

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Patrones originales de coloración en natícidos del
Cretácico Superior de Guerrero**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

PRESENTA:

FABIAN REYES PRIETO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA

2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

Francisco, porque no sólo fuiste un excelente tutor, sino también un amigo atento y comprensivo.

Luis, por hallar los singulares gasterópodos, por tu ayuda y amistad.

A mis sinodales, por sus invaluable aportes y consejos, por su comprensión.

Herman, pues a pesar del trato efímero, recibí de ti gentileza y asesoría.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que en su grandeza ha abrigado mis sueños.

Al Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias (UNAM), que por medio de la amable atención de mi amigo Toño (José Antonio Hernández Gómez), sirvió de sede para la pasarela paleontológica.

Al Instituto de Geología y la Biblioteca Conjunta de Ciencias de la Tierra (ambas dependencias de la UNAM), en cuyos espacios se elaboró buena parte de esta investigación.

A la Secretaría General de la UNAM, que durante el periodo julio-diciembre de 2002 me apoyó a través del Programa de Becas para la Elaboración de Tesis de Licenciatura en Proyectos de Investigación (PROBETEL).

A Yuli, mi esposa,
porque tu amor es mi mayor estímulo, por las constantes y preciosas alegrías compartidas, por la hermosa vida que vamos construyendo, por bebé, porque te amo.

A mi bebé,
eres lo más importante, el motivo para una amorosa y permanente entrega, te amo.

A Marta y Ricardo, mis padres,
por cada enseñanza, por tanto cariño y paciencia, por su invaluable apoyo. Muchísimas gracias por todo.

A Adrián, mi carnal,
por la compañía y amistad inigualables. No te equivocaste, en todos los sentidos lo mejor ha ido llegando, te quiero.

A Maru, mi cuñada,
porque en su gran amor por Adrián nos ha incluido a todos, por mis dos amadas sobrinas.

A Anajose, mi hermosísima sobrina,
me llenas de orgullo, alegría y esperanza.

A Mariel,
aunque no te conozco, sólo imaginarte me conmueve y alegra infinito. Bienvenida.

A Mercedes y Gloria, mis abuelas,
por sustentar con su inmenso amor e incansable entrega, la unión de mi familia.

A Ramón y Ricardo, mis abuelos,
in memoriam con todo mi agradecimiento y admiración.

A mi gran y amorosa familia,
que como maravilloso ecosistema, posee en su inmensa diversidad su inconmensurable riqueza.

A los amigos,
no hace falta mencionarlos uno por uno, ellos saben quienes son

Tabla de contenido

1. Introducción.....	1
2. Objetivos.....	3
3. Antecedentes.....	4
4. Aspectos geográficos de la zona de estudio.....	5
5. Marco geológico.....	7
6. Materiales y métodos.....	12
7. Paleontología Sistemática.....	13
8. Discusión y conclusiones.....	18
9. Referencias.....	21

Existen explicaciones que, aunque no están elaboradas con criterios científicos, no dejan de representarme, y lo digo con un absoluto respeto de la fe que las inspira, maravillosas curiosidades literarias, *e. g.* la siguiente:

“Who gave the sea shells their delicate colorings and symmetrical and attractively colored? Who created the "Glory of the Sea," an exquisite sea shell from the West Indies? The Fingers of Omnipotence can also be seen in the pinkish shells of the "Angel's Wings" bivalves, that live about a foot below the surface of the mud. Why such ornate beauty covered by mud - unless the Great Designer loves the beautiful and made this shell so that man too might enjoy its loveliness with Him? Who first put on the drawing board the intricate designs of such shells as the limpet, whelk, moon shell, the fascinating helix, and the charming periwinkle? Who tinted the "Queen conch" with delicate pastel shades of pinks and yellows and light browns? It would take volumes even to begin adequately to describe all the marvelous, symmetrical and beautiful sea shells that are subjects of study and admiration to students of conchology. But Whoever made them left evidence in His handiwork that He is an Engineer par excellence and an Artist without a peer!”

Meldau, F. J. 1974. *Why We Believe in Creation, Not in Evolution.*

Introducción

A excepción de los miembros de la Clase Aplacophora, todos los Mollusca tienen conchas calcáreas sólidas (compuestas de aragonita o calcita), producidas por glándulas especializadas ubicadas en el manto. Estas conchas varían enormemente en forma y tamaño, pero se adhieren a un plan de construcción básico de carbonato de calcio producido extracelularmente, depositado en capas, y con frecuencia cubierto por una delgada superficie orgánica denominada periostraco, conocida también como hipostraco (Brusca y Brusca, 2003). Debajo del periostraco se hallan dos capas de composición carbonatada, la externa es la porción prismática, y la interna es laminar y aperlada, llamada capa de nácar. Esta última capa es inconspicua en el Orden Caenogastropoda (Subclase Prosobranchia), el cual contiene a la Familia Naticidae (la de las llamadas ‘moon shells’ o ‘necklace shells’). Los ejemplares fósiles que son objeto de estudio en la presente investigación pertenecen a esta familia.

Los patrones de coloración presentes en las conchas de los moluscos fueron definidos por Abbott (1954) como “una representación gráfica en el tiempo de la actividad secretora de las células productoras de pigmentos, localizadas a lo largo del borde del manto”. Los pigmentos se depositan en la capa calcárea situada directamente debajo del periostraco, llamada capa calcárea de dibujo (Lindner, 2000). Meinhardt (1995) escribió sobre los patrones: “tienen un carácter espacio-temporal, son un registro histórico de la vida del molusco”. Éstos representan un rasgo morfológico de gran diversidad, la cual incluso se presenta en algunos casos intraespecíficamente.

Struhsaker (1970) propuso una representación diagramática de los patrones de coloración, así como una descripción muy breve de cada uno (Figura 1). La diversidad es virtualmente infinita, lo que motivó a Struhsaker a contemplar en su trabajo sólo los más sencillos (básicos), proponiendo que a partir de éstos se conforman los restantes. Los patrones básicos se observan a lo largo de la mayoría de las especies de moluscos, indicando que hay mecanismos genéticos análogos presentes en todos los niveles taxonómicos (Struhsaker, 1970; Meinhardt, 1995). Una familia o género puede mostrar una gran cantidad de tipos, mientras que algunos grupos son menos diversos y muestran sólo uno o dos. A través del estudio de conchas fósiles, se sabe que la mayoría de los patrones de coloración observados en especies actuales existen desde el Paleozoico (Struhsaker, 1970; Wilson, 1975).

En paleontología permanece activo el debate relacionado con los procesos y constantes que rigen la morfología y su evolución. En relación a los factores que determinan la forma, Seilacher (1970, 1979) identificó tres tipos: 1) un factor funcional que implica adaptación al ambiente o modo de vida; 2) un factor histórico que representa constantes filogenéticas; y 3) un factor arquitectónico que implica constantes debidas a materiales, geometría, y morfogénesis. El marco conceptual anterior es conocido como morfología construccional, y el mismo Seilacher (1991) lo refinó al adicionar un elemento llamado ambiente efectivo. De esta manera se constituyó el enfoque de estudio biológico denominado morfodinámica.

Los argumentos del programa adaptacionista consideran todo rasgo morfológico o estructura, como resultados de una adaptación (factor 1 de Seilacher), *i. e.*, definidos como una selección directa de utilidad inmediata. Estas ideas han dominado tradicionalmente los estudios de morfología, y quienes las defienden arguyen que el análisis funcional se muestra como la más poderosa explicación de la forma (Cowen, 1981). Por otro lado, existen críticos a este enfoque (Gould, 1980; Gould y Lewontin, 1979), quienes consideran como controles decisivos de la morfología, factores constantes de tipo histórico, arquitectónico y de desarrollo (factores 2 y 3 de Seilacher). Esta perspectiva crítica considera ubicua la no adaptación. La contraposición de las dos corrientes mencionadas se conoce como controversia adaptacionista.

En este trabajo se describen y registran fotográficamente los patrones de coloración preservados en las conchas de una especie de naticidos del Cretácico Superior de Guerrero, México. Posteriormente se analiza, en el contexto de la controversia adaptacionista, si tales patrones tenían -y tienen- un carácter funcional como camuflaje. Los ejemplares fueron colectados en la comunidad de Zoquiapa, Municipio de Tixtla de Guerrero, en la región central del estado de Guerrero. La colecta se realizó

sobre los terraplenes de un cerro que se ubica en el costado norte de la Carretera Federal 93, la cual se recorrió desde la ciudad de Chilpancingo de los Bravo (capital del estado antes mencionado), en dirección a la comunidad de Chilapa de Álvarez (Figura 2). Estos afloramientos exponen rocas que corresponden a la Formación Mexcala, cuya edad en esta área corresponde a un intervalo Coniaciano-Maastrichtiano. (Figura 3.)

