



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ATRIBUTOS TAFONÓMICOS EN UNA
ACUMULACIÓN DE MOLUSCOS RECIENTES EN UN
AMBIENTE MARINO-MARGINAL SILICICLÁSTICO,
BARRA DE CAZONES, VERACRUZ.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**B I Ó L O G A
P R E S E N T A:**

LETICIA ARISAI ORTIZ VALDÉS



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. MA CATALINA GÓMEZ ESPINOSA
2013**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A los miembros de mi comité por la revisión y los valiosos comentarios a mi trabajo de tesis: Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez, Dr. F. Raúl Gío-Argaez, Dr. Francisco Sánchez Beristain y M. en C. Daniel Navarro Santillan.

A SACMEX y en particular a mis compañeros del Laboratorio central de control de calidad del agua (Suge, Rafa, Teto, Pipo y Mario) y en este momento a la Oficina de impacto ambiental (Paty, Bere, Itzel y Oswaldito) por todo el apoyo brindado.

Los siguientes renglones van dirigidos a todas esas personas que ocupan un lugar en corazón y fueron el motor de este proyecto, siendo esta tesis dedicada a ustedes!! :3 :#

Al Dr. F. Raúl Gío-Argaez por el apoyo económico para la realización de la salida de campo y el apoyo logístico para llevar a cabo la misma y por el préstamo de las instalaciones del Laboratorio de Micropaleontología ambiental para el procesamiento de las muestras, por presionarme lo suficiente y que este proyecto jamás decayera, por ser el primer doctor de la carrera en confiar en mí y apoyarme en todo hasta el día de hoy, siempre estaré agradecida con la vida por ponerme a ese doc hermoso y claramente Guapo, que un día me dijo: “Que te apura, si me tienes a mí” y hoy puedo decir que esa frase es tan cierta como la existencia de los reyes magos jajajajaja, es bromis!!! Honestamente puedo jactarme de su apoyo incondicional.

A la Bióloga Brenda V. Martínez Villa por invitarme a ser parte de este equipo tan maravilloso, de igual modo por el apoyo durante la recolecta del material de estudio y por la buena disposición para ayudar a llevar a cabo este trabajo.

Al médico M. Tulio Carrasco Espinoza por el apoyo para la toma de las radiografías.

Al M. en C. Antonio Xinantecatl Nava por la toma de fotografías al microscopio.

Dra. Catalina Gómez Espinoza (Catita) contigo me acerque por primera vez a la paleo biología cuando fuiste mi maestra ahora como mi tutora y amiga, te he llegado a conocer como persona y has logrado que me enamore más de esta carrera, te agradezco mucho por llevarme de la mano en todo este proyecto, aguantarme las miles de llamadas telefónicas, mi stress, enojos, frustraciones y descuidos. Sin duda alguna como alguna vez me dijeron tu relación con tu asesor es como un matrimonio, aunque nunca he estado casada, espero que sea así de maravilloso. Ha sido un verdadero placer trabajar contigo y un honor ser tu primera tesista.

A mis padres Saúl Ortiz Santos (Flaco) y Leticia Elvia Valdés Rodríguez (Tana) por todo el apoyo brindado durante toda mi vida, cada uno me ha dado la mano de tantas maneras. Mi papa que cada día me llevo a la escuela desde el kínder e incluso los sábados y se encargó de que nunca me faltara nada, siempre me invitabas una torta de tamal el sábado antes de entrar a la clase de las 7 de la mañana. Mi mama que siempre presto un oído para escucharme al regresar de la escuela, que se interesó por cada detalle y cada suceso aunque no tuviera importancia, que sin remilgar preparaba la cena para muchos biólogos hambrientos que hacían trabajos en mi casa.

A mi hermana Haydee Abigail Ortiz Valdés (Coco), por regañarme y darme un jalón de orejas cada vez que lo necesitaba, escucharme hasta altas horas de la noche, por cuidarme ser mi cómplice, compañera, amiga, confidente y la beneficiaria en todos los seguros de las prácticas de campo Jajajajaja!! A Dana por acompañarme a estudiar todas las noches, contagiarme tu felicidad todas las mañanas, llenarme de besos y hacer de un día difícil un día especial.

Gracias por amarme incluso en aquellos días en que era difícil. Los amo mucho.

Sin ustedes ningún logro hubiera sido posible, así que este logro es NUESTRO.

A mi abuelita Chatita, mis tías Lili, Lulú, Mimí, Pity, Paty, mis Pipimas Güera, Fer, Meino, Maryfer, tío Charly y tía Pachus. Por todo el amor, apoyo incondicional y por esos maravillosos domingos llenos de risas y comida, que sin duda los llevare en mi corazón siempre. <3 <3 <3 <3

A Anais y a las diablitas (Bicho, Tatis y Jime), Lau, Juanca, Fersito y Mike. Por las noches incontables de risas, por estar siempre pendiente de mí, por quererme como soy y hacer de mi vida esta maravillosa experiencia. Las amo :D :D :D

A la UNAM por permitirme ser parte de su historia y grandeza, a cada uno de mis profesores de la Facultad de Ciencias, gracias a ustedes hoy ejerzo la profesión con los conocimientos brindados y el profesionalismo que cada uno de ustedes sembró en mí. **“Como no te voy a querer, si mi piel dorada y mi corazón azul.....siempre te querré”**

Y por último pero no menos importante al Biólogo Luis Daniel Cárdenas Vargas (Perrito, Akokoysito, Dany boy) que ha sido parte importante de este proyecto, siempre procurándome, cuidándome y enseñándome día tras día que el éxito se disfruta más si se comparte y esta tesis te la comparto amor!! Te amo y gracias por estar a mi lado apoyándome incondicionalmente y por ser el mejor compañero, amigo y amor de la Facultad de Ciencias y lo mejor aún de la vida.

Hasta la vista perdedores .l.l.l.l.l.l!!!!

INDICE

Resumen.....	1
Introducción	2
Antecedentes	6
Objetivos	8
Justificación	9
Hipótesis.....	9
Área de Estudio	10
Método	14
Trabajo de campo	14
Trabajo de laboratorio y gabinete.....	14
Resultados	16
Bioerosión	17
Incrustación.....	26
Discusión	31
Bioerosión	31
Incrustación.....	33
Bioerosión e incrustación como indicadores de la productividad y sedimentación	35
Bioerosión e incrustación como indicadores paleoambientales.....	37
Conclusiones	39
Literatura Citada	41
Anexo 1	55
Anexo 2	59

Índice de figuras

Figura 1.- Localización del área de estudio.

Figura 2. Mapa del Poblado de Barra de Cazones donde se muestra la localización de Playa Sur y Playa Norte.

Figura 3. A. Zona de muestreo 1 en la zona de Playa Sur. B. Zona de muestreo 2 en la zona de Playa Norte.

Figura 3. Gráfica donde se muestra la relación porcentual de bioerosión e incrustación en la muestra estudiada.

Figura 4. Gráfica donde se muestra la relación porcentual de bioerosión e incrustación en los ejemplares estudiados.

Figura 5. Gráfica donde se comparan los atributos tafonómicos de incrustación y bioerosión entre la muestra de Playa Sur y la muestra de Playa Norte.

Figura 6. Esquema de una vista tridimensional de perforaciones de clionidos donde se muestran las fases de crecimiento (Tomado de Bromley y D'Alessandro, 1984).

Figura 7. Ejemplares de moluscos donde se observa la presencia del icnogénero *Entobia*. **A** vista externa y **B** vista interna de una valva con grandes canales aperturales. **C** vista interna de fragmento de valva. **D** imagen obtenida por radiografía. **E** vista externa de un fragmento de valva. **F** imagen obtenida por radiografía.

Figura 8. Ejemplares de moluscos donde se observa la presencia del icnogénero *Entobia*. **A-B, G-I** vista interna de valvas de pelecípodos. **B-E**. Gasterópodos. **A, C, E, G, I**, se muestra la imagen del ejemplar a simple vista y **B, D, F, H, J** radiografía donde se observan los canales internos generados por este tipo de bioerosión.

Figura 9. *Oichnus simplex* en gasterópodos.

Figura 10. *Oichnus paraboloides* en pelecípodos. **A** Vista umbonal. **B** Vista externa. **C** Acercamiento de la perforación. **D-F** Valva con múltiples marcas. **D** Vista dorsal. **E** Acercamiento a las perforaciones abortadas en el margen externo de la valva. **F** Acercamiento a la perforación exitosa en el umbo.

Figura 11. *Oichnus* sp. **A** Vista externa de una valva. **B** Vista umbonal de una valva. **C** Concha de gasterópodo.

Figura 12. Conchas de gasterópodos donde se observa al icnogénero *Meandropolydora*.

Figura 13. Epibiontes incrustantes en pelecípodos y gasterópodos en Barra de Cazones.

Figura 14. Comparación del grado de incrustación en moluscos por el foraminífero *Homotrema rubrum*.

Figura 15. Comparación del grado de incrustación en moluscos por serpúlidos.

Figura 16. Comparación del grado de incrustación en moluscos por briozoarios.

Figura 17. Conchas de moluscos con epibiontes. **A-F** Bivalvos y gasterópodos con serpúlidos. **G** Gasterópodo con briozoarios. **H** Valva con briozoarios. **I** Acercamiento de la parte interna del umbo de la valva de la figura H. **J** Acercamiento de una colonia de briozoarios sobre una valva. **K** Foraminíferos de la especie *Homotrema rubrum* creciendo sobre una valva de pelecípodo.

Figura 18. Valvas con dos epibiontes. **A-B** Foraminíferos y Briozoarios sobre una valva. **A** Vista externa de la valva. **B** Acercamiento de los epibiontes. **C-D** Serpúlidos y Briozoarios sobre un fragmento de valva. **C** Vista interna. **D** Acercamiento de los epibiontes.

Figura 19. **A-B** Valva con dos epibiontes. **A** Vista externa de una valva con briozoarios y serpúlidos. **B** Acercamiento de los epibiontes. **C-F**. Valvas con bioerosión y epibiontes. **C** Vista externa de una valva donde se observa *Entobia* y briozoarios. **D** Vista interna de la figura C donde se observa *Entobia*, briozoarios y serpúlidos. **E** Fragmento de una valva con *Entobia*, briozoarios y serpúlidos (Tomado de Edinger, 2001).

RESUMEN

Se realizó un estudio de los atributos tafonómicos de incrustación y bioerosión en moluscos recientes (gasterópodos y pelecípodos) de un ambiente sedimentario marino-marginal silisiclástico en Barra de Cazonés, Veracruz, para generar un modelo actuotafonómico que pueda ser aplicable en el registro fósil en paleoambientes análogos al área de estudio.

Los estudios tafonómicos actualísticos sobre acumulaciones de restos de moluscos son necesarios para comprender más a fondo el potencial de preservación en determinados ambientes y así poder predecir si predominio el proceso de bioacumulación o de la bioerosión.

Los epibiontes son excelentes proxies paleoambientales por la sensibilidad que presentan a los parámetros ambientales como son: niveles de luz, grado de sedimentación, tipo de sustrato y productividad, lo que en paleontología ayuda a reconstruir paleoambientes; en tanto que la acción bioerosiva puede aplicarse para análisis paleoecológicos y paleobatimétricos debido a su alto potencial de fosilización y la autoctonía de las trazas bioerosivas.

Las muestras se tomaron en Playa Sur y Playa Norte. La presencia de epibiontes se clasificó en 5 grados dependiendo del porcentaje de cobertura de la concha; para el atributo de bioerosión se identificó la clasificación etológica a la que correspondía la actividad y se identificó y describió a nivel de icnogénero e icnoespecie.

El principal procesos bioerosivo que afecta a los moluscos del área de estudio es la perforación por las esponjas cliónidas (icnogénero *Entobia*), el segundo en importancia es la depredación por gasterópodos carnívoros y otros perforadores no identificados (icnogénero *Oichnus*) y el menos representativo es la bioerosión por parte de gusanos serpúlidos (icnogénero *Meandropolydora*).

La fauna de incrustantes está compuesta por foraminíferos (*Homotrema rubrum*), tubos calcáreos de poliquetos serpúlidos, briozoarios con esqueleto calcáreo y dos organismos no identificados.

INTRODUCCIÓN

Los estudios tafonómicos brindan evidencia sobre los distintos procesos deposicionales y posdeposicionales que han actuado para conformar la geomorfología actual. En este sentido, los estudios tafonómicos proveen un marco de referencia para identificar a los agentes y procesos que afectan la distribución espacial, estructuración y preservación de material biogénico en los ambientes antiguos y recientes, tanto desde una perspectiva local como regional.

La reconstrucción de las paleocomunidades a partir del registro fósil requiere del entendimiento de los posibles procesos pos-mortem que pueden afectar a los restos esqueléticos y partes blandas dentro del ambiente de depósito. La tafonomía se encarga del estudio de estos procesos pos-mortem. La tafonomía se divide en bioestratinomía y fosildiagénesis (el término original en alemán “fossildiagenese” fue usado por primera vez por Müller (1963)).

La bioestratinomía se ocupa de analizar los procesos sedimentarios que conlleva el enterramiento de los restos orgánicos (historia sedimentaria). Son los procesos preservacionales que ocurren entre la muerte del organismo y su enterramiento final (procesos mecánicos). La fosildiagénesis estudia los procesos de fosilización y modificaciones de los restos posteriores a su enterramiento (Gómez-Espinosa y Górguez, 2009).

Los procesos bioestratinómicos se pueden dividir en:

Reorientación y transporte, los restos se comportan como partículas sedimentarias y las olas y/o corrientes los transportan y reorientan en relación a sus propiedades hidrodinámicas.

Desarticulación, la separación de los elementos esqueléticos en los puntos de unión por descomposición del tejido conectivo.

Fragmentación, fractura de los elementos del esqueleto en pedazos más pequeños, refleja la cantidad de energía física en un ambiente dado.

Incrustación, colonización de los restos por organismos incrustantes, buen indicador del tiempo de exposición en la interfase agua-sedimento.

Corrosión, término introducido por Brett y Baird (1986) para describir la degradación general de la superficie de un resto cuando no se pueden separar los posibles

causantes de disolución, bioerosión (corrosión) y abrasión, el índice de corrosión es una combinación de abrasión mecánica y corrosión química y biológica.

Los temas tafonómicos que se estudian recurrentemente son: la identificación de procesos específicos como firmas tafonómicas y tafofacies, las circunstancias que preservan algunas especies y otras no en un conjunto fósil (representatividad y fidelidad), el “time averaging” (la condensación, mezcla temporal, acumulación y mezcla de cohortes sucesivas de organismos ocupando el mismo espacio en diferentes tiempos) y el transporte de los restos orgánicos (Behrensmeier, 1984).

Los estudios actuotafonómicos en moluscos han sido utilizados por diversos autores para interpretar en el registro fósil la fidelidad de los depósitos, la conducta hidrodinámica de las conchas y la caracterización de firmas tafonómicas y tafofacies en ambientes particulares (Gómez-Espinosa y Buitrón-Sánchez, 2012).

No obstante que la importancia de la tafonomía ha comenzado a ser apreciada a nivel mundial por los investigadores de varias disciplinas, en los últimos 30 años, en México los estudios tafonómicos publicados aun no toman la debida importancia que deberían tener y, se han usado únicamente como breves auxiliares en las interpretaciones antropológicas y paleoecológicas (Gómez-Espinosa, 2010).

Los epibiontes han sido estudiados principalmente por su potencial efecto destructivo (Edinger, 2003), las relaciones ecológicas entre los organismos incrustantes actuales también han sido ampliamente estudiadas, sin embargo las asociaciones de epibiontes para definir gradientes ambientales o para interpretar paleoambientes han sido poco estudiadas (Brett *et al.*, 2011). Los epibiontes son excelentes proxies paleoambientales debido a que son altamente sensibles a los parámetros ambientales como son niveles de luz, grado de sedimentación, tipo de sustrato y productividad (Lescinsky *et al.*, 2002).

La bioerosión es definida como “erosión de un sustrato por medio de procedimientos biológicos” (Neumann, 1966), es un mecanismo de alteración tafonómica debido a la acción erosiva de un gran número de organismos que pueden perforar, penetrar, roer, raspar o grabar sobre las superficies de sustratos duros como las rocas, cantos rodados o material esquelético (Farinati *et al.*, 2006). El estudio de las icnitas producidas por la acción bioerosiva ha sido usada para identificar los procesos por los cuales los animales, plantas y microbios penetran las superficies de sustratos duros (Bromley, 1992) y es una

importante herramienta en análisis paleoecológicos y paleobatimétricos (Bromley, 1992) debido en gran parte a su alto potencial de fosilización y la autoctonía de las trazas bioerosivas (Feige y Fürsich, 1991).

Los grados de incrustación y bioerosión están relacionados a la productividad planctónica y al enterramiento, estas variables pueden utilizarse para predecir el predominio de la bioacumulación o de la bioerosión (Walker *et al.*, 1998) y a su vez ambos factores pueden ser útiles como indicadores de la paleoproductividad en depósitos fósiles (Lescinsky *et al.* 2002)

Phylum Mollusca Linnaeus, 1758

Los moluscos son un componente muy importante en el registro fósil, a lo largo de todo el tiempo geológico, por lo cual han sido utilizados para realizar diversos estudios tafonómicos que destacan la necesidad de entender los factores que afectan su representatividad (Zuschin *et al.*, 2003).

El Phylum Mollusca es uno de los grupos de animales más diversos sobre el planeta con al menos 100,000 especies actuales y 35,000 especies fósiles (Martinell, 2009). En el registro fósil los moluscos aparecen desde el Ediacarano, y mantienen una baja diversidad hasta el Ordovícico cuando los gasterópodos, bivalvos y cefalópodos incrementan su diversidad. Este incremento en la diversidad se mantiene en los bivalvos y gasterópodos a lo largo de todo el Fanerozoico (Bunje, 2003).

