

SEMBLANZA DE LA DRA. GLORIA ALENCÁSTER YBARRA

María del Carmen Perrilliat-Montoya

La doctora Gloria Alencáster Ybarra ha constituido, a lo largo de la segunda mitad del siglo XX, un baluarte importante en el avance de las Ciencias de la Tierra en nuestro país.

Nació en la Ciudad de México en el seno de una pequeña y amorosa familia formada por Agustín Alencáster y María de Jesús Ybarra, y por sus dos queridas hermanas Perla y Artemisa. Ineludiblemente, la rectitud y honestidad de sus padres, su alto sentido de responsabilidad en todos los aspectos de la vida, su admiración por la ciencia, la cultura y la música, y los atributos transmitidos a sus hijas en pláticas cotidianas de sobremesa, forjaron su espíritu. Su niñez y adolescencia transcurrieron en el centro de la ciudad de entonces, muy diferente al actual.

Sus estudios pre-profesionales los cursó en escuelas públicas cercanas a su casa. Muy temprano en su vida durante sus estudios en la Escuela Secundaria No. 6, descubrió su gran atracción hacia la biología y hacia la naturaleza en general, debido a la afortunada circunstancia de haber cursado Botánica y Zoología con las maestras María Luisa Blackaller y Margarita Bravo Hollis, y Biología, en la Escuela Nacional Preparatoria de San Ildefonso, con el doctor Francisco Villagrán. Gracias a estos excelentes profesores conoció su clara vocación y su deseo de adentrarse en aquel mundo.

Estudió la Licenciatura en Biología en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Al doctor Eduardo Caballero le debe su iniciación en la investigación científica durante el desarrollo de su tesis de licenciatura, título que obtuvo en 1948. Un personaje decisivo en su vida fue el doctor Manuel Maldonado-Koerdell, quien en 1950 tomó el cargo de Jefe de Departamento de Paleontología de la Gerencia de Exploración de Petróleos Mexicanos, y convenció a las autoridades para que se iniciara en ese departamento una investigación paleontológica seria, realizada por profesionistas que tendrían que especializarse, ya que para entonces, en esa dependencia solamente se hacía trabajo de rutina en Micropaleontología.

De los diez puestos que consiguió Maldonado, con sueldo envidiable para ese tiempo, dos fueron para la Universidad Nacional Autónoma de México; uno fue ocupado por la doctora María Elena Caso del Instituto de Biología, quien, como especialista en equinodermos, se dedicaría al estudio de los fósiles de ese grupo.

Instituto de Geología, UNAM, México.
E-mail: mariacp@geologia.unam.mx

El otro puesto fue para la doctora Alencáster, quien había recibido al terminar la licenciatura dos diplomas, dos medallas y un premio en efectivo, tanto por el mejor promedio del año, como por el mejor promedio de la carrera; hecho que decidió el destino de la doctora Alencáster.

Consciente de que carecía de preparación geológica para dedicarse formalmente a la Paleontología, en 1953 y 1954 estudió en la Universidad de Columbia en Nueva York, donde en 1956 obtuvo el grado de maestría con especialidad en Geología. En el Instituto de Geología de la UNAM desarrolló la tesis de maestría, la cual versó sobre el estudio de un cuantioso conjunto de fósiles de San Juan Raya, Puebla, que permanecía sin estudiar, recolectado por el ingeniero de minas José Guadalupe Aguilera a fines del siglo XIX. Después de una ardua y prolongada labor, tanto para la preparación del examen general de conocimientos como para la elaboración de la tesis, obtuvo el grado de doctor en Ciencias (Biología) en la Facultad de Ciencias de la UNAM, en 1969, habiéndosele otorgado diploma de mención honorífica. La tesis consistió en el estudio de una gran colección de rudistas (moluscos bivalvos extintos) de Chiapas que el doctor Federico K. G. Müllerried dejó sin estudiar.

Sus primeros pasos en la docencia fueron en la Escuela Nacional Preparatoria No. 1, donde desempeñó el puesto de "Preparadora de Laboratorio" de 1947 a 1951, consistente en la conducción de las prácticas de laboratorio de las diversas materias del área de la Biología. Posteriormente, de 1958 a 1968, en la licenciatura de la Facultad de Ciencias tiene a su cargo la cátedra de Paleontología General; entonces los cursos eran anuales y existía un solo grupo que en los últimos años contaba con más de cien alumnos.

Al iniciarse como profesora, pronto tuvo discípulos que desarrollaron bajo su dirección sus tesis profesionales. Los que más se distinguieron por la calidad de su trabajo ingresaron como investigadores adjuntos al Instituto de Geología de la UNAM. La adecuada preparación académica y su experiencia en la investigación, capacitaron a la doctora Alencáster para formar investigadores en diferentes aspectos de esta ciencia, correspondiéndole a ella ser la fundadora del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología, del que ocupó la jefatura de 1959 a 1974.

Asimismo, ella inició en 1956, la formación del Museo de Paleontología de este instituto, con el traslado del

material que se encontraba en las vitrinas y en las bodegas del Museo de Geología en Santa María la Ribera a Ciudad Universitaria. También a ella se debe la existencia de la publicación *Paleontología Mexicana*, que se inició como serie y que alcanzó el número 61.

A partir de 1969 y hasta 1993, imparte alternadamente las materias de Paleontología General Avanzada, Paleontología de Invertebrados I, II, y III, así como los Seminarios de Investigación correspondientes dentro del posgrado de la Facultad de Ciencias.

Dentro del campo de la docencia, ha dirigido 15 tesis de licenciatura, 4 de maestría y 10 de doctorado.

Ella es la iniciadora de la investigación paleontológica moderna en México y ha impulsado el desarrollo de esta ciencia durante toda su vida académica.

La producción científica de la doctora Alencáster consta de numerosos artículos en revistas nacionales y extranjeras de circulación internacional, que han recibido más de mil citas en publicaciones de México y otros países. Ha hecho aportaciones importantes que son base para el desarrollo de numerosos modelos sobre la evolución paleogeográfica y tectónica en México, en particular durante el Mesozoico. Pero su contribución más valiosa en el campo de la Paleontología, tiene que ver con el descubrimiento a nivel mundial de numerosos géneros y especies, así como de una subfamilia de rudistas, dentro del registro estratigráfico de México; lo cual le ha permitido realizar reconstrucciones ambientales de los mares cretácicos en nuestro territorio.

Además, como experta en el conocimiento de la riqueza faunística dentro del registro estratigráfico de México, ha sido consultada con frecuencia por instituciones como PEMEX o el Instituto Mexicano del Petróleo, para llevar a cabo proyectos de exploración, los cuales han sido de gran apoyo a la prospección petrolera de diversas regiones del país.

Por otra parte, varios investigadores han distinguido a la doctora Alencáster al escoger su nombre o sus apellidos para designar nuevos taxa: *Busycon alencasterae* Perrilliat; *Anomia csernai* Myers; *Heteraster alencasterae* Buitrón; *Durangites alencasteri* Verma; *Tetragramma gloriae* Buitrón; *Terebratula gloriae* Bouillier y Michaud; *Requienia gloriae* Aguilar; *Drilluta gloriae* Perrilliat, Vega y Corona, y *Heliacus alencasterae* Kiel, Bandel y Perrilliat.

Por su prestigio se le han conferido diplomas a lo largo de su carrera, de los que son dignos de mención los otorgados por las siguientes instituciones: la comunidad

geológica y paleontológica de México la propuso para presidir el Congreso Latinoamericano de Paleontología (1984); sus alumnos del Instituto Mexicano del Petróleo, por 30 años de docencia (1988); el “Foro Nacional de Mujeres Profesionales en Ciencias de la Tierra” (1990); la Sociedad Geológica Mexicana, por 40 años de labor ininterrumpida (1996); el Colegio de Geólogos, por su labor en la segunda mitad del siglo XX (1999); la Facultad de Ciencias, a maestros distinguidos, en el 60 aniversario de su fundación. También ha sido merecedora (2003) de la Medalla Sor Juana Inés de la Cruz, así como el Reconocimiento “Forjadores de la Ciencia”. El Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (2005) le dio una medalla por 50 años de trabajo académico.

Pertenece al Sistema Nacional de Investigadores en el Nivel III desde 1984, y a la Academia Mexicana de Ciencias desde 1986.

En otro rubro, como ponente en cerca de cien reuniones científicas, han sobresalido sus intervenciones en numerosos congresos, principalmente en México, pero también de otros países: Argentina, Canadá, Yugoslavia, Italia, Francia, Jamaica, Alemania y Austria. Otra faceta se refiere a la divulgación de la ciencia, con su activa participación en programas culturales del Seguro Social, así como en los denominados “Sábados en la Ciencia” y “Domingos en la Ciencia”.

También ha organizado congresos con mucho éxito. Entre éstos destacan el Tercer Congreso Latinoamericano de Paleontología, el Tercer Congreso Internacional sobre Rudistas, y el Sexto Congreso Nacional de Paleontología.

Ha participado en actividades adicionales, como son las comisiones dictaminadoras de dependencias de la UNAM (Institutos de Ciencias de Mar y Limnología, Biología, Geografía y la Facultad de Ciencias), y fue representante de los investigadores del Instituto de Geología ante el Consejo Técnico de la Investigación Científica, de 1988 a 1991. Como evaluadora en el Sistema Nacional de Investigadores de 2005 a 2007. Ha intervenido en un centenar de exámenes profesionales y de grado.

Ha alcanzado metas como hacerse merecedora del nombramiento, el 30 de abril de 1997, de investigadora emérita de la Universidad Nacional Autónoma de México, honrosa distinción a una investigadora que ha cultivado y acrecentado nuevos campos de investigación y ha sido impulsora de la formación de discípulos que, a su vez, en la actualidad son destacados maestros e investigadores.

No se pueden soslayar los atributos humanos de su persona, entre los que destaca su honestidad y su gran

calidad moral, siguiendo los principios de lo que ella considera justo, siempre congruente con la palabra y la acción, teniendo como base una constante lealtad con ella misma, con sus amigos y con sus discípulos.

Es notable su carácter, siempre dispuesta a ayudar a los demás, ya sea trasmitiendo sus conocimientos con gran claridad y sin reservas, o bien orientando sobre alguna duda. Uno de sus valores más sobresalientes es el absoluto respeto al trabajo, a las opiniones, a las creencias

y a la dignidad de las personas que trata. Jamás se ha desprendido de su sencillez, su bondad y generosidad que la caracterizan. Cuando los seres humanos son capaces de controlar el egoísmo y la soberbia, se alcanza un nivel superior, que la maestra Alencáster ha logrado.

Para mí, es un gran honor haber presentado esta semblanza con motivo de los 55 años de vida académica fructífera de la doctora Alencáster, gran maestra y amiga, ejemplo a seguir para nuevas generaciones de científicos.

DE FÓSILES, NOMBRES Y HOMBRES: UN ACERCAMIENTO AL LINAJE DE LA PALEONTOLOGÍA MEXICANA

Graciela Zamudio-Varela

Resumen

Este trabajo tiene como objetivo acercarse a la historia de la paleontología en México, tomando en cuenta la labor desempeñada por algunos de sus protagonistas de los siglos XIX, XX y XXI. Este acercamiento se basó en la selección de algunos de los nombres científicos que fueron asignados a los fósiles descritos, y en los que el autor de la especie nueva reconoce, entre otros aspectos, la labor en la enseñanza, el descubrimiento e investigación de localidades fosilíferas, la creación de instituciones especializadas o la formación de paleontólogos, realizada por los personajes a los que se dedicó la especie. Con lo anterior, se ha pretendido destacar la larga tradición de este campo en la ciencia local, así como trazar un linaje de la ciencia paleontológica en México, en el cual la doctora Gloria Alencáster Ibarra ocupa un lugar, resultado de su destacada trayectoria académica.

Palabras clave: Alencáster, Paleontología, México, Historia.

Introducción

Uno de los objetivos de esta contribución, es hilar los vínculos entre algunos de los protagonistas de la ciencia paleontológica en México, tomando como punto de partida su práctica al interior de las comunidades científicas de finales del siglo XIX y la primera mitad del siglo XX. Lo anterior permite acercarse al estado en el que se encontraba la Paleontología, para así abordar los indicadores de su institucionalización en las últimas décadas del siglo XX, proceso en el cual destaca la actividad académica de la doctora Gloria Alencáster.

Cabe señalar que el acercamiento a cada una de las trayectorias de los personajes considerados, nos introduce de manera sorprendente en los distintos episodios por los que ha transcurrido la historia de la ciencia en nuestro país. Así, resulta que los objetivos que los impulsaron al estudio de los aspectos que requiere el conocimiento de la ciencia paleontológica, estuvieron estrechamente vinculados al desarrollo económico, político y científico de la nación, destacando naturalistas y científicos tanto nacionales como extranjeros.

Por el tema que se aborda, resulta importante señalar que el proceso de institucionalización de la ciencia requiere, inicialmente, la conformación de una comunidad interesada en impulsar un proyecto científico, como es el del inventariado de los recursos naturales, entre los que se encuentran los fósiles. Como fruto de este asociacionismo, destacan la creación de instituciones de enseñanza y de investigación, la de revistas científicas y de divulgación, la organización de reuniones de especialistas, entre otros factores. Tomando en cuenta estos indicadores, se

Historia y Filosofía de la Biología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM.
Email: gzv@hp.fcencias.unam.mx

hace hincapié en la trayectoria de la doctora Alencáster partiendo de su incorporación, al inicio de la segunda mitad del siglo XX, al quehacer paleontológico nacional.

I. Protagonistas de la paleontología en el México de finales del siglo XIX

Para la comunidad de profesionales de la segunda mitad del siglo XIX, el conocimiento de los recursos naturales del joven país se convirtió en uno de sus objetivos, para lograrlo el primer paso fue plantearse la necesidad de llevar a cabo el inventario de los recursos naturales, por la utilidad que éstos tenían para fomentar el progreso, y asimismo el avance científico local. Si bien destacó el interés por los recursos florísticos y faunísticos, el conocimiento de la geología y la paleontología del territorio formaron parte del discurso de los naturalistas decimonónicos, dictado al interior de la Sociedad Mexicana de Historia Natural creada en 1868, y publicado dos años después en su revista *La Naturaleza*, señalando que: “La fauna fósil nos dará a conocer aquellas especies, géneros y familias que han desaparecido de nuestras regiones, y las que se han perdido completamente para el globo terrestre por la sucesiva renovación de los seres orgánicos que en cada época geológica o edad del mundo, ha acontecido.” (Del Castillo, 1870).

El encargado de pronunciar este discurso de inauguración de la Sociedad fue el ingeniero de minas Antonio del Castillo (1820-1895), “su primer Presidente, el sabio mineralogista, geólogo y paleontólogo...” que participó “en el desenterramiento de los restos fósiles de mamíferos cuaternarios en las obras del Tajo de Tequiquiac, escuela geológica y paleontológica para tantos mexicanos a lo largo del Siglo XIX. Además, poseído de extraordinario celo científico había consultado al gran paleontólogo británico Richard Owen sobre sus hallazgos, enviándole

eemplares, reproducciones y fotografías de sus materiales.” (Maldonado-Koerdell, 1948: 2). Owen publicaría más tarde sobre estos hallazgos en valle de México (Owen, 1870). Al ingeniero del Castillo se debe la fundación del Instituto Geológico de México, en 1891, del que fue su primer director (Aguilera, 1896a).

Del Castillo también fue profesor de geología en cuyos cursos participó y destacó uno de sus discípulos, el jalisciense Mariano Bárcena (1842-1899), quien fue su ayudante en la clase de mineralogía. Esta experiencia le permitió al ingeniero Bárcena dictar la cátedra de geología en la Escuela Nacional Preparatoria y en la de Ingenieros, y posteriormente obtener el cargo de investigador de paleontología en el Museo Nacional, en donde participó en proyectos arqueológicos y etnológicos. Sobre su amplia contribución paleontológica citamos dos de sus publicaciones del año de 1875, la primera sobre las rocas mesozoicas de México y sus fósiles característicos entre los que describe dos especies nuevas de rudistas, *Hipputites mexicana* e *H. calamitiformis* (Bárcena, 1875a). En la segunda, describió una especie nueva de crustáceo fósil del género *Spheroma* encontrado en una hacienda de Ameca, Jalisco. Datado del Cenozoico, Bárcena lo nombró *Spheroma burkartii* “en honor de mi sabio amigo el Dr. D. José Burkart, a quien tenemos que agradecer los muy importantes estudios científicos que hizo durante su permanencia en nuestro país en los años de 1825 a 1834.” (Bárcena, 1875b). El mineralogista alemán Joseph Burkart (1798-1874), llegó a México contratado por una empresa inglesa, que consideraba a los mineros alemanes los mejores (Mentz de Boege, 1980). Las exploraciones que realizó Burkart durante la década que permaneció en México le permitieron producir obras de gran trascendencia científica (Azuela, 2005: 74). Lejos de México, mantuvo intercambio de publicaciones y correspondencia con sus colegas mexicanos, entre ellos Antonio del Castillo (Burkart, 1861).

Comisionados para mostrar la riqueza natural de la nación, Bárcena y otros destacados naturalistas mexicanos participaron en las Ferias Internacionales de Filadelfia (1876) y Nueva Orleans (1884-1885), logrando acercarse a otras formas de hacer investigación que influyeron en su práctica, además de relacionarse con delegados de otros países. En 1886 Bárcena participó, junto con su profesor Antonio del Castillo, en el análisis *in situ* de los restos humanos descubiertos en el cerro del Peñón de los Baños (Bárcena, 1886). Su compromiso por contribuir al desarrollo de la paleontología en México quedó plasmado particularmente en algunas de sus obras, en donde destaca la interrelación de esta ciencia con la botánica y la zoología (Bárcena, 1877a, 1877b).

Los naturalistas de la República Restaurada y el Porfiriato, dieron continuidad a la labor realizada por sus maestros e

hicieron posible que, “... cargados de un enciclopedismo galopante, inventaran las condiciones necesarias para la especialización de disciplinas como la botánica, la zoología, la paleontología, la geología, la farmacología y la biología.” (Guevara-Fefer, 2002: 196).

II. Algunos protagonistas de la primera mitad del siglo XX

José Guadalupe Aguilera (1857-1941)

Fue Aguilera el protagonista del linaje que en esta historia va a fungir como el punto de enlace que dio continuidad al quehacer paleontológico realizado en el tránsito del siglo XIX al XX. Aguilera, lo mismo que Bárcena, fue discípulo de Antonio del Castillo, a quien sucedió en 1895 en la dirección del Instituto Geológico de México, espacio en donde impulsó la formación sistemática de las colecciones de fósiles, la fundación en 1904 de la Sociedad Geológica Mexicana y su *Boletín*, y gestionó con el gobierno porfirista los recursos económicos para la construcción del edificio que funcionaría como Museo de Geología. Por estos logros ha sido considerado como “... el fundador de la paleontología en México.” (Gío-Argáez *et al.*, 2003).

Dos de sus trabajos, el de 1896 y el de 1906 tienen como localidad de investigación la de San Juan Raya considerada por el ingeniero como “exclusiva” para las exploraciones coordinadas por él (Aguilera, 1906). Esta localidad de larga tradición en la formación de paleontólogos, fue objeto de estudio de geólogos extranjeros en los primeros años del México independiente (Nyst y Galeotti, 1840). Uno de sus estudios más citado sobre la historia geológica de México es el que publicó en coautoría con Ordóñez y Buelna en 1896 (Aguilera *et al.*, 1896b). En reconocimiento a su trayectoria, la UNAM le otorgó en 1937 el Doctorado *Honoris Causa*. En 1953 Maldonado-Koerdell escribió “José G. Aguilera, el mexicano más distinguido que hemos tenido en las ciencias de la Tierra, vino a consolidar la influencia alemana en la geología y paleontología de nuestro país.” (Maldonado-Koerdell, 1953: 170). Con esta aseveración queremos ligar el papel jugado por otro de los protagonistas de esta historia el “sabio paleontólogo suizo” Carl Burckhardt (1869-1935), quien contratado por Aguilera arribó a México en 1904 para ocupar la jefatura de una sección en el Instituto.

Burckhardt fue nombrado Secretario del X Congreso Geológico Internacional celebrado en México en 1906, publicando tres de las guías de las excursiones realizadas (Müllerried, 1936a: 27). Junto con otros geólogos del Instituto, y hasta 1915, realizó exploraciones y levantamientos geológicos, en donde su tarea consistió en determinar el material fósil reunido. Su última publicación es una síntesis amplia del Mesozoico del país (Burckhardt, 1930). Localmente su labor científica fue reconocida al ser

nombrado miembro honorario de la Academia de Ciencias “Antonio Alzate”, y Paleontólogo honorario de Instituto de Geología de la UNAM.

En 1912 la Sociedad Geológica Mexicana suspendió sus actividades durante la Revolución, reanudándolas en 1936 por iniciativa del personal del ahora Instituto de Geología de la UNAM, proponiendo a Aguilera como Presidente de la nueva época de la Sociedad Geológica, reconociéndole así su carácter de fundador y el papel como coordinador de los preparativos para recibir dignamente a los miembros del X Congreso Geológico Internacional (Acta de la Sociedad Geológica Mexicana, 1936). Nombramiento que Aguilera aceptó ya que firmó como Presidente el “Acta de la primera sesión ordinaria” reseñada en el *Boletín* del 3 de abril, en la que conforme con el orden del día correspondió al Dr. F. K. Müllerried leer su nota sobre la muerte de Carlos Burckhardt (Müllerried, 1936a), presentando en seguida los resultados de su investigación sobre la estratigrafía de Chiapas. A continuación un acercamiento a la trayectoria de Müllerried en México y su vínculo con la práctica científica de la doctora Alencáster.

Federico K.G. Müllerried (1891-1952)

El geólogo alemán Müllerried llegó a México en 1922 con 31 años, y como parte de una compañía atraída por el auge petrolero nacional, a la que perteneció sólo un año, dedicando los siguientes 30 de su vida a la investigación de la geología y la paleontología mexicanas. En 1925 ingresó al Instituto Geológico de México, siendo comisionado para explorar varios estados pero fue en Chiapas donde fue conquistado por los rudistas y por la región, dedicándole 20 años de investigación y de los cuales fue un especialista. Su trabajo de gabinete consistió en el arreglo de las colecciones de fósiles. En 1929, al consumarse la autonomía universitaria, el Instituto Geológico pasó a depender de la UNAM ahora como Instituto de Geología, y es en este año en el que Müllerried estableció contacto con el Instituto de Biología.

Sobre su interés en Chiapas, nos dice que alrededor de 1925 había iniciado sus viajes de estudio en el Estado, destacando que “Mis exploraciones e investigaciones detalladas en Chiapas, tenían por objeto delinear las zonas petrolíferas” (Müllerried, 1936b: 33), además de establecer una estratigrafía más rigurosa, trabajos realizados gracias al apoyo del profesor Isaac Ochoterena, director del Instituto de Biología, y a la hospitalidad y ayuda en el trabajo de campo del pueblo chiapaneco. Así, contribuyó con materiales a las colecciones del Instituto de Geología y con literatura especializada para la biblioteca. Describió la especie *Chiapasella radiolitiformis* (Trechmann) Müllerried (Müllerried, 1931).

En la persona y obra de Müllerried encontramos la relación que unió la práctica geológico-paleontológica en México de personajes como Bárcena, Aguilera, Buckhardt, entre otras. Así, podemos mencionar que publica un estudio sobre una de las especies de rudistas descritas por Bárcena (Müllerried, 1930). Del segundo dice que “Aguilera tuvo el honor de haber fundado la estratigrafía de Chiapas” (Müllerried, 1936b: 32), y las amonitas del Cretácico Superior colectadas por él en Chiapas habían sido determinadas por su amigo Burckhardt, poco tiempo antes de morir (Müllerried, 1936b: 38).

Fue Profesor de Paleontología en el Instituto Politécnico Nacional y de Paleobiología en la Facultad de Ciencias, de la UNAM. En 1947 obtuvo el nombramiento de Investigador de Carrera Titular del Instituto de Geología de la UNAM, “... gustaba de trabajar aisladamente y prefería seguir su propia inspiración. La gran mayoría de sus trabajos se publicó en español en México.” (Maldonado-Koerdell, 1953: 172). Estas características fueron señaladas por su biógrafo, Manuel Maldonado-Koerdell de quien tratamos a continuación.

Manuel Maldonado-Koerdell (1908-1972)

Nació en Mazatlán el 25 de enero, sus estudios profesionales los inició en 1925 cuando ingresó a la Universidad Nacional de México. Su personalidad científica se formó en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas al incorporarse en 1937, al recién fundado Instituto Politécnico Nacional, como profesor de las cátedras de anatomía humana, citología, histología y embriología, sexualidad y morfogénesis, disciplinas que nos indican que sus intereses académicos iniciales estuvieron dirigidos al conocimiento científico de los organismos vivos. Entre 1945 y 1946 gozó de la beca Guggenheim que para Enrique Beltrán, quien fue uno de los que lo recomendó, tuvo influencia decisiva en su vida (Beltrán, 1973: 30). Maldonado-Koerdell propuso dos temas a desarrollar en el vecino país, uno sobre el desarrollo de *Ambystoma*, y otro sobre la anatomía comparada del esqueleto de los vertebrados. Beltrán opinó que el segundo tendría un mayor campo de desarrollo y más repercusión en nuestro medio cuando regresara el becario. Obtuvo el grado de Doctor en Filosofía (Zoología y Paleontología) con una tesis sobre *Ambystoma*, sin embargo, a su regreso a finales de 1946, se reincorporó al Politécnico para impartir el curso de Paleontología que dictó hasta 1953.

Por ser este texto un acercamiento a la historia de la paleontología en México en el que se circunscribe la trayectoria de la doctora Alencáster, nos interesa destacar el papel de don Manuel como historiador de la ciencia en nuestro país, y quien para Germán Somolinos “es el más versátil historiador científico mexicano por la diversidad

de los temas que trata siempre con tino y profundidad...” (Somolinos D’Ardois, 1965-1966: 274). Su interés e impacto en la historia de la ciencia en México queda demostrado con su publicación temprana sobre este tema (Maldonado-Koerdell, 1943). En 1948 fue electo Presidente de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, leyendo en la toma de posesión su trabajo titulado “Los vertebrados fósiles del cuaternario en México” (Maldonado-Koerdell, 1948), que dedica a Antonio del Castillo y a Manuel María Villada, autor del primer catálogo de fósiles del Museo Nacional. A continuación hace un recuento histórico sobre los aportes al tema de naturalistas nacionales y extranjeros, y concluye con el *Catálogo sistemático de las especies de mamíferos fósiles del Cuaternario mexicano*, considerando clasificación taxonómica, localidades y referencias bibliográficas para cada especie catalogada. Para el autor, esta revisión permite constatar, bajo una mirada evolucionista, las modificaciones y extinciones, los cambios en su distribución geográfica y el registro de nuevas formas de las faunas del territorio nacional.

Maldonado-Koerdell tiene numerosas publicaciones en diversas fuentes, pero tomando en cuenta solo los títulos de sus publicaciones en la Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (Gío-Argáez, 2001), contabilizamos 28 contribuciones suyas que van de 1940 a 1961, en temas como biografías, instituciones, bibliografías, biología experimental y paleontología. De las publicaciones de este periodo resulta de interés destacar que entre 1947 y 1949, al concluir su beca, publicó 3 artículos sobre anfibios actuales y 4 sobre vertebrados fósiles de México, que corresponden a los dos grandes temas que atrajeron su interés. La importancia de dirigir su investigación a los aspectos paleontológicos, por ser un área en donde sus aportaciones serían de mayor interés para el desarrollo científico y económico de nuestro país, influyó en su práctica la cual tuvo entre sus principales resultados la fundación en 1948 del Laboratorio de Paleontología en Petróleos Mexicanos, “...y en el que se inició un grupo de jóvenes que hoy ocupan lugar destacado en nuestro medio científico.” (Beltrán, 1973: 31). Entre esos jóvenes se encontraba la bióloga Gloria Alencáster Ybarra.

Gloria Alencáster Ybarra

Un año después de la fundación de ese espacio en Pemex y cuando Gloria cumplía 22 años, se publicaba su primera nueva especie *Aprocta caballeroi* Alencáster (Alencáster, 1949). Se trataba de un nemátodo y la dedicó a su Profesor y director de tesis, el distinguido helmintólogo Eduardo Caballero (1904-1974) (García, 2001), de quien reconoce haber adquirido la rigurosidad y disciplina en la práctica científica. Resulta difícil pensar en un escenario mejor cuando se inicia la profesionalización en la vida académica, y sin embargo, ésta tomó un derrotero distinto que tuvo

como punto de partida la invitación de Maldonado-Koerdell, pero que de haber seguido por el de la helmintología, la actuación habría contado con la misma pasión y entrega que han caracterizado su papel protagónico en la historia de la ciencia paleontológica de México.

Para acercarnos a la trayectoria académica de la doctora Alencáster contamos con algunas publicaciones elaboradas por colaboradores cercanos y por amigos entrañables (Perrilliat, 2003; Herrera y Morán-Zenteno, 2007), así como de un ensayo autobiográfico (Alencáster, 2003), por lo que el objetivo de los siguientes párrafos es presentar un acercamiento a los vínculos que existen entre algunos de los amantes de los fósiles de tres siglos: el XIX en sus últimas décadas, el XX y los inicios del XXI, para lo cual se continúa con la estrategia de considerar la historia taxonómica y la derivación de los nombres científicos asignados por su autor a las especies nuevas de organismos fosilizados. Así, a partir de los nombres asignados por la doctora Alencáster, con los cuales hace un reconocimiento a las aportaciones paleontológicas hechas por los personajes homenajeados, hemos podido establecer un linaje entre los estudiosos de los fósiles a través de los siglos.

Ya se ha señalado el papel protagónico que desempeñó el doctor Maldonado-Koerdell al iniciarla en el estudio de los yacimientos fosilíferos vinculados a la exploración y explotación de los recursos petrolíferos de nuestro país, al que se dedicó de enero de 1950 a julio de 1955, destinando el lapso que va de julio de 1953 a mayo de 1954 a disfrutar de la beca otorgada para formalizar sus conocimientos paleontológicos en la Universidad de Columbia, Estados Unidos, fungiendo Norman D. Newell como su asesor en el estudio de los fósiles colectados por José G. Aguilera a finales del siglo XX, en su localidad preferida, San Juan Raya, tema que le fue sugerido por Maldonado-Koerdell, obteniendo el grado en 1956. Su tesis fue publicada en la revista *Paleontología Mexicana* del Instituto de Geología de la UNAM (Alencáster, 1956), en donde describe 7 especies nuevas para la ciencia entre las que nos interesa destacar las siguientes por estar dedicadas a tres personajes que influyeron en su trayectoria académica y en las ciencias de la Tierra:

Tylostoma aguilerai n. sp. “Esta especie nueva es nombrada en honor de José Guadalupe Aguilera, primer estudiante mexicano de la geología de esta región.” (Alencáster, 1956: 25).

Pyrazus maldonadoi n. sp. “Esta especie es nombrada en honor del Profesor Manuel Maldonado Koerdell, por su empeño en la orientación y entrenamiento paleontológico de biólogos en México.” (Alencáster, 1956: 29).

Cassiope müllerriedi n. sp. “Esta nueva especie es nombrada en honor de Federico K. Müllerried, quien

realizó estudios paleontológicos sobre esta región [San Juan Raya] y varias regiones de México.” (Alencáster, 1956: 33) Los Holotipos y paratipos de los taxa nuevos comentados están depositados en la Colección Nacional de Paleontología “María del Carmen Perrilliat” del Instituto de Geología de la UNAM.

En mayo de 1969 obtuvo el Doctorado en Ciencias (Biología), por la Facultad de Ciencias de la UNAM. El tema de tesis también le fue sugerido por Maldonado-Koerdell, siendo el objeto de estudio la colección de rudistas formada por Federico K. Müllerried en el Estado de Chiapas, y que fue publicada en 1971 (Alencáster, 1971). El sabio alemán había sido su maestro de paleontología en la Facultad de Ciencias y como reconocimiento a su trayectoria, en 1998 nombró en su honor un género nuevo *Muellerriedia* en donde la dedicatoria, que se transcribe a continuación, relata la contribución de este hombre a la ciencia mexicana: “The name of the genus *Muellerriedia* is dedicated to Professor Friedrich Karl Gustav Müllerried, geologist and paleontologist born in Germany, who lived in Mexico for about 25 years. He worked at the institutes of Biology and Geology of the National University of Mexico, until his death, in 1952. He studied Mexican rudists from many places of the Mexican territory, and published fundamental contributions for the understanding of these fossils.” (Alencáster, 1998: 100).

Fue así como los rudistas se convirtieron en el principal objeto de investigación de la doctora Alencáster, aún cuando ella los había considerado como “los peores animales del mundo”, “impenetrables” y “dificilísimos” pero que el doctor Maldonado-Koerdell había logrado sensibilizarla dada la importancia económica y científica de los rudistas mexicanos tan bien representados, y de la necesidad de que los paleontólogos locales se abocaran a su estudio, y así fue como poco a poco le fueron gustando, (comunicación personal) hasta convertirse en la prestigiada rudistóloga que es ahora. La influencia del Profesor en la trayectoria académica de la paleontóloga, quedó plasmada en la especie de rudista que ella nombró en 2008 como *Radiolites maldonadoi* nov. sp. señalando que: “The species *R. maldonadoi* is dedicated to Dr. Manuel Maldonado-Koerdell (1908-1972) as a tribute to his contribution to the scientific advance of Mexican paleontology, to such an extent that he could be considered the driving force behind the initiation of the scientific study of many diverse groups of Mexican fossils. That I am a paleontologist (G.A.) and that I am dedicated to the study of the rudist bivalves is due to his influence.” (Alencáster y García-Barrera, 2008: 586).

En esta publicación los autores describieron 7 especies de rudistas mexicanos a partir de especímenes magníficamente preservados colectados en la localidad “El Madroño”, Estado de Querétaro, y que por su riqueza

y diversidad ha sido considerada “Reserva Fosilífera Nacional” (Alencáster y García-Barrera, 2008: 572). Uno de los grupos predominantes en El Madroño son los rudistas por lo que desde hace unas décadas es uno de los sitios de investigación predilectos de la doctora Alencáster y sus alumnos, como lo fueron San Juan Raya y Chiapas para sus guías académicos. Cabe señalar que las dos publicaciones resultado de sus tesis de grado han alcanzado el mayor número de citas de entre sus obras publicadas.

A continuación se han seleccionado algunos de los taxa nuevos que han sido dedicados a la doctora Alencáster, con lo cual se cierra este acercamiento al linaje de la paleontología mexicana. La primera especie nueva es de la autoría de su discípula Carmen Perrilliat quien en 1963 nombró a un molusco de la formación Agueguexquite (Mioceno Medio) del Istmo de Tehuantepec como *Busycon alencasterae* Perrilliat (Perrilliat, 1963). Por su parte, Blanca Estela Buitrón describe *Tetragramma gloriae* Buitrón, anotando que “Esta especie se dedica a la doctora Gloria Alencáster de Félix quien colectó el material estudiado.” (Buitrón, 1973: 40).

En 1987 los autores de *Terebratula gloriae* Boullier et Michaud, de la Universidad Pierre et Marie Curie, de París, Francia, nombraron a esta especie “En hommage à Gloria Alencaster, Instituto de Geología U.N.A.M. (Mexico).” (Boullier et Michaud, 1987: 285). En el año 2000 fue publicada *Drilluta gloriae* Perrilliat, Vega y Corona, quienes señalan que “The name of this species honors Dra. Gloria Alencáster, a well known Mexican paleontologist, and the first person to conduct a study of the molluscan fauna here described.” (Perrilliat, *et al.*, 2000: 17). Por último, se hace referencia a *Gloria* gen. Nov., cuya denominación científica de 2004 indica que: “The genus got its name by famous rudist researcher from Mexico Mrs. Gloria Alencaster.” (Grubić, 2004: 149).

Estas descripciones de especialistas mexicanos y extranjeros rinden un homenaje público a la doctora Alencáster, reconociendo así sus contribuciones a la formación de paleontólogos, a la creación y fortalecimiento institucional de la colección científica nacional, su impulso al estudio de localidades fosilíferas tanto de aquellas que cuentan con una larga tradición como las de reciente exploración, así como a su investigación especializada en el estudio de los rudistas en México.

A lo anterior, hay que agregar algunos aspectos que caracterizan a la doctora Alencáster y que no se contemplan en los taxa dedicados a su práctica científica, me refiero a su humanismo, expresado en el apoyo solidario brindado a los que la rodean, a los lazos de amistad fortalecidos a lo largo de su vida, a su capacidad para reconocer y agradecer las influencias que han impactado su trayectoria científica,

y por que no, su actitud cálida acompañada de una sonrisa que atrapa al preguntador interesado en los protagonistas de la historia científica de México.

Agradecimientos

Agradezco a Francisco Sour Tovar y Sergio Cevallos Ferriz la invitación para participar en el homenaje a la Doctora Alencáster, y el apoyo de fuentes documentales proporcionadas por Pedro García Barrera, Sara Quiróz Barroso y Daniel Navarro Santillán.

Referencias bibliográficas

- Acta Protocolizada de reorganización de la Sociedad Geológica Mexicana, 1936: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, IX(1), IX-XII.
- Aguilera, J.G., 1896a, Antonio del Castillo. Director fundador del Instituto Geológico de México: Boletín del Instituto Geológico de México, 1(4-6), p. 3-7.
- Aguilera, J.G., Ordóñez, E., Buelna R. J., 1896b, Bosquejo geológico de México: Boletín del Instituto Geológico de México, (4-6), p. 1-272.
- Aguilera, J.G., 1906, Excursión de Tehuacán a Zapotitlán y San Juan Raya, en X Congreso Geológico Internacional: Libroguía, (7), p. 1-27.
- Alencáster Ybarra, G., 1949, Una nueva especie de filaria de las aves de México: Revista Ibérica de Parasitología, IX(1), p. 87-90.
- Alencáster de C., G., 1956, Pelecípodos y gasterópodos del Cretácico Inferior de la región de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla: Paleontología Mexicana, vol. 2, p. 1-47.
- Alencáster Ybarra, G., 1971, Rudistas del Cretácico Superior del Estado de Chiapas: Paleontología Mexicana, vol. 34, p. 1-91.
- Alencáster Ybarra, G., 1998, New caprinid rudist genera *Guzzella* and *Muellerriedia* (Bivalvia-Hippuritacea) from the Albian (Cretaceous) of central México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, vol. 15, núm. 1, p. 91-105.
- Alencáster Ybarra, G., 2003, Mi vida en la ciencia, en Forjadores de la ciencia en la UNAM, Coordinación de la Investigación Científica, UNAM, p. 365-386.
- Alencáster Ybarra, G., García-Barrera, P., 2008, Albian Radiolitic rudists (Mollusca Bivalvia) from East-Central Mexico: *Geobios*, (41), p. 571-587.
- Azuela, L.F., 2005, De las minas al laboratorio: la demarcación de la geología en la Escuela Nacional de Ingenieros (1795-1895), Instituto de Geografía/Facultad de Ingeniería, UNAM, p. 1-186.
- Bárcena, M. y Castillo, J., 1875a, Datos para el estudio de las rocas mesozoicas de México y sus fósiles característicos: Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística, 3(2), p. 369-405.
- Bárcena, M., 1875b, Descripción de un crustáceo fósil del género *Spheroma* y reseña geológica del valle de Ameca, Jalisco: La Naturaleza, III, p. 355-361.
- Bárcena, M., 1877a, Introducción al estudio de la paleontología mexicana: Anales del Museo Nacional, 1, p. 43-46.
- Bárcena, M., 1877b, Materiales para la formación de una obra de paleontología mexicana: Anales del Museo Nacional, 1, p. 85-91, p. 195-202, p. 283-286.
- Bárcena, M., 1886, Hallazgo de restos humanos prehistóricos en el valle de México: La Naturaleza, VII, p. 257-264.
- Beltrán, E., 1973, Tres presidentes de la Sociedad Mexicana de Historia Natural: J. Díaz Barriga (1937); I. González Guzmán (1940-41); M. Maldonado-Koerdell (1948-49): Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, XXXIV, p. 19-34.
- Boullier, A., Michaud, F., 1987, Terebratulides (Brachiopodes) nouveaux du Jurassique Supérieur du Chiapas (Sud-Est du Mexique): *Revue de Paléobiologie*, 6(2), p. 279-288.
- Buitrón Sánchez, B.E., 1973, *Tetragramma Gloriae* n. sp., Equinoide de la formación San Lucas (Hauteriviano-Aptiano) en la región de Huetamo, Michoacán: Paleontología Mexicana, (36), p. 33-41.
- Burckhardt, C., 1930, Etude synthétique sur le Mésozoïque mexicain: Mémoires de la Société Paléontologique Suisse, 49(4), 1-123; 50(1), p. 125-280.
- Burkart, J., 1861, Resumen de los resultados obtenidos en la explotación de las minas de Pachuca y Real del Monte durante los años de 1859, 1860 y 1861: Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística, 2, p. 579-594.
- Del Castillo, A., 1870, Discurso pronunciado por el Señor Ingeniero de Minas, D. Antonio del Castillo, Presidente de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, en la Sesión inaugural, el día 6 de septiembre de 1868: La Naturaleza, I, p. 1-5.
- García, I., 2001, El Dr. Eduardo Caballero y Caballero (1904-1974) y la institucionalización de la helmintología en México, Tesis de Maestría en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, 1-139. Asesores Gerardo Pérez Ponce de León y Graciela Zamudio Varela.
- Gío-Argáez, R., (Editor), 2001, Índice acumulativo I-L (1939-2000) de la Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural: Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, L(2), p. 73-120.
- Gío-Argáez, R., Hugo, E. y Rodríguez, Y., 2003, Panorama general de la paleontología mexicana: *Ciencia Ergo Sum*, 10(1), p. 85-95.

-
- Grubić, A., 2004, Revision of the Rudists Subfamily Barrettinae Chubb: Bulletin de l'Académie serbe des sciences et des arts, CXXVIII(42), 149 p.
- Guevara-Fefer, R., 2002., Los últimos años de la historia natural y los primeros días de la biología en México: Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM, (35), p. 1-212.
- Herrera, T. y Morán-Zenteno, D.J., 2007, Gloria Alencáster Ybarra, en Eméritos, Universidad Nacional Autónoma de México 1910-2010, p. 59-68.
- Maldonado-Koerdell, M., 1943, Sociedades científicas en el desarrollo de las ciencias naturales en México: Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, IV(3-4), p. 233-244.
- Maldonado-Koerdell, M., 1948, Los vertebrados fósiles del cuaternario en México: Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, IX(1-2), p. 1-36.
- Maldonado-Koerdell, M., 1953, La contribución de Federico K.G. Müllerried a la geología y paleontología mexicanas: Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, XIV, p. 169-190.
- Mentz de Boege, B.M. von, 1980, Tecnología minera alemana en México durante la primera mitad del siglo XIX: Estudios de Historia Moderna y Contemporánea de México, Álvaro Matute (editor), 8, p. 85-95.
- Müllerried, F.K.G., 1930, El llamado Hippurites mexicana Bárcena: Anales del Instituto de Biología, 1(1), p. 63-70.
- Müllerried, F.K.G., 1931, Chiapasella, un paquiodonto extrañísimo de la América: Anales del Instituto de Biología, 2(3), p. 243-254.
- Müllerried, F.K.G., 1936a, Carlos Burckhardt 1869-1935. Nota Necrológica: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, IX(1), p. 23-29.
- Müllerried, F.K.G., 1936b, Estratigrafía Preterciaria preliminar del Estado de Chiapas: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, IX(1), p. 31-41.
- Nyst, H. y H. Galeotti, 1840, Description de quelques fossiles du Calcaire Jurassique de Tehuacan, au Mexique: Bulletins de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles, 7(2), p. 212-221.
- Owen, R., 1870, On remains of a large extinct lama (*Palauchania magna*) from quaternary deposits in the Valley of Mexico: Philosophical Transactions of the Royal Society, (160), p. 65-77.
- Perrilliat, M.C., 1963, Moluscos de la Formación Agueguexquite (Mioceno Medio) del Istmo de Tehuantepec, México: Paleontología Mexicana, (14), p. 1-45.
- Perrilliat, M.C., Vega, F.J., y Corona, R. 2000, Early Maastrichtian mollusca from the Mexcala formation of the State of Guerrero, Southern Mexico: Journal of Paleontology, 74(1), p. 7-24.
- Perrilliat, M.C., 2003, Semblanza de la doctora Gloria Alencáster Ybarra, en Forjadores de la Ciencia en la UNAM, Coordinación de la Investigación Científica, p. 387-390.
- Somolinos-D'Ardois, G., 1965-1966, Historia de la Ciencia: Historia Mexicana, XV(2-3), p. 269-290.
-

GLORIA ALENCÁSTER Y EL DESARROLLO DE LA PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS EN MEXICO

Ismael Ferrusquía Villafranca

Resumen

Este desarrollo es un hecho académico-cultural tardío, iniciado en la década de los 70's, merced al impulso que inicialmente diera la Dra. Alencáster, quien a pesar de no dedicarse profesionalmente a esta disciplina científica, pudo apreciar la necesidad de establecerla en la Universidad y en el País, aprovechando inteligentemente las condiciones del momento histórico que le tocó vivir, merced a su destacada trayectoria científica. En este trabajo se muestra el azaroso devenir de la Paleontología de Vertebrados, desde que México era hasta hace medio siglo, una especie de tierra de misión paleontológica, a la etapa actual, donde esta disciplina se cultiva profesionalmente en unas 27 instituciones distribuidas en la mitad de las entidades federativas.

Palabras clave: Alencáster, Historia, Paleontología de Vertebrados.

Introducción

En México durante buena parte de su historia [Siglo XIX y primera mitad del Siglo XX], prácticamente no se realizaba investigación alguna sobre su rica, variada y científicamente muy significativa vertebrado-fauna fósil. Desde luego que se dieron a conocer algunos hallazgos ocasionales, realizados en el curso de exploración/explotación minera [e.g. fósiles de Zacualtipan, Hidalgo. (Cope, 1986); reptiles de la Mixteca Oaxaqueña (Wieland, 1910)], o de obras civiles mayores, como la excavación del Gran Canal de Desagüe [e.g. *Equus conversidens* (Owen, 1869)].

Podía considerarse entonces, que de alguna forma, nuestro país era una especie de “tierra de misión paleontológica de vertebrados,” porque no existían académicos profesionales, ni infraestructura, ni recursos para realizar investigación en esta disciplina altamente especializada. Esta situación se mantuvo hasta mediados de la década de los 70's. De hecho, la *Society of Vertebrate Paleontology* [SVP por sus siglas en Inglés], que al igual que otras sociedades científicas, mantiene un programa de relaciones con la sociedad [*Outreach Program*]; en una de sus modalidades/aplicaciones, evaluaba el status de la Paleontología de Vertebrados en todos los países del Mundo, particularmente la posibilidad de desarrollar sostenidamente investigación en esta disciplina. Ello implica entre otras cosas, que cada país contase con: (a) Paleontólogos profesionales (“masa crítica”). (b) Instituciones de investigación/docencia donde puedan desarrollar su trabajo [e.g. museos de historia natural o equivalente, departamentos o secciones académicas geológicas y/o biológicas en universidades]. (c) Colecciones científicas debidamente curadas. (d) Bibliotecas especializadas. (e) Recursos financieros regularmente accesibles. (f) Recursos humanos en Instituto de Geología, UNAM, México.
E-mail: ismaelfv@unam.mx

formación que reemplacen a los cuadros científicos en activo.

De acuerdo con la calidad y cantidad de recursos en los distintos rubros mencionados con que cuentan/contaban los países, estos quedaban agrupados en tres grandes categorías: A, Altamente desarrollados: cuentan con amplios recursos y diversos centros de investigación/docencia [e.g. los de Europa Occidental, Norteamérica algunos de la ex-Unión Soviética, China, Japón.]. B, Moderadamente desarrollados: cuentan con menos recursos, y menos centros de investigación [e.g. España, Argentina, Brasil]. C, Subdesarrollados: carecen de uno o más de los recursos mencionados. Estos países a su vez, corresponden a aquellos que tienen economías subdesarrolladas [e.g. los de buena parte de África, Asia y América Latina]. En esta categoría estaba México entonces [primer lustro de los 70's], como lo mostró R. L. Carroll, Paleontólogo de la Universidad de McGill, Canadá, a la sazón Responsable del *Outreach Program*.

La información derivada de este programa, permitía detectar países donde sería conveniente realizar investigación paleontológica de vertebrados, por el interés de científico de la fauna que portasen; los interesados podrían plantear programas de investigación acordes a las condiciones particulares del país considerado, el cual era verdaderamente una “tierra de misión paleontológica.

Este no es el caso en la actualidad, ya que en 1976, el status de México cambió a Moderadamente Desarrollado, una vez que quien esto escribe, mostró a la comunidad científica interesada, en la 36ª Reunión Anual de la *Society of Vertebrate Paleontology*, que el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, satisfacía los seis criterios requeridos, pues contaba con investigadores, infraestructura y recursos para realizar investigación en esta disciplina, con un estándar internacional. Esto se confirmó en 1979, al aceptar el Comité Ejecutivo de la SVP, la invitación

del Instituto de Geología, transmitida por quien esto escribe, para celebrar en México la Reunión Anual de 1982.

En este trabajo se pretende ofrecer una panorámica de la investigación paleontológica de vertebrados en la actualidad, contrastarla una panorámica del pasado, y mostrar/relatar los hechos y esfuerzos que posibilitaron el cambio de condiciones que hicieron posible el paso a la situación actual, en los cuales nuestra homenajead, la Dra. Alencáster, tuvo una destacada participación.

Panorámica actual de la Investigación Paleontológica de Vertebrados en México

Esta panorámica se obtuvo analizando con este fin las páginas electrónicas de todas las entidades federativas, y de las instituciones de educación superior y/o de difusión científica [i.e. museos de índole diversa] presentes en ellas. Aquellas donde se realiza investigación paleontológica, docencia, o difusión/exhibición de información de esta índole, quedaron registradas en la Tabla 1., así como el número de académicos involucrados [segunda y tercer columnas]. También se señala el tipo de actividad a que está dedicada la institución [columna cuarta], así como su caracterización [Investigación, Docencia, Difusión], y en caso de la investigación, su condición o status en términos de tamaño del personal académico [Pequeño, Regular o Grande] y madurez, *i.e.*, el tiempo transcurrido desde su establecimiento en la institución considerada [Inicial, Joven o Maduro], según los parámetros expresados al pie de la Tabla 1. La información tabulada permite apreciar la índole del trabajo paleontológico que se realiza en las instituciones, y el perfil del grupo académico que lo ejecuta. Finalmente, toda esta información se resume en la Tabla 2.

También se consideró necesario mostrar gráficamente la distribución estatal de las instituciones académicas donde se desarrolla trabajo paleontológico profesional [Figuras 1-4], con el propósito de mostrar en cuales estados se

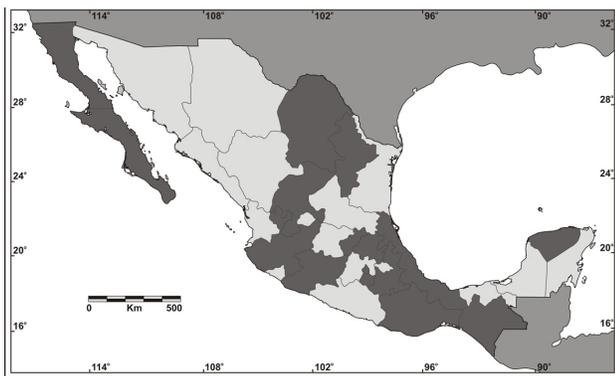


Figura 1. Distribución estatal de Instituciones dedicadas a la Investigación Paleontológica de Vertebrados, cuyo total en el país es de 22.

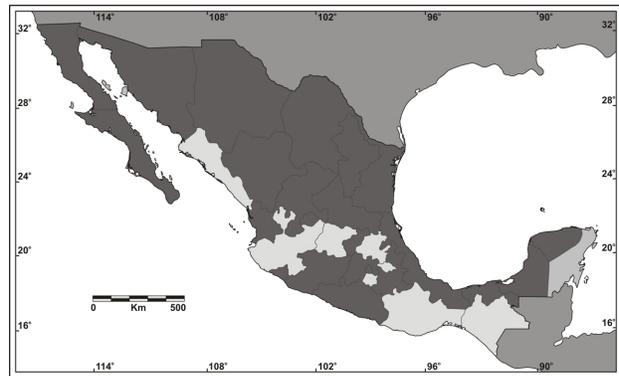


Figura 2. Distribución estatal de Instituciones dedicadas a la Docencia y/o Difusión Paleontológica de Vertebrados, cuyo total en el país es de 27 y 22 respectivamente.

realiza, diferenciando las modalidades ya señaladas, y conocer así el nivel de desarrollo de esta disciplina en los estados en particular, y en el país en lo general. Por otro lado, la coincidencia de instituciones de investigación y de formación de recursos humanos [Figura 3] en una misma entidad federativa es menor de lo esperado en función de la distribución de las instituciones de investigación.

Se trató de analizar esto, porque en nuestro país, la mayoría de los paleontólogos proceden de licenciaturas en Biología o afines, y que éstas se ofrecen en la mayoría de tales entidades, sin embargo, la revisión de los currícula respectivos muestra que en muchos casos, el enfoque de la licenciatura es pragmático, con menos cabo del enfoque científico básico, donde se enmarca la Paleontología en lo general y la de vertebrados en particular. Este hecho se registra en la Tabla 1, Columna 4 [Actividades o Líneas de Acción] como Docencia (General).

El examen de la Tabla 1 y de las Figuras 1-4 evidencia que al presente, en 16 entidades federativas [Figura 1] se efectúa investigación en Paleontología de Vertebrados, en 23 [Figura 2] se realiza algún tipo de difusión y/o docencia sobre esta disciplina, en 11 [Figura 3] se lleva a cabo investigación y docencia sobre esta especialidad,

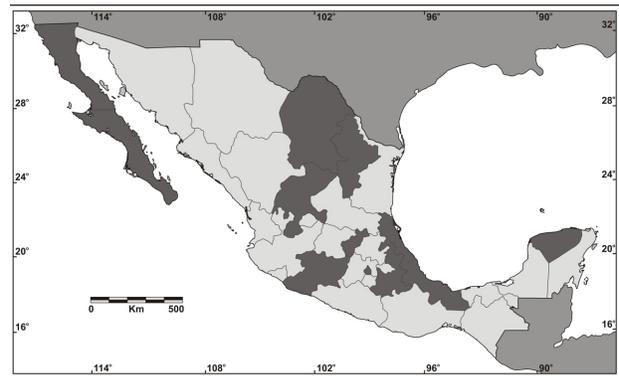


Figura 3. Distribución estatal de Instituciones dedicadas a la Investigación y Docencia Paleontológica de Vertebrados, cuyo total en el país es de 22 y 27 respectivamente.

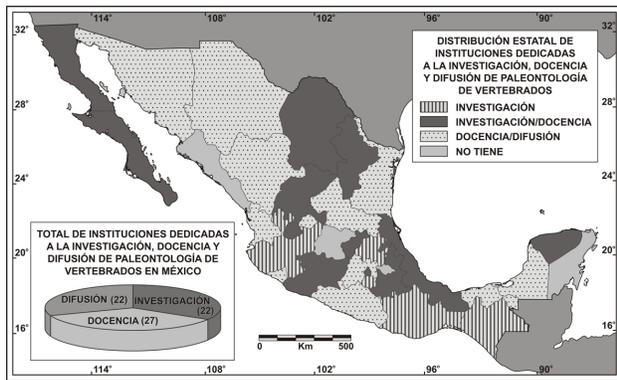


Figura 4. Distribución estatal de Instituciones dedicadas a la Investigación, Docencia y Difusión de Paleontología de Vertebrados.

y en cuatro [Figura 4], no se efectúa actividad académica alguna relacionada con Paleontología de Vertebrados.

En suma, México cuenta con 27 instituciones distribuidas en 16 entidades federativas, donde casi medio centenar de especialistas realizan principalmente investigación y/o docencia sobre Paleontología de Vertebrados, mientras que en 23 entidades, las instituciones solo ejecutan docencia y/o difusión paleontológica. La incongruencia aritmética que resulta de sumar independientemente estados o instituciones, se debe a que un mismo estado cuente con instituciones de investigación, docencia y/o investigación, o que una misma institución realice dos o más de estas actividades.

También puede apreciarse [Tablas 1 y 2], que el número de especialistas en la mayoría de las instituciones es pequeño [>3]. Por otro lado, considerando que el surgimiento de la

Tabla 1. Panorámica de la investigación y docencia en paleontología, con énfasis en paleontología de vertebrados.

Estado	Institución y Subdependencias	Investigadores	Líneas de investigación	Caracterización y/o Status
Aguascalientes	Museo Regional (de Antropología e Historia)	1?	Difusión	DI
B.C.N.	Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias Marinas, Laboratorio de Paleontología	1	Mamíferos marinos cenozoicos	INV: P, J
	Idem	1?	Docencia (General)	DO
B.C.S.	Universidad Autónoma de Baja California Sur, Área del Conocimiento de Ciencias del Mar, Departamento Académico de Biología Marina, Museo de Historia Natural	1	Paleoictiología	INV: P, J
	Universidad Autónoma de Baja California Sur, Facultad de Ciencias Marinas?	1?	Docencia (General)	DO
	[Estatal o Municipal?] M. de Historia Natural	1?	Difusión	DI
	[¿Estatal o Municipal o INAH?] Unidad Cultural Ágora, Museo Regional de Antropología e Historia	1?	Difusión	DI
Campeche	Universidad Autónoma de Campeche, "Facultad de Ciencias Biológicas"	1?	Docencia (General)	DO
Coahuila	Benemérita Escuela Normal de Maestros de Coahuila, "Rama de Ciencias Biológicas," "Laboratorio de Paleontología"	2?	Docencia (General)	DO
	Asociación Civil del Museo de Múzquiz, Museo Histórico de Múzquiz, Coahuila	1	Difusión	DI
	Institución privada?, Museo del Desierto, Coahuila	5?	Vertebrados cretácicos (principalmente dinosaurios)	INV: R, J
	Asociación Estatal de Cronistas e Historiadores de Coahuila	1	Promoción y Difusión	DI
	Universidad Autónoma de Coahuila, Unidad Norte, Facultad de Ingeniería en Recursos Minerales y Energéticos	1	Docencia (General)	DO
	Instituto Nacional de Antropología e Historia, Centro INAH Coahuila	1	Dinosauricnitas cretácicas	INV: P, I
	Institución privada, Museo Paleontológico de la Laguna, Torreón	1	Difusión y promoción	DI
	Municipio General Cepeda, Museo de Paleontología de Rincón Colorado	1	Difusión	DI
Colima	Universidad de Colima, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, "Sección de Ciencias Biológicas"	1	Docencia (General)	DO

Estado	Institución y Subdependencias	Investigadores	Líneas de investigación	Caracterización y/o Status
Chiapas	Secretaría del Medio Ambiente, Vivienda e Historia Natural [SEMAVIHN], Coordinación de la Investigación, Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera	1, 1/2	Vertebrados tardicenozoicos y peces cretácicos	INV: P, I
Chihuahua	Asociación Civil DECA Parque Cretácico, A.C., Villa Aldama	1 (promotor)	Promueven, investigación y difusión	DI
	Asoc. Civil del Museo de Paleontología, Museo de Paleontología o del Mamút, Chihuahua	1?	Difusión	DI
	Municipio de Delicias, Museo de Paleontología "Roberto Fierro"	1	Difusión	DI
	Municipio de Julimes, Museo de Paleontología	1?	Difusión	DI
	Universidad Autónoma de Chihuahua, Facultad de Zootecnia y Ecología	1	Docencia (General)	DO
	Universidad Autónoma de Chihuahua, Facultad de Ingeniería	1	Docencia (General)	DO
	Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, Instituto de Ciencias Biomédicas, "Escuela de Biología"	1	Docencia (General)	DO
D. F.	UNAM, Instituto de Geología, Departamento de Paleontología (Aloja la Colección Nacional de Paleontología)	4	Vertebrados cenozoicos y mesozoicos	INV: G, M
	UNAM, Instituto de Geología, Museo de Geología	1	Difusión y promoción	DI
	UNAM, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Museo de Paleología	0 (sin especialistas)	Docencia e Investigación	DO
	UNAM, Instituto de Biología, Departamento de Zoología, Laboratorio de Herpetología	1 (1/2 tiempo)	Reptiles cenozoicos y mesozoicos	INV: P, J
	Instituto Nacional de Antropología e Historia, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Alvarez"	5	Arqueozoología	G, M
	Instituto Nacional de Antropología e Historia, Museo del Templo Mayor	1?	Paleoantropología	DI
	Instituto Politécnico Nacional, Escuela de Ciencias Biológicas, "Sección de Paleontología"	1	Docencia (General)	DO
	Instituto Politécnico Nacional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Museo de Geología y Paleontología	1	Docencia	DO
	Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Biología	2	Docencia (General)	DO
Durango	Estatal o Municipal?, Museo de Paleontología	1?	Difusión	DI
Guanajuato	Ninguna	0	Ninguna	SIP
Guerrero	Universidad Autónoma de Guerrero, Campus Zona Norte, Unidad Académica de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología y Biología	1?	Docencia (General)	DO
Hidalgo	Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas, Museo de Paleontología	4	Mamíferos tardicenozoicos	INV: G, J
Jalisco	Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Departamento de Botánica y Zoología, Centro de Estudios en Zoología, "Sección de Zoología"	2 (estudiantes graduados en España?)	Paleoictiología del Plioceno; Vertebrados pleistocénicos	INV: J, G
	Dirección General de Cultura del H. Ayuntamiento de Guadalajara, Museo Paleontológico de Guadalajara "Federico A. Solórzano Barreto"	3 (4?)	Difusión e Investigación en vertebrados del Cenozoico Tardío	INV: I, P
México	Instituto Nacional de Antropología e Historia y Universidad Autónoma de Chapingo, Museo Paleontológico de Tocuila, Texcoco	1	Difusión	DI

Estado	Institución y Subdependencias	Investigadores	Líneas de investigación	Caracterización y/o Status
Michoacán	Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Facultad de Biología, Laboratorio de Paleontología	5?	Mamíferos tardicenozoicos	INV: R, I
	Idem	2?	Docencia (General)	DO
Morelos	Instituto Nacional de Antropología e Historia, Centro INAH Morelos, "Sección de Arqueozoología"	1; 1	Mamíferos tardicenozoicos	INV: P, J
	Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Centro de Investigaciones Biológicas, Laboratorio de Ecología	1	Mamíferos pleistocénicos	INV: P, I
Nayarit	Universidad Autónoma de Nayarit, Unidad Académica de Agricultura, "Sección de Biología"	1	Docencia (General)	DO
Nuevo León	Universidad Humanista de las Américas [inicia la primer Licenciatura en Paleontología], "División de Ciencias Biológicas" Monterrey	1	Docencia (General)	DO
	Universidad Humanista de las Américas, Museo de la UHA	1?	Difusión	DI
	Universidad Autónoma de Nuevo León, Campus Monterrey, "Escuela de Ciencias Biológicas"	2	Docencia (General)	DO
	Universidad Autónoma de Nuevo León, "Campus Linares", División de Ciencias de la Tierra, Laboratorio de Paleontología	2	Investigación y Docencia Vertebrados cretácicos	INV: P, I
Oaxaca	Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido, Instituto de Recursos, Laboratorio de Paleobiología	1	Mamíferos tardicenozoicos	INV: P, I
Puebla	Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Escuela de Biología, Laboratorio de Paleontología	2?; 2?; 1	Mamíferos pleistocénicos; Dinosauricnitas; Dinosaurios	INV: P, I
	Municipio de Tepexi de Rodríguez e Instituto de Geología, UNAM, Museo Paleontológico de Puebla?	1?	Difusión y recolección de material de la cantera local	DI
Querétaro	UNAM, Campus Juriquilla, Centro de Geociencias, "Sección de Paleontología"	1	Mamíferos tardicenozoicos	INV: P, J
	Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Ciencias Naturales, "Sección Biología"	1	Docencia (General)	DO
Quintana Roo	Ninguna	0	Ninguna	SIP
S. L. P.	Universidad Autónoma de San Luis Potosí, "Facultad de Ingeniería" "Sección de Ingeniería Geológica"	1	Docencia (General)	DO
Sinaloa	Ninguna	0	Ninguna	SIP
Sonora	UNAM, Instituto de Geología, Estación Regional del Noroeste, Hermosillo	1	Docencia (General)	DO
	Universidad de Sonora, Unidad Regional Centro Hermosillo, División de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Geología	1	Docencia (General)	DO
	Universidad de Sonora, Unidad Regional Centro Hermosillo, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Ciencias Químico Biológicas	1	Docencia (General)	DO
	Municipio de Hermosillo, Museo de Sonora, Área de Paleontología	1?	Difusión	DI
Tabasco	Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, "División de Ciencias Biológicas," "Departamento de Biología"	1?	Docencia (General)	DO
Tamaulipas	Estatal?, Museo de Historia Natural de Tamaulipas (TAMUX), Área de Paleontología	1?	Difusión	DI
Tlaxcala	Ninguna	0	Ninguna	SIP
Veracruz	Universidad Veracruzana, Facultad de Biología, "Departamento de Zoología," "Sección de Paleontología"	1	Mamíferos pleistocénicos y miscelánea	INV: P, I
	Universidad Veracruzana, Facultad de Antropología, Área de Arqueología	1	Docencia (General) (Paleoantropología)	DO

Estado	Institución y Subdependencias	Investigadores	Líneas de investigación	Caracterización y/o Status
Veracruz	Universidad Veracruzana, "Campus" Tuxpan, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, "Sección Biología"	1	Docencia (General)	DO
Yucatán	Universidad Autónoma de Yucatán, Facultad de Ciencias Antropológicas, Taller de Arqueozoología	1	Mamíferos tardipleistocénicos	INV: P, J o I
	Universidad Autónoma de Yucatán, Facultad de Ciencias Antropológicas, Taller de Arqueología Subacuática	1	Mamíferos tardipleistocénicos	INV: P, J o I
	Universidad Autónoma de Yucatán, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, "Sección Biología"	1	Docencia (General)	DO
Zacatecas	Universidad Autónoma de Zacatecas, Unidad Académica de Ciencias Biológicas, "Laboratorio de Paleontología"	1	Dinosaurios y reptiles marinos cretácicos	INV: P, I
	Universidad Autónoma de Zacatecas, Unidad Académica de Antropología, "Laboratorio de Arqueozoología"	3 (arqueólogos)	Mamíferos pleistocénicos	INV: P, I
	Centro para la Conservación del Patrimonio Cultural y Natural de México "Zoyatal" A. C., "Sección Paleontológica"	1	Mamíferos pleistocénicos	DI
	Instituto Nacional de Antropología e Historia, Centro INAH Zacatecas, "Sección de Arqueozoología"	1	Mamíferos pleistocénicos	DI
	Universidad Autónoma de Zacatecas, Instituto Zacatecano de Cultura, e Instituto Nacional de Antropología e Historia, Museo Comunitario de Zoquite	1?	Difusión (Mamíferos pleistocénicos)	DI

investigación paleontológica de vertebrados en México es un fenómeno social tardío [~40 años], el establecimiento de esta disciplina en tales instituciones es reciente [>20 años]. Sólo en el Instituto de Geología, UNAM y el Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticúl Álvarez Solórzano," INAH, estos números son significativamente mayores.

Con referencia a la temática que al presente aborda la comunidad paleontológica de vertebrados, puede decirse lo siguiente:

(a) Dado su pequeño número, el tiempo relativamente corto de dedicación profesional que ha tenido, y la vastedad potencial del registro fósil, que cronológicamente se extiende del Paleozoico Tardío al Pleistoceno, y procede de unidades litoestratigráficas sedimentarias [definidas o no] continentales, transicionales y marinos, la comunidad interesada (nacional y/o extrajera asociada formalmente), tiene que realizar al presente y durante mucho tiempo a futuro, una enorme labor taxonómica básica, *i.e.*, identificar a los elementos constitutivos de las faunas locales y/o regionales, así como correlacionarlos con sus contrapartes en México, en el Continente Americano, y/o en el Mundo, para darles un adecuado contexto geobiológico.

Ello implica buscar y detectar sitios portadores promisorios, prospearlos sistemáticamente, recolectar el material fósil, prepararlo, catalogarlo y estudiarlo

científicamente. No sorprende que el análisis de la labor desarrollada, muestre este necesario sesgo taxonómico.

(b) Los grupos taxonómicos más investigados son mamíferos, seguidos distantemente por reptiles, condriictios, osteíctios y aves.

(c) En términos de edad geológica, los mamíferos cenozoicos, particularmente los neogénicos y pleistocénicos son los taxa más estudiados.

(d) En aquellos grupos taxonómicos, faunas locales y/o regionales, o cronofaunas mejor conocidas, se realizan ya otro tipo de estudios [*e.g.* hábitos alimenticios/paleoecología (Pérez-Crespo *et al.*, 2011); tafonómicos (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2010), icnológicos (Rodríguez de la Rosa, 2003); biogeográficos (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010)].

Panoramica Histórica de la Investigación Paleontológica de Vertebrados en México

Durante la Época Colonial, particularmente en la segunda mitad del Siglo XVIII y principios del XIX, la Nueva España tuvo un período de tranquilidad social, auge económico, y una intensa vida académica, sobre todo en los centros urbanos principales, de modo que la Real y Pontificia Universidad de Nueva España, con sus distintos colegios de especialidades; no tenía rival

en el Continente. Se fundó entonces el Real Colegio de Minas [hoy Facultad de Ingeniería, UNAM], donde se formaban los cuadros técnicos para atender a la importante industria minera (plata oro en especial), de la cual dependía la economía colonial. Seguramente en la construcción de obras civiles mayores, en la búsqueda de nuevos fondos mineros, o en la práctica agrícola aledaña a ríos, debieron encontrarse algunos vertebrados fósiles [pleistocénicos y prepleistocénicos], que no fueron reportados nunca.

Los cambios políticos y sociales que impuso el Imperio Napoléonico en Europa, repercutieron en las posesiones hispánicas de ultramar, incluida desde luego la Nueva España, y condujeron a movimientos emancipadores que produjeron una gran inestabilidad, que no concluyó con la obtención de la independencia política, la cual afectó al país durante los primeros dos tercios del Siglo XIX, período en el cual el erario nacional quedó en quiebra, se perdió más de la mitad del territorio nacional, y se sufrieron dos invasiones extranjeras.

Es así que en el último tercio del Siglo XIX, una vez superada la gran inestabilidad política y social del México Independiente, la actividad minero-metalúrgica y la construcción de obras civiles mayores resurgieron a un nivel equiparable primero y luego superior [en magnitud y diversidad] al de la Nueva España en su mejor época, consolidándose durante el Régimen Porfirista, con cargo a compañías extranjeras.

En el curso de tales actividades, se encontraron restos de vertebrados fósiles, que en general fueron enviados directamente por las compañías extranjeras que accidentalmente los encontraron, a las instituciones académicas más importantes de tales países, donde fueron estudiados y descritos por sus especialistas más destacados, e.g. Richard Owen [(Figura 5A), *British Museum (Natural History)*, *Equus conversidens* (1869)]; Edward D. Cope [(Figura 5B), *National Academy of Sciences, Philadelphia*, mastofaunas tardicenozoicas de México e Hidalgo (1884, 1886)]; Henry F. Osborn [(Figura 5C), *American Museum of Natural, New York*, proboscídios (1918, 1936)]; Wilhem Freudenberg [(Figura 5D), *Museum für Naturkunde, Berlín, Alemania*, carnívoros y proboscídios (1910, 1922)].

Durante la construcción del Gran Canal del Desagüe de la Ciudad de México [1884-1900], una de las obras más importantes del Régimen Porfirista, se encontraron numerosos restos de mamíferos pleistocénicos, que fueron remitidos para su almacenaje y resguardo a diversas dependencias gubernamentales [que tenían espacio –bodegas– para recibirlos], incluido el entonces



Figura 5. Científicos que describieron vertebrados fósiles de México durante la etapa temprana de la investigación paleontológica en este país [*i.e.*, segunda mitad del Siglo XIX y primer tercio del Siglo XX]. A, Richard Owen [*British Museum (Natural History)*]. B, Edward D. Cope [*National Academy of Sciences, Philadelphia*]. C, Henry F. Osborn [*American Museum of Natural, New York*]. D, Wilhelm Freudenberg [*Museum für Naturkunde, Berlín*].

recientemente creado [1904] Instituto Geológico de México [IGM, siglas que todavía se utilizan en la catalogación de los fósiles de la Colección Paleontológica Nacional, a cargo del Instituto de Geología, UNAM, sucesor de aquel], el cual desafortunadamente no contaba con especialistas en Paleontología de Vertebrados, y por ello quedaron sin ser estudiados. Parte de este material se perdió o fue destruido por la humedad de las bodegas donde se le alojó; otra parte fue estudiada casi 50 años después por el paleontólogo norteamericano W. Hibbard (1955).

La crisis política y social de 1910~1930, casi paralizó toda actividad académica en el país; empero en este lapso la Universidad alcanzó (1929) su status de nacional y autónoma; el Instituto de Geología quedó incorporado a ella entonces. En la treintena siguiente, algunos investigadores estadounidenses, auspiciados por sus instituciones de adscripción y/o por el gobierno federal, interesado en conocer de primera mano los recursos naturales de su vecino, tuvieron la oportunidad de realizar estudios académicos independientes sobre la mastofauna tardicenozoica de México [América Central y parcialmente en Sudamérica], que mostraron la importancia científica de ésta. Entre ellos pueden incluirse a:

Chester Stock (Figura 6A), *California Institute of Science and Technology, Pasadena* (Caltech), hallazgo, colección y colecta de la fauna Pleistocénica de la Cueva de San Josecito, Aramberri, Nuevo León, de la cual hay una extensa literatura [e.g. Stock, 1943, 1948, 1950; Furlong, 1943; Cushing 1945; Stock, 1950, 1953; Handley, 1955; Jakway, 1958; Hall, 1960; Arroyo-Cabrales and Johnson, 1995, 1998; 2008], y de las faunas Yepómera, Concha y Rincón, Mioceno Tardío, y Plioceno de Chihuahua, cuya literatura es extensa también [e.g. Wilson, 1949; Furlong, 1941; Miller, 1944; Stock, 1948, 1950; Stirton, 1955; MacFadden, 1984; Lindsay and Jacobs, 1985]; los équidos fueron estudiados inicialmente por su discípulo John Lance [1950]. A la muerte de Stock el *CalTech* cerró



Figura 6. Científicos que describieron vertebrados fósiles de México durante la etapa media de la investigación paleontológica en este país [i.e., segundo tercio del Siglo XX]. A, Chester Stock [*California Institute of Science and Technology, Pasadena (Caltech)*]. B, Ruben A. Stirton [*University of California at Berkeley*]. C, Claude W. Hibbard [*University of Michigan*]. D, Alberto R.V. Arellano [*Instituto de Geología, UNAM*].

la línea de investigación paleontológica; estas extensas e importantes colecciones fueron transferidas al *Natural History Museum* de Los Angeles].

Ruben A. Stirton (Figura 6B), *University of California at Berkeley*, describió [1954] la fauna local El Gramal, que es el primer hallazgo de mamíferos terciarios al sur de la Faja Volcánica Trans-Mexicana, extendiendo meridionalmente por centenares de kilómetros, el registro de mamíferos terciarios norteamericanos; también dicha fauna constituye el primer registro mesomiocénico de este taxa en México. Además participó en la descripción de la fauna eocénico-oligocénica [entonces así fechada] del Conglomerado de Guanajuato [cf. Fries *et al.*, 1955; Ferrusquía-Villafranca, 1987], durante mucho tiempo la mastofauna temprano-terciaria más austral de Norteamérica.

Claude W. Hibbard (Figura 6C), *University of Michigan* describió [1955] la fauna pleistocénica más extensa de la Cuenca de México. También describió al roedor *Floresomys guanajuatoensis*, base de la asignación geocronológica de la fauna del Conglomerado de Guanajuato mencionada arriba, cuya significación se discute más abajo.

A este esfuerzo hay que agregar la divulgación de y extensa colección inicial en la rica localidad Rancho El Ocoite, Gto., que hizo el Ing. Min. Alberto R.V. Arellano (Figura 6D), adscrito al Instituto de Geología, UNAM, quien mantuvo un vivo interés por la investigación de los vertebrados terciarios (1951), y al efecto estableció el Seminario de Estudios del Cenozoico de México (*op. cit.*), que infortunadamente tuvo poco éxito. Sin embargo esta diversa mastofauna hemphilliana [i.e., tardimiocénica], ha sido subsecuentemente investigada con gran detalle [e.g. Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca, 1978; Ferrusquía-Villafranca y Carranza-Castañeda, 1979; Carranza-Castañeda and Miller, 1998].

Por otro lado, con la creación del Instituto Nacional de Antropología e Historia [1939], surgió la necesidad de conocer el entorno físico y biótico del hombre en la Prehistoria, lo cual condujo a la formación de un laboratorio de investigación ad hoc, con un componente

arqueozoológico importante. Dicha entidad, ahora llamada Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Alvarez Solórzano”, ha funcionado autónomamente, y ha tenido nexos académico estrechos con entidades francesas y alemanas, con las cuales se desarrollaron programas ambiciosos, entre los que destacan el salvamento, colecta y estudio de la fauna pleistocénica, que yacía en el vaso de la Presa Valsequillo, Puebla.

Finalmente, la descripción de la fauna El Cedazo que realizó [1959] Oswaldo Mooser, un dentista suizo aposentado en Aguascalientes, con base en material comprado por él a colectores aficionados, se enmarca en el hecho de que los mamíferos fósiles siempre han llamado la atención de aficionados y coleccionistas. Mooser era un autodidacta tesonero, pero su trabajo refleja la ausencia de formación paleontológica, e infortunadamente incluye errores importantes de identificación taxonómica y de ubicación estratigráfica del material fósil, que merman su valor científico. Aún así, el esfuerzo de este autodidacta merece la más alta consideración.

El interés en los recursos estratégicos de sus aliados en el conflicto bélico internacional, el gobierno estadounidense envió asesores y técnicos de índole diversa a México (y a otros países del Continente), y con su apoyo se fortaleció la minería, fundándose entonces el Consejo de Recursos Minerales (ahora Servicio Geológico Mexicano), entidad gubernamental dedicada a promover la actividad minera en todas sus modalidades. Ello condujo a una creciente sofisticación en la exploración minera, percibiéndose la importancia de fechar los periodos de magmatismo y deformación asociados a la génesis de yacimientos minerales, a fin de extender resultados a otras áreas/regiones real o potencialmente portadoras.

Cabe destacar que entonces, la biocronología de mamíferos era el único medio de lograrlo; ya que los mamíferos por su alta tasa de evolución orgánica, distribución geográfica amplia [de muchas especies], y sus relaciones ecológicas interdependientes, generan conjuntos faunísticos “crono-peculiares,” reconocibles en grandes regiones, i.e., cronofaunas. Con base en ellas, fue posible establecer sistemas biocronológicos llamados Edades Mamíferianas Terrestres, en principio propias de cada Continente. Aquellas de Norteamérica [NALMA por sus siglas en Inglés: North American Land Mammals Ages (Figura 7)] las estableció un comité de expertos, informalmente conocido como el Wood Committee (Wood *et al.*, 1941); tal sistema se podría aplicar también en México, habida cuenta de la supuesta continuidad de la mastofauna terciaria norteamericana hasta México (por lo menos) y Centroamérica (tal vez); este supuesto descalificaba la aplicación de sistemas de otros continentes [e.g. Europa, Asia o Sudamérica].

EPOCHS	PROVINCIAL AGES	FAUNAL ZONES	EUROPEAN AGES
PLEISTOCENE		EQUUS	
PLIOCENE	BLANCAN	PLESIPPUS	ASTIAN
	HEMPHILLIAN	DIPOIDES	PLAISANCIAN
	CLARENDONIAN	EUCASTOR	PONTIAN
MIOCENE	BARSTOVIAN	MONOSAULAX	SARMAPIAN
	HEMINGFORDIAN	MERYCHIPPUS	TORTONIAN-HELVETIAN
	ARIKAREAN	DICERATHERIUM	BURDIGALIAN-AQUITANIAN
OLIGOCENE	WHITNEYAN	PROTOCERAS	CHATIAN
	ORELLAN	OREODON	RUPELIAN
	CHADRONIAN	BRONTOTHERIUM	SANOISIAN
EOCENE	DUCHESNEAN	TELODUS	LUDIAN
	UINTAN	AMYNODON	BARTONIAN
	BRIDGERIAN	ORHIPPIUS	AUBERSIAN-LUTETIAN
	WASATCHIAN	HYRACOTHERIUM	YPRESIAN-SPARNASIAN
PALEOCENE	CLARKFORKIAN	PLESIADAPIS	THANETIAN
	TIFFANIAN	PLESIADAPIS	THANETIAN
	TORREJONIAN	PANTOLAMBDA	¿?
	DRAGONIAN	DRACOCLEAENUS	¿?
	PUERCAN	TAENIOLABIS	¿?
CRETACEOUS			

Figura 7. *North American Land Mammal Ages* [NALMA, i.e., Edades Provinciales Norteamericanas de Mamíferos Terrestres] propuestas formalmente en 1941 por el *Wood Committee*, con el propósito de estandarizar y estabilizar la correlación de unidades litoestratigráficas (*rock units*) y mastofaunas del Terciario Continental Norteamericano.

El caso del Conglomerado Guanajuato y de su fauna Marfil [Fries *et al.*, 1955; Ferrusquía-Villafranca, 1987] ejemplifica esto. La fauna y en particular sus roedores, posibilitaron obtener el primer dato cronológico objetivo no solo del rico yacimiento (plata principalmente) de este Estado, pilar de la economía novohispana, y aún de gran importancia para el México de ese tiempo, sino también fechar otros eventos correlativos: (a) El término de la Orogénesis Laramide [por lo menos en la Altiplanicie Central]. (b) El período de relajación distensiva (tafrogénesis) subsecuente. (c) La génesis de cuencas post-orogénicas [por lo menos en esta parte del país]. (d) El relleno clástico [relativamente rápido] de aquellas. Todos estos eventos en conjunto, enmarcaron el emplazamiento de los fluidos mineralizantes generadores del yacimiento en sí.

A la sazón el Instituto de Geología tenía nexos estrechos con el Consejo de Recursos Minerales (ahora Servicio Geológico Mexicano), y además ambos estaban dirigidos por la misma persona, el Ing. Guillermo P. Salas. Ello permitió plantear la conveniencia de que el primero contase por lo menos con un especialista en el área, para

contribuir al fechamiento de las secuencias cenozoicas portadoras de yacimientos minerales. En este contexto surgió la Paleontología de Vertebrados en México.

Reversion: De Tierra de Promisión a Tierra de Investigación Paleontológica de Vertebrados

La Dra. Alencáster, Investigadora del Instituto de Geología, convenció al Director del mismo, para que en lugar de contratar a un paleontólogo extranjero, se formase uno que desarrollara esta área disciplinaria en la Universidad, y que en su momento, formase a otros. Una vez aceptada esta propuesta [~Septiembre de 1962], nuestra homenajead, quien también era Profesora de Paleontología en la Licenciatura de Biología de la Facultad de Ciencias, UNAM, informó a los alumnos del grupo a su cargo sobre esta posibilidad, la cual incluía una beca para apoyar dicha formación académica en alguna universidad estadounidense, con la cual el Instituto tuviese relaciones. Al efecto convocó a los interesados a una especie de concurso de méritos y a una entrevista, para escoger así al candidato idóneo.



Figura 8. Científicos que han colaborado en el establecimiento y consolidación de la investigación paleontológica de vertebrados en México. A, John A. Wilson [*University of Texas*]. B, Richard H. Tedford [*American Museum of Natural History, New York*]. C, Ted Downs [*Los Angeles Natural History Museum*]. D, Philip D. Gingerich [*University of Michigan*]. E, Shelton P. Applegate [*Los Angeles Natural History Museum*].

La selección recayó en quien esto escribe, y la institución escogida fue la Universidad de Texas en Austin, cuyo Departamento de Ciencias Geológicas [ahora *Jackson School of Geosciences*] tenía un reconocido prestigio internacional en numerosas áreas disciplinarias, incluidas Estratigrafía y Paleontología de Vertebrados, atendida por tres especialistas de distintos grupos taxonómicos, lo cual era poco frecuente, ya que en la mayoría de las instituciones que ofrecían formación en esta especialidad, sólo había uno o dos académicos. Una vez concluida su carrera y realizado estudios complementarios, el becario ingresó a la Universidad de Texas en 1965, obtuvo la Maestría en Paleontología de Vertebrados en el tiempo previsto [dos años], y el Doctorado en Geología [tres años después], atendiendo una sugerencia de su Profesor Asesor, Dr. John Andrew Wilson (Figura 8A), de feliz memoria, quien consideró que sin una sólida formación geológica, sería imposible que a su regreso, el becario pudiera implementar exitosamente en la Universidad [y de hecho en el país] la línea de investigación en Paleontología de Vertebrados.

A continuación se mencionan aspectos relevantes de dicha implementación, al efecto se les enmarca en dos etapas o fases: Fase Inicial, donde el apoyo y el aliento de nuestra homenajeadas, la Dra. Gloria Alencáster, fueron invaluable; y Fase de Maduración/Consolidación Temprana, donde la colaboración de colegas, fue decisiva. En ambas el respaldo de las autoridades las hizo posible.

Fase Inicial

1. Una vez incorporado al Instituto de Geología, el Dr. Ferrusquía trajo consigo una extensa colección de duplicados [de taxa importantes], donados por *Texas Memorial Museum*, debido a recomendación expresa del Dr. Wilson, así como una extensa bibliografía —en parte donada por el Dr. Wilson— que sirviese de base a la investigación que se ejecutaría. Dicha colección quedó alojada en el Museo de Paleontología del Instituto.

2. Desarrolló el primer Proyecto de Investigación del Instituto de Geología apoyado por el naciente Consejo

Nacional de Ciencia y Tecnología, mediante el cual se pudieron incorporar dos becarios, e iniciar así la formación académica de más personal académico; uno de ellos fue el Dr. Óscar Carranza, ahora un distinguido colega paleontólogo.

3. Se impartieron por vez primera en México, cursos formales de Paleontología de Vertebrados, en el Posgrado de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, con lo cual se atrajo la atención de estudiantes en esta disciplina.

4. Se creó el Laboratorio de Preparación de Vertebrados Fósiles, al cual se asignaron dos Técnicos Administrativos, uno de los cuales, el Sr. Gerardo Álvarez, aún presta sus valiosos servicios. Huelga decir que fue necesario proporcionarles la capacitación del caso.

5. Se adquirieron colecciones paleontológicas de vertebrados adicionales, principalmente por donativos de réplicas y moldes de diversos taxa, así como de material osteológico de comparación, recibidos del *Texas Memorial Museum, American Museum of Natural History, United States Geological Survey, Regional Office at Menlo Park, California*. También se incluye aquí el material original del Terciario Temprano de Chihuahua, que sirviera de base para la Tesis de Maestría [Ferrusquía-Villafranca, 1967]. Así mismo, se hizo un esfuerzo considerable para acopiar material osteológico reciente de comparación, simiente de la Colección de esta clase que tiene el Instituto. De hecho, todos estos materiales fueron incorporados al Museo de Paleontología del Instituto [ahora Colección Nacional de Paleontología].

6. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y la *American Association for the Advancement of Science* organizaron en 1973 una magna reunión científica continental, El Hombre y la Ciencia en América, con el objeto de conocer el estado de la investigación científica, y promover proyectos internacionales que resolviesen problemas significativos. El Comité AAAS/CONACYT decidió organizar symposia especializados que organizarían conjuntamente un académico mexicano y otro extranjero. En el aspecto geológico, este comité designó a Gabriel Dengo, entonces el más distinguido geólogo de Centroamérica, para que junto con la contraparte mexicana, propusieran un tema y organizaran uno de los symposia. A sugerencia del Dr. Frank C. Whitmore [*Smithsonian Institution of Washington*], Ferrusquía fue invitado a participar en esto. El resultado de tal colaboración fue el evento “Conexiones Terrestres entre Norteamérica y Sudamérica: Simposio Interdisciplinario de Paleogeografía Mesoamericana”. La temática incluyó Tectónica de Placas de Centroamérica-El Caribe [entonces de gran actualidad por la reciente aceptación de este nuevo paradigma], Distribución en Norteamérica meridional-Centroamérica-Sudamérica septentrional de invertebrados

marinos diversos, vertebrados terrestres, plantas; así como el análisis de la distribución actual de peces continentales y mamíferos. Se concluyó que:

(a) El registro de vertebrados terrestres muestra una continuidad de la fauna Norteamérica hasta Panamá durante el Paleoceno-Mioceno, y después [Plioceno Tardío-Pleistoceno] acusa el efecto de dispersión de Norteamérica a Sudamérica y viceversa.

(b) El registro de invertebrados cenozoicos muestra un efecto opuesto, *i.e.*, la extensión de la Provincia Caribeña en el Pacífico Oriental [desde Baja California hasta el Norte de Perú] durante el Terciario Temprano-Medio, y su disyunción subsecuente [Plioceno-Pleistoceno], es decir había sufrido vicarización [no se utilizaba entonces este término], cuyo agente causal fue el establecimiento pleno de la conexión terrestre interamericana.

(c) Todo ello enfatizó la relevancia científica de registro fósil de México (y Mesoamérica), para entender la evolución faunística del Continente.

Estas conclusiones y la temática misma del simposio, anticiparon en más de una década, el interés que por el tema del intercambio faunístico Americano desarrollara posteriormente la comunidad científica norteamericana. La publicación de los resultados estaba prevista para el siguiente año (1974), y el trabajo editorial quedó terminado entonces, azares diversos la retrasaron cuatro años [*cf.* Ferrusquía-Villafranca, 1977(1978), donde el primer número indica el año programado y registrado de publicación, y el segundo señala el año real de publicación y distribución]. Por otro lado, el impacto modesto a nivel mundial que tenían a la sazón las publicaciones mexicanas (y latinoamericanas en general), limitó mucho la atención real que la comunidad internacional prestó al evento y a su publicación.

7. Desarrollo de la Infraestructura. El traslado del Instituto de Geología al nuevo edificio, se contó con espacio suficiente para crear en el Museo de Paleontología, la Sección de Vertebrados. El equipamiento inicial se hizo con gabinetes de madera que ya existían en su antigua sede [frente a la Alameda de Santa María], y después mediante un intenso cabildeo, primero con el Ing. Diego Córdoba, Director del Instituto, y después en su compañía con autoridades de la Coordinación Científica y de Presupuesto Universitario, para que se aprobaran los recursos financieros [4.6 millones de pesos en el lapso 1976-1978], que permitirían dotar al Museo de gabinetes metálicos equivalentes a los que se usan en museos importantes de Estados Unidos o Europa. Esta fue en su momento, una de las mayores inversiones en infraestructura que hizo la Universidad.

