

Universidad Nacional Autónoma de México

Posgrado en Ciencias de la Tierra

Instituto de Geología

Grado académico: Maestría

Alumna: María de Lourdes Serrano Sánchez

**Título: SISTEMÁTICA Y ALGUNOS ASPECTOS AUTOECOLÓGICOS DE LOS CRUSTACEA
PERACARIDA (ISOPODA Y TANAIDACEA) DEL CRETÁCICO INFERIOR DE LA FORMACIÓN
SIERRA MADRE, CHIAPAS**

Asesor: Dr. Francisco Javier Vega Vera

Año: 2012



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.

**SISTEMÁTICA Y ALGUNOS ASPECTOS
AUTOECOLÓGICOS DE LOS CRUSTACEA
PERACARIDA (ISOPODA Y TANAIIDACEA) DEL
CRETÁCICO INFERIOR DE LA FORMACIÓN
SIERRA MADRE, CHIAPAS**

María de Lourdes Serrano Sánchez

AGRADECIMIENTOS

INDICE
Resumen
Abstract
Introducción
El Espinal
Estratigrafía
Materiales y Método
Generalidades de los Peracarida
Protoginia y Protándria en los Peracarida
Orden Tanaidaceae
Ecología
Biogeografía
El Registro fósil de Tanaidaceae
Paleontología Sistemática
Orden Isopoda
Ecología
Características sexuales
Biogeografía de Sphaeromatidae y Cirolanidae
El registro fósil de Isopoda
Paleontología Sistemática
Tafonomía de los Peracarida
Conclusiones
Bibliografía

Resumen

Se describen los peracáridos isópodos (Sphaeromatidae y Cirolanidae) y tanaidáceos (Apseudidae) de las calizas dolomíticas del Albiano de la Formación Sierra Madre, Chiapas. Se observan las diferencias ecológicas y de preservación de los tanaidáceos con respecto a los isópodos. La mayoría de los especímenes están representados por cuerpos de diferentes tamaños y en diversos estados de descomposición, quedando en la mayor parte preservada únicamente la cutícula, que llega a conservar características que se observan en peracáridos actuales y en algunos grupos fósiles, además de partes anatómicas tales como: partes bucales, pereiópodos, urópodos, antenas, anténulas, ojos, cefalón, suturas coxales, penes, cono, así como evidencia de procesos recientes de muda en algunos ejemplares y presencia de dermolitos en los isópodos cirolánidos. Los organismos aquí descritos sugieren por sus afinidades anatómicas, pertenecer a géneros vivientes, como *Gnorimosphaeroma* y *Anoposilana* respectivamente, y es probable que se trate de especies nuevas. Las características de los tanaidáceos sugieren afinidades con la familia *Apseudidae* y su presencia es un indicador de características paleoambientales específicas.

Abstract

Peracarid isopods (Sphaeromatidae and Cirolanidae) and tanaidaceans (Apseudidae) from the Albian dolomitic limestones of the Sierra Madre Formation, Chiapas, are here described. Ecologic and preservational differences among isopods and tanaidaceans are observed. Most specimens are represented by corpses of diverse size and different decayment state, being most of them represented by the cuticle only, which preserves features that are observed in recent Peracarida and in some fossil representatives, along with anatomic elements such as mouth parts, pereopods, uropods, antennae, antennulae, eyes,

cephalon, coxal sutures, penises, conis, as well as evidence of molt process in some specimens and presence of dermoliths in the cirroid isopods. The organisms here described suggest, based on their anatomic affinities, to belong to extant genera, such as “*Gnorimosphaeroma*” and “*Anopsilana*”, and they are most probably, new species. The features of the tanaidaceans suggest affinities with the Family and their presence seem to indicate specific paleoenvironmental features.

INTRODUCCIÓN

En México se cuenta hasta el momento con los siguientes reportes de Peracáridos fósiles: el primero corresponde a *Sphaeroma burkartii* del Cenozoico de Ameca, Jalisco (Bárcena, 1875), y el segundo corresponde a *Archaeoniscus aranguthyorum* del Cretácico de la Formación Tlayúa, de edad albiana en Tepexí de Rodríguez, Puebla, (Feldman *et al.*, 1998). Más tarde, a través de la revisión de los crustáceos de Tepexi de Rodríguez, se examinó con detalle ejemplares de *Archaeoniscus aranguthyorum*, del que se describen y esquematizan algunas partes bucales como: mandíbulas, maxilípedos, labro, maxila 1, maxila 2; además se describen urópodos, el pereón, las placas coxales y los pereiópodos (Vega, *et al.*, 2005). También se realizó la descripción de dos isópodos fósiles de la localidad el Espinal (Albiano, Formación Sierra Madre, Chiapas), en la cual se esquematizan y describen aparte de la morfología general, partes bucales, pereopodos, entre otras características de importancia sistemática para los isópodos actuales. Estos isópodos fueron asignados por sus afinidades anatómicas a los géneros *Gnorimosphaeroma* y *Anopsilana* (Serrano, 2008). Schram y colaboradores (1986) hablan acerca del desafortunado desconocimiento de detalles importantes en la morfología de los tanaidáceos fósiles como los apéndices, en

especial de las partes bucales, ya que las descripciones con que se cuenta hasta el momento, se basan únicamente en el plan corporal.

El presente trabajo constituye el primer reporte para México de tanaidáceos fósiles. El registro fósil de los tanaidáceos es mucho menor que el de los isópodos y la preservación suele ser mala. La importancia de este trabajo radica en que al igual que en los isópodos, se puede observar a detalle características fundamentales en la sistemática de los tanaidáceos, como las partes bucales (mandíbula, maxilípedo, antena, anténula, quelas), dimorfismo sexual (un poco más evidente que en el grupo de los isópodos). La gran cantidad de tanaidáceos supera por mucho a las dos familias de isópodos fósiles y representan horizontes de mortandad masiva. Existen otros dos reportes de peracáridos para México. Uno es de un anfípodo de la Familia Talitridae, conservado en ambar de Simojovel, Chiapas, del Oligoceno Tardío o Miceno Temprano (Bousfield y Poinar, 1994). Existe un segundo reporte de isópodos terrestres (Oniscidea) en el ambár del Mioceno de Simojovel, Chiapas, (Serrano *et al.*, (2007).

Características generales del Superorden Peracarida

Los Peracarida se caracterizan por animales que cuentan con un caparazón pequeño (Schultz, 1969). Nunca están fusionados todos los toracómeros (Hessler 1969). Dentro de los Peracarida se encuentran los ordenes Mysidacea, Amphipoda, Cumacea, Isopoda, Spelaeogriphacea, Mictacea y Tanaidacea (Sieg, 1983). Aunque la mayoría de los más de 15,000 peracáridos conocidos son marinos, varios grupos han pasado al agua dulce y un grupo de isópodos (las cochinillas) han invadido el medio terrestre con éxito (Schram, 1986). En los peracáridos, el primer toracomero está invariablemente fusionado con el cefalón, el protópodo de la antena típicamente presenta tres segmentos. La mandíbula con *lacinia mobilis* se presentan tanto en formas parásitas como en otras formas especializadas;

el primer toracópodo esta modificado como maxilípedo; mayor flexión (codillo), los endopoditos del segundo al octavo pereopodos, entre el mero y el carpo (Hessler, 1969). Los peracáridos se caracterizan por la presencia de oosteguitos (Schultz, 1969), formados por un crecimiento lamelar de la coxa del segundo al séptimo par de toracopodos y que forman el marsupio en donde se encuentran los huevos y organismos juveniles (Hessler, 1969), que salen hasta que se pueden valer por si mismos (Shultz, 1969); no hay larva nauplio (Hessler, 1969). Además, carecen de apéndice interno en los pleópodos, región hepática pequeña y corazón simple usualmente elongado, extendido a través del torax o extendido a través del abdomen. Sus espermatozoides son usualmente en forma de hilo. En los anfípodos e isópodos, la coxa de los pereópodos es aplanada y forma una placa que puede llegar a ser larga, conocida como epímeros o placas coxales, que están unidas a lo largo de los bordes de los terguitos y tienen una función equivalente a la pleura (pliegues laterales de los terguitos). La línea de unión de la placa coxal y el terguito se puede distinguir, como en Gammaridea, o también puede estar completa y fusionada, en cuyo caso no se observa, como en Oniscoidea. Los epímeros nunca se desarrollan en el pleón, donde la pleura de tamaño considerable se observa en lugar de las coxas (Hessler, 1969). Los isópodos son considerados como los peracáridos filogenéticamente más avanzados; son fáciles de capturar en el campo porque tienen un cuerpo más suave que puede llegar a estar curvado lateralmente. Los tanaidáceos se parecen a los isópodos y alguna vez estuvieron clasificados en el mismo orden, pero son solamente cercanos filogenéticamente (Schultz, 1969).

Los ancestros de los Peracarida

Casi todos los grandes grupos de Peracarida cuentan con un registro fósil que se remonta al Carbonífero. Los extintos Pygocephalomorpha son un elemento faunístico común en

ambientes marinos superficiales dulces del Carbonífero y el Pérmico. Se ha sugerido que son cercanos los Lophogastridae y Mysidaceae actuales. Los Lophogastridae están representados por material fósil a partir del Carbonífero, mientras que fósiles jurásicos se han atribuido a los Mysidaceae. Los primeros isópodos marinos son del Pensilvánico Medio, e invaden el agua dulce en la transición del Pérmico al Triásico, aunque su llegada al medio terrestre ha sido difícil de fechar. Pruebas indirectas, consistentes en decápodos deformes, indican que los isópodos parásitos ya infectaban a otros crustáceos desde el Mesozoico Medio. Las deformidades de estos decápodos del Jurásico se parecen mucho a las que causan los isópodos parásitos actuales. Fósiles del Carbonífero demuestran la presencia de los Spelaeogriphacea, Tanaidaceae y Cumaceae (Lange y Schram, 2004). Los Amphipoda no tienen registros paleozoicos ni mesozoicos (Schram, 1986). Sin embargo, los anfípodos deben tener su origen con toda probabilidad, en el Paleozoico Superior (Barnard y Karaman, 1983). El anfípodo más antiguo que se conoce está encapsulado en ámbar báltico del Eoceno (Lange y Schram, 2004). El hecho de que fósiles de anfípodos se reporten principalmente en Europa (Schram, 1986), es más indicativo de el lugar donde se encuentran los paleontólogos que los estudian, más que del lugar donde se conservaron (Lange y Schram, 2004).

Protoginia y protandria en los Peracarida

El cambio de sexo ocurre en un pequeño porcentaje de especies en la naturaleza. La protandria (cambio de macho a hembra), y la protoginia (cambio de hembra a macho) están bien documentadas en diversos taxa animales y de plantas (Ghiselin, 1969; Policansky, 1982). En los crustáceos, el cambio de sexo predominante es la protandria, y consiste en alrededor del 82 % del hermafroditismo secuencial. La protandria está reportada para las Clases Cirripedia y Copepoda, y dentro de Malacostraca, en nueve familias de Decapoda,

dos familias de Amphipoda, y cuatro familias de Isopoda. Se ha observado la protoginia en cinco especies de tanaidáceos y cuatro de isópodos; sin embargo, la protoginia y la protandria tuvieron un desarrollo independiente en diversos tiempos en el Subphylum Crustacea (Brook *et al.*, 1994). Cuando las hembras incrementan su fecundidad con el tamaño y la edad, la protandria puede ser una ventaja, pero en los machos la maduración es independiente del tamaño (Warner, 1975; 1988).

Los isópodos son el único orden dentro del subphylum Crustacea, en el cual ocurren la protoginia y la protandria, y ofrecen una oportunidad para comparar especies relativamente cercanas que exhiben ambas formas de hermafroditismo secuencial. En los isópodos marinos, la protoginia puede estar restringida a formas de vida libres (Legrand y Juchalt, 1963; Burbank y Burbank, 1974; Buss e Iverson, 1981), en contraste con la protandria que ocurre primariamente dentro de los subordenes parásitos como Epicarida y Flabellifera (Brusca, 1981).

Tafonomía de los Peracarida

Los procesos tafonómicos de crustáceos decápodos y estomatópodos, han sido estudiados por décadas (Schäfer, 1972; Allison, 1986; Bishop, 1986; Plotnick, 1986; Plotnick *et al.*, 1988; Briggs y Kear, 1994; Hof y Briggs, 1997; Stankiewicz y Briggs, 2001, entre otros). En contraste, se carece de estudios acerca de la fosilización potencial de los crustáceos peracáridos.

Los estudios de los experimentos con decápodos sirven como una aproximación acerca de los procesos que afectan la preservación de los crustáceos peracáridos. En el suave suelo marino, las partes no mineralizadas de la cutícula y de otras partes se descomponen en pocos días (Allison, 1986; Plotnick, 1986) y dentro de pocas semanas, las partes esclerotizadas de la cutícula se llegan a descalcificar, por lo tanto se reblandecen (Plotnick,

1986). Es posible que ocurra transporte sin la completa destrucción de los restos, dentro de los primeros días (Allison, 1986). Durante este periodo, los excavadores y la actividad de la fauna son los primeros responsables de la destrucción de los restos (Bishop, 1986; Plotnick, 1986; Plotnick *et al.*, 1988). El oxígeno deficiente del fondo marino favorece la preservación de los crustáceos fósiles por la reducción de un porcentaje de la bioturbación de los organismos excavadores (Bishop, 1986; Plotnick, 1986; Plotnick *et al.*, 1988). También la diagénesis temprana permite la mineralización de los restos, esto asegura la reducción de microambientes (Allison, 1988).

Los crustáceos peracáridos, por su delgada y frágil cutícula, son más susceptibles de los procesos bioestratinómicos, especialmente en regímenes hidrodinámicos de alta energía, en los que los restos de decápodos pueden preservarse, pero los restos de los peracáridos son destruidos. En la transición de las asociaciones de vida a la tafocenosis, se pasa a un rango de menor dominancia en los peracarida.

Utilizando como modelo los factores ambientales que actualmente regulan las tasas proporcionales de decápodos-peracáridos, la dominancia de peracaridos sobre decápodos se debería reflejar en el registro fósil; sin embargo, hay que considerar dos importantes filtros.

Filtro ecológico: Los crustáceos peracáridos están grandemente excluidos de los ambientes de transición en donde dominan los crustáceos decápodos. Además, las poblaciones de peracáridos no pueden sobrevivir y restablecerse en ambientes con temporadas de anoxia (ambientes poiquilairóbicos), en donde solo se encuentran crustáceos decápodos.

Filtro tafonómico: Los crustáceos peracáridos son sensibles a los procesos tafonómicos, como el retrabajo físico del sedimento y la actividad de los organismos excavadores en el sedimento, especialmente cuando actúa sobre ellos la fauna de mayor tamaño.

El escenario fosilífero para la preservación de la predominancia original de la comunidad de peracáridos, requiere condiciones deposicionales específicas: un ambiente de baja energía con muy bajos grados de bioturbación, y al mismo tiempo de la ausencia de periodos de anoxia (Etter, 2004a). El registro fósil de los tanaidáceos puede ser una herramienta tafonómica importante. La mayoría de los tanaidáceos, tanto fósiles como actuales, son muy pequeños; sin embargo, hay algunas especies que alcanzan más de 20 mm (75 mm en *Gigantasepseudes maximus*, especie actual y más de 30 mm para el fósil *Cretitanais giganteus* (Gamô 1984; Schram *et al.* 1986). La mayoría de las especies miden menos de 10 mm (Gutu y Sieg 1999).

Los tanaidáceos se encuentran principalmente en sedimentos arcillosos (Malzahn, 1965; Etter, 1988). Los fósiles de la localidad El Espinal se encuentran en capas delgadas de arcilla. Como consecuencia de esto, los delicados fósiles son destruidos y solo se pueden encontrar en exposiciones recientes o por medio de excavaciones recientes, aunque la fosilización de los tanaidáceos es potencialmente alta (Etter, 2004b).

La mayoría de las especies extintas eran endobentónicas, vivían en sedimentos finos y arcillosos, donde abundan detritos que sirven de alimento. Algunos organismos permanecen en galerías (Gutu y Sieg, 1999). Además, hay especies tolerantes que pueden preferir el bajo oxígeno que se encuentra en el fondo acuático (Holdich y Jones, 1983). Por lo tanto, se encuentran en un ambiente reducido de bioturbación (Savdra y Bottjer, 1991; Wingall, 1994; Allison *et al.*, 1995). Estas son condiciones ideales para iniciar la fosilización y proporciona la posibilidad de utilizar a los tanaidáceos como herramienta para comprender los procesos tafonómicos (Etter, 2004b). Los tanaidáceos tienen un ciclo de vida muy peculiar con importantes consecuencias paleoecológicas. No cuentan con una larva planctónica, en su lugar las hembras inseminadas portan los embriones en el marsupio, del

cual son expulsados los tanidáceos juveniles (Schram, 1986; Gutu y Sieg, 1999). El juvenil es expulsado del marsupio e inmediatamente coloniza las galerías de sus padres. Su desempeño al nadar es escaso y su dispersión es muy lenta (Boesch y Rabalais, 1991). Si bien la mayoría de las especies de tanaidáceos extintos son tolerantes a los niveles de oxígeno bajo en el fondo acuático, son muy sensibles a la anóxia. Cuando el fondo marino llega a estar completamente desprovisto de oxígeno disuelto, en unos pocos días la población de tanaidáceos es completamente erradicada (Etter, 2004b). El umbral para la extinción local de los tanaidáceos es debajo de, 0.1 ml O₂/l, estas son condiciones hipóxicas. Debido a su lenta dispersión, la repoblación en una cuenca sedimentaria con condiciones de hipóxia a anóxia requiere de cientos a miles de años (Boesch y Rabalais, 1991). La presencia de los tanaidáceos es un claro indicativo de condiciones disóxicas. Estos animales al igual que otros artrópodos, no pueden sobrevivir permanentemente en condiciones ambientales anóxicas (Zebe, 1991). Cuando los ambientes bentónicos están mejor oxigenados, se intensifica la bioturbación lo que minimiza las oportunidades de fosilización de los crustáceos pequeños. Por otro lado, la experiencia anóxica elimina la supervivencia de los tanaidáceos (Etter, 2004a). Todo esto muestra que una buena preservación en las arcillas es consecuencia de una baja oxigenación y de un largo rango de sedimentación (Etter, 1990, 1995, 1996).

Justificación

El presente trabajo constituye el primer reporte para México de tanaidáceos fósiles. En general, el registro fósil de los tanaidáceos es pobre, la importancia de este trabajo radica en que al igual que en los isópodos, podemos observar a detalle características fundamentales en la sistemática de estos como las partes bucales (mandíbula, maxilípedo, antena, anténula, quelas), dimorfismo sexual un poco más evidente que en el grupo de los isópodos, la gran

cantidad de tanaidáceos que superan por mucho a las dos familias de isópodos fósiles que representan horizontes de mortandad masiva. Existen reportes en isópodos actuales y para una especie fósil, donde se observaron unas estructuras denominadas dermolitos que sirven para el almacenamiento de minerales, estos dermolitos habían sido observados anteriormente en los isópodos de el Espinal (Serrano, 2008), sin embargo, se contaba con muy pocos ejemplares que los presentaban y al principio se pensó que eran unos huecos en los cuerpos que habían sido rellenos de mineral. La cutícula de los crustáceos, para adquirir una mayor dureza, requiere de los minerales del medio y para ello las cutículas de los crustáceos presentan ciertas características propias de algunos grupos.

OBJETIVOS

- Realizar la sistemática paleontológica de los tanaidáceos del Espinal.
- Realizar nuevas observaciones a la morfología de los isópodos del Espinal.
- Observar la cutícula de los isópodos y tratar de dilucidar porque en los isópodos cirolánidos no se observa la estructura panaloide.
- Determinar porque los tanaidáceos ya no se observan en los niveles donde la población esta representada en su mayoría por isópodos.

ANTECEDENTES

Los reportes formales de fauna para la canteras del Espinal incluyen hasta el momento un gasterópodo (*Perissoptera sp.*), una larva de odonato (*Zygoptera*), un hemíptero (?Belostomatidae), un decápodo (*Palinurus palaciosi*), un pagúrido (*Roemerus robustus*) y el pez clupeomorfo *Triplomystus applegatei*, cuyo género se encuentra también reportado para el Cenomaniano de Namoura, Líbano, correspondiente al antiguo Mar de Tethys (Ovalles-Damian, 2004; Alvarado-Ortega y Ovalles-Damián, 2008). Dentro de los macrofósiles más abundantes están los tanaidáceos, que se encuentran en algunas capas

delgadas de caliza dolomítica. La presencia de elementos terrestres y elementos de agua dulce sugieren un ambiente estuarino, con aporte de agua dulce. El tipo de tanaidáceos sugiere también condiciones salobres (Vega *et al.*, 2003). Vega y colaboradores (2006), reportan la presencia del cangrejo ermitaño *Roemerus robustus* Bishop (1983), una larva de odonato, un hemíptero acuático y bivalvos (Fig. 1).

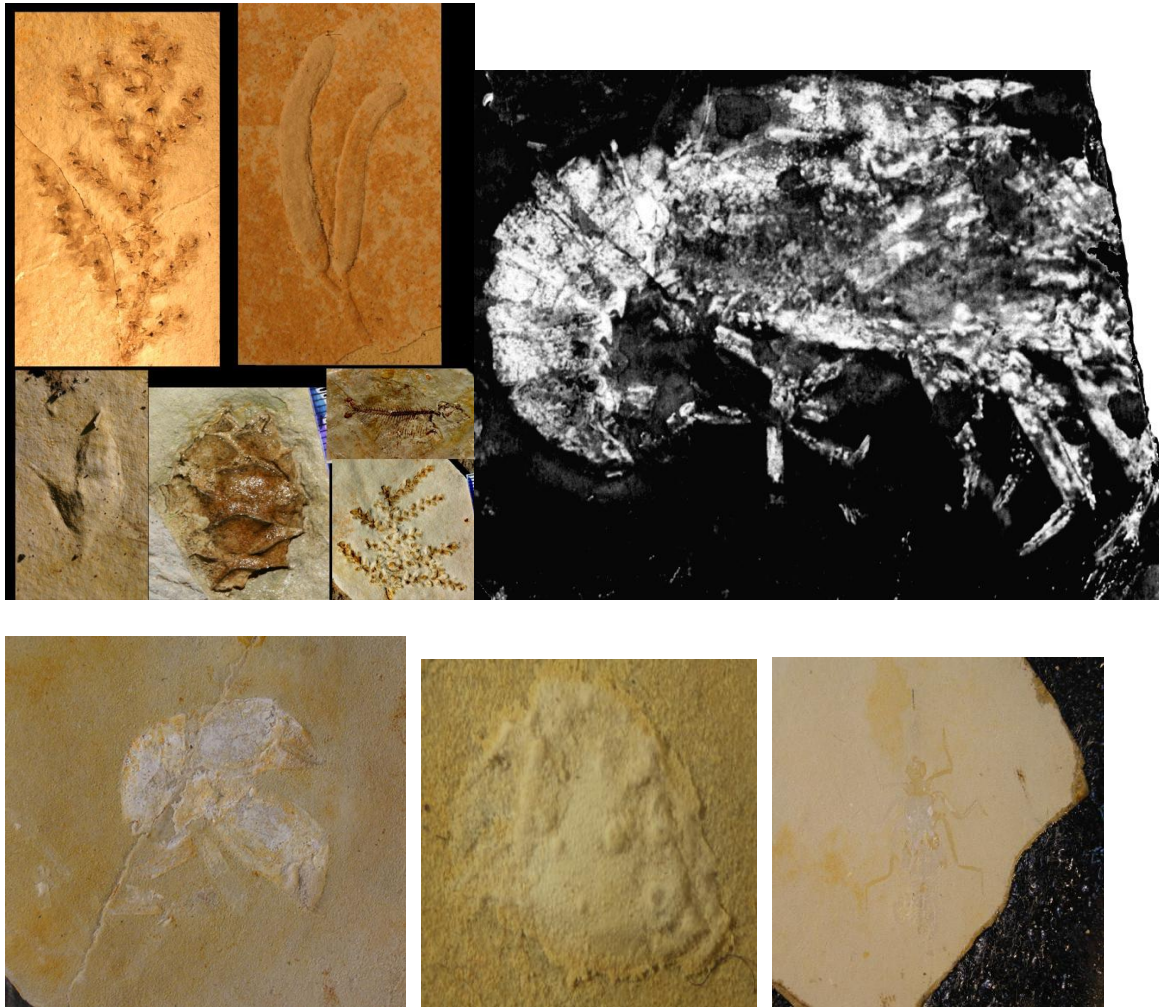


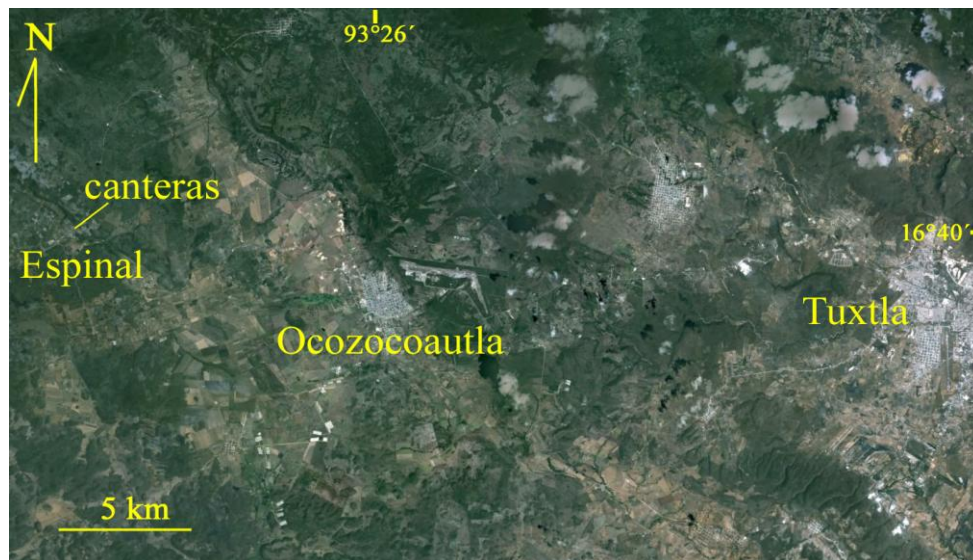


Figura 1. Fauna y flora del Espinal, Albiano, Formación Sierra Madre, Chiapas.

AREA DE ESTUDIO

-Ubicación

La cantera El Espinal se localiza a 45 km al oeste de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, en las coordenadas longitud $93^{\circ} 23' 97''$ W y latitud $16^{\circ}41'1''$ N (Fig. 2).



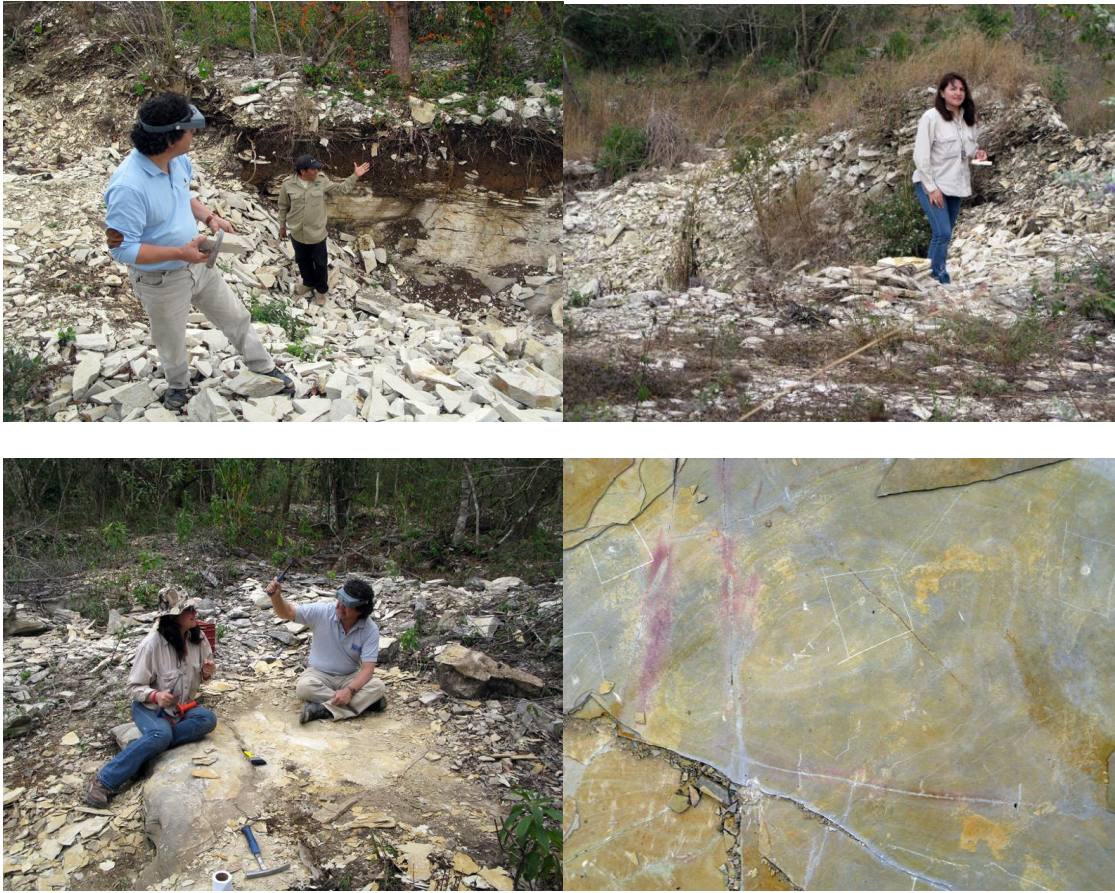


Figura 2. a) Imagen satelital de la localización de El Espinal. b) Fotografías de las canteras de El Espinal.