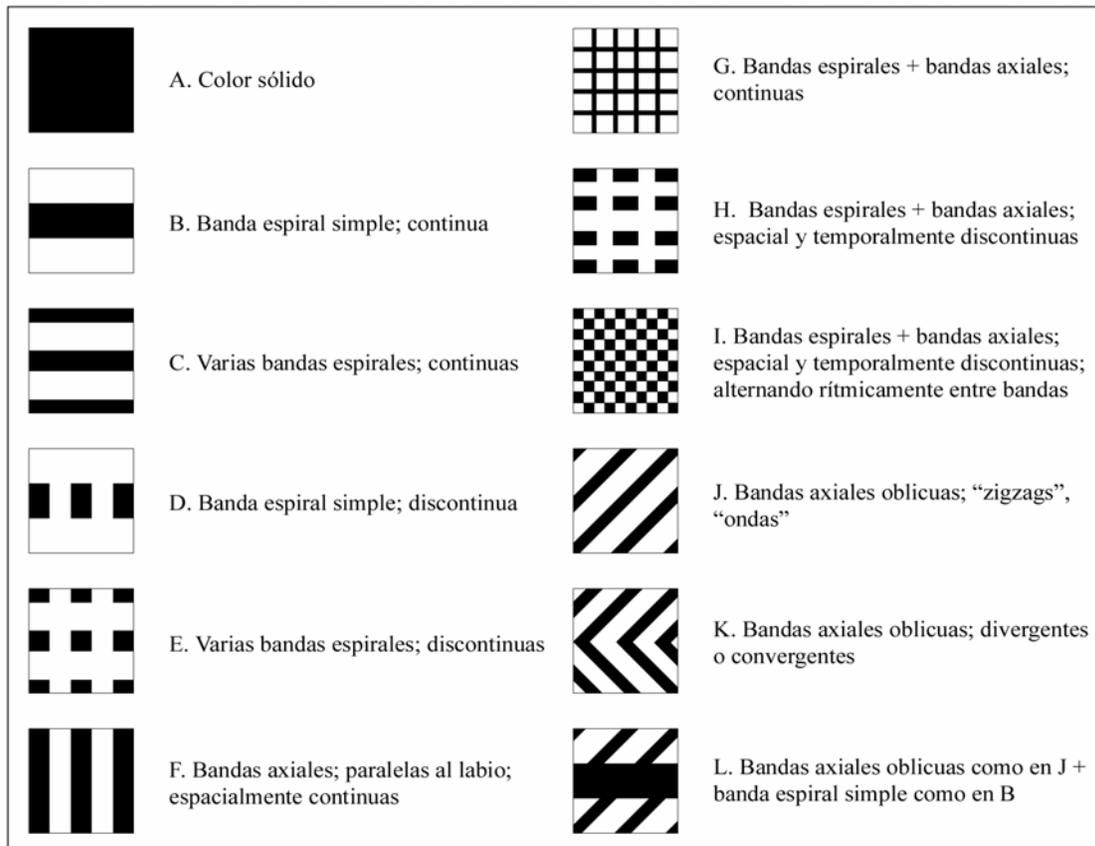


Figura 1 - Representaciones diagramáticas de los patrones de coloración en conchas de moluscos según Struhsaker (1970).

Objetivos

1) Describir y registrar los patrones de coloración preservados en las conchas de los naúcidos cretácicos de Zoquiapa; 2) efectuar la determinación taxonómica de estos ejemplares, así como la de las especies de moluscos que integran la fauna acompañante; 3) evaluar teóricamente si los patrones de coloración en los naúcidos tenían -y tienen- función como camuflaje; 4) argumentar en torno a los factores que posibilitaron la preservación de dichos patrones.

Antecedentes

Es importante dejar en claro que lo examinado en este estudio, son ejemplares que evidencian parcialmente sus patrones originales de coloración, y no su coloración original. Existen estudios efectuados para fósiles con coloración original preservada (Curry, 1999), los cuales pertenecen a diversos grupos biológicos y cuya edad es más reciente (Cenozoico).

En la literatura internacional hay muy pocos trabajos estrictamente relacionados con patrones originales de coloración en fósiles. Entre ellos pueden señalarse los basados en conchas de gasterópodos eocénicos (Swann y Kelley, 1985), amonoideos del Triásico Inferior (Tozer, 1972) y el Jurásico (Manley, 1977; Pinna, 1972). Para México están los realizados por Buitrón y Bolaños (1980), y Squires (1993), en los cuales no se hacen planteamientos en torno al origen, función o evolución de los patrones preservados.

Este es el primer estudio paleontológico que se efectúa para la localidad de Zoquiapa. En la comunidad de Ahuexotitlán, ubicada aproximadamente a 30 Km al sureste de Zoquiapa, se realizaron estudios paleontológicos por Barrios-Matías (1992) y Hernández-Bernal (1990), quienes realizaron hallazgos fósiles en estratos presumiblemente más antiguos (Turoniano).

La localidad fue visitada en primera instancia en el otoño de 2002 por L. Garibay y H. F. Filkorn, quienes realizaron una primera colecta. La segunda colecta fue realizada a finales de 2002 por estudiantes de la Escuela de Ciencias de la Tierra de la Universidad Autónoma de Guerrero, bajo la coordinación de L. Garibay. La tercera colecta se realizó en enero de 2003 por L. Garibay y F. Reyes. Una cuarta visita se efectuó por L. Garibay y F. Reyes en mayo de 2004, cuyo objetivo fue obtener datos para elaborar la columna estratigráfica compuesta y el mapa geológico preliminar de Zoquiapa.

En el noreste de Guerrero, en localidades cercanas a la comunidad de Temalac, se han efectuado estudios por Alencáster (1980), Kiel *et al.* (2000), Kiel y Perrilliat (2001, 2002), Perrilliat y Vega (1996), Perrilliat *et al.* (2000), Salceda *et al.* (1995), y Vega y Feldmann (1992), en los que se abordó la paleontología sistemática de moluscos colectados en estratos asignados a la Formación Mexcala. La investigación de Perrilliat *et al.* (2000) fue imprescindible para la realización de las determinaciones taxonómicas de casi la totalidad de las especies de moluscos reportadas en este trabajo. En ella se hace referencia a ejemplares de la especie *Gyrodes* (*Gyrodes*) *supraplicatus* (Conrad, 1858), la cual se consideró en esta investigación sistemáticamente muy próxima a los ejemplares con patrón de coloración preservado.

Aspectos geográficos de la zona de estudio

La comunidad de Zoquiapa pertenece al Municipio de Tixtla de Guerrero, estado de Guerrero, México (Figura 2). Se ubica aproximadamente 20 Km al este de la cabecera municipal de Tixtla de Guerrero, la cual tiene el mismo nombre. Su ubicación geográfica tiene como coordenadas los 99° 16' longitud W y 17° 33' latitud N. Desde la ciudad de México hay que viajar por la Autopista de Cuota 95D, llamada 'Autopista del Sol', hasta Chilpancingo de los Bravo, capital del estado de Guerrero. A partir de ahí, debe seguirse la Carretera Federal 93 en dirección a Chilapa de Álvarez. El área de estudio se ubica en la Provincia Fisiográfica de la Sierra Madre del Sur, Subprovincia de la Cordillera Costera del Sur, que abarca el 50.30% de la superficie del estado de Guerrero (<http://gro.inegi.gob.mx/territorio/espanol/fisiografia2.htm>). De acuerdo a la Carta de Climas, Acapulco, 14Q-VII (Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, 1970), que emplea el sistema de clasificación climática de Köpen adaptado a las condiciones particulares de México, el clima en Zoquiapa es C(w), *i. e.*, templado subhúmedo con lluvias en verano.

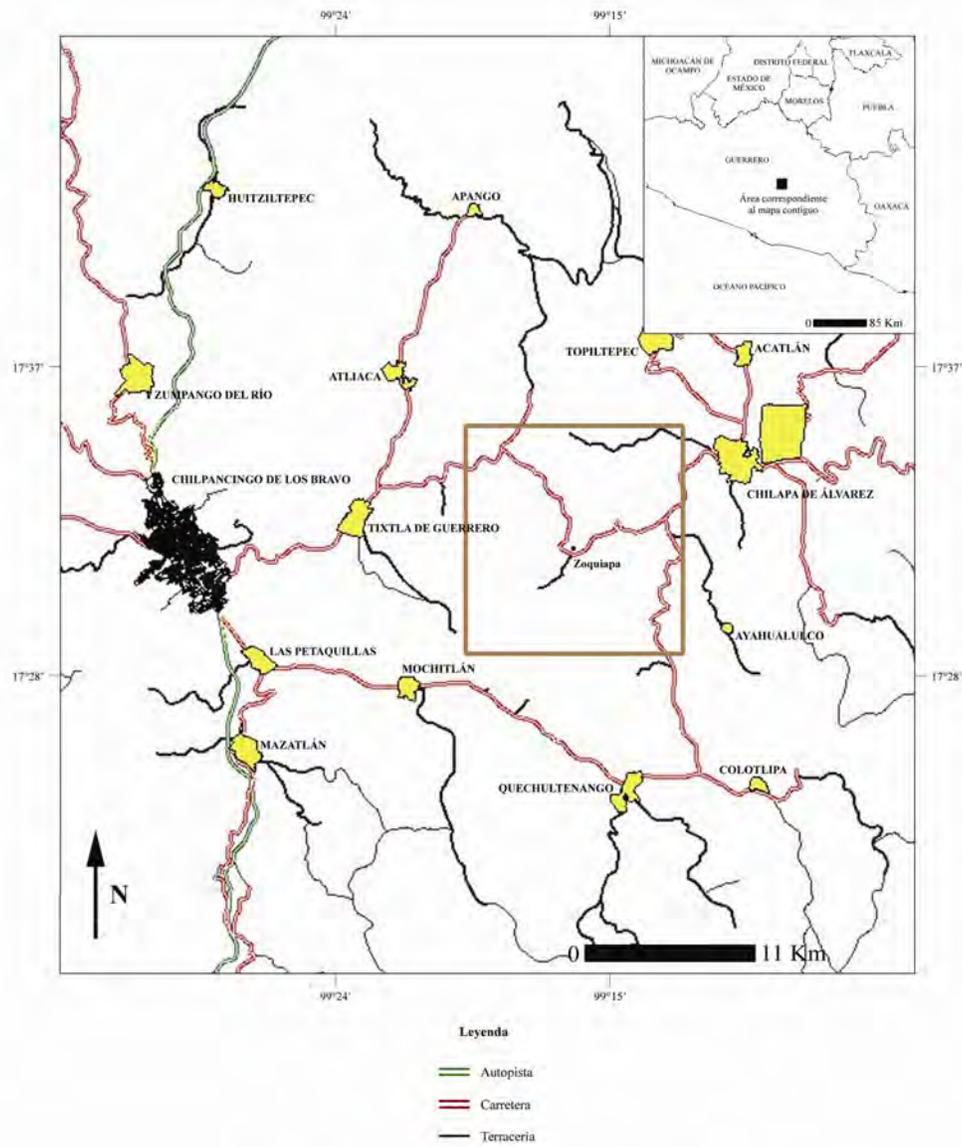


Figura 2 - Mapa de localización general del área de estudio.
El área enmarcada en café se amplifica y detalla en la Figura 3.

