



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**PALEOECOLOGÍA DE LOS INVERTEBRADOS
ESCLEROBIONTES DE BRAQUIÓPODOS DEL
PÉRMICO DE CHICOMUSELO, CHIAPAS, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

LOURDES MARTÍN AGUILAR



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. MIGUEL ANGEL TORRES MARTÍNEZ
CIUDAD DE MÉXICO, 2019**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos de la alumna

Martín
Aguilar
Lourdes
55 25 39 65 62
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
310627247

2. Datos del tutor

Dr.
Miguel Angel
Torres
Martínez

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Francisco
Sour
Tovar

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Francisco Javier
Vega
Vera

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Juan Francisco
Sánchez
Beristain

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Rafael
Villanueva
Olea

7. Datos del trabajo escrito

Paleoecología de los invertebrados esclerobiontes de braquiópodos del Pérmico de Chicomuselo, Chiapas, México.
80p
2019

AGRADECIMIENTOS

A mi tutor Miguel Angel Torres Martínez por la dedicación y tiempo que le proporcionó a mi trabajo, así como por todas las enseñanzas que me transmitió durante este proyecto, en sus clases y en el trabajo de campo.

A los miembros del jurado:

Dr. Francisco Sour Tovar

Dr. Francisco Javier Vega Vera

Dr. Juan Francisco Sánchez Beristain

Dr. Rafael Villanueva Olea

Les agradezco el haber aceptado formar parte de mi jurado, así como el tiempo que le dedicaron a la lectura y corrección del mismo. Sus observaciones mejoraron y enriquecieron de manera muy importante mi trabajo.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México a través del Proyecto PAPIIT IA102618, por el financiamiento para realizar este trabajo.

A la Biól. Daniela Paulina Heredia Jiménez por ayudarme con la identificación de los ejemplares.

Al M. en C. Sergio González Mora por orientarme en la visualización de varios ejemplares en el microscopio, así como por sus enseñanzas.

A la Biól. Erika Paola Porras López por el material fotográfico.

A la M. en C. Sara Islas Graciano por su ayuda en las correcciones.

Paleoecología de los invertebrados esclerobiontes de braquiópodos del Pérmico de Chicomuselo, Chiapas, México.

ÍNDICE

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	3
2.1 Objetivo general.....	3
2.2 Objetivos particulares.....	3
3. HIPÓTESIS.....	4
4. ANTECEDENTES.....	5
4.1 Sucesión paleozoica.....	5
4.2 Relación de esclerobiontes-braquiópodos en el Paleozoico.....	7
4.2.1 Ordovícico.....	7
4.2.2 Silúrico.....	7
4.2.3 Devónico.....	8
4.2.4 Carbonífero.....	9
5. GENERALIDADES DE LOS INVERTEBRADOS HOSPEDEROS.....	10
5.1 Braquiópodos.....	10
6. GENERALIDADES DE LOS INVERTEBRADOS ESCLEROBIONTES.....	12
6.1 Hederelloideos.....	12
6.2 Microcónquidos.....	14
6.3 Briozoos.....	15

6.4 Crinoideos.....	17
7. ÁREA DE ESTUDIO.....	20
7.1 Ubicación.....	20
7.2 Estratigrafía general.....	21
8. MÉTODO.....	24
9. RESULTADOS.....	28
9.1 Atíridos.....	28
9.1.1 Distribución morfológica por cuadrantes.....	28
9.1.2 Preferencia de valva.....	30
9.1.3 Interacciones.....	32
9.1.4 Tamaño, abundancia y diversidad.....	33
9.2 Rinconélidos.....	38
9.2.1 Distribución morfológica por cuadrantes.....	38
9.2.2 Preferencia de valva.....	41
9.2.3 Interacciones.....	42
9.2.4 Tamaño, abundancia y diversidad.....	44
9.3 Atíridos y rinconélidos.....	48
9.3.1 Distribución de los esclerobiontes.....	48
9.3.2 Preferencia de valva.....	49
9.3.3 Interacciones.....	50
9.3.4 Tamaño, abundancia y diversidad.....	51
9.3.5 Preferencia de hospedero.....	52
10. DISCUSIÓN.....	54