Estratigrafía

La cantera El Espinal se ubica estratigráficamente en la parte inferior de la Formación Sierra Madre, que fue descrita por Gutiérrez Gil (1956). Esta formación fue subdividida y estudiada en diversos miembros (Chubb, 1959; Sánchez-Montes de Oca, 1969; Zavala-Moreno, 1971; Castro-Mora *et al.*, 1975; Michaud, 1987; Quezada-Muñetón, 1987). La Formación Sierra Madre tiene un espesor de 2,590 m, a lo largo de los cuales se reconocen 21 litofacies (Steele y Waite, 1986). Las litofacies más inferiores corresponden al nivel estratigráfico de la cantera El Espinal (Vega *et al.*, 2006), definida como una brecha

dolomítica, que se localiza entre 700 y 650 m de la base de la Formación, la cual descansa de forma discontinua sobre el intervalo Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Formación San Ricardo (Fig. 3) . La parte más alta se encuentra cubierta discontinuamente por sedimentos del Campaniano-Maastrichtiano de la Formación Ocozocoautla. La edad sugerida para la totalidad de la Formación Sierra Madre es del Cretácico Inferior, a la porción inferior del Cretácico Superior, basado en los rudistas *Radiolites* sp., *Toucasia* sp., y *Caprina* sp. (Gutiérrez-Gil, 1956). La presencia de los foraminíferos béticos *Dicyclina schlumbergeri* y *Nummoloculina heimi*, sugieren una edad del Albiano superior al Cenomaniano (Sánchez-Montes de Oca, 1969). Sobre las capas que conforman el Espinal, se encuentran estratigráficamente en la la unidad litológica dos, la cual contiene los foraminíferos orbitolínidos *Cokinolinoides* sp. y *Simplorbitolina* sp., que indican una edad Aptiana-Albiana, así como *Nummoloculina heimi*, que ha sido reportada para el Albiano-Cenomaniano de México y Florida (Gutiérrez-Gil, 1956). En una sección cercana a El Espinal, se ha reportado la presencia del microfósil *Praechysalinida* sp. cf. *P. infracretacea* del Aptiano Superior-Albiano Inferior. De acuerdo con Vega y colaboradores (2006), la presencia del cangrejo ermitaño *Roemerus robustus* Bishop (1983), reportado para el Albiano Inferior de Texas, apoya la idea de una edad albiana para El Espinal (Serrano, 2008).

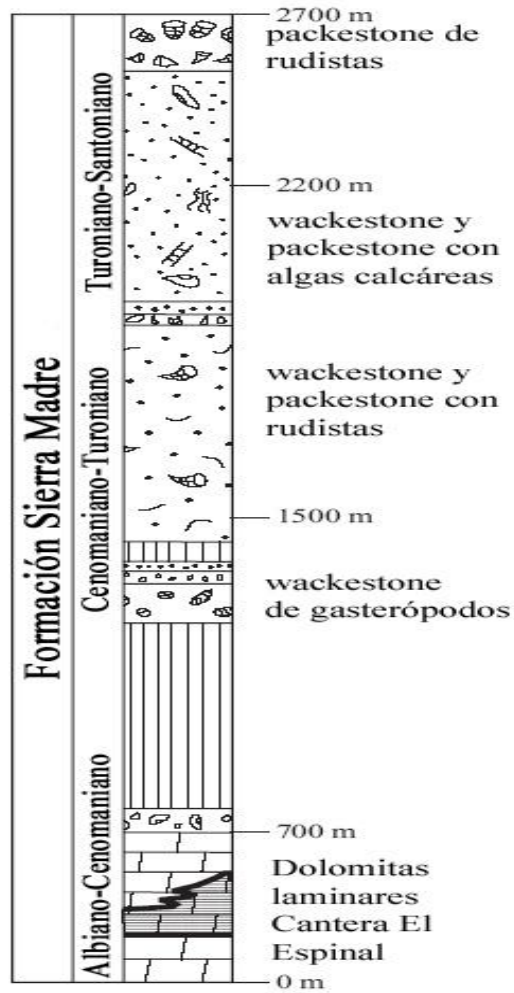


Figura 3. Sección estratigráfica de la Formación Sierra Madre (Tomado de Vega *et al.*, 2006).

Bravi y Grasino (1998a) describen dos localidades de una secuencia. En la primera localidad Plattenkalk en las Montañas Alburni al Sur de Italia asignada para el Albiano Medio, basados en análisis de microfósiles. En ésta se encuentran algunas plantas similares a las que encontramos en el Espinal, (coníferas como *Pagiophyllum* sp., *Podozamites?* sp. y

Bennettitales como *Zamites* sp., mientras que la macrofauna está representada por crustáceos: *Alburnia petinensis*, *Palinurus* sp., *Portunidae*) y peces: *Coelodus* sp., *Lepidotes* sp., *Trochanos* sp. y *Clupavus* sp. En su segundo trabajo acerca de esta secuencia, Bravi y Garassino (1998b) reportan para la localidad Plattenkalk del Cretácico Inferior (Albiano) de Pietraroia (Italia), una asociación fósil similar a la del Espinal y define el ambiente sedimentario como el de una laguna muy cercana a la costa, con eventual sedimentación de materiales lodosos, con materiales organogénicos mezclados (testas de foraminíferos, fragmentos de moluscos, espículas de esponjas). La localidad Plattenkalk que describen refleja condiciones particulares dentro de una plataforma carbonatada, caracterizada por la proximidad a la tierra, abajo del nivel del mar con un pobre intercambio con el mar abierto, pobre oxigenación, sedimentación cíclica, poca profundidad, frecuentemente cercana al límite de emersión. La fauna representada para esta localidad en Italia abarca elementos continentales como plantas Bennettitales (*Zamites* sp.) del Albiano Inferior y coníferas (*Brachyphyllum* sp.) del Albiano Inferior, un anfibio *Celtesaurus megacephalus*, una lagartija *Costasaurus rusconi*, el esfenodonte *Chonetes fitzingeri* y *Dermosaurus pietraroiae* y dos mesosquidos *Coelurosaurus*, así como los peces *Lepidotes* sp. y *Coelodus* sp. del Albiano Inferior; también se reportan microfósiles como: *Paracoskinolina tunesiana*, *Cribelopsis cfr. arnaudae*, *Ovalveolina reicheli*, *Praechrysalidina infracretacea*, *Sabaudia minuta*, miliólidos y textularidos del Albiano Temprano; *Bacinella irregularis*, *Pseudonummoloculina*, *Spiroloculina*, *Debarina hahounerensis*, *Sabaudia minuta* (Hofker), *Paracoskinolina tunesiana*, *Pseudotextulariella aff. scarsellai*, *Cuneolina aff. Laurentii* con una edad correspondiente al Albiano temprano; los vertebrados tienen una buena preservación, se encuentran articulados aunque en ocasiones se encuentran restos

incompletos o desarticulados, que evidencian que la cuenca carecía de corrientes fuertes y ocasionalmente momentos en los que había flujos turbidíticos. Muchos de los elementos y características descritos por Bravi y Garassino (1998b) se encuentran representados en El Espinal. Estos incluyen géneros similares de plantas, así como la presencia de peces y algunos elementos terrestres, y el tipo de ambiente de laguna costera, con baja oxigenación, periodos de anoxia, poca o casi nula bioturbación excepto por los periodos de corrientes de turbidez. Sin embargo, los crustáceos *Micropenaeus tenuirostris*, *Parvocaris samnítica*, *Huxleycaris beneventana* que se encontraron en esta localidad son diferentes de los del Espinal, aunque todos son de edad Albiana temprano; la edad de la localidad se encuentra soportada por los foraminíferos antes mencionados, cuya edad es del Albiano. Durante el trabajo de campo en el Espinal, se levantaron columnas estratigráficas (Fig. 4), en las cuales se observó que hay una ciclicidad más o menos constante, lo que significa que la sedimentación se dio de manera regular, con estratificación paralela. Se observó la sucesión de dolomitas y arcillas, con presencia de cristales pseudomorfos y cristales de yeso, que indican periodos de desecación en un ambiente somero, así como la presencia de Ca y Mg. En el corte lateral de las secuencias se observan depósitos de tormenta, que evidencian grandes aportes de lodo; se observa la ciclicidad, además de la evidencia de periodos de depósito de materia orgánica (laminas oscuras) y periodos sin depósito de materia orgánica (laminas blancas) (Fig. 5).

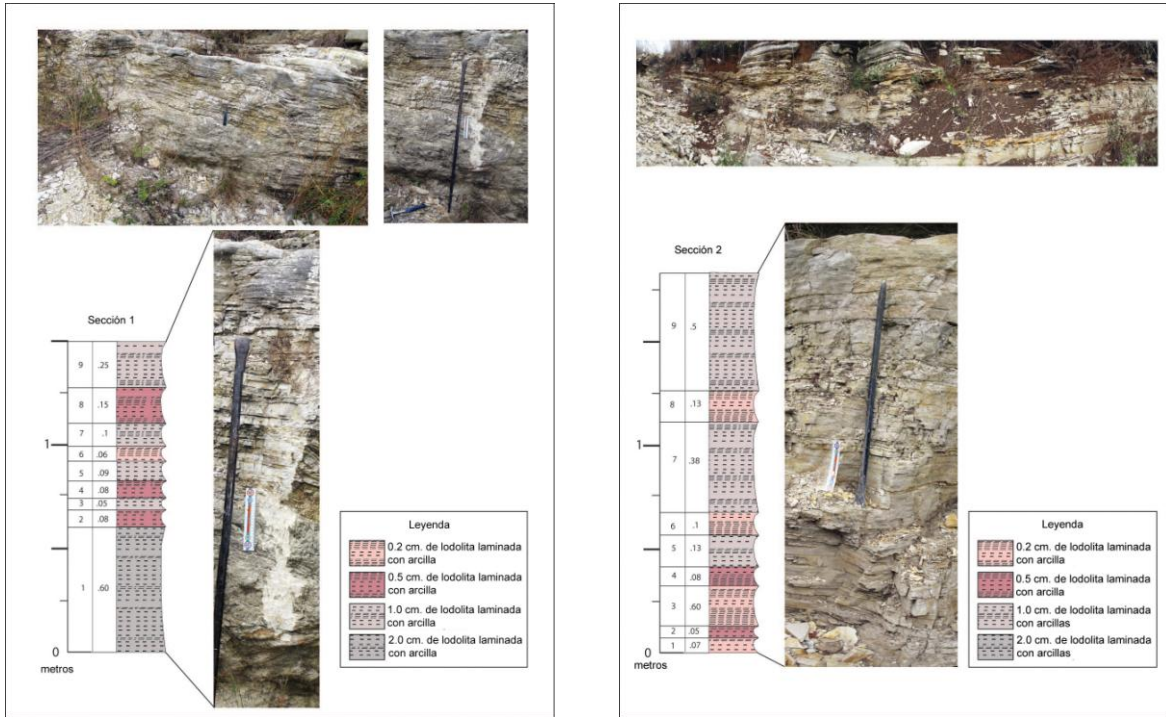


Figura 4. Secciones estratigráficas de dos canteras en el área del Espinal.

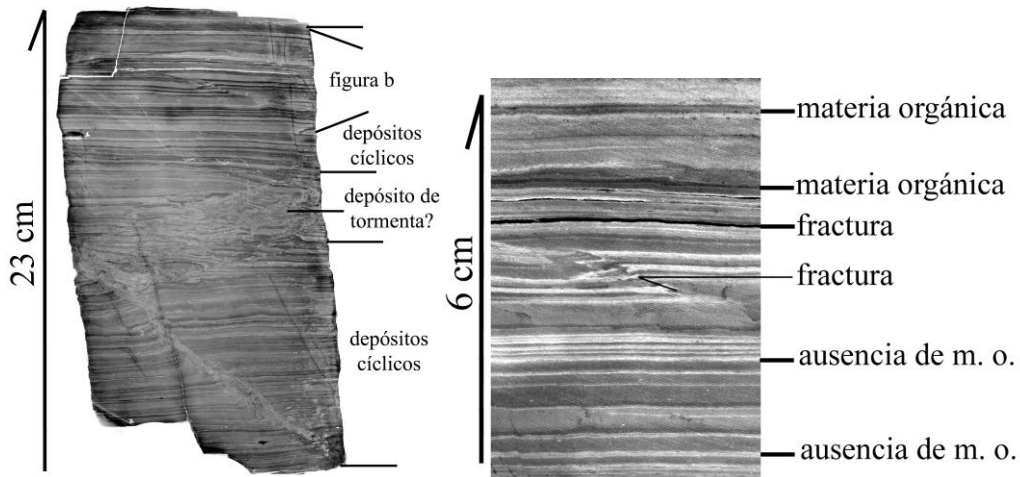


Figura 5. Sección pulida de una secuencia cíclica de depositación en el Espinal. a) Corte horizontal de un bloque tomado de la segunda cantera de El Espinal mostrando los depósitos cíclicos y depósitos de tormenta. b) Acercamiento del bloque anterior mostrando el depósito de materia orgánica, los periodos con ausencia de materia orgánica (m. o.) y la presencia de fracturas.

El ambiente que se deduce de esta información sería una laguna costera. Como resultado del estudio mediante difracción de rayos X (XRD), al que fueron sometidas algunas muestras, se observó un elevado contenido de hierro en forma de anquerita, que es un carbonato de hierro, la anquerita $\text{Ca (Fe Mg Mn) (CO)}_2$, es un tipo de dolomita que se deposita en medios donde hay bajos niveles de oxígeno y cercanos al continente (con aporte de sedimentos del continente).

Materiales y métodos

Se realizaron cuatro salidas al campo entre el 2006 y el 2010 para el reconocimiento de la localidad, recolecta de material, que se sumó al material ya existente, producto de otras salidas al campo a la misma localidad por parte de otros equipos de trabajo. Se llevó a cabo una constante revisión bibliográfica de algunos de los isópodos y tanaidáceos fósiles descritos más recientes de manera formal, para agregar los datos que aportan a la bibliografía con que ya se cuenta. El material nuevo revisado fue dividido en: los isópodos (*Sphaeromatidae* y *Cirolanidae*), estos ejemplares fueron observados al microscopio, se hicieron anotaciones para registrar cualquier variación u observación diferente a lo reportado en trabajos previos (Serrano, 2008), algunos fueron fotografiados, todos fueron enumerados y registrados. Los tanaidáceos se observaron al microscopio, algunos ejemplares fueron fotografiados, ya sea en seco o mojado, para su observación detallada; se hicieron acercamientos para resaltar algunas estructuras o características importantes y las fotos fueron procesadas para resaltar estructuras, como las partes bucales, las antenas 1 y 2, pereopodos, etc. Se hicieron esquemas de las partes bucales de los tanaidáceos. Se realizaron nuevas observaciones acerca de la cutícula de los isópodos.

Los ejemplares fósiles serán depositados en la colección del Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera, (SMAHN), Chiapas. Durante el trabajo de campo, se levantaron dos

columnas estratigráficas para observar los sedimentos y documentar las secuencias. Se recolectó material nuevo, obteniéndose muestras *in situ* de los organismos fósiles y se hizo un levantando de capas. Se tomaron muestras para ser analizadas por difracción de rayos X y otras fueron cortadas para observar estructuras sedimentarias.

RESULTADOS

Orden Tanaidaceae

Los tanaidacea son un orden de malacostráceos peracáridos, exclusivamente bentónicos. Los tanaidáceos incluyen tres subordenes (Apsedomorpha, Neotanaidomorpha y Tanaidomorpha) y un suborden extinto (Anthracocaridomorpha), 21 familias y cerca de 700 especies. La mayoría de las especies son marinas, pero se conocen unas pocas salobres. Las especies que están reportadas para agua dulce muestran un comportamiento eurihalino. No hay tanaidáceos estrictamente de agua dulce (Dojiri y Sieg, 1997). Filogenéticamente el orden tanaidaceae está más relacionado con el orden Isopoda (Siewing, 1953; Fryer, 1964; Sieg, 1983a), sin embargo Walting (1981) lo considera como un taxón hermano de Cumacea.

La forma general de los tanaidomorfos se caracteriza por un cuerpo cilíndrico, mientras que los apseudomorfos están dorsoventralmente deprimidos (Dojiri y Sieg, 1997). Las superficies del cuerpo, o de los somitos, se describen de acuerdo con Lang (1968): tergal y esternal son sinónimos con dorsal y ventral, respectivamente y rostral y caudal son sinónimos de anterior y posterior, respectivamente (Fig. 6). El rango de longitud total del cuerpo es de 1 a 31 mm, y siempre está constituido de tres tagmas, de los cuales el primero es el cefalotórax que está formado por la fusión del cefalón con los dos primeros toracómeros. Un cefalotorax pequeño encierra la cámara branquial, ocho apéndices, siete de los cuales son pareados y están adheridos a esta región: antena 1 (anténula), antena 2

(antena), labrum (no pareado), mandíbulas, maxila 1(maxilulas), maxila 2 (maxila), maxilípedo (toracópodo 1) y quelípedo (toracopodo 2) (Fig. 7). El resto de los toracómeros libres se denominan pereionites (o pereiómeros), cada uno de los cuales tiene articulado un par de patas caminadoras pereiópodos o tracópodos y colectivamente forman el segundo tagma o pereon. Solo el primer par tiene exopoditos.

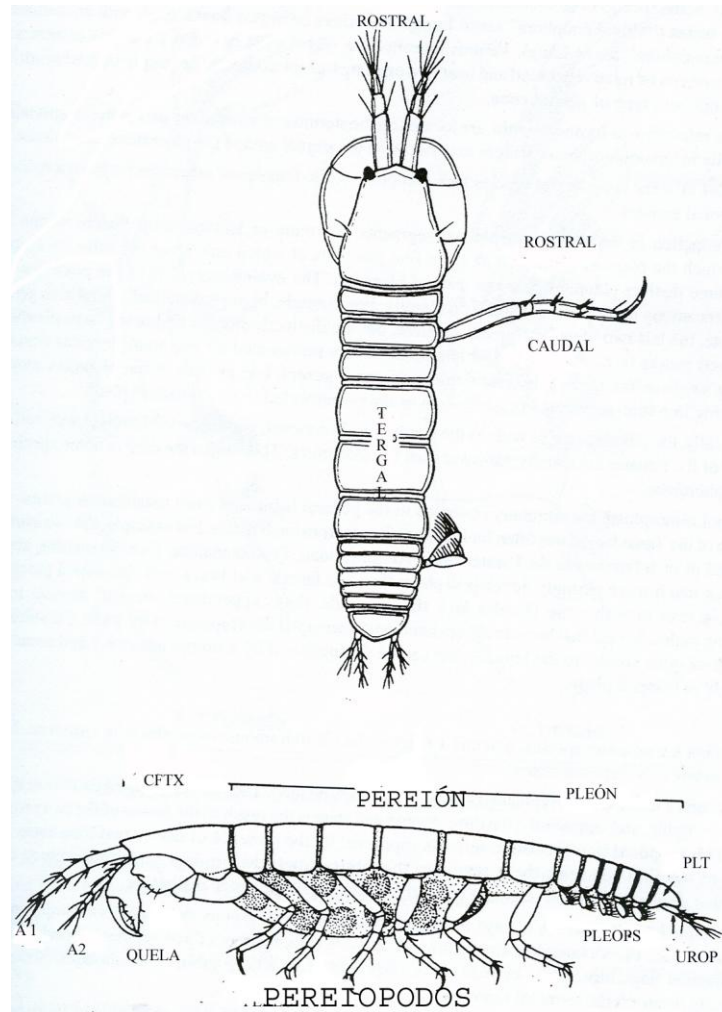


Figura 6. Esquema mostrando la morfología general de un tanaidomorfo, arriba en posición dorsal; abajo posición lateral mostrando, cefalotórax CFTX, pereión, pleón, pleotelson PLT, anténula A1, antena A2, quela, pereiópodos, pleópodos PLEOPS, urópodos UROP y el marsupio (Modificado de Dojiri y Sieg, 1997).

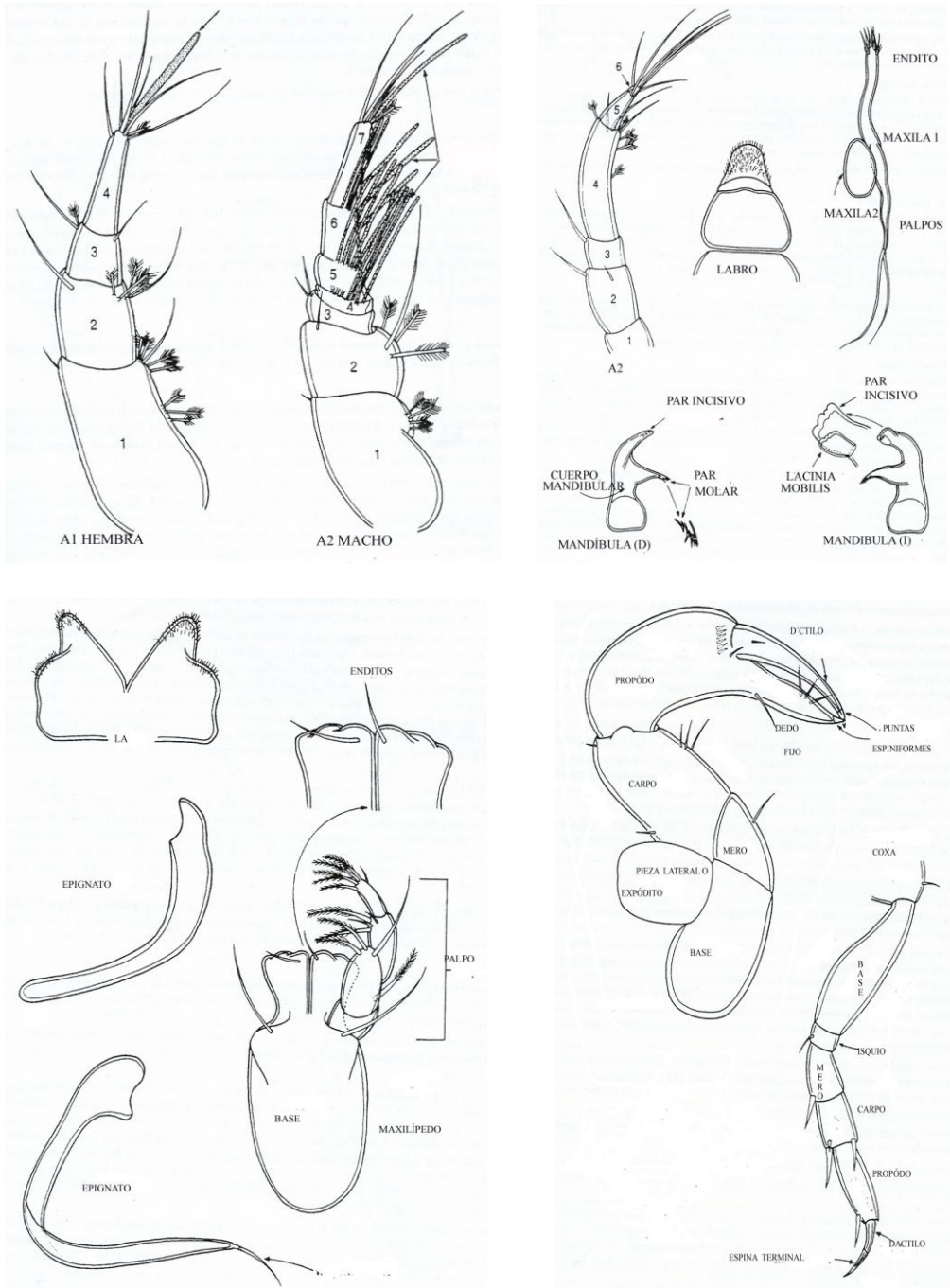


Figura 7. Nomenclatura de partes de un tanaidaceo. A1 anténula hembra, A2 anténula de macho, A2 antena, labro, maxila 1, maxila 2, mandíbula (D) derecha, mandíbula (I) izquierda, LA labio, maxilípedo, epignato, quelípedo y pereiópodo (Modificado de Dojiri y Sieg, 1997).

El siguiente tagma es el abdomen o pleón que está predominantemente formado por seis somitos, compuesto por cinco pleonitas y un pleotelson. Algunas veces las pleonitas están

reducidas en número o están totalmente fusionadas con el pleotelson; cada pleonita tiene un par de pleópodos birrameos, aunque estos pueden o no estar presentes. Usualmente solo el último somito aunque estos pueden o no estar presentes. Usualmente solo el último somito abdominal está fusionado con el telson, formando el pleotelson. Los apéndices del pleotelson, pleopodos y los urópodos, pueden ser filariformes o estiliformes (Fig. 8) (Dojiri y Sieg, 1997).

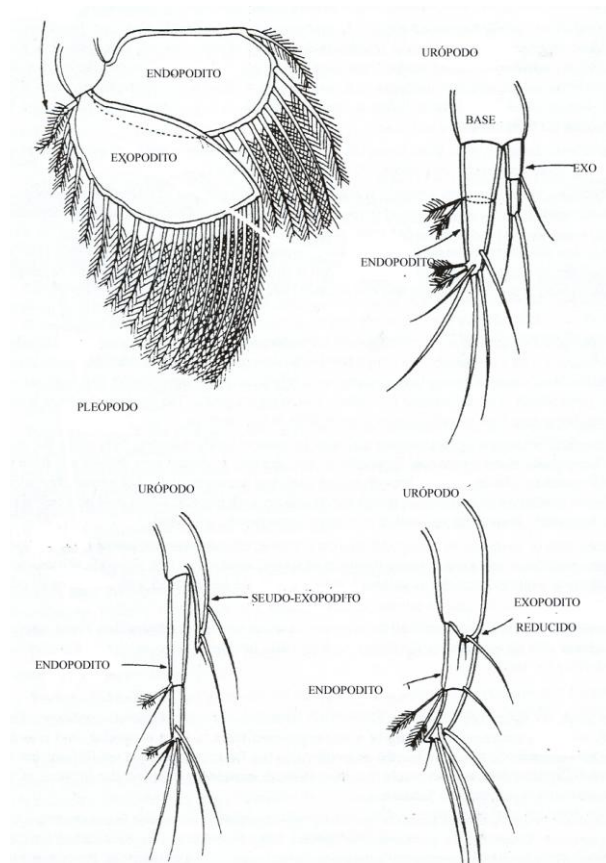


Figura 8. Representación general de los pleópodos y urópodos de un tanaidomorfo (Modificado de Dojiri y Sieg, 1997).

Ecología de los Tanaidacea

Los tanaidáceos normalmente construyen tubos de hilos de seda, producidos por glándulas que tienen en la punta dactilar del tercer pereiópodo. Durante la construcción, heces y

detritos se adhieren a las sedas. Estos tubos se pueden encontrar en el sedimento, entre las algas, hidroides y esponjas. La presencia de estos tubos en el sedimento fino puede reducir la erosión, dando como resultado un fondo arenoso estable. Cuando construyen un nuevo tubo, los juveniles barrenan la pared del tubo materno y construyen cerca el propio (Bükle-Ramirez, 1965). Por lo tanto, los tanaidáceos tienen una distribución irregular con alta densidad poblacional. Consecuentemente son parte importante de la cadena alimenticia dentro de los ecosistemas marinos: sirven de alimento a poliquetos, anfípodos, decápodos, peces y algunas aves marinas. Análisis del contenido en estómago e intestino indican que los tanaidáceos son usualmente escavadores y detritívoros, sin embargo algunos pueden ser carnívoros rapaces. Su alimento normalmente consiste de detritos o pequeñas algas, principalmente diatomeas (Dojiri y Sieg, 1997). Aunque pueden ocasionalmente alimentarse de nemátodos y copépodos harpaticoides (Feller, 1978). Solo los Kalliapseudes son filtradores (Lang, 1956) como se infiere por la seta que presentan en el maxilipodo y quelipodo (Sieg, 1984). Se conoce poco respecto a la preferencia de hábitat pero hay indicadores que sugieren que algunas familias ocurren con más o menos regularidad en distintos hábitats. Por ejemplo, Tanaidae son comunes en las carpetas algales y entre los filamentos de las carpetas se encuentra bastante sedimento en el que prosperan los Paratanaidae, sin embargo son más comunes en el piso arenoso. En la arena más o menos gruesa con alto porcentaje de lodo miembros de las familias Leptognathiinae y Pseudotanaidae pueden llegar a encontrarse (Dojiri y Sieg, 1997).

