



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

**Atributos tafonómicos de moluscos  
Holocénicos, Laguna de Mandinga,  
Veracruz, México**

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:  
SARAI ROMERO MARTÍNEZ



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. FRANK RAÚL GÍO ARGÁEZ

Ciudad Universitaria.

CD.MX. 2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

1. Datos del alumno  
Romero  
Martínez  
Sarai  
16 75 57 46  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
309119559
2. Datos del Tutor  
Dr.  
Frank Raúl  
Gío  
Argáez
3. Datos del Sinodal 1  
Dra.  
Ma. Catalina  
Gómez  
Espinosa
4. Datos del Sinodal 2  
Dr.  
Josep Anton  
Moreno  
Bedmar
5. Datos del Sinodal 3  
M. en C.  
Sergio  
González  
Mora
6. Datos del Sinodal 4  
M. en C.  
Adriana  
Gaytán  
Caballero
7. Datos del trabajo escrito  
Atributos tafonómicos de moluscos Holocénicos de la Laguna de Mandinga,  
Veracruz, México  
86 pp  
2018

*A la memoria de  
Agustina Hernández Mora*

“La vida es demasiado corta como para ocuparse uno mismo  
de matar lo ya matado más de una vez”

**Thomas Henry Huxley**

## **AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS**

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por abrirme las puertas de esta bella Universidad.

A la Facultad de Ciencias, por mi formación académica.

Al Instituto de Ciencias de Mar y Limnología y al Laboratorio de Micropaleontología Ambiental, por permitirme realizar este trabajo.

Al Taller de Paleobiología de Invertebrados y a todos los profesores que impartieron clase en este, por todo el aprendizaje y orientación hacia el increíble mundo de la Paleontología.

Al Laboratorio de Malacología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y al M. en C. Brian Urbano, por apoyarme con la identificación taxonómica de los ejemplares de este trabajo.

A mi tutor, Dr. Gío, por apoyarme siempre con mi tema de tesis, por todas sus enseñanzas, consejos, por las oportunidades que me brindo en el ámbito profesional, por exhortarme siempre a hacer las cosas lo mejor posible. De todo corazón, le doy las gracias por todo el tiempo brindado de su parte.

A la Biol. Brenda Martínez por el apoyo en el muestreo para este trabajo, por las enseñanzas en campo y laboratorio, y por los comentarios para la mejora de los diferentes proyectos realizados.

A la Dra. Catalina Gómez, por la infinita paciencia y todos los consejos que me brindo para la correcta realización y enriquecimiento de este proyecto.

Al Dr. Josep Anton, por la revisión y sugerencias para mejorar este trabajo, por las divertidas anécdotas en el cubo del Instituto de Geología.

Al M. en C. Sergio González, por tomarse el tiempo de revisar mi tesis y todos sus comentarios para mejorarla, por las infinitas enseñanzas en clase de Eventos del Fanerozoico.

A la M. en C. Adriana Gaytán, por la revisión y sugerencias para mejorar este trabajo, por el apoyo brindado en la práctica de campo a Mandinga.

Al Biol. Andrés Penagos, por revisar mi trabajo y brindarme sus comentarios para la mejora de este trabajo.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

A todos mis compañeros de taller, por brindarme su apoyo y amistad durante el tiempo que convivimos, en especial a Gloria, Aldrin, Migue, Lore y Ana, gracias por tantos momentos divertidos.

A mis amigos y casi hermanos, Andrés, Isaías, Charly, Oswaldo y Alejandro, por soportar mis múltiples estados de ánimo y brindarme todo su amor durante este largo camino. Gracias infinitas por tanto.

A Alexis Casados, en especial a ti, por compartir tantos momentos increíbles, por siempre animarme y estar ahí para apoyarme en cualquier proyecto. Por llenar mi vida de tanto amor, te adoro.

A mis Papás, María Elena Martínez Hernández y José Manuel Romero Molina, por enseñarme a dar siempre lo mejor de mí, por darme las herramientas necesarias para afrontar todos los retos de la vida, por el apoyo incondicional en cada aspecto de mi vida, gracias por todo su amor, cariño y comprensión, todas las palabras se quedan cortas para describir el amor y admiración que siento por ustedes.

A mi hermana, Michell, gracias por enseñarme que es padre tener una hermana, por estar siempre conmigo, por tu apoyo y cariño a tu manera, te amo.

A toda mi familia, por su cariño

## ÍNDICE

<b>I. Resumen</b>	1
<b>II. Introducción</b>	2
La Tafonomía	2
Phylum Mollusca Linnaeus, 1758	6
Anatomía de la concha	6
Clase Gastropoda Cuvier, 1797	7
Clase Bivalvia Linnaeus, 1758 (Pelecypoda)	8
<b>III. Antecedentes</b>	11
<b>IV. Planteamiento del problema y justificación</b>	13
<b>V. Objetivo general</b>	14
Objetivos particulares	14
<b>VI. Área de estudio</b>	15
Clima	17
Flora y fauna	17
<b>VII. Material y métodos</b>	20
Trabajo de campo	20
Trabajo de laboratorio y gabinete	21
<b>VIII. Resultados</b>	26
Características de biotopo	26
Descripción de la muestra	26
Identificación taxonómica	27
Análisis de atributos tafonómicos	35
Fragmentación	36
Bioerosión	36
Icnología sistemática de bioerosionadores	38
Incrustación	45
Identificación de incrustantes	46
Análisis con tafogramas ternarios	51

Comparación de los tafogramas ternarios	56
Morfometría	56
Probabilidades de fosilización	57
<b>IX. Discusión</b>	<b>59</b>
Interpretación de la actividad tafonómica en la columna de agua	60
Atributos tafonómicos	61
Fragmentación	61
Interacciones biológicas	62
Bioerosión	62
Incrustación	63
Formación de concentraciones esqueléticas	64
Morfometría vs. atributos tafonómicos	65
Probabilidad de preservación en el registro fósil	65
<b>X. Futura línea de investigación</b>	<b>67</b>
Actividad antropogénica	67
<b>XI. Conclusiones</b>	<b>69</b>
<b>XII. Bibliografía</b>	<b>71</b>



## I. Resumen

Se realizó un estudio de atributos tafonómicos en un ambiente marino-marginal en la Laguna de Mandinga, Veracruz, con el fin de ofrecer respuestas sobre las diferentes condiciones de depósito y características ecológicas que conlleven a la formación y posible preservación de los restos en el registro fósil. Se caracterizaron los atributos de fragmentación, incrustación y bioerosión en una acumulación de sedimentos tipo “time-averaging” de moluscos recientes (gasterópodos y bivalvos), generando un modelo actuotafonómico aplicable en ecosistemas análogos al área de estudio.

La muestra proviene de una acumulación denominada “El Conchal”, se procesó un lote con un peso neto de 1,697.9 g del cual se extrajeron organismos completos siendo un total de 1,165 ejemplares. Los atributos tafonómicos se determinaron en tres grados de acuerdo con el porcentaje de presencia en la concha, para la incrustación se observó un 4% de organismos con cobertura en la superficie, la fragmentación se encontró en el 56% y la bioerosión en un 47%.

En el análisis taxonómico se identificaron cinco géneros de bivalvos: *Anadara* Gray (1847), *Crassostrea* Sacco (1897), *Ischadium* Jukes-Browne (1905), *Mulinia* Gray (1837), *Rangia* Desmoulins (1832), y cuatro para gasterópodos: *Bailya* M. Smith (1944), *Cerithideopsis* Thiele (1929), *Nassarius* Duméril (1805), *Neritina* Lamarck (1816).

El análisis tafonómico mostró que la fragmentación y bioerosión presenta un grado regular lo cual puede deberse a la energía, el constante retrabajo y exhumación de los restos en la interfase agua-sedimento de la laguna, para agentes bioerosivos se identificaron tres icnogéneros: *Entobia*, *Oichnus* y *Meandropolydora*, siendo este último el que tenía menor abundancia. La incrustación es de grado pobre ya que las condiciones intrínsecas del sitio no permiten las etapas de desarrollo de muchos organismos incrustantes, sin embargo, estos se encuentran representados por tubos calcáreos de poliquetos serpúlidos, briozoos con esqueleto calcáreo y balanos.

La morfometría indica que los agentes biológicos optan por organismos de tallas grandes y mayor superficie. La probabilidad de fosilización es mayor para bivalvos por su abundancia observando una proporción 5:1 dentro de los organismos obtenidos, mientras que el atributo que está más representado es la fragmentación, lo cual es una limitante para la preservación fósil.

## II. Introducción

### La Tafonomía

La tafonomía se considera una rama de la paleontología y la ecología. Es la disciplina que estudia los procesos de alteración *post-mortem* de los restos orgánicos hasta su fosilización, lo que implica la transición de la biosfera a la litosfera. La comprensión de estos procesos permite evaluar la pérdida de información biológica que se produce durante la fosilización. La Tafonomía se divide en Fosildiagénesis y Bioestratinomía (Cristini y De Francesco, 2012; Ortiz-Valdés, 2013; Gordillo *et al.*, 2014).

Una concentración de fósiles está definida por atributos tafonómicos, que se originan dentro de los primeros años después de la muerte de un organismo. Estos son indicadores de los hábitos de vida y las condiciones ambientales que involucran procesos biológicos, químicos y mecánicos que conducen a la bioerosión, incrustación y fragmentación (Figura 1). Los atributos tafonómicos brindan evidencia de los agentes que afectan la distribución y preservación en los procesos de deposición y posdeposición de materiales biogénicos antiguos o recientes (Brett y Bordeaux, 1990; Parsons y Brett, 1991; Flessa *et al.*, 1993, Kidwell y Flessa, 1995; Callender *et al.*, 2002; El-Sorogy, 2015).

Los procesos bioestratinómicos incluyen varios agentes mecánicos y bióticos, que actúan para alterar, descomponer y, en última instancia, destruir las partes duras del esqueleto en ambientes marinos. De acuerdo con Callender *et al.* (1992), estos procesos se pueden subdividir en cuatro grandes categorías: reorientación y transporte; desarticulación; fragmentación; y corrosión biológica (bioerosión e incrustación):

- (1) Fragmentación: se deriva de una gama de procesos físicos y biológicos (Zuschin *et al.*, 2003), pueden ser acompañados de abrasión y bioerosión, reduciendo la densidad y el grosor de las conchas, y, en consecuencia, facilita su rotura (El-Sorogy, 2015). Por lo que es un excelente marcador de energía en el ambiente (Figura 1-B). Se ha observado en todos los ambientes, sin embargo, predomina en aquellos ambientes de alta energía (Parsons y Brett, 1991; Best y Kidwell, 2000a).

Corrosión biológica:

- (2) Bioerosión: es la alteración de las conchas a través de la actividad de organismos, generalmente en busca de comida o refugio. Puede encontrarse en forma de perforación, raspado, grabado, rotura o abrasión de la concha (Figura 1-C) (Gordillo *et al.*, 2014). Es un proceso importante en entornos marinos modernos y antiguos (El-Sorogy, 2015).
- (3) Incrustación: es la colonización de las superficies expuestas por organismos sésiles, es un buen indicador de la exposición del caparazón en la interfaz agua-sedimento (Figura 1-D) (Parsons y Brett, 1991; Ortiz-Valdés, 2013; Gordillo *et al.*, 2014)

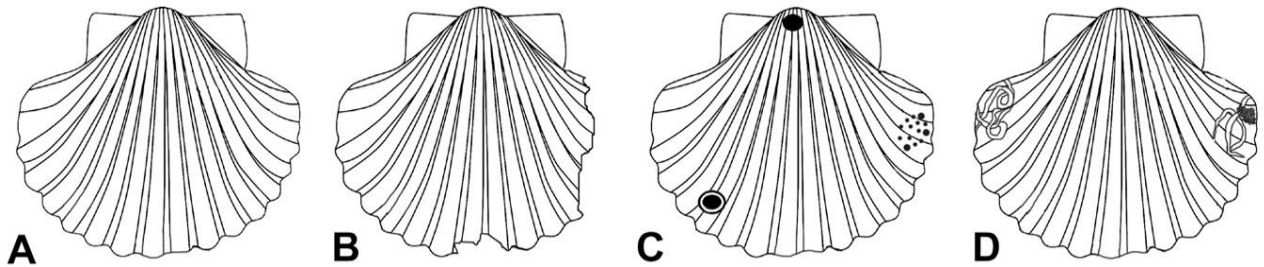


Figura 1. Representación de las características tafonómicas estudiadas en el presente trabajo. A. Organismo completo, B. Fragmentación, C. Bioerosión, D. Incrustación (modificado de Gómez-Espinosa *et al.*, 2015).

La interpretación paleoambiental se desarrolla a partir de las características que se asocian a gradientes ambientales, tales como la profundidad y el tipo de sedimento, permiten interpretar las asociaciones *post-mortem* y el potencial de preservación (Brett y Baird, 1986; Kidwell, 1986; Meldahl y Flessa, 1990; Speyer y Brett, 1991; Callender *et al.*, 1992; Kotler *et al.*, 1992; Best y Kidwell, 2000b). La tarea es comprender cómo los gradientes ambientales se relacionan con los cambios en las firmas tafonómicas, ya que se ha demostrado que algunos de estos atributos pueden ser generados por diferentes mecanismos (Callender *et al.*, 2002; Coelho-Rodrigues y Guimarães-Simões, 2010).

Sin embargo, estas características pueden causar pérdidas tafonómicas que afectan la preservación de los restos en la Zona Tafonómicamente Activa (TAZ, por sus siglas en

inglés) (Figura 2), zona cercana a la interfaz agua-sedimento donde ocurre la mayor disolución, destrucción o alteración tafonómica de las conchas. Por lo tanto, el tiempo que permanece una concha en la superficie o enterrada justo debajo de la TAZ, determinará si se convertirá en parte del registro fósil (Aller, 1982; Parsons-Hubbard *et al.*, 1999; Olszewski, 2004; Gordillo *et al.*, 2014).

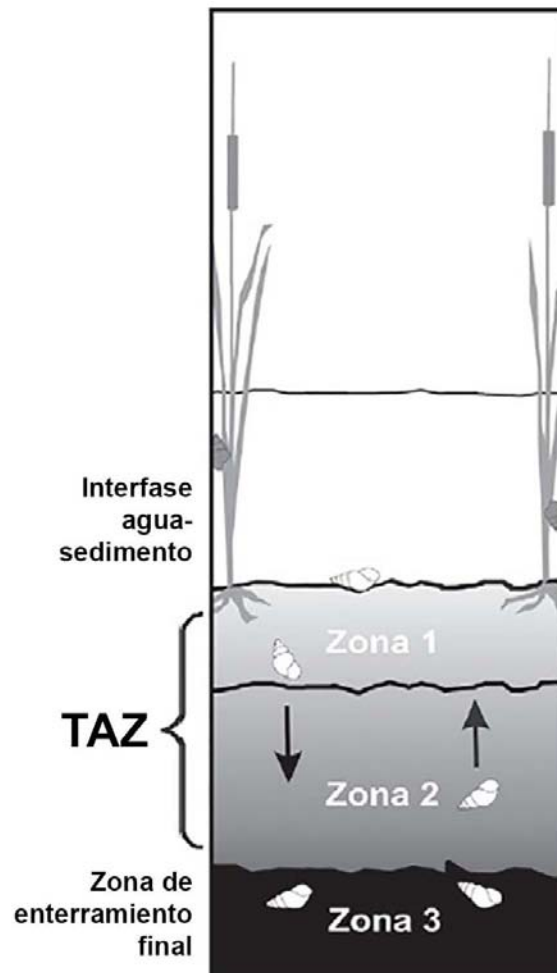


Figura 2. Representación de la TAZ (Zona Tafonómicamente Activa). Tomada de Cristini y De Francesco, 2012

En este sentido, la actuatofonomía, es una herramienta de reconstrucción de comunidades, que establece analogías entre los procesos observables en el presente y los eventos en el pasado. Ofrece respuestas más precisas sobre los acontecimientos que permiten la preservación de los restos orgánicos e infiere las condiciones sedimentológicas y ecológicas, que conllevaron a la formación de un yacimiento fósil (Gómez-Espinosa y Gío-Argáez, 2009).

Dentro de la Tafonomía comparativa, Kowalewski *et al.*, 1995 propone un enfoque gráfico para realizar las interpretaciones tafonómicas mediante un diagrama llamado “tafograma ternario” (Figura 3). A una firma tafonómica se le puede asignar algún grado de alteración dentro de los parámetros "bueno" (extensa o abundante), "regular" (moderada) o "malo" (poca o nula). Para ser representado en un esquema de clasificación triple como un único punto en una distribución de frecuencia, se toma el porcentaje para cada atributo, encontrando el valor correspondiente en su respectivo eje, hasta encontrar el punto de intersección, el cual será el valor real del atributo.

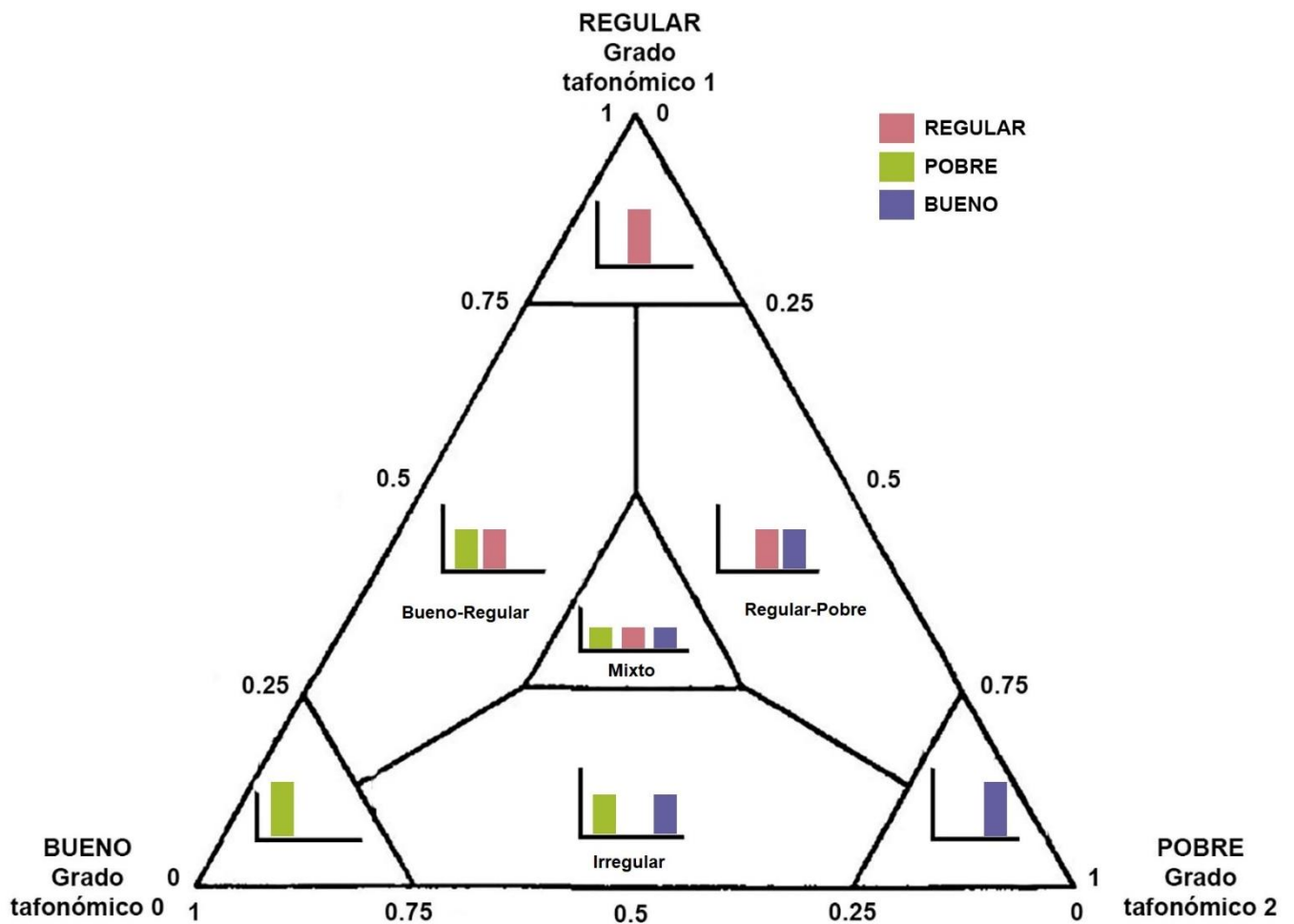


Figura 3. Tafograma ternario propuesto por Kowalewski y colaboradores (1995) para representar distintos atributos tafonómicos. Cada vértice del triángulo representa un grado tafonómico, el cual se puede representar con la proporción de cada atributo (modificado de Kowalewski *et al.*, 1995).

## **Phylum Mollusca Linnaeus, 1758**

El Phylum Mollusca posee cerca de 200,000 especies actuales y 35,000 especies fósiles. En el registro fósil los moluscos datan del Periodo Ediacárico. Con una baja diversidad hasta el Ordovícico, periodo en el que los gasterópodos, bivalvos y cefalópodos incrementan su diversidad. Esta tendencia se mantiene en los bivalvos y gasterópodos a lo largo de todo el Fanerozoico (Bunje, 2003; Ponder y Lindberg, 2008; Martinell, 2009).

Los moluscos representan una de las fuentes más importantes para estudiar el registro fósil de la depredación, gracias a su amplia distribución, abundancia y preservación en diferentes ambientes (Kowalewski, 2002; Gómez-Espinosa *et al.*, 2015). Actualmente se constituye de ocho clases: Solenogastres Gegenbaur, 1878; Caudofoveata Boettger, 1956; Polyplacophora Gray, 1821; Monoplacophora Odhner, 1940; Bivalvia Linnaeus, 1758; Scaphopoda Bronn, 1862; Gastropoda Cuvier, 1795 y Cephalopoda Cuvier 1797 (Sturm *et al.*, 2006).

El análisis de las características ecológicas de los moluscos es útil para estudios tafonómicos, por ejemplo, la posición de residencia con respecto al sedimento, esto permite clasificar a los organismos como epifauna cuando viven en una superficie del fondo marino o sobre otros organismos, y como infauna cuando viven en el enterrados en el sustrato (Gordillo *et al.*, 2014).

### **Anatomía de la concha**

Los moluscos poseen un cuerpo blando protegido generalmente por una concha, sin embargo, algunos organismos carecen de ella o se encuentra reducida. La capa más superficial de la concha es el periostraco que se caracteriza por ser una estructura cornea, delgada y transparente; debajo de éste se encuentran dos capas, el mesostraco y el endostraco, que son capas calcificadas formadas por diversos procesos electroquímicos que permiten la acumulación de sales calcáreas (García-Cubas y Reguero, 2007; Brusca y Brusca, 2005).

La concha se genera durante el desarrollo larvario, y crece durante toda la vida del organismo. El crecimiento de la concha produce líneas de crecimiento paralelas al contorno del borde. Estas líneas reflejan así la historia de crecimiento del organismo, mismo que está determinado por diversos factores como son el sustrato, el tipo de

desarrollo debido a las condiciones ambientales abióticas, acciones químicas de su ambiente que llegan a determinar la talla, consistencia y composición del organismo (Castillo-Rodríguez y García-Cubas, 1984).

Las tonalidades de la concha se deben a subproductos metabólicos, que pueden representar residuos de alimentos depositados de forma estratégica. Los pigmentos incluyen compuestos como pirroles y porfirinas (Barnes, 1974).

### **Clase Gastropoda Cuvier, 1797**

Los gasterópodos son la clase más numerosa del todo el phylum, con 50,000 a 70,000 especies descritas. Han sido capaces de dispersarse y adaptarse a la vida marina, dulceacuícola y terrestre. Se caracterizan por ser asimétricos, univalvos y su concha ha pasado de funcionar como un escudo a ser un refugio protector. Por lo tanto, el animal no depende de la fijación a un sustrato duro para protegerse (García-Cubas y Reguero, 2004; Brusca y Brusca, 2005).

Su concha es esencialmente un cono enrollado helicoidalmente (Figura 4), con crecimiento en espiral y perpendicular al eje del cuerpo, lo que incrementa el diámetro de las vueltas. Esta se origina como producto del epitelio superficial del manto. Su crecimiento se lleva a cabo en intervalos cíclicos, tanto en tamaño como en espesor para posteriormente dar lugar a las líneas de crecimiento y otras ornamentaciones, en este caso no existe una relación entre las líneas de crecimiento y la edad del animal. Sin embargo, la continuidad de estas estructuras puede estar ligada a factores intrínsecos del organismo o factores externos ambientales (García-Cubas y Reguero, 2004).