Marco geológico

La localidad donde fueron colectados los ejemplares estudiados está ubicada en lo que López-Ramos (1983) considera como la Provincia Geológica de la Cuenca Morelos-Guerrero. Esta es una cuenca, otrora marina, que se localiza en la parte centro sur del territorio mexicano. Con una superficie aproximada de 28, 000 Km², está rodeada en sus porciones este, sur y oeste por la Sierra Madre del Sur, y al norte por el Eje Neovolcánico Transversal. Es atravesada de este a oeste por la Cuenca Hidrográfica del Río Balsas-Mexcala, cuyos límites son al sur el parte-aguas de la Sierra de Guerrero y al norte la pendiente sur del Eje Neovolcánico Transversal. En esta cuenca las características topográficas están dadas por una serie de estructuras alargadas, con orientación norte-sur o noroeste-sureste, en donde las sierras corresponden a pliegues anticlinales y los valles a sinclinales (López-Ramos, 1983). Las rocas son producto de una transgresión y una regresión marinas, las cuales abarcaron una gran extensión de lo que actualmente son los territorios estatales de Guerrero, Morelos y Puebla. Durante el Jurásico Tardío y principios del Cretácico, el mar comenzó a invadir progresivamente la región continental que corresponde actualmente a los territorios norteños de Chihuahua, Coahuila y San Luis Potosí. En lo que hoy es el sur de México (Guerrero y Morelos), existían enormes cuencas marinas donde se precipitaron yesos durante el Jurásico Tardío. Hacia el final del Cretácico Temprano, se presentó la inundación casi total del territorio mexicano. El devenir de las orogenias de Sevier (hace 152-58 millones de años) y Larámica (hace 80-40 millones de años) causó el levantamiento del borde occidental de América del Norte y la consecuente reducción de la extensión de las inundaciones epicontinentales (Redfern, 2002), quedando al descubierto los depósitos estratificados de la Cuenca Morelos-Guerrero.

En la cuenca descrita anteriormente se hallan afloramientos importantes de la Formación Mexcala, unidad litoestratigráfica de la que proviene el material analizado en este trabajo de investigación. La Formación Mexcala (de edad Coniaciano-Maastrichtiano en el área de Zoquiapa), de acuerdo a la definición original (Bohnenberger-Thomas, 1955), representa una sucesión de capas interestratificadas de lutita, limolita y arenisca calcárea (marga), con escasas lentes de caliza. El espesor original de esta formación no ha podido medirse con precisión, pues la parte superior de la unidad fue erosionada en grado desconocido antes del depósito de la unidad terciaria suprayacente (Formación Balsas). Otro factor que dificulta la estimación de su espesor, es que la formación está estrechamente plegada por la intensa compresión que ha experimentado, pudiendo observarse una repetición de capas en toda localidad donde queda expuesta. La unidad tipo presenta un espesor máximo registrado de 1,220 m (Böse, 1923; Fries, 1960; López-Ramos, 1983). El nombre de esta formación es igual al de la comunidad y el río ubicados en la región central del estado de Guerrero. Aflora en los estados de Guerrero, Puebla y Morelos. Estudios como los efectuados por Barceló-Duarte (1992), Dávila-Alcocer (1974), González-Pacheco (1988), Kiel y Perrilliat (2001, 2002), Perrilliat y Vega (1996), y Perrilliat *et al.* (2000) han considerado como parte de la Formación Mexcala afloramientos que representan facies marinas someras y profundas. Así, la formación actualmente agrupa estratos de litologías muy diferentes, siendo el criterio unificador la naturaleza terrígena de los sedimentos que los originaron. En este sentido, una redefinición de la unidad no sólo es deseable sino necesaria.

La Figura 3 corresponde al mapa geológico preliminar del área de Zoquiapa, cuya columna estratigráfica compuesta (Figura 4) se desglosa a continuación. Las unidades I, II y III se reconocieron y midieron en un recorrido paralelo a la Carretera Federal 93, el cual es representado en la Figura 3 con la línea que va del punto A al punto A'. También en la Figura 4 se indica este recorrido en la columna Secciones medidas.

- *Unidad I* -

'Wackestone-packstone' bioclástica (caliza nodular).

Descripción.- Caliza nodular ligeramente arcillosa con textura 'wackestone-packstone'. Presencia de organismos planctónicos (foraminíferos y calciesferúlidos) y una notable abundancia de

macrofauna bentónica (gasterópodos, equinodermos, bivalvos y corales). Los estratos tienen un espesor que va de 0.1 a 0.4 m. Laminaciones paralela y cruzada.

Interpretación.- La presencia de organismos marinos estenohalinos y estenotermos como los corales hermatípicos, indica que las condiciones ambientales del depósito eran marinas someras. También se deduce que no existía alguna barrera que impidiera la circulación del agua marina en las partes someras, ya que se encuentran organismos pelágicos junto con organismos bentónicos. El depósito ocurrió en una plataforma carbonatada abierta con un ligero aporte de material terrígeno arcilloso.

- *Unidad II* -

a) 'Floatstone-rudstone' litoclástica (brecha carbonatada).

Descripción.- Brecha carbonatada ('floatstone-rudstone' litoclástica), con matriz y litoclastos de textura 'packstone'. Los clastos, que van de angulosos a subangulosos, son de tamaño variable, alcanzando hasta 0.7 m o más. Se observan nódulos y bandas de pedernal. Presencia de organismos planctónicos (foraminíferos y calciesferúlidos). El espesor de los estratos varía entre 0.2 y 2.0 m, alternando con arenisca calcárea (marga) rojiza de grano fino.

Interpretación.- Las características de estas rocas y de las facies asociadas indican un depósito por flujos de escombros, probablemente asociados a la erosión de una plataforma carbonatada. La profundidad del depósito se estima entre los 80 y 1000 m (Enos y Moore, 1983).

b) Arenisca calcárea (marga) de grano fino.

Descripción.- Como se mencionó anteriormente, esta litología alterna con la brecha carbonatada, y está compuesta por arenisca calcárea rojiza de grano fino. Laminaciones paralela y cruzada. Se observan huellas de bioturbación. Los estratos presentan espesores entre los 0.05 y 0.5 m. No se encontraron macrofósiles en esta unidad.

Interpretación.- Tras los flujos de escombros, el aporte de material terrígeno producto de erosión inhibe la precipitación de carbonatos, lo que permitió el depósito de la marga en condiciones diagenéticas similares a las de la brecha. La bioturbación de los sedimentos fue posible gracias al carácter aerobio del medio.

Las características litológicas sugieren preliminarmente, que las unidades I y II pertenecen a la Formación Cuautla (Fries, 1960), de edad Cenomaniano Tardío-Turoniano.

- *Unidad III* -

'Wackestone-packstone' bioclástica arcilloso-arenosa.

Descripción.- Caliza bioclástica arcilloso-arenosa con textura 'wackestone-packstone', la cual alterna con estratos de arenisca calcárea (marga) de grano fino. Presencia de microfauna planctónica (foraminíferos y calciesferúlidos) y abundante macrofauna bentónica (gasterópodos, equinodermos, bivalvos y corales). Fragmentos vegetales indeterminables. El espesor de los estratos oscila entre los 0.1 y 0.6 m. Abundancia de laminaciones paralela y cruzada. Bioturbación intensa por pistas y galerías. La alternancia de las litologías antes descritas, correlacionadas por un lado con la Formación Cuautla (caliza bioclástica arcilloso-arenosa), y por otro con la Formación Mexcala (marga), permite considerar preliminarmente a la Unidad III de carácter transicional.

Interpretación.- Por las características litológicas y los fósiles presentes se infiere un ambiente deltaico en la zona de prodelta, donde se depositaron los sedimentos como corrientes de turbidez.

La litología de la Unidad III (Coniaciano?-Campaniano Temprano?) permite considerarla, al menos de manera preliminar, parte de la Formación Mexcala.

Las unidades IV, V y VI fueron reconocidas y medidas en un pequeño barranco que se recorrió sobre el lecho seco de un arroyo. En la Figura 3 la sección se representa con la línea que une el punto B con el punto B'. También en la Figura 4 se ha señalado dicho recorrido en la columna Secciones medidas.

- *Unidad IV* -

Arenisca calcárea (marga) de grano fino y lutita calcárea.

Descripción.- Cuarzoarenita de grano fino interestratificada con lutita calcárea. Los estratos tienen un espesor de 0.05 a 1.0 m en la cuarzoarenita, y de 0.05 a 0.15 m en la lutita calcárea. Abundantes macrofósiles como gasterópodos, equinodermos, bivalvos y fragmentos vegetales indeterminados.

Las estructuras sedimentarias más abundantes son las laminaciones paralela y cruzada, así como la bioturbación.

Interpretación.- Por su granulometría y su composición, estos sedimentos fueron depositados probablemente en el frente deltáico.

- *Unidad V* -

Se observa una litología muy similar a la de la Unidad III, sólo que con una mayor abundancia de arenisca calcárea. En esta unidad se hallaron los naúcidos con el patrón de coloración preservado. Éstos, junto con las especies de moluscos que integran la fauna acompañante, son determinados taxonómicamente en el capítulo Paleontología Sistemática de esta tesis.

