpetología, gracias Dr. por sacar todo mi potencial. Al Dr. Cesar Antonio Sandoval Ruiz quien también fue uno de los profesores que me inspiraron durante la carrera a hacer las cosas bien. Al Dr. Jesús Alvarado Ortega porque desde pequeña me motivó a ser bióloga, por abrirme las puertas de la colección, brindarme mi objeto de estudio y enseñarme las técnicas de limpieza del material paleontológico, además de estar pendiente de mi progreso con un “¿cómo vas mujer?”. Al Dr. Ivan Alarcón Duran porque sin sus jalones de orejas no habría podido iniciar con mi escrito, gracias por exigirme dar más de mi misma.

A mi amigo Ivan, no lo habría logrado sin ti, gracias por enseñarme a dibujar mientras chismeábamos en el laboratorio. A Omar, lo conocí justo cuando estaba iniciando la tesis y fue muy amigablemente serio conmigo cuando estaba en la colección, pero me compartió sus programas de dibujo digital. A Alda por ayudarme también con el dibujo digital. A todos mis amigos que fueron sumamente pacientes conmigo en este proceso, hubo veces que no pude salir con ellos por estar escribiendo, pero siempre me entendieron y siguieron conmigo. Gracias a todos, por su paciencia y por creer siempre en mi, lo logramos.

RESUMEN

En México, el registro fósil de Squamata cretácico se compone principalmente de elementos aislados y fragmentados. Uno de los yacimientos más importantes en el país con restos de este grupo es la Cantera Tlayúa, ubicada al sur del estado de Puebla en el Municipio de Tepexi de Rodríguez. Este es un sitio paleontológico emblemático por la abundancia y extraordinaria conservación de sus fósiles y está formado por una secuencia de rocas calizas micríticas que se depositaron hace aproximadamente 100 Ma en el Albiano tardío-Cenomaniano temprano. De esta formación se han descrito dos de las especies mejor conservadas de escamados Cretácicos de México identificados como *Huehuecuetzpalli mixtecus* y *Tepexisaurus tepexi*. De la misma formación se recuperó el ejemplar IGM8253 casi completo y articulado, resguardado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM, el cual es el objeto de estudio de este proyecto. Se realizó un estudio detallado de la osteología del ejemplar IGM8253 con el objetivo de describirlo e identificarlo taxonómicamente. El ejemplar cuenta con caracteres diagnósticos del grupo Squamata como un hueso epipteroideo delgado y la ausencia de un proceso cuadratoyugal. Al comparar el ejemplar con los grandes grupos de escamados como Gekkota, Iguania, Scincomorpha, Lacertiformes, Anguimorpha, Dibamia y Serpientes, no presenta características que permita incluirlo en alguno de estos grupos. Presenta similitudes en el cráneo y elementos postcraneales con los ejemplares descritos de *H. mixtecus*, tales como un hueso yugal curvo completamente expuesto por encima del margen orbital del maxilar y en contacto con el postorbital, mismo que se agudiza en forma de V hacia la cara lateral del escamoso, entre otros. Hay que mencionar que los caracteres más importantes que comparten son la posición retraída posteriormente de las narinas externas, causada por el alargamiento anteroposterior del hueso premaxilar, considerados como caracteres autapomórficos de *H. mixtecus*. Por lo que IGM8252 se identifica como *Huehuecuetzpalli* pero por las diferencias sutiles en los elementos craneales, se prefirió dejarlo como sp. Pues bien podrían deberse a un estado de desarrollo diferente al de *H. mixtecus*, dimorfismo sexual o una especie distinta. La presencia de este ejemplar es importante para complementar el conocimiento de los escamados de la Cantera Tlayúa y de manera más amplia a los escamados cretácicos de México.

ÍNDICE

Agradecimientos.....	2
Resumen.....	3
1. Introducción.....	6
2. Marco geológico.....	9
3. Justificación.....	18
4. Objetivos.....	18
5. Material y Métodos.....	19
5.1 Preparación del material.....	19
5.2 Fotografía.....	19
5.3 Dibujo.....	21
5.4 Acrónimos.....	21
5.5 Nomenclatura y abreviaciones anatómicas.....	21
6. Resultados.....	23
6.1 Paleontología sistemática.....	23
6.2 Descripción.....	24
7. Discusión.....	53
Determinación taxonómica.....	61
8. Conclusión.....	61
9. Referencias bibliográficas.....	63

INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Ubicación de la Cantera Tlayúa y mapa geológico.....	9
Figura 2. Vista panorámica del miembro medio de la Formación Tlayúa.....	10
Figura 3. Mapa paleogeográfico de hace 100 Ma.....	13
Figura 4. Reconstrucciones paleoambientales propuestas de la Cantera Tlayúa.....	16
Figura 5. Columna estratigráfica del Miembro Medio de la formación Tlayúa y la ubicación del fósil estudiado en este trabajo.....	17
Figura 6. Fotografía bajo luz ultravioleta del objeto de estudio IGM8253.....	20
Figura 7. Fotografía de contraste del ejemplar IGM8253 cubierto con humo de magnesio.....	20
Figura 8. Dibujo general del ejemplar IGM8253.....	24
Figura 9. Fotografía de ejemplar IGM8253 con señalamiento de cada hueso visible.....	25
Figura 10. Dibujo del cráneo de IGM8243.....	28
Figura 11. Acercamiento del cráneo de (IGM8253) Fotografía UV.....	28
Figura 12. Fotografía de contraste de la dentición del ejemplar IGM8253.....	33
Figura 13. Dibujo de señalamiento del número de vértebras presacrales, cervicales y caudales.....	34

Figura 14. Fotografía UV donde se señalan las regiones de la columna vertebral de IGM8253.....	34
Figura 15. Dibujo de vertebras caudales.....	36
Figura 16. . Fotografía UV de la región caudal de IGM8253.....	37
Figura 17. Dibujo de extremidad anterior derecha de IGM8253.....	39
Figura 18. Fotografía UV de la extremidad anterior derecha de IGM8253.....	39
Figura 19. Dibujo de la región más distal de la extremidad anterior derecha.....	42
Figura 20. Fotografía UV de la región más distal de la extremidad anterior derecha.....	42
Figura 21. Dibujo de la región más distal de la extremidad posterior derecha de IGM8253.....	43
Figura 22. Fotografía UV de la región más distal de la extremidad posterior derecha de IGM8253.....	43
Figura 23. Comparación general de IGM8253 con los ejemplares de <i>H. mixtecus</i>	46
Figura 24. Comparación del cráneo de IGM8253 con el cráneo de <i>H. mixtecus</i>	47
Figura 25. Comparación de manus y pes entre IGM8253 y <i>H. mixtecus</i>	48
Figura 26. Comparación del esqueleto de IGM8253 y <i>T. tepexii</i>	51
Figura 27. . Comparación de cráneos de IGM8253 y <i>T. tepexii</i>	52
Figura 28. Comparación de las extremidades anteriores de IGM8253 y <i>T. tepexii</i>	52
Figura 29. Comparación de extremidades posteriores de IGM8253 y <i>T. tepexii</i>	52
Tabla 1. Abreviaturas utilizadas para los nombres de los elementos óseos.....	21
Tabla 2. Medidas en milímetros de los diferentes elementos esqueléticos de IGM8253.....	25
Tabla 3. Comparación entre elementos esqueléticos del ejemplar IGM8253 y <i>H. mixtecus</i>	44
Tabla 4. Comparación entre elementos esqueléticos del ejemplar IGM8253 y <i>T. tepexii</i>	49

INTRODUCCIÓN.

México es un país importante para el estudio de la vida en el pasado dado que en la mayor parte de su extensión territorial cuenta con una importante diversidad y abundancia de fósiles, además es considerado como centro de origen, evolución, migración y extinción de diversos grupos a través del tiempo (Carreño y Montellano, 2005; Romero y colaboradores, 2020).

Dentro de Lepidosauria los Squamata del latín “escamados” son el grupo hermano de Rhynchocephalia representado hoy solo por el género *Sphenodon* (Nueva Zelanda). Squamata es un grupo de reptiles numeroso y exitoso con una historia evolutiva de más de 240 millones de años y una amplia distribución mundial (Evans, 2003; Simões y colaboradores, 2018; Vitt y Caldwell, 2013). Los escamados actualmente se encuentran entre los grupos de vertebrados más diversos ecológica y morfológicamente con alrededor de 11,000 especies vivas a nivel mundial (Uetz y Hosek, 2021) repartidas hoy en día en seis grupos principales: Gekkota, Dibamidae, Scincoidea (Scincidae, Cordyliformes, Xantusiidae), Lacertoidea (Teiioidea, Lacertidae, Amphisbaenia) y Toxicofera (Iguania, Anguimorpha, Serpentes) (Burbrink y colaboradores, 2020; Pyron, 2013; Reeder y colaboradores, 2015; Zheng y Viena, 2016;).

El Mesozoico fue una era importante para la evolución y diversificación de los Squamata dado que su origen según datos moleculares y el registro fósil se remonta al Triásico medio (Simões y colaboradores., 2018). El registro fósil cretácico en América del Norte se compone en su mayoría de elementos aislados, como mandíbulas, maxilares incompletos y vértebras (Nydam y colaboradores, 2013). En México, los fósiles de escamados cretácicos son escasos y fragmentados (Reynoso, 2006). El registro incluye mosasaurios como *Amphelkepubis johnsoni* (Mehl, 1930) y *Vallecillosaurus donrobertoi* (Smith y Buchy, 2008) descritos en

Nuevo León y un mosasaurio indeterminado documentado para el noreste de México en la formación Méndez al noreste de Linares, también en Nuevo León (Buchy y colaboradores, 2007) En el estado de Tamaulipas se tiene registro de un mosasáurido de genero indeterminado, descrito por Mullerried (1931); en Chihuahua se describió un mosasáurido del género *Tylosaurus* (Loera, 2013). En Puebla, en la cantera “San José de Gracia” se tiene registro de un mosasaurio yaguarasaurino (Alvarado-Ortega y colaboradores, 2020). Recientemente, en la formación Boquillas, Coahuila, se reportó el hallazgo de otro ejemplar yaguarasauriano identificado como *Yaguarasaurus columbianus* (Jiménez-Huidobro y colaboradores, 2021). En la Formación Cerro del Pueblo, en Coahuila, el reporte de escamados está representado por: Serpientes (*Coniophis* sp); anguimorphos (*Odoxosaurus* sp, *Parasaniwa wyomingensiis*, *Paraderma* sp, *Palaeosaniwa canadensis*) y *Scincomorphos* (*Peneteius anquilonius*) (Aguillón Martínez, 2010; Woolley y colaboradores, 2020). En Sonora, en depósitos del Campaniano-Maastrichtiano se tiene registro del lagarto *Chamops segnis* (Lucas y colaboradores, 1995). En Baja California, en la formación El Gallo se tiene registro de *Dicothodon bajaensis*, (Chavarria, 2017; Chavarría y Montellano, 2018; Chavarria y colaboradores, 2018; Nydam, 2007). Así como fragmentos de otros escamados no identificados (García-Alcántara, 2016; Romo De Vivar, 2011).

La Cantera Tlayúa ubicada al sur del estado de Puebla en el Municipio de Tepexi de Rodríguez, es otro yacimiento fosilífero importante donde se han recuperado restos de escamados. Esta localidad se considera un yacimiento tipo Konservat-Lagerstätten dada la excepcional preservación de sus fósiles. que van desde microorganismos, plantas vasculares, animales invertebrados hasta esqueletos articulados de vertebrados tanto marinos como terrestres en los que se han conservado; escamas y tejido blando como músculo, branquias,

tracto digestivo y contenido estomacal (Alvarado- Ortega y colaboradores, 2007; Applegate y colaboradores, 2006; Applegate, 1982; Riquelme, 2009).

Con referencia al registro de vertebrados fósiles, los reptiles son un grupo relevante y han aportado información importante de la historia evolutiva del grupo (Reynoso, 1996); El registro se basa en ejemplares completos y articulados de cocodrilos, tortugas, pterosaurios, esfenodontes y lagartijas (Alvarado-Ortega, 2005; Applegate y colaboradores, 2006; García, 2008; López-Arbarello y Alvarado-Ortega, 2011; Romero-Capistran, 2022; entre otros).

A la fecha, se han descrito e identificado dos especies de esfenodontes: *Pamizinsaurus tlayuaensis* (Reynoso, 1997), y *Ankylosphenodon pachyostoseus* (Reynoso, 2000); y dos especies de Squamata: *Huehuecuetzpalli mixtecus* (Reynoso, 1998) y *Tepexisaurus tepexii* (Reynoso y Callison, 2000). Estos hallazgos son relevantes para la historia evolutiva del grupo debido a que presentan caracteres únicos que no están presentes en formas relacionadas, lo que sugiere que probablemente evolucionaron de manera independiente en ambientes aislados apoyando la hipótesis de que esa área estuvo aislada (Reynoso, 1996). Por otra parte, la ubicación de los escamados de Tlayúa en las hipótesis filogenéticas es polémica ya que mediante análisis morfológicos representan linajes primitivos a Squamata, tal es el caso de *H. mixtecus ubicado* como grupo externo a los Iguanios. (Conrad, 2008; Gauthier y colaboradores, 2012; Reynoso, 1996; Simões y colaboradores, 2018).

La recuperación de material fósil de la cantera continua, y recientemente se descubrió una pequeña laja con el esqueleto de una “lagartija” que es el objeto de estudio de este trabajo.

MARCO GEOLÓGICO

La Cantera Tlayúa se ubica cerca de Colonia Morelos en el municipio de Tepexi de Rodríguez, Puebla, entre las coordenadas geográficas 18°20'24" y 18° 37'42" de latitud Norte y los meridianos 97° 46'00" y 98°03'18" de latitud Occidental (Pantoja-Alor, 1992) (Figura 1).

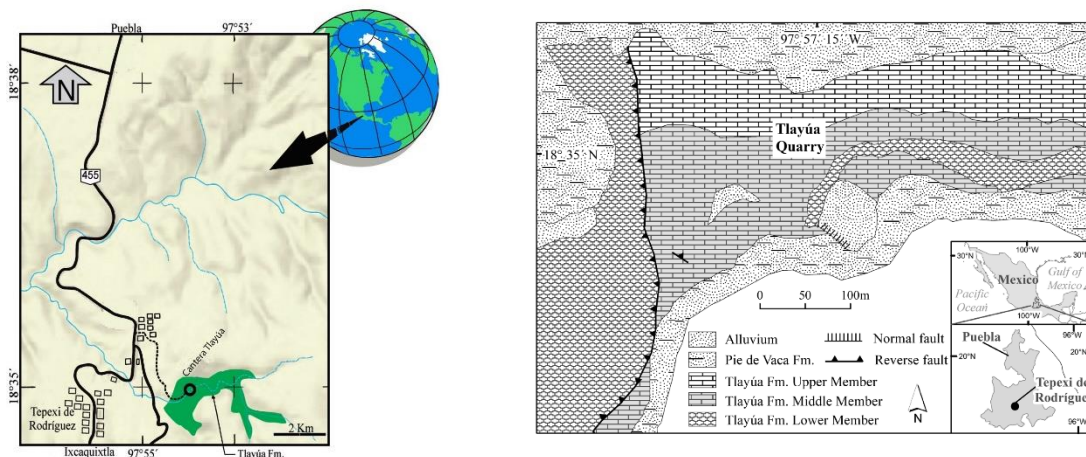


Figura 1. Izquierda, ubicación de la Cantera Tlayúa en Puebla, México. Tomado y modificado de: Alvarado-Ortega y colaboradores, 2020. Derecha mapa geológico. Tomado de Reygadas-Langarica y colaboradores, 2020. Modificado de Suárez y colaboradores, 2009.

La secuencia estratigráfica de la región de Tepexi de Rodríguez tiene como basamento las rocas pertenecientes al Complejo Acatlán, de edad cámbrica-devónica (Ortega-Gutiérrez, 1978). De acuerdo con Ortega-Guerrero (1989) el Complejo Acatlán está cubierto en discordancia angular por capas terrígenas rojizas y lentes calcáreas de una edad entre el Jurásico tardío y el Cretácico temprano. Por encima de la secuencia anterior se encuentran aproximadamente 300 metros de espesor de rocas calizas que fueron descritas formalmente como Formación Tlayúa (Pantoja-Alor, 1992). La Formación Tlayúa está cubierta en discordancia angular por conglomerados continentales del Cenozoico de la formación Tepexi el Viejo y la formación Balsas, mismas que están cubiertas por sedimentos continentales más

recientes pertenecientes a las formaciones Pie de Vaca (Plioceno) y Agua de Luna (Pleistoceno) (Cabral-Perdomo,1995; Pantoja-Alor, 1992).

La Formación Tlayúa es una unidad litoestratigráfica de al menos 300 m de espesor de calizas rojizas laminadas del Cretácico (Albiano) expuesta principalmente en la barranca Tlayúa. La formación está dividida en tres miembros: inferior, medio y superior (Pantoja-Alor, 1992). (Figura 2).



Figura 2. Vista panorámica del miembro medio de la Formación Tlayúa, 2022.

Miembro inferior

Consiste en una secuencia de calizas micríticas de gruesas a masivas con tonalidades grises azulados de al menos 50 m de espesor, con concreciones de sílice blanco y negro, así como interclastos y pedernal oscuro, además de abundantes foraminíferos miliólidos, gasterópodos, rudistas y ostreídos (Alencáster y Buitrón, 1973; Pantoja-Alor, 1992).

Miembro medio

Es el miembro más importante ya que incluye a la Cantera Tlayúa, la unidad mide aproximadamente de 48 a 50m de una secuencia de calizas micríticas de tipo “mudstone”

portadoras de fósiles (Figura 5), laminadas finamente de color crema delimitadas por intercalaciones de estratos arcillosos con abundancia de hematita de tonalidades rojizas lo que brinda el característico color de las lajas de Tlayúa. El origen de los sedimentos arcillosos ha sido interpretado de distintas formas, según Feldmann y colaboradores (1998) como un producto de la asimilación y precipitación bioquímica del hidróxido ferroso asociado a la actividad metabólica de algas y/o bacterias, aunque Pantoja-Alor (1992) y Kashiyama y colaboradores (2004) sugieren que la hematita es secundaria y se ha movilizó por las discontinuidades texturales durante la diagénesis. Solé y colaboradores (2022) sugiere dos tipos de capas de arcilla roja, una delgada relativamente común, asociada a los fósiles y otra gruesa, representada solo por media docena de niveles. Los minerales contenidos en las capas de arcilla son: esmectita, illita-esmectita más caolinita, calcita, cuarzo, feldespatos de potasio y óxidos de hierro (hematita y trazas de magnetita y goethita) sin embargo, varía la cantidad de estos minerales entre ambas capas. Estos autores interpretan que las capas gruesas tienen un origen volcánico o volcanoclástico, asociadas a nubes de cenizas distales, mientras que las capas delgadas tienen un origen más dudoso, pero están asociadas a depósitos volcánico-sedimentarios alterados, enriquecidos con metales pesados, tóxicos para los organismos.

La estratificación varía desde unos cuantos milímetros hasta 15 cm de espesor, dentro de las capas hay lentes de pedernal oscuro. Generalmente las capas y las laminaciones están onduladas y tienen estructuras de carga y grietas de desecación que sugieren un proceso de disolución por presión durante la diagénesis entre laminaciones (Kashiyama y colaboradores, 2004; Pantoja-Alor, 1992). Su extensión horizontal es de aproximadamente 10km en dirección Noroeste sureste y 2.5 km en dirección oeste-este (Alvarado, 2005).

La edad del miembro es controversial, Benammi y colaboradores (2006), basándose en datos paleomagnéticos, asignan una edad del Albiano superior para el Miembro Medio.

Kashiyama y colaboradores (2004), basándose en la fauna de foraminíferos bentónicos, proponen una edad aptiana. Bermúdez-Chávez, (2021), identificó como sedimentos volcánicos alterados a los estratos gruesos de arcilla rojiza, en los que los feldespatos potásicos muestran una edad para el miembro de 97.8 Ma. Riquelme y colaboradores (2021) determinaron la edad máxima de depósito de Tlayúa mediante estudios de geocronología U-Pb de circón detrítico, donde aislaron granos de circón detríticos de las arcillas en las calizas y obtuvieron una edad de 110 Ma que corresponde al Albiano Temprano. Recientemente, Solé y colaboradores (2022) mediante un estudio de caracterización mineralógica, geoquímica y geocronológica de las capas rojas con arcillas y óxidos de hierro del miembro medio, en las que dataron isótopos K-Ar de feldespatos obtuvieron que los principales niveles fosilíferos del miembro medio fueron depositados hace 100 Ma en el Albiano Tardío-Cenomaniano Temprano.

