

DE LA TAXONOMÍA A LA PALEOECOLOGÍA EVOLUTIVA, EL CASO DE LOS BIVALVOS CRETÁDICOS DE LA FORMACIÓN SAN JUAN RAYA, PUEBLA, MÉXICO

Sara A. Quiróz-Barroso

Resumen

La diversidad de bivalvos de la Formación San Juan Raya fue reconocida desde los primeros trabajos realizados en el área Zapotitlán-San Juan Raya a finales del siglo XIX. Sin embargo es hasta mediados del siglo XX, a partir del estudio taxonómico de las especies de bivalvos efectuado por la Doctora Gloria Alencáster, en que esta diversidad queda documentada. El análisis reciente de la autoecología de las especies reconocidas por la Doctora Gloria Alencáster y de otras especies estudiadas en los últimos años, permite confirmar que durante el Cretácico Temprano se desarrolló en esta parte del territorio de México una extensa plataforma cubierta por las aguas del mar de Tethys en donde existieron, entre otros bivalvos, rudistas y ostras abundantes que conformaron bancos o estructuras arrecifales, mitilidos perforadores de conchas y coral, foládidos perforadores de madera, trigónidos excavadores semi-infaunales no sifonados, así como especies de los órdenes Veneroida y Pholadomyoida que llegaron a excavar a profundidades mayores con respecto a la interfase agua-sedimento. Al comparar la estructura de sus comunidades con otras más antiguas del registro geológico de nuestro país, su riqueza específica y diversidad ecológica, así como su distribución en el cubo de ecoespacio, los bivalvos de la Formación San Juan Raya constituyen un claro ejemplo de la evolución de los ecosistemas, los cuales se vuelven más complejos a través del tiempo a medida que se incrementa la explotación de nichos o hábitats por diversos taxa y con ello la diversidad taxonómica y el uso del ecoespacio.

Palabras clave: Autoecología, bivalvos, Cretácico, Formación San Juan Raya.

Abstract

Diversity of bivalves from San Juan Raya Formation has been recognized since the 19th century, when the first reports on the Zapotitlán-San Juan Raya area were published. However this diversity was documented until the middle of the last century, on the basis of taxonomic studies by Dr. Alencáster. Recent autoecologic analysis of species recognized by Dr. Alencáster, and some other species studied in recent years, confirms that in Early Cretaceous times there was an extense platform covered by waters of Tethys in this part of Mexico, where rudists and oysters formed banks or reef structures, there were also mytilids that perforated shells and corals, wood-perforating pholadids, semi-infaunal non-siphonated trigoniids, and species belonging to orders Veneroida and Pholadomyoida which burrowed deep below the water-sediment interface. These works have allowed to establish relationships with other faunas of the same age and to compare them with other more ancient founded in the geologic record from Mexico. Thus, bivalves from San Juan Raya Formation are a clear example of ecosystems evolution, which become more complex on time, as the number of life style increases, and with it, taxonomic diversity and use of ecospace.

Key words: autoecology, bivalves, Cretaceous, San Juan Raya Formation.

Introducción

Los fósiles más antiguos de bivalvos se remontan a inicios del periodo Cámbrico, hace más de 530 millones de años. En ellos, las impresiones de dientes, músculos y ligamentos que se han conservado, permiten considerar que ya poseían una charnela funcional. Más tarde, durante la radiación ordovícica, se originaron todas las subclases actuales con diferentes tipos de dentición en su charnela. En el Ordovícico-Silúrico las branquias no solo las utilizaron para la respiración sino que en algunas subclases actuaron como filtros, interviniendo en su alimentación;

Museo de Paleontología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
Email: saqb@hp.fciencias.unam.mx

al mismo tiempo exploraron el ecoespacio y ocuparon un mayor número de nichos, produciéndose una amplia diversificación taxonómica y ecológica que continuó a través del Fanerozoico con pérdidas relativas durante las grandes extinciones masivas de finales del Pérmico y del Cretácico, expandiéndose y diversificándose cada vez más para constituirse como un grupo dominante de la mayoría de los ecosistemas marinos (Quiróz-Barroso, 2008).

En México, el registro de bivalvos es muy abundante en rocas del Paleozoico Tardío. Durante el Carbonífero, la mayor parte del actual territorio estuvo cubierto por aguas marinas poco profundas que fueron reduciéndose en extensión a medida que se aproximaban entre sí los continentes Laurussia y Gondwana. Las asociaciones

referidas en la literatura incluyen especies de bivalvos epifaunales suspensívoros, mientras que las especies de la infauna corresponden a excavadoras libres y alimentadoras de depósito o bien excavadoras con y sin biso y suspensívoras (Quiróz-Barroso y Perrilliat, 1997; 1998). Esta diversidad de especies de bivalvos indica una estabilización de la epifauna y el desarrollo de *tiering* (en el sentido de Ausich y Bottjer, 1982) en la infauna (Quiróz-Barroso, 2008).