- *Unidad VI* -

Se observa una litología idéntica a la de la Unidad IV.

Las características litológicas y faunísticas de las unidades IV, V y VI, (Campaniano-Maastrichtiano) permiten que éstas sean asignadas a la Formación Mexcala.

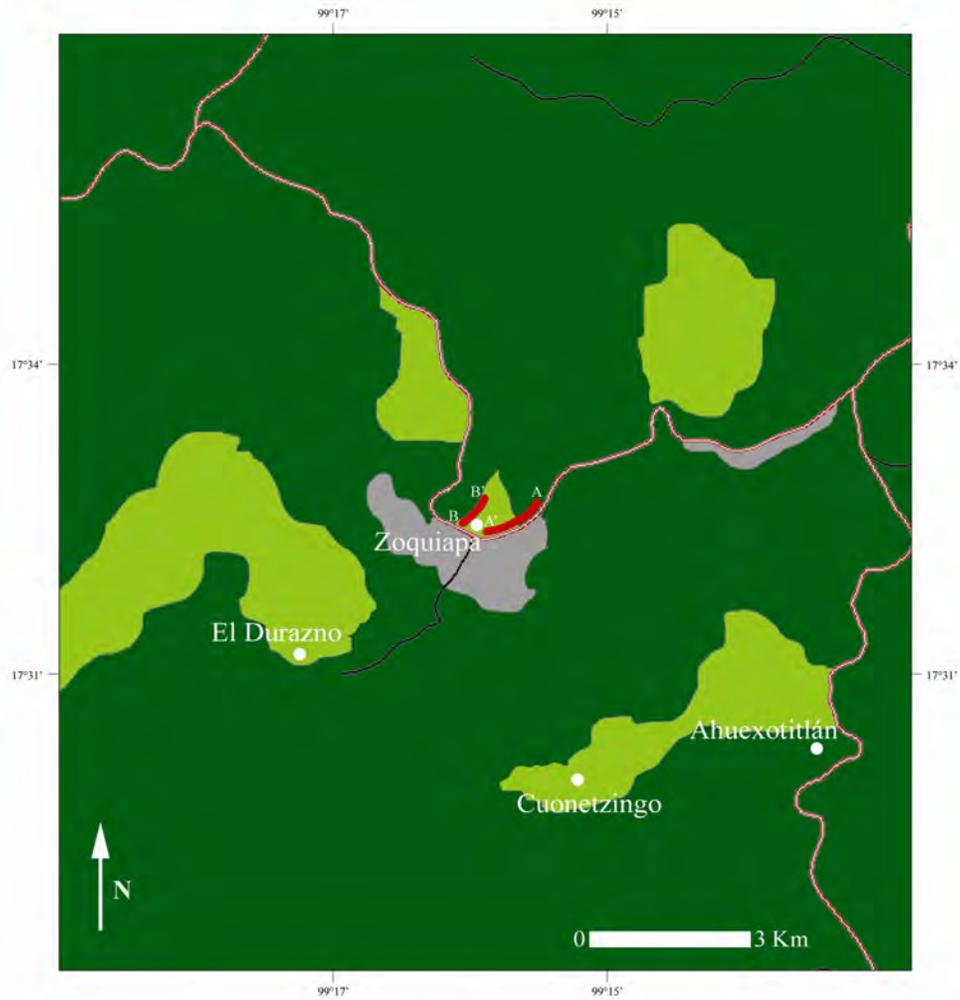


Figura 3 - Mapa geológico preliminar del área de Zoquiapa. Se señalan las secciones medidas que se detallan en la Figura 4.

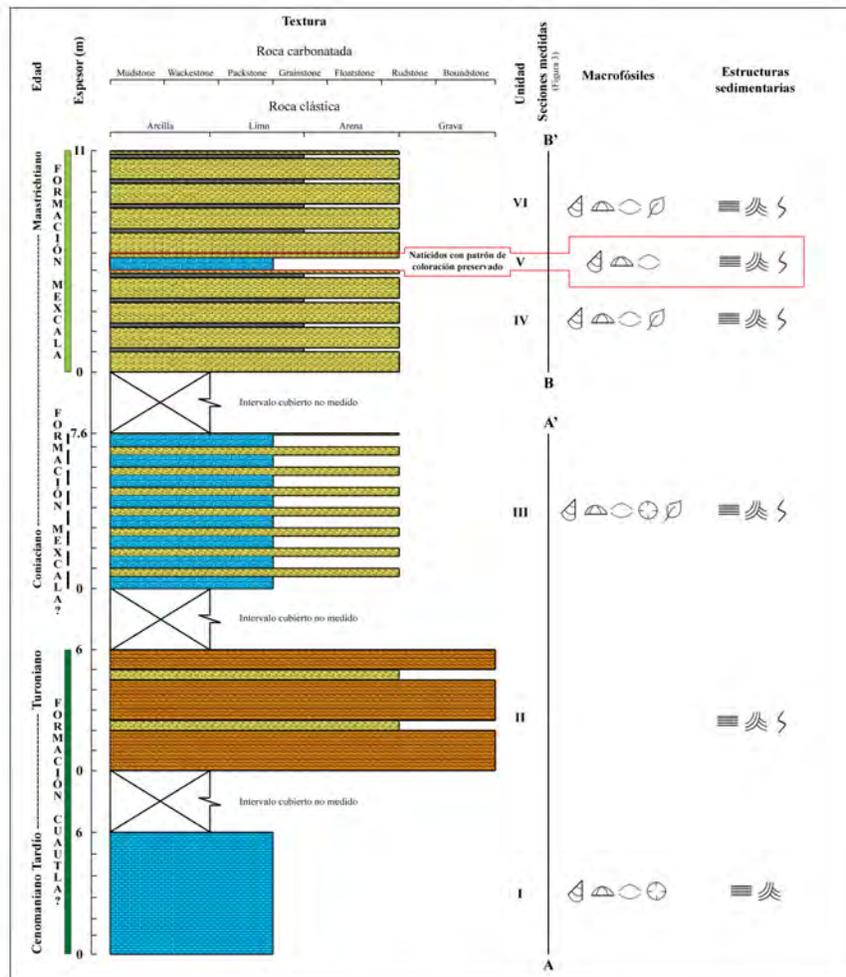


Figura 4 - Columna estratigráfica compuesta del área de Zoquiapa.

Materiales y métodos

De un total de diez natícidos con patrón preservado, se seleccionaron tres para el registro fotográfico, siendo su característica principal la mayor nitidez del patrón. La preservación de la última vuelta en estos especímenes permitió realizar una descripción más completa. La fauna acompañante incluyó ocho especies de moluscos, seleccionándose un espécimen de cada una para el registro fotográfico. Se registró fotográficamente a cada uno de los ejemplares empleando luz ultravioleta (UV), pues se determinó que ésta homogeniza mucho más la iluminación en comparación con la luz ordinaria, lo que redundó en imágenes de mayor resolución. Existen trabajos como los de Krueger (1974), Wilson (1975), Swann y Kelley (1985), y Pitt y Pitt (1993), en los que la luz UV se utilizó para inducir fluorescencia en patrones de conchas de moluscos fósiles; sin embargo, este procedimiento no se probó en el presente estudio, pues los requerimientos de técnicas y equipo fotográfico especializados no lo posibilitaron. Para el proceso fotográfico se empleó película blanco y negro de 35 mm ASA 400 (Kodak Professional T-MAX 400), y la iluminación se obtuvo con dos lámparas de 6 W de luz UV de onda larga, las cuales se colocaron en un plano paralelo al lente de la cámara fotográfica. Las exposiciones con $f/22$ (*i. e.*, diafragma completamente cerrado para mayor profundidad de campo) y $2/3$ de velocidad en la obturación, oscilaron entre los 15 y 35 segundos, en donde los tiempos más elevados correspondieron a los ejemplares de mayor tamaño.

La consideración de los hábitos y forma de vida de los natícidos actuales fue el método indirecto (Savazzi, 1999) utilizado para elaborar conclusiones en torno a la función mimética de los patrones en el pasado y el presente. Idealmente debe emplearse un método directo, lo que implicaría la observación *in vivo* de los organismos.

Paleontología Sistemática

A los ejemplares les fue asignada una clave alfanumérica temporal construida de la siguiente manera: ZOQ, por Zoquiapa; V, por el número de la unidad litológica (Figura 4) en la que fueron colectados; y finalmente números enteros consecutivos que van del 1 al 12. Estas claves serán sustituidas por otras permanentes cuando el material sea consignado a la colección del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Phylum Mollusca Linnaeus, 1758
Clase Gastropoda Cuvier, 1797
Orden Archaeogastropoda Thiele, 1925
Superfamilia Neritoidea Rafinesque, 1815
Familia Neritidae Rafinesque, 1815
Género *Otostoma* de Archiac, 1859
Otostoma sp.

Figura 5.1

Descripción.- Concha pequeña y subglobosa. Espira corta con vueltas que se alargan rápidamente. Escultura de finas crestas axiales con espacios bien definidos. Abertura no preservada.

Material examinado.- Seis especímenes. ZOQV 4, altura 9.0 mm, diámetro 9.1 mm.