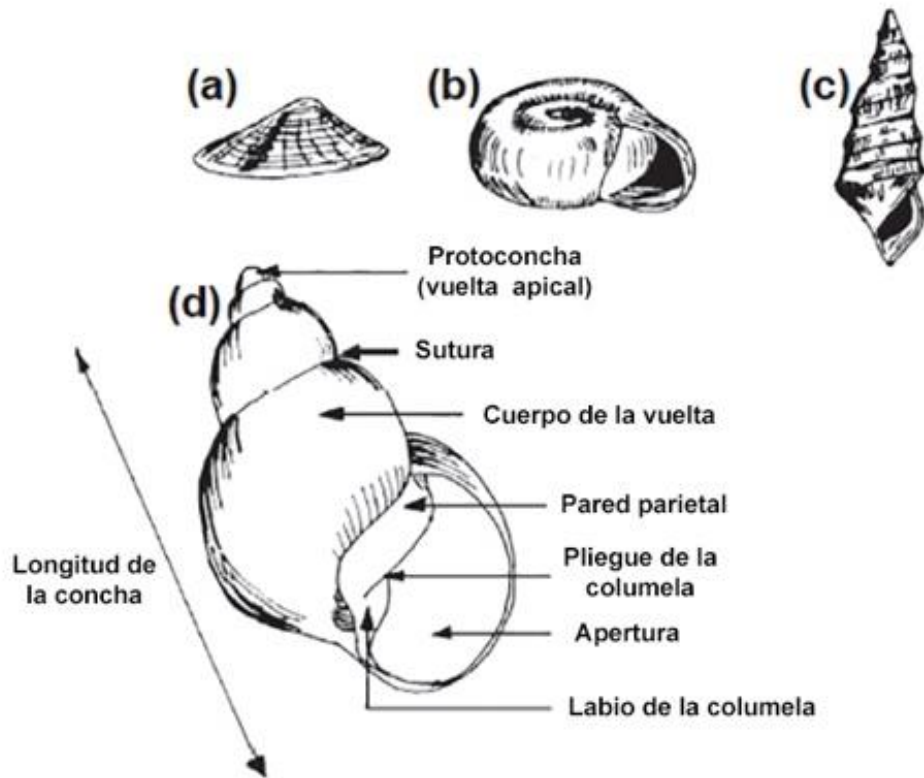


Figura 4. Esquema de las principales formas de enrollamiento y partes de la concha de un gasterópodo: A. Planoespiral, B. Espiral, C. Cónica, D. Partes de la concha (modificado de Pyron y Brown, 2015).

Hábitos de vida.

Se encuentran generalmente en hábitats con mayor perturbación, con presión de depredación baja y recursos alimenticios abundantes, aunque varía entre los grupos e individuos. Pueden ser detritívoros, filtradores, suspensívoros e incluso parásitos. Se han adaptado a vivir sobre cualquier tipo de sustrato, así como a la vida pelágica (Pyron y Brown, 2015).

### **Clase Bivalvia Linnaeus, 1758 (Pelecypoda)**

Los bivalvos son la segunda clase más abundante del Phylum Mollusca, con cerca de 20,000 especies actuales, que están representadas en todas las profundidades y en todos los ambientes acuáticos, se les conoce también con el nombre de Pelecypoda (Brusca y Brusca, 2005).



Presentan una forma corporal de simetría bilateral, comprimida lateralmente. Como su nombre lo indica, los bivalvos se caracterizan por una concha formada por dos valvas convexas ovales y articuladas entre sí dorsalmente que encierran por completo el cuerpo (Figura 5). Cada valva presenta una protuberancia dorsal llamada “umbo”, que constituye la parte que dará el futuro crecimiento en la concha. La articulación de las dos valvas está formada por una banda de proteína elástica llamada ligamento, cubierta por el periostraco, cuya función es secretar el carbonato de calcio, protegerla contra la disolución dentro de la columna de agua y formar un cierre hermético cuando éstas se unen (García-Cubas y Reguero, 2007; Cummings y Graf, 2015).

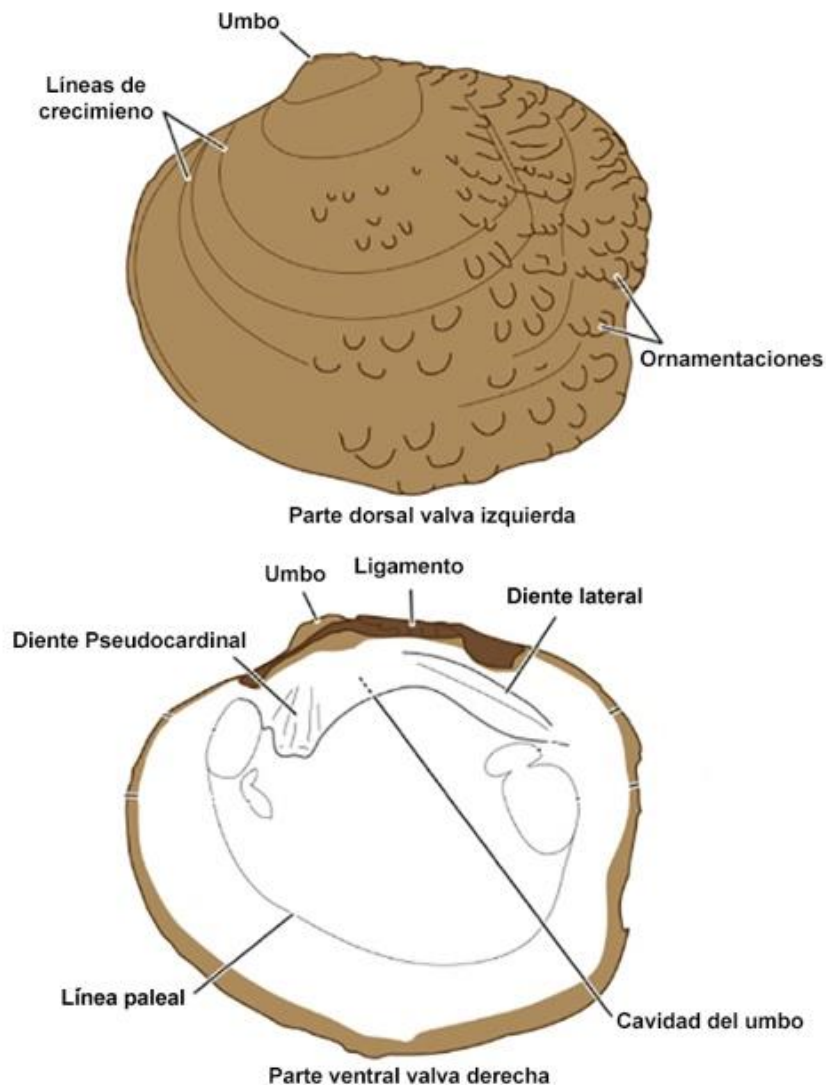


Figura 5. Partes de la concha de un bivalvo (modificado de Cummings y Graf, 2015).

Las líneas de crecimiento que presentan los bivalvos contienen información acerca de su edad y de las condiciones ambientales en las que, ocurrido su crecimiento, pudiendo ser parte de un ciclo estacional los patrones de bandas se interpretan como marcas de crecimiento anual (Sejr *et al.*, 2002).

#### Hábitos de vida

Los bivalvos ocupan diversos hábitats y se alimentan de diferentes maneras, la más común es el hábito suspensívoro. La mayoría de las especies se entierran en el sustrato, otras son sésiles o bien se adhieren a algún sustrato sólido con el biso (García-Cubas y Reguero, 2007).

### III. Antecedentes

Los moluscos son componentes importantes de muchos ecosistemas marinos modernos y fósiles, por lo que desde una perspectiva tafonómica han sido un grupo ampliamente estudiado, siendo los gasterópodos y bivalvos los de mayor atención (Zuschin *et al.*, 2003; Ortiz-Valdés, 2013).

En los últimos años, los estudios tafonómicos se han enfocado en los probables daños *post-mortem* entre diferentes ambientes, con la finalidad de mejorar la calidad de la interpretación paleoambiental con base en el estado de preservación de los restos orgánicos, los patrones de daño y el tipo de concentraciones esqueletales (Kidwell *et al.*, 2001), orientados hacia ambientes análogos modernos. Los temas que recurrentemente se estudian en esta disciplina, son los procesos que dejan marca en los restos orgánicos (firmas tafonómicas y tafofacies), representatividad y fidelidad, el transporte y la cantidad de tiempo representado en un único conjunto fósil (tiempo promedio) (Behrensmeyer, 1984; Gómez-Espinosa y Buitrón-Sánchez, 2012).

Para los atributos estudiados en este trabajo se encuentran publicaciones de Taylor y Wilson, 2003; Kidwell, 2013; El-Gendy *et al.*, 2015; El-Sorogy, 2015, para el caso de los organismos incrustantes. Para los organismos perforadores se ha encontrado utilidad en el análisis paleoecológico y paleobatimétrico, por autores como Bofkschoftn, 1966; Bromley, 1978; Golubic *et al.*, 1975; Warme, 1975; Feige y Fürsich, 1991.

Gómez-Espinosa y Buitrón-Sánchez (2012), elaboraron una revisión bibliográfica de los principales estudios tafonómicos en invertebrados bentónicos marinos, en donde se menciona que los moluscos son pieza clave como herramientas en reconstrucciones paleoambientales, paleoecológicas, sedimentológicas e interpretaciones de paleocorrientes. Algunos de los trabajos más relevantes sobre estos aspectos son la caracterización de tafofacies Callender *et al.* (2002), firmas tafonómicas Kidwell *et al.* (2001), bioestratigrafía cuantitativa Davies *et al.* (1989), fidelidad del registro fósil por Walker y Carlton, (1995); Lockwood y Chastant, (2006), sesgos en la preservación de autores como Lazo, (2004) y el alcance de la resolución temporal por 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); Kosnik *et al.* (2009) y Ortiz-Valdés, (2013).

Hasta el momento los estudios realizados principalmente en ambientes marinos costeros han sido por parte de Walker y Goldstein, (1999); Carroll *et al.* (2003); Kowaleswski y LaBarbera, (2004) y Tomašových y Rothfus, (2005), en donde han demostrado que la mayor pérdida tafonómica tiene lugar en la interfase agua-sedimento y en la zona ubicada inmediatamente por debajo (primeros centímetros) (Aller, 1982; Davies *et al.*, 1989; Cristini y De Francesco, 2012).

La mayoría de los análisis comparativos de vida acuática se han realizado en comunidades actuales y conjuntos de muerte de ambientes marinos como estuarios, lagunas, planicies de marea y bahías por autores como Cummins *et al.* (1986); Powell *et al.* (1992); Staff *et al.* (1986); Fürsich y Flessa (1987); Miller (1988); Davies *et al.* (1989); Meldahl y Flessa (1990); Miller y Cummins (1990); Russell (1991); y plataforma continental por Bosence (1979); Carthew y Bosence (1986); Staff y Powell (1988); Callender *et al.* (1990) y Cummins (1994).

Por otro lado los estudios actuatofonómicos han considerado ambientes marinos tales como: submareales someros, arrecifales someros, carbonatados-siliciclásticos, de plataforma continental y de plataforma profunda; en la parte de las costas de México se han publicado trabajos como, en Bahía La Choya, Sonora en una zona de estero por Feige y Fürsich (1991) ,con núcleos arrecifales en Campeche por Blanchon y Perry (2004), en Playa el Pelicano, Baja California Sur en una zona de playas expuestas por Ávila-Serrano y Téllez-Duarte (2000) y en Barra de Cazones, Veracruz realizado en sedimentos siliciclásticos por Ortiz-Valdés (2013).

#### **IV. Planteamiento del problema y justificación**

Dado que la tafonomía estudia el efecto de los procesos de enterramiento y preservación de las acumulaciones fósiles a través la bioestratinomía y la fosildiagénesis, entonces realizando análisis con los atributos tafonómicos, se pueden reconstruir factores como la velocidad de descomposición, permanencia en la interfase agua-sedimento y la velocidad de enterramiento de los restos esqueléticos de moluscos, lo cual ayuda a comprender los procesos de sedimentación del área de estudio.

Las lagunas costeras están caracterizadas por generar grandes concentraciones de restos orgánicos, lo que las convierte en lugares propicios para realizar estudios de índole tafonómica, debido a los diferentes factores ambientales, geológicos y antropogénicos que las rodean logrando así, una caracterización basada en firmas tafonómicas.

La naturaleza de una concentración de fósiles se define por atributos tafonómicos, es decir, por características de conservación. Así un enfoque moderno dentro de acumulaciones de moluscos nos lleva a la comparación de las diferencias tafonómicas recientes vs. fósiles, y su relación con las condiciones ambientales, como el tipo de sustrato, energía del sistema, período dentro de la interfaz agua-sedimento, salinidad, temperatura superficial, entre otras. Dado que la mayoría de las comunidades de moluscos vivos están controladas por estos factores.

El estudio de las acumulaciones de moluscos en ambientes *in situ* es primordial para poder entender los procesos tafonómicos que actúan en las etapas de destrucción o preservación de los restos esqueléticos previos a su enterramiento. Por tanto, los estudios actuatofonómicos de acumulaciones de restos de moluscos son importantes para comprender el potencial de preservación en determinados ambientes y así poder predecir los diferentes procesos que actúan sobre estos, ya sean biológicos o fisicoquímicos.

## **V. Objetivo general**

- Analizar los principales atributos tafonómicos biológicos (bioerosión e incrustación) y mecánicos (fragmentación) en una acumulación de moluscos recientes de un ambiente marino-marginal.

### **Objetivos particulares**

- Reconocer las posibles causas de la presencia de bioerosión, incrustación y fragmentación de acuerdo al tipo de hábitat e interacción ecológica en moluscos (bivalvos y gasterópodos) de la Laguna de Mandinga, Veracruz.
- Realizar un análisis tafonómico de bioerosión, incrustación y fragmentación en conchas de bivalvos y gasterópodos, utilizando tafogramas ternarios.
- Determinar los distintos grados de modificación ocasionada por atributos tafonómicos que producen la destrucción de las acumulaciones de moluscos.
- Identificar organismos o mecanismos productores de marcas tafonómicas estudiadas.
- Observar si la morfometría está asociada al tipo y cantidad de atributos tafonómicos presentes en las conchas de moluscos.
- Analizar la probabilidad que existe de la posible preservación en el registro fósil de ejemplares con presencia de marcas de bioerosión o incrustación.

## VI. Área de estudio

La Laguna de Mandinga, se ubica en el estado de Veracruz, a 18 km al sur del puerto (Figura 6), es una de las principales lagunas costeras de marea del Golfo de México, tiene un clima cálido-subhúmedo y la vegetación corresponde a la zona de manglar (Krutak, 1971; Contreras-Espinosa, 1985; Reguero y García-Cubas, 1993). La laguna de Mandinga tiene gran actividad antropogénica, por ejemplo, existen proyectos de desazolve y erosión del canal interior (CONAPESCA, 2008; CONACYT-SECTUR, 2013), que han modificado el sistema.

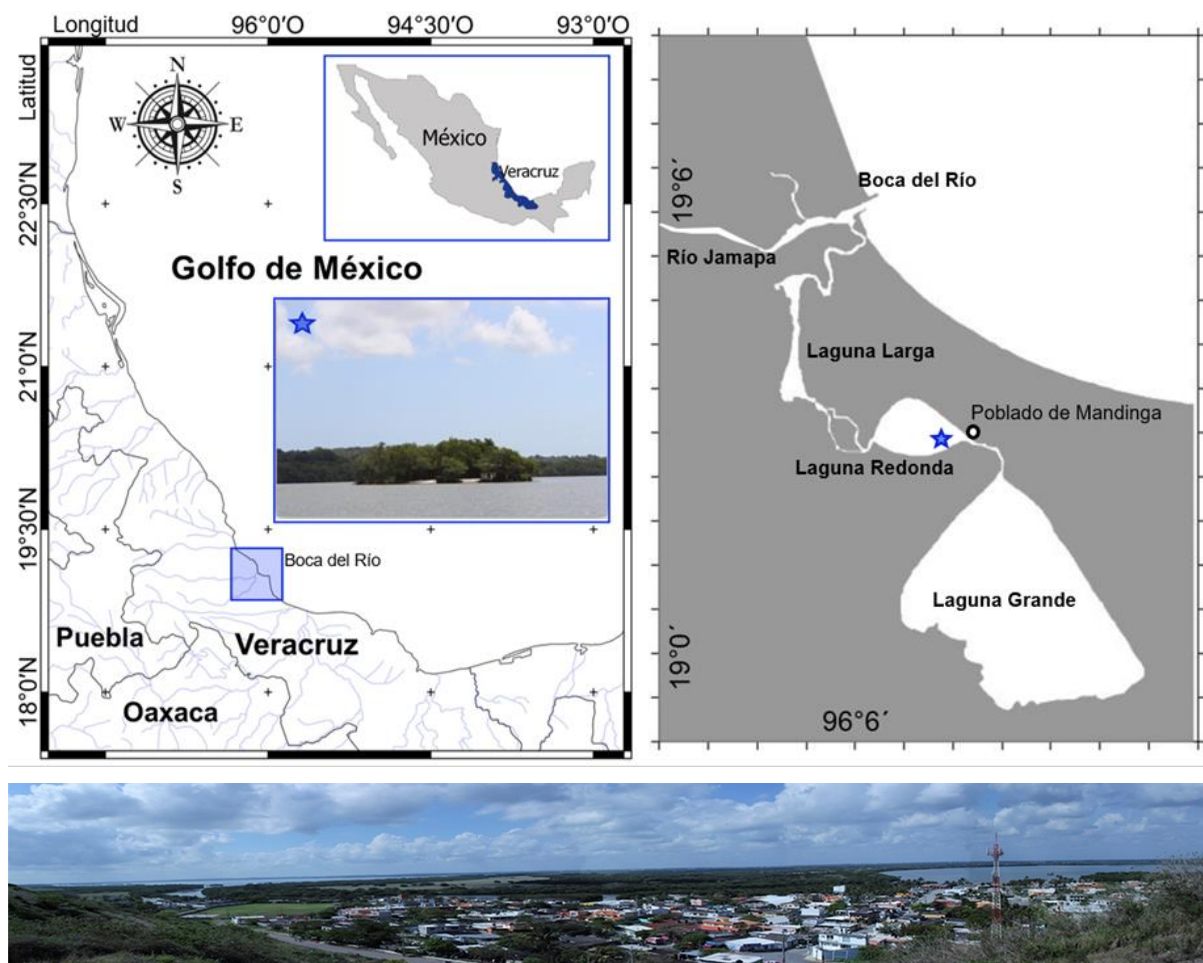


Figura 6. Localización geográfica del área de estudio e imágenes de la Laguna.

El sistema está constituido, de norte a sur, por tres cuerpos de agua: Laguna Larga (longitud=3.421 km), Laguna Redonda o Mandinga Chica (longitud=2.134 km) y Laguna Mandinga Grande (longitud=6.490 km), las cuales se encuentran interconectadas. El sistema recorre 20 km y de oeste a este del país teniendo una extensión de 3, 250 ha;

recibe varios afluentes de los ríos que desembocan en el Golfo de México. (Lara-Domínguez *et al.*, 2009).

Las corrientes que nutren este sistema son la del Río Jamapa, Río Horcones y Arroyo la Piedra, siendo la principal fuente de agua dulce que recibe. El Río Horcones desemboca al suroeste de La Redonda y el Arroyo La Piedra desemboca al sur de la Laguna de Mandinga. Por poseer una sola boca o salida al mar, es reducida la influencia marina. El efecto de las fluctuaciones de marea para este sistema es poco conocido (Reguero y García-Cubas, 1993; García-Ortega, 2013) (Figura 7).



Figura 7. Principales influencias de aguas para la Laguna de Mandinga, Veracruz (modificado de Pereyra-Díaz *et al.*, 2010).

La profundidad media de los cuerpos de agua que integran el complejo varía entre 0.80 m y 3.40 m. Por otra parte, la variación de la salinidad a lo largo del ciclo anual es de 0.9 a 35 ups (unidades prácticas de salinidad) en el fondo, con mínimos y máximos correspondientes a los meses de junio y marzo respectivamente, por lo que se considera de naturaleza salobre (Reguero y García-Cubas, 1993).



Está constituida por un paquete sedimentario cuaternario, con una acumulación fluvial de granulometría fina a muy fina, compuesta por arcillas, limos y arenas de grano muy fino, que se encuentran cubriendo a sedimentos arenosos y aluviales, y en algunas zonas se encuentra combinado con grava, derivada de la acumulación de organismos, principalmente conchas de moluscos (Contreras-Espinosa, 1985). El pH se mostró ligeramente alcalino en las diferentes temporadas climáticas con un promedio de 7.83 tanto de la superficie como del fondo (Reyes-Ascencio, 2011). La salinidad del agua varía entre 0.9 y 35 ‰ (máximo y mínimo).

### **Clima**

El clima es cálido subhúmedo (Aw2), con una temperatura media anual mayor de 22 °C y una precipitación en el mes más seco entre 0 y 60 mm; con 55.3% de lluvias en verano e invernales del 5% al 10.2% de la precipitación total anual (Lara-Domínguez *et al.*, 2009). Es el cuerpo de agua con las mayores temperaturas en todo el estado de Veracruz con un promedio de 29.28 °C (Reyes-Ascencio, 2011). A lo largo de un ciclo anual la temperatura es de entre 16 y 32 °C, con registros mínimos cercanos a los 20 °C durante enero-febrero y una máxima de alrededor de 30 °C en abril a junio (Reguero y García-Cubas, 1993).

### **Flora y fauna**

Existen siete tipos de vegetación asociadas al complejo lagunar: 1) vegetación pionera de la costa; 2) matorral y selva baja subcaducifolia de los médanos; 3) espartales; 4) selva baja subperennifolia de *Pachira aquatica*; 5) manglar; 6) asociaciones de halófitas; y 7) palmares. Los cuerpos de agua que conforman a la Laguna están parcialmente circundados por bosque de mangle (Figura 8-A, B) (Contreras-Espinosa, 1985; Aldeco *et al.*, 2015).

Entre la fauna representativa se encuentra el colibrí cola hendida *Doricha eliza* (endémico y en peligro de extinción) y el pato real *Cairina moschata*, así como los crustáceos *Crassostrea virginica* (ostión) y *Callinectes similis* (jaiba). La medusa cañón *Stomolophus meleagriss* registra cuando la salinidad aumenta. La icnofauna representativa se compone de las especies *Ariopsis felis*, *Astyanax aeneus*, *Dorosoma petenense*, *Poecilia mexicana*, y *Poecilia sphenops*. En particular se reconoce una riqueza taxonómica elevada de moluscos, particularmente la clase gasterópoda (Figura 8-C, D, E) (Reguero y García-Cubas, 1993).

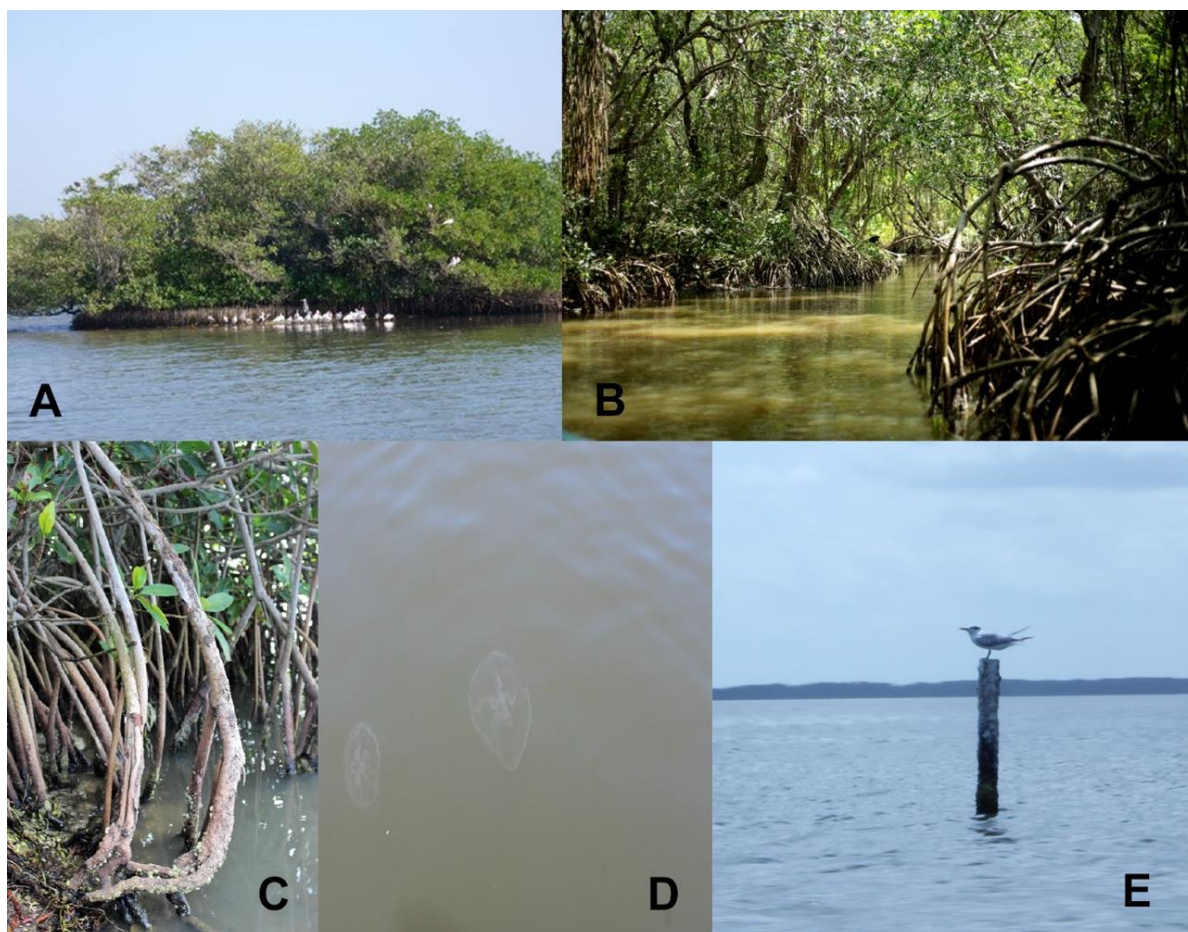


Figura 8. Flora y fauna de la laguna de Mandinga: A. Formación de biotopos cubiertos de mangle, B. Zona de mangle, C. Mangle cubierto por balanos, D. Medusas, E. Aves.