Los moluscos son invertebrados protostomados, celomados, triblásticos con simetría bilateral, no segmentados y con un cuerpo blando protegido por una concha, aunque en algunos organismos esta concha se encuentra reducida o ausente (ASAM, 2012). El phylum está dividido en ocho clases: Solenogastres, Caudofoveata, Polyplacophora, Monoplacophora, Bivalvia, Scaphopoda, Gastropoda y Cephalopoda (Tree of Life Web Project, 2005).

La clase Bivalvia Linnaeus, 1758 es un grupo muy diverso de organismos, son moluscos con el cuerpo comprimido lateralmente y con una concha formada por dos valvas articuladas por una charnela. Aunque se han usado varios nombres para referirse a este grupo, el término Bivalvia fue introducido por Buonanni en 1681 y posteriormente adoptado por Linneo y es el que tiene prioridad, se le conoce también con el nombre de

Pelecypoda, término que fue introducido por Goldfuss en 1820 (ASAM, 2012). El cierre de las valvas se produce por acción de los músculos aductores mientras que la apertura depende de ligamentos. A diferencia de la mayoría de los moluscos los pelecípodos no presentan una cabeza definida ni órganos sensoriales cefálicos, tampoco presentan rádula; las principales características utilizadas para definirlos anatómicamente son los palpos labiales, las branquias, el estómago y los sifones (ASAM, 2012).

La clase Gastropoda Cuvier, 1797 es la más diversa del phylum Mollusca, su radiación se originó en el mar y posteriormente colonizaron el medio dulceacuícola y terrestre. Se calcula que el número de especies puede superar las 150,000 entre fósiles y recientes (ASAM, 2012). Los gasterópodos son moluscos bilaterales con una asimetría secundaria derivada de la torsión embrionaria, tienen una cabeza definida con estatocistos y ojos, uno a dos pares de tentáculos y uno a dos pares de nefridios. Poseen una concha univalva (ASAM, 2012).

En cuanto a la composición de la concha todas las conchas de los moluscos están formadas por tres capas: una capa superficial orgánica proteica llamada periostraco y dos capas de depósitos inorgánicos de carbonato de calcio que forma las capas del mesostraco e hipostraco, ambas están formadas por cristales de calcita, aragonita o ambos. El arreglo en diferentes formas de los cristales de calcio es lo que da a las conchas la diferencia en dureza y textura. La diversidad en texturas y colores se debe a la diferencia en la composición de aminoácidos de la matriz orgánica y el líquido extracelular del manto, lo que a su vez define el tipo de cristales a formarse y su organización dentro de la matriz primaria (Baqueiro-Cardenas y Aldana-Aranda, 1995).

ANTECEDENTES

Desde una perspectiva tafonómica los moluscos han sido un grupo ampliamente estudiado, siendo los gasterópodos y bivalvos los que más atención han recibido.

Algunos de los trabajos más relevantes sobre aspectos tafonómicos que se han estudiado en los moluscos son la caracterización de tafofacies (Callender *et al.*, 2002), las firmas tafonómicas (Kidwell *et al.*, 2001), la bioestratinomía cuantitativa (Davies *et al.*, 1989), la degradación tafonómica en la matriz orgánica (Clark II, 1999), la fidelidad del registro fósil (Walker y Carlton, 1995; Lockwood y Chastant, 2006), el sesgo en la preservación (Lazo, 2004; Zuschin y Stanton, Jr. 2001, 2002) y el alcance de la resolución temporal (Kidwell y Bosence, 1991; Flessa, 1993; Flessa *et al.*, 1993; Flessa y Kowalewski, 1994; Kidwell y Flessa, 1995; Meldahl *et al.*, 1997; Kowalewski *et al.*, 1994; Zuschin y Stanton, Jr., 2002; Kosnik *et al.*, 2009).

Los estudios tafonómicos en moluscos también se han utilizado como herramienta para realizar reconstrucciones paleoambientales y paleoecológicas (Jiménez y Braga, 1993; Allmon *et al.*, 1995; Cutler, 1995; Zuschin y Stanton, Jr., 2002; Cantalamessa *et al.*, 2005) reconstrucciones sedimentológicas (Nichols *et al.*, 1978; Beckvar y Kidwell, 1988; Kondo, 1997; Tomasovych *et al.*, 2006) y para la interpretación de la dirección de las paleocorrientes (Johnson, 1957; Lever, 1958; Lever *et al.*, 1964).

En los últimos años los tafónomos han incrementado el número de estudios en ambientes modernos como análogos para identificación y cuantificación con el fin de mejorar la interpretación paleoambiental al considerar los estados de preservación de los restos orgánicos y los probables patrones de daño, los tipos de concentraciones esqueléticas (Kidwell *et al.*, 2001), los procesos de fragmentación (Zuschin *et al.*, 2003) y el comportamiento hidrodinámico (Boucot *et al.*, 1958; Nagle, 1964; Brenchley y Newall, 1970; Olivera y Wood, 1997; Dey, 2003; Chattopadhyay *et al.*, 2013).

Los estudios actuotafonómicos en moluscos se han desarrollado en diversos tipos de ambientes marinos dentro de los que se encuentran: ambientes someros submareales (Driscoll, 1970; Trewin y Welsh, 1972; Peterson, 1976; Frey y Henderson, 1987; Frey y Dorjes, 1988; Davies *et al.*, 1989; Miller *et al.*, 1992; Flessa *et al.*, 1993; Kowalewski *et al.*, 1994; Boyajian y Thayer, 1995; Cutler, 1995; Springer y Flessa, 1996; Cadee *et al.*, 1997; Walker y Goldstein, 1999), ambientes arrecifales someros (Parsons *et al.*, 1997a, 1999;

Zuschin *et al.*, 2000), carbonatados-siliciclásticos (Walker *et al.*, 1998; Lockwood y Chastant, 2006), de plataforma continental (Callender *et al.*, 1994) y de plataforma profunda (Best y Kidwell, 2000a, b; Callender *et al.*, 2002).

A través del programa “Shelf and Slope Experimental Taphonomy Initiative (SSETI)” desde 1993 se han llevado a cabo estudios tafonómicos tanto en las Bahamas como en el Golfo de México (Powell *et al.*, 2011). Para el Golfo de México se consideraron 14 sitios de estudio frente a las costas de Texas y Louisiana (EUA) a 75, 125 y 200m de la costa, a profundidades de 75 a 190m en la plataforma continental y hasta 360m en el talud (Parsons *et al.*, 1997). Los trabajos producidos por el SSETI han tratado diversos aspectos tafonómicos en ambientes carbonatados y siliciclásticos como son la caracterización geoquímica de los ambientes y su relación con los procesos de disolución de carbonatos (Powell *et al.*, 2012; Cai *et al.*, 2002), la incrustación en bivalvos (Brett *et al.*, 2011; Parsons-Hubbard *et al.*, 2001), los mecanismos de transporte y enterramiento de las conchas (Parsons-Hubbard *et al.*, 1997a, 2001), la degradación de las conchas de los moluscos (Powell *et al.*, 2011), así como las tendencias tafonómicas generales en diversos grupos de organismos en la plataforma y talud continental (Parsons-Hubbard *et al.*, 2001; Powell *et al.*, 2002, 2008).

En la parte mexicana del Golfo de México no existen estudios tafonómicos previos en moluscos, el único estudio tafonómico publicado para Campeche fue realizado en núcleos arreficales por Blanchon y Perry (2004).

En ambientes marino siliciclásticos se han realizado estudios actuotafonómicos en moluscos del Golfo de California por Hallman *et al.*, (1986), Fürsich y Flessa (1987; 1991), Flessa y Fürsich (1991), Kowaleski *et al.*, (1994), Kowaleski y Flessa (1995), Springer y Flessa (1996), Kowalewski *et al.*, (2000), Ávila-Serrano y Tellez-Duarte (2000), entre otros.

OBJETIVOS

Objetivo General

El objetivo general es el análisis de los atributos tafonómicos de incrustación y bioerosión en moluscos recientes de un ambiente sedimentario marino-marginal siliciclástico en el Golfo de México, para generar un modelo actuotafonómico que pueda ser aplicable en el registro fósil en paleoambientes análogos al área de estudio.

Objetivos Particulares

- Analizar los atributos tafonómicos de bioerosion e incrustación en las conchas de pelecípodos y gasterópodos en la zona que corresponde al área de Barra de Cazonen en Playa Sur y Playa Norte.
- Reconocer a través de la bioerosión e incrustación las asociaciones ecológicas que se establecen entre los moluscos y otros organismos en un área marino-marginal siliciclástica.
- Determinar la actividad orgánica que produjo la bioerosión y de ser posible el organismo productor de la misma.
- Reconocer las icnocenosis resultantes de la actividad bioerosiva.
- Determinar el grado de contribución de la bioerosión en la destrucción de las acumulaciones de moluscos como efecto negativo en la preservación.

JUSTIFICACIÓN

El estudio de los depósitos de moluscos en los ambientes naturales es esencial para comprender los filtros tafonómicos que actúan en la destrucción y/o preservación de los restos previo al proceso de fosilización. Por tanto los estudios tafonómicos actualísticos sobre acumulaciones de restos de moluscos son necesarios para comprender mas a fondo el potencial de preservación en determinados ambientes y para predecir el predominio de la bioacumulación o bioerosión.

En este caso se estudian los grados de bioerosión e incrustación en el Golfo de México en la localidad de Barra de Cazonés, en playa Sur y Playa Norte, lo cual que puede ser utilizado como análogo para entender los procesos ecológicos y tafonómicos que han ocurrido en las litofacies siliciclásticas cenozoicas que se encuentran a lo largo del Golfo de México y la Península de Florida.

El estudio actualísticos tafonómicos de moluscos de un ambiente siliciclástico es importante también debido a que la mayor parte de los estudios a nivel mundial se han enfocado principalmente a ambientes de tipo carbonatado.

HIPOTESIS

El grado de bioerosión e incrustación en ambientes marino-marginales siliciclásticos determinará la formación de bioacumulaciones

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación

La localidad de Barra de Cazonos pertenece al municipio de Cazonos de Herrera en el Estado de Veracruz, se encuentra ubicada entre los paralelos $20^{\circ} 36'$ y $20^{\circ} 49'$ de latitud norte y los meridianos $97^{\circ} 10'$ y $97^{\circ} 25'$ de longitud oeste, con una altitud promedio de 9 msnm (Cruz, 2007; SEFIPLAN, 2013) (Figura 1).

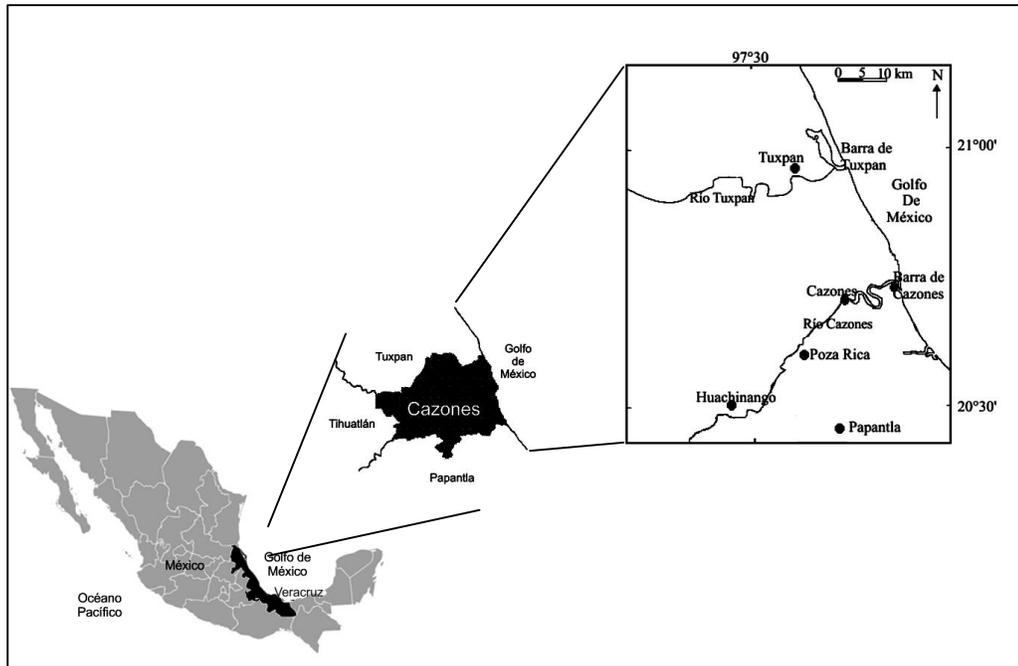


Figura 1.- Localización geográfica del área de estudio

Clima

El clima es cálido subhúmedo con abundantes lluvias en verano, la temperatura media anual es de entre 24 y 26° , y un rango de precipitación anual de 1400-1600 mm, esto corresponde a un clima tropical que de acuerdo a la clasificación de García (1988) corresponde al tipo **(Aw(e)g)** que es un cálido subhúmedo con lluvias en verano y marcha de la temperatura tipo Ganges.

Los vientos dominantes soplan con dirección noreste con una intensidad de 3-6 km/hr y se mantienen constantes durante los meses de enero a julio, mientras que en los meses de noviembre a marzo soplan los vientos del norte con una velocidad de 8 a 10 km/hr con una frecuencia de tres cada mes (Basañes *et al.*, 2007).

Hidrografía

Barra de Cazones forma parte de la Cuenca del Río Cazones, tiene una extensión territorial de 1,590 km² y un escurrimiento medio anual de 2.875 millones de m³. Esta cuenca se localiza al sur de la cuenca del río Tuxpan y al norte de la del río Tenixtepec (INE, 1991).

El río Cazones se forma con las corrientes que descienden de la sierra de Hidalgo y se conoce con el nombre del Río de los Reyes, su agua es controlada por la Presa los Reyes de los que se alimenta el vaso de Necaxa. Desde la confluencia de los arroyos Chaltecontla y Pahuatitla la corriente recibe el nombre de río San Marcos, con el que se le conoce a la entrada del área, su curso sigue con rumbo noroeste en una zona de lomeríos, donde por la margen derecha le afluyen los arroyos Naupan, Tlaxcalantongo y Chicualoque hasta el área de Poza Rica, donde empieza a denominársele con el nombre de Río Cazones y desde aquí drena la planicie costera y desemboca en el Golfo de México (INE, 1991). Entre la estación hidrométrica de Poza Rica y la desembocadura del río este recibe a los arroyos Totolapa, Acuategua y Naranjos por la margen izquierda (Basañes *et al.*, 2007).

Entorno costero

Se encuentra en un margen continental pasivo, con abundantes rocas sedimentarias que son fuente de cuarzo, con una baja elevación topográfica que permite el extenso intemperismo químico que destruye los minerales de sílice como son los feldespatos y arcillas a excepción del cuarzo (Armstrong-Altrin, 2009).

Los sedimentos de la playa consisten principalmente de arenas de granos de cuarzo angulares a subangulares, los contornos angulares y subangulares de deben a acción eólica o bajo la energía de la playa. Los sedimentos parecen haber sido derivados de ambientes fluviales y depositados en un ambiente moderadamente agitado cercano de la playa (Armstrong-Altrin, 2009).

Vegetación

El tipo de vegetación es tropical a subtropical y templada, caracterizada por selvas medianas subperennifolias (Basañes *et al.*, 2007).

Fauna

En la zona de estudio se desarrolla una fauna compuesta por poblaciones de mamíferos silvestres como conejos (*Oryctolagus cuniculus*), mapaches (*Procyon lotor*), tlacuaches (*Didelphis marsupialis*), tejones (*Meles meles*), armadillos (*Dasybus novemcinctus*), coyotes (*Canis latrans*), ardillas (*Sciurus vulgaris*) y zorrillos (*Mephitis macroura*). Aves como lechuzas (*Tyto alba*), codornices (*Coturnix coturnix*), palomas (*Columba livia*) y tordos (*Turdus infuscatus*), entre otros (Basañes *et al.*, 2007).

Sitios de muestreo

El litoral del Estado de Veracruz está constituido por costas primarias volcánicas y por costas secundarias formadas por la deposición marina como es el caso de la costa de Barra de Czones (Lara-Dominguez, 2011).

Barra de Czones está conformada por cuatro playas principales: Playa Sur, Playa Azul, Playa Boquitas, Playa Chaparrales y Playa Norte, en las que se encuentran depósitos de conchas (INAFED, 2012).

Las características de estas playas son controladas por procesos físicos y geológicos, como el oleaje, mareas, corrientes y el transporte de sedimento, los cuales afectan la forma de la línea de costa y la concentración de conchas. Estas características hacen que el área de Barra de Czones sea un sitio apropiados para estudios tafonómicos actualísticos.

Para este estudio se eligió la Playa Sur que es la playa más conocida y donde se encuentra la infraestructura turística y la Playa Norte que es una playa virgen, sin construcciones y localizada del lado opuesto a la boca del Río Czones (Figura 2). Morfológicamente se trata de playas arenosas, de pendiente poco pronunciada y berma amplia. Las mareas en la región son semidiurnas.

Las muestras se tomaron en la Playa Sur en las coordenadas 20°42'59.5" de latitud norte y 97°11'45" de longitud oeste y la Playa Norte en las coordenadas 20°44'24" de latitud norte y 97°11'50" de longitud oeste (Figuras 2, 3).



Figura 2. Mapa del Poblado de Barra de Cazones donde se muestra la localización de Playa Sur y Playa Norte.



Figura 3. A. Zona de muestreo 1 en la zona de Playa Sur. B. Zona de muestreo 2 en la zona de Playa Norte.

MATERIAL Y MÉTODO

Trabajo de Campo

Se realizó una salida de campo al Golfo de México el 5 de octubre del 2012 en la zona comprendida en el poblado de Barra de Cazonas donde actualmente se dan acumulaciones de material biogénico en las zonas denominadas comúnmente como conchales.