A partir del Mesozoico, los bivalvos fueron uno de los elementos dominantes de la Fauna Moderna (en el sentido de Sepkoski, 1981). Las especies epifaunales alimentadoras de suspensión ocuparon el área próxima al fondo marino, pero además se diversificaron especies perforadoras de sustratos duros como coral o madera, con la consecuente especialización morfofisiológica. Hacia abajo de la interfase agua-sedimento, el desarrollo de sifones permitió a algunas especies el enterramiento dentro del sustrato blando en niveles someros, medios y profundos. Esta diversidad referida se ha observado en las diferentes asociaciones bióticas de la Formación San Juan Raya del Cretácico Temprano, cuando gran parte del territorio de México estuvo cubierto por el mar de *Tethys* (Quiróz-Barroso, 2008).

Antecedentes

Marco geológico de la Formación San Juan Raya

La Formación San Juan Raya aflora en el sur del estado de Puebla entre las coordenadas 18° 15' y 18° 25' de latitud N y 97° 30' y 97° 40' de longitud W y es conocida por sus abundantes fósiles de foraminíferos, corales, braquiópodos, gasterópodos, bivalvos, amonites, ostrácodos y otros crustáceos, equinodermos, fragmentos de madera e impresiones de pisadas de dinosaurios del Cretácico Temprano (Aptiano). Consiste en una sucesión de lutita intercalada con arenisca calcárea, de aproximadamente 800 m de espesor, intensamente afectada por pliegues y fallas. Subyace discordantemente a la Formación Cipiapa del Albiano-Cenomaniano y sobreyace concordantemente a las Formaciones Agua del Burro del Barremiano Superior y Zapotitlán del Barremiano Temprano (de acuerdo a Barceló-Duarte, 1978). Recientemente Mendoza (2010), al estudiar la evolución tectono-sedimentaria de la región de San Juan Raya-Zapotitlán-Tehuacán, propuso de manera informal la redefinición de esta unidad, considerando a Agua del Burro como el Miembro Inferior de la Formación San Juan Raya con base en la afinidad que presentan sus asociaciones de facies, todas ellas acumuladas en ambientes costeros o marinos someros durante el lapso Barremiano-Aptiano Temprano, además restringe como Formación Zapotitlán a la sucesión arcillo-arenosa y calcárea de edad Hauteriviano (?)-Barremiano

acumulada en ambientes marinos más distales (turbiditas de aguas someras en una plataforma clástica). En espera de la publicación formal de esta importante contribución, en el presente estudio se sigue la propuesta de Calderón (1956) y la enmienda de Barceló-Duarte (1978).

Aportes de la Dra. Gloria Alencáster para el conocimiento de los bivalvos de la Formación San Juan Raya

El trabajo de la Dra. Alencáster ha incidido en el conocimiento de los bivalvos de la Formación San Juan Raya en diferentes formas y momentos:

1) En 1953, la Dra. Alencáster ingresó al Departamento de Geología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Columbia en Nueva York para realizar sus estudios de maestría, en donde tuvo una influencia importante de profesores, como la de Norman D. Newell, eminente paleontólogo y sistemático de bivalvos del Paleozoico Superior y del Mesozoico; de Marshall Kay, quien estudió la estratigrafía del Ordovícico Superior de Nueva York y otros estados y cuyo trabajo de campo ha representado una valiosa evidencia para la Teoría de la Tectónica de Placas; y de Theodosius Dobzhansky, genetista de origen ruso, co-fundador de la Teoría Sintética de la Evolución y creador de la famosa frase "En Biología nada tiene sentido, si no es a la luz de la evolución". Bajo la dirección del Doctor Newell, la Dra. Alencáster realizó su tesis, que consistió precisamente en el estudio de los moluscos del Cretácico Inferior de San Juan Raya, Puebla, que habían sido recolectados por el ingeniero de minas José Guadalupe Aguilera a finales del siglo XIX, y que, con excepción de algunas especies descritas por Mullerried (1933) permanecían sin estudiar (Alencáster, 2003).

Su trabajo de tesis se publicó como el Número 2 de la revista Paleontología Mexicana (Alencáster, 1956) y en ella se describieron diez especies de bivalvos para la Formación San Juan Raya (Tabla 1). Este trabajo representa hasta el día de hoy una referencia obligada tanto para los reportes de las prácticas escolares que se realizan en diversas instituciones de nivel superior como para las investigaciones que se han realizado posteriormente en el área. ¿Qué es lo que mantiene vigente este trabajo?, la respuesta es el estudio taxonómico detallado y visionario que deja abiertas múltiples líneas de investigación.

2) Con el desarrollo de la ecología de poblaciones en los años 80's y 90's, los trabajos exclusivamente descriptivos dieron paso a enfoques evolutivos y ecológicos. Un trabajo de gran originalidad por su metodología de colecta y de análisis fue la tesis de Licenciatura de Salmons (1994), alumno de la Dra. Alencáster, quien recolectó formas juveniles de bivalvos y gasterópodos provenientes de yacimientos cretácicos en los hormigueros aldeaños al poblado de San

Tabla 1. Registro actualizado de las especies de bivalvos de la Formación San Juan Raya