Orden Caenogastropoda Cox, 1959
Superfamilia Naticoidea Forbes, 1838
Familia Naticidae Forbes, 1838
Subfamilia Gyrodinae Wenz, 1941
Género *Gyrodes* Conrad, 1860
Subgénero *Gyrodes* Conrad, 1860
Gyrodes (*Gyrodes*) cf. *supraplicatus* (Conrad, 1858)

Figura 6.1 - 6.7

Descripción.- Concha subesférica, que va de tamaño pequeño a grande. Espira cónica y reducida con cinco vueltas, las cuales se expanden rápidamente, mostrando un perfil convexo. La última vuelta es grande, amplia y ligeramente abierta, formando una abertura oval. Ombligo abierto. Patrón de coloración parcialmente preservado; de acuerdo con la propuesta de Struhsaker (1970) su representación diagramática es del tipo F, *i. e.*, bandas axiales angostas paralelas al labio y espacialmente continuas. Las bandas se observan claramente en la espira y muy tenuemente en la vuelta del cuerpo. Entre los especímenes no existe diferencia significativa en cuanto al tipo de patrón de coloración.

Material examinado.- De setenta especímenes de *Gyrodes* (*Gyrodes*) cf. *supraplicatus*, diez evidencian preservación de los patrones de coloración. De éstos se seleccionaron tres para el registro fotográfico, cuya característica principal es la mayor nitidez del patrón. ZOQV 1, altura 11.7 mm, diámetro 13.7 mm; ZOQV 2, altura 17.0 mm, diámetro 15.0 mm; ZOQV 3, altura 19.3 mm, diámetro 15.6 mm.

Discusión.- *Gyrodes* (*Gyrodes*) *supraplicatus* (Conrad, 1858) se reporta en afloramientos de la Formación Mexcala por Perrilliat *et al.* (2000), y aunque en dicho trabajo los ejemplares no muestran preservación del patrón de coloración, el resto de las características morfológicas a nivel subgenérico fue considerado idéntico.

Familia Ampullinidae Cossmann, 1918
Género *Amaurellina* Fischer, 1885

Amaurellina? sp.

Figura 5.2

Descripción.- Concha naticoide. Ápice agudo. Protoconcha desconocida. Teleoconcha de cinco vueltas. Ornamentación ausente excepto por tenues líneas de crecimiento. En las últimas vueltas se observa la rampa subsutural.

Material examinado.- Veintitrés especímenes. ZOQV 5, altura 12.3 mm, diámetro 12.1 mm.

Superfamilia Cerithioidea Férussac, 1819

Familia Potamididae Adams y Adams, 1854

Subfamilia Potamidinae Adams y Adams, 1854

Género *Ptychopotamides* Sacco, 1895

Ptychopotamides ancestralus Perrilliat, Vega y Corona, 2000

Figura 5.3

Ptychopotamides ancestralus Perrilliat, Vega y Corona, 2000, p. 12, figs. 5.23-5.26

Descripción.- Concha turriculada de tamaño medio. Vueltas ornamentadas con tres costillas espirales. Líneas de crecimiento opistocórticas. Abertura no preservada. Columela corta.

Material examinado.- Trece especímenes. ZOQV 6, altura 16.2 mm, diámetro 9.0 mm.

Familia Turritellidae Lovén, 1847

Subfamilia Turritellinae Lovén, 1847

Género *Turritella* Lamarck, 1799

Turritella sp.

Figura 5.4

Descripción.- Concha turriculada de tamaño medio. Protoconcha y primeras vueltas no preservadas. Vueltas restantes con perfil recto. Ornamentación de tres costillas espirales prominentes con espacios profundos.

Material examinado.- Treinta y siete especímenes. ZOQV 7, altura 14.6 mm, diámetro 6.0 mm.

Superfamilia Stromboidea Rafinesque, 1815

Familia Aporrhaidae Gray, 1850

Género *Anchura* Conrad, 1860

Anchura? sp.

Figura 5.5

Descripción.- Concha fusiforme de tamaño medio. Escultura axial dominante de 10-12 costillas colabralas sinuosas y costillas radiales tenues. Abertura no preservada.

Material examinado.- Dieciséis especímenes. ZOQV 8, altura 21.7 mm, diámetro 11.8 mm.

Superfamilia Muricoidea da Costa, 1776

Familia Volutidae Rafinesque, 1815

Subfamilia Volutinae Rafinesque, 1815

Género *Lyria* Gray, 1847

Lyria? sp.

Figura 5.6

Descripción.- Concha fusiforme de tamaño medio. Costillas axiales poco prominentes y tenues. Sin escultura radial. Abertura no preservada.

Material examinado.- Veintiocho especímenes. ZOQV 9, altura 14.5 mm, diámetro 7.8 mm.

Familia Fasciolaridae Gray, 1853
Subfamilia Fasciolarinae Gray, 1853
Género *Drilluta* Wade, 1916
Drilluta? sp.

Figura 5.7

Descripción.- Concha alargada de tamaño medio. Protoconcha no preservada. Hombro ligeramente cóncavo y moderadamente amplio. Sutura sinuosa. Vueltas de la teleoconcha con 10 costillas colaberales, casi rectas. Abertura no preservada.

Material examinado.- Cinco especímenes. ZOQV 10, altura 18.8 mm, diámetro 10.1 mm.

Clase Bivalvia Linnaeus, 1758
Subclase Pteriomorpha Beurlen, 1944
Orden Mytiloidea Férussac, 1822
Superfamilia Pectinoidea Rafinesque, 1815
Familia Plicatulidae Watson, 1930
Género *Plicatula* Lamarck, 1801

Plicatula sp.

Figura 5.8

Descripción.- Concha ovalada de tamaño medio. Equivalva y equilateral. Picos prosógiros. Ornamentada con numerosas costillas radiales se que bifurcan a partir del pico. Costillas con numerosas espinas delgadas.

Material examinado.- Cinco especímenes. ZOQV 11, longitud 10.7 mm, altura 13.7 mm.

Superfamilia Mytiloidea Rafinesque, 1815
Familia Mytilidae Rafinesque, 1815
Género *Crenella* Brown, 1827
Crenella serica Conrad, 1860

Figura 5.9, 5.10

Crenella (Stalagmium) serica Conrad, 1860, p. 281, lám. 46, fig. 23.

Crenella serica Conrad. Weller, 1907, p. 510, lám. 56, figs. 7, 8; Gardner, 1916, p. 624, lám. 36, figs. 16-18; Stephenson, 1923, p. 241, lám. 62, figs. 1, 2; Stephenson, 1941, p. 153, lám. 25, figs. 13-15; Perrilliat, Vega y Corona, 2000, p. 20, fig. 7.16.

Descripción.- Concha pequeña. Equivalva e inequilateral. Fuertemente ventricosa. Picos fuertemente prominentes, encurvados y prosógiros. El margen ventral es de rectangular a oval. Superficie delicadamente reticulada por finas y numerosas costillas radiales, cruzadas por costillas concéntricas separadas. Las costillas concéntricas más prominentes y más ampliamente separadas que las costillas radiales.

Material examinado.- Ciento diez especímenes. ZOQV 12, longitud 6.8 mm, altura 8.3 mm.

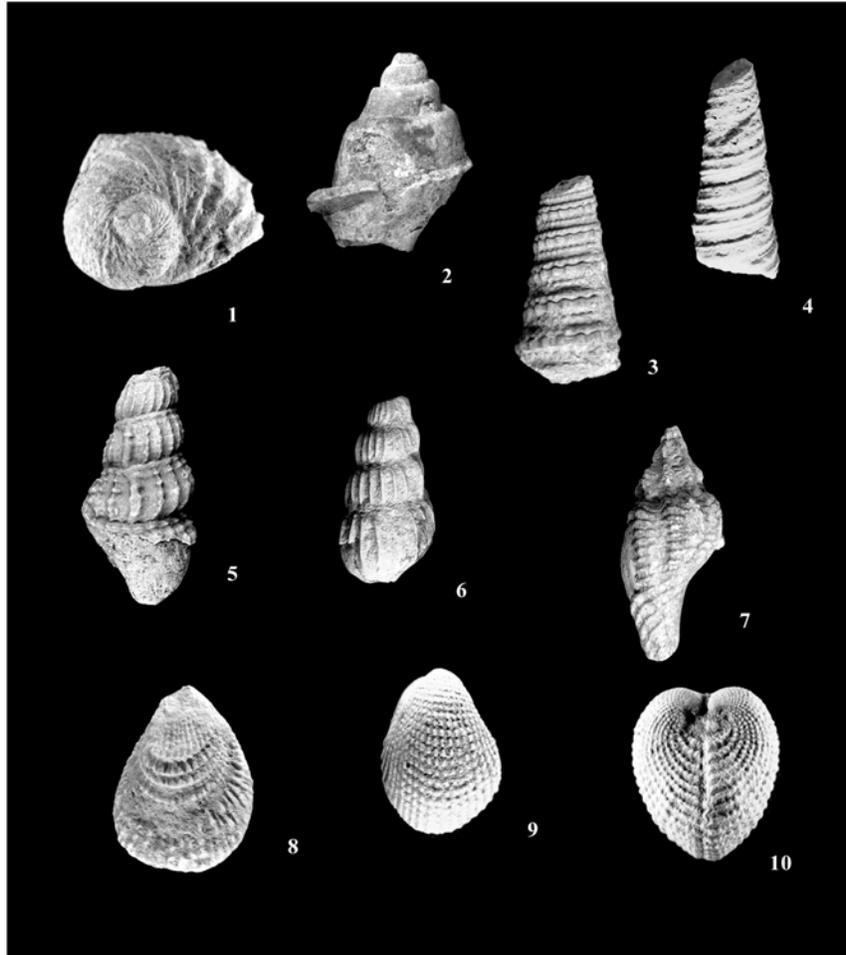


Figura 5 - 1, *Otostoma* sp. Vista superior, ZOQV 4, $\times 4$; 2), *Amaurellina* sp. Vista abapertural, ZOQV 5, $\times 2.9$; 3), *Ptychopotamides ancestralus* Perrilliat y col., 2000. Vista abapertural, ZOQV 6, $\times 2.3$; 4), *Turritella* sp. Vista abapertural, ZOQV 7, $\times 2.8$; 5), *Anchura?* sp. Vista abapertural, ZOQV 8, $\times 2$; 6), *Lyria?* sp. Vista abapertural, ZOQV 9, $\times 2.4$; 7), *Drilluta?* sp. Vista abapertural, ZOQV 10, $\times 2.3$; 8), *Plicatula* sp. Valva derecha, ZOQV 11, $\times 2.5$; 9), 10), *Crenella serica* Conrad, 1860; 9), valva izquierda, ZOQV 12, $\times 3.6$; 10), vista posterior, ZOQV 12, $\times 3.9$.