El muestreo malacofaunístico se realizó en las playas conocidas como Playa Sur y Playa Norte. Para la recolecta se utilizó el método propuesto por Anderson *et al.* (1998) que consiste en tomar 5 kilogramos de material sedimentario, tamizar la muestra a través de un tamaño de malla de 4 milímetros y conservar todos los restos que son retenidos en el tamiz. En este caso el tamizado se realizó lavando la muestra con agua de mar a través del tamiz. Se eligió este método de muestreo pues es usado para el estudio de acumulaciones de tipo “time-averaging” (en el sentido de Kidwell, 1998).

Trabajo de laboratorio y gabinete

Las muestras se transportaron al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología para su procesamiento.

En laboratorio las muestras se lavaron con agua corriente para limpiarlas del sedimento no consolidado y se dejaron secar sobre toallas de papel que se cambiaban constantemente para que absorbieran la humedad. Una vez que las muestras estaban limpias y secas los restos biogénicos se separaron e identificaron a nivel de phylum.

Los restos de moluscos se identificaron y separaron en dos clases: Bivalvia y Gastropoda. Para evitar la duplicación de datos se tomaron en cuenta solamente los ejemplares completos y los fragmentos que podían ser contados como uno, en los bivalvos se tomó en cuenta que el organismo tuviera más del 70 % de la valva, si el porcentaje de preservación era inferior se tomó como un ejemplar a los fragmentos que conservaban la charnela de acuerdo al criterio sugerido por Farinati (*comp pers.* 2013) y en los gasterópodos se utilizaron los criterios de preservación de 70% del ejemplar, presencia de la vuelta corporal o más del 70% de la columela.

Los ejemplares se midieron con un vernier electrónico marca Mitutoyo modelo CDN-P30PMX. Los restos de gasterópodos y pelecípodos se estudiados para identificar y caracterizar los atributos tafonómicos de bioerosión e incrustación. La primera inspección se realizó de manera visual y posteriormente los moluscos que presentaban estos atributos o en los que la resolución visual no era suficiente se revisaron con una lupa de 10x y posteriormente bajo un microscopio óptico de la marca Zeiss modelo Stemi SV8. La comparación de los atributos tafonómicos se representó con gráficas de barras y de diagramas de pastel.

Los epibiontes fueron identificados a nivel de grupo taxonómico (foraminíferos, briozoarios, serpulidos). Solo los foraminíferos fueron identificados a nivel de especie debido a que esta especie es característica del Golfo de México y Mar Caribe.

La presencia de epibiontes se clasificó en 5 grados dependiendo del porcentaje de cobertura de la concha (Brett y Bordeaux, 1990).

Escala de Incrustación	Descripción
1 Limpias	Libre de epibiontes
2 Ligeramente incrustada	Menos del 5% de la concha cubierta
3 Moderadamente incrustada	5 a 10% de la concha cubierta
4 Incrustada	10-15% de la concha cubierta
5 Fuertemente incrustada	Más del 15% de la concha cubierta

Para el atributo de bioerosión se identificó la clasificación etológica a la que correspondía la actividad de acuerdo a la propuesta por Seilacher (1964) y se identificó y describió a nivel de icnogénero e icnoespecie. De las muestras con bioerosión por esponjas se eligieron nueve ejemplares, cuatro bivalvos de la muestra 1 y tres gasterópodos y dos pelecípodos de la muestra 2 a los cuales se les tomaron radiografías con técnica blanda en un equipo de fluoroscopia modelo Axiom iconos R200 siemens usando un voltaje de 52 kw y 7.1 miliamperios. Los ejemplares más representativos de los atributos de bioerosión e incrustación se fotografiaron para ilustrar dichos atributos.

RESULTADOS

Se revisó un total de 2279 moluscos, de estos 904 pertenecían a la muestra de Playa Sur y 1375 a la muestra de Playa Norte.

Del total de moluscos estudiados 2041 de los ejemplares no presentaban incrustantes ni procesos bioerosivos, 163 presentaban señales de bioerosión (Anexo 1), 71 ejemplares tenían incrustantes (Anexo 2) y 4 ejemplares presentaban tanto bioerosión como incrustación (Figura 4).

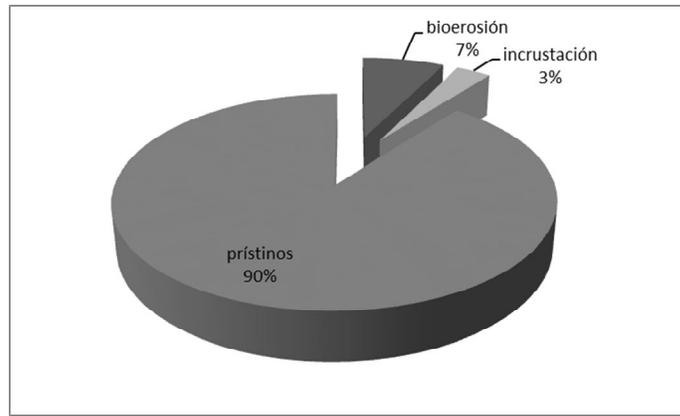


Figura 4. Gráfica donde se muestra la relación porcentual de bioerosión e incrustación en los ejemplares estudiados.

En la muestra de Playa Sur se encontraron 28 ejemplares con incrustantes y 49 con bioerosión mientras que en la muestra presentaron 43 ejemplares con incrustantes y 118 con bioerosión (Figura 5).

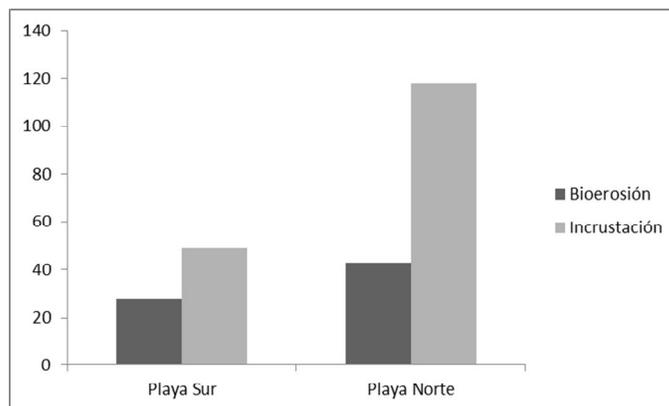


Figura 5. Gráfica donde se comparan los atributos tafonómicos de incrustación y bioerosión entre la muestra de Playa Sur y la muestra de Playa Norte.

BIOEROSIÓN

Se identificaron tres principales tipos de perforaciones producidas por bioerosión en los ejemplares de moluscos estudiados, estas perforaciones corresponden a los icnogéneros *Entobia*, *Oichnus* y *Meandropolydora*.

ICNOLOGÍA SISTEMÁTICA

ICNOGÉNERO *Entobia* Bronn, 1837

Figuras 7 y 8

1808 Cuerpos (Bodies) Parkinson, p. 75-76, 151, lám. 8. Figs. 8, 10, lam. 12 fig. 3

1814 Cavidades (Cavities) Conybeare, lám. 14, figs. 1-8.

1822 Cuerpos parasitarios (Parasitical bodies) Mantell, p. 218, lám. 27, fig. 7.

1837 *Entobia* Bronn, lám. 34, fig. 12

1838 *Entobia* Bronn, p. 691

1988 *Uniglobites* Pleydell y Jones

2009 *Entobia* Bronn, Bromley *et al.* emendada, p. 151, Figs. 3-5.

ICNOESPECIE TIPO.- *Entobia cretacea* Portlock, 1843

Clasificación etológica: Domichnia (de acuerdo a Seilacher, 1964).

Estratinomía y orientación: Forma completamente endógena en sustratos carbonatados duros (roca y partes duras de organismos con exoesqueletos de aragonita y calcita).

Tamaño: El diámetro de las redes puede variar desde unos pocos milímetros hasta decímetros.

Diagnosis.- Perforaciones en sustratos carbonatados formados por una sola cámara (porciones fusiformes de esponjas perforantes), redes o galerías conectadas a la superficie

por numerosas aberturas. La morfología cambia marcadamente con la ontogenia: El diámetro de las galerías muestra un progresivo incremento en el tamaño, en algunas formas el ensanchamiento a distancias regulares crea cámaras estrechamente conectadas, en otras el desarrollo de cámaras es restringido y en otras la camerización (cualquier estadio de desarrollo que se caracteriza por el ensanchamiento de los canales para producir cámaras) está ampliamente desarrollada. Se observan finas apófisis (diminutas y delgadas extensiones que se extienden comúnmente de todas las partes de la esponja perforante) en toda la superficie donde aparece *Entobia*. Los canales aperturales conducen a la apertura (Blissett y Pickerill, 2007; Bromley *et al.*, 2009).

Observaciones.- *Entobia* sp consiste en complejas perforaciones producidas por esponjas cliónidas, que involucran una variedad de terminologías descriptivas. Como se ilustra en la Figura 6.

Bromley y D'Alessandro (1984) distinguen cinco fases de crecimiento (A-E):

Crecimiento fase A: Después de que la larva de la esponja se ha establecido, inicia una perforación delgada y ligeramente ramificada derivada en hilos exploratorios que se extiende de manera radial desde el punto de entrada. Estos finos canales de detección se encuentran en las etapas más maduras en las zonas donde predomina en el crecimiento lineal.

Crecimiento fase B: Posterior a la etapa de crecimiento de la zona lineal, el diámetro de la perforación se incrementa por crecimiento de tipo lateral. Normalmente en esta etapa se da la expansión para formar cámaras a nivel local. Esta etapa se presenta únicamente en las especies cameradas.

Crecimiento fase C: En esta fase se obtiene una morfología relativamente estable, se caracterizan porque se aprecian amplias gamas de perforaciones que alcanzan rasgos característicos como el tamaño de la cámara y las dimensiones de los canales entre las cámaras. La forma original de los elementos radiales todavía puede apreciarse.

Crecimiento fase D: Etapa en la cual crecimiento lateral continúa agrandando las cámaras hasta que sólo queda muy poco del sustrato intermedio y el patrón de radiación ya no es

visible. En algunas formas unicamerales las cámaras se mezclan y surgen sistemas de cámaras compuestas.

Fase de crecimiento E: Algunas esponjas crecen a lo ancho. La fusión destruye la forma característica asociadas a la perforación y produce ya sea una sola o unas pocas cavidades o un sistema de cámaras de gran tamaño.

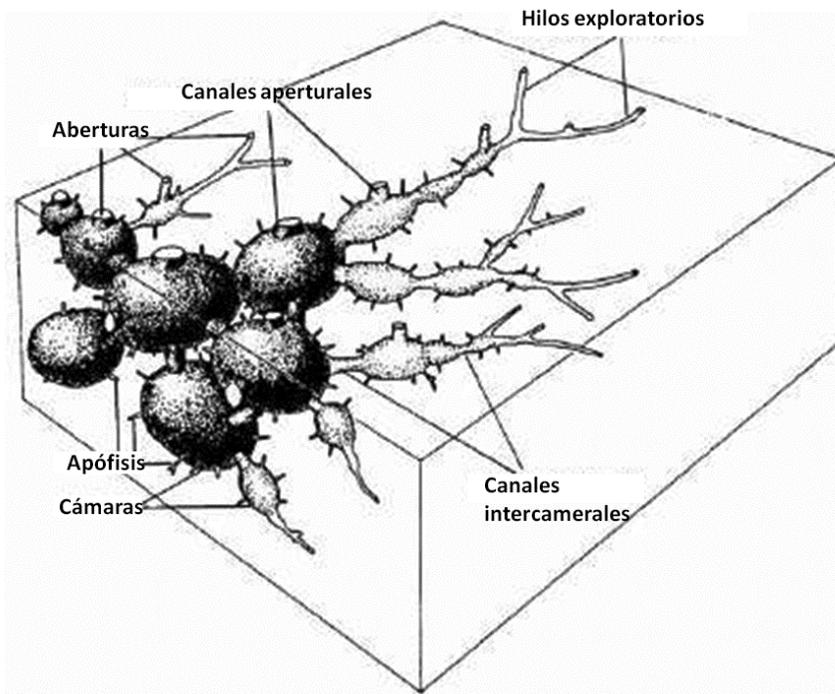


Figura 6. Esquema de una vista tridimensional de perforaciones de cliónidos donde se muestran las fases de crecimiento (Tomado de Bromley y D'Alessandro, 1984).

Descripción

En los ejemplares estudiados el patrón consiste de múltiples cámaras de entre 0.53 mm a 3.45 mm de ancho, de forma redondeada a irregular. Cada cámara está conectada a la superficie o a otras cámaras a través de canales y canales aperturales con un diámetro de 0.47 mm a 2.87 mm, con apófisis sinuosas o rectas y con canales ramosos que salen de las cámaras. La heterogeneidad en la forma y el tamaño de las cámaras, canales y apófisis sugieren la presencia de más de una especie de *Entobia* (Figura 7 y 8). En una valva la muestra de Playa Norte los canales aperturales son tan grandes que si se observa en la parte

externa de la valva la bioerosión puede confundirse con *Oichnus* (Figura 7 A,) sin embargo si se observa la parte interna y lateral de la valva (Figura 7B) se distingue que no son perforaciones individuales sino que están conectadas y que el patrón de perforación que se observa en la parte externa de la concha no coincide con el patrón interno. El número de ejemplares con *Entobia* en cada muestra se presenta en el anexo 1.

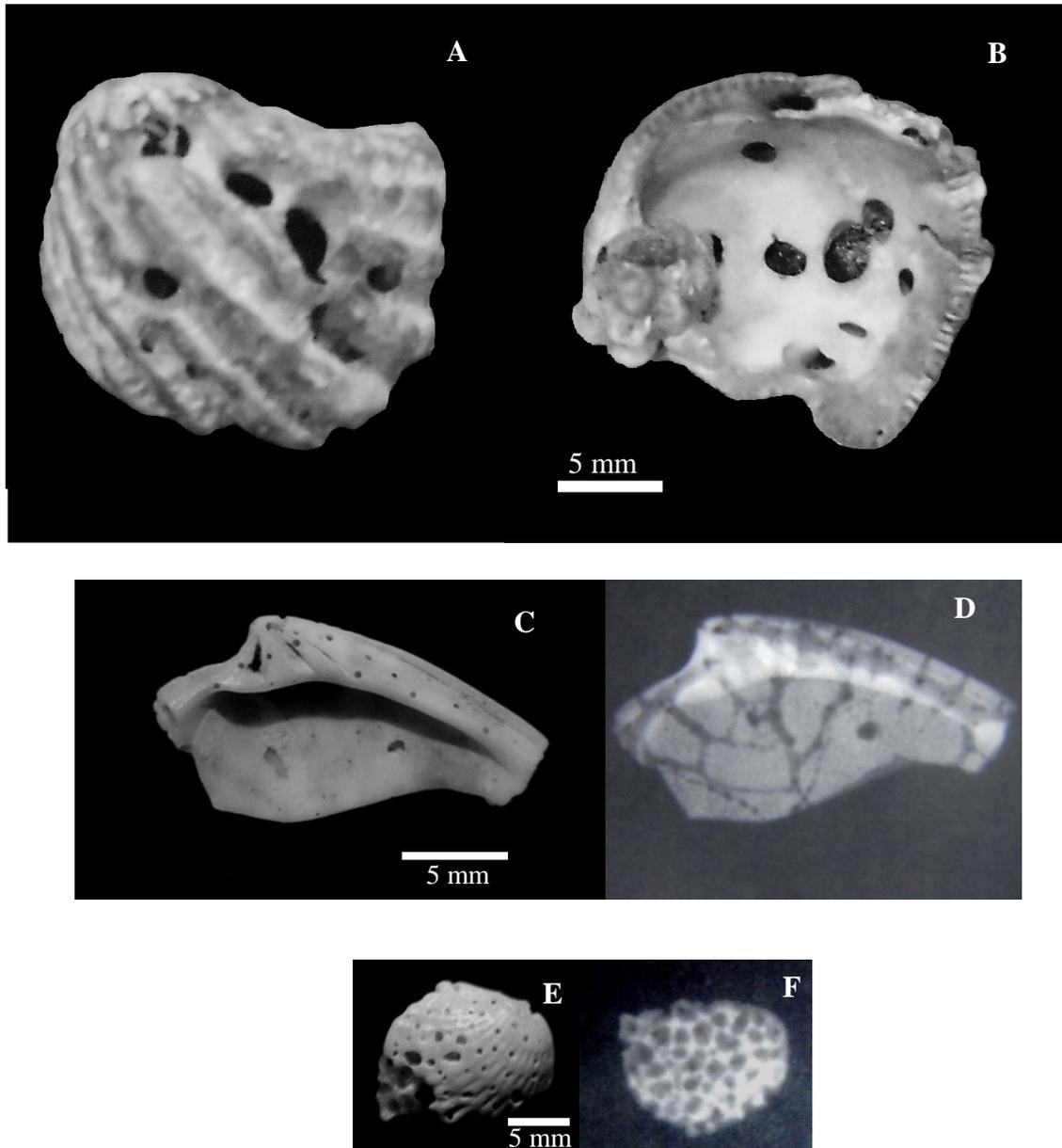


Figura 7. Ejemplares de moluscos donde se observa la presencia del icnogénero *Entobia*. A vista externa y B vista interna de una valva con grandes canales aperturales. C vista interna de fragmento de valva. D imagen obtenida por radiografía. E vista externa de un fragmento de valva. F imagen obtenida por radiografía.