8. Repatriación de la extensa colección de material mexicano alojada en el *Natural History Museum* de Los Ángeles, California en 1978. Este material resultó de proyectos de investigación realizados en México por paleontólogos asociados al Museo, donde se estipulaba que dicho material sería enviado a México, cuando este contase con la infraestructura que asegurara su disponibilidad a la comunidad científica. Una misión del Museo, encabezada por el Dr. Ted Downs (Figura 8B), *Chief Curator of Vertebrate Paleontology*, visitó en 1978 el Instituto, para constatar que se contaba con tal infraestructura, lográndose así el beneplácito requerido para autorizar la repatriación. Todo ello equivalía a una especie de “certificación” académico-profesional o reconocimiento de que en México, se contaba ya con una institución capaz de desarrollar investigación en Paleontología de Vertebrados, y de asegurar que el material fósil estaba alojado adecuada y permanentemente, así como en condiciones de consulta y estudio en cualquier tiempo por paleontólogos interesados.

9. Apoyo estudiantil. Ante la carencia de personal adscrito a la Sección de Vertebrados, el arreglo y catalogación inicial de las colecciones recayó en Estudiantes de Biología, que realizaron entusiastamente su Servicio Social en el Museo, entre ellos estaban Sara Quiroz y Francisco Sour, ahora Profesores en la Facultad de Ciencias, y distinguidos paleontólogos.

Fase de Maduración/Consolidación Temprana

1. Incorporación del Dr. Shelton. P. Applegate (Figura 8C). Este investigador del *Natural History Museum* de Los Ángeles solicitó en 1976 a quien esto escribe, su incorporación al Instituto, para colaborar en la consolidación de la Paleontología de Vertebrados en México. Contribuyó significativamente a organizar la Sección de la especialidad en el Museo, realizó una importante labor docente, eventualmente organizó el Proyecto Tepexi de Rodríguez, Puebla, para rescatar y estudiar los vertebrados –principalmente peces– de esta importante localidad fosilífera.

2. La relación profesional con la Dirección de Parques Nacionales [SAHOP], permitió al Instituto desarrollar [1977-1980] un extenso proyecto de prospección paleontológica en Baja California, a cargo de Ferrusquía y Applegate, el cual permitió descubrir y recolectar en numerosas localidades fosilíferas, portadoras de mamíferos marinos, condricios, dinosaurios y mamíferos paleogénicos. Apoyo suplementario de la *National Geographic Society* y del CONACyT posibilitó este esfuerzo.

3. Estos investigadores realizaron [1978] una extensa prospección en Coahuila meridional, y lograron que

el Sr. J. Rojas, paleontólogo aficionado local, aceptase transferir al Instituto su colección particular de dinosaurios [tardicretácicos], para su estudio científico.

4. También resultó de gran valía el apoyo incondicional recibido de colegas estadounidenses, para consolidar la investigación paleontológica que se desarrollaba en el Instituto, proporcionando material duplicado importante, asesoría técnica, literatura especializada, o colaboración en proyectos; entre ellos están: John A. Wilson [(Figura 8A), *University of Texas*], Michael M. Novacek y Richard H. Tedford [(Figura 8D), *American Museum of Natural History, New York*], Craig C. Black, John M. Harris, Larry Barnes [*Los Angeles Natural History Museum*], Philip D. Gingerich [(Figura 8E), *University of Michigan*], Bruce J. MacFadden [*Florida State University*], y Wade E. Miller [*Brigham Young University*, quien colaboró mucho tiempo con Óscar Carranza].

5. Culminación. La realización de la Reunión Anual 42ª [1982] de la *Society of Vertebrate Paleontology* en México, puede decirse que marca el término de esta fase. En ella, Ferrusquía y MacFadden organizaron el Simposio “*Origin and Evolution of the Cenozoic Vertebrate Fauna of Middle America*”, que retoma el tema tratado en 1973 [Reunión de la Ciencia y el Hombre en América], cuya publicación antecedió a textos monográficos multidisciplinarios sobre el ahora llamado Gran Intercambio Biótico Americano [cf. [Stehli and Webb, 1985], y a trabajos vertebradológicos particulares [cf. Woodburne *et al.*, 2006], referencias obligadas sobre este tópico. Cabe destacar que dieciocho años después, esta Sociedad volvió a realizar su Reunión Anual [la 60ª, 2000] en México, a invitación del Instituto de Geología. Ello reitera el reconocimiento de esta importante asociación científica, a la labor desarrollada por la comunidad paleontológica de este nuestro país.

El Desarrollo de la Investigación Paleontológica de Vertebrados en México fuera de la UNAM

El influjo académico de la Universidad Nacional Autónoma de México en el país es enorme, y se ha dado mediante muchas modalidades, entre ellas están: (a) En la UNAM se forman o han formado directa o indirectamente los cuadros académicos de muchas universidades estatales. (b) La UNAM tiene convenios de colaboración con bastantes universidades estatales. (c) Esta Casa de Estudios ha Establecido Centros de Investigación/Docencia Avanzada, que interactúan sinérgicamente con entidades académicas estatales. (d) La acción directa de algunos académicos de la UNAM en aquellas, realizando proyectos de investigación, proporcionando asesorías formal o informalmente.

(e) Marcando una cierta directriz metodológica o estructural.

En el caso presente, el influjo de la UNAM ha tenido un benéfico efecto multiplicador, que ha conducido a la formación y/o desarrollo de centros de investigación paleontológica en varias entidades federativas [cf. Tabla 1]. En Hidalgo y Querétaro, la participación directa de académicos del Instituto de Geología ha sido fundamental. Sinérgicamente, los Centros INAH en diversos estados, han auspiciado o colaborado directamente en la génesis de tales centros.

Retrospectiva

En la práctica, cuando se desarrolla alguna actividad científica o técnica, utilizamos la infraestructura y los recursos del caso como si hubiesen existido siempre. En otras palabras, raramente nos detenemos a considerar el esfuerzo de las personas que los generaron, a pesar de que sin ellos, nuestra investigación no sería posible. Entre tales recursos *s.l.* están: Maestros que nos enseñaron a investigar. Infraestructura de investigación *s.l.* disponible [e.g. Espacio de oficina. Mobiliario y equipo inherente. Laboratorio de preparación del material objeto de estudio. Colecciones con material idóneo de comparación. Recursos bibliográficos *s.l.* Recursos financieros].

En la narrativa precedente, se ha mostrado el camino [largo, arduo y un tanto azaroso] recorrido, para desarrollar la investigación paleontológica de vertebrados en México, donde la Dra. Alencáster jugó un importante papel. A pesar de no dedicarse profesionalmente a esta disciplina, sí percibió la necesidad de que fuese desarrollada en México, y realizó el trabajo preparatorio inicial que la hizo posible: seleccionar y cuidar a la simiente inicial, amén de alentarla y apoyarla en sus primeros pasos. La existencia de una pequeña pero muy dinámica comunidad paleontológica de vertebrados en México, evidencia que su esfuerzo ha rendido fruto.

Sumario y conclusiones

1. México durante buena parte de su historia [Época Colonial-primera mitad del Siglo XX] ha sido una especie de “tierra de misión paleontológica de vertebrados,” carente de especialistas, infraestructura y recursos para realizar investigación en esta disciplina altamente especializada. Este no es el caso en la actualidad, debido en gran parte a la percepción e interés que en su momento tuvo la homenajead, como se muestra a continuación.

2. Al presente, el país cuenta con 23 instituciones distribuidas en 16 entidades federativas, donde ~45

especialistas realizan investigación en esta área, abordando una variada temática [vertebrados meso- y cenozoicos]; el número de especialistas en la mayoría de ellas es pequeño [> 3], y reciente [>20 años] el establecimiento de ésta disciplina. Sólo en el Instituto de Geología, UNAM y el Laboratorio de Arqueozoología M. en C. Ticúl Álvarez, INAH, estos números son significativamente mayores.

3. En el último tercio del Siglo XIX, una vez superada la gran inestabilidad política y social del México Independiente, la actividad minero-metalúrgica y la construcción de obras civiles mayores resurgieron a un nivel equiparable primero y luego superior [en magnitud y diversidad] al del México Colonial en su mejor época; esto se consolidó durante el Régimen Porfirista, con cargo a compañías extranjeras. En el curso de tales actividades, se encontraron restos de vertebrados fósiles, que en general fueron enviados para su estudio a especialistas extranjeros [e.g. Richard Owen, Edward D. Cope, Henry F. Osborn, Wilhem Freudenberg]. La falta de especialistas impidió la descripción del voluminoso material pleistocénico encontrado durante la construcción del Gran Canal de Desagüe.

4. La crisis política y social de 1910~1930, casi paralizó toda actividad académica en el país; empero en este lapso la Universidad alcanzó su status de nacional y autónoma; el Instituto de Geología quedó incorporado a ella entonces. En la treintena siguiente, la exploración minera se hizo más sofisticada, percibiéndose la importancia de fechar los periodos de magmatismo y deformación asociados a la génesis de yacimientos minerales, a fin de extender resultados a otras áreas/regiones real o potencialmente portadoras. La cronología de mamíferos era entonces el único medio de lograrlo. El caso del Conglomerado Guanajuato ejemplifica esto. A la sazón el Instituto de Geología tenía nexos estrechos con el Consejo de Recursos Minerales (Ahora Servicio Geológico Mexicano); ello permitió plantear la conveniencia de que el primero contase con un especialista en el área, para contribuir al fechamiento de las secuencias cenozoicas portadoras de yacimientos minerales. En este contexto surgió la Paleontología de Vertebrados en México.

5. La Dra. Alencáster convenció al Director del Instituto, que en lugar de contratar a un paleontólogo extranjero, era más conveniente formar uno que desarrollara esta área disciplinaria en la Universidad, y que en su momento formase a otros. La selección recayó en el autor, quien ha dedicado buena parte de su esfuerzo profesional a contribuir a generar la infraestructura de investigación en Paleontología de Vertebrados de esta con dependencia [incluidos formación de recursos humanos, colecciones diversas, laboratorio y batería de gabinetes]. El apoyo

y aliento de la homenajead, fueron invaluable en la fase temprana; la colaboración de otros investigadores permitió consolidarlo; en ambos casos, el respaldo de las autoridades resultó esencial. Después, el influjo de la UNAM en el ámbito académico del país, tuvo un benéfico efecto multiplicador, de suerte que al presente, en numerosas casas de estudios estatales, se cultiva de manera profesional esta disciplina.

Agradecimientos

Me place agradecer la invitación que me hizo el Dr. Sergio Cevallos-Ferriz, Jefe del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM, para formar parte del Comité Organizador del Evento Jornadas Paleontológicas Gloria Alencáster Ybarra, merecidísimo homenaje a nuestra querida maestra, colega, y amiga. El presente trabajo es la versión escrita y ampliada de mi contribución en dichas Jornadas. En la preparación de la ponencia, mis colaboradores José Ruiz González, Juan Manuel Gómez Bernal y Jaqueline Torres, me prestaron una ayuda valiosa y eficaz que mucho agradezco; en la preparación del trabajo escrito, el M. Ruiz González colaboró entusiastamente conmigo en todas las fases, por lo cual le estoy muy reconocido.

Referencias bibliográficas

- Arellano, A.R.V., 1951. Research on the continental Neogene of Mexico. *American Journal of Science*, v. 249, p. 604-616.
- Arroyo-Cabrales, J., and Johnson, E., 1995. A reappraisal of fossil vertebrates from San Josecito Cave, Nuevo Leon. In Johnson, E. (Ed.), *Ancient peoples and landscapes*. Lubbock, Texas, Museum of Texas Tech University. p. 217-231.
- Arroyo-Cabrales, J. and Johnson, E., 1998. La Cueva de San Josecito, Nuevo León, México: una primera interpretación paleoambiental. In Carranza, C.O., Córdoba M., D.A. (Eds.). *Avances en Investigación. Paleontología de Vertebrados Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Publicación Especial I*, p. 120-126.
- Arroyo-Cabrales, J. and Johnson, E., 2008. Mammalian additions to the faunal assemblages from San Josecito Cave, Nuevo León, México. In Espinosa, L.C.E. y Ortega, J. (Eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. México, D.F. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., *Publicaciones Especiales II*, p. 65-87.
- Carranza-Castañeda, O. y Ferrusquía-Villafranca, I., 1978. Nuevas investigaciones sobre la fauna Rancho el Ocote, Plioceno Medio de Guanajuato, México, Informe preliminar: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, v. 2(2), p. 163-168.

- Carranza-Castañeda, O. y Miller, W.E., 1998. Paleofaunas de vertebrados en las cuencas sedimentarias del Terciario Tardío de la Faja Volcánica Transmexicana. In Carranza-Castañeda, Ó. and Córdoba-Méndez, D.A. (Eds.). *Avances en Investigación, Paleontología de Vertebrados: Pachuca, Hgo.*, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Publicación Especial 1, p. 85-95.
- Cope, E.D., 1884. The extinct Mammalia of the Valley of Mexico. American Philosophical Society, Philadelphia, Proceedings, v. 22, p. 1-21.
- Cope, E.D., 1886. Report on the coal deposits near Zacualtipán in the State of Hidalgo, Mexico. *Idem* v. 23, p. 146-151.
- Cushing, J.E., Jr., 1945. Quaternary rodents and lagomorphs of San Josecito Cave, Nuevo León, México. *Journal of Mammalogy*, v. 26, p. 182-185.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1967. Rancho Gaitán local fauna, Early Chadronian, Northeastern Chihuahua, México. University of Texas at Austin, Master in Science Thesis, 131 p. Unpublished.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (Ed.), 1977 (1978). *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica: Simposio Interdisciplinario sobre Paleogeografía Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 101, 329 p.
- Ferrusquía-Villafranca, I. y Carranza-Castañeda, O., 1979. Revisión del Género *Neohipparion* (Mammalia: Perissodactyla) en México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, v. 3(2), p. 126-137.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1987. Reubicación Geocronológica del Conglomerado Guanajuato basada en nuevos mamíferos. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Simposio sobre la Geología de la Región de la Sierra de Guanajuato, Programa, Resúmenes y Guía de Excursión, p. 21-22.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrera, J., Martínez Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O.J., and Johnson, E., 2010. Pleistocene Mammals of Mexico: A Critical Review of Regional Chronofaunas, Biogeographic Provinciality and Climate Change Response. *Quaternary International*, Internatl. Union Quat. Res. Journal. [An article of the Volume in honor of Dr. Ernest L. Lundelius]. *Quaternary International*, v. 217, p. 53-104.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Aja-Guardiola, S., Ruiz-González, J., Martínez-Hernández, E., and Álvarez-Reyes, G., 2010. The first Tertiary postcranial carnivore skeleton from South Central Mexico: Description and paleobiological significance. *Society of Vertebrate Paleontology, 70 th Annual Meeting. Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts*, v. 28(3), p. 88A. Pittsburgh, PA.
- Fries, C., Jr., Hibbard, C.W., and Dunkle, D.H., 1955. Early Cenozoic vertebrates in the Red Conglomerate at Guanajuato Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, v. 123(7), 25 p.
- Freudenberg, W., 1910. Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko, I, Carnivoren. *Geologische und Paleontologische Abhandlungen*, v. 9, p.195-231.
- Freudenberg, W., 1922. *Idem* II. Mastodonten und Elefanten. *Idem*, v. 14, p. 103-176.
- Furlong, E.L., 1943. The Pleistocene antelope *Stockoceras conklingi*, from, San Josecito Cave México. *Carnegie Institute of Washington, Contribution on Palentology*, v. 551, p. 1-8.
- Hall, E.R., 1960. Small carnivores from San Josecito Cave (Pleistocene), Nuevo Leon, Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, v. 9, p. 531-538.
- Handley, C.O., Jr., 1955. A new Pleistocene bat (*Corynorhinus*) from Mexico. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, v. 45, p. 48-49.
- Hibbard, C.W., 1955. Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequixquiac, México, with notes on other Pleistocene forms. *University of Michigan, Contributions from the Museum of Paleontology*, v. 12(5), p. 47-96.
- Jakway, G.E., 1958. Pleistocene Lagomorpha and Rodentia from the San Josecito Cave, Nuevo León, México. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, v. 61, p. 313-327.
- Lance, J.F., 1950. Paleontología y Estratigrafía del Plioceno de Yepómera, Estado de Chihuahua. 1ª. Parte: Équidos excepto *Neohipparion*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 54, 81 p.
- Lindsay, E.H., and Jacobs, L.L., 1985. Pliocene small mammal fossils from Chihuahua, Mexico. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana Núm.* 61, 45 p.
- MacFadden, B.J., 1984. *Astrohippus* and *Dinohippus* from Yepómera local fauna (Hemphillian, Mexico), and implications for the phylogeny of one-toed horses. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 4, p. 273-283.
- Miller, L.H., 1944. A Pliocene flamingo from Mexico. *Wilson Bulletin*, v. 56, p.77-82.
- Mooser, B.O., 1959. La fauna "Cedazo" del Pleistoceno en Aguascalientes. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales* 1-2, p. 409-452.
- Osborn, H.F., 1918. Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America: Iconographic type revision. *American Museum of Natural history, New Series Memoir* 2, 330 p.
- Osborn, H.F., 1936. Proboscidea: A monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the World-Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea. *American Museum of Natural History, Special Publication, Vol. I*, 802 p.

- Osborn, H.F., 1942. Idem –Stegontoidea and Elephantoidea. Idem Vol. II, 805 p.
- Owen, R., 1969. On fossil remains of equines from Central and South America referable to *Equus conversidens* Ow. and *E. arcidens* Ow. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, v. 159, p. 559-573.
- Pérez-Crespo, V.A., Schaaf, P., Alva-Valdivia, L.M., y Arroyo-Cabrales, J., 2011. Datos preliminares de la isotopía de Estroncio aplicada a *Mammuthus columbi* procedentes de la Laguna de las Cruces (San Luis Potosí). Sociedad Mexicana de Paleontología, XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla de los Ángeles, Libro de Resúmenes, p. 108.
- Rodríguez de la Rosa, R., 2003. Pterosaur tracks from the latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southwestern Coahuila. Pp 275-282. In E. Buffeaut and J.M. Manzin (Eds.) In Evolution and paleobiology of pterosaurs. Geological Society of London, Special Publication 217, p. 275-282.
- Stehli, F.G. and Webb, S.D., (Eds.), 1985. The Great American Biotic Interchange. New York: Plenum Press, 532 p.
- Stirton, R.A., 1954. Late Miocene mammals from Oaxaca, Mexico. American Journal of Science, v. 52, p. 634-638.
- Stirton, R.A., 1955. Two new species of the equid Genus *Neohipparion* from the Middle Pliocene of Chihuahua, Mexico. Journal of Paleontology, v. 29, p. 886-902.
- Stock, C., 1943. The Cave of San Josecito, México. New discoveries of vertebrate life of the Ice Age. California Institute of Technology, Graduate School of Geology, Scientific Contribution No. 361, p. 1-5.
- Stock, C., 1948. Exploring northern Mexico's fossil deposits. El Palacio, v. 55(6), p. 177-182.
- Stock, C., 1950. Bears from the Pleistocene Cave San Josecito, Nuevo León, Mexico. Journal of the Washington Academy of Sciences, v. 40(10), p. 317-321.
- Stock, C., 1953. El caballo pleistocénico (*Equus conversidens leoni* subsp. nov.) de la Cueva de San Josecito, Aramberri, Nuevo León. Universidad Nacional Autónoma de México, Congreso Científico Mexicano, Memoria 3, p. 170-171.
- Wieland, R.G., 1910. *Plesiosaurus (polypticodon) mexicanus*. Instituto Geológico de México, Perergones, v.3(6), p. 359-365.
- Wilson, R.W., 1949. Rodents of the Rincon Fauna western Chihuahua, Mexico. Carnegie Institute of Washington, Contribution on Palentology, v. 584, p. 165-176.
- Wood, H.E. II, Chaney, R.W., Clark, J., Colbert, E.H., Jepsen, G.L. Reeside, J.B., Jr., and Stock, C., 1941. Nomenclature and correlation of the North American Continental Tertiary. Bulletin of the Geological Society of America, v. 52, p. 1-48
- Woodburne, M.O., Cione, A.L., Tonni, E.P., 2006. Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. In Carranza-Castañeda, O. and Lindsay E.H., (Editors), Advances in Late Tertiary Paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial 4, p. 73-101.
-

LA SOLIDARIDAD Y AFECTO DE LA MAESTRA GLORIA ALENCÁSTER YBARRA EN LA FORMACIÓN DE UN “RUDISTÓLOGO” CUBANO

Reinaldo Rojas-Consuegra

Resumen

Las indagaciones sobre los rudistas en el Caribe y sus márgenes continentales tienen sus antecedentes hacia el siglo XIX. Ya desde los años 70' del siglo XX, los aportes de la Dra. Gloria Alencáster sobre los rudistas de México, incluye información directa e indirecta sobre ese grupo fósil en Cuba. Esta destaca paleontóloga mexicana ha desarrollado una amplia labor investigativa, cuyos resultados constituyen un basamento firme para el desarrollo de la bioestratigrafía caribeña y antillana.

El presente trabajo muestra la influencia, científica y cívico, de esta insigne profesora e investigadora mexicana, en el estudio de los rudista en Cuba; y la incidencia, como ser social, en la formación académica del autor; como una nítida manifestación y prueba de la fecunda labor formacional, de esta acreditada paleontóloga del Instituto de Geología, baluarte de la prestigiosa Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

La cultura científica, a escala regional y universal, se ha enriquecido con la obra de esta autora, de repercusión real y potencial en varias esferas del desarrollo humano, a saber: la investigación, la educación, y el patrimonio paleontológico. La puesta en uso de tales valores, es un legado imperecedero de la autora, y por transición de la Ciencia mexicana, al progreso de la humanidad.

Palabras clave: Rudistas, Cretácico, Gloria Alencáster, México, Cuba.

Abstract

The inquiries about rudists in the Caribbean and their continental margins have their antecedents toward the XIX century. The Dr. Gloria Alencáster's contributions on the rudists from Mexico, since the 70' years of the XX century, include direct and undirect information about this fossil group in Cuba. This Mexican paleontologist carried up a wide investigative work, whose results have constituted a firm basement for the development of Caribbean and Antillean biostratigraphy.

The present work shows social and scientific influence, of this distinguished mexican teacher and investigator, on the rudist study in Cuba; and her incidence as social being, in the author's academic formation, as a clear manifestation of her prolific formacional performance, paleontologist of the Institute of Geology, simbol of the prominent Universidad Nacional Autónoma de Mexico (UNAM).

The scientific culture, on regional and universal scale, has gotten rich with her work, with real and potential repercussion in several spheres of the human development, such as: the scientific research, the education and the paleontological patrimony. Such values, is the author's immortal legacy, so do the Mexican Science, to the humanity's progress.

Key Words: Rudists, Cretaceous, Gloria Alencáster, Mexico, Cuba.

Introducción

A México y Cuba los han unido desde siglos la historia americana, y sus pueblos se han tenido por siempre como hermanos. El desarrollo de su ciencia no sido ajeno a tales nexos. En específico las geociencias cubanas han bebido del conocimiento alcanzado en la tierra azteca, y en algunos casos, también ha contribuido a su contrastación. Numerosos estudiosos ha tenido como objeto de indagación científica a ambas naciones y los resultados han favorecido el avance de las ciencias en la región.

Museo Nacional de Historia Natural, Cuba. Obispo 61,
Plaza de Armas, Habana Vieja, CP10100, La Habana, Cuba.
Email: rojas@mnhnc.inf.cu.

Las indagaciones sobre de los rudistas en el Caribe y sus márgenes continentales tiene sus antecedentes hacia el siglo XIX. Ya desde los años 70' del siglo XX, los aportes de la Dra. Gloria Alencáster sobre los rudistas de México, incluye información directa e indirecta sobre ese grupo fósil en Cuba (Alencáster, 1971). Esta destaca paleontóloga mexicana desarrolló en lo adelante una amplia labor investigativa, cuyos resultados son basamento firme para el desarrollo de bioestratigrafía caribeña y antillana.

En 1992, participa en la XIII Conferencia de Geología del Caribe, celebrada en la Universidad de Pinar del Río, en el occidente de Cuba (Alencáster y otros, 1992). Este autor a penas intentaba, para ese momento, conocer los

rudistas cubanos. Allí surgieron nexos de cooperación y solidaridad indisolubles, gracias al humanismo profundo de la Dra. G. Alencáster, que impulsaron el avance.

Es así, que en el presente trabajo se intenta mostrar la influencia, social y científica, de esta destacada profesora e investigadora mexicana, en el estudio de los rudistas en Cuba; y la incidencia, como ser social, en la formación académica del autor, como una nítida manifestación y prueba de la fecunda labor formacional, de esta acreditada profesora y paleontóloga del Instituto de Geología, baluarte de la prestigiosa Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Materiales y Métodos

Mediante la revisión de la literatura paleontológica cubana sobre los rudistas y el análisis del avance del conocimiento alcanzado sobre este grupo fósil en el país, se revela la vinculación con la obra realizada por la Dra. G. Alencáster sobre la temática. Es posible mostrar la influencia de la autora en la bioestratigrafía cubana y el entorno geográfico antillano, al tomarse como referencia, especialmente, el contexto geológico mexicano.

Resultados y Discusión

En Cuba, durante las décadas de los años 70 y 80 del siglo XX, se trabajó intensivamente en el avance de la cartografía geológica del país. Esta tarea ingente incluyó la evaluación de la literatura geológica y paleontológica de las regiones, cubana, caribeña y continental; con el objetivo de sentar las premisas más completas posibles, sobre la correlación estratigráfica del complejo substrato geológico cubano con su enclave geotectónico más próximo. Sin dudas, el conocimiento geológico alcanzado sobre el territorio mexicano fue un sólido asidero para aquellos fines, en particular, los aportaciones de las investigaciones paleontológicas.

La obra pionera de G. Alencáster y los rudistas cubanos

La obra pionera y principal, en términos de alcance regional, de Alencáster (1971), que constituyó su trabajo doctoral, sienta las bases sobre la bioestratigrafía de los rudistas caribeños, por ser la más adelantada hasta ese momento. Como se podrá apreciar, esta monografía tendría influencia marcada en el estudio sucesivo de los rudistas en Cuba; varios investigadores que abordan la temática en el país, consideran los valiosos resultados aportados por aquella autora.

Alencáster (1971) y Chubb (1971), realizaron dos contribuciones fundamentales para el conocimiento de

los rudistas antillanos y caribeños, dentro de sus tesis de doctorado. En sus obras, a partir del estudio de la literatura sobre rudistas de Cuba, sinonimizan especies cubanas con especies de México y de Jamaica, respectivamente, y además reconocen la presencia de otras.

A un mismo tiempo, por su lado, Van Dommelen (1971), realizó una amplia revisión de las especies de rudistas de la familia de los Hippurítidos, ratificando la validez de unas especies y sinonimizando otras. Su tesis recoge un abarcador e importante análisis de la morfología y estructura de las conchas de las especies americanas de Hippurítidos, y aporta nuevos datos sobre su estratigrafía, biogeografía y filogenia.

Asociado a los trabajos de las investigaciones y los levantamientos geológicos se retoma el estudio de los rudistas, donde se realizaron nuevos aportes al conocimiento de la distribución estratigráfica y taxonomía del grupo. En estas indagaciones, también se hacen referencias obligadas, a los aportes de la Dra. Alencáster (1971).

Lupu (1975), estudió los rudistas de la provincia de Pinar del Río, al sur de la falla Pinar, en Cuba occidental, donde brindó un inventario taxonómico del Cenoniano al Maastrichtiano. Torre, *et al.* (1978), hacen una reseña de los principales trabajos sobre las asociaciones de rudistas en Cuba y el Caribe. Ofrecen detalles del estudio de dos localidades con rudistas de diferentes niveles estratigráficos, en las provincias de Camaguey y Las Tunas (Cuba centro-oriental), y adicionan datos sobre la microfauna acompañante. Estos autores adoptan para Cuba las cuatro asociaciones de rudistas propuestas por Chubb (1961), aunque exponen otros rangos de edades para la Fauna de *Barrettia* (parte superior del Maastrichtiano Inferior).

Iturralde-Vinent y Torre (1990), más de una década después, realizaron una actualización sobre la posición estratigráfica de la fauna de rudistas en la provincia de Camaguey, basados en los nuevos datos obtenidos durante el levantamiento geológico detallado a escala 1: 50 000. Aunque la nomenclatura de los taxones usados no fue actualizada, se aporta a la reconstrucción paleoambiental de las bioconstrucciones de rudistas, de las diferentes edades y dominios estratigráficos cubanos. Las asociaciones son denominadas con nombres de las especies guía, y se rectifican las edades para ellas, en Cuba: Fauna de *Tepeyacia corrugata* (Albiano – Cenomaniano), Fauna de *Durania curasavica* (Santoniano), Fauna de *Barrettia monilifera* (Campaniano) y Fauna de *Titanosarcolites giganteus* (Maastrichtiano), (Tablas 1 y 2).

Por otro lado, en septiembre de 1990, visita el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) en La Habana

Tabla 1. Lista de las especies de rudistas de Cuba (modificado de Rojas-Consuegra, 2005), ordenadas por edades (asociaciones fósiles) y unidades tectono - estratigráficas (según el modelo de la evolución geológica del territorio cubano de Iturralde-Vinent, 2000).

Megaplataforma Florida - Bahamas	
Aptiano inferior	
1 - <i>Amphitriscoelus waringi</i>	3 - <i>Offneria cf. interrupta</i>
2 - <i>Caprina douvillei</i>	4 - <i>Pachytraga paradoxa</i>
Plataforma de Bahamas	
Albiano	
1 - <i>Eoradiolites cf. davinsoni</i>	
Maastrichtiano	
1 - <i>Titanosarcolithes cf. alatus</i>	3 - <i>Mitrocaprina sp.</i>
2 - <i>Antillocaprina annulata</i>	4 - <i>Biradiolites spp.</i>
Arco Volcánico	
Albiano Medio - Superior	
1 - <i>Caprinuloidea multitubifera</i>	5 - <i>Kimbleia albrittoni</i>
2 - <i>Caprinuloidea perfecta</i>	6 - <i>Tepeyacia corrugata</i>
3 - <i>Caprinuloidea sp.</i>	7 - <i>Texicaprina sp.</i>
4 - <i>Coalcomana ramosa</i>	
Santoniano	
1 - <i>Durania curasavica</i>	5 - <i>Vaccinites macgillavryi</i>
2 - <i>Durania lopeztrigoi</i>	6 - <i>Plagioptychus sp.</i>
3 - <i>Praebarrettia corrali</i>	7 - ? <i>Mitrocaprina sp.</i>
4 - <i>Torreites tschoppi</i>	
Campaniano Inferior – Medio	
1 - <i>Barrettia monilifera</i>	9 - <i>Parastroma sanchezi</i>
2 - <i>Barrettia multilirata</i>	10 - <i>Plagioptychus antillarum</i>
3 - <i>Barrettia gigas</i>	11 - <i>Radiolites macroplicatus</i>
4 - <i>Biradiolites cubensis</i>	12 - <i>Tampsia rutteni</i>
5 - <i>Biradiolites rudissimus</i>	13 - <i>Titanosarcolithes alatus</i>
6 - <i>Bournonia hispida</i>	14 - <i>Torreites sanchezi</i>
7 - <i>Macgillavryia nicholasi</i>	15 - <i>Vaccinites vermunti</i>
8 - <i>Mitrocaprina bayani</i>	16 - ? <i>Antillocaprina sp.</i>
Cuencas de Postvolcánica (Piggy Back)	
Campaniano Superior – Maastrichtiano	
1 - <i>Antillocaprina annulata</i>	14 - <i>Chiapasella radiolitifformis</i>
2 - <i>Antillocaprina crasitella</i>	15 - <i>Hippurites mullerriedi</i>
3 - <i>Antillocaprina occidentalis</i>	16 - <i>Macgillavryia nicholasi</i>
4 - <i>Antillocaprina pugniformis</i>	17 - <i>Mitrocaprina palmeri</i>
5 - <i>Antillocaprina stellata</i>	18 - <i>Mitrocaprina tschoppi</i>
6 - <i>Apricardia sp.</i>	19 - <i>Parastroma guitarti</i>
7 - <i>Barrettia multilirata</i>	20 - <i>Praebarrettia sparcilirata</i>
8 - <i>Biradiolites mooretownensis</i>	21 - <i>Praebarrettia porosa</i>
9 - <i>Biradiolites tshoppi</i>	22 - <i>Plagioptychus sp.</i>
10 - <i>Biradiolites cancellatus</i>	23 - <i>Titanosarcolithes giganteus</i>
11 - <i>Biradiolites jamaicensis</i>	24 - <i>Titanosarcolithes macgillavryi</i>
12 - <i>Bournonia planasi</i>	25 - <i>Titanosarcolithes cf. alatus</i>
13 - <i>Bournonia thiadensi</i>	26 - <i>Sauvagesia sp.</i>

(Cuba), el Dr. José María Pons, profesor e investigador de la Universidad Autónoma de Barcelona (España), destacado especialista en el estudio de los rudistas. Estas circunstancias, sociales y académicas, propician que este autor dedicara su atención a los rudistas como

objeto de estudio inmediato. Es así, que asiste al Dr. Pons en su revisión de la colección de rudistas del Instituto de Geología y Paleontología; la cual es trasladada casi inmediatamente al MNHN, para continuar su documentación.

Tabla 2 Asociaciones de rudistas de Cuba y el Caribe.

Edad	Douvillé, H., 1926-27 (Cuba)	Chubb, L. J., 1956 (Antillas)	Torre, De La., A., 1960 (Cuba)	Chubb, L. J., 1961 (Antillas)	Lupu, D., 1975 (Cuba occidental)
?Barremiano					
Barremiano					
?Barremiano Medio					
Aptiano					
Inferior					
Albiano					
Inferior					
Albiano					
Medio					
Albiano					
Superior					
Albiano - Cenomaniano					
Cenomaniano - Turoniano	<i>Caprina</i> , <i>Plagiptychus</i> y <i>Bournonia</i> (Cenomaniano – Turoniano)	Fauna de <i>Tepeyacia</i> (Cenomaniano – Turoniano)	Fauna de <i>Tepeyacia</i> (Cenomaniano – Turoniano Inferior)	Fauna de <i>Tepeyacia</i> (Cenomaniano – Turoniano)	
Santoniano	"Conchas de <i>Bournonia</i> ". <i>B.</i> <i>lombricoides</i> , <i>Parabournonia</i> (Santoniano)	Fauna de <i>Barrettia</i> (Turoniano Superior – Santoniano Inferior)		Fauna de <i>Durania</i> (posible Santoniano o Coniaciano)	
Campaniano	<i>Barrettia sparcilirata</i> y <i>Antillocaprina occidentales</i> (Campaniano)		Fauna de <i>Durania</i> y <i>Vaccinites</i> (probab. Campaniano Superior)	Fauna de <i>Barrettia</i> (Campaniano)	Zona de <i>Bournonia</i> (Campaniano)
Maastrichtiano Inferior	<i>Titanosarcocoles giganteus</i> , <i>Biradiolites cubensis</i> y <i>Vaccinites sanchezi</i> (Maastrichtiano Inferior).				Zona de <i>Praebarrettia</i> (Maastrichtiano ? Inferior)
Maastrichtiano	<i>Barrettia monilifera</i> y <i>Parastroma sanchezi</i> (Maastrichtiano).	Fauna de <i>Titanosarcocoles</i> (Maastrichtiano)	Fauna de <i>Titanosarcocoles</i> , también <i>Barrettia</i> (Maastrichtiano)	Fauna de <i>Titanosarcocoles</i> (Maastrichtiano)	Zona de <i>Antillocaprina</i> y Zona de <i>Titanosarcocoles</i> (Maastrichtiano Medio – Superior)

Continuación Tabla 2

Torre et al., 1978 (Cuba)	Iturralde-Vinent y Torre, 1990 (Cuba)	Rojas et al., 1995 (Cuba)	Skelton y Rojas, 1998 (Antillas)	Rojas-Consuegra, 2005 (Cuba)
Fauna de <i>Tepeyacia</i> (Cenomaniano – Turoniano)	Fauna de <i>Tepeyacia</i> (Albiano - Cenomaniano) Frag. rudistas indet.	Fauna de <i>Tepeyacia</i> (Albiano - Cenomaniano)	Fauna de <i>Reta tula</i> (?Barremiano)	Asociación de <i>Amphitriscoelus waringi</i> (Aptiano Inferior)
Fauna de <i>Durania</i> (posible Coniaciano - Santoniano)	Fauna de <i>Durania curasavica</i> (Santoniano)	Fauna de <i>Durania curasavica</i> (Santoniano)	<i>Amphitriscoelus</i> (primitiva) (Barremiano) <i>Olfneria</i> (n. sp.) (?Barremiano Medio) <i>Amphitriscoelus waringi</i> (Aptiano Inferior)	Asociación de <i>Amphitriscoelus waringi</i> (Aptiano Inferior) <i>Coalcomana ramosa</i> (Albiano Inferior)
Fauna de <i>Barrettia</i> (Maastrichtiano Inferior parte alta - Superior) Fauna de <i>Titanosarcollites</i> (Maastrichtiano)	Fauna de <i>Barrettia monilifera</i> (Campaniano) Fauna de <i>Titanosarcollites</i> (Maastrichtiano)	Fauna de <i>Barrettia monilifera</i> (Campaniano) Fauna de <i>Titanosarcollites</i> (Maastrichtiano)	<i>Caprinuloidea anguis / gracilis, Caprinuloidea felixi / multitubifera</i> (Albiano Medio) <i>Caprinuloidea lencki / perfecta, Toucasia hancockensis</i> (?Albiano Medio) <i>Tepetacia corrugata Kimbleia albrittoni, Capinuloidea felixi / multitubifera</i> (Albiano Superior) <i>Barrettia coatesi, Torreites tschoppi, Antilocarpinidos</i> (n. spp.) y <i>Macgillivryia</i> (n. sp.) (Santoniano) <i>Barrettia monilifera, Titanosarcollites alatus</i> (Campaniano) <i>Titanosarcollites giganteus, Macgillivryia nicholasi</i> (Maastrichtiano)	Asociación de <i>Tepeyacia corrugata</i> (Albiano Medio - Superior) <i>Eoradiolites cf. davinsoni</i> (Albiano ?Superior) Asociación de <i>Durania curasavica</i> (Santoniano) Asociación de <i>Barrettia monilifera</i> (Campaniano) Asociación de <i>Titanosarcollites giganteus</i> (Maastrichtiano)

G. Alencáster en la Conferencia de Geología del Caribe en Cuba

Esta destacada investigadora visita Cuba en 1992, para participar en un evento científico sobre la geología del Caribe. Aquí, se hacen necesarias, a modo de contexto imprescindible, las siguientes acotaciones.

La situación económico-social en Cuba en la década de los años 90' era de crisis aguda, a lo que se llamó "Periodo especial". En esta grave situación la Ciencia cubana se potenció como salvación de la nación; el capital humano formado en 30 años de Revolución fue fundamento sólido para salir adelante. La solidaridad de los pueblos del mundo sostuvo, junto a la firmeza de los cubanos, las principales conquistas sociales del país. Aquí se enmarcaba la continuación de la investigación científica sobre los rudistas cubanos; compromiso y privilegio para este autor, en formación aquella etapa. También por ello, se comprenderá mejor el aprecio y agradecimiento eterno, a quienes por aquellos tiempos mantuvieron su solidaridad y amistad hacia los cubanos.

También, en 1992, visita Cuba el Dr. Peter William Skelton, profesor e investigador de la Open University (Reino Unido), interesado en el estudio de los rudistas del Cretácico Inferior en el territorio cubano. Varias localidades de esta edad fueron revisadas, fue colectado material nuevo y se lograron identificar importantes taxones para la bioestratigrafía cubana y regional. Estos resultados serían publicados años después en la revista SOMEXPAL (1995); donde se hizo también patente el apoyo de la Dra. Alencáster a la diseminación del conocimiento sobre la bioestratigrafía cubana.

La celebración de la 13va. Conferencia de Geología del Caribe (Cuba, 1992), en la capital de la provincia más occidental del país, Pinar del Río, disfrutó de la presencia de una delegación amplia de paleontólogos, entre ellos, contó con la participación destacada de los representantes del Instituto de Geología de la UNAM (México). El impacto de las limitadas condiciones en que tuvo lugar aquel forum marcó a muchos, no obstante, su reciprocidad sirvió de aliento e impulsó a los colegas cubanos, especialmente a los jóvenes pudieron asistir a tal encuentro.

En la delegación mexicana a la conferencia participaron investigadores prestigiosos de las geociencias mexicanas, entre ellos, la Dra. G. Alencáster, acompañada por otros acreditados estudiosos.

Aquí tuvo este autor, el honor y la suerte de conocer a la Maestra Gloria, a la Dra. Alencáster; y al ser especial, que brindó su apoyo y amistad para siempre. Este momento sería decisivo en lo adelante!

En aquel contexto, la Dra. Alencáster extendió su invitación para participar, al año siguiente, en el Congreso sobre rudistas que se celebraría en México. Esta sería una oportunidad única para este iniciado, pues podría conocer a la comunidad estudiosa del grupo fósil, y valorar el estado del arte para esa fecha en el mundo. Aquel hecho aumentó el interés por avanzar en la actualización del conocimiento sobre el grupo en Cuba, y poder exponerlo a la comunidad científica especializada en aquella futura ocasión. La particular situación representó un reto, importante estímulo e impulso.

G. Alencáster y el Tercer Congreso Internacional sobre Rudista

Sin dudas, la Dra. Alencáster fue el alma inspiradora de aquel evento internacional sobre rudistas. Otras personalidades, colegas y amigos, también fueron decisivas en aquel loable propósito, especialmente, quienes integraron su Comité Organizador.

La participación de los cubanos en el evento fue solamente posible gracias al apoyo decidido de los organizadores de dicho conclave. Esta asistencia fue cubierta totalmente, desde el punto de vista logístico y económico, por parte de los colegas y amigos. En especial, la Maestra Gloria, ofreció su propio hogar, espacios y recursos, para hacer realidad el viaje y la estancia de los cubanos. Aquel gesto, hospitalario y gentil, de hondo significado humanista, fue decisivo en la formación de este autor, y en su desarrollo futuro.

Durante más de dos semanas de estancia en el Instituto de Geología de la UNAM, este autor, pudo acceder a la Colección Nacional de Paleontología, obtener literatura especializada sobre los rudistas y otros grupos de fósiles mexicanos, entre otros. Se compartió con varios colegas del Departamento de Paleontología, lo cual permitió conocer la amplia labor docente e investigativa que este centro desarrollaba. Tales paradigmas, indiscutiblemente, también, fueron de fuerte impacto en su preparación inicial. Los vínculos nacidos en aquella ocasión se mantendrían activos en lo adelante y para siempre; con manifestaciones útiles de colaboración bilateral, aun en la actualidad.

Los resultados a presentar en la conferencia mexicana sobre rudistas abarcaba la reevaluación de la literatura cubana y regional sobre el grupo, actualizando la bioestratigrafía respecto al alto grado de conocimiento geológico alcanzado por Cuba, después de realizadas las investigaciones detalladas a escala 1:50 000, de más del 45 % del área total del país. Para esta tarea fue de invaluable ayuda la literatura proporcionada a este autor por varios colegas "rudistólogos", entre ellos: J. M. Pons, G. Alencáster, B. E. Buitrón, P. W. Skelton, E. Gili, R. W. Scott, E. Kauffman, y otros. Entre los cubanos, estuvieron:

G. Furrázola-Bermúdez, M. A. Iturralde-Vinent, A. De La Torre, y muchos otros.

Es así que, en la conferencia mexicana sobre rudistas, se presentaron los resultados más importantes de la revisión bibliográfica y su contrastación mediante labores de campo, llevadas a cabo a los largo del territorio cubano.

En los primeros años de los 90', Rojas-Consuegra *et al.* (1995), actualizaron la estratigrafía, composición y edad de las asociaciones de rudistas conocidas en Cuba, reevaluándola, a la luz del conocimiento actualizado de la geología cubana. Se caracterizaron las asociaciones de rudistas en las diferentes secuencias del arco volcánico cretácico; y por primera vez, de la plataforma carbonatada de Bahamas, en la margen continental septentrional de Cuba.

Estos autores asumen las asociaciones propuestas por Iturralde – Vinent y Torre (1990), y además, reportaron una nueva asociación de rudistas para Cuba (Fauna de *Amphitriscoelus waringi*) de edad Aptiano Inferior; encontrada en facies de margen de plataforma (Grupo Remedio) en el área de Gibara (provincia de Holguín), compuesta por varias especies: *Amphitriscoelus waringi*, *Offneria* sp. cf. *Offneria interrupta*, *Caprina douvillei*, y *Pachytraga paradoxa*; junto a gasterópodos y abundantes algas. Además, Rojas-Consuegra e Iturralde-Vinent (1995), ofrecieron la lista de las especies de rudistas cubanos y su distribución estratigráfica por unidades tectono - estratigráficas. Hacia muy poco, este nivel estratigráfico, con una asociación de carinidos había sido reportada por Alencáster y otros del suroeste de México.

Ambas contribuciones mencionadas fueron publicadas en el número especial dedicado al III Congreso Internacional sobre Rudistas (México, 1993), en la Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología (SOMEXPAL), en 1995. En el esfuerzo para lograr estas publicaciones también se manifestó el apoyo total de la Dra. Alencáster, sin olvidar a otros colegas paleontólogos de la UNAM.

G. Alencáster, su obra y tesis doctoral cubana

La monografía sobre los rudistas de México de Alencáster (1971), y sus subsecuentes trabajos (hasta aquel momento, 2004), y en especial; el comportamiento ético-social de la maestra, tendrían una influencia decisiva en el estudio de los rudistas en Cuba, primordialmente, en las décadas de los 90' y 2000' (Rojas-Consuegra, 1995, 2005). En la tesis doctoral “Los Rudistas de Cuba: Estratigrafía, Tafonomía, Paleocología y Paleobiogeografía” (Rojas-Consuegra, 2004), sirvieron de referencia directa numerosos trabajos de la Dra. Alencáster, como puede constatarse.

En varios trabajos, sobre otras regiones del mundo, y en específico sobre México, se reportan taxones reportados para Cuba (Fig. 1), introduciéndose cambios en su taxonomía, sistemática y distribución geográfica (Douville, 1926a, b; Palmer, 1933; Mac Gillavry, 1937; Alencáster, 1971; Alencáster y Michaud, 1990; Chubb 1971; Van Dommelen, 1971; Skelton, 1978; Alencáster y Pons, 1992; Pons *et al.*, 1992; Rojas e Iturralde-Vinent, 1995; Masse y Skelton, 1998; Chartrousse y Masse, 1998; Scott, 2003; Mitchell, 2003; etc.). Estas opiniones se tomaron en cuenta en la elaboración de la lista sistemática de los rudistas de Cuba, aun cuando no todas hayan sido aceptadas.

El principal objetivo de la lista (Tabla 1), fue la presentación de un instrumento útil para establecer las correlaciones geológicas entre los diferentes terrenos de la región caribeña, y aportar al incremento del conocimiento estratigráfico de Cuba (Tabla 2). Las asociaciones de rudistas descritas o reportadas por la Dra. Alencáster y sus colegas, durante al menos los últimos 40 años, representan un aporte colosal a la bioestratigrafía regional, incluyendo la caribeña y antillana.

G. Alencáster y en los Congresos Internacionales sobre rudistas

Los “rudistólogos” del mundo, se encuentran agrupados, para organizar y celebrar cada cuatro años, las reuniones internacionales donde se presentan los resultados alcanzados en el estudio de los rudistas en cada periodo.

El análisis de las memorias de la 2da. a la 5ta. conferencias internacionales, que tuvieron sus sedes en varios países en el período de 1990 al 2002, permitió conocer las tendencias



Figura 1. La especie *Titanosarcolites macgillavryi* Alencáster, 1971, parece estar presente en la colección paleontológica cubana depositada en el Museo Nacional de Historia Natural, a juzgar por la amplia variedad morfológica de los ejemplares colectados

predominantes en las investigaciones sobre los rudistas en el mundo. Como no todas las ponencias presentadas en cada conferencia han sido publicadas en las memorias, se tomaron en cuenta, además, los resúmenes presentados de aquellos trabajos no publicados. El contenido de los trabajos se ha desglosado según las temáticas y aspectos que tratan, donde una investigación, pudo tocar varios aspectos a la vez (Tabla 3).

Del total de las 171 ponencias consideradas, 79 de ellas (46 %), se dedican a aspectos que tiene que ver con la Sistemática, la Taxonomía o la Paleobiología. Unos 68 trabajos (40%), tocan temas sobre Bioestratigrafía, mostrando el amplio uso de los rudistas como herramientas de fechado y correlación estratigráficas a diferentes escalas. También se tratan otros grupos de organismos acompañantes.

Los estudios que incluyen la Paleobiogeografía, combinados con reconstrucciones paleogeográfica, y en algunos casos apoyados por hipótesis filogenéticas, aparecen en 46 trabajos (27 %), mostrando un incremento en esta línea. Igual tendencia muestra el desarrollo de los aspectos sobre Paleoecología y Sedimentología, 42 ponencias (25 %), están relacionada con los litosomas de rudistas, los medios, facies y ambientes que ocuparon.

Trece trabajos (8 %) concluyen con la elaboración de modelos, a varias escalas, según su objeto de estudio, abarcando desde modelos paleobiológicos o paleoecológicos de especies y asociaciones, reconstrucciones faciales y de medios, hasta de áreas más amplias, como ambientes de plataformas, rampas u otras. Entre otras 27 temáticas (16 %), relacionadas con los rudistas se incluyen aspectos sobre la fauna acompañante: foraminíferos, algas y corales, gasterópodos y otros bivalvos; y posibles organismos parásitos simbioses. Se ha prestado atención, también, a la Tafonomía y a la diagénesis de las conchas usando tomografía

Tabla 3 Temáticas tratadas sobre los rudistas que recogen las memorias de las conferencias internacionales de 1990 al 2002 (información compilada en la tesis de Rojas-Consuegra, 2004).

Temáticas	1990	1993 *	1996 **	2002 **	Total	%
Total de Trabajos	25	49	55	42	171	100
Taxonomía / Sistemática / Paleobiología	18	21	26	14	79	46
Bioestratigrafía / Estratigrafía	11	18	24	15	68	40
Paleobiogeografía / Filogenia	4	10	22	10	46	27
Paleoecología / Sedimentología	3	13	16	10	42	25
Modelos litosomas y plataformas	1	2	6	4	13	8
Otros	2	5	8	12	27	16

* Se consideran los trabajos publicados y los resúmenes, ** Se consideran sólo los resúmenes.

computarizada, análisis de imagen y el paleokarst.

Se constatan, los últimos años, los ensayos en la datación isotópica de las conchas mediante las variaciones cíclicas de isótopos de oxígeno y su crecimiento, y de Bioestratigrafía con isótopos de estroncio, la cátodo-luminiscencia como herramienta en el estudio de la microestructura de las conchas y el análisis diagenético, el uso de la geoquímica de las conchas como indicadora de la alteración diagenética, entre otros. Mediante experimentos se ha estudiado el comportamiento hidrodinámico de las conchas y sus consecuencias paleoecológicas.

Los rudistas “americanos”, se consideran a aquellas especies reportadas del hemisferio occidental, han sido estudiados tradicionalmente, y hoy, continúa su indagación científica.

De las 171 ponencias presentadas en las conferencias internacionales analizadas 36 (21 %) tratan sobre los rudistas americanos. Se destacan por su número, los estudios que se han llevando a cabo en México (22 ponencias), (Torres, 1993; Alencáster y Pons, 1992; Aguilar-Pérez, J., Pichardo-Barrón, Y. and Oviedo-García, A. 1993; Aguilar-Pérez, J., Pichardo-Barron, Y. and López-Oliva, J. G., 1999; Alencáster y Pantoja - Alor, 1995a, b; 1998; Corona - Esquivel y Alencáster, 1995; García - Barrera, 1995; García - Barrera *et al.*, 1998; Aguilar - Pérez y Pichardo - Barrón, 2002; Mitchell, 2002), y el Caribe (Skelton *et al.*, 1993; Santos y Skelton, 1996), incluyendo América Central (12), (Scott *et al.*, 1993; Scott, 1995). En Estados Unidos se han estudiado los rudistas desde hace muchos años, aunque son pocas (3) las ponencias presentadas en las conferencias (Johnson, 1993; Kauffman y Johnson, 1993). Los principales aspectos tratados sobre los rudistas caribeños han sido sobre Taxonomía (13), Bioestratigrafía (15), Paleobiogeografía (8), Paleoecología (3), y otras (4).

En particular, sobre los rudistas de Cuba, se han presentado cuatro ponencias en las mencionadas conferencias (Rojas e Iturralde - Vinent, 1995; Rojas *et al.*, 1995; Rojas-Consuegra, 1996, 2002). Principalmente, se ha prestado atención a la estratigrafía de las unidades con rudistas, la edad de las asociaciones presentes en el territorio cubano y su correlación con otros terrenos antillanos.

En las citas anteriormente relacionadas, se evidencia con nitidez la participación destacada de la Dra. Alencáster en los eventos internacionales sobre rudistas. Han sido relevantes sus aportes sobre el descubrimiento de taxones nuevos para la Paleontología como ciencia, en especial del Cretácico, tanto Inferior, como Superior. Son numerosos los reportes de especies conocidas del hemisferio occidental, donde sus hallazgos solamente han ocurrido en terrenos americanos.

Los numerosos trabajos de la autora han conllevado a la solución de problemas prácticos, incluso, con aplicación en la exploración de recursos minerales. La Maestra, y sus colegas, han construido, en gran medida, la bioestratigrafía del continente americano y el Caribe, mediante el estudio de los rudistas y de las principales asociaciones fósiles acompañantes en el territorio mexicano; y que, indiscutiblemente, han sido protagonistas de numerosos aportes científicos de alcance universal.

Conclusiones

La obra científica de la Dra. Gloria Alencáster Ybarra constituye una referencia universal para la Paleontología, en especial, sobre los rudistas americanos. Su aporte a la taxonomía, la sistemática y la bioestratigrafía de México, traspasa sus fronteras, para convertirse en una contribución de alcance global.

El concimiento sobre los rudistas caribeños, incluyendo los cubanos, ha recibido el aporte integral de la creación científica de la citada autora; devenido en herramienta de correlación geológica y de aplicación directa en la evaluación de recursos minerales.

La cultura científica, a escala regional y universal, se ha enriquecido con la obra de esta autora, de repercusión real y potencial en varias esferas del desarrollo humano, a saber: la educación, la docencia y el patrimonio paleontológico. La puesta en uso de tales valores, es un legado imperecedero de la autora, y por transición de la Ciencia mexicana, al progreso de la humanidad.

Agradecimientos

A los organizadores del evento en homenaje a la Dra. Gloria Alencáster Ybarra, a la dirección del Instituto de

Geología de la UNAM, por el honor que representa su invitación a participar en tan especial reunión. Al Dr. Ricardo Barragán Manzo, por su colaboración académica, y el apoyo brindado para hacer posible nuestra asistencia al presente evento.

Referencias bibliográficas

- Aguilar-Pérez, J., Pichardo-Barrón, Y. and López-Oliva, J. G., 1999, *Amphitriscoelus waringi* from the Lower Aptian of the Cupido Formation at "Cerro de Labradores" Galeana, Nuevo León, México (abstract), in Fifth International Congress on Rudists: Abstracts and Field Trip Guides, p. 5.
- Aguilar-Pérez, J., Pichardo-Barrón, Y. and Oviedo-García, A., 1993, A Mid-Cretaceous reefal deposit at "El Modroño" (Laguna Colorada) in the state of Querétaro, Central Mexico, in Third International Conference on Rudists: Proceedings, p. 1.
- Alencáster, G., 1971, Rudistas del Cretácico Superior de Chiapas: Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana*, 34: 91 p.
- Alencáster, G., Pantoja-Alor, J., 1995a, *Jalpania queretana*, a new rudist (Bivalvia-Hippuritacea) from the mid-Cretaceous of central México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(2): 117-122.
- Alencáster, G., Pantoja-Alor, J., 1995b, New early Aptian rudist (Bivalvia-Hippuritacea) from the Huetamo area in Southwestern, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(2): 123-134.
- Alencáster, G., Pantoja-Alor, J., 1998, Two new Lower Cretaceous rudist (Bivalvia-Hippuritacea) in the Huetamo Region of Southwestern, México, en J-P. Masse and P.W. Skelton (eds), *Quatrième Congrès international sur les Rudistes*, *Geobios*, Mémoire spécial, 22: 15-28.
- Alencáster, G., Pons, J.M., 1992, New observations on the Upper Cretaceous rudists of Chiapas: comparison between American and European faunas and taxonomic implications: *Geologica Rom*, 28: 327-339.
- Alencáster, G. y Michaud, F. 1990, Rudistas (Bivalvia - Hippuritacea) del Cretácico Superior de la región de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (México): Linares, México, Universidad Autónoma Nacional de Linares, *Actas de la Facultad de La Tierra*, 18 p.
- Corona-Esquivel, R., Alencáster, G., 1995, Rudist from the Peña Colorada Iron mine and La Minita sulfide deposit, States of Colima and Michoacán, SW, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(2): 185-190.
- Chubb, L.J., 1971, Rudist of Jamaica: *Paleontograph Americana*, 7(45): 162-257.

- Chubb, L.J. 1961. Rudist assemblages in Cuba: *Bulletin of American Paleontology*, 43(198): 413-422.
- Douvillé, H., 1926 a, Quelques fossiles de Cretacé superieur de Cuba, Planche IV: *Bulletin Société Géologique de la France*, 26 (3-4-5): 127-138.
- Douvillé, H., 1926 b, Quelques fossiles de Cretacé superieur de Cuba, Planche VII et VIII: *Bulletin Société Géologique de la France*, 26 (3-4-5): 127-138.
- García-Barrera, P., 1995, *Toucasia hancockensis* (Hippuritacea-Requienidae) in Southwestern, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(2): 191-194.
- García-Barrera, P., Avendaño Gil, J., Omaña, L., Alencáster, G., 1998, *Antillocaprina trilobata* nov.esp. and Upper Cretaceous associated fauna from Chiapas, Southeast, México, en J-P. Masse and P.W. Skelton (eds), *Quatrième Congrès international sur les Rudistes, Geobios, Mémoire spécial*, 22: 125-136.
- Iturralde-Vinent, M.A., 2000, Sinopsis de la constitución geológica de Cuba: *Acta Geológica Hispánica*, 33(1-4): 9-56.
- Iturralde-Vinent, M., Torre, A De la., 1990, Posición estratigráfica de los rudistas de Camagüey, Cuba, in *Transactions 12 th Caribbean Geological Conference*, 59-67.
- Johnson, C. C., 1993, Dispersion patterns of Cretaceous Caribbean province rudistid bivalve genera - A test for biogeographic, paleoceanographic and plate tectonic models (abstract), in *Third International Conference on Rudists, Mexico: Proceedings*, 32-33.
- Kauffman, E. G. and Johnson, C. C., 1993, Ecological structure, classification, and facies distribution of Cretaceous rudistid reefs and frameworks in the Caribbean province (abstract), in *Third International Conference on Rudists, Mexico: Proceedings*, 34-37.
- Lupu, D., 1975, Faune Sénonienne á Rudistes de la provine de Pinar del Río (Cuba): *Dari de Seama*, 61: 223-254.
- Mac Gillavry, H. J., 1937, Geology of the province of Camagüey, Cuba, with revisional studies in rudist paleontology: *Geography Geological Meededeel Utrecht*, 14: 169 p.
- Masse J-P., Chartrousse, A., Borgomano, J., 1998, The Lower Cretaceous (Upper Barremian-Lower Aptian) Caprinid rudist from Northern Oman, en J-P. Masse and P.W. Skelton (eds), *Quatrième Congrès international sur les Rudistes, Geobios, Mémoire spécial*, 22: 211-224.
- Mitchell, S. F., 2002, Field Guide to the geological evolution of the Maastrichtian rocks of the Central Ilier, Jamaica: *Caribbean Journal of Earth Science*, 36: 27-38.
- Palmer, R. H., 1933, Nuevos rudistas de Cuba. *La Habana: Revista de Agricultura, Comercio y Trabajo*, 14: 95-125.
- Rojas-Consuegra, R., 1996, Lateral zonation of Titanosarcollites and Durania of the Maastrichtian age in Cuba, in *Fourth International Conference on Rudists, Marcella, France: Proceedings*, p. 43.
- Rojas-Consuegra, R., 2002, Morphological evaluation of the American Hippuritids (abstract): in the 6th International Congress on Rudists Rovinj, Croatia: *Abstracts book*, p. 64-65.
- Rojas-Consuegra, R., 2004, Los Rudistas de Cuba: Estratigrafía, Taxonomía, Paleocología y Paleobiogeografía: Instituto Superior Politécnico "José Antonio Echevarría" (ISPA-JE) de La Habana, Ministerio de Educación Superior, tesis doctoral, 264 p.
- Rojas-Consuegra, R., 2005, Estratigrafía, Tafonomía y Paleocología de los Rudistas (Moluscos Cretácicos) en el territorio cubano (cd-rom), en *I Convención Cubana sobre Ciencias de La Tierra (Geociencia' 2005): La Habana, Memorias, Geo08-2: 36 p. ISBN 959-7117-03-7.*
- Rojas-Consuegra, R., Iturralde-Vinent, M., 1995, Checklist of Cuban rudist taxa: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(2): 292-293.
- Rojas-Consuegra, R., Iturralde-Vinent, M., Skelton, P.W., 1995, Stratigraphy, composition and age of Cuban Rudist-bearing deposits: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(2): 272-291.
- Santos, H. y P. W. Skelton, 1996, New Antillocaprinids from the Cotui formation of SW Puerto Rico (abstract), en *Quatrième Congrès International sur les Rudistes, France: Résumés / Abstracts*, p. 44.
- Scott, R.W., 1995, Cretaceous rudists of Guatemala: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(2): 294-306.
- Scott, R.W., Evetts, M. J., Stein, J. A., 1993, Are seismic depositional sequences time units? Testing by shads cores and graphic correlation, in *25th Annual Offshore Technology Conference in Houston, Texas, U.S.A.*, 269-276.
- Skelton P.W., Donovan, S.K. and Dixon H.L., 1993, Palaeoecology of the giant antillean rudist bivalve Titanosarcollites giganteus (Whitfield), (abstract), in *Third International Conference on Rudists, México D.F: Proceedings*, p. 59.
- Skelton, P.W., 1978, The Evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications. Evolutionary systematics of bivalve mollusks. *Philosophical Transactions, Royal Society of London Bulletin*, (284): 305-318.
- Skelton, P.W., Masse, J-P., 1998, Revision of the Lower Cretaceous rudist genera Pachytraga Paquier and Retha Cox (Bivalvia: Hippuritacea), and the origins of the Caprinidae, en J-P. Masse and P.W. Skelton (eds), *Quatrième Congrès international sur les Rudistes, Geobios, Mémoire spécial*, 22: 331-370.

Skelton, P.W. and Rojas, R., 1998, Overview of Rudist Biostratigraphy in the Volcanic Arc Sequences of the Greater Antilles (abstract), in 15th Caribbean Geological Conference, Kingston, Jamaica: Abstract, p. 10-11.

Torre, A. De la., Jakus, P., Albear, J. F. De, 1978, Nuevos datos sobre las asociaciones de rudistas en Cuba: *Geologia Mijnbouw*, 57: 143-150.

Torres, J.R., 1993, Rudists of the El Abra Formation in the Sierra de Guadalucazar of San Luis Potosí, México, in Third international Conference on Rudists, México D.F: Proceedings, p. 63.

Van Dommelen, H., 1971, Ontogenic, philogenic and taxonomic studies of the American Species of Pseudovaccinites and of Torreites and the multiple-fold Hppuritids: Amsterdam University, Doctoral thesis, 103 p.

LOS RUDISTAS, OBJETO DEL INTERÉS PALEONTOLÓGICO DE LA DRA. ALENCÁSTER

MORFOLOGÍA CONSTRUCTIVA DE LA CONCHA DE LOS RUDISTAS

José María-Pons¹ y Enric Vicens²

Resumen

Los rudistas (Orden Hippuritida Newell, 1965) desarrollaron una serie de modificaciones en la morfología de la concha que les distinguen de los demás bivalvos y les permitieron ocupar con ventaja algunos nichos ecológicos en las plataformas calcáreas someras de los márgenes del Tethys, donde proliferaron durante el Cretácico.

Su concha estaba formada por dos capas. La capa externa, de calcita con bajo contenido en magnesio y microestructura prismática simple, frecuentemente bien conservada. La capa interna, de aragonito, normalmente reemplazada por calcita espática. La importancia de una capa con respecto a la otra varía en las distintas familias de rudistas.

Aunque algunos son más o menos equivalvos, normalmente son muy inequivalvos. La forma de las valvas va de espiralada (prosogira, abierta, muy alta, y de pocas vueltas) en las formas primitivas a cónica (más o menos alta) en formas más modificadas, como consecuencia del crecimiento por acreción holoperiférico (alejando del umbo todo el perímetro de la comisura), en vez de hemiperiférico (quedando el umbo junto al margen dorsal de la comisura) como en la mayoría de bivalvos. Su tamaño puede ser considerable.

Se encuentran fijos al substrato por una de las dos valvas. Que la valva fija sea la izquierda o la derecha, además de otros caracteres, se ha utilizado para discriminar los dos grandes grupos o superfamilias de rudistas, los Requierioidea Kutassy, 1934 (poco diversificados, 2 familias) y los Radiolitoidea d'Orbigny, 1847 (mucho más diversificados, 12 familias).

La charnela (dientes, foseas y ligamento), la superficie de fijación de los músculos aductores (mioforos), así como otras estructuras consecuencia de su adaptación al tipo de crecimiento (láminas, apófisis, cavidades accesorias), son los caracteres morfológicos más diferenciados con respecto a los otros bivalvos y los principalmente utilizados en la distinción taxonómica en familias. Otros caracteres responden a la estructura de alguna de las dos capas en una o ambas valvas (tábulas, disepimentos, canales, estructura "celular"). Algunos entre estos caracteres morfológicos, o combinaciones de ellos, aparecieron únicamente y son característicos de alguna familia, pero otros son caracteres convergentes que aparecieron en distintas familias. Identificar estas convergencias ha representado un gran avance para la taxonomía y filogenia de los rudistas.

Este conjunto de caracteres, con sus variaciones, es responsable de la enorme diversidad de los rudistas. Su interpretación funcional y ecológica, junto al estudio de los sedimentos donde se encuentran los distintos taxones, contribuye en buena medida a comprender el ecosistema marino de los márgenes someros del Tethys durante el Cretácico. También, su distribución geográfica contribuye en las reconstrucciones paleogeográficas. Asimismo, dado que esta gran diversidad morfológica y taxonómica se originó progresivamente durante un periodo de tiempo geológico relativamente corto, los rudistas son de gran utilidad bioestratigráfica en sedimentos de plataforma.

El hecho de que la capa externa de la concha de los rudistas se conserve frecuentemente sin cambios en la mineralogía y microestructura debidos a la diagénesis, ha propiciado que sean ampliamente utilizados para estudios geoquímicos, tanto para obtener datos sobre paleotemperaturas como para dataciones absolutas. Estas últimas calibran los esquemas bioestratigráficos propuestos. De modo semejante, los micro- y mega-rítmicos observados en las láminas de crecimiento de la capa externa de la concha de los rudistas se han relacionado con distintos ciclos astronómicos y/o biológicos.

Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona,
Campus de Bellaterra, Edifici Cs, 08193 Cerdanyola
del Vallès, Barcelona, España

Email: 1. josepmaria.pons@uab.cat 2. enric.vicens@uab.cat

Palabras clave: Bivalvia, Cretácico, evolución, Hippuritida,
morfología de la concha, rudistas.

Abstract

Rudists (Order Hippuritida Newell, 1965) developed a series of modifications in the shell morphology distinguishing them from other bivalves and allowing the advantageous occupation of some particular ecological niches on the Tethyan margin shallow carbonate platforms, were they proliferated during the Cretaceous.

Their shell was formed by two layers. The outer shell layer, made of low Mg content calcite and simple prismatic microstructure, is frequently well preserved. The inner shell layer, made of aragonite, is normally replaced by spar calcite. Predominance of one layer on the other varies within the different rudist families.

Although some are more or less equivalve, most are very inequivalve. The form of the valves ranges from spirally coiled (prosoyrate, open, very high, and with few whorls) in primitive forms to conical (more or less high) in more modified forms, as a consequence of holo-periferal accretion growth (commissural margin far from the umbo), instead of hemi-periferal accretion growth (the umbo remains close to the dorsal commissural margin) as in most bivalves. They can reach big sizes.

They were attached to the substrate by one of the two valves. Attachment by left or right valve, besides other characters, has been used to distinguish two main rudist groups or super-families, the Requierioidea Kutassy, 1934 (poorly diversified, 2 families) and the Radiolitoidea d'Orbigny, 1847 (much more diversified, 12 families).

The hinge (teeth, sockets, and ligament), the attachment surface of the adductor muscles (myophores), as well as other structures consequence of the growth type adaptation (laminae, apophyses, accessory cavities), are the more distinctive characters respectively to other bivalves and those mainly used in the taxonomical distinction of families. Other characters are related to the structure of any of both shell layers in one or both valves (tabulae, dissepiments, canals, "cellular" structures). Some of these morphological characters, or combinations of them, appeared and are exclusive of one family, but others represent convergences occurring in different families. Identification of such convergences represented a great step forward in rudist taxonomy and phylogeny.

All this array of characters, with their variations, is responsible for the great diversity among rudists. Their functional and ecological interpretation, together with the study of the sediments where the different taxa occur, significantly contribute to understand the marine ecosystem in the shallow margins of the Tethys during the Cretaceous. Their geographical distribution also contributes to paleogeographic reconstructions. Moreover, as this great morphological and taxonomical diversity was originated during a relatively short time interval, rudists are very useful in the biostratigraphy of platform sediments.

The fact that the outer shell layer of rudists is currently preserved without mineralogical or microstructural changes due to diagenesis has favored its use in geochemical studies, to obtain both paleo-temperature data and absolute dating. This last calibrates the biostratigraphical proposals. In the same way, micro- and mega-rhythms observed in the growth lamellae of the rudists outer shell layer have been related to different astronomical and/or biological cycles.

Key words: Bivalvia, Cretaceous, evolution, Hippuritida, rudists, shell morphology.

Introducción

Los rudistas (Orden Hippuritida Newell, 1965) son unos moluscos bivalvos que aparecieron a finales del Jurásico y se extinguieron a finales del Cretácico. Poblaron extensivamente el fondo de los mares poco profundos de los márgenes del Tethys, el océano que se prolongaba a baja latitud del hemisferio Norte, de Este a Oeste, entre las masas continentales del Norte (Eurasia y Norteamérica) y las del Sur (África y Suramérica) (Figura 1). La Corriente Circum-global del Tethys aseguraba la difusión de las larvas de rudistas de Este a Oeste. Contribuyeron en buena medida, con sus conchas calcáreas o sus fragmentos, al desarrollo

de las plataformas calcáreas someras que caracterizaron, en estas latitudes, la sedimentación durante el Cretácico.

Desarrollaron una serie de modificaciones en la estructura y morfología de su concha que les distinguen de los demás bivalvos y les permitieron ocupar con ventaja algunos nichos ecológicos específicos.

La Concha de los Rudistas

Composición y microestructura

Una de sus características principales es tener la concha formada por dos capas, una externa y otra

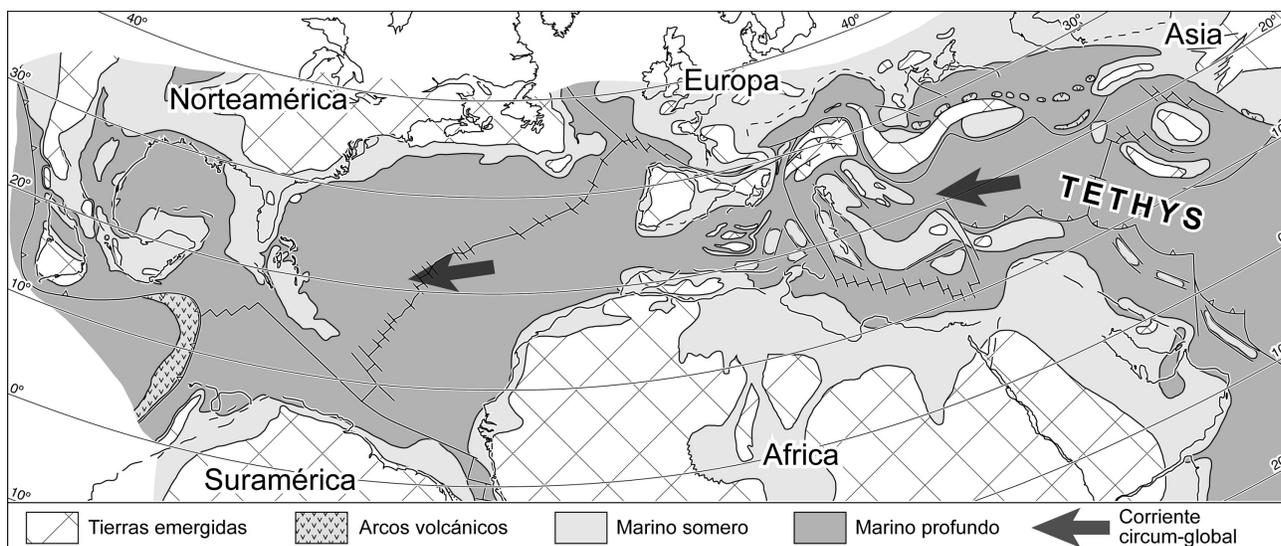


Figura 1. Mapa paleogeográfico del Tethys. Simplificado y modificado de Philip *et al.* (1993) 'Map of Late Cenomanian paleoenvironments (94-92 Ma)'.

interna. La capa externa era de calcita de bajo contenido en magnesio y microestructura prismática simple y frecuentemente se encuentra bien conservada en los fósiles. La capa interna, que incluye la charnela y los mioforos, era de aragonito y microestructura laminar cruzada o laminar cruzada compleja y normalmente está reemplazada por calcita espática (Figura 2). La importancia de una capa con respecto a la otra varía en las distintas familias de rudistas. La capa externa de calcita es muy delgada en los grupos primitivos y puede ser muy gruesa en algunos grupos más modernos. En algunos, se presentan invaginaciones de la capa externa dentro de la capa interna.

Forma de las valvas

Quizás la característica más aparente de los rudistas sea la forma externa de ambas valvas que, contrastando con la de los demás bivalvos, es desde espiralada (prosogira, abierta, muy alta, y de pocas vueltas) en las formas primitivas a cónica (más o menos alta) en formas más modificadas. Utilizando los parámetros de Raup (1966) para el análisis de la morfología teórica de una concha enrollada (tasa de expansión, tasa de traslación y distancia al eje de enrollamiento), destaca una tasa de traslación extremadamente alta y una tasa de expansión baja, en comparación con la mayoría de bivalvos. En realidad, su forma, ya sea enrollada o cónica, es consecuencia del crecimiento de la concha por acreción en modo holoperiférico, alejando del umbo todo el perímetro de la comisura, en vez de hemi-periférico, quedando el umbo junto al margen dorsal de la comisura (Figura 3). Pueden alcanzar un tamaño considerable y, con respecto al tamaño relativo de las dos valvas, los hay más o menos equivalvos, pero normalmente son inequivalvos y frecuentemente

muy inequivalvos. La forma de las dos valvas, además del tamaño, también puede ser muy distinta (Figura 4).

Se encuentran fijos al substrato por una de las dos valvas. Que la valva fija (VF) sea la izquierda (VI) o la derecha (VD), además de otros caracteres como dentición y enrollamiento, se ha utilizado para discriminar los dos grandes grupos o superfamilias de rudistas, los Requienioidea Kutassy, 1934 y los Radiolitoidea d'Orbigny, 1847, ya diferenciados desde el Jurásico superior. Los taxones primitivos de ambos grupos se interpretaban como familia Diceratidae Dall, 1895 en Dechaseaux y Coogan (1969), y actualmente como dos grupos parafiléticos (familias Epidiceratidae Rengarten, 1950 y Diceratidae Dall, 1895) incluidos respectivamente en cada una de las dos superfamilias mencionadas en Bouchet *et al.* (2010) y Carter *et al.* (2011) (Figura 5). Los Radiolitoidea (12 familias) llegaron a diversificarse mucho más que los Requienioidea (2 familias).

Caracteres morfológicos internos

La charnela (dientes, fosetas y ligamento) así como las superficies de fijación de los músculos aductores (mioforos) son los caracteres morfológicos más diferenciados con respecto a los otros bivalvos (Figura 6). Cada modelo particular puede interpretarse como una respuesta al modo de crecimiento y construcción de la concha que asegure la máxima eficiencia en su función, junto a la mayor economía de material esquelético. Estos caracteres son los utilizados principalmente para la distinción taxonómica en familias.

Dientes y fosetas

La dentición de los rudistas se describe como paquidonta, dientes muy gruesos en número reducido. Los dientes de una

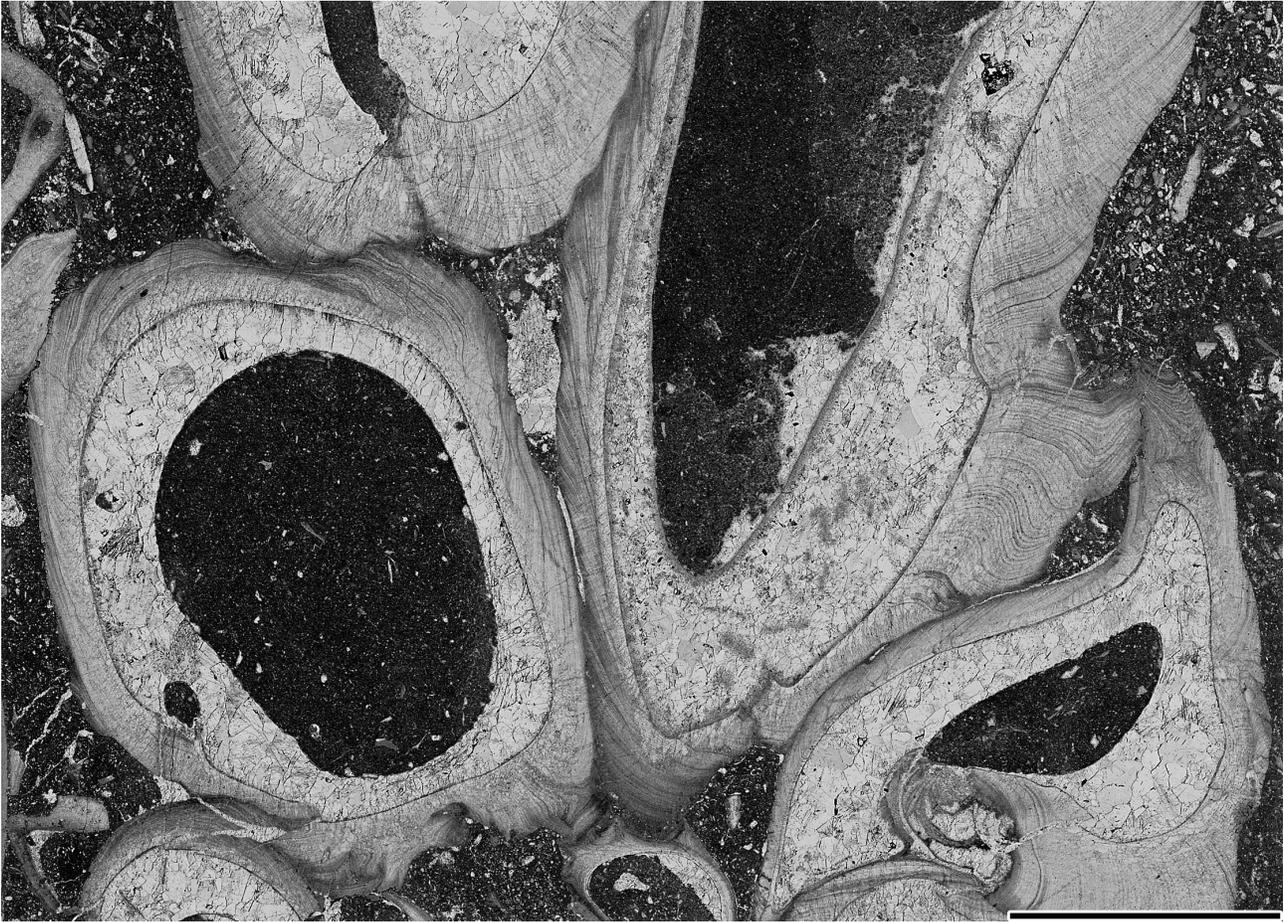


Figura 2. Corte de roca calcárea con secciones diversamente orientadas de Polyconitidae Mac Gillavry, 1937 (Radiolitoidea) mostrando las dos capas de la concha, PUAB-P424. La barra de escala equivale a 10 mm.

valva coinciden con las fosetas de la otra valva (preferimos el término foseta al término alveolo en la charnela de los bivalvos, ya que el último tiene un claro significado de inserción de las raíces en los dientes tecodontos de los vertebrados). En algunos grupos los dientes son cortos y cercanos al margen dorsal lo que, junto a la presencia de un ligamento externo, permite una abertura de las dos valvas por rotación (tipo gozne) pivotando sobre el eje de la charnela. En los grupos más modificados, los dientes son largos, cercanos o alejados del margen dorsal, lo que junto a un ligamento invaginado (o ausente), permite únicamente un deslizamiento vertical de los mismos a lo largo de las fosetas o las acanaladuras correspondientes en la valva opuesta, impidiendo la abertura por rotación y permitiendo únicamente una abertura de las dos valvas tipo émbolo. En este caso, además, el desplazamiento debía ser mínimo.

Los Requiñoidea presentan dos dientes en la valva derecha, el posterior de mayor tamaño que el anterior, y un diente central en la valva izquierda, además de un pequeño diente incipiente en el extremo posterior del ligamento (Figura 6B). Los Radiolitoidea presentan dos dientes en la valva izquierda y un diente en la valva derecha (Figura

6C). La dentición de los Requiñoidea ha sido clásicamente considerada como la más primitiva y se ha denominado ‘normal’. La dentición de los Radiolitoidea se ha considerado derivada de la anterior, por reducción (desaparición) del pequeño diente anterior de la valva derecha y desarrollo del diente incipiente en el extremo posterior del ligamento de la valva izquierda, y se ha denominado ‘inversa’ (*Diceras* es una excepción). Resulta pues, en general, que los rudistas presentan dos dientes en la valva libre y un diente en la valva fija.

Ligamento

El ligamento es externo opistodético parivincular en los Requiñoidea y en algunos Radiolitoidea primitivos. El crecimiento holo-periférico de una valva con ligamento externo opistodético es sólo posible si el ligamento migra progresivamente hacia el lado posterior; como consecuencia, el crecimiento es obligatoriamente enrollado prosogiro. El ligamento es interno (está invaginado) en la mayoría de Radiolitoidea y ha desaparecido completamente en algunos taxones (Figura 7). La invaginación del ligamento permite el crecimiento no enrollado y facilita

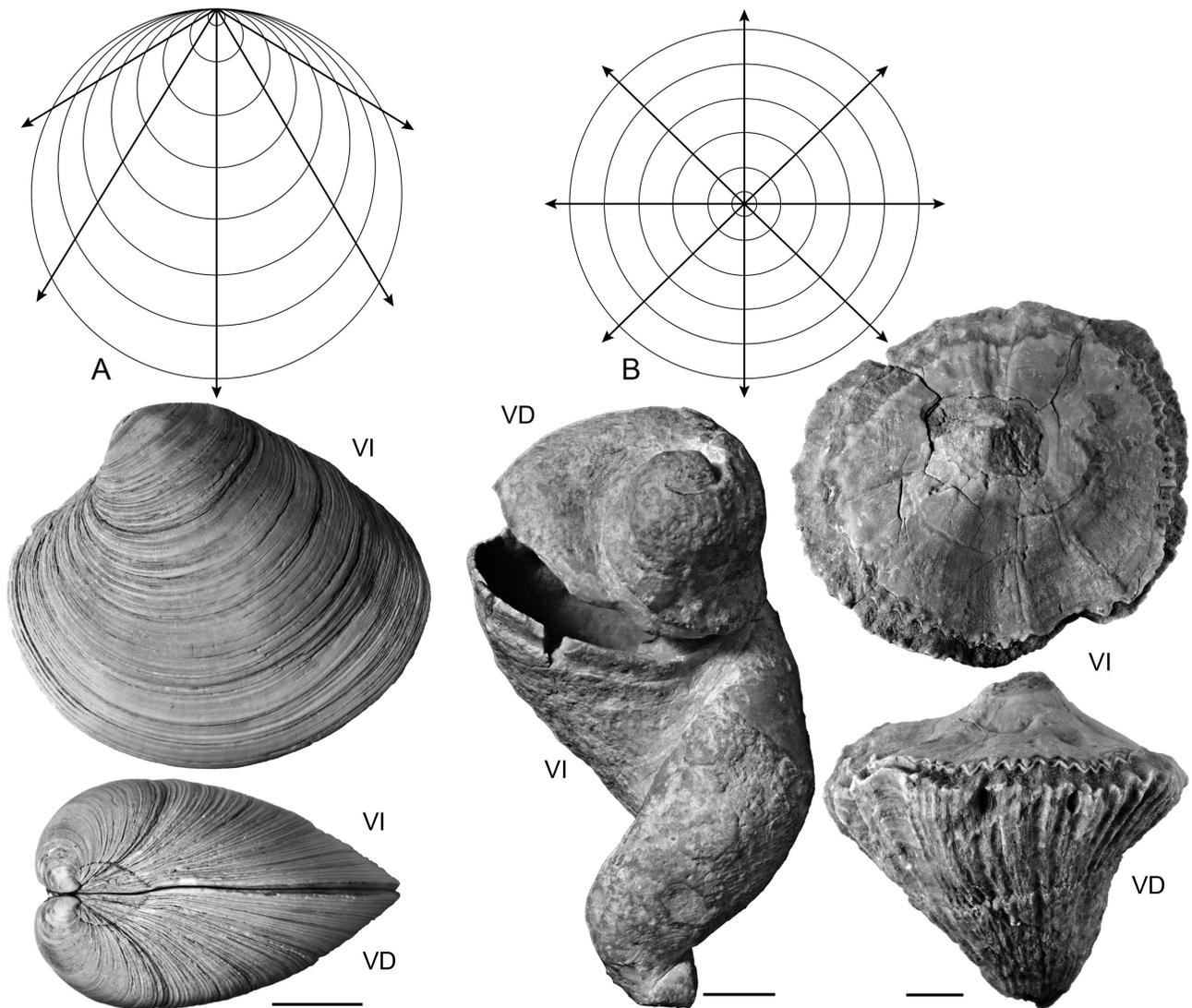


Figura 3. A. Crecimiento hemi-periférico en un Veneridae (Veneroidea) actual, *Mercenaria* sp. B. Crecimiento holo-periférico en un Hippuritida de valvas espiraladas, EMP-R188, *Epidiceras sinistrum* (Deshayes, 1824) y otro de valvas cónicas, EMP-Rs/n, *Radiolites angeioides* Picot de Lapeirouse, 1781. La barra de escala equivale a 10 mm.

una mayor diversidad morfológica (ver: Skelton, 1978). Como consecuencia, y como se ha indicado más arriba, la diversidad taxonómica de los Radiolitoidea (12 familias) es mucho mayor que la de los Requienioidea (2 familias).

Mioforos

Los rudistas son dimiarios y, al igual que en los demás bivalvos, las superficies de fijación de los dos músculos aductores (mioforos) quedan reflejadas en la capa interna de la concha (Figura 6). En una concha de bivalvo con crecimiento hemi-periférico, los mioforos correspondientes de cada valva quedan lo suficientemente opuestos y cerca uno de otro como para permitir que los músculos aductores actúen perpendicularmente a la superficie interna de la concha, asegurando así la eficiencia funcional de los mismos (Figura 8A). En una concha con crecimiento

holo-periférico y umbo alejado de la comisura, de seguir el mismo modelo de inserción, los músculos aductores deberían ser mucho más largos y actuarían oblicuamente a la superficie interna de la concha, resultando mucho menos eficientes (Figura 8B). La solución más primitiva a este problema que se encuentra en la concha de los rudistas consiste en un engrosamiento de la capa interna de la concha, de tal modo que los mioforos se sitúan sobre la superficie de crecimiento quedando cercanos y opuestos en una y otra valva, asegurando así la eficiencia funcional de los músculos aductores (Figura 8C). Consiguiendo el mismo resultado, pero con una mayor economía de material esquelético, se encuentran toda una serie de variaciones del modelo primitivo en distintos grupos de rudistas. Algunas de ellas, junto al modelo correspondiente de charnela en algunos casos, generan nuevos elementos esqueléticos (caracteres morfológicos) en la concha, como las láminas,

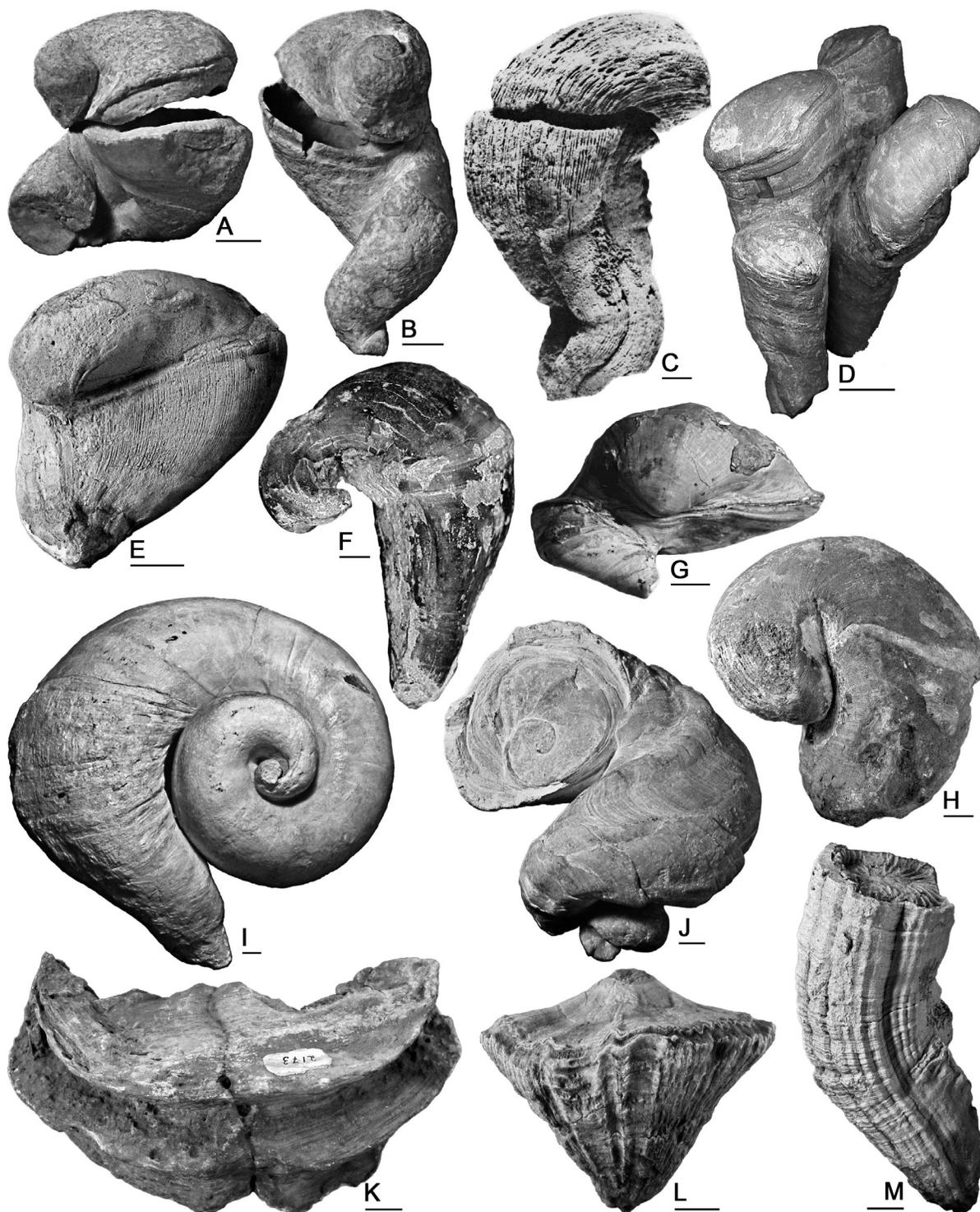


Figura 4. Distintas formas en las valvas de los Hippuritida. A. Diceratidae (Radiolitoidea), EMP-Rs/n, *Diceras* sp. B. Epidiceratidae (Requienioidea), EMP-R181, *Epidiceras moreaui* Bayle, 1873. C. Caprinidae (Radiolitoidea), IGM-4590, *Guzziella bisulcata* Alencáster, 1998. D. Monopleuridae (Radiolitoidea), PUAB-63275, *Monopleura moroi* (Vidal, 1874). E. Monopleuridae? (Radiolitoidea), PUAB-60578, indeterminado. F. Caprotinidae? (Radiolitoidea), PUAB-3914, indeterminado. G. Plagioptychidae (Radiolitoidea), NHMW-1864XL1203, *Plagioptychus paradoxus* Matheron, 1842. H. Plagioptychidae (Radiolitoidea), IGM-2134, *Plagioptychus muellerriedi* Alencáster, 1971. I. Caprinidae (Radiolitoidea), EMP-Rs/n, *Caprina adversa* d'Orbigny, 1822. J. Requeniidae (Requienioidea), EMP-Rs/n, *Requienia ammonia* Goldfuss, 1838. K. Antilocaprinidae (Radiolitoidea), IGM-2173, *Titanosarcolites macgillavryi* Alencaster, 1971. L. Radiolitidae (Radiolitoidea), EMP-Rs/n, *Radiolites angeiodes* Picot de Lapeirouse, 1781. M. Hippuritidae (Radiolitoidea), PUAB-60061, *Hippuritella castroi* (Vidal, 1874). La barra de escala equivale a 10 mm.