10.1 Análisis paleoecológico.....	54
10.1.1 Ensamble.....	54
10.1.2 Distribución de los esclerobiontes e implicaciones.....	54
10.1.3 Encostramiento en vida y post-mortem.....	61
10.1.4 Tiempo de exposición para la colonización.....	62
10.1.5 Interacciones.....	62
10.1.6 Tasa de encostramiento.....	64
10.1.7 Tamaño, abundancia y diversidad.....	65
10.1.8 Preferencia de hospedero.....	66
10.2 Consideraciones paleoambientales, paleobiogeográficas y estratigráficas....	67
11. CONCLUSIONES.....	70
12. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	73

LISTA DE TABLAS

Tabla

1. Distribución de esclerobiontes sobre atíridos.....	28
2. Ocurrencias de esclerobiontes para cada cuadrante en atíridos.....	29
3. Prueba de Chi cuadrada de dispersión en atíridos.....	30
4. Abundancia relativa de grupos de esclerobiontes y ocupación de las valvas en atíridos.....	31
5. Prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada en las valvas de atíridos.....	31
6. Abundancias y proporciones de atíridos monoespecíficos, conespecíficos y solitarios.....	32
7. Coocurrencia de los taxones de esclerobiontes en atíridos.....	33

8. Tamaño de atíridos, medido en longitud y área.....	34
9. Pruebas de Shapiro-Wilk en atíridos.....	37
10. Pruebas de Correlación de Pearson en atíridos.....	37
11. Distribución de los esclerobiontes sobre rinconélidos.....	38
12. Ocurrencias de esclerobiontes para cada cuadrante en rinconélidos.....	39
13. Prueba de Chi cuadrada de dispersión en rinconélidos.....	40
14. Abundancia relativa de grupos de esclerobiontes y ocupación de las valvas en rinconélidos.....	41
15. Prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada en las valvas de rinconélidos.....	42
16. Abundancias y proporciones de rinconélidos monoespecíficos, conespecíficos y solitarios.....	42
17. Coocurrencia de los taxones de esclerobiontes en rinconélidos.....	43
18. Tamaño de rinconélidos, medido en longitud y área.....	44
19. Pruebas de Shapiro-Wilk en rinconélidos.....	47
20. Pruebas de Correlación de Pearson en rinconélidos.....	47
21. Abundancia relativa de grupos de esclerobiontes y ocupación de las valvas en atíridos y rinconélidos.....	49
22. Abundancias y proporciones de atíridos y rinconélidos monoespecíficos, conespecíficos y solitarios.....	50
23. Coocurrencia de los taxones de esclerobiontes en atíridos y rinconélidos.....	50
24. Prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada de la distribución de esclerobiontes en atíridos y rinconélidos.....	52
25. Prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada de la distribución de esclerobiontes en	

braquiópodos lisos y ornamentados.....	52
--	----

LISTA DE FIGURAS

Figura

1. Localización geográfica de la localidad estudiada.....	20
2. Columna estratigráfica de la Formación Paso Hondo.....	23
3. Diagrama de cuadrantes establecidos para los braquiópodos.....	25
4. Gráfica comparativa entre áreas de hospederos, abundancia y diversidad total de esclerobiontes en atíridos.....	34
5. Gráfica de correlación de diversidad y abundancia en atíridos.....	35
6. Gráfica de ajuste de diversidad, abundancia y área en atíridos.....	36
7. Gráfica comparativa entre áreas de hospederos, abundancia y diversidad total de esclerobiontes en rinconélidos.....	44
8. Gráfica de correlación de diversidad y abundancia en rinconélidos.....	45
9. Gráfica de ajuste de diversidad, abundancia y área en rinconélidos.....	46
10. Gráfica de frecuencias relativas de ambos grupos de braquiópodos con esclerobiontes.....	48
11. Gráfica de ajuste de diversidad, abundancia y área en atíridos y rinconélidos.....	51
12. Corrientes inhalantes y exhalantes de un braquiópodo atírido.....	56
13. Corrientes inhalantes y exhalantes de un braquiópodo rinconélido.....	57
14. Posibles posiciones en vida de los braquiópodos hospederos.....	58
15. Lámina de braquiópodos hospederos con esclerobiontes.....	60