De manera general, las lagunas costeras se caracterizan por generar concentraciones importantes de nutrientes debido a los diferentes aportes marinos y continentales, esto proporciona energía dentro de los ciclos biogeoquímicos de los diferentes componentes del ecosistema. Sin embargo, los procesos antropogénicos pueden generar cambios negativos en los sistemas (Seingier *et al.*, 2009; Séller y Causey, 2005; Twilley, 1995).

En la actualidad, Mandinga es reconocido como un lugar turístico, una de las principales actividades son los paseos que ofrecen las embarcaciones por las lagunas y los esteros para recorrer el manglar y apreciar la biodiversidad de la laguna (Velásquez, 2004; Aldeco *et al.*, 2015). A fines de la década de 1970, se desarrolló la pesquería comercial de cangrejo en la laguna, requiriendo que más agua salina ingresara a la laguna, por lo que la laguna y los canales que la conectan con el Río Jamapa fueron dragados en la década de 1980 (Heimo *et al.*, 2004) y hasta la fecha se llevan a cabo trabajos de apertura de los canales para mantener la laguna con aportes de agua salada (Figura 9).



Figura 9. Actividad antropogénica dentro de la Laguna de Mandinga. A y B. Trabajos de desazolve del canal, C. pesca artesanal.

## VII. Material y métodos

### Trabajo de campo

El material estudiado proviene de la laguna Redonda, perteneciente al sistema lagunar Mandinga, Veracruz. En esta laguna se acumula material biogénico en los pequeños islotes denominados como conchales, por razones intrínsecas y extrínsecas del sistema. El muestreo se realizó en el mes de abril de 2016, por el grupo de Paleobiología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Se colectó un lote de material sedimentario, proveniente de un islote formado por acumulación de conchas (Figura 10), en donde se tomaron muestras de 3 puntos distintos para juntarlas como un mismo lote para posteriormente pasarla por un tamiz con una malla de 4 mm, lavando la muestra con agua de la Laguna para retirar los restos de sedimento y así poder conservar todos aquellos que no sobrepasarán el tamaño del tamiz.



Figura 10. Islote “El Conchal”. Marca del transecto y punto donde se obtuvieron las muestras.

Se determinaron las características fisicoquímicas del biotipo: salinidad, temperatura, pH, energía y turbidez del sistema, con el equipo de laboratorio: refractómetro de mano, termómetro, tiras de pH y disco de Secchi.

## Trabajo de laboratorio y gabinete

Las muestras se transportaron y procesaron en el Laboratorio de Micropaleontología Ambiental en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. El proceso se llevó a cabo en 6 etapas:

### 1. Limpieza y clasificación del material.

Se lavaron las muestras con agua corriente para eliminar restos de sedimentos y se dejaron secar sobre papel para absorber el líquido restante. Una vez secas se pesó el lote completo y se procedió a la separación en organismos incompletos y completos. Los ejemplares completos se clasificaron en bivalvos y gasterópodos, desechando todos los organismos que no pertenecieran a estas clases, posterior a esto se volvieron a pesar obteniendo ahora una cantidad por cada grupo.

Siguiendo los criterios de Farinati, se consideraron como organismos completos aquellos con más del 70% de la valva o concha. Si el porcentaje de preservación era inferior en bivalvos se conservaron aquellos que tuvieran la charnela y para gasterópodos aquellos que preservara la última vuelta de crecimiento o columela (Figura 11).

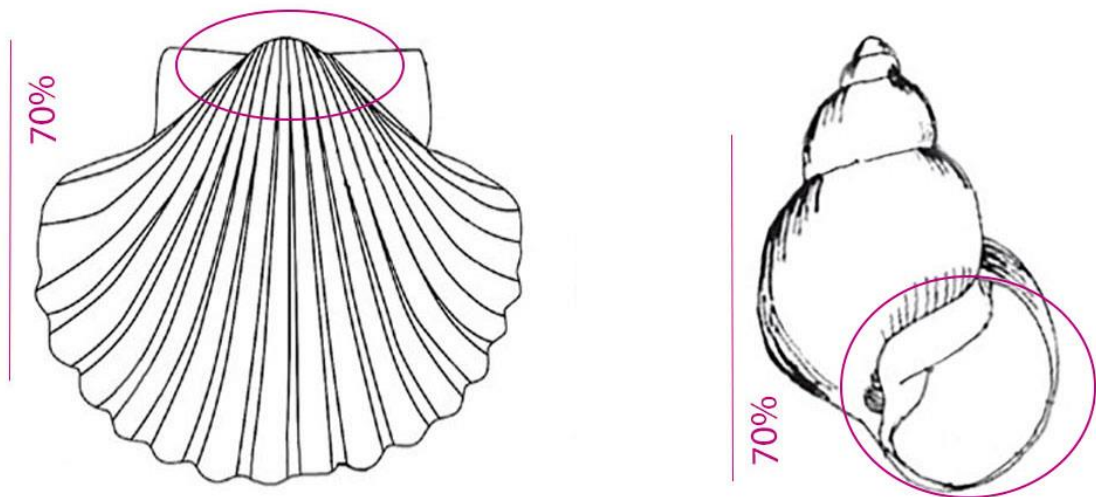


Figura 11. Criterios para identificar organismos completos de bivalvos y gasterópodos (modificado de Gómez-Espinosa *et al.*, 2015; Pyron y Brown, 2015)

El etiquetado de los ejemplares se realizó una vez que las muestras se encontraban separadas en fragmentos y ejemplares completos, se llevó a cabo

con un marcador de punto fino para que pudiera apreciarse el número, en los bivalvos la marca se colocó en la región interior de la valva, mientras que para gasterópodos la marca está dirigida hacia la última vuelta de crecimiento cercana a la apertura.

## 2. Identificación taxonómica.

Se realizó con los ejemplares que se encontraban en mejores condiciones y que permitieran observar algunas de las características diagnósticas basado en el trabajo Moluscos del Complejo Lagunar Larga-Redonda-Mandinga, Veracruz, México (Reguero y García Cubas, 1993), los Catálogos ilustrados de moluscos bivalvos del Golfo de México y Mar Caribe, y de moluscos gasterópodos del Golfo de México y Mar Caribe de García Cubas y Reguero (2004, 2007), además de la identificación mediante la base de datos WoRMS (World Register of Marine Species).

Una vez identificados los ejemplares a nivel de especie, se verificó que estos fueran correctos por el Mtro. Brian Urbano del laboratorio de Malacología en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Se realizó una segunda clasificación en donde los caparazones fueron separados como ejemplares pertenecientes a la infauna y epifauna, todos aquellos a los que no se pudo llegar a una identificación, debido a su alto índice de disolución o abrasión, únicamente se utilizaron para el análisis tafonómico ya que no daban información ecológica.

Para los agentes bioerosionadores se identificó la clasificación etológica de acuerdo con Seilacher (1964), identificándolos a nivel de icnogénero e icnoespecie. En el caso de los epibiontes se identificaron a nivel de grupo taxonómico.

## 3. Identificación de atributos tafonómicos.

La tercera clasificación consistió en la separación de los ejemplares completos de acuerdo con los siguientes atributos tafonómicos: fragmentación, bioerosión e incrustación. La primera observación fue visual y posteriormente se revisaron en un microscopio estereoscópico de la marca Zeiss modelo Stemi SV6 (Figura 12).



Figura 12. Microscopio estereoscópico Stemi SV6.

La comparación de los atributos tafonómicos se representó con porcentajes correspondientes a cada clasificación en gráficas de barras y tafogramas ternarios siguiendo la metodología de Kowaleswki *et al.* (1995), en donde se clasifican los atributos en 3 grados: bueno (abundancia del atributo), regular (presencia parcial del atributo) y malo (ausencia del atributo).

#### 4. Morfometría de ejemplares.

Como característica adicional, se realizó la morfometría de los ejemplares para realizar una comparación e interpretación entre organismos del mismo Phylum, obteniendo un estimado de las tallas que poseen una mayor afeción de atributos tafonómicos. Los ejemplares se midieron con un vernier electrónico marca Mitutoyo modelo CDNP30PMX (Figura 13).

Del total de bivalvos se tomaron 300 ejemplares de manera aleatoria para tomar datos morfométricos, mientras que en gasterópodos se tomó el 100%. Se obtuvo un promedio de las medidas para cada parámetro seleccionado.

En el caso de bivalvos se tomaron medidas al 30% de la muestra total, tomando en cuenta el largo, ancho, profundidad y espesor; en el caso de gasterópodos se

analizó el 100% de los ejemplares con los parámetros de largo y ancho de la última vuelta (cámara habitación).



Figura 13. Vernier electrónico Mitutoyo CDNP30PMX.

##### 5. Procesamiento fotográfico, microscópico y rayos x.

Se prepararon las muestras para su registro fotográfico con cámara Canon EOS Rebel T3i, equipo de lentillas de acercamiento (+1, +2, +4), lámpara led y filtros de luz para una mejor iluminación. Se utilizó la técnica de fotografía macroscópica para permitir un mejor acercamiento en las estructuras diagnósticas de cada especie y específicas para cada atributo tafonómico (Figura 14-A).

Para las fotografías en microscopio estereoscópico, se utilizó uno de tipo modular Discovery V12 con zoom motorizado de 12 aumentos que cuenta con un software de microscopio ZEN y AxioVision (Figura 14-B).

Los rayos X fueron tomados en el laboratorio de Ecología Fisiológica del Instituto de Ecología, UNAM, con gabinete de rayos X Ultra Focus (Figura 14-C) manejado con el software Faxitron con un rango de energía de 23 kV con un tiempo de exposición de 10 segundos.





Figura 14. Equipo utilizado para el registro fotográfico. A) Cámara Canon EOS Rebel T3i. B) Estereomicroscopio modular Discovery V12. C) Gabinete de rayos X Ultra Focus.

Posterior a la toma de fotografías, se realizó la edición de imágenes en el programa Adobe Photoshop®, en el que se corrigió o mejoró la intensidad de luz y se logró destacar partes específicas de los ejemplares.

## 6. Análisis de probabilidad.

Una vez contabilizados el total de ejemplares por atributo tafonómico se realizaron tablas resumen para realizar de un análisis de probabilidad. Con el objetivo de identificar cual sería la probabilidad de que un ejemplar con la presencia de una característica tafonómica pueda llegar al registro fósil.

Se utilizo la fórmula descrita por Pierre Simon-Laplace en 1814:

$$P(X) = \frac{\text{Número de casos favorables al caso } X}{\text{Número de casos posibles}}$$

Dónde:

$P(X)$ : Probabilidad de un evento  $X$

*Número de casos favorables al caso  $X$* : Total de ejemplares para  $X$

*Número de casos posibles*: Total de individuos en la muestra

## VIII. Resultados

### Características de biotopo

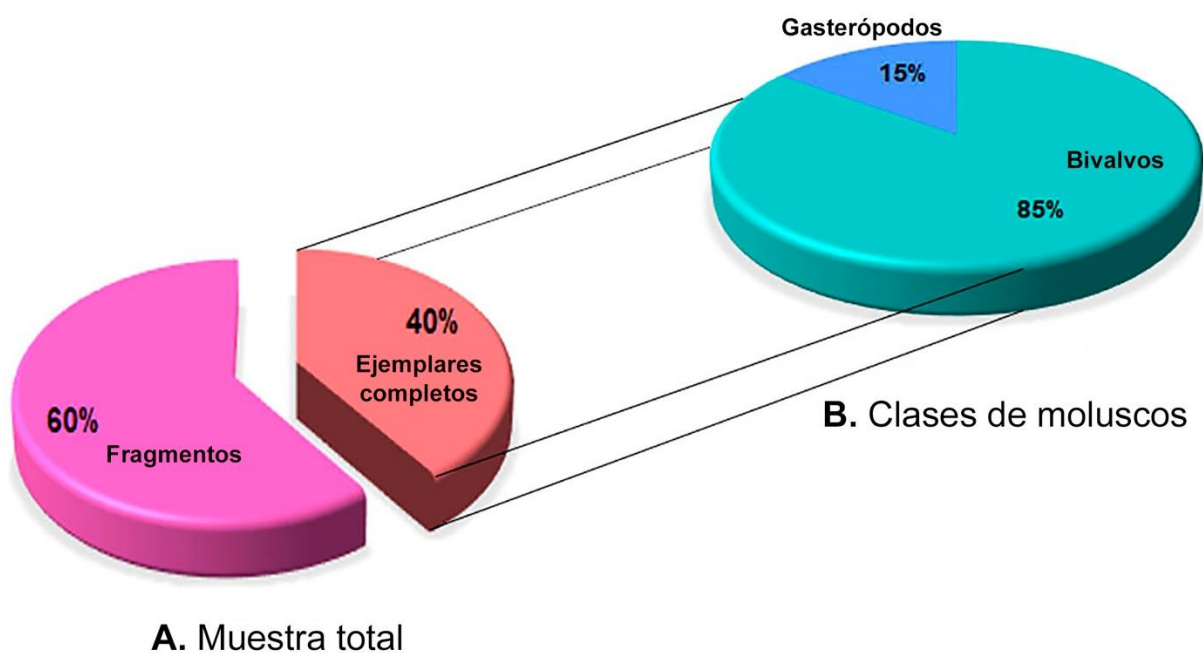
Para la caracterización del biotopo se obtuvieron las características fisicoquímicas en la Laguna de Mandinga, las cuales se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Características fisicoquímicas del sitio de muestreo.

CARACTERÍSTICA	PARÁMETRO
Salinidad	21.32 ups
Temperatura	24.4 °C
Turbidez	53 cm
Profundidad	129 cm

### Descripción de la muestra

Se procesó un lote con un peso total de 1,697.9 g, de los cuales se obtuvieron ejemplares completos y fragmentados (Gráfica 1-A). Se contabilizaron 1,165 ejemplares completos de los cuales 992 pertenecían a bivalvos y 173 eran gasterópodos (Gráfica 1-B).



Gráfica 1. Muestra total estudiada. A. Ejemplares completos y fragmentados, B. Total de ejemplares completos separados por grupos del Phylum Mollusca: bivalvos y gasterópodos.

## Identificación taxonómica

Del total de bivalvos se identificaron 6 especies pertenecientes a los géneros: *Anadara* Gray, 1847; *Crassostrea* Sacco, 1897; *Ischadium* Jukes-Browne, 1905; *Mulinia* Gray, 1837; *Rangia* Desmoulins, 1832.

A continuación, se lista en orden taxonómico los ejemplares estudiados.

### **PHYLUM MOLLUSCA** Linnaeus, 1758

#### **CLASE BIVALVIA** Linnaeus, 1758

##### **Subclase Pteriomorphia** Beurlen, 1944

##### **Orden Ostreida** Férussac, 1822

##### **Superfamilia Ostreoidea** Rafinesque, 1815

##### **Familia Ostreidae** Rafinesque, 1815

##### **Subfamilia Crassostreinae** Scarlato & Starobogatov, 1979

##### **Género** *Crassostrea* Sacco, 1897

*Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791)

##### **Orden Mytilida** Férussac, 1822

##### **Superfamilia Mytiloidea** Rafinesque, 1815

##### **Familia Mytilidae** Rafinesque, 1815

##### **Género** *Ischadium* Jukes-Browne, 1905

*Ischadium recurvum* (Rafinesque, 1820)

##### **Orden Arcida** Stoliczka, 1871

##### **Superfamilia Arcoidea** Lamarck, 1809

##### **Familia Arcidae** Lamarck, 1809

##### **Género** *Anadara* Gray, 1847

*Anadara* cf. *transversa* (Say, 1822)

##### **Subclase Heterodonta** Neumayr, 1884

##### **Infraclase Euheterodonta** Giribet & Distel, 2003

##### **Superorden Imparidentia** Bieler, Mikkelsen & Giribet, 2014

##### **Superfamilia Mactroidea** Lamarck, 1809

##### **Familia Mactridae** Lamarck, 1809

**Subfamilia** Mactrinae Lamarck, 1809

**Género** *Mulinia* Gray, 1837

*Mulinia lateralis* (Say, 1822)

**Género** *Rangia* Desmoulins, 1832

*Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1832)

*Rangia flexuosa* (Conrad, 1839)

*Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791)

**Figura 15-A**

Distribución en el Golfo de México: desde Tamaulipas hasta Campeche y parte de Yucatán.

Hábitat: marino-salobre, en lagunas y esteros a lo largo de la costa.

Ecología: epifaunales y suspensívoros (García-Cubas y Reguero, 2007).

Dimensiones: concha grande, hasta 150 mm de largo.

*Ischadium recurvum* (Rafinesque, 1820)

**Figura 15-B**

Distribución en el Golfo de México: desde Tamaulipas hasta el Mar Caribe.

Hábitat: marino-salobre, se ha encontrado formando conjuntos en lagunas costeras.

Ecología: epifaunales y suspensívoros (García-Cubas y Reguero, 2007).

Dimensiones: concha entre 25 y 70 mm de largo.

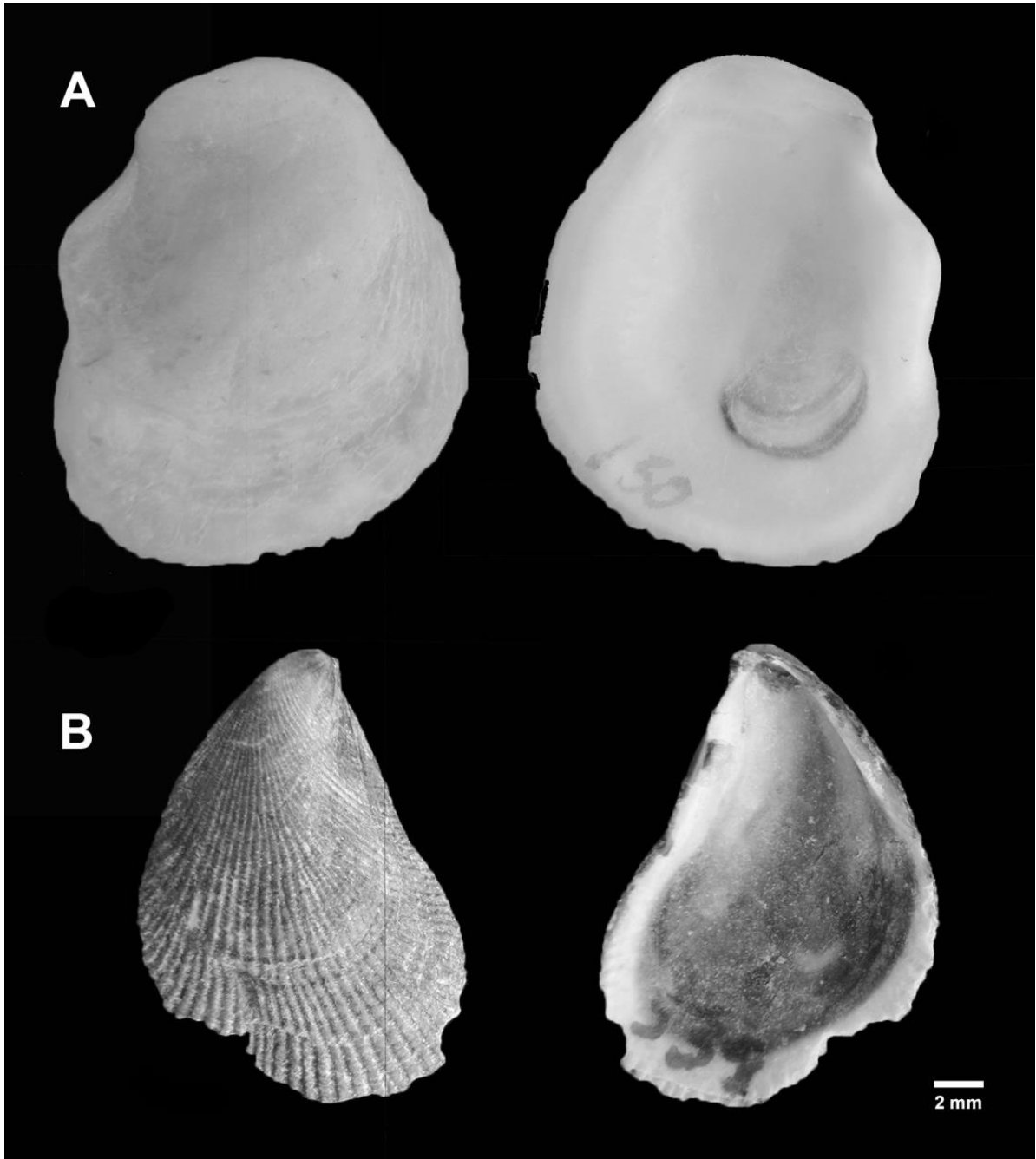


Figura 15. Especies de bivalvos epifaunales: A. *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791), B. *Ischadium recurvum* (Rafinesque, 1820). Escala 2 mm.

*Anadara cf. transversa* (Say, 1822)

**Figura 16-A**

Distribución en el Golfo de México: desde Veracruz hasta Quintana Roo.

Hábitat: marino, zona litoral.

Ecología: infaunales de sustratos blandos y suspensívoros (García-Cubas y Reguero, 2007).

Dimensiones: concha de aproximadamente 15 mm.

*Mulinia lateralis* (Say, 1822)

**Figura 16-B**

Distribución en el Golfo de México: desde Tamaulipas hasta Quintana Roo.

Hábitat: marino-salobre, aguas tranquilas de lagunas litorales y esteros.

Ecología: infaunales y suspensívoros (García-Cubas y Reguero, 2007).

Dimensiones: concha de 8 a 12 mm.

*Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1832)

**Figura 16-C**

Distribución en el Golfo de México: desde Tamaulipas hasta Campeche.

Hábitat: marino-salobre, en lagunas costeras, esteros de baja salinidad, estuarinos y de áreas de influencia fluvial de fondos limo-arcillosos.

Ecología: infaunales someros y suspensívoros (García-Cubas y Reguero, 2007).

Dimensiones: concha de 25 a 70 mm.

*Rangia flexuosa* (Conrad, 1839)

**Figura 16-D**

Distribución en el Golfo de México: desde Tamaulipas hasta Campeche.

Hábitat: marino-salobre, en lagunas, esteros de baja salinidad, cercanos a aguas dulces, de fondos limosos y blandos.

Ecología: infaunales y suspensívoros (García-Cubas y Reguero, 2007).

Dimensiones: concha de 25 a 40 mm.