Paleogeografía y modelos paleoambientales del miembro medio

Durante el Cretácico la posición de México es aproximada a la actual. El supercontinente Pangea ya se había empezado a fragmentar en Laurasia (América del Norte, Europa, Asia) y Gondwana (formada por África, América del Sur, India, Australia y la Antártida) estaba iniciando su separación y fragmentación (Hay y colaboradores, 1999). El Mar de Tethys se interponía entre ambas masas continentales (Laurasia y Gondwana) dando paso a la formación de pequeños mares de aguas poco profundas entre América del Norte y América del Sur. Una de esas plataformas oceánicas fue donde se depositó lo que hoy conocemos como Formación Tlayúa (Suárez y colaboradores, 2009) (Figura 3).



Figura 3. Mapa paleogeográfico de hace 100 Ma. Tomado de Solé y colaboradores (2022).
Simplificado de Scotese (2021).

Existen diferentes modelos para reconstruir el paleoambiente donde tuvo lugar el depósito de las calizas de Tlayúa (Figura 4):

1.-Pozas en una laguna post-arrecifal (Malpica-Cruz y colaboradores, 1989 y Pantoja-Alor, 1992)

Se propone que el miembro medio de la formación Tlayúa se depositó en un ambiente no restringido, con una amplia superficie correspondiente a la zona intermareal detrás de una laguna post-arrecifal con entrada de aguas oceánicas correspondientes a la parte este del mar de Tethys, por lo que sugieren que existieron aguas bien oxigenadas durante el depósito de

Tlayúa. en donde los organismos al bajar la marea quedaban atrapados en pozas que estaban presentes en la planicie de inundación.

2.-Depresiones en una superficie con bajo relieve (Guerrero-Arenas, 2004)

Este modelo sugiere algo similar a la hipótesis anterior pero a diferencia las depresiones o pozas se situaban en una planicie de inundación la cual se alimentaba constantemente de agua dulce, probablemente por pequeños arroyos y ésta se encontraba en un frente de mareas, de modo que al subir la marea, también existía aporte de aguas marinas a la depresión, las cuales arrastraban restos orgánicos e inclusive algunos organismos vivos que sobrevivían por poco tiempo y se depositaban en dicha depresión.

3.-La Laguna de Tlayúa (Espinosa- Arrubarrena y Applegate, 1996)

Se propone una laguna limitada al Este por una barrera hipotética de posiblemente un arrecife muerto que la separaba de una laguna post-arrecifal y posteriormente el mar abierto, limitada al Oeste por una masa continental llamada Acatlandia nombrada así por Reynoso (1998) quien sugirió que Acatlandia pudo ser parte de una isla con un clima semiárido. La laguna de Tlayúa según Kashiyama y colaboradores (2004) era alimentada con agua dulce proveniente de ríos, tormentas o mareas altas.

4.-Una cuenca profunda en mar abierto (Kashiyama y colaboradores, 2004)

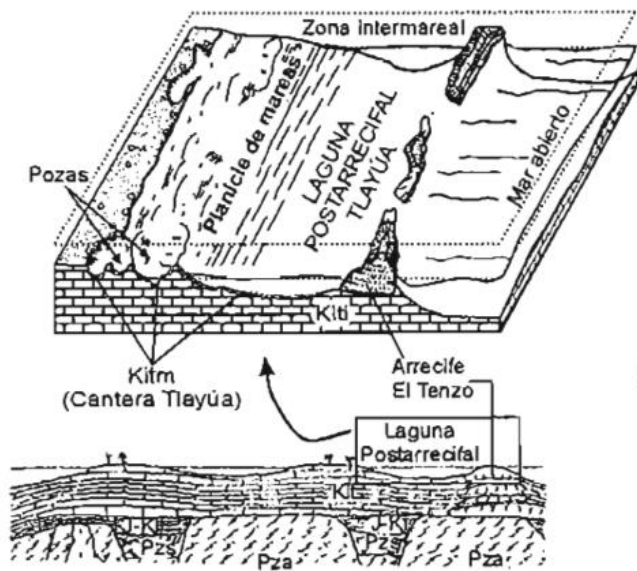
Mediante un estudio de transición de microfacies determinaron el escenario como una cuenca marina abierta cercana a tierra firme, la profundidad era tanta que la influencia de las mareas era nula, la cuenca tenía una circulación restringida y la sedimentación era influenciada por tormentas.

5.- Planicie de Marea cercana a la costa (Suárez y colaboradores, 2009)

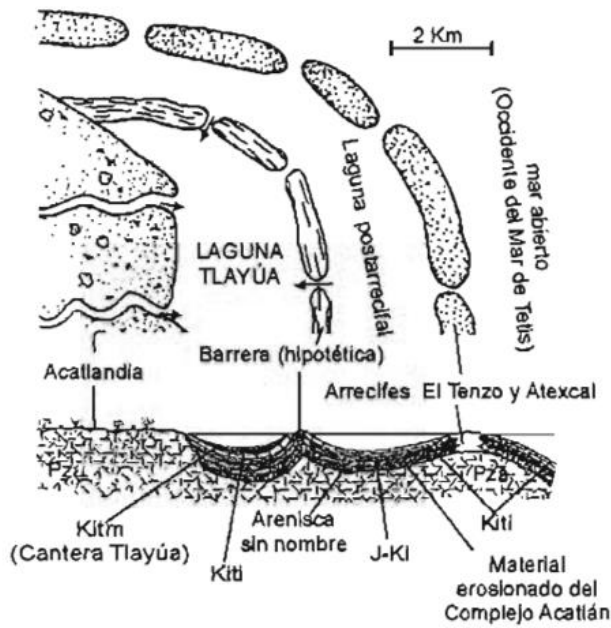
Este modelo realizado mediante un estudio de isótopos estables de oxígeno y carbono de los carbonatos de las calizas propone un ambiente de depósito poco profundo en una planicie de

marea cerca de la costa, altamente evaporítico con entrada ocasional de sedimentos de paleosuelos durante fluctuaciones menores.

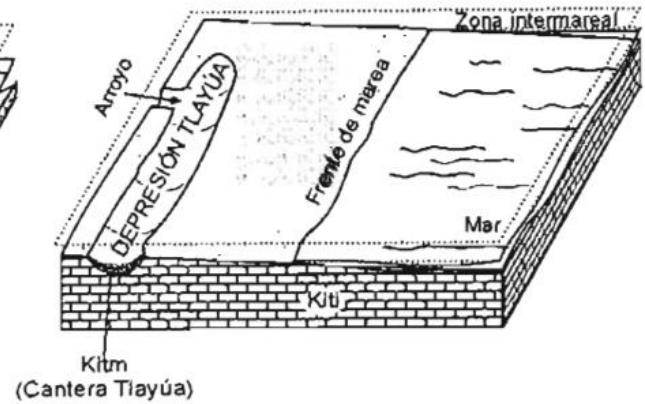
Los trabajos de mineralogía, geoquímica y geocronología se suman a los esfuerzos por determinar el paleoambiente de Tlayúa, como por ejemplo los estudios enfocados en análisis de tierras raras de Itrio, en los que proponen un ambiente oceánico con poca presencia de materia terrígena (Reygadas-Langarica y colaboradores, 2019; 2020). Más tarde, Juárez (2021) analizó tierras raras de Itrio bajo técnicas de espectrometría de masas (16 muestras de 16 niveles de 46 en los que se encuentra dividido el miembro medio de Tlayúa), este trabajo apoya los modelos de un ambiente de tipo lagunar con aporte de material terrígeno proveniente de la costa y también apoya la hipótesis de un ambiente exclusivo de aguas marinas oxidantes, así como la entrada de agua dulce. Recientemente Bermúdez-Chávez (2021) y Solé y colaboradores (2022) realizaron estudios en las capas de arcillas rojas en las que sugieren un origen volcánico o volcanoclástico que se encuentran asociadas a la actividad microbiana preexistente, sedimentadas en aguas salinas y dulces de una laguna costera en la que la baja energía del sistema, la anoxia, el rápido entierro y la presencia de metales tóxicos ligados a los tapetes microbianos, serían los principales factores que favorecieron la muerte de los organismos y la conservación inmediata de las estructuras fósiles.



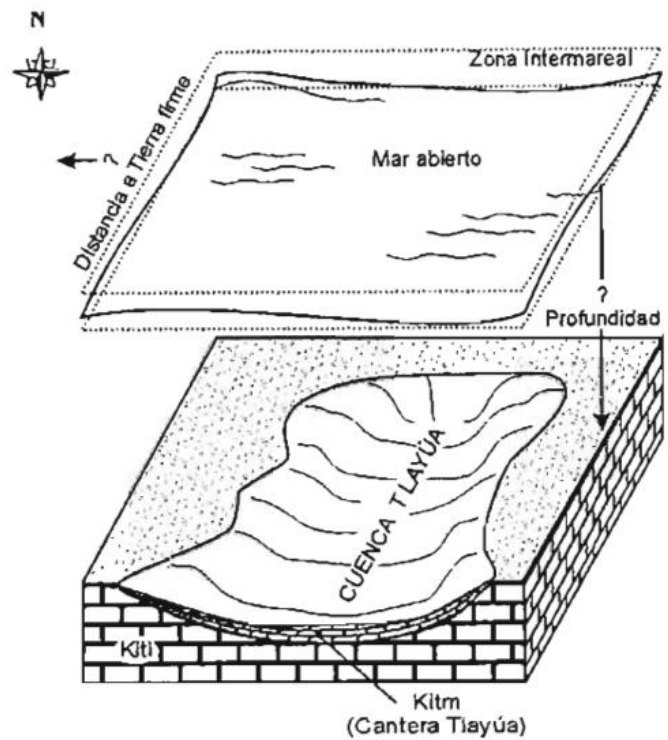
Malpica-Cruz y colaboradores (1989)
y Pantoja-Alor (1992)



Espinosa-Arrubarena y Applegate (1996)



Guerrero-Arenas, 2004



Kashiyama y colaboradores (2003)

Figura 4. Reconstrucciones paleoambientales propuestas de la Cantera Tlayúa. Tomado de Alvarado-Ortega (2005)

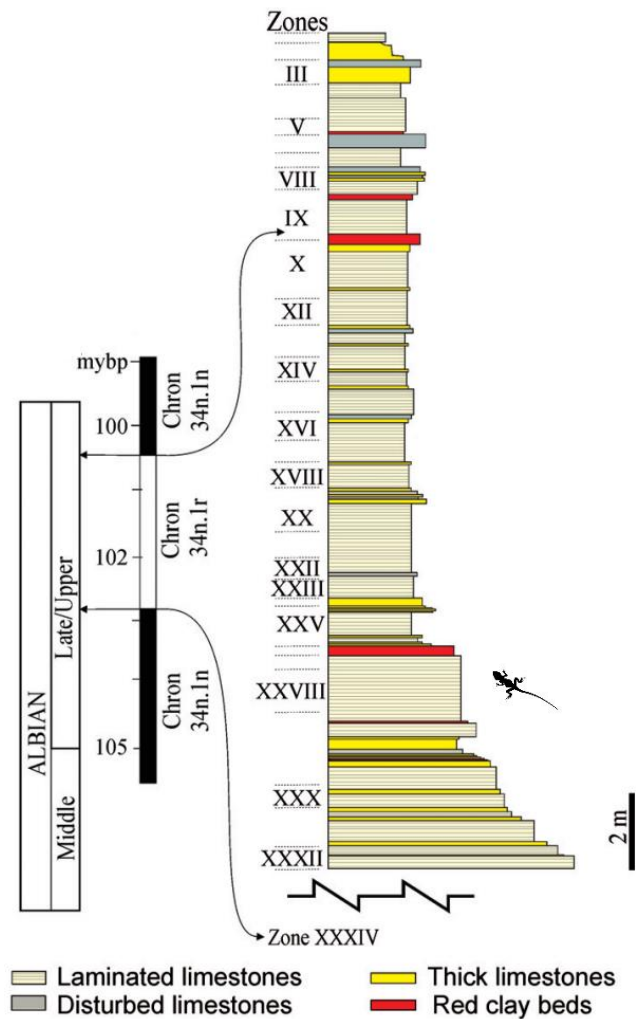


Figura 5. Columna estratigráfica del Miembro Medio de la formación Tlayúa y la ubicación del fósil estudiado en este trabajo. Tomado y modificado del Alvarado-Ortega y Alves, 2022.

Miembro superior

Consiste en una secuencia de capas medianas a gruesas de dolomía y caliza dolomítica de grano fino de color crema a rosado grisáceo, La dolomita es secundaria y se ha interpretado como producto de la disolución y precipitación del carbonato de calcio en una interfase agua dulce-marina. A este miembro tradicionalmente se le ha asignado una edad de Albiano tardío. Este miembro se encuentra altamente erosionado sin registro fósil excepto miliólidos (Pantoja-Alor, 1992).

JUSTIFICACIÓN

El Cretácico es un periodo importante en la historia evolutiva de los Squamata (Longrich, y colaboradores, 2012) y la Cantera Tlayúa representa una de las pocas localidades Lagerstätten del Cretácico Temprano de Norte América, ya que conserva de forma excepcional restos fósiles, entre ellos de escamados que tienen una gran relevancia evolutiva como lo son *H. mixtecus* y *T. tepexii*. La descripción e identificación del nuevo ejemplar recolectado contribuirá al conocimiento de la diversidad de la paleoherpetofauna de Tlayúa, así como a la historia evolutiva, distribución y diversificación de los escamados durante el Cretácico Temprano.

OBJETIVOS

General:

- Describir e identificar el ejemplar IGM8253 para contribuir y ampliar el conocimiento de la paleoherpetofauna de la formación Tlayúa.

Particular:

- Describir el esqueleto.
- Realizar comparaciones con las dos especies descritas de Tlayúa.
- Realizar comparaciones con los principales grupos dentro de Squamata, así como con diferentes fósiles contemporáneos del continente americano.
- Identificar taxonómicamente al ejemplar IGM 8253.

MATERIALES Y MÉTODOS

El espécimen examinado se encuentra depositado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Con número de catálogo IGM8253 en la Colección Tlayúa, el ejemplar fue colectado de la localidad 2828 en el miembro medio de Cantera Tlayúa en la zona XXVIII.

Preparación del material

La limpieza del ejemplar se realizó de manera química y mecánica. La muestra se encontraba parcialmente limpia por lo que solo se aplicó ácido sulfámico ($\text{NH}_2\text{SO}_3\text{H}$) con ayuda de un pincel fino para retirar los restos de caliza que aún se encontraban adheridos al fósil, se eligió este ácido porque es un ácido débil adecuado para este fin ya que su reacción con el fosfato de calcio (huesos) es prácticamente nulo, en contraste con su rápida reacción ante carbonato de calcio (J.Alvarado, comunicación personal, 21 de enero de 2022; Padilla y colaboradores, 2010). Para ayudar a la reacción del ácido con la matriz rocosa del ejemplar, se utilizó una aguja de disección para retirar cuidadosamente los cristales de caliza, todo esto bajo un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZH10. Posteriormente con un pincel y agua destilada se retiraron los residuos del ácido y se secó con papel absorbente. La hematita se encontraba ligeramente presente sobre los huesos y se retiró sumergiendo el ejemplar en una solución a base de agua y jabón líquido con sosa caústica durante un día y se lavó con agua al retirarlo de la solución (J. Alvarado, comunicación personal, 8 de febrero de 2022).

Fotografía

El espécimen fue fotografiado bajo luz ultravioleta (Figura 6) técnica que facilita la observación de finos detalles anatómicos (Riquelme y colaboradores, 2009; Hone y colaboradores, 2010). Así como también se tomaron fotografías del ejemplar cubierto con

humo de magnesio (Figura 7) que permite observar detalles superficiales del esqueleto y eliminar efectos de color y tener un mejor contraste.



Figura 6. Fotografía bajo luz ultravioleta del objeto de estudio IGM8253.



Figura 7. Fotografía de contraste del ejemplar IGM8253 cubierto con humo de magnesio.

Dibujo

La observación de detalles y obtención de dibujos se realizó mediante el uso de cámara lucida y herramientas digitales como el programa CorelDRAW 2021 e Inkscape.

Acrónimos

Las abreviaturas institucionales en este trabajo son: Instituto de Geología UNAM (IGM). **CNP**, Colección Nacional de Paleontología. **CT**, Colección Tlayúa. **Igl.** Instituto de Geología. **UNAM**, Universidad Nacional Autónoma de México.

Nomenclatura y abreviaciones anatómicas

Los nombres asignados y las abreviaturas adoptadas en este trabajo, para describir las estructuras óseas observadas en el ejemplar IGM8253, fueron tomadas de trabajos similares y libros del mismo grupo taxonómico, como (Cope, 1892; Fontanarrosa, 2018; Gans, 2008a y b; Reynoso, 1999)

Tabla 1. Abreviaturas utilizadas para los nombres de los elementos óseos.

AC- astrágalo-calcáneo	mcIII, IV, V- Metacarpal III, IV, V
An- Angular	mtIII, IV, V-- Metatarsal 3 a 5
AT. -Atlas	m.t- Tuberosidad medial
Art- Articular	Mx- Maxilar
aut.s.- Autotomía caudal	N-Nasal
AX. -Axis	N.cp-Capsula nasal
C- Central	Pat.uln- Patela ulnaris
CB1- Primeros ceratobranquiales	pis- pisciforme
c.h- Cóndilo humeral	Pmx- Premaxilar

cdV- Carpal distal v

cdIV- Carpal distal Iv

CHE- Chevron

Cl- Clavícula

Co- Coronoides

D- Dentario

E.N.- Espina neural

ep. -Epipteroideo

F.la- Fosa labial

fem-Fémur

fib-Fíbula

fr- Frontal

gr.sc- Escamas granulares

hum.de- Húmero derecho

hum.iz- Húmero izquierdo

Hy.App- Aparato hioideo

i-Intermedio

J- jugal

l.t- Tuberosidad lateral

po-Postorbital

r-Radial

Rad-Radio

San-Surangular

Sc. Escápula-coracoides

sq-Escamoso

TD 3,4,5- Tarsal distal 3, 4 y 5

tib-Tibia

tr.pr-Proceso transversal

u-Ulnar

uln- Ulna

III, IV, V-Dígitos III, IV, V

RESULTADOS

Paleontología Sistemática

Lepidosauromorpha Benton, 1983

Lepidosauria Haeckel, 1866

Squamata Oppel, 1811

Huehuecuetzpalli Reynoso, 1998

Huehuecuetzpalli sp.

Material referido: IGM8253, esqueleto casi completo de 99.03 mm de longitud, que conserva tejido blando como escamas, tejido muscular y huesos articulados del lado derecho del cráneo, esqueleto axial y apendicular.

Localidad y edad: Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (Figura 1). Depósitos del Albiano Tardío-Cenomaniano Temprano del miembro medio de la formación Tlayúa (Cantú-Chapa, 1987; Seibertz y Buitrón, 1987a; Pantoja-Alor, 1992; Benammi y colaboradores, 2006; Riquelme y colaboradores, 2021; Solé y colaboradores, 2022).

Descripción general

^{ep} El ejemplar IGM8253 se observa en vista lateral derecha (Figura 8). Tiene una longitud total de 99.03 mm de la punta del premaxilar a la parte posterior de la última vértebra caudal, su cráneo mide 20.91 mm de longitud de la punta del premaxilar al margen posterior del hueso articular y 11.56 mm de alto, lo que representa el 20.2% del tamaño total del cuerpo. El esqueleto poscraneal mide 80 mm de longitud. El fósil está casi completo y articulado, conserva elementos del cráneo, parte del esqueleto axial como 29 vértebras, huesos chevrones, costillas y en un estado de conservación pobre la cintura pélvica y la torácica. El esqueleto apendicular está representado por los húmeros derecho e izquierdo, radio, ulna, carpales, metacarpales y falanges del miembro derecho. Así como elementos de la extremidad posterior derecha como el fémur, tibia, fíbula, tarsales y metatarsales. En la región gular se conservan pequeñas escamas redondeadas, así como tejido blando en la parte dorsal del cráneo y en la región ventral del ejemplar.