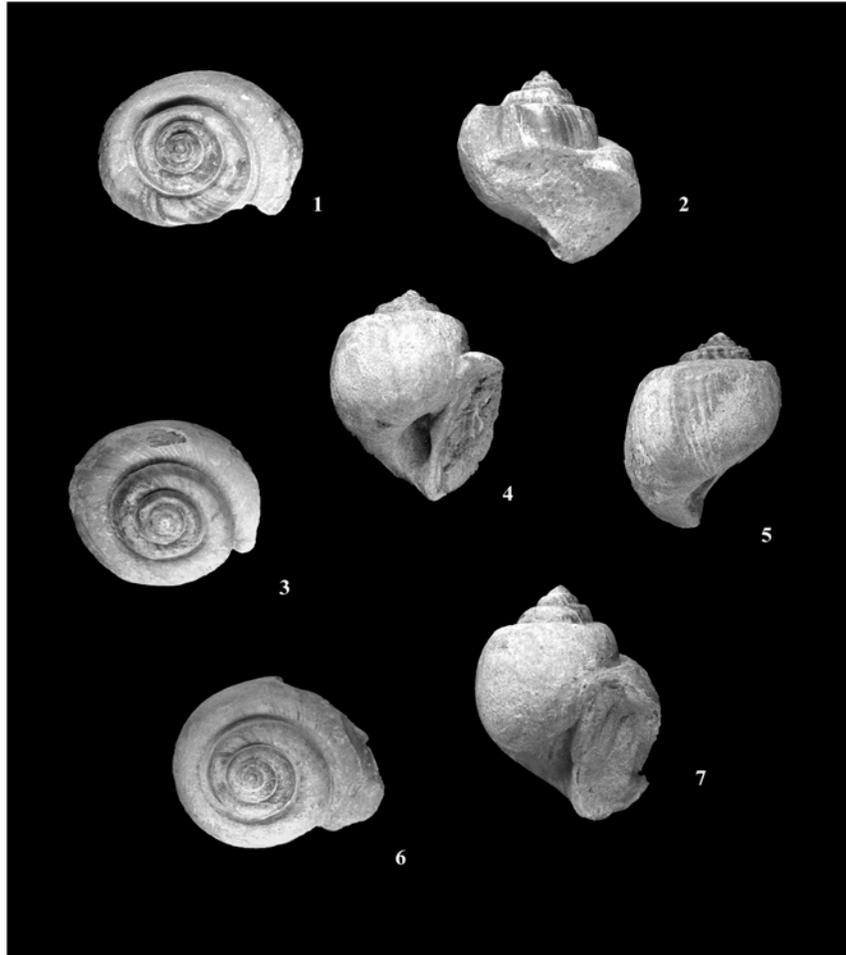


Figura 6 -, *Gyrodes (Gyrodes) cf. supraplicatus* (Conrad, 1858); 1), vista superior, ZOQV 1, $\times 2.7$; 2), vista apertural, ZOQV 1, $\times 3$; 3), vista superior, ZOQV 2, $\times 2.3$; 4), vista apertural, ZOQV 2, $\times 2.3$; 5), vista abapertural, ZOQV 2, $\times 2.1$; 6), vista superior, ZOQV 3, $\times 2.4$; 7), vista apertural, ZOQV 3, $\times 2.2$.

Discusión y conclusiones

Muchos géneros y especies de gasterópodos fósiles y actuales están agobiados por numerosos sinónimos, y algunos actualmente poseen cientos de ellos. Esto se debe por un lado a una larga historia de participación amateur en el campo de la taxonomía de los moluscos, y por otro, a que muchos esquemas de clasificación de los grupos actuales, están basados exclusivamente en los caracteres de las conchas, quedando sin consideración elementos anatómicos y moleculares (Brusca y Brusca, 2003). En el caso de los ejemplares fósiles la morfología de las conchas, junto con la estimación de la edad de las rocas de donde proceden, son los criterios a tomarse en cuenta para efectuar una correcta determinación taxonómica. En general, los gasterópodos cretácicos han sido usualmente colocados en familias junto con los actuales, como es el caso de los Naticidae. La baja variabilidad de los patrones de coloración a niveles de género y especie, sugiere que pueden usarse como elementos taxonómicos útiles (Kelley y Swann, 1988).

Vale la pena insistir en la gran importancia que tiene diferenciar entre pigmentos y patrones de coloración. Los primeros consisten en compuestos químicos secretados por células localizadas a lo largo del borde del manto, mientras que los segundos son el resultado del depósito diferencial (en tiempo y espacio) de los primeros en la concha.

Aún no existen datos experimentales que permitan hacer conclusiones definitivas sobre la función de los pigmentos en las conchas de los moluscos. No obstante, a continuación retomo información que permite hacer una aproximación en este sentido.

Los pigmentos que forman los patrones de coloración de las conchas de los gasterópodos modernos son predominantemente melaninas o tetrapirroles (Brusca y Brusca, 2003; Hollingworth y Barker, 1991; Fox, 1976). Las propiedades espectrométricas de los últimos son notablemente similares a las de compuestos como la uroporfirina-III, un producto de excreción de muchos invertebrados, incluyendo los moluscos (Fox, 1976). Así, la consideración de que los pigmentos funcionan como medios para la recolección de desechos metabólicos que posteriormente se excretan, podría quedar teóricamente sustentada.

Cusack *et al.* (1992) aseguran que la función de los pigmentos (cromoproteínas) en las conchas de los braquiópodos se da de tres maneras: 1) induciendo la precipitación del carbonato de calcio mineral; 2) formando compartimientos que determinan la forma y el volumen del biomineral; y 3) determinando el patrón de crecimiento en la fase mineral, la cual es llamada 'mineralización mediada por matriz orgánica'. Lo anterior puede representar un indicio relacionado con otra posible función de los pigmentos presentes en las conchas de los moluscos, aunque de los patrones de coloración todavía no pueda afirmarse o negarse algo al respecto (Kelley y Swann, 1988).

Los acercamientos teóricos relacionados con la función de los pigmentos, quedan sujetos a revisión experimental, lo que podría realizarse a detalle en futuros estudios efectuados específicamente con conchas de naticidos actuales y fósiles.

En cuanto a lo que se refiere a los patrones de coloración en las conchas de los moluscos, tanto por los resultados de la búsqueda bibliográfica exhaustiva que se realizó, como por las comunicaciones personales sostenidas con los doctores G. J. Vermeij (University of California, Davis) y E. Savazzi (Uppsala Universitet) en 2004, queda consensuado el ínfimo número de estudios que abordan su estudio funcional. Según Seilacher (1972), la observación de una mínima variabilidad ontogénica e intraespecífica para cualquier rasgo morfológico, permite considerar que éste posee funcionalidad. A la luz de esta hipótesis, todos los patrones de coloración serían funcionales. De esta manera, en el caso de especies epifaunales, el carácter funcional de los patrones podría atribuirse a su empleo como mecanismo para el camuflaje; sin embargo, en especies con hábitos infaunales o de periostraco grueso, el ocultamiento total de los patrones excluiría la función de camuflaje, lo que preliminarmente también descartaría su valor adaptativo. Vermeij (com. pers., 2004) es escéptico al valor neutro de los patrones, pues señala que principalmente se presentan en la zona fótica de los sistemas marinos; no obstante, coincide en que no habría función mimética imputable en moluscos infaunales o de periostraco grueso. Definitivamente sería incorrecto considerar una sola categoría

funcional para los patrones de coloración; cada grupo merecerá conclusiones diferentes, las cuales deben elaborarse a partir del conocimiento y análisis de sus diversos hábitos y formas de vida.

Los natícididos actuales son organismos depredadores y excavadores que pasan largos periodos completamente enterrados en sedimentos de aguas someras (Abbott, 1973; Harasewych, 1989; Yonge y Thompson, 1976). La composición de la fauna acompañante, así como la información ecológica y paleontológica (Aronowsky *et al.*, 2003; Árpád, 1999), indican que el modo de vida y el hábitat recién mencionados, eran los mismos para los natícididos cretácicos. Esta consideración, junto con las mencionadas en el párrafo anterior, permiten descartar que los patrones de coloración en este grupo funcionaran -y funcionen- como camuflaje.

Para obtener conclusiones contundentes y objetivas sobre otra posible función de los patrones de coloración en los natícididos, deberán efectuarse estudios que no sólo se restrinjan a la observación y análisis teórico de ejemplares cretácicos, sino que incluyan tanto a representantes de otras edades como a organismos actuales. Estos últimos permitirán realizar observaciones directas de la función, lo que es ideal en un estudio de morfología funcional.

En cuanto al proceso de formación y la posible causa de preservación de los patrones de coloración, a continuación se recuperan por separado algunas ideas.