Figura 5. Epidiceratidae (Requienioidea), con la valva izquierda fija y la valva derecha libre, EMP-R188, *Epidiceras sinistrum* (Deshayes, 1824), y Diceratidae (Radiolitoidea) con la valva derecha fija y la valva izquierda libre, EMP-R183, *Diceras strangulatum* Bayle, 1873. La barra de escala equivale a 10 mm. Abreviaciones para todas las figuras: CA = cavidad accesoria, CAD = cavidad anterodorsal, CP = cavidad posterior, CPP = cavidad paleal principal, D = diente, d = diente incipiente, DA = diente anterior, (DA) = foseta del diente anterior, DC = diente central, (DC) = foseta del diente central, DP = diente posterior, (DP) = foseta del diente posterior, L = ligamento, LMP = lamina del mioforo posterior, LP = línea paleal, MA = mioforo anterior, MP = mioforo posterior, (MP) = foseta del mioforo posterior, P1 = primer pilar, P2 = segundo pilar, VD = valva derecha, VF = valva fija, VI = valva izquierda, VL = valva libre.

plataformas y apófisis de los mioforos, las cavidades accesorias, y las divisiones de la cavidad principal (Figura 8D-G). La superficie de los mioforos, aunque puede ser lisa, frecuentemente presenta rugosidades o acanaladuras más o menos acentuadas (Figura 7D).

Otras estructuras derivadas

Los Requieniidae Kutassy, 1934, que comprenden exclusivamente formas enrolladas, desarrollaron a lo largo de su evolución láminas en los mioforos de una o las dos valvas. Estas láminas ofrecen la misma superficie de fijación, y con la misma orientación, que un engrosamiento de la capa interna de la concha, pero con un notable ahorro de material esquelético. Además de ser observables en sección transversal, son fácilmente identificables en los moldes internos por la presencia de los surcos correspondientes (Figuras 8D; 9A). La ausencia o presencia de láminas, o que la lámina se desarrolle en el mioforo anterior o en el posterior (más frecuentemente), en la valva derecha, en la izquierda, o en ambas, o que desarrolle plataformas asociadas, es un criterio taxonómico y además de utilidad bioestratigráfica (ver: Masse, 1994).

En los Radiolitoidea de concha desenrollada, sin poder

evitar en principio un engrosamiento de la concha interna para soportar los mioforos, se desarrollan apófisis en uno o ambos mioforos y en una o ambas valvas. La rotación de la superficie del mioforo en las apófisis, hacia dentro o hacia fuera, en vez de permanecer paralela al plano de la comisura como originalmente, permite una reducción del grosor de la capa interna de la concha sin menoscabo de la superficie del mioforo (y por tanto de la sección del músculo aductor) y la formación de cavidades accesorias, que pueden ser simples o subdivididas (Figuras 8E-G; 9B). El resultado, en ambos, proporciona un notable ahorro de material esquelético conservando, o aún mejorando, la eficiencia funcional de los músculos aductores (ver: Skelton, 1978). En los Hippuritidae Gray, 1848, el mioforo anterior (apófisis en la valva izquierda) se extiende hacia el lado ventral y adquiere una superficie considerable; posiblemente correspondiera al único aductor funcional, ya que la apófisis en la valva izquierda del mioforo posterior es puntiaguda y se inserta en una profunda foseta en la valva derecha, igual como hacen los dos dientes (Figuras 8H; 9D, E). En el mioforo anterior se distinguen claramente dos partes que, de modo semejante en los otros bivalvos, podrían corresponder a la inserción de la parte del aductor de contracción rápida aunque débil y a la de contracción lenta pero fuerte (Figura 9D, E).

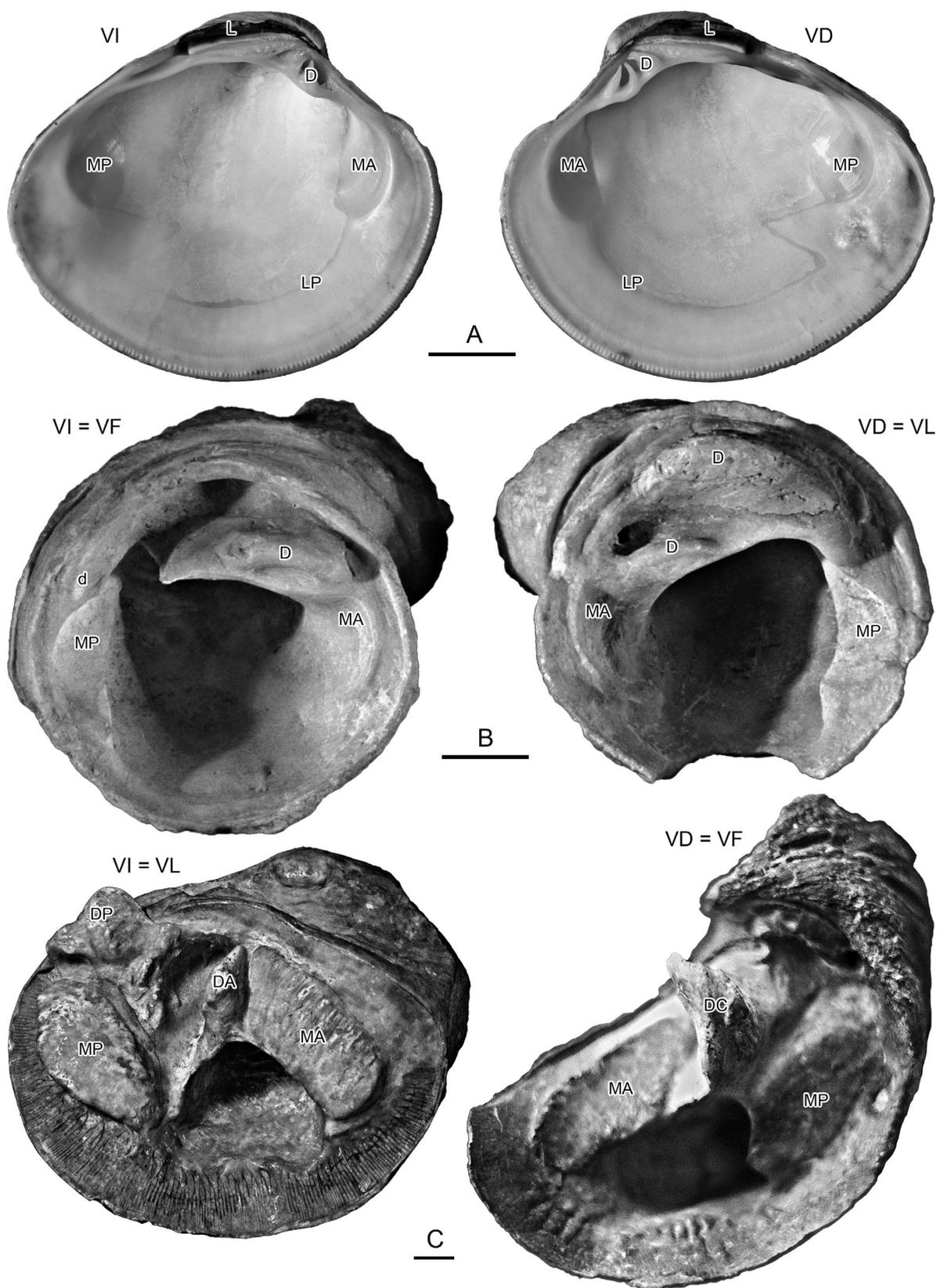


Figura 6. Características internas de la concha. A. En un Veneridae (Veneroidea) actual (*Mercenaria* sp.). B. En un Epidiceratidae (Requienoidea), EMP-R711-712, *Epidiceras arietinum* Lamarck, 1805. C. En un Plagioptychidae (Radiolitoidea), EMP-R170-171, *Plagioptychus toucasianus* Matheron, 1842. La barra de escala equivale a 10 mm.

Algunos modelos de aparato cardinal pueden dividir la cavidad paleal principal en dos cavidades, formándose una cavidad antero-dorsal en la valva derecha como en algunos Hippuritidae o una cavidad posterior en la valva izquierda como en algunos Caprinidae y Plagiptychidae (Figura 9B, C, E).

Estructura

Capa interna

La parte más interna de la capa interna de la concha, puede considerarse como el relleno, con material esquelético, del fondo de la cavidad principal al migrar la masa visceral, junto con la comisura, abapicalmente al crecer la concha. El crecimiento de este material esquelético puede

ser discontinuo, formándose tábulas. Este crecimiento discontinuo puede relacionarse con una mayor velocidad de crecimiento en longitud de la concha. Además de la cavidad principal, también pueden encontrarse tábulas en las cavidades accesorias y en las fosetas. Otro modelo de discontinuidad en el material esquelético de la capa interna de la concha es la formación de vesículas o disepimentos. Éstos, pueden afectar también la parte más externa de la capa interna de la concha, por fuera de las inserciones musculares.

La presencia de canales en la capa interna de la concha es un carácter que se desarrolla en diversas familias de Radiolitoidea (Figuras 4C; 7C; 9B, C). Los canales están abiertos en el margen de la comisura, cerrados adapicalmente y pueden presentar o no tábulas convexas adapicalmente.

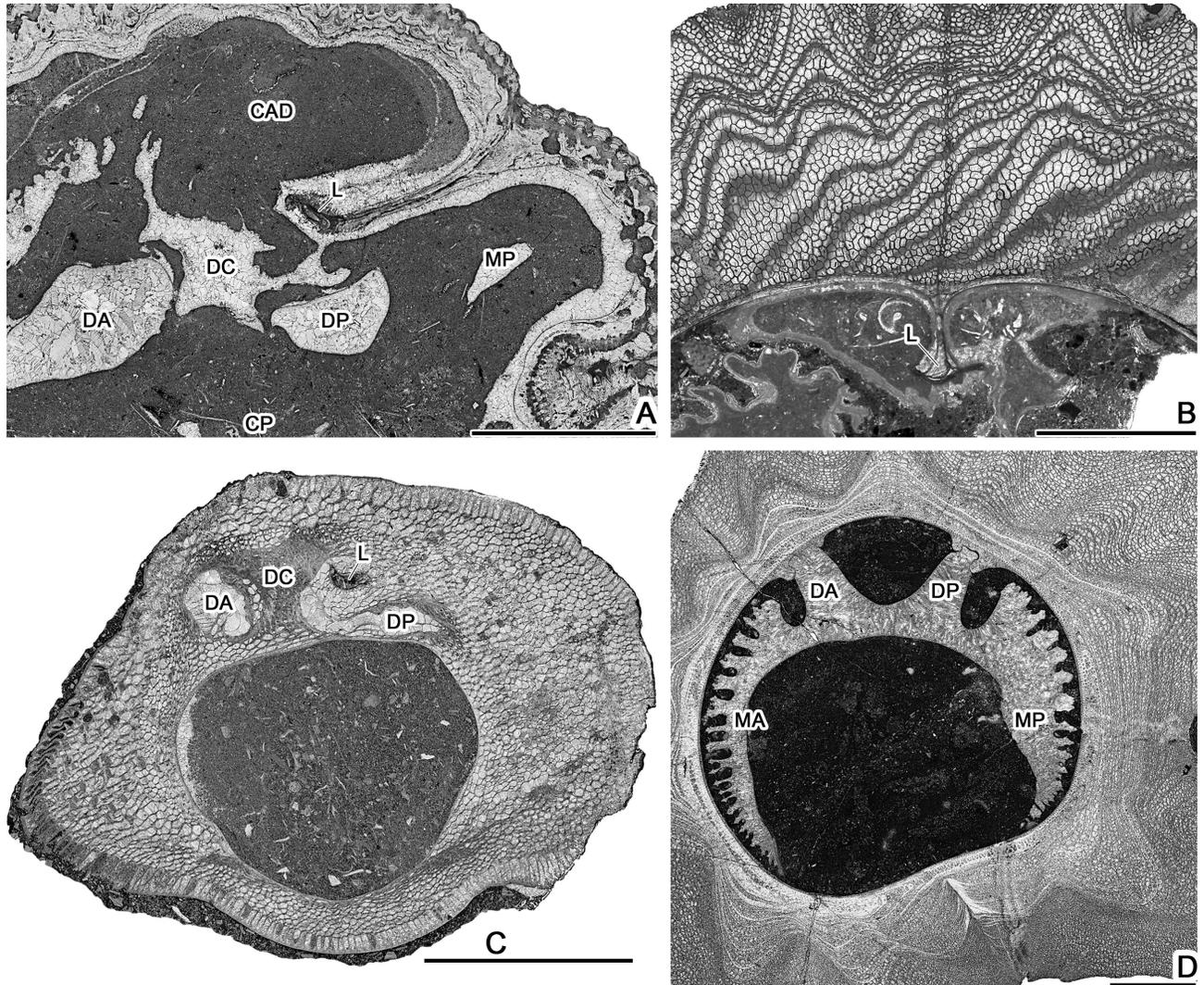


Figura 7. Secciones transversales de la valva derecha de Radiolitoidea mostrando el ligamento. A. en el extremo de una larga cresta en un Hippuritidae, PUAB-33895, *Vaccinites archiaci* Munier Chalmas in Douvillé, 1892. B. en el extremo de una corta cresta en un Radiolitidae, PUAB-81006, *Radiolites acutocostata* (Adkins, 1930). C. Dentro de una cavidad de la capa interna en un Antilocaprinidae, PUAB-P761-434, *Antilocaprina pugniformis* (Palmer, 1933). D. ausente en un Radiolitidae, IGM-9539, *Tampsia floriformis* Myers, 1968. La barra de escala equivale a 10 mm.

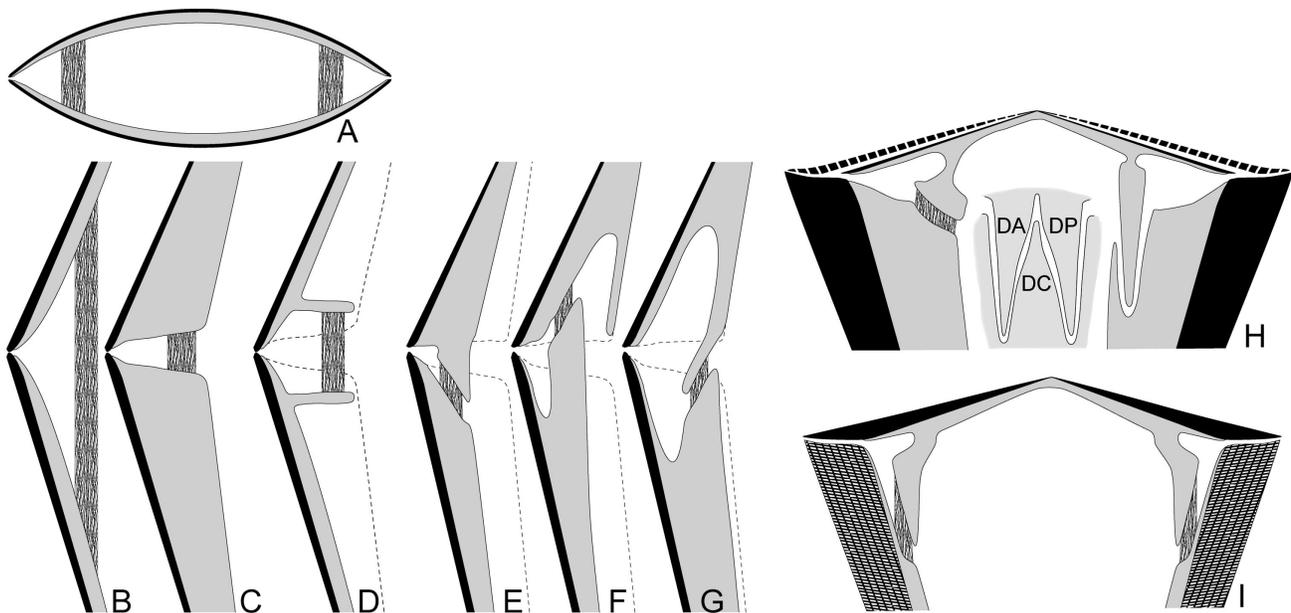


Figura 8. Inserción de los músculos aductores en la concha de un bivalvo. A. con crecimiento hemi-periférico, en la pared interna. B-I. con crecimiento holo-periférico. B. ineficiente, en la pared interna. C. en la superficie abapical de la gruesa capa interna. D. en láminas. E. en la superficie externa de una apófisis de la valva izquierda que rebasa el plano de la comisura y en la superficie abapical, inclinada hacia adentro, de la capa interna de la valva derecha. F. con formación de cavidades accesorias, en la superficie externa de una apófisis de la valva derecha que rebasa el plano de la comisura y en la pared interna de la valva izquierda. G. con formación de cavidades accesorias, en la superficie externa de una apófisis de la valva derecha y en la superficie interna de una apófisis de la valva izquierda que rebasa el plano de la comisura. H. Mioforos asimétricos en los Hippuritidae, se han dibujado los dientes en una sección paralela. I. Mioforos simétricos en los Radiolitidae.

Su sección transversal puede presentar distintas formas (circular, elíptica, cuadrangular, poligonal, piriforme, etc.), su diámetro va de capilar a casi alcanzar el mismo grosor de la capa de la concha y se disponen en una o varias hileras, pudiendo ser éstas de canales del mismo o distinto tipo. Normalmente afectan la parte externa de la concha interna, en todo el perímetro o sólo en parte, pero pueden también afectar a los mioforos y los dientes. Los canales pueden presentarse en una sola valva o en las dos. Las paredes de los canales pueden ser extremadamente delgadas, con lo que la mayor parte del volumen de la concha es hueco.

Los tubos huecos que, siendo de mayor diámetro, coexisten con los canales en las dos valvas de los Antillocaprinidae MacGillavry, 1937, se originan por amalgamación de las agudas y largas costillas radiales al aumentar el diámetro de la concha con el crecimiento, por lo que, además de estar abiertos en el margen de la comisura, se abren también adapicalmente entre las costillas. Su pared está formada por capa externa de la concha, tan delgada como en el exterior. Posiblemente fueran estos tubos el principal medio de comunicación con el exterior en un rudista con problemas mecánicos para la abertura de las valvas dado su gran tamaño y su posición recostada sobre el substrato.

Capa externa

La capa externa de la concha también puede presentar canales, como ocurre en algunos Radiolitidae d'Orbigny,

1847, normalmente en la valva izquierda. Generalmente los canales suelen quedar muy separados entre sí dentro del material esquelético, representando únicamente una pequeña parte del volumen de la concha.

Los Hippuritidae presentan un exclusivo y complejo sistema de canales y poros en la capa externa de la concha de la valva izquierda (Figura 10). Los canales, dispuestos radialmente y separados uno de otro por finas paredes, se abren en el margen interno del labio de la comisura. Empiezan en número pequeño cerca del umbo los primeros en formarse, y se van incorporando nuevos canales entre los anteriores al ir creciendo la valva en diámetro. Todos los canales se sitúan aproximadamente en el mismo plano, aunque en algunos casos el inicio de un nuevo canal se sitúa encima de los dos adyacentes hasta que dispone de suficiente espacio entre ellos, formándose en este caso unas protuberancias que se conocen como pústulas, y que son más fácilmente erosionables que el resto de la superficie de la valva. Cerca del umbo, y por problemas de espacio, también es frecuente el solapamiento del inicio de algunos canales. La superficie externa de los canales está atravesada por poros que comunican los canales con el exterior, así como éstos comunican a través del labio de la comisura con la cavidad interior de las valvas. En la parte más distal de la valva, situada encima del labio de la comisura, no hay canales radiales y los poros comunican directamente con

el interior. La morfología de los poros es muy variada (Figura 10B, I-L), hay poros de sección redondeada, lineal, vermiculada o poligonal, así como poros grandes subdivididos (reticulados), y pueden disponerse ordenados, agrupados o irregularmente. Es frecuente que cada poro presente, en sección vertical, forma de embudo. En algunos taxones, la parte de concha por encima de los canales es muy delgada y, como se ha expuesto, los poros comunican directamente con los canales. En otros, esta capa es muy gruesa y la comunicación de los poros con los canales radiales (principales) se realiza mediante unos canales secundarios. La erosión diferencial de la

superficie de la valva, por un lado, puede dificultar la correcta identificación del tipo de poros, pero por otro, puede ayudar a interpretar el modelo ya que facilita, en una única vista, la observación de secciones a distintos niveles.

Posiblemente, dado que las valvas izquierdas bien conservadas de los Hippuritidae son escasas, éstas no eran bien conocidas por algunos autores que han hecho interpretaciones erróneas a partir de observaciones incompletas del sistema de canales y poros. Así, se propuso el género *Yvaniella* Milovanović, 1957 (como *Yvania*

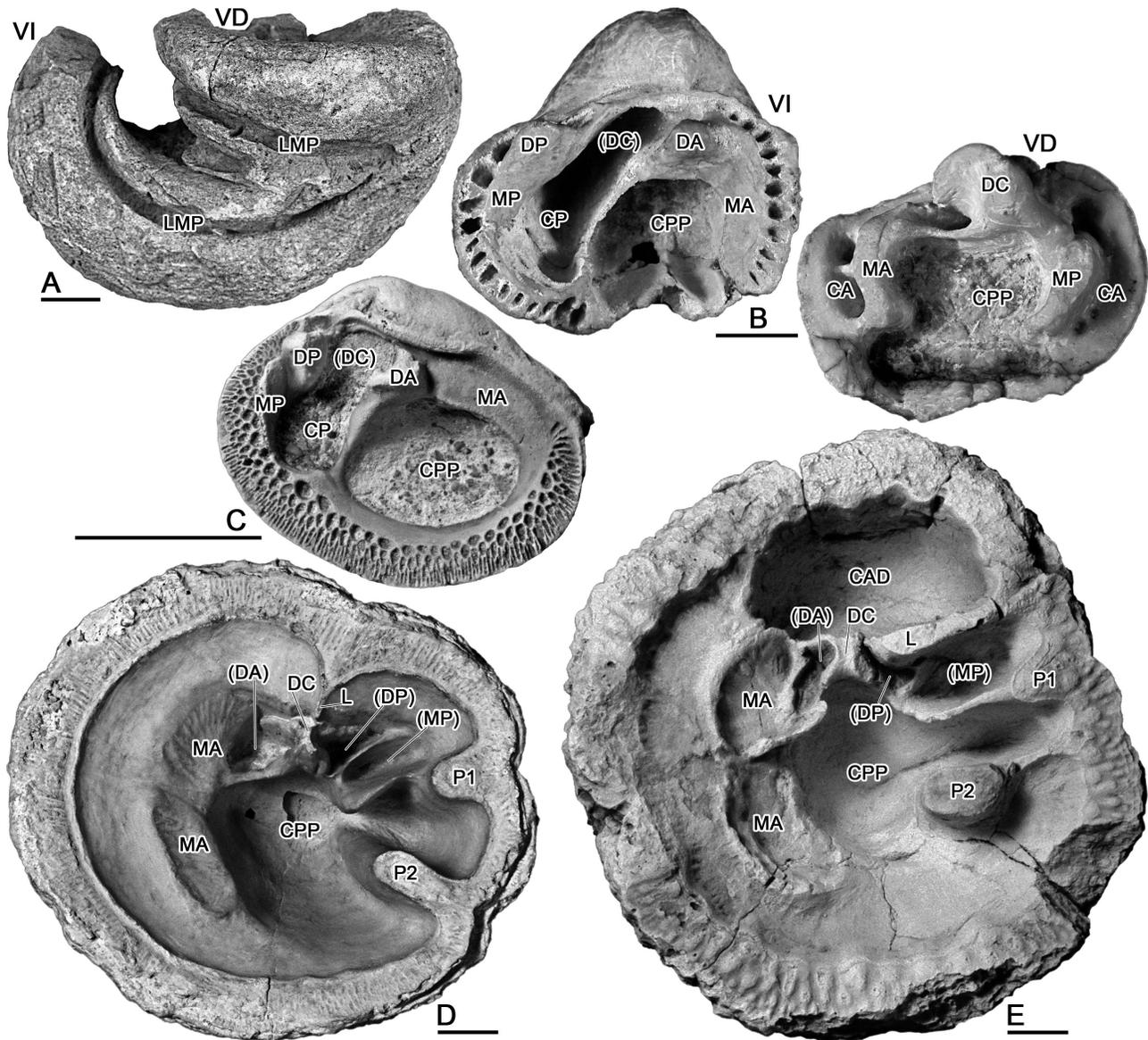


Figura 9. A. Molde interno de un Requeniidae (Requeniioidea) mostrando el surco correspondiente a la lámina del mioforo posterior en las dos valvas, PUAB-P284, *Toucasia* sp. B. Vista interna adapical de las dos valvas de un Caprinidae (Radiolitoidea), EMP-R232 y R778, *Praeacprina varians* Paquier, 1905. C. Vista interna adapical de la valva izquierda de un Plagiptychidae (Radiolitoidea), EMP-475, *Mitrocaprina vidali* Douvillé, 1904. D, E. Vista interna adapical de la valva derecha de dos Hippuritidae (Radiolitoidea). D. EMP-Rs/n, *Hippurites radiusus* Des Moulins, 1826. E. EMP-R218, *Vaccinites cornuvaccinum* Bronn, 1831. La barra de escala equivale a 10 mm.

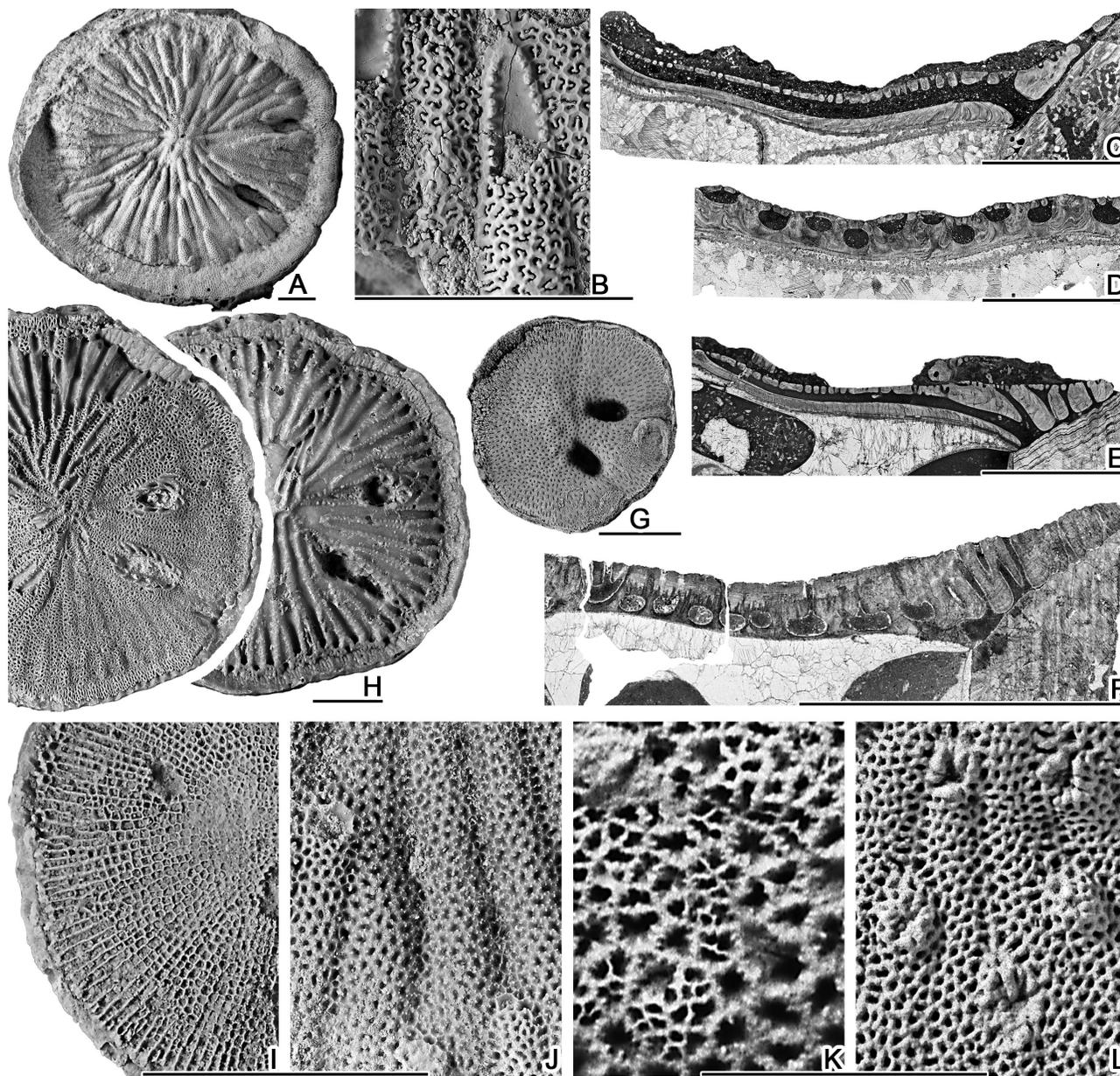


Figura 10. Sistema de canales y poros en la capa externa de la concha de la valva izquierda en los Hippuritidae. A-D. *Hippurites radiosus* Des Moulins, 1826. A. Vista apical, PUAB-46000. B. Detalle de los poros lineales vermiculados y del inicio de un canal erosionado, PUAB-64085. C. Sección radial cortando longitudinalmente un canal y el labio de la comisura, PUAB-46105. D. Sección tangencial cortando transversalmente los canales, mismo ejemplar. E. Sección radial cortando longitudinalmente un canal y el labio de la comisura, PUAB-29108, *Vaccinites oppeli* (Douvillé, 1892). F-G. *Hippurites praecessor* Douvillé, 1895. F. Sección tangencial cortando transversalmente los canales radiales y longitudinalmente los canales secundarios que comunican con los poros, PUAB-27997. G. Vista apical, PUAB-49898. H. Vista apical de dos valvas izquierdas diferentemente erosionadas, PUAB-81281 y 81286, *Vaccinites vesiculosus* (Woodward, 1855). I-L. Detalle de los poros. I. cuadrangulares alineados, PUAB-34540, *Hippuritella maestrei* Vidal, 1874. J. poligonales, PUAB-1783, *Hippuritella sulcatissima* (Douvillé, 1892). K. reticulados, erosionados en la parte inferior derecha, EMP-R219, *Vaccinites corbaricus* Douvillé, 1891. L. poligonales, con pústulas, EMP-R519 y R520, *Hippuritella sulcatissima* (Douvillé, 1892). La barra de escala equivale a 10 mm.

en Milovanović (1936)), interpretando como un modelo particular del sistema de poros y canales la observación de los poros de la zona marginal abriéndose sobre el amplio labio de la comisura, y del inicio de dos de los canales radiales por erosión de una pústula cerca del umbo, en una

valva izquierda de Hippuritidae con el sistema general de poros y canales como se ha descrito más arriba. El ejemplar usado para erigir *Yvania maestrichtiensis* Milovanović, 1936, corresponde a lo que se conoce usualmente como *Hippurites heritschi* Kühn, 1947, con lo que, además

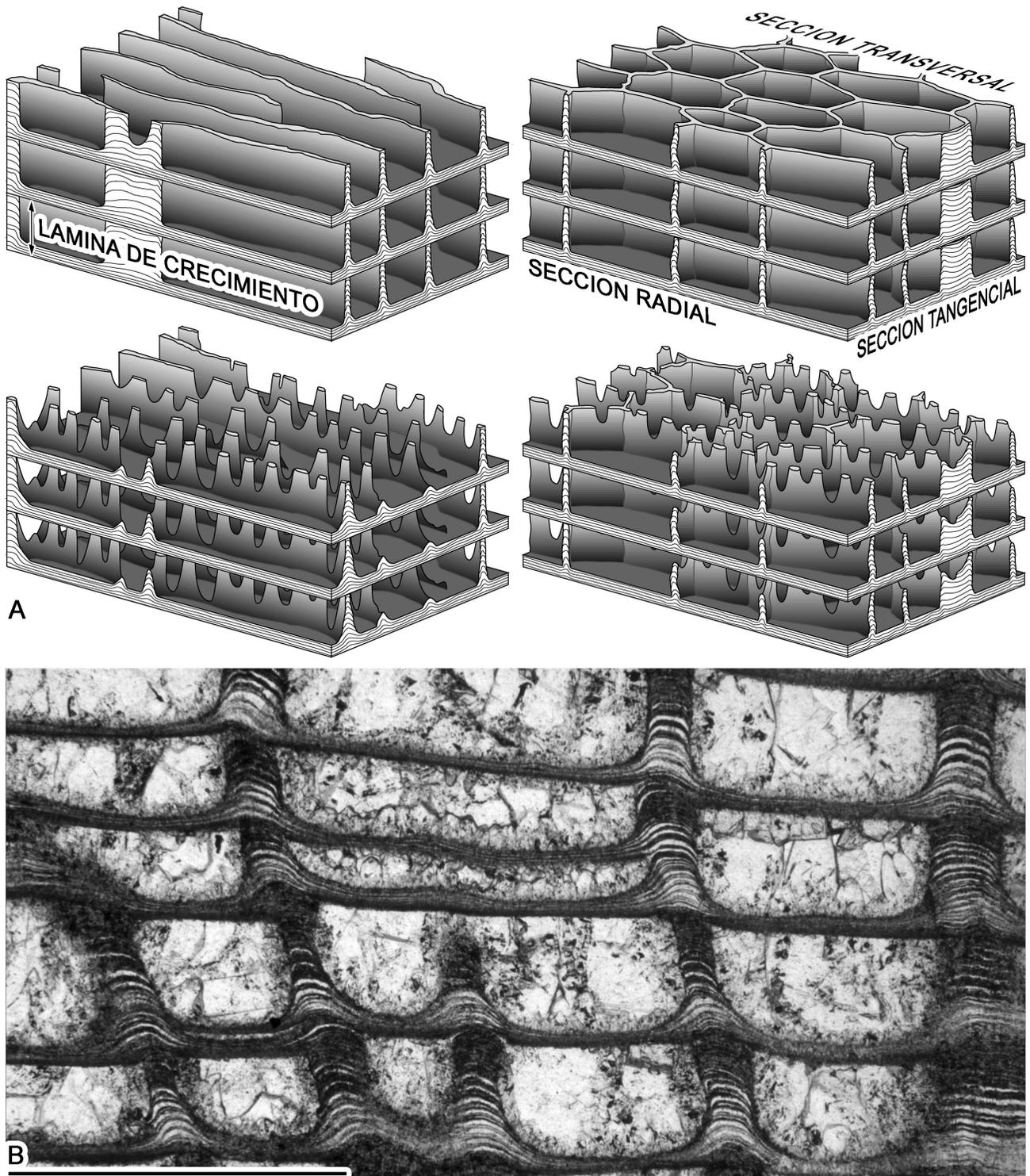


Figura 11. A. Modelos principales de estructura en la capa externa de la concha de los radiolítidae. Modificado de Pons y Vicens (2008). B. Detalle de los micro-ritmos dentro de las láminas de crecimiento, PUAB-25971, *Rosellia* sp. La barra de escala equivale a 1 mm.

de resultar innecesario el género *Yaniella*, la especie *heritschi* cae en sinonimia con *maastrichtensis*.

Los Hippuritidae se caracterizan, además, por la presencia de tres invaginaciones de la capa externa de

la concha en la valva derecha, la cresta del ligamento y los dos pilares (Figura 9D, E). Estos últimos presentan el extremo distal redondeado o ensanchado, en coincidencia con los dos ósculos de la valva izquierda. Algunos taxones presentan además otras invaginaciones,

siendo éstas discontinuas en algunos de ellos. Dado que los canales de la valva izquierda se abren en el margen interno del labio de la comisura, estas invaginaciones en la valva derecha repercuten necesariamente en el sistema de poros y canales en la valva izquierda. Los canales radiales se abren también sobre las invaginaciones, ya que éstas corresponden al margen externo, y por falta de espacio dejan de ser radiales, son cortos y verticales. En valvas izquierdas bien conservadas, externamente se observa sólo una discontinuidad en la disposición radial regular, en coincidencia con cada una de las tres invaginaciones. Es frecuente que la erosión deje visibles los cortos canales situados verticalmente alrededor de los ósculos o, por erosión más acentuada, son también visibles sobre la cresta del ligamento y el pedúnculo de los dos pilares (Figura 10H). Las tres invaginaciones características ya se formaron en los primeros estadios de crecimiento de la concha, las otras aparecen sucesivamente después, más o menos en ciclos, y se desarrollan progresivamente. Así, la disposición radial original de los canales se convierte a lobular en abanico. Cuando las invaginaciones son numerosas y muy próximas entre sí, no hay espacio suficiente para el desarrollo en longitud (horizontal) de los canales y quedan únicamente hileras dobles de cortos canales verticales encima de cada invaginación. Si las invaginaciones, además de numerosas y próximas entre sí, son discontinuas (moniliformes: como cuentas de rosario), se abre un único canal vertical corto sobre cada cuenta.

La presencia de ósculos en la valva izquierda, aunque no asociada a un sistema de canales, también se ha observado en algunos *Radiolitidae*.

La capa externa de la concha puede presentar discontinuidades de crecimiento, formando láminas de crecimiento de estructura “celular”, que permiten la construcción de conchas de gran espesor con un mínimo de material esquelético (Figura 7B, D). La estructura de la capa externa en los *Radiolitidae* ha sido analizada desde un punto de vista de morfología constructiva por Pons y Vicens (2008). Los dos modelos fundamentales consisten en la formación de crestas radiales o bien de paredes prismáticas poligonales sobre una formación laminar continua en cada lámina de crecimiento (Figura 11). Crestas y paredes son el resultado del crecimiento diferenciado en algunos puntos de la lámina de crecimiento a expensas de un menor crecimiento en otros, como puede observarse por los micro-ritmos de crecimiento dentro de cada lámina. Tanto crestas como paredes pueden ser incompletas.

Una estructura comparable se da en algunos *Hippuritidae*, hasta ahora sólo reportados en América, como *Caribbea muellerriedi* (Vermunt, 1937). En este caso, se forman crestas radiales por pliegues radiales muy agudos en láminas continuas.

Consecuencias y aplicaciones

Es frecuente que las conchas fósiles de los rudistas se encuentren incluidas en roca calcárea dura, pudiéndose observar sus caracteres únicamente en sección. Necesitamos imaginarnos estas estructuras en 3D a partir de secciones convenientemente orientadas. Aunque no es tan frecuente, también se encuentran conchas aisladas, libres de matriz. Podemos observar todos sus caracteres externos, pero necesitamos cortar los ejemplares para observar los internos. Actualmente, la tomografía por rayos X computerizada permite la observación de todos los caracteres, en ambos casos, sin destrucción del ejemplar (ver: Molineux *et al.*, 2007).

Algunos entre los caracteres morfológicos descritos, o combinaciones de ellos, aparecieron únicamente y son característicos de alguna familia, pero otros son caracteres convergentes que aparecieron en distintas líneas filéticas. Identificar estas convergencias ha representado un gran avance para la taxonomía y filogenia de los rudistas.

Todo este conjunto de caracteres, con sus variaciones, son responsables de la enorme diversidad morfológica y taxonómica de los rudistas. Su interpretación funcional y ecológica, junto al estudio de los sedimentos donde se encuentran los distintos taxones, contribuye en buena medida a comprender el ecosistema marino de los márgenes someros del Tethys durante el Cretácico. Las publicaciones sobre el tema son muy numerosas. Asimismo, dado que esta gran diversidad morfológica y taxonómica se originó progresivamente durante un periodo de tiempo geológico relativamente corto, los rudistas son de gran utilidad bioestratigráfica en sedimentos de plataforma. También, es de utilidad su distribución paleobiogeográfica para reconstrucciones paleogeográficas (ver: Philip, 1998).

El hecho de que la capa externa de la concha de los rudistas se conserve frecuentemente sin cambios en la mineralogía y microestructura, debidos a la diagénesis, ha propiciado que sean ampliamente utilizados para estudios geoquímicos, tanto para obtener datos sobre paleotemperaturas como para dataciones absolutas. Estas últimas calibran los esquemas bioestratigráficos propuestos. De modo semejante, los micro- y mega-ritmos observados en las láminas de crecimiento de la capa externa de la concha de los rudistas se han relacionado con distintos ciclos astronómicos o biológicos (ver por ejemplo: Steuber, 1996, 2003; Steuber *et al.*, 2005; Scott, 2010).

Agradecimientos

El Instituto de Geología de la UNAM nos invitó a participar en este merecido homenaje a la Dra. Gloria Alencáster. Los editores y demás personal adscrito a ‘Paleontología

Mexicana' hicieron verdaderamente milagros para que este trabajo fuera publicado a tiempo. Los ejemplares fósiles ilustrados proceden de la antigua colección de *L'École supérieur des Mines de Paris*, conservada en la *Université Claude Bernard, Lyon I* (siglas EMP), de la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM (siglas IGM), del *Naturhistorisches Museum Wien* (siglas NHMW), y de las Colecciones de Paleontología de la *Universitat Autònoma de Barcelona* (siglas PUAB). Este trabajo ha sido financiado por el proyecto CGL2007-60054 del Ministerio de Educación y Ciencia de España. Nuestro más sincero agradecimiento a todas estas instituciones y sus personas responsables.

Referencias bibliográficas

- Bouchet, P., Rocroi, J.-P., Bieler, R., Carter, J.G., Coan, E.V., 2010, Nomenclator of Bivalve Families and Classification of Bivalve Families: *Malacologia*, 52, 1-184.
- Carter, J.G. (+ 51 autores), 2011, A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca): *Paleontological Contributions. The University of Kansas, Paleontological Institute*, p. 4, 1-47.
- Dechaseaux, C., 1969, Classification, in Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N. Mollusca 6, Bivalvia (2 of 3)*: Boulder, Colorado, Geological Society of America, and Lawrence, Kansas, University of Kansas Press, N766.
- Masse, J.-P., 1994, L'évolution des Requieniidae (Rudistes) du Crétacé inférieur: caracteres, signification fonctionnelle adaptative et relations avec les modifications des paléoenvironnements: *Geobios*, 27 (3), 321-333.
- Molineux, A., Scott, R.W., Ketcham, R.A., Maisano, J.A., 2007, Rudist taxonomy using X-ray computed tomography: *Palaeontologia Electronica*, 10 (3) 13A, 6 p.
- Philip, J., 1998, Biostratigraphie et paléobiogéographie des rudistes: évolution des concepts et progrès récents: *Bulletin de la Société géologique de France*, 169 (5), 689-708.
- Philip, J., Babinot, J.F., Tronchetti, G., Fourcade, E., Azema, J., Guiraud, R., Bellion, Y., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Boulin, J., Cornee, J.J., Herbin, J.P., 1993, Late Cenomanian Palaeoenvironments (94-92 Ma), in Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B. (eds), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*, Rueil-Malmaison, BEICIP-FRANLAB.
- Pons, J.M., Vicens, E., 2008, The structure of the outer shell layer in radiolitic rudists, a morphoconstructional approach: *Lethaia*, 41, 219-234.
- Raup, D.M., 1966, Geometric analysis of shell coiling: General problems: *Journal of Paleontology*, 40, 1178-1190.
- Scott, R.W., 2010, Numerical ages of selected rudist Bivalvia: Preliminary results: *Turkish Journal of Earth Sciences*, 19, 769-790.
- Skelton, P.W., 1978, The evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 284, 305-318.
- Steuber, T., 1996, Stable isotope sclerochronology of rudist bivalves: Growth rates and Late Cretaceous seasonality: *Geology*, 24 (4), 315-318.
- Steuber, T., 2003, Strontium isotope stratigraphy of Cretaceous hippuritid rudist bivalves: rates of morphological change and heterochronic evolution: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 200, 221-243.
- Steuber, T., Rauch, M., Masse, J.-P., Graaf, J., Malkoč, M., 2005, Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes: *Nature*, 437 (27), 1341-1344.

NOMBRES DE FÓSILES DEDICADOS A LA DRA. GLORIA ALENCÁSTER YBARRA

Iriliana López-Caballero¹, Ana Bertha Villaseñor²

Resumen

Un género y diez especies de fósiles asignados a diferentes macroinvertebrados y una planta, han sido dedicadas a la Dra. Gloria Alencáster Ybarra. En este trabajo se presenta un listado con la diagnosis original o la descripción de dichos taxa.

Palabras clave: *alencasterae*, *alencasteri*, *csernai*, *gloriae*, *Gloria*.

Abstract

Ten fossil species and one genus of macroinvertebrates and plants have been dedicated to Dr. Gloria Alencáster Ybarra. Here we present the original diagnosis or description of all these taxa.

Key words: *alencasterae*, *alencasteri*, *csernai*, *gloriae*, *Gloria*.

Introducción

La Dra. Gloria Alencáster Ybarra decana del departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, es una entusiasta paleontóloga especialista en Bivalvos (Rudistas), y fue pionera en la investigación paleontológica de varios grupos de invertebrados, actualmente es Investigadora Emérita. La labor de muchos años de investigación de la Dra. Alencáster ha sido reconocida por diversos investigadores, quienes en merecido reconocimiento a su gran trayectoria, le han dedicado taxones a nivel genérico y específico, de muy variados grupos fósiles como son: braquiópodos, gasterópodos, ammonites, bivalvos, equinodermos y una planta; haciendo un total de 10 especies y un género de un bivalvo (rudista) perteneciente a la Familia Hippuritidae. Dichas designaciones han escogido su nombre o sus apellidos como base para la formación del nombre científico. A continuación y como un reconocimiento más a la amplia trayectoria de la Dra. Gloria Alencáster, se presenta la diagnosis original o la descripción de dichos taxa, en caso de presentarse en un idioma diferente al español se realiza la traducción.

Para una descripción completa de los taxa mencionados en este trabajo, se sugiere consultar las publicaciones correspondientes.

Brachiopoda

Terebratula Müller, 1776

Terebratula gloriae Bouillier y Michaud, 1987

1. Posgrado en Ciencias de la Tierra, Instituto de Geología, UNAM, Ciudad Universitaria, 04510 México, D.F. Email: irilianalc@yahoo.com.mx

2. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 México, D.F. Email: anab@unam.mx

1987 "*Terebratula*" *gloriae* - Bouillier, A., Michaud, F., p. 285, lám. I, fig. 13-14.

Térébratule de petite taille, biconvexe, pentagonale-allongée. Crochet haut, court et recourbé avec foramen circulaire, large. Commissure frontale sulciplissée. Terebratúlido de pequeña talla, bicóncavo, pentagonal, alargado. Gancho alto y recubierto con un foramen circular largo. Comisura frontal sulcada. (Traducción de las autoras).

Material. Holotipo sin designación original.

Edad. Jurásico Superior (Kimmeridgiano).

Localidad. Capa de Río Negro, de Pueblo Viejo, Chiapas.

Gastropoda

Busycon Röding, 1798

Busycon alencasterae Perrilliat, 1963

1963 *Busycon alencasterae* - Perrilliat, p. 22, lám. 4, fig. 8, 9, 1989a Perrilliat, p. 128, fig. 44q.

Descripción original. Concha pequeña y delgada. Vueltas en número de cinco incluyendo el núcleo, muy pequeño y liso. Espira muy baja con sutura acanalada, escultura espiral solamente; las primeras vueltas lisas y la última vuelta con cuatro hilos espirales. Vuelta del cuerpo alta y ancha, con rampa amplia y plana y hombro angular con nudos pequeños desvanecidos hacia la espira. Escultura de la vuelta del cuerpo con siete hilos espirales en la rampa, con inter-espacios anchos y planos; en la parte anterior de la vuelta, una banda lisa y arriba de ella, ocho hilos angostos y debajo de ella 14 hilos más finos. Base del cuerpo abruptamente contraída y prolongada en el canal anterior, muy largo y delgado. Labio externo no conservado. Abertura amplia posteriormente, angosta y larga anteriormente. Columela recta y lisa.

Material. Holotipo IGM 1113.

Dimensiones. Altura 30.0 mm, diámetro 15.0 mm, abertura 26.3 mm.

Edad. Plioceno.

Localidad. A 180 m. al E del km 11 de la carretera "Paralelo 18" que liga Coatzacoalcos con Macuspana, Veracruz. Formación Agueguexquite.

Drilluta Wade, 1916

Drilluta gloriae Perrilliat, Vega y Corona, 2000

2000 *Drilluta gloriae* - Perrilliat, Vega y Corona, p. 17, lám. 6, figs. 22-25.

Diagnosis original. Fusiform shell, with moderately developed wrinkled collar, slightly concave ramp, 10 shouldered straight collabral ribs.

Concha fusiforme, rampa del cuello moderadamente desarrollada con arrugas o pliegues, ligeramente cóncava, 10 hombros rectos con costillas collabrales. (Traducción de las autoras).

Material. Holotipo IGM 7554, paratipos IGM 7555, IGM 7556.

Dimensiones. Holotipo IGM 7554 altura 23.4 mm, diámetro 9.5 mm; paratipos IGM 7555 altura 13.1 mm, diámetro 6.5 mm, IGM 7556 altura 25.4mm, diámetro 11.1 mm.

Edad. Cretácico Superior (Maastrichtiano inferior).

Localidades. 2448 y 2940 Temalac, Guerrero. Formación Mexcala.

Heliacus D'Orbigny in Sagra, 1842

Heliacus alencasterae Kiel, Bandel y Perrilliat, 2002

2000 *Calliomphalus* (*Planolateralus*) *argenteus argenteus* Wade. - Perrilliat, Vega y Corona, p. 7, lám.5, figs. 1 - 2.

2002 *Heliacus alencasterae* Kiel, Bandel y Perrilliat, p. 330, fig. 2.5-6.

Diagnosis original. This *Heliacus* has straight-sided whorls sculptured with four spiral cords - of which the third is the strongest - and fine, collabral growth lines. Its base is flat and shows axial and spiral lirae.

Esta especie de *Heliacus* tiene vueltas con lados rectos, ornamentadas con cuatro cordones espirales -de los cuales el tercero es el más fuerte- y líneas de crecimiento collabrales finas. Su base es plana y muestra lirae axial y espiral. (Traducción de las autoras).

Material. Holotipo IGM 7825.

Dimensiones. Longitud 3 mm, ancho 2.5 mm.

Edad. Cretácico Superior (Maastrichtiano).

Localidad. Temalac, Guerrero. Formación Mexcala.

Ammonoidea

Durangites Burckhardt, 1912

Durangites alencasteri Verma y Westermann, 1973

1973 *Durangites alencasteri* - Verma y Westermann, p. 263, lám. 55, fig. 2; lám. 56, fig. 2-4, fig. texto 29C., 1989 González-Arreola y Perrilliat., p. 207, fig. 73c, 1991 Contreras y Montero et al., p. 60.

Diagnosis original. A large species of *Durangites*, with inflated subquadratic whorl section; inner whorls with rectiradiate moderately dense ribs; outer whorls with more distant ribs without lateral tubercles but with prominent sporadic ventrolateral tubercles.

Una especie grande de *Durangites*, con la sección de la vuelta inflada subcuadrática, vueltas internas con costillas rectiradiadas moderadamente densas, vueltas externas con costillas más distantes, sin tubérculos laterales pero con tubérculos ventrolaterales prominentes esporádicos. (Traducción de las autoras).

Material. Holotipo IGM 3781, paratipos IGM 3780, IGM 3782, IGM 3783, alotipo IGM 3784.

Dimensiones. Diámetro 62.0 a 39.0 mm, ombligo 22.0 a 13 mm, altura de la vuelta 24.0 a 15.5, espesor 20.0 a 11.0 mm.

Edad. Jurásico Superior (Tithoniano superior).

Localidad. Loc. 22 Los Alamitos y Loc. 32 Cieneguita, Sierra de Catorce, San Luis Potosí.

Bivalvia

Anomia Linnaeus, 1767

Anomia csernai Myers, 1968

1968 *Anomia csernai* - Myers, p. 51, lám. 9, figs. 3-4., 1906 *Anomia argentaria* Morton - Böse, p. 38-40, lám. 1, fig. 8. No *Anomia argentaria* Morton, 1834, p. 61, lám. 5, fig. 10; Withfield, 1886, p. 42, lám. 4, figs. 9-11; *et auctorum*. 1989c Perrilliat, p. 304, fig. 115e.

Diagnosis original. Nearly equilateral; outline variable, round to oval. Ventral margin round, anterior and posterior

margins round to gently convex; hinge line short and straight. Left valve convex, umbo inflated; right valve unknown. Beak varies from simply marginal to incurved. Surface marked by broadly rounded radial costae, which are separated by slightly narrower to much narrower grooves with gently concave bottoms. Costae are sometimes off-set at growth lines producing an irregularly distorted appearance. Growth lines are faint, but some form cross bars on the ventral part of the shell. Although off-set, costae are continuous; they are not interrupted at growth lines.

Cercanamente equilateral; contorno variable, de redondo a oval. Margen ventral redondeado, márgenes anterior y posterior redondeados y ligeramente convexos; línea de la charnela corta y recta. La valva izquierda es convexa, el umbón abultado, valva derecha desconocida. El pico varía de marginal simple a curvado. Superficie marcada por costillas radiales ampliamente redondeadas, las cuales están separadas por surcos ligeramente estrechos a muy estrechos, con bases suavemente cóncavas. Algunas veces las costillas son desplazadas por líneas de crecimiento produciendo una apariencia irregularmente distorsionada. Las líneas de crecimiento son débiles, pero algunas forman barras transversales en la parte ventral de la concha a pesar del desplazamiento las costillas son continuas, y no están interrumpidas por las líneas de crecimiento. (Traducción de las autoras).

Material. Holotipo WSA 15067.

Dimensiones. WSA 15067 altura 15.3 mm, longitud 12.8 mm

Edad. Cretácico Superior.

Localidad. Cárdenas, San Luis Potosí, Formación Cárdenas.

Hippuritidae Gray, 1848

Subfamilia. *Barretinae* Chub, 1971

Género. *Gloria* Grubić, 2004

Especie tipo. *Gloria vermunt* (= *Pironaea* cf. *peruviana* Vermunt, 1937)

Diagnosis original. The genus with capillary structure of the outer shell layer and with two cycles of secondary infolds where first is well developed and second oridental. The distance L-S is either equal or bigger than S-E, r:u is about 1/3 and a angle is always more than 100° (to 130°). Simple member of *Barretinae*.

El género presenta una estructura capilar en la pared de la concha externa y dos ciclos de repliegues secundarios,

donde el primero está bien desarrollado y el segundo está poco desarrollado. La distancia L-S es igual o más grande que la S-E, r:u es aproximadamente 1/3 y un ángulo siempre es mayor de 100° (130°). Miembro simple de *Barretinae*. (Traducción de las autoras).

Composición del género. Dentro de este género se encuentran las especies *Gloria vermunt* sp. nov., *Gloria peruviana* (Gerth) y *Gloria coralli* (Palmer).

Edad y distribución geográfica. Los ejemplares cubanos fueron encontrados en sedimentos del Maastrichtiano, mientras que los peruanos corresponden a sedimentos del Senoniano superior.

Debemos aclarar que Mitchell (2010) invalida el uso del género *Gloria* Grubić, 2004, debido a que el nombre fue empleado por Joachim Barrande en 1881, para designar una fauna de gasterópodos de la región de la Bohème, en Praga. Y de acuerdo a los artículos 23. Principio de Prioridad, 23.1 Declaración del Principio de Prioridad, 23.3 Aplicación a la Sinonimia, 50. Autores de los nombres y de los actos nomenclaturales, 50.1 Identidad de los autores, del CINZ el nombre genérico *Gloria* esta ocupado y no puede ser utilizado.

Echinodermata

Heteraster D'Orbigny, 1853

Heteraster alencasterae Buitrón, 1970

1970 *Heteraster alencasterae* - Buitrón, p. 34, lám. 6, figs. 1-6., 1989c Perrilliat, p. 408, fig. 161b.

Descripción original. Concha grande, elevada, ovoide, con el ápice hacia la región posterior. La superficie es convexa con un surco estrecho y profundo en la región posterior, donde se encuentra alojado el pétalo impar. El surco se continúa hacia la región inferior, pero no profundo, pues no divide el margen anterior en esta parte de la concha, sino que desvanece progresivamente hacia el margen anterior. La zona posterior termina truncada, de perfil oblicuo. La base de la concha es plana, pero con una ligera depresión donde se localiza el peristoma. Los ambulacros son del tipo subpetaloide, los posteriores mucho más cortos que los anteriores. El ambulacro impar está alojado en un surco profundo que se desvanece antes de llegar al margen anterior. Los poros presentan formas de ranuras y están dispuestos en pares de diferente tamaño que alternan de manera irregular. Los ambulacros anterolaterales presentan los poros en forma de ranura, la serie interna está constituida por ranuras pequeñas y grandes. Los ambulacros pares posteriores son cortos; las hileras de poros presentan la serie interna, con ranuras largas y cortas, y la externa, con ranuras pequeñas. Las placas interambulacrales son grandes

y presentan tubérculos grandes areolados, crenulados y perforados, rodeados por numerosos gránulos que ocupan el resto de la placa. El sistema apical es pequeño y compacto situado en el ápice de la concha, que es algo posterior. Consta de cuatro placas genitales grandes con un gran gonioporo, cinco placas oculares y la placa madreporica central. El periprocto, ovalado longitudinalmente, está situado en el margen posterior, en la parte superior. El peristoma pequeño, pentagonal, está situado en una depresión de la base.

Material. Holotipo IGM 2228, paratipo IGM 2229.

Dimensiones. Holotipo IGM 2228 longitud 42.0 mm, ancho 42.4 mm, altura 31.3 mm. Paratipo IGM 2229 longitud 31.0 mm, ancho 27.4 mm, altura 21.4 mm.

Edad. Cretácico Inferior (Aptiano).

Localidad. Barranca Salitrillo, San Juan Raya, Puebla.

Tetragramma Agassiz, 1840

Tetragramma gloriae Buitrón, 1973

1973 *Tetragramma gloriae* - Buitrón, p. 38, lám. 1, figs. 1-7., 1989c Perrilliat., p. 413.

Descripción original. Concha mediana, de contorno circular, la cara aboral es convexa y la adoral plana, en cuyo centro hay una depresión donde se localiza el peristoma. Los ejemplares jóvenes son relativamente más aplanados que los adultos y adoptan una forma ligeramente más elevadas que el resto de la concha. La zona interporifera presenta dos hileras de tubérculos pequeños, mamelonados, crenulados y perforados que aumentan ligeramente de tamaño hasta el ámbito, donde se localizan los más grandes y después comienzan a disminuir hasta el peristoma. Sobre la sutura radial hay escasas granulaciones. La zona porifera es recta, constituida de poros circulares con arreglo biserial que se continúan hasta el ámbito, después el arreglo es monoserial y las placas presentan de 4 a 6 pares de poros, y esta condición se conserva hasta el peristoma. Las áreas interambulacrales son muy anchas, con dos hileras de placas alternantes. Las placas cercanas a la zona apical presentan un tubérculo primario, poco después se agrega un segundo tubérculo y en el ámbito un tercero, de tal manera que en esta zona las placas tienen tres tubérculos primarios y hay seis en el interambulacro. Los tubérculos son pequeños, mamelonados, crenulados y perforados. Aumentan gradualmente de tamaño del aparato apical al ámbito y de ahí disminuyen hasta el peristoma. Las granulaciones miliares son escasas alrededor de los tubérculos primarios y más profusas sobre la sutura interradsial. El sistema apical es pequeño, caduco, estrecho, de forma subpentagonal, prolongándose sobre el interambulacro en el área posterior. El peristoma es pequeño, con diez incisiones branquiales claramente marcadas. Las radiolas son delgadas y lisas.

Material. Holotipo IGM 2456, Paratipo IGM 2455.

Dimensiones. IGM 2456 diámetro 45.5 mm, altura 21.5 mm, largo 12.5 mm, ancho 11.2 mm y peristoma 13.6 mm. IGM 2455 diámetro 34.2 mm, altura 16.5 mm.

Edad. Cretácico Inferior (Hauteriviano-Aptiano).

Localidad. Huetamo, Michoacán. Formación San Lucas

Paleopentacta Applegate, Buitrón-Sánchez, Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 2009

Paleopentacta alencasterae Applegate, Buitrón-Sánchez, Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 2009

2009 *Paleopentacta alencasterae* - Applegate, p. 95, figs. 3, 4.

Diagnosis original. Egg-shaped body, up to 43 mm in length and about half as wide. Anterior end only slightly narrower than posterior. Sides of body scalloped, with small rounded protuberances. Skin with numerous folds and conspicuous perforated papillae with no regular arrangement. Calcareous ring low, not very well preserved, neither IR nor R can be distinguished. Body wall ossicles thick knobbed irregular concave buttons, giving hollow spaces the appearance of fine pores and canals. Smooth, thin plates with few small perforations present.

Cuerpo en forma de huevo, hasta 43 mm de longitud y cerca de la mitad de ancho. Borde anterior sólo ligeramente más estrecho que el posterior. Lados del cuerpo ondulado, con pequeñas protuberancias redondeadas. Piel con numerosos pliegues y visiblemente perforada, papilas sin un arreglo. Anillo calcáreo de la parte baja no muy bien conservado, ni IR ni R se pueden distinguir. Los osículos de la pared del cuerpo con nódulos gruesos irregulares y bases cóncavas, los espacios vacíos dan una apariencia de poros finos y canales. Se presentan placas lisas, delgadas con algunas pequeñas perforaciones. (Traducción de las autoras).

Material. Holotipo IGM 6853.

Dimensiones. Longitud de hasta 43 mm y ancho de 25 mm. El ancho del centro del anillo calcáreo es de 28 mm, mientras que el ancho de cada anillo calcáreo es de 3 mm. Longitud mayor del anillo calcáreo es de 3.5 mm.

Edad. Cretácico Inferior (Albiano).

Localidad. Cantera No. 1 por debajo de la cima del Miembro Medio, en Tepexi de Rodríguez, Puebla.

Plantae

Salix Linnaeus 1753

Salix alencasterae Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000

2000 *Salix alencasterae* – Ramírez y Cevallos-Ferriz, p. 525, fig. 3.17-19.

Diagnosis original. Very narrow elliptic-shaped lamina, 42.0–99.0 mm in length by 8.0–13.0 mm in width and with a length/width ratio of 7.6 : 1; petiolated, narrow rounded base; acute apex (20°), entirely or scarcely toothed margin, salicoid teeth; pinnate venation, straight and stout midvein, 14 pairs of eucamptodromous secondary veins, with a pronounced development near the margin; IAMV of 58° (48°–73°); rectangular to very angular arcs near the margin; slightly curved intersecondary veins; tertiary percurrent veins in intercostal areas with tortuous trajectory; high-order veins form a random reticulate pattern.

Lámina muy estrecha de forma elíptica, 42.0–99.0 mm de longitud por 8.0–13.0 mm de ancho, con un radio longitud/ancho de 7.6:1; pecioladas, base redondeada estrecha, ápice agudo (20°); margen total o apenas dentado, dientes salicoides; venación pinnada, vena media recta y gruesa, 14 pares de venas secundarias eucamptodromous, con un desarrollo pronunciado cerca del margen; IAMV de 58° (48° a 73°); cerca del margen arcos rectangulares a muy angulares, venas intersecundarias ligeramente curvadas, en las zonas intercostales se presentan venas terciarias percurrentes con trayectoria tortuosa; las venas de orden mayor forman un patrón reticulado azaroso. (Traducción de las autoras).

Material. Holotipo IGM-PB 1097.

Dimensiones. Longitud de 42.0 a 99.0 mm, ancho de 8.0 a 13.0 mm, relación radio de longitud/ancho 7.6:1.

Edad. Oligoceno.

Localidad. Los Ahuehuetes, en la margen sur del río Axamilpa, al noroeste de Tepexi de Rodríguez en Puebla, México. A 18° 35' 30" N, 97° 55' 15" W. Formación Pie de Vaca.

Referencias bibliográficas

- Applegate, S.P., Buitrón-Sánchez, B.E., Solís-Marín, F.A., Laguna-Figueroa, A., 2009, Two Lower Cretaceous (Albian) fossil holothurians (Echinodermata) from Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico: Proceedings of the Biological Society of Washington, 122 (1): p. 91–102.
- Barrande, J., 1881, Système silurien du centre de la Bohême. Classe des Mollusques, ordre des Acéphalés, Prague: Paris, 6, p. 1–342.
- Boullier, A., Michaud, F., 1987, Terebratulides (Brachiopodes) nouveaux du Jurassique Supérieur du Chiapas (Sud-Est du Mexique): Revue du Paléobiologie 6(2), p. 279-288.
- Buitrón, B.E., 1970, Equinoides del Cretácico inferior de la región de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla: Paleontología Mexicana, 30, p. 1-45.
- Buitrón, B.E., 1973, Tetragramma gloriae n. sp., equinoide de la Formación San Lucas (Hauteriviano-Aptiano) de la región de Huetamo, Michoacán: Paleontología Mexicana, 36, p. 33-41.
- Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2009, Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ), 4ta. eds., International Trust of Zoological Nomenclature, p. 1-156.
- Contreras y Montero, B., Gómez-Luna, M.A., Martínez-Cortés, A., González-Casildo, V., 1991, Catálogo de las amonitas de México – Parte I. Jurásico Superior CAO-5508: Instituto Mexicano del Petróleo, Subdirección de Tecnología de Exploración, p. 1-55.
- González-Arreola, C., Perrilliat, M.C., 1989, Ammonoidea en Perrilliat, M.C., Carreño, A.L. (eds.): Fósiles Tipo Mexicanos, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, México, Distrito Federal, p. 179-300.
- Grubić, A., 2004, Revision of the rudists subfamily Barrettiinae Chubb: Bulletin T. CXXVIII de l'Académie serbe des sciences et des arts, Classe des sciences mathématiques et naturelles, Sciences naturelles, Belograd, 42, p. 139-197.
- Kiel, S., Bandel, K., Perrilliat, M.C., 2002, New gastropods from the Maastrichtian of the Mexcala Formation in Guerrero, southern Mexico, part II: Archaeogastropoda, Neritimorpha and Heterostropha: Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie, Abhandlungen, 226 (3), p. 319-342.
- Mitchell, S.F., 2010, Revision of three large species of Barrettia from Jamaica: Caribbean Journal of Earth Science, Geological Society of Jamaica, 41, p. 1-16.
- Myers, R.L., 1968, Biostratigraphy of the Cardenas Formation (Upper Cretaceous) San Luis Potosí, Mexico: Paleontología Mexicana, 24, p. 1-89.
- Perrilliat, M.C., 1963, Moluscos de la Formación Agueguexquite (Mioceno medio) del Istmo de Tehuantepec, México: Paleontología Mexicana, 14, 45 p.
- Perrilliat, M.C., 1989a, Scaphopoda en Perrilliat, M.C., Carreño, A.L. (eds.), Fósiles Tipo Mexicanos: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, México, Distrito Federal, p. 117-177.
- Perrilliat, M.C., 1989b, Bivalvia, en Perrilliat, M.C., Carreño, A.L. (eds.), Fósiles Tipo Mexicanos: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, México, Distrito Federal, p. 301-370.

Perrilliat, M.C., 1989c, Echinodermata, en Perrilliat, M.C., Carreño, A.L. (eds.), Fósiles Tipo Mexicanos: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, México, Distrito Federal, p. 399-413.

Perrilliat, M.C., Vega, F.J., Corona, R., 2000, Early Maastrichtian mollusca from the Mexcala Formation of the State of Guerrero, Southern Mexico: *Journal of Paleontology*, 74 (1), p. 7-24.

Ramírez, J.L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2000, Leaves of Salicaceae (*Salix* and *Populus*) from Oligocene sediments Near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico: *International Journal of Plant Sciences*, 161(3), p. 521-534

Verma, H.M., Westermann, G.E.G., 1973, The Tithonian (Jurassic) ammonite fauna and stratigraphy of Sierra Catorce, San Luis Potosí, México: *Bulletins of American Paleontology*, 63(227), p. 108-137.



a)



b)



c)



d)

LÁMINA 1

Gastropoda

Busycon alencasterae Perrilliat, 1963. Holotipo IGM 1113.

a y b) vista de la apertura; b) vista de la parte superior.



e)



f)

Drilluta gloriae Perrilliat, Vega y Corona, 2000. Holotipo IGM 7825.

c y d) vista de la parte anterior, d) vista de la parte posterior.

Ammonoidea

Durangites alencasteri Verma y Westermann, 1973. Holotipo IGM 3781.

e y f) vista lateral del flanco; f) vista de la sección de la vuelta.



g)



h)

Echinodermata

Heteraster alencasterae Buitrón, 1970. Holotipo IGM 2228.

g) vista de la parte anterior, h) vista de la parte posterior.



i)



j)



k)

Tetragramma gloriae Buitrón, 1973. Holotipo IGM 2456.

i y k) vista de la parte anterior, j) vista de la parte posterior, k) vista de la altura.

Todos los ejemplares están ilustrados a tamaño natural.

Escala



1 cm

THE SUTURE LINE PATTERNS IN OLCOSTEPHANIDAE AND SPITICERATIDAE, AMMONITES OF THE UPPER JURASSIC-LOWER CRETACEOUS: SYSTEMATIC CONSIDERATIONS

Abelardo Cantú-Chapa

Abstract

The systematic classification of the ammonites in the family Olcostephanidae here proposed is in according to different sutural line patterns. The saddle S1 is bifurcated in the Family Spiticeratidae Spath, 1924, and trifurcated in the Family Olcostephanidae Haug, 1910.

New taxa are proposed based on the suture line and their ornamentation, Groebericeratinae n. subfam., Saynoceratinae n. subfam., Garcitinae n. subfam., *Kurdistanites* n. gen., *Peruvites* n. gen., *Spiticeras* (*Djanelidzeites*) n. subgen. Taraisitinae Cantú-Chapa, 1966. All of them are from the Upper Tithonian-Lower Hauterivian.

Key words: Ammonites, Spiticeratidae, Olcostephanidae, Upper Tithonian-Lower Hauterivian.

Resumen

Se propone la clasificación sistemática de las amonitas en la familia Olcostephanidae de acuerdo a los diferentes estilos de su línea de sutura. La silla S1 es bifurcada en la familia Spiticeratidae Spath, 1924, o trifurcada en la familia Olcostephanidae Haug, 1910.

Nuevos taxa son propuestos según la línea de sutura y la ornamentación; subfamilias Groebericeratinae n. subfam., Saynoceratinae n. subfam., Garcitinae n. subfam. Géneros y subgénero *Kurdistanites* n. gen., *Peruvites* n. gen. y *Spiticeras* (*Djanelidzeites*) n. subgen. Taraisitinae Cantú-Chapa, 1966. Todos estos taxa son del Titoniano Superior-Hauteriviano Inferior.

Palabras clave: Amonitas, Spiticeratidae, Olcostephanidae, Titoniano Superior-Hauteriviano Inferior.

Introduction

The suture line comparison of the subfamilies Spiticeratinae and Olcostephaninae shows that belong to different taxa, rather to be integrated in the same Family Olcostephanidae (Wright *et al.*, 1996).

Through the mid-1970's, these ammonites were studied based in subjective criteria; the most common of them is considerate a supposed sexual dimorphism that would be recognized in base of different sizes of the shells and the presence of peristomal structures or lappets. Therefore, small specimens would be represented by microconch in opposite to large forms which could be correspond to macroconch.

Propositions based only in the ornamentation were accepted with restrictions at species level, but upper categories are descarted in recently studies on the Family Olcostephanidae. The suture lines are not compared between different genera, it is just referring to the lateral lobe (L) or to the ontogenetic development of the suspensive lobe (U), which starts in the protoconch and is developed in the early

stages of the shell; nothing is indicated about the saddles S1 and S2 (Cooper, 1981; Kvantaliani, *et al.*, 1999). The suture line of Olcostephanidae genera was described and illustrated in its entirety by Burckhardt (1912), Djanelidze (1922), and Imlay (1938), among others.

The type of coiling shell and ornamentation were also considered in recent classifications of this family. Rows of tubercles and their position on the flanks and ventrolateral region, direction, density, thickness, subdivisions of the ribs on these areas, constrictions, flares and lappets are features than dominates over the suture line in descriptions (Riccardi *et al.*, 1971; Copper, 1981; Bulot, 1990; Alvarez & Rawson, 1999).

The purpose of this study is to determine the systematic position of Olcostephanidae genera, according to their suture line in S1 and S2. Both structures are the most persistent elements to characterize taxa such as family and subfamily; by contrary, L is always trifurcated and varies in size and relationships with the ventral lobe (E). By the way, the comparative analysis of S1 and S2 confirms the systematic units already known and serves also to propose here new classifications.

Two types of different suture lines dominate the so-called Olcostephanidae family, *Proniceras-Spiticeras* and *Olcostephanus*, each one define taxa of similar systematic level; they are here considered as representatives of the families Spiticeratidae and Olcostephanidae, with S1 bifurcated or trifurcated, respectively.

S2 is also an important structure, it excels in variable shapes and sizes with respect to S1. These taxa have not phylogenetic relationships between them according to particular features of S1. They are Upper Tithonian-Berriasian, and Valanginian-Lower Hauterivian, respectively (see Roman, 1938; Wright *et al.*, 1996, p. 42) (Fig. 1).

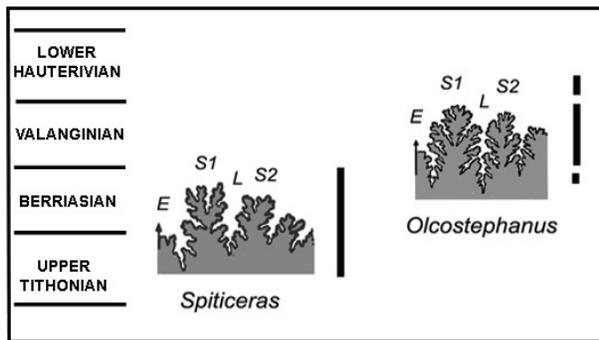


Figure 1. Suture lines from genera of the families Spiticeratidae and Olcostephanidae; after Roman, 1938; without scale.

Technical study of the suture line

The original drawings of this structure are filed in gray in this paper, to emphasize their shape; they are illustrated in the same direction and scale, to make objective their comparisons. With this technique of graphic confrontation, differences and similarities are best manifested in this structure at genus level.

In addition, for analysis and illustrations, copies of the suture lines are transferred to the same side, to make comparisons objectives; it is here implicitly considered that there is symmetry between both sides of the shell.

However, Djanélidzé (1922) observed asymmetry in the suture line of some spiticeratids from France, one side did not correspond fully to the opposite one

The comparative sizes and shapes of S1, S2, L, E, the direction of the suture line from the venter to the umbilicus area, and subdivisions of the same element in different genera are used here to propose systematic classifications of the Families Olcostephanidae and Spiticeratidae.

The suspensive lobe (U) and its ontogenetic evolution is not taken into account in this study, considering that only the adult stage of specimens shows sufficient evidence to classify genera into different groups, based in the suture line.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order AMMONOIDEA Zittel, 1884

Suborder AMMONITINA Hyatt, 1889

Superfamily PERISPINCTOIDEA Steinmann, 1890

Discussion. This superfamily is represented by the families Olcostephanidae, and Neocomitidae, which stratigraphic distribution is the interval corresponding to the Upper Tithonian-Lower Hauterivian. These families have been characterized by concepts of climate and latitudinal distribution, and a supposed sexual dimorphism which is manifested by different sizes of the shell from the same species (Donovan *et al.*, 1980). This same systematic approach is taken by the Treatise (in Wright *et al.*, 1996).

Kvantaliani *et al.* (1999) proposed a systematic classification of the ammonites, based in the development of the suspensive lobe (U), as seen in some Jurassic and Cretaceous taxa. One of them is the Suborder Olcostephanina, which is based on the Superfamily Olcostephanoida Pavlov, 1892.

However, the diagnosis of this suborder would be characterized by *Olcostephanus*, which should be represented by its particular suture line and evolution of the suspensive lobe. The illustration of the suture line, provided by Kvantaliani *et al.* (*op. cit.*), shows S1 broad from the base and bifurcated at the top; S2 is also wide and massive. Therefore, this type of suture line differs from the corresponding genus *Olcostephanus*, which is characterized by S1 trifurcated and thin at the top, and by S2 narrow and irregularly divided at the top. The systematic approach from Kvantaliani *et al.* (1999) is not here considered (Fig. 2).

Family **SPITICERATIDAE** Spath, 1924.

Type genus. *Spiticeras* Uhlig, 1903.

Age. Upper Tithonian – base Valanginian.

Ocurrence. Worldwide biogeographical distribution.

Diagnosis. Shell evolute to subevolute, whorl section subrounded to subquadrate; primary ribs bearing periumbilical or lateral inner tubercles that originate some secondary ribs; some bituberculated stage; constrictions and ribs projected forward the peristomal area on the ventral region. Outer whorl smooth in some large specimens. S1 subrectangular and bifurcated at the top, with base narrow or large. S2 narrow, irregularly bifurcated at the top. Ventral lobe E wide and shallow, L trifurcated and shallow.

Discussion. The Family Spiticeratidae characterizes genera with suture line formed by S1 and S2 bifurcated at the top, exceptly *Kilianiceras* with S2 irregularly

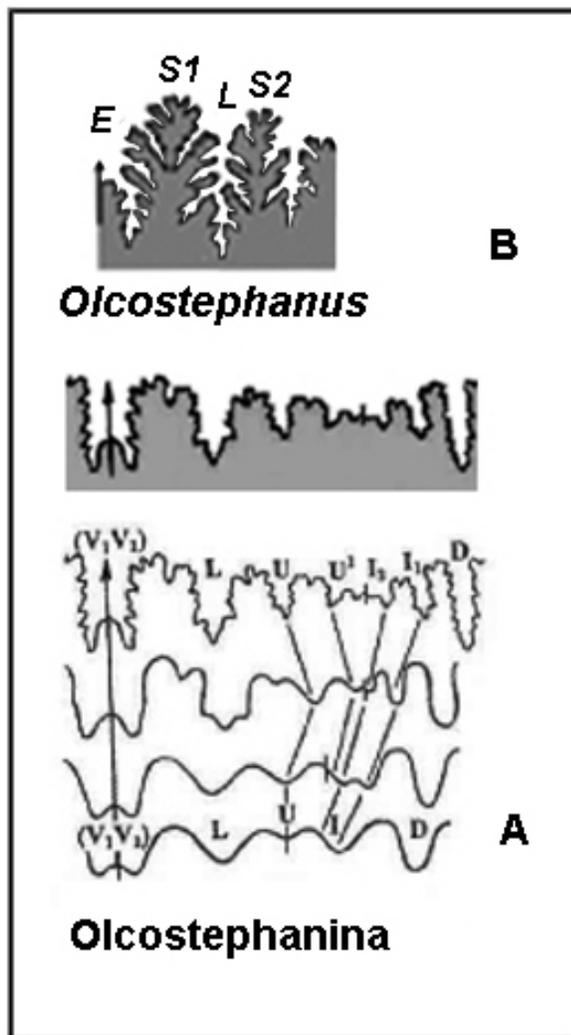


Figure 2. Comparison of the suture lines from *Olcostephanus* (A) and the evolution of *Olcostephanina* (B) (Kvantaliani *et al.*, 1999; this work); without scale.

trifurcated in some specimens (Uhlig, 1905). This family differs from the Family *Olcostephanidae* by having S1 trifurcated; with these suture line patterns hereby is established a clear systematic division between the two mentioned taxa.

Some representatives of the Family *Spiticeratidae* have same type of shell coiling and ornamentation, whereas the suture line shows significant differences between them, these cases will be discussed below. The Family *Spiticeratidae* is divided here in two subfamilies, based in ornamentation and suture line, namely:

1. - Primary ribs thin and divided from a periumbilical or lateral tubercle, that produces fine secondary ribs, which are projected towards the peristome in the ventral area. Suture line with S1 subrectangular, somewhat narrow, with deep lateral incisions, and thin and strangled base. S2 narrow and irregularly divided at the top, L trifurcated: Subfamily *Spiticeratinae* Spath, 1924.

2. - Primary ribs wide, flat, separated by secondary ribs, very weak on the flanks; S1 rectangular and robust, wide base with an additional ventro-basal structure in the ventral side. S2 subrectangular, slightly elongated and projected toward the umbilical area, it is divided irregularly at the top; some specimens posses numerous incisions in the ventral side of S2. L trifurcated, narrow and short: Subfamily *Groebericeratinae* n. subfam. (Fig. 3).

Subfamily *SPITICERATINAE* Spath, 1924 emend.

Genus type: *Spiticerus* Uhlig, 1903.

Included genera: *Pronicerus* Burckhardt, 1919-21; *Bihenduloceras* Spath, 1925; *Umiaites*, Spath, 1931; *Kilianicerus* Djanélidzé, 1922; *Negrelicerus* Djanélidzé, 1922; *Somalicerus* Spath, 1925; *Kurdistanites* n. gen.

Genera with unknown suture line. *Praenegrelicerus* Collignon, 1960; *Cantianicerus* Faraoni *et al.*, 1997.

Age. Upper Tithonian– Berriasian (probably Lower Valanginian).

Ocurrence. Worldwide biogeographical distribution.

Diagnosis. Shell evolute, suboval whorl section, narrow and subrounded venter, periumbilical tubercles originate thin and prorsiradial secondary ribs, inclined ventrally forward; inconstante constrictions. Bituberculated state and last whorl smooth in some genera. Suture line with S1 subrectangular, slightly twisted forward in the umbilical area, with narrow base, forked at the top, with lateral incisions. S2 trifurcate at the top in some specimens U decreases towards the umbilical wall, L trifurcated. E wide and deep with ventrolateral incisions, divided by the low and subrectangular ventral saddle.

Discussion. The Subfamily *Spiticeratinae* differs from the Subfamily *Groebericeratinae* n. subfam. that is proposed below, by its suture line with S1 and S2 relatively thin and long, while the latter posses the same elements subrectangular, robust, with wide base (Fig. 3).

The Subfamily *Spiticeratinae* includes some genera that require be analysed, as *Umiaites* and *Pronicerus*, of the Upper Tithonian. Both are apparently similars, the former of Iraq and the latter from Mexico, France, Iraq, Madagascar, Pakistan, Salt Range, Nepal, Bulgaria, Italy, and Cuba (?) (see Wright *et al.*, 1996).

The dimorphic appearance of the last whorl would be the only difference between the these two genera (Shome & Bardhan; 2009; Enay, 2009). However, they differ by their suture lines, where E and the ventral saddle with its ventro-lateral incisions are more superficial than L in *Umiaites*.

In contrast, E and L have similar size, the mentioned incisions are deeper than L in *Proniceras*. In addition, S1 and S2 are high in *Umiaites*. On the contrary, the former is higher than the latter in *Proniceras*, S2 is narrow and become broad at the top in *Umiaites*; the same element is subrectangular in all its structure in *Proniceras*. Therefore, they represent two distinct genera, based in their different suture lines (Fig. 3).

Cantianiceras Faraoni *et al.*, 1997, of the Lower Valanginian from Italy could belong to the subfamily Spiticeratinae, by its evolute shell with some constrictions and wide ribs; they are spaced, bituberculated and alternating with thin secondary ribs. All ribs are projected towards in the ventral area. Unfortunately, the suture line is unknown, so it is not possible to define its systematic position within the Family Spiticeratidae.

Aspidostephanus Spath, 1925, was considered as belonging to the Subfamily Simoceratinae instead of the Subfamily Spiticeratinae, by its suture line with S1 rectangular, large base and superficial subdivisions (Cantú-Chapa, 2009b, p 282, fig. 2a, b).

Spiticeras mojsvari (Uhlig, 1903, p. 110, pl. XVII, fig. 1a-d) was illustrated and integrated into the Subfamily Spiticeratinae by Djanélidzé, 1922, (p.139, pl. XIV, 1b), as a probably Berriasian species from France. It differs from *Spiticeras* s. str. by having suture line with S1 and S2 wide from the base, the former is divided by two small lobes at the top (see Uhlig, 1903). These elements bear considerable resemblance to *Groebericeras* from Iraq (Fig. 4).

In *S. mojsvari* come together patterns of ornamentation and subevolute coiling of *Spiticeras*, as well as those of the suture line of *Groebericeras*. It could be placed here provisionally in the subfamily Spiticeratinae and to separate it at subgenus level which is described below.

Subgenus *DJANELIDZEITES* n. subgen.

Figs. 4A, B, D

Type species: *Spiticeras mojsvari* (Uhlig, 1903) in Djanélidzé, 1922, p 139, pl XIV, 1 = Kilian, 1910, pl. 1, fig. 1a, 1b).

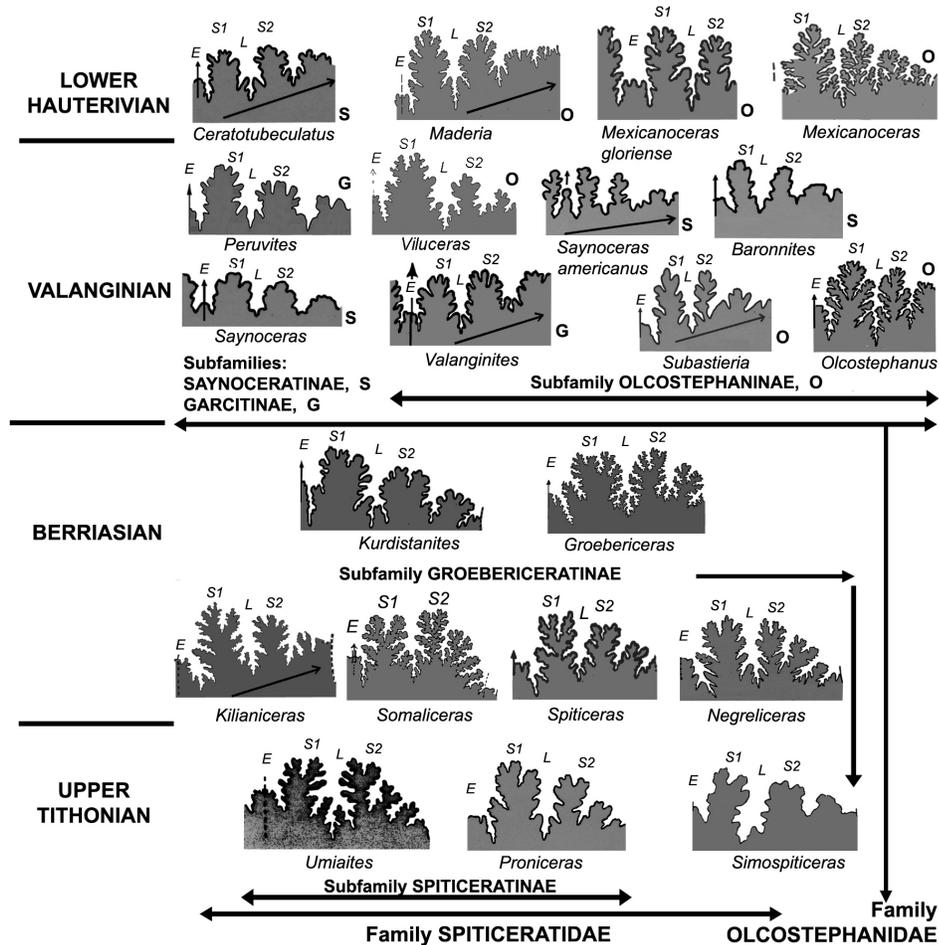


Figure 3. Suture lines from selected genera of Spiticeratidae and Olcostephanidae (Upper Tithonian- Lower Hauterivian). (Roman, 1938; Imlay, 1938; Howarth, 1992, Aguirre-Urreta & Rawson, 1999; Bulot *et al.* 1990); without scale.

Included species. Probably *S. correardi* (Kilian, in Djanélidzé, 1922, pl 160, fig. 37, pl. XVIII, 3ab).

Etymology. In honor to J. Djanélidzé, who studied this important group of ammonites from France.

Age. Probably Berriasian.

Geographical distribution. France.