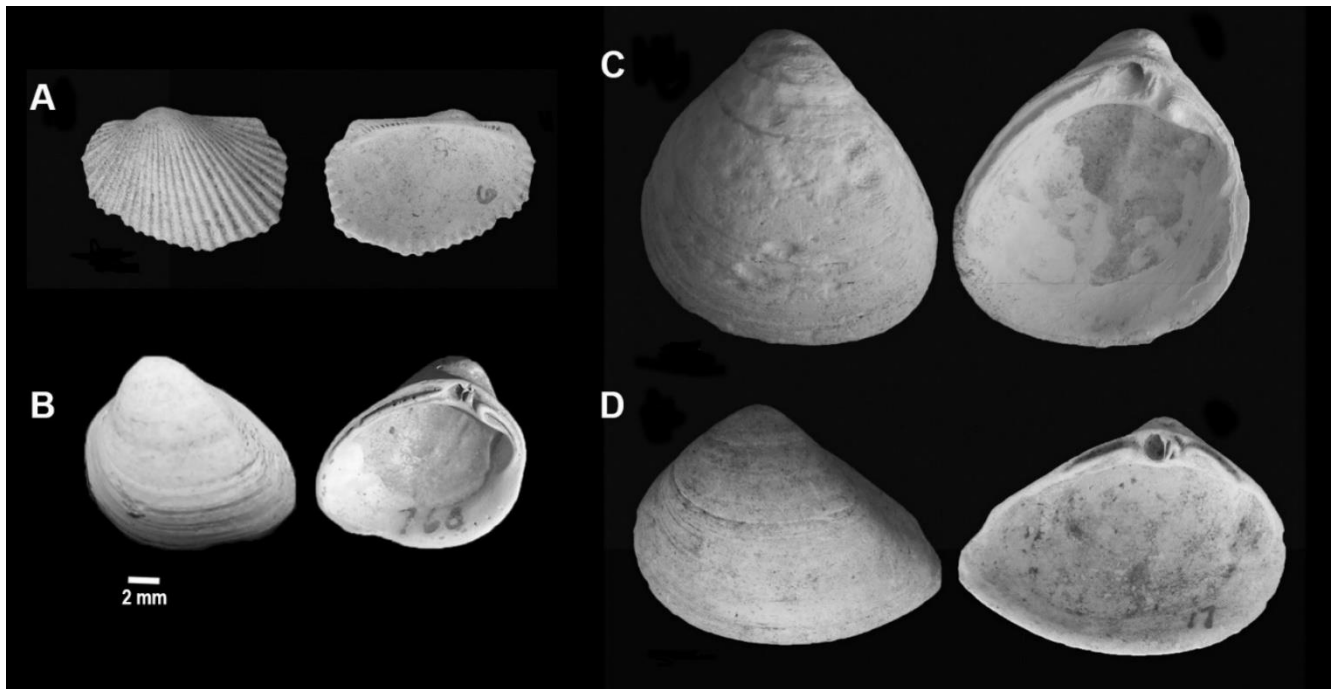


Figura 16. Especies de bivalvos infaunales: A. *Anadara* cf. *transversa* (Say, 1822), B. *Mulinia lateralis* (Say, 1822), C. *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1832), D. *Rangia flexuosa* (Conrad, 1839). Escala 2 mm.

De Gasterópodos se reconocieron 5 especies de los géneros: *Bailya* M. Smith, 1944; *Cerithideopsis* Thiele, 1929; *Nassarius* Duméril, 1805; *Neritina* Lamarck, 1816, con el siguiente orden taxonómico:

**CLASE GASTROPODA** Cuvier, 1795  
**Subclase** Caenogastropoda Cox, 1960  
**Orden** Neogastropoda Wenz, 1938  
**Superfamilia** Buccinoidea Rafinesque, 1815  
**Familia** Pisaniidae Gray, 1857  
**Género** *Bailya* M. Smith, 1944  
*Bailya parva* (C.B. Adams, 1850)

**Familia** Nassariidae Iredale, 1916 (1835)

**Subfamilia** Nassariinae Iredale, 1916 (1835)

**Género** *Nassarius* Duméril, 1805

*Nassarius acutus* (Say, 1822)

**Subclase** Neritimorpha Golikov & Starobogatov, 1975

**Orden** Cycloneritida Bouchet, 2017

**Superfamilia** Neritoidea Rafinesque, 1815

**Familia** Neritidae Rafinesque, 1815

**Subfamilia** Neritinae Poey, 1852

**Género** *Neritina* Lamarck, 1816

*Neritina virginea* (Linnaeus, 1758)

**Subclase** Caenogastropoda Cox, 1960

**Orden** Caenogastropoda Cox, 1959

**Superfamilia** Cerithioidea J. Fleming, 1822

**Familia** Potamididae H. Adams & A. Adams, 1854

**Género** *Cerithideopsis* Thiele, 1929

*Cerithideopsis scalariformis* (Say, 1825)

*Cerithideopsis costata* (da Costa, 1778)

*Bailya parva* (C.B. Adams, 1850)

### **Figura 17-A**

Distribución en el Golfo de México: desde Veracruz a Yucatán y Quintana Roo.

Hábitat: bajo rocas y guijarros, de aguas someras.

Ecología: epifaunales (García-Cubas y Reguero, 2004).

Dimensiones: conchas de 20 mm.



*Nassarius acutus* (Say, 1822)

**Figura 17-B**

Distribución en el Golfo de México: por todas las costas del Golfo hasta Yucatán.

Hábitat: aguas someras y salobres de litoral.

Ecología: epifaunales (García-Cubas y Reguero, 2004).

Dimensiones: caparazones de hasta 15 mm.

*Neritina virginea* (Linnaeus, 1758)

**Figura 17-C**

Distribución en el Golfo de México: costa oriental de México.

Hábitat: lagunas costeras y estuarios, entre la vegetación sumergidos o reptando sobre sustratos lodosos.

Ecología: epifaunales (García-Cubas y Reguero, 2004).

Dimensiones: conchas entre 14 y 16 mm.

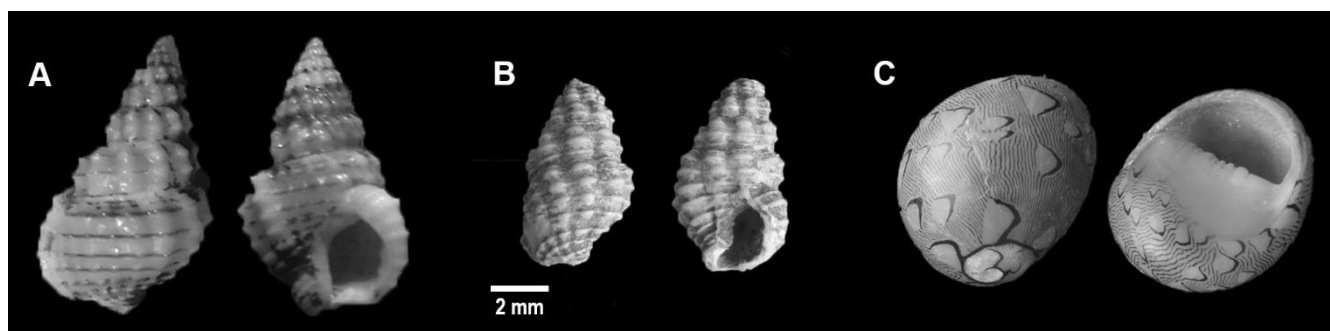


Figura 17. Especies de gasterópodos epifaunales: A. *Bailya parva* (C.B. Adams, 1850), B. *Nassarius acutus* (Say, 1822), C. *Neritina virgínea* (Linnaeus, 1758). Escala 2 mm.

*Cerithideopsis scalariformis* (Say, 1825)

**Figura 18-A**

Distribución en el Golfo de México: registrada en Yucatán.

Hábitat: sustratos fangosos, característicos de zona de manglar.

Ecología: infaunales (García-Cubas y Reguero, 2004).

Dimensiones: entre 20 y 30 mm.

*Cerithideopsis costata* (da Costa, 1778)

**Figura 18-B**

Distribución en el Golfo de México: desde Tamaulipas hasta Yucatán y Quintana Roo.

Hábitat: fondos fangosos de aguas marinas someras y en lagunas costeras.

Ecología: infaunales (García-Cubas y Reguero, 2004).

Dimensiones: conchas de entre 12 y 15 mm.

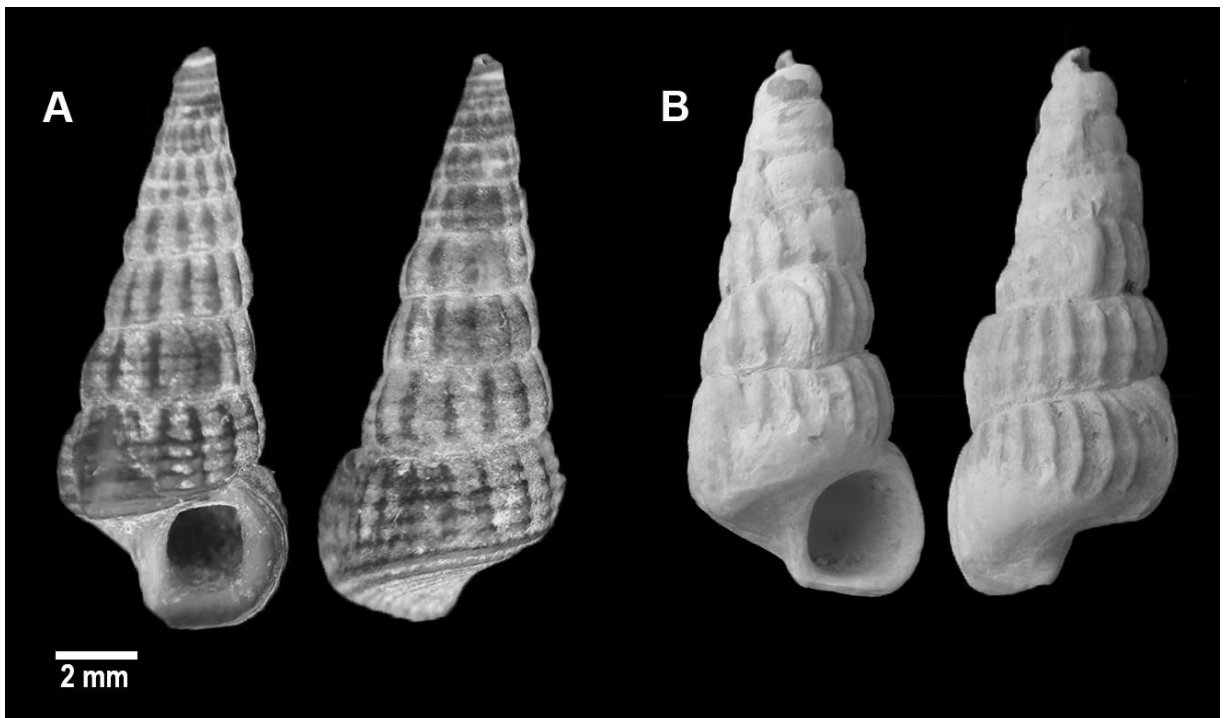
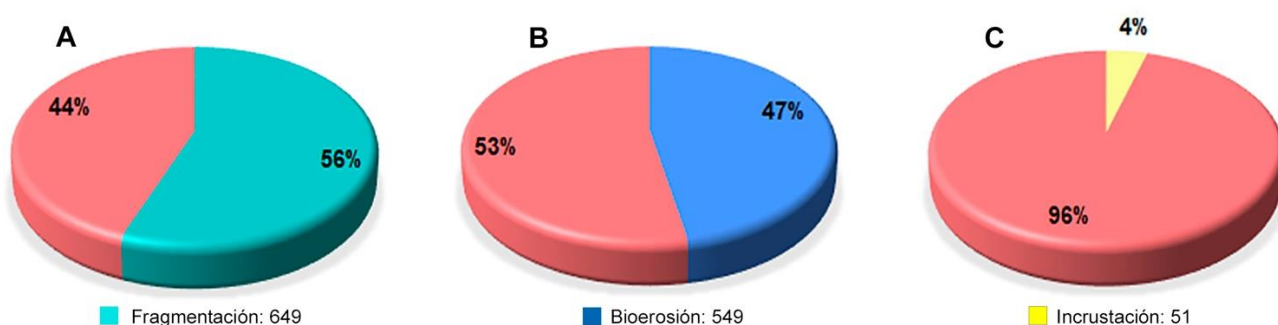


Figura 18. Especies de gasterópodos infaunales: A. *Cerithideopsis scalariformis* (Say, 1825), B. *Cerithideopsis costata* (da Costa, 1778). Escala 2 mm.

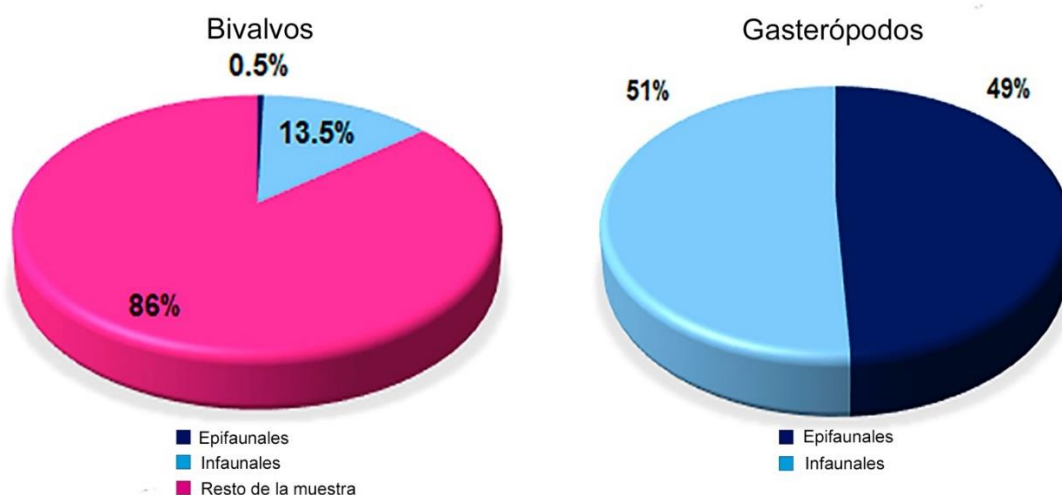
## Análisis de atributos tafonómicos

De los 1,165 ejemplares, 649 presentaban algún grado de fragmentación, 549 bioerosión y 51 algún incrustante (Gráfica 2). En particular para bivalvos, en 576 ejemplares se observó fragmentación, en 466 marcas de bioerosión y en 50 incrustantes; por otra parte, en gasterópodos, 73 estaban fragmentados, 83 bioerosionados y 1 tenía marcas de incrustación.



Gráfica 2. Total de ejemplares de la muestra estudiada para los atributos de: A. Fragmentación, B. Bioerosión y C. Incrustación.

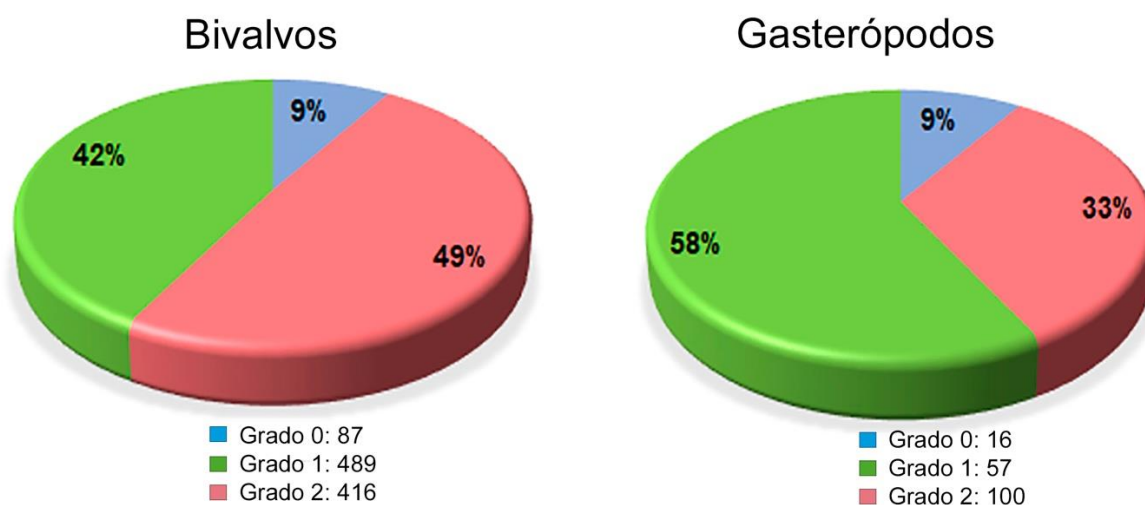
En el caso de los organismos infaunales y epifaunales, se pudieron identificar taxonómicamente 139 ejemplares, mientras que el resto (853) por el alto grado de abrasión y/o disolución no fueron identificados. De los organismos con taxonomía, se observó que 5 ejemplares pertenecían a la zona epifaunal y 134 a la infaunal. Para gasterópodos todos fueron identificados taxonómicamente, 88 eran infaunales y 85 epifaunales (Gráfica 3).



Gráfica 3. Total de ejemplares por cada clase de moluscos de acuerdo a su hábito de vida: epifaunales, infaunales, y en el caso de bivalvos aquellos que no fueron identificados taxonómicamente.

## Fragmentación

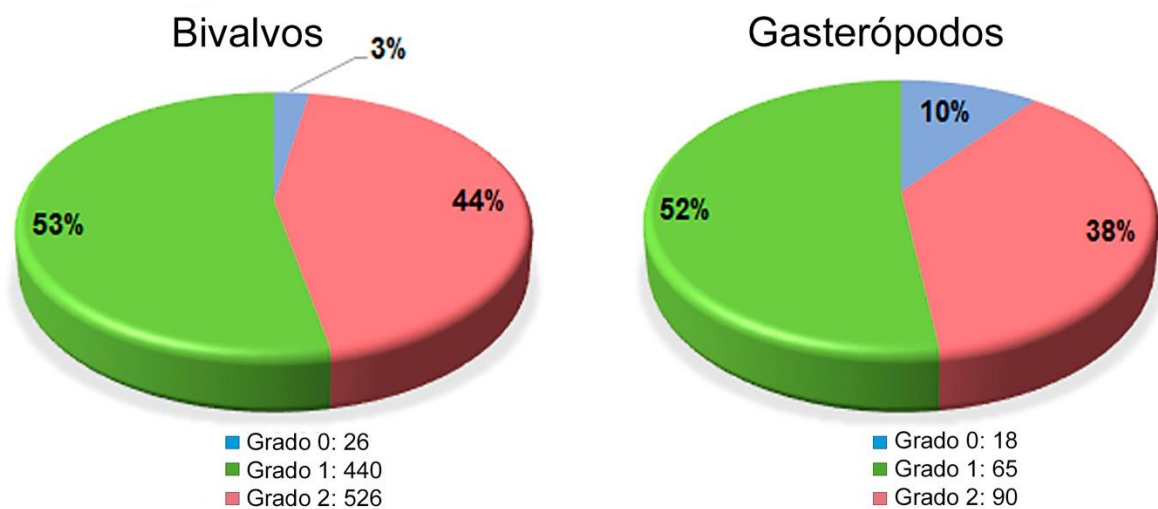
La fragmentación en bivalvos se registró en grado 2 (ausencia del atributo) para 416 ejemplares, para el grado 1 (presencia moderada) 489 ejemplares, siendo este el de más abundancia, y para el grado 0 (presencia del atributo) se observaron 87 muestras. En gasterópodos 16 fueron de grado 2, 57 de grado 1 y finalmente 100 pertenecientes al grado 0 (Gráfica 4).



Gráfica 4. Porcentajes de bivalvos y gasterópodos de acuerdo con cada grado tafonómico para el atributo de fragmentación.

## Bioerosión

La bioerosión en bivalvos se observó en grado 0 en 26 ejemplares, grado 1 en 440 y grado 2 en 526; para gasterópodos el grado 0 se encontró en 18, grado 1 en 65 y grado 2 en 90 individuos (Gráfica 5). En este atributo se identificaron 3 tipos de perforaciones correspondientes a los icnogéneros *Entobia* Bronn, 1837; *Meandropolydora* Voigt, 1965 y *Oichnus* Bromley, 1981, los cuales podían estar presentes de manera única o bien presentar dos tipos de perforación en un solo individuo (Tabla 2).



Gráfica 5. Cantidad total y porcentaje de bivalvos y gasterópodos de acuerdo con cada grado tafonómico para el atributo de bioerosión.

Tabla 2. Bioerosionadores en bivalvos y gasterópodos. Cantidad de organismos que presentan este atributo de acuerdo con su grado tafonómico.

TIPO DE BIOEROSIONADOR	BIVALVOS			GASTERÓPODOS		
	POBRE (Grado 2)	REGULAR (Grado 1)	BUENO (Grado 0)	POBRE (Grado 2)	REGULAR (Grado 1)	BUENO (Grado 0)
<i>Entobia</i>	-	181	17	-	28	12
<i>Meandropolydora</i>	-	83	-	-	7	-
<i>Oichnus</i>	-	109	1	-	18	-
<i>Entobia/Meandropolydora</i>	-	29	5	-	-	2
<i>Entobia/Oichnus</i>	-	35	3	-	1	-
<i>Meandropolydora/Oichnus</i>	-	2	-	-	11	4
<i>Entobia/Meandropolydora/ Oichnus</i>	-	1	-	-	-	-

## Iconología sistemática de bioerosionadores

**Clasificación etológica:** Domichnia (Seilacher, 1964).

Domichnia incluye estructuras de habitación permanentes producidas por organismos sésiles o semi-sésiles, alimentadores de suspensión, carnívoros y saprófagos. Las huellas son generalmente galerías simples o ramificadas, muchas de ellas en forma de U, que cortan los planos de estratificación, estos organismos buscan protección en el sustrato (Charó *et al.*, 2017).

Los organismos responsables de estos rastros en este trabajo están representados por *Entobia* y *Maeandropolydora*.

**Iconogénero** *Entobia* Bronn, 1837

**Iconoespecie tipo** *Entobia cretacea* Portlock, 1843

**Diagnosis:** Galerías cilíndricas paralelas al sustrato, compuestas por cámaras interconectadas, con perforaciones conectadas en forma de red que llegan a la superficie de las valvas. Son producidas por esponjas silíceas (Bromley y D'Alessandro, 1984). Estas perforaciones pueden involucrar diferentes terminologías de acuerdo con su ontogenia, Bromley y D'Alessandro, 1984, distinguieron 5 fases de crecimiento en donde los principales componentes que distinguen a *Entobia* se esquematizan en la Figura 19 (Ortiz-Valdés, 2013; El-Sorogy, 2015).

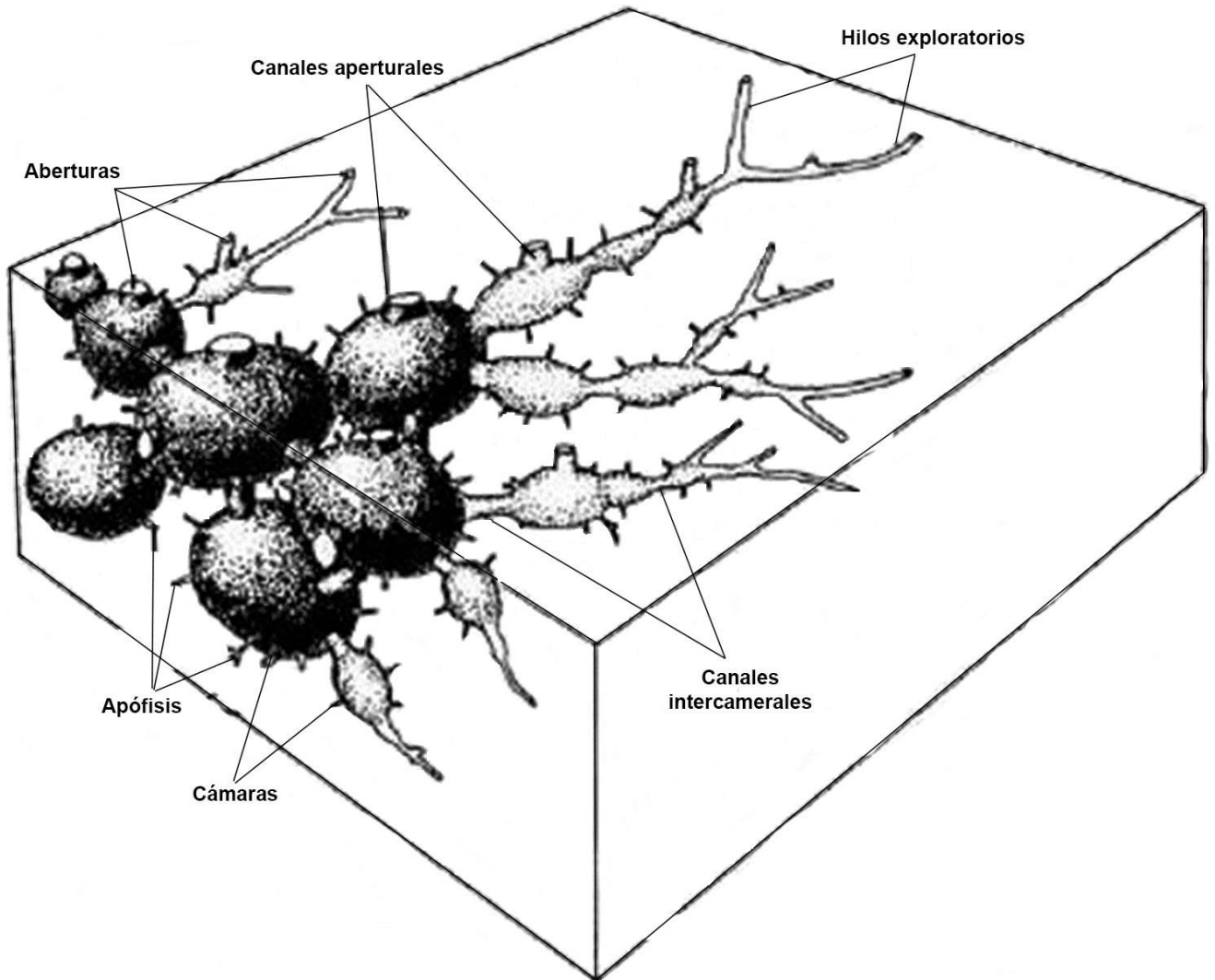


Figura 19. Tomada de Bromley y D'Alessandro, 1984 en Ortiz-Valdés, 2013. Esquema de perforaciones de clónidos donde se muestran las fases de crecimiento.