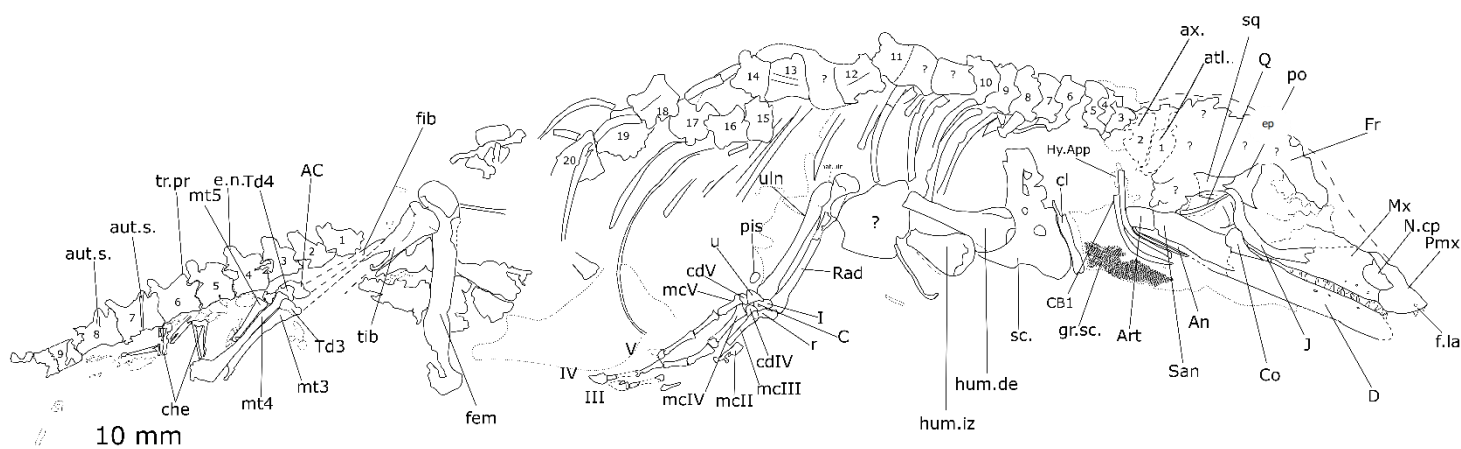


Figura 8. Dibujo general del ejemplar IGM8253, obtenido a partir de la figura 9.

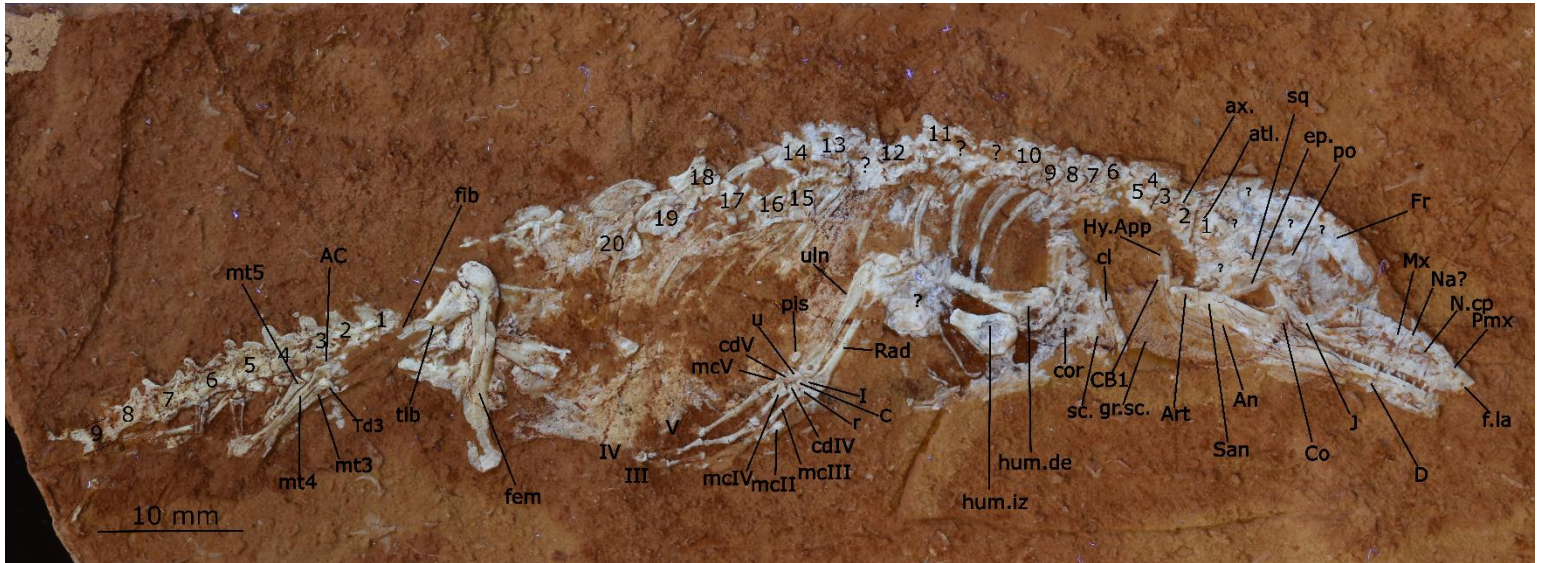


Figura 9. Fotografía de ejemplar IGM8253 sin dibujo con señalamiento de cada hueso visible

Tabla 2. Medidas en milímetros de los diferentes elementos esqueléticos de IGM8253

<i>Elementos esqueléticos</i>	<i>Medidas</i>
Longitud total	99.03
Longitud del cráneo	20
Longitud del esqueleto poscraneal	80
Ancho del cráneo	11.56
Longitud del hocico	8.31
Longitud de la cápsula nasal	2.17
Longitud de la órbita ocular	5.29
Longitud del premaxilar	5.29
Ancho del premaxilar	3.47
Longitud del maxilar	9.78
Ancho del maxilar	2.86
Longitud del posorbital	3.06
Ancho del posorbital	1.78
Longitud del yugal	5.46

Ancho del yugal	0.95
Longitud del escamoso	2.67
Ancho del escamoso	1.37
Longitud del epipteroideo	3.64
Longitud del dentario	11.64
Ancho del dentario	2.13
Longitud del coronoides	2.96
Ancho del coronoides	1.58
Longitud del surangular	6.33
Ancho del surangular	2.05
Longitud del angular	8.88
Ancho del angular	0.57
Longitud del articular	1.96
Ancho del articular	1.53
Alto promedio de vértebras cervicales	2.84
Longitud promedio de las costillas	6.21
Ancho promedio de las costillas	0.56
Longitud de húmero derecho	7.60 (11.9) aprox.
Ancho transversal proximal de la cabeza humeral derecha	3.38
Longitud de húmero izquierdo	4.69
Ancho transversal proximal de la cabeza humeral izquierda	3.00
Longitud del radio	10.53
Ancho transversal proximal del radio	1.74
Longitud de la ulna	9.19
Ancho transversal proximal de la ulna	1.25
Ulnar (largo/ancho)	1.26/0.84
Central (largo/ancho)	0.65/0.43
Pisciforme (largo/ancho)	0.86/0.58
Intermedio (largo/ancho)	0.67/0.64

Radial (largo/ancho)	1.32/0.60
Carpal V	0.84/0.57
Carpal IV	0.78/0.77
Longitud metacarpal V	1.84
Longitud metacarpal IV	3.57
Longitud metacarpal III	2.96
Longitud del fémur	14.90
Longitud de la tibia	(11.74) aprox.
Longitud metatarsal V	3.42
Longitud metatarsal IV	6.76
Longitud metatarsal III	6.31

Cráneo

El cráneo, con 20 mm de longitud presenta un hocico largo de 8.31 mm de largo que abarca desde la punta del premaxilar hasta al margen anterior de la órbita ocular, que representa el 41.5 % de la longitud total del cráneo, esta medida debe tomarse con precaución ya que, en la región anterior a la órbita ocular, el ejemplar se encuentra muy aplastado y fragmentado. La órbita ocular es grande, mide 5.29 mm de alto, delimitada por los huesos yugal, postorbital y el frontal, aunque en este último no se observan detalladamente sus límites por la mala conservación. La cápsula nasal es amplia de 1.52 mm de alto y 2.17 mm de ancho delimitada por los huesos premaxilar y maxilar. En la mandíbula se conservan el dentario, coronoides, surangular, angular y articular. También son observables algunos elementos del arco visceral como el aparato hioideo. A continuación, se describen y se esquematizan en la figura 10 las características más sobresalientes de cada uno de los elementos óseos visibles del cráneo.

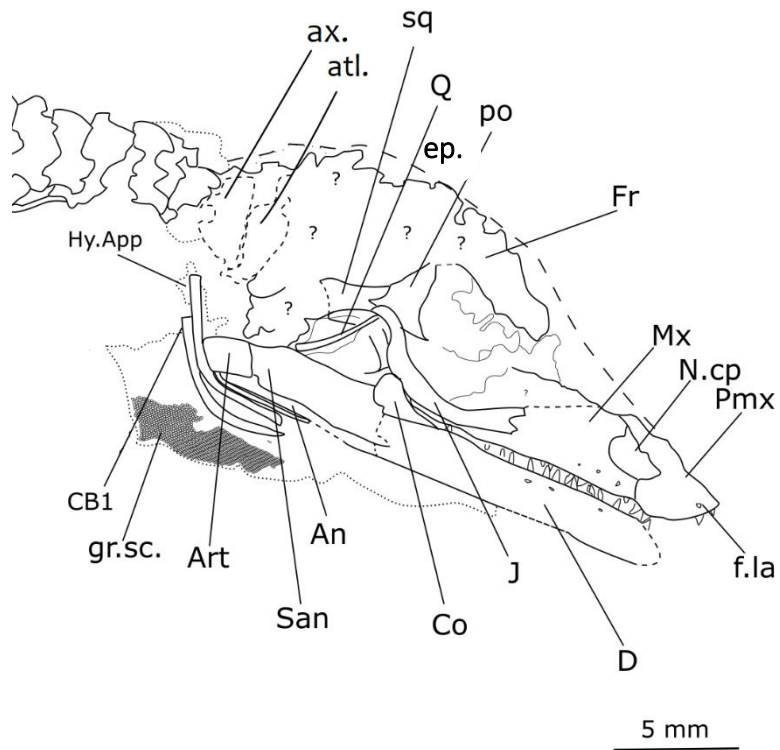


Figura 10. Dibujo del cráneo de IGM8243, obtenido a partir de la figura 11.

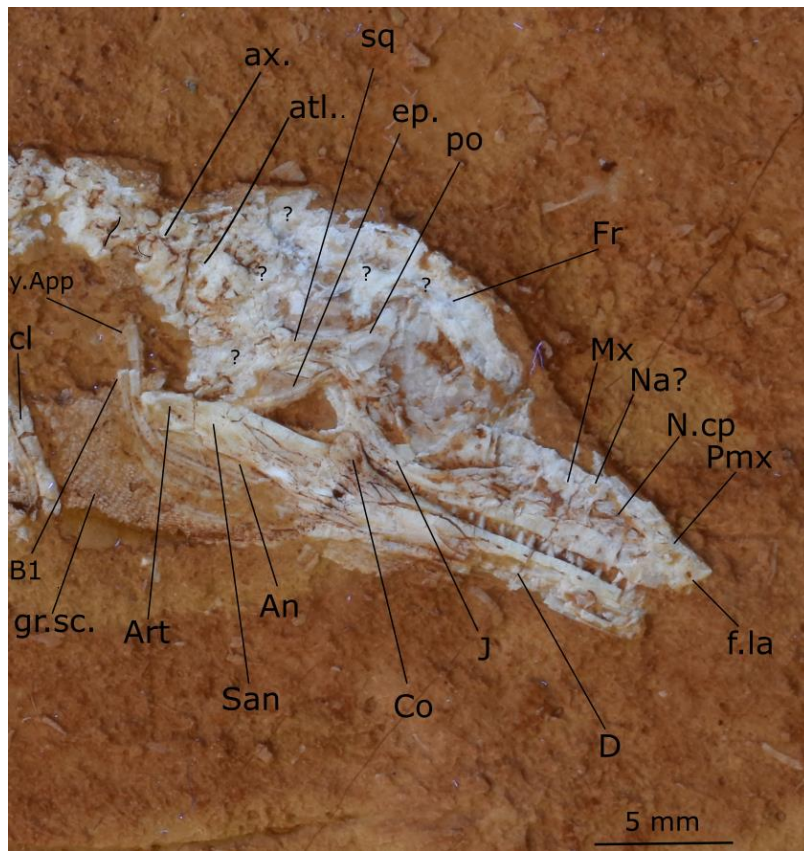


Figura 11. Acercamiento del cráneo de (IGM8253) Fotografía UV.

Premaxilar: Es el hueso más anterior del cráneo, de manera general es un hueso amplio en forma triangular de 5.29 mm de alto y 3.47 mm de largo que se extiende anteroventralmente a la cápsula nasal. Tiene un proceso nasal ascendente alargado con el borde dorsal plano en la parte más alta e inclinado y semicurvo posteriormente en la parte más anterior de este margen. El margen anterior es semirrecto inclinado posteriormente lo que agudiza la forma de la punta anterior del hueso. El margen ventral redondeado con 4 dientes cónicos y puntiagudos dirigidos posteriormente y un foramen labial paralelo al margen ventral. El margen posterior forma parte del proceso lateral y tiene contacto con el maxilar y forma el borde anterior de la cápsula nasal.

Nasal: Este hueso se observa ampliamente fragmentado, sin embargo, forma posterodorsalmente la órbita de la cápsula nasal y se distingue una pequeña sutura anteroventral que tiene contacto con el maxilar y dorsalmente tiene contacto con el premaxilar.

Cápsula nasal: La cápsula nasal es un orificio amplio delimitado anterodorsalmente por el premaxilar que por ser un hueso alargado le da a la cápsula nasal una posición más retraída hacia la parte posterior. Posterodorsalmente está formada por el hueso nasal y posteroventralmente la delimita el maxilar.

Maxilar: El maxilar es un hueso amplio de 9.78 mm de largo por 2.86 mm en su parte más ancha. Se encuentra posterior y ventralmente a la cápsula nasal. El margen dorsal es incierto por el mal estado de preservación de la región dorsal del cráneo, no es posible observar las suturas que delimitan esa región. No obstante se observa una pequeña parte de la sutura anterodorsal con el hueso nasal. El proceso anterior está en posición vertical, es corto y recto y tiene contacto con la parte posterior del premaxilar. El margen ventral del maxilar se

extiende por debajo del yugal casi llegando a la altura del coronoides y el margen posterior no está bien definido en el fósil. El margen ventral tiene 5 dientes cónicos puntiagudos. Cuenta con un total de tres forámenes labiales ubicados en la primera mitad del hueso, alineados paralelamente a las series dentales.

Postorbital: Hueso semi-triangular que mide 3.06 mm de alto por 1.78 mm de largo. El margen anterior es cóncavo para seguir con la secuencia circular que da forma a la fosa orbital. El margen dorsal es semirrecto inclinado anterodorsalmente, el margen ventral es también semirecto inclinado de manera opuesta al dorsal. Posteriormente el hueso se agudiza terminando en punta para articularse con el hueso escamoso.

Escamoso: Hueso alargado de forma semi-rectangular de 2.67 mm de longitud. Se articula con el extremo posterior del proceso postorbital. El margen dorsal es recto anteriormente y curvado hacia la zona posterior, el margen ventral es curvo y el margen posterior no está claramente definido.

Epipteroideo: Hueso delgado y alargado en vista lateral y se observa como una línea delgada inclinada anteriormente de 3.64 mm de longitud.

Yugal: Es un hueso que mide 5.46 mm de longitud total y forma la parte ventral de la órbita y se encuentra encima de la mitad posterior del hueso maxilar. El yugal es alargado y delgado en su parte anterior y en la parte posterior está inclinado posteriormente formando una curva hacia arriba. El margen anterior no está bien definido. Dorsalmente es cóncavo, la curva del extremo posterior tiene contacto con el postorbital y el escamoso, el margen ventral es paralelo al dorsal y tiene contacto con el maxilar y coronoides donde inicia la curvatura posterior.

Mandíbula

Dentario: Hueso que mide 11.64 de longitud y ocupa la mayor parte de la mitad anterior de la mandíbula. Tiene una forma alargada, conservando bien la parte posterior y la parte anterior se encuentra fragmentada. El margen anterior es redondeado, el margen dorsal es recto con 15 dientes cónicos semi puntiagudos dirigidos ligeramente hacia la parte posterior. El margen ventral es recto paralelo al dorsal dándole una forma rectangular al dentario. La sutura con el hueso surangular y angular no es clara. En la mitad anterior del dentario en la parte dorsal presenta tres forámenes mandibulares visibles y uno no bien definido.

Coronoides: Hueso que mide 2.96 mm de largo y 1.58 mm de ancho. Tiene un proceso dorsal alto, amplio y redondeado que tiene contacto con el yugal. El proceso labial se extiende y se agudiza anteriormente sobre el dentario. El margen anteroventral con el dentario es recto y el margen posteroventral con el surangular es convexo y finalmente el margen posterior es curvo, lo que le da la forma redondeada al proceso bajo.

Surangular: Hueso que mide de longitud 6.33 mm y 2.05 mm de ancho. Presenta una forma rectangular y ocupa la mayor parte de la mitad posterior de la mandíbula. Se extiende anteriormente igual que el angular, pero no tanto como el coronoides. Anteriormente articula en escuadra con el hueso coronoides y con el proceso posterodorsal del hueso dentario pero las suturas no son claras. El margen dorsal se encuentra ligeramente sinuado; cóncavo anteriormente y convexo posteriormente. La sutura con el angular es recta y el margen posterior está ligeramente inclinado hacia la parte anterior de la mandíbula.

Angular: Hueso que mide 8.88 mm de longitud y 0.57 de ancho, presenta una forma alargada y solo conserva la parte anterior y posterior. Dorsalmente la sutura con el surangular

es recta y la sutura con el articular se encuentra inclinada posteriormente; anteriormente articula con el proceso posterodorsal del hueso dentario. El margen ventral es recto y el posterior es semiredondeado.

Articular: Hueso que mide 1.96 mm de largo y 1.53 mm de ancho. Presenta una forma cuadrada con el margen dorsal recto y la sutura con el surangular se encuentra inclinada anteriormente. La sutura ventral está ligeramente inclinada posteriormente y el margen posterior se encuentra inclinado anteriormente con el proceso retroarticular poco desarrollado.

Aparato hioideo: El sistema hioideo incluye un par de primeros ceratobranquiales en forma de L, ubicados en la parte más posteroventral del cráneo, inmediatamente después del articular y el margen ventral del angular el primero de 7.07 mm de longitud y 0.48 mm de ancho, el otro tiene una longitud de 6.03 mm y 0.43 mm de ancho.

Dentición: Se distinguen en total nueve dientes cónicos y puntiagudos, tanto en el maxilar como en el premaxilar. Estos son de tamaño similar a lo largo de toda la serie dental, aunque en la parte más anterior del premaxilar hay dos muy pequeños. En el dentario se observan 15 deintes también cónicos y puntiagudos, ligeramente dirigidos hacia atrás.

Por el estado de conservación, los dientes se observan solo en vista lateral y no es posible obtener ampliamente detalles de su anclaje. La parte más anterior del dentario se encuentra fragmentada.

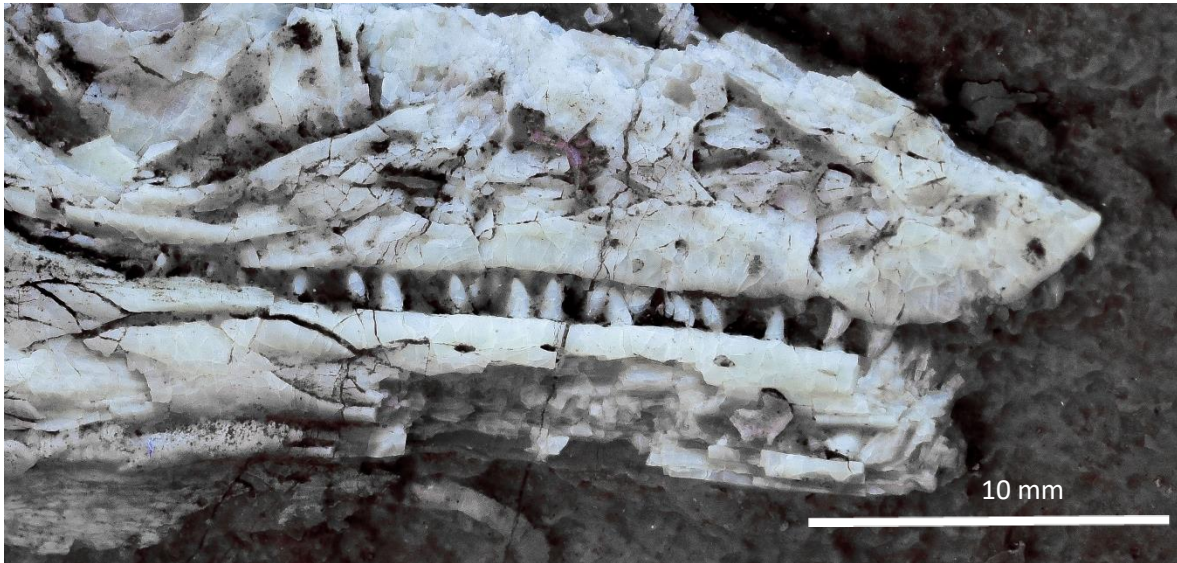


Figura 12. Fotografía de contraste de la dentición del ejemplar IGM8253.