Diagnosis. Shell subevolute, similar to *Spiticeras* by its form; the peri-umbilical tubercles origine thin ribs in the outer flank. Suture line with S1 and S2 wide, rectangular from the base; both are irregularly bifurcated at their top;

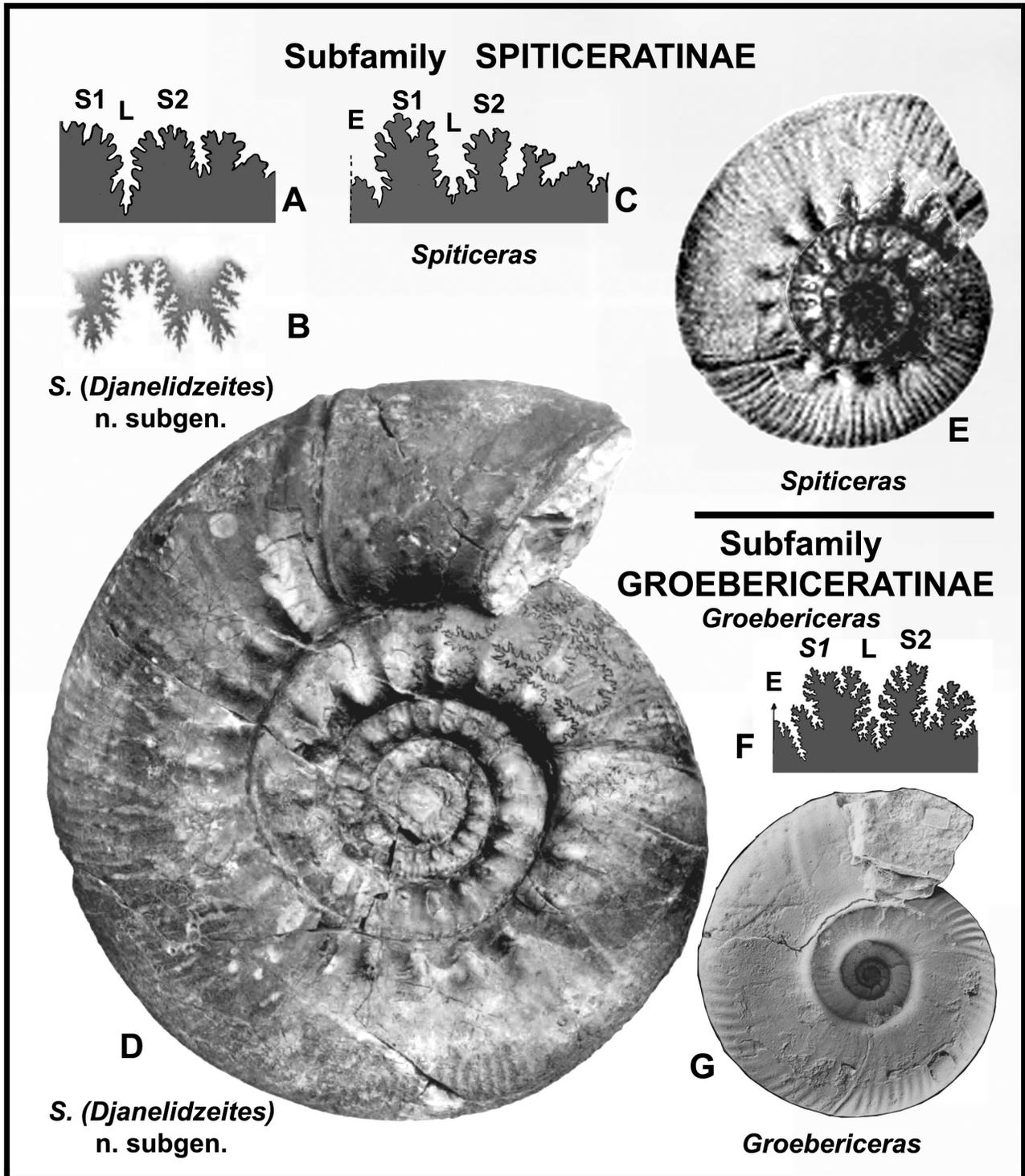


Figure 4. Comparison of suture line and shells from *Spiticeras* (*Djanelidzeites*) and *Groebericeras*. Age: Berriasian (Aguirre-Urreta & Alvarez, 1999; Djanélidzé, 1922). Scale x1.

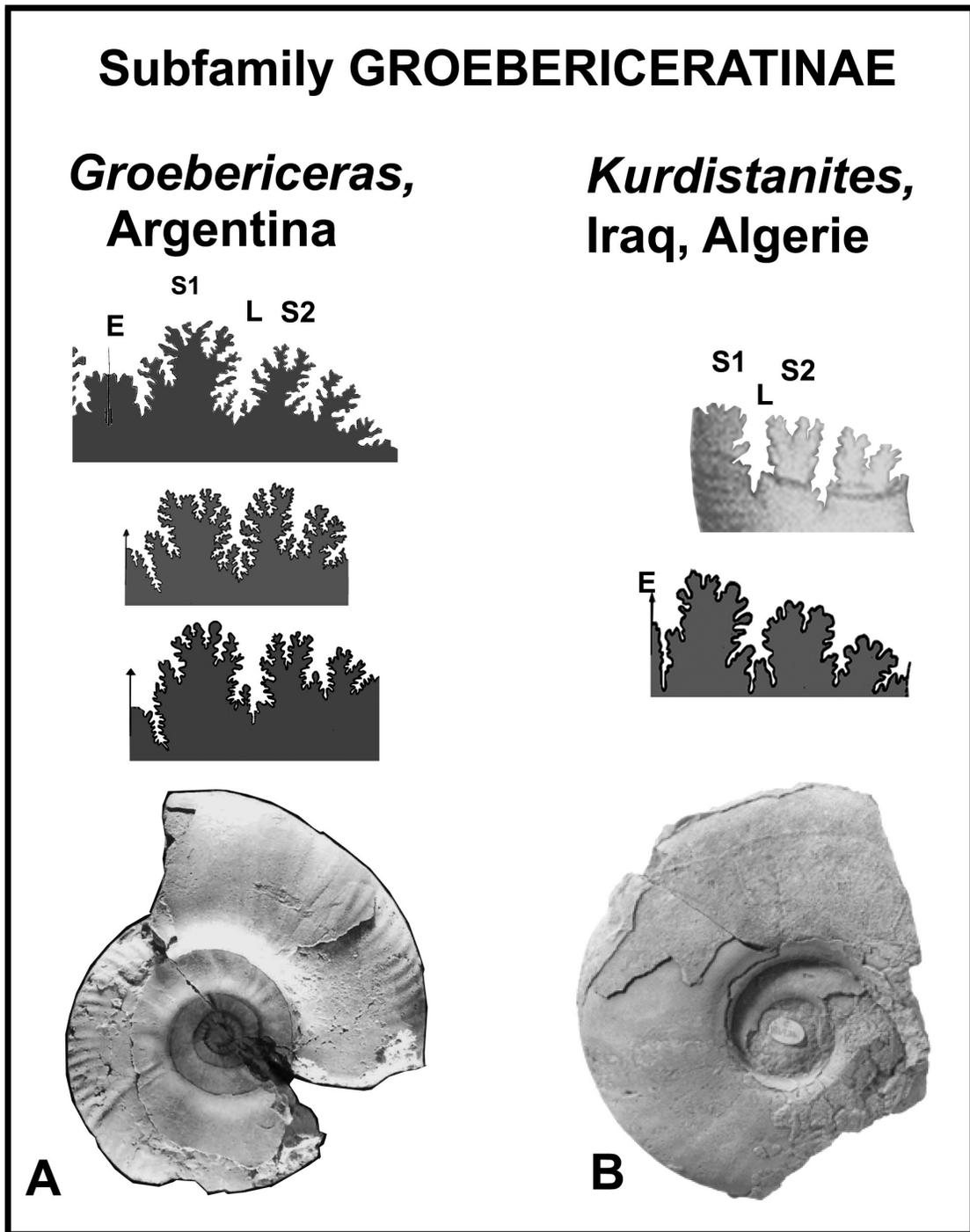


Figure 5. Comparison of genera *Groebericeras* and *Kurdistanites* n. gen., based on shells and suture line patterns (Aguirre-Urreta & Rawson, 1999; Howarth, 1992). Age: Berriasian; without scale.

latter lower than former. L trifurcated, narrow and deep with small incisions.

Discussion. *Djanelidzeites* n. subgen. is here proposed based in its S1 and S2 wide from the base; this sort of suture line differs from other representatives of Spiticeratinae, that have the same elements, where S1 is subrectangular and narrow, with deep lateral incisions and strangled

in its thin base; S2 is narrow and irregularly divided at the top. The specimen described as *Spiticeras mojsvari* (Uhlig, 1903) in Djanélidzé (1922) characterizes this new subgenus based in its suture line (Fig. 4A, B, D).

S. mojsvari shows the suture line incomplete in two specimens (Uhlig, 1903, pl. XVII, fig. 1, and Djanélidzé, 1922, pl. XIV, fig. 1). However, these fragmented structures

are massive from their bases, S1 is trifurcated at the top in a bizarre form, that differs from *Spiticeras* s. str. (Fig. 4C). The most representatives of the two specimens of *S. mojsvari* was provided by the latter author, that shows S2 complete; it is here chosen to characterize this genus (Fig. 4A, B, D).

S. correardi (Kilian in Djanélidzé, 1922, pl 160, fig. 37, pl. XVIII, 3ab) is from the same locality and probably same age than the specimen already described as *S. mojsvari*; the former shows also S1 wide and robust from the base, and divided regularly at the top. This specimen could be

assigned to *Djanelidzeites* n. subgen.

Subfamily **GROEBERICERATINAE** n. subfam.

Type genus. *Groebericeras* A. Lanza, 1945.

Included genera: *Simospiticeras* Oloriz & Tavera, 1979; *Kurdistanites* n. gen.

Age. Upper Tithonian - Lower Berriasian.

Etymology. Derived from *Groebericeras*.

Geographic distribution. Argentina, Algeria, México, France, Iraq.

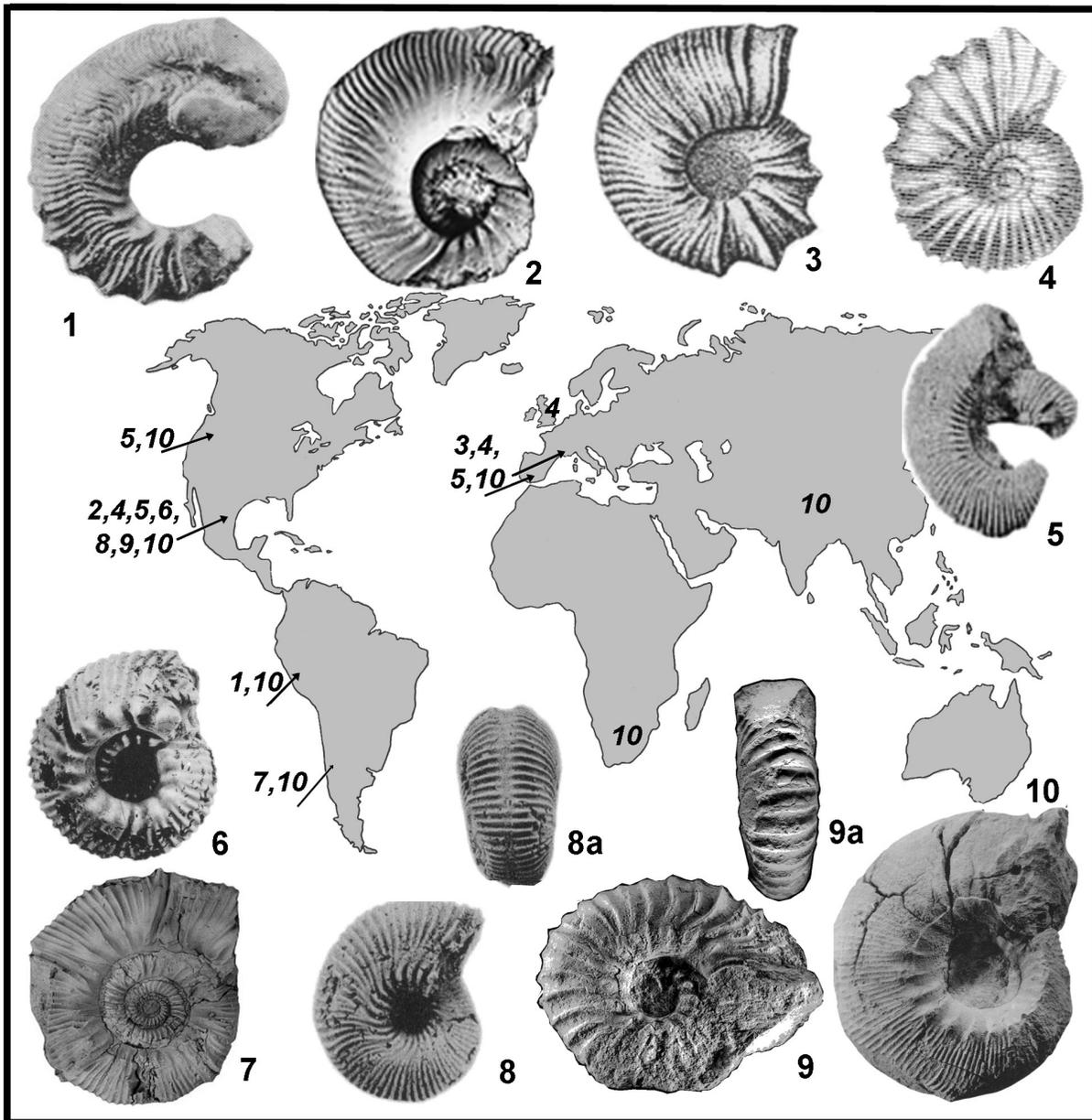


Figure 6. Biogeographic distribution of the following subfamilies: *Capeloitinae* (Capeloites, 1-3, *Parastieria*, 4), *Taraisitinae* (*Jean-noticeras*, 5; *Taraisites*, 9, 9a), *Olcostephaninae* (*Maderia*, 6; *Viluceras*, 7; *Mexicanoceras*, 8, 8a; *Olcostephanus*, 10). Age: Valanginian-Lower Hauterivian (Cantú-Chapa, 2001; 2009a; Howarth, 1992; Kemper *et al.*, 1981; Lisson, 1937; Pavlow, 1892; Thieuloy, 1969; Wilke, 1988); without scale.

Diagnosis. Shell moderately evolute to subevolute, compressed or inflated whorl section with narrow and subrounded venter. Primary ribs alternating with some secondary ribs, both weaken in midflank, even in outer flank, and projected forward in outer flanks. Inconstant and narrow constrictions. Small tubercles in different position on the flanks, which disappear in large and smooth specimens. S1 wide from the base, subquadrate, even robust and divided irregularly at the top, sporadically with a ventro-basal structure. S2 narrow, irregularly branched at the top, with narrow base and numerous ventro-lateral incisions, or massive from the base with weak lateral incisions and divided at the top. L trifurcated, narrow and shallow. E wide with a small ventral saddle.

Discussion. *Groebericeratinae* n. subfam. differs from *Spiticeratinae* by its weak ornamentation that is even smooth in larger specimens. It differs also by the shape of S1 which is subrectangular, robust, weakly divided at the top, sometime with a strong and ventro-basal structure. In contrast, S1 is rectangular, rather thin, clearly divided at the top in *Spiticeratinae*, except in *Proniceras* which has a small and ventro-lateral structure in S1 as *Groebericeras*.

Groebericeratinae n. subfam. differs also from *Spiticeratinae* in its saddle S2 which is wide from the base and larger at the top, or rectangular with a narrow base, and irregularly divided at the top, with many incisions in the ventral area (Fig. 3).

Some specimens from Iraq were studied as *Groebericeras* by Howarth (1992); two of them differ from this genus by their suture lines and ornamentation, they represent a different taxa, *Kurdistanites* n. gen. which is described below (Figs. 3, 5).

On the basis of its suture line, *Simospiticeras* Oloriz & Tavera, 1979, of the Upper Tithonian from Spain could be the oldest *Groebericeratinae* n. subfam. It has S1 and S2 wide and rectangular from the base, both are divided at the top (Fig. 3).

Groebericeras poblanense Cantú-Chapa (1967) was described from the base of the Lower Tamaulipas Formation (Berriasian) in Mazatepec, Eastern Mexico (Cantú-Chapa, 1967); its suture line is unknown, it can not be integrated into *Groebericeras* or *Kurdistanites*.

Genus **KURDISTANITES** n. gen.

Fig. 5B

Type species: *Kurdistanites rocardi* (Pomel, 1889, in Howarth, 1992, p. 626, pl 5, figs. 5, 6, text-fig. 6, E).

Other specimen: *Ammonites rocardi* Pomel (1889, p 65, pl VIII, figs. 3-6).

Etymology. Derived from Kurdistan.

Age. Berriasian.

Geographic distribution. Iraq, Algeria.

Diagnosis. Shell moderately involute to evolute in large specimens, whorl section compressed to subrounded, narrow and subrounded venter. Principal ribs in internal part of the side alternating with weak secondaries, all disappear in larger specimens; inconstante constrictions. Suture line with S1 and S2 rectangular and robust from the base, divided at the top; S1 with a latero-basal structure in its ventral side. S2 strong and wide at the top. E wide, superficial, and divided by the high ventral saddle. L irregularly trifurcated, wide and superficial.

Discussion. *Kurdistanites* n. gen. is proposed to characterize specimens with S1 and S2 rectangular, robust from the base and divided at the top, showing small and superficial incisions on the sides.

S2 has a massive aspect from the base that become wider at the top, with weakly incisions on the sides; It contrasts with the same structure of *Groebericeras*, which is narrow at the base, twisted toward the umbilical area; it is also irregularly forked at the top, and with many deep incisions in the ventral side (Fig. 5).

G. rocardi (Pomel) (in Howarth, 1992, p. 626, pl. 6, figs. 1, 4, text-fig. 6, D) is here assigned as the type species of *Kurdistanites* n. gen. rather than *Groebericeras* by its S2, which is broad and massive from the base. Specimens from Iraq show the same sort of robust structure. It should be included in *Kurdistanites* n. gen., rather in *Groebericeras* (see Howarth, 1992).

Moreover, there are several specimens which were illustrated from Kurdistan and Argentina, of which the suture line is unknown. It is not possible to assign them in one of these two genera, *Groebericeras* or *Kurdistanites* n. gen. On the contrary, when the suture line is illustrated, S2 shows some differences between specimens of South America and those of the Tethyan region. In the former this structure is twisted from the narrow base, while in the latter is robust, broad, and straight with a wide base (A. Leanza, 1945; Howarth, 1992). This sort of difference between them could be considered as biogeographic segregation at genus-group level (Fig. 5).

Family **OLCOSTEPHANIDAE** Haug, 1910 emend.

Type genus. *Olcostephanus* Neumayr, 1875.

Age. Valanginian-Lower Hauterivian.

Ocurrence. Worldwide biogeographical distribution.

Diagnosis. Shell moderately involute, subglobular or more compressed, subrounded or tabulated venter; dimorphic

or uniforme ornamentation in the last whorl. Sharp and separated primary ribs with one or two rows of tubercles in different position on the flanks. Fine secondary ribs and inconstant constrictions cross transversely or are slightly thin on the mid-ventral line. S1 and S2 long and narrow or wide and subrectangular, both irregularly trifurcated at the top. L trifurcated, superficial or deep.

Discussion. Representatives of the Family Olcostephanidae have been studied under dimorphic patterns, based on different size of the shell and presence of peristomal lappets, when are preserved. The comparison with nearby taxa has been realised without considering the suture line patterns (Cooper, 1981; Wright *et al.* 1996).

However, this structure is here considered as the most important morphologic feature in the Olcostephanidae, that allows propose consistent systematic subdivisions. S1 and S2 are trifurcated in this family and differ from the same structures of the Family Spiticeratidae which are bifurcated.

The Family Olcostephanidae is here divided into two subfamilies based on different ornamentation in the last whorl of the shell:

- Dimorphic, Subfamily Capelotinae Cantú-Chapa, 2009a.
- Uniforme in all whorls, Subfamily Olcostephaninae Haug, 1910.
- Both subfamilies have similar S1 and S2 trifurcated.

The Olcostephanidae are also divided considering the tubercle number and position on the sides and on the venter:

1) One row of periumbilical tubercles origine:

a) Bundles of thin and denses secondary ribs, Subfamily Olcostephaninae; or only two or three sharp or fine secondary ribs, Subfamily Taraisitinae Cantú-Chapa, 1966;

b) Lateral or ventrolateral tubercles, or periumbilical bullae that produce thin and together or sharp and separated primary ribs, that cross transversally the rounded venter, Subfamily Garcitinae n. subfam.

2) Two rows of tubercles, Subfamily Sayoceratinae n. subfam.

Subfamily **CAPELOITINAE** Cantú-Chapa, 2009a.

Type genus. *Capelotes* Lissón, 1937.

Included genus. *Parastieria* Spath, 1925.

Diagnosis & Discussion. See Cantú-Chapa, 2009a.

Age. Valanginian.

Geographical distribution. England, France, Mexico, Peru, Spain (Cantú-Chapa, 2001, 2009a; Howarth, 1992, Kemper *et al.*, 1981; Lisson, 1937; Pavlov, 1892; Thieuloy, 1969; Wilke, 1988) (Fig. 6.1-4).

Subfamily **OLCOSTEPHANINAE** Haug, 1910 emend.

Type genus. *Olcostephanus* Neumayr, 1875.

Included genera. *Mexianoceras* Imlay, 1938; *Maderia* Imlay, 1938; *Subasteria* Spath, 1923, *Satoites* Cantú-Chapa, 1966; *Viluceras* Aguirre-Urreta & Rawson, 1999.

Age. Valanginian-Lower Hauterivian.

Ocurrence. Worldwide biogeographical distribution

Diagnosis. Shell subevolute, subcircular whorl section, flanks and ventral region subrounded. Uniforme ornamentation in all whorls. Umbilical wall with primary ribs, ending in periumbilical tubercles; from them born bundles of thin and denses secondary ribs, divided at different part of the sides, crossing normally or interrupted at the mid part of the venter; rare constrictions. S1 long and narrow, or with large base. Trifurcated at the top.

Discussion. The subfamily Olcostephaninae differs from the subfamily Capelotinae by its uniforme ornamentation in all whorls, contrary to the latter with dimorphic ornamentation in the last whorl. Differences between the subfamilies Olcostephaninae, Garcitinae n. subfam., and Sayoceratinae n. subfam., will be mentioned in their descriptions.

The systematic position of *Olcostephanus* is controversial, it was based on presumed dimorphism which involved the arbitrary separation of specimens into microconchs and macroconchs, on the base of various subjective criteria: size of the shells and presence or not of peristomal structures or lappets. This strange proposal was questioned by several authors, there was no response from their promoters (see Cantú-Chapa, 2001, p 360).

However, some genera of the subfamily Olcostephaninae represent systematic cases, which are characterized by their particular style of the ribbing or the suture line, as follows.

- *Mexianoceras* Imlay, 1938, of the Lower Hauterivian from Mexico, with secondary fine ribs which are interrupted at the midventral line; they cross normally in *Olcostephanus*.

- *Viluceras* Aguirre-Urreta & Rawson, 1999, of the Valanginian from Argentina differs from *Olcostephanus* by its suture line with S1 very wide from the base and divided at the top. In the latter this structure is narrow and long (Figs. 3, 6.7, 10).
- *Satoites* Cantú-Chapa, 1966, was erected to characterize a possible Berriasian *Olcostephanidae* from Japan, with bidichotomic, fine and dense ribs
- This genus was rejected by Cooper (1981) based on comparisons with the Lower Hauterivian *Mexicanoceras* Imlay (1938), and according with the ribbing pattern on the ventral area: crossing normally in *Satoites* or interrupted in

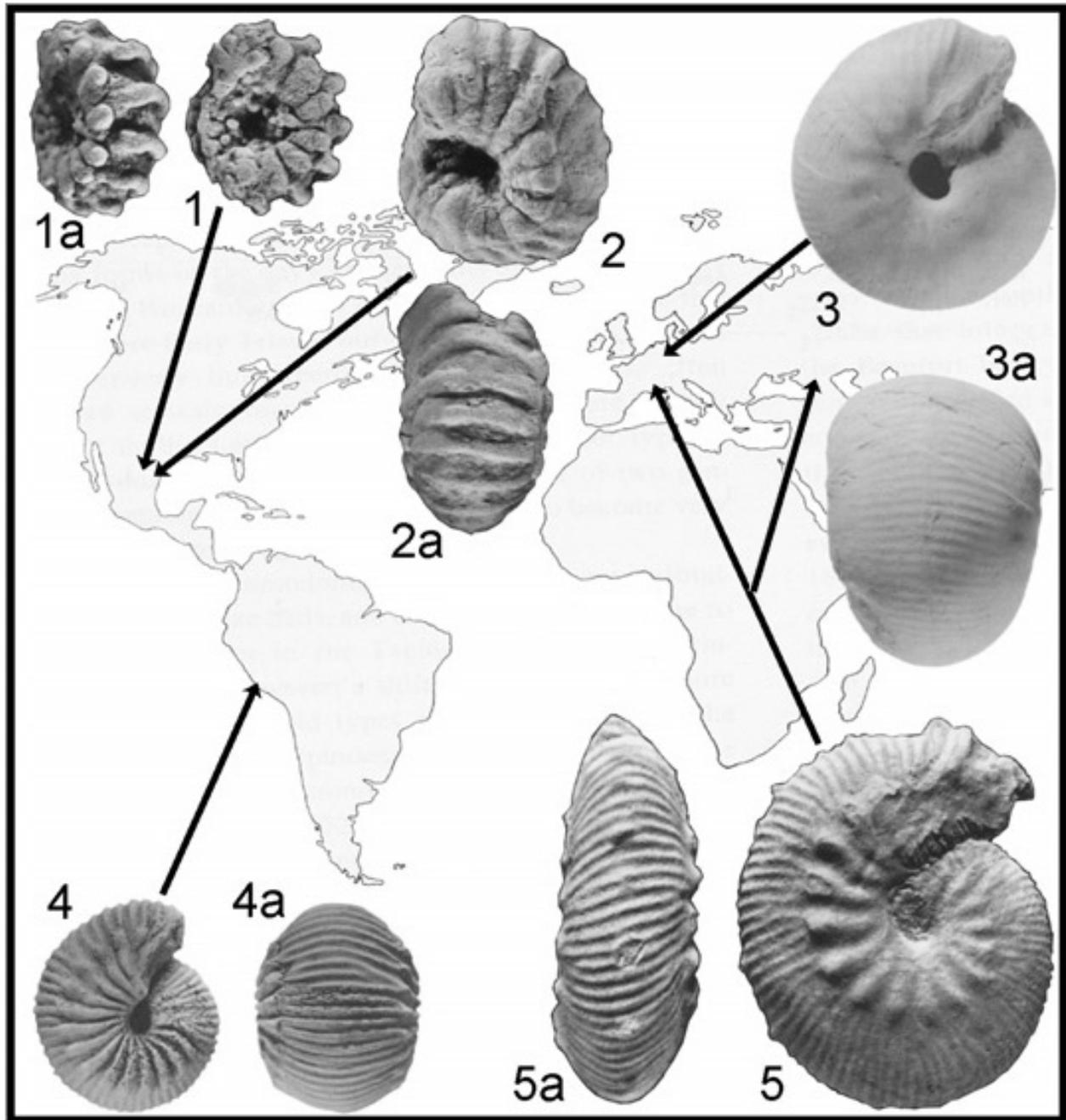


Figure 7. Biogeographic distribution of *Garcites* (1,2), *Valanginites* (3), *Peruvites* n. gen. (4), and *Dobrodgeiceras* (5). Age: Valanginian. (Aguirre-Urreta & Rawson, 1999; Howarth, 1992; integrated by Cantú-Chapa, 2001); without scale.

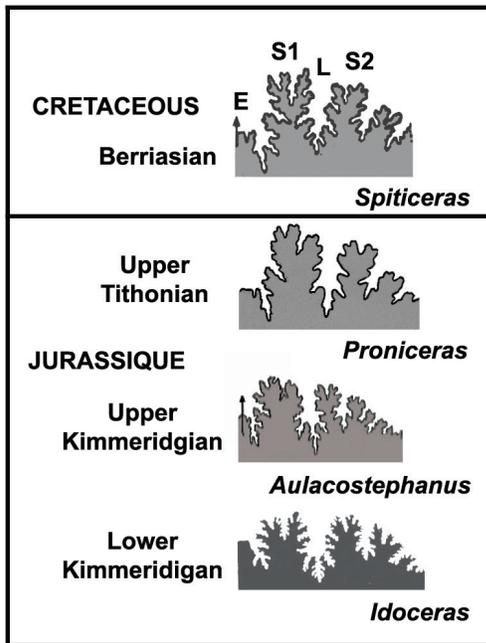


Figure 8. Phylogenetic sequence of suture lines of selected Perisphinctoidea genera, from Upper Jurassic-Lower Cretaceous showing similarity in S1 and S2 (Cantú-Chapa, 1992, and this work); without scale.

Mexicanoceras. The presence of constrictions in the former or the absence in the latter was not considered in this comparison.

- *Satoites* was considered as a junior form from *Mexicanoceras* by Cooper (1981). This strange way to propose a systematic change was taken by some workers without checking it (Bulot, 1990; Wright *et al.*, 1996). It is here considered inaccurate and misleading.

Subfamily **GARCITINAE** n. subfam.

Genus type: *Garcites* Cantú-Chapa, 2001.

Included genera: *Dobrodgeicerias* Nikolov, 1963; *Valanginites* Kilian, 1910; *Peruvites* n. gen.

Age. Valanginian.

Etymology: Derived from *Garcites*.

Geographical distribution: Argentine, Mexico, Peru, France, Germany, Bulgaria, Swiserland, Crimea region (Riccardi & Westermann, 1970; Cantú-Chapa, 2001; Nikolov, 1965; Thieuloy & Gazay, 1967; Kemper *et al.*, 1981). (Fig. 7).

Diagnosis. Shell small, involute, sphaerocone, compressed to coronate whorl section; deep umbilicus; fine or strong, rectiradiate, slightly sigmoidal, or cuneiform primary ribs, ending in midlateral, outer lateral or ventrolateral tubercles. Simple or bundles of two to four ribs arising from them, crossing transversally the broad and subrounded venter; inconstant ventral

tubercles. Suture line unknown in the genus type, but in *Peruvites* n. gen. with S1 and S2 rectangular, wide base, irregularly trifurcated at the top; L shallow, narrower than saddles.

Discussion. The proposed *Garcitinae* n. subfam. differs from the subfamily *Olcostephanidae* by its primary ribs that end in midlateral or ventro-lateral tubercles, which produce simple or sharp secondary ribs in two or four number. By contrary, the *Olcostephanidae* are ornamented with periumbilical primary ribs that terminate in tubercles in the internal part of the sides; from the tubercles radiate bundles of secondary ribs.

Garcitinae n. subfam differs from the subfamily *Capeloitinae* by its uniforme ornamentation in the last whorl, contrary to the latter with dimorphic ribbing in the same part of the shell (Cantú-Chapa, 2009a). Therefore, *Garcitinae* n. subfam. differs also from the subfamilies *Olcostephaninae* and *Capeloitinae* by its massive and subrectangular S1 and S2; these structures are fine in representatives of two latter subfamilies.

Species included in *Dobrodgeicerias* are separated by the tubercle position on the flanks: midlateral in the European specimens or outer on the flanks in the Peruvian forms. The former has sporadic tubercles on some midventral ribs, by contrary these structures are absent in this part of the shell, in specimens from Peru (Riccardi & Westermann, 1970).

Therefore, these morphologic features in the *Dobrodgeicerias* species are different, the Peruvian specimens have a broader venter than the European ones. These distinctive features allow to separate them and propose *Peruvites* n. gen. which will be described below. Some morphological patterns from *Dobrodgeicerias*, *Garcites* and *Valanginites* were previously analysed by Cantú-Chapa (2001) (Fig. 7).

Genus **PERUVITES** n. gen.

Figs. 3, 7.4, 4a

Type species. *Sphaeroceras* Broggianus of Lisson, 1937, p. 153, pl. 1, figs. 1, 2 [= *Dobrodgeicerias broggianum* (Lisson) in Riccardi & Westermann, 1970, p. 888-889, pl. 127, figs. 1a-d, text-fig. 1)].

Age. Valanginian.

Etymology. Derived from Peru.

Geographical distribution. Peru.

Diagnosis. Shell small, sphaerocone and involute, wide whorl section; fine primary ribs at the periumbilical area, slightly sigmoidal and strongly cuneiforme on mid flank

in flabelliforme attitude, ending in outer lateral tubercles, branching two or three sharp secondary ribs, crossing the venter transversely in divergent pattern without weakening, and joined them irregularly with the corresponding tubercle. Suture line with S1 and S2 rectangular, with wide base, irregularly trifurcated at the top (Fig. 3).

Discussion. *Peruvites* n. gen. is proposed to characterize small, involute and sphaerocone shell, with sigmoidal and cuneiforme primary ribs that end in outer lateral tubercles; from them origine two or three secondary ribs that cross transversally the subrounded venter, where are joined irregularly in the corresponding outer lateral tubercles, even in zigzag attitude.

Peruvites n. gen. differs from the European *Dobrodegeiceras* Nikolov (1963) by the absence of siphonal tubercles on the ribs and by the outer side position of the tubercles, contrary to the latter that has ventral and mid lateral tubercles (Fig. 7.4, 4a).

Peruvites n. gen. has major features differences with *Garcites* Cantú-Chapa (2001) from Mexico; the former with fine primary ribs ending in outer side tubercles that origine two or three fine and close together secondary ribs, the latter with wide, close together primary ribs that end in ventrolateral tubercles; they produce a simple, wide and separated rib (Fig. 7, 1, 1a, 2, 2a; 4, 4a).

Subfamily **TARASITINAE** Cantú-Chapa, 1966 emend.

Type genus. *Taraisites* Cantú-Chapa, 1966, by original designation.

Other genus. *Jeannoticeras* Thieuloy, 1965.

Age. Valanginian-Lower Hauterivian.

Geographic distribution. Mexico, France, Tanzania, USA.

Diagnosis. Coiling shell subevolute, scaphitoide, sides subrounded, venter narrow and subrounded. Primary ribs in the periumbilical area origine tubercles or bullae producing two or three secondary, sharp or fine ribs, separated by spaces as wide as them; all cross the venter. Suture line unknown.

Discussion. The Subfamily Tarasitinae was proposed by Cantú Chapa (1966), to characterize Olcostephaninae specimens with scaphitoide coiling shell and with two or three secondaries ribs borning from periumbilical tubercles, against a dense ribbing in the latter.

The Subfamily Tarasitinae and its type genus *Taraisites* were rejected by Riccardi *et al.* (1971) based on suppose sexual dimorphism, which could be represented by different sizes of the shells, preservation of lappets or peristomal structures and hypothetical concepts about ontogenetic development, or supposed morphological variation.

To these authors, *Taraisites* and *Olcostephanus* could represent the microconch and macroconch, respectively. This proposal was taken by Cooper (1981), Bulot (1990), and Wright *et al.* (1996); these bizarre arguments were already analyzed by Cantú-Chapa (2001, p 360).

Bulot (1990) rejected *Taraisites* by its bifurcated or trifurcated ribbing that born from an periumbilical tubercle, but accepts *Jeannoticeras* which has two or three fine ribs that born from an umbilical bullae. This sort of contradictory arguments are insubstantial and incoherent.

The mythical concept of sexual dimorphism in ammonites was questioned by several authors, none of these arguments contrary to this strange theory has been refused (see Cantú-Chapa, 2001, p 360). *Taraisites* was accepted by Klein (2005) as a different genus from *Olcostephanus*.

Subfamily **SAYNOCERATINAE** n. subfam.

Type genus: *Saynoceras* Munier & Chalmas, 1894.

Included genera: *Ceratotuberculus* Imlay, 1938; *Baronnites* Bulot, Company & Thieuloy, 1990.

Age. Valanginian-Lower Hauterivian.

Geographic distribution. France, Spain, Germany, Mexico (see Wright *et al.*, 1996).

Diagnosis. Dwarf, involute, inflated to trapezoidal whorl section, ventral band smooth. Lateral and ventrolateral sharp tubercles. Ribbing sharp, sometime looped. Suture line with S1 and S2 robust, large from the base, or narrow, long and rectangulaire, parallel or divergente, and trifurcated at the top. E and L same high. L narrow.

Discussion. The Subfamily Saynoceratinae here proposed is classified in the Olcostephanidae by its S1 and S2 which are trifurcate; it is distinguished from other subfamilies already described by its double row of lateral and ventrolateral tubercles, by its trapezoidal section with tabulated venter, and by its ribbing sharp and even looped pattern.

Saynoceratinae n. subfam. differs from the subfamily Olcostephaninae by its suture line with S1 and S2 massive or narrow with weak incisions, except in *Baronnites* and *Saynoceras americanus* Imlay, 1938, which structures are narrow, long and parallel or divergente, respectively.

Incorporating these elements, the definition of the Subfamily Saynoceratinae become complete. Both taxa differ from *Saynoceras* and *Ceratotuberculus* by the same elements stablishing a clear separation. Otherwise, S1 is long and narrow with strong and lateral incisions in Olcostephanidae.

The subfamily Saynoceratinae n. subfam. differs from the subfamily Capelotinae by its uniforme ornamentation

in the last whorl and by their two rows of tubercles. Saynoceratinae differs from Garcitinae n. subfam. and Taraisitinae by the mentioned ornamentation, consisting in the presence of two rows of tubercles.

Conclusions

New data are here added to the systematic paleontology of the families Spiticeratidae and Olcostephanidae based on the two principal elements from the suture line, S1 and S2, which are bifurcate or trifurcate, respectively. In the same order, they are from different ages: Upper Tithonian-Berriasian, and Valanginian-Lower Hauterivian.

The Spiticeratidae are here related with the Lower Kimmeridgian Idoceratidae by having similar evolute or subevolute shell, ribs inclined forward on the ventral region, and by its suture line with S1 and S2 bifurcate. However, S2 is higher than S1 in *Idoceras* (Cantú-Chapa, 1992) (Fig. 8).

By contrary, the phylogenetic relationship from Olcostephanidae with S1 and S2 trifurcate and with one or two rows of tubercles is not easy to establish with other taxa. This family is here subdivided in the five subfamilies, Olcostephaninae, Capeloitinae, Garcitinae n. subfam., Taraisitinae and Saynoceratinae n. subfam., according to different coiling shell, ornamentation and position lateral or ventral of the tubercles.

The subfamily Saynoceratinae with double row of tubercles is also olcostephanidae by its similar suture line. This proliferation of forms occurs in the Valanginian-Lower Hauterivian.

This work shows tools to establish the systematic classification of the ammonites here studied. In contrast, concepts disqualified without providing evidences were used in some studies about this subject, as the following:

Taraisites and *Satoites* represent synonymous subjectives; or they correspond to a morphological convergence without phylogenetic relationships (!); both cases are here considered inaccurate and misleading (see Riccardi *et al.*, 1971; Cooper, 1981; and Bulot, 1990).

Acknowledgement

The author would like to thank D. Bert and J. Klein for critical review of this manuscript, and for his important bibliographical assistance.

My special thanks to M.A. Rogov for helping with the bibliographic research.

I thank also Sergio Cevallos and Blanca Buitrón for her aid.

Bibliographic References

- Aguirre-Urreta, M.B. & Álvarez, P.P. 1999. The Berriasian genus *Groebericeras* in Argentina and the problema of its age. *Scripta Geologica. Special Issue 3*, p. 15-29.
- Aguirre-Urreta, M.B. & P.F. Rawson, 1999. Lower Cretaceous ammonites from the Neuquén Basin, Argentina: *Viluceras*, a new Valanginian subgenus of *Olcostephanus* Cretaceous Research 20, p. 343-357.
- Bulot, L.G. 1990. Evolution des Olcostephaninae (Ammonitina, Cephalopoda) dans le contexte paleo-biogeographique du Crétacé Inférieur (Valanginien-Hauterivien) du Sud-Est de la France. *Diplome Supérieur de Etude et de Recherche, Université de Bourgogne (Dijon)*, 1178 pp., 17 pls. (unpublished manuscript).
- Bulot, L.G., Company, M. & Thieuloy, J-P. 1990. Origine, évolution et systématiques du genre *Saynoceras*. *Géobios* 23, p. 399-413.
- Burckhardt, C. 1912. Faune Jurassiques et Crétaciques de San Pedro del Gallo, Durango. *Instituto Geológico de México*, 29, p. 1-260, pl. 1-46.
- Burckhardt, C. 1919-21. Faunas jurásicas de las sierras de Simón y Ramírez. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 33, p. 1-75, pl. 1-21.
- Cantú-Chapa, A. 1966. Se propone una nueva subdivisión de la Familia Olcostephandae (Ammonoidea) del Cretácico Inferior (TARASITINAE subfam. nov. y TARASITES gen. nov.). *Ingeniería Petrolera* 6 (12), p. 15-17.
- Cantú-Chapa, A. 1967. El límite Jurásico-Cretácico en Mazatepec, Puebla (México). *Instituto Mexicano del Petróleo, Sección Geología, Monografía 1*, p. 3-24, 7 pls.
- Cantú-Chapa, A. 1992. Importancia de la segunda silla lateral en la caracterización de la amonita Perisphinctidae *Idoceras* del Kimeridgiano Inferior. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 5 (1), p.15-35.
- Cantú-Chapa, A. 2001. The Tarais Formation (Berriasian-Valanginian) in northeastern Mexico: Subsurface and outcrop studies, *In* C. Bartolini, R. Buffler, & A. Cantú-Chapa, eds., *The western Gulf of Mexico Basin: Tectonics, sedimentary basins, and petroleum Systems. AAPG Memoir 75*, p. 353-370.
- Cantú-Chapa, A. 2009a. Ammonites of the Cretaceous Tarais and Lower Tamaulipas formations in Eastern Mexico. *In* C. Bartolini & J. R. Román Ramos eds. *Petroleum systems in the southern Gulf of Mexico. AAPG Memoir 90*, p. 191-216.
- Cantú-Chapa A. 2009b. Validation of the stratigraphic method to build Tithonian (Jurassic) subsurface structural maps, Campeche Shelf, Southern Gulf of Mexico. *In*: C. Bartolini & J. R. Román Ramos, eds., *Petroleum systems in the southern Gulf of Mexico. AAPG Memoir 90*, p. 279-284.

- Collignon, M. 1960. Atlas des fossiles caracteristiques de Madagascar (Ammonites). Fascicule 6 (Tithonique). Service Géologique Tananarive, 175 pl.
- Company, M. & Tavera, J.M. 1982. Los ammonites del tránsito Berriasense-Valanginiense en la región de Cehegin (Provincia de Murcia, S. E. de España). In II Coloquio de Estratigrafía y Paleogeografía del Cretácico de España (Albacete, Septiembre 1982). Cuadernos Geológicos Ibérica 8, p. 651-664.
- Cooper, M.R. 1981. Revision of the late Valanginian cephalopos from the Sundays River Formation of South Africa, with special reference to the genus *Olcostephanus*. Annals of the South African Museum, 83(7), p. 147-366, 205 figs.
- Djanélidzé, A. 1922. Les Spiticeras du sud-est de la France. Mémoire pour Servir à l'explication de la Carte géologique détaillée de la France 6, 255 pp., 22 pl.
- Donovan, D.T., J.H. Callomon, & M.K. Howarth, 1980. Classification of the Jurassic Ammonitina. In M. R. House & J. R. Senior, eds., The Ammonoidea: Systematics Association Special: London, Academic Press, 18, p. 101-155.
- Enay, R. 2009. Les faunes d'ammonites de l'Oxfordien au Tithonien et la biostratigraphie des Spiti-Shales (Callovien supérieur-Tithonien) de Thakkhola, Nepal Central. Documents des Laboratoires de Géologie Lyon, 166, 351 pp., 33 fig., 150 tableau, 52 pl.
- Faraoni, P., Flore, D., Marini A., Pallini, G. & Pezzoni N. 1997. Valanginian and early Hauterivian ammonite successions in the Mt Catria group (Central Apennines) and in the Lessine Mts (Southern Alps), Italy. Palaeopelagos, 7, p. 59-100.
- Haug, E. 1910. Traité de Géologie. III. Système Jurassique et Crétacé. Masson, Paris, p. 1153-1171.
- Howarth, M.K. 1992. Tithonian and Berriasian ammonites from the Chia Gara Formation in Northern Iraq. Palaeontology, 35(3) p. 597-655, 12 pls.
- Hyatt, A. 1889. Genesis of the Arietitidae. Smithsonian contributions to knowledge. Washington, D.C., 67(11), pp. 1-238.
- Imlay, R.W. 1938. Ammonites of the Taraises Formation of northern Mexico: Geological Society of America Bulletin, 49, p. 539-602.
- Kemper, E., P.F. Rawson, & J.-P. Thieuloy. 1981. Ammonites of Tethyan ancestry in the early Lower Cretaceous of north-west Europe. Palaeontology, 24, p. 251-311.
- Kilian, C.C.C.W. 1910. Erste Abteilung: Unterkreide (Palaeocretacium). Lieferung 2: Das bathyale Palaeocretacium im südöstlichen Frankreich, p 169-288. In Friz Frech, Lethaea Geognostica, II. Das Mesozoicum, Band 3 (Kreide). Schweizerbart, Stuttgart.
- Klein, J., 2005. Lower Cretaceous ammonites I, Perisphinctaceae I. In W. Rieggraf, ed., Fossilium Catalogus, I Animalia, Pars 139: Leiden, Backhuys Publishers, pp. 1-484.
- Kvantaliani, I., M. Topchishvili, M., Lominadze, T. & Shari-kadze, M. 1999. Upon the Systematics of the Mesozoic Ammonitida. Bulletin of the Georgian Academy of Sciences, 1, pp.160.
- Leanza, A.F. 1945. Ammonites del Jurásico superior y del Cretaceo inferior de la Sierra Azul, en la parte meridional de la provincia de Mendoza. Anales del Museo de la Plata (NS Pal.), 1, p. 1-99, 23 pls.
- Lissón, C.I., 1937. Dos Amonites del Perú: Boletín de Minas, Lima, Talleres Gráficos San Miguel, p. 3-9.
- Munier-Chalmas, E.C.P.A. & de Lapparent, A. A. 1894. Note sur la nomenclature des terrains sédimentaires. Bulletin de la Société Géologique de France (serie 3) 21(1893), p. 438-488.
- Neumayr, M. 1875. Die Ammonitinen der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. Zeitschr. deutsche. Geol. Gesell., 27, p. 894-892.
- Nikolov, T.G., 1963. New name for a Valanginian ammonite genus. Geological Magazine, 100, p. 94.
- Nikolov, T.G. 1965. A new Valanginian ammonites (*Dobrodgeiceras benavidesi* sp. nov.) from Peru. Doklady Bolgaroskoi Akademii Nauk 18 (12): 1153-1155, fig.1.
- Oloriz, F. & Tavera, J.M. 1979. *Simospiticeras* (Ammonoidea) gen. nov. avance sobre nuevas morfologías pertenecientes a la base del Tithónico superior en las Cordilleras Béticas (zona Subbética). Cuadernos de Geología, 8-9, p 181-189, 1 pl.
- Pavlow, A.P. 1892. Ammonites de Speeton et leurs rapports avec les ammonites des autres pays. In A. P. Pavlow & G. W. Lamplugh, Argiles de Speeton et leurs équivalents: Bulletin de la Société Imperiale des Naturalistes de Moscou 8 (N.S.), v. 5, no. 4, p. 455-570.
- Pomel, A. 1889. Les céphalopods néocomiens de Lamoricière. Materieux por la Carte Géologique de l'Argelie, (série 1.: Paléontologie Monographique loc.) 2, 3-96.
- Riccardi, A. C., & G. E. G. Westermann, 1970. The Valanginian *Dobrodgeiceras* Nikolov (Ammonitina) from Peru. Journal of Paleontology, v. 44, no. 5, p. 888-892.
- Riccardi, A., G. E. G. Westermann, & R. Levy, 1971. The Lower Cretaceous Ammonitina *Olcostephanus*, *Leopoldia* and *Favrella* from west-central Argentina. Palaeontographica, v. 136A, p. 83-121.
- Roman, F. 1938. Les ammonites Jurassique et Crétacés. Masson et Cie, Paris, 554 pp., 53 pls.
- Sato, T. 1958. Présence du Berriasien dans la stratigraphie du plateau de Kitakami (Japon septentrional). Bulletin de la Société Géologique de France, 6ème Série, t 8 (6), p 585-599, pl XXVIII.

-
- Shome, S. & S. Bardhan. 2009. The genus *Umiaites* Spath, 1931 (Ammonoidea) from the Tithonian (Late Jurassic) of Kutch, Western India. *Palaeontologia Electronica*. Article Number 12:1-2A.
- Spath, L.F. 1923. On Ammonites from New Zealand. Appendix by Trechmann. *The Jurassic Rocks of New Zealand*. Geol. Soc. London, Quart. Jour. 79, pp. 246-312.
- Spath, L.F. 1924. On the ammonites of the Speeton Clay and the subdivisions of the Neocomian: *Geological Magazine*, v. 61, p. 73-89.
- Spath, L.F. 1925. The collection of fossils and rocks from Somaliland made by Messrs Wyllie and Smellie. Part 7. Ammonites and Aptychi. *Monographs of the Geology Department of the Hunterian Museum of Glasgow University*, 1, p. 111-164, pls. 15-16.
- Spath, L.F. 1931. Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kacch (Cutch) L parts. 4-5. *Memoirs of the Geological Survey of India*. *Paleontologia Indica*, n. s. 9, p 279-658, pl 48-124.
- Steinmann G. 1890. Cephalopoda, p. 344-475. *In* G. Steinmann and L. Döderlein (eds.), *Elemente der Paläontologie*, W. Engelmann, Leipzig.
- Thieuloy, J.-P., & M. Gazay. 1967. Le genre *Dobrodgeiceras* Nikolov en Haute Provence: *Travaux du laboratoire de Géologie, Faculté des Sciences, Lyon, Nouvelle Série* 14, p. 69-78.
- Thieuloy, J.-P., 1969. Sur la présence du genre *Capeloites* Lissón (Ammonoidea) dans le Néocomien des Basses-Alpes et la signification des espèces migratrices transatlantiques. *Compte Rendus Sommaire des Séances de la Société géologique de France*, v. 1969, p. 256-258.
- Uhlig, V. 1903. Himalayan fossils. The fauna of the Spiti Shales. *Memoire geological Survey India*. *Palaeontological Indica*, 15/4, 511 p.
- Wright, C. W., J. H. Calloman, & M. K. Howarth. 1996. Cretaceous Ammonoidea, *in* R. L. Kaesler, ed., *Treatise on invertebrate paleontology, Part L, Mollusca 4: The Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence*, 362 pp.
- Wilke, H.-G., 1988. Stratigraphie und Sedimentologie der Kreide im Nordwesten der Provinz Alicante (SE Spanien). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe*, v. A95, 72 p.
- Zittel, K.A. 1884 (1887). *Traité de Paléontologie*, t. 2. Paléozoologie, part. 1. Mollusques, Edition française, Paris, 465-469.
-

PALEOAMBIENTE DE UN AFLORAMIENTO DEL SINEMURIANO SUPERIOR EN LA FORMACIÓN HUAYACOCOTLA CON BASE EN ATRIBUTOS TAFONÓMICOS

Carlos Esquivel-Macías¹, Kinardo Flores-Castro², Víctor Bravo-Cuevas¹
y Rita Gabriela León-Olvera³

Resumen

Hasta el momento la Formación Huayacocotla carece de estudios paleoambientales. El presente estudio se realiza para el Sinemuriano con base en una asociación de amonites, bivalvos y equinodermos en un afloramiento de la localidad de Pahuatlán, Puebla. Los amonites al provenir de la columna de agua y los bivalvos y equinodermos al ser de hábitos bentónicos con diferentes grados de transporte definen dos tafofacies. La primera con restos de amonites completos y aislados, y con bivalvos frecuentemente articulados, similares a los de la descripción original de la localidad tipo de la Formación Huayacocotla. Dicho arreglo sedimentario subyace y superyace transicionalmente a una segunda tafofacies.

La segunda tafofacies tiene tres variantes laterales, incluyendo desde numerosos bivalvos de talla uniforme y orientación preferencial flanqueando a una mezcla de amonites y bivalvos completos no articulados pero acumulados y fragmentos de orden milimétrico no reconocibles taxonómicamente, funcionando parcialmente como matriz de las conchas completas acumuladas.

La morfología funcional del material fósil es consistente con la plataforma nerítica proximal (*Gervillella sp.*, *P. rothpletzi*) y medial (*Gleviceras chofatti*, *Paltechioceras harbledownense*, *P. rothpletzi*, *Weyla sp.*) así como otros del borde de plataforma nerítica (*Phylloceras sp.*).

Por otra parte el análisis de nueve atributos tafonómicos (Preservación, Perforación, Incrustación, Desarticulación, Deformación, Orientación, Posición, Fragmentación, Tamaño de los restos) evidencia redeposición postmortem de algunos amonites, bivalvos y crinoides y el arrastre moderado in vivo de bivalvos. La tendencia de los datos tafonómicos representada mediante tafogramas concuerda con un ambiente de alta tasa de sedimentación y flujo lateral de bajo volumen. Tal evidencia junto a la petrología sedimentaria sugiere que dicha tafofacies fue originada por un temporal, tal vez una creciente fluvial, mientras la presencia menor de filocerátidos sugiere la cercanía de una cuenca abierta. La indicación sobre el aporte de agua continental a una plataforma nerítica se refuerza con la presencia de restos vegetales y compuestos de plantas superiores como; pristano/fitano y alcanos (n-27), recientemente reportados sobre la Formación Huayacocotla en estudios simultáneos al presente.

Palabras clave: Liásico, Sinemuriano, Huayacocotla, Amonites, Bivalvos, Equinodermos, Paleoambiente.

Abstract

The paleoenvironmental studies of the Huayacocotla Formation of Sinemurian age (early Jurassic) are scarce, thus it is presented a paleoenvironmental interpretation based on an invertebrate fossil assemblage recovered from strata belonging to that body rock, that outcrop in the state of Puebla, central Mexico. The invertebrate record is represented by ammonoids that are inhabitants of the water-column, as well as by benthic bivalves and benthic equinoderms of silt-sandy sediments. In the present report are defined two different taphofacies. The taphofacies 1 is characterized by complete but isolated ammonoids and articulated bivalves; this fossil arrangement is comparable to that observed in the type locality of the Huayacocotla Formation. The taphofacies 2 shows three lateral variants, including bivalves of similar size that are preferentially oriented;

a mixture of disarticulated ammonoids and bivalves that are complete; and unidentifiable bioclasts of millimetric size. The functional morphology of the fossil material are indicative of proximal neritic platform (*Gervillella sp.*, *Paltechioceras rothpletzi*), medial neritic platform (*Gleviceras chofatti*, *P. harbledownense*, *P. rothpletzi*, *Weyla sp.*), and distal neritic platform (*Phylloceras sp.*).

1. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, C.P. 42184 México. Email: esquivel@uaeh.edu.mx

2. Centro de Investigaciones en Materiales y Ciencias de la Tierra. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, C.P. 42184 México. Email: floresk@uaeh.reduaeh.mx

3. Bosque de los Robles 218, Bosques del Peñón, Pachuca, Hidalgo, México, C.P. 42001 México. Email: galeon10@hotmail.com

On the other hand, the analysis of nine taphonomic variables (preservation, perforation, incrustation,

disarticulation, deformation, orientation, position, fragmentation, and size of the bioclasts) schematized in ternary taphograms, suggests postmortem redeposition of some ammonoids, bivalves and crinoids; and moderate dragging of the bivalves. The taphonomic data are consistent with an environment characterized by a high sedimentation ratio and lateral flux of low volumen; this contention with the sedimentary petrology suggest that, in particular, the Taphofacies 2 probably resulted by a fluvial crecient, whereas the presence of phylloceratids suggests proximity to the open sea. The influx of near-shore water to the neritic platform is corroborated by the presence of plant remains and its chemical compounds, including pristane, phytane, and alkanes (n-27); these elements were reported in previous geochemical studies performed simultaneously in the study area.

Key Words: Liassic, Sinemurian, Huayacocotla, Ammonites, Bivalves, Echinoderms, Paleoenvironment

Introducción

La Formación Huayacocotla, en el centro-oriente de México, descrita por Imlay *et al.* (1948) fue estudiada paleontológicamente por Erben, (1956b) y litoestratigráficamente por Schmidt-Effing (1980) y Schlatter y Schmidt-Effing (1984) (Figura 1). Dada su afinidad y semejanza con la fauna sinemuriana europea la formación Huayacocotla también ha sido estudiada bioestratigráficamente por Meister *et al.* (2002) y Blau *et al.* (2001, 2003, 2009). Aunque en la región Pahuatlán / Tenango (Figura 1) en los límites de los estados de Puebla e Hidalgo se localizan afloramientos fosilíferos del Sinemuriano que además han sido estudiados paleoambientalmente por Esquivel-Macías *et al.* (2005) y Arenas-Islas *et al.* (2009). También se tienen estudios previos sobre la Formación Huayacocotla que se hicieron en el valle adyacente de Tenango de Doria, Estado de Hidalgo, estableciendo correlación con el Liásico Europeo, entre ellos el de Blau *et al.* (2001) quien además discute también el aspecto de la conexión marina entre “Proto-Atlántico” y Pacífico durante el Liásico, discusión que también basan en bivalvos Aberhan y Muster (1997), Damborenea y Manceñido (1979; 1988), Damborenea y González-León (1997), Damborenea (2000; 2002).

Al respecto Arkell (1956) consideró el alto nivel de endemismo de esta unidad sinemuriana mexicana para afirmar que el Sinemuriano europeo se encontraba muy cerca, mientras que la relación entre cuerpos rocosos jurásicos del Sinemuriano es también clara al revisar la paleogeografía de Westermann (2004).

En consecuencia con las investigaciones previas aún se requiere abordar los estudios paleoambientales del Sinemuriano mexicano, ello conducirá a suplementar los conocimientos sobre el origen paleocuenca. Además ello redundará en el mejor entendimiento del extremo occidental del Reino Tetisiano (sensu Westerman, 2000a; 2000b) durante el Jurásico Inferior, que corresponde a México.

El interés para abordar este afloramiento de manera paleoambiental surge al apreciar el particular arreglo tafonómico de sus restos (sensu Speyer y Brett, 1986; Óloriz *et al.*, 2006) el cual no está descrito aún para la formación Huayacocotla, lo que equivale a decir que representa una variante del paleoambiente sedimentario de la paleocuenca. Dicha observación se sustenta en particular en las capas fosilífera de la tafofacies 1 (Figura 2) la cual recuerda la unidad “d” con conchas de Burkhardt (1930) estudiada por Erben (1956b) que consta de areniscas de grano fino a medio, de color gris-café a verdosas, pero sin

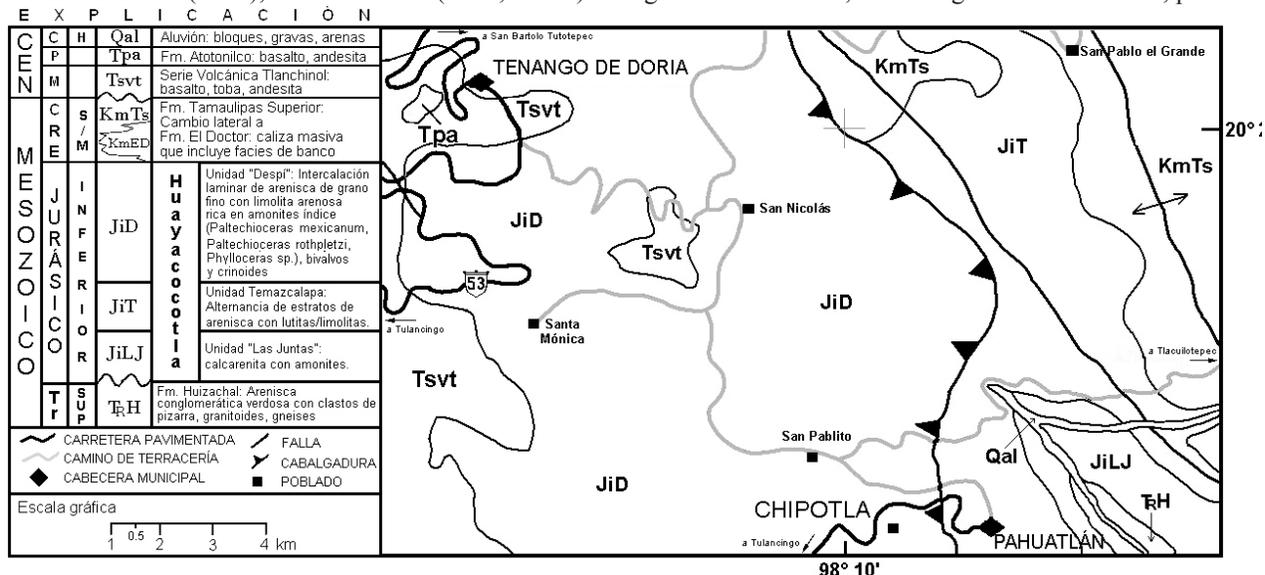


Figura 1. Mapa de la región, donde está señalada la localidad de estudio, los principales rasgos geológicos y las vías de acceso

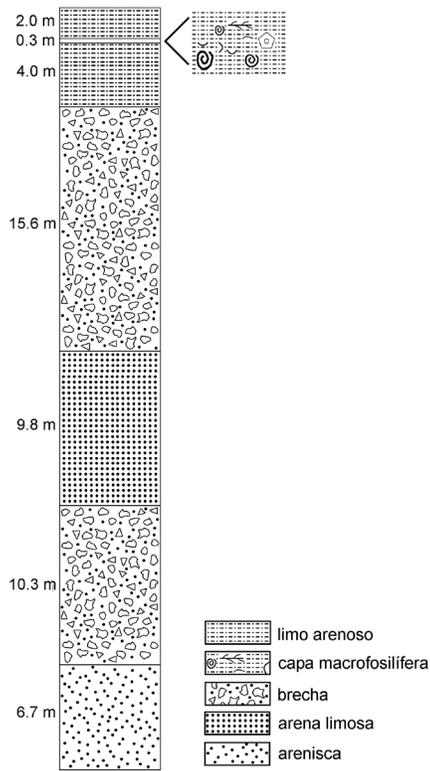


Figura 2. Columna geológica del afloramiento Chipotla.

la estratificación que describen los últimos autores, aunque coincide con la presencia de los moldes externos de los fósiles. Así mismo Erben (1956b) describe dicha facies como limolita gris-café que podría corresponder con la capa uno y tres del presente estudio (Figura 2). Sin embargo al comparar, varían la densidad de fósiles y la abundancia de bivalvos, particularmente de la capa seis con respecto a las capas supra e infrayacentes (Figura 2), lo que evidencia distintos arreglos tafonómicos (Figura 3) y composición faunística diferente a la de Erben (1956b), además de la presencia de restos vegetales y palinomorfos (figura 4).

Por lo tanto el objetivo del presente es aportar información del paleoambiente con base en una asociación multiespecífica de amonites y bivalvos en un afloramiento de la Formación Huayacocotla. Ello permitirá sugerir algunas cualidades del ambiente sedimentario con base en los atributos tafonómicos de los moluscos, apoyado en la morfología funcional de los taxa representados y en la petrología sedimentaria.

El Afloramiento

La litoestratigrafía del paquete clástico estudiado es comparable a la pizarra Potrero (Böse, 1898), equivalente a la unidad “d” con conchas de Burkhrdat (1930), que fue adoptada por Erben (1956b) en la sección tipo de la

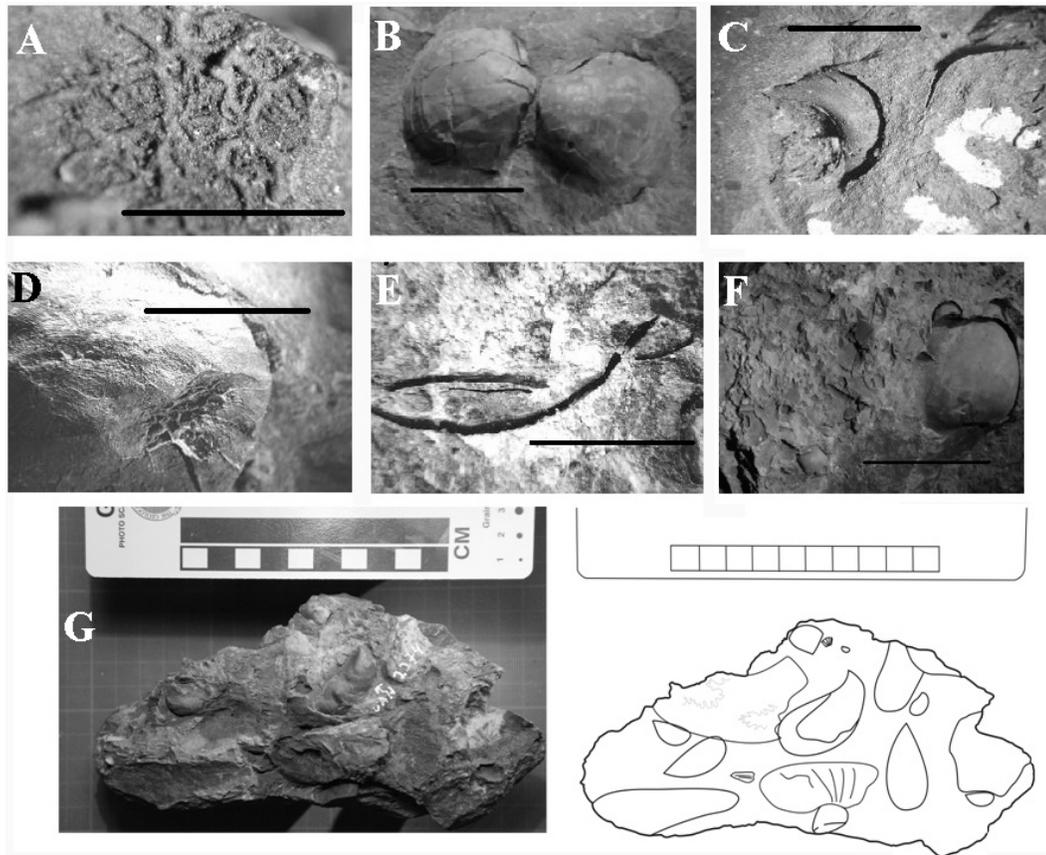


Figura 3. Aspecto de algunas de los atributos tafonómicos cuando se observan sobre los restos fósiles.

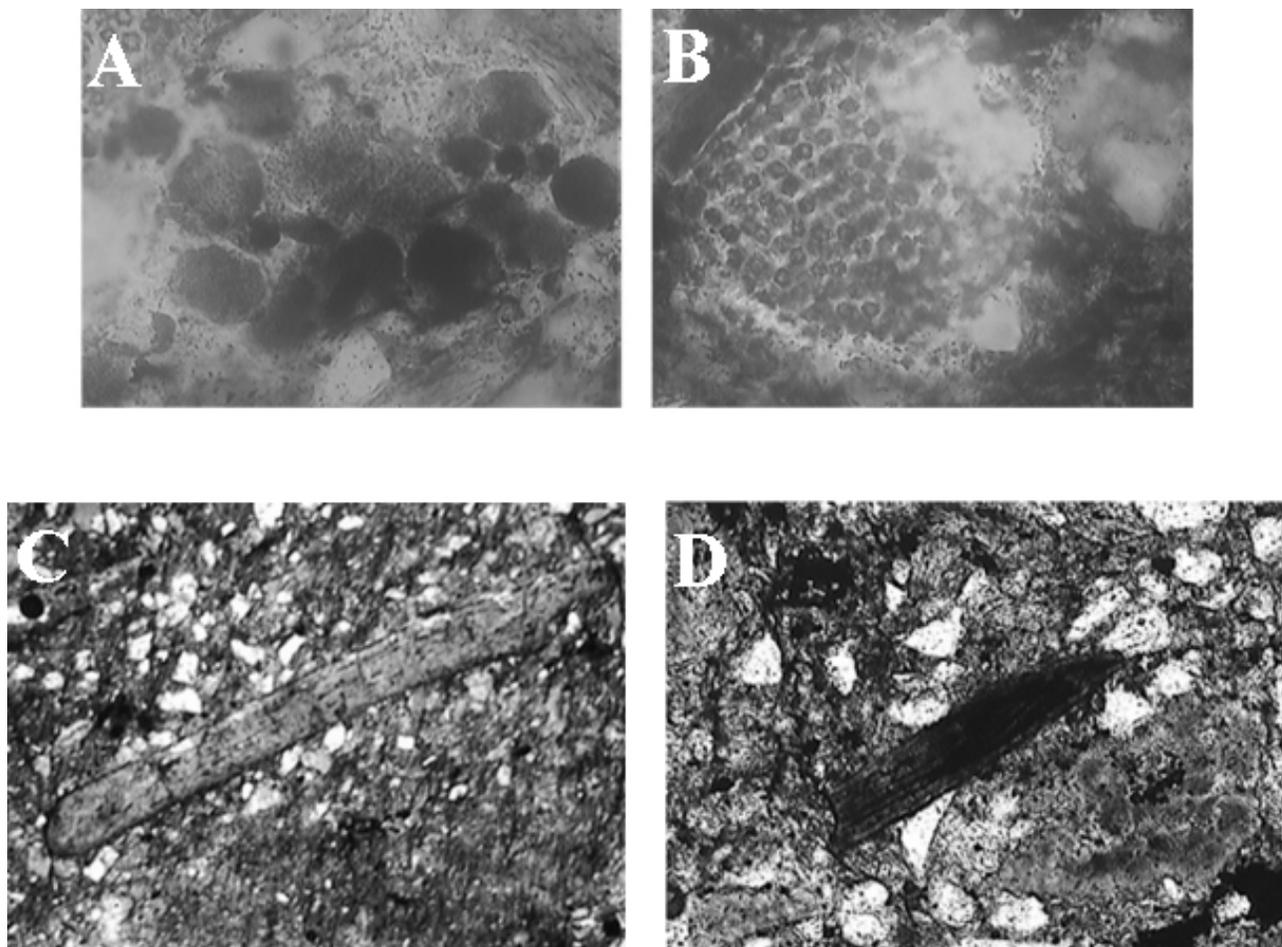


Figura 4. Restos vegetales de origen continental visualizados en láminas delgadas de la secuencia.

Formación Huayacocotla descrita previamente por Imlay *et al.* (1948) y cuya denominación previa era Pizarra Potrero (Böse, 1898), como parte de los sedimentos sinemurianos del anticlinorio de Huayacocotla; La unidad fue levantada posteriormente por el plegamiento laramídico terciario y expuesto por la subsiguiente distensión cortical y erosión (López-Ramos, 1979; Dueñas-García *et al.*, 1992). El espesor completo de la formación en la localidad tipo se desconoce, pero alcanza al menos 400m. en la localidad estudiada; de manera análoga, aunque se sabe que la formación sobreyace en la localidad tipo a la Formación Huizachal del Triásico (Mendoza-Rosales *et al.*, 1992); la cual está representada por conglomerado polimíctico en el fondo de los arroyos, en la localidad de estudio ello no se observó.

La edad del afloramiento, es según la bioestratigrafía de Blau y Meister (2000) quienes contrastan el Sinemuriano Superior de Norteamérica contra el de Europa y permiten señalar la Zona *raricostatum* con la que se determina al afloramiento.

El sitio se encuentra en los N 20° 16' 21.6" y W 98° 09' 23.6" (Figura 1), consiste en una secuencia de areniscas

y limolitas representados en la Figura 2. La petrología se describe como parte de los resultados junto a la definición de las tafofacies para apoyar la interpretación paleoambiental.

Procedimientos

El estudio del afloramiento se inició describiendo la litología, color y petrología sedimentaria, esta última por medio de 9 láminas delgadas de 30 micras de grosor en un microscopio petrográfico, donde se revisan las cualidades texturales según los principios petrológicos de Pettijohn (1975) y el protocolo de Tucker (2003), así como la composición mineralógica del sedimento (MacKenzie, 1994), leyendo la sección delgada en forma habitual.

Los amonites (Figura 5) se identificaron con base en la consulta de los trabajos de Erben (1956b), Meister *et al.* (2002) Blau *et al.* (2003) mientras Damborenea (1987), Damborenea y González-León (1997), Aberhan (1994; 1998) y Cox *et al.* (1969), se emplearon para designar el taxón de los bivalvos mejor preservados. Algunos ejemplares, aunque no identificadas a nivel genérico a causa de encontrarse sólo como molde interno, por su

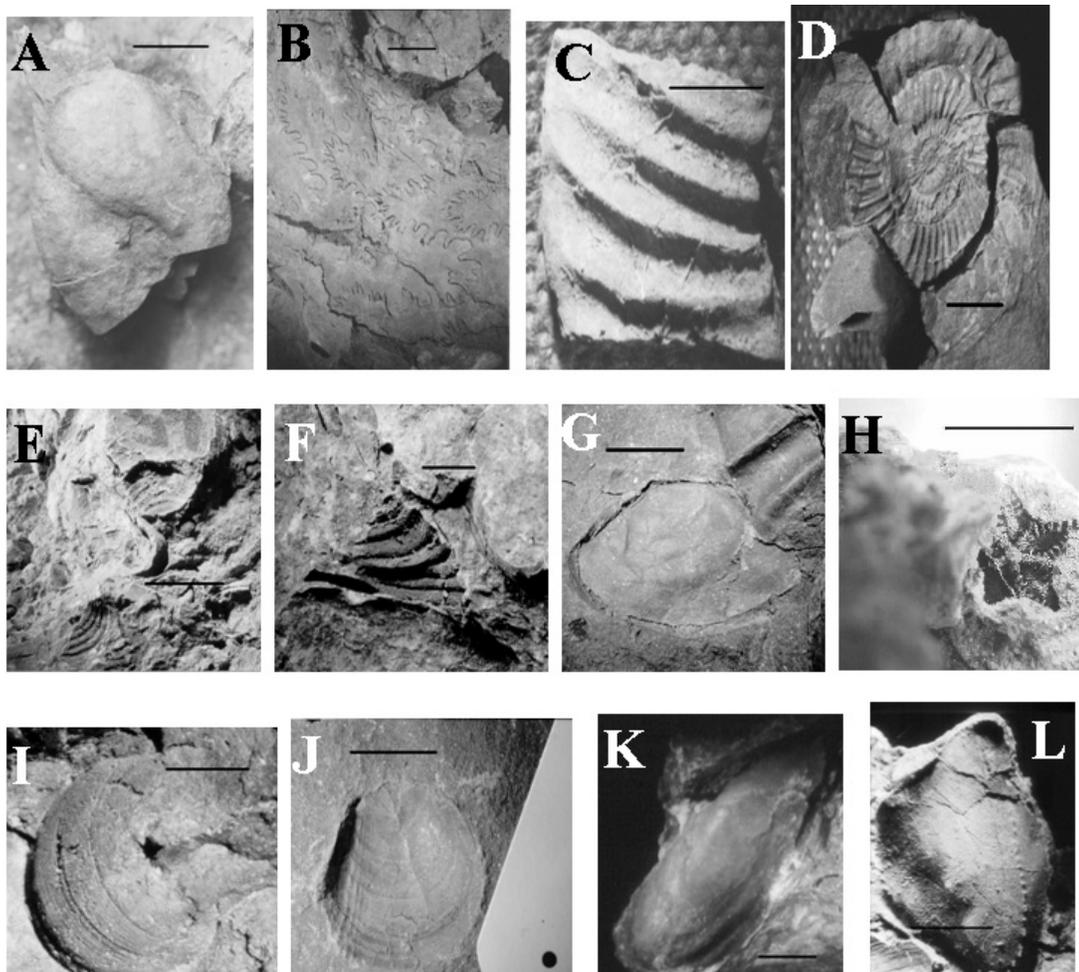


Figura 5. Fósiles: 1 *Gleviceras cf. chofatti*, barra 9.8mm; 2 suturas de *Phylloceras* sp. Barra 10mm; 3 *Paltechioceras harbledowense*, barra 10mm; 4 *P. rothpletzi*, barra 10mm; 5 *Posidontis cf. semiplicata*, barra 10mm; 6 *Weylaialata?*, barra 3.3mm; 7 *Nuculana*, barra 6.3mm; 8 Espina de Erizo; 9 *Neocrassina* sp., barra 4.8mm ; 10 *Protocardia* sp., barra 5.79mm ; 11 *Gervillella* barra 5mm; 12 *Brachyura* ?; barra 10mm.

forma general sin duda representan algunos taxones distintos. Esto último permite considerarlos para expresar el índice de diversidad del afloramiento, el cual es un buen medio para establecer su firma particular ya que representa la estructura de la asociación faunística (*sensu* fossil assemblage) del mismo, no así para analizar la morfología funcional ni, por lo tanto el ambiente sedimentario, lo cual sólo se infiere sobre taxones plenamente reconocidos.

Caracterización paleoambiental

En la caracterización del ambiente se utilizaron: los índices de diversidad, la morfología funcional, el índice de fragmentación, así como los atributos tafonómicos y sus respectivos tafogramas.

El índice de diversidad de Simpson (*sensu* Begon *et al.*, 1989) es la medida básica para caracterizar una asociación de elementos taxonómicos, que toma en cuenta los patrones de abundancia, tanto como la riqueza de especies; adquiere particular valor cuando se comparan diferentes asociaciones

o bien afloramientos, para establecer patrones de diversidad, en este caso los diferentes afloramientos de la Formación Huayacocotla. Se calcula como en la ecuación 1:

$$\text{Ecuación 1 } D = 1/s \sum_{i=1}^S P_i^2$$

Donde s es el número total de taxones presentes, P_i^2 es el número total de individuos de cada especie dentro de la muestra y S es la suma de los últimos; todo dividiendo a 1 como valor que indica la máxima diversidad. Asociado a este parámetro suele calcularse la dominancia o su valor inverso, la equitabilidad (E), donde se evalúa la proporción del máximo valor posible de D , que se asume como si hubiese el mismo número de individuos de todos los taxones involucrados o $D_{\max} = S$. Así que resulta la Ecuación 2:

$$\text{Ecuación 2 } E = D/D_{\max} = \sum_{i=1}^S P_i^2 / S$$

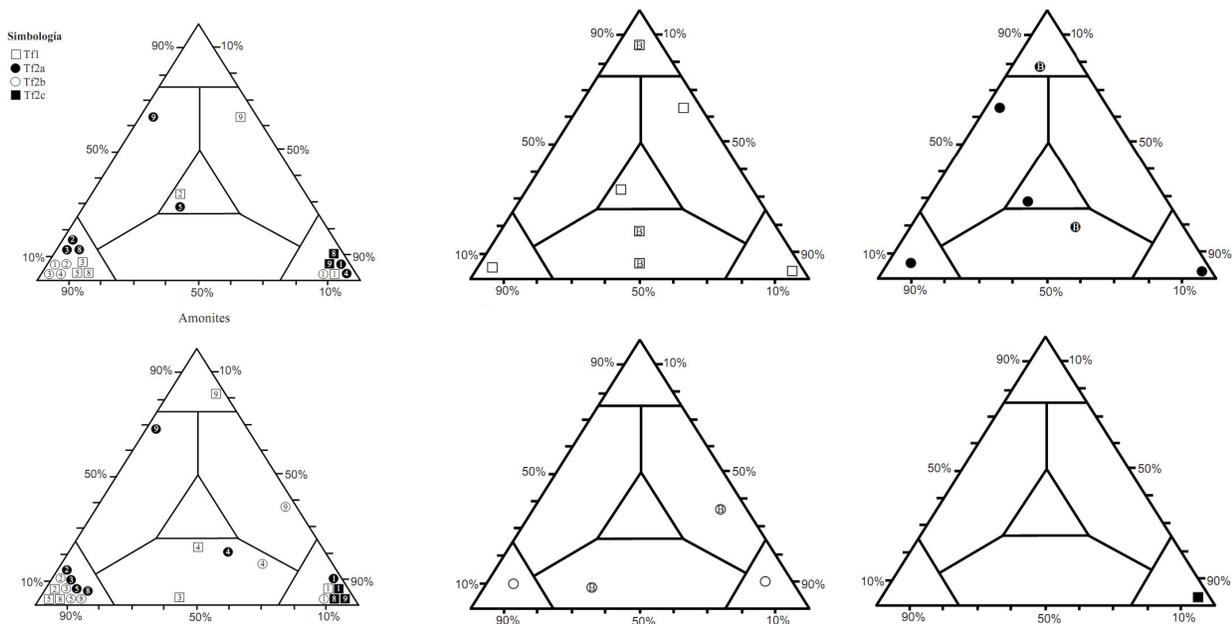


Figura 6. Los tafogramas condensan la información tafonómica en función de las tendencias de las muestras, en este caso las tafofacies postuladas en el texto. Los triángulos 1 y 2 muestran respectivamente para Amonites y Bivalvos como se segregan las tafofacies en función del desgaste de los restos en cada una de las variables (números dentro de las figuras geométricas). En los cuatro triángulos menores se muestran respectivamente la tendencias de Tf1, Tf 2a, Tf 2b y Tf 2c, combinando Amonites y Bivalvos (Letras A y B dentro de las figuras geométricas). En conjunto los tafogramas demuestran las tendencias del desgaste en los diferentes arreglos sedimentarios y con ello respaldan la existencia de las tafofacies.

Por lo que la máxima diversidad es proporcional a la máxima equitabilidad [o bien, expresado de forma inversa ($1/X$) a la dominancia cero]. Este procedimiento se ejecutó mediante la utilización del programa informático Diver-Bas.

Como uno de los métodos de interpretación paleoambiental se usa la morfología funcional y hábitos de los amonites interpretados según Westermann (1996), en función de los tipos de concha, que están asociados a ambientes particulares. Así los oxiconos representan hábitos nectónicos de posibles depredadores activos como *Gleviceras cf. chofatti*; los esferoconos (leiostraca) están asociados a ambientes de plataforma distal, borde de talud y de cuenca oceánica con hábitos planctónicos de migración vertical circadiana, y son posibles consumidores de zooplancton como *Phylloceras*; los serpenticonos-platiconos como sp., se asignan a un intervalo ambiental, que va desde planctónicos sobre plataforma nerítica en zona fótica hasta demersales, con lo que suelen considerarse como herbívoros-filtradores (Tabla 1).

Así mismo se toma en cuenta el hábito, ambiente y estrategia alimentaria inferida para los bivalvos (Tabla 1), para apoyar las interpretaciones del paleoambiente.

Para desarrollar la tafonomía se codifican los datos sobre los atributos tafonómicos (Tabla 2): 1) Preservación (Disolución), 2) Perforación, 3) Incrustación (epibiontes),

4) Desarticulación, 5) Deformación, 6) Posición, 7) Orientación, 8) Fragmentación y 9) Tamaño de los fragmentos. Siete de los atributos (1-5 y 8-9) se codifican y expresan mediante un diagrama ternario (Figura 6), el cual es una herramienta gráfica y analítica que tradicionalmente se ha usado para clasificar rocas sedimentarias; sin embargo es a partir de Kowalewski, *et al.* (1995) que se modifica como base para confeccionar un tafograma ternario que permite considerar cualidades tafonómicas.

La codificación de las variables se obtiene por un criterio comparativo de acuerdo el grado de alteración representado por cualquiera de los atributos citados en un cuadro con tres opciones -buena, regular y mala-, entonces la muestra entera de fósiles, para cada uno de los atributos definidos se caracteriza por la presencia de conchas con daño tafonómico en cada una de las tres categorías y posteriormente se esquematiza como un punto en un diagrama ternario, lo que permite la comparación de varias muestras con respecto al carácter tafonómico escogido o incluso respecto a un conjunto de ellos (Figura 6). Aunque relacionado con la diagénesis temprana (Müller, 1979; Brett y Baird, 1986) se mide también ternariamente en tres estadios la disolución o preservación de las conchas (Figura 6) ya que influye en la interpretación del ambiente.

Por otra parte se registran con criterio binario los atributos de Posición (variable 7) con las opciones

Tabla 1: Taxa y número de ejemplares por estrato. Se evidencia la diversidad mayor del estrato 6. Los números de cuatro dígitos entre paréntesis son los respectivos números de catálogo.

Símbolos de ambiente: Transicional (T), Epicontinentales (E), Nerítico proximal (NP), Nerítico medio (NM), Nerítico distal (ND), Borde de plataforma (BP), Talud (TD), Pie de talud (PT), Cuenca proximal (CP), Cuenca abierta (CA), Fondos disóxicos (FD). Evitando especies comunes se tiene un total de 22 especies para el afloramiento.

Símbolos de hábito: Bentónico (Ben), Nectónico (Nec), Demersal (Dem), Planctónico (Planc), Neustónico (Neus), Infaunal de sedimentos móviles (Ism), Epifaunal de reclinada en arena suave (Eas), Libre nadadora (Lnad), Reclinada en sedimentos arenosos (Rar), Colonial (Col), Solitaria (Sol), Epibisada en fondos firmes (Eff), Infaunal no bisada (Nbis), Infaunal somera (Infs), Infaunal bisada (Inb), Epibentónico (Epi)

Símbolos de Alimentación: Herbívoro (Herb), Filtradora de plancton (Fil-Pla), Filtrador de fitoplancton (Fil-Fit), Depredador de ictioplancton (Dep-Ict), Micrófago de biofilm (Mic-Bio), Suspensívoro (Sus-vor), Detritívoro (Det-vor), Depredador de bivalvos (Dep-biv).

Tafofacies 2a/Capa 6	Cantidad	Ambiente	Hábito	Alimentación	Fotografía	Edad
<i>Paleonucula</i>	20	E, NP,NM,ND	Nbis	Sus-vor	S / F	Triásico-Jurásico
<i>Gervillella</i> sp.	5	NP	Eff	Sus-vor?	Fig. 4, Foto 10	Triásico-Cretácico
<i>Gleviceras</i> sp. Oxicono	2	NM, ND	Nec	Fil-Pla	Fig. 4, Foto 1	Sinemuriano Zona raricostatum Subzona aplanatum; Horizonte tardecens/ oosteri
<i>Paltechioceras rothpletzi</i> Serpenticono	1	NP	Nec/Planc	Fil-Fit	Fig. 4, Foto 4	Sinemuriano Zona Raricotatum Sub Zona Raricostatum Horizonte Liciense/ rothpletzi
<i>Neocrassina</i>	11	E, NP,NM,ND	Nbis	Sus-vor	Fig. 4, Foto 8	Jurásico inferior-Cretácico superior
Bivalvo no id. A (2265)	1	E	Ben, Epi?	¿?	S / F	--
<i>Brachyura</i>	1	E, NP	Epi	Dep-Biv	Fig. 4, Foto 11	Jurásico inf.-actualidad
<i>Protocardia</i> (2267)	2	E, CP	B, Infs	Sus-vor	Fig. 4, Foto 9	Triásico superior- Cretácico Superior
Madera?	1	T, NP	Continental	N/A	S / F	---
<i>Pachymia</i> (aff)	6	T, E	Ben	¿?	S / F	Triásico medio- Cretácico superior
<i>Weyla</i>	3	E, NP,NM	Lnad,Rar	Sus-vor	Fig. 4, Foto 6	Triásico superior- Jurásico medio
<i>Phylloceras</i> Esferocono	3	ND,BP,TD	Nec, Dem	Dep-Ict	Fig. 4, Foto 2	Sinemuriano-Valanginiano
Bivalvo no id. B (2277)	1	E	Ben, Epi?	¿?	S / F	--
<i>Gervillella</i> (aff)	1	NP	Eff	Sus-vor?	S / F	Triásico-Cretácico
Bivalvo no id. C (2274)	2	E	Ben, Epi?	¿?	S / F	--
Amonite no id. D (2275)	1	E?	Dem?	¿?	S / F	--
Bivalvos no id. (2276)	3	E	Ben, Epi?	¿?	S / F	--
Gasterópodo no id. (2277)	1	E	Ben, Epi	Det-Vor? Mic- Bio?	S / F	--
<i>Paltechioceras harbledownense</i> Platycono	1	E, NP,NM	Nec	Fil-Fit? Dep-Ict?	Fig. 4, Foto 3	Sinemuriano Zonas oxinotum y raricostatum
<i>Nuculana</i>	1	E, NP,	Ism	Mic-Bio	Fig. 4 Foto 7	Triásico-Reciente
<i>Posidontis</i>	1	FD	Eas	Sus-vor	Fig. 4, Foto 5	Jurásico
Total 21 especies						

Tabla 1. Continuación.

Capas 5 y 7	Cantidad	Ambiente	Hábito	Alimentación	Fotografía	Edad
<i>P. rothpletzi</i> (2279)	12	NP	Nec/Planc	Fil-Fit	Fig. 4, Foto 4	Sinemuriano Zona <i>Raricostatum</i> Sub Zona <i>Raricostatum</i> Horizonte <i>liciense</i> / <i>rothpletzi</i>
<i>Neocrassina</i> (2280)	40	E, NP,NM,ND	Nbis	Sus-vor	Fig. 4, Foto 8	Jurásico inferior-Cretácico superior
Bivalvos no id. E (2281)	3	E	Ben, Epi?	¿?	S / F	--
Gasterópodo no id. (2282)	2	E	Ben, Epi	Det-Vor? Mic-Bio?	S / F	--
<i>Protocardia</i> (2284)	1	E, CP	B, Infs	Sus-vor	Fig. 4, Foto 9	Triásico superior- Cretácico Superior
Total 5 especies						
Capa 3	Cantidad	Ambiente	Hábito	Alimentación	Fotografía	Edad
Espina erizo (2283)	1	NP,NM,MD	Ben	Herb	S / F	--
<i>P.harbledownense</i> (2283)	2	E, NP,NM	Nec	Fil-Fit? Dep-Ict?	Fig. 4, Foto 3	Sinemuri ano Zonas oxinotum y raricostatum
Total 2 especies						

concordante con respecto al plano de estratificación o no, y el atributo Orientación (variable 6) que se registra con las opciones preferencial o no con respecto a cualquier tendencia direccional de los clastos. Estos se discuten a partir de la tabla correspondiente sin necesidad de graficarse (Tabla 2).

Los nueve atributos se eligieron a partir de Brett and Baird (1986), Dominici (2004), Parsons-Hubbard (2005), Óloriz, *et al* (2006) en tanto que son observables en los presentes fósiles.