En muchos bivalvos la cobertura se muestra principalmente en la parte dorsal de la valva, mientras que en gasterópodos se pueden observar en la última vuelta (Charó *et al.*, 2017).

*Entobia* isp.

**Figura 20**

Sinonimias.

1822 Cuerpos parasitarios, Mantell, p. 218, Lámina 27, Fig. 7.

1837 *Entobia* Bronn, Lám. 34, Figura 12.

2008 *Entobia* Bronn, Santos y Mayoral, p 54, Figura 7 (6).

2011 *Entobia* Bronn, Lopes, p. 98, Figura 5 (c) y (f).

2017 *Entobia* Bronn, Charó *et al.*, p. 1219, Figura 3 (a) y (b).

**Descripción:** La mayoría de las perforaciones en los organismos estudiados eran pequeñas, redondeadas y muy espaciadas para conectar las cámaras esto se puede observar gracias a la toma de rayos X (Figura 20-E, F, G), en algunos otros las perforaciones eran muy marcadas e incluso perdían la forma al provocar la fragmentación de las conchas. La profundidad de penetración no excedió los tres milímetros y las aberturas siempre tenían aproximadamente un milímetro de diámetro. Se pudo observar que este tipo de perforación estaba presente en mayor abundancia en los ejemplares del grupo de bivalvos, esto tal vez debido a que presentaban más superficie de la concha para poder llevar a cabo su colonización en los organismos.

Dentro del total de los organismos estudiados es el principal tipo de bioerosionador que se observa.

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

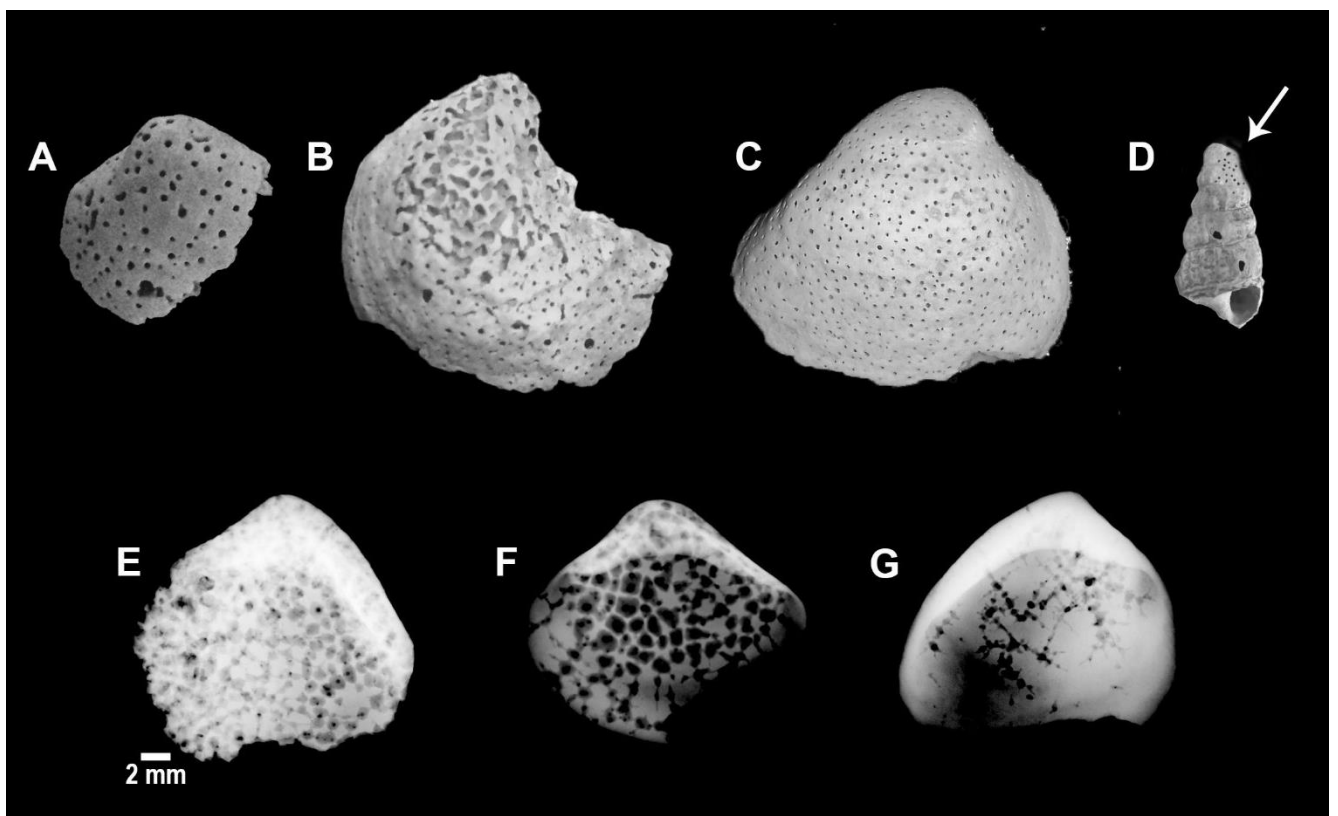


Figura 20. Ejemplares de moluscos donde se observa la presencia del icnogénero *Entobia* isp. A, B, C. Vista dorsal de bivalvos con perforaciones en toda la superficie de la concha. D. Perforaciones en la parte apical de gasterópodo. E, F, G. Rayos X a ejemplares de bivalvos donde se muestran las diferentes formas de perforación y canales intercamerales provocadas por *Entobia* isp. Escala 2 mm.



**Ichnogénero** *Meandropolydora*, Voigt, 1965

**Ichnoespecie tipo:** *Meandropolydora sulcans* Voigt, 1965.

**Diagnosís:** Se presentan en forma de galerías cilíndricas largas y anchas que son excavadas de forma paralela a la superficie de la concha con bifurcaciones dicotómicas. Generalmente son realizadas por la excavación de anélidos poliquetos, de la Familia Spionidae. En el caso de esta ichnoespecie se observan perforaciones cilíndricas, con diámetros uniformes y formas helicoidales o plano-espírales (Bromley y D'Alessando, 1983; Lopes, 2011; Charó *et al.*, 2017).

En bivalvos se puede observar en la parte central o del umbo, en gasterópodos se presenta en la zona de la última vuelta (Charó *et al.*, 2017).

*Meandropolydora* isp.

#### **Figura 21**

Sinonimias.

2011 *Meandropolydora* Voigt, Lopes, p. 101, Figura 8 (b).

2017 *Meandropolydora* Voigt, Charó *et al.*, p. 1221, Figura 4 (d).

**Descripción:** Este ichnogénero fue el de menos presencia dentro de la muestra estudiada, pero se encuentra en ambos grupos de moluscos. Sólo se observaron en la parte superficial de los individuos, presentando un diámetro más amplio en el inicio de la perforación haciéndose más pequeño hacia la parte media y final. En gasterópodos se observa hacia la parte apical de la concha de formas alargadas de poco menos de un milímetro de profundidad (Figura 21).

**Tamaño:** De pocos milímetros de profundidad.

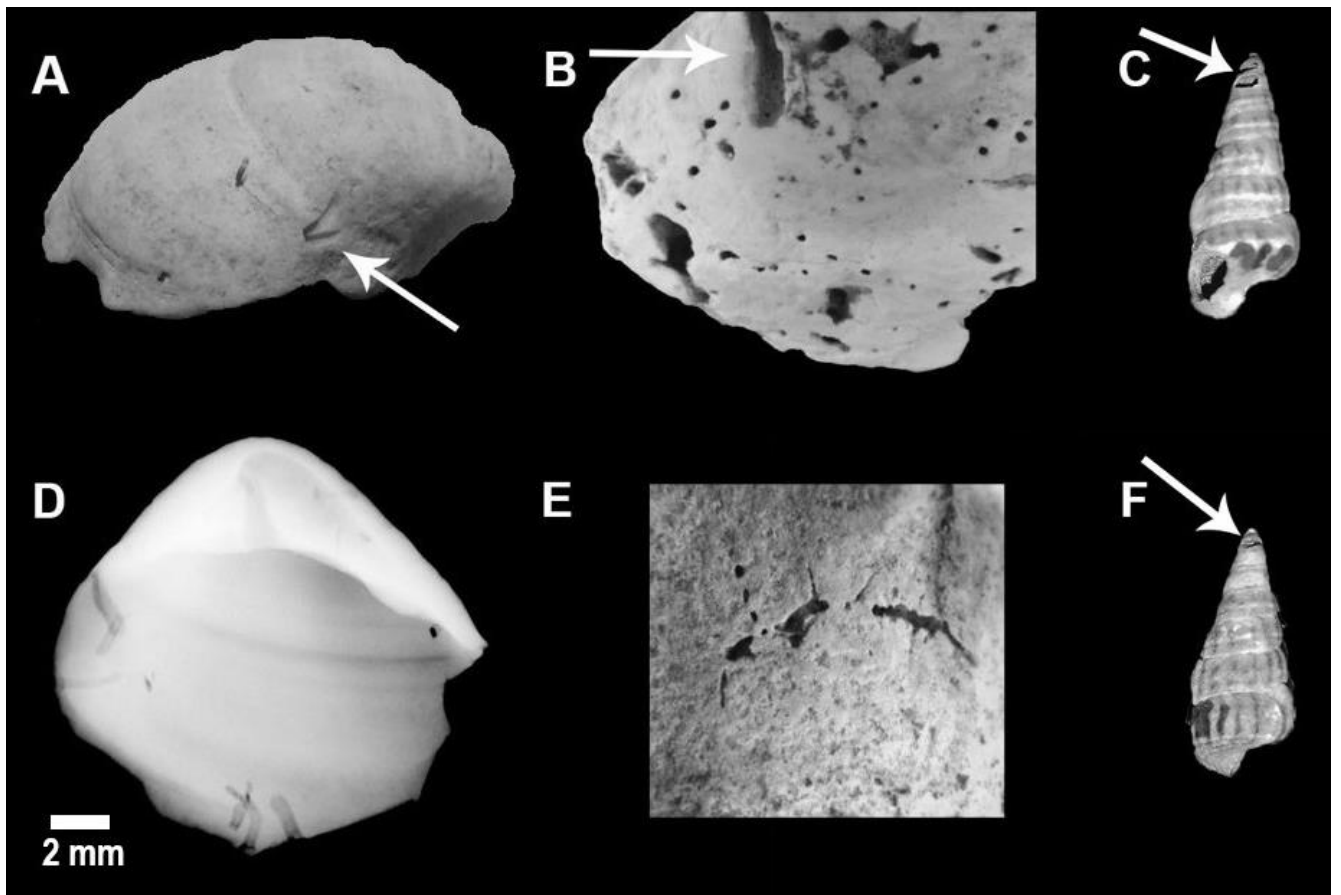


Figura 21. Ejemplares de moluscos donde se observa la presencia del icnogénero *Meandropolydora* isp. A, B, E. Bivalvos con perforaciones en la parte dorsal de la concha. C, F. Gasterópodos con perforaciones de este icnogénero. D. Rayos X a ejemplar de bivalvos donde se muestra la forma que produce este organismo. Escala 2 mm.

**Clasificación etológica:** Praedignia (Seilacher, 1964).

Praedignia se caracteriza por la evidencia de diferentes organismos depredadores. Se presentan como agujeros solitarios y algunas veces aparecen como perforaciones incompletas (Charó *et al.*, 2017).

**ICNOGÉNERO** *Oichnus* Bromley, 1981

**ICNOESPECIE TIPO** *Oichnus simplex* Bromley, 1981.

**Diagnosis:** perforaciones circulares, subcirculares u ovales perpendiculares al sustrato de origen biogénico, están hechas principalmente por moluscos. Pueden penetrar totalmente el sustrato o formar depresiones someras. En bivalvos se encuentran principalmente en las áreas umbonal, central y muscular, y en los gasterópodos, en el último verticilo. Este icnogénero está representado por tres icnospecies, *Oichnus paraboloides*, *Oichnus simplex* y *Oichnus isp* (Mayoral, 1987; Charó *et al.*, 2017).

*Oichnus simplex* Bromley, 1981.

### **Figura 22-A, B**

Sinonimias.

1987 *Oichnus simplex* Bromley, Mayoral, p. 53, Lámina 1, Fig. 23, 26, 27, 28 y 29.

2013 *Oichnus simplex* Bromley, Ortiz-Valdés, p. 23, Figura 9.

2017 *Oichnus simplex* Bromley, Charó *et al.*, p. 1224, Figura 8 (c).

2018 *Oichnus simplex* Bromley, Gómez-Espinosa *et al.*, p. 8, Figura 2 (a, b).

**Diagnosis:** Este tipo de perforación se ha atribuido generalmente a la acción depredadora de gasterópodos de la Familia Muricidae y Naticidae, sin embargo, no es exclusiva de ellos (Mayoral, 1987; Carrasco, 2003). Se observa en perforaciones solitarias de forma circular, subcircular, ovalada o romboidal de origen biogénico en sustratos duros. Las perforaciones penetran totalmente el sustrato (Nielsen *et al.*, 2003; Ortiz-Valdés, 2013).

**Descripción:** Es el segundo tipo de bioerosión en abundancia dentro de la muestra, se observan de manera esporádica en ejemplares de ambos grupos siendo más representativos en bivalvos, esta se presenta en las regiones del umbo para bivalvos y en la región de la última vuelta para gasterópodos, sin embargo en este caso se llegaron a observar 2 ejemplares con perforaciones de esta icnoespecie en la zona apical (Figura 22 A, B).

**Tamaño:** Puede abarcar desde milímetro hasta alcanzar en raras ocasiones el centímetro.

*Oichnus isp.*  
**Figura 22-C, D**

Sinonimias.

1987 *Oichnus isp.*, Mayoral, p. 53, Lámina. 1, Fig. 30.

2013 *Oichnus isp.*, Ortiz-Valdés, p. 25, Figura 11.

**Descripción:** Dentro de los organismos bioerosionados por *Oichnus isp* se encuentra en menor abundancia, como perforaciones alargadas. Se observan más abundantes en gasterópodos que en bivalvos (Figura 22 C, D).

**Tamaño:** la perforación suele ser más pequeña que el de *O. simplex*.

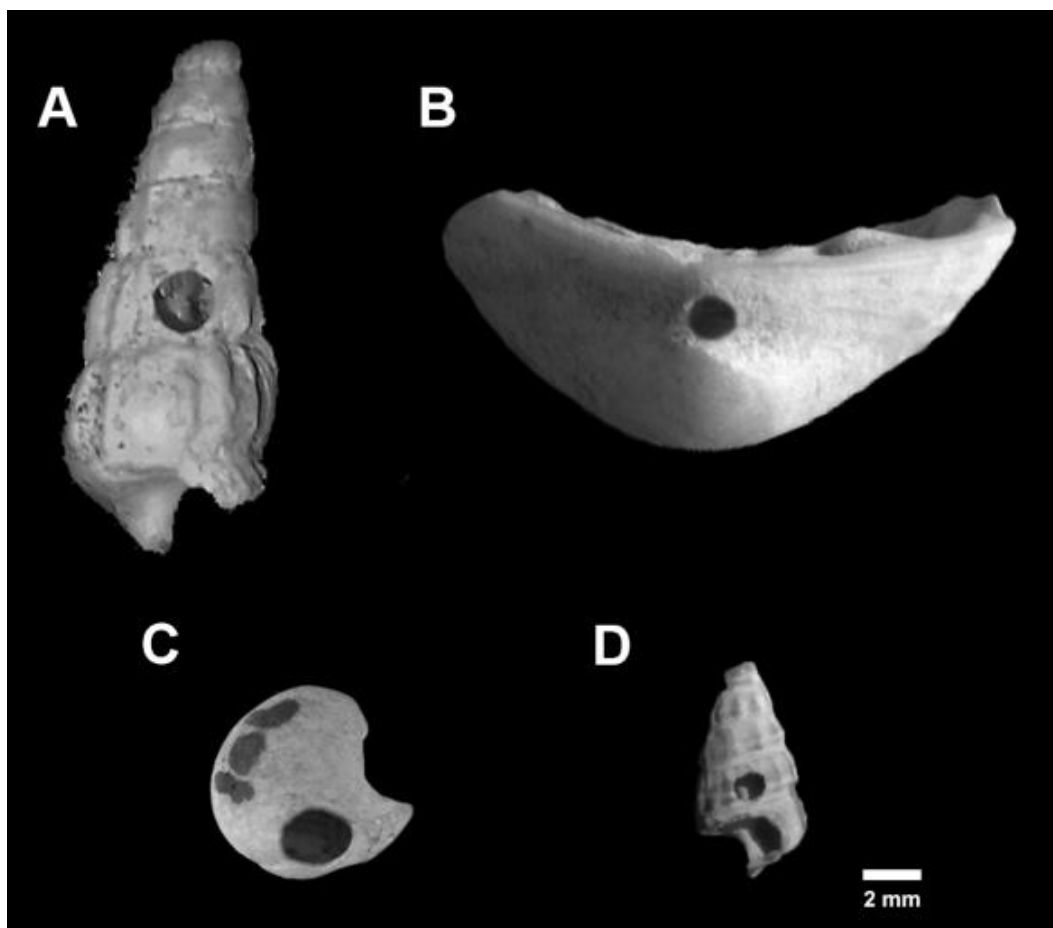
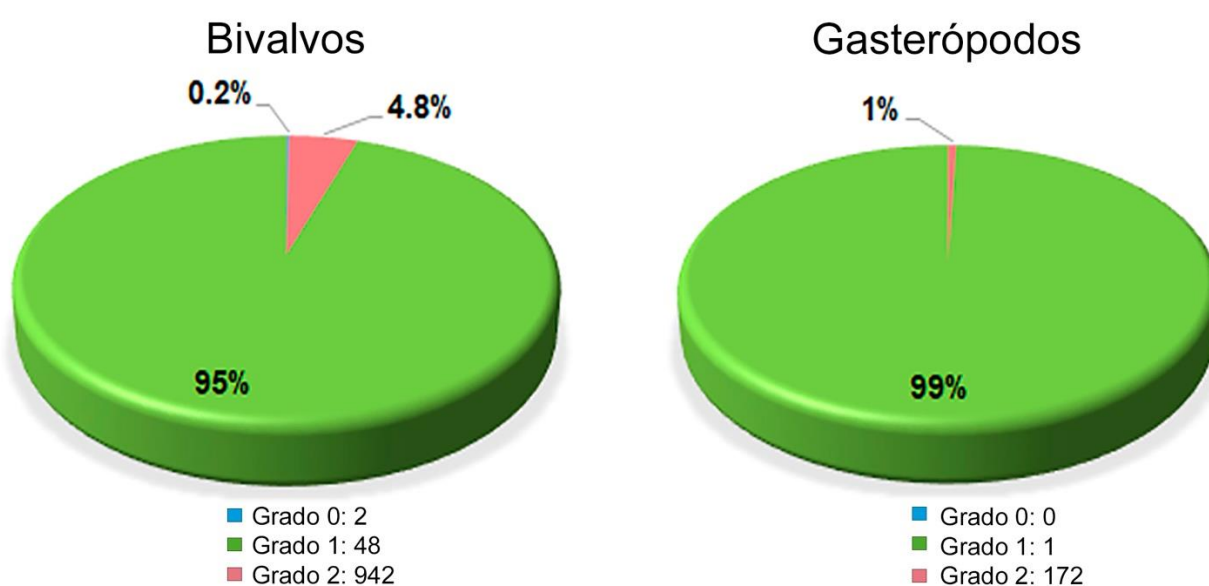


Figura 22. Ejemplares de moluscos donde se observa la presencia del icnogénero *Oichnus isp.* A. *Oichnus simplex* en gasterópodos; B. *Oichnus simplex* en la región del umbo en bivalvo, D. *Oichnus isp.* en gasterópodos, estas formas tienden a ser más irregulares. Escala 2 mm.

## Incrustación

Para el atributo de incrustación, se identificaron en bivalvos, 2 ejemplares para grado 2, 48 para grado 1 y 942 para grado 0; para gasterópodos sólo un ejemplar presentó incrustantes en grado 1 y el resto no presentaron esta característica (Gráfica 6). Se identificaron tubos calcáreos de poliquetos serpúlidos, briozoos y balanos de esqueleto calcáreo (Tabla 3). Siendo los de mayor abundancia los tubos de poliquetos serpúlidos.

Los serpúlidos, balanos y briozoos se encuentran principalmente en la parte ventral de las valvas.



Gráfica 6. Porcentaje de bivalvos y gasterópodos de acuerdo con cada grado tafonómico para el atributo de incrustación.

Tabla 3. Cantidad de organismos que presentan incrustación de acuerdo con su grado tafonómico.

TIPO DE INCRUSTADOR	BIVALVOS			GASTERÓPODOS		
	POBRE (Grado 2)	REGULAR (Grado 1)	BUENO (Grado 0)	POBRE (Grado 2)	REGULAR (Grado 1)	BUENO (Grado 0)
Balanos	-	1	-	-	-	-
Briozoos	-	3	-	-	-	-
Serpúlidos	-	43	1	-	1	-
Balanos/Briozoos	-	-	1	-	-	-
Serpúlidos/Briozoos	-	1	-	-	-	-

## Identificación de incrustantes

**PHYLUM ANNELIDA** Lamarck, 1809

**CLASE POLYCHAETA** Grube, 1850

**Subclase** Sedentaria Lamarck, 1818

**Infraclase** Canalipalpata Rouse y Fauchald, 1997 non Linnaean

**Orden** Sabellida Levinsen, 1883

**Familia** Serpulidae Rafinesque, 1815

**Género indeterminado**

**Figura 23**

**Diagnosis:** Se han clasificado de acuerdo con los morfotipos del caparazón (Parsch, 1956). Siempre que sea posible, estos morfotipos se han atribuido a especies verdaderas usando. Los serpúlidos (Ordovícico-Holoceno) como *Serpula* y *Spirorbis*, viven sobre las conchas de otros organismos, a veces en grandes cantidades, sus tubos pueden llegar a enrollarse en espiral, como la morfología de los gasterópodos, sin embargo, se distinguen de estos, ya que sus tubos poseen solo dos capas estructurales y la interna nunca es nacarada (Lazo *et al.*, 2007)

**Descripción:** este tipo de incrustante se observa en pocos ejemplares, en los bivalvos se muestran tanto en la parte ventral como en la parte dorsal de las conchas, en algunos casos se observan partes diluidas por probables efectos químicos del ambiente (Figura 23-A, B, D). En el caso de los gasterópodos también se observan, en estos ejemplares se pueden encontrar algunos rastros de presencia de ellos sobre las conchas ya que probablemente se diluyeron o se despegaron de su hospedador (Figura 23-C).

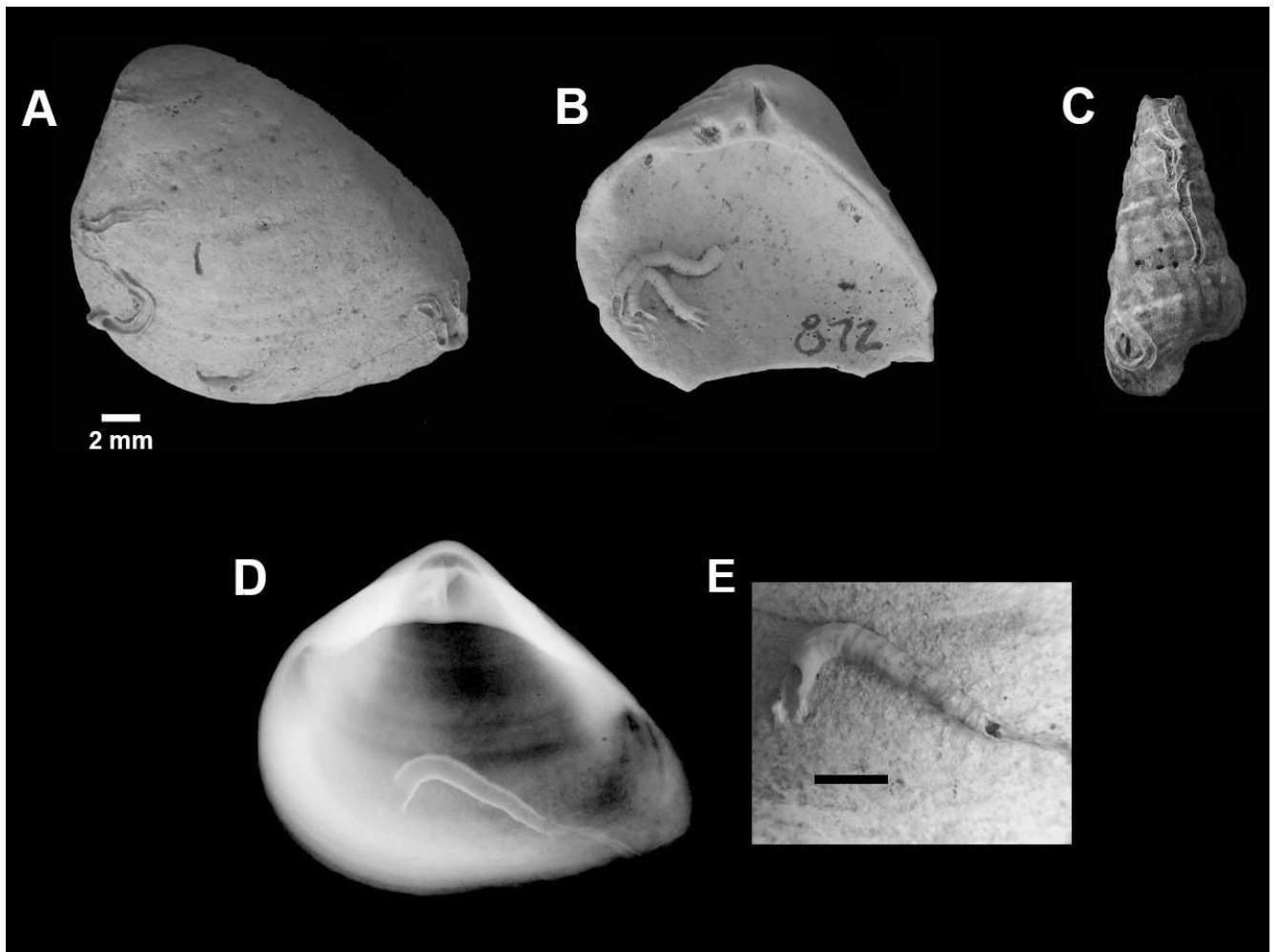


Figura 23. Conchas de moluscos con epibiontes del tipo Serpúlido. A, B. Conchas de bivalvos en vista dorsal y ventral respectivamente con serpúlidos. C. Gasterópodo con marcas de serpúlidos en toda la región de la concha. D. Rayos X (izquierda) donde se observa el interior de los tubos calcáreos. E. Tubo calcáreo tomado en el microscopio (derecha). Escala 2 mm.