Características sexuales y reproductivas de Tanaidacea

El dimorfismo sexual es común, pero se presenta solo cuando está acompañado de hermafroditismo, protoginia y posiblemente protandria. Las hembras producen varios sacos embrionarios. El desarrollo de los embriones se lleva a cabo dentro del marsupio y el

desarrollo post- marsupial no está entendido completamente. En todos los casos, el desarrollo es directo y no hay estado plantónico larval. Después de la fertilización, el embrión está contenido dentro del saco embrionario y ocurren cambios para llegar al primer estadio post-embionario (manca I) sin una muda, el último par de pereiópodos y todos los pleopodos no han terminado de desarrollarse. En el segundo estadio (manca II), estos apéndices tienen un desarrollo rudimentario. Los estadios manca se distinguen del adulto por el tamaño de sus pereionites que son proporcionalmente más pequeños. El siguiente estadio se llama neutro y representa la preparación de un macho/hembra, que seguirá para convertirse en un adulto, las hembras adultas son parecidas a estos, pero son diferentes de los machos adultos; tienen las partes bucales reducidas y el ano cerrado (Dojiri y Sieg, 1997). Los apseudomorfos son probablemente todos primariamente gonocóricos (Sieg, 1984a). El subsiguiente desarrollo post-embionario se ha estudiado en *Pagurapseudes largoensis* Messing (1979). El dimorfismo sexual entre los miembros de este suborden es solo pobremente desarrollado, y está reflejado en la reducción de la primera antena y el quelípodo. Por otro lado, miembros de *Tanaidomorpha* presentan una gran variedad de vías de desarrollo post- marsupial. Un tipo de desarrollo gonocórico similar al que se observa en *Apseudomorpha* se ha reportado en un taxa plesiomórfico de *Tanaidomorpha* (*Tanaidae*). La reducción de partes bucales en la fase de macho implica algunas veces un desarrollo complicado de la fase pos-marsupial, que se expresa por la presencia de cuatro diferentes tipos de machos (*Leptocheliidae*). Los machos secundarios se caracterizan por un acentuado dimorfismo, representado por el desarrollo de unos quelípedos muy grandes, así como una primera antena totalmente diferente. Las familias que son mayormente gonocóricas son apomórficas, como *Anarthruridae*, *Pseudotanaidae* y otras, pero el macho solitario está adaptado para buscar a la hembra (macho nadador). Sin embargo, si los

machos no se desarrollan en algunos taxa, la partenogénesis es el modo de reproducción en ellos. El dimorfismo sexual y la protoginia son comunes en este suborden (Dojiri y Sieg, 1997).

Biogeografía de los Tanaidacea

Los tanaidáceos son prácticamente cosmopolitas, aunque no se les ha reportado de la parte baja de la zona intertidal a la zona hadal (cerca de 8,000 m de profundidad). Este orden no se conoce bien en las aguas tropicales y en los mares profundos, debido a que no ha sido extensamente estudiado en estas regiones; sin embargo, puede estar bien representado en el mar profundo (Holdich y Bird, 1985; Sieg, 1983, 1984). Los tanaidáceos no son muy diversos en aguas someras, las pocas especies que se presentan en una localidad específica pueden contener abundantes individuos (Barnard, 1970). Al igual que en otros peracáridos, los tanaidáceos muestran un incremento en la diversidad de especies con el incremento en la profundidad (Hessler *et al.*, 1979). De acuerdo con Wolf (1977), los tanaidáceos comprenden más del 19% de la macrofauna bentónica a 5,000 m de profundidad en estudios ecológicos de las profundidades marinas y es el segundo orden de peracáridos más importante, después de los anfípodos. Las aguas someras del hemisferio Sur, específicamente alrededor de la Antártida, se ha sugerido como el centro evolutivo para este orden (Sieg, 1986). Un gran número de familias y géneros de tanaidáceos endémicos dan sustento a esta idea. La distribución de tanaidáceos entre las zonas templadas de las regiones del Atlántico Norte y el Pacífico Norte es muy diferente. Los tanaidáceos del Atlántico Norte están más estudiados en relación con los del Pacífico Norte, lo que marca la gran diferencia entre estas dos áreas, las diferencias entre estas puede no ser real. La fauna de tanaidáceos en las zonas templadas de la región sur se conoce poco, especialmente en Sudamérica y Nueva Zelanda, comparada con otras zonas zoogeográficas. La escasa

información en zonas templadas sugieren que de las aguas del norte de los océanos Pacífico y Atlántico comparten una composición similar con los cuerpos de agua tropicales cálidos de la región Sur. Las cálidas aguas de las áreas trópicas de el Atlántico, Indico, Indo-Pacífico oeste y subregiones zoogeográficas del Pacífico, son más diversas que en las zonas templadas del Norte y del Sur y son diferentes cada una, estas se caracterizan por una composición independiente de especies. En contraste, los isópodos, anfípodos y tanaidáceos pueden tener un gran número de especies dentro de los trópicos. La subregión tropical del Atlántico tiene más diversidad de tanaidáceos que la subregión tropical del Pacífico. La fauna de tanaidáceos de la región del Atlántico tropical incluye el Mar Caribe, Golfo de México y el Mar Mediterráneo, al parecer tienen una relación más cercana que con los trópicos de las áreas tropicales de los océanos Indico y Pacífico. El Indo-Pacífico-Oeste comparte algunas especies con los Océanos Pacífico e Indico, un resultado consistente con su posición geográfica intermedia entre estos dos océanos. La familia Apseudidae tiene un rango batimétrico muy grande, se extiende de aguas someras (0-200 m) acercándose a los 6,000 m. La familia Neotanidae es la única dentro del suborden Neotanaidomorpha en el mar profundo. Las familias Tanaidae, Leptocheliidae y Paratanaidae son con algunas excepciones taxa de aguas someras. Otras familias como: Anarthruridae, Typhlotanaidae y Pseudotanaidae ocurren en un rango de aguas someras a las profundidades hadales (debajo de 6,000 m). La subfamilia Leptognathiinae de la familia Anarthruridae, exhibe una gran diversidad de especies de las profundidades batiales (200-2000 m), la cual decrece en las profundidades abisales y hadales (2.000-6,000 m). En general un relativo gran número de especies de tanaidáceos, contrario a lo observado en otros crustáceos, se observan dispersos en rangos de profundidades de aguas someras a las grandes profundidades marinas (Dojiri y Sieg, 1997).

El registro fósil de Tanaidacea

El registro fósil de los tanidáceos es modesto, abarca del Carbonífero Inferior al Cretácico (Schram *et al.*, 1986). En la tabla siguiente, se resume el registro fósil de este grupo de peracáridos.

ESPECIE	AUTOR	EDAD	LOCALIDAD
<i>Anthracocaris scotia</i>	(Peach 1882,) (Calman 1933,), (Schram 1979)	Carbonifero inferior	Escocia
<i>Cryptocaris hootchi</i>	Schram, 1974	Pensilvanico Medio	Illinois
<i>Ophthalmoseudes rhenanus</i>	(Malzahn, 1957), (Schram <i>et.al.</i> 1986)	Pérmico inferior	Alemania
<i>Niveotanais brunnensis</i>	Polz, 2005	Kimmeridiano Superior	Brunn al Sur de Alemania
<i>Eucryptocaris asherorum</i>	Schram, 1989.	Pensilvanico	Mazon Creek
<i>Ophthalmapseudes sp.</i>	Végh y Bachmayer, 1965.	Triásico	Hungría
<i>Ophthalmapseudes</i>	Malzahn 1965,	Jurásico Medio	Alemania

<i>friedericianus</i>	Förester 1966		
<i>Ophthalmapseudes acutirostris</i>	Sachariewa-Kowatschewa y Bachmayer, 1965	Jurásico Medio	Bulgaria
<i>Palaeotanais quenstedti</i>	Reiff, 1936	Jurásico Inferior	Alemania
<i>Ophthalmapseudes giganteus</i>	Malzahn, 1979	Cretácico inferior	Alemania
<i>Jurapseudes friedericianus</i>	Malzahn 1965 Etter, 1988	Aaleniano Inferior	Norte de Suiza
<i>Jurapseudes acutirostis</i>	Sachariewa-Kowatschewa y Bachmayer, 1965	Jurásico Medio	Bulgaria
<i>Carlclausus emersoni</i>	Schram et al .1986	Cretácico inferior	Alemania
<i>Cretitanais giganteus</i>	Schram et a.,l 1986	Hauteriviano	Hannover Alemania
<i>Opsideon gracilis</i>	Heer, 1865; Etter, 2004b	Jurásico Inferior	Alemania
<i>Alavatanais carabe</i>	Vonk y Schram,	Cretácico inferior	Formación Nograro,

	2007		España
--	------	--	--------

Paleontología Sistemática

Superclase Crustacea Pennant, 1777

Clase Malacostraca Latreille, 1802

Subclase Eumalacostraca Grobben, 1892

Superorden Peracarida Callman, 1904

Orden Tanaidacea Hansen, 1895

Suborden Apseudomopha Sieg, 1980

Superfamilia Apseudoidea 1814

Familia Apseudidae Leach, 1814

Género Apseudes?

Apseudes sp.

Figuras 9 - 12

Diagnosis. Cuerpo deprimido dorsoventralmente, cefalotórax rectangular y termina en un triangulo en la parte posterior, lóbulos oculares ovalados sin elementos visuales, pereiomeros 1 y 2 libres; pereiomeros 3-6 de la misma forma con diferentes tamaños, pleón formado por 5 pleómeros con pleuras bien desarrolladas más pleotelsón, urópodos birrameos y terminales, machos diconofóricos con quelas grandes.

Descripción. Cuerpo semi cilíndrico, dorsoventralmente aplanado. Cefalotórax rectangular, con la parte terminal triangular más grande que los tres primeros peronitos juntos. Lóbulos oculares ovalados con un borde más o menos grueso ubicados anterolateralmente en el

cefalotórax. Mandíbula izquierda masiva doblada con una cúspide triangular en el proceso incisivo y una cúspide triangular en el proceso molar y un ligero borde entre estas; mandíbula derecha robusta, comparada izquierda, sin palpo mandibular. Labio de forma trapezoidal invertido y colocado encima de las mandíbulas. Antena 1 tres veces más ancha que la antena 2 en su inicio, no se preservó el flagelo, el pedúnculo consta de cuatro segmentos el primero es rectangular $1/5$ de longitud del segundo segmento, el segundo es rectangular con el mismo ancho, el tercero es rectangular y tiene menor de la mitad del segundo de longitud y ligeramente menos ancho que el segundo, el tercero es rectangular mide menos de la mitad de la longitud del segundo y es ligeramente menos ancho, el cuarto es cuadrado con las esquinas redondeadas y mide la mitad de largo que el tercer segmento. Antena 2 es $1/3$ de ancho de la antena 1, y consta de cinco segmentos. El primero es rectangular, mide menos de dos veces el largo del segundo, el segundo es rectangular con los bordes redondeados y es tan ancho como el primero, el tercero y cuarto segmentos son iguales en tamaño y forma, son dos rectángulos y miden de ancho poco menos del segundo segmento y de largo los dos juntos miden un poco menos que el segundo segmento, el quinto segmento es cuadrado ligeramente más pequeño que el segmento anterior. Quelas masivas en los machos, cerradas casi formando un medio círculo grande que sobresale del cefalotórax, con un diente en la cara interna de la parte móvil, en las hembras las quelas son más delgadas y alargadas cerradas forman un ovalo más agudo con un deinte interno en la parte móvil. Pereonites, trapezoidales con los bordes redondeados, con una espina o tubérculo laterales, peronito 1 trapezoidal mide de largo un poco menos de la mitad del largo del cefalon, del mismo ancho del cefalon, peronito 2 del mismo largo del pereonito 1 ligeramente menos ancho que el pereonite 1; peronitos 3 ligeramente menos largo y anchos que el segundo segmento; peronito 5-4 ligeramente menos largos y anchos que el tercer

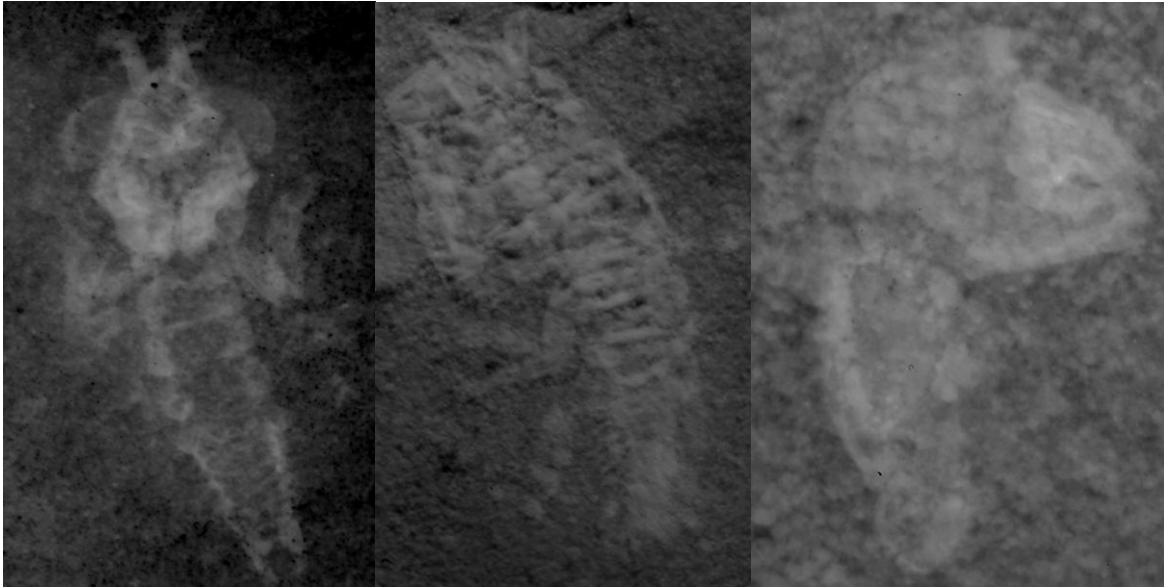
pereonito; sexto peronito ligeramente menos ancho que el quinto pereonito y ligeramente menos largo que el quinto pereonito; Pleón, cinco pleonites iguales ligeramente menos anchos que el 6° pereomero los cinco juntos de largo miden un poco menos que los pereomeros 5 y 6 juntos, con pleuras bien desarrolladas, prolongadas lateralmente con terminación espiniforme. Maxilípedo base del maxilípedo parcialmente fusionada, de forma ovalada, parte anterior plana con una ligera abertura en la parte media que lo divide en dos para formar los los enditos, de los cuales salen los palpos que están formados por los segmentos endopodales de los cuales el primero es el mero, rectangular con los bordes redondeados, un borde ligeramente más largo que otro, su longitud es un poco más de dos veces el carpo de ancho mide igual que el borde más alargado del carpo, el carpo de forma trapezoidal invertida cuya longitud mayor es un poco menos de la mitad del mero la longitud menor es la mitad de la longitud mayor; propodo rectangular con los bordes redondeados mide de largo un poco menos de dos veces el carpo. Pereópodo 1, base rectangular ligeramente más pequeño que los bordes laterales del perómero; isquio de forma ovalada, del ancho de la base, de largo un poco más de dos veces la base; rectangular, ligeramente menos ancho que el isquio del mismo largo; carpo triangular con los bordes redondeados, ligeramente menos largo y ancho que el mero; propódo de forma trapezoidal con la región proximal al dácilo cóncava, de ancho mide igual que el carpo, ligeramente menos largo que el carpo con dos espinas terminales en cada extremo; dácilo triangular, con la base en dirección a la punta terminal, con cinco espinas caudales, punta terminal triangular. Pleon en los machos ligeramente más largo que ancho, en las hembras ligeramente más ancho que largo, con cinco pleonites rectangulares de igual tamaño y con pleuras bien desarrolladas, el quinto pleonito se sobrelapa ligeramente con el borde anterior del pleotelson y las pleuras pueden observarse completamente abiertas o pueden caer

ligeramente hacia el pleotelson; pleo-telson triangular invertido ligeramente menos ancho que el pleón y de largo un poco menos de la mitad del mismo; urópodos laterales uniarticulados, con un protopodito triangular con los bordes redondeados que le da una apariencia rectangular al telson, el exopodito es ovalado un poco más alargado que la base o protopodito, el endopodito es ligeramente más largo que el exopodito y dos veces más ancho que el exopodito .

Observaciones. Se observan variaciones dentro de la población de tanaidáceos, hay algunos organismos de gran tamaño unos con quelas muy grandes y otros que presentan quelas más pequeñas que no sobresalen mucho del cuerpo; otro grupo de organismos tienen un tamaño mediano; es en este grupo donde se podría estar observando un desarrollo completo de los organismos fósiles; en el siguiente grupo se presentan organismos de menor tamaño donde podemos distinguir a los machos por la presencia de quelas muy grandes que es una de las características para identificar a los machos, además del cono o poro genital, en este grupo las hembras son de igual tamaño con quelas más pequeñas, lo complicado inicia en el siguiente grupo que es el de los ejemplares más pequeños que no son muy abundantes y cuyo estado están representando no permite diferenciar los machos de las hembras, estos son ejemplares delgados, con quelas en general pequeñas, en esta etapa del desarrollo de los tanaidáceos generalmente no se distingue a simple vista un macho de una hembra, son similares. En el pereópodo 1 se logra observar la punta terminal que es donde están las sedas con las que construían sus galerías al igual que los tanidáceos actuales. Algunos ejemplares de tamaño mediano muestran quelas pequeñas, sus pereopodos se encuentran bien desarrollados y la forma de su cuerpo es casi completamente cilíndrica..

Localidad. Cantera El Espinal, Formación Sierra Madre, Albano, Chiapas.

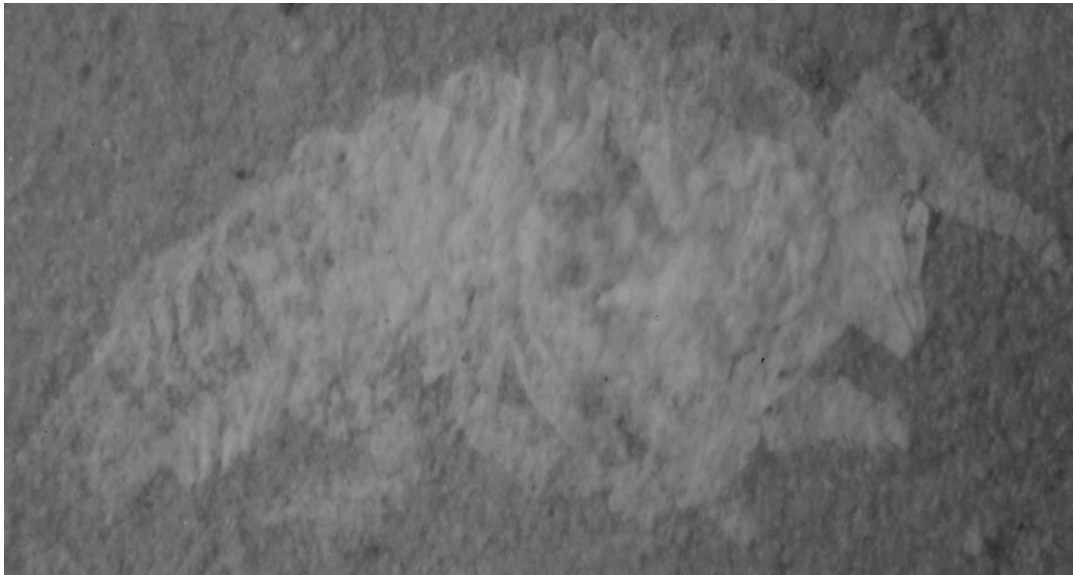
Discusión. Los tanaidáceos fósiles fueron asignados a la superfamilia Apseudoidea Apseudidae tomando en cuenta ciertas características mencionadas por Larsen (2002) que los agrupan como miembros de esta como: la forma del cuerpo semicilíndrica, dorsoventralmente aplanada, lóbulos oculares presentes sin elementos visuales, pleón con cinco pleonites con pleuras bien desarrolladas. De acuerdo con Gutu y Sieg (1999) la condición monokofórica es una característica común en los Apseudoidea modernos. A continuación algunas de las características que ellos mencionan y que se presentan en los tanidáceos descritos que los ubican como apseudomorfos: los cuatro primeros segmentos de la anténula son considerados un flegelo, el resto aparenta ser otro flagelo, en el caso de los apseudomorfos aquí descritos solo estamos observando una rama de la anténula, en el caso de la antena o antena 2 el pedúnculo está compuesto por 5 artejos o segmentos, en este caso no observamos el flagelo, pero si se observa que el segundo artejo o segmento es más largo que los demás artejos, las mandíbulas son asimétricas, el proceso molar se ubica en la parte interna de la mandíbula, el palpo mandibular ausente, los cinco segmentos del pleón con pleuras bien desarrolladas y prolongadas lateralmente con terminación en forma de espina, la forma de los segmentos del pereón trapezoidal con la presencia de las espinas o tubérculos laterales; son estas dos últimas características que agrupan a estos tanidáceos dentro de los Apseudomorpha (Gutu y Sieg, 1999).



a)

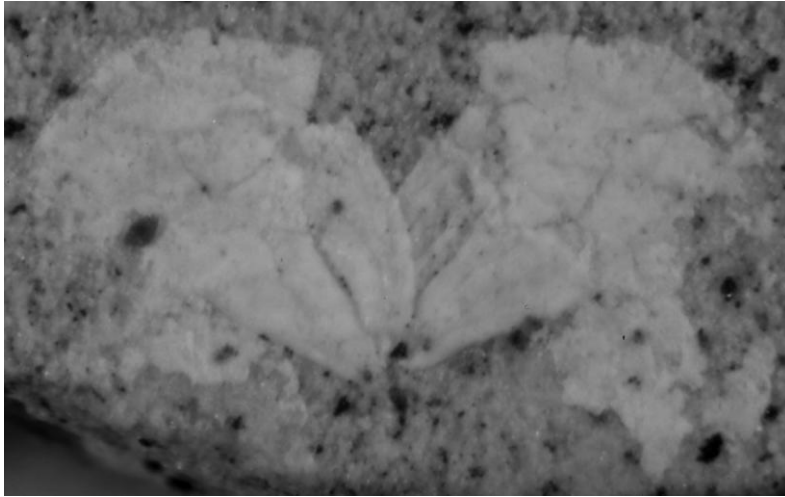
b)

c)

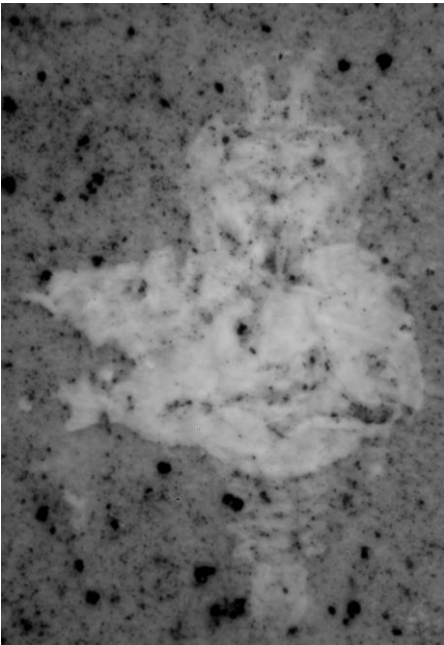


d)

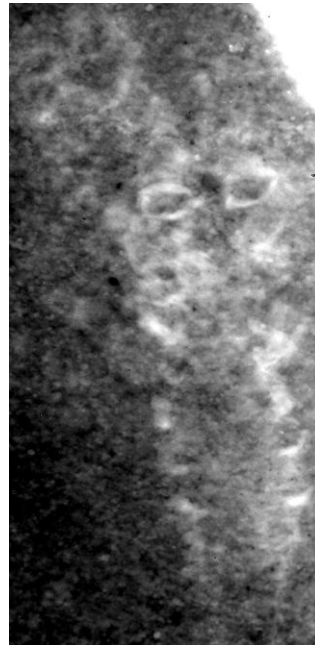
Figura 9. a) Ejemplar con quelas grandes en posición dorsal. b) Ejemplar lateral con quelas pequeñas. c) Quelas sueltas grandes. d) ejemplar dorso lateral con quelas grandes



a)

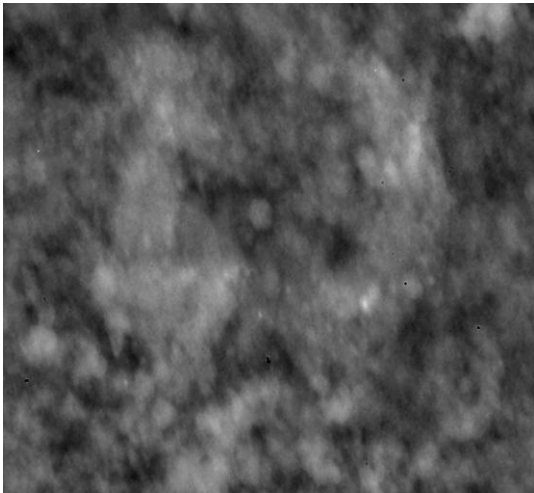


b)

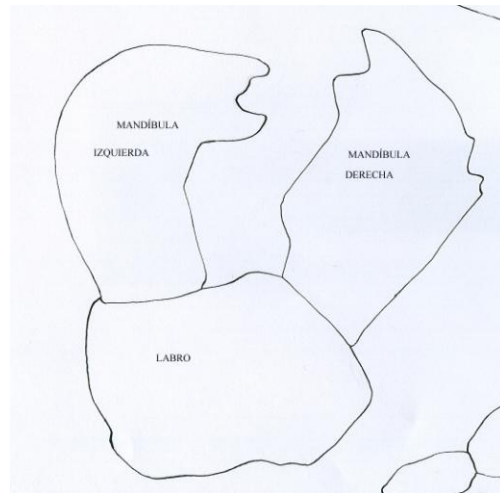


c)

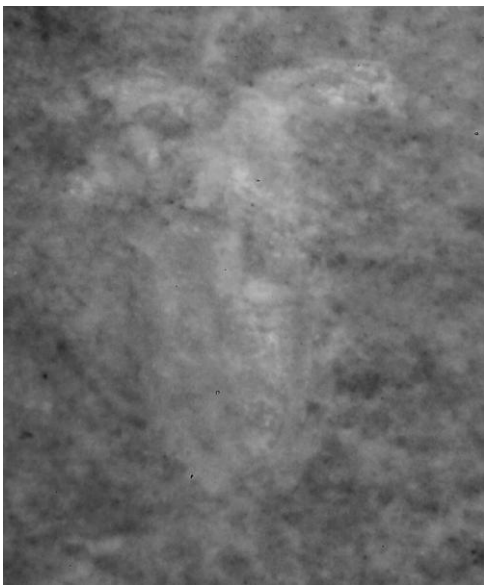
Figura 10. a) Quelas grandes sueltas, b) Ejemplar mediano con quelas grandes y unas quelas grandes encima, c) Dos tanaidáceos uno encima del otro, el de encima con una cutícula menos más blanca y muy transparente



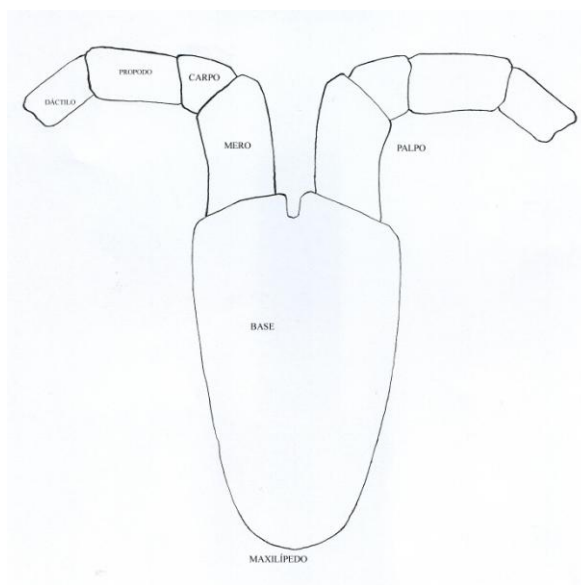
a)



b)

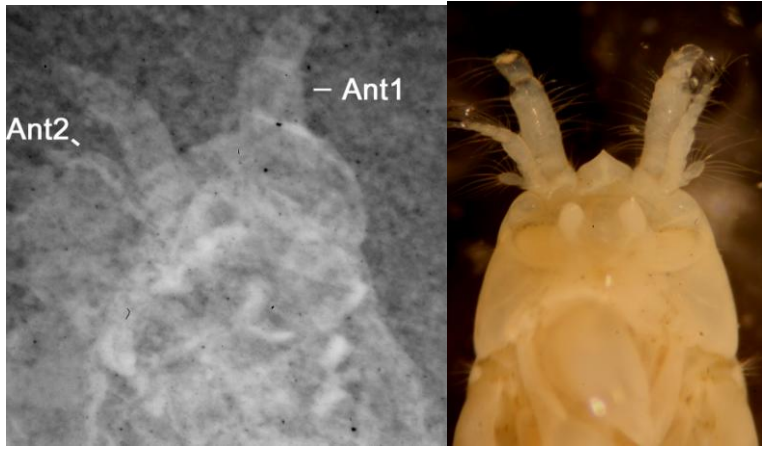


c)

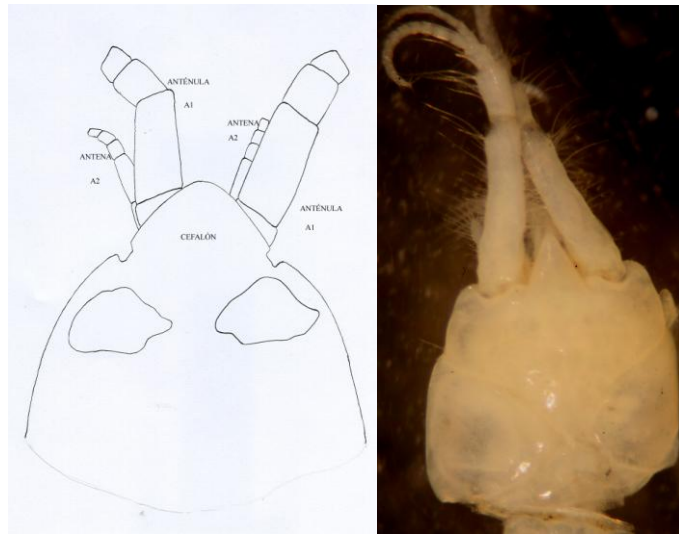


d)

Figura 11. Partes bucales sueltas de tanaidáceo. a) Foto de mandíbula y labro. b) Esquema de las mandíbulas izquierda y derecha, con el labro. c) Foto del maxilípido. d) Esquema del maxilípido



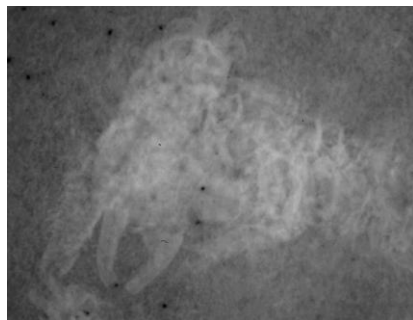
a)



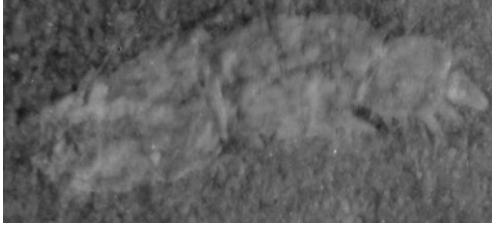
b)



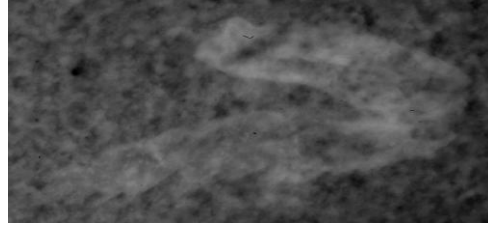
c)



d)



a)



b)



c)

Figura 13. a) Se observan partes de un pereiópodo no articulado, mero, carpo, propodo y dactilo, el dactilo presenta espinas terminales y punta terminal. b) Otro pereiópodo desarticulado. c) Acercamiento a unas quelas de un macho.