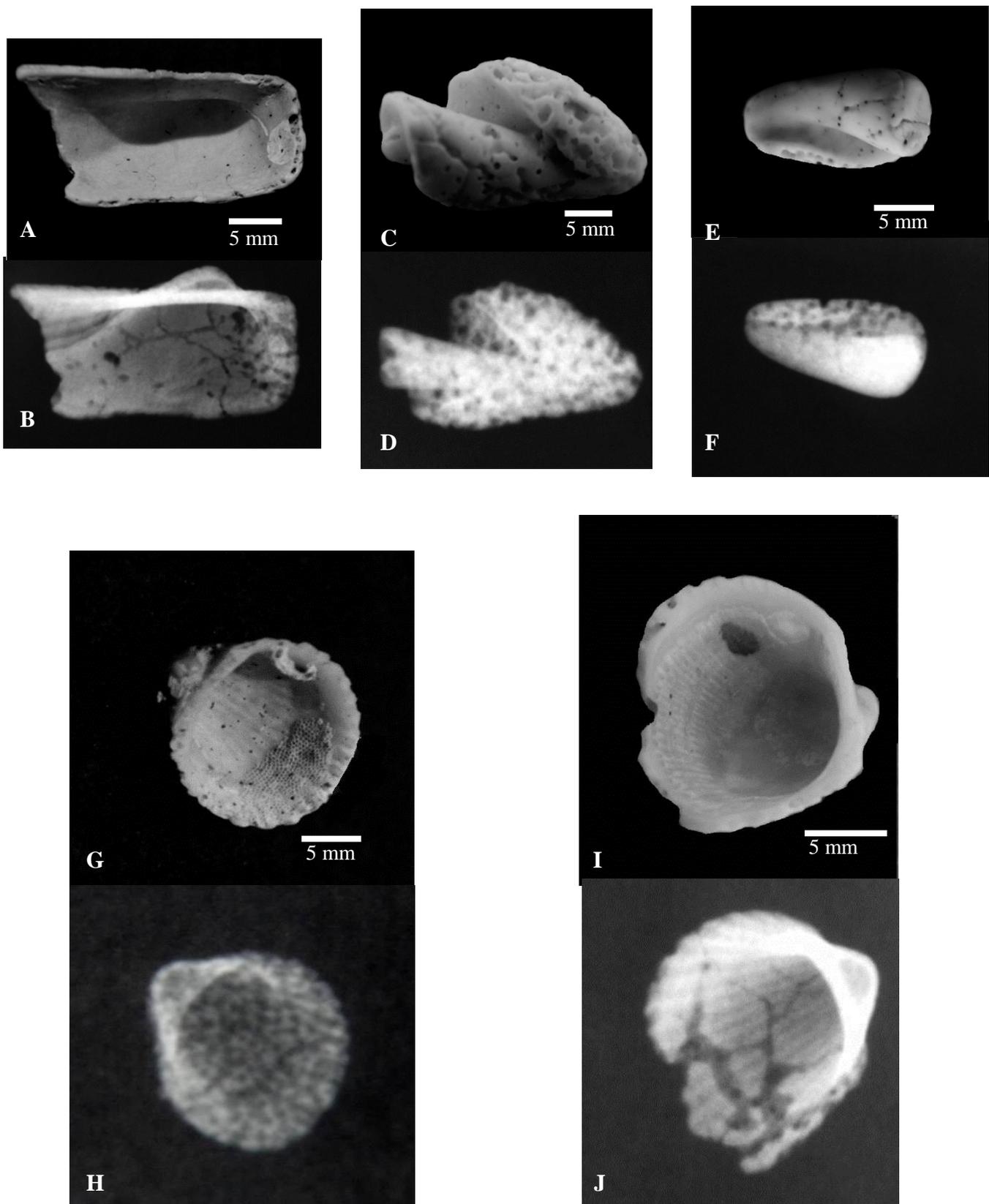


Figura 8. Ejemplares de moluscos donde se observa la presencia del icnogénero *Entobia*. A-B, G-I vista interna de valvas de pelecípodos. B-E. Gasterópodos. A, C, E, G, I, se muestra la imagen del ejemplar a simple vista y

Ichnogenero *Oichnus* Bromley, 1981

Ichnoespecie tipo. *Oichnus simplex* Bromley, 1981 por denominación original.

Clasificación etológica: Praedichnia (de acuerdo a Seilacher, 1964).

Estratinomía y orientación. Estructuras endógenas comúnmente perpendiculares a subperpendiculares a la superficie del sustrato.

Tamaño: El diámetro de los orificios es de unos pocos milímetros hasta menos de un centímetro.

Diagnosis. Perforaciones solitarias de forma circular, subcircular, ovalada o romboidal o puntos (“pits”) de origen biogénico en sustratos duros. Las perforaciones pasan directamente a través del sustrato penetrándolo, mientras que los puntos terminan en el sustrato con una profundidad de somera a profunda o como puntos subcilíndricos cortos con un poco de profundidad (Nielsen *et al* 2003).

Observaciones. La diagnosis original de Bromley (1981) fue corregida por Nielsen y Nielsen (1981) para incluir una mayor variedad de perforaciones y puntos e incluir la morfología de *Tremichnus* Brett, 1985, género que estos autores consideran como una etapa juvenil y sinónimo de *Oichnus*. Posteriormente una nueva corrección fue realizada por Donovan y Jagt (2002) para incluir a *O. excavatus*. La diagnosis de Nielsen *et al.* (2003) sigue la diagnosis de Donovan y Pickerill (2002) excluyendo el término “excavación” que de acuerdo a su criterio sugiere un sustrato blando y enfatizando e incluyendo el término “solitario” para distinguir a *Oichnus* del icnogénero *Dipatulichnus* Nielsen y Nielsen, 2001 pues este último se caracteriza por perforaciones pareadas.

Oichnus simplex Bromley, 1981

Figura 9

Descripción.- Orificios de contorno circular, cilíndricos o subcilíndricos con el eje más o menos perpendicular a la superficie de la concha, el orificio pasa en forma recta a través de

las conchas. El diámetro va de 0.31 mm a 1.87 mm. Algunos ejemplares presentan orificios abortados. *O. simplex* se presenta en siete gasterópodos y 26 pelecípodos. En los gasterópodos la perforación se encuentra en la vuelta corporal o en el ápice; en los pelecípodos la perforación se encuentra en la región umbonal y en el menor de los casos en el margen de la concha.

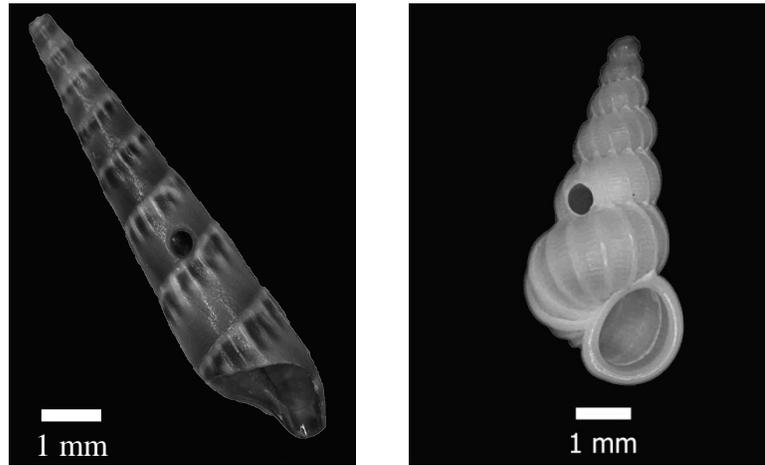


Figura 9. *Oichnus simplex* en gasterópodos.

Oichnus paraboloides Bromley, 1981

Figura 10.

Descripción.- Orificios de contorno esférico paraboloides de forma troncocónica. Presentan un borde biselado que hace que las perforaciones tengan un diámetro mayor externo de un promedio de 0.93 y un diámetro menor interno de un promedio de 0.89 mm. Se presenta en 11 pelecípodos. Una de las valvas presenta 3 perforaciones abortadas en el margen y dos perforaciones exitosas la región umbonal (Figura 10 D-F).

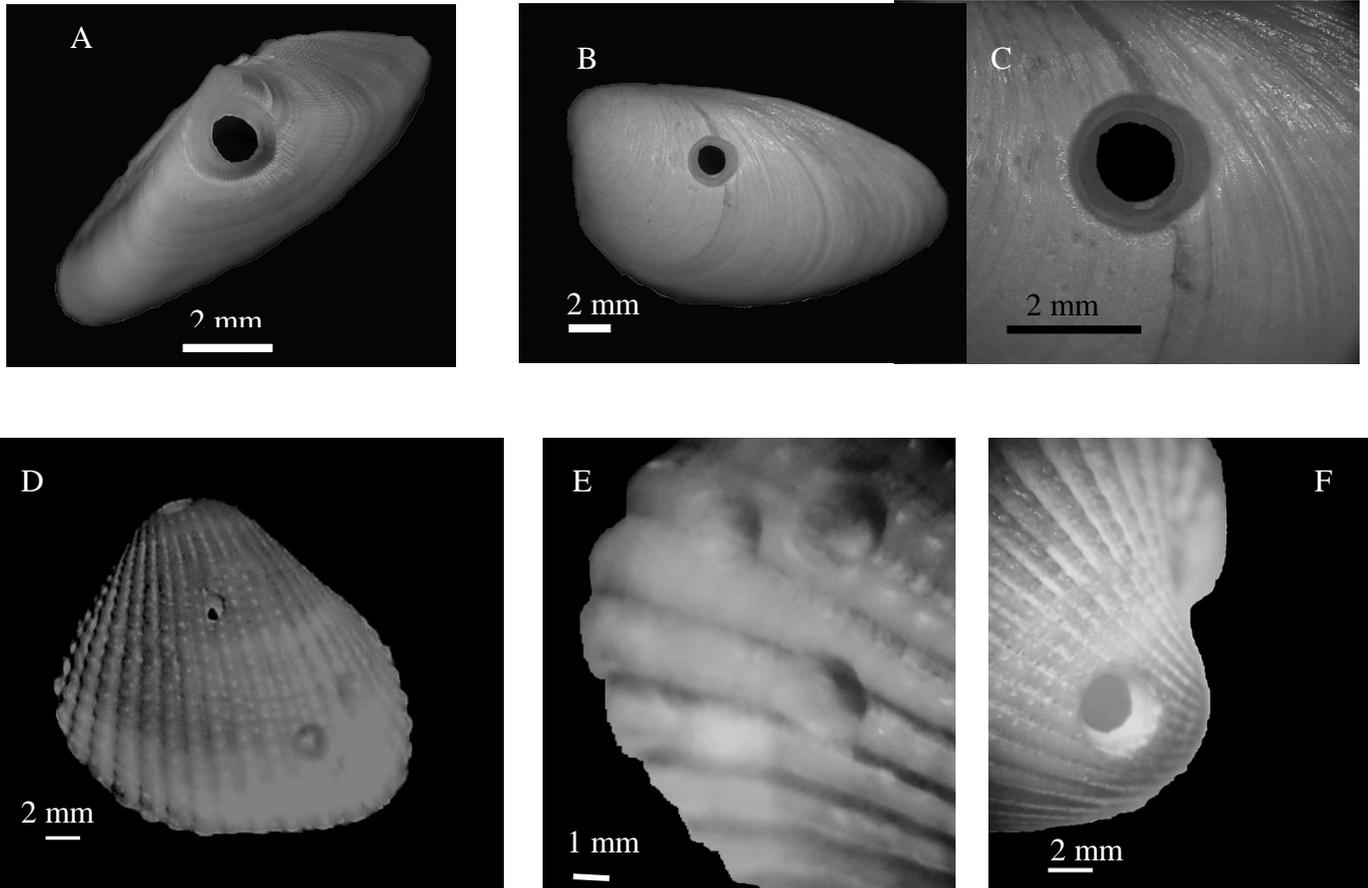


Figura 10. *Oichnus paraboloides* en pelecípodos. A. Vista umbonal. B Vista externa. C Acercamiento de la perforación. D-F. Valva con múltiples marcas. D. Vista dorsal. E. Acercamiento a las perforaciones abortadas en el margen externo de la valva. F. Acercamiento a la perforación exitosa en el umbo.

Oichnus sp.

Figura 11

Descripción.- Orificios de contorno irregular, el orificio pasa en forma recta a través de las conchas. El diámetro va de 0.64 mm a 4.24 mm. Se presenta en 12 gasterópodos y nueve pelecípodos.

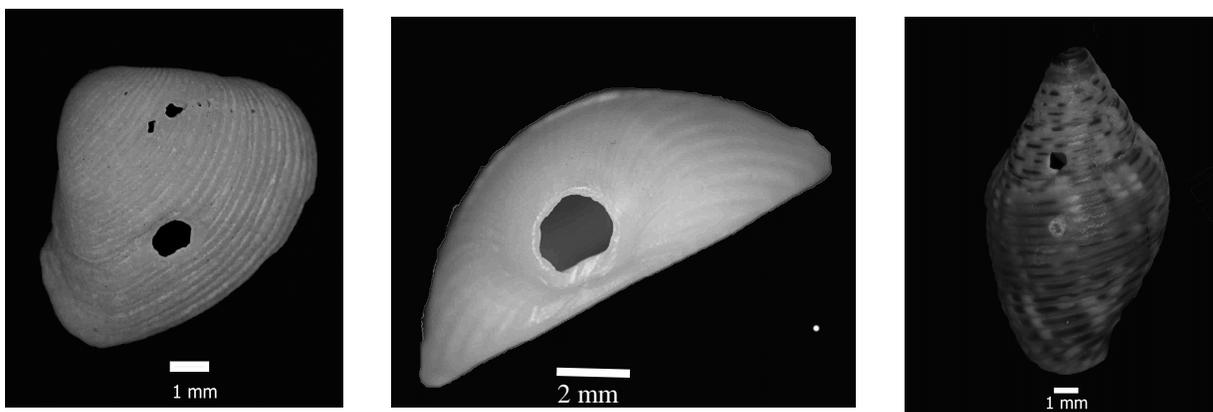


Figura 11. *Oichnus* sp. **A** Vista externa de una valva. **B** Vista umbonal de una valva. **C** Concha de gasterópodo.

Iconogénero *Meandropolydora* Voigt, 1965

Figura 12

Iconoespecie tipo.- *Meandropolydora sulcans* Voigt, 1965

Clasificación etológica: Domichnia (de acuerdo a Seilacher, 1964).

Estratinomía y orientación: Forma exógena horizontal a la superficie.

Tamaño: El diámetro de los túneles es de unos pocos milímetros.

Diagnosis. Perforaciones horizontales en sustratos calcáreos en forma de tubos simples (forma de “U”) o perforaciones complejas y ramificadas, paralelas a la superficie de las conchas (Bromley y D’Alessandro 1983).

Observaciones. Estas perforaciones son producidas por varias familias de anélidos poliquetos, la morfología típica en forma de “U” es producida por la Familia Spionidae (Bromley y D’Alessandro, 1983).

Descripción. Se trata de galerías en la superficie de las conchas de forma irregular convoluta con un diámetro que varía de 1.58 a 6.22 mm. El diámetro se amplía en la parte donde las galerías se curvan. Se presenta en nueve gasterópodos y en nueve pelecípodos.

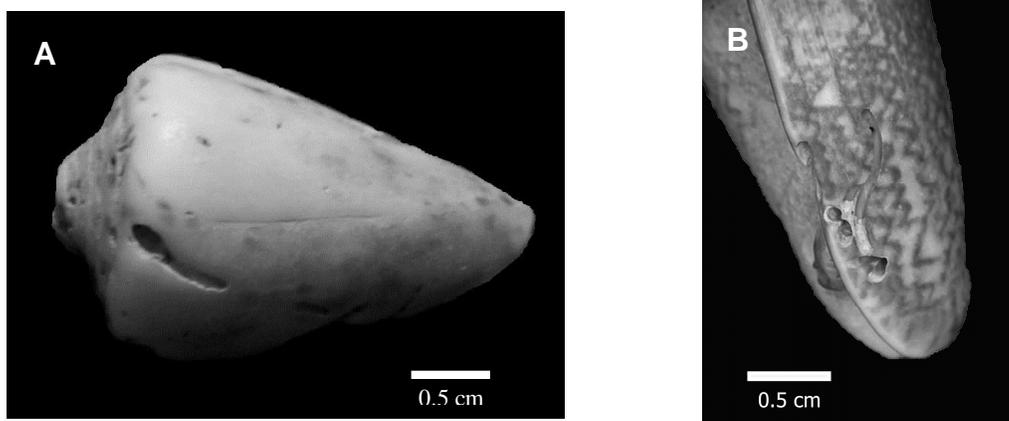


Figura 12. Conchas de gasterópodos donde se observa al icnogénero *Meandropolydora*.

INCRUSTACIÓN

Con respecto al atributo tafonómico de incrustación 2208 ejemplares presentaron un grado de incrustación 1 que corresponde a conchas prístinas sin signos de incrustantes, y 71 ejemplares presentaron epibiontes, de estos 65 presentan un solo tipo de epibionte y siete ejemplares presentan más de un incrustante.

Se encontró una fauna de incrustantes compuesta por foraminíferos con testa carbonatada, tubos calcáreos de poliquetos serpúlidos, briozoarios con esqueleto calcáreo y dos organismos no identificados. El elemento más conspicuo de la fauna de incrustantes está dado por los serpúlidos (Figura 13).

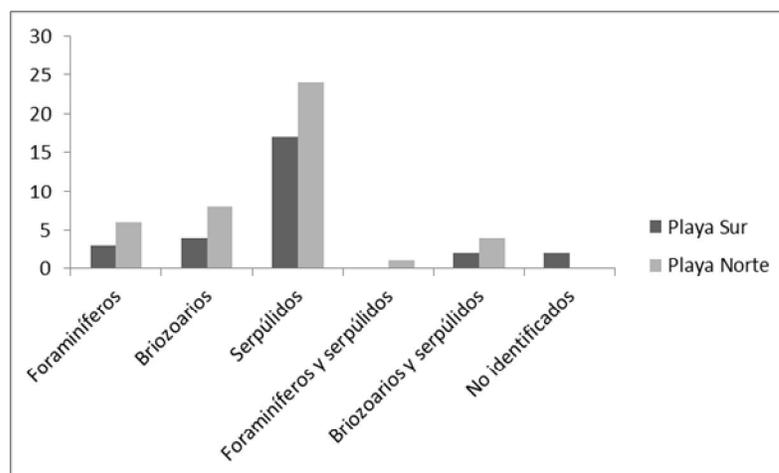


Figura 13. Epibiontes incrustantes en pelecípodos y gasterópodos en Barra de Cazones.