Orden	Familia	Género y especie	Referencia
Nuculoidea	Nuculidae	<i>Nucula</i> sp.	este trabajo
Arcoida	Parallelodontidae	<i>Grammatodon (Cosmetodon) rayaensis</i> Alencáster	Alencáster 1956
Mytiloidea	Mytilidae	<i>Lithophaga</i> sp.	Zárate-Villanueva 2003
Pterioidea	Isognomonidae	<i>Isognomon lamberti</i> (Müllerried)	Alencáster 1956
	Ostreidae	<i>Ostrea alicula</i> Hamlin	Alencáster 1956
	Gryphaeidae	<i>Exogyra acuticosta</i> (Nyst y Galeotti)	Alencáster 1956
Pectinoidea	Pectinidae	<i>Neithea</i> sp.	Alencáster 1956*
		<i>Chlamys</i> sp.	este trabajo
Trigonoidea	Trigoniidae	<i>Pterotrigonia plicatocostata</i> (Nyst y Galeotti)	Alencáster 1956
Carditoidea	Astartidae	<i>Astarte subcostata</i> D'Orbigny	Alencáster 1956
Veneroidea	Fimbridae	<i>Sphaera corrugata</i> Sowerby	Alencáster 1956
	Hiatellidae	<i>Panopea neocomiensis</i> (Leymerie)	Alencáster 1956
	Arcticidae	<i>Arctica sanzi</i> (Landerer)	Alencáster 1956
Myoidea	Pholadidae	<i>Opertochasma?</i> sp.	Mora-Almazán 2008
Hippuritoida	Monopleuridae	<i>Agriopleura douvillei</i> Müllerried	Ortega 2007
	Caprinidae	<i>Pachytraga aff. paradoxa</i> (Pictet y Campiche)	Ortega 2007
		<i>Pachytraga tubiconcha</i> Astre	Ortega 2007
		<i>Retha tulae</i> (Felix)	Ortega 2007
Pholadomyoidea	Pholadomyidae	<i>Pholadomya cf. gigantea</i> (Sowerby)	Alencáster 1956

(*Se menciona su presencia exclusivamente para la Formación Zapotitlán).

Juan Raya. Utilizó diferentes técnicas de preparación y aplicó análisis estadísticos con los que estudió la estructura de edades, hábitat-modo de vida y propiedades adaptativas a partir de atributos poblacionales. Derivado de este trabajo surgieron múltiples preguntas en relación a los fósiles de esa región, tales como: ¿de qué modo las muestras fósiles reflejan una comunidad viva?, ¿cuáles son las técnicas o parámetros que nos indican condiciones ambientales?, ¿cuál fue la biología del espécimen fosilizado?, ¿cuáles eran las interacciones de las especies en un ambiente dado?, ¿cuáles fueron sus estrategias evolutivas?, ¿qué adaptaciones morfológicas presentaban a un sustrato determinado?, ¿cuál era su dinámica poblacional?, ¿cuál fue su distribución?, ¿cómo se denota la variabilidad genética en una muestra fósil?, ¿cuáles son las correlaciones que se pueden establecer para un ambiente determinado?, ¿qué factores indujeron la extinción o diversificación de las especies?, etc. (Salmones, 1994).

3) La actividad académica más reciente de la Dra. Alencáster es el estudio de rudistas, grupo extinto de bivalvos que vivieron en aguas poco profundas y cálidas de las plataformas carbonatadas que cubrieron gran parte de nuestro país durante el periodo Cretácico. Su estudio le ha permitido afinar el conocimiento de la sistemática de los mismos para establecer escalas bioestratigráficas precisas de las plataformas cretácicas y reconstrucciones paleobiogeográficas de las provincias endémicas del Tethys. Sus resultados son la base para el trabajo de tesis realizado por Ortega (2007) en el que se estudiaron los rudistas del Barremiano Superior-Aptiano Inferior del área de Tehuacán correspondientes a las formaciones Agua del Burro y San Juan Raya, respectivamente (Tabla 1). Esta tesis se realizó bajo la dirección de Pedro García, discípulo de la Dra. Alencáster.

Otros estudios

El estudio del significado evolutivo de los bivalvos de la Formación San Juan Raya ha sido abordado por tesis de la autora de esta contribución, enfocándose a la taxonomía de especies poco conspicuas y por lo tanto no estudiadas previamente, así como a la autoecología a partir de análisis tafonómicos y de morfología funcional que permiten inferir las adaptaciones de cada especie y su interacción con el ambiente en que habitaron (Zárate-Villanueva, 2003; Escalante-Ruiz, 2006; Mora-Almazán, 2008) (Tabla 1).

La aportación taxonómica de la Dra. Alencáster es la referencia obligada que permite realizar una serie de consideraciones en el estudio de los bivalvos de la Formación San Juan Raya, dado que la diversidad taxonómica que ella describe es indicativa de la diversidad biológica que existió durante la depositación de la Formación San Juan Raya. A su vez, los estudios paleobiológicos realizados en los últimos años evidencian que esta diversidad es un reflejo de la gran variedad de adaptaciones ecológicas que presentan los bivalvos de esta formación.

Ecología Evolutiva de los Bivalvos

Autoecología de los bivalvos

La investigación paleobiológica se sustenta en la morfología funcional (relación forma - función) de organismos que vivieron en el pasado. En el caso de los bivalvos, los trabajos de Stanley (1970, 1972, 1975) donde se relaciona la forma y la función de diferentes especies de bivalvos han permitido emitir conclusiones razonables de la forma de vida de organismos fósiles (Bambach *et*

al., 2007). Así, a partir del estudio de la forma, tamaño, ornamentación, constitución y grosor de las valvas; de la ornamentación, forma y tamaño de las impresiones de los músculos aductores; así como de las características del ligamento de los dientes y del seno paleal, se han reconocido adaptaciones de las especies que vivieron en condiciones ambientales específicas y compitieron por un recurso en particular.