**PHYLUM BRYOZOA** Nitsche, 1869

**CLASE GYMNOLAEMATA** Allman, 1856

**Orden Cheilostomatida** Busk, 1852

**Familia indeterminada**

**Figura 24**

**Diagnosis:** Estos organismos preferencialmente incrustan la parte inferior de las conchas, como una protección contra el sedimento, prefieren los sustratos lisos (Thompson, 1977). Las diversas formas de crecimiento de los briozoos son una expresión

de su adaptación morfológica a diferentes niveles de energía y de su diferente tolerancia a las partículas de sedimentos en suspensión. Estos se encuentran dentro de tres clases: Phylactolaemata (formados por un solo tipo de zooloide, de origen dulceacuícola), Stenolaemata (de zooides polimorfos de hábitats marinos) y Gymnolaemata (zooides cilíndricos o cuadrangulares) (López y Sabattini, 2007). Los tipos membraniformes son indicadores muy buenos de tasas muy bajas de sedimentación neta, el tipo petraliforme, no tolera las condiciones de alta energía. El último taxón aparentemente prefiere condiciones de energía muy bajas (Feige y Fürsich, 1991).

Las especies de Briozoos se diferencian principalmente por sus características esqueléticas, incluidas espinas, estructuras superficiales, tamaño y forma de los poros. La identificación de especies en algunos taxa puede ser difícil, particularmente de especímenes dañados (López y Sabattini, 2007).

**Descripción:** Dentro de la muestra estudiada, se encuentran presentes en 4 ejemplares del total neto de la muestra, todos incrustados sobre ejemplares del grupo de bivalvos, estos se muestran en la parte ventral de la concha. Dos de estas muestras se observa que este grupo se incrustó por encima de otro grupo de organismos incrustantes, serpúlidos y balanos (Figura 24-A), los otros dos ejemplares se encuentran como colonia solitaria en la parte del umbo de la región ventral (Figura 24-B, C).



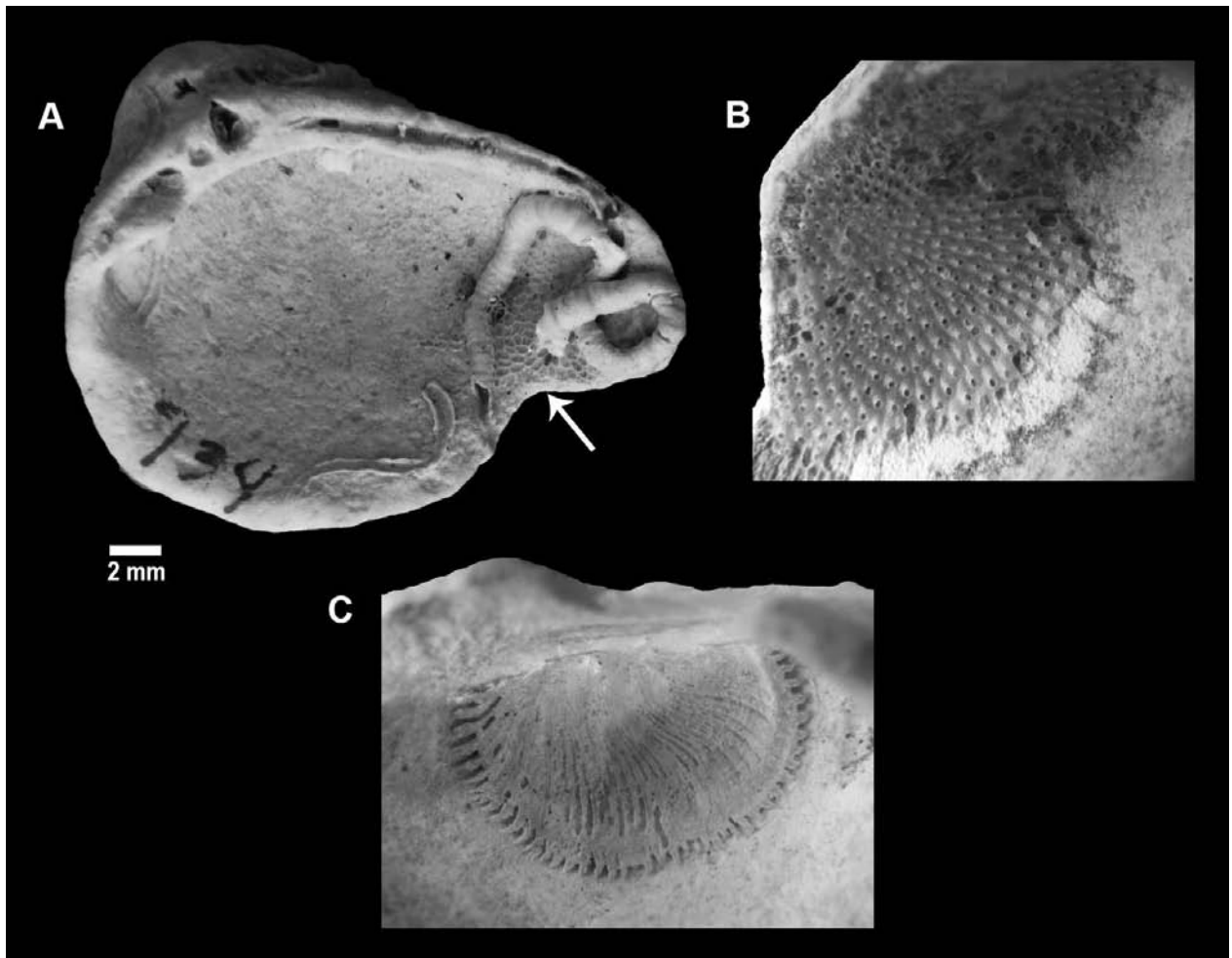


Figura 24. Conchas de moluscos con epibiontes Briozoos. A. Colonia de Briozoos sobre tubos de serpúlidos, parte ventral de la concha de bivalvo. B, C. Colonia de Briozoos en la parte ventral de la concha. Escala 2 mm.

**PHYLUM ARTHROPOD** Avon Siebold, 1848

**Subphylum** Crustacea Brünnich, 1772

**Superclase** Multicrustacea Regier, Shultz, Zwick, Hussey, Ball, Wetzer, Martin & Cunningham, 2010

**Clase** Hexanauplia Oakley, T.H., Wolfe J.M., Lindgren A.R. y Zaharoff A.K., 2013

**Subclase** Thecostraca Gruvel, 1905

**Infraclase** Cirripedia Burmeister, 1834

**Superorden** Thoracica Darwin, 1854

**Orden** Sessilia Lamarck, 1818

**Suborden** Balanomorpha Pilsbry, 1916

**Superfamilia** Balanoidea Leach, 1817

**Familia** Balanidae Leach, 1817

**Subfamilia** Amphibalaninae Pitombo, 2004

**Género** *Amphibalanus* Pitombo, 2004

**Especie indeterminada**

**Figura 25**

**Diagnosis:** Colonizan principalmente conchas de organismos móviles vivos, de esta manera están protegidos del entierro por los sedimentos (Feige y Fürsich, 1991). Presentan una concha con 6 placas lisas parietales con una hilera simple de tubos con o sin septa transversal, radios sólidos, diente transversal en el borde sutural con dentículos sólo en la parte inferior, sin hendiduras, base tubífera, tubos en una placa simple (Celis *et al.*, 2007).

**Descripción:** Este tipo de incrustante se presenta sólo en dos ejemplares del grupo de bivalvos, se encuentran en la parte ventral de las conchas en la región del umbo, debido a que les proporciona protección de las corrientes o agentes erosionadores. Incrustaron después de la muerte, esto se infiere de acuerdo con la región incrustada.



Figura 25. Conchas de moluscos con epibiontes del género *Amphibalanus* Pitombo, 2004. A. Balano solitario sobre concha de bivalvo en la región ventral. B. Balanos cubiertos por colonia de Briozoos en la región ventral de concha de bivalvo. Escala 2 mm.

## Análisis con tafogramas ternarios

El total de ejemplares por cada grado tafonómico para los diferentes atributos se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Total de organismos que presentan los atributos estudiados de acuerdo con su grado tafonómico.

TIPO DE ATRIBUTO TAFONÓMICO	BIVALVOS			GASTERÓPODOS		
	POBRE (Grado 2)	REGULAR (Grado 1)	BUENO (Grado 0)	POBRE (Grado 2)	REGULAR (Grado 1)	BUENO (Grado 0)
Fragmentación	416	489	87	100	57	16
Bioerosión	526	440	26	90	65	18
Incrustación	942	48	2	172	1	-

En la Tabla 5 se observan los atributos tafonómicos por cada hábito de vida de los ejemplares estudiados en ambos grupos.

Tabla 5. Total de ejemplares por atributos tafonómicos de acuerdo a su hábito de vida.

TIPO DE ATRIBUTO TAFONÓMICO	BIVALVOS			GASTERÓPODOS			
	POBRE (Grado 2)	REGULAR (Grado 1)	BUENO (Grado 0)	POBRE (Grado 2)	REGULAR (Grado 1)	BUENO (Grado 0)	
Fragmentación	3	2	-	46	36	3	EPIFAUNALES
Bioerosión	4	1	-	28	47	10	
Incrustación	5	-	-	84	1	-	
Fragmentación	53	81	-	54	21	13	INFAUNALES
Bioerosión	57	77	-	62	18	8	
Incrustación	120	13	1	88	-	-	

Del total de la muestra, para el atributo de fragmentación, 44% presentan un grado pobre, 47% grado regular y 9% grado bueno, dando como resultado un grado regular-bueno en donde el rompimiento de las conchas se da ya sea por efectos biológicos, mecánicos o químicos (Tafograma 1). En el caso particular de los bivalvos, se observa un 42% del

total de la muestra con grado pobre, 49% regular y 9% bueno, observando el mayor porcentaje de afección en este grupo; en gasterópodos el 58% presenta grado pobre, 33% regular y 9% bueno, siendo el grupo menos afectado por este atributo (Tafograma 2-A).

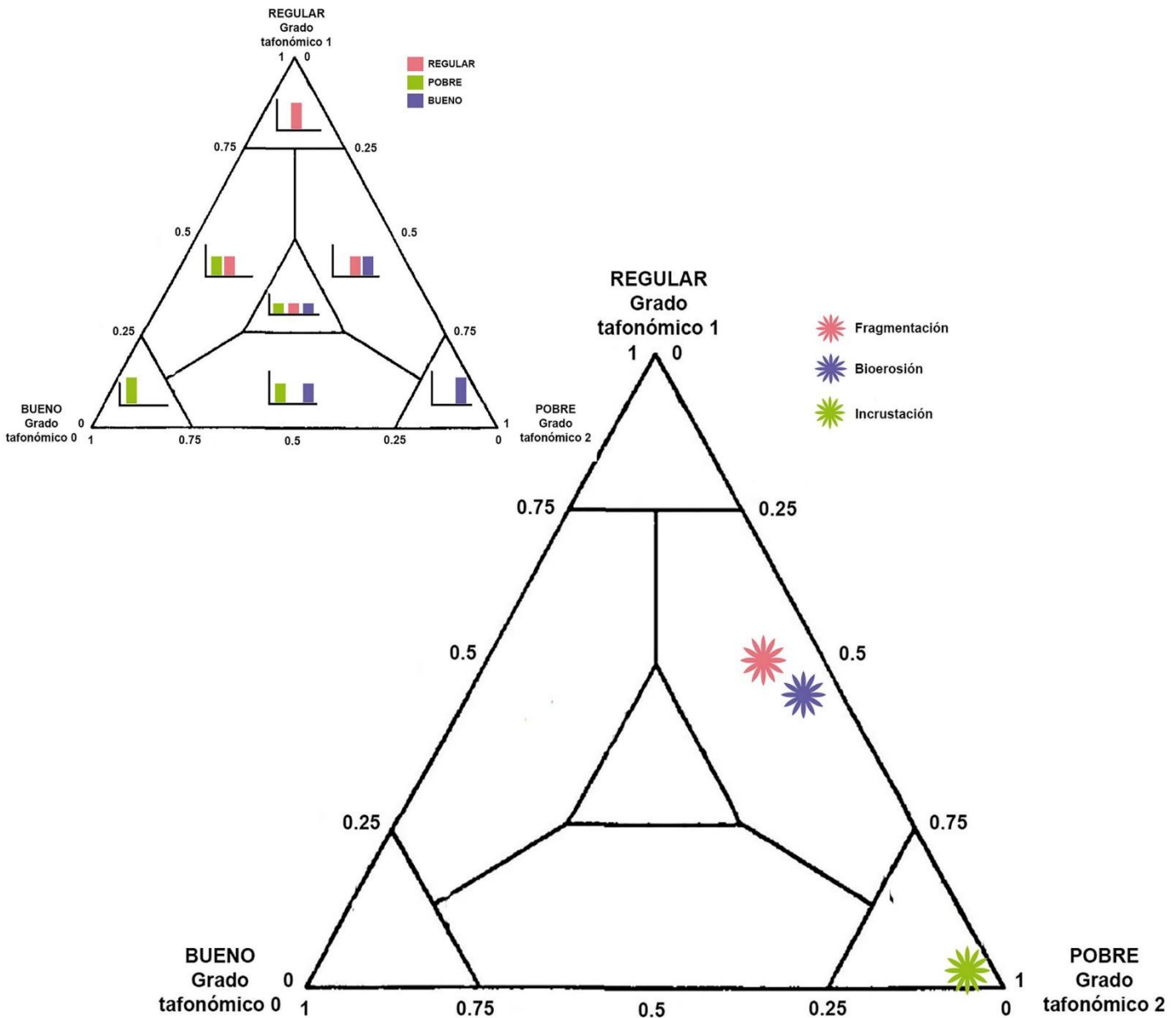
De acuerdo con el hábito de vida, se observó que del total de ejemplares epifaunales en bivalvos, el 60% tenían grado pobre y el 40% regular, mientras que en gasterópodos 54% eran grado pobre, 42% regular y 4% bueno. Para el grupo de organismos infaunales en bivalvos, 40% eran grado pobre y 60% regular, en gasterópodos el 61% eran grado pobre, 24% regular y 15% bueno. En el caso de bivalvos sin identificar el 42% tiene grado pobre, 48% es regular y 10% bueno (Tafograma 3-A).

La bioerosión está representada por un 53% con grado pobre, 43% regular y 4% bueno, dando un grado pobre-regular para este atributo, dado que los organismos sin presencia de bioerosionadores y con presencia están en proporciones casi idénticas (Tafograma 1). En bivalvos el 53% presenta este atributo con un grado pobre, el 44% es grado regular y el 3% grado bueno, siendo un resultado similar al de la muestra madre, ya que las proporciones de presencia y ausencia no son significativas para esta firma tafonómica; por otra parte, en gasterópodos el resultado es muy inequitativo ya que el 95% es grado pobre, 4.8% grado regular y 0.2% grado bueno (Tafograma 2-B).

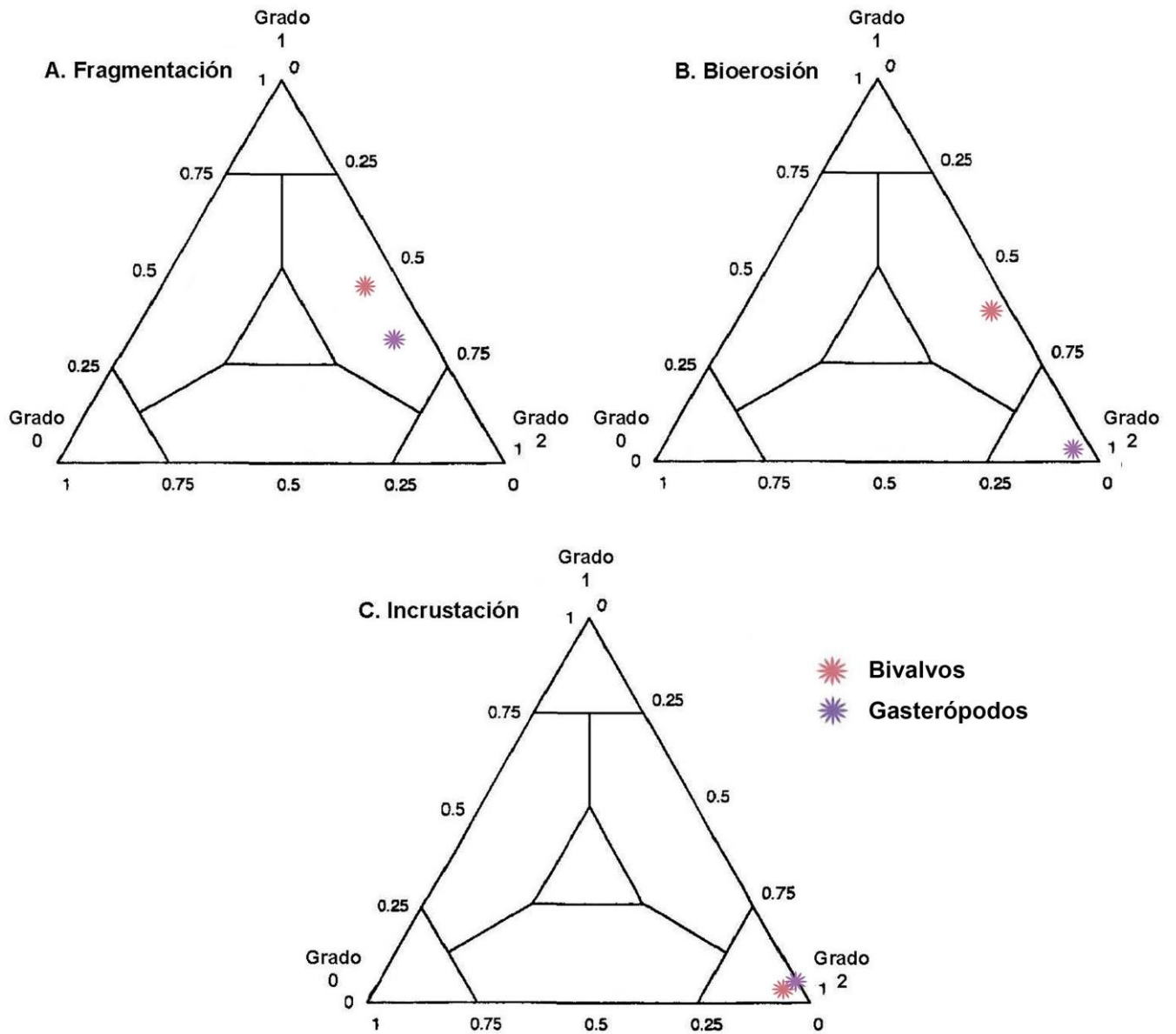
En un análisis de tafogramas ternarios de acuerdo con su hábitat, en bivalvos se observa que los de hábitos epifaunales tienen una bioerosión de grado pobre con un 80% y regular 20%, los infaunales poseen 43% grado pobre y 57% regular, los que no están identificados taxonómicamente tienen el 55% de su total con atributo pobre, 42% regular y 3% bueno. En los gasterópodos, los organismos epifaunales presentan 33% grado pobre, 55% regular y 12% bueno, mientras que los infaunales tienen 70.5% de los ejemplares en grado pobre, 20.5% en regular y 9% bueno (Tafograma 3-B).

Los incrustantes presentaron un 95.6% de grado pobre en el total de la muestra, 4.2% grado regular y 0.2% grado bueno, de los tres atributos estudiados este es el que presenta un menor porcentaje de representatividad, esto debido a diferentes factores tanto del ecosistema como de los taxa estudiados (Tafograma 1). Específicamente para bivalvos se observó que el 95% de los organismos tienen un grado pobre, 4.8% grado regular y 0.2% grado bueno; para gasterópodos el 99.4% del lote total presenta grado pobre, 0.6% regular y el grado bueno no es observable (Tafograma 2-C).

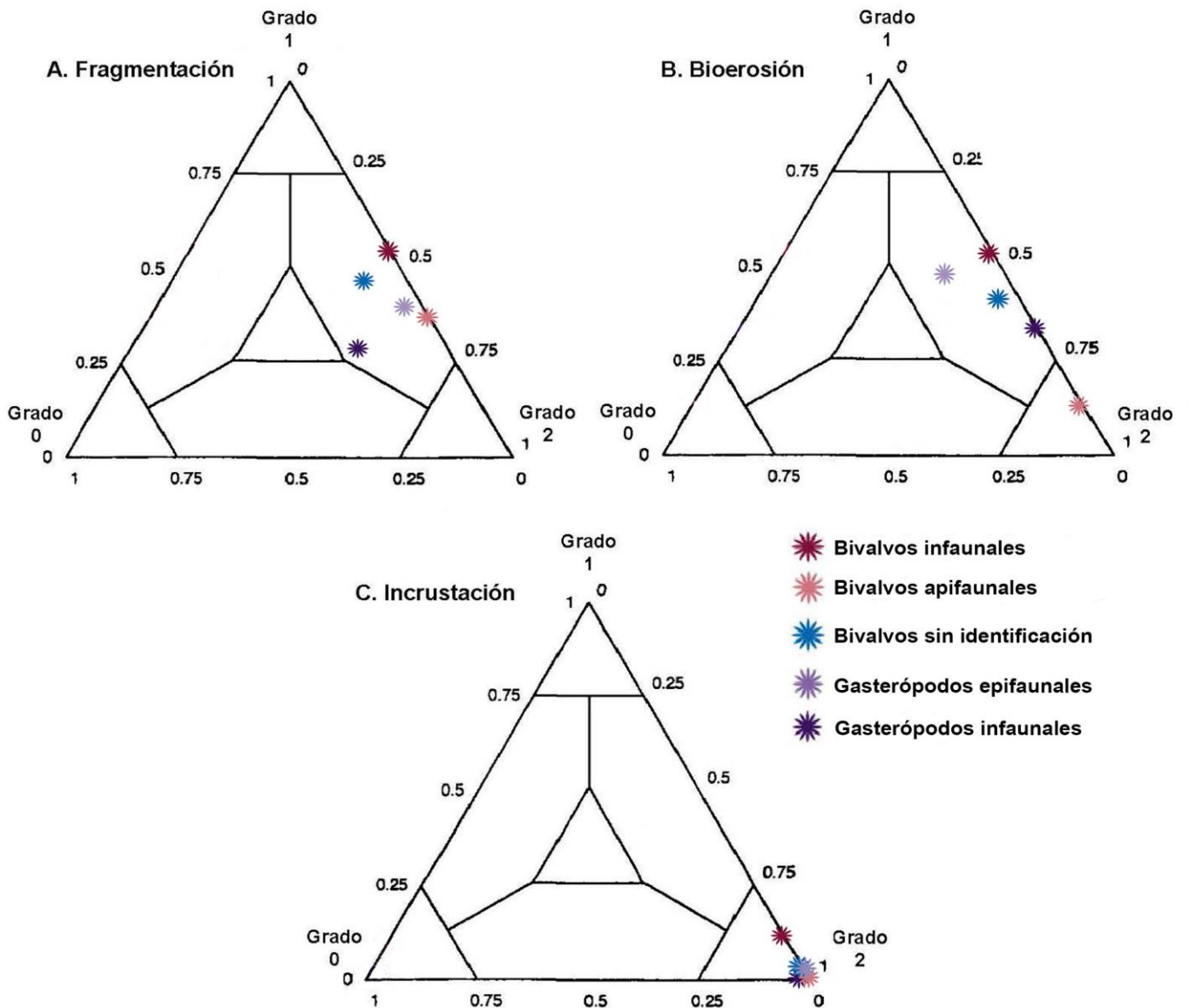
En el caso los incrustantes, en bivalvos epifaunales el 100% tiene grado pobre, esto es que ningún organismo está afectado por este atributo, mientras que los infaunales el 89.5% es grado pobre, el 9.7% regular y el 0.8% grado bueno. Para gasterópodos epifaunales el 99% es grado pobre y sólo el 1% grado regular, el 100% de los ejemplares infaunales se encuentran con grado pobre. Los bivalvos no identificados tienen 95% en grado pobre, 4.2% regular y 0.8% bueno (Tafograma 3-C).