Los foraminíferos incrustantes de la especie *Homotrema rubrum* se encontraron en nueve ejemplares. El grado de incrustación fue de ligeramente incrustado, moderadamente incrustado y fuertemente incrustado (Figuras 14 y 17K).

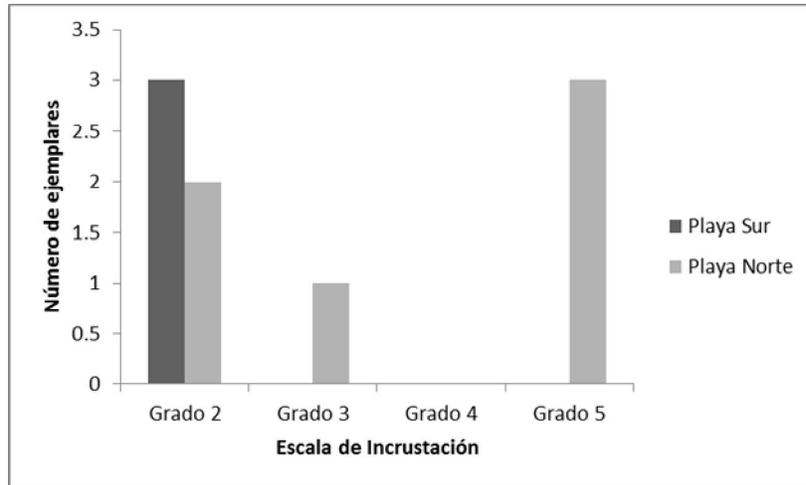


Figura 14. Comparación del grado de incrustación en moluscos por el foraminífero *Homotrema rubrum*.

Los tubos de serpúlidos se encontraron en 40 ejemplares, el grado de incrustación fue de ligeramente incrustado a fuertemente incrustados (Figuras 15 y 17A-F).

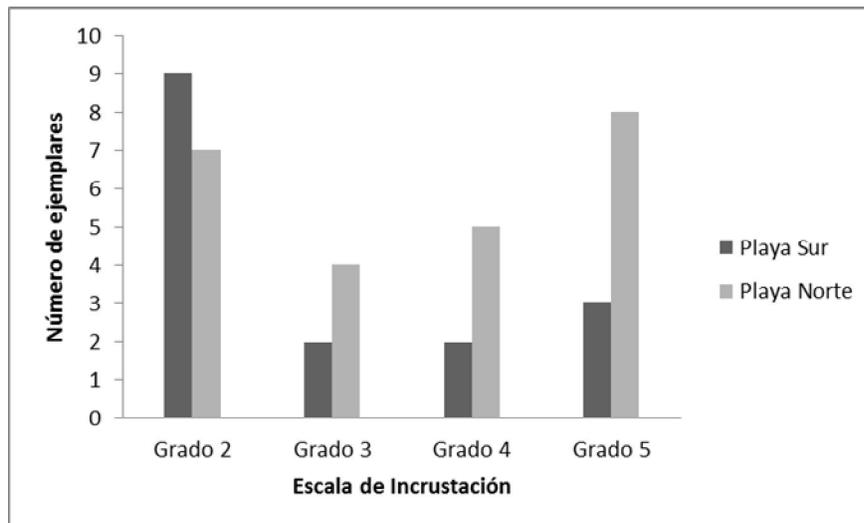


Figura 15. Comparación del grado de incrustación en moluscos por serpúlidos.

Las colonias de briozoarios calcáreos incrustantes se encontraron en 12 ejemplares, el grado de incrustación fue de moderadamente incrustado a fuertemente incrustados (Figuras 16 y 17G-J)

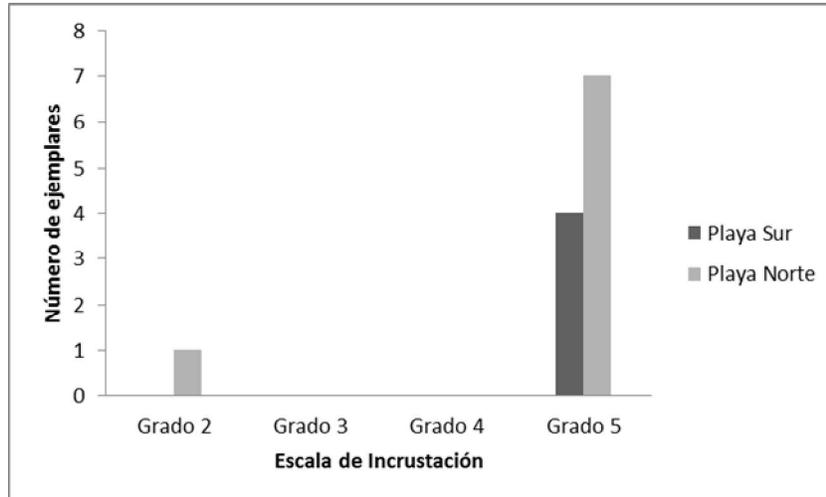


Figura 16. Comparación del grado de incrustación en moluscos por colonias de briozoarios.

Los ejemplares que presentaron más de un incrustante fueron pelecípodos, los epibiontes corresponden a serpúlidos y foraminíferos en una valva, el grado de incrustación fue de 5 (Figura 18 A-B) y dos ejemplares con serpúlidos y briozoarios con un grado de incrustación 5 (Figura 18 C-E; Anexo 2).

También había presencia de ejemplares que presentaban ambas características la bioerosión representada por el icnogénero *Entobia* y la incrustación por serpúlidos o por briozoarios, estas características estaban presentes en 7 ejemplares (Figura 18 C-E; Anexo 2).

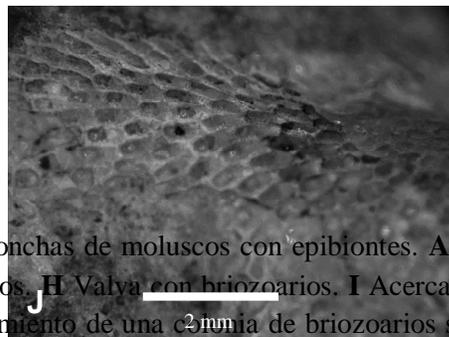
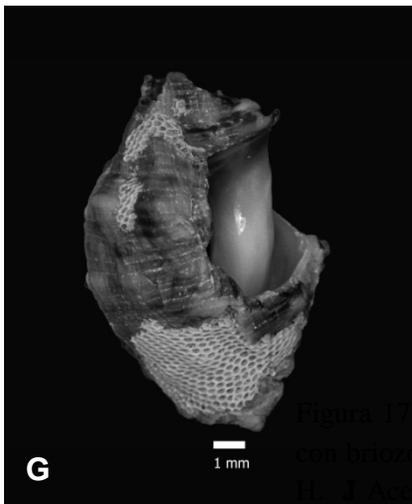
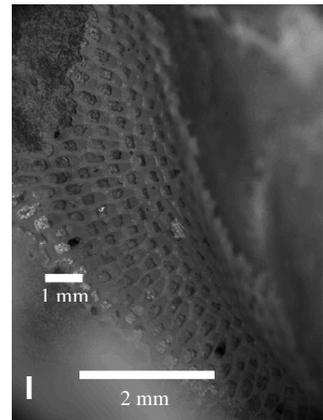
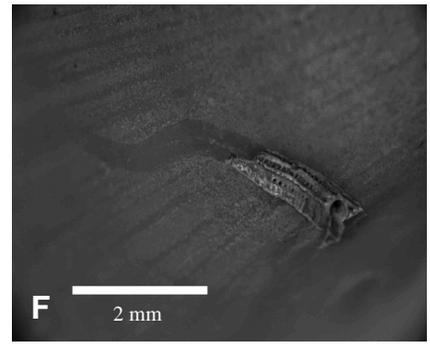
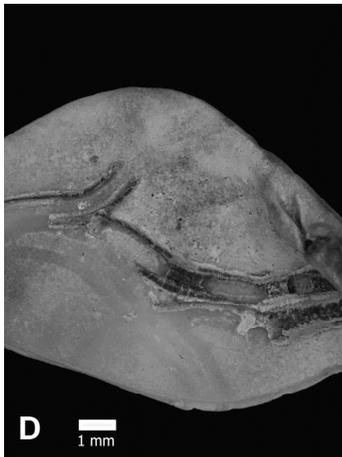
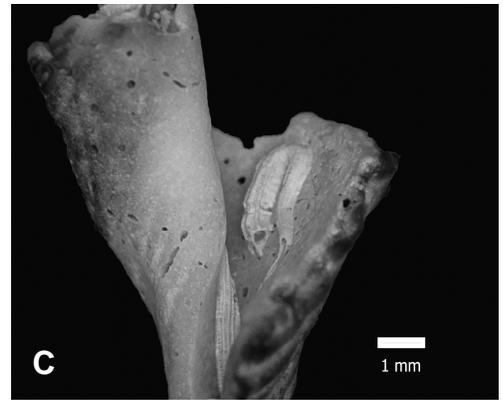
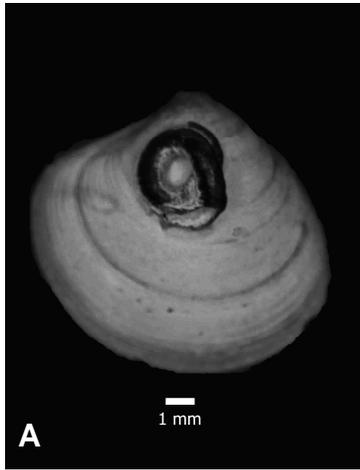


Figura 17. Conchas de moluscos con epibiontes. A-F Bivalvos y gasterópodos con serpúlidos. G y H Bivalvos con briozoarios. H Valva con briozoarios. I Acercamiento de un serpúlido sobre el borde de la valva. J Acercamiento de una colonia de briozoarios sobre una valva. K Acercamiento de un serpúlido de la especie *Serpulidum rubrum* creciendo sobre una valva de pelecípodo.

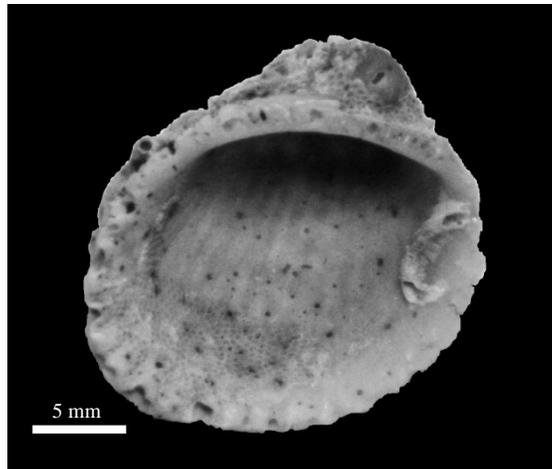
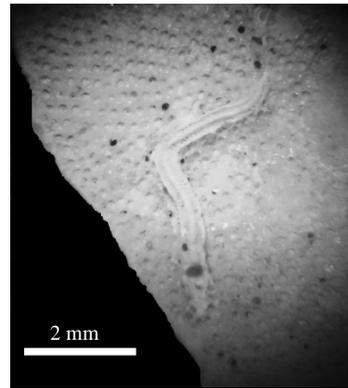
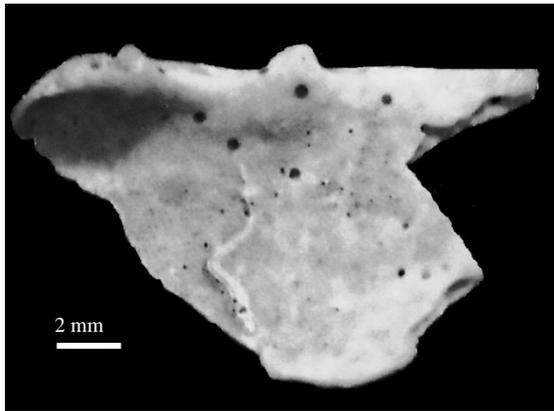
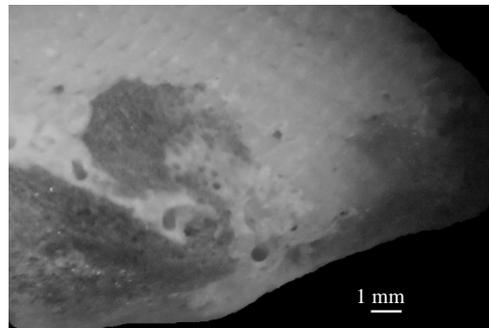
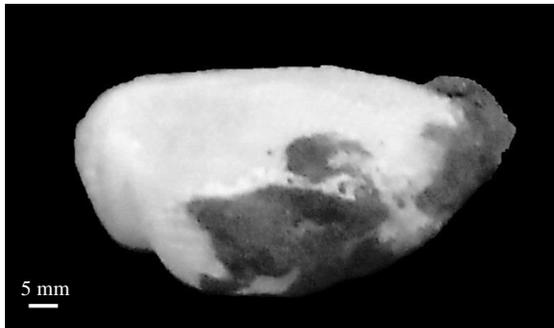


Figura 19. **A-B** Valva con dos epibiontes. **A** Vista externa de una valva con briozoarios y serpúlidos. **B** Acercamiento de los epibiontes. **C-F**. Valvas con bioerosión y epibiontes. **C** Vista externa de una valva donde se observa *Entobia* y briozoarios. **D** Vista interna de la figura C donde se observa *Entobia*, briozoarios y serpúlidos. **E** Fragmento de una valva con *Entobia*, briozoarios y serpúlidos. **F** Fragmento de valva con *Entobia* y serpúlidos.

DISCUSIÓN

Los ambientes marinos modernos ofrecen importantes claves sobre los procesos que debieron operar en el pasado geológico, así como las limitaciones para interpretar las comunidades fósiles.

Los rasgos tafonómicos en las conchas de moluscos son únicos, además de que quedan registrados tanto los procesos que se dan en vida como después de su muerte, lo cual favorece las interpretaciones paleoecológicas a través de las orictocenosis preservadas.

La utilidad real de los atributos tafonómicos depende principalmente de poder reconocerlos e interpretarlos en el registro fósil. En las conchas de moluscos por ejemplo, la pérdida de color puede ser confundida como abrasión mecánica durante la fase bioestratinómica o como disolución química durante la fase fosildiagenética, esto ocasiona que la pérdida de color como atributo tafonómico tenga un valor limitado.

Uno de los tipos de sustrato duro que ha brindado un hábitat relativamente estable son las conchas de los moluscos; es común que los restos esqueléticos de los organismos que forman las comunidades sean utilizados como sustrato duro por otros organismos, en un proceso al que se le ha denominado como retroalimentación tafonómica (“taphonomic feedback”) (Kidwell y Jablonsky, 1983).

Las conchas vacías pueden ser incrustadas y/o bioerosionadas en todas las superficies expuestas incluyendo las zonas internas donde habitaba el animal. La presencia de bioerosión o incrustación en la superficie interna de las conchas es un indicador de que los moluscos estaban muertos al momento de la colonización (McKinney, 1995). Las conchas vacías empiezan a descomponerse físicamente produciendo cambios en el sustrato duro disponible para los colonizadores, además de que son fácilmente alteradas en ambientes de alta energía y rápidamente enterradas en condiciones de alta sedimentación, lo cual limitaría la bioerosión e incrustación, sin embargo en ambientes de fondo suave estas conchas sirven como “islas bentónicas” para el establecimiento de comunidades de sustrato duro (Zuschin *et al.*, 1999).

Bioerosión

El principal proceso bioerosivo que afecta a los moluscos del área de estudio es la perforación por esponjas cliónidas (icnogénero *Entobia*), el segundo en importancia es la

depredación por gasterópodos carnívoros y otros perforadores no identificados (icnogénero *Oichnus*) y el menos representativo es la bioerosión por parte de gusanos poliquetos serpúlidos (icnogénero *Meandropolydora*).

La bioerosión es un factor que contribuye con la disminución de la resistencia de las conchas (Kent, 1981), esto es porque la calcita foliada que forma las conchas de los moluscos es relativamente débil y muestra poca resistencia a la perforación (Gabriel, 1981). Una particularidad concerniente a los estudios de bioerosión fósil es que las conchas que están fuertemente perforadas tienen menos probabilidades de formar parte del registro fósil. Las conchas sin enterrar que permanecen en ambientes con una alta productividad probablemente presentan una bioerosión e incrustación más intensa, hasta llegar al punto de la destrucción total de las conchas, se ha estimado en 5 años la vida media de las conchas sin estar enterradas en lugares de alta productividad (Edinger, 2003). Por ejemplo, las conchas afectadas por *Entobia* a simple vista aparecen como perforaciones por ambos lados de la concha, sin embargo al observar las imágenes en radiografía (Figura 7 y 8) puede apreciarse que en la parte interna cada perforación corresponde a galerías que se unen entre sí y que se conectan con el resto de las perforaciones lo que ocasiona un daño intenso a la concha y hace que estas sean más frágiles y por tanto más propensas a la fragmentación que es el primer paso para la destrucción y reciclaje. Las perforaciones en conchas por esponjas cliónidas son un claro indicador de la exposición de las conchas, a mayor exposición mayor bioerosión por las esponjas. La alta intensidad en perforación por cliónidos en algunas conchas puede reflejar que éstas conchas son más antiguas y que han pasado por varios ciclos de enterramiento y exhumación (Meldahl et al., 1997).