Orden Isopoda

El Orden Isopoda se caracteriza principalmente por una combinación de caracteres específicos (Figs. 14-16) como son: ausencia de un caparazón (con solo una cubierta cefálica); cuerpo usualmente deprimido dorsoventralmente, ovalado o cilíndrico (tubular) en algunos casos; el primer toracómero o pereiónito fusionado con el cefalón,(raramente

está fusionado el segundo); un par de maxilípedos; la mandíbula usualmente tiene de uno a tres palpos articulados, y el proceso incisivo es multidentado; la lacinia movilis derecha e izquierda son diferentes frecuentemente; proceso molar altamente variable; maxílula y maxila sin palpos. Los primeros pereiópodos modificados como maxilípedos, con una coxa pequeña y usualmente con el epipodito lamelar pequeño, dirigidos anteriormente, siete pares de pereiópodos unirrameos (sin exópodos), de los cuales el primero algunas veces es subquelado, en otras usualmente simple (los gnátidos tienen solo cinco pares de pereiópodos; el pereiópodo dos tiene un maxilípedo “pilópodo” y el pereionito ocho se pierde); pereiópodos variables, modificados a diversos tipos (ambulatorios, prénsiles o nadadores). La coxa de los pereiópodos es pequeña y simple, más o menos fusionada con los somitos o terguitos, formando extensiones laterales en los pereionitos (placas coxales); línea de fusión dorsal (o sutura coxal) presente o ausente del I al VII pereonite; el pleón es pequeño en algunas especies, con varios segmentos fusionados, pleópodos birrámeos y bien desarrollados, natatorios y para intercambio de gases (funcionan como branquias en taxa acuáticos), y con sacos aéreos (pseudotráqueas) en la mayoría de los terrestres (Oniscidea); endopoditos del segundo pereonite con un estilete (apéndice masculino) en machos; adultos con maxilar y glándulas antenales (vestigiales); telson fusionado con uno a seis pleonites, formando el pleotelson; urópodos con rama uniarticulada, con un basipodito, exopodito y endopodito, que pueden o no estar fusionados al basipodito; ojos usualmente sésiles y compuestos, no pedunculados, ausentes en algunos, lobulados en la mayoría de los Gnathiidea, Valvifera y Asellota; con mudas bifásicas (la región posterior muda antes que la región anterior) (Wetzer y Brusca, 1997).

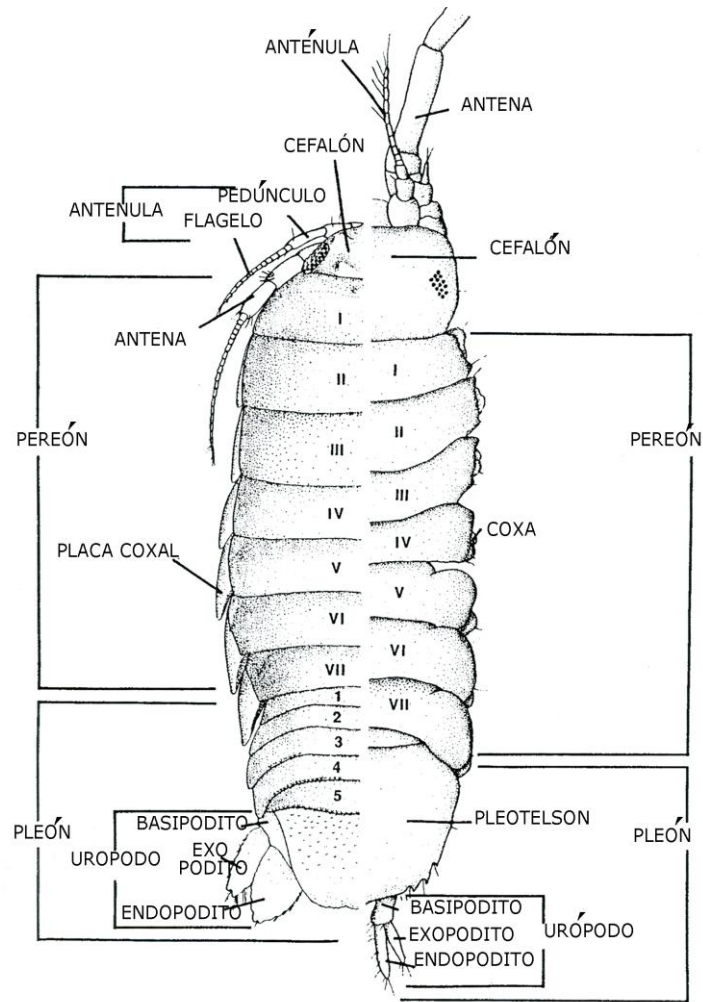


Figura 14. Morfología básica de un isópodo. Aspecto dorsal de *Tridentella glutacantha* (Flabellifera izquierda) y *Aniropsis tridens* (Asellota, derecha). Modificado de Wetzer y Brusca (1997).

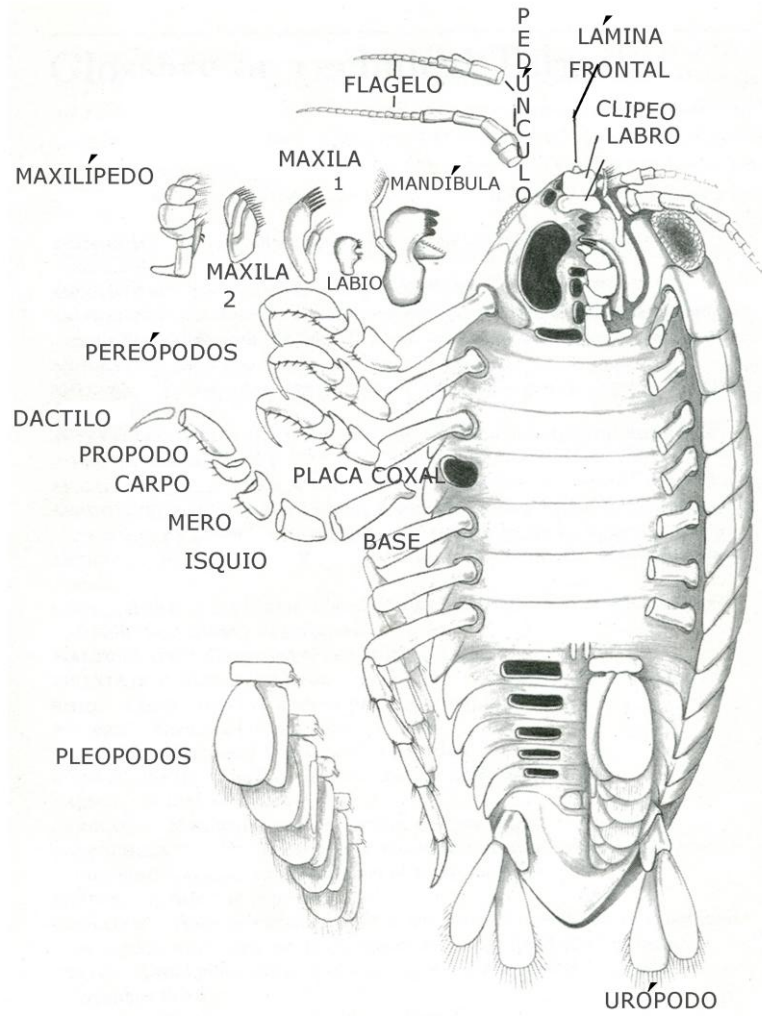


Figura 15. Representación esquemática de un isópodo, ilustrando algunos términos morfológicos (modificado de Kensley y Schotte, 1989).

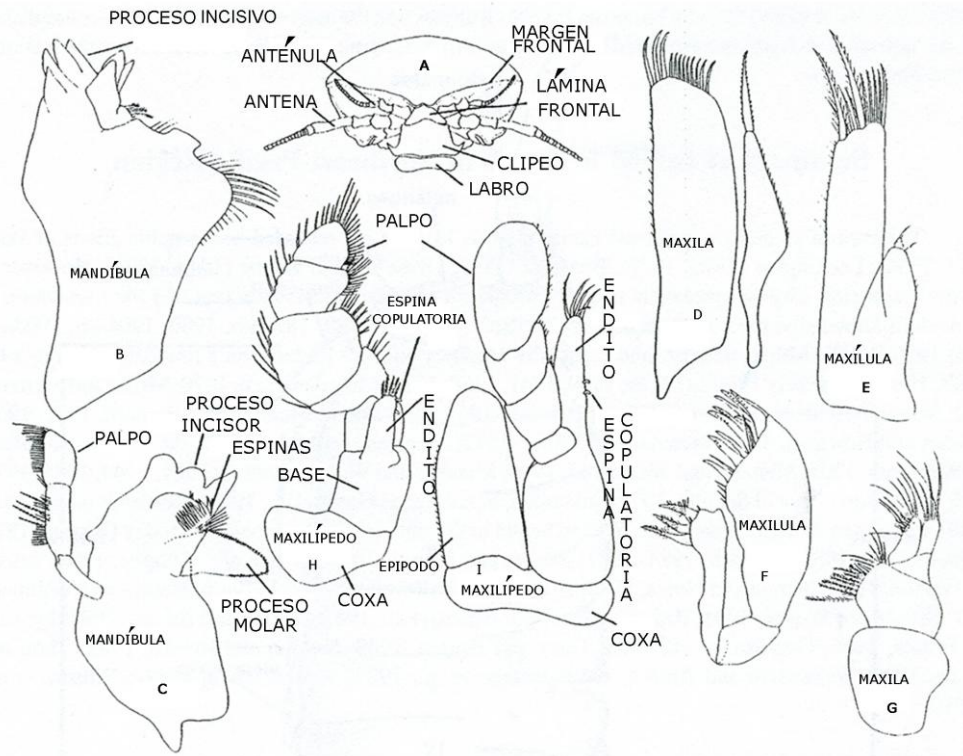


Figura 16. Nomenclatura de partes anteriores y bucales de un isópodo. (A) Ejemplos de partes anteriores (B,D, E, I) partes bucales de un Idoteidae. (C, F-H). Partes bucales de un Cirolanidae (modificado de Wetzer y Brusca, 1997).

Ecología

Los isópodos comprenden cerca de 10,000 especies marinas, de agua dulce y terrestres. En cuanto a talla, el rango de longitud va desde 0.5 mm hasta 500 mm, como en las especies bénticas del género *Bathynomus* (Cirolanidae), que son los de mayor tamaño. Los isópodos pueden habitar prácticamente cualquier tipo de ambiente, algunos son exclusivamente (Epicaridea) o parcialmente (Flabellifera) parásitos. El Suborden Oniscidea incluye cerca de 5,000 especies que han invadido el medio terrestre (cochinillas), siendo los crustáceos terrestres más exitosos. El desarrollo directo, la forma aplanada de su cuerpo, sus capacidades osmorreguladoras, cutícula delgada y sus órganos para intercambio de gases

(pseudotráqueas), alejan a los oníscidos de los ambientes acuáticos. Los isópodos tienen hábitos alimenticios muy variados. Algunos son herbívoros o excavadores omnívoros, pero son más comunes los que se alimentan de plantas, detritívoros y depredadores; otros que son parásitos (de peces y otros crustáceos), se alimentan de los fluidos y tejidos de sus hospederos. En general, las mandíbulas raspadoras y la herbivoría parecen representar un estado ancestral; con el desarrollo de las mandíbulas rebanadoras o perforadoras, la depredación apareció más tarde en la evolución de diversos clados de isópodos (Brusca y Brusca, 2003).

Características sexuales de Isopoda

En los isópodos podemos diferenciar una hembra de un macho de por la presencia de osteguitos o marsupio (Figs. 16, 17). Los oviductos abiertos en las hembras (cerca de la base del sexto par de pereiópodos), son extremadamente difíciles de observar. Podemos distinguir un macho por la presencia de penes pareados en el esternito del séptimo pereiómero (o de la primera pleonita), y presencia de apéndice masculino en el endopodito del segundo par de pleópodos. La ausencia de penes, osteguitos o apéndice masculino, indican que se trata de un organismo femenino, o uno en estadio juvenil que no ha desarrollado caracteres sexuales secundarios (Wetzer y Brusca, 1997).

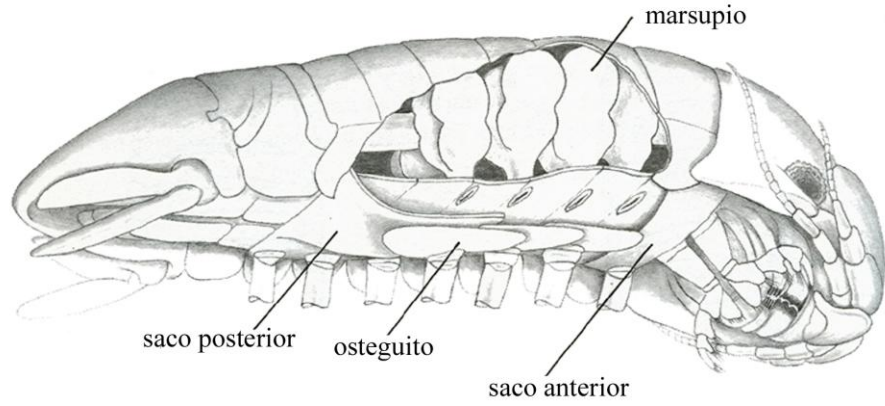


Figura 17. Esquema de una hembra esferomátida, mostrando las estructuras marsupiales (modificado de Harrison. 1984).

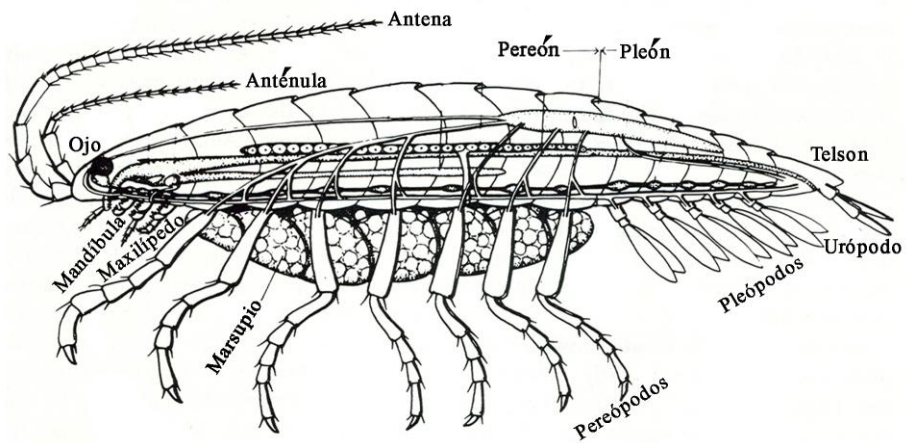


Figura 18. Ilustración de la anatomía interna y externa de un isópodo cirolánido (modificado de Brusca y Brusca, 2003)

Biogeografía de los Isopoda

Se reconocen dos morfologías básicas de isópodos: de “cola larga” y “cola corta”. Los isópodos de cola larga tienen la región del pleotelson muy elongada, de ésta forma el ano y los urópodos se articulan basalmente en el pleotelson (Flabellifera, Anthuridea, Gnathiidae, Epicaridee, Valvifera). Ésta es una característica altamente derivada. Los isópodos de cola corta tienen la región del pleotelson muy reducida o vestigial; el ano y los urópodos están articulados terminal o subterminalmente en el pleotelson (Phreatoicidea, Asellota, Microcerberidea, Oniscidea, Calabazoidea), lo que constituye una característica ancestral (Brusca y Wilson, 1991). El desarrollo de la morfología del pleotelson de cola larga, sugiere un cambio de vida infaunal a un modo epifaunal, y que se originó en el hemisferio sur (Brusca y Wilson, 1991).

La depredación en los invertebrados pequeños es una estrategia alimentaria adoptada por algunos cirolanidos (Bruce y Soares, 1996). Esta estrategia y los hábitos excavadores se observan en los cirolanidos. Algunas especies de *Natanolana* son excavadores, y pueden llegar a perforar trampas para colectarlos (Arntz y Gutt, 1999; Marsden, 1999; Storch *et al.*, 2002). La diversidad de los cirolanidos es más elevada en las regiones tropicales que en las regiones frías (Bruce, 1986; Keable, 1995), hecho que está correlacionado con un mayor suministro de alimento, ejemplificado por la variedad del recurso alimenticio: peces. Esto no quiere decir que no alcancen grandes densidades en aguas frías. Siete especies de *Natanolana* se encuentran en los océanos del hemisferio sur (Storch *et al.*, 2002). Solo el 18% de las 429 especies de cirolanidos viven en profundidades mayores a los 200 metros (Kensley *et al.*, 1996). Una excepción a la preferencia de las aguas cálidas, son las especies del género *Bathynomus* (Soong y Mok, 1994), los cuales pueden alcanzar profundidades por debajo de los 2,100 metros, pero este género es además tropical y subtropical. Las

partes bucales de los cirolanidos carnívoros están más modificadas, en comparación con la las partes bucales de isópodos omnívoros. Estas modificaciones representan un paso pequeño en la evolución de las partes bucales propias de isópodos parásitos (Menzies *et al.*, 1955; Brusca, 1981; Kussakin, 1979; Wägele, 1989). Los miembros de Sphaeromatidae son organismos primariamente bentónicos (Bruce, 1995). La mayoría de los esferomátidos son detritívoros, en lugares donde otros son herbívoros (Menzies, 1962; Holdich, 1981; Brandt y Poore, 2003). En la actualidad, la mayor diversidad de los esferomátidos se encuentra en la porción templada del hemisferio sur (Brandt y Poore, 2003). Wilson (1998) argumenta, que el ser depredadores, excavadores, y parásitos, puede constituir una desventaja en la comunidad abisal, debido a la falta de presas suficientes. El cirolánido *Bathynomus* es una excepción (Brandt y Poore, 2003). Por otro lado, algunas familias de esferomátidos y valvíferos se concentran mayormente (y también se diversifican), en las profundidades marinas, como los Antarcturidae, Austrarcturellidae, y los menos extendidos (Arcturidae y Serolidae) son todos dominantes en el hemisferio sur.

En los isópodos cercanos a los ancestros, la cabeza es ligeramente móvil y está insertada anteriormente en la pereonita 1, con unas extensiones delanteras esbeltas o moderadas de de la primera coxa. En algunos taxa, la cabeza es aplanada e inmóvil, lateralmente sobrelapada por la primera coxa, la cual alcanza el margen anterior. En algunos de éstos taxa, la cabeza y la primera pereonita están fusionados en una sutura dorsal no visible (Brandt y Poore, 2003).

El registro fósil de los isópodos

El registro de los isópodos fósiles abarca del Pérmico al Plioceno, y se resume en la siguiente tabla.

ESPECIE	AUTOR	EDAD	LOCALIDAD
<i>Palaega iratiensis</i>	Calzada y Mar- Urquiola, 1994	Pérmico	Formación Iratí
<i>Ferreniscus magransi</i>	Calzada y Mar- Urquiola, 1994	Triásico (Landiniense)	Canteras de Alcover - Montral en España
<i>Triasphaeroma magnificum, Elioserolis alpina</i>	Basso y Tintori, 1994	Triásico Tardío Noriano	Norte de Italia
<i>Protamphisopus wianamatensis</i>	Chilton, 1918; Wilson y Edgecombe, 2003	Triásico Medio (Anisiano)	Lutita Ashfield, Sydney, Australia
<i>Palaega</i> cf. <i>Jurasica, Urda</i> sp	Etter, 1988	Jurásico medio (Aaleniano inferior)	Norte de Suiza
<i>Archaeoniscus brodiei</i>	Haack, 1933; Paproth, 1956; Ross y Vannier, 2002; Barthel y Boettcher, 1978.	Jurásico Alemania Jurásico (Titoniano- Berriasiano)	Alemania calizas del Grupo Purbeck, Inglaterra Formación Abu Ballas, Egipto

		Jurásico (Titoniano- Neocomiano)	
<i>Palaega willmandingensis</i>	Polz <i>et al.</i> , 2006	Kimmeridiano Inferior	Sonnenbühl- Willmandigen
<i>Palaega nusplingensis</i>	Polz <i>et al.</i> , 2006	Kimmeridiano Superior	calizas litográficas, Nusplingen Alemania
<i>Reboursia ranvillensis</i>	Guinot <i>et al.</i> , 2005	Jurásico (Batoniano Superior)	Formación Ranville
<i>Urda mccoysi</i>	Feldmann <i>et al.</i> , 1994	Jurásico	Bahía Staffin, Norte de Skye en Escocia.
<i>Schweglerella strobli</i>	Brandt <i>et al.</i> , 1999	Titoniano temprano	Solnhofen, Alemania
<i>Palaega ilerdensis</i>	Calzada y Gómez- Pallerola, 1994	Valanginiense Inferior	Canteras de Santa Maria de Meià, España
<i>Sphaeroma burkartii</i>	Bárcena, 1875	Cenozoico	Ameca, Jalisco, México
<i>Archaeoniscus aranguthyorum</i>	Feldmann <i>et al.</i> , 1998; Vega, <i>et al.</i> , 2005	Cretácico Albiano	Formación Tlayúa, Tepexí de Rodríguez, Puebla, México

<i>Palaega lamnae</i>	Bowman, 1971	Cretácico Superior	Formación Austin en Texas
<i>Palaega yamadai</i>	Karasawa, et al., 2008	Barremiano	Arida en la Prefectura de Wakayama, Japón
<i>Palaega</i> sp.	Feldmann et al., 1990	Maastrichtiano	Miembro Vijlen de la Formación Culpen, al Noroeste de Bélgica
<i>Palaega rugosa</i>	Feldmann y Gooleters, 2005	Cretácico Tardío (Maastrichtiano)	Formación Haria, Túnez, Norte de África
<i>Bathynomus undecimspinosus</i>	Karasawa et al., 1995	Mioceno	Formación Hidarimatagawa, Suroeste de Japón
<i>Palaega</i> sp.	Karasawa et al., 1992a	Mioceno tardío al Plioceno Temprano	Formación Senhata Okumotona, Kyonanchō, Awagun, Prefectura de Chiba, Japón
<i>Palaega undecimspinosa</i>	Karasawa et al., 1992b	Mioceno Medio	Formación Higashibessho, Japón
<i>Ecopea oculata</i>	Iverson y Chivers, 1984	Mioceno Superior	Kern, California (Iverson)
	Wieder y Feldmann,	Eoceno Tardío-	Formación Astoria

<i>Palaega goedertorum</i>	1989; 1992.	Mioceno temprano Mastrichtiano Medio	Formación Lincoln del grupo Twin River
<i>Palaega? lamnae Eocopea oculata</i>	Bowman, 1971	Mioceno Superior	Lutita Fruitvale, Formación Astoria, Washington
<i>Cirolana enigma</i>	Wieder y Feldmann, 1992	Cretácico	Formación Lakota, grupo Inyan Kara, Piedmont al Sur de Dakota.
<i>Urda sp</i>	Taylor, 1979	Aptiano	Islas Alexander
<i>Cirolana garassinoi</i>	Feldmann, 2009	Cretacico Superior (Santoniano)	Libano
<i>Palaega guadalupensis</i>	Rathbun, 1935	Cretácico Superior Campaniano)	Formación Taylor
<i>Sphaeroma gasparellai</i>	De Angeli y Lovato, 2009	Eoceno Superior (Priaboniano)	Norte de Italia

<i>Palaega williamsonensis</i>	Rathbun, 1935	Cretácico	Formación Kincaid
<i>Saduria sabini</i>	Wieder y Feldmann, 1992	Plioceno	Green Creek, sur de Ottawa, en el lado sur del Río Ottawa
<i>Palaega tremembensis</i>	Martins-Neto, 2001	Oligoceno	Formación Tremembé, Brasil
<i>Palaega kakatahi</i>	Feldmann y Rust, 2006	Plioceno Medio	Formación Tangahoe, Cuenca de Wanganui, Nueva Zelanda
<i>Cirolana makikihi</i>	Feldmann <i>et al.</i> , 2008	Plioceno	Formación Kowai al Sur de Canterbury, Nueva Zelanda
<i>Bathynomus</i> sp.	Karasawa y Nobuhara, 2008	Plioceno	Grupo Shimajiri en la isla Miyako-jima, Ryukyus, Japón

Orden Isopoda Latreille, 1817

Suborden Sphaeromatidea Wägele, 1989

Superfamilia Sphaeromatoidea Latreille, 1825

Familia Sphaeromatidae Latreille, 1825

Género *Gnorimosphaeroma* Menzies, 1954

Gnorimosphaeroma sp.