Además la Fragmentación ya medida como la variable 8 codificada ternariamente, como ya se explicó, también se expresa independientemente en forma de índice de fragmentación (Fi) (Tabla 3) (Óloriz *et al.*, 2006) para evidenciar mejor sus consecuencias sobre la determinación del paleoambiente en torno al transporte horizontal de los restos (sensu Spreyer y Brett, 1986). Esta se expresa como:

$$Fi = [(n \text{ HFD} \times 100) + (n \text{ MFD} \times 50) + (n \text{ LFD} \times 1)] / N$$

Donde: Fi representa el índice de fragmentación que resulta de sumar el número de ejemplares de la muestra (n) en los casos HFD (se respetan las iniciales procedentes del trabajo original en inglés, "High Fragmentation Degree") que indica restos poco representativo del tamaño y forma original de los restos, MFD (Mid Fragmentation Degree) que afecta apreciablemente la forma y el tamaño de los fósiles y LFD (Low Fragmentation Degree) apreciable porque no se observa daño significativo a la forma y

tamaño de los restos; multiplicados por los respectivos factores 100, 50 y 1 que indican el grado de integridad por el que se multiplica el número de restos, expresan el grado de daño cuantitativo que coincide en el tafograma correspondiente de la Figura 6. Los resultados de la multiplicación de los tres niveles de daño se dividen entre N (número de muestras) (Tabla 3).

Tabla 3. Índices de fragmentación.

Fi	Tf 1	Tf 2	Tf 2b	Tf 2c
Valores del índice	1	3.85	1	100

Tafogramas

En la Tabla 4 se observa el registro de los estados de carácter de los atributos tafonómicos que son graficados en los tafogramas, donde se ilustran mediante la simbología correspondiente a cada tafofacies las variables por su nivel de daño (Figura 6).

En los triángulos menores de la misma figura se separan para cada tafofacies sólo las variables representativas (acumuladas), es decir no se ilustran todas las variables sino sólo se resaltan aquellas zonas del triángulo que registran variables para cada una de las tafofacies, haciendo énfasis con ello en la "firma" tafonómica de cada una. En dichos triángulos se señala con un símbolo marcado por "B" (para bivalvos) cuales son los diferentes respecto de "A" (para amonites), para dejar clara cual es la parte de la firma tafonómica debida a amonites y cual a bivalvos, así como cuales son sus semejanzas al respecto.

Tabla 2. Lista de atributos tafonómicos considerados en la primera columna, así como los parámetros de medición de los mismos en las columnas 2, 3, y 4, luego constan en la columna 5 el criterio con el que se establecen. Se representa en la columna 6 las referencias pertinentes a dicha aplicación. En la columna 7 se anotan las principales cualidades del ambiente de sedimentación que representan y en la columna 8 las referencias del caso.

VARIABLE	0	1	2	CRITERIO	AUTOR	AMBIENTE INFERIDO	AUTOR
MODO DE PRESERVACIÓN (1)	Nula disolución	Disolución parcial	Disolución total	Presencia de Carbonatos de la concha, perdidos durante la diagénesis temprana	Simpson, 1963	Disolución de carbonato por pH bajo, presión alta por sedimentación intensa calor en sepultamiento rápido	Müller, 1979
MODO PRESERVACIÓN (2)	Conservación de la cavidad por medio del molde interno	Colapso de Cavidad virtual	No aplica	Dado el colapso potencial de las cavidades que no se rellenan	Simpson, 1963	Poca permanencia sobre el sedimento en caso de cavidades colapsadas	Este trabajo
PERFORACIÓN	Nula: Sin rastros de perforación	Poca: < 10% de la superficie con daño	Alta: > 10% de superficie perforada	Orificios practicados por organismos perforadores	Dominicci, 2004	Conchas sobreyacientes muertas en fondo arenoso limoso somero bien oxigenado, poco tiempo	Kidwell, 1986
EPIBIONTES	Nula, sin rastros de perforación	Poca, < 10% de la superficie con daño	Alta: > 10% de superficie con daño	Tubos calcáreos sobre las conchas de bivalvos ancladas.	El-Hedeny, 2007	Ambientes de baja energía, sugiere considerable exposición sobre el sedimento	El-Hedeny 2007
DESARTICULADO	Valvas unidas por la charnela	Valvas juntas: Sin unión por la charnela	Valva aislada	Fractura de charnela con separación de las valvas.	Brett y Baird, 1986	Corrientes u oleaje. En bajo grado hay poco transporte lateral y bajo volumen, son restos sueltos	Brett y Baird, 1986
DEFORMACIÓN	Nulo daño: Sin deformación	Poco daño: < 50% de la superficie deformada	Alto daño: > 50% de la superficie deformada	Modificación estructural parcial de la concha por la colisión con otras.	Este trabajo	Flujo lateral, presión por alta tasa de sedimentación. esfuerzo tectónico en diagénesis (Müller, 1979)	Este trabajo
IMPLOSIÓN	Nulo daño: Conchas estructuralmente completas	Colapsada: Fragmentación sin dispersión	No aplica	Respuesta de amonite a presión hidrostática, resulta en colapso	Fernández-López y Meléndez 1994	Nulo daño representan ambientes someros, alto daño ambiente profundo	Fernández-López y Meléndez 1994
ORIENTACIÓN	Ejes longitudinales sin orientación preferencial	Ejes longitudinales aproximadamente paralelos	No aplica	Alineación de las conchas por efectos de la hidrodinámica	Brett y Baird, 1986; Müller, 1979	Ejes mayores alineados implica corrientes	Speyer Y Brett, 1986
POSICIÓN	Superficie mayor del bioclasto paralela respecto al sustrato	Superficie mayor del bioclasto diagonal o perpendicular respecto al sustrato	No aplica	Eje longitudinal mayor paralelo o no con respecto al sustrato	Dodd y Stanton, 1990	Equivalente al "biogenic bedding", depende del grado de bioturbación y/o retrabajo	Dood y Stanton, 1990
FRAGMENTACIÓN	Sin rastros de fragmentación	menos 10% de la superficie fragmentada	> 10% de superficie fragmentada	Fragmentos de concha disgregados	Brett y Baird, 1986	Agtiación persistente, acumulación de retrabajados, desintegración	Speyer y Brett, 1986
TAMAÑO DE FRAGMENTOS	0-6 mm	6-25 mm	26-80 mm	Segregación de los fragmentos en función de la distancia lateral recorrida	Olóriz et al. 2008; Dodd y Stanton, 1990; Tucker, 2003	Selección de tallas según distancia de transporte	Brett y Baird, 1986

Tabla 3. Atributos tafonómicos para amonites. Primera columna: 1.- Modo de preservación, 2.- Perforación, 3.- Epibiontes, 4.- Desarticulación, 5.- Deformación, 6.- Orientación, 7.- Posición, 8.- Fragmentación, 9.- Tallas de bioclastos, ver la explicación de sus criterios en Tabla 4. Segunda columna contiene la asociación tafonómica (Muestra) 2a, 2b, 2c, 1. Tercera Columna opción ternaria cero o ausencia de daño. Cuarta columna posición ternaria 1 o daño intermedio. Quinta columna opción ternaria 2 o daño avanzado (en caso de opciones Binarias 0 y 1 significa atributo presente o ausente y habrá un correspondiente N/A significando no aplica, en la quinta columna). En la sexta columna habrá comentarios sobre la conveniencia de tomar el dato o fusionarlo con otro. También se utiliza N/A para significar que ese atributo no es observable en esa categoría o que no se diferencia la categoría 2b de la 2c.

VAR	STR	0	1	2	T	COMENTARIOS
1 Preservación	2a	0	0	180	180	
		0%	0%	100%		
	2b-2c	0	0	130	130	Se combinan 2b y 2c
		0%	0%	100%		
1	0	0	73	73		
	0%	0%	100%			
2 Perforación	2 a	157	10	13	180	
		87%	5.5%	7.2%		
	2b	106	18	8	132	
		80.3%	13.6%	6.06%		
	2c					N/A
	1	70	2	1	73	
95%		2.7%	1.3%			
3 Epibiontes	2 a	180	0	0	180	
		100%	0%	0%		
	2b	180	0	0	180	
		100%	0%	0%		
	2c					N/A
	1	29	3	41	73	
39.7%		4.1%	56.2%			
4 Desarticulación	2 a	53	2	125	180	
		29.4%	1.1%	69.4%		
	2b	29	0	103	132	
		21.9%	0%	78.03%		
	2c					N/A
	1	29	3	41	73	
39.7%		4.1%	56.2%			
5 Deformación	2 a	170	7	3	180	
		94%	3.8%	1.6%		
	2b	132	0	0	132	
		100%	0%	0%		
	2c					N/A
	1	73	0	0	73	
100%		0%	0%			
6 Orientación	2 a	8	168	Binario	176	A/ B
		5%	95%			
	2b	0	100	Binario		
		0%	100%			
	2c					N/A
	1					No se tomó en el campo
7 Posición	2 a	156	34	Binario	190	A/ B
		82%	17.8%			
	2b	18	114	Binario	132	
		13.6%	86.3%			
	2c	100	0	Binario	100	A/ B
		100%	0%			
1	72	5	Binario	77	A/ B	

Resultados y Discusión

Litofacies y Tafofacies

Litofacies 1. De acuerdo con la columna (Figura 2), el primer nivel del afloramiento, mide 6.7m de arenisca que se encuentra en el intervalo de composición que va de cuarzo-arenisca a subfeldsarenisca arkosalítica muy fina, no fosilífera, color gris pardusco (5YR 3/1), cuyos clastos son desde esféricos hasta subesféricos (0.3 a 0.9) y desde angulosos hasta subangulosos (0.1 a 0.7), sin alineación preferencial; la matriz es arcillosa, ocupando menos del 5% del sedimento. Presenta 60-70% de cuarzo y 15-20% de plagioclasa con macla polisintética; dicha composición implica protolitos intrusivos, además de que rocas de este tipo, aún sin fechar, se han visto en la base de la formación durante el curso de este trabajo; se presentan 2% de cuerpos opacos, posiblemente de pirita, producto de las condiciones disóxicas durante la diagénesis temprana. El feldespato está poco alterado y existe clorita en forma de filosilicatos que podría ser posdiagénica.

El tercer nivel de 9.8m responde a la misma descripción de arenisca limosa/ subfeldsarenita arkosalítica, mismo color, esfericidad, redondeo, sin orientación preferente, proporción de minerales cuyo cuarzo tiene extinción ondulante. Se consideran la misma litofacies.

Litofacies 2. Tanto el segundo nivel de 10.3 m de espesor, como el cuarto con 15.6m (Figura 2), son una brecha oligomítica, por lo que lito y tafofacialmente son semejantes entre sí. Ambas contienen amonites y bivalvos muy similares al nivel 3, lo que da pie a considerar que este material derivó del perteneciente a la litofacies 1.

Litofacies 3. Petrologicamente la capa de 4m (Figura 2) que incluye a los niveles 5, 6 y 7 son de arenisca limosa muy fina, cuya esfericidad varía de 0.1 a 0.9 y su redondeo lo hace en la misma proporción (0.1 a 0.9) desde anguloso a redondeado, pero con ligera tendencia de los granos a alinearse; de color gris olivo (5 y 1/2) los tres tienen la misma litología, incluyen fragmentos vegetales y palinomorfos (Figura 4); hay 15-20% de arena de la cual hasta 50-60% es arenisca de cuarzo con 2% de cuerpos opacos amorfos; se presentan plagioclasas con macla en rejilla. En la concavidad de algunos bivalvos hay limo con menor proporción de arena. Existen cloritas en filosilicatos alteradas a partir de plagioclasas que en capas previas, haciendo pensar en la procedencia ígnea intermedia.

Tafonómicamente estos niveles incluyen respectivamente las asociaciones fósiles que son objeto de esta investigación, de tal modo que por las cualidades tafonómicas este segmento de la secuencia se puede dividir en: antes del evento sedimentario estudiado (4m),

durante él (30cm) y después del mismo evento que las produjo (2m), sin ser verdaderos estratos; sino que se definen por un cambio de tafofacies 1 a tafofacies 2, esta última con sus variantes (2a, 2b y 2c), y restablecimiento de la Tf 1.

Tafofacies

Se define la tafofacies 1 (Tf 1) con fósiles de amonites grandes, concordantes con el plano de estratificación y con bivalvos aislados en posición muy próxima a la de vida o poco arrastre, sin fragmentación ni contacto entre conchas aún articuladas, lo que completa un arreglo sedimentario consistente con el modelo de fosilización Tipo I, ya sugerido por Johnson (1960) y también consistente con la asociación Tipo 1, ya descrita independientemente por Esquivel-Macías *et al.* (2005) para el afloramiento Temapá de la Formación Huayacocotla y en Arenas *et al.* (2009), (Figura 5) también figura 5 del presente con la base de la litología de litofacies 1.

Se define la tafofacies 2 (Tf2) como la más fosilífera de la secuencia (figura 2) y por su particular arreglo tafonómico con predominancia de Phylloceras, Gleviceras, *P. rothpletzi* y *P. harbledownense* y bivalvos en la litofacies 3, pero apreciable como una acumulación multiespecífica con proporción moderada de restos articulados, algunos pocos rotos y en varios estadios de desgaste, aunque la mayoría de los elementos reconocibles están desplazados de su posición original de vida (Figura 4). La última descripción es comparable con la de Johnson (1960) quien denomina a este tipo de arreglos fosilíferos como “modelo II”, que asimismo es consistente con la descripción de asociaciones semejantes en los afloramientos “Temapá” (Esquivel-Macías *et al.*, 2005) y “Fiesta” (Arenas-Islas *et al.*, 2009) de la formación Huayacocotla donde se les denomina como tipo 2, siendo la gran diferencia de estas, respecto de la presente asociación, la mayor riqueza específica y la diversidad, inusuales para esta formación. Además de la petrología ya descrita, tiene láminas de arenisca y limolita alternadas formando estructuras sedimentarias ondulantes que sugieren una corriente; la matriz arcillosa domina sobre los granos de arena. La séptima capa, de 2m, vuelve a la composición y contenido fósil de la quinta, lo que es indicativo de un restablecimiento de las condiciones sedimentarias.

Así las tafofacies 2 está comprendida entre dos capas de la denominada Tf 1 y se describe más detalladamente con tres fases diferentes, de acuerdo a las condiciones de desgaste y acomodo de los bioclastos en 2a, 2b y 2c.

Tf2a representa un conjunto multiespecífico de conchas completas, que rodaron moderadamente y pertenecen a varias facies más costeras, en varios estadios de desgaste (Figura 3).

Tf 2b muestra un conjunto de bivalvos desarticulados en su mayoría, fuera de su sitio de vida, con tallas muy uniformes, subyaciendo y sobreyaciendo transicionalmente a la *Tf 2a*). (Figura 3).

Tf 2c tiene restos de orden milimétrico, no reconocibles taxonómicamente, formando una matriz de arenisca bioclástica muy gruesa que se acumula estrechamente cerca y en medio de *2a* y *2b*. *Tf 2c* es semejante al arreglo fósil denominado Modelo III por Johnson (1960) y a la asociación 3 descrita en Esquivel-Macías *et al.* (2005), porque en ella no hay taxa reconocibles, dada la alta fragmentación, a diferencia de la III y la 3 mencionadas arriba. Por ello se le considera una variante de la *Tf 2* al ocurrir en estrecha relación con las variantes *2a* y *2b*. (Figura 3).

Material fósil

Se expone en la tabla 1, donde se observan los números de catálogo de los ejemplares. Complementariamente se observa el número de ejemplares identificados taxonómicamente y además consta la cantidad de bioclastos analizados tafonómicamente para cada atributo que evidencia una representatividad adecuada.

Morfología funcional

Se utiliza la abundancia de filtradores (Figuras 3 y 5. Tabla 1) en el afloramiento como indicativo de la abundante materia orgánica suspendida que se obtuvo en trabajos paralelos a este en de la Formación Huayacocotla (Flores-Castro *et al.*, 2006; Ángeles-Cruz *et al.*, 2007), ya que, a juzgar por el tipo y estructura (morfología funcional) de las bivalvos, la cual es semejantes con los actuales, sugiere semejanza con un mar somero tropical actual, con aportes fluviales cercanos. El mismo apoyo paleoambiental se obtiene al considerar a los amonites presentes de los tipos: serpenticono/ platicono (*Paltechioceras* spp), y oxicono (*Phylloceras* y *Gleviceras*) pues existen determinaciones ya publicadas consistentes con la presencia de sitios nerítico-proximales, nerítico-mediales y de borde de plataforma nerítica respectivamente (Westermann 1996) (Tabla 1).

Interpretación de los atributos tafonómicos mediante tafogramas.

Bivalvos

En la figura 6 para Bivalvos el atributo 1 (Preservación) muestra que los restos están completamente diluidos para las dos tafofacies, sugiriendo rápido enterramiento en sedimentos de pH bajo por la gran cantidad de materia orgánica y consecuente presencia de H₂S, ello además es consistente con la existencia de presión generada por

la alta tasa de acumulación de sedimentos que se infiere por medio de la sedimentología para estas secuencias de la Formación Huayacocotla (Esquivel-Macías *et al.*, 2005; Arenas-Islas *et al.*, 2009).

El atributo 2 (Perforación) en las mismas tafofacies evidencia bajo daño a la concha por perforación, implicando poco tiempo de permanencia de los restos sobre el sustrato, también es consistente con alta tasa de sedimentación mencionada.

El atributo 3 (Epibiontes tubícolas), de manera semejante a la anterior tiene bajo nivel de afectación a la concha, entendido como incrustación de serpúlidos tubícolas, lo que apoya poco tiempo de exposición de las conchas sobre el sustrato, además muchos de los bivalvos son infaunales, lo que hizo que resultaran perforados de esta manera rara vez, sin embargo tal vez los mayores ejemplares de la tafofacies 1 (*Tf 1*) habrían tardado más en sepultarse que en la variante b de la tafofacies 2.

En el atributo 4 (Desarticulación) el efecto sobre las conchas tiende a ser extremo; ya sea grande o bien nulo, según la tafofacies considerada, ya sea la *Tf 1*, o las variantes a o b de la *Tf 2*; estas dos últimas variantes son producto de un flujo que desarticuló mayoritariamente los restos después de muertos. En cambio en la *Tf 1* suele haber aún bivalvos articulados por que no hubo movimiento lateral de sedimento, por lo tanto excepto para la variante c de la *Tf 2* este atributo apoya también el flujo lateral moderado.

El atributo 5 (Deformación) caracteriza por baja o nula deformación a las dos tafofacies, incluidas las tres variantes a, b, c de la segunda, indicando, a pesar de la acumulación de restos, que sufrieron flujo lateral de bajo volumen, poco dañino a la integridad de las conchas que es evidente, al quedar compactadas. La *Tf 1* no exhibe deformación y la *Tf 2a* sí la tiene; sin embargo esta permanece con bajo nivel.

El atributo 6 (Orientación), tiene el 95% de los fragmentos de la *Tf 2* orientados preferencialmente en una dirección lateral (Tabla 4) lo que implica que el flujo que produjo la *Tf 2* (a, b, y c) tenía esa dirección.

El atributo 7 (Posición en el sustrato) indica también tendencia a la horizontalidad implicando poco desorden en los restos, excepto en la variante *Tf 2c*, que se presenta como matriz con fragmentación y posición caótica, sugiriendo que se formó en la zona de oleaje y desde ahí se transportó, quedando integrada en este paquete sedimentario por movimiento lateral desde su sitio de origen.

El atributo 8 (Fragmentación) muestra bajo nivel de daño en las *Tf 1* y *2* (a, b), mientras *Tf 2c* de la última es

totalmente fragmentaria, al extremo de dejar irreconocibles los taxones, repitiéndose la interpretación de movimiento lateral desde zona de oleaje hasta zona de deposición.

El atributo 9 (Talla) muestra selección moderada para Tf 1 y Tf 2a por ser de baja energía; en cambio en la variante b de Tf 2 están totalmente desarticulados, aunque con valvas completas de tamaño uniforme; sin embargo las tallas más seleccionadas son nuevamente los fragmentos de Tf 2c seguidos por los de Tf 2b.

Amonites

En el tafograma correspondiente el atributo 1 indica, como en el caso de los restos de bivalvos, que los amonites se fosilizaron y diluyeron en las mismas condiciones por lo que se interpreta que lo hicieron simultáneamente en el mismo sedimento en condiciones a alta presión por la rápida tasa de acumulación de sedimentos, aunado a condiciones de pH ácido y bajo O₂.

El atributo 2 (perforación) simultáneamente con la variable 3 (epibiontes) también implican bajo daño y poco tiempo de permanencia de las conchas sobre el sustrato, como en bivalvos.

El atributo 4 (desarticulación), es muy distintiva ya que los ápticos se ausentan, implicando algún nivel de aloctonia o al menos parautoctonia (*sensu* Martin, 1999), ya que el hábito de vida interpretado (Tabla 1) coincide con las condiciones de esta plataforma.

El atributo 5 (deformación) sólo se observa en la Tf 2 (variante a). Asimismo esta tafofacies es la única donde se observa el atributo 6 (orientación), lo que es consistente con la presión lateral moderada, generada por el flujo sobre los fragmentos, mientras que en la Tf 2 (variante c) sólo hay fragmentos tan pequeños que no se conoce si incluye amonites.

En el atributo 7 la posición de los amonites concuerda con el plano de estratificación, evidenciando de nuevo el flujo lateral no caótico, de bajo volumen, mientras que el atributo 8 implica fragmentación casi nula en las Tafofacies 1 y 2 (a y b), dándole su firma característica a la variante c de la Tf 2.

En cuanto a las selección de tallas (atributo 9), los amonites varían considerablemente; en la Tf 1 la selección es muy poca o nula, en la variante a de Tf 2 también es poca o nula mientras en las variantes b y c es alta y muy alta respectivamente, por lo que se apoya que la Tf 1 el movimiento del sedimento es escaso o nulo, con flujo moderado para la variante a de la Tf 2 y muy grande para las otras variantes de 2.

Con el manejo gráfico previamente descrito para los atributos se recogen los efectos descritos para restos de bivalvos y amonites por lo que se hace evidente que tafonómicamente son semejantes todos los restos y, que la diferencia mayor entre amonites y bivalvos consiste en que estos últimos tienen una ligera diferencia en la Tf 1 con respecto a la variable 9 (Tallas) donde la estructura de tallas evidencia muy poca selección es decir nulo transporte (Figura 7). Otra diferencia es que en la variante b de la Tf 2 para el mismo atributo se evidencian diferencias, también debidas a la alta selección de tallas provocadas por el flujo portador de bivalvos de talla pequeña.

Queda evidente que la Tf 2 en su variante c difiere por contener restos provenientes desde mayor distancia que la variante b y que es una fase de sedimentación del evento sedimentario Tf 2 el cual involucra material más cercano a la costa, por ello esta tendencia respecto de la línea de playa es mayor para la variante c de la Tf 2 que en todas las otras. También se puede proponer que la variante a de Tf 2 involucra material de todo el recorrido de los sedimentos sobre la plataforma sin importar su autoctonia, pero sin retrabajo en el nivel submareal, con lo que los amonites son al menos parautoctonos (*sensu* Martin, 1999). En el caso de que fuesen completamente alóctonos, tendrían que haber llegado desde un ambiente similar al de esta plataforma, dada su morfología funcional. De cualquier modo el grado de conservación de la concha implica cercanía, aunado a la abundancia de las mismas, a pesar de la ausencia total de ápticos, lo que determina flotación postmortem.

El índice de fragmentación (Fi)

Aplicado en el sentido de Óloriz *et al* (2008) reúne los datos de bivalvos y amonites para evidenciar el nivel de daño en los fragmentos por el proceso bioestratinómico (Tabla 4). Resalta que la tafofacies 2a tiene un índice con valor de 3.85, mientras que en la Tf 1, infra y suprayacente el valor del índice es 1. Estos valores indican bajo daño respecto a la fragmentación e implican poco movimiento horizontal y por oleaje. Por el contrario la fracción c de la Tf 2, cuyo valor es 100 implica destrucción completa de los esqueletos, es decir su proveniencia desde facies con oleaje en zona submareal, que dado su selección genera esta fracción c. Debe quedar claro que los índices de fragmentación de las diferentes fracciones evidencian niveles de energía y arrastre, que por sí solas podrían corresponder a tafofacies separadas; sin embargo la presencia concreta de esos índices en una capa más o menos mezclada que se presenta aquí (Tf 2), se interpreta como evidencia de la manera en que fueron “acumuladas” en el transcurso del transporte de los diferentes segmentos de talla de bioclastos, hasta quedar depositados juntos bajo un régimen de energía particular, así debe quedar claro

cada índice de fragmentación no representa una tafofacies independiente.

Riqueza e Índices de Diversidad

Los bivalvos, por ser generalmente sésiles, tienen elevada probabilidad de preservación *in situ*, lo que subyace en la estructura de la comunidad que originó sus depósitos; es decir que reflejan la riqueza y diversidad de los afloramientos mejor que otros grupos y por ello conviene sumarlos a los índices de diversidad, aún cuando algunos taxones no son determinables con toda la precisión deseable; sin embargo, si ocurre que son diferenciables a primera vista como entidades distintas cumplen el único requisito para aplicar un índice de diversidad. Por ello los índices que generan son indicadores contrastables contra los afloramientos estudiados en otros trabajos (Esquivel-Macías *et al.*, 2005; Arenas-Islas *et al.*, 2009), por lo que aportan sobre la variación ambiental-biótica de la paleocuenca; por ejemplo; la presencia de *Posidontis* del afloramiento Temapá (Esquivel-Macías *et al.*, 2005), de hábitos epifaunales en sitios disóxicos contrasta con *Backevellia* y *Gervillaria* también epifaunales de ambientes oxigenados (Tabla 1). Lo anterior sumado a la riqueza de amonites, los cuales son más indicativos de las cualidades de la columna de agua que de aquellas del fondo, ayuda a complementar la interpretación paleoambiental.

Con dichas consideraciones, la muestra de la capa tres (Figura 2) que tiene riqueza 2, un valor de abundancia de 3, con valores de diversidad 0.66 y dominancia 0.11 (Tabla 5) caracteriza cuantitativamente a la Tf 1.

Por su parte la muestra de la capa seis (Figura 2) con riqueza de 20 especies y abundancia de 67 ejemplares, tiene índice de diversidad de Simpson de 0.87 con alta dominancia de 0.95, dada la abundancia relativa de *Neocrassina*. Esta misma muestra, considerando sólo 11 taxones identificados con certidumbre, tendría abundancia de 28, índice de diversidad 0.90 con dominancia de 3.75. Lo que apoya la caracterización de la tafofacies 2 como independiente.

La muestra de las capas cinco y siete (Figura 2) indica riqueza de 5, abundancia 58, con índice de diversidad 0.48 y dominancia 0.40 (Tabla 5), ambos valores menores que en la capa 6. Aquí se considera, de nuevo, parte de la tafofacies 1, por la combinación de los atributos tafonómicos y petrológicos.

El cálculo de índice de Diversidad (Tabla 5) caracteriza al afloramiento y a sus tafofacies con enfoque biótico-

Tabla 5. Índices de diversidad.

Diversidad	Tf 1	Tf 2	Tf 2b	Tf 2c
Valores del índice	0.66	0.87	N/A	N/A

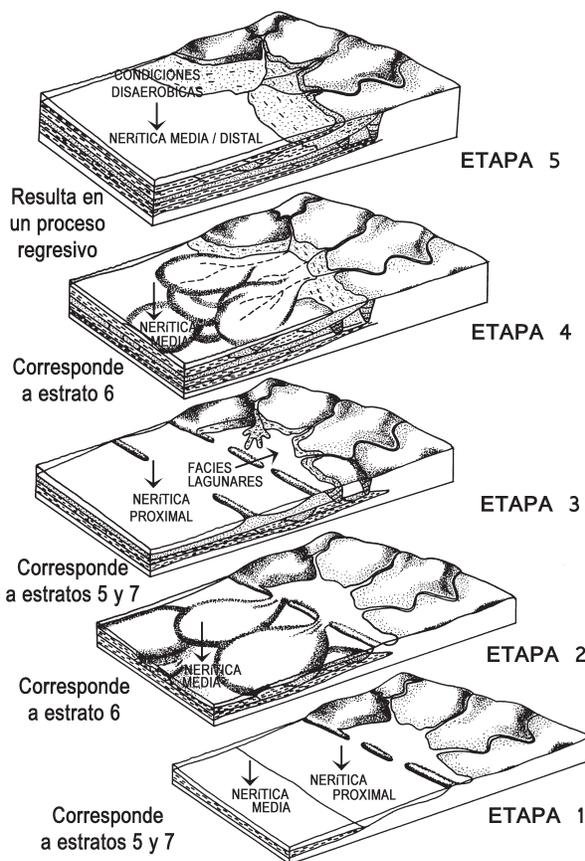


Figura 7. Modelo del proceso de sedimentación intensa y regresión, típico de plataformas siliciclásticas, modificado de Batist y Jacobs (1996). Se considera semejante al Sinemuriano de la Formación Huayacocotla, de acuerdo con las conclusiones obtenidas en el presente trabajo.

cuantitativo; es fiable porque las asociaciones de conchas usualmente representan fielmente la composición de la comunidades original, para lo cual Meldahl (2000) cita experimentos, donde son raras las especies que pertenecen a otra comunidad y una vez sedimentadas las conchas nunca viajan grandes distancias. Con base en ello se estima que este afloramiento no exhibe acumulación de tiempo, como sugiere Johnson (1960) que ocurre frecuentemente en el modelo II, con el que se compara en principio la Tf 2.

Significado de la diversidad del afloramiento

Como se ha evidenciado ya, este afloramiento es producto de la agregación de restos, por ello la riqueza es alta, (Tabla 1) pero la dominancia, al estar bastante repartida entre varias especies implica, que la diversidad acumulada del afloramiento de 0.518 y en particular la de la capa seis con 0.870 sea relativamente alta, respecto a otros afloramientos de la misma formación; por ejemplo 0.248 para el Potrero, 0.164 para el Bopo, 0.144 para la Fiesta y 0.205 para la Peña Banca, lo que evidencia que el ambiente sedimentario está particularmente enriquecido

por la acumulación de restos de un segmento de la plataforma.

Para poner en el contexto de la riqueza de las comunidades vivas estos valores de diversidad, resulta útil compararla respecto al ejemplo de una comunidad actual de plataforma nerítica de California, citada por (Dodd y Stanton, 1990). Ello permite comparar el hecho de que las comunidades bentónicas consisten en $\frac{3}{4}$ partes de biota de cuerpo blando, lo que deja una cuarta parte con probabilidad de fosilización de concha dura. Si se considera que en este ejemplo hay unas 1000 especies, quedan unas 250 fosilizables, lo que se traduce en una proporción probablemente semejante para la riqueza original de la paleocuenca Huayacocotla. Por lo tanto, bajo el principio de uniformismo, los 25 taxa representan alrededor de $\frac{1}{10}$ de los 250 potencialmente fosilizables, dato que da una idea del sesgo tafonómico que debió sufrir la asociación fósil de estudio. En breve, tener representada la décima parte de la fauna potencialmente fosilizable es considerable, cuando en otros afloramientos cercanos se llega a valores menores, entre 6 y 10, por lo tanto con 25 especies se trata de un afloramiento más diverso que otros de la Formación Huayacocotla por ejemplo, en el cercano afloramiento Temapá (Esquivel-Macías *et al.*, 2005) se hallan 10 especies; en el afloramiento Peña Blanca 6; en El Potrero 7 y en El Bopo 8 (Arenas-Islas *et al.*, 2009).

Abundancia relativa

La particular estructura faunística de la asociación indica parcialmente el fondo de la plataforma nerítica y parcialmente ambiente transicional, junto con elementos neotónicos de aguas neríticas.

La riqueza de los amonites (Tabla 1), revela requerimientos y procedencias ambientales diversas, ello sugiere que la capa respectiva exhibe una acumulación tafonómica, es decir que la capa seis se enriqueció por aportes más someros, como *Gleviceras*, *P. harbledownense*, *P. rothpletzi*, *Weyla* sp., *Nuculana* sp., *Protocardia* sp., *Neocrassina* sp., *Gervillella* sp. y *Brachyura*, (Tabla 1) más los gasterópodos indeterminados y traqueófitas, que sugieren un evento sedimentario que los reunió en un sitio distinto al de vida. Aún aquí la mitad de la riqueza específica se debe a taxones representados por ejemplares muy deteriorados, y por ello de afinidad incierta.

Las capas cinco y siete (4 y 2m, Figura 2) contienen a *P. rothpletzi* y a *Neocrassina* sp, (Tabla 1) enteros lo cual da poca evidencia de arrastre. Tales asociaciones están sobre la plataforma somera con restos completos que tienen menor riqueza y diversidad porque representan con más fidelidad los contenidos de una facies de plataforma abierta sin sumar la diversidad de otras más costeras por

arrastre; sin embargo, ya se estableció que 25 especies es un valor alto, debido a la acumulación tafonómica.

Ambiente sedimentario

Por medio del índice de fragmentación se apoya arrastre y selección moderados para los fragmentos, lo que indica procedencia nerítica proximal junto a bioclastos de nerítica media y distal, pero no es producto de un flujo de turbidez, pues las areniscas no muestran evidencia de los ciclos de Bouma correspondientes (Tabla 4).

Por otra parte, ya que los niveles de daño tafonómico tienden a ser bajos (Figura 6), se postula el origen de la tafofacies 2 a partir de flujo inusual, tal vez la creciente de un río cercano o algo parecido al desbordamiento de una albufera, de acuerdo con el modelo de evolución regresiva de plataformas siliciclásticas de Batist y Jacobs (1996) (Figura 7).

Además se sabe que el bajo nivel de daño tafonómico, como el visto en la Figura 6, es inversamente proporcional a la alta tasa de sedimentación (Dominici, 2004) y como esta sólo es posible por el aporte continental, debe coincidir con elevada presencia de materia orgánica también de procedencia continental, lo cual ya se reportó para estas rocas por Flores-Castro *et al.* (2008).

Relacionado con dicha materia orgánica está la alta tasa de disolución de carbonatos que muestran los fósiles, ya que lo más probable es que la disolución ocurrió por disminución del pH relacionado a la materia orgánica en descomposición. Así la disolución ya es una variable diagenética temprana que tiene que ver nuevamente, con la alta tasa de enterramiento y materia orgánica presente.

Una vez reconocido que la profundidad es moderada, dada la presencia de los taxones de macroinvertebrados de aguas neríticas, se demuestra porque coincide con aportes continentales por la presencia de alcanos lineales del rango n-15 al n-17 analizados para estos mismos sedimentos (Ángeles-Cruz *et al.* 2007; Flores-Castro *et al.*, 2008), dichos compuestos se asocian con algas de ambiente marino marginal (Gelpi *et al.*, 1970; Tissot y Welte, 1984), donde también se encuentra asociado el alcano n-27 (Flores-Castro *et al.*, 2008) que se atribuye a plantas continentales según Tissot y Welte (1984), lo que aunado a los restos de vegetales encontrados en este trabajo (Figura 4) apoyan la facies nerítica con argumentos sedimentológicos y tafonómicos. Así, es seguro que la disolución no ocurrió por el efecto de profundidad de compensación (*sensu* Müller, 1979).

Como indicativo adicional del ambiente sedimentario, se sabe que la disolución de carbonato de calcio en agua

marina inicia rápidamente antes del enterramiento (Müller, 1979; Holder, 1979), por lo que la sedimentación también tuvo que ser rápida para permitir esta abundancia de fósiles descarbonatados. Así el tipo de fosilización autigénico está determinado por la rápida disolución y enterramiento de las conchas, sin tiempo para una disolución selectiva (Lowenstam, 1963).

Se considera que la presencia de laminación fina en la capa cinco (4m, Figura 2) y en la siete (2m, Figura 2), son producto de influencia cíclica/mareal sobre la plataforma, lo que sugiere poca bioturbación y concuerda también con las condiciones disóxicas interpretadas por medios geoquímicos en Flores-Castro *et al.* (2008), para esta misma formación y secuencia.

Conclusiones

Ya que las tafofacies se definen como arreglos de roca sedimentaria caracterizados por combinaciones particulares de cualidades preservacionales del contenido fósil (Martín, 1999) y, dado que el índice de fragmentación, los atributos tafonómicos, los índices de diversidad, la morfología funcional y la petrología de la asociación fósil, coinciden en los diferentes aspectos del ambiente biótico/sedimentario que representa, se documenta por lo tanto la existencia de dos tafofacies en este afloramiento de la formación Huayacocotla, de las cuales una se subdivide en tres variantes menores del régimen de energía (2a, 2b y 2c).

Llama la atención del afloramiento Chipotla, que el incremento de riqueza y por tanto de los valores de ID (Tabla 5) se deben mucho a bivalvos (Tabla 1), pues la riqueza de amonites es semejante a la de los otros afloramientos ya citados, por lo que se indica la existencia de un ambiente de plataforma nerítica con considerable aporte de nutrientes para el ambiente biótico original, cuyos elementos taxonómicos resultan desplazados hacia un sitio de deposición más distal, generando las modalidades de la tafofacies 2. En los lapsos donde no ocurrió esta acumulación prevaleció la sedimentación bajo el régimen de la tafofacies 1, tanto arriba como abajo de la tafofacies 2.

Por otra parte Martín (1999) menciona tres opciones para la decisión de la condición autoctonía/aloctonía (auto, alo y parautoctonía), a partir de lo cual hay base para argumentar la condición de parautoctonía para los amonites, con base en los datos tafonómicos obtenidos y la condición de las conchas de amonites, que podrían atribuirse a llegada por efecto de corrientes a lo largo de la plataforma somera desde un sitio más profundo hasta el sitio de fosilización, ya que no hay ápticos. Así, al parecer la muerte probablemente ocurrió en el ámbito de borde de plataforma o bien cuenca proximal, dado que hay vestigios de amonites de cuenca como *Phylloceras*.

Según la clasificación de ambientes sedimentarios de Johnson (1960) se documentan en el afloramiento las modalidades de asociación fósil I y II, demostrando el gradiente ambiental que existió y resultó acumulado por el flujo que genera las tafofacies interpretadas; pero el modelo III de este mismo autor no encuentra equivalente, dado el superior nivel de destrucción de los bioclastos que se intercalan en la tafofacies 2, especialmente la variación 2c.

Al respecto de la riqueza de 25 especies mayor que en los otros afloramientos de la Formación es relevante, aunque Erben (1956b) reporta ahí más de 100 taxa; pero no los halla juntos, por lo tanto el presente es el primer reporte sobre la Formación Huayacocotla, después de Esquivel-Macías *et al.* (2005) y Arenas-Islas *et al.* (2009) que señala, con base en la abundancia relativa, la composición específica y la diversidad de los afloramientos como indicadores de las condiciones de depósito y de la estructura y composición de las asociaciones. También es el primero en reportar un estrato de esta formación con esta riqueza específica.

La preservación tafonómica de nivel bioestratinómico de los fósiles entre las distintas asociaciones refleja la diferente actividad del proceso tafonómico, no así en la variable diagenética temprana denominada disolución, que indica uniformidad y simultaneidad en las condiciones geoquímicas que determinan este modo de preservación es decir que la alta tasa de disolución de carbonatos observada en los fósiles se relaciona con la disminución del pH producida por materia orgánica en descomposición (Hölder, 1979).

Como indicativo del ambiente la disolución de carbonatos de calcio en la fosilización autigénica a profundidad moderada, requiere rápida sedimentación, sin tiempo para una disolución selectiva (Lowenstam, 1963). La profundidad se juzga, dados los invertebrados neríticos y la presencia de alcanos del rango n-15 al n-17 asociados con algas costeras, y el alcano n-27 de plantas continentales, que indican la zona nerítica (Flores-Castro, 2008).

Según Landman *et al.* (1996) las cuencas epicontinentales hipóxicas del Jurásico, muy estudiadas con base en geoquímica y fósiles, se han agrupado en categorías por su nivel de oxigenación; así las cuencas disaeróbicas con 0.3 a 1 ml. de O₂ / litro, producen sedimentos oscuros, laminados a causa de la poca bioturbación, pueden contener fósiles piritizados (Huerta y Morse, 1992) y son moderadamente ricos en materia orgánica. Algunas de estas condiciones recuerdan el depósito de la capa seis, por lo que el ambiente de depósito final podría ser ligeramente disóxico (Calvert y Pedersen; 1993).

Con base en las investigaciones geoquímicas citadas sobre la Formación Huayacocotla se apoya que los

amonites neríticos (*Paltechioceras* sp.) y bivalvos de plataforma somera, como *Weyla* sp. y *Protocardia* sp., habitaron aguas bien oxigenadas, depositados finalmente en un ambiente disódico con pH bajo (tafofacies 2) que los disolvió rápidamente después de un transporte moderado y un enterramiento rápido. Hasta ahora, tales argumentos paleoambientales apuntan a una unidad sedimentaria somera, con circulación parcial de fondo semirestringida y aguas superficiales normalmente oxigenadas.

Agradecimientos

Por el financiamiento al programa de mejoramiento del profesorado (PROMEP) otorgado a través de la gestión en la UAEH. Agradecemos al Centro de Investigaciones Biológicas de la UAEH el vehículo de campo. Al Dr. Martín Aberhan por su opinión en la determinación de algunos de los bivalvos y a las opiniones en el trabajo de campo del Dr. Reinhardt Schmidt-Effing. A los Doctores. Madhavaraju Jayagopal y Armstrong Altrim por el apoyo en la determinación petrológica. Al Dr. Buran por sus constructivas sugerencias y valiosos comentarios desde la Universidad de Pretoria. Al P. de B. Eduardo Gutiérrez González por la elaboración de los dibujos de la Figura 3. A los jóvenes Pedro y Santiago por contribuir con los más importante de toda investigación.

Referencias bibliográficas

- Aberhan, M., 1994, Early Jurassic Bivalvia of Northern Chile Part I. Subclass Paleotaxodonta, Pteriomorpha and Isofilibranchia. *Beringeria: Würzburger Geowissenschaftliche Mitteilungen* heft, 13, 108 pag., 28 pls.
- Aberhan, M., Muster, H., 1997. Paleobiology of Early Jurassic Bivalves from Western Canada: *Paleontology*, (40) Part 3: p. 799-815.
- Aberhan, M., 1998, Early Jurassic Bivalvia of western Canada. Part I. Subclasses Paleotaxodonta, Teriomorpha, and Isofilibranchia: *Beringeria*, 21, p. 57-150, text-figs., 1 table, 19 pls.; Würzburg.
- Ángeles-Cruz, C., Flores-Castro, K., Esquivel-Macías, C., Armstrong-Altrim, J.S., Torres-Valencia, J.M., 2007, Presencia de Carotenoides aromáticos en rocas silicilásticas de la Formación Huayacocotla (Jurásico Inferior), estados de Hidalgo y Puebla (México): Implicaciones paleoambientales utilizando biomarcadores, en Armstrong-Altrim, J.S., Flores-Castro, K., Cruz-Ortiz, N.L. (Eds). 2007. XVII Congreso Nacional de Geoquímica, 1-6 Oct. ACTAS INAGEQ, Volumen 13. No. 1: pag. 164. ISBN: 970-769-116-6.
- Arenas-Islas, D., Esquivel-Macías C., Flores-Castro, K., 2009, Amonites y bivalvos del Sinemuriano Superior en un nuevo afloramiento de la Formación Huayacocotla, Hidalgo, México, algunas consideraciones paleoambientales: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Volumen 61 (2): p. 185-197.
- Arkell, W.F., Furnish, W.M., Bernhard, K., Miller, A.K., Moore, R.C., Schindewolf, O.H., Sylvester-Bradley, P.C., Wrigth, C.W., 1956. Cephalopoda Ammonoidea, in Moore, R.C., (Ed.), 1956, *Treatise on invertebrate paleontology Part L, Mollusca 4*, Geological Society of America and University of Kansas Press: 490.
- Batists, M., Jacobs, P., 1996, *Geology of Siliciclastic Shelf Seas: Geological Society Special Publication No. 117*, Published by the Geological Society, 345 p.
- Begon M.J., Harper, L., Townsend, C.R., 1989, *Ecology, Individuals, Populations and Communities: N.Y., Wiley and Sons*, 876 p.
- Blau, J., Meister, C., 2000, Upper Sinemurian Ammonite Successions Based on 41 Faunal Horizons: an Attempt at Worldwide Correlation. *Geo-Research Forum: Transtech Publications*, Switzerland, 6, p. 3-12.
- Blau, J., Meister, C., Schmidt-Effing R., Schlatter, R., 2001, Ammonites from the Lower Jurassic (Upper Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental, Mexico), Part I, *Erbenites* n. gen., a new Asterooceratinae: *Neu Jarbuch Geologische Paläontol Mh*, 3, p. 175-183.
- Blau, J., Meister, C., Schlatter, P., Schmidt-Effing, R., 2003, Ammonites from the lower Jurassic (Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental), México Part III; *Echioceratidae: Revue Paleobiologie Geneve*, 22(1), p. 421-437.
- Blau, J., Meister, C., Schmidt-Effing, R., Villaseñor, A., 2008, A new fossiliferous site of Lower Liassic (upper Sinemurian) marine sediments from the southern sierra madreoriental (Puebla, México): Ammonite fauna biogeography and description of *Ectocentrites hillebrandti* new species: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 25, núm. 3: 402-407.
- Böse, E., 1898, Ueber Lias in México: *Deutsch. Geol. Ges., Zeitscher.*, 50, p. 168-175.
- Brett, C.E., Baird, G.C., 1986, *Comparative Taphonomy: A Key to Paleoenvironmental Interpretation Based on Fossil Preservation: PALAIOS 1*: p. 207-227.
- Burckhardt, C., 1930, Etudes synthétiques sur le Mésozoïque mexicain: *Schweiz. Palaont. Abh*, 49-50, p. 1-280.
- Calvert, S., Pedersen, T., 1993, Geochemistry of recent oxic and anoxic marine sediments: Implications for the geological record: *Marine Geology*, 113, p. 67-68.
- Cox, L.R., Newell, N.D., Boyd, D.W., Branson, C.C., Casey, R., Chavan, A., Coogan, A.H., Desachaux, C., Flemming, C.A., Haas, F., Hertlein, L.G., Kauffman, E.G., Keen, A.M., La Rocque, A.L., Mc Alester, A.L., Moore, R.C., Nutall, C.P., Perkins, B.F., Puri, H.S., Smith, L.A., Soot-Ryen, T., Stenzel, H.B., Trueman, E.R., Turner, R., Weir, J., 1969, Part N Volumen 1, *Mollusca Bivalvia: 371*, en Moore R.C. y C Teichert (Eds), *Treatise on Invertebrate Paleontology: The Geological Society of America and the University of Kansas*.

- Damborenea, S.E., Manceñido, M.O., 1979, On the paleogeographical distribution of the Pectinid Genus *Weyla* (Bivalvia, Lower Jurassic): *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 27, p. 85-102.
- Damborenea, S.E., 1987, Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 2; Superfamilia Pteriacea, Buchiacea and part of Pectinacea: *Paleontographica (A)* 199: p. 113-216, 31 figs., 2 tabs, 14 pls. Stuttgart.
- Damborenea, S.E., Manceñido, M. O., 1988, *Weyla*: Semblanza de un Bivalvo Jurásico Andino: *Memorias in extenso del V Congreso Geológico Chileno*, Santiago, 8-12 Agosto de 1988 Tomo II: p. 16-25.
- Damborenea, S.E., González-León, C. M., 1997, Late Triassic and Early Jurassic Bivalves From Sonora, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 14, núm. 2, p. 178-201.
- Damborenea, S.E., 2000, Hispanic Corridor: Its Evolution and the Biogeography of Bivalve Molluscs: *Geo Research Forum*, 6, p. 369-380.
- Damborenea, S.E., 2002, Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine paleobiogeographic units based on benthonic bivalves: *Geobios (2002) Mémoire spéciale*, 24, p. 51-71.
- Dominici, S., 2004, Quantitative Taphonomy in Sandstones from an ancient fan delta system (Lower Pleistocen, Western Emilia, Italy). *PALAIOS*. Vol. 19. (3), p. 193-205.
- Dodd, J. R., Stanton Jr., R. J., 1990, *Paleoecology Concepts and Applications*: John Wiley and Sons, New York, 502 p.
- Dueñas-García, J.C., Frís-Gonzalez, M.A., Benitez-López, J., Macedo-Palencia, R., Rodriguez-Salinas, J.J. (Compiladores), 1992, *Monografía Geologica-Minera del Estado de Hidalgo*, Consejo de Recursos Minerales, Publicación M-3e, Secretaria de Energía, Minas e Industria Paraestatal, Subsecretaria de Minas e Industria Básica, p. 26-28.
- El-Hedeny, M.M., 2007, Encrustation and Bioerosion on the Middle Miocene Bivalve Shells and Echinoids Skeletons: Paleoenvironmental implications, *Revue de Paléobiologie*, 26 (2), p. 381-389.
- Erben, H. K., 1956b, El Jurásico Inferior de México y sus Amonitas, en XX Congreso Geológico Internacional: México, Instituto de Geología, UNAM, 393, 41 Láminas, 5 mapas.
- Esquivel-Macias, C., León-Olvera, R.G., Flores-Castro, K., 2005, Caracterización de una nueva localidad fosilífera del Jurásico Inferior con Crinoides y Amonites en el centro-oriente de México (Temapá, Hidalgo): *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 22, núm. 1, p. 97-114.
- Flores-Castro, K., Ángeles-Cruz, C.A., Torres-Valencia, J.M., Armstrong-Altrin, J.S., Esquivel-Macias, C., 2006, Pristane/Phytane ratio in Sinemurian siliciclastic Rocks from the Huayacocotla Group; State of Hidalgo, Mexico: *Latin American Association of Organic Geochemistry*, 10.
- Flores-Castro, K., Ángeles-Cruz, C.A., Hernández-Hernández, A., Gibson, R., Ramírez-Cardona, M., Armstrong-Altrin, J.S., Esquivel-Macias, C., 2008, Condiciones de hipersalinidad, Anoxia y Naturaleza del Protolito en Rocas Jurásicas de la Región de Molango, Hidalgo (México): Interpretación con Biomarcadores: *Latin American Association of Organic Geochemistry*.
- Gelpi, V., Schneider, H., Mann, J. Oró, J., 1970, Hydrocarbons of Geochemical Significance in Microscopic Algae: *Phytochemistry*, V. 9, p. 603-612.
- Hölder, H. 1979. Jurassic. in Berggren, W.A., Boucot, A.J., Glaessner, M.F., Hölder, H., House, M.R., Jaanusson, V., Kauffman, E.G., Kummel, B., Müller, A.H., Norris, A.W., Palmer, A.R., Papp, A., Ross, C.A., Ross, J.R.P., Van Couvering, J.A., 1979, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction, Fossilization (Taphonomy) Biogeography and Biostratigraphy*. The Geological Society of America: 402.
- Huerta-Díaz, M.A., Morse, J.W., 1992, Pyritización of trace metals in anoxic marine sediments: *Geochim. Cosmochim. Acta*, 56, p. 2681-2702.
- Imlay, R.W., Cepeda, E., Álvarez, M., Díaz-González, T., 1948, Stratigraphic relations of certain Jurassic formations in eastern Mexico: *American Association of Petroleum Geologist Bulletin*, 32(9), p. 1750-1761.
- Kowalewsky, M., Flessa, K.W., Hallman, D.P., 1995. Ternary Taphograms: Triangular Diagrams Applied to Taphonomic Analysis. *PALAIOS* 10: p. 478-483.
- López-Ramos, E., 1979, *Geología de México*, Tomo II, 2ª edición, p. 291-342.
- Lowenstam, H. A., 1963, Biologic Problems relating to the composition and Diagenesis of Sediments: in *The earth sciences, problems and progress in current research*, Donnelly, T.W. (ed.), Rice University Semmcenten. Publications, Chicago University Press (Chicago), p. 137-195..
- MacKenzie, W.S., Adams, A.E., 1994, *A Colour Atlas of Rocks and Minerals in Thin Section*. Manson Publishing, Seventh Impression: 192.
- Martin, R.E. 1999. *Taphonomy: A process approach*. Cambridge University Press., Cambridge Paleobiology Series 4. N.Y.: 509.
- Meister, C., Blau, J., Schlatter, R., Schmidt-Effing, E., 2002, Ammonite from the Lower Jurassic (Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental, México). Part II: Phylloceratoidea, Lytoceratoidea, Schloteimiidae, Arietitinae, Oxinoticeratidae, and Eoderoceratidae: *Revue Paleobiologie, Genève*, 21(1), 391-409.
- Meldahl, K.H., 2000, Shells, Taphonomy, en Briggs, D.E.G., Crowther, P.R. (Eds.), 2000, *Paleobiology II*, Blackwell Publishing, 262-264.

- Mendoza-Rosales, C., Arellano-Gil, J., Silva-Romo, G., 1992, Nuevas localidades del contacto transicional de las formaciones Huizachal y Huayacocotla, en Convención Geológica Nacional 11: Veracruz, Ver., México, Sociedad Geológica Mexicana, 121.
- Müller, A.H. 1979. Fossilization (Taphonomy), in Berggren, W.A., Boucot, A.J., Glaessner, M.F., Hölder, H., House, M.R., Jaanusson, V., Kauffman, E.G., Kummel, B., Müller, A.H., Norris, A.W., Palmer, A.R., Papp, A., Ross, C.A., Ross, J.R.P., Van Couvering, J.A., 1979, Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction, Fossilization (Taphonomy) Biogeography and Biostratigraphy. The Geological Society of America: 60-61.
- Olóriz, F., Reolid, M., Rodríguez-Tovar, F.J., 2006, Taphonomy of fossil macro-invertebrate assemblages as a tool for ecostratigraphic interpretation in Upper Jurassic shelf deposits (Prebetic Zone, Southern Spain). *Geobios* 41, p. 31-42.
- Parsons-Hubbard, K., 2005, Molluscan Taphofacies in Recent Carbonate Reef-Lagoon System and their Application to Sub-Fossil Simples from Ref-Cores. *PALAIOS* 20(2), p. 175-191
- Pettijohn, E. J., 1975, *Sedimentary Rocks*. Harper and Row International Edition, Third Edition, New York: 628.
- Schlatter, R., Schmidt-Effing, R., 1984, Bioestratigrafía y fauna de amonites del Jurásico Inferior (Sinemuriano) del área de Tenango de Doria (Estado de Hidalgo, México), en 3er. Congreso Latinoamericano Paleontología: Oaxtepec, Mor., México, Instituto de Geología, UNAM, Memorias, p. 154-156.
- Schmidt-Effing, R., 1980, The Huayacocotla Aulacogen in Mexico (Lower Jurassic) and the origin of the Gulf of México, In: *The Origin of the Gulf of Mexico and the early opening of the central North Atlantic*, Proceedings of a Symposium: Baton Rouge, L.A., USA, Pilger, R.H., Jr. (ed.), p. 79-86.
- Speyer, S.E., Brett, C.E., 1986, Trilobite Taphonomy and Middle Devonian Taphofacies. *PALAIOS* 1: 312-327.
- Tissot, B.P., Welte, D.H., 1984, *Petroleum Formation and Occurrence*. Springer Verlag, New York.
- Tucker, M.E., 2003, *Sedimentary Petrology*. Third edition. Blackwell Publishing, USA: 262.
- Westermann G.E.G., 1996, Ammonoids Life and Habitat. in Landman, N.H., Tanabe, K., Davis, R.A. (Eds.), 1996, *Ammonoid Paleobiology*, Plenum Press, New York, 857 p.
- Westermann, G.E.G., 2000a, Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order. *PALAEO*. 158, p. 1-13.
- Westermann, G.E.G., 2000b, Marine faunal realms of the Mesozoic: Review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature. *PALAEO* 163, p. 49-68.
- Westermann, G.E.G., 2004, *The Jurassic of the Circum-Pacific. World and Regional Geology* 3, Cambridge University Press, p. 100-101.
-

REVISIÓN DE LA APLICACIÓN DE LA TAFONOMÍA A LOS INVERTEBRADOS BENTÓNICOS MARINOS (SIN INCLUIR ARTRÓPODOS)

Ma. Catalina Gómez Espinosa¹, Blanca E. Buitrón Sánchez²

Resumen

Se revisaron los trabajos publicados sobre tafonomía en revistas de circulación internacional y libros especializados donde se trata sobre diversos aspectos tafonómicos aplicados a los invertebrados marinos, tanto fósiles como recientes.

La revisión de los principales temas tafonómicos fueron sobre la necrólisis, biostratinomía, fosildiagénesis, tafofacies, grados tafonómicos, resolución temporal y fidelidad del registro fósil de invertebrados bentónicos marinos. Se consideraron siete taxa principales, con excepción de los artrópodos. El phylum Mollusca resultó ser el más representativo y el phylum Bryozoa el menos referido. En cuanto a los temas tafonómicos los más estudiados fueron la biostratinomía, la resolución temporal de las acumulaciones, la necrólisis (phylum Echinodermata) y menormente la fosildiagénesis porque es más del campo de la sedimentología y la petrología.

Palabras clave: Bentos, Invertebrados, Revisión, Tafonomía.

Abstract

Taphonomic topics on marine invertebrates, fossil and recent, were reviewed in papers of international magazines and specialized books.

The principal topics of taphonomy applied in marine invertebrates are necrosis, biostratinomy, fossilization, taphofacies models, taphonomic grades, time-averaging, and fidelity in the fossil record. It was considered seven principal taxa, Mollusca has been the phylum more studied than the Bryozoa has been the less cited.

Biostratinomy and time-averaging of the assemblages were the topics more studied, while the necrosis has been studied basically for the Echinodermata. Fossilization is the field less studied possibly because is more a sedimentologic and petrologic topic.

Key words: Benthos, Invertebrates, Review, Taphonomy.

Introducción

El término tafonomía fue definido por Efremov (1940) como el estudio de la transición de los restos animales de la biosfera a la litosfera, en un principio se le ubicó como una subdisciplina de la Paleoecología; fue en la década de 1970 cuando empezó a desarrollarse como una disciplina con identidad propia, dentro de las ciencias naturales y a partir de 1980, se inicia el auge de los estudio de tipo tafonómico. Behrensmeier y Kidwell (1985) definen entonces a la Tafonomía como “el estudio de los procesos de preservación y como éstos afectan la información del registro fósil”.

En los últimos años, los tafónomos han incrementado sus estudios enfocándose en la variación cuantificativa y los

probables daños “posmortem” entre diferentes ambientes, con la finalidad de mejorar la calidad de la interpretación paleoambiental considerando el estado de preservación de los restos orgánicos, los probables patrones de daño y el tipo de concentraciones esqueletales (Kidwell, *et al.*, 2001), orientados hacia los análogos modernos como medio de identificación y cuantificación de los procesos.

Los temas que recurrentemente se estudian en esta disciplina son la identificación de procesos específicos que dejan marca en los restos orgánicos (firmas tafonómicas y tafofacies), las circunstancias que preservan algunas especies y otras no en un conjunto fósil (representatividad y fidelidad), el transporte de los restos orgánicos y la cantidad de tiempo representado en un único conjunto fósil (tiempo promedio), (Behrensmeier, 1984).

Enfoques Tafonómicos

Algunos artículos teóricos han tenido como objetivo desarrollar la metodología e infraestructura conceptual de la disciplina (Behrensmeier y Kidwell, 1985; Brett

1. Unidad Académica de Procesos Oceánicos y Costeros, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Ciudad Universitaria, 04510, México, D.F.
Email: catalina@cmarl.unam.mx

2. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Ciudad Universitaria, Copilco, 04510, México, D.F.
Email: blancab@unam.mx

y Baird, 1986; Fernández-López, 1991, 2000, 2004; Kowalewski, 1997; Moore y Norman, 2009), sin embargo aun no se cuenta con modelos universalmente aplicables (Kowalewski, 1997).

Se ha caracterizado y desarrollado el concepto de “tafacies” (Speyer y Brett, 1986; Tinsan, *et al.*, 1992) para reconocer el daño cualitativo o “firma tafonómica” (Davies *et al.*, 1989b), los “grados tafonómicos” como método para describir la calidad bioestratinómica de los fósiles en una facies particular (Brandt, 1989), los “tafogramas ternarios” como un método de representación gráfica (Kowalewski, *et al.*, 1995), y el “modelo tafonómico recíproco” para evaluar la intensidad de los agentes tafonómicos y los grados de retrabajo y bioturbación que determinan la calidad del registro fósil (Kowalewski, 1997), y se han caracterizado los patrones de acumulación de organismos bentónicos y sus consecuencias en los procesos de concentración (Kidwell, 1986a).

El análisis de tipo “Bootstrap” se ha aplicado a tafonomía comparada (Gahn y Baumiller, 2004), y la técnica de análisis de vecinos próximos (Neighbor proximity analysis, NPA) para calcular la asociación espacial en organismos sésiles (Leighton y Schneider, 2004), también se han utilizado métodos numéricos (Powell, *et al.*, 1989) y técnicas estadísticas multivariadas (Meldahl y Flessa, 1990) para definir tafofacies.

Finalmente se ha considerado la generación de patrones ecológicos influenciados por el taxa a estudiar (Kidwell, *et al.*, 2001; Lazo, 2004; Behrensmeyer, *et al.*, 2005), el tamaño de los ejemplares (Kidwell, 2002; Kowalewski y Hoffmeister, 2003), el número de operadores que recolecta y evalúa las muestras (Rothfus, 2004), el tamaño de la muestra estudiada (Kidwell, *et al.*, 2001; Lockwood y Chastant, 2006) y el método de recolecta utilizado (Spamer, 1983).

Los estudios tafonómicos en invertebrados bentónicos marinos se han utilizado como herramienta para estimar la fidelidad del registro fósil (Kidwell y Bosence, 1991; Jiménez y Braga, 1993; Behrensmeyer, *et al.*, 2000; Cozar, 2002; Krause, Jr., 2004; Yesares-García y Aguirre, 2004), tanto en fidelidad espacial (Fürsich y Flessa, 1987; Leighton y Schneider, 2004) como en composición taxonómica (Tomasovych, 2006), para reconocer concentraciones autóctonas, alóctonas o paraautoctonas (Kidwell y Bosence, 1991; Jimenez y Braga, 1993; Cozar, 2002; Krause, Jr., 2004; Yesares-García y Aguirre, 2004), para saber qué factores afectaron la preservación fósil, ya sean extrínsecos (Kidwell y Bosence, 1991; Zuschin *et al.*, 2000; Kidwell, 2001; Tomasovych, 2004a) o intrínsecos (Meyer *et al.*, 1989; Pandolfi y Greenstein, 1997; Best y Kidwell, 2000b; Greenstein y Pandolfi, 2003; Zuschin *et al.*, 2003; Lazo, 2004), y para evidenciar lo inadecuado e imperfecto del registro fósil (Gilinsky y Bennington, 1994), así como para hacer extrapolaciones de la biodiversidad original en un conjunto fósil (Cherns *et al.*, 2008; Kidwell y Rothfus, 2010).

La diferencia de grados tafonómicos se ha aplicado para conocer la resolución temporal (Flessa, 1993; Martin, *et al.*, 1996; Walker y Goldstein, 1999), la reconstrucción de los ambientes de depósito (Kidwell, 1985; Norris, 1986; Fürsich y Aberhan, 1990; Speyer y Brett, 1986; Moffat y Bottjer, 1999), y también en la crono-litoestratigrafía (Kidwell, 1985; Norris, 1986; Fürsich y Aberhan, 1990).

En sedimentología los estudios bioestratinómicos sirven para identificar eventos deposicionales (Kondo, 1997) y para interpretar la dirección de flujo de las paleocorrientes (Johnson, 1957; Lever, 1958; Lever *et al.*, 1964).

La caracterización de tafofacies se ha enfocado al desarrollo de firmas tafonómicas para utilizarlas en interpretaciones paleoambientales (Davies, *et al.*, 1989 a, b; Staff y Powell, 1990; Brachert *et al.*, 1998), interpretaciones paleoecológicas (Brett y Baird, 1986; Davies, *et al.*, 1989 a,b; Staff y Powell, 1990; Meldahl y Flessa, 1990; Feige y Fürsich, 1991; Kowalewski, *et al.*, 1994; Cuttler, 1995; Nebelsick, 1999 a,b; Best y Kidwell, 2000b; Callender *et al.*, 2002; Staff *et al.*, 2002; Oloriz *et al.*, 2002; Cózar, 2003; Yésares-García y Aguirre, 2004) y en la interpretación de gradientes ambientales (Brett y Baird, 1986; Davies *et al.*, 1989 a; Powell, *et al.*, 1989; Feige y Fürsich, 1991; Kowalewski, *et al.*, 1994; Nebelsick, 1999 a, b; Dominici, 2001; Parson-Hubard, 2005).

Los estudios y experimentos de actuaotafonomía se utilizan como análogos modernos con el fin de comparar los estados de preservación de los organismos actuales con los organismos fósiles (Fürsich y Flessa, 1987; Meldahl y Flessa, 1990; Nebelsick, 1992, 1999 a,b; Feige y Fürsich, 1991; Flessa *et al.*, 1993; Murray y Alve, 1999a; Zuschin, *et al.*, 2000; Best y Kidwell, 2000a,b; Kidwell *et al.*, 2001; Kidwell, 2002; Zuschin y Stanton, Jr., 2001, 2002; Tomasovych, 2004 a,b) para entender la distorsión preservacional (Lawrence, 1968; Cummins *et al.*, 1986; Fürsich y Flessa, 1987), para explicar la información perdida en el registro fósil, de acuerdo a pérdidas y ganancias tafonómicas que afecten la representatividad (Walker y Carlton, 1995) y correlacionar gradientes ambientales (Powell, *et al.*, 1989; Meldahl y Flessa, 1990; Staff y Powell, 1990; Nebelsick, 1999 a,b).

La tafonomía ha sido determinante para estimar los efectos de la resolución temporal o tiempo promedio (“time-averaging”), como factor importante en las propiedades a nivel de comunidad (Flessa *et al.*, 1993;

Flessa y Kowalewski, 1994; Kidwell y Bosence, 1991; Olszewski y West, 1997; Meldahl, *et al.*, 1997; Kowalewski, *et al.*, 1998; Glenn-Sullivan y Evans, 2001; Carroll, *et al.*, 2003) para discernir si un conjunto de fósiles refleja la realidad biótica o es la respuesta a procesos tafonómicos, considerando las consecuencias negativas de la resolución temporal y la calidad del registro fósil (Fürsich y Aberhan, 1990; Kidwell, 1993; Kidwell y Bosence, 1991; Kowalewski, 1996) y la generación de falsos patrones (Kowalewski, 1996).

En la figura uno se puede apreciar de manera general el porcentaje de representatividad de trabajos por temas tafonómicos (Figura 1).

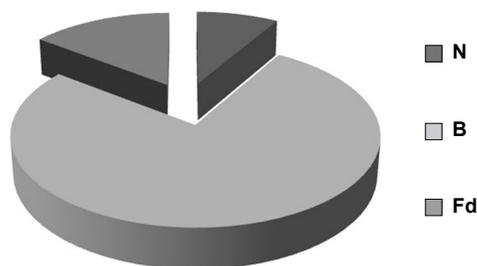


Figura 1. Representatividad porcentual de acuerdo a las subdivisiones tafonómicas. N, necrosis, B, biostratinomía, Fd, fosildiagénesis.

Estimación Por Taxa

Los estudios concernientes con las distribuciones a gran escala de tafofacies han sido realizados para faunas bentónicas completas y para elementos faunísticos específicos (Brett y Baird, 1986; Fürsich y Flessa, 1987; Davies *et al.*, 1989 a,b; Meldahl y Flessa, 1990; Staff y Powell, 1990; Feige y Fürsich, 1991; Jiménez y Braga, 1993; Callender, *et al.*, 1994; Kowalewski, *et al.*, 1994) y las firmas tafonómicas se han documentado para grupos bentónicos muy variados (equinoides, Nebelsick, 1999 a,b; crinoides Llewellyn y Messing, 1993; corales Pandolfi y Greenstein, 1997, Perry, 2006; briozoarios, Smith y Nelson, 1994; foraminíferos, Martin y Lindell, 1991). Los moluscos han sido el grupo más estudiado, seguido por los equinodermos y en menor cantidad los foraminíferos y braquiópodos, siendo las esponjas y los briozoarios los menos representados dentro de estos estudios (Figura 2).

Mollusca

Los restos de moluscos han recibido mayor atención, siendo principalmente los gasterópodos y los bivalvos objeto de numerosos estudios tafonómicos (Davies *et al.*, 1989 a,b; Staff y Powell, 1990; Meldahl y Flessa, 1990; Callender

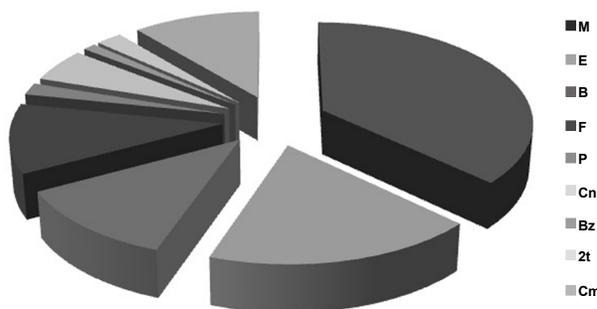


Figura 2. Representatividad de estudios tafonómicos por taxa. M, Moluscos, E, Equinodermos, B, Braquiópodos, F, Foraminíferos, P, Porifera, Cn, Cnidaria, Bz, Bryozoa, 2t, Dos taxa, Cm, Comunidades

et al., 1994; Kowalewski, *et al.*, 1994, 1995; Cutler, 1995; Meldahl, 1997; Aguirre y Farinati, 1999; Best y Kidwell, 2000a,b; Kidwell *et al.*, 2001; Aguirre *et al.*, 2011).

Dentro de los múltiples estudios aplicados a este taxón se tiene la prueba de sensibilidad de las firmas tafonómicas al muestreo en la generación de tafofacies, (Kidwell, *et al.*, 2001), la caracterización de tafofacies (Callender y Powell, 1994; Callender, *et al.*, 2002), los análisis bioestratinómicos cuantitativos (Davies *et al.*, 1989 b), el estudio de la degradación tafonómica (Clark II, 1999), así como el sesgo en la preservación (Lazo, 2004; Zuschin y Stanton, Jr. 2001, 2002) y fidelidad del registro fósil (Walker y Carlton, 1995; Lockwood y Chastant, 2006).

Los efectos de la resolución temporal en los moluscos está ampliamente documentada (Kidwell y Bosence, 1991; Flessa *et al.*, 1993; Flessa y Kowalewski, 1994; Kidwell y Flessa, 1995; Meldahl, *et al.*, 1997; Kowalewski, *et al.*, 1998; Behrensmeyer *et al.*, 2002; Zuschin y Stanton, Jr., 2002; Kosnik, *et al.*, 2009; Krause, *et al.*, 2010), así como su utilidad en reconstrucciones sedimentológicas (Nichols, *et al.*, 1978; Beckvar y Kidwell, 1988; Kondo, 1997; Tomasovych, *et al.*, 2006), paleoambientales y paleoecológicas (Jiménez y Braga, 1993; Allmon, *et al.*, 1995; Cutler, 1995; Zuschin y Stanton, Jr., 2002; Cantalamessa, *et al.*, 2005), y en la interpretación de la dirección de las paleocorrientes (Johnson, 1957; Lever, 1958; Lever, *et al.*, 1964).

Echinodermata

Se ha propuesto que los equinodermos ofrecen ventajas inherentes para estudios tafonómicos debido a que su endoesqueleto se compone de múltiples partes (Donovan, 1991), puesto que los fragmentos pueden ser más sensitivos que los especímenes completos a la comparación de procesos tafonómicos y son muy útiles para discernir patrones ecológicos (Perry, 1996; Brachert, *et al.*, 1998), aunque esto implica también limitaciones tafonómicas del registro fósil cuando se trata de estimar el número de

individuos (Gilinsky y Bennington, 1994). En algunos trabajos se ha estudiado el proceso de fragmentación en sí mismo y en otros se ha usado como base para comparaciones (Kidwell y Baumiller, 1990; Greenstein, 1991; Gordon y Donovan, 1992; Ausich y Baumiller, 1993; Lewellyn y Messing, 1993; Baumiller, *et al.*, 1995; Nebelsick, 1999 b). Hay un gran número de estudios concernientes a clases específicas de equinodermos y a los procesos tafonómicos que los afectan.

En los equinodermos se ha realizado tafonomía descriptiva (Donovan y Gordon, 1993; Sumrall, 2001; Donovan y Clements, 2002; Cornell, *et al.*, 2003; Twichett, *et al.*, 2005; Wetzel y Meyer, 2006), comparación del potencial de preservación (Meyer *et al.*, 1989), caracterización de grados tafonómicos, tafofacies (Nebelsick, 1999 a,b) y gradientes ambientales (Ausich y Sevastopulo, 1994; Kroh y Nebelsick, 2003; Gahn y Baumiller, 2004). Se ha usado la tafonomía como herramienta para reconstrucciones morfológicas y funcionales (Baumiller y Hagdorn, 1995), y para discutir si lo que se observa en el registro fósil es reflejo de restricciones paleoambientales (Dornbos y Botjer, 2001) o patologías (Schneider, 1989), o si es el resultado de procesos tafonómicos. En el campo de la actuotafonomía se han llevado a cabo experimentos para entender la descomposición y la desarticulación en este taxón (Kidwell y Baumiller, 1990; Greenstein, 1991; Ausich y Baumiller, 1993; Baumiller, *et al.*, 1995). La resolución temporal en los equinodermos no ha sido estimada. Entre los equinodermos el grupo más investigado ha sido el de los crinoides, existiendo una sola investigación sobre bioestratinomía y fidelidad espacial de los helicoplacoides.

Brachiopoda

Este grupo al igual que el de los moluscos ha sido utilizado frecuentemente, se han realizado consideraciones tafonómicas respecto a la resistencia mecánica y desarticulación de las valvas (Sheehan, 1978; Alexander, 1990), a la influencia de la ornamentación y estructura en los patrones de fractura que experimentan (Alexander, 1989; Tomasovych y Rothfus, 2005), y en su función hidrodinámica dependiendo de la forma de las valvas (Noble y Logan, 1981; Alexander, 1986, 1989; Alexander y Gibson, 1993; Savarese, 1994; Messina y LaBarbera, 2004). También se han realizado reconstrucciones de tafofacies (Tomasovych, 2004b) y se ha incluido temas sobre tafonomía descriptiva (Feldman, 2005).

Además se ha considerado la fidelidad del conjunto fósil (Krause, Jr., 2004; Tomasovych y Rothfus, 2005) y su resolución temporal (Olsewski y West, 1997; Carroll, *et al.*, 2003).

Rhizopoda Foraminiferida

Para foraminíferos bentónicos fósiles existen pocos trabajos, se ha estudiado el daño bioestratinómico por depredadores en fusulinidos (Hageman y Kaesler, 2002), y se ha caracterizado la bioestratinomía y fosildiagénesis de fusulinidos (Hageman, *et al.*, 2004), y la diagénesis de endotíridos (Cozar, 2003), y existe un trabajo sobre las microfacies de foraminíferos bentónicos (Reolid, *et al.*, 2007).

En actuotafonomía se ha investigado su bioestratinomía (Murray y Alve, 1999a, b; Richardson-White y Walker, 2011) en relación al transporte y la resedimentación (Holcova, 1999). Se ha estudiado ampliamente la influencia de la resolución temporal en conjuntos de estos organismos (Kotler, *et al.*, 1992; Martin, 1993; Glenn-Sullivan y Evans, 2001) y su relación con la fidelidad en el registro fósil (Martin y Wright, 1988; Martin y Liddell, 1991; Murray y Alve, 1999b). Se han caracterizado modelos de tafofacies (Kotler, *et al.*, 1992) con aplicación a interpretaciones paleoecológicas (Jorissen y Wittling, 1999; Glenn-Sullivan y Evans, 2001; Gutterres-Vilela, 2003).

Coelenterata Anthozoa

Los estudios tafonómicos en corales se han utilizado para determinar la intensidad de la energía del ambiente (Greenstein y Pandolfi, 2003; Perry y Smithers, 2006) y para delinear zonas batimétricas relacionándolas con ambientes y subambientes (Perry, 1996, 1998; Pandolfi y Greenstein, 1997; Greenstein y Pandolfi, 2003). Se encontró un solo estudio sobre la bioestratinomía y fosildiagénesis de corales rugosos (Rodríguez, 2004), y otro que caracteriza las firmas tafonómicas de los corales en zonas de turbidez (Perry y Smithers, 2006).

La resolución temporal ha recibido menos atención en ambientes carbonatados, por lo que es poco estudiada en arrecifes coralinos (Scoffin, 1992; Greenstein y Pandolfi, 2003; Pandolfi y Greenstein, 1997; Zuschin *et al.*, 2000), siendo escasos los estudios de esta índole con estimación cuantitativa de la diversidad (Edinger, *et al.*, 2001). La información tafonómica de los endolitos activos y pasivos se ha usado como herramienta para estudiar de forma indirecta el ambiente de crecimiento de los corales fósiles (Scoffin y Bradshaw, 2000).

Porifera

Se ha interpretado la bioestratinomía de estromatoporoideos en relación a la sedimentación y turbulencia (Kershaw, 1990) y hay dos trabajos más sobre bioestratinomía de esponjas (Olóriz, *et al.*, 2003; Reolid, 2007); la Clase Stromatoporoidea se han utilizado para

realizar interpretaciones paleoambientales en bancos carbonatados y arrecifes (Kershaw y Brunton, 1999), comparando las tafofacies de los estromatoporoides con las de los arrecifes coralinos actuales. También se han estudiado las microtafofacies en espongiolíticos (Reolid y Gaillard, 2007).

Bryozoa

En los briozoarios se ha estudiado la bioestratinomía (Smith y Nelson, 1994) y se han caracterizado los gradientes tafonómicos (Anstey y Rabbio, 1989).

Coocurrencia de dos taxa

La comparación de firmas y grados tafonómica entre taxa coocurrentes se ha realizado entre bivalvos y foraminíferos (Martín, *et al.*, 1996), en tanto que la fidelidad cuantitativa de un conjunto bentónico marino se ha estimado entre braquiópodos y moluscos (Kowalewski, *et al.*, 2003) y el grado de frecuencias de perforación se ha comparado entre asociaciones recientes de moluscos y braquiópodos (Simoes *et al.*, 2007).

Comunidades bentónicas

Han sido varios los autores interesados en el estudio del comportamiento de las partes duras de invertebrados bentónicos, así como en la utilidad de la tafonomía para evaluar las diferencias de conservación entre diferentes grupos de organismos (Brett y Baird, 1986). La convergencia ecológica entre los ecosistemas bentónicos actuales y los ecosistemas paleozoicos poscámbricos ha sido utilizada para comparar el potencial de preservación y la representatividad paleoecológica (McKinney, 2003). Se han investigado las consecuencias de la sedimentación por tormentas o tempestades en organismos bentónicos (Boyajian y Thayer, 1995; Davies *et al.*, 1989b; Nebelsick y Kroh, 2002), y el transporte en invertebrados de fondo suave (Olsewski y West, 1997). Se han establecido modelos tafonómicos reconociendo patrones en comunidades epibentónicas marinas (Zuschin, *et al.*, 1999) y tafofacies para correlacionarlas en contexto paleoecológico (Malinky y Heckel, 1998) y dinámica deposicional (Dominici, 2001), caracterizando la distribución espaciotemporal de fósiles de acuerdo a variables paleoambientales en patrones estratigráficos (Webber, 2005), y dependencia e interdependencia de especies para definir tipos de paleocomunidades (Olsewski y Patzkowsky, 2001). La resolución temporal y los relojes tafonómicos en sistemas marinos han sido ampliamente explorados (Fürsich y Aberhan, 1990; Flessa, *et al.*, 1993; Flessa y Kowalewski, 1994; Meldahl, *et al.*, 1997; Kowalewski, *et al.*, 1998).

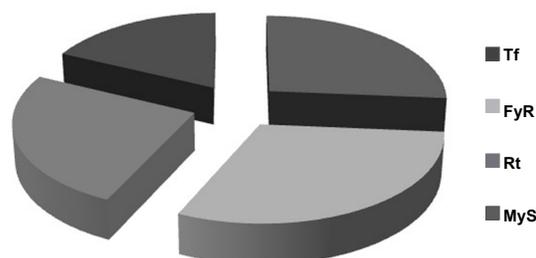


Figura 3. Representatividad porcentual por tipo de enfoque tafonómico. Tf, tafofacies, FyR, fidelidad y representatividad, Rt, resolución temporal, MyS métodos y simulaciones

Las investigaciones tafonómicas subdivididas de acuerdo a aspectos de investigación fundamentales como son necrólisis, bioestratinomía, fosildiagénesis, tafofacies, fidelidad, tiempo promedio, resolución espacial y metodología y simulaciones tafonómicas con respecto a los taxa se presenta en la tabla anexa. En esta puede observarse que la mayor cantidad de trabajos se centra en estudios sobre la bioestratinomía de los organismos bentónicos, siendo muy importante en los moluscos la estimación de la resolución temporal en los moluscos y la necrólisis en los equinodermos, y muy pocos los métodos y simulaciones en todos los taxa (Figura 2 y 3).

En la Tabla 1 se encuentran enlistados los estudios por tipo de organismo y enfoque tafonómico.

Conclusiones

Las investigaciones tafonómicas al enfocar los problemas de la representatividad del registro fósil hacia los patrones evolutivos y eventos biológicos importantes en la historia de la tierra (radiaciones y extinciones), ayuda a la reconstrucción de la diversidad a través del tiempo y al entendimiento de los patrones biológicos actuales.

Los estudios tafonómicos en invertebrados bentónicos marinos son extensos y variados, sin embargo hay un sesgo en las investigaciones que se inclina hacia los organismos macroscópicos con exoesqueleto carbonatado, principalmente moluscos (gasterópodos y bivalvos), de los cuales se ha caracterizado la bioestratinomía y fosildiagénesis. Los braquiópodos aun contando con valvas han sido objeto de menor número de estudios, por lo que debería ponerse más atención a ellos ya que a pesar de contar con una menor representación en ambientes actuales fueron organismos dominantes durante el Paleozoico. Otro taxón ampliamente estudiado es el de los equinodermos en donde se ha puesto énfasis en la necrólisis como generadora de patrones bioestratinómicos. En tanto que los foraminíferos y corales han sido objeto principalmente de estudios actuotafonómicos. Los demás taxa de invertebrados bentónicos marinos considerados en este escrito cuentan con una representatividad mínima en la investigación tafonómica, siendo los briozoarios los menos representados

Tabla Anexa. Listado de los estudios por tipo de organismo y enfoque tafonómico.

Taxa	Necrólisis	Biostratonomía	Fosildiagénesis	Tafocias, grados y firmas tafonómicas	Fidelidad y representatividad	Resolución temporal	Métodos y simulaciones
Mollusca	Best, <i>et al.</i> , 1999; Clark, 1999; Clark II, 1999; Walker, 1990.	Aguirre y Farinati, 1999; Aguirre <i>et al.</i> , 2011; Allmon, <i>et al.</i> , 1995; Baumiller, <i>et al.</i> , 2010; Beckvar y Kidwell, 1988; Best y Kidwell, 1989, 1995, 2000a,b; Boyajian y Thayer, 1995; Cutter, 1995; Cantalamessa, 2005; Cherno, <i>et al.</i> , 2008; Davies, <i>et al.</i> , 1989; Feige y Fürsich, 1991; Flessa, <i>et al.</i> , 1992; Fürsich y Flessa, 1987; Fürsich, <i>et al.</i> , 2009; Glover y Kidwell, 1993; Gómez-Espinosa, <i>et al.</i> , 2010; Gordillo, 2007; Hauser, <i>et al.</i> , 2008; Ishokawa y Kase, 2007; Jiménez y Braga, 1993; Johnson, 1957; Kidwell, 2008; Kidwell y Rothfus, 2010; Kosnik, <i>et al.</i> , 2009; Kondo, 1997; Lazo, 2007; Lever, 1958; Lever, <i>et al.</i> , 1964; ; Lescinsky y Edinger, 1996; Lescinsky <i>et al.</i> , 2002; López-Martínez, y Rojas-Consuegra, 2008; Meldahl y Cuttler, 1992; Nehm y Hickman, 2008; Palmovist, 1991; Parras y Casadio, 2005; Powell, <i>et al.</i> , 2008, 2010, 2011; Zuschin y Stanton, Jr., 2001, 2002; Sakakura, 2002; Sawyer y Zuschin, 2011; Schneider-Storz, <i>et al.</i> , 2008; Smith, 2008; Sorensen y Surliyk, 2011; Yocheelson y Copeland, 1974; Zuschin y Stachowitsch, 2007; Zuschin, <i>et al.</i> , 1999, 2003.	Best, <i>et al.</i> , 1999; Behrensmeier, <i>et al.</i> , 2005; Gómez-Espinosa, <i>et al.</i> , 2010; Palmovist, 1991; Szczepanik y Sawlowicz, 2008.	Callender y Powell, 1994; Callender, <i>et al.</i> , 1994, 2002; Davies, <i>et al.</i> , 1989 b; Hauser, <i>et al.</i> , 2008; Powell, <i>et al.</i> , 2010, 2011; Kidwell, <i>et al.</i> , 2001; Kowalewski, <i>et al.</i> , 1994; Meldahl y Flessa, 1990; Norris, 1986; Parson-Hubbard, 2005; Simoes y de Freitas Torrello, 2003.	Beckvar y Kidwell, 1988; Behrensmeier, <i>et al.</i> , 2000; Behrensmeier, <i>et al.</i> , 2005; Cherno, <i>et al.</i> , 2008; Flessa, <i>et al.</i> , 2008; Flessa, Kidwell y Flessa, 1995; Kidwell y Rothfus, 2010; Kowalewski, <i>et al.</i> , 2009, 1998; Lockwood y Chastant, 2006; Meldahl, <i>et al.</i> , 1997; Smith, 2008; Walker y Carlton, 1995; Zuschin y Stanton, Jr. 2001; Zuschin, <i>et al.</i> , 2000, 2005.	Kidwell y Bosenice, 1991; Davies <i>et al.</i> , 1989; Flessa y Kowalewski, 1994; Flessa, 1993; Flessa, <i>et al.</i> , 1993; Kidwell, 1998; Kosnik, <i>et al.</i> , 2009, 2008; Kowalewski, 2004; Lazo, 2004; Meldahl, <i>et al.</i> , 1997; Powell, 2008; Tomaszewski, 2004; Walker y Carlton, 1995.	

Tabla Anexa. Listado de los estudios por tipo de organismo y enfoque tafonómico. (continuación)

Taxa	Necrólisis	Biostratinomía	Fosildiagénesis	Tafofacies, grados y firmas tafonómicas	Fidelidad y representatividad	Resolución temporal	Métodos y simulaciones	
Echinodermata	Ausich y Baumiller, 1993; Baumiller y Hagdorn, 1995; Baumiller, 1995; Baumiller, Kidwell y Baumiller, 1990; Schneider, 1989.	Ausich y Sevastopulo, 1994; Ausich, et al., 2002; Banno, 2008; Carter y McKinney, 1992; Cornell, et al., 2003; Deline, 2008; Donova, 1991, 1997; Donovan y Clements, 2002, 2001; Nebelsick, 2001; Nebelsick, Donovan y Gordon, 1993; Dornbos y Boijjer, 2001; Gordon y Donovan, 1992; Greenstein, 1989, 1991; Donovan y Lewis, 2010; Lin, 2009; Lin, et al., 2008; Meyer, 1990; Meyer y Meyer, 1986; Meyer, et al., 1989; Moffat y Botfjer, 1999; Nebelsick, 1999 a; Nebelsick y Kroh, 2002; Oji y Amemiya, 1998; Radwanski y Wysocka, 2001; Schneider, 1989; Sumrall, 2001; Taylor y Brett, 1996; Twitchert, et al., 2005; Wetzel y Meyer, 2006; Zamora, et al., 2008; Zátón, et al., 2007, 2008.	Ausich y Sevastopulo, 1994; Brett et al., 1997; Dornbos y Botfjer, 2001; Nebelsick, 1999 b; Taylor y Brett, 1996.	Brett, et al., 1997; Nebelsick, 1999 b.				Gahn y Baumiller, 2004.
Brachiopoda	Alexander, 1986; Sheehan, 1978.	Alexander, 1986, 1989, 1990; Alexander y Gibson, 1993; Brett, et al., 2006; Brett y Bordeaux, 1991; Chen, et al., 2010; Motchurova-Dekova, 2009; Feldman, 2005; Holland, 1988; Kowalewski, 1996; Noble y Logan, 1981; Radcliffe, 1991; Rodrigues et al., 2008; Sánchez, et al., 1991; Savarese, 1994; Shen et al., 2001; Simoes, et al., 2009; Tomasovych, 2004 a; Tomasovych y Rothfus, 2005; Tomasovych, et al., 2006; Watkins, 2000; Tomasovych y Zuschin, 2009; Zabini, et al., 2010; Zhifei Zhang, 2011.			Tomasovych y Zuschin, 2009; Zabini, et al., 2010.	Olsewski y West, 1997; Tomasovych, 2004 b, 2006.	Carroll, et al., 2003.	

Tabla Anexa. Listado de los estudios por tipo de organismo y enfoque tafonómico.

Taxa	Necrólisis	Biostratinomía	Fosildiagénesis	Tafofacies, grados y firmas tafonómicas	Fidelidad y representatividad	Resolución temporal	Métodos y simulaciones
Foraminiferida	Hageman y Kaesler, 2002; Hageman, et al, 2004; Kotler, et al, 1992; Martin y Wright, 1998.	Alve y Murray, 1997; Cozar, 2002, 2003; Denne y Gupta, 1989; Gutterres-Vilela, 2003; Hageman, et al, 2004; Holikova, 1999; Ishman y Webb, 2003; Jorissen y Wittling, 1999; Martin y Wright, 1998; Murray y Alve, 1999 a; Peebles, 1988; Reolid, 2008; Reolid et al., 2007; Richardson-White y Walker, 2011; Severin y Lipps, 1989; Shroba, 1993; Trosper y Douglas, 1986; Yordano y Hohenegger, 1998, 2002;	Cozar, 2003; Haggeman, et al, 2004.		Murray y Alve, 1999b.	Glenn-Sullivan y Evans, 2001; Martin, et al, 1995.	Kotler, et al, 1992; Richardson-White y Walker, 2011; Shroba, 1993.
Porifera		Brunton, 1999; Kershaw, 1990; Kershaw y Reolid, 2007; Reolid y Gaillard, 2007.		Olóriz, et al, 2003.			
Cnidaria Anthozoa	Scoffin y Bradshaw, 2000.	Edinger, et al, 2001; Greenstein, 2007; Greenstein y Moffat, 1996; Greenstein y Pandolfi, 2003; Pandolfi y Greenstein, 1997; Perry y Hepburn, 2008; Reolid et al., 2009; Rodriguez, 2004; Scoffin, 1992; Scoffin y Bradshaw, 2000; Westphall y Ginsburg, 1985.		Perry y Hepburn, 2008; Perry y Smithers, 2006.		Perry, 1996.	
Bryozoa		Anstey y Rabbio, 1989; Jackson y Key Jr., 2007; Smith y Nelson, 1994.					
Dos taxa		Braquiópodos y moluscos, Simoes et al., 2007; Corales y estromatoporoideos, Tapanila, et al., 2004; Moluscos y foraminíferos Walker y Goldstein, 1999.		Foraminíferos y bivalvos, Martin, et al, 1996.	Braquiópodos y moluscos, Kowalewski, 2003.	Martin, et al, 1996;	Braquiópodos y moluscos, Simoes et al., 2007; Foraminíferos y moluscos, Walker y Goldstein, 1999.
Comunidades	Kowalewski y LaBarbera, 2004.	Boyd y Newell, 1972; Brett, 1995; Bret y Baird, 1986; Dominici, 2001; McKinney, 2003; Olsewski y Patzkowsky, 2001; Olsewski y West, 1997; Olóriz, et al., 2008; Powell, et al, 1989; Moore y Norman, 2009.	Boyd y Newell, 1972.	Brachert, et al, 1998; Brandt, 1989; Olóriz et al, 2002, 2003; Speyer y Brett, 1986.	Bonuso y Bottjer, 2006; Cummins, et al, 1986; Kidwell, et al, 2001; Tomasových y Kidwell, 2009; Yésares-García y Aguirre, 2004.	Fürsich y Aberhan, 1990; Kidwell, 1986, 1993; Kidwell y Behrensmeier, 1993.	Nichols, et al, 1978; Soja, 1999.