Respecto a las icnoespecies *Oichnus simplex* y *O. paraboloides* son producidas por gasterópodos perforadores, que pertenecen principalmente a las familias Naticidae y Muricidae, cuya característica común es el hábito alimenticio carnívoro de alguna o de todas sus especies (Carter, 1968; Bishop, 1975). En general, los naticidos producen orificios sobre organismos infaunales, mientras que los murícidos predominan sobre los epifaunales (Bromley, 1981; Harper et al. 1998). Los orificios son efectuados por abrasión mecánica mediante la rádula y por la acción química de enzimas o ácidos segregados por el depredador que disuelven el carbonato de calcio del esqueleto atacado. Los mecanismos de penetración de la concha y de alimentación de los gasterópodos naticidos y murícidos han

sido ampliamente estudiados en diferentes zonas geográficas del mundo, tanto en moluscos recientes como fósiles (Farinati *et al.*, 2006). La presencia de perforaciones indica por tanto la presencia de gasterópodos depredadores y está relacionada también con la residencia de las conchas en la interfase agua-sedimento. Frecuentemente las perforaciones que se encuentran en pelecípodos que son excavadores indican que estuvieron expuestos, ya sea por el movimiento del agua o por bioturbación, durante suficiente tiempo para ser atacados. El icnogénero *Oichnus* se presentó tanto como perforaciones completas como perforaciones abortadas. La presencia de *Oichnus* como una perforación completa que atraviesa la concha sugiere un origen depredador, los ejemplares con perforaciones abortadas están asociadas a ejemplares con concha gruesa lo que probablemente impidió la total penetración. De acuerdo a Pickerill *et al.* (2002), la erosión Praedichnia ocurre cuando el hospedero está vivo. Las perforaciones del icnogénero *Meandropolydora* que corresponden a estructuras Domichnia pueden ser producidas en hospederos vivos o muertos (Pickerill *et al.* 2002).

Incrustación

Los incrustantes que tienen esqueletos que pueden fosilizarse fácilmente son encontrados frecuentemente en sustratos firmes antiguos (Wilson y Palmer, 1993). Los incrustantes en moluscos del Cenozoico son muy comunes, sin embargo Taylor y Wilson (2003) consideran que hay pocas publicaciones al respecto.

En el caso de los moluscos Un aspecto importante en la colonización por epibiontes es la presencia del periostraco, en este caso se observó que aún con las pérdida del periostraco no se eliminan los epibiontes lo cual permite su preservación en el registro fósil, sin embargo en algunos casos la pérdida del periostraco si puede alterar la sucesión de incrustantes o separar a los incrustantes de la concha sobre la cual crecieron y que ésta no aparezca sobre su hospedero en ejemplares actuales y por ende tampoco en el registro fósil, como pasa en este caso con los serpulidos y los foraminíferos. El periostraco es importante en la incrustación pues se han reportado especies de moluscos que presentan un periostraco con elementos químicos o físicos que evitan la incrustación (Bottjer, 1981).

Los organismos incrustantes se cementan en vida por compuestos que incluyen glicoproteínas, polisacáridos y mucopolisacáridos (Abbott, 1990). Sin embargo, algunos minerales también pueden contribuir a la cementación. La durabilidad de la cementación

varía y esto influye en que puedan desprenderse antes o después del enterramiento y la fosilización (Taylor y Wilson, 2003), la posibilidad de pérdida de incrustantes debe de tomarse en cuenta cuando se hacen reconstrucciones paleoecológicas. En la siguiente tabla se muestran los alcances estratigráficos y observaciones sobre los phyla encontrados como incrustantes en Barra de Cazones (Tabla 1).

Phyla	Alcance estratigráfico como incrustantes	Observaciones
Foraminíferos	Ordovícico-Reciente	Varios géneros de foraminíferos bentónicos calcáreos y aglutinantes incrustan sustratos duros. La mayoría son post-Paleozoicos (Lange, 1993).
Briozoarios	Cámbrico? Ordovícico-Reciente	Landing <i>et al.</i> (2010) reportan la presencia de un posible briozoario artostilido en el Cámbrico tardío. Los briozoarios paleozoicos incrustantes comprenden a los trepostomados y cistosporados, y ocasionalmente a los ciclostomados, los briozoarios incrustantes post-paleozoicos comprenden queilostomados y ciclostomados (Taylor, 1999).
Serpúlidos	Ordovícico-Reciente	Los poliquetos con tubos calcáreos empiezan a ser muy abundantes en el Mesozoico, las afinidades de formas paleozoicas son poco claras (Savazzi, 1999)

Tabla 1. Grupos taxonómicos que tienen especies con esqueleto mineralizado que se han encontrado en el registro fósil y que aparecen en Barra de Cazones.

Los epibiontes sobre gasterópodos en sitios arenosos son más abundantes que sobre bivalvos en el mismo tipo de sustrato, lo cual es el resultado de la naturaleza excavadora de la mayoría de los bivalvos, comparada con los gasterópodos que viven en la superficie de los pastos marinos (Parsons, 1988). La cobertura se considera que es más alta en la espira de los gasterópodos debido a que es la parte más vieja de la concha y hay más probabilidades de ser incrustada, sin embargo esto no se observó en los ejemplares estudiados. La incrustación cesa cuando los caracoles mueren y quedan enterrados en la arena.

Algunos de los principios estratigráficos pueden ser aplicados al análisis de las relaciones espaciales y las sucesiones ecológicas entre incrustantes y bioerosionadores,

particularmente cuando se observan en sentido vertical (ej. Gibson, 1992). El principio de superposición y la cronología relativa se interpretan cuando los incrustantes de la base o que están más cercanos al sustrato son más antiguos que los que están sobre ellos, cuando se toma la orientación vertical.

Continuando con la analogía estratigráfica la actividad de los bioerosionadores puede ser equivalente a las intrusiones ígneas que “cortan” la secuencia de incrustantes (Taylor y Wilson, 2003).

En el caso donde se encuentran tanto serpúlidos como foraminíferos sobre la valva de un pelecípodo se infiere que los serpúlidos fueron los primeros epibiontes en establecerse y posteriormente los foraminíferos incrustaron tanto la valva del pelecípodo como el tubo del serpúlido, como la incrustación se encuentra en la parte externa de la valva no se puede saber si la colonización se dio antes o después de la muerte del molusco (Figura 19 A-B).

En el caso de la colonización de briozoarios y serpúlidos en el fragmento de la valva de un pelecípodo la colonización fue posterior a la muerte del organismo pues los incrustantes se encuentran en la parte interna, esta valva presenta también huellas de *Entobia* la cual fue la primera en establecerse en el pelecípodo pues las perforaciones no afectan a los incrustantes, posteriormente el briozoario cubrió la parte interna de la valva y sobre el briozoario se incrustó el serpúlido, este caso en particular nos hace inferir que hubo una larga residencia de la valva en la interfase agua-sedimento lo que permitió la colonización en diferentes etapas por dos epibiontes diferentes (Figura 19 D).

Bioerosión e incrustación como indicadores de productividad y sedimentación.

Tanto la bioerosión como la incrustación en las conchas están controladas por la productividad planctónica y la velocidad del enterramiento (que es un reflejo de la velocidad de sedimentación), estos atributos tafonómicos son indicadores relativos que pueden proveer de importantes claves sobre la paleoproductividad en los ambientes del pasado y junto con las características de los depósitos fosilíferos ayudar a reconstruir los patrones relativos de la antigua productividad planctónica.

Cuando la productividad y la sedimentación son considerados, la bioerosión es alta cuando la sedimentación es baja y disminuye con el aumento de la sedimentación (Edinger, 2003) (Figura 20).



Figura 15.- Relación de la productividad primaria y sedimentación con la intensidad de bioerosión e incrustación (Tomado de Lescinsky *et al.* 2002).

Mientras que la incrustación y bioerosión de macroperforadores dan un índice general de la antigua productividad, también son altamente sensitivos al tiempo de exposición en la interface agua-sedimento, pero son más útiles para entender los patrones sobre hospederos vivos en fondos suaves.

De acuerdo a los resultados de este trabajo, los moluscos depositados en Playa Norte y Playa Sur presentan una incrustación moderada y una perforación que va aumentando hasta fragmentar a los ejemplares, por lo cual se interpreta que el ambiente donde vivían los organismos es una zona de baja productividad y baja sedimentación.

El tipo de incrustación está influenciado por la productividad, los organismos incrustantes en sitios mesotróficos están dominados por autótrofos (ej. Algas coralinas) o por heterótrofos con bajos requerimientos de alimento (ej. Briozoarios), en contraste los epibiontes en conchas en ambientes eutróficos incluyen animales como ostreidos y balanos que tienen un alto biovolumen relativo y altos requerimientos metabólicos y de grados de

crecimiento. En los moluscos estudiados los incrustantes que se encontraron corresponden a incrustantes relacionados a ambientes de tipo mesotrófico como son los briozoarios.

El enterramiento de los restos evita su colonización por epibiontes y también evita la alimentación de organismos suspensívoros. Esta actividad limita a su vez la incrustación y la bioerosión. El enterramiento rápido de las conchas vacías resulta en poca incrustación post mortem en el interior de las conchas (Lescinsky, 1993); por tanto, se sugiere que la mayor parte de la incrustación en el registro fósil refleja situaciones de incrustantes en vida del hospedero o de conchas que permanecen en sustrato duro o firme más que en fondos lodosos (Parson *et al.*, 1999).

Las exhumaciones periódicas durante tormentas o por bioturbación pueden reintroducir las conchas dentro de la zona tafonómicamente activa (el intervalo en donde es probable que las conchas sean destruidas, (Davies *et al.*, 1989). Las exhumaciones complican los factores para entender la historia tafonómica en los ambientes. En otros ambientes las tormentas primeramente resuspenden lodos que después acomodan y entierran grandes bioclastos. En estos ambientes, la exhumación es menos común y atribuida a la bioturbación por el desplazamiento de organismos vivos y en conchas de gasterópodos debido a la reocupación de estas por cangrejos ermitaños (Walker *et al.*, 1998).

Bioerosión e incrustación como indicadores paleoambientales

Los indicadores tafonómicos medioambientales pueden traspasar las fronteras taxonómicas y como resultado ser más útiles para reconstrucciones paleoambientales. En el pasado, las interpretaciones paleoambientales se basaban principalmente en las características sedimentológicas. Actualmente la tafonomía puede ser aplicada primero a conjuntos fósiles en ambientes bien definidos y finalmente a rocas que pueden ser más difíciles de interpretar si se usara solamente la interpretación sedimentológica.

La bioerosión del icnogénero *Meandropolydora* se considera abundante en la zona infralitoral y poco común a raros hacia la zona circalitoral y batial; el icnogénero *Entobia* puede presentarse desde la zona infralitoral hasta la batial y solo puede dar información respecto a la profundidad del ambiente cuando se identifica a nivel de especie (Checconi y Monaco, 2008). El icnogénero *Oichnus* no está relacionado con la profundidad.

En ambientes intermareales y sublitorales someros, los organismos perforantes son el agente primario de destrucción de las conchas (Cutler y Flessa, 1995); su importancia se incrementa con la productividad primaria y decrece con el alto grado de sedimentación (Lescinsky *et al.*, 2002).

La presencia de esponjas clionidas está asociada a un aumento en la fragilidad y fragmentación de las conchas a las que invade. La bioerosión es por tanto un factor que causa confusión en las reconstrucciones ambientales pues la actividad biológica destructiva en las conchas de moluscos favorece el proceso de fragmentación, y en algunos casos los fragmentos de gasterópodos y bivalvos no pueden identificarse como uno o más ejemplares y tienen que ser excluidos de los análisis paleoambientales.

Un tipo de epibiontes incrustantes son los serpúlidos sésiles. Los serpúlidos típicamente se encuentran en los ambientes intermareales, El-Sorogy *et al.*, (2003) observaron que los serpúlidos en el Mar Rojo están usualmente asociados con verméticos y briozoarios que caracterizan a la zona intermareal.

Aunque las características tafonómicas sirven como indicadores medioambientales de forma general el reconocimiento de ambientes más específicos requiere de muestreos detallados para reconocer ambientes más particulares, aunque debe de considerarse al momento de la interpretación que las características distintivas en ambientes modernos pueden haberse perdido o reducido de manera selectivamente debido a los procesos químicos posteriores al enterramiento, o incluso ser removidas mecánicamente durante la recuperación de las rocas en los yacimientos fósiles.

Diferencias de bioerosión e incrustación en los moluscos de Playa Sur y Playa Norte

Tanto en Playa Sur como en Playa Norte se encontró el mismo tipo de actividad bioerosiva y mismo tipo de incrustantes, sin embargo el número de ejemplares y la intensidad de los procesos fue mayor en Playa Norte en comparación con Playa Sur, sin embargo esto se relaciona a que el número de ejemplares por muestra fue mayor en Playa Norte, por lo que la mayor cantidad de organismos con procesos bioerosivos e incrustados se interpreta como es un reflejo del mayor número de organismos que se acumula en la zona donde la actividad humana es menor (Playa Norte).

CONCLUSIONES

- ❖ Los organismos bioerosionadores e incrustantes en moluscos gasterópodos y pelecípodos en el Golfo de México en el área de Barra de Cazonos corresponden a los Phyla *Protista* (*Sarcodina: Foraminiferida*), *Porifera*, *Annelida* (*Polychaeta*), *Bryozoa* y *Mollusca* (*Gastropoda*).
- ❖ El análisis tafonómico en los moluscos estudiados permite reconocer una icnocenosis representada por tres icnogéneros: *Entobia*, *Oichnus* y *Meandropolydora*.
- ❖ Desde el punto de vista etológico, las trazas estudiadas se agrupan en dos categorías: estructuras de depredación (*Praedichnia*), representadas por las icnoespecies *Oichnus simplex* y *Oichnus paraboloides* y estructuras de habitación (*Domichnia*) representadas por los icnogéneros *Entobia* sp y *Meandropolydora* sp.
- ❖ Las estructuras de habitación (*Meandropolydora* y *Entobia*) que pueden ser producidas tanto en vida como *postmortem*, son indicadoras del grado de alteración bioestratinómica sufrida por los moluscos durante el período de exposición en la interfase agua-sedimento, previo a su depositación final.
- ❖ Los pelecípodos son más susceptibles que los gasterópodos a la actividad depredadora por gasterópodos carnívoros (*Praedichnia*)
- ❖ Los bivalvos son mayormente elegidos como sustrato para el establecimiento de las esponjas (icnogénero *Entobia*) y esta actividad es un factor importante en la disolución y fragmentación de las valvas.
- ❖ La incrustación por serpúlidos fue la más frecuente mientras que la incrustación por foraminíferos (*Homotrema rubrum*) fue la menos frecuente. El mayor grado de incrustación fue por parte de los briozoarios con un grado tafonómico 5.
- ❖ El tamaño de la concha (superficie disponible) no está relacionado al grado de incrustación que presentan.
- ❖ Los resultados obtenidos de Barra de Cazonos demuestran que las conchas de los moluscos (gasterópodos y pelecípodos) en la zona intermareal presentan poca degradación originada por la actividad biológica.

- ❖ De acuerdo al grado de incrustación y bioerosión se interpreta que el ambiente donde vivían los organismos es un ambiente mesotrófico (baja productividad) y con baja sedimentación.
- ❖ La tendencia general para los depósitos naturales de conchas en un área marino-marginal en el registro fósil se espera el predominio de la bioacumulación sobre la biodestrucción, por lo cual el papel de los organismos bioerosionadores como destructores de carbonatos es poco importante en este tipo de ambientes.

LITERATURA CITADA

- Abbott, A. 1990. Bioadhesives: potential for exploitation. *Science Progress*, 74: 131-146.
- Allmon, W.D., Spizuco, M.P. y Jones, D.S. 1995. Taphonomy and paleoenvironment of two turrillid-gastropod rich beds, Pliocene of Florida. *Lethaia*, 28: 75-83.
- Anderson, L. C., Mc Bride, R.A., Taylor, M.J., Birnes, M.R. 1998. Late Holocene record of community replacement preserved in time-averaged molluscan assemblages, Louisiana Chenier Plain. *Palaios* 13: 488-499.
- Armstrong-Altrin, J.S. 2009. Provenance of sands from Cazonos, Acapulco and Bahía Kino beaches, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26: 764-782.
- ASAM, Asociación Argentina de Malacología. 2012. Phylum Mollusca, <http://www.malacoargentina.com.ar/Phylum-Mollusca-Linnaeus-1758.html>.
- Ávila-Serrano, G.E. y Tellez-Duarte, M.A. 2000. Procesos tafonómicos en tanatocenosis recientes de Playa el Pelicano, Baja California. *Ciencias Marinas*, 26: 677-694.
- Baqueiro-Cardenas, E.R. y Aldana-Aranda, D. 1995. Mecanismo de formación de conchas de moluscos. *Avance y Perspectivas*, 14: 231-236.
- Basaños, P., Cortés, B., Hernández J.A. y Romo, R. 2007. Plan de acciones para mitigar la contaminación del río Cazonos en el tramo Coatzintla-Cazonos, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. Facultad de Ingeniería Química: 87pp.
- Beckvar, N. y Kidwell, S.M. 1988. Hiatal shell concentrations, sequence analysis, and sea level history of a Pleistocene coastal alluvial fan, Punta Chueca Sonora. *Lethaia*, 21: 257-270.
- Behrensmeyer, A.K. 1984. Taphonomy and the fossil record. *American Anthropologist*, 72: 558-566
- Best, M.M.R. y Kidwell, S.M. 2000a. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology*, 26: 80-102.