Como dato de interés tafonómico relacionado con el hábito de vida de los bivalvos, la concha de los bivalvos endobentónicos está formada predominantemente por capas de aragonito, mientras que en la de los epibentónicos dominan las capas de calcita. La disolución preferencial de las primeras frente a las segundas condiciona las interpretaciones paleoecológicas y paleoambientales cuando los sedimentos se han visto afectados por diagénesis (Martinell *et al.*, 2009).

De acuerdo a Bush *et al.*, (2007) y Bambach *et al.*; (2007) hay tres factores (*tiering*, movilidad y forma de alimentación) que definen la autoecología básica de las especies de animales marinos bentónicos. El papel de estos factores ha sido fundamental en la transformación de los ecosistemas bentónicos mediante innovaciones evolutivas como las que ocurrieron durante la llamada Revolución Marina Mesozoica (Vermeij, 1977), que marcó el inicio de la fauna moderna que se desarrolló a través de las Eras Mesozoica y Cenozoica:

El *tiering*.- es el nivel ocupado por los organismos dentro del sedimento o en la columna de agua en relación a la interfase agua-sedimento (Ausich and Bottjer, 1982). Durante el Mesozoico se incrementó el número de bivalvos que vivieron enterrados en el sedimento, debido principalmente a la diversificación de bivalvos sifonados (Stanley, 1970). Además el incremento en la infauna resultó en el incremento en la bioturbación; así, lo que fue un sedimento anóxico comenzó a oxigenarse, resultando en una expansión del ambiente bentónico y sus subsecuentes nichos, los cuales quedaron disponibles para ser ocupados por diferentes organismos.

Movilidad.- refleja el espectro de actividad que un organismo puede efectuar en respuesta a disturbios ambientales u otros estímulos externos. En las comunidades bentónicas, el número de organismos con movilidad facultativa se incrementó en un 50-60% con la diversificación de los bivalvos, lo que a su vez permitió incrementar su interacción con otros organismos y con el ambiente.

Estrategias de alimentación.- están relacionadas con la adquisición de la energía necesaria para mantener la vida. Durante la Revolución Marina del Mesozoico se incrementó la depredación y la intensidad de la misma que

produjo una “escalada” entre depredador - presa, en la que los depredadores (gasterópodos, octópodos, artrópodos y peces) desarrollaron innovaciones como mandíbulas y dientes para perforar y romper las conchas y los esqueletos de sus presas, evolucionando a depredadores más especializados. En respuesta a esto, presas como los bivalvos desarrollaron innovaciones defensivas como conchas más gruesas y espinas, así como pautas evolutivas evasivas que les permitieron escapar a la depredación durante el proceso de invasión en sustratos suaves y duros.

Autoecología y ocupación del ecoespacio

Considerando los factores mencionados, se define el concepto *guilds* como taxa que compiten por un mismo recurso en particular y cuyos nichos pueden sobrelaparse por ese recurso (Bambach, 1983). Sin embargo el concepto de ecoespacio no especifica esos recursos, por lo que no compromete el concepto de nicho.

En el modelo tridimensional o “cubo de ecoespacio” (Bambach *et al.*, 2007), en el que se representan todas las

Tabla 2. Diferentes *tiers*, movilidad y formas de alimentación en organismos marinos, de acuerdo a Bambach *et al.*, 2007.

Tiering:

1	Pelágico	Viviendo en la columna de agua. Libre del fondo
2	Erecto	Bentónico. Extendiéndose hacia la masa de agua
3	Superficial	Bentónico. No extendiéndose significativamente hacia arriba
4	Semi-infaunal	Parcialmente infaunal. Parcialmente expuesto a la columna de agua
5	Infaunal somero	Infaunal. Viviendo en el tope c. 5 cm del sedimento
6	Infaunal profundo	Infaunal. Viviendo más de c. 5 cm de profundidad en el sedimento

Movilidad:

1	Libre rápido	Moviéndose regularmente. (caminando; nadando)
2	Libre lento	Moviéndose regularmente. Manteniendo contacto con el sustrato
3	Facultativo s/ adh.	Moviéndose sólo cuando es necesario. Vida-libre
4	Facultativo adherido	Moviéndose sólo cuando es necesario. Adherido
5	No-móvil s/adh.	No capaz de autopropulsión. Vida-libre
6	No móvil adherido	Sin capacidad de autopropulsión. Adherido

Alimentación:

1	Suspensión	Captura de partículas de alimento del agua
2	Depósito	Captura de partículas sueltas en el sustrato
3	Excavación	Recuperación de alimento enterrado
4	Pastoreo	Ramoneo de alimento sobre un sustrato
5	Depredación	Captura de presas capaces de resistencia
6	Otro	Varias. Incluidas foto o quimiosimbiosis. Parasitismo

combinaciones posibles de seis posiciones de *tiering*, seis niveles de movilidad y seis estrategias de alimentación (ver Tabla 2) se define un eco-espacio teórico completo de 216 modos de vida potenciales para los animales marinos. De acuerdo a los autores referidos, las faunas actuales ocupan solo la mitad del eco-espacio potencial y las historias de diversidad autoecológica y taxonómica de los metazoarios marinos parecen ser paralelas.