Tafograma 1. Representación global de los atributos tafonómicos estudiados. De acuerdo con Kowalewski *et al.*, 1995, la fragmentación y bioerosión tienen un grado regular, mientras que la incrustación para toda la muestra es grado bueno.



Tafograma 2. Representación de los valores tafonómicos por atributo estudiado de cada grupo de moluscos. A. Fragmentación: bivalvos y gasterópodos con grado regular; B. Bioerosión: bivalvos grado regular y gasterópodos grado pobre; C. Incrustación: ambos grupos grado pobre.



Tafograma 3. Representación de los atributos por hábito de vida. A. Fragmentación ambos grupos y hábitos de vida con grado regular; B. Bioerosión: únicamente los bivalvos epifaunales registraron grado pobre, el resto poseen grado regular; C. Incrustación: todos presentan grado pobre.

## Comparación de los tafogramas ternarios

Analizando los resultados en tafogramas ternarios para bivalvos y gasterópodos, se pudo observar que la fragmentación y bioerosión es regular, esto es, de acuerdo con Kowalewski *et al.*, 1995, que un buen número de la muestra presenta estos atributos, sin embargo, si se encuentra presente en los otros dos grados; los incrustantes presentan un grado pobre, en contraste con los otros atributos un número más alto de ejemplares no presentan alguna afección por este tipo de característica tafonómica.

También se observó que las afecciones más significativas se presentan en el grupo de los bivalvos. Desde un enfoque a nivel de la columna de agua, los moluscos epifaunales muestran frecuencias altas de los atributos tafonómicos estudiados, mientras que los ejemplares pertenecientes a la zona infaunal muestran consistentemente niveles inferiores.

## Morfometría

En la Tabla 6, se muestran las medidas promedio de los parámetros tomados para ambos grupos de ejemplares. Se observó que en ambos grupos la mayor tasa de afectación tafonómica se encuentra en ejemplares de tallas grande o en estadios adultos, además para el caso de los gasterópodos hubo un mayor número de ejemplares con características tafonómicas en conchas de tipo cónico o bien más alargadas.

Tabla 6. Parámetros promedio de los ejemplares de los dos grupos de moluscos estudiados.

(\*) Promedio de toda la muestra medida.

Ubicación geográfica	Tipo de ambiente	Tipo de molusco	Parámetros del exoesqueleto				Total de la muestra		
			Tamaño (mm)*		Profundidad (mm)*	Espesor (mm)*	Peso (g)*	Número de ejemplares	Número total
			Largo	Ancho					
Laguna de Mandinga, Veracruz, México	Marino-Marginal	Bivalvos	14.98	17.09	5.71	1.02	772.4	300	992
		Gasterópodos	7.82	4.55	-	-	18.9	173	173



## Probabilidades de fosilización

En la tabla 7 se muestran las probabilidades calculadas de acuerdo a la fórmula de Pierre Simon-Laplace (1814), con la final de observar la que clase de moluscos o bien si alguno de estos ejemplares con alguna marca tafonómica podrá llegar al registro fósil. Se observó que la clase Bivalvia más probable de encontrar, con un 85%, ya que es más abundante en el sistema lagunas, la clase Gastropoda tiene un 15% de conservarse en el registro fósil.

Para el caso de los ejemplares con marcas tafonómicas, se observó que la probabilidad de observar una concha con fragmentación tiene un 56% lo cual es una limitante para la preservación de los ejemplares, por otra parte la probabilidad de que un ejemplar con bioerosión o incrustación llegue al registro fósil es del 47% y 4.3% respectivamente. Encontrar un ejemplar con la presencia de más de dos marcas tafonómicas tiene una probabilidad más baja, esto se puede observar en la siguiente tabla, esto debido a las que se encuentran expuestos a diferentes factores mecánicos y ambientales.

Tabla 7. Cálculo de probabilidades de acuerdo a Clase taxonómica y presencia de características tafonómicas.

Fórmula de probabilidad:			
$P(X) = \frac{\text{Número de casos favorables al caso } X}{\text{Número de casos posibles}}$			
Total de ejemplares de la muestra: 1165			
Probabilidad de que un representante de las clases de moluscos estudiados llegue al registro fósil			
Clase	Total de ejemplares	Probabilidad	Equivalente en %
Bivalvia	992	0.85	85%
Gastropoda	173	0.15	15%

Probabilidad de que un ejemplar de cualquiera de los dos grupos con uno o más atributos tafonómicos llegue a preservarse en el registro fósil

<b>Ejemplares con:</b>	Total de ejemplares	Probabilidad	Equivalente en %
Fragmentación	649	0.56	56%
Bioerosión	549	0.47	47%
Incrustación	51	0.043	4.30%
Fragmentación e incrustación	35	0.03	3%
Bioerosión y fragmentación	329	0.28	28%
Incrustación y bioerosión	38	0.032	3.20%
Presencia de 3 atributos	27	0.023	2.30%

## **IX. Discusión**

Los diferentes ambientes marinos modernos ofrecen información sobre los procesos geológicos en el pasado, así como las condiciones que afectaron a los organismos en su eventual enterramiento hasta convertirse en comunidades fósiles, sin embargo, el registro fósil en cuerpos de agua dulce como es el caso de la Laguna de Mandinga, suele tener una baja diversidad en comparación con el registro marino, en parte por el tipo de conservación de los organismos y la naturaleza efímera de los hábitats. Por esta razón los estudios actuotafonómicos en estas zonas son de relevancia para entender las condiciones extrínsecas e intrínsecas de estos tipos de ecosistemas en el pasado.

De acuerdo con Behrensmeyer y Kidwell, 1985, existen diferentes factores que regulan la abundancia y composición de los depósitos fosilíferos, como la susceptibilidad a la modificación y destrucción de los organismos, las condiciones tafonómicas expuestas en el ambiente y la escala de tiempo de acumulación. Este tipo de factores es claramente observable en ambientes actuales marino-marginales en donde se pueden hacer interpretaciones ecológicas de las especies, basándose en los factores que influyen en el transporte de los restos orgánicos.

Para poder realizar un enfoque actualista de una acumulación de restos de moluscos, como se presenta en este trabajo, es importante conocer las relaciones ambientales y geológicas como el tipo de sustrato, energía del sistema, salinidad, temperatura, tipo de corrientes, influencia de otros ecosistemas, vegetación y relaciones tróficas, ya que las comunidades de moluscos vivos están controladas por estos factores, además estas características nos ayudan a interpretar la presencia de atributos tafonómicos.

Uno de los problemas en las interpretaciones paleoambientales es determinar el modo de formación de los conjuntos fósiles, ya que solo proporcionan información sobre la comunidad original que generó su formación, es por esta razón que los estudios con los diferentes grados tafonómicos, sirven como indicadores de la cantidad de retrabajo en los organismos, así como del tiempo de permanencia en la interfaz agua-sedimento, la fragmentación, bioerosión e incrustación, son características empleadas para reconocer las condiciones bióticas y abióticas de los ambientes de depósito como es el caso de la Laguna de Mandinga en Veracruz.

Durante la formación de las tanatocenosis o conjuntos de muerte, las partes duras de los organismos están sujetas a los procesos de destrucción selectiva por agentes físicos,

químicos o biológicos (Kidwell y Bosence, 1991; Ávila-Serrano y Téllez-Duarte, 2000), en el caso de este estudio se pudo observar que el tipo de energía natural y la de interacciones antropogénicas, las interacciones de los organismos en la columna de agua y los efectos erosivos de origen biológico, toman un papel importante en la formación de los biotopos dentro de la Laguna.

### **Interpretación de la actividad tafonómica en la columna de agua**

Los moluscos son un componente muy importante en el registro fósil, por lo que han sido utilizados en diferentes estudios tafonómicos para entender los factores que afectan su representatividad en el tiempo geológico, es por esta razón que en este trabajo se presentan los principales factores que pueden alterar su composición y prevalencia en el proceso de enterramiento y posible fosilización.

El análisis de características ecológicas como el modo de vida también es útil para estudios tafonómicos (Gordillo *et al.*, 2014), por ejemplo, la epifauna incluye taxas que al morir normalmente se encuentran en la interfaz agua-sedimento o directamente sobre el sustrato, haciéndolos más propensos a los procesos tafonómicos que operan en esta zona, por otra parte en la infauna se encuentran los moluscos que viven completamente dentro de los sedimentos, y por lo tanto, al morir, normalmente los encontraríamos dentro de la columna sedimentaria, requiriendo la exhumación *post-mortem* para exponerse al agua que se encuentra encima, este es el caso de la Laguna de Mandinga, en la cual se observa que un número considerable de afectación está en organismos pertenecientes a la infauna, lo que hace pensar que los procesos de retrabajo en este lugar son constantes.

Otro factor importante para la presencia de caracteres tafonómicos es el tipo de energía ambiental, así como las propiedades físicas y mecánicas de los organismo o restos esqueléticos (como su tamaño, grosor, matriz orgánica, tipo de ornamentación y hábitos de vida), por ejemplo, en el presente estudio se observó que los gasterópodos mantienen casi intactas sus características intrínsecas y no hubo una pérdida de grosor en la mayoría de los ejemplares, mientras en el caso de los bivalvos, tenían un adelgazamiento de las conchas y pérdida de las ornamentaciones, esto debido a una permanencia continua en la interfaz agua-sedimento, por lo que estuvieron expuestas a un constante retrabajo haciéndolos más propensos a la fragmentación en el caso de los organismos muertos y a un alto índice de perforación.

## Atributos tafonómicos

### Fragmentación

En el caso del presente trabajo, el origen de los fragmentos podría responder a etapas de procesos tafonómicos y antropogénicos. Cristini y De Francesco (2012), mencionan que la destrucción de restos de conchas se lleva a cabo en diferentes etapas que afectan de manera independiente a los ejemplares, una primera etapa de fragmentación ocurriría como consecuencia de las interacciones ecológicas (depredación y bioturbación) durante la vida del organismo, la segunda etapa tendría lugar a causa de procesos bioestratinómicos (bioerosión, disolución y abrasión) después de la muerte del organismo durante su permanencia en la TAZ. Los procesos diagenéticos serían los responsables de la tercera etapa de destrucción y finalmente, la última etapa ocurriría como consecuencia de la manipulación antropogénica de las muestras.

Para este atributo 576 ejemplares del total de la muestra (58%) presentaron algún grado de fragmentación, esto podría deberse a diferentes factores entre los más importantes el tipo de corrientes y energía que se encuentran en el sistema. En la Laguna Redonda de Mandinga se observa un constante movimiento en los sedimentos principalmente por acciones antropogénicas, esto debido a que en la zona se llevan a cabo proyectos de aperturas de los canales que conectan a los cuerpos lagunares, además las corrientes y el movimiento del oleaje interno generan un constante retrabajo en los restos de organismos que quedan suspendidos en el sustrato o por debajo de este, de acuerdo con Kidwell *et al.* (1986), este tipo de ambientes es denominado para-autóctono, mismo que concuerda con el área de estudio.

La segunda razón de importancia para que exista una fragmentación notable, son las características intrínsecas de la taxa estudiada. Se pudo observar que las conchas de bivalvos tienden a romperse debido a que se encontraban total o parcialmente diluidas, lo que genera un adelgazamiento y posterior ruptura, sin embargo, incluso cuando se encuentran como fragmentos, muchos caparazones de bivalvos todavía tienen un buen valor diagnóstico y permiten la clasificación hasta niveles genéricos o incluso específicos. Al contrario, las conchas de gasterópodos presentaron una mejor conservación, quizá debido a un menor tiempo de exposición en la TAZ, por lo que no se nota un adelgazamiento por disolución de sus piezas esqueléticas.

La fragmentación está asociada no solo con alta energía ambiental sino también con interacciones biológicas, en ambos casos se muestra un gran número de ejemplares con dicha evidencia, en donde se muestran evidencia de depredación e incluso de que estos restos fueron utilizados como vivienda o protección para otros organismos incrustantes, no obstante, las muestras de depredación son más importantes que las de parasitismo, esto puede ser un indicador de la baja productividad de la Laguna. De acuerdo con Brett y Baird, 1986, en el registro fósil cuando hay evidencia de perturbación pre-sepultura se puede usar para inferir peculiaridades de la historia del entierro o los hábitos de vida de los organismos.

### **Interacciones biológicas**

La bioerosión e incrustación están controladas por la productividad planctónica y la velocidad del enterramiento, por lo que son atributos tafonómicos indicadores de paleoproductividad (Ortiz-Valdés, 2013). En la Laguna de Mandinga se observa que para la bioerosión se encuentra presente en un buen número de ejemplares por lo que esta característica podría utilizarse como un buen indicador de productividad, sin embargo, el atributo de incrustación no se encuentra en las proporciones que se esperarían por lo que no se podría utilizar como indicador, esto podría deberse a diferentes factores como el gran retrabajo y exhumación que presenta el área de estudio, lo que no permitiría la apropiada formación de un organismo incrustante.

### **Bioerosión**

La alteración biológica de las conchas inducida por organismos bioerosionantes son comunes para ambientes marinos y contribuyen a la destrucción de los restos, esto debido a que degradan la capa de calcita que las forma y propicia su debilidad (Ortiz-Valdés, 2013).

En el caso de las muestras de la Laguna de Mandinga, la principal fuente de perforaciones proviene de esponjas cliónidas que son productoras del icnogénero *Entobia*, y en segundo lugar de gasterópodos carnívoros productores de la traza *Oichnus* y gusanos poliquetos serpúlidos que producen a *Meandropolydora*; el grupo más afectado resultó ser el de los bivalvos, sin embargo, en gasterópodos se observa una mayor incidencia del icnogénero *Meandropolydora*.

De acuerdo con los resultados arrojados en el presente estudio, se puede inferir que los organismos pasaron un gran tiempo en la TAZ, donde los organismos bioerosionadores pudieron establecerse en las superficies expuestas de las conchas.

En el caso de las perforaciones causadas por *Entobia*, se puede observar con rayos x (Figura 19-A) que las perforaciones se encuentran conectadas por canales desde la parte dorsal, hasta la parte ventral de los ejemplares, haciendo que la concha contenga partes huecas que propicien la posterior fragmentación.

Las marcas asignadas a *Oichnus* (Figura 22), indica que fueron producidas por depredación, de gasterópodos perforadores cuya característica es el hábito alimenticio carnívoro (Ortiz-Valdés, 2013). Esto indica que las perforaciones fueron hechas en vida en ejemplares tanto infaunales como epifaunales, el mecanismo de perforación es por desgaste químico efectuado por la rádula hasta llegar al interior del organismo afectado, en estos casos las perforaciones se encuentran de manera aislada.

En el caso de *Entobia*, se encontraban diversas perforaciones en un mismo ejemplar

El caso de *Meandropolydora* (Figura 21), las perforaciones se realizan en vida de los organismos afectados, pero también pueden haberse realizado cuando el hospedero estaba muerto. En las muestras se encuentran en condiciones muy bajas y preferentemente en ejemplares de bivalvos.

Se ha observado que la bioerosión es más alta en ambientes de baja sedimentación con alta productividad (Lescinsky *et al.*, 2002). Sin embargo, en la Laguna de Mandinga debido a la alta tasa de perturbación del sistema, se observa una bioerosión moderada.

### **Incrustación**

Los organismos incrustantes son un componente importante en el registro fósil marino, para este estudio se observó que el 95% de los ejemplares que presentaron incrustantes en bivalvos los tenían en la parte ventral y el único ejemplar que poseía incrustantes del grupo de gasterópodos se encontraba en la región más cercana a la última vuelta, en el caso de los bivalvos la posición en la que se encontraron indica que los organismos hospedadores encontraban los restos de conchas como un lugar que les brindaba protección.

Los incrustantes se cementan a sus hospederos mediante glicoproteínas, polisacáridos y mucopolisacáridos que los mantienen adheridos a las conchas (Abbott, 1990), a pesar de esto se pueden desprender y no quedar en el registro fósil (Taylor y Wilson, 2003).

Para los incrustantes que quedaron en la parte ventral de las conchas se puede decir que este proceso ocurrió una vez que el ejemplar estaba muerto. Se encontraron incrustantes uno sobre otro, por ejemplo, en el caso de los gusanos serpúlidos que estaban cubiertos por briozoos, esto pone a los serpúlidos como primeros incrustantes y posteriormente los briozoos colonizaron, lo mismo sucede en el caso de los balanos que fueron cubiertos por briozoos. En ambos casos los briozoos son interpretados como segundos colonizadores y los organismos que son capaces de encontrarse en cualquier superficie que no se encuentre debajo del sedimento.

Existen también las conchas que poseen los tres tipos de atributos: fragmentación, bioerosión e incrustación, en este caso para los primeros dos atributos, puede ser difícil saber que fue primero, debido a que la bioerosión puede generar fragmentación, o bien pudieron estar fragmentados antes de ser bioerosionados. Al contrario, al tener algún grado de bioerosión y además incrustantes, es fácil saber cuál colonizó primero, ya que al no encontrar perforación alguna en el ejemplar incrustante, nos da a entender que primero se bioerosionó y posteriormente fue incrustado.

La incrustación *post-mortem* de epibiontes es más probable que ocurra en sustratos duros, donde las conchas no se enterrarían rápidamente (Lescinsky, 1993), este atributo es buen indicador de productividad y baja sedimentación. En la laguna de Mandinga este atributo se encuentra en baja cantidad, puesto que al haber tanto movimiento dentro del sistema no hace posible que los organismos incrustantes puedan establecerse en las paredes de las conchas.

### **Formación de concentraciones esqueléticas**

Kidwell *et al.* (1986) reconocieron tres procesos responsables de la formación de concentraciones esqueléticas: procesos sedimentológicos, biogénicos y diagenéticos. En la Laguna de Mandinga, los procesos tafonómicos en moluscos se rigen en gran medida por una alta tasa de sedimentación y un constante retrabajo de las concentraciones esqueléticas, esto se ve reflejado en una tasa alta de fragmentación y un bajo grado en los procesos biogénicos.



En el caso de los atributos biogénicos, la posibilidad de permanecer en el registro fósil depende en gran medida de su mineralogía esquelética. Por ejemplo Chavé (1964), menciona que a temperaturas más elevadas en la columna de agua, los serpulidos tienden a tener una mineralogía esquelética de carbonato calcio lo que los hace más propensos a la disolución, en el caso de la laguna de Mandinga, el mayor número de incrustantes pertenecen a este tipo de organismos lo que haría pensar que a largo plazo estos podrían desprenderse del sustrato donde se incrustaron; los briozoos de acuerdo con Feige y Fürsich (1991), son predominantemente calcíticos, lo que significaría que tienen un potencial de fosilización muy alto, si no se pierden por la abrasión, en la Laguna estos se encuentran en menor número, sin embargo, las colonias parecen estar completas en comparación con otros incrustantes, haciendo que la probabilidad de fosilización sea más alta. En el caso de los balanos, poseen la misma condición calcítica, por lo que tendrían buen potencial de fosilización, sin embargo, su estructura tridimensional sufriría las consecuencias del constante movimiento en la Laguna y desprendiéndose antes de ser enterrados y fosilizados.

### **Morfometría vs. atributos tafonómicos**

De acuerdo con los parámetros morfométricos observados, se puede inferir que los organismos generadores de marcas de depredación y vivienda (bioerosión e incrustación) tienen preferencia por ejemplares con mayor superficie para colonizar, que aquellos con tallas pequeñas. Sin embargo, para el caso mecánico (fragmentación), no se requiere de un tamaño específico, ya que los mecanismos que desintegran las conchas no requieren gran espacio para actuar.

### **Probabilidad de preservación en el registro fósil**

Dadas las características fisicoquímicas, las condiciones de sedimentación, la energía del sistema y la cantidad y tipo de atributos tafonómicos en la Laguna de Mandinga, se pueden inferir el tipo de preservación que hay en este lugar y si es posible que algún ejemplar quede en el registro fósil.

Al realizar un análisis de probabilidades en la Laguna de Mandinga con la muestra obtenida, se pudo observar que la posibilidad de fosilización para un bivalvo es mayor en

comparación a un gasterópodo, de aproximadamente 5:1, ya que la esta Clase de moluscos es más abundante.

En cuanto a la presencia de atributos tafonómicos se observó que un gran número de conchas de ambas clases taxonómicas presentan el atributo de fragmentación, lo cual es una limitante para la preservación fósil, ya que podrían no llegar a fosilizarse, en el caso de Mandinga, el constante retrabajo podría continuar con el proceso de rompimiento mecánico de las conchas y de esta manera se perdería el ejemplar. Por el contrario, la probabilidad de preservación de un ejemplar (concha) con evidencia de bioerosión es de 47% dado que la mayoría de los organismos quedan mucho tiempo en la interfaz agua-sedimento y los vuelve susceptibles a la depredación por parte de otros organismos. Las conchas con incrustantes tienen una probabilidad muy baja de llegar al registro fósil, ya que las condiciones de extrínsecas e intrínsecas de las conchas no permite que las larvas de los organismos colonizadores se fijen a las conchas.

## X. Futura línea de investigación

### Actividad antropogénica

Adicionalmente a este trabajo se buscaron los trabajos que la Comisión Nacional del Acuacultura y Pesca (CONAPESCA) había realizado en los sedimentos de la laguna para el desazolve de los canales, se encontró el registro de cuando menos dos actividades de dragado, en década de los 80's y 2008 respectivamente. Con la finalidad de obtener una respuesta futura a la posible formación de islotes presentes en la laguna La Redonda, cuerpo de agua perteneciente a Mandinga, por lo que se hace una ilustración y comentario sobre esta actividad y su posible repercusión.

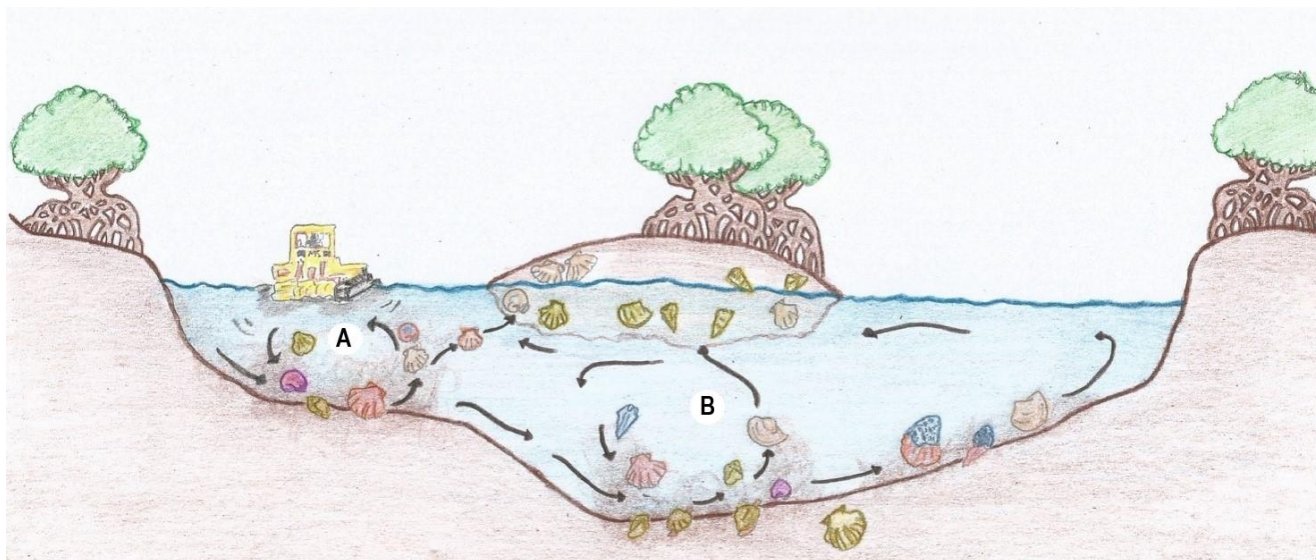


Figura 26. Reconstrucción del mecanismo de transporte en la Laguna de Mandinga, basado en lo observado en campo y en los resultados obtenidos en el presente trabajo. A. Movimiento generado por actividad antropogénica. B. Movimiento natural de la Laguna con procesos de retrabajo.