Agradecimientos

Las autoras agradecen a las doctoras Ana Bertha Villaseñor del Instituto de Geología, UNAM, a Erika Ortiz Martínez de la Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, UNAM y al Dr. Reinaldo Rojas Consuegra del Museo Nacional de Historia Natural de la Habana, Cuba el haber revisado críticamente el manuscrito.

La primera autora agradece la beca otorgada por el Programa de Becas Posdoctorales de la UNAM en el ICMYL.

Referencias bibliográficas

- Aguirre, M.L., Farinati, E., 1999, Taphonomic processes affecting late Quaternary molluscs along the coastal area of Buenos Aires Province (Argentina, Southwestern Atlantic): *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 143 (2), 283-304.
- Aguirre, L.M., Richiano, S., Farinati E., Fucks, E., 2011, Taphonomic comparison between two bivalves (*Mactra* and *Brachidontes*) from Late Quaternary deposits in northern Argentina: Which intrinsic and extrinsic factors prevail under different palaeoenvironmental conditions?: *Quaternary International*, 233 (2), 113-129.
- Alexander R.R., 1986, Life orientation and post-mortem reorientation of Chesterian brachiopod shells by paleocurrents: *Palaaios*, 1(3), 303 – 311.
- Alexander, R.R., 1989, Influence of valve geometry, ornamentation, and microstructure on fractures in Late Ordovician brachiopods: *Lethaia* 22 (2), 133-147.
- Alexander, R.R., 1990, Disarticulated shells of Late Ordovician Brachiopods: Inferences on strength of hinge and valve architecture: *Journal of Paleontology* 64 (4), 524-532.
- Alexander R.R., Gibson M.A., 1993, Paleozoic brachiopod autecology based on taphonomy: example from the Devonian Ross Formation of Tennessee (USA): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 100 (1-2), 25-35.
- Allmon W.D., Spizuco M.P., Jones D.S., 1995, Taphonomy and paleoenvironment of two turritellid-gastropod-rich beds, Pliocene of Florida: *Lethaia*, 28 (1), 75-83.
- Anstey R.L., Rabbio S.F., 1989, Regional bryozoan biostratigraphy and taphonomy of the Edenian stratotype (Kope Formation, Cincinnati area): graphic correlation and gradient analysis: *Palaaios*, 4 (6), 574–584.
- Ausich, W.I., Baumiller T.K., 1993, Taphonomic method for determining muscular articulations in fossil crinoids: *Palaaios*, 8 (5), 477-484.
- Ausich W.I., Sevastopulo G.D., 1994, Taphonomy of Lower Carboniferous crinoids from the Hook Head Formation, Ireland: *Lethaia*, 27 (3), 245-256.
- Baumiller T.K., Hagdorn H., 1995, Taphonomy as a guide to functional morphology of *Holocrinus*, the first post-Paleozoic crinoids: *Lethaia*, 28 (3), 221-228.
- Baumiller, T.K., Llewellyn G., Messing C.G., Ausich W.I., 1995, Taphonomy of isocrinid stalks; influence of decay and autotomy: *Palaaios*, 10 (1), 87–95.
- Beckvar, N., Kidwell S.M., 1988, Hiatal shell concentrations, sequence analysis, and sea level history of a Pleistocene coastal alluvial fan, Punta Chueca, Sonora: *Lethaia*, 21 (3), 257-270.
- Behrensmeyer, A.K., 1984, Taphonomy and the fossil record: *American Scientist*, 72 (4), 558-565.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell S.M., 1985, Taphonomy's contributions to paleobiology: *Paleontological Society*, 11 (1), 103-147.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., Gastaldo R.A., 2000, Taphonomy and Paleobiology: *Paleobiology*, 26 (4), 103-147.
- Behrensmeyer, A.K., Fürsich F.T., Gastaldo R.A., Kidwell S.M., Kosnik M.A., Kowalewski M., Plotnick R.E., Roger R.R., Alroy J., 2005, Are the most durable shelly taxa also the most common in the marine fossil record?: *Paleobiology*, 31(4), 607-623.
- Best M.R., Kidwell S.M., 2000a, Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition: *Paleobiology*, 26 (1), 80–102.
- Best M.R., Kidwell S.M., 2000b, Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings; II, Effect of bivalve life habits and shell types: *Paleobiology*, 26 (1), 103-115.
- Boyajian, G.E., Thayer C.W., 1995, Clam calamity: a recent supratidal storm-deposit as an analog for fossil shell beds: *Palaaios*, 10 (5), 484-489.
- Brachert, T.T., Betzler, C., Braga, J.C., Martin, J.M., 1998, Microtaphofacies of a warm-temperate carbonate ramp (Uppermost Tortonian/Lowermost Messinian, Southern Spain): *Palaaios* 13 (5), 459-475.
- Brandt, D.S., 1989, Taphonomic grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology: *Palaaios*, 4 (4), 303-309.
- Brett C.E., Baird G.C., 1986, Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation: *Palaaios*, 1 (3), 207–227.
- Callender, W.R., Powell E.N., Staff G.M., 1994, Taphonomic rates of molluscan shells placed in autochthonous assemblages on the Louisiana continental slope: *Palaaios*, 9 (1), 60-73 p.
- Callender, W.R., Staff G.M., Parsons-Hubbard K.M., Powell E. N., Rowe G.T., Walker S.E., Brett C.E., Raymond A., Carlson D.D., White S., Heise E.A., 2002, Taphonomic Trends Along a Forereef Slope: Lee Stocking Island, Bahamas. I. Location and Water Depth: *Palaaios*, 17 (1), 50–65.

- Cantalamesa, G., Di Celma C., Ragani L., 2005, Sequence stratigraphy of the Punta Ballena Member of the Jama Formation (Early Pleistocene, Ecuador): insights from integrated sedimentologic, taphonomic and paleoecologic analysis of molluscan shell concentrations: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216 (1), 1-25.
- Carroll, M., Kowalewski M., Simoes M. G., Goodfriend G. A., 2003, Quantitative estimates of time-averaging in terebratulid brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf: *Paleobiology*, 29 (3), 381-402.
- Cherns, L., Wheeley, J. R., Wright, 2008, Taphonomic windows and molluscan preservation: *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 270 (3-4), 220-229.
- Clark II, G. R., 1999, Organic matrix taphonomy in some molluscan shell microstructures: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149 (2), 305-312.
- Cornell, S. R., Brett C. E., Sumrall C. D., 2003, Paleoecology and Taphonomy of an Edriasteroid-Dominated Hardground Association from Tentaculitid Limestones in the Early Devonian of New York: A Paleozoic Rocky Peritidal Community: *Palaaios*, 18 (3), 212-224.
- Cozar, P., 2002, Recognition of allocthonous Mississippian foraminiferal assemblages using taphonomical alterations: *Lethaia* 38(1), 59-66.
- Cozar, P., 2003, Taphonomical analysis of the infilling and early mineralization in endothyroids (foraminiferida, Mississippian): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193 (3-4), 561-574.
- Cummins, H., Powell E. N., Stanton, R. J., Staff, G., 1986, The rate of the taphonomic loss in modern benthic habitats: how much of the potentially preservable community is preserved?: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 53 (3-4), 291-320.
- Cutler, A. H., 1995, Taphonomic implications of shell surface texture in Bahia la Choya, northern Gulf of California: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114 (2-4), 219-240.
- Davies, D. J., Powell E. N., Stanton, Jr. R. J., 1989a, Relative rates of shell dissolution and net sediment accumulation - a commentary: can shell beds form by the gradual accumulation of biogenic debris on the sea floor?: *Lethaia* 22 (2), 207-212.
- Davies, D. J., Powell, E. N., Stanton, R. J., 1989b, Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas Coast: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72 (4), 317-356.
- Dominici S., 2001, Taphonomy and Paleoecology of Shallow Marine Macrofossil Assemblages in a Collisional Setting (Late Pliocene-Early Pleistocene, Western Emilia, Italy): *Palaaios*, 16 (4), 336-353.
- Donovan S. K., 1991, The taphonomy of echinoderms: calcareous multi-element skeletons in the marine environment in Donovan, S. K., (ed) *The processes of fossilization*, New York, NY, Columbia Univ. Press, 241-269.
- Gahn, F. J., Baumiller T. K., 2004, A Bootstrap Analysis for Comparative Taphonomy Applied to Early Mississippian (Kinderhookian) Crinoids from the Wassonville Cycle of Iowa: *Palaaios*, 19 (1): 17-38.
- Gilinsky, N. L., Bennington, J. B., 1994, Estimating numbers of whole individuals from collections of body parts: a taphonomic limitation of the paleontological record: *Paleobiology*, 20 (2), 245-258.
- Glenn-Sullivan E. C., Evans I., 2001, The Effects of Time-Averaging and Taphonomy on the Identification of Reefal Sub-Environments using Larger Foraminifera: Apo Reef, Mindoro, Philippines: *Palaaios*, 16 (4), 399-408.
- Gómez-Espinosa, C., Buitrón, B. E., Vachard, D., 2010, Tafonomía del gasterópodo cf. *Donaldina robusta* (Heterobranchia: Streptacididae) del Pensilvánico Medio, Formación La Joya, Sonora, México: *Revista de Biología Tropical*, 58 (1), 183-194.
- Gordon C. M., Donovan S. K., 1992, Disarticulated echinoid ossicles in paleoecology and taphonomy: the last interglacial Falmouth Formation of Jamaica: *Palaaios*, 7(2): 157-166.
- Greenstein B. J., 1991, An integrated study of echinoid taphonomy: predictions for the fossil record of four echinoid families: *Palaaios*, 6 (6), 519-540.
- Greenstein, B. J., Pandolfi J. M., 2003, Taphonomic Alteration of Reef Corals: Effects of reef Environmental and Coral Growth form II: The Florida Keys: *Palaaios*, 18 (4), 495-509.
- Gutterres-Vilela, C., 2003, Taphonomy of benthic foraminiferal tests of the Amazon shelf: *Journal of Foraminiferal Research*, 33(2), 132-143.
- Hageman, S. A., Kaesler R. L., 2002, Fusulinids: Predation damage and repair of tests from the Upper Pennsylvanian of Kansas: *Journal of Paleontology*, 76 (1), 181-184.
- Hageman, S. A., Kaesler R. L., Broadhead T. W., 2004, Fusulinid Taphonomy: encrustation, corrosion, compaction, and dissolution: *Palaaios*, 19 (6), 610-617 p.
- Jimenez A. P., Braga J. C., 1993, Occurrence and taphonomy of bivalves from the Nijar reef (Messinian, Late Miocene, SE Spain): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 102 (3), 239-251.
- Johnson, R. G., 1957, Experiments on the burial of shells: *Journal of Geology*, 65 (5), 527-535.
- Jorissen F.J., Wittling I., 1999, Ecological evidence from live-dead comparisons of benthic foraminiferal faunas off Cape Blanc

- (Northwest Africa): Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 149 (2): 151-170.
- Kershaw S., 1990, Stromatoporoid palaeobiology and taphonomy in a Silurian biostrome on Gotland, Sweden: *Palaeontology*, 33 (3), 681-705.
- Kershaw, S., Brunton, F.R., 1999, Paleozoic stromatoporoid taphonomy: ecologic and environmental significance: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149 (3), 313-328.
- Kidwell, S.M., 1985, Paleobiological and sedimentological implications of fossil concentrations: *Nature*, 318, 457-460.
- Kidwell, S.M., 1986, Models for fossil concentrations: Paleobiological implications: *Paleobiology*, 12 (1), 6-24.
- Kidwell, S.M., 1998, Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and strategies: *Geobios*, 30 (7), 977-995.
- Kidwell, S.M., 2001, Preservation of species abundance in marine death assemblages: *Science*, 294, 1091-1094.
- Kidwell, S.M., 2002, Mesh-size effects of the ecological fidelity of death assemblages: a meta-analysis of molluscan live-dead studies: *Geobios*, 24 (1), 107-119.
- Kidwell, S.M., Baumiller T., 1990, Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds: *Paleobiology* 16 (3), 247-271.
- Kidwell S.M., Bosence, D.W.J., 1991, Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas in Allison, P.A. y Briggs, D. E. G., *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*: New York, NY, United States, Plenum Press, 115-209.
- Kidwell, S.M., Rothfus, T.A., 2010, The living, the dead, and the expected dead: variation in life span yields little bias of proportional abundances in bivalve death assemblages: *Paleobiology*, 36(4), 615-640.
- Kidwell, S.M., Rothfus T.A., Best M. R., 2001, Sensitivity of taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa: *Palaios*, 16(1), 26-52.
- Kondo Y., 1997, Inferred bivalve response to rapid burial in a Pleistocene shallow-marine deposit from New Zealand: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128 (1), 87-100.
- Kosnik, M.A., Hua, Q., Kaufman, D.S., Wüst, R.A., 2009, Taphonomic bias and time-averaging in tropical molluscan death assemblages: differential shell half-lives in Great Barrier Reef sediment: *Paleobiology*, 35 (4), 565-586.
- Kotler, E., Martin, R.E., Liddell W.D., 1992, Experimental analysis of abrasion and dissolution resistance of modern reef-dwelling foraminifera: implications for the preservation on biogenic carbonate: *Palaios*, 7 (3), 244-276.
- Kowalewski M., 1996, Taphonomy of a living fossil: the lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico: *Palaios*, 11 (3): 244-265.
- Kowalewski, M., 1997, The reciprocal taphonomic model: *Lethaia*, 30 (1), 86-88.
- Kowalewski M. y Hoffmeister A., 2003, Sieves and Fossils: Effects of mesh Size on paleontological Patterns: *Palaios*, 18 (5), 460-469.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W., Aggen J.A., 1994, Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), Northeast Baja California, Mexico: *Facies*, 31 (1), 209-242.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W., Hallman, D.P., 1995, Ternary taphograms: Triangular Diagrams applied to taphonomic analysis: *Palaios*, 10(5), 478-483.
- Kowalewski, M., Goodfriends, G.A., Flessa, K.W., 1998, High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time averaging: *Paleobiology*, 24(3), 287-304.
- Kowalewski, M., Carrol M., Casazza L., Gupta N.S., Hannisdal B., Hendy A., Krause Jr. R.A., LaBarbera M., Lazo D.G., Messine C., Puchalski S., Rothfus T.A., Sälgeback J., Stempien J., Terry R.C., Tomasovich A., 2003, Quantitative fidelity of Brachiopod-mollusk assemblages from Modern subtidal environments of San Juan Islands, USA: *Journal of Taphonomy*, 1: 43-65.
- Krause Jr., R.A., 2004, An Assessment of morphological fidelity in the sub-fossil record of a terebratulide brachiopod: *Palaios*, 19 (5), 460-476.
- Krause Jr, R.A., Barbour, S.L., Kowalewski, M., Kaufman, D.S., Romanek, C.S., Simoes, M.G., Wehmiller, J.F., 2010, Quantitative comparisons and models of time-averaging in bivalve and brachiopod shell accumulations: *Paleobiology*, 36(3), 428-452.
- Kroh, A., Nebelsick J.H., 2003, Echinoid assemblages as a tool for palaeoenvironmental reconstruction—an example from the Early Miocene of Egypt: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 201 (1-2), 157-177.
- Lawrence D.R., 1968, Taphonomy and information losses in fossil communities: *Geological Society of America Bulletin*, 79 (10), 1315-1330.
- Lazo D.G., 2004, Bivalve Taphonomy: Testing the Effect of Life Habits on the Shell Condition of the Littleneck Clam *Protothaca* (*Protothaca*) *staminea* (Mollusca: Bivalvia): *Palaios*, 19 (5): 451-459.
- Leighton, L.R., Schneider C.L., 2004, Neighbor Proximity Analysis, A Technique for Assessing Spatial Patterns in The Fossil Record: *Palaios*, 19 (4), 396-407.

- Lever, H., 1958, Quantitative beach studies, 1. The “Left-right” phenomenon: sorting of lamellibranch, valves on sandy beaches: *Basteria*, 22, 21-51.
- Lever, J., Van Den Bosch, M., Cook, H., Van Dijk, T., Thiadens, A. J., Thijssen, R., 1964, Quantitative beach research, 2. The “role effect”: *Netherlands Journal of Sea Research*, 2 (3), 458-492.
- Llewellyn, G., Messing, C.G., 1993, Compositional and taphonomic variation in modern crinoid-rich sediments from the deep water margin of a carbonate bank: *Palaios*, 8(6): 554-573.
- Lockwood, R., Chastant, L.R., 2006, Quantifying taphonomic bias of compositional fidelity, species richness, and rank abundance in molluscan death assemblages from the Upper Chesapeake Bay: *Palaios*, 21 (4), 376-383.
- Malinky, J.M. y Heckel P.H., 1998, Paleocology and taphonomy of faunal assemblages in gray “core” (offshore) shales in Midcontinent Pennsylvanian cyclothems: *Palaios*, 13 (4), 311-334.
- Martin, R.E., 1993, Time and Taphonomy: Actualistic evidence for time-averaging of benthic foraminiferal assemblages in Kidwell, S. M. y Behrensmeier A. K. (ed), *Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages: Short courses in paleontology*, No. 6, A, USA Publication of the Paleontological Society, 34-56.
- Martin, R.E. y Liddell, W.D., 1991, The taphonomy of foraminifera in modern carbonate environments: implications for the formation of foraminiferal assemblages, in Donovan, S. K., (ed) *The processes of fossilization*, New York, NY, United States, Columbia Univ. Press, 170-193.
- Martin, R.E., Wright, R.C., 1998, Information loss in the transition from life to death assemblages of foraminifera in back reef environments, Key Largo, Florida: *Journal of Paleontology*, 62 (3), 399-410.
- Martin, R.E., Wehmiller, J.F., Harris, M.S., Liddell, W.D., 1996, Comparative taphonomy of bivalves and foraminifera from Holocene tidal flat sediments, Bahia la Choya, Sonora, Mexico (Northern Gulf of California): taphonomic grades and temporal resolution: *Paleobiology*, 22 (1), 80-90.
- McKinney, F. K., 2003, Preservation potential and paleoecological significance of epibenthic suspension feeder-dominated benthic communities (Northern Adriatic Sea): *Palaios*, 18 (1), 47-62.
- Meldahl, K.H., 1987, Sedimentologic and taphonomic implications of biogenic stratification: *Palaios*, 2(4), 350-358.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W., 1990, Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a recent intertidal/shallow shelf environments: *Lethaia*, 23 (1), 43-60.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W., Cutler, A.H., 1997, Time-averaging and post-mortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: Quantitative comparisons among Holocene environments: *Paleobiology*, 23 (2), 207-229.
- Messina, C., LaBarbera, M., 2004, Hydrodynamic Behavior of Brachiopod shells: experimental estimates and Field Observations: *Palaios*, 19 (5), 441-450.
- Meyer, D.L., Meyer, K.B., 1986, Biostratigraphy of Recent crinoids (Echinodermata) at Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia: *Palaios*, 1 (3), 294-302.
- Meyer, D.L., Ausich, W.I., Terry, R.E. 1989, Comparative taphonomy of echinoderms in carbonate facies: Fort Payne Formation (Lower Mississippian) of Kentucky and Tennessee: *Palaios*, 4 (6), 533-552.
- Moffat, H.A., Bottjer, D.J., 1999, Echinoid concentration beds: two examples from the stratigraphic spectrum: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(3), 329-348.
- Moore, J.R., Norman, D.B., 2009, Quantitatively evaluating the sources of taphonomic biasing of skeletal element abundances in fossil assemblages: *Palaios*, 24 (9), 591-602.
- Murray, J.W., Alve E., 1999a, Natural dissolution of modern shallow water benthic foraminifera: taphonomic effects on the palaeoecological record: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 146 (2), 195-209.
- Murray, J.W., Alve, E. 1999b, Taphonomic experiments on marginal marine foraminiferal assemblages; how much ecological information is preserved?: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*: 149(2),183-197.
- Nebelsick, J., 1999a, Taphonomic comparison between Recent and fossil sand dollars: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149 (4), 349-358.
- Nebelsick, J.H., 1999b, Taphonomy of Clypeaster fragments: preservation and taphofacies: *Lethaia*, 32(3), 241-252.
- Nebelsick, J.H., Kroh A., 2002, The Stormy Path from Life to Death Assemblages: The Formation and Preservation of Mass Accumulations of Fossil Sand Dollars: *Palaios*, 17 (4), 378 – 393.
- Nichols, J., Rowe A.G.T., Clifford C.H., Young R.A., 1978, In situ experiments on the burial of marine invertebrates: *Journal of Sedimentary Petrology*, 48 (2), 419-425.
- Noble, J.P.A., Logan, A., 1981, Size-frequency distributions and taphonomy of brachiopods: a recent model: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36(1), 87-105.
- Norris, R.D., 1986, Taphonomic gradients in shell fossil assemblages: Pliocene Purisima Formation, California: *Palaios*, 1 (3), 256-270.

- Olóriz, F., Reolid, M., Rodríguez-Tovar, F.J., 2003, A Late Jurassic Carbonate Ramp Colonized by sponges and benthic microbial communities (External Prebetic, Southern Spain), *Palaios*, 18 (6), 528-545.
- Olszewski, T.D., Patzkowsky, M.E., 2001, Measuring recurrence of marine biotic gradients: A case study from the Pennsylvanian-Permian Midcontinent: *Palaios*, 16 (5), 444-460.
- Olszewski T., West R.R., 1997, Influence of transportation and time-averaging in fossil assemblages from the Pennsylvanian of Oklahoma: *Lethaia*, 30 (4), 315-329.
- Pandolfi, J.M., Greenstein, B.J., 1997, Taphonomic alteration of reef Corals: effects of reef environment and coral growth form I: The Great Barrier Reef: *Palaios*, 12 (1): 27-42.
- Perry, C., 1996, The rapid response of reef sediments to change in community composition: implications for time averaging and sediments accumulation: *Journal of Sedimentary Research, Section A* 66 (3), 459-467.
- Perry, C.T., Smithers S.G., 2006, Taphonomic signatures of turbid-zone reef Development: Examples from Paluma Shoals and Luggier Shoal, inshore central Great Barrier Reef, Australia: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 242 (1), 1-20.
- Powell, E.N., Staff, G.M., Davies, D.J., Callender, W.R., 1989, Macrobenthic death assemblages in modern marine environments: formation, interpretation, and application: *Aquatic Science*, 1, 555-589.
- Reolid, M., 2007, Taphonomy of the Oxfordian-Lowermost Kimmeridgian Siliceous Sponges of the Prebetic Zone (Southern Iberia): *Journal of Taphonomy*, 5 (2): 71-90.
- Reolid, M., Gaillard, C., 2007, Microtaphonomy of bioclasts and paleoecology of microencrusts from the Upper Jurassic spongiolithic limestones (External Prebetic, southern Spain): *Facies*, 53 (1), 97-112.
- Richardson-White, S., Walker, S.E., 2011, Diversity, taphonomy and behavior of encrusting foraminifera on experimental shells deployed along a self-to-slope bathymetric gradient, Lee Stocking Island, Bahamas: *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, en prensa.
- Rodríguez, S., 2004, Taphonomic alterations in Upper Visean disseminated rugose corals from the Sierra del Castillo unit (Carboniferous, Córdoba, Spain): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214 (2), 135-153.
- Rothfus, T.A., 2004, How Many Taphonomists Spoil the Data? Multiple Operators in Taphofacies Studies: *Palaios*, 19 (5), 514-519.
- Savarese, M., 1994, Taphonomic and paleoecologic implications of flow-induced forces on concavo-convex articulate brachiopods: an experimental approach: *Lethaia*, 27 (4), 301-312.
- Schneider J.A., 1989, An anomalous specimen of the unstalked Cretaceous crinoid *Uintacrinus socialis* Grinnell, 1876: regeneration or taphonomy?: *Journal of Paleontology*, 63 (6), 897-900.
- Scoffin, T.P., 1992, Taphonomy of coral reefs: A review: *Coral Reefs*, 11 (2), 57-77.
- Scoffin, T.P., Bradshaw C., 2000, The taphonomic significance of endoliths in dead –versus live- coral skeleton: *Palaios*, 15 (3), 248-254.
- Sheehan, P.M., 1978, The hinging mechanism brachiopods-taphonomic consideration: *Journal of Paleontology*, 52 (3), 748.
- Simoes, M.G., Rodrigues, C.S., Kowalewski, M., 2007, Comparative analysis of drilling frequencies in recent brachiopod-mollusk associations from the southern brazilian shelf, *Palaios*, 22 (2), 143-154.
- Smith A.M., Nelson C.S., 1994, Selectivity in sea-floor processes: taphonomy of bryozoans in Hayward, P. J., Ryland, J. S. y Taylor, P. D. (eds) *Biology and palaeobiology of bryozoans*, Fredensborg, Denmark, Olsen & Olsen, 177-180.
- Spamer E.E., 1983, Taphonomy: how not to collect fossils: *Delaware Valley Paleontological Society*, 5 (5), 5-6.
- Speyer, S.E., Brett, C.E., 1986, Taphofacies models for epeiric sea environments: Middle Paleozoic examples: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63 (1-2), 225-262.
- Staff, G.M., Powell E.N., 1990, Local variability of taphonomic attributes in a parautochthonous assemblages: can taphonomic signature distinguish a heterogeneous environment?: *Journal of Paleontology*, 64 (4), 648-658.
- Sumrall, C.D., 2001, Paleocology and taphonomy of two new edrioasteroids from a Mississippian hardground in Kentucky: *Journal of Paleontology*, 75 (1), 136-146.
- Tinshan Z., Fanghao H., Shaoxian F., 1992, Introduction and comment on comparative taphonomy and taphofacies: *Acta Sedimentologica Sinica*, 10 (1), 36-46.
- Tomasovych, A., 2004a, Effect of extrinsic factors on biofabric and Brachiopod Alteration in a shallow Intraplatform Carbonate Setting (Upper Triassic, West Carpathians): *Palaios*, 19 (4), 349-371.
- Tomasovych, A., 2004b, Postmortem Durability and Population Dynamics Affecting the Fidelity of Brachiopod Size-Frequency Distributions: *Palaios*, 19 (5), 447-496.
- Tomasovych A., Rothfus T. A., 2005, Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factors on damage and community-level abundance: *Lethaia*, 38 (3), 271-292.

- Tomasovych, A., Fürsich, F.T., Olszewski, T.D., 2006, Modeling shelliness and alteration in shell beds: variation in hardpart input and burial rates leads to opposing predictions: *Paleobiology*, 32 (2), 278-298.
- Twitchett, R.J., Feinberg, J.M., O'Connor, D.D., Alvarez, W., McCollum L.B., 2005, Early Triassic Ophiuroids: Their Paleocology, Taphonomy, and Distribution: *Palaaios*, 20 (3), 213-223.
- Walker, S.E., Carlton, J.T., 1995, Taphonomic losses become taphonomic gains: an experimental approach using the rocky shore gastropod, *Tegula funeralis*: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114 (2), 197-217.
- Walker, S.E., Goldstein, S.T., 1999, Taphonomic tiering: experimental field taphonomy of molluscs and Foraminifera above and below the sediment-water interface: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149 (3), 227-244.
- Webber, A.J., 2005, The effects of spatial Patchiness on the Stratigraphic signal of biotic composition (Type Cincinnati series: Upper Ordovician): *Palaaios*, 20(1), 37-50.
- Wetzel, A., Meyer C.A., 2006, The Dangers of High-Rise Living on a Muddy Seafloor: An Example of Crinoids from Shallow-Water Mudstones (Aalenian, Northern Switzerland): *Palaaios*, 21 (2), 155-167.
- Yesares-García, J., Aguirre J., 2004, Quantitative taphonomic analysis and taphofacies in lower Pliocene temperate carbonate-siliciclastic mixed platform deposits (Almería-Níjar basin, SE Spain): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207 (1), 83-103.
- Zuschin, M., Stanton, Jr., R.J., 2001, Experimental measurement of shell strength and its Taphonomic Interpretation: *Palaaios*, 16 (2), 161-170.
- Zuschin, M., Stanton, Jr., R.J., 2002, Paleocommunity reconstruction from shell beds: A case study from the Main Glauconite Bed, Eocene, Texas: *Palaaios*, 17 (6), 602-614.
- Zuschin, M., Hohennege, J., Steininger, F.F., 2000, A comparison of living and dead molluscs on coral reef associated hard substrata in the northern Red Sea-implications for the fossil record: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 159 (2), 167-190.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M., Stanton Jr, R.J., 2003, Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments: *Earth-Science Reviews*, 63 (1), 33-82.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M., Pervesler, P., Kollman, H., 1999, Structural features and taphonomic pathways of a high-biomass epifauna in the northern Gulf of Trieste, Adriatic Sea: *Lethaia*, 32 (4), 299-320.
-

BIOESTRATIGRAFÍA DEL CONIACIANO SUPERIOR CAMPANIANO INFERIOR CON BASE EN EL ESTUDIO DE NANOFÓSILES CALCÁREOS DEL GRUPO AUSTIN, TEXAS, EUA

Patricia Hernández-Bernal

Resumen

Se realizó el estudio de 14 muestras de una sección compuesta del Grupo Austin en Texas analizando nanofósiles calcáreos. Cincuenta y siete especímenes de nanofósiles calcáreos fueron identificados al menos a nivel genérico. La primera aparición así como la extinción de las especies índices, además de la ocurrencia de estas especies fue registrada para definir la posición de las biozonas. Las muestras fueron datadas por el nanoplancton calcáreo y se utilizó el esquema zonal de Sissinh (1977). Las muestras fueron datadas como Coniaciano superior – medio a Campaniano inferior, con base en las especies índice: *Micula decussata* (CC 14), *Lucianorhabdus cayeuxii* (CC 16), *Calculites obscurus* (CC 17) y *Bronsonia cf. B. parca* (CC 18).

Los resultados fueron comparados con bizonaciones previas de nanoplancton calcáreo, foraminíferos planctónicos y amonites y son consistentes para zonaciones cosmopolitas y regionales dentro de Texas, pero no son consistentes con una zonación regional para Mississippii y Alabama.

Estos estudios serán comparados a corto plazo con estudios de muestras de Pemex Región Norte, para verificar si las muestras mexicanas corresponden a las mismas formaciones del Grupo Austin en Texas.

Palabras clave: Nanofósiles calcáreos, bioestratigrafía, correlación, Cretácico Superior, Grupo Austin, Texas.

Abstract

Fourteen samples from a composite section of the Austin Group in Texas were examined for their calcareous nanofossil content. Fifty-seven upper Cretaceous nanofossil species were recovered and identified at least up to generic level. The occurrence of these species was recorded to define the position of biozones. Sissinh's biozonation scheme for calcareous nanofossils (1977) was used and the samples were dated as upper middle Coniacian to lower Campanian, based on the marker species: *Micula decussata* (CC 14), *Lucianorhabdus cayeuxii* (CC 16), *Calculites obscurus* (CC 17) and *Bronsonia cf. B. parca* (CC 18).

The results were compared with previous biozonations for calcareous nanofossils, planctonic foraminifera and ammonites, and appear to be consistent for cosmopolitan zonations and regional zonations within Texas, but are not consistent with a regional zonation for Mississippii and Alabama.

These studies will be compared in the next future with studies of samples from Pemex Región Norte, to verify if the Mexican samples are consistent with the formations of the Austin Group in Texas.

Key words: Calcareous nanofossil, biostratigraphy, upper Cretaceous, Austin Group, Texas.

Introducción

El nanoplancton calcáreo figura junto con otros grupos de microfósiles planctónicos y macrofósiles, como importantes índices bioestratigráficos, debido a su naturaleza cosmopolita, y su rápido cambio floral durante el Mesozoico y Cenozoico.

El primer trabajo donde el potencial del nanoplancton calcáreo fue propuesto por Stradner (1961). En éste, Centro Regional de Estudios de Laboratorio, Pemex Exploración y Producción, Región Sur
Email: patricia.hernandezb@pemex.com

fueron propuestas las biozonaciones con nanofósiles calcáreos para el Jurásico y el Cretácico, las cuales fueron la base para el subsecuente desarrollo de las zonaciones de estos microfósiles para el Mesozoico. Posteriormente se realizaron zonaciones como la de Thierstein (1976), usando muestras del proyecto perforación del mar profundo (Deep Sea Drilling Project), de diversas partes del mundo. Sissinh (1977) estudió las nanofloras de las regiones del Mar del Norte, Europa y el Mediterráneo, proponiendo 26 zonas para el Cretácico. Perch Nielsen (1979) añadió más bioeventos a la biozonación de Sissinh (op cit.). Aunque el provincialismo ha afectado el uso de las zonaciones cosmopolitas en algunas áreas,

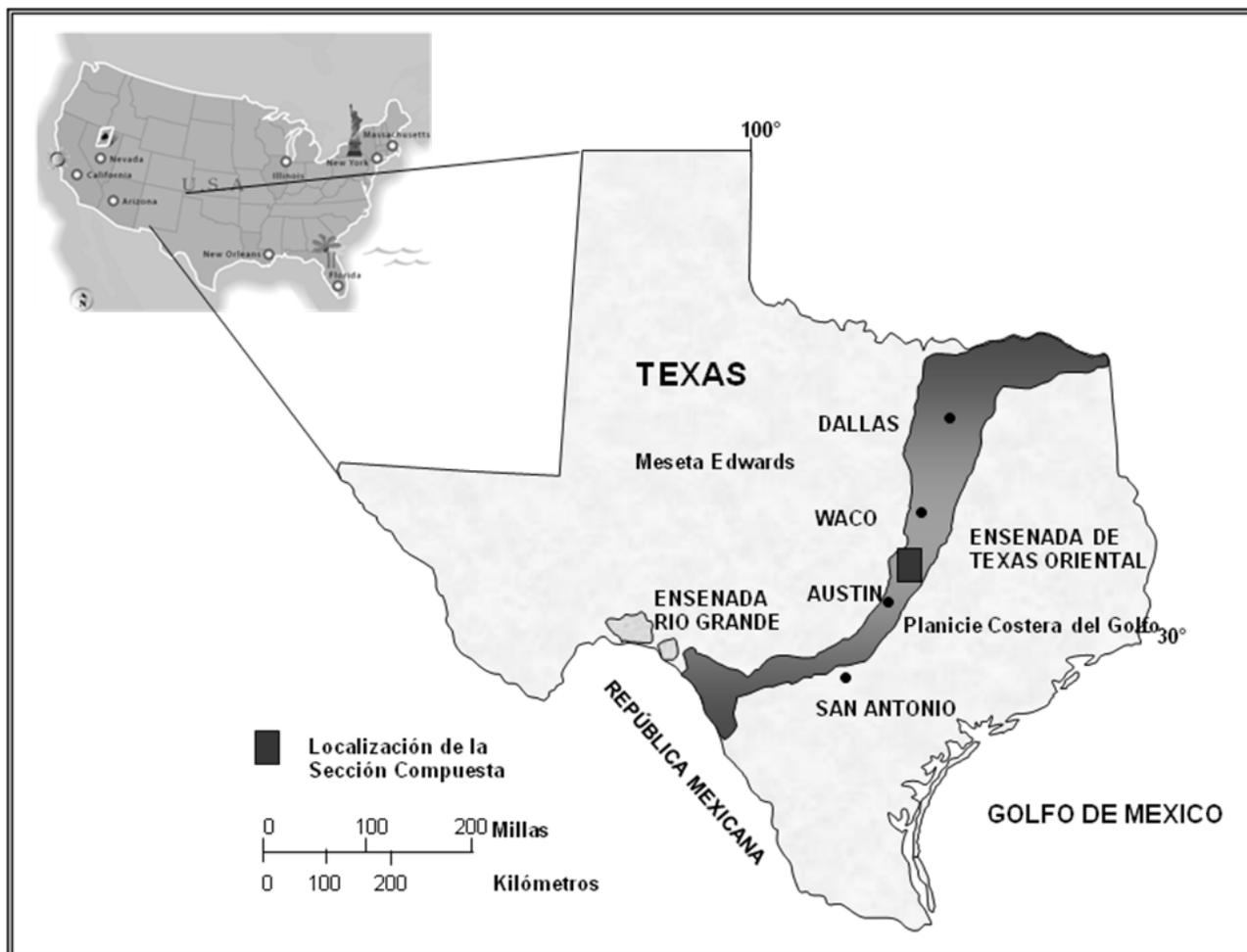


Fig. 1. Mapa de Texas mostrando la distribución de los afloramientos de Edad Cretácico Superior (color verde) y la localización de las secciones muestreadas (color rojo) (modificado de Smith, 1981)

éstas son generalmente muy útiles en bioestratigrafía (Roth, 1978).

Existen estudios previos sobre la bioestratigrafía del Cretácico Tardío usando nanofósiles calcáreos, entre ellos los de la planicie costera del Golfo (SE de E.U.A.), por ejemplo: Gartner (1968), Bukry (1969), Hattner, et al (1980), Smith (1981), Dowset (1989), Percival (1991). Algunos estudios basados en nanofósiles calcáreos Cretácicos del Grupo Austin de Texas incluyen entre otros los de Smith (1975; 1981), Sheu (1982), Leshner (1983) and Grammil (1984).

Estudios bioestratigráficos previos en esta área han incluido también foraminíferos planctónicos (Pessagno, 1967; Dowsett, 1989 y Thompson, 1991), dinoflagelados (Heine, 1991), ostrácodos (Dowset, 1989), y macrofósiles (Young, 1985).

En este trabajo los objetivos que se desarrollaron fueron:

1.- Identificar y registrar la distribución del nanoplancton calcáreo fósil en muestras del Grupo Austin.

2. Utilizar la distribución de la nanoflora para definir biozonas.

3.- Comparar los resultados con (zonaciones) basadas en macrofósiles y foraminíferos planctónicos.

Localización y Marco Geológico

Las muestras fueron colectadas de afloramientos del grupo Austin, entre Waco y Austin, Texas (Fig. 1).

El Grupo Austin es una significativa unidad rocosa. Yace dentro de la zona de falla Balcones, la cual separa la meseta Edwards en el noroeste de la planicie costera del golfo en el sureste de Texas.

El Grupo Austin ha sido muy importante e interesante en la geología de Texas debido a los excelentes conjuntos fósiles encontrados, los cuales han aportado datos interesantes para la correlación entre Norte América, Sud Africa y Madagascar (Smith, 1981; Young, 1985).

FORMACION	EDAD
SPRINKLE	CAMPANIANO INFERIOR
PFLUGERVILLE	
BURDITT	
DESSAU	
JONAH	SANTONIANO SUPERIOR
VINSON	SANTONIANO INFERIOR
ATCO	CONIACIANO SUPERIOR
	CONIACIANO MEDIO

Fig. 3. Formaciones de la División Austin y sus Edades de acuerdo a Young (1985).

Litología

Litológicamente, el Grupo Austin es una distintiva secuencia en el Cretácico de Texas, la cual en su área tipo del Condado de Travis es de 360 pies (109.7 m). Consiste de una caliza cretosa masiva, que contiene intercalaciones de marga color gris azulado, en muestra sana., la arcilla es azul claro grisácea a gris oscuro, cuando está intemperizada es beige claro a blanco (Smith, 1981).

El Grupo Austin consiste en 7 formaciones (Fig. 3) de acuerdo a la subdivisión propuesta por Young (1985) que en orden ascendente son: Atco, Vinson, Jonah, Dessau, Burditt, Pflugerville y Sprinkle. Las seis Formaciones inferiores son carbonatos y la septima es arcillosa (Fig. 4).

El Grupo Austin yace con ligera discordancia sobre el Grupo Eagle Ford y es cubierto de manera discordante por la base de la Creta Pecan Gap.

Las descripciones de las siete formaciones están basadas en la litoestratigrafía del área realizada por Youg (1985).

1.- La Formación Atco en la localidad tipo consiste en series de estratos alternados por calizas gruesas y delgadas.

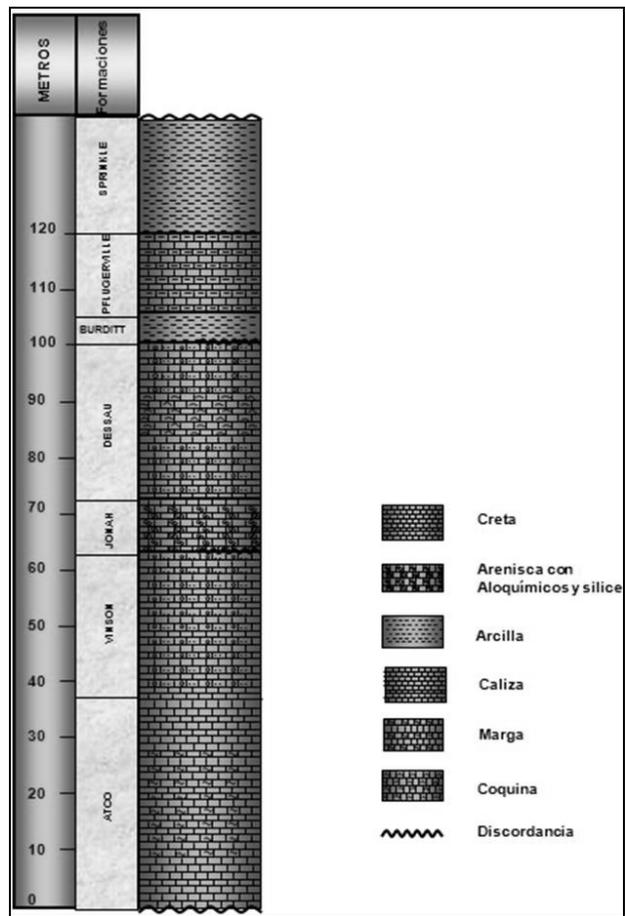


Fig. 4. Litología de la División Austin (basado en Young, 1985).

En la parte inferior de la formación hay dos capas de bentonita a 3 y 9 metros arriba de la base del afloramiento, sin embargo, la base de la formación no está expuesta. El límite inferior de la Formación Atco (Coniaciano), es discordante porque yace sobre caliche del Cenomaniano Tardío (Grupo Eagle Ford) con una completa ausencia del Turoniano. El límite superior de la Formación Atco es gradacional en la sobreyacente Formación Vinson.

Ha sido difícil medir el espesor de las Formaciones del Grupo Austin sobre o cerca del afloramiento, debido a fallamiento. En la localidad tipo, el grosor de la Formación Atco es cerca de 20 m, pero no toda la formación está expuesta en la cantera. Esta Formación puede ser más gruesa (cerca de 35 m en Austin).

2.- La Creta Vinson es una de las 2 formaciones cretosas del Grupo Austin. La Formación Vinson difiere de la Formación Atco por tener estratos más delgados y deleznable con mayor cantidad de creta (suave y dura con fractura conoidal) y es completamente blanca en lugar del gris a blanco amarillento que se encuentra en la Fm. Atco. El límite entre la Fm. Vinson y la Fm. Atco es gradacional.

Al NE de Austin, el límite de la Fm. Vinson con la Fm. Jonah es generalmente concordante, aunque puede ser discordante hacia el SW. Esta discordancia se debe a un hiatus de corta duración en el cual el carbonato de calcio se ha lavado y los componentes metálicos enriquecidos. En Austin el espesor de la Formación Vinson es de aproximadamente 30 m.

3.- La Formación Jonah en la localidad tipo es reconocida por la presencia de gruesos estratos de grainstone. Es menos cretoso que la subyacente Fm. Vinson y que la Fm. Dessau suprayacente. Existen distintivos fragmentos de rocas con granos toscos que contienen clastos mayores que las otras Fm. del Grupo Austin. El material alóctono está constituido casi siempre por fragmentos fósiles. Otra característica distintiva de la Fm. Jonah es su alto contenido de sílice.

El límite inferior de la Formación Jonah se describió antes (Formación Vinson). El límite superior es una zona glauconítica corrosional distintiva.

4.- La Formación Dessau es una de las dos formaciones cretosas del Grupo Austin. Es predominantemente un wackestone, pero cerca de la mitad existe una coquina constituida por *Phrygia aucella* (Romer), un pequeño ancestro de los ostiones.

El límite inferior de la Fm. Dessau se describió antes (Formación Jonah). El límite superior es localmente discordante con la Formación Burditt Marl en el área de Austin. Esto se debe probablemente debido a un levantamiento del suelo marino local acompañado del inicio del vulcanismo del Pilot Knob. En algunas localidades cercanas al volcán Pilot Knob, la Fm. Pflugerville descansa sobre la Fm. Dessau y la Fm. Burditt Marl entre éstas, se ausenta. Esta discordancia gradualmente se vuelve menos aparente (al norte de Austin), hasta que el límite Dessau/Burditt es concordante. La cima de la Formación Dessau se reconoce de piroclásticos que acompañaron las explosiones del vulcanismo del volcán pilot Knob durante la depositación de la Fm. Dessau.

El espesor de la Formación Dessau generalmente oscila entre 25 m a 30 m en Austin, Texas.

5.- La Formación Burditt Marl es una caliza. suave y ligeramente arcillosa El límite inferior es localmente discordante, como se describió con anterioridad, el límite superior es gradacional en la Fm. Pflugerville. El espesor de esta formación varía de 3 a 5 m y cerca de Pilot Knob, puede estar completamente ausente.

6.- La Formación Pflugerville es en algunos horizontes margosos o más cretosos. El límite inferior de la Fm. Pflugerville es concordante con la Fm. Burditt Marl

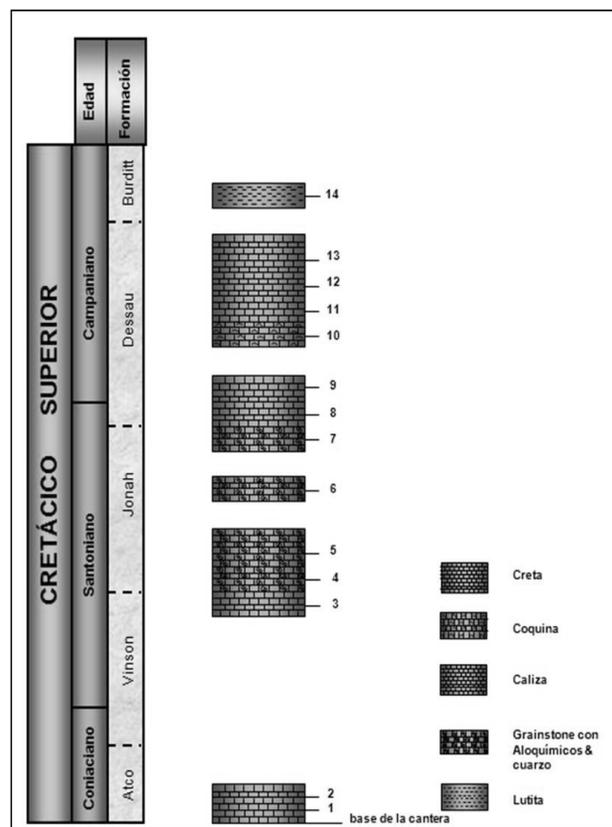


Fig. 2. Sección compuesta de la División Austin y el muestreo realizado.

subyacente, y el límite superior es concordante con la Fm. Sprinkle Claystone de Austin hacia el Norte. La Fm. Pflugerville es aproximadamente 22 m de grosor al Norte de Austin.

7.- La Formación Sprinkle es una arcilla masiva y ligeramente calcárea. El límite inferior se describió anteriormente y el límite superior es regionalmente disconforme con la Fm. Peckan Gap. Esta Formación está muy fallada en el afloramiento, por lo tanto su grosor es difícil de medir, pero se estima que es cerca de 100 m de ancho en el área de Austin y se adelgaza rápidamente hacia el sur.

Material y Método

En este estudio 14 muestras de una sección compuesta del Grupo Austin en Texas fueron examinadas (Fig. 2).

De acuerdo a la litoestratigrafía descrita por Young (1985), estas 14 muestras fueron colectadas de 5 Formaciones del Grupo Austin (Fig. 2); muestras 1 y 2 de la Formación Atco, muestra 3 de la Formación Vinson, muestras 4 a 7 de la Formación Jonah, muestras 8 a 13 de la Formación Dessau, y finalmente la muestra 14 de la Formación Burditt. Por lo tanto las muestras colectadas en la sección del Grupo

Austin se distribuyen de la 1 (muestra inferior) a la 14 (muestra superior).

Técnicas de Preparación de Muestras

Las técnicas usadas en este estudio se dividen en cuatro partes, que incluyen: preparación del sedimento, preparación de muestras de untado, técnica de centrifugado (preparación de láminas para análisis al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) y preparación de tocones para observaciones en el MEB.

Considerando el pequeño tamaño de los nanofósiles calcáreos (2 – 30 μ), se debe tener mucho cuidado para evitar contaminación en el Laboratorio. Por lo tanto, el procesado de las muestras se llevó a cabo en 2 laboratorios; la preparación inicial de la muestra se realizó en el laboratorio de materia prima, mientras que la preparación de láminas, centrifugación y preparación de tocones para la observación en el MEB, se realizó en el laboratorio de nanoplancton calcáreo fósil, para prevenir contaminación.

1.- Preparación de la muestra

Una submuestra se extrajo de la muestra inicial. Todas las superficies de la submuestra se rasparon con un bisturí para remover la parte más externa (áreas contaminadas). Entonces, tanto bisturí como manos se lavan con agua corriente y se secan con papel desechable.

2.- Preparación de láminas de untado

Este tipo de láminas se hace para asegurar que la muestra contenga todas, ó la mayoría de las especies del conjunto nanoflorístico, y que no sea una muestra estéril.

Después de la preparación de la muestra, la submuestra se envuelve con papel desechable limpio (para evitar contaminación), dejando expuesta la mejor superficie para ser raspada. Entonces una pequeña muestra del sedimento se raspa con el bisturí en un portaobjetos, una o 2 gotas de agua destilada se agregaron y con un palillo de madera plano, el sedimento es mezclado y untado finamente sobre el portaobjetos. (En este punto se puede observar la muestra al microscopio petrográfico con el objetivo de 40x, para corroborar que la muestra contiene nanofósiles calcáreos). El sedimento se seca (cuidando que no se hagan burbujas), sobre una parrilla a 70°C (1 min. aprox.), entonces 2 gotas del medio de montaje (Norland optical adhesive) se agregan y se coloca el cubreobjetos, cuidando que no queden burbujas. La lámina se coloca bajo luz ultravioleta de 10 a 30 min, hasta que la resina frague. La muestra preparada entonces se puede observar con objetivo de 100 x, con aceite de inmersión en el microscopio petrográfico.

3.- Método de Centrifugado

El método de centrifugado ayuda a evitar que las partículas minerales, así como los nanofósiles de la muestra, oculten a la especie que se va a estudiar. Este método separa las partículas más finas y las más gruesas de la muestra, separando al nanoplancton de ésta para su observación.

Primero, la muestra se prepara y se envuelve en papel desechable, después se rompe mecánicamente con un martillo, en el laboratorio de materia prima. La muestra disgregada (una cucharadita) se coloca en un vaso de precipitados de 100 ml, y se agregan 50 ml de agua destilada. La solución se mezcla por 30 seg., y después se vierte en un tubo de ensaye, el cual se centrifuga a 350 r.p.m./15 seg. El líquido sobrenadante se decanta en un 2° tubo de ensaye, mientras que el sedimento remanente se desecha.

A la mezcla del 2° tubo de ensaye se le vuelve a agregar agua destilada y se centrifuga a 1000 r.p.m./30 seg. El líquido resultante de el 2° tubo de ensaye de desecha y el sedimento resultante en la base del mismo, se resuspende con agua destilada. Este último proceso de centrifugado se repite hasta que el líquido contenido en el tubo se observa lo más transparente posible. Este líquido que contiene la muestra está listo para observación al microscopio petrográfico y para la preparación de los tocones para el MEB. Se tomaron muestras del fondo de la mitad y de la parte superior de la suspensión del tubo de ensaye.

Se hicieron variaciones del 1er y 2° centrifugado a 500 r.p.m./20 seg. y 2000 r.p.m. respectivamente. Esto se realizó para concentrar al conjunto fósil y para eliminar las partículas no deseadas.

4.- Preparación de los tocones para la observación al MEB

Después de preparar y centrifugar la muestra, una gota de la suspensión se coloca en un cubreobjetos redondo, el cual es colocado en una caja de petri y se deja a secar en el horno (70° C). Cuando seca la muestra se coloca en un tocón de aluminio con plata coloidal, usando pinzas. Después de que seca, el tocón se cubre con un baño de oro al vacío (staff técnico) y entonces es posible colocarlo en el MEB para su observación.

Técnicas de Observación

Una vez preparadas las láminas, el nanoplancton calcáreo fósil fue examinado e identificado con un microscopio Olympus BO61. Se usaron las técnicas de polarización y contraste de fases, además se utilizó un objetivo de 100 x de inmersión en aceite.

ZONACIÓN DE (Sissingh, 1977)	DOMIACIANO		SANTONIANO				CAMPANIANO							
	CC 13	CC 14-15	CC 16				CC 17				CC 18			
	0.7m	1.7m	62m	65m	67m	69m	72m	79m	82m	89m	92m	94m	96m	102m
especies	muestras													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Ahmuellerella octaradiata	-----													
Amphizygus brooksii	-----													
Arkhangelskella sp.	-----													
Biscutum blackii	-----													
Braarudo sphaera bigelowii	-----													
Bronsonia enormis	-----													
Bronsonia cf. parca	-----													
Calculites obscurus	-----													
Calculites ovalis	-----													
Chiasozygus bifarius	-----													
Chiasozygus litterarius	-----													
Chiasozygus platyhetus	-----													
Corolithion signum	-----													
Cribosphaerella ehrenbergii	-----													
Cylindralitus blarcus	-----													
Discorhabdus ignotus	-----													
Eiffelithus eximius	-----													
Eiffelithus gorkae	-----													
Eiffelithus turriseiffelii	-----													
Eprolithus floralis	-----													
Eprolithus moratus	-----													
Gartnerago obliquum	-----													
Helicolithus trabeculatus	-----													
Kamptnerlus magnificus	-----													
Lithastrinus grillii	-----													
Lithastrinus septenarius	-----													
Lithraphidites carniolensis	-----													
Lucianorhabdus arcuatus	-----													
Lucianorhabdus cayeuxii	-----													
Lucianorhabdus maleformis	-----													
Manivitella permatoidea	-----													
Microrhabdulus belgicus	-----													
Microrhabdulus decoratus	-----													
Micula decusata	-----													

Fig. 5. Especies de nanofósiles de la sección compuesta del Grupo Austin.

ZONACIÓN DE (Sissingh, 1977)	DOMIACIANO		SANTONIANO				CAMPANIANO							
	CC 13	CC 14-15	CC 16				CC 17				CC 18			
	0.7m	1.7m	62m	65m	67m	69m	72m	79m	82m	89m	92m	94m	96m	102m
especies	muestras													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Nannocus sp.			-----											
Octolitus multiplus											-----			
Prediscosphaera cretacea							-----							
Prediscosphaera att. P. gradis		-----		-----				-----			-----		-----	
Prediscosphaera ponticula	-----													
Prediscosphaera spinosa	-----													
Quadrum gartneri			-----											
Quadrum gothicum					-----									
Reinhardtites anthoporus		-----												
Retecapsa angustiforata										-----				
Retecapsa crenulata			-----											
Rhagodiscus angustus											-----			
Rucinulithus sp.			-----											
Tranolithus minimus			-----											
Tranolithus ortonatus			-----											
Vekshinella angusta			-----											
Watznaueria barnesae			-----											
Watznaueria manivitae			-----											
Zeugrhabdotus biperforatus														
Zeugrhabdotus compactus														
Zeugrhabdotus elegans														
Zeugrhabdotus embergeri		-----		-----										
Zeugrhabdotus erectus	-----										-----		-----	

Fig. 5. Especies de nanofósiles de la sección compuesta del Grupo Austin (Continuación)

Se tomaron microfotografías de las especies estudiadas con microscopio petrográfico y con microscopio electrónico de barrido.

Bioestratigrafía

La secuencia de eventos bioestratigráficos en el Cretácico Tardío está relativamente bien establecida comparada con la del Cretácico Temprano (Perch-Nielsen, 1985), en éste último, las zonaciones son menos refinadas, porque el tiempo entre eventos es mayor que en el primero. En general las zonas están definidas por la primera ocurrencia o la última ocurrencia del nanoplancton calcáreo índice. Recientemente, el conocimiento acerca de la evolución dentro de algunos

géneros y familias han sido usados para refinar las biozonaciones.

En el presente trabajo se hizo la datación del Grupo Austin con nanofósiles calcáreos. La biozonación utilizada fue la de Sissingh (1977).

Los datos obtenidos del estudio (Fig.5) definen la ocurrencia de las especies identificadas en la sección compuesta. Las zonas están definidas por la primera aparición y extinción de las especies marcadoras. Los resultados son puramente cualitativos.

Las zonas asignadas a las 14 muestras de la sección compuesta del Grupo Austin sugieren una edad

Coniaciano tardío a Campaniano temprano. Esta edad está basada en la ocurrencia de las especies índice *Micula decusata* (CC14), *Lucianorhabdus cayeuxii* (CC16), *Calculites obscurus* (CC17) y *Broinsonia parca* (CC18).

Coniaciano tardío

Esta edad se presenta en las muestras 1 y 2 las cuales corresponden a la Formación Atco. La muestra 1 contiene especies índice del Coniaciano como *Ephrolithus floralis* y *Ephrolithus moratus*. En la muestra 2, las especies índices *Micula decusata* y *Lithastrinus septenarius* fueron también observadas. En la zonación de Sissingh (1977) la primera ocurrencia de *Micula decusata* corresponde al Coniaciano tardío, sin embargo *E. moratus* recuperado en la muestra 1 de este intervalo, sugiere una edad Coniaciano temprano (CC 13) para la parte más basal de la unidad en la localidad muestreada. Debido a que la parte inferior de la Formación Atco no está expuesta, no fue posible definir el límite entre CC13 y CC14 (Coniaciano temprano y tardío). Por lo tanto, esta parte de la Fm. Atco corresponde a las zonas CC13 y CC14 de Sissingh (1977) definida por la primera ocurrencia de *M. decusata* y es datada como Coniaciano tardío. Con base en estos datos, esta parte de la Fm. Atco correlaciona bien con la biozona de amonitas *Prionocycloceras gabrielse* de Young (1963) y también de la biozona de foraminíferos planctónicos *Dicarinella concavata* de Caron (1985). (Fig. 6).

El intervalo entre la segunda y tercera muestra (CC 15) de las Fms. Atco y Vinson no fue estudiada, porque las muestras de este intervalo (CC 15) no fueron recuperadas (Fig. 2).

Santoniano

Este intervalo es reconocido desde la muestra 3 (parte superior de la Fm. Vinson) a la 7 (Fm. Jonah). En estas muestras, la especie índice *Lucianorhabdus cayeuxii* fue observada.

El intervalo desde la primera ocurrencia de *L. cayeuxii* a la primera ocurrencia (común) de *Calculites obscurus* comprende la zona CC 16 de Sissingh (1977), datada como Santoniano superior. Por lo tanto los nanofósiles calcáreos de las muestras 3 a 7 se consideran dentro de esta zona.

De estos resultados, este intervalo corresponde a las *Texanites texanus gallica* y *Bevahites bevahensis* de la biozonación de Young (1963) (Fig.6). Estos resultados también correlacionan con la biozona *Dicarinella asymerica* de Caron (1985).

Los resultados obtenidos en este trabajo hasta este punto fueron comparados con zonaciones regionales del NE de Texas (Percival, 1991; Thompson, 1991) y de Mississippi

y Alabama (Dowset, 1989) en Fig. 6, siendo equivalente a la Zona A de foraminíferos planctónicos de Thompson (1991), a la biozona *Lucianorhabdus cayeuxii* de Percival (1991), pero no fue equivalente a la biozona *Calculites obscurus* de Dowsett (1989).

Campaniano

Este intervalo se reconoció desde las muestras 7 a 11 (Fms. Dessau y Burditt). La ocurrencia común de *Calculites obscurus* (desde la muestra 7 en adelante) fue observada dentro de este intervalo. Sissingh (1977) en su biozonación para nanopláncton calcáreo Cretácico, define la zona CC 17, desde la primera ocurrencia común de la especie índice *C. obscurus* a la primera ocurrencia de la especie índice *Broinsonia parca*. Esta zona es equivalente al Santoniano superior.

Con base en estos resultados, la CC 17 corresponde a la Zona de amonitas *Submortonicerias tequesquitense* de Young (1963). Este resultado es también consistente con la biozona de foraminíferos planctónicos *Globotruncana elevata* de Caron (1985).

Cuando se compara con las zonaciones regionales de la Planicie Costera del Golfo, corresponde a la biozona **B** de foraminíferos planctónicos de Tompson (1991); a la biozona *Tetralithus obscurus* de Percival (1991), pero no a la biozona *Aspidolithus parvus* de Dowsett (1989) (Fig. 6).

Las muestras 11 a 13 (Fm. Dessau) y 14 (Fm. Burditt) ocurren dentro de la Zona (CC 18) *Aspidolithus parvus* de Sissingh (1977) datada como Campaniano inferior. Esta zona se define por la primera ocurrencia de *Broinsonia parca* (= *Aspidolithus parvus*) a la última ocurrencia de *Marthasterites furcatus*. En este estudio, la primera aparición de *Broinsonia cf. B. parca* ocurre en la muestra 11. La especie índice que define la cima de esta zona no fue observada.

La CC 18 corresponde a la biozona *Submortonicerias vanuxemi* Young (1963), y a la biozona *Globotruncanita elevata* de Caron (1985) (Fig. 6).

Cuando los resultados son comparados con aquellos de las zonaciones regionales de la Planicie Costera del Golfo corresponden a la zona **C** de Tompson (1991), a la biozona *Broinsonia parca parca* ? de Percival (1991) pero no corresponde a la biozona *Aspidolithus parvus* de Dowsett (1989) (Fig. 6).

Conclusiones

Catorce muestras del grupo Austin fueron analizadas para conocer su contenido nanoflorístico calcáreo fósil. Aunque la preservación de las muestras fue de regular a moderado,

EDAD BASADA EN AMONITAS		ZONACIÓN AMONITES Young 1963	ZONACIÓN FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS (Cosmopolita) Caron 1935	ZONACIÓN NANOFÓSILES CALCAREOS (Cosmopolita) Sissingh. 1977	ZONACIÓN FORMINÍFEROS PLANCTÓNICOS (NE Texas) Thompson., 1991	ZONACIÓN NANOFÓSILES CALCAREOS (NE Texas) Percival., 1991	ZONACIÓN NANOFÓSILES CALCAREOS (Mississippi y Alabama) Dowsett., 1989	Este Trabajo
INFERIOR	CAMPANIANO	Delawarella sabinaiensis	Globostrucanella elevata	CC 18	C Rugoglobigerina tradinghousensis	Broinsonia Parca parca ?	Aspidolithus parvus	B. parca
		Delawarella delawarensis						
Submorticeras vanuxemi		Submorticeras tequesquitense	CC 17	B Marginotruncana concavata Globostrucanella Elevata	Tetralithus obscurus	C obscurus		
SUP.	SANTONIANO	Beharites beharensis	Dicarinella asymetrica	CC 16	Globigerinoides asperus Marginotruncana pseudolinneiana	Lucianorhabdus cayeuxii	L. cayeuxii	
		Texanites texanus gallica						
INFERIOR		Texanites texanus texanus	Dicarinella concavata	CC 15		Calculites obscurus	?	
		Texanites stangeri		CC 14				
SUP.	CONIACIANO	Prionocyloceras gabrielense	Dicarinella primitiva	CC 13			M decusata	
MEDIO		Peroniceras westphalicum						
		Peroniceras haasi						

Fig. 6.- Correlación con amonitas, foraminíferos planctónicos y nanoplancton calcáreo comparándolo con el presente estudio.

57 formas fósiles fueron recuperadas e identificadas al menos a nivel genérico. El intervalo muestreado fue, sin embargo inadecuado para facilitar la precisa delimitación de las biozonas, principalmente entre la biozona CC14 y CC15.

La presencia de elementos estratigráficos significativos en algunas de las muestras, demuestran que las muestras estudiadas pueden ser asignadas a 6 biozonas de

nanofósiles calcáreos de la biozonación de Sissingh (1977), correspondiendo a la CC 13, CC 14 – 15, CC 16 y CC 18. La CC 15 no fue estudiada, porque no se colectaron muestras de este intervalo (Fm. Vinson).

El resultado del presente estudio es sin embargo consistente con biozonaciones Cosmopolitas y Regionales (Texas) previas para nanofósiles calcáreos, foraminíferos

planctónicos y amonitas. Los resultados no fueron consistentes con la zonación para nanofósiles calcáreos de Dowset para Mississippi y Alabama.

Agradecimientos

Agradezco a la Dra. Blanca Estela Buitrón la invitación a participar en el Homenaje a la Dra. Gloria Alencáster. El presente trabajo es el resultado de la Maestría en Micropaleontología en la Universidad de Londres, Inglaterra para lo cual agradezco la recomendación de las Dras. Blanca Estela Buitrón, Gloria Alencaster Ybarra, Silvia Rivera Olmos, para la obtención de la beca de posgrado para este fin.

Agradezco al Consejo Británico por la beca otorgada, así como a las autoridades y personal académico y técnico de la Universidad de Londres por el apoyo recibido durante el desarrollo de la Maestría en Ciencias en Micropaleontología.

Un agradecimiento especial a mis compañeros, familiares y amigos por su apoyo a lo largo de esta Maestría.

Agradezco también a la Ing. Ariadna Márquez Ramírez, el valioso apoyo recibido en la elaboración de esquemas y figuras del presente trabajo.

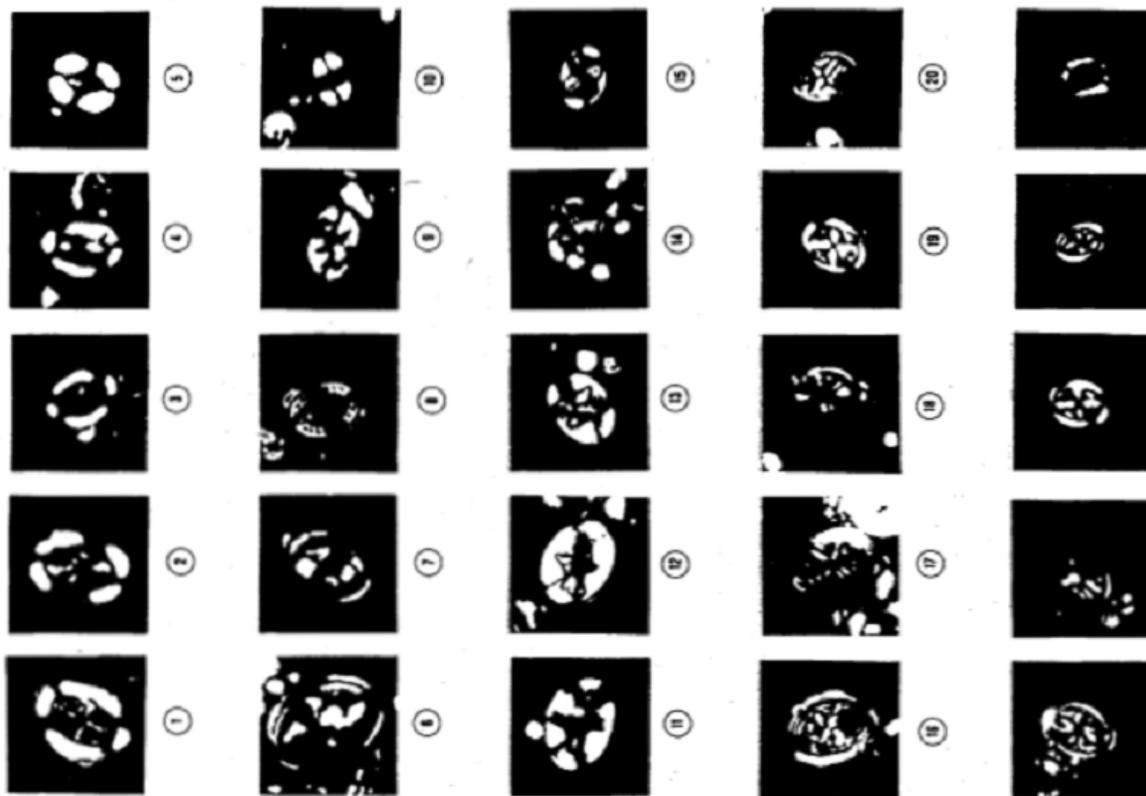
Finalmente agradezco las sugerencias de los revisores anónimos para la publicación de este trabajo.

Referencias bibliográficas

- Bukry, D. 1969. Upper Cretaceous Coccoliths from Texas and Europe. *Univ. Kansas Paleont. Contr.* 51 (Protista) p. 79.
- Caron, M., 1985. Cretaceous planktic foraminifera. En Bolli, H. M. et al. (Eds.). *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, p. 17-86.
- Crux, J.A. 1982. Upper Cretaceous (Cenomanian to Campanian) calcareous nannofossils, En Lord A.R. (Ed.). *A British Micropaleontological Society Series*, Ellis Horwood, Chichester, p. 81-85.
- Dowsett, H.J. 1989. Documentation of the Santonian – Campanian and Austinian – Tylorian Stage Boundaries in Mississippi and Alabama using calcareous Microfossils. *U. S. Geological Survey Bulletin*, 1884, 20 p.
- Gartner, S. 1968. Coccoliths and related calcareous nannofossils from Upper Cretaceous deposits of Texas and Arkansas. *Univ. Kansas Paleont. Contr.* 48 (Protista), Article 1, p. 56.
- Grammil, L.M., J.A. Adams, and R.E. Casey, 1984. Potassium – 40/Argon – 40 age determinations on low potassium glauconites near missing Cretaceous – Tertiary transition at Littig Pit., Travis County, Texas (abst.). *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin* 68 (4): p. 478-479.
- Hattner, J.G., Wind, F.H. and Wise, S.W. 1980. The Santonia Campanian Boundary: Comparison of Nearshore – Offshore Calcareous Nannofossil Assemblages. *Cahiers de Micropaleontologie.*, 3: p. 9-26.
- Hattner, J.G. and Wise S.W. 1980. Upper Cretaceous Calcareous Nannofossil Biostratigraphy of South Carolina. *South Carolina Geology*, 24 (2): p. 41-117.
- Heine, C.J. 1991. Late Santonian to Early Maastrichtian Dinoflagellate cysts in NE Texas. En: *Stratigraphy and Micropaleontology of the Campanian shelf in NE Publication*, p. 117-147.
- Lauer, G. 1971. Evolutionary trends in the Arkhangelskiellacea (Calcareous Nannoplankton) of the Upper Cretaceous of Central Oman, SE Arabia. *Report on the Consultant Group on Calcareous Nannoplankton*, Kiel, Sept. 5-7, p. 239-261.
- Leshner, O., 1983. Calcareous nannofossil biostratigraphy of the Austin Chalk (Upper Cretaceous) in the type area, *Abstracts with Programs* 15 (2): p. 48.
- Moshkovitz, S. and Osmond, K. 1989. The optical properties and microcrystallography of Arkhangelskiellacea and some other calcareous nannofossils in the Late Cretaceous En: Crux, J. A. and Van Heck, S. (Eds) *Nannofossils and Their Applications*, proceedings of the International Nannofossil Association Conference, London, 1987, p. 76-97.
- Noël, D. 1969. Arkhangelskiella (coccolithes crétaécés) et forms affines du Bassin de Paris. *Revue de Micropaléontologie*, 11 (4): p. 191-194.
- Perch – Nielsen, K. 1985. Mesozoic calcareous nannofossils. In Bolli, H.M. et al. (Eds.), *Plankton Stratigraphy*, Cambridge University Press.
- Percival, S.F. Jr. 1991. Late Santonian to early Maastrichtian calcareous nannofossil biostratigraphy and zonation in NE Texas. *Micropaleontology Press, Special Publ.*, 5: 148 p.
- Pessagno, E.A. Jr. 1967. Upper Cretaceous planktonic foraminifera from the Western Atlantic Gulf Coastal Plain. *Paleontographica Americana* 5: p. 242-545.
- Risatti, J.B. 1973. Nannoplankton biostratigraphy of the Upper Bluffport Marl – Lower Prairie Bluff Chalk interval (Upper Cretaceous) in Mississippi. *Proc. Symp. Calc. Nannofossils. Gulf Coast Sect. Soc. Econ. Paleont. Mineral*, p. 8-57.
- Roth, P.H. 1978. Cretaceous nannoplankton biostratigraphy and Oceanography of the Northwestern Atlantic Ocean. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 44: p. 731-759.
- Sissingh, W. 1977. Biostratigraphy of Cretaceous calcareous nannoplankton. *Geologie en Mijnbouw*, 56: 37-65.
- Sheu, N.W., 1982. Calcareous nannofossils of the Brownstwn Marl and Gober Chalk (Upper Cretaceous) of the Upper Austin

- Group, Fannin County, Northeast Texas. University of Texas at Arlington, Masters Thesis.
- Smith, C.C., 1875. Calcareous nanoplankton and stratigraphy of the upper Eagle Ford and lower Austin Formations, Texas. University of Texas at Dallas, Ph.D. Dissertation.
- Smith, C.C. 1981. Calcareous Nannoplankton and Stratigraphy of Late Turonian, Coniacian and Early Santonian Age of the Eagle Ford and Austin Groups of Texas. Geol. Survey Professional Paper 1075, 95 p.
- Stradner, H. 1961. Vorkommen von Nannofossilien im Mesozoikum und Alttertiär. Erdöl-Z., 77, p. 77-88.
- Thierstein, H.R. 1976. Mesozoic Calcareous Nannoplankton Biostratigraphy of Marine Sediments. Marine Micropaleontology 1: p. 325-362.
- Thompson, L., Heine, C., Percival, S., Selznik, M. 1992. Stratigraphy and Stradner, H. 1964. Micropaleontology of the Campanian shelf in Northeast Texas. Micropaleont. Press Special Publ., 5: 148 p.
- Varol, O. 1989. Quantitative analysis of the Arkhangelskiella cymbiformis Group and Biostratigraphic usefulness in the North Sea Area. Journal of Micropalaeontology, 8 (2): p. 131-134.
- Verbeek, J.W. 1977. Calcareous nannoplankton Biostratigraphy of the Middle and Upper Cretaceous Deposits in Tunisia, Southern Spain and France. Utrecht Micropaleontological Bulletins 16: p. 5-157.
- Young, K. and Woodruff, C.M. 1985. Austin Chalk in its type – area stratigraphy and structure, Austin Geological Society, Guidebook 7, 88 p.

LAMINA 1



- Figs. 1 – 2. *Arkhangelskiella* sp. muestra 1, polarización, x2375.
- Figs. 3 – 4. *Broinsonia enormis* (Shumenko, 1968) Manivit (1971) muestras 11 y 14, polarización, x2143.
- Fig. 5. *Broinsonia* cf. *B. parca* (Stradner, 1963) Bukry, 1969.
- Fig. 6.- *Gartnerago obliquum* (Stradner, 1963) Reinhardt, 1970, muestra 13, polarización, x1750.
- Fig. 7. *Gartnerago* sp. Bukry (1969), muestra 13, polarización, x2125.
- Fig. 8.- *Cribrosphaerella ehrenbergii* (Arkhangelsky, (1912) Deflandre (1952), muestra 11, polarización, x2667.
- Fig. 9 – 10. *Eiffelithus gorkae* Reinhardt (1965), muestras 14 y 7, polarización, x2600 y x1900.
- Fig. 11 – 12. *Eiffelithus eximius* (Stover, 1966) Perch – Nielsen (1968), muestras 14 y 8, polarización, x2250 y x2125.
- Fig. 13. *Eiffelithus turris Eiffelii* (Deflandre, 1954), Reinhardt (1965), muestra 14, polarización, x2333.
- Figs. 14 – 15. *Helicolithus trabeculatus* (Górka, 1957) Verbeek (1977), muestras 4 y 14, polarización, x1857 y x1714.
- Fig. 16. *Chiastozygus litterarius* (Górka, 1957) Manivit (1971), muestra 13, polarización, x1971.
- Figs. 17 – 18. *Chiastozygus platyrhethus* Hill (1976), muestras 14 y 7, polarización, x2275 y x1714.
- Figs. 19 – 20. *Chiastozygus bifarius* Bukry (1969), muestras 14 y 13, polarización, x2166.
- Figs. 21 – 22. *Ahmuellerella octoradiata* (Górka, 1957) Reinhardt (1966), muestra 14, polarización, x2000.
- Figs. 23 – 24. *Vekshinella angusta* (Stover, 1966), muestras 14 y 7, polarización, x2400.

LAMINA 2

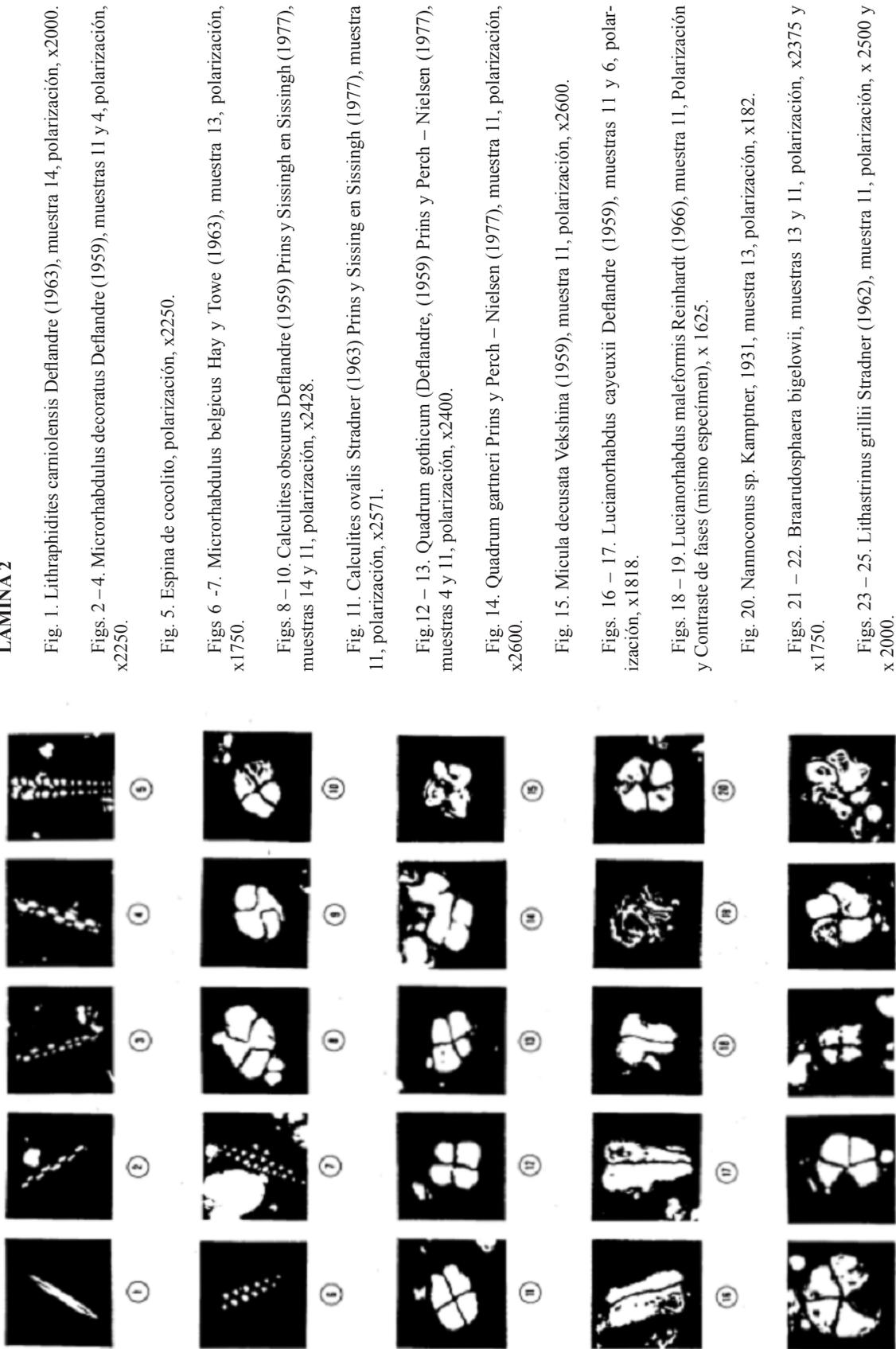


Fig. 1. *Lithraphidites carniolensis* Deflandre (1963), muestra 14, polarización, x2000.

Figs. 2-4. *Microhabdulus decoratus* Deflandre (1959), muestras 11 y 4, polarización, x2250.

Fig. 5. Espina de coccolito, polarización, x2250.

Figs 6-7. *Microhabdulus belgicus* Hay y Towe (1963), muestra 13, polarización, x1750.

Figs. 8-10. *Calcilites obscurus* Deflandre (1959) Prins y Sissingh en Sissingh (1977), muestras 14 y 11, polarización, x2428.

Fig. 11. *Calcilites ovalis* Stradner (1963) Prins y Sissingh en Sissingh (1977), muestra 11, polarización, x2571.

Figs. 12-13. *Quadrum gothicum* (Deflandre, (1959) Prins y Perch - Nielsen (1977), muestras 4 y 11, polarización, x2400.

Fig. 14. *Quadrum gartneri* Prins y Perch - Nielsen (1977), muestra 11, polarización, x2600.

Fig. 15. *Micula decusata* Vekshina (1959), muestra 11, polarización, x2600.

Figs. 16-17. *Lucianorhabdus cayeuxii* Deflandre (1959), muestras 11 y 6, polarización, x1818.

Figs. 18-19. *Lucianorhabdus maleformis* Reinhardt (1966), muestra 11, Polarización y Contraste de fases (mismo espécimen), x 1625.

Fig. 20. *Nannoconus* sp. Kamptner, 1931, muestra 13, polarización, x182.

Figs. 21-22. *Braarudosphaera bigelowii*, muestras 13 y 11, polarización, x2375 y x1750.

Figs. 23-25. *Lithastrinus grillii* Stradner (1962), muestra 11, polarización, x 2500 y x 2000.

LAMINA 3

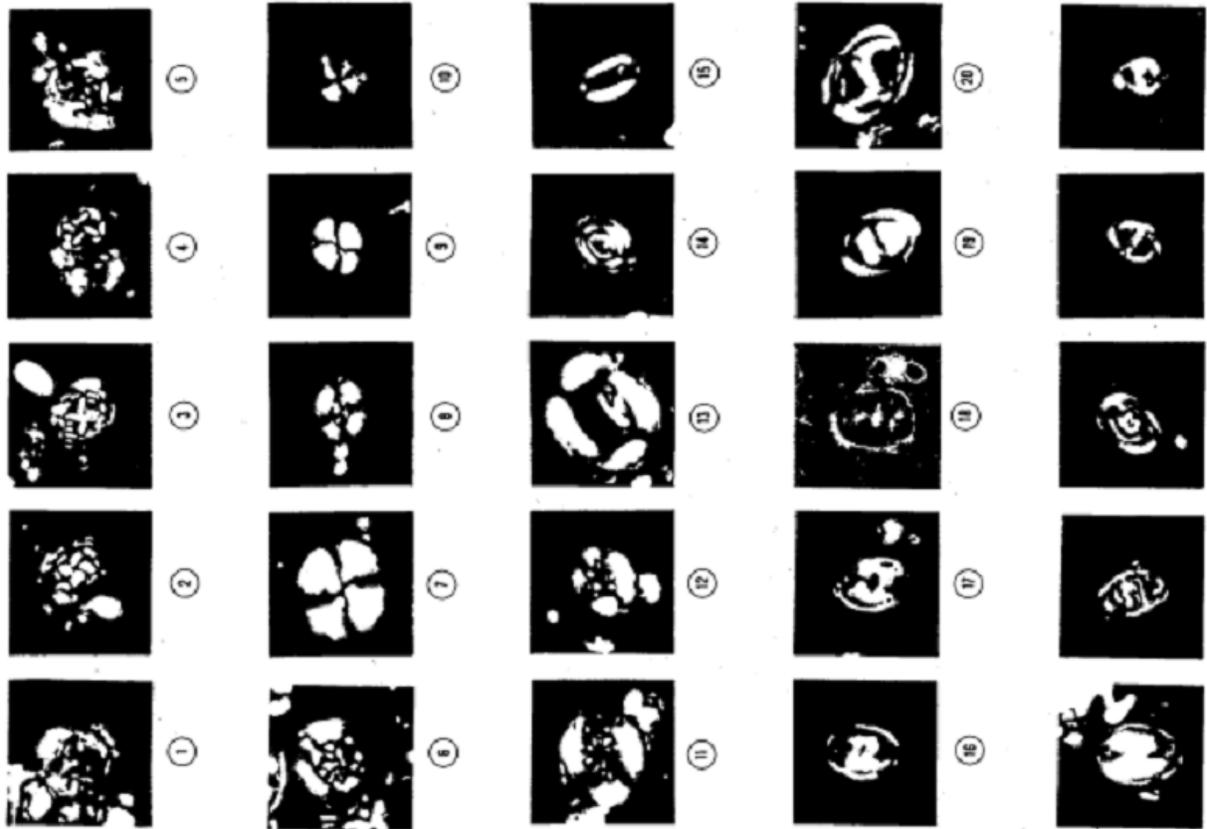


Fig. 1. *Prediscosphaera ponticula* Bukry (1969), Perch – Nielsen (1984), muestra 13, polarización, x2500.

Figs. 2 – 4. *Prediscosphaera cretaeaca* (Arkhangelsky, 1912) Gartner (1968), muestra 13, 14 y 7, polarización, x2333.

Figs. 5 – 6. *Prediscosphaera* cf. *P. grandis* Perch – Nielsen (1979), muestra 14 y 13, polarización, x2000.

Fig. 7. *Watznaeria manivitae* Bukry (1973), muestra 13, polarización, x2000.

Figs. 8 – 9. *Watznaeria barnesae* (Black, 1959) Perch – Nielsen (1968), muestras 2 y 11, polarización, x1833.

Fig. 10. *Discorhabdus ignotus* (Górka, 1957) Perch – Nielsen (1969), muestra 4, polarización, x2000.

Fig. 11. *Retecapsa crenulata* (Bramlette y Martini, 1964) Grün y Alleman, 1975, muestra 11, polarización, x2572.

Fig. 12. *Retecapsa angustiforata* Black (1971), muestra 14, polarización, x 1625.

Fig. 13. *Manivitiella pemmatoides* Thierstein (1971), muestra 11, polarización, x 2200.

Fig. 14. *Biscutum blackii* Gartner (1968), muestra 11, polarización, x 2600.

Fig. 15. *Rhagodiscus angustus* (Stradner, 1963) Reinhardt (1971), muestra 14, polarización, x 1714.

Figs. 16 – 18. *Tranolithus orionatus* Reinhardt, 1966, muestras 14 y 1, x2000.

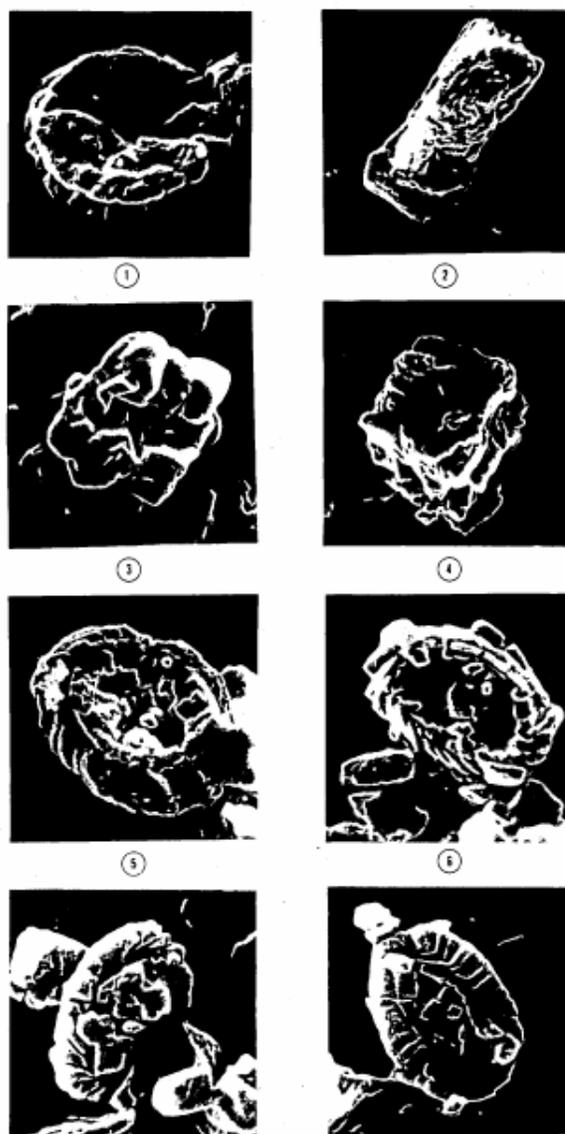
Fig. 19. *Tranolithus minimus* (Bukry, 1969) Perch – Nielsen 1984, muestra 13, polarización, x 3750.

Fig. 20. *Reinhardtites anthophorus* (Deflandre, 1959) Perch – Nielsen (1968), muestra 11, polarización, x1636.

Fig. 21. *Zeughrabdotus biperforatus* (Gartner, 1968), muestra 14, Polarización, x2000.

Figs. 22 – 23. *Zeughrabdotus compactus* (Bukry, 1969), muestra 13 y 11, polarización, x2600.

Figs. 24 – 25. *Zeughrabdotus erectus* (Deflandre, 1954) Lezaud (1968), Reinhardt (1965), muestra 7, polarización, x2250.



LAMINA 4

Fotografías de Microscopio Electrónico de Barrido mostrando preservación regular.

Fig. 1. *Discorhabdus ignotus* (Górka, 1957) Perch – Nielsen (1968), vista proximal, muestra 7, x 8600.

Fig. 2. ? *Lucianorhabdus* sp. Deflandre (1959), vista lateral, muestra 7, x 4818.

Fig. 3. *Quadrum* sp. Muestra 14, x5600.

Fig. 4. *Micula* sp. Muestra 7, x4600.

Figs. 5 – 6. *Zeugrhabdotus* sp. Vistas proximales, muestras 7 y 14, x6000.

Fig. 7. *Tranolithus minimus* (Bukry, 1969) Perch – Nielsen, 1984, vista distal, muestra 14, x 9500.