Esqueleto axial

La mayor parte de la columna vertebral tiene un mal estado de preservación, sin embargo, se distinguen 29 vértebras (Figura 13). Se observan seis vértebras cervicales angostas y alargadas en vista lateral con costillas a partir de la vértebra número seis; el atlas y axis son visibles, aunque no es posible identificar sus límites. Posteriormente se distinguen 14 vértebras presacrales, a partir de la número siete hasta la número 10 en vista lateral con espinas dorsales altas que ocupan la mayor parte dorsal de la vértebra, las precigapófisis son cortas, ligeramente inclinadas anteriormente y tienen un margen ventral convexo. A partir de la vertebra 11 hasta la 20 se observan en vista dorsal y finalmente se observan nueve vértebras caudales en vista lateral.

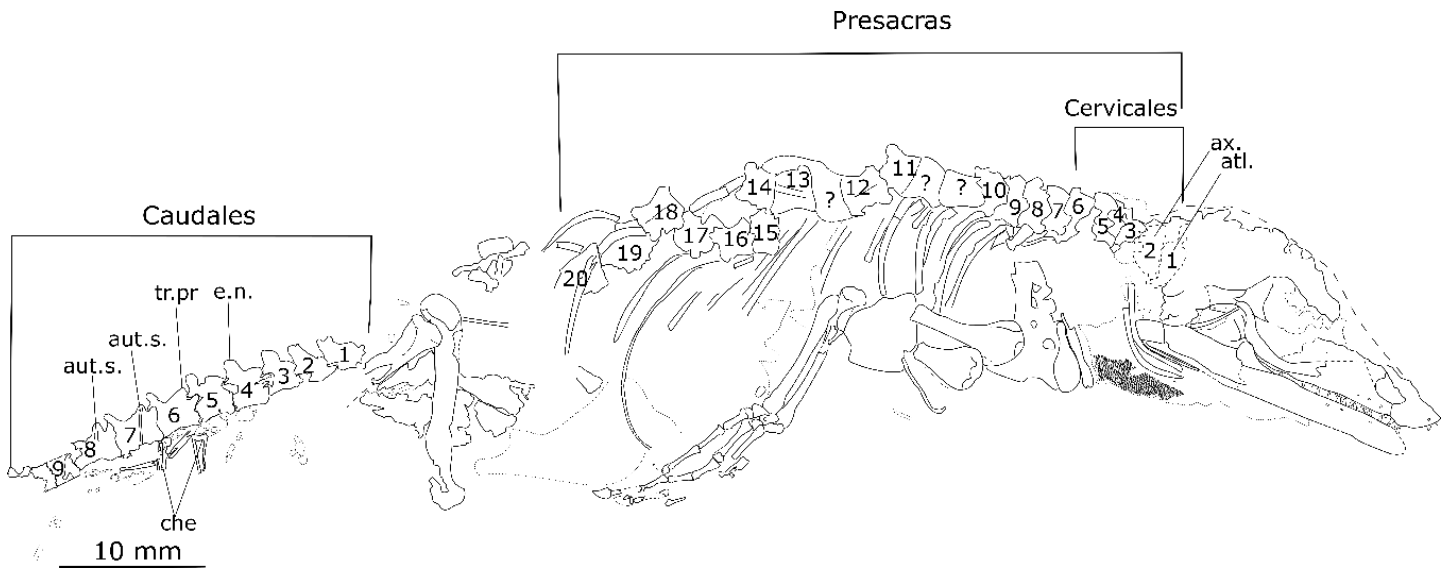


Figura 13. Dibujo de señalamiento del número de vértebras presacrales, cervicales y caudales, obtenido a partir de la figura 14.

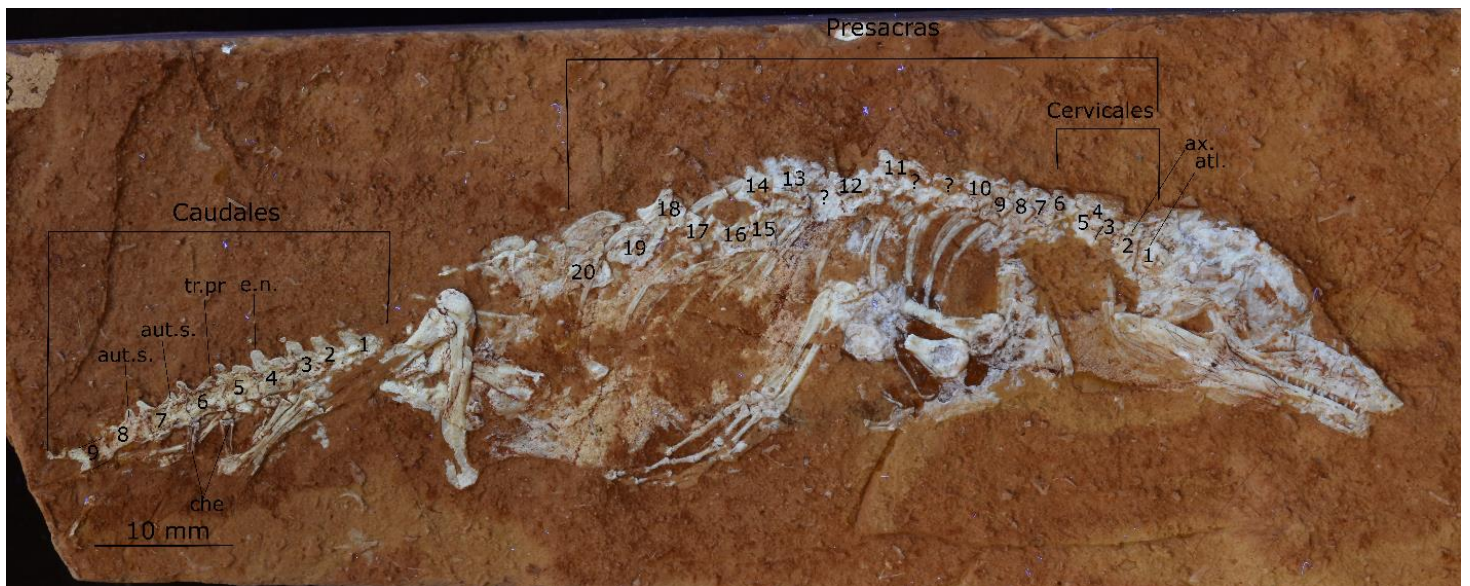


Figura 14. Fotografía UV donde se señalan las regiones de la columna vertebral del ejemplar IGM8253.

Las primeras dos vértebras caudales (Figura 15) Tienen los cuerpos vertebrales fragmentados con espinas neurales bien desarrolladas que se dirigen dorso posteriormente. Tienen precigoapófisis cortas, anchas y ligeramente redondeadas, poscigoapófisis cortas y rectas con terminación puntiaguda.

Las siguientes tres vértebras caudales son más alargadas que las anteriores, tienen una espina neural que se dirige dorsalmente con el margen dorsal redondeado, ubicada posteriormente al proceso transversal poco desarrollado. Los centrums son rectangulares con el margen ventral ligeramente convexo, las precigoapófisis son largas y redondeadas dirigidas dorsoanteriormente. Las poscigoapófisis se encuentran en la parte dorsal del arco neural y son cortas y redondeadas, dirigidas posteroventralmente, la última de estas tres vértebras presenta un proceso transversal poco desarrollado.

A partir de la sexta vértebra caudal, la espina neural es cada vez más reducida, con el margen dorsal redondeado y los procesos transversales en forma cónica gradualmente más desarrollados que en las anteriores. Las precigoapófisis y poscigoapófisis son también cada vez más reducidas y en dirección anterodorsal. Los centrums son cada vez más largos y angostos.

A partir de la séptima vértebra caudal están presentes los tabiques de autotomía caudal dividiendo la vértebra a casi la mitad desde el proceso transversal hacia el margen ventral del centrum. Las últimas dos vértebras caudales se encuentran fragmentadas, la penúltima conserva sólo la parte anterior y posterior del centrum y el arco neural está ausente.

Se conserva un chevron aislado que está situado debajo de la articulación de la quinta y sexta vértebra caudal. Presenta la parte proximal en forma de rectángulo con el margen dorsal convexo y el ventral cóncavo, los márgenes anterior y posterior son rectos de los que salen dos expansiones paralelas que convergen al final. Hay un segundo chevron que conserva un fragmento de la parte proximal y fragmentos de las expansiones. Se encuentra orientado dorsoventralmente por debajo de la articulación entre la sexta y la séptima vértebra caudal.

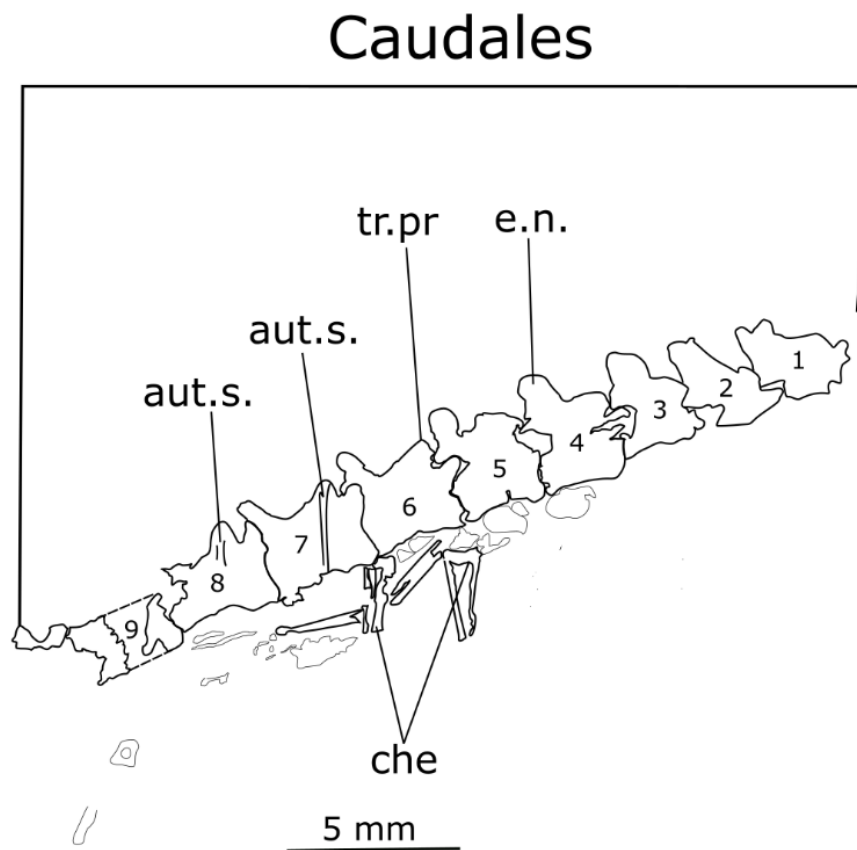


Figura 15. Dibujo de vertebras caudales obtenido de la figura 16, en las que se observan estructuras óseas como: e.n. (espina neural), tr.pr (proceso transversal), aut.s (tabiques de autotomía caudal) y che (huesos chevrones)

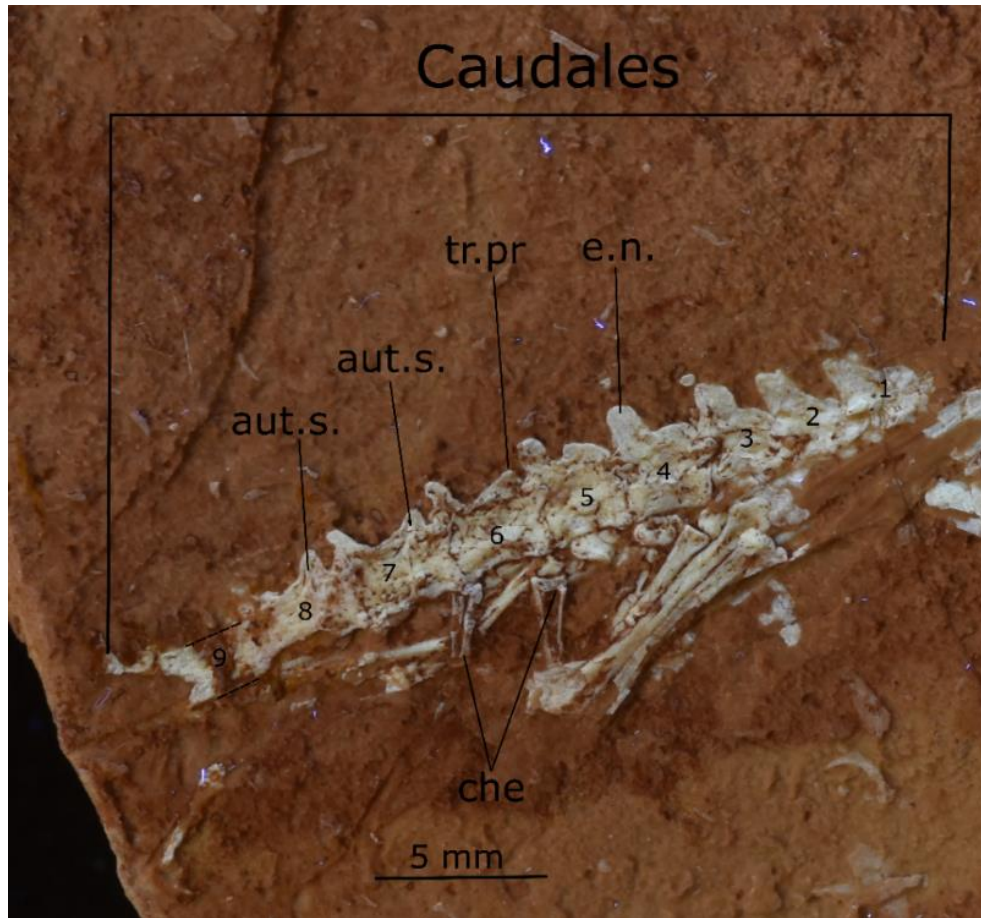


Figura 16. Fotografía UV de la región caudal del ejemplar IGM8253, en la que se señalan las estructuras óseas visibles.

Las costillas tienen una medida promedio de 6.21 mm de longitud y 0.56 de ancho, están presentes desde la tercera vértebra cervical visible, las costillas uno, dos y seis están articuladas con las vértebras en la región ventral en donde se encuentra la diapófisis. El resto de las costillas se encuentran desarticuladas y fragmentadas.

Esqueleto apendicular

Es visible la cintura pélvica, sin embargo, la definición de la articulación entre la escápula y el coracoides no es visible por su mala preservación.

Se conserva la tercera parte proximal de los dos húmeros. El húmero derecho se encuentra en vista ventral, con una cabeza muy redondeada de 3.46 mm de ancho (Figura 17). La parte de la diáfisis conservada es angosta y mide 1.14 mm en su parte más angosta. El húmero izquierdo se encuentra en vista dorsal y esta fragmentado casi inmediatamente después de la cabeza. La cual mide 2.97 mm de ancho. La parte más estrecha de la diáfisis mide 1.19 mm de ancho.

El radio tiene una longitud total de 10.53, una epífisis proximal expandida de 1.74 mm de ancho, en forma de cúpula, la faceta articular proximal es ligeramente convexa. En el margen proximal el borde lateral está más pronunciado que el mesial y presenta dos caras articulares. La diáfisis mide 0.61 mm de ancho y está ligeramente curvada, presenta una protuberancia mesial a la altura donde termina la epífisis de la ulna y por debajo de la protuberancia se encuentra fragmentada. La epífisis distal está menos extendida que la proximal y articula con el hueso intermedio y radial.

La ulna está ligeramente sinuada mide 9.19 mm de longitud total, presenta la patela ulnaris puntiaguda fusionada con el proceso olecranon y es difícil de diferenciar las suturas entre ellos. La diáfisis es ligeramente curva y más ancha que la del radio con 0.85 mm de ancho. La articulación distal tiene una forma redondeada, ligeramente extendida mesiolateralmente que tiene contacto con el ulnar y el intermedio, lateralmente tiene contacto con la diáfisis distal del radio.

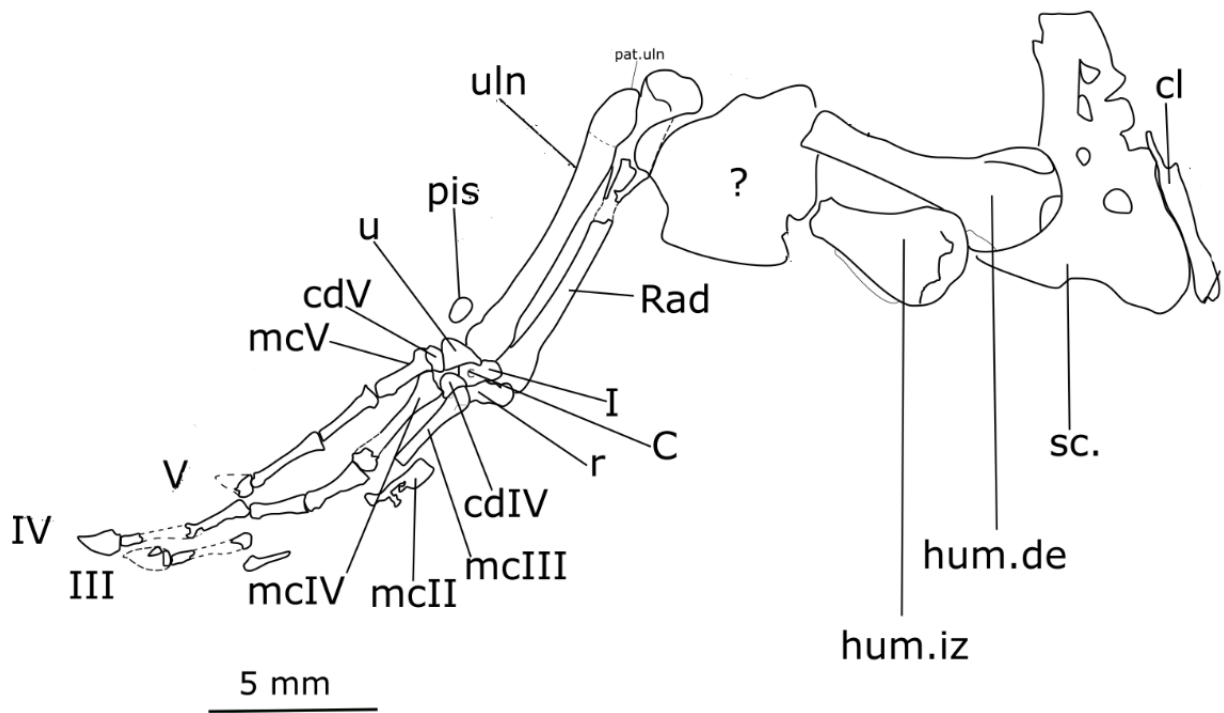


Figura 17. Dibujo de extremidad anterior derecha de IGM8253 obtenido a partir de la figura 18.