Se observa similitud en los patrones de coloración de especies no relacionadas, por lo que se infiere que la diversidad de patrones se genera a partir de un mecanismo común (factor 3 de Seilacher). Meinhardt (1995) sugiere un mecanismo de reacción-difusión, en donde están involucrados un activador y un inhibidor. La diversidad manifiesta en los patrones de coloración, dice Meinhardt, se debe a modificaciones menores en este mecanismo. Con el mecanismo anteriormente mencionado como base teórica, Meinhardt empleó modelación computacional para ilustrar los resultados de programas morfogenéticos bidimensionales, que generan patrones auto-organizados de parches y/o franjas. La secreción permanente u oscilante de pigmentos, que efectúan células especializadas del manto, genera los patrones de coloración de tipo más simple. Una secreción pigmentaria permanente, hecha por grupos celulares ubicados a distancias más o menos regulares a lo largo del borde de crecimiento, produce lo que Meinhardt llama patrones de líneas paralelas a la dirección de crecimiento (bandas espirales). La oscilación en el depósito de los pigmentos está implicada en patrones donde se infiere una secreción a lo largo del borde de crecimiento sólo durante ciertos intervalos de tiempo, alternando con periodos de inactividad secretora que permanecen hasta la siguiente fase de producción de pigmentos. Los patrones resultantes son llamados de líneas perpendiculares a la dirección de crecimiento (Meinhardt, 1995), *i. e.*, bandas axiales, como las presentes en los natícididos estudiados en este trabajo.

En lo relacionado a la preservación de los patrones de coloración, y desde el punto de vista paleontológico, aquellos pigmentos que están íntimamente asociados con las partes sólidas de un organismo son los más susceptibles de ser preservados, siempre y cuando la naturaleza química del pigmento y la historia diagenética subsiguiente del pigmento y las partes sólidas sean favorables. En la mayoría de los moluscos actuales los pigmentos se depositan por encima de la porción prismática de la concha (en la capa calcárea de dibujo), por lo que la transportación post-mortem comúnmente resulta en la abrasión y pérdida de las capas pigmentadas. Los pigmentos también son degradados a través de la acción de bacterias y algas endolíticas, o por la exposición prolongada de las conchas a la luz solar. De esta manera, una fase de enterramiento rápida representa un factor importante para la preservación de los patrones de coloración. Como se mencionó, los pigmentos en las conchas de los gasterópodos modernos son predominantemente melaninas o tetrapirroles. Según Hollingworth y Barker (1991), el análisis espectrométrico de las áreas pigmentadas y no pigmentadas efectuado en conchas de gasterópodos actuales y fósiles, revela una remarcable similitud en cuanto a su composición química., por lo tanto se asume que melaninas y tetrapirroles están presentes en las conchas fósiles con patrones de coloración preservados. La gran estabilidad química de tales pigmentos (Hollingworth y Barker, 1991), aunada a una fase de enterramiento rápida, constituyen elementos teóricos que permiten explicar la preservación de los patrones de coloración. El análisis de micrografías electrónicas de barrido, junto con el espectrométrico antes mencionado, sugieren

claramente que la coloración residual en los fósiles no es una sustitución mineralógica del pigmento original, sino un compuesto orgánico residual (Hollingworth y Barker, 1991). Entonces, la preservación de la pigmentación en la concha es dependiente de la composición pigmentaria original (melaninas y tetrapirroles son los más estables), la mineralogía y el lugar de la estructura de la concha donde se ubican los pigmentos, la rapidez del enterramiento, y la subsiguiente historia diagenética. Hollingworth y Barker (1991) señalan que en casos excepcionales, los pigmentos pueden preservarse incluso en casos donde la sustitución mineralógica de la concha es completa. Finalmente y como se dijo con antelación, este es el primer reporte donde se aborda el estudio faunístico del Cretácico Tardío en el área de Zoquiapa, lo que implica *per se*, una contribución al conocimiento paleontológico y geológico del estado de Guerrero. El área se ha podido correlacionar, a través de la fauna y las características geológicas preliminares, con las localidades estudiadas por Perrilliat *et al.* (2000) cerca de la comunidad de Temalac (ubicada al noreste del mismo estado), lo que permite considerar que el alcance estratigráfico de la Formación Mexcala en esta zona es Campaniano-Maastrichtiano. Lo anterior constituye otro aporte original de esta disertación, convirtiéndose así en un nuevo elemento analítico que coadyuvará al futuro consenso respecto a la redefinición y límites estratigráficos de la Formación Mexcala. Es importante señalar que están en curso los estudios micropaleontológicos y geológicos a detalle de ambas áreas (Zoquiapa y Temalac), lo que permitirá, a partir de las conclusiones que se obtengan de éstos, elaborar con mayor formalidad una hipótesis sobre su correlación paleobiogeográfica. Los datos anteriores también posibilitan hipotetizar la existencia de un sistema deltáico, que posiblemente abarcó la porción noreste y centro del estado de Guerrero durante el Campaniano-Maastrichtiano. Esto también ha sido inferido para sistemas deposicionales del noreste de México, tales como el Grupo Difunta y la Formación Cárdenas (San Luis Potosí).

Referencias

- ABBOTT, R. T. 1954. American Seashells. D. Van Nostrand Company, Nueva York, 541 p.
- ABBOTT, R. T. 1973. Kingdom of the seashells. Hamlyn, Londres, 256 p.
- ADAMS, H. Y A. ADAMS. 1853-1858. The Genera of recent Mollusca; arranged according to their organization. John Van Voorst, Londres, Vol. 1, 484 p., Vol. 2, 661 p., Vol. 3, 136 láms.
- ALENCÁSTER, G. 1980. Moluscos del Maestrichtiano de Texmalac, Guerrero. Sociedad Geológica Mexicana, Libro-Guía de la Excursión geológica a la Cuenca del Alto Río Balsas, p. 39-42.
- ARCHIAC, E. J. A. DE. 1859. Note sur le genre *Otostoma*. Bulletin de la Société Géologique de France, Série 2, **16**: 871-879.
- ARONOWSKY, A., LEIGHTON, L. R., KASE, T., E ISHIKAWA, M. 2003. Mystery of naticid predation history solved: Evidence from a "living fossil" species. Geology: Online Forum, <http://www.gsjournals.org/i0091-7613-31-6-e34.html> y <http://www.gsjournals.org/i0091-7613-31-6-e35.html>.
- ÁRPAD, D. 1999. Predation by Naticid Gastropods on Late-Oligocene (Egerian) Molluscs Collected from Wind Brickyard, Eger, Hungary. Malakológiai Tájékoztató Malacological Newsletter, **17**: 11-19.
- BARCELÓ-DUARTE, J. 1992. Facies Sedimentológicas en la Cuenca Morelos-Guerrero, Proyecto de Investigación, Sección de Exploración de Recursos Energéticos del Subsuelo DEPF-UNAM, México, 225 p.
- BARRIOS-MATÍAS, S. 1992. Equinoides (Echinodermata-Echinoidea) del Cretácico Superior de Ahuexotitlán, Guerrero; Implicaciones Paleogeográficas y Paleoecológicas. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Guerrero, Escuela de Ciencias Químico-Biológicas, México, 39 p.
- BEURLEN, K. 1944. Beiträge zur Stammesgeschichte der Muscheln. Bayerische Akademie der Wissenschaften Sitzungsberichte, 1-2: 133-145.
- BOHNENBERGER-THOMAS, O. 1955. Bosquejo geológico a lo largo de la carretera Iguala-Chilpancingo, estado de Guerrero. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, México, 61 p.
- BÖSE, E. 1923. Algunas faunas cretácicas de Zacatecas, Durango y Guerrero. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Geológico de México, Boletín 42, 219 p.
- BROWN, T. 1827. Illustrations of the conchology of Great Britain and Ireland. Londres, 8 p.
- BRUSCA, R. C. Y G. J. BRUSCA. 2003. Invertebrates. Sinauer, Sunderland, 936 p.
- BUITRÓN, B. E. Y L. BOLAÑOS. 1980. Restos de coloración en gasterópodos Cretácicos del Occidente de México. In IV Congreso Nacional de Zoología, Ensenada, Baja California, México. Universidad Autónoma de Baja California, Sociedad Mexicana de Zoología y Unidad de Ciencias Marinas, Resúmenes, p. 181.
- CONRAD, T. A. 1858. Observations on a group of Cretaceous fossil shells, found in Tippah County, Mississippi, with descriptions of fifty-six new species. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Journal, second series, **3**: 323-336.
- CONRAD, T. A. 1860. Descriptions of new species of Cretaceous and Eocene fossils of Mississippi and Alabama. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Journal, second series, **4**: 275-298.
- COSSMANN, M. 1918. Essais de Paléoconchologie Comparée. J. Lamarre et Cie., París, Livre 11, 388 p.
- COSTA, E. M. DA. 1776. Elements of Conchology: or, an introduction to the knowledge of shells. Benjamin White, Londres, 318 p.
- COWEN, R. 1981. Crinoid arms and banana plantations: an economic harvesting analogy. Paleobiology, **7**: 332-343.
- COX, L. R. 1959. Thoughts on the classification of the Gastropoda. Proceedings of the Malacological Society of London, **33**: 239-261.