Ecología de los Bivalvos de la Formación San Juan Raya

Los estudios realizados por Stanley (1970, 1972, 1975); Lazo (2007) y Aberhan *et al.*, 2004 con bivalvos de otras regiones y los estudios taxonómicos (Alencaster, 1956) y paleobiológicos (Zárate-Villanueva, 2003; Escalante-Ruiz, 2006; Ortega, 2007 y Mora-Almazán, 2008) realizados previamente en el área, permiten reconocer diferentes *guilds* (en el sentido de Bambach, 1983) entre los bivalvos de la Formación San Juan Raya:

Epibentónicos reclinados-libres, alimentadores de suspensión. Pteriomorfos no excavadores que usualmente estaban reclinados sobre sustrato firme o blando o que estaban parcialmente enterrados sin adherirse a él. *Neithea*.

Epibentónicos cementados, alimentadores de suspensión. Bivalvos de conchas gruesas e inequivalvas, de morfologías muy diversas condicionadas por su adaptación al sustrato. Con hábitos solitarios o gregarios llegando a formar arrecifes, donde las nuevas generaciones se fijaban sobre las conchas de las anteriores. *Ostrea*, *Exogyra*, rudistas.

Epibisados, alimentadores de suspensión. Bivalvos cuyos adultos vivieron adheridos por un biso. Las conchas son equivalvas o ligeramente inequivalvas, dependiendo de la posición adquirida por el bivalvo, el cual podía estar perpendicular u oblicuo con respecto al sustrato. Tenían una región anterior de la concha reducida y un aductor anterior reducido o ausente. *Isognomon*, *Chlamys*.

Perforadores, alimentadores de suspensión. Los sustratos perforados por el mitílido *Lithophaga* incluían conchas gruesas de otros bivalvos como ostras y también colonias de coral. Los restos de troncos que permanecieron a la deriva y se depositaron finalmente cerca de la playa, presentan la acción del foliárido *Opertochoasma*?

Endobisados, alimentadores de suspensión. Suspensívoros móviles que vivieron al menos parcialmente sepultados, con conchas equivalvas, alargadas y dimiarias. Algunas especies permanecieron ancladas o se estabilizaban por medio de las fibras del biso. *Grammatodon*.

Excavadores someros, detritívoros. Formas equivalvas. Excavaron dentro del sedimento blando para obtener

partículas de alimento, auxiliados por la extensión de sus palpos labiales. *Nucula*.

Excavadores someros alimentadores de suspensión. El margen anterior de la concha usualmente se localizaba en o cerca de la interfase sedimento-agua. Los organismos infaunales someros se protegen de muchos depredadores pero pueden quedar expuestos por oleaje y corrientes. La excavación se efectuaba en sustrato suave o firme. Se incluyen bivalvos que carecen de sifón como *Pterotrigonia* y *Astarte*, o sifonadas como *Arctica*.

Excavadores profundos alimentadores de suspensión. Incluye bivalvos que excavaron pasivamente a profundidad. Aunque conectados a la interfase agua-sedimento mediante sus largos sifones, estas especies pueden ocupar el tier más profundo dentro del sedimento. Poseían conchas relativamente alargadas, delgadas, aguzadas posteriormente, con poca o ninguna ornamentación, con un seno paleal alargado y una muesca sifonal. Los adultos podían tener una longitud de 12.2 cm con un seno sifonal muy amplio, sugiriendo una excavación profunda de hasta casi 25-30 cm (Kondo, 1987 in Lazo, 2007). *Panopea* y *Pholadomya*.

Excavadores, alimentadores de suspensión con bacterias simbióticas. Basado en análogos actuales relacionados estrechamente, estos animales sifonados excavaron profundamente. Muchas formas actuales viven cerca de la interfase de las zonas aeróbicas y anaeróbicas, o aún dentro de la última. Poseen bacterias quimiosimbióticas hospedadas en los filamentos de sus branquias (Taylor y Glover, 2000 in Lazo, 2007). *Sphaera*.

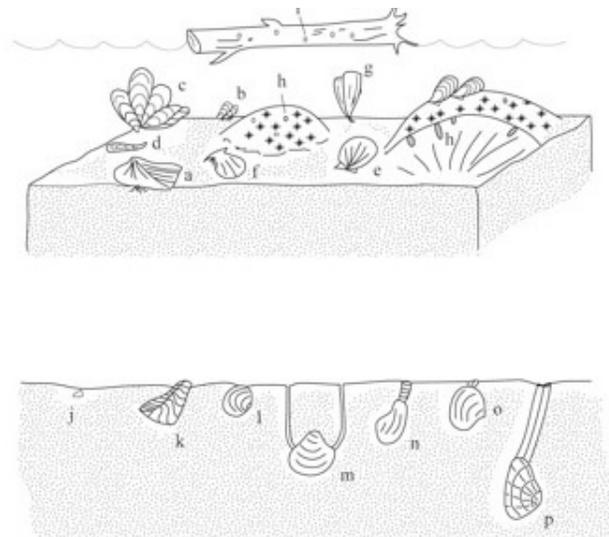


Figura 1. Bivalvos epibentónicos (epifauna): a) *Grammatodon*; b) *Isognomon*; c) *Ostrea*; d) *Exogyra*; e) *Neithea*; f) *Chlamys*; g) rudistas. Bivalvos perforadores: h) *Lithophaga*; i) *Opertochoasma*?. Bivalvos endobentónicos (infauna): j) *Nucula*; k) *Pterotrigonia*; l) *Astarte*; m) *Sphaera*; n) *Panopea*; o) *Arctica*; p) *Pholadomya*.