Figuras 18 - 24

Diagnosis. Cuerpo ovalado a semirectangular, dos veces más largo que ancho; pueden enrollarse completamente; el cefalón se encuentra embebido en el primer pereómero, presenta ojos compuestos; las placas coxales están presentes del segundo al séptimo pereómero, con presencia de sutura coxal; el pleón esta fusionado, telson semicircular, urópodos laterales con exopodito móvil. Se observa estructura cuticular con un patrón semejante a la forma de un panal (reticulada).

Descripción. Cuerpo ovalado a semirectangular, dos veces más largo que ancho, logrando enrollarse completamente. Cefalón embebido hasta $1/3$ de la longitud del primer pereómero, en la parte central posterior del primer pereómero; tiene una forma de media naranja con la parte cóncava hacia la parte anterior, ligeramente aguda hacia la parte central, la parte posterior es ligeramente convexa; su longitud es $1/6$ de la longitud total, de ancho mide la mitad del ancho total; con proceso rostral bien desarrollado, visible en vista dorsal dos veces más largo que ancho, la forma del rostro es triangular alargado. Ojos circulares compuestos, marginales en la región posterior lateral del cefalón. Mandíbula con proceso incisivo de dos cúspides, proceso molar con una cúspide; maxila con tres artejos, los dos primeros de forma subcuadrada, el primero es un tercio del tamaño del segundo

artejo, el tercer artejo es un tercio mayor que el segundo y tiene forma de guante cerrado con dos pequeñas cúspides en la parte anterior, y una cúspide lateral. Labio de forma trapezoidal invertida. Maxílula con dos lóbulos anteriores, uno de ellos es agudo lateralmente. Maxilípodo, coxa subcuadrada muy irregular, la base trapezoidal $\frac{1}{3}$ menos larga y ancha; endito subrectangular, de largo ligeramente más alto que la base y del doble de ancho de la base, con una terminación triangular ligeramente aguda y curvada en la parte que se une al palpo; del palpo no se observan segmentos claramente, sólo la terminación del palpo, que tiene una forma de guante con cuatro dedos. Pereón subcuadrado, un poco más largo que la mitad de la longitud total; los pereómeros son subrectangulares. El primer pereómero tiene $\frac{1}{7}$ de la longitud total; de ancho es tres veces su longitud, tiene forma trapezoidal; en la parte anterior central tiene forma convexa, debido a inserción del cefalón. El segundo pereómero es semirectangular, mide $\frac{1}{6}$ de la longitud total, ancho igual que el ancho de la parte posterior del primer pereómero. El tercer segmento $\frac{1}{8}$ de la longitud total, ligeramente más ancho que el segundo pereómero. El cuarto pereómero tiene la mitad de la longitud del primer pereómero, ancho similar al del primer pereómero. El quinto pereómero tiene la misma longitud del cuarto pereómero, pero es ligeramente más ancho. El sexto pereómero es un poco menos largo, y ligeramente más angosto que el quinto segmento. Séptimo pereómero de ancho y largo es igual al sexto pereómero. Placas coxales presentes del segundo al séptimo pereómero, de forma subtriangular, las placas coxales del sexto pereómero son más largas y caen sobre las placas coxales del séptimo pereómero, cubriéndolas y llegando a tocar el inicio del pleón. Del segundo pereiópodo se observa parte del dactilo subrectangular, recurvado con una extensión en la parte posterior del mismo y una uña terminal en forma de gancho; tercero a séptimo pereómeros no muy robustos, aplanados, con una base subtriangular alargada, que

de largo mide el doble del isquio, $1/3$ más ancha que el isquio, en la parte de unión con el isquio, el isquio trapezoidal con bordes irregulares en las uniones con la base y el mero; mero subcuadrado, ligeramente menos largo y ancho que el isquio, con bordes irregulares en las uniones con el isquio y el carpo; carpo subcuadrado; propodo subrectangular, haciéndose más angosto hacia la unión con el dactilo; dactilo triangular, alargado, alpanado con la presencia de una uña terminal. Los pleómeros están fusionados con divisiones visibles a los lados; el primer y segundo pereómeros están totalmente fusionados, observándose una división a los lados, a la altura de la longitud media del pleón, y dos divisiones más delimitando lo que sería tercero a quinto pleómeros, todos de igual longitud; juntos ocupan la otra mitad del pleón. El quinto pleómero cuenta con una espina sublateral en el margen posterior. Las coxas son subtriangulares, muy redondeadas. Telson rectangular, con los bordes redondeados, ligeramente menos ancho que el pleón, con longitud $1/3$ de la longitud total del ejemplar; se observa un borde alargado hacia el centro del telson, que se origina probablemente en la parte central del pleón, extendiéndose a lo largo del telson, terminando en un margen cóncavo, hasta $1/3$ de la longitud de éste; dicha estructura podría ser el equivalente a un pene. Urópodos laterales justo debajo de la proyección del pleón, a los extremos del telson; basipodito triangular, su longitud es un sexto de la longitud del telson; endopodito rectangular alargado, con las esquinas redondeadas, ligeramente más largo y dos veces el ancho del exópodito, fusionado con el basipodito, dicha fusión se observa en posición ventral; exópodito móvil, en forma de lagrima alargada, su longitud es $1/3$ de la longitud total del telson, de ancho una quinta parte del ancho del telson, no fusionado con el basipódito.

Observaciones. Se encontraron tres tamaños diferentes dentro de este grupo de organismos; los de talla grande son casi del doble del tamaño de un ejemplar de talla

mediana y los de talla chica son poco menos de la mitad de los de talla mediana. Los organismos más abundantes son los de tamaño mediano. Dentro de los organismos de todos los tamaños se encontró en algunos de ellos la presencia de penes pareados, lo que estaría indicando un posible dimorfismo sexual, en este caso evidenciando una característica de los machos. En los organismos más grandes se observan algunos pereiópodos.

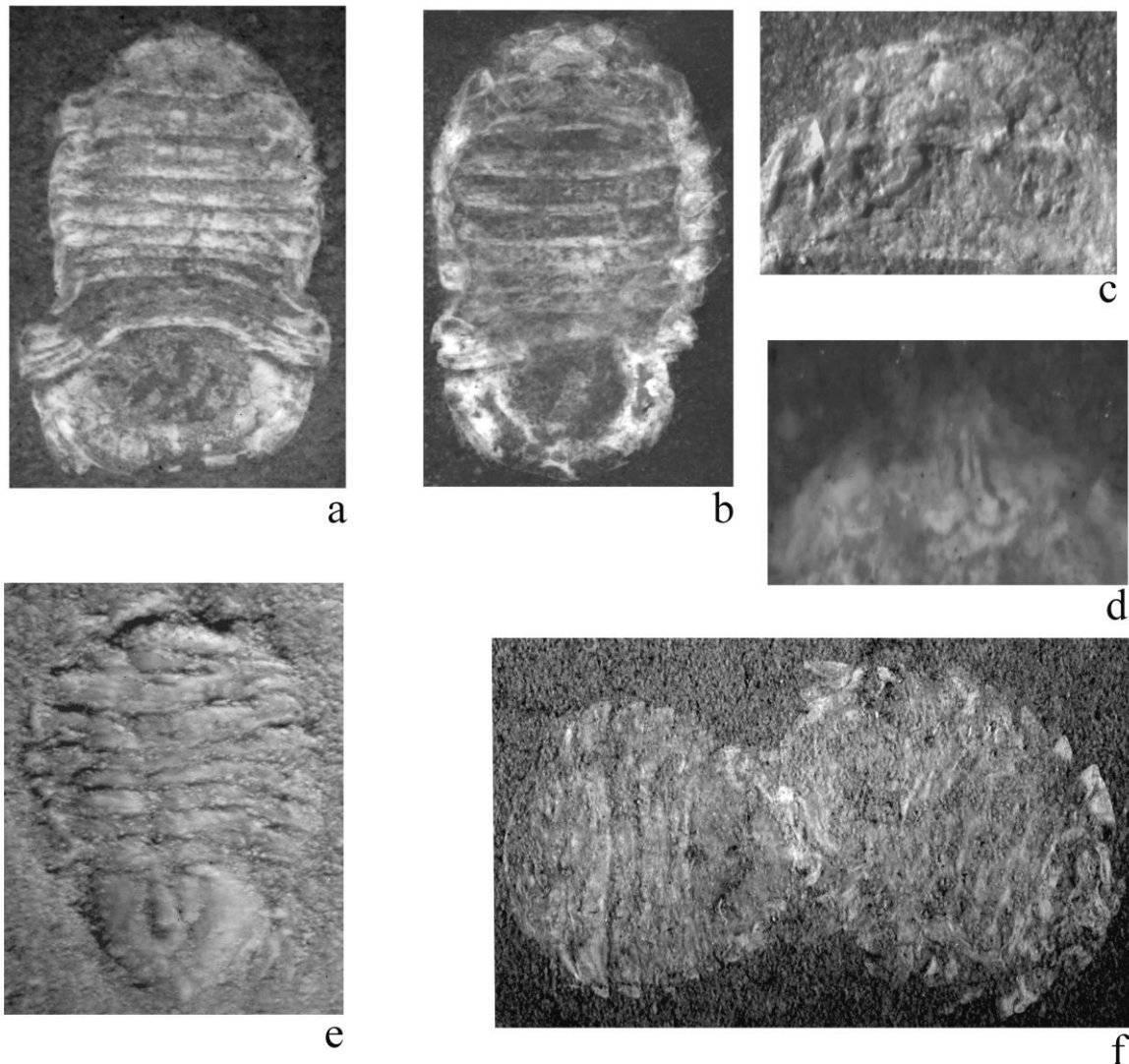


Figura 18. a) *Gnorimosphaeroma* sp. Vista dorsal del ejemplar más completo X 8. b) Vista ventral del ejemplar que preserva las partes bucales del ejemplar X 8. c) Partes bucales del ejemplar X 8. d) Lámina frontal del ejemplar mostrado en 17a. e) Ejemplar de talla

pequeña, con penes pareados en la región anterior del telson X 15. g) Ejemplar cuerpo y muda X 7.

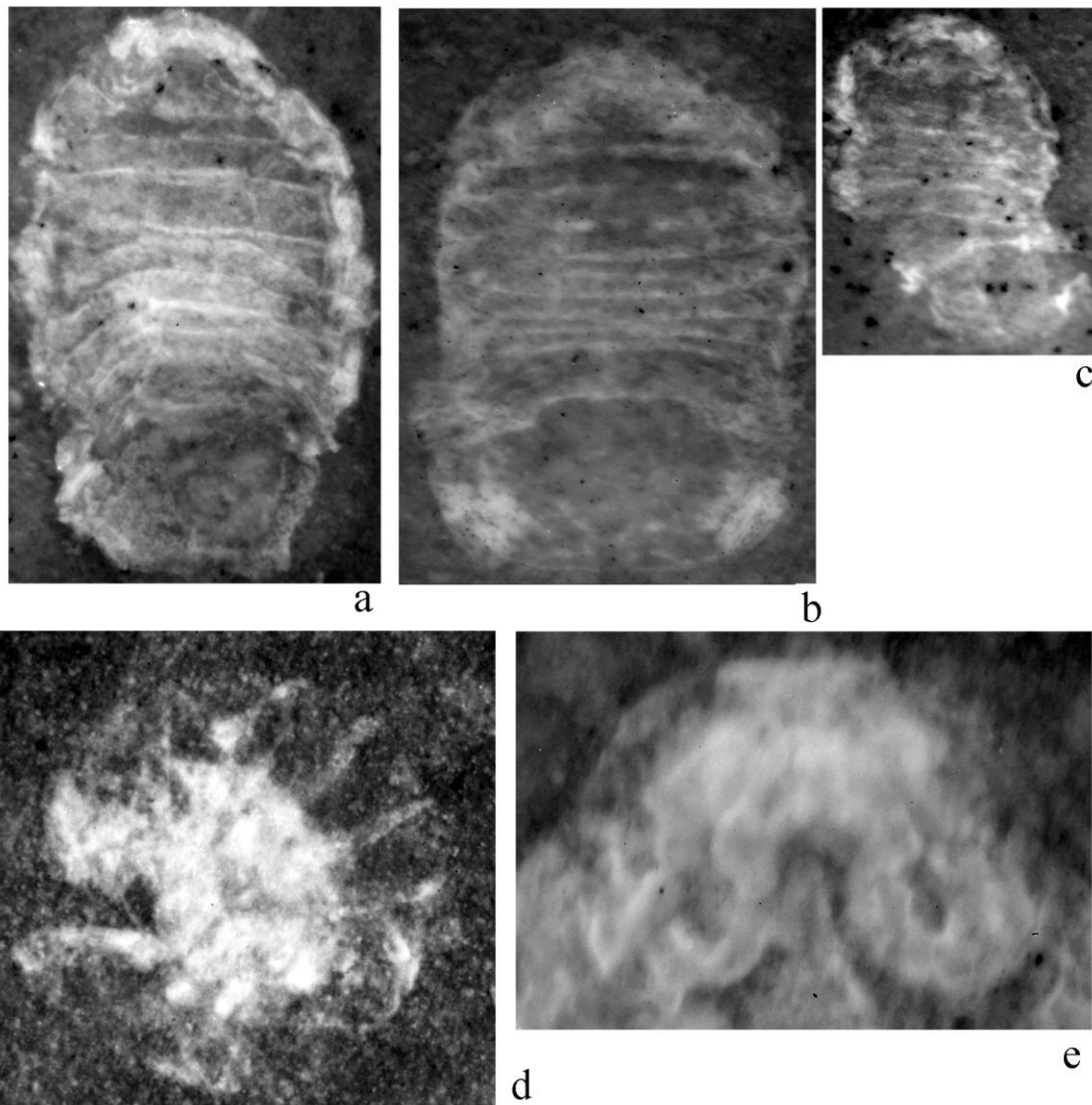


Figura 19. a) Ejemplar que preserva partes bucales, así como placas coxales X9. b) Ejemplar de talla pequeña, con telson semicircular X12. c) Ejemplar representado por una muda a partida a la mitad X10. d) Ejemplar enrollado X11. e) Partes bucales del ejemplar 18a.

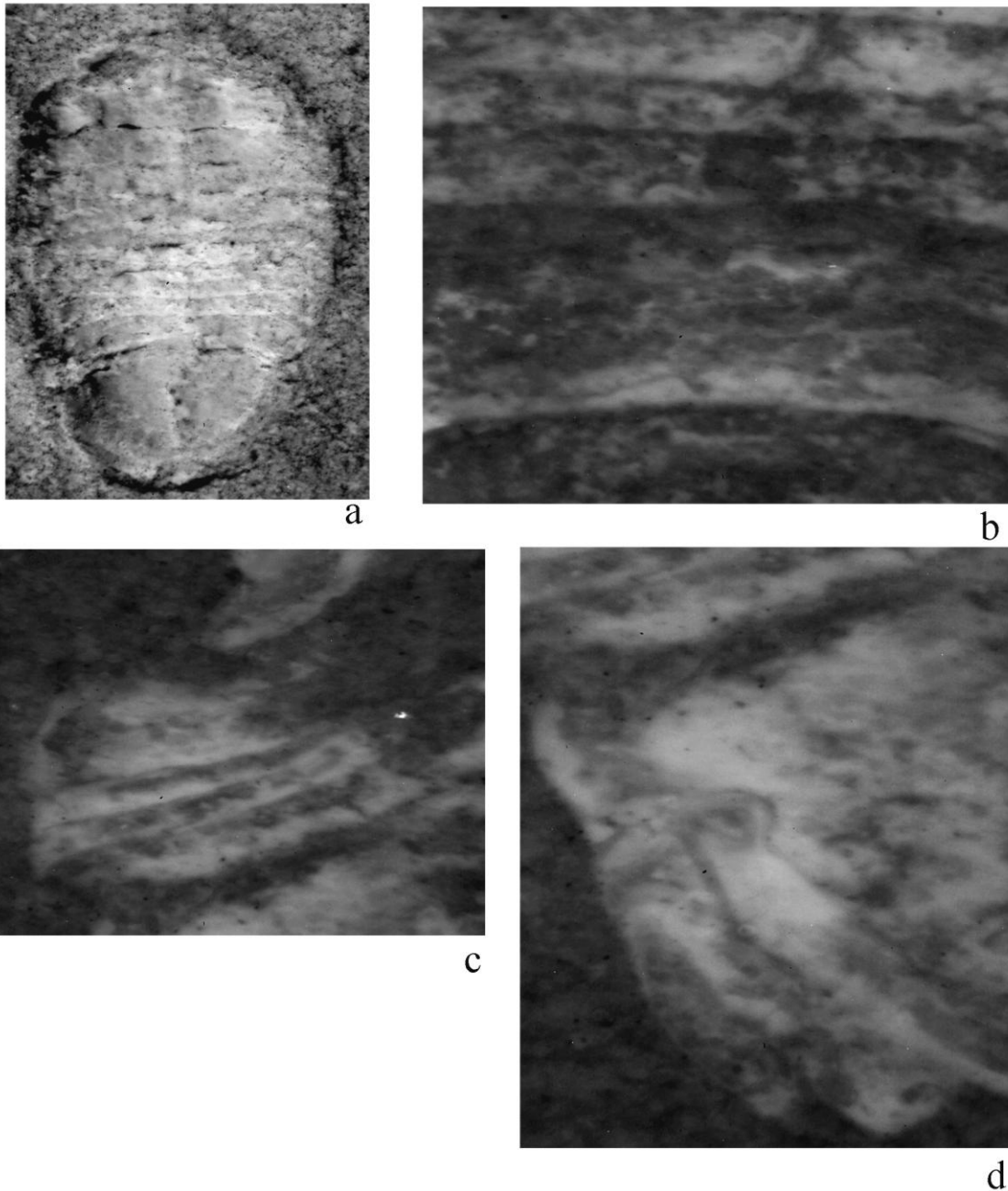


Figura 20. *Gnorimosphaeroma* sp. a) Ejemplar de talla pequeña X13. b) Acercamiento a los segmentos del perón y pleón del ejemplar 17a. c) Acercamineto a la parte lateral del pleón del ejemplar 17a. d) Acercamiento a los urópodos del ejmplar 17a.

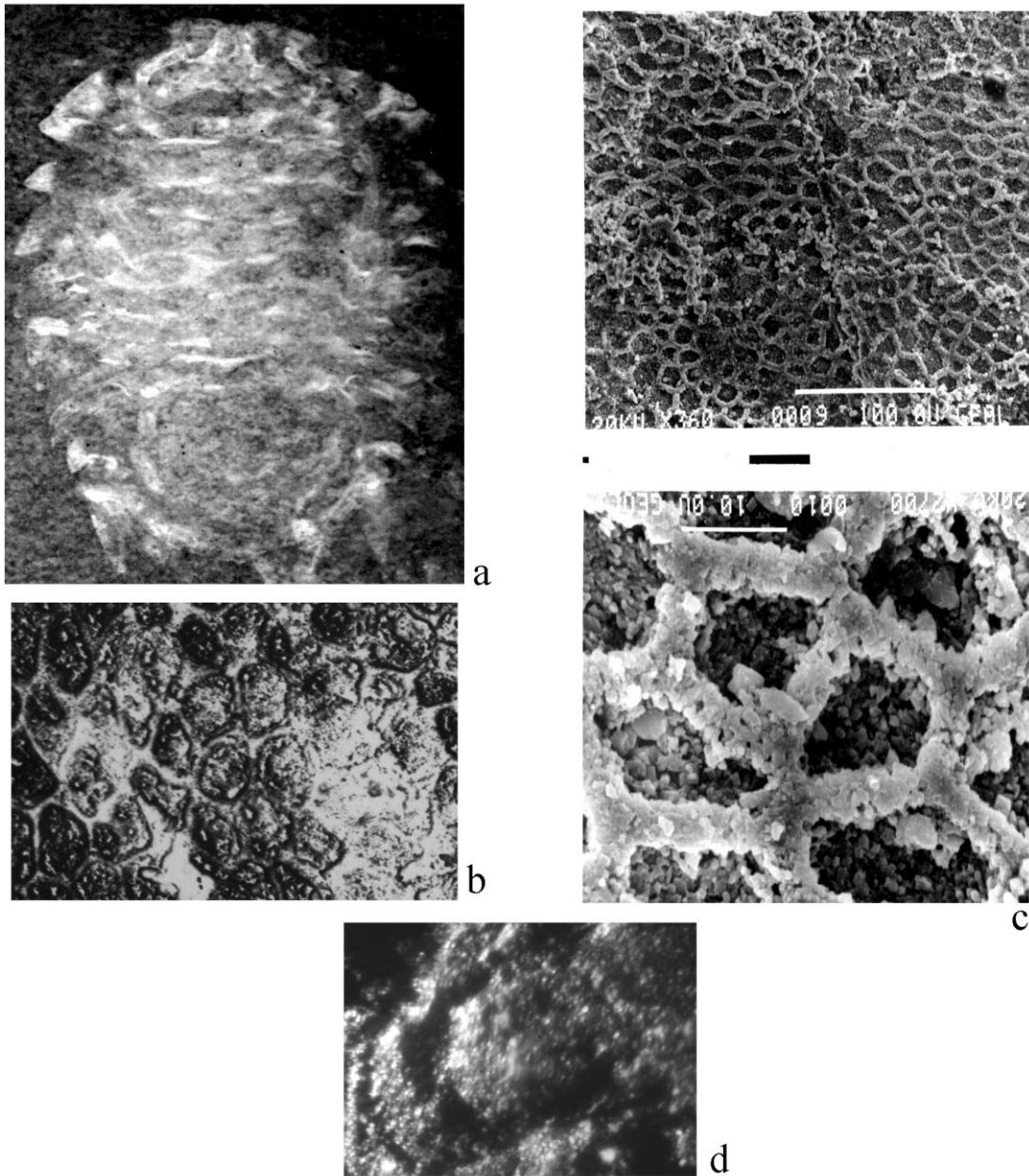
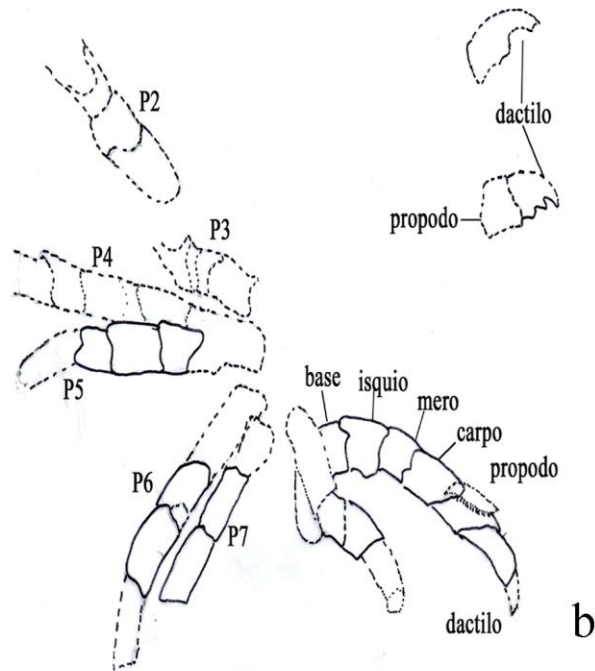


Figura 21. a) Ejemplar de talla mediana en posición ventral con las placas coxales abiertas. b) Estructura cuticular pananaloid o pentagonal, imagen de MEB. c) Estructura cuticular con menor y mayor aumento, barra de escala equivalente a 100 micrones. d) acercamiento de los ojos de un ejemplar cubierto X15.

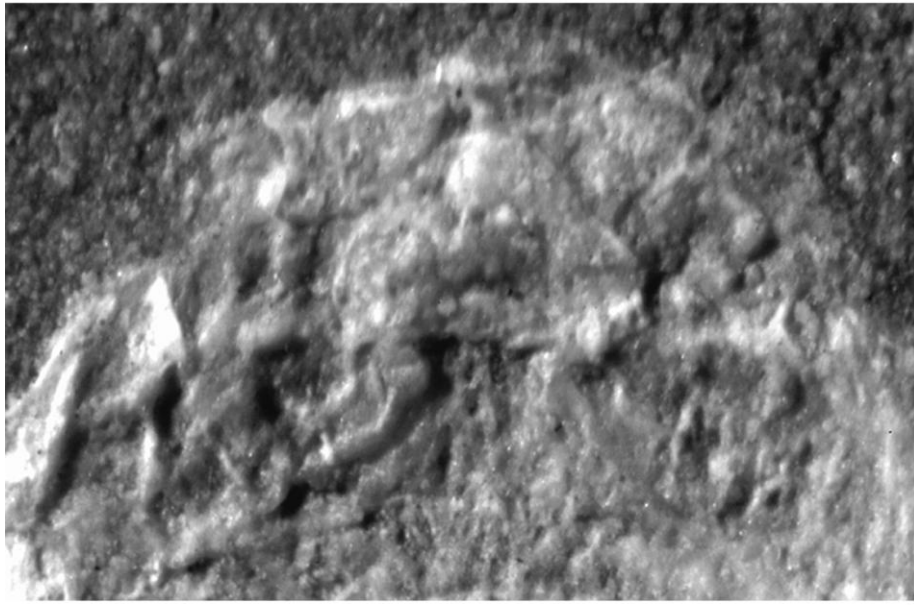


a

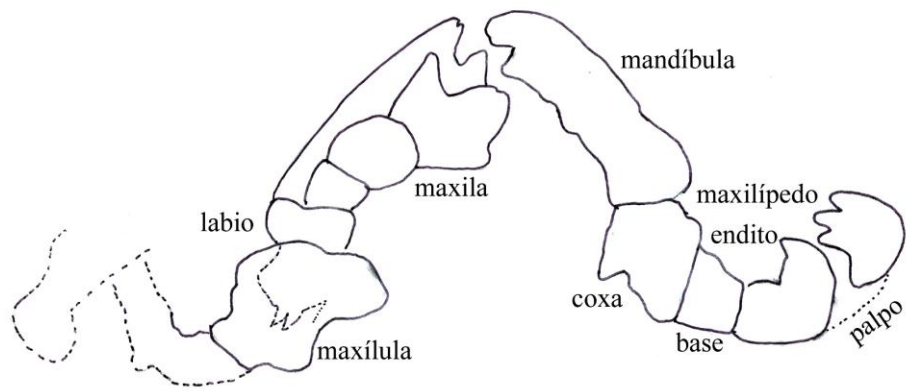


b

Figura 22. a) Ejemplar de talla grande en posición ventral mostrando los pereopodos X14.
b) Esquema mostrando los pereopodos.



a



b

Figura 23. a) Ejemplar mostrando en posición ventral mostrando partes bucales. b) Esquema de las partes bucales.

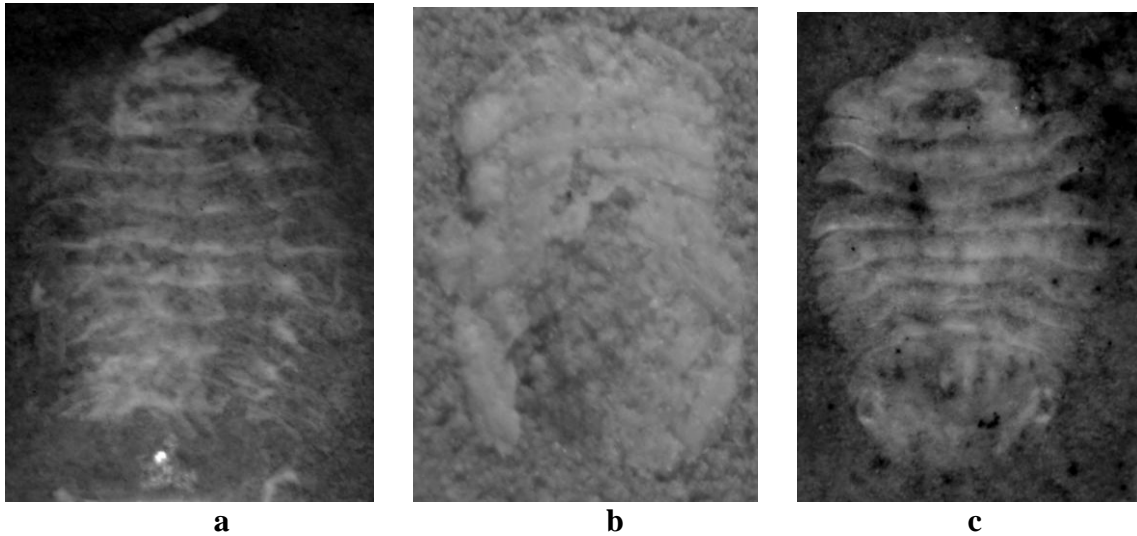


Figura 24. a) Ejemplar de talla mediana en posición dorsal con la pared corporal transparente, se observa el cuerpo en otra fase. b) Parte anterior de una muda en posición dorsal. c) Muda en posición dorsal.

Localidad. Cantera El Espinal, Formación Sierra Madre, Albiano, Chiapas.