RESUMEN

Se realizó un análisis paleoecológico de los esclerobiontes de braquiópodos colectados en la Formación Paso Hondo, Chicomuselo, Chiapas, México. La Formación Paso Hondo del Artinskiano (Cisuraliano tardío) - Roadiano (Guadalupiano temprano) es la unidad más joven de la sucesión Carbonífero-pérmica de la región, la cual se compone de cuatro unidades litoestratigráficas: Santa Rosa, Grupera, La Vainilla y Paso Hondo. Estos afloramientos han sido considerados de los más importantes en cuanto al registro fósil de invertebrados paleozoicos de México. Los esclerobiontes estudiados pertenecen a diferentes grupos de invertebrados marinos: hederelloideos (*incertae sedis*) caracterizados por su forma colonial ramificante, microcónquidos (*incertae sedis*) con morfología de vermes tubícola, briozoos coloniales (Phylum Bryozoa) y crinoideos (Phylum Echinodermata) representados únicamente por su estructura de fijación denominada *holdfast* (cirros). Todos los esclerobiontes estudiados se hallan sobre conchas de braquiópodos (Phylum Brachiopoda) atíridos y/o rinconélidos.

Para el estudio paleoecológico se seleccionaron únicamente las conchas articuladas de los braquiópodos y se descartaron individuos con daño excesivo. Los esclerobiontes fueron contabilizados de acuerdo al método de cuadrantes, utilizado para dividir en regiones las valvas de los hospederos. A partir de dicha información se realizaron los análisis estadísticos, obteniendo, junto con la literatura especializada, las conclusiones paleoecológicas relacionadas con la asociación fósil.

En el estudio, los esclerobiontes más abundantes fueron los briozoos, mientras que los menos comunes fueron los *holdfast* de crinoideos. Se considera que el patrón de distribución de los esclerobiontes en las conchas de los hospederos se ve influido por las corrientes inhalantes del braquiópodo y por la lejanía de los epibiontes con respecto al sustrato; no obstante, la distribución en general tuvo un carácter aleatorio. La mayoría de las interacciones esclerobionte-braquiópodo fueron en vida, la competencia por el espacio fue mínima y posiblemente la baja tasa de encostramiento registrada se explique por factores externos. Los esclerobiontes como hederelloideos y microcónquidos tendieron a

establecerse sobre hospederos que albergaban previamente briozoos. Se registró una correlación positiva entre tamaño del braquiópodo y la abundancia y diversidad de esclerobiontes que éste alojaba. En los braquiópodos rinconélidos fueron más comunes los microcónquidos, mientras que en los atíridos fueron los briozoos, esto podría deberse a la diferencia de ornamentación que en general presentan ambos grupos de hospederos.

La interacción entre braquiópodos y esclerobiontes se determinó como de tipo comensalista, ya que existe una utilización del sustrato que no presenta daño al hospedero. Además, debido a que los epibiontes son filtradores activos, pudo haber existido un beneficio hacia ellos por las corrientes inhalantes producidas por los hospederos.

Mediante el estudio de las facies de las rocas portadoras se pudo deducir que el paleoambiente deposicional se ubicaba en una zona de aguas abiertas de una rampa carbonatada homoclinal. Los braquiópodos permitieron asignar una edad roadiana (Guadalupiano temprano) a la asociación estudiada; y dado que los hospederos se han relacionado directamente con la provincia paleobiogeográfica Grandiana, se considera que los epibiontes también formaron parte de ésta. Este estudio representa el primer registro en su tipo para el Pérmico de México.

1. INTRODUCCIÓN

Los afloramientos pérmicos de la región de Chicomuselo, Chiapas, han sido considerados de los más importantes en cuanto al registro de invertebrados fósiles del Paleozoico de México. De los diferentes grupos que se han reportado (corales, gasterópodos, briozoos, braquiópodos, crinoideos, entre otros), sólo se han descrito sistemáticamente la minoría, de manera que existe un sesgo importante en el conocimiento de las faunas de invertebrados marinos pérmicos de la región. En particular, la Formación Paso Hondo (Artinskiano-Roadiano) ha sido distinguida como la unidad litoestratigráfica más fosilífera de las diferentes formaciones que conforman el Pérmico de Chiapas (Hernández-García, 1973); sin embargo, hasta la fecha únicamente se han descrito algunos fusulínidos (Thompson y Miller, 1944), un gasterópodo (Buitrón-Sánchez, 1977), dos ammonoideos (Müllerried *et al.*, 1941), un microcónquido (Heredia-Jiménez, 2018), un hederelloideo (González-Mora *et al.*, 2018) y algunas especies de braquiópodos (Torres-Martínez *et al.*, 2016, 2018, 2019), junto con otros grupos que actualmente se encuentran bajo estudio. En este contexto, aún existe una clara escasez de trabajos correspondientes con la taxonomía de los distintos invertebrados marinos de Chicomuselo, y por consiguiente, de sus relaciones paleoecológicas. En particular, en la Formación Paso Hondo es posible estudiar la relación esclerobionte-hospedero dado que parte del material presenta una conservación lo bastante buena para poder observar esta interacción. Los esclerobiontes son organismos que requieren de sustratos firmes para fijarse y vivir de manera sésil (Webb y Schneider, 2013), muchas veces lo hacen como epibiontes *i.e.* encima de otros seres vivos, como en el caso de los organismos aquí estudiados.