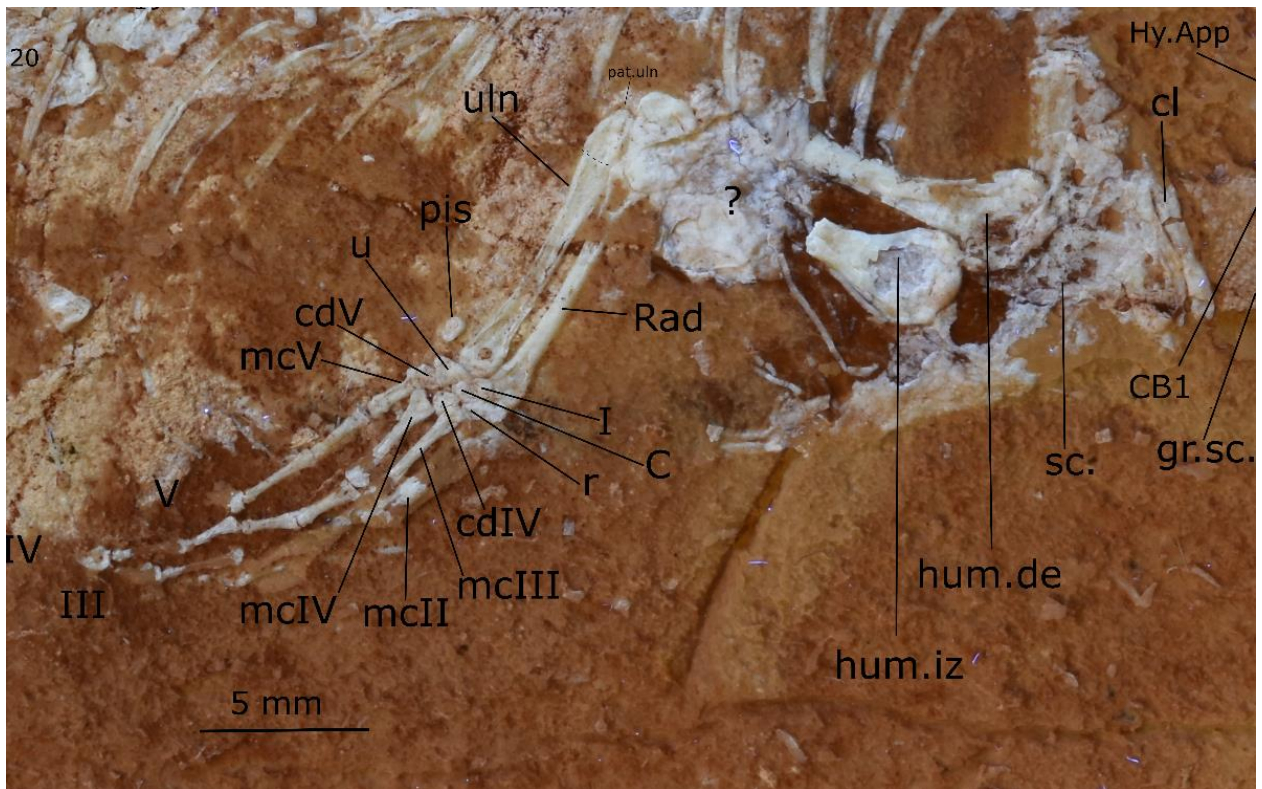


Figura 18. Fotografía UV de la extremidad anterior derecha de IGM8253.

Miembro anterior:

El carpo (Figuras 19 y 20) está formado por el ulnar en forma semi triangular de 0.84 mm de largo y 1.26 mm de ancho. Proximalmente tiene contacto con la ulna, lateralmente con el central e intermedio y distalmente con el carpal V. El pisiforme mide 0.86 mm de largo por 0.58 mm de ancho, presenta una forma ovalada y se encuentra ligeramente desplazado. El central tiene una forma semicuadrada, es más pequeño que el ulnar con 0.43 mm de largo por 0.65 mm de ancho y articula proximalmente con el intermedio, mesialmente con el ulnar, lateralmente con el radial y distalmente con el carpal IV. El intermedio es un hueso circular casi del mismo tamaño que el central con 0.64 mm de largo por 0.67 mm de ancho y articula proximalmente con la ulna y el radio, mesialmente con el ulnar, lateralmente con el radio y distalmente con el central y radial. El radial presenta una forma rectangular de 0.60 mm de largo por 1.32 mm de ancho, dorsalmente articula con el radio, medialmente con el central y ventralmente con el metacarpo III.

El carpal V tiene una forma semiovalada mesiolateralmente y mide 0.57 mm de largo por 0.84mm de ancho. Articula proximalmente con el ulnar y ventralmente con el metacarpo V. El carpal IV tiene una forma semiredondeada, mide 0.78mm de largo por 0.77mm de ancho. Articula dorsalmente con el central, lateralmente con el metacarpo III y ventralmente con el metacarpo IV.

Sólo se encuentran fosilizados los metacarpales II, III, IV y V. El metacarpo II solo conserva un fragmento de la parte distal. El metacarpo III tiene una epífisis proximal redondeada y alargada con una depresión lateral en forma de media luna. Proximomesialmente tiene contacto con el carpal IV y proximolateralmente con el radial. El eje es delgado y está fragmentado distalmente. El metacarpo IV es uno de los más largos, presenta una epífisis

proximal en forma semi triangular con el borde mesial recto y más extenso que el lateral, su faceta articular proximal está orientada ligeramente en diagonal de forma próximo-lateral y el borde próximo lateral tiene contacto con el carpal IV. El eje se hace más delgado hacia la parte media y está fragmentado en la parte distal. La epífisis distal es simiredondeada mesiolateralmente y la faceta que articula con la falange proximal IV es recta y le falta una ligera parte aunque se conserva el molde en el sedimento. El metacarpo V es el más corto de los metacarpales, tiene una faceta articular proximal sinuada que tiene contacto con el carpal V, el borde mesial de la epífisis proximal es redondeado y está más pronunciado que el borde lateral. el eje es corto y ancho en comparación con los demás metacarpales, el borde lateral del eje presenta una pequeña cresta redondeada.

Del dígito V están conservadas dos falanges y más la distal. La falange más proximal del dígito V tiene el extremo proximal expandido mesiolateralmente, el borde que articula con el metacarpo V está ligeramente sinuado, cóncavo anteromesialmente y convexo anterolateralmente. El borde mesial del extremo proximal presenta una forma puntiaguda, mientras que el borde lateral es más amplio y con forma semi redondeada. El eje es cada vez más delgado hacia la parte distal, con los bordes mesial, lateral y distal rectos. La falange más distal es del dígito IV con cuatro falanges alargadas, siendo la epífisis proximal y distal más ancha que la diáfisis. La articulación proximal es plana y la distal es convexa. En la segunda falange del dígito IV se observa la superficie de articulación para la siguiente falange.

Las falanges distales, es decir las garras solo se conservan en el dígito IV y las demás se aprecian impresiones, estas son el doble de ancho de la penúltima falange en la parte proximal

y es puntiaguda en la región distal. Se presentan poco curvadas dando la apariencia general de una gota.

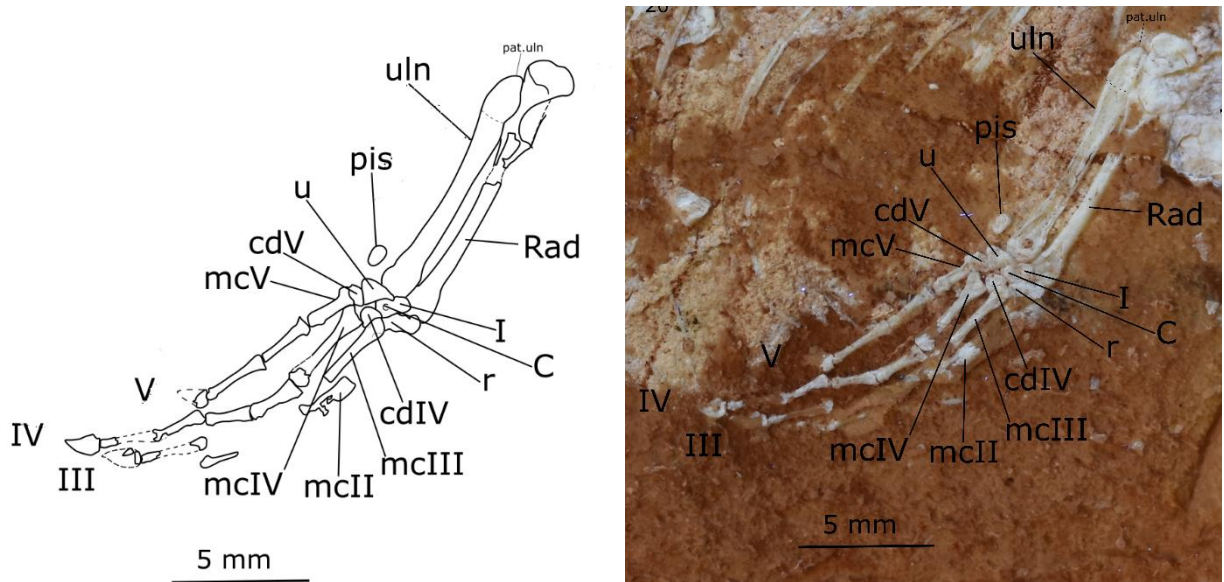


Figura 19 y 20. Dibujo y fotografía UV de la región más distal de la extremidad anterior derecha de IGM8253.

Miembro posterior.

El fémur conservado es el derecho (Figuras 21 y 22) y se encuentra orientado dorsoventralmente en vista lateral. El extremo distal tiene una epífisis redondeada, con una faceta articular semi ovalada que articula con la tibia. La superficie mesial de la diáfisis está ligeramente sinuada, convexa en la parte posterior y cóncava hacia la parte anterior, la superficie lateral también está sinuada contrariamente a su superficie paralela. El extremo proximal del fémur se encuentra fragmentado lo que impide su descripción.

La tibia está en vista anterior, presenta una epífisis proximal expandida mesiolateralmente con la superficie que articula con el fémur ligeramente sinuada y forma dos convexidades, donde la concavidad mesial más pequeña que la lateral. Presenta un proceso tibial proximal a partir del cual mesialmente en la diáfisis presenta una cresta cnemial y la diáfisis se hace

más estrecha hacia la parte distal. Sólo se tiene un fragmento e impresión de la diáfisis de la fíbula y un fragmento de la epífisis distal con una muesca para la articulación con un tarsal.

Se conservan los metatarsales III, IV y V (Figura 20) más o menos completos. El quinto metatarsiano es el más corto, mide 3.42 mm de longitud y se encuentra desplazado distalmente y tiene la epífisis proximal expandida, el hueso se reduce mesiolateralmente en la diáfisis y está fragmentado en el extremo distal. El cuarto metatarsal es el más largo, mide 6.76 mm y es el más completo, presenta una epífisis proximal más extendida mesiolateralmente que la diáfisis, el margen anteroproximal que articula con astrágalo-calcáneo, está ligeramente sinuado, el margen mesial es ligeramente curvado paralelo al margen lateral y el distal no es claro. El tercer metatarsal tiene 6.31 mm de longitud y su contacto con el tarsal distal tres no es claro y se señala con una línea punteada en la imagen, la diáfisis está ligeramente curvada mesialmente y está fragmentada hacia la parte posterior.

El astragalocalcaneum puede visualizarse como un elemento dorsoventral deprimido, con un margen proximal bulboso que forma el margen proximal de la articulación mesotarsiana que hace contacto con posiblemente las epífisis de la fíbula mayormente y la tibia.

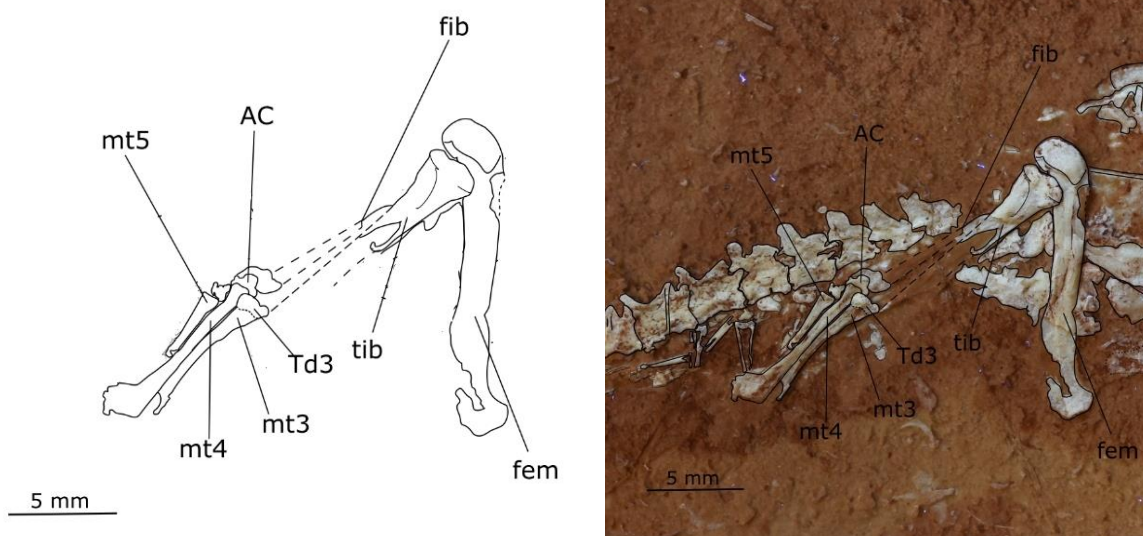


Figura 21 y 22. Dibujo y fotografía UV de la región más distal de la extremidad posterior derecha de IGM8253.

Tabla 3. Comparación entre elementos esqueléticos del ejemplar IGM8253 y *H. mixtecus*.

Carácter	IGM8253	<i>H. mixtecus</i>
Longitud total del ejemplar	99.03 mm	197 mm juvenil
Longitud de columna vertebral presacra.	42.07 mm	75.7 mm adulto, 46.9 mm juvenil
Longitud de la cola.	26.mm	126. 6 mm en juvenil
Longitud del cráneo.	20 mm	32.2 mm adulto, 19.3mm juvenil
Tamaño del hocico respecto al cráneo.	41.5%	Cerca del 50%
Forma del hocico	Puntiagudo.	Puntiagudo semi- redondeado
Tamaño y posición de la cápsula nasal.	Amplia y retraída posteriormente	Amplia y retraída posteriormente
Dientes.	Cónicos y puntiagudos, dirigidos ligeramente hacia la parte posterior del hocico	Pleurodontos cónicos y puntiagudos muy juntos y homogéneos.
Tamaño y forma del premaxilar.	Largo en forma triangular.	Triangular, inusualmente largo, no fusionados.
Número de forámenes labiales del premaxilar.	Uno.	Dos
Dientes del premaxilar	Cuatro dientes visibles, cónicos y puntiagudos.	Seis dientes pleurodontos cónicos en forma de clavija, muy juntos y homogéneos.
Tamaño y forma del maxilar.	Amplio y triangular	Amplio y triangular.
Número de forámenes labiales del maxilar.	Tres	Tres
Dientes del maxilar.	Cinco dientes cónicos.	13 dientes pleurodontos, en forma de clavija.
Forma del yugal.	Curvo en forma de L	Curvo
Forma del postorbital.	Triangular con el margen anterior, ligeramente sinuado y el margen posterior agudizado.	Triangular con el margen anterior sinuado con el margen posterior agudizado en forma de V.
Forma del epiteroideo.	Forma de varilla.	Forma de varilla.
Forma del escamoso.	Semirectangular, con la parte posterior ligeramente más amplia que la anterior.	Forma de T girada horizontalmente.
Forma del dentario.	Amplio, semi-rectangular, proporciones homogéneas. Ocupa la mayor parte de la mitad anterior de la mandíbula.	Semi-triangular, con la mitad anterior ligeramente más delgada. Comprende casi la mitad de la longitud total de la mandíbula
Número de forámenes labiales del dentario.	Tres y uno no bien definido.	Cuatro
Dientes del dentario.	15 dientes cónicos, dirigidos ligeramente hacia la parte posterior.	24 dientes en el espécimen adulto y 19 en el juvenil
Forma del coronoides.	Amplio, semitriangular con el margen dorsal redondeado, anteriormente agudizado.	Corto de forma rectangular (No está bien conservado)
Posición del coronoides	Posteriormente se sitúa entre la parte anterior del surangular y anteriormente posterodorsal al dentario.	Por encima del surangular y termina donde inicia el dentario.

Forma del surangular.	Amplio y rectangular, ocupa la mayor parte de la mitad posterior de la mandíbula.	Semi-triangular, región anterior más amplia que la posterior y ocupa la mayor parte de la superficie lateral del postdentario
Forma del angular.	Rectangular, angosto y alargado.	Expuesto solo en su extremo posterior. Triangular, agudizado en la región anterior.
Forma del articular.	Grande y cuadrado.	Posiblemente roto en ambos especímenes.
Aparato hioideo.	Ceratobranquiales en forma de L.	No observable.
Autotomía caudal.	A partir de la séptima vertebra caudal.	Presentes por detrás de la octava vértebra caudal.
Forma del humero.	Cabeza humeral muy redondeada	Cabeza humeral Semiredonda
Ausencia/presencia del intermedio.	Presente.	No conservado.
Forma de las falanges distales.	Garras en forma de gota	Garras en forma de gota
Fusión del astrágalo calcáneo.	Fusionado	No fusionado

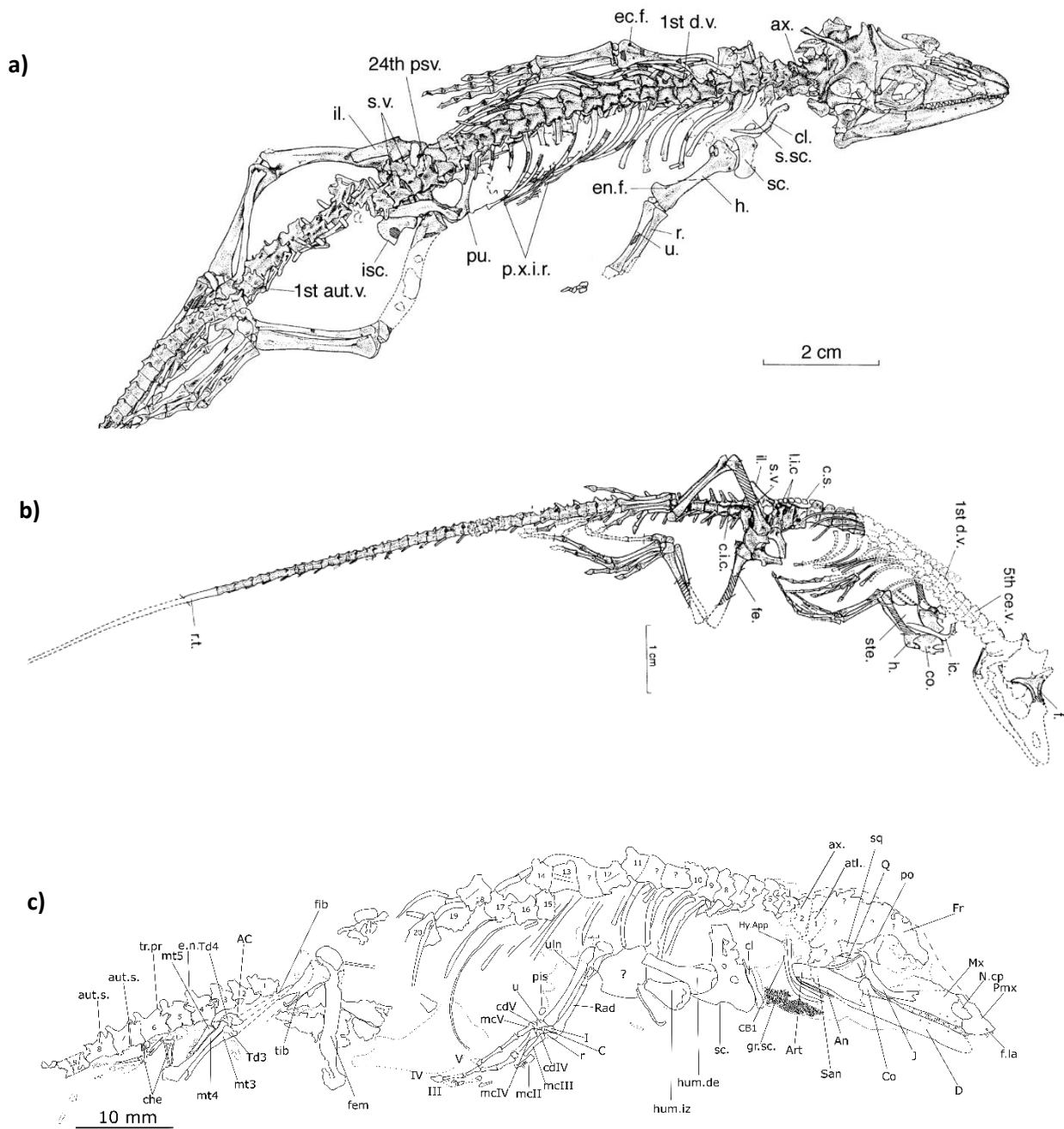


Figura 23. a) esqueleto de *H. mixtecus* ejemplar adulto IGM7389, b) esqueleto de *H. mixtecus* ejemplar juvenil IGM4185, c) esqueleto de IGM825. A y b tomado de Reynoso (1998).