Discusión. Los organismos que fueron asignados a la Familia Sphaeromatidae cuentan con una serie de características que los agrupan dentro de la misma, de acuerdo con lo reportado por Kensley y Schotte (1989): la anténula cuenta con tres artejos; la mandíbula es robusta, la lacinia movilis y el proceso molar están bien desarrollados; el pleón está compuesto por cuatro pleonitos o pleómeros parcialmente fusionados, indicados por suturas laterales; los urópodos son laterales, con el exopodito móvil, y el endopodito fusionado con el basipodito, además de poseer un cuerpo compacto, convexo y la capacidad para enrollarse de forma similar a los isópodos terrestres o cochinillas. Adicionalmente, características observadas que los agrupan dentro del Suborden Sphaeromatidea, son la presencia de los pleonites (fusionados del primero al quinto) (Brandt 2003). La presencia de ojos y su ubicación precisa no fueron muy claras, al igual que el patrón reticulado o en forma de panal que presenta la cutícula, pero estos detalles se pudieron apreciar en las imágenes de

microscopio electrónico de barrido. La estructura panaloide de la cutícula ha sido reportada con anterioridad para dos isópodos fósiles: *Triasspheroma magnificum* (Basso y Tintori, 1994) y *Palaega* sp. (Feldmann y Wieder, 1989).

La morfología general de los esferomátidos de El Espinal los asemeja al isópodo esferomátido del género *Gnorimosphaeroma*, ya que al igual que éstos, tienen insertada la cabeza en el primer pereómero, la posición de los ojos es similar, el pleón es parecido, los pleómeros se encuentran dispuestos y fusionados en forma similar, al igual que la disposición de los urópodos, la forma del telson y la posición de los penes pareados.

La identificación de géneros y especies de esferomátidos es frecuentemente difícil, debido a un marcado dimorfismo sexual. Por lo tanto es importante, al hacer determinaciones, tener una muestra representativa que incluya adultos de ambos sexos (Brusca *et al.*, 2001).

Parcerceis sculpta, una especie subtropical que se encuentra en el norte y en el sur de California, es la única especie que posee tres morfologías distintas, (designadas alfa, beta y gama). Los machos alfa son grandes, con una morfología distinta de otros miembros del género; los machos beta son semejantes a las hembras; los machos gama son semejantes a los juveniles. La ventaja de los machos beta y gama es que se cree que pueden entrar a “hurtadillas” al harem, que está protegido por un solo macho alfa, para inseminar a las hembras (Shuster, 1992; Shuster y Wade, 1991). En el Mar de Cortéz, los harem se forman comúnmente en esponjas calcáreas; las poblaciones de *P. sculpta* no han sido aún estudiadas a detalle (Brusca *et al.*, 2001). En los ejemplares revisados, no se ha encontrado la presencia de dermolitos, sin embargo si se observa en algunos ejemplares una pared corporal muy transparente ya que se observa el cuerpo el resto del cuerpo bajo ella, esto podría indicarnos que el ejemplar había mudado recientemente y las mudas que se han observado son muy blancas. La estructura poligonal o panaloide observada en estos

esferomátidos es una característica que ha sido observada en diversos crustáceos actuales, funcionan como canales mediante los cuales se reintegran minerales, que servirán para formar un exoesqueleto nuevo.

Superfamilia Cirolanoidea Dana, 1852

Familia Cirolanidae Dana, 1852

Género *Anopsilana* Paulian y Delamare-Deboutteville, 1956

Anopsilana sp.

Figuras 25 - 31

Diagnosis. Cuerpo ovalado alargado, tan largo como el triple de su ancho; algunos organismos se encuentran doblados por la mitad, no enrollados; cefalón de forma subpentagonal, pereión rectangular, pleón con 5 segmentos no fusionados, las placas coxales son subromboidales, pleotelson triángular invertido, urópodos anterolaterales y móviles.

Descripción. Cuerpo ovalado alargado, no enrollados y en ocasiones doblado por la mitad. Regularmente algunos ejemplares de tamaño pequeño a mediano con pereión pueden presentar una forma ligeramente globosa del pereión. Cefalón de forma pentagonal, bordes laterales e inferiores ligeramente redondeados, margen anterior semi redondeada, tan largo como $1/8$ de la longitud total y su ancho $1/3$ de la anchura total. Anténula con el primer artejo subrectangular, no muy alargado, $1/3$ menos ancho que los tres artejos posteriores, longitud similar a los tres artejos posteriores; los dos siguientes tienen el mismo largo, y el tercero tiene el mismo largo que los anteriores, ligeramente más angosto hacia su unión con el artejo proximalmente. Antena con primer artejo rectangular, su longitud es la misma de los dos siguientes segmentos juntos, $1/3$ menos ancho que el primer artejo de la anténula; el segundo mide $1/7$ del primer artejo y ligeramente más angosto; el tercer artejo es $1/7$ de

la longitud del anterior, del mismo ancho. Primera pereiónita de la misma longitud del cefalón y ligeramente más ancha que el cefalón. Segunda pereiónita $\frac{1}{3}$ menos larga que la anterior y ligeramente más ancha. La tercera pereiónita Sexto pereómero relativamente más largo y ancho que el cuarto pereómero. La séptima pereionita es el más larga y paulatinamente más angosta hacia la parte posterior. Placas coxales subromboidales, presentes de la pereionita 2 al 7; las placas del segmento dos son las más pequeñas, y se van haciendo más grandes en los pereómeros siguientes, hasta llegar al sexto pereómero, la placa coxal del séptimo segmento es del tamaño de la placa coxal del tercer pereómero. Pereiópodos similares, basis subtriangular y alargado, isquio subrectangular, $\frac{1}{3}$ más largo y ligeramente más ancho que el basis; mero subtriangular, $\frac{1}{3}$ menos largo y ligeramente más ancho que el isquio; carpo subrectangular, $\frac{1}{3}$ menos largo y ligeramente más angosto que el mero; propodio subrectangular, ligeramente menos largo y ancho que el carpo, haciéndose ligeramente más angosto hacia la articulación con el dactilo, el cual se encuentra ligeramente curvado en forma de gancho. Pleón $\frac{1}{4}$ del largo del pereión, más angosto que la séptima pereionita; cuarta pleonita ligeramente sobrelapada lateralmente sobre la quinta pleonita. Pleópodos con endopodito en forma de gota, $\frac{1}{3}$ más grande que el exopodito; exopodito en forma de gota; no se observa el basipodito. Pleotelson triangular invertido, con lados cóncavos, un poco menos ancho que largo; su longitud es $\frac{1}{4}$ de la longitud del cuerpo; el ápice es muy agudo. Urópodos móviles, libremente articulados, anterolaterales al pleotelson y sobrepasándolo con más de $\frac{1}{3}$ de su longitud; basipodito triangular alargado, en forma de botín, su longitud es $\frac{1}{3}$ de la longitud del pleotelson, de ancho mide la mitad de su propia longitud; endopódito esbelto y alargado, su longitud es $\frac{1}{3}$ de la longitud total del pleotelson, llegando a sobrepasarlo, ancho equivalente al total del

basipódito; exopodito similar al endopodito en forma, pero ligeramente más corto y agudo en el extremo posterior.

Descripción. Cuerpo ovalado alargado, no se encuentran ejemplares enrollados, sólo algunos doblados por la mitad. Algunos pueden presentar una forma ligeramente globosa del pereión, regularmente ejemplares de tamaño pequeño a mediano. Cefalón de forma pentagonal, con los bordes laterales e inferiores ligeramente redondeados, la parte apical del cefalón casi totalmente redondeada, $1/8$ de la longitud total, $1/3$ del ancho total. Anténula con primer artejo subrectangular, no muy alargado, $1/3$ menos ancho que los tres artejos posteriores, altura similar a los tres artejos posteriores; los dos artejos posteriores tienen el mismo largo, y el tercer artejo tiene el mismo largo que los anteriores, ligeramente más angosto hacia su unión con el artejo. Antena con primer artejo subcuadrado, de la misma longitud del artejo siguiente; el segundo artejo es el doble de ancho del artejo anterior, y se va haciendo ligeramente más angosto en la parte próxima al tercer artejo; el tercer artejo es un poco menos largo que el segundo artejo, y ligeramente menor que la de los pereómeros dos y tres, y ligeramente más ancho que el tercer pereómero. Sexto pereómero relativamente más largo y ancho que el cuarto pereómero. El séptimo pereómero es el más largo y paulatinamente más angosto hacia la parte posterior. Placas coxales subromboidales, presentes del pereómero 2 al 7; las placas del segmento dos son las más pequeñas, y se van haciendo más grandes en los pereómeros siguientes, hasta llegar al sexto pereómero, la placa coxal del séptimo segmento es del tamaño de la placa coxal del tercer pereómero. Pereópodos similares, base subtriangular alargada, isquio subrectangular, $1/3$ más largo y ligeramente más ancho que la base; mero subtriangular, $1/3$ menos largo y ligeramente más ancho que el isquio; carpo subrectangular, $1/3$ menos largo y ligeramente más angosto que el mero; propodo subrectangular, ligeramente menos largo y ancho que el

carpo, haciéndose ligeramente más angosto hacia la parte próxima al dactilo, que se encuentra ligeramente curvado, tiene forma de gancho. Pleón $1/4$ el largo del pereón, más angosto que el séptimo pereómero, con el cuarto pleonite ligeramente sobrelapado lateralmente sobre el quinto pereómero. Telson triangular invertido, con lados cóncavos; el ápice del telson es muy agudo, su longitud es $1/4$ de la longitud total, ancho ligeramente menor a la longitud del telson. Urópodos móviles, anterolaterales al telson, justo debajo del pleón. Basipodito triangular alargado, en forma de botín, su longitud es $1/3$ de la longitud del telson, de ancho mide la mitad de su propia longitud: los urópodos están libremente articulados. Endopodito filiforme; su longitud es $1/3$ de la longitud total del telson, llegando a sobrepasarlo, ancho equivalente al total del basipódito; exopodito con longitud ligeramente menor a la del endopódito, tiene forma ovalada, haciéndose aguda en el extremo posterior.

Observaciones. Los ejemplares cirolánidos examinados presentan, al igual que en los esferomátidos, la presencia de tres tamaños, siendo igualmente los de talla mayor y los de la talla menor los más escasos, los organismos más abundantes son los de tamaño mediano. En los organismos de los tres tamaños se observó la presencia de pene; también se observó que estos organismos tienen el cuerpo más alargado o cilíndrico. Los organismos de tamaño mediano y grande presentan algunos pereópodos. Dentro de los organismos de talla mediana a chica, algunos presentan el cuerpo un poco globoso en la parte media central del mismo; se observa además lo que podrían ser reminiscencias del marsupio, huevos o puestas (Serrano, 2008). Se observan dermolitos que son unos depósitos de fósforo y calcio en algunos ejemplares que presentan una pared corporal de apariencia transparente; sin embargo es importante resaltar que se observan en la mayoría de los cirolánidos la pared corporal con una tendencia a ser más transparente.

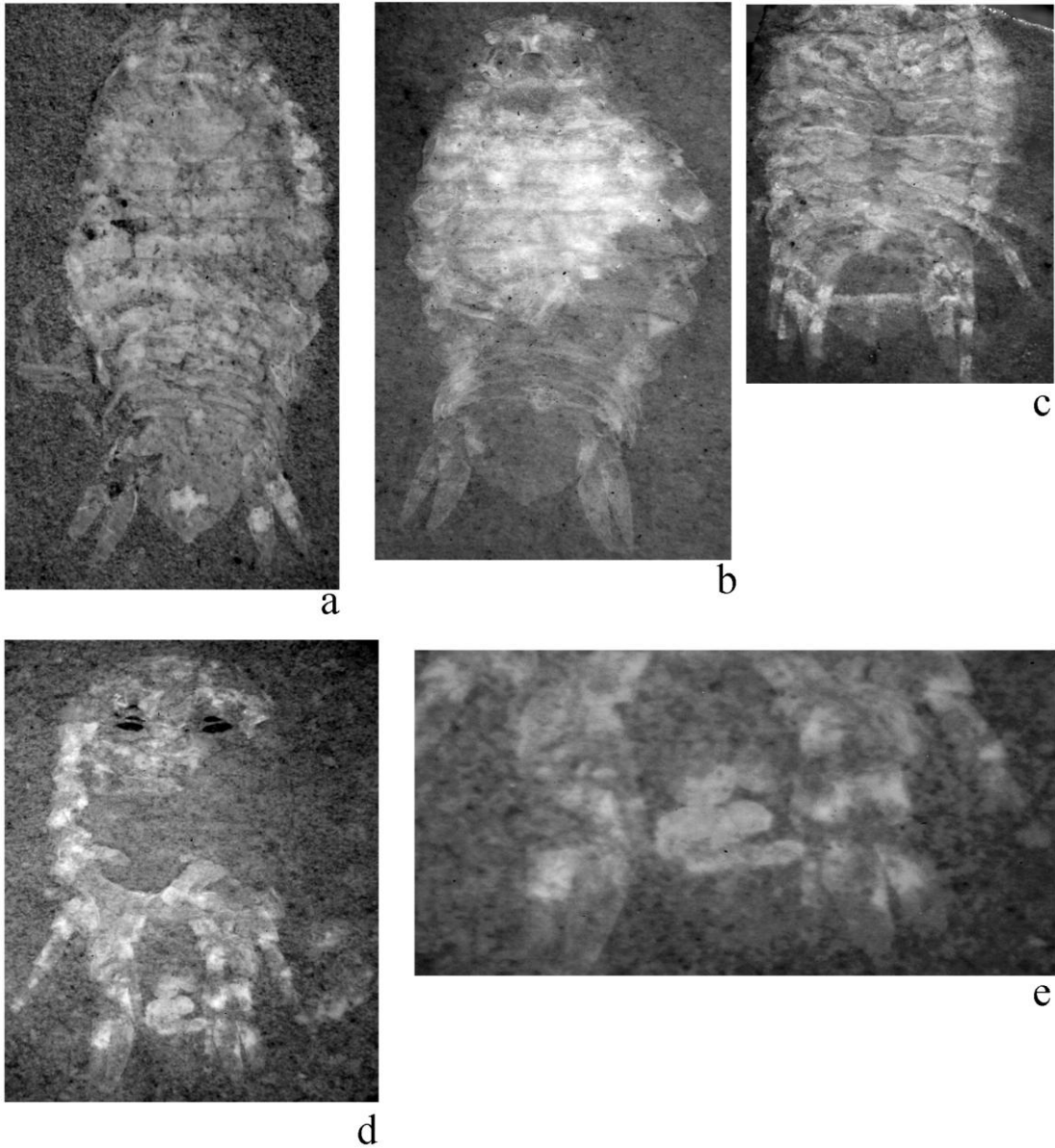


Figura 25. a) *Anopsilana sp?* ejemplar en posición dorsal, grande con algunos pereopodos. X8. b) Ejemplar en vista dorsal con una pared corporal muy transparente, ya que se observa lo que podría ser el marsupio y las partes bucales X8. c) Ejemplar de talla grande en posición ventral con pereopodos muy alargados X9. d) Ejemplar de talla mediana como, chato, en posición ventral con pereopodos, dermolitos y la pared corporal es muy transparente X10. e) Acercamiento a la parte del terminal del telsón del ejemplar mostrado en 24d.

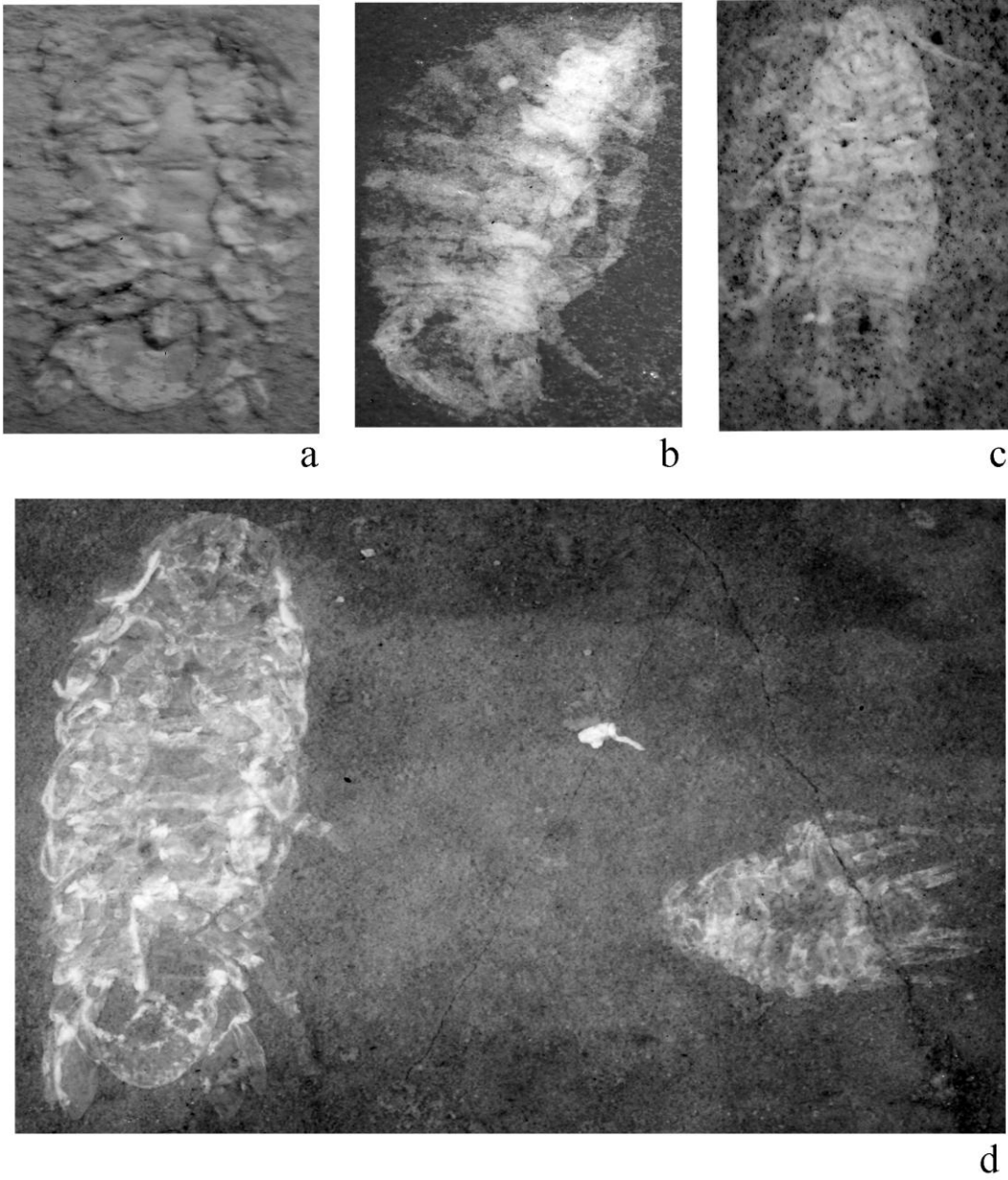


Figura 26. a) Cuerpo de talla grande en tercera dimensión, en posición dorsal mostrando pereopodos, pene y urópodos X9. b) Cuerpo en posición dorsolateral, de talla grande, doblado, con cutícula muy transparente y presencia de marsupio X8. c) Ejemplar en posición dorsal mostrando antenas y pereopodos X10. d) Ejemplar de talla grande en posición dorsal se observa la pared corporal muy transparente que permite ver la parte ventral, junto a el un ejemplar de talla pequeña en posición dorsal con pereiópodos.

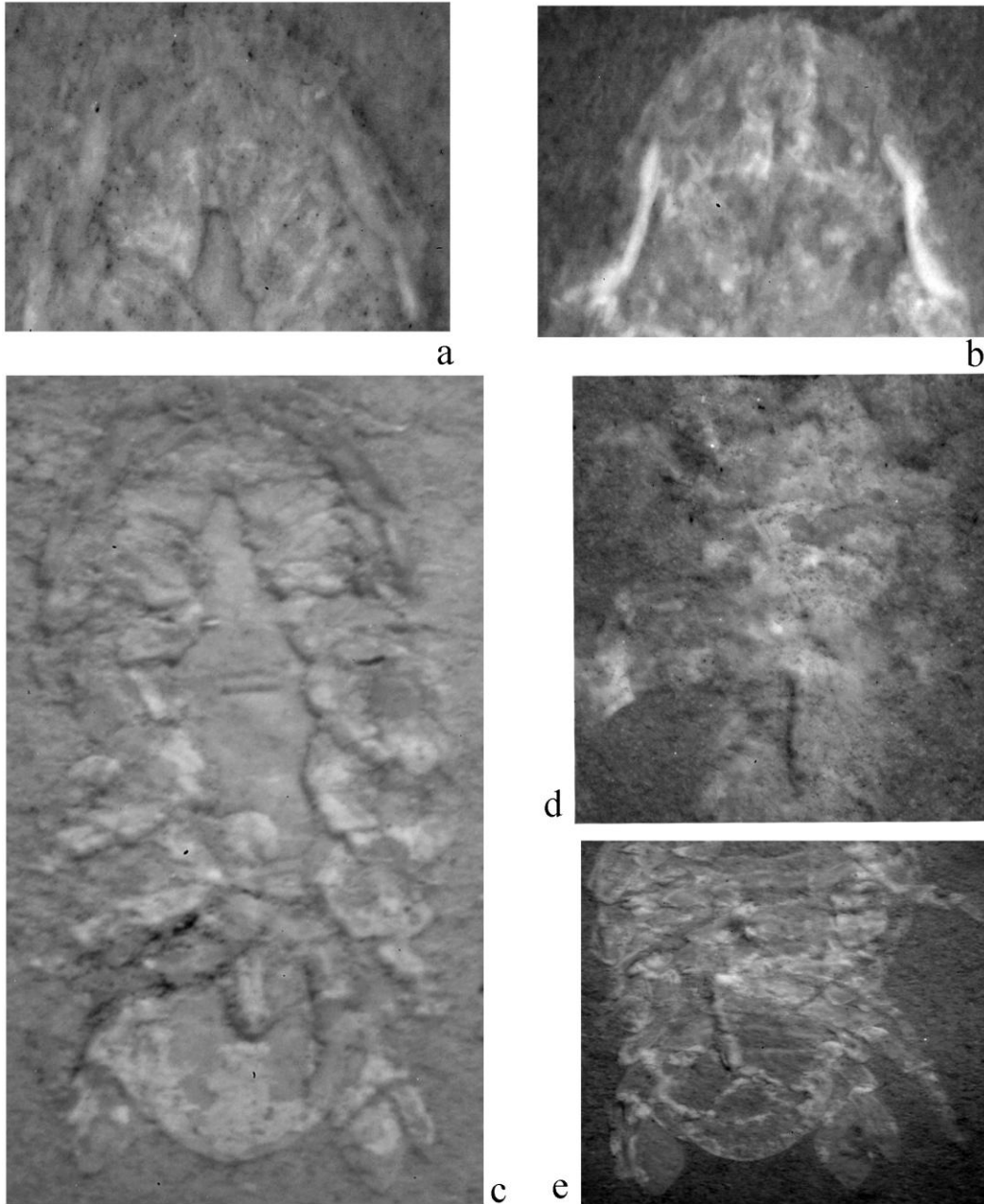
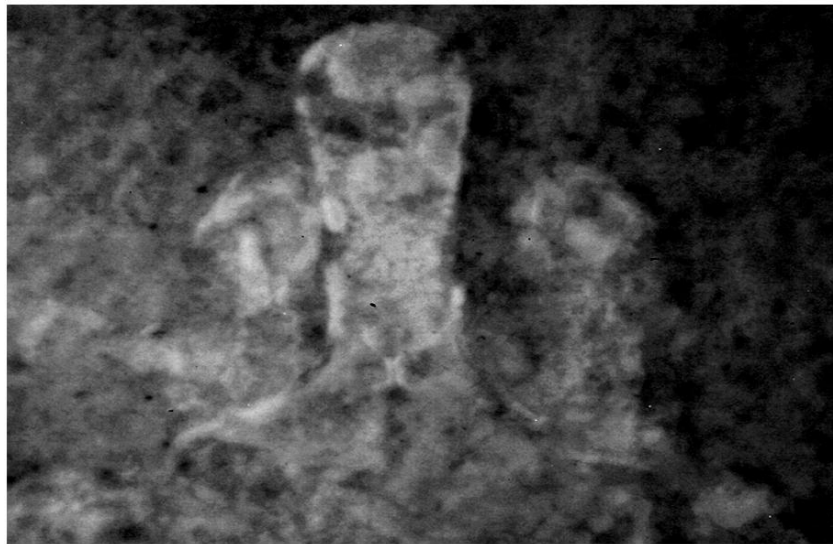
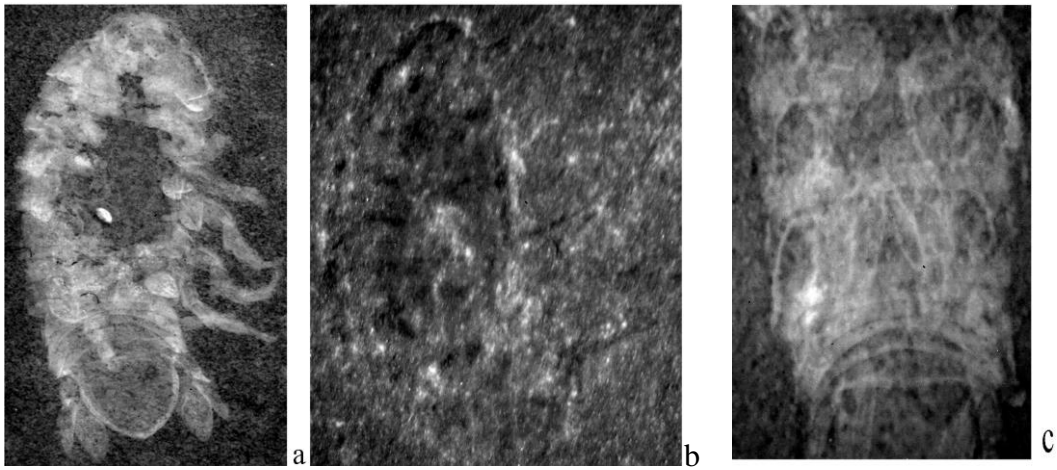


Fig 27. a) Acercamiento a las partes bucales del ejemplar 25a. b). Partes bucales del ejemplar 25d, con relieve X21. c) Ejemplar de talla grande en tercera diemensión 25 a X30. d) y e) Acercamientos a el pereón y pleon, acercamiento al pleon y telsón del ejemplar 25d X12 y X15, respectivamente.



d)

Figura 28. a) Ejemplar 25d con cuerpo de talla grande con pereiópodos y cutícula muy transparente X15. b) Ejemplar examinado en MEB, sin mostrar estructura cuticular. c) Ejemplar de talla grande en posición dorsal con cuticula transparente mostrando las coxas donde se insertan los pereopodos, con lo que probablemente podrían ser los pleopodos. d) Acercamiento a la parte más anterior del ejemplar c, mostrando el rostro X30.