Este tipo de relación paleoecológica ha sido documentada para otras regiones geográficas del mundo (Hoare y Steller, 1967; Webb y Schneider, 2013; Barclay *et al.*, 2013), donde los organismos esclerobiontes han sido reportados por diferentes autores en el proceso de descripción de faunas paleozoicas (Taylor y Vinn, 2006; Vinn, 2010; Zatón y Krawczynski, 2011). De acuerdo con Webb y Schneider (2013)

estos invertebrados ofrecen una ventana única a los ecosistemas fósiles, tanto a través de la preservación directa de interacciones *in situ* entre el hospedero y los encostrantes, como entre los encostrantes y sus vecinos de la misma naturaleza. Dado que los esclerobiontes son fosilizados *in situ*, representan un escenario paleoecológico excepcional debido a que mantienen sus relaciones espaciales, unos con respecto a otros y con respecto al sustrato (Taylor y Wilson, 2003). Así, la competencia espacial, la sucesión ecológica, el crecimiento orientado y el uso diferencial de zonas expuestas del hospedero *versus* zonas no expuestas pueden ser inferidos, de manera que se consideran sistemas excelentes con los cuales estudiar la evolución de una comunidad a lo largo de millones de años (Taylor y Wilson, 2003). En el caso de la relación esclerobionte-braquiópodo hospedero se ha propuesto que la distribución y la orientación de los elementos epifaunales deben considerarse como características fundamentales para la obtención de información acerca de esta relación (Hoare y Steller, 1967).

El presente trabajo se enfocó en el análisis paleoecológico de las faunas de esclerobiontes (briozoos, hederelloideos, microcónquidos y crinoideos) que se encuentran situados sobre diferentes especies de braquiópodos de la Formación Paso Hondo, donde se identificó si existía algún tipo de preferencia de asentamiento de los epibiontes sobre las conchas de los hospederos. Este el primer trabajo donde se estudia dicha relación con faunas del Pérmico de México.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

- Caracterizar las relaciones paleoecológicas presentes entre esclerobiontes y braquiópodos hospederos de la Formación Paso Hondo, Chicomuselo, Chiapas, México.

2.2 Objetivos particulares

- Reconocer cómo se distribuían los diferentes taxones de esclerobiontes presentes en braquiópodos de la Formación Paso Hondo, considerando su abundancia, diversidad, distribución, preferencia de valva y de hospedero.
- Analizar estadísticamente los datos obtenidos, determinar las relaciones y patrones observados en la distribución de los esclerobiontes.
- Establecer las interacciones paleoecológicas que se presentaban en esta asociación fósil durante el Pérmico medio.

3. HIPÓTESIS

El análisis de los patrones de asentamiento de cada esclerobionte afines a la colonización de los braquiópodos brindará la información necesaria para poder identificar el tipo de interacción paleoecológica que existía en esta asociación de invertebrados marinos durante el Roadiano.

4. ANTECEDENTES

4.1 Sucesión paleozoica

En 1894, Sapper fue el primero en estudiar los afloramientos del Paleozoico de Chiapas, cuando registró la presencia de braquiópodos y gasterópodos en la región. En 1896, el mismo autor correlacionó esta fauna con fósiles de la misma edad de Guatemala, resaltando la posibilidad de que hubiera existido una conexión entre ambas áreas. Asimismo, Sapper (1894, 1896) reportó la existencia de distintas unidades litoestratigráficas del Paleozoico en Chiapas.