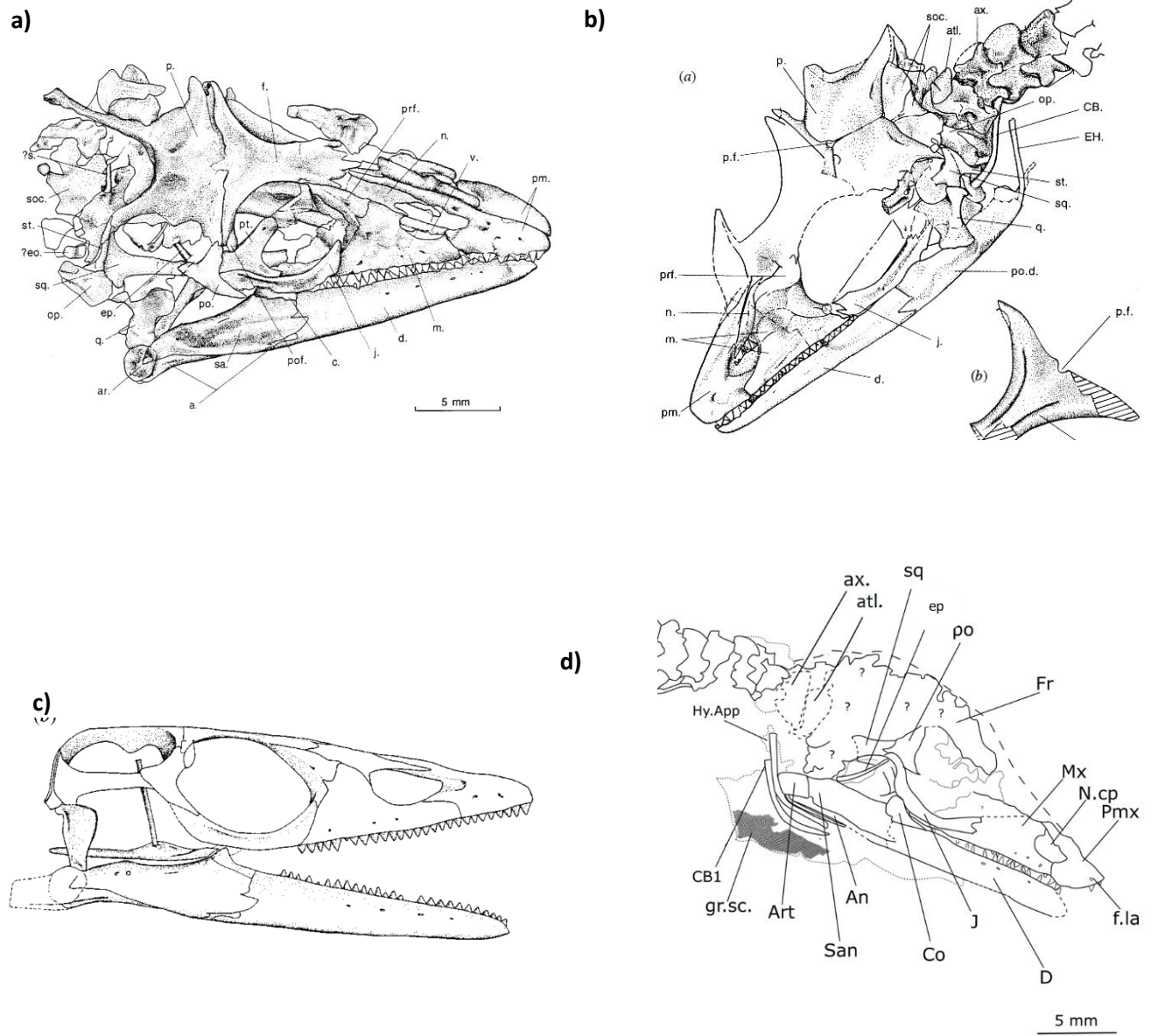


Figura 24. Comparación del cráneo de IGM8253 y *H. mixtecus*; a) ejemplar adulto de *H. mixtecus* IGM7389, b) ejemplar juvenil de *H. mixtecus* IGM4185, c) recreación del cráneo de *H. mixtecus*, d) cráneo de IGM8253. A y b tomado de Reynoso (1998).

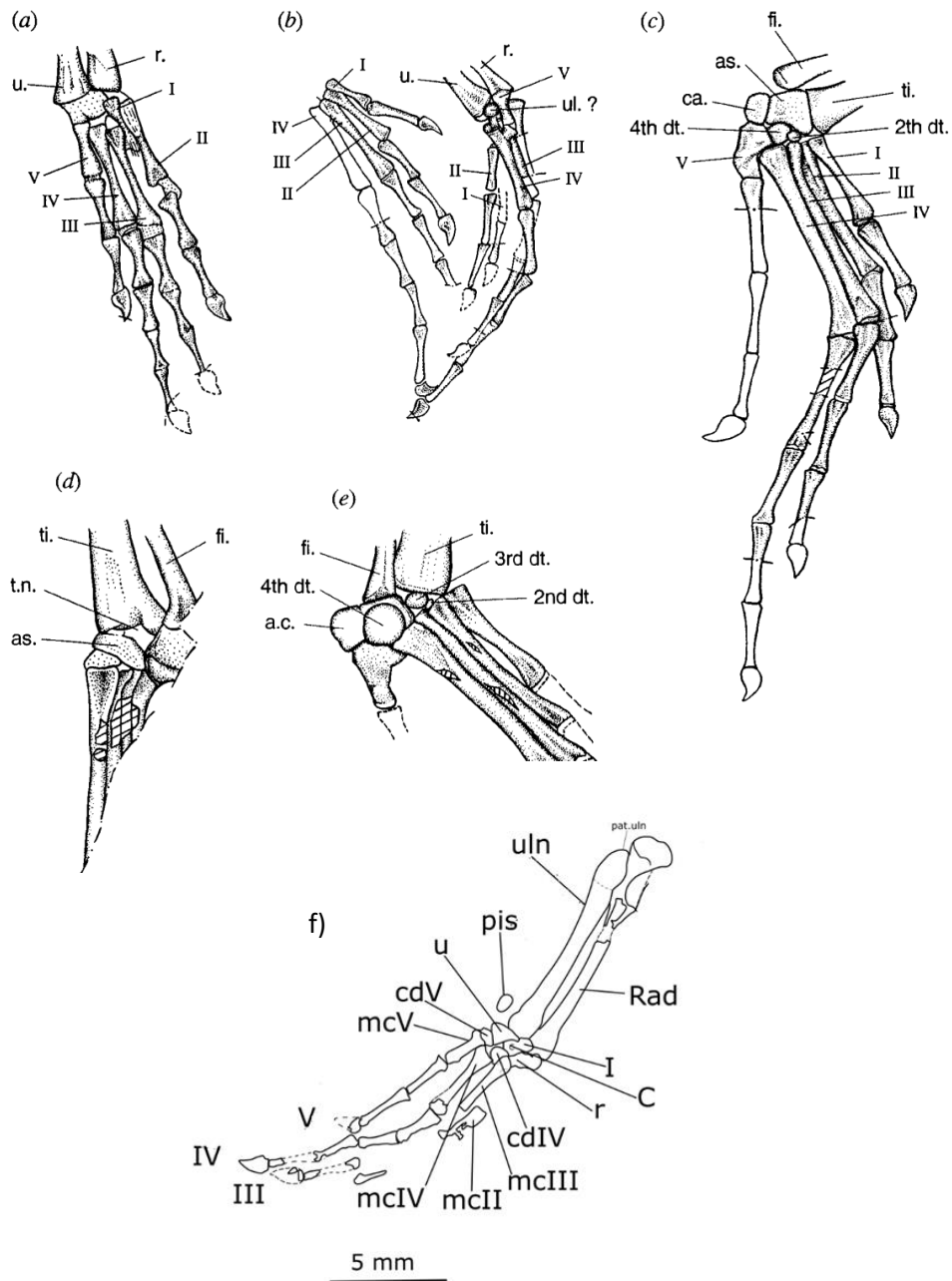


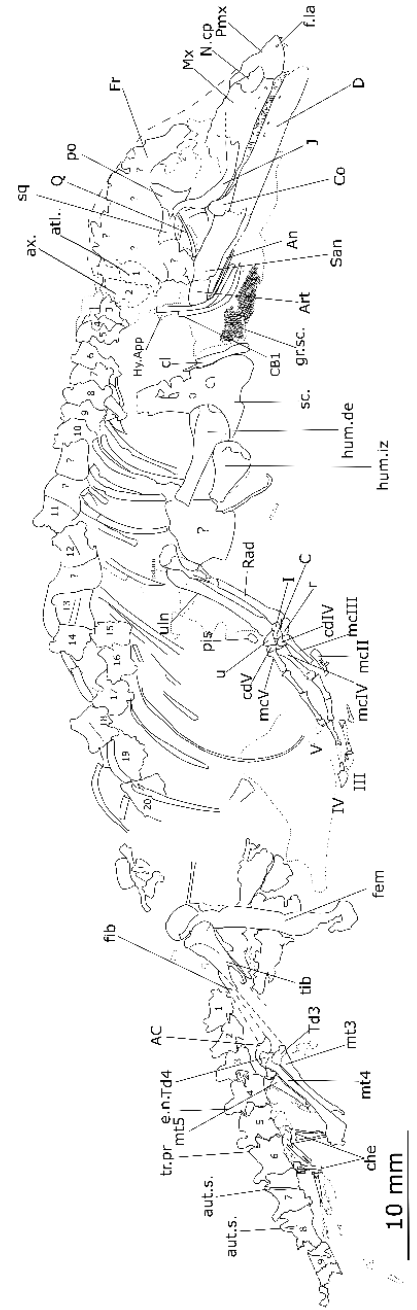
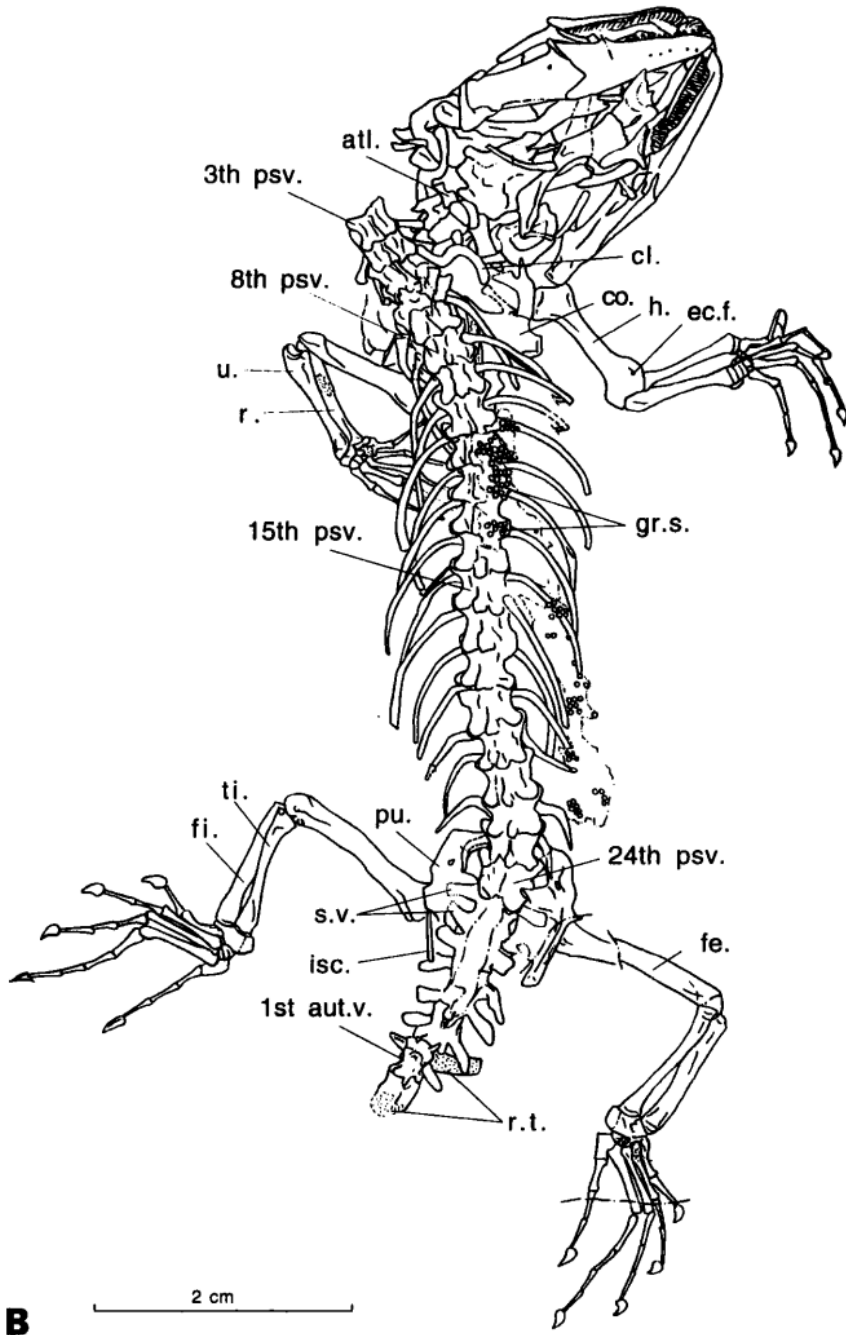
Figura 25. Comparación de manos y pes entre IGM8253 y *H. mixtecus*. a) mano izquierda de *H. mixtecus* IGM7389, b) mano izquierda y derecha de *H. mixtecus* juvenil IGM4185, c) vista ventral del pie izquierdo de *H. mixtecus*, d) articulación tibioastragalar del pie izquierdo de *H. mixtecus*, e)

tarsal y metatarsal del pie derecho de *H. mixtecus* adulto. F) mano derecha de IGM8253. A, b, c, d, e tomado de Reynoso (1998).

Tabla 4. Comparación entre elementos esqueléticos del ejemplar IGM8253 y *T. tepexii*

Carácter	IGM8253	<i>T. tepexii</i>
Longitud total del ejemplar	99.03 mm	-
Longitud de columna vertebral presacra.	42.07 mm	58.4 mm
Longitud de la cola.	26.mm	-
Longitud del cráneo.	20 mm	23.3 mm
Tamaño del hocico respecto al cráneo.	41.5%	Alrededor del 30%
Forma del hocico	Puntiagudo.	Redondeado
Tamaño y posición de la capsula nasal.	Amplia y retraída posteriormente	(No visible)
Dientes.	Cónicos y puntiagudos, dirigidos ligeramente hacia la parte posterior del hocico	Cónicos y ligeramente curvados con puntas afiladas que tienden a ser lateralmente comprimidos posteriormente.
Tamaño y forma del premaxilar.	Largo en forma triangular.	No observable.
Número de forámenes labiales del premaxilar.	Uno.	No observable
Dientes del premaxilar	Cuatro dientes visibles, cónicos y puntiagudos.	13 dientes cónicos y ligeramente curvados con puntas afiladas.
Tamaño y forma del maxilar.	Amplio y triangular	Homogéneo, excepto en la parte posterior, donde se estrecha.
Número de forámenes labiales del maxilar.	Tres	No observables
Dientes del maxilar.	Cinco dientes cónicos.	29 posiciones de dientes, los posteriores del maxilar derecho parecen tener puntas romas.
Forma del yugal.	Curvo en forma de L	Recto en vista ventral a lo largo de la región postorbital. y ligeramente curvado en vista medial.
Forma del postorbital.	Triangular con el margen anterior, ligeramente sinuado y el margen posterior agudizado.	No observable.
Forma del epipteroideo.	Forma de varilla.	Forma de D en vista posterior.
Forma del escamoso.	Semirectangular, con la parte posterior ligeramente más amplia que la anterior.	En forma de J
Forma del dentario.	Amplio, semi-rectangular, proporciones homogéneas. Ocupa la mayor parte de la mitad anterior de la mandíbula.	Triangular con la región posterior más amplia que la anterior.
Número de forámenes labiales del dentario.	Tres y uno no bien definido.	Cinco o seis forámenes.
Dientes del dentario.	15 dientes cónicos, dirigidos ligeramente hacia la parte posterior.	Treinta dientes pleurodontes, estrechamente espaciados, largos

		y en forma de clavija con puntas recurvadas.
Forma del coronoides.	Amplio, semitriangular con el margen dorsal redondeado, anteriormente agudizado.	En forma de pequeña cresta.
Posición del coronoides	Posteriormente se sitúa entre la parte anterior del surangular y anteriormente posterodorsal al dentario.	Anterior al surangular.
Forma del surangular.	Amplio y rectangular, ocupa la mayor parte de la mitad posterior de la mandíbula.	Rectangular, amplio con la región anterior más ancha que la posterior.
Forma del angular.	Rectangular, angosto y alargado.	Pequeño, casi fusionado con el articular y surangular
Forma del articular.	Grande y cuadrado.	No observable.
Aparato hioideo.	Ceratobranquiales en forma de L.	No observable.
Autotomía caudal.	A partir de la séptima vértebra caudal.	A partir de la vértebra caudal proximal 5.
Forma del humero.	Cabeza humeral muy redondeada	
Ausencia/presencia del intermedio.	Presente.	Presente.
Forma de las falanges distales.	Garras en forma de gota	Garras en forma de gota.
Fusión del astrágalo calcáneo	Fusionado	Fusionado.



B

a)

b)

Figura 26. Comparación del esqueleto de a) *T. tepexii* IGM7466, tomado de Reynoso y Callison (2000) y b) IGM8253.

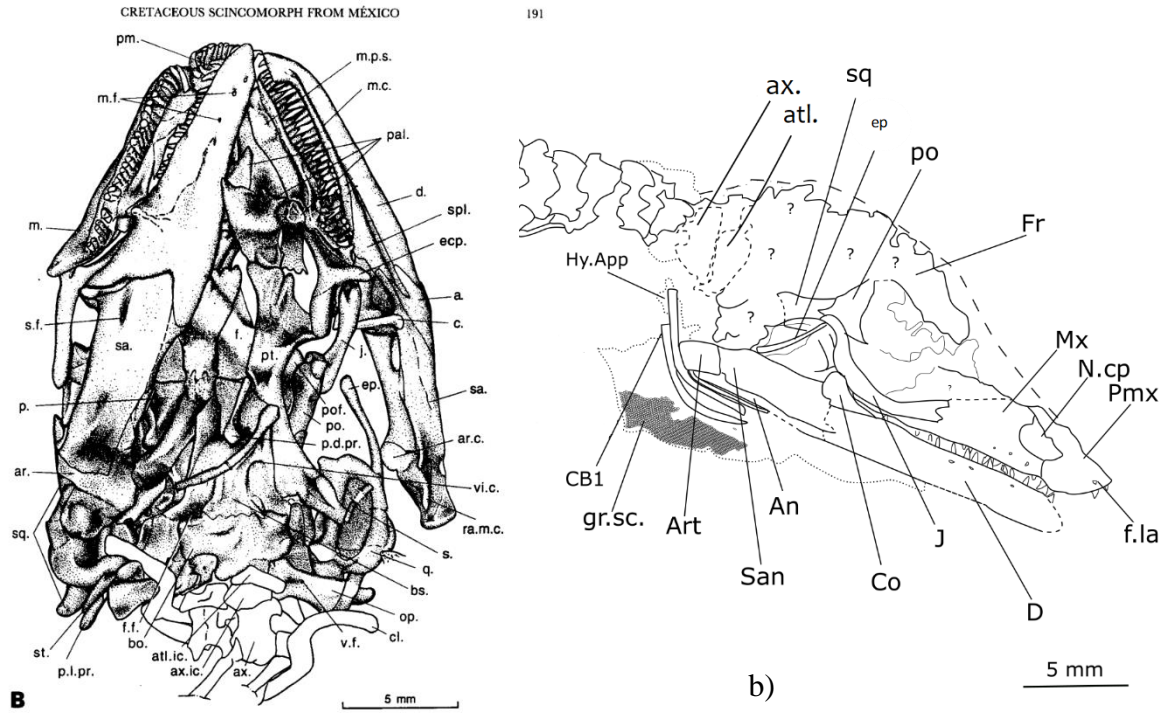


Figura 27. Comparación de cráneos: a) *T. tepexii* IGM7466 tomado de Reynoso y Callison (2000) y b) esquema de cráneo de IGM8253.