De acuerdo con lo anterior, se propone un posible escenario que presenta la Laguna de Mandinga (Figura 26). Por el tipo de energía que presenta la laguna, las corrientes y la influencia antropogénica, ésta presenta un constante retrabajo, haciendo que los organismos tanto infaunales como epifaunales se encuentren un tiempo considerable en la interfaz agua-sedimento, lo que permitiría que los diferentes atributos tafonómicos actuarán sobre los ejemplares estudiados. Además, la alta tasa de sedimentación y el tipo de corrientes internas, ayudadas con la actividad de maquinaria para desazolve permitiría la formación de las diferentes acumulaciones de conchales (islotes) a lo largo de la laguna.

El impacto humano es una variable que puede promover la fragmentación, ya que la laguna se encuentra dentro de una zona ecoturística, que ha tenido que ser constantemente abierta para mantener las condiciones de laguna que permita tener turismo en la zona. Es probable que los factores biológicos mencionados anteriormente (depredación y bioturbación), hayan sido los más importantes en el origen de la fragmentación observada, sin embargo, la actividad antropogénica pudo jugar un factor importante en este punto.

Una forma de observar si la formación de los biotopos es de origen ambiental, esto es que se formaron debido a las condiciones naturales de la laguna, o bien que son una consecuencia de los trabajos antropogénicos en este lugar, es realizando un estudio de datación para saber la edad promedio de las formaciones de conchales.

## XI. Conclusiones

- La laguna de Mandinga es rica en conchas de moluscos que se ven afectados por varios procesos tafonómicos, como fragmentación, incrustación y bioerosión.
- Del total de los materiales estudiados, sólo la tercera parte son organismos completos, de estos el 48% tienen procesos biológicos (bioerosión e incrustación) y el resto refleja condiciones energéticas del ambiente y posiblemente antropogénicas.
- Los organismos pertenecientes al grupo de bivalvos mostraron un mayor índice de afectación, esto debido a que la mayoría ya había perdido parcial o totalmente su ornamentación, mientras que los gasterópodos muestran un menor índice. Además, muchos de ellos conservan sus ornamentaciones e incluso la coloración.
- En el análisis tafonómico, se reconocieron tres ichnogéneros dominados por *Entobia*, seguidos por *Oichnus* y *Meandropolydora* en menor número.
- Los organismos incrustantes encontrados son pertenecientes a los grupos de poliquetos, briozoos y balanos.
- El modo de vida de los organismos puede influir en el desarrollo y proporción de los atributos tafonómicos como la fragmentación, bioerosión e incrustación, por lo que debe tenerse en cuenta al evaluar la tafonomía de un conjunto de organismos.
- La fragmentación parece ser más una consecuencia del retrabajo físico de las conchas que del transporte. La presencia de bioerosión e incrustación se relacionan en gran medida con gradientes ambientales como la velocidad de sedimentación neta, tiempo de exposición en la interfaz agua-sedimento y cantidad de sedimentos mantenidos en suspensión.
- La presencia de bioerosionadores e incrustantes en organismos de la índole infaunal, puede deberse en gran medida a desenterramiento de los organismos, provocando una estadía considerable en la interfaz agua-sedimento, lo que los hizo susceptibles a la depredación e incrustación.
- La morfometría de los organismos muestra preferencia para la presencia de atributos como bioerosión e incrustación hacia organismos con mayor superficie, esto es, hacia organismos de tallas de medianas a grandes en ambos grupos.
- El grado de conservación de los organismos en la Laguna de Mandinga es regular, ya que los organismos completos representaban la tercera parte del lote total de muestra.
- La probabilidad de llegar al registro es más alta para bivalvos que para gasterópodos.

- Es más probable encontrar un ejemplar con bioerosión (47%), que uno con presencia de incrustación (0.4%).
- Los organismos bioerosionados tienden a fracturarse y a perderse en un tiempo corto de tiempo.
- La formación de los diferentes biotopos (islotos) dentro de la laguna, se dan por el constante arrastre de sedimentos y organismos muertos, que después de determinado tiempo quedan asociados a conjuntos de muerte con tasas de sedimentación altas.
- De acuerdo con las condiciones analizadas, la Laguna de Mandinga pertenece a un tipo para-autóctono (Kidwell *et al.*, 1986), en donde por el constante retrabajo y la alta sedimentación los incrustantes difícilmente se fosilizarían ya que requieren de periodos prolongados de exposición para poder establecerse en los restos.

## **XII. Bibliografía**

- Abbott, A., 1990. Bioadhesives: potential for exploitation. *Science Progress*. 74, 131-146.
- Aldeco, J., Cortés-Avalos, G., Jurado-Molina, J., 2015. Adaptaciones culturales y económicas a cambios provocados por tala de mangle y deterioro pesquero en Mandinga, Veracruz. *Sociedades rurales, producción y medio ambiente*. 15, 29, 137-158.
- Aller, R.C., 1982. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: the role of physical and biological reworking. *Journal of Geology*. 90, 98-154.
- Ávila-Serrano, G.E., Tellez-Duarte, M.A., 2000. Procesos tafonómicos e tanatocenosis recientes de Playa el Pelicano, Baja California. *Ciencias Marinas*. 26, 677-694.
- Barnes, R.D., 1974. *Invertebrate Zoology* (2da edition). Saunders Publishing, Philadelphia, 874 pp.
- Behrensmeier, A.K., 1984. Taphonomy and the fossil record. *American Scientist*. 72, 558-565.
- Behrensmeier, A.K., Kidwell, S.M., 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*. 11, 1, 105-119.
- Best, M.M.R., 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., 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.
- Blanchon, P., Perry, C.T., 2004. Taphonomic differentiation of *Acropora palmata* facies in cores from Campeche Bank Reefs, Gulf of México. *Sedimentology*. 51, 53-76.
- Bofschotfen, G.J., 1966. Shell-borings of sessile epibiotic organisms as paleoecological guides (with examples from the Dutch Coast). *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2, 333-379.
- Bosence, D.W.J., 1979. Trophic Analysis of Communities and Death Assemblages. *Lethaia*. 12, 2, 120.
- Brett, C.E., Baird, G.C., 1986. Comparative taphonomy: A key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*. 1, 207-227.
- Brett, C.E., Bordeaux, Y.L., 1990. Taphonomy of brachiopods from a Middle Devonian shell bed; implications for the genesis of skeletal accumulations, in MacKinnon, D.L., Lee, D.E., Campbell, J.D. *Brachiopods through time*, Balkema Rotterdam. 219-226.

- Bromley, R.G., 1978. Bioerosion of Bermuda reefs. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 23, 169-197.
- Bromley, R.G., 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geologica Hispanica*. 16, 55-64.
- Bromley, R.G., 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., 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.
- Bronn, H.G., 1837-1838. *Lethaea geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen*. Schweizerbart Science Publishers. 20, 673-1350.
- Brusca, R.C., Brusca, G.J., 2005. *Invertebrados* (2da edición), McGraw Hill-Interamericana, Madrid, España, 1005 pp.
- Bunje, P., 2003. *The Mollusca*. University of California Museum of Paleontology: <http://www.ucmp.berkeley.edu/taxa/inverts/mollusca/mollusca.php> Enero, 2018.
- Callender, R.W., Staff, G.M., Powell, E.N., MacDonald, I.R., 1990. Gulf of Mexico Hydrocarbon Seep Communities V. Biofacies and Shell Orientation of *Autochthonus* Shell Beds below Storm Wave Base. *Palaios*. 5, 1, 2-14.
- Callender, W.R., Powell, E.N., Staff, G.M., Davie, D.J., 1992. Distinguishing autochthony, parautochthony and allochthony using taphofacies analysis: Can cold seep assemblages be discriminated from assemblages of the nearshore and continental shelf? *Palaios*. 7, 409-421.
- 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., Heise, E.A., 2002. Taphonomic trends along a forereef slope: Lee Stoking Island, Bahamas. I. Location and Water Depth. *Palaios*, 17, 1, 50-65.
- Carrasco, J.F., 2003. Noticia de la icnoespecie *Oichnus simplex* en *Cubitostrea plicata* (Bivalvia) del Eoceno de Vic (Barcelona). *Batalleria*. 11, 41-42.
- Carroll, M., Kowalewski, M., Simões, M. G. and Goodfriend, G. A. 2003. Quantitative estimates of time-averaging in terebratulid brachiopod shell accumulations from a modern tropical shelf. *Paleobiology*. 29, 381-402.
- Carthew, R., Bosence, D., 1986. Community preservation in recent shell-gravels, English Channel. *Paleontology*. 29, 2, 243-268.



- Castillo-Rodríguez, Z.G., García-Cubas, A., 1984. Taxonomía y anatomía comparada de las ostras en las costas de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.* 13, 249-314.
- Celis, A., Rodríguez-Almaráz, G., Álvarez, F., 2007. Los cirripedios torácicos (Crustacea) de aguas someras de Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 78, 2, 335-337.
- Coelho-Rodrigues, S., Guimarães-Simões, M., 2010. Taphonomy of *Bouchardia rosea* (Rhynchonelliformea, Brachiopoda) shells from Ubatuba Bay, Brazil: implications for the use of taphonomic signatures in (paleo)environmental analysis. *Ameghiniana.* 47, 3, 373-386.
- CONACYT-SECTUR, 2013. Estudio de la vulnerabilidad y programa de adaptación ante la variabilidad climática y el cambio climático en diez destinos turísticos estratégicos, así como propuesta de un sistema de alerta temprana a eventos hidrometeorológicos extremos, Academia nacional de investigación y desarrollo A.C., Proyecto 165452, 6-39.
- CONAPESCA: Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, 2008. Licitación Pública Nacional 08150001-001-08. DOF: Diario Oficial de la Federación.
- Contreras-Espinosa, F., 1985. Las lagunas costeras mexicanas. Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca, D. F. 253 pp.
- Cristini, P.A., De Francesco, C.G., 2012. Análisis Tafonómico de Moluscos Por Debajo de la Interfase Agua-Sedimento en la Laguna Nahuel Rucá (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana.* 49, 4, 594-605.
- Cummings, H., Powell, E.N., Stanton Jr., R.J., Staff, G., 1986. The rate of taphonomic loss in modern benthic habitats: How much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 52, 3-4, 291-320.
- Cummings, K.S., Graf, D.L., 2015. Class Bivalvia in Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. Elsevier. 4, 425-440.
- Cummins, R.H., 1994. Taphonomic processes in modern freshwater molluscan death assemblages: Implications for the freshwater fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 108, 55-73.
- Charó, M.P., Cavalotto, J.L., Aceñola, G., 2017. Macrobioerosion and Microbioerosion in Marine Molluscan shells from Holocene and Modern beachess (39°-40° S, South of Buenos Aires Province, Argentina). *Acta Geologica Sinica.* 91, 4, 1215-1230.
- Chave, K. E., 1964. Skeletal durability and preservation, in Imbrie, J., and Newells, N., eds. *Approaches to Paleoecology.* 377-387.

- Davies, D.J., Powell, E.N., 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.
- Efremov, I.A., 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan American Geologist*. 74, 81-93.
- El-Gendy, A., Al-Farraj, S., El-Hedeny, M., 2015. Taphonomic Signatures on Some Intertidal Molluscan Shells from Tarut Bay (Arabian Gulf, Saudi Arabia). *Pakistan journal of zoology*. 47, 125-132.
- El-Sorogy, A.S., 2015. Taphonomic processes of some intertidal gasteropod and bivalve shells from Northern Red Sea Coast, Egypt. *Pakistan journal of zoology*. 47, 5, 1287-1296.
- Feige, A., 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. *Taphonomic Approaches to Time Resolution in Fossil Assemblages. Short Courses in Paleontology*, Knoxville (University of Tennessee). 6, 9-33.
- Flessa, K.W., 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., Meldahl, K.H., 1993. Time and taphonomy: Quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*. 19, 266-286.
- Fürsich, F.T., Flessa, K.W., 1987. Taphonomy of Tidal Flat Molluscs in the Northern Gulf of California: Paleoenvironmental Analysis despite the Perils of Preservation. *The Paleontological Society Special Publications*. 2 (Paleoecology and Taphonomy of Pleistocene to Recent Intertidal Deposits, Gulf of California), 200-237.
- García-Cubas, A., Reguero, M., 2004. Catálogo ilustrado de los moluscos gasterópodos del Golfo de México y Mar Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 168 pp.
- García-Cubas, A., Reguero, M., 2007. Catálogo ilustrado de los moluscos bivalvos del Golfo de México y Mar Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 94 pp.
- García-Ortega, D., 2013. Ictiofauna del Sistema Lagunar de Mandinga Veracruz, México: composición, distribución y abundancia. Estado de México, Universidad Nacional Autónoma de México, FES Iztacala, Tesis de Doctorado. 338 pp.

- Golubic, S., Perkins, R. D., Lukas, K.J., 1975. Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates, en: Frey, R. W. *The Study of Trace fossils*, Springer. 229-259.
- Gómez-Espinosa, C., 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., Gío-Argáez, F.R., 2009. Tafonomía. *Revista Ciencias*. 96, 16-23.
- Gómez-Espinosa, C., Gío-Argáez, F.R., Carreño de la Vega, M., 2015. Estado del conocimiento de la durofagia en el registro fósil: interacción depredador-presa en moluscos marinos (Clases Gastropoda y Bivalvia). 18, 1, 61-70.
- Gómez-Espinosa, C., Gío-Argáez, F.R., Farinati, E.A., Aliotta, S., Salgado-Souto, S.A., 2018. Bioerosion and encrustation rates in recent mollusk death assemblages on a supratidal siliciclastic setting, Playa Norte, Veracruz State, Mexico, *Arabian Journal of Geosciences*. 11,188, 1-10.
- Gordillo, S., Bayer, M.S., Boretto, G., Charó, M., 2014. Taphonomy in Mollusk shells as bio-geo-archives: Evaluating environmental changes during the Quaternary. Springer. 80, 7-13.
- Heimo, M., Siemens, A.H., Hebda, R., 2004. Prehispanic changes in wetland topography and their implications to past and future wetland agriculture at Laguna Mandinga, Veracruz, Mexico. *Agriculture and Human Values*. 21, 313-327.
- Keller, B.D., Causey, B.D., 2005. Linkages between the Florida Keys National Marine Sanctuary and the South Florida Ecosystem Restoration Initiative. 48, 11-12, 869-900.
- Kidwell, S.M., 1986. Models for fossil concentrations: paleobiologic implications. *Paleobiology*. 12, 1, 6-24.
- Kidwell, S.M., 2013. Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: building a taphonomic foundation for conservation palaeobiology. *Palaeontology*. 56, 487-522.
- Kidwell, S.M., Bosence, D.W.J., 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas, in: Allison, P.A., Briggs, D.E.G. *Taphonomy, Releasing the Data Locked in the Fossil*, Plenum Press. 115-209 pp.
- Kidwell, S.M., 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., Fürsich, F.T., Aigner, T., 1986. Conceptual Framework for the Analysis and Classification of Fossil Concentrations. *Palaios*. 1, 3, 228-238.

- Kidwell, S.M., Rothfus, T.A., Best, M.R., 2001. Sensitivity of taphonomic signatures to sample, size, sieve size, damage scoring system, and target taxa. *Palaios*. 16, 26-52.
- Kosnik, M.A., Hua, Q., Kaufman, D.S., W. st, 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.
- Kotler, E., Martin, R., Liddell, W.D., 1992. Experimental analysis of abrasion and dissolution resistance of modern reef dwelling foraminifera. Implications for the preservation of biogenic carbonate. *Palaios*. 7, 244-276.
- Kowalewski, M., 2002. The fossil record of predation: an overview of analytical methods, in: Kowalewski M, Kelley P.H. The fossil record of predation (Paleontological Society Special Papers), New Haven, CT: Yale University. 8, 3-42.
- Kowalewski, M., Flessa, K.W., 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., Hallman, D.P., 1995. Ternary taphograms: Triangular diagrams applied to taphonomic analysis. *Palaios*, 10, 478-483.
- Kowalewski, M., Labarbera, M., 2004. Actualistic Taphonomy: Death, Decay and Disintegration in the Contemporary Settings. *Palaios*. 19, 423-427.
- Krutak, P.R., 1971. The Recent Ostracoda of Laguna Mandinga, Veracruz, Mexico. The Micropaleontology Project., Inc. 17, 1, 1-30.
- Lara-Domínguez, A., López, P.R., Martínez, G.A., Vázquez, L., 2009. Caracterización del sitio de manglar Mandinga, en Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO.
- 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.
- Lazo, D.G., Ottone, E.G., Aguirre-Urreta, B., 2007. Annelida, en Camacho, H.H., Longobucco, M.I. Los Invertebrados Fósiles, Fundación de Historia Natural, Félix de Azara. 503-513.
- Lescinsky, H.L., 1993. Taphonomy and Paleoecology of Epibionts on the Scallops *Chlamys hastata* (Sowerby 1843) and *Chlamys rubida* (hunds 1845). *Palaios*. 267-277.
- Lescinsky, H.L., Edinger, E., 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.

- Lockwood, R., Chastant, L.R., 2006. Quantifying taphonomic bias of compositional fidelity, species richness, and rank abundance in molluscan death assemblages from the upper Chesapeake Bay. *Palaios*. 21, 376–383.
- Lopes, R.L., 2011. Ichnology of fossil oysters (bivalvia, ostreidae) from the southern Brazilian coast. *Gaea: Journal of Geoscience*. 7, 2, 94-103.
- López, L.G. y Sabbatini, N., 2007. Bryozoa en Los Invertebrados Fósiles. Buenos Aires, Argentina, Fundación de Historia Natural, Félix de Azara, 221-241.
- Mantell, G.A., 1822. The fossils of the South Downs, or illustrations of the geology of Sussex. London. 327 pp.
- Martinell, J., 2009. Moluscos I. Generalidades, en: Martínez-Chacón, M.L., Rivas, P. Paleontología de Invertebrados. Sociedad Española de Paleontología, Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada. 228-235.
- Mayoral, E., 1987. Acción bioerosiva de Mollusca (Gastropoda, Bivalvia) en el Plioceno inferior de la Cuenca del Bajío Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología*. 2, 49-58.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W., Cutler, A.H., 1997. Time-averaging and postmortem skeletal survival in benthic fossil assemblages: Quantitative comparisons among Holocene environments. *Paleobiology*. 23, 207-229.
- Meldahl, K.H., Flessa, K.W., 1990. Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a recent intertidal/shallow shelf environment. *Lethania*. 23, 43-59.
- Miller, A.I., 1988. Spatial resolution in subfossil molluscan remains: implications for paleobiological analyses. *Paleobiology*. 14, 91-103.
- Miller, A.I., Cummings, H., 1990. A Numerical Model for the Formation of Fossil Assemblages: Estimating the Amount of Post-Mortem Transport along Environmental Gradients. *Palaios*. 5, 4, 303-316.
- Nielsen, K.S.S., Nielsen, J.K., Bromley, R.G., 2003. Palaecological and Ichnological Significance of Microborings in Quaternary Foraminifera. *Paleontologia Electronica*. 6, 1, 1-13.
- Olszewski, T.D., 2004. Modeling the influence of taphonomic destruction, reworking and burial on time-averaging in fossil accumulations. *Palaios*. 19, 39-50.
- Ortiz-Valdés L.A., 2013. Atributos tafonómicos en una acumulación de moluscos recientes en un ambiente marino-marginal siliciclástico, Barra de Cazonés, Veracruz. México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Licenciatura. 60 pp.
- Laplace, P.S., 1814. *Théorie Analytique des Probabilités* (Seconde édition). Libraire pour les Mathématiques et la Marine. 57, 508 pp.

- Parsch, K.O.A., 1956. Die Serpuliden-Fauna des Südwestdeutschen Jura. *Palaeontographica Abteilung*. 107, 3-6, 211-240
- Parsons-Hubbard, K.M., Callender, W.R., Powell, E.N., Brett, C.E., Walker, S.E., Raymond, A.L., Staff, G.M., 1999. Rates of burial and disturbance of experimentally deployed mollusks: Implications for preservational potential. *Palaios*. 14, 337-351.
- Parsons, K., Brett, C., 1991. Taphonomic processes and biases in modern marine environments: An actualistic perspective on fossil assemblage preservation, in: Donovan, S., *The Processes of Fossilization*. Belhaven Press. 303 pp.
- Pereyra-Díaz, D., Pérez, J.A.A.S., Salas, M.R.O., 2010. Hidrología, mapa 9: Cuenca del Río Jamapa. *Hidrografía*. 105 pp.
- Ponder, W.F., Lindberg, D.R., 2008. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California. 470 pp.
- Powell, E.N., 1992. A model for death assemblage formation: can sediment shelliness be explained? *Journal of Marine Research*. 50, 229-265.
- Pyron, M., Brown, K.M., 2015. Introduction to Mollusca and the Class Gastropoda in *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Elsevier. 4, 381-421.
- Reguero M., García-Cubas, A., 1993. Moluscos del Complejo Lagunar Larga-Redonda-Mandinga, Veracruz, México. *Sistematica y Ecología, Hidrobiológica*. 3, 1-2.
- Reyes-Ascencio, O.U., 2011. *Hidrología del Sistema Lagunar de Mandinga, Veracruz, durante las temporadas climáticas de secas y lluvias de 2008 y secas de 2009*. Estado de México, Universidad Nacional Autónoma de México, FES Iztacala, Tesis de Licenciatura. 135 pp.
- Russell, M. P. 1991. Comparing modern death assemblages and Pleistocene fossil assemblages in an open coast high energy environment. San Nicolas Island, California. *Palaios*, 6, 179-191.
- Santos, A., Mayoral, E., 2008. Bioerosion versus colonisation on Bivalvia: a case study from the upper Miocene of Cacela (southeast Portugal). *Geobios*. 41, 43-59.
- Seilacher, A., 1964. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology*. 3, 253-256.
- Seingier, G., Espejel, I., Fermán-Aldama, J.L., 2009. Cobertura vegetal y marginación en la costa mexicana. *Investigación ambiental*. 1, 1, 54-69.
- Sejr, M.K., Jesen, K.T., Rysgaard, S., 2002. Annual growth bands in the bivalve *Hiatella arctica* validated by a mark-recapture study in NE Greenland. *Polar Biology*. 25, 794-796.

- Séller, B.D., Causey, B.D., 2005. Linkages between the Florida Keys National Marine Sanctuary and the South Florida Ecosystem Restoration Initiative. *Ocean and Coastal Management*. 48, 869-900.
- Speyer, S.E., Brett, C.E., 1991. Taphofacies controls background and episodic processes in fossil assemblage preservation, in: Allison, P.A., and Briggs, D.E.G. *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. *Topics in Geobiology*. 9, 501-545.
- Staff, G.M., Powell, E.N., 1988. The paleoecological significance of diversity: the effect of time averaging and differential preservation on microinvertebrate species richness in death assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 63, 1-3, 73-89.
- Staff, G.M., Stanton Jr., R.J., Powell, E.R., 1986. Time-averaging, taphonomy, and their impact on paleocommunity reconstruction: Death assemblages in Texas bays. *Geological Survey of America Bulletin*. 97, 4, 428-443.
- Sturm, C.F., Pearce, T.A., Valdes, A., 2006. *The Mollusks: A Guide to Their Study, Collection, and Preservation* (First edition). American Malacological Society, Universal Publishers, Pennsylvania, USA. 446 pp.
- Taylor, P.D., Wilson, M.A., 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth Science Reviews*, 62, 1-103.
- Taylor, P.D., Wilson, M.A., 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth Science Reviews*. 62, 1-103.
- Thompsen, E., 1977. Relations between encrusting bryozoans and substrate: an example from the Dan of Denmark. *Bulletin of Geological Society of Denmark*. 26, 133-145
- Tomašových, A., Rothfus, T., 2005. Differential taphonomy of modern brachiopods (San Juan Islands, Washington State): effect of intrinsic factor on damage and community-level abundance. *Lethaia*. 38, 271-292.
- Twilley, R.R., 1995. Properties of mangrove ecosystems related to the energy signature of coastal environments, in: Hall, C. *Maximum power*. University of Colorado Press, Boulder, Colorado. 43-62.
- Velásquez, D., 2004. Turismo en contacto con la naturaleza en la Laguna de Mandinga como una estrategia de conservación y manejo de recursos naturales, Informe de Servicio Social, Carrera Biología, UAM-Xochimilco, México.
- Walker, S. E., 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., Goldstein, S.T., 1999. Taphonomic tiering: experimental field taphonomy of mulluscs and foraminifera above and below the sediment–water interface. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 149, 1-4, 227-244.
- Warne, J. E., 1975. Borings as trace-fossils and the process of marine bioerosion, in: Frey, R. W. *The study of trace fossils*, Springer, Berlin. 181 -227.
- WoRMS Editorial Board (2018). World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2018-05-22. doi:10.14284/170
- Zuschin, M., Stachowitsch, M., Stanton Jr., R., 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient environments. *Earth Science Review*. 63, 33-82.