Tabla 3. Composición de la concha y características autoecológicas de los bivalvos de la Formación San Juan Raya, de acuerdo a Stanley (1970); Kiessling in Aberhan ., (2004); Bush . (2007). Ecoespacio (*tiering*-movilidad-alimentación) referido en la Tabla 2.

	Composición	Tiering	Movilidad	Alimentación	Ecoespacio
<i>Nucula</i> sp	A	infaunal	mov. fac.	alim. dep.	5-3-3
<i>Grammatodon</i> (C.)	A	epifaunal n.b.	mov. fac.	suspensívoro	4-4-1
<i>Lithophaga</i>	A/C	perforador	estac. adh.	suspensívoro	6-6-1
<i>Isognomon</i>	A/C	epifaunal	estac. adh.*	suspensívoro	4-6-1
<i>Ostrea</i>	C	epifaunal	adh. greg. estac.	suspensívoro	2-6-1
<i>Exogyra</i>	C	epifaunal	adh. greg. Estac.	suspensívoro	2(3)-6-1
<i>Neithea</i>	C/A	epifaunal n.b.	mov. fac. estac.	suspensívoro	3-3-1
<i>Chlamys</i>	C/A	epifaunal	estac. adh. estac.	suspensívoro	3-6-1
<i>Pterotrigonia</i>	A	infaunal no/sif.	mov. fac.	suspensívoro	5-3-1
<i>Astarte</i>	A	infaunal no/sif.	mov. fac.	suspensívoro	5-3-1
<i>Sphaera</i>	A	infaunal prof. sif	mov. fac.	quimiosimb.	6-3-6
<i>Panopea</i>	A	infaunal prof. sif	estac.	suspensívoro	6-5-1
<i>Arctica</i>	A	infaunal sif.	mov. fac. exc.	suspensívoro	5-3-1
<i>Opertochasma</i>	A	perforador	estac.	suspensívoro	5-5-1
<i>Agriopleura</i>	A/C	epifaunal n.i.	estac. greg. adh.	suspensívoro	2-6-1
<i>Pachytraga</i>	A/C	epifaunal n.i.	estac. greg. adh.	suspensívoro	2-6-1
<i>Retha</i>	C/A	epifaunal n.i.	estac. greg. adh.	suspensívoro	2-6-1
<i>Pholadomya</i>	A	infaunal prof.	mov. fac.	suspensívoro	6-3-1

A, aragonita; C, calcita; mov. fac., móvil facultativo; estac., estacionario; adh, adherido; greg., gregario; n. b., nivel bajo; n. i., nivel intermedio; prof., profundo; alim. dep., alimentador de depósito; sif., sifonado; quimiosimb., con bacterias quimiosimbóticas. De la Taxonomía a la Paleocología Evolutiva, el caso de los bivalvos cretácicos de la Formación San Juan Raya, Puebla, México

Los modos de vida de los bivalvos de la Formación San Juan Raya se representan en la Figura 1 y sus posibles ubicaciones en el modelo del “cubo de ecoespacio” se indican en la tabla 3, de acuerdo a los diferentes ejes que representan *tiering*-movilidad-alimentación.

Discusión y Conclusiones

Si bien el aporte de la Dra. Alencáster es exclusivamente taxonómico, permite conocer la diversidad biológica de los bivalvos de la Formación San Juan Raya. El conocimiento de esta diversidad biológica se ha incrementado en los últimos años, reflejando también una diversidad

ecológica. Si se comparan los modos de vida de los géneros conocidos para la Formación San Juan Raya con los de bivalvos de una localidad del Paleozoico Superior de México, como la Formación Ixtaltepec de edad Pensilvánica (Quiróz-Barroso y Perrilliat, 1997, 1998), se observa claramente una mayor diversidad y complejidad en la fauna mesozoica (Tabla 3 y 4). La Figura 2 representa el modelo de ecoespacio de Bambach *et al.*, 2007 y en él están representados los modos de vida de bivalvos de las dos formaciones. Las principales diferencias consisten en la presencia de formas erectas, que ocuparon niveles por encima del fondo marino (a); la tendencia hacia la infaunalización, en donde algunas familias excavaron o

Tabla 4. Composición de la concha y características autoecológicas de los bivalvos de la Formación Ixtaltepec de edad pensilvánica de acuerdo a Kiessling in Aberhan ., (2004) con base a los trabajos de Quiróz-Barroso y Perrilliat (1997, 1998). Ecoespacio (*tiering*-movilidad-alimentación) referido en la Tabla 2.