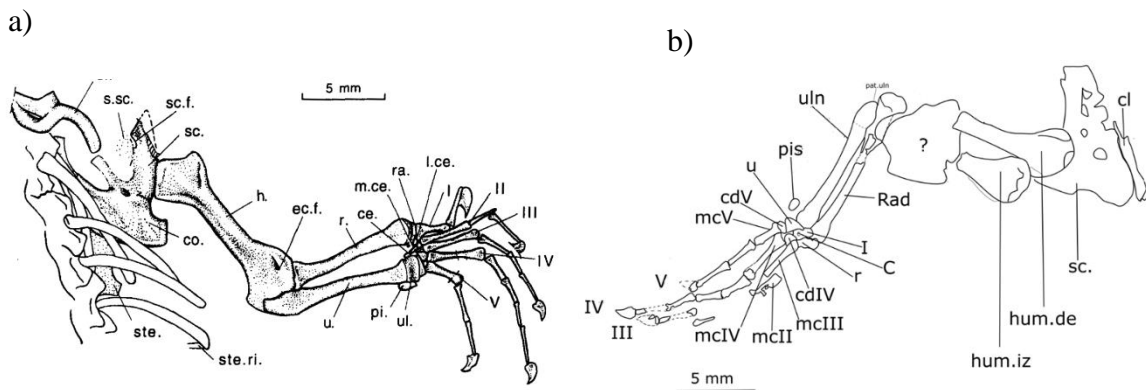


Figura 28. Comparación de las extremidades anteriores de: a) *T. tepexii* IGM7466 tomado de Reynoso y Callison (2000) y b) IGM8253.

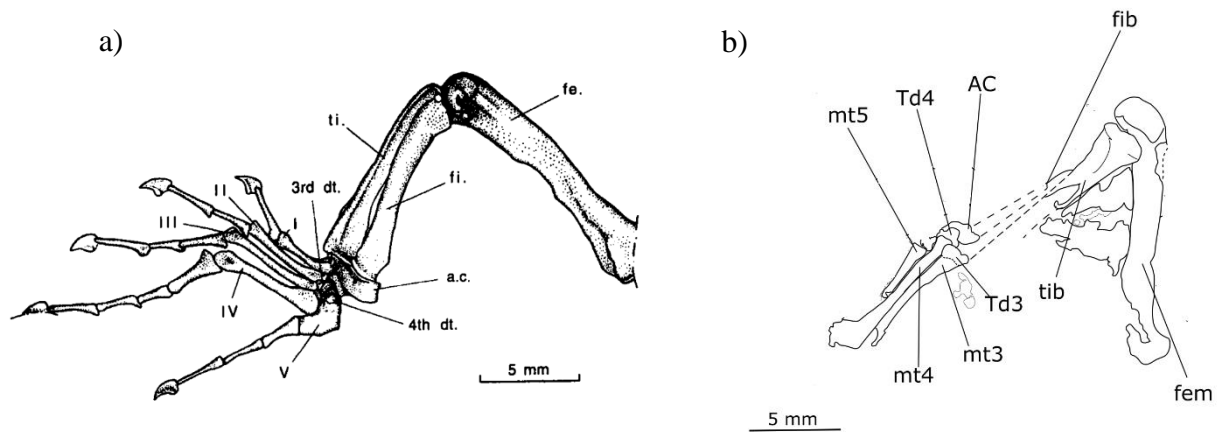


Figura 29. Comparación de extremidades posteriores de: a) *T. tepexii* IGM7466 tomado de Reynoso y Callison (2000) y b) IGM8253.

DISCUSIÓN

Actualmente Lepidosauria es uno de los clados más diversos de reptiles no avianos, comprende más de 11,000 especies nombradas formalmente (Uetz y Hosek, 2021). Tanto datos moleculares como el registro fósil indican que la diferenciación entre Rhynchocephalia (esfenodontes) y Squamata (lagartos y serpientes) ocurrió durante el periodo Triásico. La temprana diversificación evolutiva del grupo se encuentra poco documentada y aunque hay muchos registros de esfenodontes del Triásico, actualmente no hay registros inequívocos de escamados triásicos (Evans, 2003; Evans y Jones, 2010; Jones y colaboradores, 2013). Finalmente, las estimaciones para el grupo corona de Squamata varían entre 179 a 294 millones de años (Evans, 2003; Simões y colaboradores, 2018).

La posición del ejemplar IGM8253 dentro del grupo de Lepidosauria está soportada por la presencia de planos de fractura en las vértebras caudales para el desprendimiento de la cola (autotomía caudal) que Hoffstetter y Gasc (1969) sugirieron como uno de los caracteres diagnósticos del grupo. En el tarso del ejemplar IGM8253, el lateral central se fusiona con el astrágalo y éste a su vez se fusiona con el calcáneo en un solo hueso y el aparato hioideo se encuentra calcificado lo cual es característico de Lepidosauria mientras que en otros reptiles diápsidos el aparato hioideo comúnmente es cartilaginoso y en los lepidosaurios se calcifican mucho antes de que estos organismos alcancen el tamaño corporal máximo (Gauthier y colaboradores, 1988). Dentro de los dos grupos que conforman a Lepidosauria, el ejemplar IGM8253 no pertenece al grupo Rhynchocephalia por la ausencia de caracteres diagnósticos de este grupo como: dientes en forma de cincel fusionados en los premaxilares que forman una estructura similar a un pico y un proceso cuadratoyugal (Günther, 1867).

Las características diagnósticas más obvias del grupo corona de Squamata son: articulación fronto-parietal móvil (modificado en formas fosoriales y mosasauroides); fusión embrionaria de parietales (invertida en algunos gekos, algunos xantúsiidos y *Sineoamphisbaena hexatabularis*); cuadrado móvil con articulación escamosa-cuadrada en forma de clavija (perdido en los camaleones y modificado en las serpientes); pterigoideos y vómeres separados por palatinos (invertidos en algunos anfisbaenios y algunos poliglifanodontinos); estribo muy delgado (invertidos en algunas formas fosoriales); epipterigoideo delgado; fusión embrionaria o postembrionaria temprana (*dibamidos* y algunos xantúsiidos) de exoccipitales y opistóticos; eminencia coronoides formada solo por hueso coronoides (invertida en algunas serpientes y algunos anfisbaenios); intercentro cervical con quilla; todas las costillas (incluidas las cervicales) de una sola cabeza; vértebras procelosas (invertidas en algunos gekos), ausencia de intercentros del tronco (invertidas en algunos gekos y

xantúsiidos adultos); escapulocoracoides emarginados (invertidos en Heloderma, anfisbaenios, camaleones, algunos dolicosaurios, algunos dibámidos y algunos pygopódidos) y ausencia de gastralía. En IGM8253 los caracteres visibles que comparte con el grupo corona son: el epipteroideo delgado y la eminencia coronoides formada solo por el hueso coronoides.

Entre los grupos de escamados que se han reconocido para el Cretácico inferior son: Iguania, Gekkota, Scincomorpha, Lacertiformes, Anguimorpha, Dibamia y Serpientes (Estes, 1983; Conrad, 2008; Evans, 2022). Por lo que se comparó a IGM8253 con los grandes grupos de escamados, siguiendo las diagnósicos de Conrad (2008) y Gauthier y colaboradores (2012).

Iguania puede ser diagnosticado mediante la fusión del premaxilar (premaxilar no pareado); presencia de una tuberosidad prefrontal; procesos ventromediales de los pterigoideos; quillas hipofisarias presentes en las vértebras cervicales; planos de autotomía caudal presentes posteriores a los procesos transversos (Conrad, 2008). La presencia de un contacto sutural suelto entre el postorbitario y el escamoso exclusivo de este grupo; proceso anteromedial del hueso coronoides que encaja en un surco debajo del extremo posterior de la fila de dientes del dentario y envolviendo el margen ventral del borde de soporte de los dientes del dentario; un prefrontal saliente (que a menudo no es evidente en especímenes pequeños) (Gauthier y colaboradores, 2012). El ejemplar IGM8253 no se puede colocar dentro de este grupo ya que por su conservación, la mayoría de las características diagnósticas no son visibles y las que se pueden observar son diferentes, como el contacto entre el coronoides y el dentario que en IGM8253 es posterodorsal al dentario y no entra en un surco a este como en Iguania,

además en IGM8253 los planos de autotomía caudal se encuentran presentes en el proceso transversal de las vértebras caudales y no posteriores a este como en iguánidos.

A Gekkota lo caracteriza el siguiente conjunto de sinapomorfías: frontales fusionados y procesos parietales supratemporales cortos (Conrad, 2008). Además, Gauthier en 2012 consideró las siguientes plesiomorfías para el grupo: la presencia de vértebras anficélicas; una fenestra estapedial; un segundo continuo arco branquial en algunos taxones. Así como sinapomorfías inequívocas para el grupo: procesos suborbitales de frontales fusionados extendidos por debajo del cerebro; agujero parietal ausente; conducto lagrimal encerrado en el prefrontal; yugal sin el proceso dorsal o yugal ausente por completo; angular ausente; cráneo reducido dorsoventralmente con orbitas grandes; sin barras postorbitales y temporales superiores. Además, Gauthier, 2012; Simoes y colaboradores, 2017, comparten varias apomorfías inequívocas del grupo corona de Gekkota como: procesos subolfatorios bien desarrollados de los frontales, rama temporal del escamoso en contacto con el proceso supratemporal del parietal, tabiques de autotomía caudal colocados detrás de las costillas caudales. Dadas las características del grupo no se puede situar al ejemplar IGM8253 dentro de este, ya que IGM8253 tiene un hueso yugal bien desarrollado que forma la parte ventral de la órbita ocular, así como la presencia del hueso angular.

Scincomorfa se caracteriza por la presencia de un paladar secundario rudimentario, la porción sinfisiaria del pubis es más de la mitad de largo que la porción tubercular, presencia de osteodermos compuestos dorsal y ventralmente (Conrad, 2008). Otras características osteológicas que diagnostican a un scincomorfo son: hueso frontal en contacto con el maxilar, separando el nasal del prefrontal, el nasal colinda con el maxilar, la fosa coanal completamente desarrollada en el palatino hasta el final del hueso, clavículas fenestradas y

expandidas proximalmente, proceso sinfisiario del pubis dirigido anteromedialmente (Gauthier, 2012; Sues, 2019). Por la conservación de IGM8253, ninguno de estos caracteres es visible, sin embargo, IGM8253 presenta un premaxilar alargado con narinas retraídas posteriormente, carácter que lo diferencia de cualquier scincomorfo (Reynoso, 1998).

En la formación Tlayúa Reynoso y Callison (2000) describieron un scincomorfo *T. tepexii*. IGM8253 difiere de *T. tepexii* en presentar un hocico largo y puntiagudo con dientes cónicos sin aplanarse. El dentario de IGM8253 es de forma rectangular con tres forámenes labiales, contrario al de *T. tepexii* que es más ancho posteriormente y delgado hacia la parte anterior con seis forámenes labiales (Reynoso y Callison, 2000). La parte del postcráneo también hay diferencias, aunque en ambos ejemplares los elementos carpales: radial, ulnar, intermedium, central medial, central lateral carpianos centrales y el pisiforme estén presentes, de manera general las extremidades de estos difieren en proporción. En IGM8253 las extremidades posteriores son más largas que las anteriores y en *T. tepexii* que es un ejemplar adulto, las extremidades anteriores y posteriores son cortas proporcionalmente al cuerpo (Reynoso y Callison, 2000; Villaseñor y colaboradores, 2021).

Los Lacertiformes también están presentes para el Jurásico-Cretácico (Evans, 2022). Se diagnostican mediante los siguientes caracteres: un yugal que se encuentra mayormente dorsal (en lugar de medial) al maxilar, presencia de una orejera pterigoidea en el cuadrado, fosa aductora expandida, ausencia de un proceso coronoides posterodorsal en el dentario, presencia de un proceso ilíaco anterior (Conrad, 2008). Postfrontal que cubre casi toda la fenestra temporal superior, escamoso casi excluido de la fenestra temporal superior por el postorbital, ectopterigoideo con un proceso posterior prominente, osteodermos individuales dentro de las escamas supraorbitales, osteodermos únicos en las escamas de las mejillas (Gauthier, 2012). No se puede ubicar a IGM8253 dentro de este grupo ya que la mayoría de

los caracteres diagnósticos no son visibles en el ejemplar, pero este si cuenta con el proceso posterodorsal del coronoides en el dentario y la posición del hueso yugal es medial al maxilar.

Anguimorpha se diagnostica ampliamente mediante la presencia osteodermos cefálicos y en la región dorsal del cuerpo, todos en escala epidérmica (Mc Dowell y Bogert 1954); escultura dérmica en el maxilar y la ausencia de un tubérculo en la superficie medial del proceso retroarticular (Conrad, 2008) y la ausencia de un segundo ceratobranquial (Gauthier, 2012). En IGM8253 no se observa escultura dérmica en el maxilar, además se comparó con el anguimorfo contemporáneo de la familia Helodermatidae *Primaderma nessovi* Nydam (2000). Y difiere de este helodermátido por la ausencia de osteodermos fusionados en el maxilar, así como dientes estriados y por la presencia de solo tres forámenes labiales a diferencia de la superficie maxilar de *P. nessovi* que cuenta con siete forámenes labiales, osteodermos fusionados y dientes maxilares finamente estriados (Nydam, 2000). Por lo que no se puede incluir a IGM8253 dentro de este grupo de escamados.

El grupo Dibamidae es controversial entre los análisis filogenéticos existentes, los trabajos morfológicos lo ubican dentro de un grupo de reptiles sin patas junto con serpientes y anfisbaenios (Conrad, 2008; Gauthier y colaboradores, 2012) contrario a los análisis moleculares que apoyan a Dibamidae y Gekkota como los primeros escamosos divergentes (Burbrink y colaboradores, 2021; Pyron, 2013; Pyron, 2017). Las características osteológicas que definen a los dibamidos son: nasal contiguo al maxilar; proyección postparietal del parietal que se extiende medialmente; todo el margen lateral del vómer en contacto sutural con el borde medial de la plataforma palatina del maxilar; palatinos en forma de volutas que forman tubos coanales; agujero óptico ausente; proceso cultiforme ausente;

cuatro vértebras cervicales. La presencia de un amplio agujero óptico en IGM8253 lo excluye de este grupo de escamados ciegos o de visión reducida.

El ejemplar IGM8253 difiere de Serpientes (Conrad, 2008; Gautier y colaboradores, 2012) por la presencia de contactos suturales entre los huesos premaxilar y maxilar; dentario que se extiende posteriormente más allá de la mitad del hueso coronoides; hueso coronoides con proceso posterodorsal en el dentario y finalmente el dentario no se sostiene del hueso sur angular.

En la formación Tlayúa Reynoso (1998) describió un nuevo género y especie Huehuecuetzpalli mixtecus, basado en un ejemplar adulto IGM7289 y un juvenil IGM4185 cuya posición filogenética es controversial. Se la ha considerado como un escamado primitivo o basal y como grupo hermano de los iguanios (Conrad, 2008; Gauthier y colaboradores 2012; Pyron, 2017; Reynoso, 1998).

Los caracteres que soportan a *H. mixtecus* en la base de squamata son: hueso yugal que está completamente expuesto por encima del margen orbital del maxilar; epipterigoideo columneliforme; eminencia coronoides formada únicamente por el hueso coronoides; la presencia de una articulación que se ensambla en el contacto del angular y el margen ventral del dentario y la articulación "fíbula-astragalar" que involucra la mayor parte del extremo distal de la fíbula. Mismos caracteres que están presentes en IGM8253.

Además, IGM8253 comparte con *H. mixtecus* otros caracteres más como son: un maxilar amplio y triangular con tres forámenes labiales; dientes cónicos de tamaño homogéneo; hueso yugal curvo en contacto con el postorbital; el postorbital se agudiza en forma de V

hacia la cara lateral del escamoso, carácter que Gauthier y colaboradores (2012) consideran ancestral, un dentario con cuatro forámenes labiales. Sin embargo, los caracteres más importantes que comparten son: La posición retraída posteriormente de las narinas externas o capsula nasal, causada por el agrandamiento anteroposterior del hueso premaxilar, mismos caracteres que dan un aspecto alargado y puntiagudo al hocico en ambos ejemplares y se consideran caracteres autapomórficos para el género *Huehuetzpalli* (Reynoso, 1998). Por lo que se identifica al ejemplar IGM8253 dentro de este género.

Hay que mencionar que existen diferencias entre los ejemplares descritos de *H. mixtecus* IGM7389 e IGM4185 con IGM8253 como: el tamaño del cráneo y la columna vertebral presacra varía ligeramente entre IGM8253 y el ejemplar juvenil de *H. mixtecus* IGM4185, siendo este último ligeramente más grande que IGM8253 (que se considera un ejemplar maduro por la osificación de los elementos carpales y la fusión de las epífisis de los huesos largos (Maisano, 2002)); otras diferencias son la forma rectangular del dentario de IGM8253 y el dentario semitriangular de *H. mixtecus*; IGM8253 tiene el hueso surangular en forma rectangular, distinto al surangular semitriangular con la región anterior más amplia que la posterior de *H. mixtecus*; en IGM8253 el hueso coronoides tiene contacto con la mitad del margen anterior del surangular y el margen posterodorsal del dentario, tiene un proceso coronoides alto, amplio y redondeado con un proceso labial que se agudiza hacia la parte anterior sobre el margen dorsal del dentario. En la figura 24, en *H. mixtecus* el proceso dorsal del coronoides no se observa por su conservación, sin embargo si se observa detalladamente su contacto ventral únicamente por encima del margen anterodorsal del hueso surangular y extiende anteriormente hasta el contacto con el margen posterior del dentario.

Por lo expuesto en los párrafos anteriores, se asigna a IGM8253 al género *Huehuecuetzpalli* pero dado que presenta sutiles diferencias óseas que podrían deberse a un estado de desarrollo diferente al de los dos ejemplares descritos de *H. mixtecus*, dimorfismo sexual o bien tratarse de una especie distinta, solo se mantiene al ejemplar IGM8253 dentro del género, estudios posteriores podrían definir la especie.

CONCLUSIÓN

La descripción y comparación de los rasgos anatómicos presentes en IGM8253 con los grandes grupos de escamados permiten identificarlo taxonómicamente como un escamado basal por presentar un yugal expuesto por encima del margen orbital del maxilar; cuadratoyugal ausente; epipterigoideo columneliforme; eminencia coronoides formada únicamente por el hueso coronoides; proceso posteromedial coronoides; una articulación que se ensambla en el contacto del angular y el margen ventral del dentario, así como la articulación "fíbula-astrálgalar" involucra la mayor parte del extremo distal de la fíbula. Y no comparte caracteres con los grandes grupos del grupo corona de Squamata. El ejemplar IGM8253 comparte con el género *Huehuecuetzpalli* los siguientes caracteres diagnósticos: Un maxilar amplio y triangular con tres forámenes labiales; dientes cónicos de tamaño homogéneo; hueso yugal curvo en contacto con el postorbital; el postorbital se agudiza en forma de V hacia la cara lateral del escamoso, un dentario con cuatro forámenes labiales, posición retraída posteriormente de las narinas externas o capsula nasal, causada por el agrandamiento anteroposterior del hueso premaxilar que le dan un aspecto alargado y puntiagudo al hocico. Sin embargo, el ejemplar IGM8253 el cual se considera un ejemplar adulto por la osificación de los elementos carpales y la fusión de las epífisis de los huesos

largos, presenta algunas diferencias sutiles con los ejemplares descritos como *H. mixtecus* como el tamaño total, la forma del dentario y surangular, así como la posición del hueso coronoides. Estas diferencias podrían deberse a la posición en la que están fosilizados los ejemplares, estadio de desarrollo o dimorfismo sexual, aunque este último es difícil de conocer en el registro fósil, por lo que se optó dejarlo a nivel de genero y no de especie. En el futuro estudios filogenéticos y tomografías computarizadas para observar más detalles, podrían afinar la identificación taxonómica de IGM8253 a nivel de especie.

El ejemplar IGM8253 es uno de los pocos registros bien conservados de lagartos del Cretácico inferior en nuestro país y el continente americano, lo que permite tener un mayor conocimiento de la evolución del grupo durante este periodo. Aunado a esto, el ejemplar IGM8253 se suma al conocimiento de la diversidad paleoherpetofaunística de reptiles escamados de la Cantera Tlayúa.

BIBLIOGRAFÍA

Aguillón-Martínez, M. C., 2010, Fossil vertebrates from the Cerro Del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico, and the distribution of late Campanian (Cretaceous) terrestrial vertebrate faunas: Dallas, Texas, Southern Methodist University, Department of Earth Sciences, doctoral dissertation, M. Sc. tesis, 187 p.