Fig. 8. *Reinhardtites* sp., vista distal, muestra 7, x 3545.

COMUNIDADES BENTÓNICAS DE PLATAFORMAS DEL CRETÁCICO ASOCIADAS A ARCOS MAGMÁTICOS EN LA PARTE OCCIDENTAL DE MÉXICO

Lourdes Omaña¹, Elena Centeno-García², Blanca Estela Buitrón-Sánchez³

Resumen

Se ha analizado la distribución de las asociaciones bentónicas fósiles (foraminíferos bentónicos, rudistas, y gasterópodos) habitantes de agua somera, en varias localidades situadas en el Occidente de México, asociadas a arcos magmáticos. Estas localidades se encuentran en el margen del Océano Pacífico, desde el estado de Guerrero hasta Baja California. La fauna examinada: foraminíferos, rudistas y gasterópodos presentan afinidad con las faunas tethysianas. Las secuencias documentadas están compuestas por caliza arrecifal, interestratificada con diversos materiales derivados de actividad magmática, indicando una sucesión con afinidad de arco intra-oceánico en una zona de subducción.

Palabras Clave: Comunidades bentónicas, Cretácico, arcos magmáticos, occidente de México

Abstract

The distribution of the benthic fossil communities (foraminifera, gastropod, and rudists) associated to magmatic arcs has been analysed from several sites located in the western part of Mexico. These localities are situated in the Ocean Pacific margin from Guerrero State to North Baja California State. The examined fauna: foraminifera, rudists and gastropod present faunal tethysian affinities. The documented sequences are composed by reefal limestone interbedded with material produced by diverse magmatic activity indicative of intra-oceanic arc affinity in a subduction area.

Key Words: Benthic communities, Cretaceous, magmatic arcs, western Mexico

Introducción

Los tiempos de expansión y desaparición de las plataformas carbonatadas son bien conocidos en muchas partes del Mar de Tethys (Simó *et al.*, 1993). El desarrollo de las plataformas tuvo lugar durante parte de la mayoría de los pisos cretácicos en el Caribe, Europa Occidental, el área Adriática italiana, Norte de África y este de Arabia. Sin embargo, por cortos períodos, en casi todas las localidades estas plataformas fueron temporalmente inundadas en el Valanginiano superior, en el Aptiano medio, localmente en el Albiano superior, en el Cenomaniano medio, al final del Cenomaniano y en el Turoniano. Coincidentemente, en el Pacífico medio, las plataformas carbonatadas cesan su crecimiento desde el Cenomaniano hasta el Coniaciano (ODP. Leg 143).

La extensión de las plataformas carbonatadas se incrementa desde el Valanginiano al Aptiano-Albiano y Cenomaniano, cuando tuvieron una máxima extensión

1. y 3. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510, México, D. F., México.

1. Email: lomanya@geologia.unam.mx

3. Email: blancab@unam.mx

2. Departamento de Geología Regional, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510, México, D. F., México.
Email: centeno@unam.mx

(Dercourt *et al.*, 1993). Las construcciones de plataforma son conocidas en todos los pisos, excepto en el Turoniano. La elevación del nivel del mar en el Cenomaniano-Turoniano y el evento anóxico asociado, están registrados como un amplio depósito de inundación sobre muchas plataformas (Simó *et al.*, 1993). Otras plataformas, particularmente en el Mediterráneo, fueron emergentes por tectónica local. Las plataformas, del Cenomaniano superior están representadas en Venezuela, también en el Norte de los Pirineos (Bilotte, 1993). En el sur de Francia donde la plataforma fue inundada por los lodos del Turoniano Inferior (Philip, 1993), en la Montaña Ibérica en España (Segura *et al.*, 1993; Alonso *et al.*, 1993) y en Túnez (Camoin, 1993).

En el Cretácico Medio, por la actividad volcánica asociada a las superplumas, se produjo calor y material volcánico desde el manto de la tierra, lo cual está relacionado a los cambios ambientales globales que se manifestaron en ese tiempo (Vogt, 1989; Larsson, 1991ab; Larson y Olson, 1991).

El tiempo de las mesetas oceánicas, cadenas montañosas marinas y los flujos de basalto continental, indican que el período de formación de corteza oceánica en el Pacífico se incrementó enormemente. El promedio de producción de corteza oceánica aumentó ocho veces durante el Aptiano, cerca del comienzo del largo Período Magnético Normal

del Cretácico. Larson y Olson (1991) establecen que este período magnético fue relacionado a la actividad de una pluma profunda del manto.

Schlanger *et al.* (1981) y Larson (1991a) notaron una correlación entre el valor de la producción de corteza en el Cretácico y la depositación de la lutita negra, ésta fue depositada durante el clima más cálido acompañando al postulado de mayor nivel de bióxido de carbono en el Cretácico. La gran actividad volcánica durante este tiempo ha sido asociada con el aumento de salida del gas CO₂ y otros químicos. En cuanto, a la curva del nivel del mar propuesta por Haq *et al.* (1988) se ve que la leve caída del Berriasiano al Valanginiano coincide con la disminución en promedio de la formación de corteza propuesta por Larson (1991b). Pero la elevación del mar, durante el Hauteriviano-Barremiano premarca al Aptiano como un período de gran formación de corteza por alrededor de 8 millones de años. La subida del nivel del mar en el Albiano superior continúa hasta el límite Cenomaniano-Turoniano con una explosión de generación de corteza en el Cenomaniano superior. El nivel del mar también sube en el Campaniano superior durante el último evento de formación de corteza en el Cretácico.

En algunas partes del Pacífico, están distribuidas cadenas de montículos marinos aplanados cretácicos, cuya profundidad de la cima yace entre 1-2 km bajo el nivel del mar, estas estructuras son llamadas “guyots” por Hess (1946). Su distribución como fue mapeada originalmente estuvo entre las latitudes 8°30' norte y 27° 00' norte y longitudes 165°00' oeste a 146° 00' este, aunque escasos guyots fueron localizados arriba de 45° 00' norte y 165° 00' oeste.

Estas plataformas del Pacífico son la expresión de las plataformas carbonatadas urgonianas del Tethys. Muchas, sino es que la mayor parte de las plataformas del Cretácico Inferior, se inundaron hasta el Albiano y son “guyots” ahora, pero hay un gap en el desarrollo de los arrecifes de rudistas desde el Cenomaniano hasta el Santoniano. En el Campaniano y Maastrichtiano los arrecifes de rudistas vuelven a florecer en las latitudes ecuatoriales (Winterer, 1991).

La distribución de los guyots al presente, sugiere que alrededor del 80 al 90% de ellos se encuentra al norte del Ecuador (Menard, 1964; Vogt, 1989; Jenkins y Wilson, 1999).

Los “guyots” fueron inicialmente interpretados como islas volcánicas, pero al perforar en 1950, se descubrió la presencia de calizas de agua somera de edad cretácica en la cima de ciertos “guyots” (Hamilton, 1956).

Posteriores perforaciones demostraron la presencia común de calizas del Cretácico de facies de agua somera (Heezen *et al.*, 1973; Winterer, *et al.*, 1973; Matthews *et al.*, 1974;

Grötsch y Flügel, 1992; Lincoln, *et al.*, 1993; Winterer y Sager, 1995; Haggerty y Premoli Silva, 1985; Flood, 1998).

Además, no todos los “guyots” son necesariamente plataformas inundadas. Menard (1964) documenta otros posibles orígenes, algunos pueden ser volcanes que fueron truncados por erosión como originalmente sugirió Hess (1946), otros pueden ser calderas rellenadas con sedimento pelágico. Por ejemplo, una sección perforada en un guyot durante el ODP Leg 144 (Lo-En Guyot) esta compuesta de sedimento pelágico directamente sobre el basamento volcánico y, por lo tanto, falta la capa de plataforma carbonatada (Premoli Silva, *et al.*, 1993). Otros guyots en el “Wake Seamount Group” parecen ser enteramente volcánicos.

El objetivo de este trabajo fue revisar y documentar la distribución de los conjuntos fósiles de ambientes someros cuyo desarrollo estuvo asociado a la actividad magmática que caracteriza al Océano Pacífico.

Análisis de la Fauna Bentónica en la parte occidental de México

Por lo que respecta a la distribución de los depósitos carbonatados de plataforma durante el Cretácico (Aptiano-Cenomaniano), se ha analizado la información paleontológica de la región occidental de México, localizada en el margen del Océano Pacífico, empezando por el estado de Guerrero hasta Baja California (Figura 1).

Estado de Guerrero

En la parte noroccidental del estado de Guerrero se encuentra Ixcateopan, en esta región se han registrado rudistas como *Texicaprina kugleri*, *Mexicaprina quadrata*, *Mexicaprina alata*, e *Imanitas* sp. Una asociación de foraminíferos compuesta por *Dictyoconus walnutensis*, *Coskinoloinoides texanus* y el alga *Cayeuxia piae* han sido identificados (Figura 2: 6, 8). Con base en la distribución estratigráfica de los foraminíferos se definió la edad Albiano Medio para esta secuencia (Flores de Dios *et al.*, 2004).

Morales-Soto (1987) menciona que ha estudiado varias localidades fosilíferas, como Acatempan e Ixcateopan, en esta última localidad identificó varias especies de Nerinacea del Aptiano. Sin embargo, las rocas que afloran en Acatempan fueron datadas como del Aptiano-Albiano con base en el estudio también de gasterópodos.

Vidal *et al.* (1991) indican que al occidente de Taxco entre Ixcateopan y Puerto Larcón aflora una secuencia de rocas carbonatadas que forman parte del límite noroccidental de la Plataforma Guerrero-Morelos, esta secuencia fue dividida en dos unidades, una inferior que contiene rudistas del Aptiano inferior y una superior que



Figura 1. Mapa con las localidades revisadas

Estado de Guerrero

1-Ixcateopan, 2-Teloloapan, 3-Chilacachapa

Estado de Michoacán

4-Huetamo, 5-Coalcomán

Estados de Jalisco y Colima

6- Pihuamo, 7-Cerro Tuxpan y Tamazula, 8-Manatlán,

9-Atentique, 10-Tapalpa, 11-Barra de Navidad

aflora al N y NE de Ixcateopan, definida con gasterópodos como del Albiano-Cenomaniano.

Ontiveros-Tarango (1973) midió en Chilacachapa un espesor incompleto de 650 metros de caliza, y le asignó el nombre de Formación Acahuizotla (de acuerdo con de Cserna, 1965). Inmediatamente al nor-occidente de Teloloapan, debajo de la caliza Morelos, afloran rocas volcánicas, sin la presencia de estratos correspondientes a los arriba mencionados (de Cserna *et al.*, 1978). El estudio de la microfauna de la Formación Acahuizotla expuesta en Chilacachapa, indica edad Aptiano Tardío por la presencia de *Orbitolina* sp. y *Hoffatella decipiens*.

En el Anticlinorio Chilacachapa, Ontiveros-Tarango (1993) comenta que la estructura mayor de la Formación Morelos se encuentra directamente sobreyacida por la Formación Mexcala; el estudio paleontológico de las muestras, aún cuando es escasa, indica una edad turoniana.

En el área de Cuetzala-Apetlanca, en el flanco occidental del Anticlinorio Chilacachapa, el autor antes mencionado

Estado de Sinaloa

12-Vuelta del Cerro, 13-La Vainilla,

Estado de Sonora

14-Arivechi, 15-Lampazos, 16-Caborca,

Estado de Baja California Norte

17-Punta China, 18-Punta San Isidro

observó una secuencia de caliza arrecifal de 1130 metros de espesor correspondiente a la Formación Morelos del Albiano-Cenomaniano. Esta caliza se presenta en estratos gruesos y contiene abundante *Toucasia*, *Monopleura* y caprinidos.

Al Sur del río Balsas y en el flanco occidental de un anticlinal amplio, que está inmediatamente al sureste de Acatlán del Río, aflora una secuencia de caliza en estratos medianos a gruesos, interestratificados con lutita calcárea y algunos horizontes de caliza con rudistas. Los aspectos generales de esta secuencia no son idénticos a los de la Formación Morelos, sin embargo, se utiliza el mismo nombre para esta unidad.

De Cserna *et al.* (1978) hace mención que la caliza arrecifal que aflora en el Anticlinorio Chilacachapa, en el NW de Guerrero, presenta en su núcleo las rocas más antiguas debajo de la Formación Morelos, que consisten en caliza arcillosa y lutita calcárea que contienen *Orbitolina* y otros microfósiles y la consideran como del Aptiano Superior.

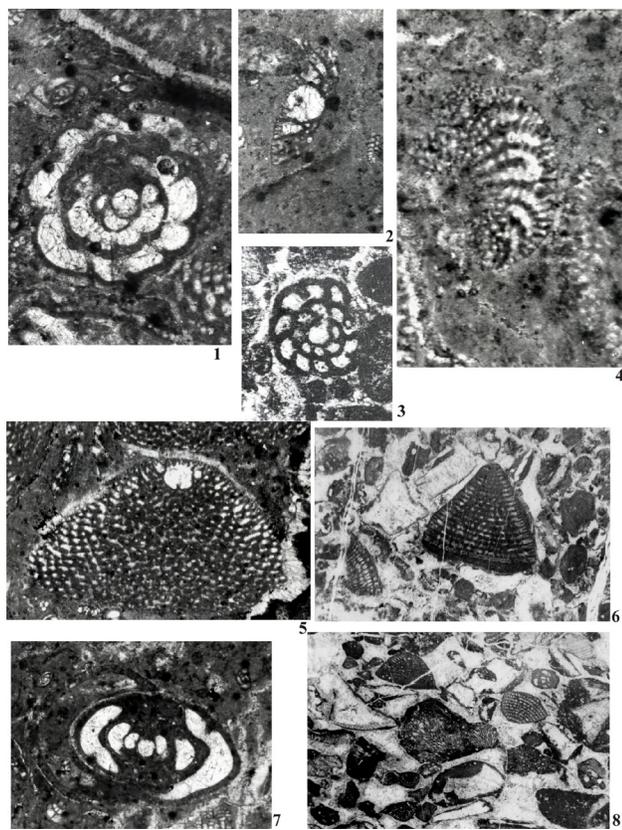


Figura 2. Foraminíferos bentónicos (Guerrero y Michoacán)

1, 7- *Melathrokerium valserinensis* (Formación Acahuizotla, Chialacachapa, Guerrero)

2, 5- *Palorbitolina lenticularis* (Formación Acahuizotla, Chialacachapa, Guerrero).

3- *Debarina* cf. *D. hahounerensis* (Formación El Cajón, Huetamo, Michoacán)

4- *Choffatella* cf. *Ch. decipiens* (Formación Acahuizotla, Chialacachapa, Guerrero)

6- *Dictyoconus walnutensis* (Formación Morelos, Ixcateopan, Guerrero)

8- *Dictyoconus walnutensis* y el alga *Cayeuxia piae* (Formación Morelos, Ixcateopan, Guerrero).

Omaña y Morales-Soto (1998) y Omaña y Alencaster (2008) estudiaron una sección colectada cerca del poblado de Chilacachapa, esta secuencia consiste de caliza de textura wackestone-packstone y se encuentra subyaciendo a la Formación Morelos. La asociación de foraminíferos bentónicos está constituida por *Palorbitolina lenticularis*, *Choffatella* aff. *Ch. decipiens*, *Glomospira urgoniana*, *Melathrokerium valserinensis*, *Istriloculina elliptica*, *Pseudocyclammina* sp. Con base en este conjunto de foraminíferos, se le asignó una edad Aptiano Inferior a esta secuencia (Figura 2: 1, 2, 4, 5, 7).

Monod y Busnardo (1993) y Busnardo *et al.* (2000) comentan que en la unidad Teloloapan, la lava calcoalcalina

del arco volcánico está sobreyacida por carbonatos con faunas neríticas retrabajadas de edad Aptiano-Albiano. El descubrimiento de fauna de amonites en el tope de la caliza Teloloapan determina la edad de Albiano Temprano a este horizonte.

La microfauna pelágica asociada contiene *Hedbergella* sp. y *Colomiella recta*. El flysh sobreyaciente de la caliza Teloloapan contiene *Hamites* gr. *intermedius* en la base (Albiano Superior a Cenomaniano).

Guerrero-Suástegui *et al.* (1993) en la región de Teloloapan registran depósitos de tormenta que contienen una facies conglomerática en donde se determinaron varias especies de amonitas del Albiano Superior, una facies con estratificación cruzada que presenta amonitas de la misma edad, una tercera facies con estratificación cruzada y laminaciones y la última, con laminaciones. Éstas contienen foraminíferos planctónicos del Albiano Superior.

Hernández-Romano *et al.* (1997) realizan un estudio de las facies en tres secciones estratigráficas en la parte central de Guerrero (Plataforma Guerrero-Morelos). Estos autores comentan que en esta área existe una secuencia de evaporita del Aptiano (*Anhidrita Huitzucó*) que subyace a la caliza marina somera de la Formación Morelos, la cual está sobreyacida por la caliza pelágica de mar abierto y rocas clásticas terrígenas, siendo estas facies diferentes de la Formación Mezcala.

Durante el Aptiano y el Albiano Inferior la depositación de evaporita tuvo lugar en un "sabka". Al mismo tiempo hacia el este (hacia el continente) desde el sabka, arenisca y conglomerado aluvial (Formación Zicapa) fueron depositados en la planicie costera y la caliza (Formación Acahuizotla), se acumuló hacia el mar en una plataforma carbonatada hacia la parte occidental. Condiciones marinas someras transgreden el sabka estableciendo un depósito carbonatado sobre una plataforma. El depósito de caliza y dolomía (Formación Morelos) llega hasta el Turoniano inferior, donde la caliza pelágica de la Formación Mexcala inferior, la sobreyace en algunas partes de la plataforma.

Estado de Michoacán

En el sureste de Michoacán cerca del límite con Guerrero está localizada la región de Huetamo.

Entre la región de Cutzamala y Huetamo, Pantoja-Alor (1959) describió con el nombre de Formación Morelos, una secuencia de caliza conteniendo rudistas y miliólidos, que descansa sobre la Formación San Lucas. En la parte inferior de la Formación Morelos, las capas de caliza están

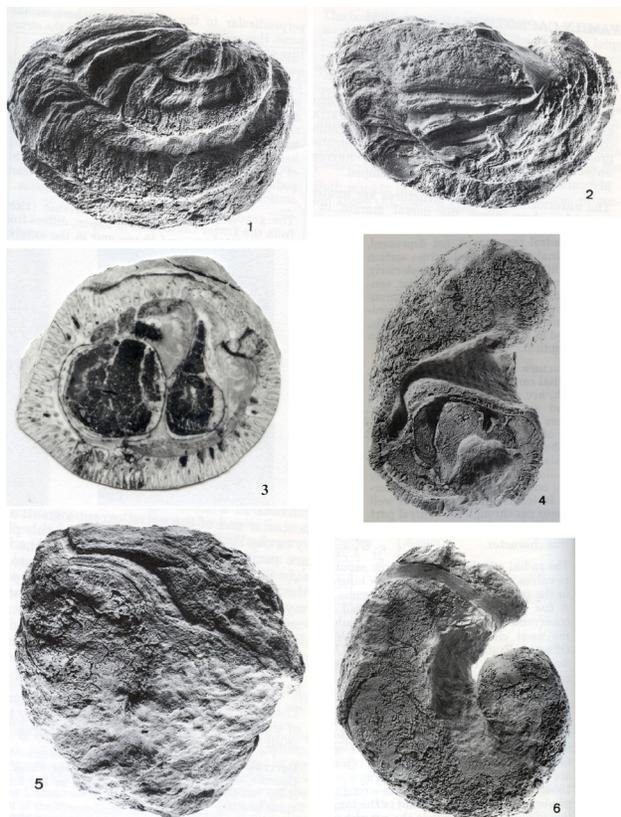


Figura 3. Rudistas (Michoacán y Jalisco)

1, 2, 5-*Douvilleilia skeltoni* (Formación Comburindio, Huetamo, Michoacán).

3- *Coalcoma ramosa* (Formación Encino, Cerro Tuxpan, Jalisco).

4, 6- *Huetamia buitronae* (Formación Comburindio, Huetamo, Michoacán).

intercaladas con limolita calcárea, que contiene abundante *Orbitolina* del Albiano Inferior.

Pantoja-Alor (1993) postula que “los depósitos del Jurásico Superior y Cretácico Inferior son el resultado de un sistema transgresivo sobre una plataforma inestable en la región de Huetamo”. En el occidente de Huetamo, el Cretácico Inferior está representado por la Formación Comburindio, la cual contiene biostromas con rudistas del Aptiano Temprano como *Amphitricoeelus*, *Caprina*, y los géneros y especies nuevos como *Pantojaloria sphaerica*, *Huetamia buitronae* y *Douvilleilia skeltoni* (Alencáster y Pantoja Alor 1996 a, b) (Figura 3: 1, 2, 4-6). En esta unidad se presentan también algunos foraminíferos como *Palorbitolina lenticularis*, la cual define el Aptiano Temprano (Pantoja-Alor *et al.*, 1994).

En la región de San Lucas en la parte oriental de Huetamo, el flysh turbidítico de sedimentos del Neocomiano está sobreyacido por las calizas de la Formación El Cajón (Pantoja-Alor, 1993). En esa formación se ha registrado

una asociación de foraminíferos de agua somera, compuesta por *Palorbitolina lenticularis*, *Choffatella* aff. *Ch. decipiens*, *Everticyclammina hedbergi*, *Debarina* cf. *D. hahounerensis*, *Glomospira urgoniana*, *G. watersi*, *Praechrysalidina infracretacea* (Figura 2: 3). Esta unidad ha sido datada como Aptiano Inferior (Omaña y Pantoja-Alor, 1998).

Buitrón y Rivera-Carranco (1985) estudiaron los nerinídeos del Cretácico de la región de Huetamo-San Lucas, Michoacán identificaron numerosas especies entre ellas *Adiozoptyxis coquandiana*, *Nerinella dayi*, *Cossmannea* (Eunerinea) *azteca*, *Cossmannea* (Eunerinea) *euphyes*, *Phaneroptyxis anguillina*, y la especie nueva *Ptygmatis huetamoensis* (Figura 4: 1-4, 6).

Buitrón *et al.* (2003) en la región San Lucas (Michoacán y Guerrero) describen siete especies de gasterópodos del Aptiano-Albiano, incluyendo una nueva especie “*Natica*” *sanmiguelensis* y otras reportadas por primera vez en México. (Figura 4: 5).

La Formación Mal Paso cubre transicionalmente a la Formación El Cajón. En la parte inferior de esta unidad se ha observado un amonite *Hypocanthoplites plesiotypicus*, que determina una edad Albiano Temprano para este nivel. La parte superior de la Formación Mal Paso es Albiano Tardío con base en la presencia de *Anisoceras* sp y *Neithea roemeri* del Albiano Tardío-Cenomaniano. De esta formación existen numerosos estudios sobre invertebrados como equinodermos (García-Barrera y Pantoja-Alor, 1991), gasterópodos (Buitrón y Pantoja-Alor, 1998) y corales (Filkorn y Pantoja-Alor, 1995). Por lo que respecta a los foraminíferos Ayala-Castañares (1960) describe *Orbitolina morelensis* como una nueva especie dentro de este material, colectado aproximadamente a 300 m al norte del pueblo de Mal Paso, definiendo la edad de esta secuencia como Albiano Inferior.

Recientemente, Filkorn y Scott (2011) estudiaron la Formación Malpaso y proponen una subdivisión informal en dos partes, una unidad inferior siliciclástica y volcaniclástica, y un intervalo superior carbonatado. El intervalo carbonatado presenta corales, equinodermos, foraminíferos, y algas calcáreas abundantes y fue depositado en un ambiente de arco-isla tectónicamente activo durante el Albiano Superior. La presencia de *Rotalipora appenninica* en la parte más superior de la sección, es especialmente importante porque su presencia indica una marcada profundización del ambiente de depósito, lo cual es correlacionado con la transgresión marina del Albiano Tardío y la inundación de las plataformas carbonatadas tethysianas que es conocido como *Evento-Rotalipora appenninica* (Filkorn y Scott, 2011).

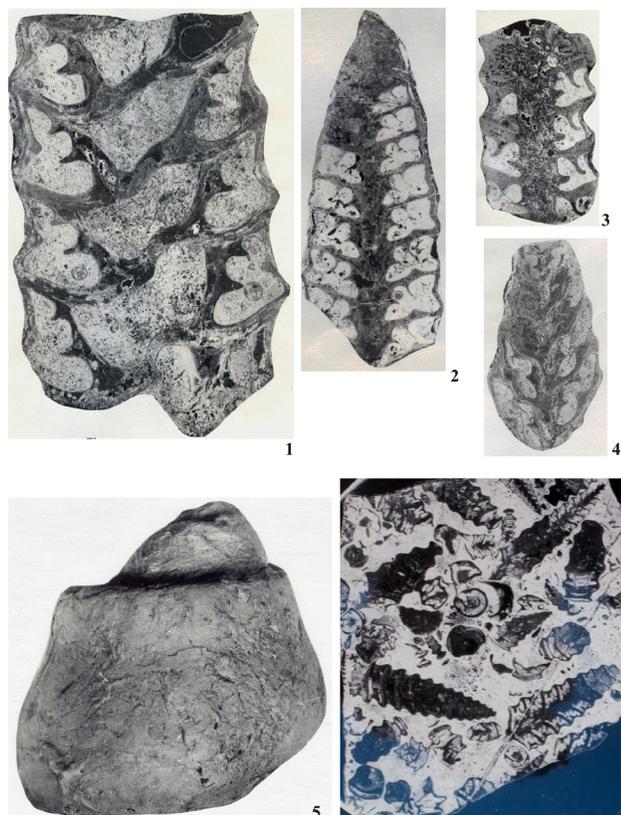


Figura 4. Gasterópodos (Michoacán)

- 1- *Adiozptyxis coquandiana* (Formación San Lucas, Huetamo, Michoacán).
- 2- *Cossmannia* (Eunerinea) *azteca* (Formación San Lucas, Huetamo, Michoacán).
- 3- *Cossmannia* (Eunerinea) *euphyes* (Formación San Lucas, Huetamo, Michoacán).
- 4- *Phaneroptyxis anguillina* (Formación San Lucas, Huetamo, Michoacán).
- 5- “*Natica*” *sanmiguelenses* (Formación San Lucas, Huetamo, Michoacán).
- 6- *Nerinea dayi* (Formación San Lucas, Huetamo, Michoacán).

Otra importante localidad en el estado de Michoacán, es la región de Coalcomán, la cual ha sido estudiada por Urquiza (1882), quien describe la serie cretácica como compuesta por caliza grisácea, amarilla y café frecuentemente fosilífera con lumaquelas y marga rojiza, verde o café, algunas veces fosilífera. Esta serie representa el Cenomaniano en facies arrecifal, pero pudiera comprender otros niveles del Cretácico Medio o Superior.

Basados en los trabajos de Urquiza (*op cit.*), Boehm (1898, 1899) y Douvillé (1900) hicieron una lista de fósiles de Coalcomán, entre ellos *Schiosia ramosa*, *Monopleura* (Petalodontia) *felixi*, *Monopleura* (P.) *calamitifomis*, *Radiolites* sp, *Chondrodonta* aff. *munsoni*, *Nerinea* cf. *forojuliensis*, *Nerinea castilloi* y *Serpula*.sp.

Posteriormente *Schiosia ramosa* fue nombrada como *Coalcoma ramosa* por Harris y Hodson (1922). Según Alencaster y Pantoja-Alor (1986) la denominación de *Coalcomana* resultó un gran acierto, ya que este fósil es muy abundante en Coalcomán y en regiones vecinas (Figura 3: 3).

Estado de Colima

Palmer en 1928 describió los rudistas de la ciudad de Soyatlán de Adentro, Jalisco y de Paso del Río, Colima, de esta última localidad Huffington (1981) estudia un arrecife de rudistas del Cenomaniano. Buitrón (1973) estudia los echinoides, de dos localidades en Colima situadas entre Jala y Rosario.

Young (1984) menciona que se presentan orbitolínidos con *Imanitas* en Paso del Río, y *Orbitolina texana* Roemer se presenta con *Toucasia* sp., en rocas del Albiano Inferior entre Autlán y Barra de Navidad.

Corona-Esquivel y Alencaster (1996) estudiaron dos áreas en Colima y Michoacán. En Michoacán la secuencia consiste en caliza y marga y se identificaron *Amphitricoeilus* y *Caprina*, la edad determinada es Aptiano Temprano. En Colima, en el área de Peña Colorada, los niveles fosilíferos contienen ostreidos, gasterópodos y rudistas recristalizados. En la localidad HM-5 en Jujuluapan, Colima se observaron estratos con algas y rudistas como *Toucasia* sp., *Eoradiolites davidsoni* y *Radiolites costata* de edad Albiano-Cenomaniano.

De la Sierra de Manantlán, Colima se estudió una sección de rocas calcáreas. La asociación de foraminíferos está compuesta por *Ovoalveolina maccagnoae*, *Nezzazata convexa*, *Pseudocyclammina rugosa*, *Cuneolina conica*, *Cuneolina pavonia parva*, *Dicyclina schlumbergeri*, *Pseudonommuloculina heimi*, esta asociación permitió asignar la edad de Cenomaniano Temprano-Medio a esta secuencia (Omaña, 2004) (Figura 5: 1-8).

Estado de Jalisco

Burckhardt (1930) describe una secuencia que contiene orbitolínidos y bivalvos (*Ostreas*) en la Barranca del Río Tuxpan entre las estaciones Villegas y Tonalita del ferrocarril hacia Colima.

Coalcomana ramosa (Boehm) se encuentra en Cerro Tuxpan, Jalisco es una especie muy importante en el Albiano temprano, la cual forma biostromas y biohermas, y además tiene una amplia distribución geográfica, tanto en México como en el Caribe (Alencaster y Pantoja-Alor, 1986).

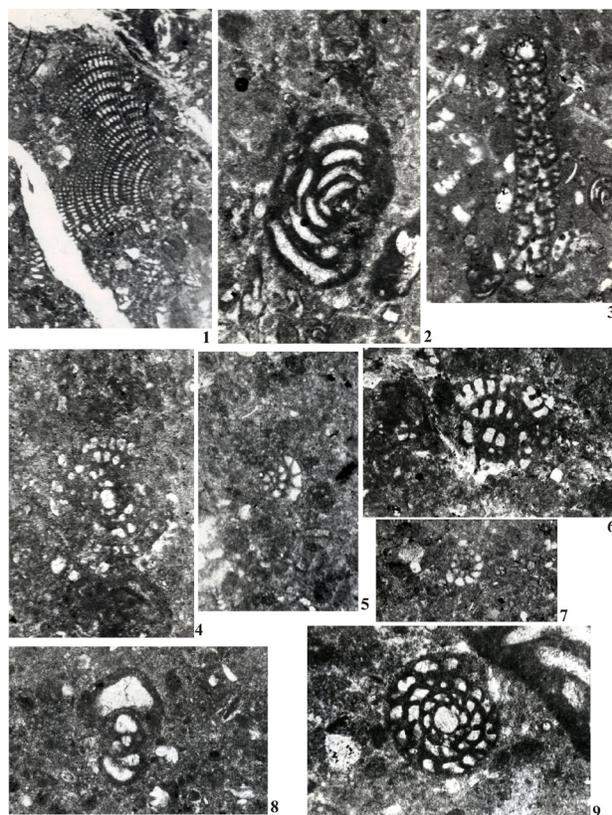


Figura 5. Foraminíferos bentónicos (Colima)

1. *Dicyclina schlumbergeri* (Manantlán, Colima)
2. *Pseudonummuloculina heimi* (Manantlán, Colima).
3. *Cuneolina pavonia parva* (Manantlán, Colima).
- 4, 6, 9. *Ovoalveolina maccagnoae* (Manantlán, Colima).
- 5, 7. *Nezzazata convexa* (Manantlán, Colima).
8. *Pseudocyclamina rugosa* (Manantlán, Colima).

En esta localidad de Cerro Tuxpan, Buitrón (1986) estudió los gasterópodos, y Meza (1980) registra la presencia del foraminífero *Mesorbitolina texana* Roemer.

En Pihuamo, al sur de Jalisco, aflora una secuencia de rocas que contienen *Coalcomana ramosa* del Albiano Temprano, esta unidad además presenta *Chondrodonta*, *Caprinuloidea* y bancos de un caprotínido denominado *Jerjesia* encima en la cima se encuentran especies de *Caprinuloidea* del Albiano Medio a Tardío (Alencáster, 1986).

Al Noreste de Tamazula, Jalisco, Buitrón y López-Tinajero (1996) estudiaron la fauna de gasterópodos en varias localidades.

Burckhardt, (1930) señala que al sur de ciudad Guzmán, en la Hacienda de Huescalapa afloran calizas con radiolítidos que son atribuidos al Cenomaniano. Asimismo, este autor reporta que en las listas publicadas por Félix y Lenk (1899) y

Aguilera (1907) en la Sierra de Tapalpa, Jalisco, se mencionan los siguientes fósiles: *Orbitolina texana*, *Glauconia heilprini*, *Glauconia tapalpensis* y *Purpuroidea jaliciensis*.

Gamper (1969) estudió una población de foraminíferos determinando *Orbitolina texana* en la localidad de Atenquique, Jalisco.

Estado de Sinaloa

Bonneau (1971, 1972) descubrió la existencia de una serie cretácica en el estado de Sinaloa, en la localidad Vuelta del Cerro, cerca de Pericos (50 kilómetros al NNW de Culiacán). Reconstruyendo la secuencia, en la cima describe un banco de caliza maciza fosilífera fuertemente recristalizada que contiene *Chondrodonta* y rudistas, asignándole una edad Albiano-Cenomaniano.

Más tarde, Holguín (1978) hace un estudio de rocas sedimentarias del Norte de Sinaloa, desde Culiacán hasta Río Fuerte, y en el poblado de la Vainilla registra una nueva localidad datada como Albiano Inferior con rudistas como *Coalcomana* sp., *Caprinuloidea* sp., *Monopleura* sp. y el ostreído *Chondrodonta*.

Estado de Sonora

Los depósitos calcáreos se extienden hasta Sonora y han sido registrados desde 1939 por King.

González-León y Buitrón (1984) estudiaron las rocas que afloran en el área de Lampazos, localizada en la región centro oriental de Sonora. Esta secuencia contiene abundantes fósiles, incluyendo foraminíferos, corales, pelecípodos, amonites y equinodermos, del Aptiano-Albiano.

En la Sierra del Chanate, en el noreste de Caborca, Jacques-Ayala (1989) describe una sección que contiene equinoides y trigonias con intercalaciones de material tobáceo.

Jacques-Ayala *et al.* (1990) registran en la región de Caborca una asociación de fauna marina compuesta de moluscos y equinoides del Aptiano-Albiano.

Monreal (1997) registra una secuencia marina expuesta en el Cerro de las Conchas (Figura), localizado a 5 kilómetros al E-SE de la ciudad de Arivechi, a la que le asigna una edad Aptiano Superior-Albiano Medio, la asociación faunística consiste de foraminíferos, rudistas, y gasterópodos.

De acuerdo con González León *et al.* (2008), la Formación Mural en Sonora, se depositó en una amplia plataforma carbonatada donde el ambiente varío desde plataforma restringida con influencia deltaica y fluvial local a plataforma abierta con construcciones de rudistas y

corales, además de trigónidos, otros bivalvos, foraminíferos y equinodermos del Aptiano Superior a Albiano Inferior, delimitando la extensión paleogeográfica de la plataforma Sonora durante este tiempo.

Estado Baja California Norte

La Formación Alisitos está expuesta principalmente en la parte norte de la Península de Baja California.

Allison (1955) reporta que la Formación Alisitos aflora en Punta China, Baja California, y que se caracteriza por la presencia de rudistas, pelecípodos, gasterópodos, corales y el foraminífero *Orbitolina texana*, asignándole a esta asociación una edad Albiano Medio. Afloramientos adicionales en Los Torotes, la Bocana, El Cuervito y San José, que se encuentran entre Ensenada y Guerrero Negro, han sido estudiados por Almazán-Vázquez y Buitrón (1984).

Payne *et al.* (2004) comentan que la Formación Alisitos se encuentra aflorando en Punta San Isidro, y en cantiles adyacentes en las costas del Pacífico de Baja California, México.

La secuencia estratigráfica de 100 m de espesor incluye unidades repetitivas de tobas, areniscas y conglomerados intercalados con capas de caliza, que constituyen unidades biostromales dominadas por *Caprinuloidea perfecta*.

Masse *et al.* (2005) colectaron fauna de rudistas de la secuencia carbonatada de la Formación Alisitos, la cual pertenece a formaciones volcánicas del margen del Pacífico en Baja California, esta fauna está representada por Monopleuridae, Caprinidae (Caprinuloidinae) y Polyconitidae y es llamada “fauna con *Coalcomana*”. Se presenta también el amonite *Douvilleiceras cf. mammillatum* así como los foraminíferos *Voloshinoides* y *Mesorbitolina pervia*, que indican una edad Albiano Temprano, aunque la parte inferior de la secuencia pudiera ser del Aptiano Tardío.

Conclusiones

De acuerdo con la revisión realizada, los depósitos de plataforma carbonatada en la parte occidental de México están distribuidos desde el Estado de Guerrero hasta Baja California y la edad de estas secuencias es del Aptiano hasta el Cenomaniano. Los conjuntos faunísticos están principalmente representados por foraminíferos, rudistas y gasterópodos.

Los fósiles más ampliamente distribuidos son los foraminíferos *Palorbitolina lenticularis*, *Orbitolina texana*, el rudista *Coalcomana ramosa* y el gasterópodo *Adiozoptyxis coquandiana*.

El desarrollo de estas plataformas ocurrió en estrecha relación con la actividad volcánica, ya que frecuentemente las calizas se encuentran interestratificadas o bien suprayaciendo a material volcánico de diferentes tipos.

La fauna documentada compuesta de foraminíferos, gasterópodos y rudistas presenta afinidad tethysiana.

Buitrón- Sánchez y Gómez-Espinosa (2003) hicieron una síntesis de la distribución de los gasterópodos durante el Aptiano-Cenomaniano y su relación paleobiogeográfica con las faunas del Tehys.

Los conjuntos faunísticos registrados en las localidades analizadas, son coincidentes con lo reportado por Premoli Silva *et al.* (1995) acerca de los organismos de agua somera recuperados de los “guyots” en el Pacífico oriental, ya que estos autores indican que los foraminíferos, rudistas, corales y algas calcáreas son de carácter tethysiano. Por otro lado, Yba y Sano (2007) corroboran que la biota que floreció en nor-occidente del Pacífico del Berriasiano al Albiano es claramente perteneciente al Reino de Tethys.

Es importante mencionar, que el rudista del género *Huetamia* descrito por Alencáster y Pantoja-Alor (1998) en Huetamo, Michoacán, ha sido registrado en el “Guyot Resolution” en el Pacífico medio por Chartousse y Masse (1998).

Orbitolina texana es una de las especies más ampliamente distribuida en la parte occidental de México, también ha sido reportada en los Guyots Mit y Takuyo-Daisan en el Océano Pacífico (Arnaud-Vanneau y Premoli Silva, 1995).

Agradecimientos

Este trabajo se realizó en el Instituto de Geología, por lo que las autoras agradecen su apoyo en la elaboración del mismo. Agradecemos de manera muy especial al Comité Organizador la invitación para participar, en el número de la Paleontología Mexicana, como homenaje a la Dra. Gloria Alencaster Ybarra.

Las autoras expresan su agradecimiento a la Dra. Gloria Alencáster Ybarra (Instituto de Geología, UNAM) quien revisó el manuscrito, e hizo importantes correcciones y útiles comentarios, que ayudaron a mejorar el manuscrito, al Dr. José Ramón Torres Hernández (Universidad Autónoma de San Luis Potosí), por sus valiosas y constructivas sugerencias.

Se agradece la edición del mapa a la Lic. Rosario Flores Ramos del Instituto de Geología.

Referencias Bibliográficas

- Aguilera, J.G., 1907. Aperçu sur la Geologie du Mexique pour servir d'explication à la Carte geologique de l'Amérique du Nord. *Compte-rendu Xe Congrès Géol. Intern. México*, 1er fascicule: 227.
- Alencaster, G., 1986. Nuevo rudista (*Bivalvia*–*Hippuritacea*) del Cretácico Inferior de Pihuamo, Jalisco: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Tomo XLVII (1), p. 47-61.
- Alencaster, G., Pantoja-Alor, J., 1986. *Coalcomana ramosa* (*Bivalvia*–*Hippuritacea*) del Albiano Temprano del Cerro de Tuxpan, Jalisco: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Tomo XLVII (1), p. 33-46.
- Alencaster, G., Pantoja-Alor, J., 1996a. New early Aptian rudists (*Bivalvia*–*Hippuritacea*) from the Huetamo Area in southwestern México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 12, núm. 2, p. 123-133.
- Alencaster, G., Pantoja-Alor, J., 1996b. The rudist *Amphitricoeilus* (*Bivalvia*–*Hippuritacea*) in the Lower Cretaceous of Southwestern of Mexico: *Journal of Paleontology*, 70 (3), p. 399-407.
- Alencaster, G., Pantoja-Alor, J., 1998. Two Lower Cretaceous Rudists (*Bivalvia*–*Hippuritacea*) from the Huetamo region; southwestern Mexico: *Geobios* 22, p. 15-28.
- Allison, E.C., 1955. Middle Cretaceous Gastropoda from Punta China, Baja California, Mexico: *Journal of Paleontology*, 29 (3), p. 400-432.
- Alonso, A., Floquet, M., Mas, R., Melendez, A., 1993. Late Cretaceous carbonate platforms: Origin and evolution Iberian Ranges, Spain: *American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 56, p. 297-314.
- Almazán-Vázquez, E., Buitrón, B.E., 1984. Bioestratigrafía del Cretácico Inferior de Baja California norte, México: *Memoria III Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Oaxtepec, Morelos, México, 78.
- Arnaud-Vanneau, A., Premoli Silva, I., 1995. Biostratigraphy and systematic description of benthic foraminifers from mid-Cretaceous shallow-water carbonate platform sediments at sites 878 and 879 (Mit and Takuyo-Daisan Guyots). In: Haggerty, J.A., Premoli Silva, I., Rack, F., Nutt, M.K. (eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, vol. 144, p. 199-219.
- Ayala-Castañares, A., 1960. *Orbitolina morelensis* sp. nov. de la Formación Morelos del Cretácico Inferior (Albiano) en la Región de Huetamo, Michoacán México: *Paleontología Mexicana*, 6, 1-16.
- Bilotte, M., 1993. Late Cretaceous reef platform development in the North-Western Pyrenees, France: *The American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 56, p. 352-353.
- Boehm, G., 1898. Über Caprinidenkalke aus Mexico: *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 50, p. 323-333.
- Boehm, G., 1899. Beiträge zur Kenntniss mexicanischer Caprinidenkalke. In: Felix und Lenk, *Beiträge zur Geologie und Palaeontologie der Republik Mexico* II, 3, p. 143-154. Leipzig, 1899.
- Bonneau, M., 1971. Una nueva área cretácica fosilífera en el Estado de Sinaloa: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 32 (2), p. 159-167.
- Bonneau, M., 1972. Données nouvelles sur les Séries Crétacées de la Cote Pacifique du Mexique: *Bulletin de la Société Géologique de France*, 70 Serie, T. XIV, p. 55-65.
- Buitrón, B., 1973. Echinoides del Cretácico medio de Colima: *Paleontología Mexicana*, 36, p. 21-29.
- Buitrón, B., 1986. Gasterópodos del Cretácico (Aptiano tardío–Albiano temprano) del Cerro de Tuxpan, Jalisco: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Tomo XLVII (1), p. 17-31.
- Buitrón, B., López-Tinajero, Y., 1996. Mollusk gastropods in a Lower Cretaceous rudist bearing formation of Jalisco: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 12, núm. 2, p. 157-168.
- Buitrón, B., Pantoja-Alor, 1998. Albian gastropods of the rudist bearing Mal Paso Formation, Chumbitaro region, Guerrero, Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 15 núm. 1, p. 14-20.
- Buitrón-Sánchez, B.E., Pantoja-Alor, J., Romo de la Rosa, E., 2003. Gastropodos cretácicos (Aptiano–Albiano) de la región de San Lucas, Estados de Michoacán y Guerrero. In: Agustín Ayala Castañares: *universitario impulsor de la investigación científica* (Luis A. Soto ed.). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM., p. 177-188.
- Buitrón-Sánchez, B.E., Gómez-Espinosa, C., 2003. Cretaceous (Aptian–Cenomanian) Gastropods of Mexico and their biogeographic implications. In: Bartolini, C., Buffer, R.T., Blickwede (eds.) *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats, basin formation and plate tectonics: AAPG* 79, p. 403-408.
- Buitrón, B.E., Rivera-Carranco, E., 1985. Nerineidos (*Gastropoda*–*Nerineidae*) cretácicos de la Región de Huetamo–San Lucas, Michoacán: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 46, p. 65-78.
- Burckhardt, C., 1930. Étude synthétique sur le Mésozoïque Mexicain: *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, vol. IL, 280 p.
- Camoin, T., 1993. Turonian and Coniacian carbonate platforms from the African Tethyan margin, Algeria, Tunisia: *The American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 56, p. 155-162.

- Chartousse, A., Masse, J-P, 1998. Coalcomaninae (Rudistes Caprinidae) nouveaux de l'Aptien inférieur des MidPacific Mountains: *Geobios* 22, p. 87-92.
- Corona-Esquivel, R., Alencaster, G., 1996. Rudists from Peña Colorada and La Minita sulfide deposit, States of Colima and Michoacán, SW Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 12, núm. 2, p. 185-190.
- Cserna, de Z., 1965. Reconocimiento geológico de la Sierra madre del Sur entre Chilpancingo y Acapulco, Estado de Guerrero. Universidad Nacional Autónoma de México: *Boletín del Instituto de Geología*, 62, p. 1-76.
- Cserna, de Z., Palacios, N.M., Pantoja-Alor, J., 1978. Relaciones de facies de las rocas cretácicas en el Noroeste de Guerrero y en áreas colindantes de México y Michoacán: *Revista del Instituto de Geología*, vol. 2, p. 8-18.
- Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B., 1993. Atlas Tethys Paleoenvironmental Maps. Gauthier-Villards, Paris. 307 p.
- Douvillé, H., 1900, Sur quelques rudists américains: *Bulletin de la Société Géologique de France*, 3e ser. XXVIII, 205 p.
- Felix, J., Nathorst, A.G., 1899. Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mexico. 3 Theil. Theil I und II Leipzig. A. Felix 1890-1899, Theil III Stuttgart, *Paleontographica* XXXVII, 1891.
- Filkorn, H.F., Pantoja-Alor, J. 1995. Corals of the Mal Paso Formation (Albian-Early Cenomanian) of the Huetamo region Southwestern Mexico, *Memoria del V Congreso de Paleontología, Resúmenes*, 7.
- Filkorn, H., Scott, R., 2011. Microfossils, paleoenvironments and biostratigraphy of the Mal Paso Formation (Cretaceous, upper Albian), State of Guerrero, Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28 (1), p. 175-191.
- Flood, P.G., 1998. Development of northwest Pacific guyots: general results from Ocean Drilling Program Legs 143 and 144: *The Island Arc*, 8, p. 92-98.
- Flores de Dios, G.L.A., Omaña, L., Alencaster, G., 2004. Asociaciones sedimentológicas y faunísticas de un montículo lodoso carbonatado de la Plataforma Guerrero-Morelos de la región de Ixcateopan, Guerrero. IV Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra. Celebrando el Centenario de la Sociedad Geológica Mexicana. Libro de Resúmenes, Juriquilla, Querétaro, p. 126.
- Gamper, M., 1969. Estudio estadístico de una población de Orbitolina, Jalisco, México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias UNAM, México. 72 p. (Inédita).
- García-Barrera, P., Pantoja-Alor, J., 1991. Equinoides del Albiano tardío de la Formación Mal Paso, región de Chumbútar. Estados de Michoacán y Guerrero: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 4, p. 23-41.
- González-León, C., Buitrón, B., 1984. Bioestratigrafía del Cretácico Inferior del área de Lampazos, Sonora. In: Perrilliat, M.C. (ed.) *Memoria III Congreso Latinoamericano de Paleontología*.
- González-León, C.M., Scott, R.W., Löser, H., Lawton, T.F., Robert, E., Valencia, V.A. 2008. Upper Aptian-Lower Albian Mural Formation: stratigraphy, biostratigraphy and depositional cycles on the Sonoran shelf, northern Mexico: *Cretaceous Research*, 29, p. 249-266.
- Grötsch, J., Flügel, E., 1992. Facies of sunken Early Cretaceous atoll reefs and their capping Late Albian drowning succession (northwestern Pacific): *Facies*, 27, p. 153-174.
- Guerrero-Suástegui, M., Ramírez-Espinosa, J., Gómez-Luna, M.E., González-Casildo, V., Martínez-Cortés, A., 1993. Depósitos de tormenta y fauna fósil asociada del Albiano Superior de la "Formación Teloloapan" Noroeste del Estado de Guerrero. *Memoria del IV Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes*: p. 93-97.
- Haggerty, J. A., Premoli Silva, I., 1985. Ooids and shallow-water debris in Aptian-Albian sediments from the East Mariana Basin, Deep-Sea Drilling Project Site 585: implications for the environment of formation of the ooids: In: Moberly, R., et al. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 89: Washington, U.S. Government Printing Office, p. 399-412.
- Hamilton, E.L. 1956. Sunken Islands of the Mid-Pacific: *Geological Society of America*, 64, p. 1-97.
- Haq, B.U., Handerbol, J., Vail, P. R., 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and eustatic cycles. In: Wilgus C. K. et al. (eds.) *Sea level changes: An integrated Approach: Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Special Publication*, 42, 71-108.
- Harris G.D., Hodson, F., 1922. The rudists of Trinidad: *Paleontographica Americana*, 1, 119-162.
- Heezen, B.C., Matthews, J. L., Catalano, R., Natland, J., Coogan, A., Tharp, M., and Rawson, M., 1973. Western Pacific guyots. In: Heezen, B. C., et al. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 20, U.S. Government Printing Office, Washington, p. 653-723.
- Hernández-Romano, U., Aguilera, N., Martínez-Medrano, M., Barceló, J., 1997. Guerrero- Morelos platform drowning at the Cenomanian-Turonian boundary, Huitziltepec area, Guerrero State, Southern Mexico: *Cretaceous Research*, 18, 661-686.
- Hess, H.H., 1946. Drowned ancient islands of the Pacific Basin: *American Journal of Science*, 244, 772-791.
- Holguin, N., 1978. Estudio estratigráfico del Cretácico Inferior en el Norte de Sinaloa, México: *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 10 (1): 6-13.
- Huffington, T.L., 1981. Faunal zonation and hidrothermal diagenesis of a Cenomanian (middle Cretaceous) rudist reef

- Paso del Río, Colima, Mexico, Thesis University of Texas in Austin, 123 p.
- Iba, Y., Sano S., 2007. Mid-Cretaceous step-wise demise of the carbonate platform biota in the Northwest Pacific and establishment of the North Pacific biotic province: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 245: p. 462–482.
- Jacques-Ayala, C. 1989. Arroyo Sásabe Formation (Aptian-Albian) northwestern Sonora, Mexico- marginal marine sedimentation in the Sonoran back-arc basin: *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 8, p. 171-178.
- Jacques-Ayala, C., Alencaster, G., Buitrón, B., 1990. Macrofauna marina de Aptiano-Albiano en el área de Caborca, Sonora: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 3 (1), p. 63-77.
- Jenkins, H.C., Wilson, P.A., 1999. Stratigraphy, paleoceanography, and evolution of Cretaceous Pacific Guyots: Relics from a Greenhouse Earth: *American Journal of Science*, 299, p. 341-392.
- King, R.E., 1939. Geological reconnaissance in northern Sierra Madre Occidental of México: *Geological Society of America Bulletin*, 50 (1), p. 1625-1722.
- Larson, R.L., 1991 a Latest pulse of Earth: Evidence for a mid-Cretaceous superplume: *Geology*, 19: p. 547-550.
- Larson, R.L., 1991 b. Geological consequences of superplumes: *Geology*, 19, p. 963-966.
- Larson, R.L., Olson, P., 1991 Mantle plumes control magnetic reversal frequency: *Earth Planetary Science Letters*, 107, p. 437-447.
- Lincoln, J.M., Pringle, M.S., Premoli Silva, I., 1993. Early and Late Cretaceous volcanism and reef-building in the Marshall Islands. In: Pringle, M. S., Sager, W. W., Sliter, W.V., and Stein, S. (eds.), *The Mesozoic Pacific: Geology, Tectonics and Volcanism: American Geophysical Union Geophysical Monograph*, 77: p. 279–305.
- Masse, J-P., Beltramo, J., Martínez Reyes J, Arnaud-Vanneau A., 2005. Upper Aptian?-Lower Albian Rudist Faunas from Baja California, Mexico. In: Filkorn, H.F., Johnson, C.C., Molineaux, A. (eds.). *Seven International Congress of Rudists, Abstracts* p. 44.
- Matthews, J. L., Heezen, B. C., Catalano, R., Natland, J., Coogan, A., Tharp, M., Rawson, M., 1974. Cretaceous drowning of reefs on Mid-Pacific and Japanese guyots: *Science*, 184, p. 462–464.
- Menard, H. W., 1964. *Marine Geology of the Pacific*: New York, McGraw-Hill, 271 p.
- Meza, J., 1980. El género *Orbitolina* en México y su distribución estratigráfica: *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 12 (3), p. 4-33.
- Monod, O., Busnardo, R., 1993. A Late Albian ammonite fauna in the carbonate cover of the Teloloapan arc volcanic, Guerrero, México. In: Ortega-Gutiérrez, F., Coney, P.J., Centeno-García, E., Gómez-Caballero, A. (eds.) *First Circum Pacific and Circum Atlantic Terrane Conference Proceedings. Universidad Autónoma de México, Instituto de Geología*: 90.
- Monod, O., Busnardo, R., Guerrero-Suastegui, M., 2000. Late Albian amonites from the carbonate cover of the Teloloapan arc volcanic rocks (Guerrero State, Mexico). *Journal of South American Earth Sciences*: 13, p. 377-388.
- Monreal-Saavedra, R. 1997. Microfacies of a Lower Cretaceous marine succession in Cerro Las Conchas, Sonora, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 14, núm. 1, p. 38-49.
- Morales-Soto, S., 1987. Nerinacea (Mollusca-Gastropoda) del Cretácico inferior de la parte norte del Estado de Guerrero: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1 (1), 303-208.
- Omaña L., 2004. Estudio micropaleontológico de una sección colectada en la Sierra de Manantlan, Colima: Instituto de Geología, UNAM, Informe Técnico, 9 pp.
- Omaña L., Alencaster, G., 2009. Lower Aptian Shallow-water Benthic Foraminiferal assemblage from the Chilacachapa Range in the Guerrero-Morelos Platform, South Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 26, núm. 3, p. 575-586.
- Omaña, L., Morales-Soto, S., 1998. A benthic foraminiferal assemblage from the Lower Chilacachapa Formation. VI Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes: 44.
- Omaña, L., Pantoja-Alor, J., 1998. Early Aptian Foraminifera from the El Cajón Formation, Huetamo, Michoacán, SW Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 15, núm. 1, p. 64-72.
- Ontiveros-Tarango, G., 1973. Estudio estratigráfico de la porción occidental de la Cuenca Morelos-Guerrero: *Revista de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 25 (4-6), p. 190-234.
- Palmer, H.R., 1928. The rudists of southern Mexico: *California Academy of Sciences Occasional Paper*, 14, 137 p.
- Pantoja-Alor, J., 1959. Estudio geológico de reconocimiento de la región de Huetamo, Estado de Michoacán: *Consejo de Recursos Naturales no Renovables (México)*, 50, p. 1-36.
- Pantoja-Alor, J., 1993. Description of the localities visited in the fieldtrip B. (Guidebook). In: J. Pantoja-Alor, G. Alencaster and A. Gómez-Caballero (eds.) *Geology and communities*

- of the Huetamo region, State of Michoacán, México. Third International Conference on Rudists, México D.F.
- Pantoja-Alor, J., Schroeder, R., Cherchi, A., Alencaster, G., Pons, J.M., 1994. Fossil assemblage, mainly foraminifers and rudists from Early Aptian of Southwestern Mexico. Paleobiogeographical consequences for the Caribbean region: *Revista Española de Paleontología*, 9 (2), p. 211-219.
- Payne, J.L., Johnson, M.E., Ledezma-Vázquez, J., 2004. Lower Cretaceous Alisitos Formation at Punta San Isidro: coastal sedimentation and volcanism: *Ciencias Marinas* 30 (2), p. 365-380.
- Philip, J., 1993. Late Cretaceous carbonate-siliciclastic platform of Provence, Southeastern France: *The American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 56, p. 375-386.
- Premoli Silva, I., Haggerty, J., Rack, F., 1993. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports*, 144: College Station, Texas (Ocean Drilling Program), 1084 p.
- Premoli Silva, I., Nicora, A., Arnaud Vanneau, A., Budd, A., Camoin, G.F., Masse J-P., 1995. Paleobiogeographic evolution of shallow-water organisms from the Aptian to the Western Pacific. In: Haggerty, J.A., Premoli Silva, I., Rack, F., Nutt, M.K. (eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, Vol. 144, p. 887-893.
- Schlanger, S.O., Jenkyns, H.C. Premoli-Silva I., 1981. Volcanism and vertical tectonics in the Pacific Basin related to global Cretaceous transgressions: *Earth Planetary Science Letters*, 52, p. 435-449.
- Segura, M., García-Hidalgo, J. F., Carenas, B., García, A., 1993. Late Cenomanian-Early Turonian platform from central eastern Iberia, Spain: *The American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 56, p. 283-296.
- Simó, J. A., 1993. Cretaceous carbonate platforms and stratigraphic sequences, south central Pyrenees, Spain: *The American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 56, p. 325-342.
- Urquiza, M., 1882. *Exploración del Distrito de Coalcomán, Estado de Michoacán: Anales Ministerio de Fomento*, VII, p. 195.
- Vidal, S.R., Buitrón, B., Alencaster, G., 1991. Estratigrafía del Área de Ixcateopan-Puerto Larcón, Estado de Guerrero (NW de la Plataforma Guerrero- Morelos) Terreno Mixteco: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 4, p. 95-107.
- Vogt, P.R., 1989. Volcanogenic upwelling of anoxic, nutrient-rich water: possible factor in carbonate-bank/reef demise and benthic faunal extinctions: *Geological Society of America Bulletin*, 101, p. 1225-1245.
- Winterer, E.L., 1991. The Tethyan Pacific during Late Jurassic and Cretaceous times: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 87, p. 253-265.
- Winterer, E.L., Ewing, J.I., *et al.*, 1973. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 17: Washington, U.S. Government Printing Office, 930 p.
- Winterer, E.L., Sager, W.W., 1995. Synthesis of drilling results from the Mid-Pacific Mountains: regional context and implications. In: Winterer, E.L., Sager, W.W., Firth, J.V., and Sinton, J.M., editors, *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 143: College Station, Texas (Ocean Drilling Program), p. 433-470.
- Young, K., 1984. Biogeography and stratigraphy of selected Middle Cretaceous rudists of Southwestern North America. In Perrillat, M.C. (ed.), *Memoria del III Congreso Latinoamericano de Paleontología*, p. 341-350.
-

FAUNA MARINA FÓSIL DEL CRETÁCICO MEDIO DE CHIHUAHUA

Angélica Oviedo y Miguel Franco-Rubio

Resumen

Se realiza el estudio geológico, estratigráfico y paleontológico de Sierra Fernando como parte de la revisión en varias localidades de la porción centro-oriental del Estado de Chihuahua donde afloran preponderantemente cuatro unidades (La Virgen, Cupido, La Peña y Coyame) que integran a la Formación Cuchillo. El espesor de dicha formación es de 1,246 m en Sierra Fernando. Se describen los fósiles más sobresalientes de la Fm. La Peña y los microfósiles de la Fm. Coyame de edades Aptiano Tardío-Albiano Temprano. Se describen ejemplares del grupo de las ostras como *Exogyra quitmanensis*, *Amphidonte obliquata*, *Gryphaea* sp. y *Aetostreon latissimum*, además de algunos amonites como *Kazanskyella* aff. *Arizona*. La Fm. Coyame contiene microfósiles de calpionélidos como *Colomiella mexicana* Bonet y *C. recta* Bonet; foraminíferos planctónicos como *Hedbergella (Favusella) washitensis* Carsey, *Ticinella bejaouaensis* Sigal; calcisferúlidos como *Calcisphaerula innominata* Bonet, *Stomiosphaera sphaerica* Kaufman, *Pithonella ovalis* Kaufman, *P. trejoi* (Bonet) y nanoplancton como *Nannoconus minutus* Bronnimann.

Palabras clave: Aptiano, Albiano, Bivalvos, Coyame, La Peña, microfósiles.

Abstract

Sierra Fernando range was review with a geological, stratigraphic and paleontological aspect as part of the study at several locations in east-central portion of the State of Chihuahua. Outcrops show predominantly four units (La Virgen, Cupido, La Peña and Coyame) that integrate Cuchillo Fm. The thickness of this formation is 1.246 m in Sierra Fernando. It describes the most outstanding fossils from La Peña Fm. and the Coyame Fm. microfossils of Late Aptian-Early Albian age. Specimens are from oysters group as *Exogyra quitmanensis*, *Amphidonte obliquata*, *Gryphaea* sp. and *Aetostreon latissimum*, besides some ammonites as *Kazanskyella* aff. *arizonica*. Coyame Fm. contains microfossils as calpionellids *Colomiella mexicana* Bonet and *C. recta* Bonet; planktonic foraminifera as *Hedbergella (Favusella) washitensis* Carsey, *Ticinella bejaouaensis* Sigal; calcispherulids as *Calcisphaerula innominata* Bonet, *Stomiosphaera sphaerica* Kaufman, *Pithonella ovalis* Kaufman, *P. trejoi* (Bonet) and nanoplankton as *Nannoconus minutus* Bronnimann.

Key words: Aptian, Albian, Bivalves, Coyame, La Peña, microfossils.

Introducción

El estado de Chihuahua debido a su tamaño, cuenta con una gran variedad de posibilidades para estudios paleontológicos y geológicos. Como parte de un trabajo mayor que pretende ascender a la "Formación Cuchillo" a nivel de Grupo, se efectúa una revisión de varias localidades que contienen a dicha formación entre ellas la localidad de Sierra Fernando, de la cual no existen trabajos previos. Este trabajo pretende mostrar los principales macro y microfósiles de las formaciones La Peña y Coyame (Tamaulipas Superior) que integran entre otras al "Grupo Cuchillo" en el estado de Chihuahua.

Marco geográfico y estratigráfico

Las especies que se describen en este trabajo proceden de una sección medida en la Sierra Fernando localizada al centro-este del estado, en el municipio de Julimes. La población de Julimes tiene acceso desde la carretera Fac. de Ingeniería, Universidad Autónoma de Chihuahua Campus Nuevo, s/n, C.P. 31125, Chihuahua, Chih. Email: aoviedo@uach.mx

federal 45 que sale de Chihuahua hacia Meoqui y luego por la carretera estatal 14 hacia el noreste por espacio de 20 km. Sierra Fernando se encuentra a 36 km de Julimes junto a la carretera que se dirige hacia el este (Figura 1).

La secuencia sedimentaria se encuentra invertida debido a la presencia de un pliegue volcado en esa zona. Siguiendo el orden geocronológico las unidades de base a cima incluyen la Fm. Las Vigas, La Virgen, Cupido, La Peña, Coyame y en la cima aflora la base de la Fm. Glen Rose (Figura 2, 3). Las edades abarcan desde el Hauteriviano (Monreal y Longoria, 1999) hasta el Albiano medio respectivamente (Franco-Rubio, 1978). El espesor total de la secuencia en Sierra Fernando es de 1,246 m.

Los fósiles que se describen aquí proceden de las formaciones La Peña (macrofósiles) y Coyame (microfósiles). La Fm. La Peña consiste en una secuencia intercalada de margas y lutitas con un espesor de 60-155 m en distintas localidades del estado de Chihuahua (Vázquez y Franco, 1993; Franco-Rubio, 2007). En Sierra Fernando presenta un espesor total de 99 m. con niveles de *Exogyra*

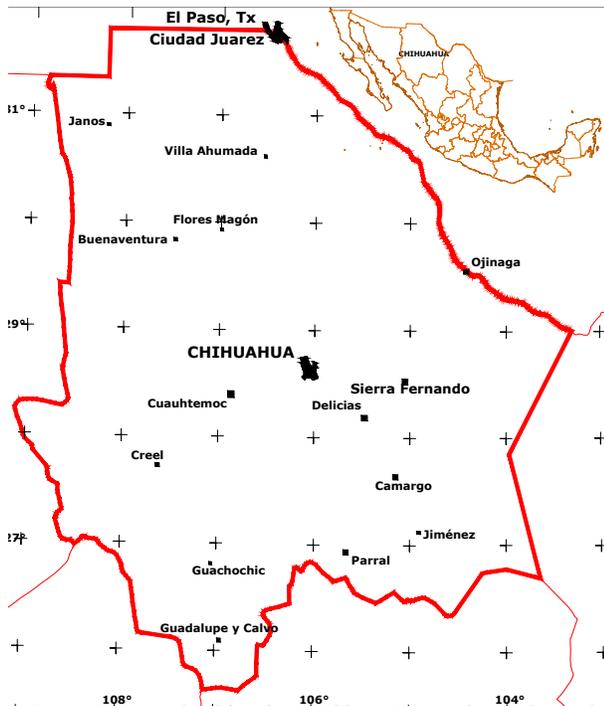


Figura 1. Mapa de ubicación de Sierra Fernando en el Estado de Chihuahua.

quitmanensis, *Gryphaea* sp., *Amphidonte obliquata*, *Aetostreon latissimum* y varias especies de amonites como *Kazanskyella* aff. *arizonica* (Barragán y Maurrasse, 2008), etc. La Fm. Coyame (Tamaulipas Superior) esta formada por estratos medios a gruesos de caliza, con contenido de foraminíferos planctónicos, calpionélidos, y radiolarios. El ambiente sedimentario corresponde a mar abierto y de baja energía.

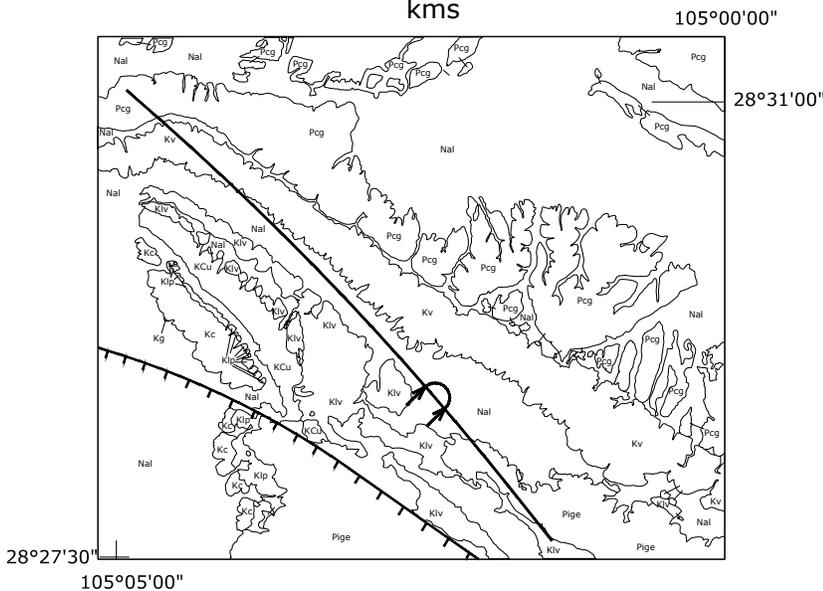
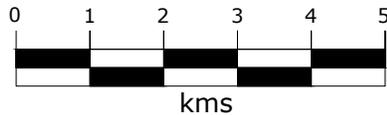


Figura 3. Mapa geológico de la zona de estudio donde se observa el pliegue volcado y las unidades que afloran.

Paleontología Sistemática

Los especímenes estudiados se encuentran depositados en la colección paleontológica de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Autónoma de Chihuahua (UACH) en el Campus Nuevo s/n, en la ciudad de Chihuahua, Chih.

Clase Bivalvia Linné, 1758

Suborden Ostreina Férussac, 1822

Superfamilia Ostreacea Rafinesque, 1815

Familia Gryphaeidae Vyalov, 1936

Subfamilia *Exogyrinae* Vyalov, 1936

Tribu *Exogyrini* Vyalov, 1936

Género *Exogyra* Say, 1820

E. quitmanensis Cragin, 1893

Figura 4 (1, 2, 3).

1893 *Exogyra americana* Marcou var. *quitmanensis* Cragin: 183, pl. 31.

1928 *Exogyra quitmanensis* Cragin. Adkins: 110

Non 1947 *Exogyra quitmanensis* Cragin. Stanton: 26(1,2), 27(5), 28(6)

Es un pelecípodo cretácico disodónto índice para el Aptiano tardío. Muy parecido a *E. aquila* (Brongniart) (más antiguo y algunos lo ponen como sinónimo) que se encuentra en Hensell Sand Fm. y Cow Creek Fm. (*E. aquila*) del centro de Texas y *E. quitmanensis* en

LEYENDA

- Nal** Depósitos aluviales y sedimentos de arroyo de edad Neógena
- Pcg** Conglomerados de probable edad Paleógena, medianamente consolidados
- Pige** Unidad volcánica de composición riolítica de edad Oligocénica
- Kg** Formación Clen Rose del Albiano Inferior-Medio en posición invertida mostrando los estratos masivos de la base
- Kc** Formación Coyame, equivalente a la Tamaulipas Superior del Noreste de México
- Klp** Formación La Peña del Aptiano cubierta en su mayor parte
- KCU** Formación Cupido cuyos estratos de la cima se exhiben en la cresta de la Sierra Fernando
- Klv** Formación La Virgen con horizontes de evaporitas
- Kv** Formación Las Vigas del Hauteriviense-Barremiano cuyas estructuras primarias en lechos rojos son diagnósticos de la inversión de estratos que forman el pliegue recostado con vergencia suroeste de Sierra Fernando
- Estructura sinclinal recostada con orientación N50°W y vergencia suroeste
- Falla normal; rayas en el bloque hundido

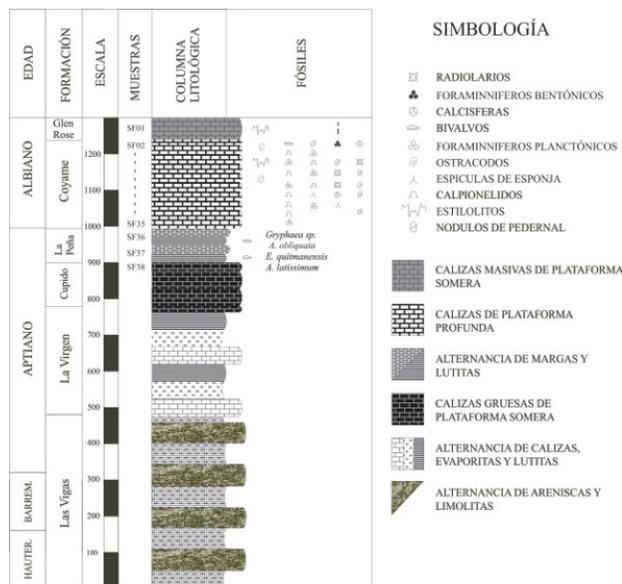


Figura 2. Columna estratigráfica de las unidades que afloran en la localidad de Sierra Fernando.

Quitman Fm. del occidente de Texas, ambos del Aptiano tardío. Ambiente de mar adentro a transicional con costa somera.

Descripción

Concha. Concha mediana a grande; muy inequivalva e inequilateral. La pared de la concha es gruesa.

Valva izquierda. Mucho más grande que la valva derecha. Ligeramente más alta que larga y con gran convexidad. Umbo ancho, largo, con enrollamiento opistogiro y que no sobresale de la periferia de la concha. El borde de la comisura es liso y plano en las zonas postero y anterodorsal y de contorno ovalado. La plataforma comisural se extiende desde la zona ligamentaria hasta la parte media de la valva (anterodorsal). La capa externa (periostraco) más compacta, relativamente lisa o con escamas muy bien marcadas. El ostraco forma una serie de capas paralelas sucesivas desde la zona dorsal y que giran hacia la comisura todas en un mismo punto y que le dan una apariencia fibrosa a la concha, la cual es típica para el grupo de las ostras. El hipostraco es una capa lisa con algunas depresiones que corresponden al área de inserción del músculo Quenstedt y el músculo aductor. El área de impresión del músculo aductor es alargada, amplia y ligeramente inclinada en dirección NNE-SSW. Se observan en algunos ejemplares marcas de bioerosión tanto en la parte interna como externa de la concha. No se observa el área de adherencia al sustrato.

Valva derecha. Relativamente plana, ligeramente cóncava hacia la zona posterodorsal aproximadamente sobre el lugar que ocupa la cavidad umbonal de la valva



Figura 4. *Exogyra quitmanensis*. 1) 22-uach. Vista externa de la valva izquierda. 2) 23-uach. Vista externa de la valva derecha. Falta la última parte del lado ventral. Se observan las líneas de crecimiento. 3) 28-uach. Ejemplar completo con corte longitudinal pulido. Se observa el ligamento en el umbo. El miostraco se aprecia en la parte central de la valva izquierda como una línea oscura. Las capas del ostraco son un rasgo distintivo del grupo de las ostras. Escala gráfica 2 cm.

izquierda y con un abombamiento ligero hacia la zona anterocentral que correspondería a la posición de las inserciones musculares y las viseras. El umbo opistogiro es pequeño y sobresale ligeramente. Algunos ejemplares muestran líneas de crecimiento bien marcadas. El borde anterior plano o ligeramente convexo. El borde ventral

Tabla 1. Medidas de la valva izquierda (cms).

No. Ejemplar	Alto	Largo	Ancho
28-uach	17.6	12.1	5.3
32-uach	11.0	7.8	4.5
33-uach	10.2	8.3	5.2
30-uach	11.9	9.5	6.6
22-uach	13.3	8.4	6.1
25-uach	16.0	10.4	7.4
21-uach	17.6	12.0	4.8
18-uach	15.0	11.1	4.2
19-uach	13.0	10.0	5.0
29-uach	14.5	10.3	7.2
36-uach	11.7	8.7	6.3
35-uach	9.4	5.8	3.5

plano a ligeramente cóncavo. El borde de la comisura embona perfectamente con el de la valva izquierda y se va adelgazando hasta terminar en una fina lámina. En algunos ejemplares esta lámina ya no se encuentra.

Correlación. Se encuentra en la parte baja de la Fm. Cuchillo (Monreal y Longoria, 1999) o parte alta de Fm. La Peña (King y Adkins, 1946).

Edad. Aptiano tardío

Litología. Intercalación de lutita y caliza margosa

Material. Los ejemplares de estudio cuentan en su gran mayoría con las 2 valvas y solo algunos con la valva izquierda. La conservación de los ejemplares es relativamente buena.

Discusión

En el estado de Chihuahua se tienen algunos registros de esta especie en algunas localidades de la Formación Cuchillo, como es el caso de King y Adkins (1946), Caire (1966), Cordoba (1968, 1969), en el noreste de Chihuahua, aunque ninguna descripción formal. En el sur de Estados Unidos se tienen registros de la especie (Stanton, 1947; Adkins y Winton, 1919), que no es tan común como otras

especies de *Exogyra* pero si una de las de mayor tamaño. Se distingue de otras especies por su tamaño y la falta de ornamentación como las costillas. Existe gran variabilidad en cuanto a la forma de la concha como se puede observar hoy en día con las ostras actuales debido a cambios en las condiciones climáticas.

Amphidonte obliquata Pulteney

2008 *Amphidonte obliquata* Pulteney. González *et al.*: 260, 4(A-F)

Figura 5 (1, 2, 3, 4, 5, 6).

Descripción

Concha. Tamaño mediano a pequeño. Lado anterior convexo y lado posterior cóncavo. Muy inequivalva e inequilateral.

Valva izquierda. Más alta que larga. El umbo opistogiro fuertemente enrollado sobre si mismo. Presenta una quilla del lado anterior que atraviesa la valva izquierda siguiendo la curvatura de la concha. La concha del lado de la quilla tiende a ser plana y forma un ángulo perpendicular a la comisura. La ornamentación consiste en estrías que son más aparentes del lado anterior de la concha.

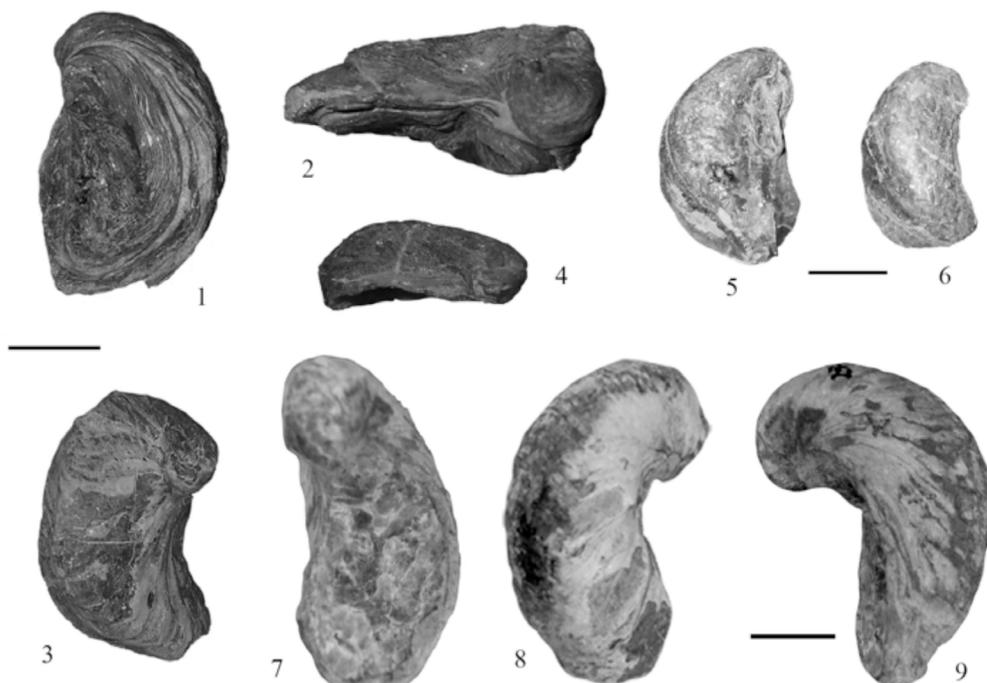


Figura 5. *Amphidonte obliquata*. 1) 64-uach. Vista de la valva derecha en ejemplar completo. 2) Mismo ejemplar. Vista anterior donde se aprecia el enrollamiento de ambas valvas. 3) 56-uach. Vista de la valva izquierda donde resalta el enrollamiento del umbo y la quilla prominente del lado posterior. 4) 65-uach. Vista anterior de la valva izquierda de ejemplar juvenil de *A. obliquata*. 5) y 6) 25-uach y 65-uach Vista externa de las valvas izquierdas de ejemplares juveniles de *A. obliquata*. En los cuales la quilla ya esta presente pero el umbo todavía no esta muy enrollado. 7), 8) y 9) 27-uach. Vistas interna, externa y posterior de ejemplar de *Gryphaea* sp. con 2 valvas. Escala gráfica 1 cm.

Tabla 2. Medidas de los ejemplares (cms)

No. Ejemplar	Alto	Largo	Ancho
56-uach	3.0	1.6	1.3
24-uach	3.0	2.1	1.5
65-uach	2.4	1.2	0.8
64-uach	3.4	2.2	1.4
25-uach	2.6	1.7	0.9
60-uach	5.0	2.8	2.0
8-uach	3.4	2.1	0.9
20-uach	4.2	2.0	1.7

Valva derecha. Pequeña, cóncava y con el umbo fuertemente enrollado hacia el lado posterior o convexa, lisa y con el umbo poco aparente. En el área ligamentaria el resilifer y el bourrelet anterior plano se observan muy bien; se inician a la altura del umbo de la valva izquierda y realizan un giro horizontal de aproximadamente 70 grados hasta el margen de la comisura

Correlación. Monreal y Longoria (1999) mencionan al nivel de éstos ostreidos en la parte baja de la Fm. Cuchillo. En la parte alta de Fm. La Peña (King y Adkins, 1946). Se correlaciona con el miembro Cerro La Ceja de la Fm. Mural en Sonora (González *et al.*, 2008). En Sierra Fernando se ubica unos cuantos metros por encima del nivel de *E. quitmanensis*.

Edad. Aptiano tardío

Litología. Intercalación de lutita y caliza margosa.

Material. Los ejemplares de estudio cuentan en su gran mayoría con las 2 valvas y solo algunos con la valva izquierda. La conservación de los ejemplares es relativamente buena.

Discusión. *A. obliquata* que presenta González *et al.* (2008) para el miembro Cerro la Ceja de la Formación Mural es muy similar a los aquí expuestos. La biozona de *A. obliquata* y *Aetostreon latissimum* (Lamarck) definen la edad del Aptiano tardío para Sonora que corresponde perfectamente a la establecida para los niveles de *A. obliquata* para la Formación La Peña de Chihuahua. *A. obliquata* comparte los mismos niveles que *Gryphaea* sp. en Sierra Fernando.

Género *Gryphaea* Lamarck, 1801

Gryphaea sp.

Figura 5 (7, 8, 9)

Descripción

Concha. De dimensiones muy parecidas a la especie de *Amphidonte obliquata*. Más alta que larga. Muy inequivalva

y poco inequilateral. La mayoría de los ejemplares contienen las 2 valvas unidas, exceptuando unos pocos.

Valva izquierda. Charnela sin dientes, umbo prosogiro prominente, delgado, curvo y proyectado hacia la valva derecha. Se observa el resilifer sólo en algunos ejemplares que tienen el umbo roto o un poco separado de la concha. Cavidad interna alargada, profunda y estrecha. La ornamentación consiste en estrías suaves que atraviesan toda la concha. La curvatura externa de la concha no es simétrica sino que está más abultada hacia el lado posterior en sentido dorsoventral. No presenta quilla hacia el lado posterior. No se observa la inserción del musculo aductor.

Valva derecha. Plana a cóncava y operculiforme. Umbo aplanado, pequeño y poco enrollado hacia el lado posterior que no se observa en todos los ejemplares.

Tabla 3. Medida de los ejemplares (cms)

No. Ejemplar	Alto	Largo	Ancho
1-uach	3.4	1.6	1.5
67-uach	2.1	1.3	1.1
2-uach	3.6	1.7	1.6
15-uach	3.0	1.9	1.7
118-uach	1.7	1.7	0.9
27-uach	3.8	1.6	1.7
119-uach	3.2	1.6	1.6
14-uach	4.3	1.8	1.5
9-uach	2.8	1.3	1.2
68-uach	3.6	1.8	1.8
17-uach	2.7	1.6	1.5
46-uach	2.8	1.7	1.7
62-uach	5.0	2.5	2.8
63-uach	3.8	1.8	1.9
123-uach	2.8	1.7	1.6
122-uach	2.5	1.3	1.0
121-uach	4.7	2.4	2.2
120-uach	2.2	1.6	1.3

Discusión

Este ejemplar es muy parecido a la especie de *G. marcoui* Hill and Vaughan (Adkins y Winton, 1919, pl.15; Adkins, 1928, pl. II; Grabau y Shimer, 1909, fig. 623), excepto que esta especie se presenta para el Albiano de Texas (Fm. Walnut). Además, carece de una quilla del lado posterior de la valva izquierda y su parte ventral no es tan amplia. Es muy similar en la forma, aunque más simétrica dorsoventralmente, en el tamaño de la valva, la curvatura del umbo y la valva derecha. Es bien sabido que existe gran variabilidad dentro de

las especies de *Gryphaea*, donde incluso se pueden confundir con otra especie a los ejemplares juveniles (Böse, 1919).

Fm. Coyame

Para la Fm. Coyame tenemos varios microfósiles para el Albiano temprano como algunos calpionélidos como *Colomiella mexicana* Bonet y *C. recta* Bonet, foraminíferos planctónicos como *Hedbergella (Favusella) washitensis* Carsey, *Ticinella bejaouaensis* Sigal, calcisferúlidos como *Calcisphaerula innominata* Bonet, *Stomiosphaera sphaerica* Kaufman, *Pithonella ovalis* Kaufman, *P. trejoi* (Bonet) y nanoplacton como *Nannoconus minutus* Bronnimann.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Facultad de Ingeniería de la Universidad Autónoma de Chihuahua por los apoyos en logística y a los estudiantes de la carrera de geología por su ayuda durante los trabajos de campo.

Referencias bibliográficas

- Adkins, W.S., 1928, Handbook of Texas Cretaceous fossils: Texas University Bureau of Economic Geology Bulletin, 2838, p. 1-385.
- Adkins, W.S., Winton, W.M., 1919, Paleontological Correlation of the Fredericksburg and Washita Formations in North Texas: The University of Texas Bulletin, 1945, p. 1-127.
- Barragán, R., Maurrasse, F.M.R., 2008, Lower Aptian (Lower Cretaceous) ammonites from the basal strata of the La Peña Formation of Nuevo León State, northeast Mexico: biostratigraphic implications: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, vol. 25, núm. 1, p. 145-157.
- Böse, E., 1919, On a New *Exogyra* from the Del Río Clay and some Observations on the evolution of *Exogyra* in the Texas Cretaceous: The University of Texas Bulletin, 1902, p. 3-22.
- Caire, L. F., 1966, Estratigrafía de la Hoja San Ignacio, Estado de Chihuahua: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, Tesis. 46 p.
- Córdoba, D.A., 1968, The Juarez Mountains in West: Texas Geological Society Guide Book, Delaware Basin Exploration, p. 85-86.
- Córdoba, D.A., 1969, Mesozoic Stratigraphy of northeastern Chihuahua, Mexico: New Mexico Geological Society, p. 91-96.
- Franco-Rubio, M., 1978, Estratigrafía del Albiano-Cenomaniano en la región de Naica, Chihuahua: Instituto de Geología, UNAM (Ed. Especial), vol. 2, núm. 2, p. 132-149.
- Franco-Rubio, M., 2007, Geología y Paleomagnetismo de la porción centro-oriental del estado de Chihuahua, México: Definición del lineamiento Delicias-Mulato: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geofísica, Tesis Doctoral. Apéndice G, 278 p.
- González-Leon, C.M., Scott, R.W., Löser, H., Lawton, T.F., Robert, E., Valencia, V.A., 2008, Upper Aptian-Lower Albian Mural Formation: stratigraphy, biostratigraphy and depositional cycles on the Sonoran shelf, northern Mexico: Cretaceous Research, 29, p. 249-266.
- Grabau, A.W., Shimer, H.W., 1909, North American Index of Fossils Invertebrates: A.G. Seiler & Co., 1, p. 1-853.
- King, R.E., Adkins, W.S., 1946, Geology of a part of the lower Conchos Valley, Chihuahua, Mexico: Bulletin of the Geological Society of America, 57 (3), p. 275-294.
- Monreal, R., Longoria, J.F., 1999, A revision of the Upper Jurassic and Lower Cretaceous stratigraphic nomenclature for the Chihuahua trough, north-central Mexico: Implications for lithocorrelations: Geological Society of America. Special Paper, 340, p. 69-92.
- Stanton, T.W., 1947, Studies of some Comanche pelecypods and gastropods: U.S. Geological Survey Bulletin, 221, p. 1-256.
- Vázquez-González, M.I. y Franco-Rubio, M., 1993, Geología preliminar de la Sierra de Magistral, Municipio de General Trías, Chihuahua, México: in III Excursión Geológica al Mesozoico de Chihuahua: Sociedad Geológica Mexicana, Libro Guía, p. 42-51.

DE LA TAXONOMÍA A LA PALEOECOLOGÍA EVOLUTIVA, EL CASO DE LOS BIVALVOS CRETÁVICOS 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 Salmenes (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</i> aff. <i>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</i> cf. <i>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*.

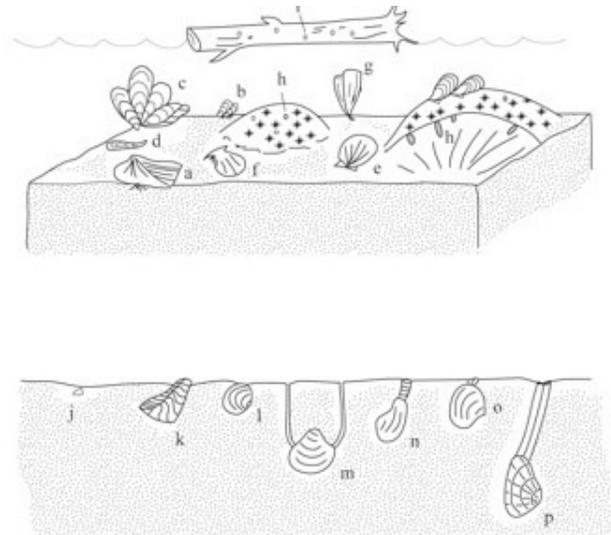


Figura 1. Bivalvos epibentónicos (epifauna): a) *Grammatodon*; b) *Isognomon*; c) *Ostrea*; d) *Exogyra*; e) *Neithea*; f) *Chlamys*; g) rudistas. Bivalvos perforadores: h) *Lithophaga*; i) *Opertochoasma*?. Bivalvos endobentónicos (infauna): j) *Nucula*; k) *Pterotrigonia*; l) *Astarte*; m) *Sphaera*;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

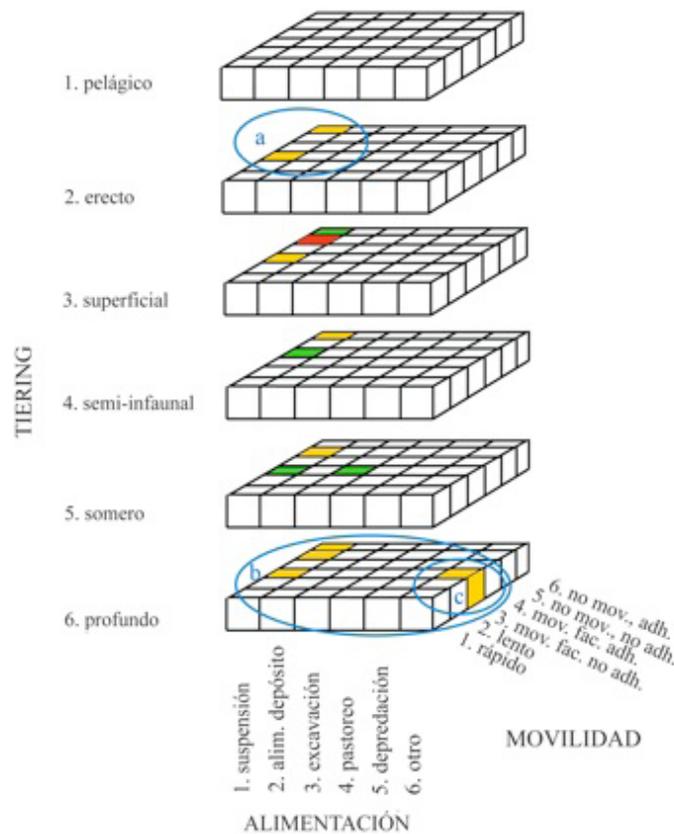


Figura 2. Cubo de ecoespacio desplegado en el que se observa la ubicación de las formas de vida de bivalvos de la Formación Ixtaltepec (rojo), San Juan Raya (amarillo) y compartidas (verde). Las letras a, b y c representan las principales diferencias entre las dos formaciones.