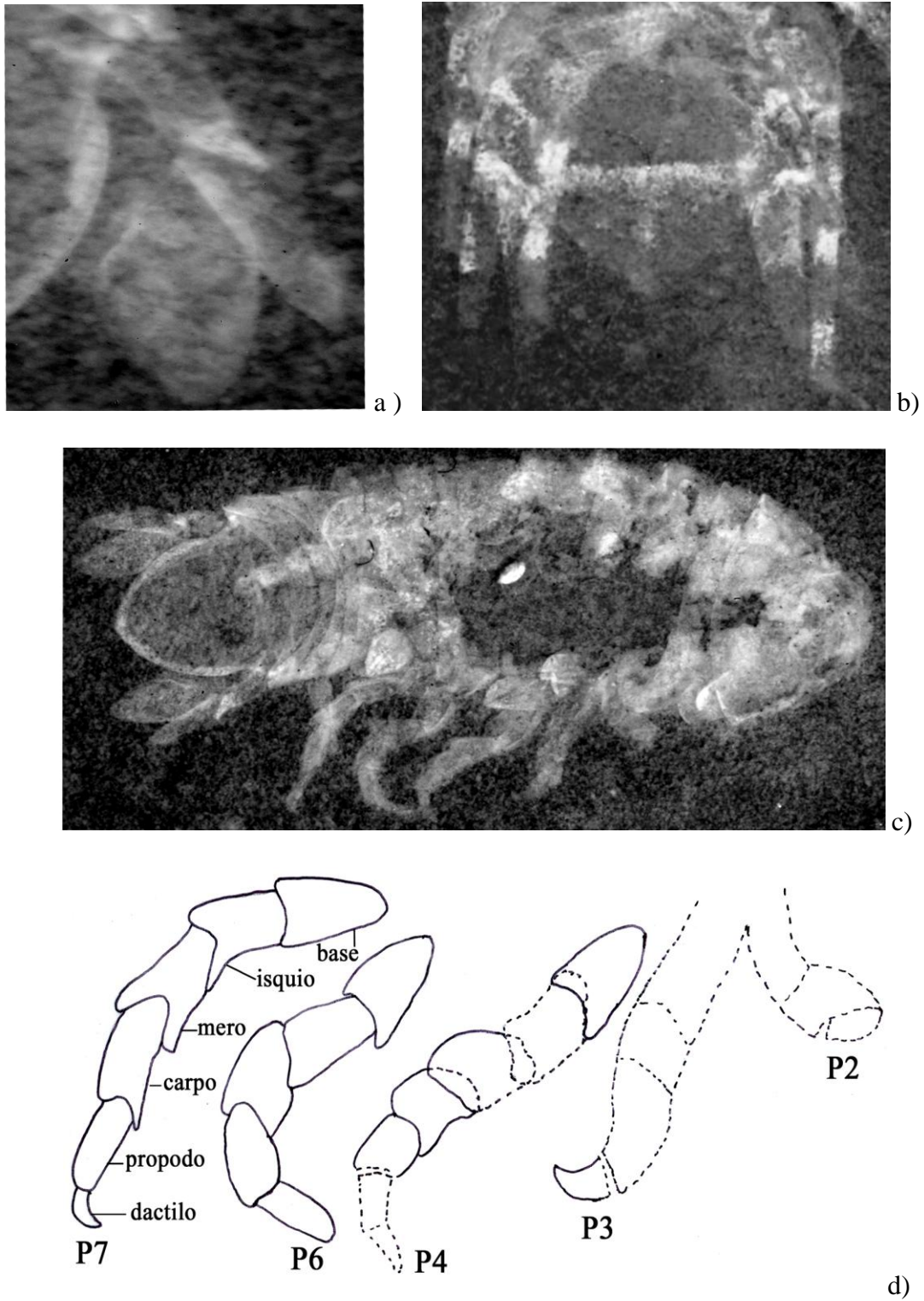
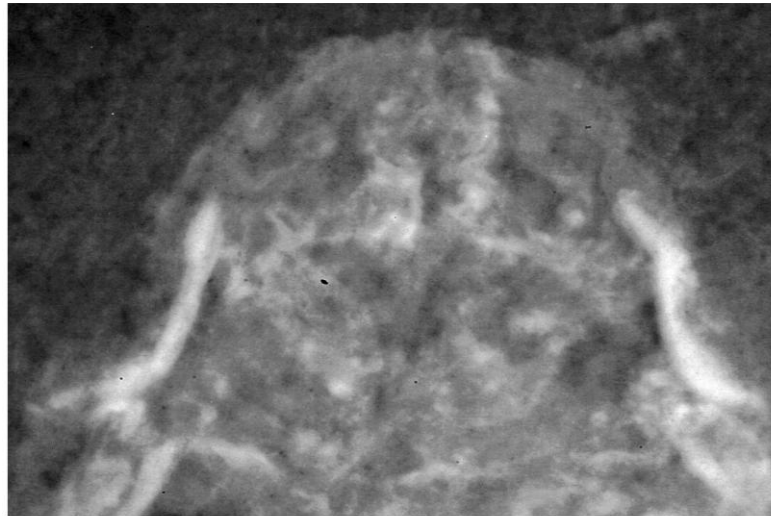
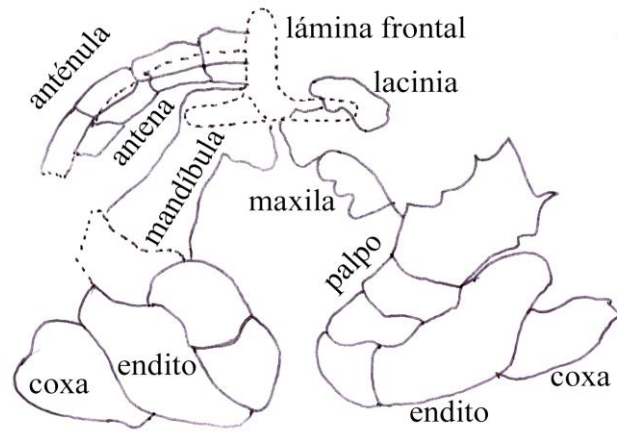


Figura 29. a) Ejemplar 25d acercamiento a un urópodo. b) Urópodos de un cirrolánido con cefalón achatado. c) Ejemplar 25d acercamiento a los pereopodos. d) Esquema de los pereópodos.



a



b

Figura 30. a) Acercamiento las partes bucales del ejemplar 25d. b) esquema de las partes bucales de 25d.

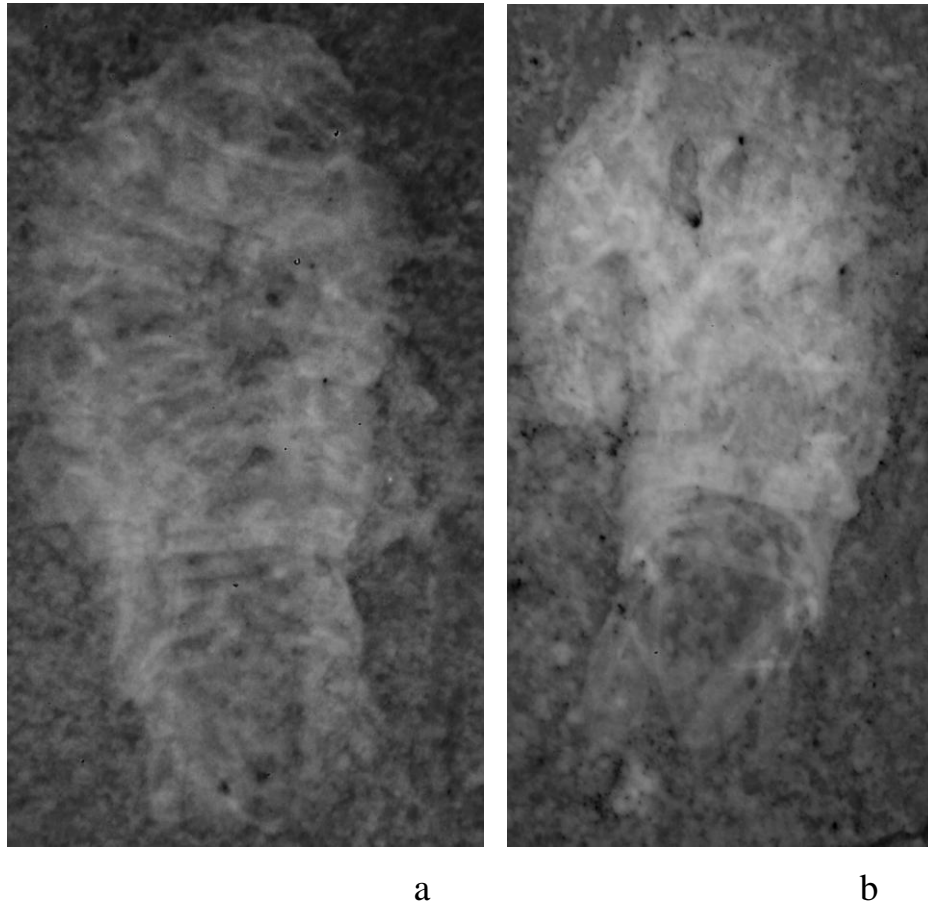


Figura 31. a) Ejemplar en posición dorsal, grande con una ruptura en el centro X8. b) Ejemplar en posición dorsal, inclinada X5.

Localidad. Cantera El Espinal, Formación Sierra Madre, Albiano, Chiapas.

Discusión. Los organismos estudiados que fueron agrupados dentro de la familia Cirolanidae, cuentan con una proporción que va de tres veces más largo que ancho, con la presencia de placas coxales bien desarrolladas, y es concordante con las características del grupo (Brusca *et al.*, 2001). Otras características que se observan en en estos organismos, y que los agrupan como miembros de esta familia, son los ojos relativamente pequeños en posición lateral, la presencia de la lámina frontal; las placas coxales que se encuentran presentes del segundo al séptimo pereómero, diferenciadas del terguito por la presencia de la sutura coxal, que va también del segundo al séptimo pereómero; el pleón está compuesto

por cinco pleonites, con los márgenes laterales del cuarto pereonite sobrelapados en el quinto pereómero; los urópodos están en posición anterolateral al telson, libremente articulados y móviles (Serrano, 2008). De acuerdo con Kensley y Schotte (1989), éstas también son características de la Familia Cirolanidae. Las partes bucales son una pieza importante en la descripción, sin embargo, algunos autores como Brandt y colaboradores (2003), mencionan que existen ejemplos de reducción de estas estructuras; otros autores como Kensley y Schotte (1989) sugieren que éstas pueden estar metamorfoseadas. Este cirolanido posee semejanzas morfológicas con el género *Anopsilana*, ya que no puede enrollarse, la forma pentagonal del cefalon; la antena que es bastante larga, que cae a los lados llegando hasta la parte media del cuerpo; la distribución de los segmentos del pleón y el pereón son similares, los tres primeros pereópodos son prensiles en forma de gancho, la posición anterolateral del basipodito justo debajo del telson, urópodos libremente articulados y el rango de tamaño también son similares (Serrano 2008). En estos cirolánidos no se observó la presencia de estructura cuticular, sin embargo se encontraron unas estructuras denominadas dermolitos que han sido observadas en cirolánidos actuales y Feldmann (2009) los reporta por primera vez para el isópodo fósil *Cirolana garassinoi*, en dicha publicación sugiere la presencia de dermolitos como evidencia de que estos cirolánidos cretácicos secuestraban calcio y otras sales minerales para la formación de su nuevo exoesqueleto y de la preadaptación a la vida terrestre, proceso que ha sido observado en formas extintas. Describe a los dermolitos como unas estructuras lisas, vítreas de color ámbar o negro y opaco, pero los bordes son o chalky o muy claros como bronceados y translucidos, que se localizan en los pereómeros del 2 al 4. En el caso de los cirolánidos aquí descritos los dermolitos son de forma ovalada con los bordes laterales agudos, de color ámbar y apariencia vítrea. En los estudios de fluorescencia de rayos X realizados a los

dermolitos de *Cirolana garassinoi* fósforo y calcio, aunque sugiere que el calcio que se encuentra en una mayor proporción se debe a que el isópodo está preservado en calizas y que la condición de pre-muda se evidencia por lo delgado y transparente de la cutícula de los ejemplares que contienen los dermolitos, la transparencia de los organismos fósiles está indicada por los ojos que son sésiles y dorsales y se pueden observar en posición ventral (Feldmann 2009). El secuestro del calcio durante la fase de pre-muda ocurre con el desarrollo de depósitos en los elementos esternales de los pereiomeros 1-4 como resultado de la disolución de la parte posterior del exoesqueleto (Greenaway, 1985). El calcio es movilizado de estas estructuras localizadas en la parte posterior del exoesqueleto y sirven para formar un posterior exoesqueleto más resistente. El reconocimiento de que los isópodos marinos tienen poca necesidad de secuestrar calcio, ya que este es un elemento abundante en el agua marina, estos animales no forman típicamente estas estructuras durante la fase de pre-muda. Del mismo modo los isópodos acuáticos son capaces de extraer el calcio del medio en el que se encuentran para formar sus depósitos de calcio aunque su necesidad es menor que la de los isópodos terrestres los cuales obtienen el calcio de sus alimentos (Feldmann, 2009). Hay autores como Ziegler y Miller (1997) y Fabritius *et al.*, (2005) que sugieren que las secuencias evolutivas por las cuales el secuestro de sales de calcio se fueron haciendo más sofisticadas porque los animales fueron radiando de medios semiacuáticos a más terrestres a medios finalmente terrestres y carentes de agua. El descubrimiento de *Cirolana garassinoi* en el cual el desarrollo de los dermolitos ocurre en el Cretácico, este isópodo marino introduce la posibilidad de que la secuencia y los requerimientos para el secuestro de calcio no siguieron una vía precisa. Es posible que isópodos marinos geológicamente más viejos tuvieran mecanismos para almacenar y remover sales minerales, incluyendo calcio y fósforo y que este mecanismo se haya sido

una pre-adaptación de los isópodos marinos para el subsecuente estilo de vida terrestre (Feldmann, 2009). En el caso de un cirrolanido actual *Excirrolana chiltoni* está documentada el contenido de fosforo y calcio en los dermolitos (Kaplou, 1972).

Conclusiones

Los tanaidáceos del Espinal constituyen el primer reporte de tanaidáceos fósiles para México y representan la comunidad fósil de tanaidáceos mejor representada y preservada en el mundo. Además son el primer reporte de la superfamilia Apseudoidea, ya que de acuerdo con Vonk y Schram (2007) no hay fósiles conocidos para la Superfamilia Apseudoidea. Esta comunidad de tanidáceos fósiles está integrada por organismos endobentónicos, esta característica les proporciono una ventaja al momento de la preservación Este hábitat era carcterístico de varias especies de tanaidáceos extintas (Schram, 1986; Gutu y Sieg, 1999). Los tanaidáceos fósiles al igual que los actuales están representados por una comunidad en la que se observan diversos estadios del desarrollo. Se observa dimorfismo sexual muy marcado, evidenciado principalmente por la diferencia de tamaño de las quelas entre los machos y las hembras siendo en los primeros de mayor tamaño, Estas características son evidentes en los dos grupos de tanidáceos de mayor tamaño, en el tercer grupo en el que los tanaidáceos son más esbeltos y pequeños no fue fácil distinguir o diferenciar los machos de las hembras. Probablemente esto se debió a que se encontraban en una etapa del desarrollo en la que las hembras y los machos son similares. Es posible que en esta comunidad fósil se logren determinar mayor número de estadios del desarrollo en los tanaidáceos. Los ejemplares estudiados son en su mayoría cuerpos, los cuales por el buen estado de preservación y articulación, sugieren un ambiente de baja energía, evidenciado también por características litológicas (Serrano, 2008) como la sucesión de arcillas y dolomitas en laminación paralela. Como ya se mencionó los

tanaidáceos tienen una ventaja tafonómica, al estar entre el sedimento, estos ya se encontraban enterrados al momento en que murieron. Al igual que en los isópodos se encontraron estructuras de gran importancia sistemática como: anténulas, antenas, partes bucales, (mandíbulas, maxilípodo y labio), así como pereópodos que preservaron la punta terminal en la cual se encontrarían las sedas para la producción de las galerías en las que vivían, algo similar a lo que se presenta en los tanaidáceos actuales que viven en ambientes parecidos. Algunas piezas bucales se encontraron sueltas junto a un ejemplar de tanaidáceo fósil. Los elementos bucales son en su mayoría, raros en el registro fósil, estas estructuras son muy frágiles y pequeñas. También en base a esto y a que un alto porcentaje de organismos se encuentran articulados (en particular la mayoría de los tanaidáceos) se puede decir que al igual que las dos familias de isópodos, son autóctonos y que vivían en un ambiente de muy baja energía y que sufrieron un transporte de escaso a nulo, ya que no hay gran evidencia de bioturbación, debido a los bajos niveles de oxígeno y periodos de anoxia. Se reconocieron restos de isópodos, tanaidáceos, cangrejos; incluidas en regurgitaciones. Además se encontraron otros elementos de manera independiente en buen estado como: quelas de pagurído, pereopodos de cangrejo, pereópodos de tanaidáceo con punta terminal, quelas de los tanaidáceos.

Dentro del grupo de los isópodos esferomatidos, se reportó la presencia de la macroestructura cuticular panaloide o en forma de pentágonos que ha sido reportada para isópodos fósiles y es propia de algunos crustáceos actuales (Serrano, 2008). En las observaciones que se hicieron para el presente trabajo se encontraron dentro del grupo de los esferomatidos algunos ejemplares que presentan un exoesqueleto muy transparente ya que se logró ver debajo de ésta el cuerpo de constitución un poco más blanca; la cutícula muy transparente, es una evidencia de que el organismo fósil había mudado recientemente,

antes de ser enterrado y el caparazón está en un proceso de integración de minerales del medio hasta para obtener una consistencia más resistente y eventualmente perderá dicha transparencia. La estructura cuticular (panaloide) de los isópodos esferomátidos, es similar a la de los tanaidáceos. Pese a que en el grupo de los isópodos cirolanidos no se logro observar una estructura cuticular semejante a la de los isópodos esferomátidos (Serrano 2008), es relevante la presenciade los dermolitos que como ya se mencionó es una estructura importante en la evolución de los isopódos del medio marino, dulceácuicola o de ambientes transicionales, al medio terrestre, lo cual está documentado para la especie fósil *Cirolana garassinoi* y para algunos cirolanidos marinos actuales, como una estructura de reserva de sales minerales. Se cree que los dermólitos surgieron cuando los elementos necesarios para la formación del exoesqueleto después de mudar pueden no estar en proporciones abundantes. Primariamente se formaron para almacenar fósforo y como segunda opción se comenzó a almacenar calcio ya que este es más abundante en el medio marino. Los dermólitos se observaron en posición ventral y muchos de los cirolánidos presentaron una cutícula muy transparente, siendo esta una una característica generalizada de los cirólanidos del Espinal. Es probable que los dermolitos sean una estructura más antigua que servía de reserva de minerales para la construcción de exoesqueletos, y que en la actualidad, la presencia de los polígonos tienen una función de reserva o de reabsorción de los minerales para la construcción de un nuevo exoesqueleto. Los cirolánidos en los que se presentan los dermolitos se observó un cefalon achatado, con pereiópodos y urópodos muy alargados, probablemente estos ejemplares constituyan una tercera especie.

En los tanaidáceos, un gran número de ejemplares presentan pereiópodos, y se observaron en posiciones ventral, lateral, dorsal, los tanidáceos; no se enrollan como los esferomátidos o como los cirolánidos que solo se doblan por la mitad. La preservación en los tanaidáceos

es mucho mejor que en los isópodos y superan en número por mucho a las dos familias de isópodos fósiles.

En el caso de los tanaidáceos las partes bucales se observaron en posición ventral, sin embargo las demás características se pueden apreciar en las diversas posiciones, dorsal, ventral, lateral; los ejemplares se encuentran en su mayoría perfectamente articulados.

Se observaron 500 esferomátidos, 170 cirolánidos y un poco más de 1,000 ejemplares de tanaidáceos lo que refleja la densidad poblacional de cada grupo. Los tres grupos de paracáridos fósiles raramente se llegaron a encontrar juntos, los tanaidáceos se llegan a encontrar con algunos esferomátidos fósiles, pero no hay presencia de cirolánidos fósiles, sin embargo, si se llegan a registrar algunos cirolánidos junto con los esferomátidos. Los isópodos se comparan en importancia ecológica con anfípodos y tanaidáceos, como notables intermediarios en las cadenas alimenticias. Son predominantemente abundantes en el suave sedimento marino, junto con tanaidáceos, bivalvos y poliquetos (Brusca *et al.*, 2001). Los tanaidáceos se observan en horizontes de mortandad masiva, lo que nos indica la ocurrencia de períodos de anoxia en los que encontramos algunos isópodos esferomátidos escasos. Después al ir levantando capas encontramos esferomátidos y escasamente cirolanidos pero ya no se encuentran tanaidáceos, lo que nos indica que la población de tanaidáceos ya no logró restablecerse, sin embargo, los isópodos se siguieron observando en capas posteriores. En los isópodos se reportaron para el trabajo de licenciatura, algunos elementos importantes en la sistemática como las partes bucales, antena, anténula, mandíbulas, maxilas, pereopodos; estos últimos se onservaron en el caso de los esferomátidos en lo ejemplares de talla mayor y solo se observaron en posición ventral, en el caso de los cirolanidos los pereopodos se observaron en los ejemplares de los tres tamaños, se observan en los organismos que presentan diversas posiciones incluso en

los ejemplares que estn un poco achatados en los cuales los pereópodos se ven muy grandes ya que sobresalen mucho del cuerpo al igual que los urópodos y es en estos ejemplares en los que se sugiere pudieran ser una tercera especie de isópodos pertenecientes a la familia Cirolanidae; en los isópodos esferomatidos además de observar la estructura cuticular logramos observar un mayor número de estructuras bucales, los penes pareados que son una característica que también los agrupa dentro de la familia *Gnorimosphaeroma* y pese a que todo esto hace excepcional el reporte de los isópodos fósiles los tanaidáceos lo son aún más, no solo porque se observan por primera vez estructuras bucales y apéndices locomotores para un especie fósil de tanaidáceo, sino por la gran cantidad de organismos con que se cuenta.

Dentro de los primeros trabajos acerca de la localidad de El Espinal, se reporta la existencia elementos continentales, como un cono de gimnosperma, la larva de odonato, un hemíptero acuático, que son elementos de ambientes terrestres, y sugieren un ambiente mixto, posiblemente estuarino, con aporte de agua dulce; varios grupos de tanaidáceos habitan ambientes similares (Vega *et al.*, 2006). La mayoría de isópodos del género *Gnorimosphaeroma* viven actualmente en ambientes estuarinos o costeros y son organismos resistentes a los cambio de salinidad que no afecta la movilidad de los mismos. Los isópodos del genero *Anopsilana* viven actualmente en ambientes de agua dulce, salino y salobre. De acuerdo a la información obetnida de las columnas estratigrafías, muestran una sedimentación cíclica y constante, y nos indican grandes afluentes de lodo, esto aunado a la presencia de cristales pseudomorfos de yeso lo que nos indica períodos de desecación así como la presencia de Ca y Mg, la preservación de los organismos nos indica una muy baja energía casi nula ya que los organismos fósiles tanto mudas como cuerpos tienen una excelente preservación, algunas mudas se observan completas o empalmadas en

el caso de los isópodos, es decir encontramos la parte anterior y la posterior de la muda juntas, tal como ocurre el proceso de mudar en los isópodos actuales y también se observan las mitades de dichas mudas por separado y en perfecto estado, esto sucede con los esferomátidos; en el caso de los cirrolánidos observamos mudas completa juntas partidas por la mitad, los tanidáceos presentan únicamente la parte anterior, algunos segmentos del pereón y los segmentos del pleon y algunas partes bucales sueltas reconocibles, además de otros elementos como las quelas de pagurído, pereopodos de cangrejo sueltos, alguno restos regurgitados (restos de isópodos, tanaidáceos y cangrejos), bivalvos articulados (aunque no son muy comunes), todos estos elementos son sumamente frágiles y para su preservación requieren características muy especiales como una sedimentación constante, niveles de oxígeno bajos que no permiten el desarrollo de microambientes (bacterias) en los restos y de organismos escavadores o cualquier otro tipo de bioturbación, los tanaidáceos son un buen indicador de las condiciones ambientales y refuerzan los datos acerca de la escases de oxígeno disuelto en el sedimento y en el agua en general, con los horizontes de mortandad masiva queda evidenciado los períodos de anóxia que son los periodos en los cuales no había interacción con el agua de mar, el agua contiene poco oxígeno disuelto al igual que los sedimentos del fondo en El Espinal, debido a esto se sugiere un ambiente de laguna costera, la presencia de anquerita también es otro indicador de la baja cantidad de oxígeno en los sedimentos; había aporte de sedimentos y agua dulce del continente por la presencia de Fe. Los tanaidáceos al encontrarse entre el sedimento (endobentónicos), tuvieron una ventaja con respecto a los otros peracáridos fósiles (isópodos) de el Espinal en el proceso de fosilización. En las calizas de Glen Rose se reporta al pagurído *Roemerus robustus* y define un ambiente de depósito por la excelente preservación de quelas de varias especies de cangrejos y las define como microfósiles de crustáceos (quelas, restos de

caparazones,etc) además por la abundancia de cangrejos ermitaño, postula que el ambiente es de una laguna costera con la presencia de una barrera que podría ser un arrecife, ya que es compatible con el ambiente que habitan en la actualidad estos decápodos de aguas someras (Bishop, 1986) , las quelas que se encontraron en el Espinal del pagurído *Roemerus robustus* así como otros restos de crustáceos (caparazones de cangrejos, tanaidáceos, isópodos regurgitados; partes bucales sueltas; pereópodos de cangrejo y de tanaidáceo, son un grupo de restos que nosotros podríamos considerar como microfósiles de crustáceos y dado que se encuentran en buen estado, las partes regurgitadas muestran elementos reconocibles; todo esto nos sirve como indicador ambiental y como una herramienta tafonómica importante, son nuevamente una evidencia de la baja energía del lugar entre otras características como la sedimentación, la anoxia del lugar, ya mencionadas anteriormente .

Algunos autores asignan a El Espinal una edad Albiana, ya que hay diversos elementos reportados que apoyan esta edad (Vega *et al.*, 2006). Sin embargo, otros autores ubican la localidad en esa misma edad, pero destacan que el género del pez *Triplomystus applegatei* se encuentra reportado para el Cenomaniano de Namoura, Libano (Alvarado-Ortega y Ovalles-Damián, 2008). De acuerdo el trabajo, donde se describe al pagurído *Roemerus robustus* entre otros decápodos (*Protocallianasa klofi*, *Pagurus banderensis*, *Palaeodromites naglei*, *Hillius youngi*, *Dioratipus scotti*, *Prehepatus hodgesi*) y fueron asignados con una edad Albiana Tardia (Bishop, 1986); de muchos de estos fósiles descritos que pertenecen a generos de decápodos, que fueron descritos y asignados para el Albiano de Norteamérica (Rathbun, 1935), una comunidad fosilífera con la misma asociación faunística también es reportada para el Albiano de Inglaterra (Wright y Collins, 1972). Las dos localidades de la misma sección descritas por Bravi y Garassino (1998a y b)

donde se reportan algunos elementos como las plantas, peces y algunos crustáceos de generos, así como peces similares a los del Espinal concluye con una edad Albiana, principalmente apoyada por los microfósiles *Paracoskinolina tunesiana*, *Cribelopsisi cfr. arnaudae*, *Ovalveolina reicheli*, *Praechrysalidina infracretacea Sabaudia minuta*, miliolidos y textuláridos del Albiano Temprano; *Bacinella irregularis*, *Pseudonummoloculina*, *Spiroloculina*, *Debarina hahounerensis*, *Sabaudia minuta*, *Paracoskinolina tunesiana*, *Pseudotextulariela aff. scarsellai*, *Cuneolina aff. laurentii*, *Praechysalinida infracretacea* con una edad correspondiente al Albiano. Basandonos en las asociaciones faunísticas descritas por Rathbun en 1935, Bishop 1986, Wright y Collins en 1972, Bravi y Garassino 1988 a y b, sugerimos que la edad de El Espinal es Albiana a reserva de que se obtengan más datos y se hagan más estudios en el futuro de esta localidad.

Literatura citada

- Allison, P.A. 1986. Soft-bodied animals in the fossil record: the role of decay in fragmentation during transport. *Geology* 14,139-154
- Allison, P.A. 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macro-fossils. *Paleobiology* 14, 139-154.
- Allison, P.A., Wingall, P.B., Bret, C.E. 1995. Paleo-oxigenation: effects and recognition. 97-112. *In* BOSENCE. D.W. and Allison, P.A. (eds). *Marine paleoenvironmental analysis from fossils*. Geological Society, London, Special Publication, 83, 272 pp.
- Alvarado-Ortega, J., E. Ovalles-Damián. 2008. *Triplomystus applegatei* sp. nov. (Teleostei: Ellimmichthyiformes), a rare "Triple armored herring" from El Espinal Quarry (Early Cretaceous), Chiapas, Southeastern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 1, 53-60.
- Applegate, S.P. 1988. A new genus and species of teleostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 7, 200-205.

- Applegate, S.P. 1992. A new genus and species of pycnodont from the Cretaceous (Albian) of central México. *Instituto de Geología, Revista*, 10, 164-178.
- Applegate, S.P. 1995. An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, *in* Arratia, G., Viohl G. (eds.), *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology*: Munich, Germany, Friedrich Pfeil Verlag, 529-538.
- Applegate, S.P., L. Espinosa-Arrubarrena, J. Alvarado-Ortega, M. Benammi. 2006. Revision of recent investigations in the Tlayúa quarry, *in* Vega, F.J., Nyborg, T.G., Perrillat, M.C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Quiróz-Barroso, S.A. (eds.), *Studies on Mexican Paleontology: The Netherlands*, Springer, *Topics in Geobiology*, 24, 265-291.
- Arntz, W.E., J. Gutt. 1999. The expedition ANTARKTIS XV/3 (EASIZ II) of RV Polarstern in 1998. *Berichte zur Polarforschung*, 301, 1-229.
- Bárcena, D.M. 1875. Un crustáceo fósil del género *Sphaeroma* y reseña geológica del Valle de Ameca de Jalisco. *La Naturaleza*: 3, 355-361.
- Barnard, J.L. 1970. Benthic ecology of Bahía de San Quintin, Baja California. *Smithsonian Contributions to Zoology* 44, 1-160
- Barnard, J.L., O.S. Karaman. 1983. Australia as a major evolutionary centre for Amphipoda. *Memories of the Australian Museum*, 18:45-61
- Barthel, K.W., R. Boettcher. 1978. The Abu Ballas Formation (SW Desert, Egypt, a significant lithostratigraphic unit of the "Nubian Series". *Internacional Congreso on Sedimentology. Internacional Association of Sedimentology*, 10, 57-58.
- Basso, D., A. Tintori, 1994, New Triassic Isopod Crustaceans from Northern Italy. *Paleontology*, 37, 801-810
- Bückle-Ramirez, L.F. 1965. Untersuchungen über die Biologie von *Heterotanais oerstedii* Kroyer (Crustacea, Tanaidacea). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. 55, 714-782.
- Bishop, G.A. 1983. Fossil decapods crustaceans from the Lower Cretaceous, Glen Rose Limestone of Central Texas. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 20, 27-55.
- Bishop, G.A. 1986. Taphonomy of the North American decapods. *Journal of Crustacean Biology*, 6, 326-355.
- Boesch, D.F., Rabalais, N.N. 1991. *Effects of hypoxia on continental shelf benthos: comparison between the New York Bight and the northern gulf of Mexico*. *In* TYSON, R. V. and PEARSON, T.H. (eds). *Modern and ancient continental shelf anoxia*. Geological Society, London, Special Publication, 58, 470 pp.