Alencaster, G., & Buitrón, B. E., 1973, Una nueva especie de Toucasia en el Cretácico medio de los estados de Puebla y Oaxaca, Mex: Paleontología Mexicana, 36, 3-24. <http://www.ojs-igl.unam.mx/index.php/Paleontologia/article/view/57>

Alvarado-Ortega, J., 2005, Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la cantera Tlayúa, Puebla, México: Ciudad de México, México, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis doctoral no publicada, 302 p. https://tesiunam.dgb.unam.mx/F/I7A2AKFAS1QJTMK9TYA2TAEC4YXEUS51EJESP3A8DYYP51PR2P-30842?func=full-set-set&set_number=444821&set_entry=000010&format=999

Alvarado-Ortega, J., Cantalice, K. M., Díaz-Cruz, J. A., 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, Mexico: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 72(1). <https://doi.org/10.18268/bsgm2020v72n1a160819>

Alvarado-Ortega, J., Espinosa-Arrubarrena, L., Blanco, A., Vega, F. J., Benammi, M., & Briggs, D. E., 2007, Exceptional preservation of soft tissues in Cretaceous fishes from the Tlayúa Quarry, central Mexico: *Palaios*, 22(6), 682-685.
<https://doi.org/10.2110/palio.2006.p06-059r>

Alvarado-Ortega, J., Than-Marchese, B. A., & Melgarejo-Damián, M. P., 2020, On the Albian occurrence of *Armigatus* (Teleostei, Clupeomorpha) in America, a new species from the Tlayúa Lagerstätte, Mexico: *Palaeontologia Electronica*, 23(3), 52.

Applegate, S. P., 1982, Yacimientos litoestratigráficos tipo caliza en Tepexi de Rodríguez, Puebla: Ciudad de México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Guía de campo de la excursión, 7, 200-205 p.

Applegate, S.P., Espinosa-Arrubarrena, L., Alvarado-Ortega, J., Benammi, M., 2006, Revision of Recent Investigations in the Tlayúa Quarry. In: Vega, F.J., Nyborg, T.G., Perrilliat, M.D.C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Quiroz-Barroso, S.A. (eds.), *Studies on Mexican Paleontology: Topics in Geobiology*, Springer, Dordrecht, 24.

Benammi M, Alvarado-Ortega J., Urrutia-Fucugauchi J, 2006, Magnetostratigraphy of the Lower Cretaceous strata in Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, Mexico. *Earth, Planets and Space*, 58, 1295-1302.

Benton, M. J., 1985, Classification and phylogeny of the diapsid reptiles: *Zoological Journal of the Linnean Society*, 84(2), 97-164. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01796.x>

Bermúdez-Chávez C.C., 2021, Mineralogía, geoquímica y geocronología de la fracción arcilla en las formaciones Tlayúa, Pimienta y Matzitzí, como indicadores diagenéticos y de metamorfismo de bajo grado: Ciudad de México, posgrado en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 168 p.

Buchy, M. C., Frey, E., Stinnesbeck, W., & López-Oliva, J. G., 2007, Cranial anatomy of a Maastrichtian (Upper Cretaceous) mosasaur (Squamata, Mosasauridae) from north-east Mexico: *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 24(1), 89-103.

Cabral-Perdomo, M. A., 1995, Los Icnofósiles de Vertebrados Terrestres del Terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla: México, DF, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 107 p.

Cantú-Chapa A., 1987, Los amonitas del Albiano superior de Tepexi de Rodríguez: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1, 156-160.

Carreño, A. L., & Montellano-Ballesteros, M., 2005, La Paleontología mexicana; pasado, presente y futuro: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57(2), 137-147.

Chacón-Baca, E., Velasco-de León, M. P., Castañeda-Posadas, C., & Cuen-Romero, F. J., 2020, La Sociedad Mexicana de Paleontología: Una Retrospectiva Pertinente: Paleontología Mexicana, 9(1), 41-51.

<https://doi.org/10.18268/bsgm2005v57n2a2>

Chavarría-Arellano, M. L., Simoes, T. R., & Montellano-Ballesteros, M., 2018, New data on the Late Cretaceous lizard *Dicothodon bajaensis* (Squamata, Borioteiioidea) from Baja California, Mexico reveals an unusual tooth replacement pattern in squamates: Anais da Academia Brasileira de Ciências, 90, 2781-2795.

<https://doi.org/10.1590/0001-3765201820170563>

Conrad, J. L., 2008, Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology: Bulletin of the American Museum of Natural History, 310, 1-182.

<https://doi.org/10.1206/310.1>

Di Pasquo, M., Amenábar, C. R., Azcuy, C. L., Camacho, H. H., & Longobucco, M. I., 2007, Paleontología: en Longobucco, M. I., & Camacho, H. H. (eds.) Los invertebrados fósiles: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Fundación de Historia Natural "Félix Azara", 1-23. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/98110>

Cope, E. D., 1892, The osteology of the Lacertilia: Proceedings of the American Philosophical Society, 30(138), 185-221. <https://www.jstor.org/stable/983170>

Espinosa-Arrubarrena, L., & Applegate, S.P., 1996, Un modelo posible para la paleoecología de los lechos portadores de vertebrados en las canteras de Tlayúa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, en Arratia, G., Viohl, G., (eds.), *Mesozoic Fishes -Systematics and Paleoecology*: München, Alemania, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 539-550.

Estes, R., 1983, *Sauria terrestria, Amphisbaenia*: In P. Wellnhofer (Ed.), *Handbuch der Paleoherpetologie*, Gustav Fisher Verlag, 249.

Evans, S. E., 2003, At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards: *Biological Reviews*, 78(4), 513-551. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006134>

Evans, S. E., 2022, The origin and early diversification of squamates: The Origin and Early Evolutionary History of Snakes, 90, 7.

Evans, S. E., & Jones, M. E., 2010, The origin, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles: In *New aspects of Mesozoic biodiversity*, Springer, Berlin, Heidelberg, 27-44.

Evans, S. E., & Yabumoto, Y., 1998, A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 349-364.

Feldmann, R. M., Vega, F. J., Applegate, S. P., & Bishop, G. A., 1998, Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Journal of Paleontology*, 72(01), 79–90. [doi:10.1017/s0022336000024033](https://doi.org/10.1017/s0022336000024033)

Fernández López, S. R., 2014, Tafonomía, fosilización y yacimientos de fósiles: modelos alternativos. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 12, 05.

Fontanarrosa, G., 2018, La evolución de la mano de Squamata: Perspectivas ecológicas y funcionales: Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, tesis doctoral, 323 p. <http://hdl.handle.net/11336/91246>

Gans, C., 2008a, Biology of the Reptilia, en Gaunt, A. S., Adler, K. (eds.), *Morphology H. the Skull of Lepidosauria*: Ithaca, New York, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, xi-758 p.

Gans, C., 2008b, Biology of the Reptilia, en Gaunt, A. S., Adler, K. (eds.), *Morphology I: the Skull and Appendicular Locomotor apparatus of Lepidosauria*: Ithaca, New York, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, vii-784 p.

García-Alcántara, D., 2016, Microvertebrados cretácicos de la localidad Fiesta de Huesos, El Rosario, Baja California, México: Ciudad de México, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 86 p.

García, R. 2008, Descripción, filogenia y paleobiogeografía de un taxón nuevo de tortuga pleurodira de la formación Tlayúa, Puebla, México (Cretácico temprano): Ciudad de México, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 105 p.

Gauthier, JA y de Queiroz, K., 2020, Pan-Squamata. Phylonyms: un compañero del PhyloCode.

Gauthier, J. A., Kearney, M., Maisano, J. A., Rieppel, O., & Behlke, A. D., 2012, Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record: Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, 53(1), 3-308. <https://doi.org/10.3374/014.053.0101>

Günther, A., 1867, Contribution to the anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus, Owen): Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 157, 595-629. <https://www.jstor.org/stable/108983>

Gauthier J, Estes R, de Queiroz K., 1988, A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: Estes R, Pregill G, eds. Pblogenetic Relationships of the Lizard Families. Stanford: Stanford University Press, 15-98.

Haeckel, E., 1888, I-XXXII. In Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie, Berlin, New York: De Gruyter, Band 1: Allgemeine Anatomie. Band 2: Allgemeine Entwicklungsgeschichte, 568 p. <https://doi.org/10.1515/9783110848281.1.fm>

Hay, W., DeConto, R., Wold, C. N., Wilson, K. M., Voigt, S., Schulz, M., Wold, A. R., Dullo, W. C., Ronov, A. B., Balukhovsky, A. N. & Söding, E., 1999, Alternative global cretaceous paleogeography, In Barrera, E., Johnson, C. (Ed.), The evolution of Cretaceous Ocean/climate systems: Geological Society of America Special Paper, 1-47.

Hoffstetter, R., & Gasc, J. P., 1969, Vertebrae and ribs of modern reptiles: *Biology of the Reptilia*, 1(5), 201-310.

Hone, DW, Tischlinger, H., Xu, X. & Zhang, F., 2010, The extent of feathers preserved in the four-winged dinosaur *Microraptor gui* under ultraviolet light: *PloS One*, 5(2), e9223.<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009223>

Jiménez-Huidobro, P., López-Conde, O. A., Chavarría-Arellano, M. L., & Porras-Múzquiz, H., 2021, A yaguarasaurine mosasauroid from the upper Cenomanian– lower Turonian of Coahuila, northern Mexico: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(3), e1986516.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1986516>

Jones, M. E., Anderson, C. L., Hipsley, C. A., Müller, J., Evans, S. E., & Schoch, R. R. , 2013, Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara): *BMC evolutionary biology*, 13, 1-21.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-208>

Juarez Aguilar, E.A., 2021, Análisis de tierras raras en niveles selectos del miembro medio de la formación Tlayúa (Cretácico Inferior, Albiano) en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México: implicaciones paleoambientales: Ciudad de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría no publicada, 103 p.

Kashiyama, Y., Fastovsky, D. E., Rutherford, S., King, J., & Montellano-Ballesteros, M. 2004, Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: paleoenvironments of Tepexi de Rodriguez (mid-Cretaceous, Puebla, Mexico): *Cretaceous Research*, 25(1), 153-177.

<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2003.11.002>

Loera Flores, A., 2013, Occurrence of a tylosaurine mosasaur (Mosasauridae; Russellosaurina) from the Turonian of Chihuahua State, Mexico: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(1), 99-107.

Longrich, N. R., Bhullar, B. A. S., & Gauthier, J. A., 2012, Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous–Paleogene boundary: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(52), 21396-21401. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211526110>

Lopez-Arabarello, A., & Alvarado-Ortega, J., 2011, New semionotiform (Neopterygii) from the Tlayúa Quarry (Early Cretaceous, Albian), Mexico: *Zootaxa*, 2749(1), 1-24.

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.2749.1.1>

Lucas, S. G., Kues, B. S., & Gonzalez-Leon, C. M., 1995, Paleontology of the Upper Cretaceous Cabullona Group, northeastern Sonora: Geological Society of America Special Papers, 301, 143-165.

Maisano, J. A., 2002, Terminal fusions of skeletal elements as indicators of maturity in squamates: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2), 268-275.

[https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0268:TFOSEA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0268:TFOSEA]2.0.CO;2)

Martinez, M. C. A., 2010, Fossil vertebrates from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico, and the distribution of late Campanian (Cretaceous) terrestrial vertebrate faunas, Texas, Southern Methodist University, Masters in Science, 124 p.

McDowell, S. B., & Bogert, C. M., 1954, The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguimorph lizard: *Bulletin of the AMNH*, 105, article 1.

<http://hdl.handle.net/2246/1146>

Mehl, M. G., 1930, A new genus of mosasaurs from Mexico, and notes on the pelvic girdle of *Platecarpus*: Denison University, *Journal of the Scientific Laboratories*, 24, 383-400.

Müllerried, F. K. G., 1931. Un reptil y algunos invertebrados fósiles de Rayón, Estado de Tamaulipas: *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 2:171–178.

Nydam, R. L., 2000, A new taxon of helodermatid-like lizard from the Albian–Cenomanian of Utah: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(2), 285-294. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2000\)020\[0285:ANTOHL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0285:ANTOHL]2.0.CO;2)

Nydam, R. L., 1999, Polyglyphanodontinae (Squamata: Teiidae) from the medial and Late Cretaceous: New records from Utah, U.S.A. and Baja California del Norte, México: *Vertebrate Paleontology in Utah*, 99 (1), 303.

Nydam, R. L., 2002, Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian–Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(3), 645-660. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0645:LOTMLF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0645:LOTMLF]2.0.CO;2)

Nydam, R. L., 2013, Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America: *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93(4), 535-565.

Nydam, R. L., Eaton, J. G., & Sankey, J., 2007, New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “teiids”: *Journal of Paleontology*, 81(3), 538-549. <https://doi.org/10.1666/03097.1>

Nydam, R. L., & Cifelli, R. L., 2002, A new teiid lizard from the Cedar Mountain Formation (Albian–Cenomanian boundary) of Utah: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2), 276-285. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0276:ANTLFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0276:ANTLFT]2.0.CO;2)

Nydam, R. L., & Fitzpatrick, B. M., 2009, The occurrence of Contogenys-like lizards in the Late Cretaceous and Early Tertiary of the Western Interior of the USA: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 677-701. <https://doi.org/10.1671/039.029.0331>

Nydam, R. L., Rowe, T. B., & Cifelli, R. L., 2013, Lizards and snakes of the Terlingua Local Fauna (late Campanian), Aguja Formation, Texas, with comments on the distribution of paracontemporaneous squamates throughout the Western Interior of North America: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(5), 1081-1099. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.760467>

Nydam, R. L., & Voci, G. E., 2007, Teiid-like scincomorphan lizards from the Late Cretaceous (Campanian) of southern Utah: *Journal of Herpetology*, 41(2), 211-219. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2007\)41\[211:TSLFTL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2007)41[211:TSLFTL]2.0.CO;2)

Padilla, C.B., Páramo, M.E., Noè, L., Gómez Pérez, M., & Luz Parra, M., 2010, Preparación ácida de grandes ejemplares de vertebrados: *The Geological Curator* , 9 (3), 213-220.

Oppel, M., 1811, Die ordnungen, familien und gattungen der reptilien als prodrom einer naturgeschichte derselben: Comm. Lindauer.

Ortega-Gutiérrez, F. O., 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, J., 1992, Geología y paleoambiente de la cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla: Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Revista, 2, 112-13.

Pyron, R. A., 2017, Novel approaches for phylogenetic inference from morphological data and total-evidence dating in squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians): Systematic Biology, 66(1), 38-56. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw068>

Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J., 2013, A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes: BMC evolutionary biology, 13(1), 1-54.

Reygadas-Langarica, Y., Sánchez-Beristain, F., Simon, K., Bernal, J. P., & Calvillo-Canadell, L., 2019, A preliminary report on the rare earth element+ Yttrium (REE+ Y) analysis from the Tlayúa Quarry Konservat-Lagerstätte (Tlayúa Formation; Lower Cretaceous, Albian) of Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico: Results from Zone 13. Arabian Journal of Geosciences, 12(16), 1-14. <https://doi.org/10.1007/s12517-019-4698-0>

Reygadas-Langarica, Y., Sánchez-Beristain, F., & Simon, K., 2020, REE+ Y patterns and positive europium anomalies recorded in limestones from zone XX of the Tlayúa Quarry Konservat-Lagerstätte (Tlayúa Formation, Lower Cretaceous; Tepexi de Rodríguez, Mexico): Arabian Journal of Geosciences, 13(20), 1-19. <https://doi.org/10.1007/s12517-020-06075-2>

Reynoso, V. H., 1996, Early Cretaceous lepidosaurs (Reptilia: Diapsida) from Central Mexico and the phylogeny of lepidosauromorphs: Quebec, Canada, Biology department McGill University Montréal, doctoral thesis, 440 p.

Reynoso, V. H., 1998, Acatlántida y el origen insular de la fauna terrestre de Tlayúa. Avances en Investigación: Paleontología de Vertebrados: Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 4-11.

Reynoso, V. H., 1997, A “beaded” sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(1), 52-59.

<https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10010953>

Reynoso, V. H., 1998, Huehuecuetzpalli mixtecus gen. et sp. nov: a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 353(1367), 477-500. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0224>

Reynoso, V. H., 2006, Research on fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously, birds). *Studies on Mexican Paleontology*, 209-231.

Reynoso, V. H., 2000, An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation (Albian), Central Mexico: *Journal of Paleontology*, 74(1), 133-148.

[https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2000\)074%3C0133:AUASRD%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2000)074%3C0133:AUASRD%3E2.0.CO;2)

Reynoso, V. H., & Callison, G., 2000, A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, México: *Zoological Journal of the Linnean Society*, 130(2), 183-212.

<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb01629.x>

Riquelme, F., 2009, Paleontología molecular: Preservación excepcional de tejidos no-mineralizados fósiles del Cretácico temprano (Albiano) de la Cantera Tlayúa, una Konservat-Lagerstätte de Puebla, México: Ciudad de México, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 144 p.

Riquelme, F., Ruvalcaba-Sil, J. L., & Alvarado-Ortega, J., 2009, Palaeometry: Non-destructive analysis of fossil materials: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61(2), 177-183.

Romero Capistrán, B. R. J., 2022, Sistemática de Pterosaurios de la cantera Tlayúa, Puebla, México: Ciudad de México, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 87 p.

Romero, F. J. C., Chacón-Baca, E., Moreno-Bedmar, J., & Velasco-de León, M. P., 2020, Fósiles: historia de la vida en la tierra: *Epistemos*, 14(28), 51-62.

<https://doi.org/10.36790/epistemos.v14i28.124>

Romero de Vivar Martínez, P. R., 2011, Microvertebrados cretácicos tardíos del área de El Rosario, Baja California, México: Ciudad de México, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 146 p.

Scotese, C. R., 2021, An atlas of Phanerozoic paleogeographic maps: the seas come in and the seas go out: *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 49, 679-728.

Simões, T. R., 2012, Redescription of *Tijubina ponteii*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil: *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84, 79-94. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652012000100008>

Simões, T. R., & Pyron, R. A., 2021, The squamate tree of life: *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 163(2), 47-95.

Seibertz E., Buitrón B. E., 1987a, Paleontología y estratigrafía de los Neohibolites del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Albiano, Cretácico medio, México): *Sociedad mexicana de Paleontología*, 1, 286-299.

Seibertz E., Buitrón B. E., 1987b, Paleontología y estratigrafía de los Neohibolites del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla (Albiano, Cretácico medio, México): *El Cretácico de México y América Central, resúmenes*, Actas de la Facultad de Ciencias de la Tierra de la Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, 2, 121-124.

Simões, T. R., Caldwell, M. W., Tałanda, M., Bernardi, M., Palci, A., Vernygora, O., ... & Nydam, R. L., 2018, The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps: *Nature*, 557(7707), 706-709. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0093-3>

Simões, T. R., Caldwell, M. W., & Kellner, A. W., 2015, A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates: *Journal of Systematic Palaeontology*, 13(7), 601-614. <https://doi.org/10.1080/14772019.2014.947342>

Simões, T. R., & Pyron, R. A., 2021, The squamate tree of life: *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 163(2), 47-95. <https://doi.org/10.3099/0027-4100-163.2.47>

Smith, K.T., & Buchy, M.C., 2008, Un nuevo agialosaurio (Squamata: Anguimorpha) con restos de tejido blando del Cretácico Superior de Nuevo León, México: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28 (1), 85-94. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[85:ANASAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[85:ANASAW]2.0.CO;2)

Solé, J., Pi-Puig, T., Bermúdez-Chávez, C., Garduño-Martínez, D., & Alvarado-Ortega, J., 2022, Mineralogy, geochemistry, and K-Ar dating of feldspars and clays from an exceptional Cretaceous fossil locality (Tlayúa, Puebla, Mexico): Insights into the depositional and diagenetic ages and processes. *Chemical Geology*, 612, 121134.

Suarez, M. B., González, L. A., Ludvigson, G. A., Vega, F. J., & Alvarado-Ortega, J., 2009, Isotopic composition of low-latitude paleoprecipitation during the Early Cretaceous: *Geological Society of America Bulletin*, 121(11-12), 1584-1595. <https://doi.org/10.1130/B26453.1>

Sues, H. D., 2019, The rise of reptiles: 320 million years of evolution: Baltimore, Maryland, Johns Hopkins University Press, 401 p.

Uetz, P., and J. Hosek, 2021, The Reptile Database (Internet): updated 11 Sep 2021, Available from: <http://www.reptile-database.or>

Villaseñor-Amador, D., Suárez, N. X., & Cruz, J. A., 2021, Bipedalism in Mexican Albian lizard (Squamata) and the locomotion type in other Cretaceous lizards: Journal of South American Earth Sciences, 109, 103299. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103299>

Vitt, L. J., & Caldwell, J. P., 2013, Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles: Academic Press, Jamestown Road, London. Elsevier, 749 p.

Woolley, C. H., Smith, N. D., & Sertich, J. J., 2020, New fossil lizard specimens from a poorly-known squamate assemblage in the Upper Cretaceous (Campanian) San Juan Basin, New Mexico, USA: PeerJ, 8, e8846. <https://doi.org/10.7717/peerj.8846>

Zavaleta-Villareal, V., 2015, Revisión de los mosasaurios (Squamata, Mosasauroidae) mexicanos: Ciudad de México, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 103 p.