Müllerried (1936) revisó otras faunas de invertebrados marinos en Chiapas y otras regiones de México y concluyó, mediante el uso de diferentes especies de ammonoideos, que los estratos eran de edad pérmica y no solo carbonífera. Müllerried *et al.* (1941) describieron dos especies de ammonoideos leonardianos de la Formación Paso Hondo, a los cuales correlacionaron con ejemplares de localidades de la misma edad en Texas y Coahuila. Thompson y Miller (1944) describieron los fusulínidos de las tres unidades litoestratigráficas del Pérmico de Chiapas, asignando sus posibles edades: Cisuraliano temprano (Formación Grupera), Cisuraliano medio (Caliza La Vainilla) y Cisuraliano tardío (Formación Paso Hondo), además con este trabajo se le dio nombre formal a la Caliza La Vainilla y a la Formación Paso Hondo, designada originalmente como Paseo Hondo. Thompson (1956) y Gutiérrez-Gil (1956) actualizaron el conocimiento geológico de la región.

Kling (1960) describió los fusulínidos de la Caliza Chochal (Guatemala) y los correlacionó con la Formación Paso Hondo. Del mismo modo, vinculó estas dos formaciones con las calizas Bone Spring y Victoria Peak de Nuevo México y Texas. Hinojosa-Gómez (1964) hizo un reconocimiento geológico del área de Chicomuselo, y así obtuvo la primera cartografía de las unidades paleozoicas de Chiapas, así como de su geología estructural. Además, propuso una separación de la Formación Santa Rosa en dos

unidades (Inferior y Superior). López-Ramos (1966) realizó una compilación geológica del sureste mexicano, así como del norte de Guatemala y Belice.

Hernández-García (1973) describió las características litológicas, geológicas y paleontológicas de las diferentes formaciones paleozoicas de Chiapas, e igualmente determinó que a las unidades de la Formación Santa Rosa, propuestas por Hinojosa-Gómez (1964), se les otorgara el nivel de formación (Formación Santa Rosa Inferior y Formación Santa Rosa Superior). Reyerros de Castillo (1976) reportó la presencia de corales rugosos en la Formación Grupera, y los relacionó con faunas del Pérmico temprano de China. Buitrón-Sánchez (1977a) registró algunos crinoideos y bivalvos de la Formación Santa Rosa, y en el mismo año (1977b), describió un gasterópodo del género *Bellerophon* de la Formación Paso Hondo. Vilchis (1979), reportó la presencia de nueve especies de braquiópodos y una de coral de la Formación Grupera en el área de Monte Redondo. Vachard *et al.* (1996) describieron diversos taxones de algas de la Caliza Chochal en Guatemala, y correlacionaron las rocas portadoras con las de la Formación Paso Hondo. Weber *et al.* (2009) establecieron que la Formación Santa Rosa Inferior está compuesta por una secuencia tipo *flysch* perteneciente al Misisípico tardío-Pensilvánico.

Torres-Martínez *et al.* (2016) describieron cinco especies de braquiópodos de la sección Barrio Allende, de las cuales dos eran nuevas. Además, este es el primer trabajo donde se discute la relación de los braquiópodos pérmicos de Chiapas con los de la Provincia de Grandian. Cortés-Mendoza (2017) realizó un análisis de microfacies y paleoambientes de dos secciones del área de Chicomuselo, pertenecientes al Leonardiano. Torres-Martínez *et al.* (2017) publicaron un análisis más completo de los paleoambientes deposicionales de una sección de 409 metros de espesor de la Formación Paso Hondo, detallando los cambios ambientales y batimétricos acaecidos durante el Cisuraliano tardío de Chiapas. Torres-Martínez *et al.* (2018) describieron un nuevo género de braquiópodo productinino (*Kukulkanus*) de la misma unidad litoestratigráfica. Heredia-Jiménez (2018) describió cinco especies de braquiópodos pertenecientes a los órdenes Rhynchonellida, Athyrida y Terebratulida, y una especie de microcónquido de la Formación Paso Hondo. Tres de las especies de braquiópodos descritas fueron reportadas por primera vez para México y *Microconchus* sp. constituye el primer registro de un microcónquido para el

Pérmico de México. González-Mora *et al.* (2018) reportaron la presencia de *Hederella carbonaria* como esclerobionte de braquiópodos atíridos y rinconélidos del Roadiano de la Formación Paso Hondo; se trata del primer registro de este grupo para México y el más joven a escala global. Torres-Martínez *et al.* (2009) describieron once especies de braquiópodos de la Formación Paso Hondo, una de las cuales es nueva y ocho más son reportadas por primera vez para México. Estos hallazgos permitieron correlacionar los niveles superiores de la Formación Paso Hondo con las formaciones Cherry Canyon y Road Canyon de Texas, Estados Unidos, y como consecuencia se extendió la edad de la unidad al Roadiano (Pérmico medio).