- Bousfield, E.L., G.O. Poinar, Jr. 1994. A new terrestrial amphipod from the Tertiary amber deposits of Chiapas Province, southern Mexico. *Hist. Biol.*, 7: 105-114.
- Brandt, A., G.C.B. Poore. 2003. Higher classification of the flabelliferan and related Isopoda based on a reappraisal of relationships. *Invertebrate Systematics*, 17, 893-923.
- Brandt, A., J.A. Crame, H. Polz, M.R.A. Thomson. 1999. Late Jurassic Tethyan Ancestry of Recent Southern High-Latitude Marine Isopods (Crustacea, Malacostraca). *Palaeontology*, 42, 663-675.
- Bravi. S., A. Garassino. 1988 a. <<Platenkalk >> of the Lower Cretaceous (Albian) of Petina, in the Alburni Mounts (Campania, S Italy), and its decapods crustacean assemblage. *Atti. Soc. it. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano*, (I-II):89-118.
- Bravi. S., A. Garassino. 1998b. New biostratigraphic and Palaeoecologic observations on the << Plattenkalk >> of the Lower Cretaceous (Albian) of Pietraroia (Benevento, S Italy, and its decapods crustaceans assemblage. *Atti. Soc. it. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano*, (I-II):119-171.
- Briggs, D.E.G. y , A.J. Kear. 1994. Decay and mineralization of shrimps. *Palaios*, 9, 451-456.
- Brook, H.J., T.A. Rawlings, R.W. Davies. 1994. Protogynous Sex Change in the Intertidal Isopod *Gnorimosphaeroma oregonense* (Crustacea: Isopoda). *Biological Bulletin*, 187, 99-111.
- Bruce, N.L. 1986. Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) of Australia, Records of the Australian Museum Supplements: 6, 1-239.
- Bruce, N.L., 1995, The taxonomy and phylogeny of tube-tailed sphaeromatid isopods (Crustacea) with descriptions of new species and a new genus from southern Australia. *Ophelia*, 43, 127-180.
- Bruce, N.L., A.G. Soares. 1996. Taxonomy and ecology of sandy beach *Eurydice* (Crustacea, Isopoda, Cirolanidae) from the west coast of South Africa. *Cahiers de Biologie Marine*, 37, 77-98.
- Brusca, R.C. 1981. A monograph on the Isopoda Cymothoidae (Crustacea) of the eastern Pacific. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 73, 117-199.
- Brusca, R.C., G.J. Brusca. 2003. *Invertebrates*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 511-587.

- Brusca, R.C., G.D.F. Wilson. 1991. A phylogenetic analysis of the Isopoda with some classificatory recommendations. *Memoirs of the Queensland Museum*, 31, 143-203.
- Brusca, R.C., V. Coelho, S. Taiti. 2001. A Guide to the Coastal Isopods of California. Internet address: http://tolweb.org/notes/?note_id=3004
- Burbank, M.P., W.D. Burbank. 1974. Sex reversal of female *Cyanthura polita* (Stimpson, 1855) (Isopoda, Anthuridae). *Crustaceana*, 26, 110-112.
- Buss, L.W., E.W. Iverson. 1981. A new genus and species of Sphaeromatidae (Crustacea; Isopoda) with experiments and observations on its reproductive biology, interspecific interactions and color polymorphisms. *Postilla*, 184, 1-3.
- Callman, W. T. 1933. On *Anthracocaris scotia*, a fossil crustacean of the Lower Carboniferous. *Annals and Magazine of Natural History* (10) 11:562- 565.
- Calzada, S., J.E. Gómez Pallerola. 1994. Un nuevo Isópodo (Crustacea) de Sta. Maria de Meià, Barcelona, España. *Batalleria*, 4, 27-30.
- Calzada, S., M. Mar-Urquiola. 1994. Isópodos del Triásico de Alcover-Montral. Barcelona, España. *Batalleria*, 4, 37-40.
- Castro-Mora, J., C. Shleper, E. Martínez-Rodríguez. 1975. Estratigrafía y microfacies del Mesozoico de la Sierra Madre del Sur, Chiapas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 27, 1-3, 103 p.
- Chilton, C. 1918. A fossil isopod belonging to the fresh-water genus *Phreatoicus*. *Journal of Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, 51, 365-388.
- Chubb, L.J. 1959. Upper Cretaceous of Central Chiapas, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin*, 43, 725-756.
- Dana, J.D. 1852. On the classification of the Crustacea Choristopoda or Tetradeapoda. *American Journal of Science*, 2, 14, 297-316.
- De Angeli, A., A. Lovato. 2009. *Sphaeroma gasparellani* n.sp. (Isopoda, Flabellifera, Sphaeromatidae) nuova specie di isopode dell'Eocene Superiore dei Monti Berici (Italia Settentrionale). *Lavori-Soc. Ven. Sc. Nat.*, 34, 101-104
- Dojiri, M., J. Sieg. 1997. The Order Tanaidacea. Description of the species of the Suborders Apseudomorpha and Tanaidomorpha. Pp. 181-264 in J.A. Blake and P.H. Scott (eds.) *Taxonomic atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria basin and Western Santa Barbara Channel*, vol 11 (The Crustacea Pt. 2: Isopoda, Cumacea and Tanaidacea. Santa Barbara Museum of Natural History).
- Etter, W. 1988. Isopoden und Tanaidaceen (Crustacea, Malacostraca) aus dem unteren Opalinuston der nordschweiz. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 81, 3, 857-877.

- Etter, W. 1990 Paläontologische Untersuchungen im unteren Opalinuton der Nordschweiz. PhD dissertation, Universität Zürich, 151 pp.
- Etter, W. 1995. Benthic diversity patterns in oxygenation gradients: an example from the Middle Jurassic of Switzerland. *Lethaia*, 28, 259-270.
- Etter, W. 1996. Pseudoplanktonic and benthic invertebrates in the Middle Jurassic Opalinum Clay, northern Switzerland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126, 325-341.
- Etter, W. 2004 a. Decapod crustaceans from the Middle Jurassic Opalinus Clay of northern Switzerland, with comments on crustacean taphonomy. *Eclogae geologicae Helveticae*, 97, 381-392.
- Etter, W. 2004 b. Redescription of the *Opsideon gracilis* Heer (Crustacea: Tanaidacea) from the Middle Jurassic of Northern Switzerland, and the Palaeoenvironmental significance of tanaidaceans. *Palaeontology*, 47, 67-80
- Fabritius, H., P. Walther., A. Ziegler. 2005. Analysis of CaCO₃ deposit formation and degradation during the molt cycle of the terrestrial isopod *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda). *Journal of Structural Biology*, 150, 190-199.
- Feldmann, R.M., S. Goolaerts. 2005. *Palaega rugosa*, a new species of fossil isopod (Crustacea) from Maastrichtian rocks of Tunisia. *Journal of Paleontology*, 79, 5, 1031-1035.
- Feldmann, R.M., S. Rust. 2006. *Palaega kakatahi* n. sp.: the first record of marine fossil isopod from the Pliocene of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 49, 411-415.
- Feldmann, R.M., J.W.M. Jagt, D.L. Tsudy. 1990. Late Maastrichtian Isopod and Decapod Crustacea from Harcourt (Liège), Northeastern Belgium. *Mededelingen rijks geologische dienst*, 44, 23-35.
- Feldmann, R.M., C. Schweitzer, P.A. Maxwell, B.M. Kelley. 2008. Fossil isopod and decapod from the Kowai Formation (Pliocene) near Makikihi, South Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 51, 43-58.
- Feldmann, R.M., F.J. Vega, S.P. Applegate, G.A. Bishop. 1998. Early Cretaceous Arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexí de Rodríguez, Puebla, Mexico. *Journal of Paleontology*, 72, 1, 79-90.
- Feldmann, R.M., R.W. Wieder, W.D.I. Rolfe. 1994. *Urda mccoysi* (Carter 1889), an isopod crustacean from the Jurassic of Skye. *Scottish Journal of Geology*, 30, 1, 87-89.
- Feller, R.J. 1978. Predation on meiofauna established with immunological methods. *American Zoologist* 18 (3), 662.

- Förster, R. 1966. Ein neuer Scherenassel- fund, *Ophthalmapseudes* cf. *Friedericianus* Malzahn aus dem uteren Dogger Süddeutschlands. Mitteilugen der Bayerischen Staatssammlungen für Päläontologie und historische Geologie, München, 6, 33-36.
- Fryer, G. 1964. Studies on the functional morphology and feeding mechanism of *Monodella argentarii* Stella (Crustacea: Thermosbaenaceae). Transactions of the Royal Society of Edimburgh 66, 49-90.
- Gamô, S. 1984. A new remarkably giant tanaid, *Gigantapseudes maximus* sp. Nov. (Crustacea) from the abyssal depths far off southeastern Mindanao, the Philipines. Scientific Report of Yokohama National University, Section II, 31, 1-12.
- Ghiselin, M.T. 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. Quarterly Review of Biology, 44, 189-208.
- Greenaway, P. 1985. Calcium balance and moulting in the Crustacea. Biological Review 60: 425-257.
- Guinot, D., G.D.F. Wilson, F. Schram. 2005. Jurassic isopod (Malacostraca: Peracarida) from Ranville, Normandy, France. Journal of Paleontology, 79, 5, 954-960.
- Gutu, M., Sieg, J. 1999. Orde tanaidacés (Tanaidacea Hansen, 1895). 353-389. In GRASÉ, P.P. (ed.). *Traité de Zoologie* 7 (3A). Memories de Institut Océanographique, Monaco, 19, 450 pp.
- Gutierrez-Gil, R. 1956. Geología del Mesozoico y Estratigrafía Pérmica de Estado de Chiapas, In: 20th International Geological Congress, Guidebook, Excursion C-15: México, D.F., Intrenational Geological Congres, 15-23.
- Haak, W. 1933. Zur Verbretung des Asselkrebse *Archaeoniscus brodiei* M. Edw. im Serpulit des Teutoburger Waldes. Zeit der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Band 85.p. 229-234
- Harrison, K. 1984. The morphology of the sphaeromatid brood pouch (Crustacea: Isopoda: Sphaeromatidae). Zoological Journal of the Linnean Society, 82, 363-408.
- Herr, O. 1865. Die Urwelt der Schweiz. Schulthess, Zürich, 662 p.
- Hessler, R.R. (1969). Peracarida. In R.C. Moore (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part R, Arthropoda II, Geol. Soc. Am. Univ. Kansas Press, Lawrence, R360-R393.
- Hessler, R.R., G.D. Wilson., D. Thistle. 1979. The deep-sea isopods: a biogeographic and phylogenetic overview. Sarsia 64, 68-75.
- Hof, C.H.J. y Briggs, D.E.G. 1997. Decay and mineralization of Mantis shrimps (Stomatopoda: Crustacea)-a key to their fossil record. *Palaios* 12, 420-438.

- Holdich, D.M. 1981. Opportunistic feeding behaviour in a predatory isopod. *Crustaceana*, 41, 101-103.
- Holdich, D.M., G.J. Bird. 1985. A preliminary description of a new species of dikoponophoran tanaisids (Crustacea). Pp-441-447, *In*: L. Laubier and C. Monniot, eds., *Pleuplements profonds du Golfe de Gascogne Campagnes. BIOGAS.-INFREMER Serv. Doc. Publ. De Brest*, 360pp.
- Holdich, D.M., J.A. Jones. 1983. Tanaisids. *Synopses of the British Fauna, New Series*, 27. Cambridge University Press, Cambridge, 98 pp.
- Iverson, E.W., D.D. Chivers. 1984. A new genus and species of sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera) from the Miocene of Kern County, California. *Journal of Paleontology*, 58, 104-108.
- Kaplow, L.A. 1972. Fortnightly molting and reproductive cycles in the sand beach isopod, *Excirrollana chiltoni*. *Biological Bulletin* 143: 568-591.
- Karasawa, H., T. Nobuhara, K. Matsuoka. 1992a. Fossil and living species of the giant isopods genus *Palaega* Woodward, 1870 of Japan. *Scientific Report of the Toyohashi Museum of Natural History*, 2, 1-22.
- Karasawa, H., S. Tomida, K. Inoue. 1992b. *Palaega* sp. (Isopoda:Crustacea) from the Neogene Senhata Formation, Chiba Prefecture, Japan. *Journal of the Natural History Museum and Institute of Chiba*, 2, 25-30.
- Karasawa, H., A. Suzuki, K. Hisayoshi. 1995. *Bathynomus undecimpinosos* (Karasawa, Nobuhara & Matsuoka, 1992) (Crustacea, Isopoda) from the Miocene Hidarimatagawa Formation of Southwestern Hokkaido, Japan. *Bulletin Mizunami Fossil Museum*, 22, 121-125.
- Karasawa, H., M. Ohara., H., Kato. 2008. New record for Crustacea from the Arida Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of Japan. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 60, 101-110.
- Karasawa, H., T. Nobuhara. 2008. Decapod and Isopod (Crustacea) from the Pliocene Shimajiri Group in the Miyako-jima island Ryukyus Japan. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 34, 23-30.
- Keable, S.J. 1995. Structure of the marine invertebrate scavenging guild of a tropical reef ecosystem. *Field studies at Lizard Island, Queensland, Australia. Journal of Natural History*, 29, 27-45.
- Kensley, B., M. Schotte. 1989. *Guide to the Marine Isopod Crustaceans of the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 308 p.
- Kensley, B., M. Schotte, S. Schilling. 1996. *World List of Marine, Freshwater and Terrestrial Crustacea Isopoda*. Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA. <http://invertebrates.si.edu/isopod/>.

- Kussakin, O.G. 1979. Marine and brackish-water Crustacea (Isopoda) of cold and temperate waters of the Northern Hemisphere. Suborder Flabellifera. Opređeliteli po Faune SSR, Akademiya Nauk SSSR, 122, 1-472. Rusia
- Lang, K. 1956. Kalliapseudidae, a new family of Tanaidacea. Pp. 205-225 in K.G. Wingstrand, e.d., Bertil Hämström Zoological Papers (in Honor his sixty-fifth birthday). Lund: Zoological Institute.
- Lange, S., F. Schram. 2004. Evolución y Filogenia de los Crustáceos. In Llorente Bousquets, J., Morrone, J.J., Yañez Ordóñez, O., Vargas Fernández, I. (eds), *Biodiversidad, Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento: México*, Facultad de Ciencias UNAM. Vol. IV, 93-111.
- Latreille, P.A. 1817. Les Crustacés, les Arachnides, et les Insectes. En G. L. C. F.D. Cuvier, Le Regne Animal, distribue d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie compare, vol. 3. Paris.
- Latrielle, P.A. 1825. Familles naturelles du règne animal, exposées succinctement et dans un ordre analytique, avec l'indication de leurs genres. Paris, J.B. Baillière 1-570.
- Legrand, J.J., P. Juchault. 1963. Mise en evidence d'un hermaphrodise protogynique fonctionnel chez l'Isopode Anthuride *Cyantura carinata* (Kroyer) etude du mecanisme de l'inversion sexuelle. Comptes Rendus, Academie des Sciences, Paris, 256, 2931-2933.
- Malzahn, E. 1957. Neue Fossilfunde und vertikale Verbreitung der niederrheinischen Zechsteinfauna in den Bohrungem Kemp 4 und Friedrich Heinrich bei Kamp-Lintfort. Geologisches Jahrbuch 79, 91- 126.
- Malzahn, E. 1965. Eine neue fossile Scherenassel (*Ophthalmapseudes friedericianus*) aus dem norddeutschen Dogger. Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien , 82, 67-81.
- Malzahn, E. 1979. Aapseudes giganteus-die erste Scherenassel aus der Kreide. Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien, 82, 67-81.
- Marsden, I.D. 1999. Feeding, respiration and aerial exposure in a scavenging cirrolanid isopod from the New Zealand. Journal of Crustacean Biology, 19, 459-466.
- Martins-Neto, R.G. 2001. Review of some Crustacea (Isopoda and Decapoda) from Brazilian deposits (Paleozoic, Mesozoic and Cenozoic) with descriptions of new taxa. Acta Geologica Leopoldina, XXIV, 52/53, 237-254. Menzies, R.J. 1954. A review of the systematics and ecology of the genus "*Exoesphaeroma*" with the description of a new genus, a new species, and a new subspecies (Crustacea, Isopoda, Sphaeromatidae). American Museum Novitates, 1683, 1-24.

- Menzies, R.J. 1954. A review of the systematics and ecology of the genus "*Exoesphaeroma*" with the description of a new genus, a new species, and a new subspecies (Crustacea, Isopoda, Sphaeromatidae). American Museum Novitates, 1683, 1-24.
- Menzies, R.J. 1962. On the food and feeding habits of abyssal organisms as exemplified by the Isopoda. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 47, 339-358.
- Menzies, R.J., T.E. Bowman, G.F., Edgecombe. 1955. Studies of the biology of the fish parasite *Livoneca convexa* Richardson (Crustacea, Isopoda, Cymothoideae). Wasmann Journal of Biology, 13, 277-295.
- Messing, C.G. 1979. *Pagurapseudes* (Crustacea: Tanaidacea) in Southeastern Florida: functional morphology, post-marsupial development, ecology, and Shell use. University of Miami, PhD. Thesis.
- Michaud, F. 1987. Stratigraphie et Paleogeographie du Mesozoique de Chiapas (sud est du Mexique. Paris, Université Marie Curie, Memories Sciences de la Terre, PhD Thesis, 300 p.
- Ovalles-Damián, E. 2004. Determinación taxonómica de un paraclupéido (Teleostei: Clupeomorpha) fósil de la cantera el Espinal, Ocozocuatla, Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, México, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tesis profesional, 73 p.
- Paproth, E. 1956. Ein Assel-Fund (*Archaeoniscus Brodiei* M.-Edw.). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 209-213.
- Paulian, R., C. Delamare-Deboutteville. 1956. Un cirolanide cavernicole à Madagascar (Isopode). Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, A, 9, 85-88.
- Peach, B.N. 1882. On some new Crustacea from the Lower Carboniferous rocks of Eskdale and Liddesdale. Proceedings of the Royal Society of Edimburgh. 30. 73-91
- Polikansky, D. 1982. Sex change in plants and animals. Annual Review of Ecology and Systematics, 13, 471-495.
- Polz, H., G. Schweigert., M.V. Maisch. 2006. Two new species of Palaega (Isopoda: Cymothoidea: Cirolanidae) from the Upper Jurassic of the Swabian alb, South Germany. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, Geological und Paläontologie, 362, 1-17.
- Plotnick, R.E. 1986. Taphonomy of a modern shrimp: Implications for the arthropod fossil record. Palaios, 1, 286-293.

- Plotnick, R.E., T. Baumiller., K.L. Wetmore. 1988. Fossilization potential of the mud crab, *Panopeus* (Brachyura: Xantidae) and temporal variability in crustacean taphonomy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63, 27-43i
- Polz, H. 2005. *Niveotanais brunnensis* g. nov. sp. nov. (Crustacea: Tanaidacea: Anthracocaridomorpha) eine fossile Scherenassel aus den Plattenkalken von Brunn. *Archaeopterix*, 23: 57-66.
- Quezada-Muñetón, F.M. 1987. El Cretácico medio-Superior y el límite Cretácico Superior-Terciario inferior en la Sierra de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geólogos Petroleros*, 39, 3-98.
- Rathbun, M. J. 1935. Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. Geological Society of America. Special Paper 2.
- Reiff.E. 1936. Isopoden aus dem Lias Delta Schwabens. *Palaeontologische Zeitschrift*, 18, 49-90.
- Ross, A.J., J. Vannier. 2002. Crustacea (excluding Ostracoda) and Chelicerata of the Purbeck Limestone Group, Southern England: a Review. *Special Papers in Paleontology*, 68, 71-82.
- Sachariewa-Kowatscheva, K., F. Bachmayer. 1965 .Eine nue fossile Scherenassel (*Ophthalmapseudes acutirostris*) aus den Dogger-Schichten von Bulgarien. *Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien*. 68, 236-240.
- Sánchez–Montes de Oca, R. 1969. Estratigrafía y paleontogeografía del Mesozoico de Chiapas, *in* Seminario sobre Exploración Petrolera, Mesa Redonda 5, Problemas de exploración de la zona sur. México, Instituto Mexicano del Petróleo, 31 p.
- Savdra, C.E., D.E. Bottjer. 1991. Oxygen-related biofacies in marine strata:an overview and update. 201-219. In Tyson, R.V. y T.H.,Pearson (eds). *Modern and ancient continental shelf anoxia*. Geological Society, London, Special Publication, 58,470 pp.
- Schram, F.1974. Late Paleozoic Peracarida of North America. *Fieldiana: Geology*. 33, 95-124.
- Schram, F.1986. *Crustacea*. Oxford University Press, Oxford, 606 pp.
- Schram, F. R. 1989. Designation of a new name and type for the Mazon Creek (Pennsylvanian, Francis Creek Shale) tanaidacean. *Journal of Paleontology*, 63:536.
- Schram, F; J. Sieg, E. Malzahn, 1986 . Fossil Tanaidacea. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 21, 127-144.

- Serrano, M. L. 2008. Sistemática y Paleobiología de isópodos (Crustacea: Peracárida), del Cretácico Inferior de la Formación Sierra Madre, Chiapas. México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura. 57pp.
- Serrano, L., F.J. Vega., M. A. Coutiño. 2007. Isopods Terrestrial included in amber from Chiapas, Mexico. Geological Society of America, Annual Meeting, abstracts and program CD poster. Denver, CO. USA.
- Sieg, J.1983. The Evolution of Tanaidacea. Pp. 229-256 in F.R. Schram, ed., Crustacean Phylogeny-Crustacean Issues 1. A.A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands, 365 pp.
- Sieg, J.1984. Neue Erkenntnisse zum natürlichen System der Tanaidacea. Eine phylogenetische Studie. Zoologica(Stuttgart), 136, 1-132.
- Sieg, J.1986. Distribution of the Tanaidacea: synopsis of the known data and suggestions on possible distribution patterns. Pp. 165-194 in R.H.Gore and K.L.Heck, eds., Crustacean Biogeography-Crustaceans Issues 4. A.A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands, 303 pp.
- Shäfer, W.1972. Ecology and Palaeoecology of Marine Environments. University of Chicago Press, Chicago. 568 pp.
- Shuster, S.M. 1992. The reproductive behaviour of alpha-, beta-, and gamma-males in *Paracerceis sculpta*, a marine isopod crustacean. Behaviour, 121, 231-258.
- Shuster, S.M., M.J. Wade. 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. Nature, 350, 606-661.
- Soong, K., H.K. Mok. 1994. Size and maturity stage observations of the deep sea isopod *Bathynomus doederleini* Ortman, 1884 (Flabellifera: Cirolanidae), in eastern Taiwán. Journal of Crustacean Biology, 14, 72-79
- Stankiewicks, B.A., D.E.G Briggs. 2001. Animal cuticles. In: Palaeobiology II (Ed. By Briggs, D.E.G. y Crowther, P.R.). Blackwell, Oxford. 259-261
- Steele, D.R., L.E. Waite. 1986. Contributions to the Stratigraphy of the Sierra Madre Limestone (Cretaceous) of Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín, 102, 1-175.
- Storch, V., J. Strus, A. Brandt. 2002. Microscopic anatomy and ultrastructure of the alimentary canal of *Natatolana obtusa* (Vanhöfen, 1914) (Crustacea, Isopoda). Acta Zoologica, 83, 1-14.
- Taylor, B. 1972. An Urdidid isopod from the Lower Cretaceous of South-East Alexander Island. British Antarctic Survey Bulletin. 27, 97-103.

- Vega, F.J., N.L. Bruce, L. Serrano, G.A. Bishop, M.C. Perrilliat. 2005. A review of the Lower Cretaceous (Tlayúa Formation: Albian) Crustacea from Tepexi de Rodríguez, Puebla, Central Mexico. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 32, 25-30.
- Vega, F.J., P. García-Barrera, M. Coutiño, T. Nyborg, P. Cifuentes-Ruíz, K. González-Rodríguez, A. Martens, C.R. Delgado, G. Carbot. 2003. Early Cretaceous arthropods from plattenkalk facies in México. *Contributions to Zoology*, 72, 2-3, 187-189.
- Vega, F.J., P. García-Barrera, M.C. Perrilliat, M. Coutiño, R. Mariño-Pérez. 2006. El Espinal, a new plattenkalk facies locality from the Lower Cretaceous Sierra Madre Formation, Chiapas, southeastern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23, 323-333.
- Végh, S. 1964. A deli bakony raeti kepzodmenyeinek foeldtana. *Geologica Hungarica*. 14, 3-53.
- Végh, S., F. Bachmeyer. 1965. Fossile Scherenasselreste aus triadischen Schichten von Urgarn. *Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien*. 68, 241-242.
- Vonk, R., F. Schram. 2007. Three new species (Crustacea, Peracarida, Tanaidacea) from the lower Cretaceous Alava amber in northern Spain. *Journal of Palaeontology*, 81 (6), pp 1502-1509.
- Wägele, J.W. 1989. Evolution und phylogenetisches System der Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. *Zoologica (Stuttgart)*, 140, 1-262.
- Walting, L. 1981. Alternative phylogeny of peracarid crustaceans. *Journal of Crustacean Biology* 1 (2); 201-210.
- Warner, R.R. 1975. The adaptative significance of sequential hermaphroditism in animals. *American Naturalist*, 109, 61-82.
- Warner, R.R. 1988. Sex change and the size-advantage mode. *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 133-136.
- Wetzer, R., R.C. Brusca. 1997. The Order Isopoda. Description of the species of the Suborders Anthuridae, Epicaridae, Fabellifera, Gnathiidae and Valvifera. Pp. 9-58 in J.A. Blake and P.H. Scott (eds.) *Taxonomic atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria basin and Western Santa Barbara Channel*, vol 11 (The Crustacea Pt. 2: Isopoda, Cumacea and Tanaidacea. Santa Barbara Museum of Natural History).
- Wieder, W., R.M. Feldmann. 1989, *Palaega goedertorum*, a fossil isopod (Crustacea) from Late Eocene to Early Miocene rocks of Washington State. *Journal of Paleontology*, 63, 1, 73-80.

- Wieder, R., R.M. Feldmann. 1992. Mesozoic and Cenozoic Fossil Isopods of North America. *Journal of Paleontology*, 66, 6, 958-972.
- Wilson, G.D.F. 1998. Historical influences on deep-sea isopod diversity in the Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research*, 45, 279-301.
- Wilson, G.D.F., G.D. Edgecombe. 2003. The Triassic Isopod *Protamphisopus wianamatentensis* (Chilton) and comparison with extant taxa (Crustacea, Phreatoicidea). *Journal of Paleontology*, 77, 3, 454-490.
- Wingall, P.B. 1994. Black shales. *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*, 30. Clarendon Press, Oxford, 127pp.
- Wolff, T. 1977. Diversity and faunal composition of the deep-sea benthos. *Nature*, 267, 780-785.
- Wolf, T. 1956. Crustacea Tanaidacea from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Reports*. 2, 187- 241.
- Wright, C.W., J.S.H. Collins. 1972. British Cretaceous Crabs. *Palaeontological soc.* (monografía).
- Zavala-Moreno, J.M. 1971. Estudio geológico del proyecto hidroeléctrico Cañón del Sumidero, Rio Grijalva, Estado de Chiapas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 23, 1-92.
- Zebe, E. 1991. Arthropods. 218-237. *In* Bryant, C. (ed). *Metazoan life without oxygen*. Cahapman and Hall, London.
- Ziegler, A., B. Miller.1997. Ultrastructural of CaCO₃ deposits of terrestrial isopods (Crustacea, Oniscidea). *Zoomorphology* 117: 181-187.