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.

HUELLAS DE AVES Y MAMÍFEROS DEL NEÓGENO DE JALISCO, MÉXICO

Rubén Armando Rodríguez-de la Rosa¹ y José Rubén Guzmán-Gutiérrez²

Resumen

La icnofauna del Neógeno de San Juan de los Lagos, Estado de Jalisco, centro-norte de México, forma parte de uno de los episodios más interesantes de la historia de la paleoicnología de vertebrados en México, desde su primera mención a finales del Siglo XIX. Esta icnofauna incluye hasta el momento cuatro morfotipos diferentes de aves, un camélido (*Lamaichnum macropodum*), un proboscideo (Orden Proboscipedida) y un tipo de huella de félido que constituye un nuevo icnotaxón, *Mitsupes dugesii* icnogénero e icnoespecie nueva. Estas huellas son de tamaño mediano, presentan un conspicuo cojinete interdigital de contorno asimétrico, subtriangular a reniforme. Las manos se observan fuertemente impresas, a diferencia de las impresiones más someras de los pies, indicando un gran peso en la parte anterior del cuerpo; por lo que se interpreta que el productor de las huellas fue un miembro de la Subfamilia *Machairodontinae*, probablemente perteneciente a la Tribu *Homotherinii*. La diversidad icnotaxonómica de este sitio es moderada y en concordancia con lo observado en otras icnofaunas del Cenozoico tardío de Norte América, en las que de igual forma, conservan mayormente huellas de aves y mamíferos.

Palabras clave: Huellas fósiles, Homotherinii, Jalisco, Machairodontinae, México, paleoicnología.

Abstract

The Neogene ichnofauna from San Juan de los Lagos, Jalisco State, north-central Mexico, is one of the most interesting episodes of the history of vertebrate paleoichnology in Mexico, since its first mention at the end of the XIX Century. It includes four avian morphotypes, a camelid (*Lamaichnum macropodum*), a proboscidian (Orden Proboscipedida), and the tracks of a felid that constitute a new ichnotaxon named *Mitsupes dugesii* ichnogen. et ichnosp. nov. These felid tracks are medium to large in size; these bear a conspicuous interdigital pad, it is asymmetrical in outline, being sub-triangular to reniform. Hands are stronger impressed in the sediment than the feet impressions, this condition suggests a heavier anterior portion of the felid body; in this way it is assumed that the track producer was a member of the Subfamily *Machairodontinae*, probably a member of the Tribe *Homotherinii*. The ichnotaxonomical diversity of this track-site is moderate and in accordance with other late Cenozoic ichnofaunas in North America, that preserve abundant bird and mammal tracks.

Key words: Fossil footprints, Homotherinii, Jalisco, Machairodontinae, Mexico, paleoichnology.

Introducción

En México, el registro fósil de huellas de vertebrados es diverso en cuanto a formas registradas, pero escaso en cuanto al número de localidades icnofosilíferas conocidas, contabilizándose poco más de 20 sitios (*cf.* Rodríguez-de la Rosa, *et al.*, 2004); a la fecha, el rango de edad de las huellas registradas abarca del Jurásico Medio al Pleistoceno (Rodríguez-de la Rosa, *et al.*, 2004). La mayor parte del registro corresponde a dinosaurios y otros reptiles mesozoicos; por el contrario, el registro Cenozoico involucra sólo algunas localidades cuya edad se extiende del Eoceno al Pleistoceno, y corresponde a huellas de aves y mamíferos (Cabral-Perdomo, 1995, 2000; Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007; Lockley y Delgado, 2007; Rodríguez-de la Rosa, *et al.*, 2004).

1. Unidad Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Zacatecas, Edificio de Biología, Campus II, Zacatecas, Zacatecas. Email: ruben_raptor@yahoo.com

2. Centro para la Conservación del Patrimonio Natural y Cultural de México A. C., Aguascalientes, Aguascalientes.

El registro paleoicnológico del Cenozoico, incluye:

a) Huellas avianas encontradas en la Formación Hornos, Eoceno de Sinaloa. Estas huellas no han sido descritas formalmente, no obstante, parecen ser las mencionadas por Leonardi en 1994 y atribuidas a Columbiformes o Galliformes (Leonardi, 1994: p. 74; Ortega-Gutiérrez, 2003, com. pers.).

b) Huellas aisladas pertenecientes a un cocodrilo y una ave, de edad eocénica, se conocen de las Formaciones Adjuntas y Carroza, Eoceno de Nuevo León (Vega-Vera, 2009, com. pers.).

c) Lockley y Delgado (2007) reportan huellas de camélidos de El Salto, Mioceno de Durango; de este sitio, los autores describieron un icnotaxón aviano relacionado con los pavos (Lockley y Delgado, 2007).

d) Uno de los sitios más importantes del Cenozoico de México es el ampliamente conocido Pie de Vaca, en

las cercanías de Tepexi de Rodríguez, al sur del Estado de Puebla (Cabral-Perdomo, 1995, 2000; Rodríguez-de la Rosa, *et al.*, 2004). La edad de esta icnofauna ha sido considerada como Plioceno o Pleistoceno (Cabral-Perdomo, 1995, 2000); no obstante, algunos autores la ubican dentro de la secuencia estratigráfica de la Formación Coatzingo, de edad Eoceno-Oligoceno (Beraldi-Campesi *et al.*, 2006). La icnofauna de Pie de Vaca se compone de huellas de aves (Phoenicopteridae y Charadriiformes) y mamíferos, como camélidos, félidos grandes, proboscídeos, y pequeños ungulados entre otros artiodáctilos (Beraldi-Campesi *et al.*, 2006; Cabral-Perdomo, 1995, 2000).

e) Dávalos-Álvarez y colaboradores (2007) mencionan la presencia de huellas de mamíferos encontradas en estratos lacustres denominados informalmente Villa Alegría, al sur de Puebla, cuya edad corresponde al Plioceno-Pleistoceno (Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007).

f) Otro de los sitios con huellas de vertebrados del Neógeno de México involucra a las huellas aquí presentadas. Estas huellas fueron mencionadas por vez primera en el Siglo XIX (Bárcena, 1885, 1892; Dugès, 1894). Durante más de un siglo no se hizo intento alguno para localizar el sitio icnofosilífero. No obstante, Rodríguez-de la Rosa y colaboradores (2004) hicieron una breve mención de estas huellas pensando que eran las originalmente descritas por Alfredo Dugès; las lajas sobre las que se fundamentó el comentario se encuentran alojadas en el Museo Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia en Guadalajara, Jalisco; sin embargo, ha sido probado que estas huellas representan material adicional y diferente a aquel publicado originalmente por Dugès en 1894 (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004, 2006).

La presente publicación presenta una descripción de esta icnofauna y discute sus implicaciones paleontológicas.

Marco Histórico

En 1885 y 1892, el geólogo mexicano Mariano Bárcena hizo dos breves comentarios acerca de unas “impresiones fisiológicas” producidas por aves y un mamífero carnívoro, encontradas en rocas calizas que afloran en las cercanías de la Ciudad de San Juan de los Lagos, Jalisco (Figura 1; Bárcena, 1885, 1892).

Posteriormente, el naturalista franco-mexicano Alfredo Dugès, adquirió tres lajas portadoras de huellas colectados en el Rancho La Verdolaga, un sitio en las cercanías de San Juan de los Lagos y supuestamente el lugar en el que Bárcena observó los mismos fósiles. Dos de las tres lajas adquiridas por Dugès fueron ilustradas en 1894



Figura 1. Mapa de México, en el que se ubica la localidad icnofosilífera en el noreste del estado de Jalisco.

en la primera publicación acerca de huellas fósiles de vertebrados en México (Figura 2; Dugès, 1894).

Las huellas entonces presentadas pertenecen a aves y félidos. Dugès interpretó las huellas avianas como producidas por aves similares al moderno tildío (*Charadrius/Oxyechus vociferous*, Order Charadriiformes) y de esta forma se anticipó a una relación taxonómica de estas huellas (Dugès, 1894).

En relación a la huella de carnívoro, Dugès la comparó con las del puma moderno (*Felis concolor*) y mencionó a este félido como el productor probable de las huellas (Dugès, 1894: 423). Sin embargo, la morfología general de las huellas de félido de San Juan de los Lagos difiere claramente de la morfología de las huellas del puma moderno (*cf.* Aranda, 1994; Elbroch, 2003; Murie, 1974).

La edad de estas huellas se ubicó en el límite del Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano (Dugès, 1894), siguiendo la opinión del reconocido paleontólogo norteamericano Edward Drinker Cope, Dugès menciona el grado de litificación de las rocas portadoras de huellas como criterio de edad; adicionalmente, comenta el hallazgo de un cuerno de *Bison latifrons*, supuestamente en el mismo afloramiento de las huellas, aunque en un nivel superior, por lo cual Dugès no descartó la posibilidad de que las huellas fuesen del Pleistoceno Tardío (Dugès, 1894: 423).

Parte del material originalmente descrito por Dugès, fue redescubierto en el Museo Alfredo Dugès, de la Universidad Autónoma de Guanajuato, por el paleontólogo

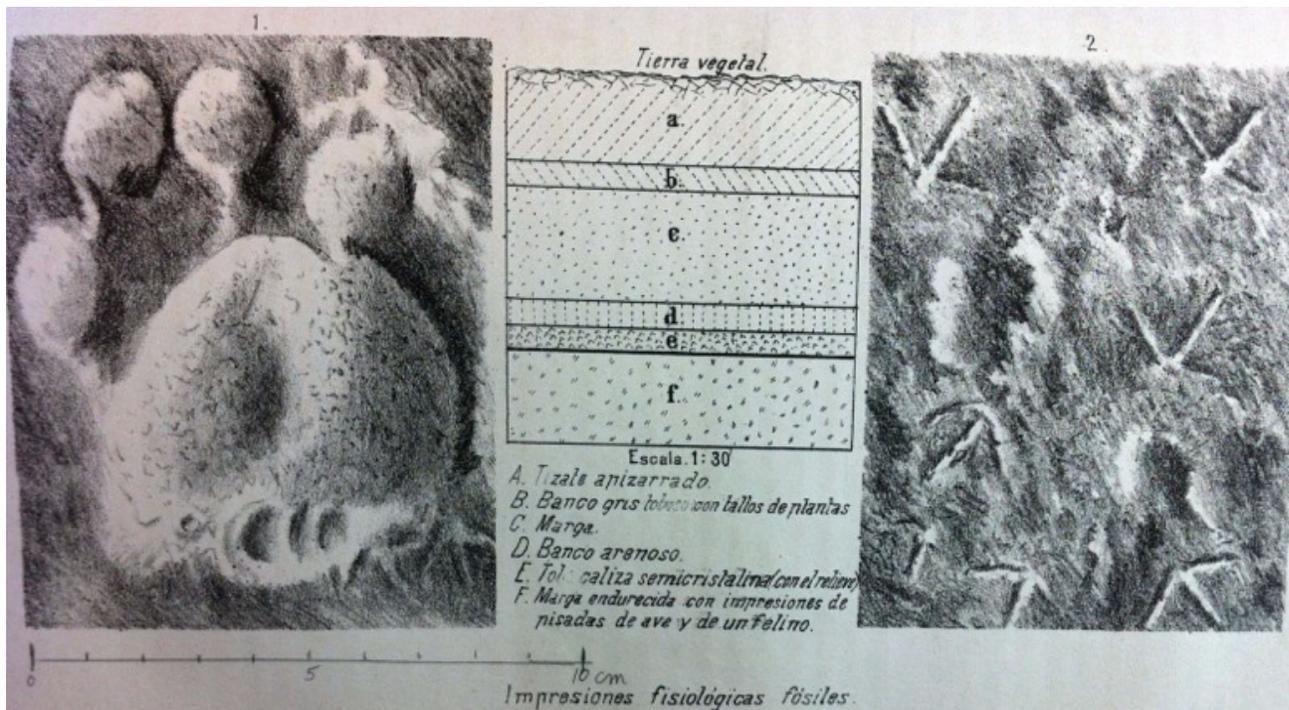


Figura 2. Lámina publicada por Alfredo Dugès en la Revista La Naturaleza, en la que ilustra las huellas de un félido y de aves. Tomada de Dugès (1894)

mexicano Óscar J. Polaco (†). Material adicional ha sido descubierto en dos lugares diferentes, alojado en el Museo Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia en Aguascalientes y el Museo Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia en Guadalajara, Jalisco (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004).

Un esfuerzo relativamente reciente para relocalizar el sitio icnofosilífero, permitió a los autores de la presente publicación, contactar al Señor Manuel González Esqueda (Figura 3a), vecino de San Juan de los Lagos y actual propietario del sitio y nieto de Don Valentín Esqueda, la persona que colectó varias huellas fósiles, quien proporcionó las tres lajas descritas por Alfredo Dugès.

Marco Geográfico y Geológico

La localidad principal aflora en el Ejido Agostadero, Municipio de San Juan de los Lagos, Jalisco, México (Figura 1), entre los 21° 21' 11" de Latitud N, y los 102° 23' 35.1" de Longitud W, y una altitud de 1830 msnm; sin embargo, aún no se tiene la certeza de que este sitio sea el mencionado por Alfredo Dugès como Rancho La Verdolaga, debido a que este rancho se localiza a aproximadamente dos kilómetros de la localidad aquí mencionada. Suponiendo que los estratos portadores se extiendan ininterrumpidamente entre estos sitios, se trataría de una zona icnofosilífera de gran tamaño, i.e., un megatracksite, sensu Lockley (1991).

118 años después de su descubrimiento inicial muchas lajas portadoras de huellas se han perdido para un estudio formal de las mismas. Los trabajadores de la pedrera refieren la existencia de lajas con huellas de supuestas zarigüeyas, de un félido adulto acompañado de varios individuos juveniles, de un posible perezoso gigante, e incluso mencionan la existencia de un tafoglifo de ave.

Las lajas portadoras de huellas, en forma de hiporrelieves convexos, consisten de margas tufáceas, con cristales de feldspatos. La capa principal de roca, la cual conserva epirrelieves cóncavos de las huellas, está formada por marga blanca fuertemente consolidada. La secuencia estratigráfica portadora de las huellas no ha sido referida a ninguna unidad litoestratigráfica. A la fecha, la única información geológica disponible es la proporcionada por Dugès (1894) y tal como se mencionó anteriormente, la edad que se infiere para las huellas es del Plioceno-Pleistoceno.

No obstante, Aguirre-Díaz y Carranza-Castañeda (2001) describen sedimentos fluvio-lacustres a lacustres de una cuenca del Mioceno Medio al noreste de Jalisco y oeste de Guanajuato (designada San Juan de Los Lagos-Teocaltiche-León); Aunque la localidad icnofosilífera aquí comentada se encuentra situada en los límites de dicha cuenca y probablemente represente una de sus orillas; en ausencia de trabajo geológico que demostrase una continuidad estratigráfica y la edad de las rocas portadoras

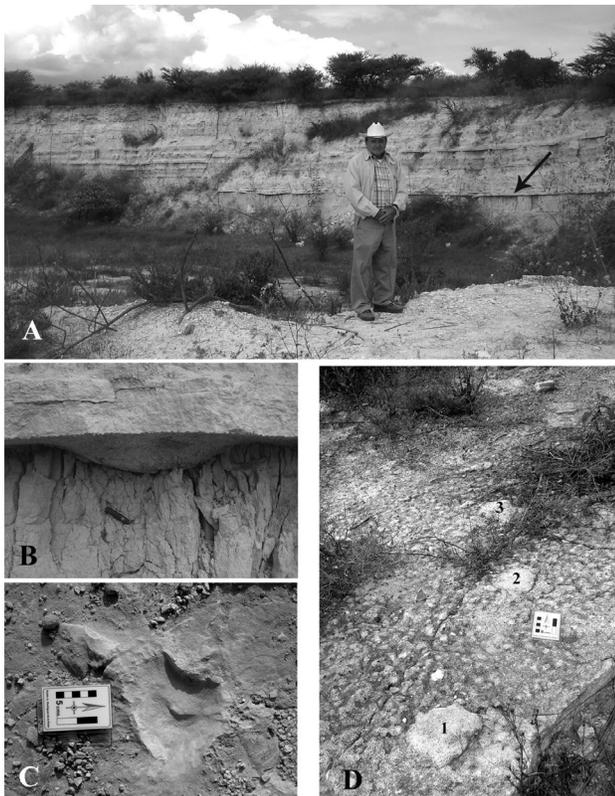


Figura 3. Detalles del sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos, Jalisco. A) vista panorámica del sitio icnofosilífero, en un plano medio se ubica el Sr. Manuel González Esqueda, nieto de Don Valentín Esqueda, quien dió a Alfredo Dugès las lajas con huellas que sirvieron para el primer trabajo sobre paleoicnología de vertebrados en México, la flecha señala una huella en un nivel estratigráfico superior y mostrada en B; B) relleno natural de una huella posiblemente de proboscideo; C) posible huella de équido; D) rastro de un félido, conservando los rellenos naturales de las sobreimpresiones (1 a 3).

de las huellas, es pertinente no considerar una edad del Mioceno Medio para la localidad icnofosilífera.

Resultados

A la fecha, el material existente consiste de ocho lajas, la mayoría no catalogadas, que conservan huellas de mamíferos y aves. La mayoría de las lajas conservan huellas en forma de hiporrelieves convexos; sin embargo, la localidad icnofosilífera conserva asociaciones de epi- e hiporrelieves, así como también otros niveles portadores de huellas (Figura 3b-d). Material adicional incluye una laja con dos huellas de félido, alojada en el Museo Regional INAH-Aguascalientes y tres lajas con huellas de félido y de aves, alojadas en el Museo Regional INAH-Guadalajara. La icnofauna de vertebrados de San Juan de los Lagos se compone por huellas de aves y mamíferos (Figura. 4). Las huellas de mamíferos identificadas a la fecha pertenecen al menos a tres grupos: Artiodactyla, Proboscidea y Felidae (Figura 4).

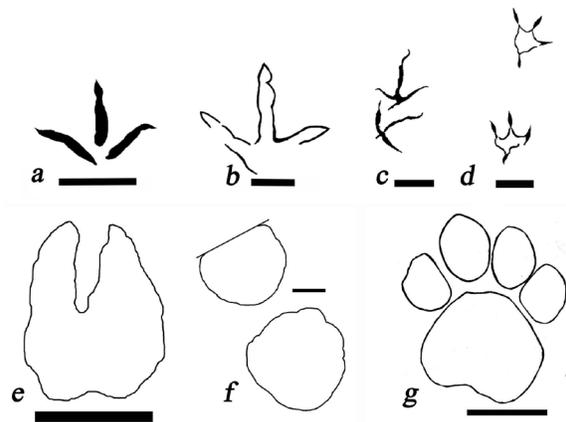


Figura 4. Huellas de vertebrados del sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos. A-D) huellas de aves. E-G) huellas de mamíferos; E) huella de camélido, F) huellas de proboscideo, G) huella de félido. Las barras de escala en A-D equivalen a 2 cm, en E-G equivalen a 10 cm.

Paleoicnología Sistemática

División Vertebratichnia Vialov, 1966

Clase Avipedia Vialov, 1966

(Figuras 4, 5)

Las huellas más abundantes son las de aves, se han identificado al menos cuatro morfotipos diferentes (Figuras 4, 5), los cuales serán sujetos a una revisión icnosistemática en otra publicación, debido a la complejidad de los aspectos parataxonómicos de las huellas avianas. No obstante, se han observado morfotipos similares a las huellas del Orden Charadriiformes, huellas que muestran una clara anisodactilia (Figuras 4c, 5b), e incluso huellas pequeñas con una clara impresión de una membrana interdigital (Figuras 4d, 5a).

Clase Mammalipedia Vialov, 1966

Morfofamilia Pecoripedidae Remeika *et al.*, 1995

Ichnogénero *Lamaichnum* Aramayo y Manera de Bianco, 1987

Ichnoespecie *Lamaichnum macropodum*

Sarjeant and Reynolds, 1999

(Figuras 4e, 6a)

Descripción y Discusión

Los autores colectaron dos lajas pequeñas, estas conservan huellas de contorno sub-oval, en las que se observan dos pezuñas claramente definidas, separadas por un espacio interdigital en forma de "V", ambas huellas presentan una depresión ligeramente cóncava en el área del talón (Figuras 6a). Las huellas tienen una longitud y anchura medias de 16 cm y 11.7 cm, respectivamente. Uno de los dígitos se observa sutilmente más delgado que el otro; sin embargo, esto es debido a que el pie entró al

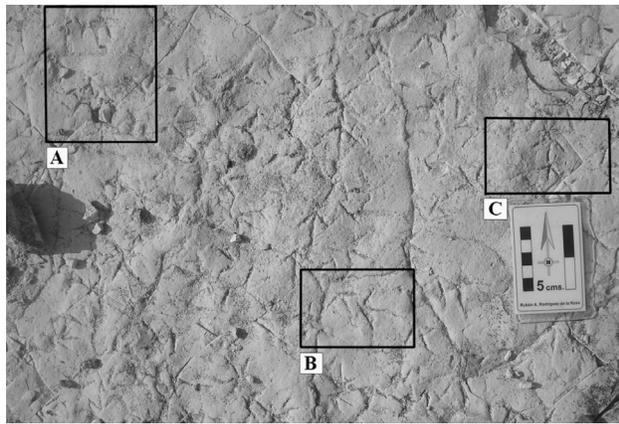


Figura 5. Detalle de la superficie portadora de huellas del sitio de San Juan de los Lagos; nótese la abundancia de huellas de aves. A) Huella pequeña con membrana interdigital, también mostrada en Figura 4D; B) huella anisodáctila que conserva impresiones fuertes de las garras, también mostrada en Figura 4C; C) Huellas tridáctilas, este tipo de huellas es el más abundante en el sitio icnofosilífero. La escala equivale a 5 cm.

sedimento de forma ligeramente oblicua, probablemente por el modo de locomoción de los camélidos (e.g., amblaje).

Lucas y Hunt (2007) revisaron la icnotaxonomía de las huellas de camélidos y restringieron el registro de este tipo de huellas a solo dos icnotaxa; una forma pequeña llamada *Lamaichnum guanicoe* Aramayo y Manera de Bianco (1987) y una forma de mayor tamaño llamada *Lamaichnum macropodum* Sarjeant and Reynolds (1999).

La talla y morfología generales de las huellas de camélidos de San Juan de los Lagos, concuerdan con los atributos de *Lamaichnum macropodum* Sarjeant and Reynolds, 1999, por lo que en este trabajo son referidas a este icnotaxón en particular.

Orden Proboscipedida Remeika *et al.*, 1995

(Figuras 4f, 6b)

Descripción y Discusión

Dos huellas asociadas estrechamente son atribuidas a Proboscídea, estas se encuentran conservadas en dos lajas y en ambos casos representan una asociación de pie/mano (Figuras 6b, 7b). Estas huellas son de contorno sub-circular; sin embargo, se observa una clara distinción en tamaño, siendo la impresión de mano más grande que la del pie. Las impresiones del pie tienen 25 cm de diámetro, las impresiones de mano tienen un diámetro de 28 cm; en ambos casos las impresiones de pie conservan la impresión de tres, posiblemente cuatro, dígitos (Figuras 6b).

Debido a la estrecha asociación entre pie y mano se piensa que se trata de las huellas de un solo individuo; la posición

que guarda la mano respecto al pie sugiere un productor de las huellas cuyo modo de locomoción era el amblaje.

Numerosas huellas de proboscidios, similares a las de San Juan de los Lagos, han sido descritas de algunos sitios de Norte América, éstas han sido referidas al icnogénero Proboscipeda (Panin y Avram, 1962; Scrivner y Bottjer, 1986; McNeil *et al.*, 2007; Morgan y Williamson, 2007); no obstante, debido a que se requiere de material adicional para asignar estas huellas a un icnotaxón en particular, es que se prefiere referirlas en el presente trabajo como huellas de Proboscidia (Orden Proboscipedida).

Orden Carnivoripedida Vialov, 1966

Morfofamilia Felipedidae Remeika, 2001

Mitsupes Rodríguez-de la Rosa et Guzmán-Gutiérrez,
Icnogénero nuevo

(Figuras 7-9)

Etimología: De *Mitsu*, gato en Huichol, en parte honrando a este grupo cultural mexicano y de *pes*, pie en Latín. Literalmente, “pie de gato”.

Diagnosis: La misma que para la icnoespecie.

Mitsupes dugesii Rodríguez-de la Rosa et Guzmán-Gutiérrez Icnospecie nueva

Etimología: El epíteto específico honra a Alfredo Dugès, quien estudió por vez primera estas huellas y realizó la primera publicación sobre huellas fósiles de vertebrados en México. Literalmente el nombre significa “el pie de gato de Dugès”.

Diagnosis: Huellas feloides de tamaño mediano (9-11 cm de longitud, 9-10 cm de ancho), con un cojinete interdigital de contorno asimétrico, ligeramente subtriangular a fuertemente reniforme. Manos fuertemente impresas, a diferencia de las impresiones más someras de los pies, indicando un gran peso en la parte anterior del cuerpo.

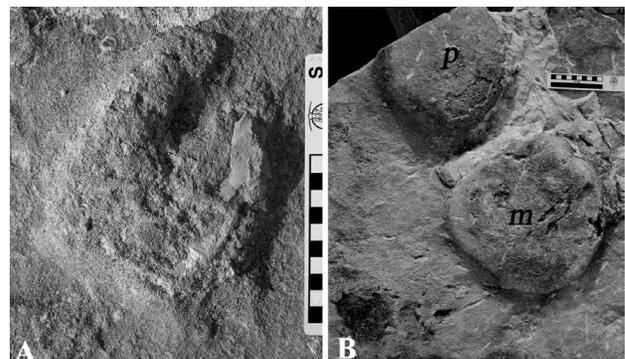


Figura 6. Huellas de mamíferos. A) huella de camélido, *Lamaichnum macropodum* Sarjeant and Reynolds, 1999; B) asociación de huellas de pie (p) y mano (m) de un proboscídeo (Orden Proboscipedida Remeika *et al.*, 1995). La escala equivale a 10 cm.

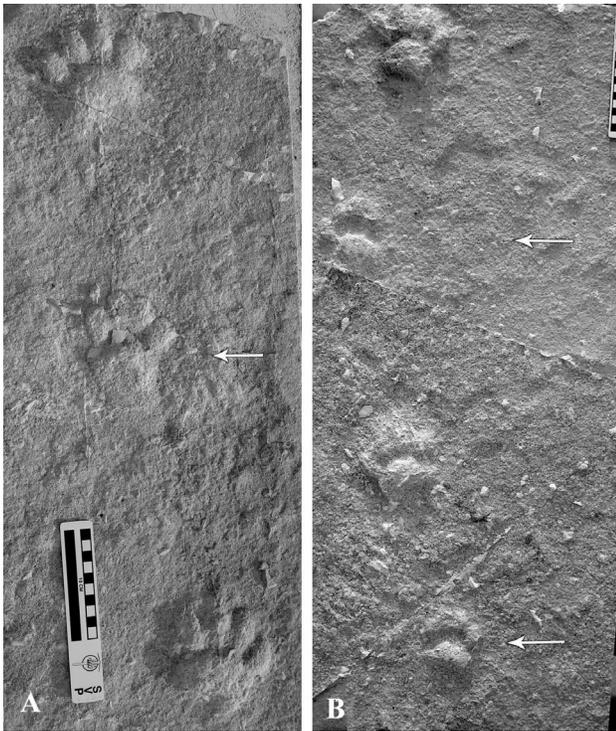


Figura 7. Lajas que conservan segmentos de rastros de félido, *Mitsupes dugesii* icnoesp. nov. Las flechas blancas señalan las impresiones de pies; nótese las manos fuertemente impresas en comparación con las impresiones de pies. La escala equivale a 10 cm.

Especímenes: Cuatro lajas con los números de catálogo: PF-1332-5803, PF-1332-5804 y PF-1332-5805, PF-1332-5807. Estos números de catálogo fueron asignados por el Instituto Nacional de Antropología e Historia y pertenecen a una colección particular de uno de los autores (JRGG).

Holotipo: PF-1332-5807.

Descripción y Discusión

Las huellas más notables en la localidad icnofosilífera de San Juan de los Lagos son las pertenecientes a félidos (Figuras 7-9). A la fecha se cuenta con cuatro lajas portadoras de huellas, incluso algunas conservan segmentos parciales de rastros (Figura 7). De forma adicional se cuenta con las lajas conservadas en los museos de Guadalajara y Aguascalientes (*e.g.*, Figura 8).

Una relación con la Familia Felidae es fácilmente reconocible debido a su morfología general. En este sentido, las huellas de félidos presentan un cojinete interdigital que es relativamente grande en proporción al tamaño de los cojinetes dactilares; de igual forma, el espacio entre el cojinete interdigital y los cojinetes dactilares forma una “U” invertida, éste espacio forma una “X” en las huellas de los cánidos (*e.g.*, Anton *et al.*, 2004; Aranda, 1994; Elbroch, 2003; Murie, 1974). Las

huellas de félidos frecuentemente presentan una ausencia de impresiones de garras; sin embargo, en las huellas de San Juan de los Lagos fue posible identificar al menos dos impresiones de manos que conservan las impresiones de garras agudas y fuertemente recurvadas.

Estas huellas se conservan como hiporrelieves convexos; no obstante, entre los especímenes del Museo Regional del INAH, Aguascalientes, se conserva una porción pequeña de laja que representa un epirrelieve cóncavo (Figura 8).

Las huellas son paraxónicas; presentan cuatro cojinetes dactilares de forma sub-oval y un cojinete interdigital de forma ligeramente subtriangular a fuertemente reniforme (Figuras 7, 8). La longitud media de las huellas es de 11.3 cm y el ancho medio es de 10.0 cm para las impresiones de mano; los pies tienen una longitud media de 11.0 cm y un ancho medio de 8.4 cm.

Los cojinetes dactilares se ordenan en un arco al frente de cada cojinete interdigital; en promedio, la longitud y ancho de los cojinetes dactilares es de 3.8 cm y 2.8 cm, respectivamente.

El cojinete interdigital es asimétrico, ligeramente subtriangular a fuertemente reniforme. En su porción anterior, el cojinete es redondeado, mientras que el área posterior es conformada por dos lóbulos laterales, no distinguiéndose la presencia de un lóbulo medio-posterior característico de muchas huellas feloides (Elbroch, 2003); no obstante, el lóbulo posterior-lateral se encuentra fuertemente expandido posteriormente, con respecto

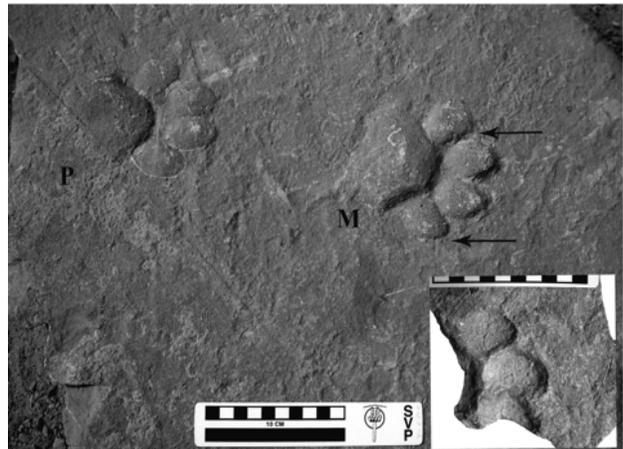


Figura 8. Laja con huellas de *Mitsupes dugesii* icnoesp. nov.; esta laja se encuentra conservada en el Museo Regional del Instituto Nacional de Antropología e Historia, en la ciudad de Aguascalientes; el museo posee una porción de la huella conservada en forma de epi-relieve cóncavo (recuadro observado en la fotografía) que corresponde a la huella de mano (m), concretamente a la sección mostrada entre las flechas; esta laja conserva de igual forma una huella de pie (p). La escala equivale a 10 cm.

al lóbulo posterior-medial, ésta característica otorga el conspicuo contorno reniforme al cojinete interdigital (Figura 10).

Actualmente se conocen tres segmentos pequeños de rastros, los cuales conservan asociaciones de pie/mano (Figuras 7, 9). Cada impresión de pie se ubica por detrás de una impresión de mano, lo que resulta en un modo de locomoción conocido como “understep walk”, o de acecho. La longitud media de los pasos de mano y pie es de 54.5 cm y 57.1 cm, respectivamente; por lo que la distancia gleno-acetabular media se estima en 23.9 cm, siendo ésta inusualmente corta.

Una característica remarcable de los rastros es que la mano se encuentra fuertemente impresa en el sedimento, de forma contraria el pie usualmente se encuentra someramente impreso (Figuras 7, 9); esta característica sugiere una porción anterior del cuerpo más pesada y no un artefacto de la conservación debido a las características del sedimento; las condiciones homogéneas del substrato en las lajas portadoras de huellas son sugeridas por el hecho de que las impresiones de manos usualmente están situadas en el espacio entre dos impresiones someras de pies (e.g., Figura 7).

El registro fósil de huellas atribuidas a la Familia Felidae es escaso (Turner y Antón, 1997). Las huellas feloides más antiguas conocidas se encuentran conservadas en

sedimentos del Mioceno de España (Turner y Antón, 1997; Anton *et al.*, 2004; Figura 10).

En Norteamérica, huellas de félidos se conocen de algunos sitios del Neógeno y Cuaternario. En relación a esto, huellas atribuidas al icnogénero *Pumaeichnium* han sido reportadas del Plioceno de California; no obstante, este icnogénero fue reportado por vez primera del Pleistoceno de Argentina (Aramayo y Manera-de Bianco, 1987).

Scrivner y Bottjer (1986) reportan huellas de félidos del Neógeno de Death Valley en California, Estados Unidos; los autores atribuyen las huellas al icnogénero *Bestiopedia*, establecido por Vialov en 1961; sin embargo, Vialov estableció dicho género para huellas de carnívoros, sin marcar una diferencia entre huellas de félidos y cánidos (Vialov, 1961). Los autores mencionan como probable productor de las huellas de Death Valley a un organismo de talla similar a *Pseudaelurus* (Scrivner y Bottjer, 1986).

Huellas de félidos extintos se han reportado de depósitos del Pleistoceno Tardío de algunas cavernas en los Estados Unidos; éstas han sido atribuidas a félidos de gran talla, tales como una subespecie extinta de jaguar (*Panthera onca augusta*) y el león prehistórico norteamericano (*Panthera atrox*), otros reportes incluyen huellas de félidos de pequeño tamaño (Johnston, 1937; Oesch, 1969; Simpson, 1941; Graham *et al.*, 1996; Remeika, 2001; Scrivner y Bottjer, 1986).

En los casos mencionados arriba, sean de talla pequeña o grande, las huellas de félidos conservan un cojinete interdigital con una morfología feloide moderna, siendo simétricos bilateralmente; por lo anterior difieren de la morfología observada en los cojinetes interdigitales en las huellas de San Juan de los Lagos.

Aunque las huellas de Jalisco pueden ser identificadas con certidumbre como huellas de félidos (Figura 10), existen dos características que, en conjunto, sugieren un probable productor de las huellas y permiten hacer inferencias respecto a su anatomía funcional; estas características son la morfología del cojinete interdigital y la presencia de manos impresas más profundamente que los pies.

La fuerte asimetría de los cojinetes interdigitales constituye una diferencia notoria respecto a otras huellas de félidos; un patrón asimétrico similar ha sido observado para huellas feloides del Mioceno de Salinas de Añana, en España (Anton *et al.*, 2004; Figura 10), aunque tales huellas son de menor tamaño, comparadas con las huellas mexicanas.

El cojinete interdigital en las huellas de félidos modernos se compone de la fusión de un cojinete interdigital central

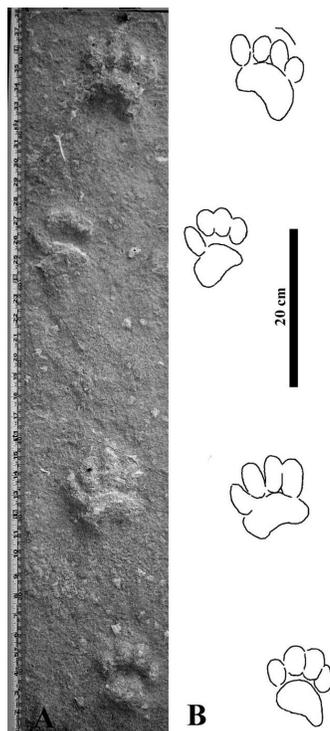


Figura 9. PF-1332-5807, holotipo (A) y contorno de las huellas (B) de *Mitsupes dugesii* icnoesp. nov. Nótese la fuerte asimetría del cojinete interdigital en pies y manos.

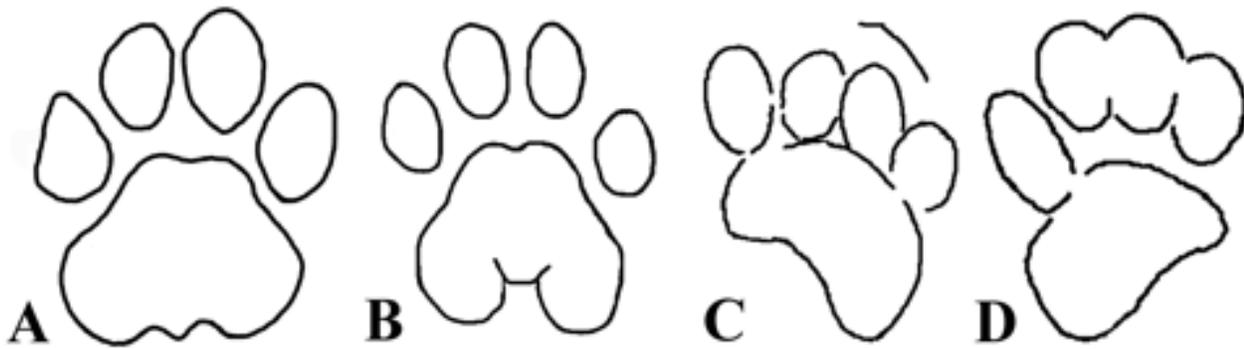


Figura 10. Comparación entre las huellas de algunos miembros de la familia Felidae. A) huella de mano izquierda de un león (*Panthera leo*); B) huella de mano derecha de félido de Salinas de Añana, España, nótese la postura semiplantigrada de la mano, representada por la extensión de los dos lóbulos posteriores del cojinete interdigital; mano (C) y pie (D) de *Mitsupes dugesii* icnoesp. nov., nótese el contorno reniforme del cojinete interdigital en ambos casos. A, tomado de Graham y colaboradores (1996); B, tomado de Turner y Anton (1997). Dibujos no representados a escala.

con dos cojinetes laterales de menor tamaño, conformando una estructura bilateralmente simétrica (Anton *et al.*, 2004; Elbroch, 2003; Murie, 1974). En el caso de las huellas de félidos de Salinas de Añana los dos cojinetes laterales al cojinete interdigital central se encuentran bien desarrollados, de hecho uno se proyecta más posteriormente que el otro (Figura 10).

La morfología de las huellas de España sugieren una postura supinada de los pies y las manos (Anton *et al.*, 2004), lo cual resultaría en una postura menos digitigrada; el resultado entonces es un cojinete interdigital capaz de producir huellas con una morfología más alargada, similares a lo observado en las huellas de San Juan de los Lagos (Figura 10).

En el presente estudio se interpreta que el productor de las huellas de félido de San Juan de los Lagos tenía una postura menos digitigrada. Adicionalmente, las manos están más impresas que los pies, sugiriendo que el productor de las huellas poseía una porción anterior del cuerpo más pesada.

Como ha sido demostrado por Lockley (1999), si conjuntamos las dos características antes mencionadas, bajo un punto de vista holístico, un patrón comienza a emerger, permitiendo sugerir un potencial productor de las huellas. Las manos fuertemente impresas sugieren un énfasis del peso corporal hacia la parte anterior, probablemente por la presencia de una gran musculatura; esta característica junto con una postura menos digitigrada, sugiere fuertemente que el productor de las huellas es un miembro de la subfamilia Machairodontinae; una afinidad con este grupo de félidos ya había sido sugerida previamente (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2007).

La gran musculatura en la parte anterior del cuerpo de los miembros de Machairodontinae estuvo presente en

los fuertes miembros anteriores; además, seguramente los grandes caninos representaban de igual forma un peso adicional (Turner y Antón, 1997). Sin embargo, hasta donde se conoce, no existen huellas atribuidas directamente a *Smilodon* u *Homotherium* en Norteamérica (Graham *et al.*, 1996).

No obstante, existen características anatómicas en algunos macairodontinos que les pudieron haber permitido dejar huellas similares a las de *M. dugesii*, como es el caso de *Homotherium*. La anatomía de *Homotherium* se conoce ampliamente; se trata de un félido atípico, con una apariencia que recuerda a los miembros de la familia Hyaenidae (Rawn-Schatzinger, 1992). Las características osteológicas de los miembros, anteriores y posteriores, sugieren un organismo con una postura que estriba de altamente digitigrado y cursorial, a un carnívoro semiplantigrado (Rawn-Schatzinger, 1992).

Algunos autores como Graham y colaboradores (1996) incluso han sugerido que los atributos anatómicos de *Homotherium* pudieron haber originado una configuración morfológica conspicua de sus huellas (Graham *et al.*, 1996: 343). *Smilodon*, sin embargo, pudo haber dejado huellas con un cojinete interdigital simétrico debido a los atributos anatómicos de sus pies y manos, en los que se observa una estructura de la zona tarsal y metatarsal típica de félidos actuales (Graham *et al.*, 1996; Anton *et al.*, 2004). Es así que, existe la probabilidad de que sólo una parte de los miembros de Machairodontinae, particularmente los miembros de la Tribu Homotherini (cf. Turner and Antón, 1997), hayan contado con atributos morfológicos y anatómicos capaces de producir huellas similares a *Mitsupes dugesii*, en donde se aprecia una clara supinación en pies y manos.

Un ejemplo de esta aseveración lo encontramos en huellas atribuidas a *Machairodus catacopsis*, reportadas del

Plioceno de Texas (Johnston, 1937). Estas huellas presentan un cojinete interdigital de forma asimétrica, por lo que presentan una gran similitud con las huellas de San Juan de los Lagos (Johnston, 1937: figura 1); es así que en el presente trabajo, dichas huellas del Plioceno de Texas son referidas de igual forma a *Mitsupes dugesii* Rodríguez-de la Rosa *et* Guzmán-Gutiérrez *icnoesp. nov.*

Otras huellas atribuidas a miembros de *Machairodontinae*, particularmente a *Machairodus*, han sido reportadas del Plioceno de Laetoli, en Tanzania; de igual forma se han propuesto para el Mioceno de Irán (Leakey y Hay, 1979; Abbassi y Shakeri, 2006). A este respecto es necesario comentar que el alcance estratigráfico de los miembros de la Tribu *Homotherinii* (e.g., *Homotherium*) es del Mioceno Tardío-Pleistoceno Tardío (Jefferson y Tejada-Flores, 1993).

La distancia glenoacetabular de *Mitsupes dugesii* *icnoesp. nov.*, es inusualmente corta (ca. 24 cm), esto se debe quizás a una mezcla de circunstancias, tales como el modo de locomoción del productor de las huellas o bien sus atributos morfoanatómicos; por ejemplo, si el productor de las huellas poseía una apariencia de hiaénido, como se observa en *Homotherium*, y adicionalmente éste progresa en una postura de acecho, ambas situaciones pudieron haber otorgado una distribución de las huellas en el rastro que resultara en un acortamiento aparente de la distancia glenoacetabular. En este caso, se requiere del hallazgo de una serie mayor de huellas en un solo rastro para confirmar esta aseveración.

Discusión General

La icnofauna del Neógeno de San Juan de los Lagos, Jalisco, es parte de uno de los episodios más interesantes de la historia de la paleoicnología de vertebrados en México. Esta icnofauna fue comentada por vez primera por Alfredo Dugès en 1894; dicho trabajo constituye el primer reporte sobre huellas de vertebrados en el país (Dugès, 1894).

A la fecha, esta icnofauna es constituida por cuatro morfotipos de aves, un camélido, un proboscideo y un tipo de félido (Figura 11). En relación a este último grupo, se asume que el productor de las huellas fue un miembro de la Subfamilia *Machairodontinae*, particularmente, el productor puede pertenecer a la Tribu *Homotherinii*, grupo en el cual se encuentran félidos como *Homotherium* y *Machairodus* (Turner and Antón, 1997). El primero presenta características anatómico-morfológicas que pudieron haber dejado huellas conspicuas, similares a las de San Juan de los Lagos (Rawn-Schatzinger, 1992; Graham *et al.*, 1996) y en el segundo de los casos, huellas similares a las mexicanas han sido atribuidas a *Machairodus*, debido a su estrecha asociación con restos esqueléticos de este félido (Johnston, 1937; Leakey y Hay, 1979; Abbassi y Shakeri, 2006).

La diversidad icnotaxonomía de este sitio icnofosilífero es moderada y en concordancia con lo observado en otras icnofaunas del Neógeno en las que, de igual forma, conservan mayormente huellas de aves y mamíferos (Lockley y Hunt, 1995; Mustoe, 2002). Una icnofauna comparable en diversidad a la de San Juan de los Lagos



Figura 11. Reconstrucción paleoambiental del sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos, Jalisco, México. En ésta se observan aves, un camélido dejando las huellas de *Lamaichnum macropodum*, un félido macairodontino dejando las huellas de *Mitsupes dugesii* *icnoesp. nov.*, y un proboscideo en la distancia.

es la conservada en las calizas lacustres que afloran en Tepexi de Rodríguez, Puebla, en la parte central de México (Cabral-Perdomo, 1995, 2000).

Entre los morfotipos de aves identificados en San Juan de los Lagos existen algunos que no han sido registrados previamente; no obstante, se requiere una revisión exhaustiva para poder realizar las asignaciones icnotaxonómicas correctas.

Huellas de camélidos han sido registradas en muchos sitios del Neógeno y su presencia no es sorprendente en el sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos. Huellas de camélidos han sido reportadas del sitio de Pie de Vaca, en Tepexi de Rodríguez, Puebla; en la localidad de El Salto, en Durango; y en Villa Alegría, al sur de Puebla (Cabral-Perdomo, 1995, 2000; Lockley y Delgado, 2007; Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007). Sin embargo, las huellas de camélidos conservadas en los tres sitios antes mencionados son de tamaño pequeño, comparadas con las huellas encontradas en San Juan de los Lagos; es así que las huellas de los sitios de Puebla y Durango están emparentadas con *Lamaichnum guanicoe* Aramayo y Bianco (1987) y representan huellas de llamas, más que de camellos. No obstante, Beraldi-Campesi y colaboradores (2006) muestran huellas de camellos (*e.g.*, *Lamaichnum macropodum* Sarjeant y Reynolds, 1999) encontradas en las cercanías de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Beraldi-Campesi *et al.*, 2006: figura 9b).

En el caso particular de las huellas de proboscidos, tal como se mencionó con anterioridad, se prefiere solo relacionarlas con el Orden Proboscipedida, antes que nombran algún icnotaxón en particular. Huellas similares han sido reportadas únicamente de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Cabral-Perdomo, 1995, 2000).

Hasta el momento, las huellas de félidos son las únicas reportadas para México, en las que es posible relacionarlas taxonómicamente con un grupo animal en particular; en éste caso *Mitsupes dugesii* Rodríguez-de la Rosa et Guzmán-Gutiérrez icnoesp. nov., es un tipo de huella relacionada con Machairodontinae (Tribu Homotherinii).

Cabral-Perdomo (1995, 2000) sugiere que las huellas de félidos de Tepexi de Rodríguez, Puebla, fueron producidas por un organismo similar a *Smilodon* o bien *Panthera atrox*; en este último caso, se ha observado que las huellas de *P. atrox* son de tamaño considerablemente grande (ca. 22 cm de diámetro), comparadas con las huellas de félidos de Tepexi de Rodríguez, en Puebla (*cf.* Graham *et al.*, 1996).

Dávalos-Álvarez y colaboradores (2007) mencionan la presencia de huellas de supuestos félidos plio-pleistocénicos encontradas en sedimentos lacustres

denominados informalmente Villa Alegría, Puebla (Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007). Sin embargo, la huella mencionada por los autores (Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007: figura b1-b) presenta una morfología que difiere con las huellas atribuidas a los miembros de la Familia Felidae. A este respecto cabe mencionar que el espacio existente entre los cojinetes dactilares y el cojinete interdigital en los félidos tiene una forma de “U” invertida, mientras que en las huellas de los cánidos, dicho espacio tiene forma de una letra “X” (Murie, 1974; Elbroch, 2003), ésta última es la condición observada en las huellas de carnívoro reportadas para Villa Alegría, Puebla; por lo que dicha icnofauna se compone hasta el momento de huellas de camélidos y de un cánido de tamaño grande.

Reunidos los conocimientos, paleontológico y anecdótico, es posible apreciar que el sitio icnofosilífero de San Juan de los Lagos contiene un potencial enorme para el desarrollo de la paleontología, y particularmente el de la paleoicnología de vertebrados, en esta zona del País. El conocimiento derivado del estudio de esta icnofauna del Neógeno enriquece considerablemente el registro paleoicnológico de vertebrados y de igual forma se suma de manera importante a la historia de la paleontología Mexicana.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Señor Manuel González Esqueda y a trabajadores de la pedrera “el Paisa” en la Ciudad de San Juan de los Lagos, Jalisco, el apoyo ofrecido para la realización del presente estudio, particularmente a los señores Juan Reyes González y José Antonio Muñoz Cadena. El primer autor agradece en particular a Jesús A. Cortés Hermosillo y la Unidad Académica de Ciencias Biológicas, U.A.Z. el apoyo recibido. Los autores agradecen al Dr. Francisco Sour Tovar (FC-UNAM), Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca (IGLUNAM), así como a un revisor anónimo, las aportaciones significativas al presente manuscrito.

Referencias

- Abbassi, N., Shakeri, S., 2006, Miocene vertebrate footprints from the Upper Red Formation, Mushampa Area, Zanjan Province: Geosciences Journal, Publication No. 55, National Geoscience Database of Iran, p. 76-89.
- Aguirre-Díaz, G., Carranza-Castañeda, O., 2001, La Cuenca Miocena de León-San Juan de los Lagos-Teocaltiche. Un amplio paleolago en sector centro-occidental del Cinturón Volcánico Mexicano: Geos, Unión Geofísica Mexicana A.C., Boletín Informativo, Resúmenes y Programa, 21(3), p. 320.
- Anton, M., López, G., Santamaría, R., 2004, Carnivore trackways from the Miocene site of Salinas de Añana (Alava, Spain): Ichnos, 11, p. 371-384.

- Aramayo, S.A., Manera de Bianco, T., 1987, Hallazgo de una icnofauna continental (Pleistoceno Tardío) en la Localidad de Pehuen-Co (Partido de Coronel Rosales), Provincia de Buenos Aires, Argentina. Partes I y II: IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Bolivia I, p. 516-547.
- Aranda, M., 1994. Diferenciación entre las huellas de jaguar y puma: Un análisis de criterios. *Acta Zoológica Mexicana*: 63, 75-78.
- Bárcena, M. 1885. *Tratado de Geología Elementos Aplicables a la Agricultura a la Ingeniería y a la Industria*: México, Secretaría de Fomento, 435 p.
- Bárcena, M., 1892, Apuntes relativos a la geología del estado de Jalisco: *La Naturaleza*, 2ª serie, 2, p. 198-207.
- Beraldi-Campesi, H., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Centeno-García, E., Arenas-Abad, C., Fernández, L.P., 2006, Sedimentology and paleoecology of an Eocene–Oligocene alluvial–lacustrine arid system, Southern Mexico: *Sedimentary Geology*, 191, p. 227–254.
- Cabral-Perdomo, M.A., 1995, Los icnofósiles de vertebrados terrestres del Terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla: México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Licenciatura, 107 p.
- Cabral-Perdomo, M.A., 2000, Pleistocene vertebrate tracks and traces from the Pie de Vaca Formation, in: *Guide Book of the Field Trips, 60th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*, México, D.F., p. 115-119.
- Dávalos-Álvarez, O.G., Nieto-Samaniego, A.F., Alaniz-Álvarez, S.A., Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E., 2007, Estratigrafía cenozoica de la región de Tehuacán y su relación con el sector norte de la falla de Oaxaca: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(2), p. 197-215.
- Dugés, A., 1894, Felis fósil de San Juan de los Lagos: *La Naturaleza*, 2ª serie, 2, p. 421-423.
- Elbroch, M., 2003, *Mammal Tracks & Sing: A guide to North American species*: Pennsylvania, U.S.A., Stackpole Books, 784 p.
- Graham, R.W., Farlow, J.O., Vandike, J.E., 1996, Tracking Ice Age felids: Identification of tracks of *Panthera atrox* from a cave in southern Missouri, U.S.A., in Stewart, K.M., Seymour, K.L. (eds.), *Palaecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals*: Toronto, Canada, University of Toronto Press, p. 331-345.
- Jefferson, G.T., A.E. Tejada-Flores, 1993, The Late Pleistocene record of *Homotherium* (Felidae, Machairodontinae) in the Southwestern United States: *PaleoBios*, 15(3), p. 37-46.
- Johnston, C.S., 1937, Tracks from the Pliocene of West Texas: *American Midland Naturalist*, 18(1), p. 147-152.
- Leakey, M.D., Hay, R.L., 1979, Pliocene footprints in the Laetoli Beds at laetoli, northern Tanzania: *Nature*, 278 (22), p. 317-323.
- Leonardi, G., 1994, *Annotated Atlas of South America Tetrapod Footprints (Devonian to Holocene)*: Brasil, Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, 246 p.
- Lockley, M. G., 1991, *Tracking Dinosaurs: A New Look at an Ancient World*: Cambridge, Cambridge University Press.
- Lockley, M.G., 1999, *The eternal trail, a tracker looks at evolution*: Cambridge, Perseus Books, 334 p.
- Lockley, M.G., Delgado, C.R., 2007, Tracking an ancient turkey: a preliminary report on a new Miocene ichnofauna from near Durango, Mexico, in Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G. (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 42*, p. 67-72.
- Lockley, M.G., Hunt, A.P., 1995, *Dinosaur tracks and other fossil footprints of the western United States*: New York, Columbia University Press, 338 p.
- Lucas, S.G., Hunt, A.P., 2007, Ichnotaxonomy of camel footprints, in Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G. (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 42*, p. 155-168.
- McNeil, P., Hills, L.V., Tolman, M.S., Kooyman, B., 2007, Significance of Latest Pleistocene tracks, trackways and trample grounds from southern Alberta, Canada, in Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G. (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 42*, p. 209-223.
- Morgan, G., Williamson, T.E., 2007, Middle Miocene (Late Barstovian) mammal and bird tracks from the Benavidez Ranch local fauna, Zia Formation, Albuquerque Basin, Sandoval County, New Mexico, in Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G. (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 42*, p. 319-330.
- Murie, O.J., 1974, *A field guide to animal tracks*: Boston, Houghton Mifflin Company, 375 p.
- Mustoe, G.E., 2002, Eocene bird, reptile, and mammal tracks from the Chuckanut Formation, Northwest Washington: *Palaios*, 17, p. 403-413.
- Oesch, R.D., 1969, Fossil Felidae and Machairodontidae from two Missouri caves: *Journal of Mammalogy*, 50(2), 367-368.
- Panin, N., Avram, E., 1962, Noe urme de vertebrate in Miocenul Subcarpatilor Ruminesti: *Studii Cercet. Geol.*, 7, p. 455-484.
- Rawn-Schatzinger, V., 1992, The scimitar cat *Homotherium serum* Cope, osteology, functional morphology and predatory

- behavior: Illinois State Museum Reports of Investigations, 47, 80 p.
- Remeika, P., Jefferson, G.T., Murray, L.K., 1995, Fossil vertebrate faunal list for the Vallecito-Fish Creek and Borrego-San Felipe Basins, Anza-Borrego Desert State Park and vicinity, California, in Remeika, P., Sturz, A. (eds.), Paleontology and Geology of the Western Salton Trough Detachment, Anza-Borrego Desert State Park, California: San Diego, California, San Diego Association of Geologists. Field Trip Guidebook I: p. 82-93.
- Remeika, P., 2001, The Fish Creek Canyon ichnofauna: A Pliocene (Blancan) vertebrate footprint assemblage from Anza-Borrego Desert State park, California, in Santucci, V.L., McClelland, L. (eds.), Science and Research on Public Lands: Proceedings of the 6th Fossil Resource Conference, p. 55-75.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., Aguilón-Martínez, M.C., López-Espinoza, J., Eberth, D.A., 2004, The fossil record of vertebrate tracks in Mexico: *Ichnos*, 11, p. 27-37.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., Guzmán-Gutiérrez, J.R., Polaco, O.J., 2006. Diversidad de huellas fósiles de vertebrados en San Juan de Los Lagos, Jalisco: Un informe preliminar (resumen), en Sociedad Mexicana de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, X Congreso Nacional de Paleontología, México, D.F., Libro de Resúmenes, p. 70.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., Polaco-Ramos, O.J., Aguilar, F.J., Guzmán-Gutiérrez, J.R., 2007, Footprints of Machairodontid felids from the Late tertiary of Central Mexico, in Díaz-Martínez, E., Rábano, I. (eds.), 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America: Madrid, España, Instituto Geológico y Minero de España, Cuadernos del Museo Geominero, 8, p. 345-348.
- Scrivner, P. J., Bottjer, D.J., 1986, Neogene avian and mammalian tracks from Death Valley National Monument, California: Their context, classification and preservation: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 57, p. 285-338.
- Sarjeant, W.A.S., Reynolds, R. E., 1999, Camelid and horse footprints from the Miocene of California and Nevada: *San Bernardino Museum Association Quarterly*, 46(2), p. 3-20.
- Simpson, G.G., 1941, Discovery of jaguar bones and footprints in a cave in Tennessee: *American Museum Novitates*, 1131, p. 1-12.
- Turner, A., Anton, M., 1997, The big cats and their fossil relatives. An Illustrated Guide to their evolution and natural history: New York, Columbia University Press, 229 p.
- Vialov, O.S., 1961, Paleogenovoy flish svenogo sklona Karpát: Kiev. Akad. Nauk. Ukr. S.S.R., Inst. Geol. Polezo. Iskopa.
- Vialov, O.S., 1966, Sledy zhiznedeiatel'nosti organizmow I ikh paleontogicheskoe znachenie. Kiev: Naukova Dumka.
-

LA DISTRIBUCIÓN DE LAS BENNETTITALES Y SUS ESTRUCTURAS REPRODUCTORAS EN EL TERRENO MIXTECO

María Patricia Velasco de León¹, Erika L. Ortiz-Martínez y Alicia Silva-Pineda²

Resumen

La flora del Jurásico de México ha sido estudiada desde el siglo pasado; existen listados importantes principalmente del Estado de Oaxaca, donde se dan a conocer nuevas especies. En estos trabajos se aborda ligeramente la explicación de su distribución, son básicamente sistemáticos. En contraste, el objetivo de este trabajo es explicar la distribución de las Bennettitales del Terreno Mixteco, utilizando los listados florísticos generados para seis localidades y analizar su similitud mediante un análisis de agrupamiento. Los resultados muestran un contenido florístico diferente con géneros y especies de distribución restringida como *Anomozamites sp.*, *Podozamites sp.*, *Pseudoctenis sp.*, *Williamsonia tlazolteolt Wieland*, *W. oligosperma Delevoryas*, *Weltrichia microdigitat*, *Delevoryas*, *W. diquiyui Person y Delevoryas*; *W. mixtequensis Silva et al.*, y especies generalistas como *Williamsonia netzahualcoyotli Wieland* presente en todas las localidades. Los análisis estratigráficos indican que estas comunidades se desarrollaron en ambientes heterogéneos que van desde el deltaico, hasta paleolagos y pantanos. La topografía propició heterogeneidad de ambientes y junto con la precipitación pudieron haber tenido gran impacto y provocaron la gran diversidad florística que caracterizó al Terreno Mixteco.

Palabras clave: Jurásico, Oaxaca, paleoecología, Williamsonia, Bennettitales.

Abstract

The Jurassic flora in Mexico has been studied since last century. There are important taxonomic lists, mainly on the State of Oaxaca, where new species are introduced. In this paper, their distribution is lightly explained. The main objective of this paper is to explain the distribution of the Bennettitales of the Mixteco area, based in the floristic listings generated for six localities and by making a group analysis in order to find the similarity among the assemblages. The results suggest a different plants for localities content with genera and species of restricted distribution such as *Anomozamites sp.*, *Podozamites sp.*, *Pseudoctenis sp.*, *Williamsonia tlazolteolt Wieland*, *W. oligosperma Delevoryas*, *Weltrichia microdigitata Delevoryas*, *W. diquiyui, Person y Delevoryas* *W. mixtequensis Silva et al.*, and general species like *Williamsonia netzahualcoyotli Wieland* present in all the localities. On the other hand, the stratigraphic analysis suggests that these communities developed on heterogeneous environment that varied from the deltaic to the paleolakes and swamps. Topographical and weather variations could have had a great impact on the flora and produced great diversity that characterizes this Mixteco Terrain.

Key words: Jurassic, Oaxaca, paleoecology, Williamsonia, Bennettitales.

Introducción

Las Bennettitales constituyen un grupo de plantas miembro de las Cicadophytas representadas en el registro fósil principalmente por hojas, tallos y estructuras reproductoras masculinas y femeninas. Las estructuras reproductoras femeninas producen semillas (conos megasporangiados) y las masculinas polen (estructuras microesporangiadas). En la tafoflora mexicana, las Bennettitales constituyen el grupo de plantas más abundante en estratos del Jurásico Inferior y Medio. Los registros más antiguos de estas plantas han sido reportados en la Formación Santa Clara del Triásico Superior (Cárnico-Nórico), en el Estado de Sonora

1. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM
Email: pativel@servidor.unam.mx

(Figura 1), que fueron descritos por Weber (2008) quien menciona la presencia de *Williamsonia newberry Weber*; *W. opilionoides Weber* y conos masculinos del género nuevo *Dictyotrichia con las especies D. John-strongii Weber*, *D. major Weber*, *Haitingeria cf. krasseri Weber* (primer reporte del género en América), y por último describe una estructura masculina como especie *Bennettistemon sonorensis Weber*. Estos géneros son en general escasos durante el Triásico (Crane, 1988) y su registro no llega al Jurásico de México.

Las Bennettitales se han reportado para el Jurásico de México en los estados de Guerrero, Hidalgo, Oaxaca, Puebla y Veracruz, en diferentes formaciones: Los trabajos de Wieland (1914-1916) mencionan la presencia de nueve especies de conos en Oaxaca; posteriormente Person y Delevoryas (1982) incrementan el listado con la descripción de las especies *Williamsonia oligosperma*

2Instituto de Geología, UNAM.
Email: alisilva@geologia.unam.mx



Figura 1. Distribución de los principales afloramientos del Triásico y Jurásico de Bennettitales en México.

Delevoryas, *Weltrichia ayuquilana* *Delevoryas* y *W. microdigitata* *Delevoryas* que invalidan a la especie *Weltrichia mexicana* *Wieland*, debido a que los ejemplares son irreconocibles (Person y *Delevoryas*, 1982). Dos años después *Silva-Pineda* (1984), en su trabajo sobre la tipificación del material de *Wieland*, menciona la presencia de cuatro especies de *Williamsonia*, *W. cuauhtemoci* *Wieland*, *W. huitzilopochtlii* *Wieland*, *W. nathorsti* *Wieland* y *W. netzahualcoyotlii* *Wieland* y finalmente, en 2011, *Silva-Pineda et al.*, dan a conocer un nuevo registro de cono microsporangiado *Weltrichia mixtequensis*.

A nivel mundial este grupo de plantas ha recibido atención como un probable grupo hermano de las angiospermas (*Rothwell* y *Stockey* 2002; *Friis et al.*, 2007) al ser el grupo dominante de gimnospermas durante el Jurásico, y además ha sido empleado para la determinación de paleoclimas (*Rees et al.*, 1999, *Willis* y *McElwin* 2002) a través de los listados florísticos realizados para las localidades de altas latitudes. La mayoría de los conos, no se han encontrado en conexión orgánica con las frondas, por lo que son considerados como especies en los listados florísticos. Sin embargo, algunos autores como *Sahni* (1932) han realizado reconstrucciones de toda la planta a la que pertenecen los conos de *Williamsonia seawardiana* *Sahni*, con hojas persistentes de tipo, *Ptilophyllum*. *Williamsonia gigas* *Carruthers*, también ha sido reconstruida como una planta erecta sin ramificar, con un tallo cubierto de cicatrices rómbicas y con hojas de tipo Zamites (*Williamson*, 1870). *Harris* en 1969, realizó una propuesta con el material del Jurásico Medio de *Grisethorpe* y otras localidades del Reino Unido, donde agrupa diferentes órganos como una planta completa.

Cabe resaltar que las especies de conos en México sobrepasan la diversidad reportada para otras partes del mundo, incluyendo la localidad de la *Grisethorpe Bed* del Jurásico Medio, que es una de las más ricas de *Yorkshire*,

Reino Unido, donde se menciona un máximo de 16 especies de Bennettitales y ocho de ellas son conos (*Thomas* y *Batten* 2001). Estudios realizados con esporomorfos y megafosiles en *Astartekloft* al este de Groelandia, muestran resultados diferentes al cuantificar la diversidad en el límite Triásico-Jurásico, plantas como Cycadas, Bennettitales y helechos con semillas están ausentes del registro de esporomorfos (*Mander et al.*, 2010). Estos autores proponen que la diversidad de la paleoflora disminuyó en este límite.

Los estudios efectuados en el Terreno Mixteco no se han enfocado a explicar la distribución de sus especies, por lo que el objetivo de este trabajo es realizar una propuesta de distribución de las Bennettitales y sus estructuras reproductoras considerando nuevas localidades y registros, apoyados en un análisis de agrupamiento de los listados y los estudios estratigráficos que expliquen la gran diversidad que tuvo este orden en el Terreno Mixteco.

Zona de estudio

La zona de estudio forma parte del Terreno Mixteco (*Campa*, 1983), que abarca los estados de Guerrero, Oaxaca y Puebla (Figura 2), donde se han colectado y estudiado muestras de rocas y ejemplares bien preservados de plantas fósiles en seis localidades en las Formaciones Conglomerado Cualac, Otlaltepec, Rosario, Tecamazúchil y Zorrillo-Taberna indiferenciada: esta última forma parte del Grupo Tecocoyunca al igual que la localidad de Barranca del Minero.

En el Conglomerado Cualac se han medido 256 m de espesor (*Velasco de León et al.*, 2011) en la localidad de estudio (Tres caminos), ubicada en las coordenadas 17°44'53.4"N y 98°44'36"W, en el Estado de Guerrero. En la base se encuentran conglomerados y posteriormente se alternan capas de areniscas, lutitas y seis delgados horizontes de carbón. Se registra la presencia de canales con estratificación cruzada, estructuras de carga y nódulos de hierro oxidados, estos últimos indican un ambiente subáereo en la zona de sedimentación. Los fósiles se ubican en la parte media de la columna, como compresiones e impresiones en areniscas y lutitas carbonosas, también se han encontrado fósiles en areniscas de grano grueso y conglomerados.

La Formación Otlaltepec es una secuencia clásica informalmente definida por *Ortega-Guerrero* (1989), en la cual midió un espesor de 826 m, dividida en dos miembros, superior e inferior, que afloran en el área de Santa Cruz Nuevo, Puebla y Tlanguistengo, Oaxaca (*Grajeda et al.*, 2011). El miembro superior con mayor cantidad de fósiles se encuentra ubicado al suroeste del Estado de Puebla, en las coordenadas 18°18'1.19"N y 97°46'1.57"W, en las proximidades de Santa Cruz Nuevo, Puebla. El miembro

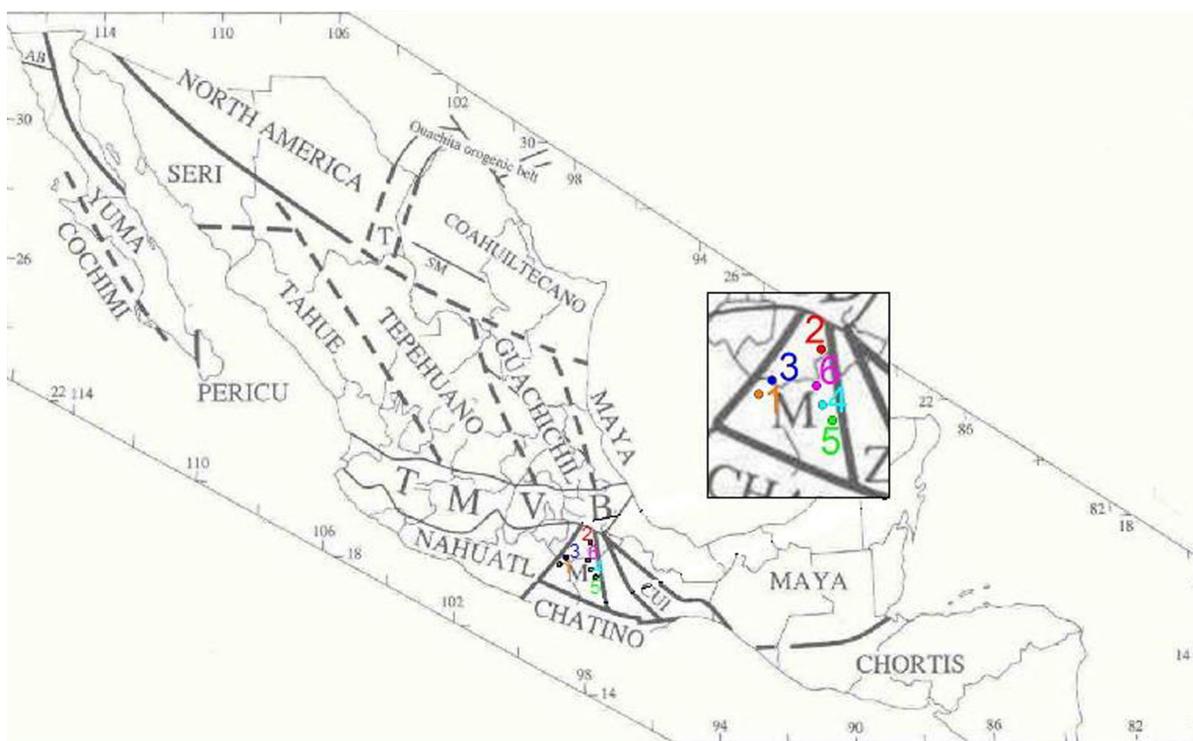


Figura 2. Mapa de ubicación de las formaciones jurásicas del Terreno Mixteco. 1. Formación Conglomerado Cualac, 2. Formación Otlaltepec, 3. Grupo Tecocoyunca, 4. Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada, 5. Formación Rosario y 6. Formación Tecamazúchil.

inferior de la unidad que cubre los primeros 197 m, contiene fósiles en la cima y se caracteriza por presentar una alternancia de areniscas finas y lodolitas principalmente. Se presentan estructuras como rizaduras en la base y parte media, estratificación gradada y cruzada, canales (lentes conglomeráticos) de la parte media a la cima, marcas de carga en la parte basal, laminación cruzada en la parte basal-media y flujos de escombros (avalanchas) en cuyos límites se tienen delgados horizontes de carbón. El miembro superior se caracteriza por una alternancia de capas de areniscas medias-gruesas con capas de limos-arcillas que muestran, estratificación cruzada, paleocanales y estratos tabulares más continuos con laminaciones, que se han interpretado como las acumulaciones en llanuras de inundación (Cruz, 2011).

La localidad Barranca del Minero se encuentra a las afueras del poblado de Mixquiapan, Puebla, en las coordenadas $18^{\circ} 4' 58.84''$ N y $98^{\circ} 16' 25.68''$ W, en donde aflora el Grupo Tecocoyunca: Está compuesta por areniscas conglomeráticas y conglomerado de color beige claro, en capas medianas a gruesas. El conglomerado está compuesto por guijas de cuarzo lechoso. Siguiendo la secuencia estratigráfica hacia arriba, hay horizontes de lutitas grises, algo carbonosas, que a su vez están seguidas por intervalos de arenisca conglomerática beige clara. Las areniscas están cubiertas por lutitas gris oscuras y moradas que están seguidas por más areniscas conglomeráticas (De Cserna, 1969). El material fósil se colectó en la base como impresiones en lutitas carbonosas y a los 90 m en areniscas de grano medio.

La Formación Rosario, en la localidad Rosario Nuevo ($17^{\circ}36'13''$ N, y $97^{\circ}51'28''$ W), se caracteriza por contener arenisca gris, café rojiza y café amarillenta, de grano fino a medio, limolita, lutita y lodolita negra carbonosa con mantos de carbón (Erben, 1956). El espesor de esta formación varía de 100 a 120 m. La litología de la formación indica que se formó en un ambiente de depósito tipo fluvial con llanuras de inundación (Morán-Zenteno, 1987).

En la localidad estudiada de la Formación Tecamazúchil con coordenadas $18^{\circ}59'13.45''$ N $98^{\circ}29'58.75''$ W, aflora la sección completa de esta unidad, la cual mide 705 m y se divide en 23 miembros, los que se diferencian por su litología, estructuras sedimentarias y contenido fosilífero. Las litologías predominantes son conglomerados, conglomerados arenosos, areniscas conglomeráticas, arenisca y lutitas (Grimaldo, 2010; Silva Pineda *et al.*, 2011); en los miembros U5, U9 y U15 se colectaron abundantes plantas fósiles.

En la localidad designada con el nombre de Río Numi que se ubica en las coordenadas $17^{\circ}19'24.16''$ N; $97^{\circ}43'3.21''$ W, muy cerca de la ciudad de Tlaxiaco, Oaxaca, aflora la Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas. Esta formación se encuentra constituida principalmente por areniscas intercaladas con lutitas con importantes horizontes de carbón. Las areniscas presentan una variación en el contenido de matriz, y un porcentaje entre líticos y cuarzo muy parecido, por lo que se clasificaron como litarenitas y grauvacas. Las

lutitas se encuentran en estratos delgados que van entre los 10 y 30 cm, contienen capas de carbón de hasta 1.5 m, el cual aumenta hacia la parte superior de la unidad, que es también donde se tiene un incremento del contenido fósil. La unidad tiene un espesor total de 325 m (Corro-Ruiz, 2011).

Método

Se examinaron los ejemplares estudiados por Wieland (1914-1916), depositados en el Museo de Paleontología Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, y algunos especímenes estudiados por Delevoryas (1991), depositados en la Colección Paleobotánica de la Universidad de Texas, donde la revisión fue bibliográfica. También se revisaron los nuevos registros de material colectado durante 2005-2010 para el Grupo Tecocoyunca y las Formaciones Conglomerado Cualac, Otlaltepec, Rosario, Tecamazúchil. (Tabla 1), depositado en la colección de Paleontología de la FES Zaragoza. Los conos se identificaron mediante la medición de 16 caracteres (aunque en algunos casos el estado de conservación no permitió medirlos todos) lo propio se hizo con las frondas asociadas, después se calculó su abundancia y diversidad por localidad, y se obtuvo el porcentaje de conos y frondas de Bennettiales colectados.

Los registros de cada una de las formaciones fueron comparados mediante un análisis estadístico multivariado con el fin de establecer el parecido entre las comunidades vegetales e inferir cuales de ellas podrían haber presentado las mismas condiciones ambientales durante el Jurásico. Para ello, con los datos obtenidos hasta el momento se corrió un análisis de agrupamiento con el programa NTSYS ver. 2.1, donde la matriz básica de datos, de tipo presencia-ausencia; está conformada en las columnas por seis formaciones (Tabla 1) y 40 especies, que incluyeron las especies de hojas y conos de gimnospermas fósiles reportadas para la zona de estudio.

La similitud entre las Otu's se estimó empleando el coeficiente de Jaccard, mientras que el método de agrupamiento utilizado fue el UPGMA. Finalmente, se empleó el índice cofenético de correlación "r" para determinar la robustez del método aplicado y determinar por lo tanto la confiabilidad de los caracteres y estados de carácter empleados.

Resultados y Discusión

Se obtuvo un único fenograma, en el se muestra la separación de las formaciones en dos grupos. El grupo A solo incluye a la Formación Otlaltepec. Los ejemplares más completos y mejor conservados se localizan en su miembro superior, con un total de 11 especies, diez de las cuales son frondas de Bennettiales y dos de éstas corresponden a conos femeninos, *Williamsonia netzahualcoyotlii* y

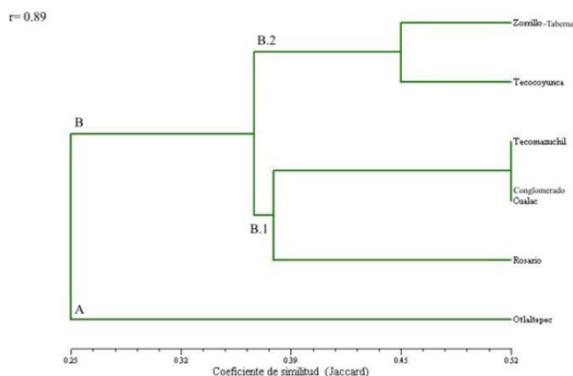


Figura 3. Fenograma que muestra el parecido fenético entre las formaciones del Terreno Mixteco

W. Tlazolteotl (un ejemplar). Otro registro de la última especie es para las Formaciones Zorrillo-Taberna en el área de Tezoatlán con cinco ejemplares.

El grupo B se subdivide en B.1, la Formación Rosario del Jurásico Inferior tiene una diversidad y composición florística diferente a la del resto de las formaciones del grupo. En ella se identificaron trece especies, diez de ellas corresponden a frondas de Bennettiales y de éstas, tres son especies de conos. *Williamsonia netzahualcoyotlii* es el cono femenino más abundante con 76 ejemplares. Es importante comentar que es la especie de mayor distribución, pues se presenta en todas las localidades, lo que permite suponer que la planta era generalista, a diferencia de *W. huitzolochtili*, *W. diquiyui* y el género *Perezlaria* ya que sólo se han registrado para esta formación. Morán-Zenteno (1987) propone que durante este tiempo prevaleció un ambiente deltaico.

El agrupamiento (B.2) formado por las Formaciones Conglomerado-Cualac y la Formación Tecamazúchil difieren en el número de especies. En la primera formación se reconocieron 11 especies, de las cuales 10 corresponden a Bennettiales; Tecamazúchil con mayor número de especies 19, y un total de 15 especies de Bennettiales. Probablemente este último número sea el que disminuya la similitud entre las localidades, ya que llama la atención que esta formación posea tres de las cuatro especies de conos masculinos registrados y que junto con la especie *Williamsonia Oligosperma* sólo estén distribuidas en esta región. Arellano *et al.* (2011) han interpretado que a lo largo de la columna estratigráfica hubo una sucesión en el tipo de comunidades ligada con cambios en el ambiente que se presentan a lo largo de esta columna.

El último subgrupo formado por la unidad estratigráfica Zorrillo-Taberna (Z-T) indiferenciada y el Grupo Tecocoyunca presentan una similitud de 0.45. Estas formaciones comparten 35% de las especies registradas, que incluyen tres especies de Otozamites (*O. hespera* Wieland, *O. feneoni* Brongiart y *O. obtusus* (Lindley y Hutton) Brongiart, las especies de *Ptilophyllum*: *P. cutchense*

Tabla 1. Matriz básica de datos de las formaciones jurásicas del Terreno Mixteco. 1= presencia , 0= ausencia

Especies	Zorrillo- Taberna	Tecomazuchil	Conglomerado Cualac	Otlaltepec	Rosario	Grupo Tecocoyunca
<i>Sagenopteris goeppertiana</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Sagenopteris sp</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Anomozamites sp</i>	1	1	1	0	0	0
<i>Brachyphyllum sp</i>	0	1	1	1	0	1
<i>Ctenis</i>	0	1	0	0	1	0
<i>Neogeratiopsis hislopi</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Nilsonnia sp</i>	1	0	0	1	0	0
<i>Mexiglossa varia</i>	1	1	0	0	1	1
<i>Otozamites hespera</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Otozamites feneoni</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Otozamites obtusus</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Otozamites reglei</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Pelourdia</i>	1	1	1	0	1	0
<i>Perezlaria oaxacensis</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Ptilophyllum cutchense</i>	1	1	1	0	0	1
<i>ptilophyllum spinosum</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Pterophyllum sp</i>	0	0	0	1	1	0
<i>Ptilophyllum acutifolium</i>	1	1	1	0	1	1
<i>ptilophyllum pulcherrium</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Pseudoctenis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	1	0	0	0	1	1
<i>Williamsonia diquiyui</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Williamsonia nathorstii</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Williamsonia nezahualcoyotlii</i>	1	1	1	0	1	1
<i>Williamsonia oligosperma</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Williamsonia tlazolteotl</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Williamsonia sp</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Williamsonia oaxacensis</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Weltrichia ayuquilana</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Weltrichia microdigitata</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Weltrichia mixtequensis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Yuccites sp</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Zamites diquiyui</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Zamites lucerensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Zamites oaxacensis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Zamites tribulosus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Zamites truncatus</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Zamites feneoni</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Podozamites</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Gingophytas</i>	1	0	0	0	0	0

Morris, *P. acutifolium* *Morris* y *P. pulcherrium* *Wieland*, así como la especie *Williamsonia nezahualcoyotlii* *Wieland*. En la Formación Z-T se presenta el género *Podozamites* que es raro y sólo se tiene registro de otro ejemplar en el Estado de Veracruz. Es notable la presencia de ginkgoales en estas formaciones y se explica por la cercanía de cuerpos de agua en la zona que posteriormente dieron lugar a pantanos, por lo que la textura de las hojas permite proponer la existencia de una mayor cantidad de humedad en el ambiente a diferencia del Grupo Tecocoyunca, donde el género *Brachyphyllum* está presente, asociado

a areniscas de grano de mediano a grueso, que indican condiciones fluviales de mayor energía. Esta conífera ha sido asociada a climas subtropicales húmedos a tropicales en Europa y Asia (Vakhrameev, 1987), Willis y McElwain (2002), señalan que desde el Jurásico Inferior existió una amplia banda ecuatorial y uno de los elementos presentes fueron las Cheirolepidaceas. Esta zona pertenece al Bioma Tropical Húmedo en verano, otra vez la composición florística y litología señalan que si bien este subgrupo comparte algunas especies, son comunidades que se desarrollaron en diferentes ambientes. Es importante

comentar que el valor del coeficiente cofenético $R=8$ lo que indica que el arreglo no es al azar.

Conclusiones

El análisis de agrupamiento señala que existe un bajo porcentaje de similitud entre las seis localidades, sugiriendo que eran comunidades diferentes. Aunque el análisis es a una escala local, Rees *et al.* (1999) y Willis y McElwin (2002) proponen que a nivel mundial esta zona corresponde con el clima de Bioma con clima homogéneo. La Formación Otlaltepec es la menos diversa, donde cerca del 45.6% de sus especies tienen una distribución restringida a una o dos formaciones, siendo la especie *Williamsonia tlazolteotl Wieland* exclusiva para esta formación.

Las formaciones Conglomerado Cualac, Rosario y Tecamazuchil se agrupan con una similitud baja dentro de un subgrupo ya que comparten las especies *Otozamites hespera Wieland*, *Ptilophyllum acutifolium Morris*, *Williamsonia netzahualcoyotli Wieland*, *Zamites lucerensis* (Wieland) Person y *Delevoryas, Z. oaxacensis* (Wieland) Person y *Delevoryas* y *Z. tribulosus* (Wieland) Person y *Delevoryas*, se hace patente que Rosario pertenece al Jurásico Inferior ya que en esta localidad exclusivamente se presentan *Sagenopteris sp.* y *Perezlaria oaxacensis* Person y *Delevoryas Williamsonia diquiyui* y *W. Huitzilopochtli* en un ambiente deltaico. En la Formación Tecamazuchil la diversidad es grande con 19 especies, lo que permitió una sucesión en las comunidades con poca diversidad, después un matorral y también se desarrolló un bosque de coníferas

La Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada con relieve más accidentado y cuerpos de agua intermitentes entraron la materia orgánica, formaron pantanos y permitieron una zonación de vegetación riparia, un matorral formado por las Bennettiales y un bosque cuyos componentes principales serían las Ginkgoales.

Los factores de relieve, precipitación y temperatura pudieron haber favorecido un proceso de especiación que explicaría el alto número de especies de conos de Williamsonias, así como de otras Bennettiales para las localidades del Terreno Mixteco durante el Jurásico.

Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo de los proyectos 103773 CONACYT, IN106010. (PAPIIT, DGAPA, UNAM).

Referencias

- Arellano-Gil, J., Ma. P. Velasco-de León, J.R. Grimaldo-Avalos, S. Yussim-Guarneros, Silva Pineda y E.L. Ortiz M., 2011, Características paleoambientales y paleontológicas de la secuencia estratigráfica continental del Jurásico Medio en la región de Ayuquila-Santiago Chilixtlahuaca, Distrito de Huajuapán de León, Oaxaca; XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla de los Angeles, México, (ed. F. Sour Tovar, L. Martín M., V.H. Reynoso R.) p. 34-35
- Campa, M.F. and Coney, P. J. 1983, Tectonostratigraphic terranes and mineral resource distributions in Mexico. *Canadian Journal of Earth Science*: 26, 1040-1051.
- Carrasco, R.R., 1981, Geología Jurásica del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca: México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad Ciencias, Tesis de maestría, 105 pp.
- Corro O., M. G., F. J. Ruiz González, 2011, Análisis estratigráfico de las secuencias jurásicas del área de Tlaxiaco, Oaxaca: México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, Tesis de licenciatura, 126 pp.
- Crane, P. R., 1988, Major clades and relationships in the "higher" gymnosperms. In C.B. Beck (ed.), *Origin and evolution of gymnosperms*: Columbia University Press, New York, New York, USA, p. 218 – 272.
- Cserna, Z., 1969, Notas sobre la Geología del área de Tecamatlán, Estado de Puebla: *Paleontología Mexicana*, 27, parte II, 83-90.
- Delevoryas, T., 1991, Investigation of North American Cycadeoids: *Weltrichia* and *Williamsonia* from the Jurassic of Oaxaca, Mexico: *American Journal of Botany*, 78(2), 177-182.
- Erben, H.K., 1956, El Jurásico Medio y el Caloviano de México: México, Congreso Geológico Internacional, 20 a Ses., 104 pp.
- Friis, E.M., P.R. Crane, K.R. Pedersen, S. Bengtson, P.C.J. Donoghue, G.W. Grimm, and M. Stapanoni, 2007, Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettiales: *Nature* 450, 549 – 551 .
- Grajeda C. L.I. Ma. P. Velasco-de León, Cruz C., M.A. y Arellano-Gil J., 2011, Gimnospermas y ambiente de la Formación Otlaltepec del Jurásico Medio, en los límites de Puebla y Oaxaca; XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla de los Angeles, México, (ed. F. Sour Tovar, L. Martín M., V.H. Reynoso R.) p. 70.
- Grimaldo, A.J.R., 2010, Análisis estratigráfico de las secuencias jurásicas de La región de Ayuquila-Santiago Chilixtlahuaca, Oaxaca: México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, Tesis de licenciatura, 103p.
- Harris, T.M., 1969, The Yorkshire Jurassic Flora. III Bennettiales, *British Museum (Natural History)*, London, 186 p.
- Mander, L., Kürschner W.M., McElwain, J.C., 2010, An explanation for conflict records of Triassic-Jurassic plant diversity: *Proceedings Natural Academy Science*, 107(35) 153551-153556
- Morán-Zenteno, D.J., 1987, Paleogeografía y paleomagnetismo precenozoicos del Terreno Mixteco: México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de maestría, 177 p.

- Ortega-Guerrero, B., 1989, Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área de Totoltepec-Ixcaquixtla, Estados de Puebla y Oaxaca: México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de maestría, 177 p.
- Person, CH. P. and Delevoryas, T., 1982, The Middle Jurassic Flora of Oaxaca Mexico: *Palaeontographica Abt. B*, 180 (4-6), 82-119.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., and Valdés, P.J., 1999, Jurassic phytogeography and climates: New data and model comparisons, in Huber, B. T., *et al.*, eds., *Warm climates in Earth history*: Cambridge, Cambridge University Press.
- Rothwell G.W., and R. A. Stockey, 2002, Anatomically preserved Cycadeoidea (Cycadeoidaceae, with a reevaluation of systematic character for the seed cones of Bennettitales: *American Journal of Botany*, 89, 1147-1458.
- Sahni, B., 1932, A petrified Williamsonia (*W. seawardiana*, *sp. n.*) from the Rajmahal Hills, India. *Paleontologica Indica* 20, 1-19.
- Silva Pineda, A., 1984, Revisión taxonómica y tipificación de las plantas jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de El Consuelo, Oaxaca: *Paleontología Mexicana* 49, 103 p.
- Silva Pineda, A., Velasco de León, P., Arellano Gil, J., Grimaldo Avalos, J. R., 2011, Una Nueva especie de Weltrichia del Jurásico Medio de la Formación Tecomazúchil, Oaxaca, México. *Geobios* 44 p. 519-525.
- Thomas, B. A., and D. J. Batten, 2001, The Jurassic palaeobotany of Yorkshire. in C. J. Cleal, B. A. Thomas, D.J. Batten, and M. E. Collinson (eds.), *Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain*, 29 – 96. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Vakhrameev, V.A., 1987, Climates and the distribution of some gymnosperms in Asia during the Jurassic and Cretaceous: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 51, p. 205-212.
- Velasco-de León Ma. P., a. Domínguez-Flores, H.A. Mercado Millan y J.L. Arcos Hernández, 2011, Paleontología y estratigrafía de dos localidades de la Formación Cualac en Guerrero; XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla de los Angeles, México, (ed. F. Sour Tovar, L. Martín M., V.H. Reynoso R.) p. 140-141.
- Weber, R., 2008, Plantas Triásicas y Jurásicas de México. *Boletín del Instituto de geología México* 115, 117 p.
- Wieland, G.R., 1914-1916, La Flora Liásica de la Mixteca Alta: *Boletín del Instituto Geológico de México*, 31:1-165.
- Williamson, W.C., 1870, Contribution towards the history of *Zamia gigas* Lindl & Hutt: *Transactions of the Linnean Society of London* 26, 663-674.
- Willis, K.J. y J.C. McElwain. 2002, *The evolution of plants*, Ed. Oxford. p. 152-155.
-