- Best, M.M.R. y Kidwell, S.M., 2000b. Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic-carbonate settings: II. Effect of bivalve life-habits and shell types. *Paleobiology*, 26: 103-115.
- Bishop, G. A. 1975. Traces of predation: 261-281. *In* Frey, R. W. (ed.) *The Study of trace fossils*. Springer-Verlag. New York.
- Blanchon, P. y Perry, C.T. 2004. Taphonomic differentiation of *Acropora palmata* facies in cores from Campeche Bank Reefs, Gulf of México. *Sedimentology*, 51: 53-76.
- Blissett, D.J. y Pickerill, R.K. 2007. Systematic ichnology of microborings from the Cenozoic White Limestone Group, Jamaica, West Indies. *Scripta Geologica*, 134: 77-108.
- Bottjer, D. J. 1981. Periostracum of the gastropod *Fusitriton oregonensis*: natural inhibitor of boring and encrusting organisms. *Bulletin of Marine Science*, 31: 916-921.
- Boucot, A.J., Brace, W. y Demar, R., 1958, Distribution of brachiopod and pelecypod shells by current. *Journal of Sedimentary Petrology*, 28: 321–332.
- Boyajian, G.E. y Thayer, C.W. 1995. Clam calamity: a recent supratidal storm-deposit as an analog for fossil shell beds. *Palaios*, 10: 484-489.
- Brenchley, P.J. y Newall, G. 1970. Flume experiments on the orientation and transport of models and shell valves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 7: 185–220.
- Brett, C.E. 1985. *Tremichnus*: a new ichnogenus of circular-parabolic pits in fossil echinoderm. *Journal of Paleontology*, 59: 625-635
- Brett, C. E. y Baird, G. C. 1986. Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, 1:207-227.
- Brett, C. E. y Bordeaux, Y. L. 1990. Taphonomy of brachiopods from a Middle Devonian shell bed; implications for the genesis of skeletal accumulations: 219-226, *In* MacKinnon, D. L., Lee, D. E. y Campbell, J. D. (eds), *Brachiopods through time*, Rotterdam. A A Balkema.
- Brett, C.E., Parsons-Hubbard, K.M., Walker, S.E., Ferguson, C., Powell, E.N., Staff, G., Ashton-Alcox, K.A. y Raymond, A. 2011. Gradients and patterns of

sclerobionts on experimentally deployed bivalve shells: Synopsis of bathymetric and temporal trends on a decadal time scale. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312: 278-304.

- Bromley, R.G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geologica Hispanica*, 16: 55-64.
- Bromley, R.G. 1992. Bioerosion: Eating Rocks for Fun and Profit. *In*: Maples C.G. y West R.R. (eds.), *Trace Fossils*. Paleontological Society, Short Courses 5: 121-129.
- Bromley, R.G. y D'Alessandro, A. 1983. Bioerosion in the Pleistocene of southern Italy: ichnogenera *Caulostrepis* and *Meandropolydora*. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 89: 283-309.
- Bromley, R.G. y D'Alessandro, A. 1984. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 90: 227-296.
- Bromley, R.G., Kedzierski, M., Kołodziej, B. y Uchman, A. 2009. Large chambered sponge borings on a Late Cretaceous abrasion platform at Cracow, Poland. *Cretaceous Research*, 30: 149-160.
- Bronn, H.G. 1837-1838. *Lethaea geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen*. Volume 20. E. Schweizerbart, Stuttgart: 673-1350.
- Bunje, P. 2003. *The Mollusca*. University of California Museum of Paleontology: <http://www.ucmp.berkeley.edu/taxa/inverts/mollusca/mollusca.php>. Junio, 2013.
- Cadee, G., Walker, S. y Flessa, K.W. 1997. Gastropod shell repair in the intertidal of Bahia la Choya (N. Gulf of California). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 136: 67-78.
- Cai, W.J., Chen, F., Parsons-Hubbard, K.M., Walker, S.E. y Powell, E. 2002. Carbonate Dissolution/Precipitation and redox chemistry at a petroleum seep site in Gulf of Mexico continental margin sediments: Evidence from fine-scale pore water study. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 34: 334.

- Callender, W.R., Powell, E.N. y Staff, G.M. 1994. Taphonomic rates of molluscan shells placed in autochthonous assemblages on the Louisiana continental slope. *Palaios*, 9: 60-73.
- Callender, W.R., Staff, G.M., Parson-Hubbard, K.M., Powell, E.N., Rowe, G.T., Walker, S.E., Brett, C.E., Raymond, A., Carlson, D.D., White, S. y Heise, E.A. 2002. Taphonomic trends along a forereef slope: Lee Stoking Island, Bahamas. I. Location and Water Depth. *Palaios*, 17: 50-65.
- Cantalamessa, G., Di Celma, C. y Ragani, L. 2005. Sequence stratigraphy of the Punta Ballena Member of the Jama Formation (Early Pleistocene, Ecuador): insights from integrated sedimentologic, taphonomic and paleoecologic analysis of molluscan shell concentrations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216: 1-25.
- Carter, R. M. 1968. On the biology and palaeontology of some predators of bivalved Mollusca. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 4: 29-65.
- Chattopadhyay, D., Rathie, A. y Das, A., 2013. The effect of morphology on postmortem transportation of bivalves and its taphonomic implications. *Palaios*, 28: 203-209.
- Checconi, A. y Monaco, P. 2008. Trace fossils assemblages in rhodoliths from the Middle Miocene of Mt. Camosauro (Longano Formation, Southern Apennines, Italy). *Studi Trentino di Scienze Naturali, Acta Geologica*, 83: 165-176.
- Clark II, J.R. 1999. Organic matrix taphonomy in some molluscan shell microstructures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 305-312.
- Conybeare, W. 1814. On the origin of a remarkable class of organic impressions occurring in nodules of flint. *Geological Society of London, Transactions* 1,2: 328-335.
- Cruz, N.L. 2007. Petrografía y geoquímica de arenas de playa de México: implicaciones de procedencia y análisis tectónicos, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería. Tesis de Licenciatura en Geología Ambiental: 144 pp.

- Cutler, A.H. 1995. Taphonomic implications for shell surface texture in Bahia la Choya, northern Gulf of California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 219-240.
- Cutler, A.H. y Flessa, K.W. 1995. Bioerosion, dissolution and precipitation as taphonomic agents at high and low latitudes. *Senckenbergiana Maritima*, 25: 115-121.
- Davies, D.J., Powell, E.N., y Stanton Jr., R.J., 1989. Taphonomic signature as a function of environmental process: shells and shell beds in a hurricane-influenced inlet on the Texas Coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72: 317-356.
- Dey, S. 2003. Incipient motion of bivalve shells on sand beds under flowing water. *Journal of Engineering Mechanics*, 129: 232–240.
- Donovan, S.K. y Jagt, J.W.M. 2002. *Oichnus* Bromley borings in the irregular echinoid *Hemipneustes* Agassiz from the Type Maastrichtian (Upper Cretaceous, The Netherlands and Belgium). *Ichnos*, 9: 67-74.
- Donovan, S.K. y Pickerill, R.K. 2002. Pattern versus process or informative versus uninformative ichnotaxonomy: reply to Todd and Palmer. *Ichnos*, 9: 85-87.
- Driscoll, E.G. 1970. Selective bivalve shell destruction in marine environments: a field study. *Journal of Sedimentary Petrology*, 40: 898-905.
- Edinger, E.N., 2001. Bioerosion: 275-278. *In* Briggs, D.E.G. y Crowther, P.R. (eds). *Paleobiology II*. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- El-Sorogy, A.S., Ziko, A., Saber, N. y Nour, H.E. 2003. The most common rocky shore invertebrate dwellers of the Red Sea Coast. *Egyptian Journal of Paleontology*, 3: 271-284.
- Farinati, E., Spagnuolo, J.O. y Aliotta, S. 2006. Bioerosión en moluscos holocenos del estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana*, 43: 45-54.
- Feige, A. y Fürsich, F.T. 1991. Taphonomy of the recent molluscs of Bahía La Choya (Gulf of California, Sonora, México). *Zitteliana*, 18: 89-133.
- Flessa, K.W. 1993. Time-averaging and temporal resolution in recent marine shelly faunas. *In*: Kidwell, S.M. y Behrensmeier, A.K. (eds.) *Taphonomic Approaches to*

Time Resolution in Fossil Assemblages. Short Courses in Paleontology, 6: 9-33. Knoxville (University of Tennessee).

- Flessa, K.W. y Fürsich, F.T., 1991. Quantitative analyses of molluscan communities and taphocoenoses of Bahia la Choya (Gulf of California, Sonora, Mexico). *Zitteliana*, 18: 79-88.
- Flessa, K.W. y Kowalewski, M. 1994. Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia*, 27: 153-165.
- Flessa, K.W., Cutler, A.H. y Meldahl, K.H. 1993. Time and taphonomy: Quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, 19: 266-286.
- Frey, R.W. y Dorjes, J. 1988. Fair and foul weather shell accumulations on a Georgia beach. *Palaios*, 3: 561–576.
- Frey, R.W. y Henderson, S.W. 1987. Left-right phenomena among bivalve shells: Examples from the Georgia coast. *Senckenbergiana maritima*, 19: 223–247.
- Fürsich, F.T. y Flessa, K.W. 1987. Taphonomy of tidal flat molluscs in the northern Gulf of California: Paleoenvironmental analysis despite the perils of preservation. *Palaios*, 2: 543-559.
- Fürsich, F.T. and Flessa, K.W., 1991. The origin and interpretation of Bahia la Choya (northern Gulf of California) taphocoenoses: Implications for paleoenvironmental analysis. *Zitteliana*, 18: 165-170.
- Gabriel, J.M. 1981. Differing resistance of various mollusk shell materials to simulated whelk attack. *Journal of Zoology*, 194: 363-369.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. D. F. México: 205 p.
- Gibson, M. A. 1992. Some epibiont-host and epibiont-epibiont relationships from the Birdsong Shale Member of the Lower Devonian Ross Formation (west-central Tennessee, USA). *Historical Biology*, 6: 113-132.

- Gómez-Espinosa, C. 2010. Análisis Tafonómico y Taxonomía del Macrofentos Calcáreo del Paleozoico Tardío de Sierra Agua Verde, Sonora, México. Tesis de Doctorado. Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México: 141.
- Gómez-Espinosa, C. y Buitrón-Sánchez, B.E. 2012. Una revisión de la tafonomía de los invertebrados bentónicos marinos (sin incluir artrópodos). *Paleontología Mexicana*, 62: 92-105.
- Gómez-Espinosa, C. y Gío-Argaez, F. 2009. Tafonomía. *Revista Ciencias*, 96: 16-23.
- Hallman, D.P., Flessa, K.W., Kowalewski, M., Hertweck, G., Aggen, J. y Carlton, J., 1996. Ternary taphograms and the comparative taphonomy of Recent mollusks from the North Sea and the Gulf of California. *Senckenbergiana maritime*, 27: 115-121.
- Harper, E. M., Forsythe, G. T. W. y Palmer, T., 1998, Taphonomy and the Mesozoic marine revolution: Preservation state masks the importance of boring predators. *Palaios*, 13: 352–360.
- Henderson, C.M. y Styan, W.B. 1982. Description and ecology of Recent endolithic biota from the Gulf Islands and banks in the Strait of Juan de Fuca, British Columbia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 19: 1382-1394.
- INAFED, 2012. Estado de Veracruz-Llave. Cazones de Herrera. <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM30veracruz/municipios/30033a.html>.
- INE, 1991, Anexo al Diagnóstico de la Problemática de la Contaminación del Agua en el Estado de Veracruz. http://repositorio.ine.gob.mx/ae/ae_005245.pdf
- Jiménez, A.P. y Braga, J.C., 1993. Occurrence and taphonomy of bivalves from the Níjar reef (Messinian, late Miocene, SE Spain). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 102: 239 – 251.
- Johnson, R.G. 1957. Experiments on the burial of shells, *Journal of Geology*, 65: 527-535.
- Kent, R.M.L. 1981. The effect of *Polydora ciliata* on the shell strength of *Mytilus edulis*. *Journal du Conseil International pour la Exploration de la Mer*, 39: 252-257.
- Kidwell, S.M. 1998. Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. *Geobios*, 30: 977-995.

- Kidwell, S.M. y Bosence, D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas: 115-209. *In* Allison, P.A. y Briggs, D.E.G. (ed) Taphonomy, Releasing the Data Locked in the Fossil. Plenum Press.
- Kidwell, S.M., y Flessa, K. W. 1995. The quality of the fossil record: Populations, species, and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 269-299.
- Kidwell, S.M. y Jablonski, D. 1983. Taphonomic feedback. Ecological consequences of shell accumulation: 195-248. *In* Tevesz, M.J.S.D. y McCall, P.L. (eds) Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. Plenum Press, Nueva York.
- Kidwell, S.M., Rothfus, T.A. y Best, M.R. 2001. Sensitivity of taphonomic signatures to sample, size, sieve size, damage scoring system, and target taxa. *Palaios*, 16: 26-52.
- Kondo, Y. 1997. Inferred bivalve response to rapid burial in a Pleistocene shallow-marine deposit from New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128: 87-100.
- Kosnik, M.A., Hua, Q., Kaufman, D.S. y Wüst, R.A. 2009. Taphonomic bias and time-averaging in tropical molluscan death assemblages: Differential shell half-lives in Great Barrier Reef sediments. *Paleobiology*, 34: 565-586.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W. y Aggen, J.A. 1994. Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), northeastern Baja California, Mexico. *Facies*, 31: 209-242.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W., y Hallman, D.P. 1995. Ternary taphograms: Triangular diagrams applied to taphonomic analysis. *Palaios*, 10: 478-483.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W. y Aggen, J.A. 1994. Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), northeastern Baja California, Mexico. *Facies*, 31: 209-242.
- Kowalewski, M., Ávila-Serrano, G. E., Flessa, K.W. y Goodfriend, G.A. 2000. Dead delta's former productivity: Two trillion shells at the mouth of the Colorado River. *Geology*, 28: 1059-1062.

- Landing, E., English, A. y Keppie, J.D. 2010. Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla – Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology*, 38: 547-550.
- Lange, M.R. 1993. Epiphytic Foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 20: 235-265.
- Lara-Dominguez, A.L. 2011. Recursos Hídricos. Resumen Vol. I: 285-287. In: *La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C.
- Lazo, D.G. 2004. Bivalve taphonomy: testing the effect of life habits on the shell condition of the littleneck clam *Protothaca (Protothaca) staminea* (Mollusca: Bivalvia). *Palaios*, 19: 451-459.
- Lescinsky, H.L. y Vermeij, G.J. 1995. Estimating ancient productivity: Shell-encrusting organisms as a paleobio-assay. *Geological Society of America, Abstracts with Program*, 27: A27.
- Lescinsky, H.L., Edinger, E. y Risk, M. J. 2002. Mollusc Shell Encrustation and Bioerosion Rates in a Modern Epeiric Sea: Taphonomy Experiments in the Java Sea, Indonesia. *Palaios*, 17: 171-191.
- Lever, J. 1958. Quantitative beach research. I. The "left-right phenomenon": Sorting of lamellibranch valves on sandy beaches. *Basteria*, 22: 21-51.
- Lever, J., Van Den Bosch, M., Cook, H., Van Dijk, T., Thiadenss, A.J. y Thijssen, R. 1964. Quantitative beach research, II. The "role effect". *Netherlands Journal of Sea Research*, 2: 458-492.
- Lockwood, R. y Chastant, L.R. 2006. Quantifying taphonomic bias of compositional fidelity, species richness, and rank abundance in molluscan death assemblages from the upper Chesapeake Bay. *Palaios*, 21: 376–383.
- Mantell, G.A. 1822. *The fossils of the South Downs, or illustrations of the geology of Sussex*. London: 327 pp.
- Martinell, J. 2009. Molluscos I. Generalidades. In: Martínez-Chacón, M.L. y Rivas, P. (eds). *Paleontología de Invertebrados*. Sociedad Española de Paleontología, Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada: 228-235.

- McKinney, F.K. 1995. Taphonomic effects and preserved overgrowth relationships among encrusting marine organisms. *Palaios*, 10: 279-282.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W y Cutler, A.H. 1997. Time-averaging and postmortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: Quantitative comparisons among Holocene environments. *Paleobiology*. 23: 207-229.
- Miller, A.I., Lewellyn, G., Cummins, H., Boardman, M.R., Greenstein, B.J. y Jacobs, D.K. 1992. Effect of hurricane Hugo on molluscan skeletal distributions, Salt River Bay, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Geology*, 20: 23–26.
- Müller, A. H., 1963. Lehrbuch der Paläozoologie Band 1. Allgemeine Grundlagen. Jena. Gustav Fischer Verlag: 387p.
- Nagle, J.S. 1964. Wave and current orientation of shells. *Journal of Sedimentary Petrology*, 37: 1124–1138.
- Neumann, A.C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11: 92-108.
- Nichols, J., Rowe, A.G.T., Clifford, C.H. y Young, R.A. 1978. In situ experiments on the burial of marine invertebrates. *Journal of Sedimentary Petrology*, 48: 419-425.
- Nielsen, K.S.S. y Nielsen, J.K. 2001. Bioerosion in Pliocene to late Holocene tests of benthic and planktonic foraminiferans, with a revision of the ichnogenera *Oichnus* and *Tremichnus*. *Ichnos*, 8: 99-116.
- Nielsen, K.S.S., Nielsen, J.K. y Bromley, R.G. 2003. Palaecological and Ichnological Significance of Microborings in Quaternary Foraminifera. *Paleontologia Electronica* 6 (1): 1-13.
- Olivera, A.M. y Wood, W.L. 1997. Hydrodynamics of bivalve shell entrainment and transport. *Journal of Sedimentary Research*, 67: 514–526.
- Parkinson, J. 1808. Organic remains of a former world. An examination of the mineralized remains of the vegetables and animals of the Antediluvian world; generally termed extraneous fossil. Wittingham. Londres: 282 pp.