	Composición	Tiering	Movilidad	Alimentación	Ecoespacio
<i>Nuculpsis</i>	A	infaunal	mov. fac.	alim. dep.	5-3-3
<i>Palaeoneilo</i>	A	infaunal	mov. fac.	alim. dep.	5-3-3
<i>Paleyoldia</i>	A	infaunal	mov. fac.	alim. dep.	5-3-3
<i>Phestia</i>	A	infaunal	mov. fac.	alim. dep.	5-3-3
<i>Parallelodon</i>	A	epifaunal n.b.	mov. fac.	suspensívoro	4-4-1
<i>Myalinella</i>	C/A	epifaunal n.b.	estac.	suspensívoro	3-5-1
<i>Septimyalina</i>	C/A	epifaunal n.b.	estac.	suspensívoro	3-5-1
<i>Leptodesma</i>	A/C	epifaunal	estac. adh.	suspensívoro	3-6-1
<i>Pterinopectinella</i>	A/C	epifaunal	estac.	suspensívoro	3-5-1
<i>Aviculopecten</i>	A/C	epifaunal	estac.	suspensívoro	3-5-1
<i>Limipecten</i>	A/C	epifaunal	estac.	suspensívoro	3-5-1
<i>Streblopteria</i>	C/A	epifaunal	estac.	suspensívoro	3-5-1
<i>Euchondria</i>	C/A	epifaunal	estac.	suspensívoro	3-5-1
<i>Schizodus</i>	A	infaunal	mov. fac.	suspensívoro	5-3-1
<i>Permophorus</i>	A	infaunal	mov. fac.	suspensívoro	5-3-1
<i>Astartella</i>	A	infaunal	mov. fac.	suspensívoro	5-3-1
<i>Edmondia</i>	A	infaunal	mov. fac.	suspensívoro	5-3-1
<i>Ectogrammysia</i>	A	infaunal	mov. fac.	suspensívoro	5-3-1

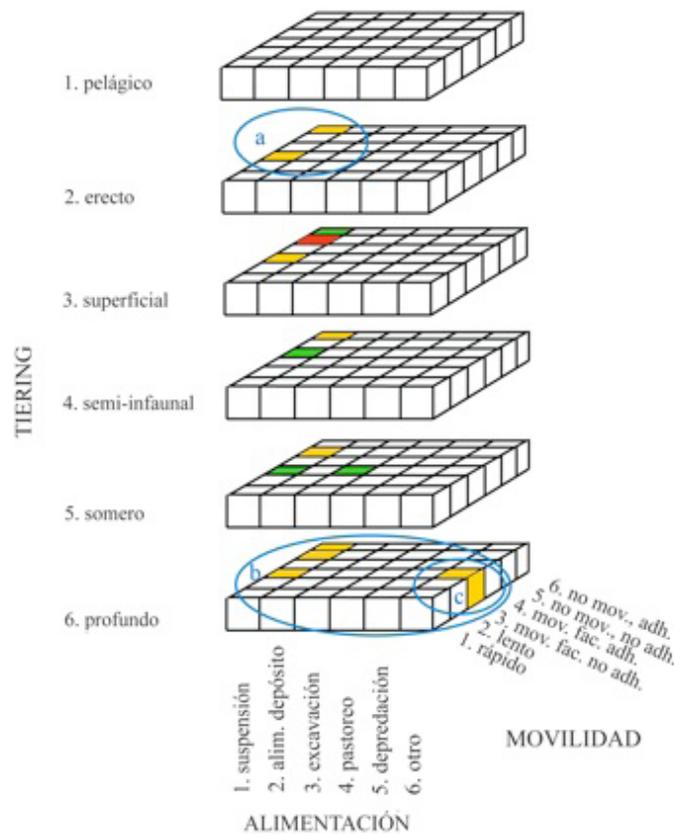


Figura 2. Cubo de ecoespacio desplegado en el que se observa la ubicación de las formas de vida de bivalvos de la Formación Ixaltepec (rojo), San Juan Raya (amarillo) y compartidas (verde). Las letras a, b y c representan las principales diferencias entre las dos formaciones.

perforaron el sustrato a niveles más profundos (b); y el desarrollo de otras formas de obtención de nutrientes, representado por *Sphaera* (c), en la formación San Juan Raya.

De acuerdo a lo anterior, se concluye que durante el Cretácico Temprano, el territorio que actualmente ocupa el sur del estado de Puebla estuvo cubierto por un mar somero y cálido que correspondió a parte de los márgenes occidentales del mar de Tethys y en él existieron arrecifes de rudistas, bancos de ostras, mitílidos perforadores de conchas y coral (Zárate-Villanueva, 2003), foládidos perforadores de madera (Mora-Almazán, 2008), trigónidos excavadores semi-infaunales no sifonados (Escalante-Ruiz, 2006), así como especies de Veneroidea y Pholadomyoidea que llegaron a excavar a profundidades mayores. Si bien aún falta estudiar varias especies de bivalvos de la Formación San Juan Raya y otras más no han dejado registro de su existencia debido a diversos factores tafonómicos, las especies estudiadas indican un aumento importante en la diversidad de los modos de vida. Este aumento de diversidad autoecológica repercutió, como ha sido planteado previamente por Bambach *et al.*, 2007, en la diversidad taxonómica y el uso del ecoespacio.