- CURRY, G. B. 1999. Original Shell Colouration in Late Pleistocene Terebratulid Brachiopods from New Zealand. *Palaeontologia Electronica*, **2** (2), http://palaeo-electronica.org/1999_2/curry/issue2_99.htm/
- CUSACK, M., CURRY, G., CLEGG, H., Y ABBOTT, G. 1992. An intracrystalline chromoprotein from red brachiopod shells: implications for the process of biomineralization. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **102B** (1): 93-95.
- CUVIER, G. 1797. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. París, 710 p.
- DÁVILA-ALCOCER, V. M. 1974. Geología del área de Atenango del Río, estado de Guerrero. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, México, 109 p.
- ENOS, P. Y C. H. MOORE. 1983. Fore-reef slope environment. *In* P. A. Scholle, D. G. Bebout y C. H. Moore (eds.), *Carbonate depositional environments*, *Memories of. American Association of Petroleum Geologists*, **33**: 507-537.
- FERUSSAC, A. E. DE. 1822. *Tableaux systématiques des animaux molusques*. París y Londres, 111 p.
- FERUSSAC, J. B. L. D'A. DE. 1819-1932. *Histoire naturelle générale et particulière des mollusques terrestres et fluviatiles... Oeuvre posthume de M. le Baron J. B. L. d'Audebard de Férussac... continué mis en ordre , et publié*, Vol. 1, Nos. 1-28, 128 p.
- FISCHER, P. 1885. *Manuel de Conchyliologie et de Paleontologie conchyliologique*. Savy, París, p. 689-896.
- FORBES, E. 1838. *Malacologia Monensis. A catalogue of the Mollusca inhabiting the Isle of Man and the neighbouring sea*. Edinburgo, 63 p.
- FOX, D. L. 1976. *Animal biochromes and structural colours*. Univesity of California Press, Berkeley y Los Angeles, p. 258-271.
- FRIES JR., C. 1960. Geología del estado de Morelos y de partes adyacentes de México y Guerrero, región central meridional de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Boletín* 60, 236 p.
- GARDNER, J. A. 1916. *Systematic Paleontology, Mollusca*, p. 371-733. *In* W. B. Clark *et al.*, *Upper Cretaceous*. Maryland Geological Survey. The Johns Hopkins Press, Baltimore.
- GONZÁLEZ-PACHECO, V. V. 1988. *Estratigrafía y Condiciones Paleoambientales de la Secuencia Cretácica del área de Atenango del Río, Estado de Guerrero*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, México, 102 p.
- GOULD, S. J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, **6** (1): 119-130.
- GOULD, S. J. Y R. C. LEWONTIN. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B205**: 581-598.
- GRAY, J. E. 1847. A list of the genera of recent Mollusca, their synonyma and types. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **15**: 129-242.
- GRAY, J. E. 1850. *Figures of the Molluscous Animals 4*. Longman, Brown, Green and Longmans, Londres, p. 1-124.
- GRAY, J. E. 1853. On the divisions of ctenobranchous gasteropodous Mollusca into larger groups and families. *Proceedings of the Zoological Society of London*, p. 32-44.
- HARASEWYCH, M. G. 1989. *Shells: jewels from the sea*. Courage Books, Filadelfia, p. 8-19, 73.
- HERNÁNDEZ-BERNAL, P. 1990. *Gasterópodos del Cretácico Medio-Superior de Ahuexotitlán, Guerrero*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, 76 p.
- HOLLINGWORTH, N. T. J. Y M. J. BARKER. 1991. Colour pattern preservation in the fossil record: taphonomy and diagenetic significance. *In* S. K. Donovan (ed.), *The Processes of Fossilization*. Columbia University Press, Nueva York, p. 105-119.

- KELLEY, P. H. Y C. T. SWANN. 1988. Functional significance of preserved color patterns of mollusks from the Gosport Sand (Eocene) of Alabama. *Journal of Paleontology*, **62** (1): 83-87.
- KIEL, S. Y M. C. PERRILLIAT. 2001. New gastropods from the Maastrichtian of the Mexcala Formation in Guerrero, southern Mexico, part I: Stromboidea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen and Monatshefte*, **222** (3): 407-426.
- KIEL, S. Y M. C. PERRILLIAT. 2002. New gastropods from the Maastrichtian of the Mexcala Formation in Guerrero, southern Mexico, part II: Archeogastropoda, Neritimorpha and Heterostropha. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen and Monatshefte*, **226** (3): 319-342.
- KIEL, S., BANJAC, N. Y M. C. PERRILLIAT. 2000. On Cretaceous Campanilidae (Caenogastropoda, Mollusca). *Paläontologie, Stratigraphie, Fazies*, (8): 15-26.
- KRUEGER, K. K. 1974. The use of ultraviolet light in the study of fossil shells. *Curator*, **17** (1): 36-49.
- LAMARCK, J. B. P. DE. 1799. Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles. *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*, **1**: 63-91.
- LAMARCK, J. B. P. DE. 1801. Systeme des animaux sans vertebres ou tableau générale des classes, des ordres et des genres de ces animaux. Paris, 432 p.
- LINDNER, G. 2000. *Moluscos y Caracoles de los Mares del Mundo*. Omega, Barcelona, p. 33.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema Naturae* (10^a ed.). Laurentii Salvii, Estocolmo, Vol. 1, 824 p.
- LÓPEZ-RAMOS, E. 1983. *Geología de México* (3^a ed.). México, D. F., Vol. 3, 453 p.
- LOVÉN, S. L. 1847. *Malacozoologii, öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Academiens Förhandlingar*, p. 175-199.
- MANLEY, C. E. 1977. Unusual pattern preservation in a Liassic ammonite from Dorset. *Palaeontology*, **20**: 913-916.
- MEINHARDT, H. 1995. *The Algorithmic Beauty of Sea Shells*. Springer, Berlin, 204 p.
- MELDAU, F. J. 1974. *Why We Believe in Creation, Not in Evolution*. Christian Victory Publishing Company, Denver.
- PERRILLIAT, M. C. Y F. J. VEGA. 1996. A new species of *Calyptrophorus* (Mesogastropoda: Strombidae) from the Maastrichtian of southern Mexico; some paleobiogeographic and evolutionary implications. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, **29** (4): 119-128.
- PERRILLIAT, M. C., VEGA, F. J. Y R. CORONA. 2000. Early Maastrichtian Mollusca from the Mexcala Formation of the State of Guerrero, Southern Mexico. *Journal of Paleontology*, **74** (1): 7-24.
- PINNA, G. 1972. Presenza di tracce di colore sul guscio di alcune ammoniti della famiglia Amalthidea Hyatt 1877. *Atti della Società italiana di Scienze Naturali*, **113**: 193-200.
- PITT, W. D. Y L. J. PITT. 1993. Ultra-violet light as a useful tool for identifying fossil mollusks, with examples from the Gatun Formation, Panama. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, **26** (1): 1-13.
- RAFINESQUE, C. S. 1815. *Analyse de la nature, ou Tableau de l'univers et des corps organisés*. Palermo, 224 p.
- REDFERN, R. 2002. *Orígenes. La evolución de los continentes, los océanos y la vida en nuestro planeta*. Paidós, Barcelona, 360 p.
- SACCO, F. 1895. I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Parte 17 (Cerithiidae, Triforidae, Cerithiopsidae e Diastomidae). Claussen, Torino, p. 1-93.
- SALCEDA, B., VEGA, F. J. Y M. C. PERRILLIAT. 1995. Paleocología de bivalvos de la Formación Mexcala (Maastrichtiano) en el área de Texmalac, Guerrero. En V Congreso Nacional de Paleontología, México, D. F., Resúmenes, p. 34.
- SAVAZZI, E. 1999. Introduction to Functional Morphology. In E. Savazzi (ed.), *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*. Wiley and Sons, Londres, p. 3-13.
- SEILACHER, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, **3**: 393-396.

- SEILACHER, A. 1972. Divaricate patterns in pelecypod shells. *Lethaia*, **5**: 325-343.
- SEILACHER, A. 1979. Constructional morphology of sand dollars. *Paleobiology*, **5**: 191-221.
- SEILACHER, A. 1991. Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In N. Schmidst-Kittler y K. Vogel (eds.), *Constructional morphology and evolution*. Springer-Verlag, Berlín, p. 251-271.
- SQUIRES, R. L. 1993. A new subgenus of neritid gastropod from the Upper Cretaceous of Baja California, Mexico. *Journal Paleontology*, **67** (6): 1085-1088.
- STEPHENSON, L. W. 1923. Cretaceous formations of North Carolina. North Carolina Geological and Economical Survey, Vol. 5, 1, 604 p.
- STEPHENSON, L. W. 1941. The larger invertebrate fossil of the Navarro Group of Texas. University of Texas Publication, No. 4101, 641 p.
- STRUHSAKER, J. W. 1970. Shell Ornamentation. <http://www.cowrys.org/archive/NSN123CY.HTM>.
- SWANN, C. T. Y P. H. KELLEY. 1985. Residual color patterns of molluscs from the Gosport Sand (Eocene), Alabama. *Mississippi Geology*, **5**: 1-8.
- THIELE, J. 1925. *Mollusca Handbuch der Zoologie*, **5**: 15-258.
- TOZER, E. T. 1972. Observations on the shell structure of Triassic ammonoids. *Palaeontology*, **15**: 637-654.
- UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, INSTITUTO DE GEOGRAFÍA. 1970. Carta de Climas, Acapulco, 14Q-VII. Escala 1:500 000.
- VEGA, F. J. Y R. M. FELDMANN. 1992. Occurrence of *Costacopluma* (Decapoda: Brachyura: Retroplumidae) in the Maastrichtian of southern Mexico and its paleobiogeographic implications. *Annals of Carnegie Museum*, **61** (2): 133-152.
- WADE, B. 1916. New genera and species of Gastropoda from the Upper Cretaceous. *Proceedings Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **68**: 455-471.
- WATSON, H. 1930. On the anatomy and affinities of *Plicatula*. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **19**: 25-30.
- WELLER, S. 1907. Cretaceous faunas. New Jersey Geological Survey, *Paleontology*, Vol. 4, 1, 106 p.
- WENZ, W. 1941. Gastropoda, Teil 5: Prosobranchia, Lieferung 7, p. 961-1200. In O. H. Schindewolf (ed.), *Handbuch der Paläozoologie*, Berlín, Vol. 6, 1639 p.
- WILSON, E. C. 1975. Light Show From Beyond the Grave. *Terra*, **13** (3): 10-13.
- YONGE, C. M. Y T. E. THOMPSON. 1976. *Living Marine Molluscs*. William Collins Sons, Londres, p. 92-95.