- Parsons, K.M. 1988. Taphonomy as an Indicator of Environment: Smuggler's Cove, St. Croix, U.S.V.I. *In* Hubbard, D.K. (ed.) *Terrestrial and Marine Geology of St. Croix, U.S. Virgin Islands: West Indies Laboratory Special Publication*, 8: 135-143.
- Parsons, K.M., Powell, E.N., Brett, C.E., Walker, S.E. y Callender, W.R. 1997a. Shelf and slope experimental taphonomy initiative (SSETI): Bahamas and Gulf of Mexico: *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium 2*: 1807-1812.
- Parsons-Hubbard, K.M., Powell E.N. y Callender, W.R. 1997b. Burial and transport of experimentally deployed shells after two years: Gulf of Mexico and Bahamas. *Geological Society of America, Abstract with Programs* 29:A267.
- Parsons, K.M., Callender, W.R., Powell, E.N., Brett, C.E., Walker, S.E., Raymond, A.L. y Staff, G.M. 1999. Rates of burial and disturbance of experimentally deployed mollusks: Implications for preservational potential. *Palaios*, 14: 337-351.
- Parsons-Hubbard, K.M., Powell, E.N., Staff, G.M., Callender, W.R., Brett, C.E. y Walker, S.E. 2001. The effect of burial on shell preservation and epibiont cover in Gulf of Mexico and Bahamas Shelf and Slope Environments after two years: An experimental approach. *In* Aller, J.Y., Woodin, S.A. y Aller, R.C. (eds), *Organism-Sediment Interactions. The Belle W. Baruch Library in Marine Science No. 21*, University of South Carolina Press, Columbia, South Carolina.
- Peterson, C.H. 1976. Relative abundances of living and dead molluscs in two California lagoons. *Lethaia*, 9: 958-965.
- Pickerill, R., Donovan, S.K. y Portell, R.W. 2002. Bioerosional Trace Fossils from the Miocene of Carriacou, Lesser Antilles. *Caribbean Journal of Science*, 38: 106-117.
- Pleydell, S.M. y Jones, B. 1988. Boring of various fauna elements in the Oligocene-Miocene Bluff Formation of Grand Cayman, British West Indies. *Journal of Paleontology*, 62: 348-367.
- Powell, E.N., Hu, X., Cai, W-J., Ashton-Alcox, K.A., Parson-Hubard, K.M. y Walker, S.E. 2012. Geochemical controls on carbonate shell taphonomy in northern Gulf of Mexico continental shelf and slope sediments. *Palaios*, 27: 571-584.
- Powell, E.N., Callender, W.R., Staff, G.M., Parsons-Hubbard, K.M, Brett, C.E., Walker, S.E., Raymond, A. y Ashton-Alcox, K.A. 2008. Mollusc shell condition

after eight years on the sea floor - taphonomy in the Gulf of Mexico and Bahamas .
Journal of Shellfish Research, 27:191-225.

- Powell, E.N., Staff, G.M., Callender, W.R., Ashton-Alcox, K.A., Brett, C.E., Parsons-Hubbard, K.M, Walker, S.E. y Raymond, A. 2011. Taphonomic degradation of molluscan remains during thirteen years on the continental shelf and slope in the northwestern Gulf of Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312: 209-232.
- Powell, E. N., Parsons-Hubbard, K. M., Callender, W. R., Staff, G. M., Rowe, G. T., Brett, C. E., Walker, S. E., Raymond, A., Carlson, D. D., White, S. y Heise, E. A. 2002. Taphonomy on the continental shelf and slope: two-year trends – Gulf of Mexico and Bahamas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 184:1–35.
- Savazzi, E. 1999. Serpulid polychaetes: 601-607. *In* Savazzi, E. (ed.): *Functional morphology of the invertebrate skeleton*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Seilacher, A. 1964. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology*, 3: 253-256.
- SEFIPLAN, 2013. Sistema de información municipal. Cazones de Herrera. Secretaria de Planeación y Finanzas del Estado de Veracruz, 9p.
- Springer, D.A. y Flessa, K.W. 1996. Faunal gradients in surface and subsurface shelly accumulations from a Recent clastic tidal flat, Bahia la Choya, northern Gulf of California, Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126: 261-279.
- Springer, D.A. y Flessa, K.W. 1996. Faunal gradients in surface and subsurface shelly accumulations from a Recent clastic tidal flat, Bahia la Choya, northern Gulf of California, Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126: 261-280.
- Taylor, P.D. 1999. Bryozoa: 623-646. *In* Savazzi, E. (ed) *Functional Morphology of the invertebrates skeletons*, Wiley, Chichester.
- Taylor, P.D. y Wilson, M.A. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth Science Reviews*, 62: 1-103.

- Tellez-Duarte, M.A., Avila-Serrano, G.E. y Flessa, K.W. 2001. Some observations on Shell middens from the Colorado River delta area. 34th Annual Meeting Western Society of Malacology, Abstracts: 34.
- Tomasovych, A., Fürsich, F. T. y Olszewski, T.D. 2006. Modeling shelliness and alteration in shell beds: variation in hard part input and burial rates leads to opposing predictions. *Paleobiology*, 32: 278–298.
- Tree of Life Web Project. 1995. Mollusca. Snails, clams, mussels, squids, octopi, chitons, and tusk shells. Version 01 January 1995 (temporary). <http://toldweb.org/Mollusca/2488/1995.01.01> In The Tree of Life Web Project <http://toldweb.org/>
- Trewin, N.H. y Welsh, W. 1972. Transport, breakage and sorting of the bivalve *Macra corallina* on Aberdeen beach, Scotland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 12: 193–204.
- Voigt, E. 1965. Über parasitische Polychaeten in Kreide-Austern sowie einige andere in Muschelshalen bohrende Würmer. *Palaontologische Zeitschrift*, 39: 193–211.
- Walker, S. E. y Carlton, J. T. 1995. Taphonomic losses become taphonomic gains: an experimental approach using the rocky shore gastropod, *Tegula funebris*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 197-217.
- Walker, S.E. y Goldstein, S.T. 1999. Taphonomic tiering: experimental field taphonomy of molluscs and foraminifera above and below the sediment–water interface. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 227-244.
- Walker, S. E., Parson-Hubard, K., Powell, E.N. y Brett, C. E. 1998. Bioerosion or bioaccumulation? Shelf-slope trends for epi-and endobionts on experimentally deployed gastropod shells. *Historical Biology*, 13: 61-72.
- Wilson, M.A. y Palmer, T.J. 1992. Hardgrounds and hardground faunas. University of Wales, Aberystwyth, Institute of Earth Studies Publications, **9**: 1–131.
- Zuschin, M., y Stanton, Jr., R. J. 2001. Experimental measurement of shell strength and its taphonomic interpretation. *Palaaios*, 16:161-170.

- Zuschin, M. y Stanton, Jr., R.J. 2002. Paleocommunity reconstruction from shell beds: a case study from the Main Glauconite Bed, Eocene, Texas. *Palaios*, 17: 602-614.
- Zuschin, M., Hohenegger, H. y Steininger, F.F. 2000. A comparison of living and dead molluscs on coral reef associated hard substrata in the northern Red Sea – implications for the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 159: 167-190.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M. y Stanton, Jr., R. 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient environments. *Earth Science Review*, 63: 33-82.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M., Pervesler, P. y Kollmann. 1999. Structural features and taphonomic pathways of a high-biomass epifauna in the northern Gulf of Trieste, Adriatic Sea. *Lethaia*, 32: 299-317.

Anexo 1

Moluscos con bioerosión en las muestras estudiadas. Ejemplar C completos F fragmentados. Valvas. I izquierda, D derecha, Indet Indeterminada

PLAYA SUR			
PELECIPODOS			
No. de muestra	Tipo bioerosión	Ejemplar	Valva
1	<i>Entobia</i>	C	D
2	<i>Entobia</i>	C	I
3	<i>Entobia</i>	C	D
4	<i>Entobia</i>	C	D
5	<i>Entobia</i>	C	I
6	<i>Entobia</i>	C	I
7	<i>Entobia</i>	F	D
8	<i>Entobia</i>	F	D
9	<i>Entobia</i>	F	Indet
10	<i>Entobia</i>	F	I
11	<i>Entobia</i>	F	D
12	<i>Entobia</i>	F	I
13	<i>Entobia</i>	F	D
14	<i>Entobia</i>	F	Indet
15	<i>Entobia</i>	F	I
16	<i>Entobia</i>	F	I
17	<i>Entobia</i>	F	D
18	<i>Entobia</i>	F	Indet
19	<i>Entobia</i>	F	I
20	<i>Meandropolydora</i>	C	I
21	<i>Meandropolydora</i>	C	I
22	<i>Meandropolydora</i>	C	D
23	<i>Meandropolydora</i>	C	D
24	<i>Entobia y Meandropolydora</i>	F	Indet
25	<i>Entobia y Meandropolydora</i>	F	I
26	<i>Oichnus simplex</i>	C	D
27	<i>O. simplex</i>	C	I
28	<i>O. simplex</i>	C	D
29	<i>O. simplex</i>	C	D
30	<i>O. simplex</i>	C	I
31	<i>O. simplex</i>	C	I
32	<i>O. simplex</i>	C	D
33	<i>O. simplex</i>	C	D
34	<i>O. simplex</i>	C	D
35	<i>O. simplex</i>	C	I
36	<i>O. simplex</i>	C	I
37	<i>O. simplex</i>	C	D
38	<i>O. paraboloides</i>	C	D
39	<i>O. paraboloides</i>	C	D

40	<i>O. paraboloides</i>	C	I
41	<i>O. paraboloides</i>	C	I
42	<i>O. paraboloides</i>	C	I
GASTERÓPODOS			
43	<i>O. simplex</i>	C	-
44	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
45	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
46	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
47	<i>O. simplex</i>	C	-
48	<i>Meandropolydora</i>	F	-
49	<i>Meandropolydora</i>	F	-
PLAYA NORTE			
PELECÍPODOS			
50	<i>Oichnus simplex</i>	C	I
51	<i>O. simplex</i>	C	D
52	<i>O. simplex</i>	C	I
53	<i>O. simplex</i>	C	I
54	<i>O. simplex</i>	C	D
55	<i>O. simplex</i>	C	I
56	<i>O. simplex</i>	C	D
57	<i>O. simplex</i>	C	D
58	<i>O. simplex</i> (con 2 perforaciones)	C	I
59	<i>O. simplex</i>	C	
60	<i>O. simplex</i>	C	D
61	<i>O. simplex</i>	C	D
62	<i>O. simplex</i>	C	D
63	<i>O. simplex</i>	C	I
64	<i>O. paraboloides</i>	C	I
65	<i>O. paraboloides</i>	C	I
66	<i>O. paraboloides</i>	C	I
67	<i>O. paraboloides</i>	C	D
68	<i>O. paraboloides</i> (abortado)	C	I
69	<i>O. paraboloides</i> (una perforación exitosa y 3 abortadas)	C	D
70	<i>O. paraboloides</i>	C	I
71	<i>Oichnus</i> sp.	C	D
72	<i>Oichnus</i> sp.	C	D
73	<i>Oichnus</i> sp.	C	I
74	<i>Oichnus</i> sp.	C	I
75	<i>Oichnus</i> sp.	C	I
76	<i>Oichnus</i> sp.	C	D
77	<i>Oichnus</i> sp.	C	D
78	<i>Oichnus</i> sp.	C	I

79	<i>Oichnus</i> sp.	C	D
80	<i>Meandropolydora</i>	F	D
81	<i>Meandropolydora</i>	F	I
82	<i>Meandropolydora</i>	C	I
83	<i>Meandropolydora</i>	C	D
84	<i>Meandropolydora</i>	F	I
85	<i>Meandropolydora</i> con <i>Entobia</i>	F	D
86	<i>Meandropolydora</i> con <i>Entobia</i>	F	D
87	<i>Meandropolydora</i>	C	D
88	<i>Meandropolydora</i>	C	I
89	<i>Meandropolydora</i>	C	I
90	<i>Meandropolydora</i>	F	Indet
91	<i>Meandropolydora</i>	F	Indet
92	<i>Entobia</i>	C	D
93	<i>Entobia</i>	C	I
94	<i>Entobia</i>	C	I
95	<i>Entobia</i>	C	D
96	<i>Entobia</i>	C	D
97	<i>Entobia</i>	C	I
98	<i>Entobia</i>	C	D
99	<i>Entobia</i>	C	I
100	<i>Entobia</i>	C	I
101	<i>Entobia</i>	C	D
102	<i>Entobia</i>	C	I
103	<i>Entobia</i> (con briozoarios y serpúlidos)	C	D
104	<i>Entobia</i>	C	D
105	<i>Entobia</i>	F	D
106	<i>Entobia</i>	F	I
107	<i>Entobia</i>	F	Indet
108	<i>Entobia</i>	F	D
109	<i>Entobia</i>	F	D
110	<i>Entobia</i>	F	I
111	<i>Entobia</i>	F	D
112	<i>Entobia</i>	F	D
113	<i>Entobia</i>	F	D
114	<i>Entobia</i>	F	I
115	<i>Entobia</i>	F	I
116	<i>Entobia</i>	F	D
117	<i>Entobia</i>	F	I
118	<i>Entobia</i>	F	I
119	<i>Entobia</i>	F	I
120	<i>Entobia</i>	F	I
121	<i>Entobia</i>	F	D
122	<i>Entobia</i>	F	D
123	<i>Entobia</i>	F	Indet

124	<i>Entobia</i>	F	Indet
GASTERÓPODOS			
125	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
126	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
127	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
128	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
129	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
130	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
131	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
132	<i>Oichnus</i> sp.	C	-
133	<i>Oichnus</i> sp. (2 perforaciones)	F	-
134	<i>Oichnus</i> sp. (2 perforaciones)	F	-
135	<i>O. simplex</i>	C	-
136	<i>O. simplex</i>	C	-
137	<i>O. simplex</i>	C	-
138	<i>O. simplex</i>	C	-
139	<i>Meandropolydora</i>	C	-
140	<i>Meandropolydora</i>	C	-
141	<i>Meandropolydora</i>	C	-
142	<i>Meandropolydora</i>	C	-
143	<i>Meandropolydora</i>	C	-
144	<i>Meandropolydora</i>	C	-
145	<i>Entobia</i>	C	-
146	<i>Entobia</i>	F	-
147	<i>Entobia</i>	F	-
148	<i>Entobia</i>	F	-
149	<i>Entobia</i>	F	-
150	<i>Entobia</i>	F	-
151	<i>Entobia</i>	F	-
152	<i>Entobia</i>	F	-
153	<i>Entobia</i>	F	-
154	<i>Entobia</i>	F	-
155	<i>Entobia</i>	F	-
156	<i>Entobia</i>	F	-
157	<i>Entobia</i>	F	-
158	<i>Entobia</i>	F	-
159	<i>Entobia</i>	F	-
160	<i>Entobia</i>	F	-
161	<i>Entobia</i>	F	-
162	<i>Entobia</i>	F	-
163	<i>Entobia</i>	F	-
164	<i>Entobia</i>	F	-
165	<i>Entobia</i> (con briozoarios)	F	-
166	<i>Entobia</i> (con briozoarios)	F	-
167	<i>Entobia</i> (con briozoarios)	F	-

Anexo 2

Grado de incrustación en las muestras estudiadas. Solo se incluye a los organismos que presentaban incrustantes, los organismos prístinos con Grado 1 no se incluyeron en el listado. Grado de incrustación: 1 limpios, 2 Ligeramente incrustado, 3 Moderadamente incrustado, 4 Incrustado, 5 Fuertemente incrustado. Valvas: D Derecha, I Izquierda, Indet Indeterminada

PLAYA SUR			
PELECÍPODOS			
No. de muestra	Tipo de incrustante	Grado de incrustación	Valva
168	Foraminíferos	1	I
169	Briozoarios	5	D
170	Serpúlidos	2	I
171	Serpúlidos	2	I
172	Serpúlidos	2	I
173	Serpúlidos	2	D
174	Serpúlidos	2	D
175	Serpúlidos	2	D
176	Serpúlidos	2	I
177	Serpúlidos	3	I
178	Serpúlidos	4	D
179	Serpúlidos	5	I
180	Serpúlidos	5	D
181	Serpúlidos	5	I
182	Serpúlidos y briozoarios	5	I
183	Serpúlidos y briozoarios	5	Indet
184	no identificado	4	D
185	no identificado	4	D
GASTERÓPODOS			
186	Briozoarios	5	-
187	Briozoarios	5	-
188	Briozoarios	5	-
189	Serpúlidos	2	-
190	Serpúlidos	2	-
191	Serpúlidos	3	-
192	Serpúlidos	4	-
193	Serpúlidos	4	-
194	Foraminíferos	2	-
195	Foraminíferos	2	-
PLAYA NORTE			
PELECÍPODOS			
196	Foraminíferos	2	D

197	Foraminíferos	3	D
198	Foraminíferos	5	D
199	Foraminíferos	5	D
200	Foraminíferos	5	I
201	Briozoarios	3	D
202	Briozoarios	5	I
203	Briozoarios	5	D
204	Serpúlidos	2	D
205	Serpúlidos	2	D
206	Serpúlidos	2	D
207	Serpúlidos	2	I
208	Serpúlidos	2	D
209	Serpúlidos	3	I
210	Serpúlidos	3	I
211	Serpúlidos	3	D
212	Serpúlidos	3	D
213	Serpúlidos	4	D
214	Serpúlidos	4	D
215	Serpúlidos	4	D
216	Serpúlidos	4	I
217	Serpúlidos	4	I
218	Serpúlidos	5	I
219	Serpúlidos	5	D
220	Serpúlidos	5	D
221	Serpúlidos	5	I
222	Serpúlidos	5	I
223	Serpúlidos	5	I
224	Serpúlidos	5	I
225	Briozoarios y serpulidos	5	D
226	Briozoarios y serpulidos	5	D
227	Foraminíferos y serpulidos	5	I
228	Briozoarios y serpulidos	5	I
GASTERÓPODOS			
229	Foraminíferos	1	-
230	Briozoarios	5	-
231	Briozoarios	5	-
232	Briozoarios	5	-
233	Briozoarios	5	-
234	Briozoarios	5	-
235	Serpúlidos	2	-
236	Serpúlidos	2	-
237	Serpúlidos	5	-
238	Briozoarios y serpulidos	5	-