Agradecimientos

La autora desea agradecer a Francisco Sour Tovar y a Rosaura Mayén Estrada la revisión del presente manuscrito, sus comentarios y sus sugerencias. Parte de los estudios referidos han sido financiados por la Universidad Nacional Autónoma de México a través del Proyecto PAPIIT IN213710.

Referencias bibliográficas

- Aberhan, M., Alroy, J., Fursich, F.T., Kiessling, W., Kosnik, M., Madin, J., Patzkowsky, M., Wagner, P., 2004, Ecological Attributes of Marine Invertebrates. Unpublished database available online: <http://paleodb.org/>.
- Alencáster, G., 1956, Pelecípodos y gasterópodos del Cretácico inferior de la región de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla: *Paleontología Mexicana*, 2, 1- 47.
- Alencáster, Y.G., 2003, Mi vida en la ciencia: Cuaderno del ciclo de conferencias Forjadores de la Ciencia en la UNAM, Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México, 40 pp.

- Ausich, W.I., Bottjer, D.J., 1982, Tiering in suspension feeding communities on soft substrate throughout the Phanerozoic: *Science*, 2216, 173-174.
- Bambach, R.K., 1983, Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic, in Tevesz, M., Call, P., (eds.) *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*, Plenum, 719–746.
- Bambach, R.K., Bush, A.M., Erwin, D.H., 2007, Autoecology and the Filling of Ecospace: key Metazoan Radiations: *Palaeontology*, 50(1), 1-22.
- Barceló-Duarte, J., 1978, Estratigrafía y petrografía detallada del área de Tehuacán-San Juan Raya, Estado de Puebla: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, tesis de Licenciatura, 143 pp.
- Bush, A.M., Bambach, R.K., Daley, G.M., 2007, Changes in theoretical ecospace utilization in marine fossil assemblages between the mid-Paleozoic and late Cenozoic: *Paleobiology*, 33, 76-97.
- Calderón, G.A., 1956, Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla: México, D. F., XX Congreso Geológico Internacional, Libreto-guía de la excursión A-11:9-27.
- Escalante-Ruiz, A.R., 2006, Significado biológico y ambiental de las trigonias de la Formación San Juan Raya, Cretácico inferior de Puebla: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis de Licenciatura, 48 pp.
- Lazo, D.G., 2007, Early Cretaceous bivalves of the Neuquén Basin, west-central Argentina: notes on taxonomy, paleobiogeography and paleoecology: *Geological Journal* 42, 127-142.
- Martinell, J. M., Checa, A., Domenech, R., Gili, C, Olóriz, F, Rodríguez-Tovar, F. J., 2009, Moluscos, in Martínez-Chacón, M. L. , Rivas, P. (eds.), *Paleontología de Invertebrados*, Ediciones de la Universidad de Oviedo, España, 227-376.
- Mendoza, R.C.C., 2010, Estratigrafía y facies de las cuencas cretácicas del sur de Puebla y su significado tectónico: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, tesis de doctorado, 208 pp.
- Mora-Almazán, E.R., 2008, Presencia de bivalvos perforadores de madera en la Formación San Juan Raya, Cretácico inferior de Puebla: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis de Licenciatura, 67 pp.
- Mullerried, F.K.G., 1933, Estudios paleontológicos y estratigráficos en la Región de Tehuacán, Puebla. Partes 1, 2, y 3: Universidad Nacional Autónoma de México, Anales del Instituto de Biología, 4(1-3):33-46, 79-93, 309-334.
- Ortega, H.J., 2007, Rudistas (Bivalvia-Hippuritoida) del Barremiano-Aptiano Inferior del Área de Tehuacán, estado de Puebla: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis de Licenciatura, 55 pp.
- Quiróz-Barroso, S.A., 2008, Bivalvos fósiles de México: Diversidad y evolución: Cátedra Nacional de Biología “Juan Luis Cifuentes Lemus”, *Biología de la conservación I. Sistemática y biología evolutiva*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México, 17-19.
- Quiróz-Barroso, S.A., Perrilliat, M.C., 1997, Pennsylvanian nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico: *Journal of Paleontology*, 71(3), 400-407.
- Quiróz-Barroso, S.A., Perrilliat, M.C., 1998, Pennsylvanian Bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico: *Journal of Paleontology*, 72(6), 1011-1024.
- Salmones, Z.J.M., 1994, Los Moluscos Juveniles de la Formación San Juan Raya, Puebla: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis de Licenciatura, 153 pp.
- Sepkoski, J.J.Jr., 1981, A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record: *Paleobiology*, 7, 36-53.
- Stanley, S.M., 1970, Relation of shell form to life habits in the Bivalvia: *Geological Society of America, Memoir* 125, 296 pp.
- Stanley, S.M., 1972, Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks: *Journal of Paleontology*, 46, 165–212.
- Stanley, S.M., 1975, Why clams have the shape they have: an experimental analysis of burrowing: *Paleobiology*, 1, 48–58.
- Vermeij, G.J., 1977, The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers: *Paleobiology*, 3: 245-258.
- Zárate-Villanueva, R.E. 2003. Presencia de *Lithophaga* en la Formación San Juan Raya, Puebla: Implicaciones Paleoecológicas y Tafonómicas: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis de Licenciatura, 81 p.