4.2 Relación de esclerobiontes-braquiópodos en el Paleozoico

4.2.1 Ordovícico

Richards (1972) realizó un estudio autoecológico sobre braquiópodos lingúlidos y órthidos del Ordovícico Tardío (Katiano) del sureste de Indiana y suroeste de Ohio (Formaciones Tanner's Creek y Whitewater) y las posibles relaciones entre la morfología de las valvas y la fauna esclerobionte, mencionando que la frecuencia de diferentes taxones de esclerobiontes podría estar en parte determinada por la presencia de costillas en la concha del hospedero. Reportaron esclerobiontes como briozoos incrustadores (ciclostomados y trepostomados) y cornulítidos.

4.2.2 Silúrico

Hurst (1974) reportó la incrustación selectiva de algunos esclerobiontes en braquiópodos del Silúrico superior de Gotland, Suecia; específicamente en los estratos inferiores de Eke de Laubackar (Ludlow medio). El autor infiere que el establecimiento de los esclerobiontes estaba relacionado con el ornamento de la superficie de la concha y con el ángulo de sus costillas de los hospederos, los cuales eran de los órdenes Orthida, Rhynchonellida,

Atrypida, Athyridida y Spiriferida. Los esclerobiontes observados fueron vermes espirorbidos, cornulítidos y briozoos ciclostomados.

4.2.3 Devónico

Steller (1965) reportó para la Formación Silica del Devónico Medio (Givetiano) de Ohio noroccidental la presencia de varios braquiópodos espiriféridos hospederos de esclerobiontes, como braquiópodos craniidos, hederelloideos, briozoos encostrantes y cornulítidos. Hoare y Steller (1967) reportaron a detalle la fauna esclerobionte de un braquiópodo espiriférido (*Paraspirifer bownockeri*) perteneciente a la misma formación, donde registraron esponjas, cornulítidos, braquiópodos craniidos y hederelloideos. Álvarez y Taylor (1987), reportaron la presencia de serpúlidos, hederelloideos, briozoos trepostomados y corales del género *Aulopora* como esclerobiontes del braquiópodo *Anathyris phalaena* del Grupo Rafieces (Devónico Inferior: Emsiano) de Asturias, Noroeste de España. Bordeaux y Brett (1990) realizaron un estudio acerca de los braquiópodos portadores de esclerobiontes hallados en el Grupo Hamilton de Nueva York (Devónico Medio). Aquí se reportó la presencia de gusanos espirorbidos, hederelloideos, cornulítidos, briozoos, braquiópodos craniidos, pelmatozoos y foraminíferos tolypamínidos sobre braquiópodos tropidoléptidos, productidos y espiriféridos. Zátón y Krawczynski (2011) reportaron una asociación de microcónquidos, cornulítidos, hederelloideos, briozoos y discos problemáticos del Frasniano tardío-Famenniano temprano (Devónico Tardío) incrustados en conchas de braquiópodos productidos, atrípidos, rinconélidos y espiriféridos del Campo Central Devónico de Rusia. Webb y Schneider (2013) estudiaron una asociación de esclerobiontes compuesta por braquiópodos craniidos, corales rugosos, microcónquidos, cornulítidos, hederelloideos y briozoos lamelares trepostomados; todos epibiontes de braquiópodos del género *Desquamatia* (orden Atrypida) del Givetiano (Devónico Medio) de la Formación Cedar Valley, Iowa, Estados Unidos. La mayoría de los braquiópodos tenían más de un esclerobionte (individual o colonial); se observó también una correlación positiva con un mayor tamaño del hospedero. Barclay *et al.* (2013) reportaron una serie de braquiópodos orthidos, atrípidos y espiriféridos con esclerobiontes del Devónico (Givetiano

tardío y Frasniano) de la cuenca sedimentaria de Canadá occidental. Los esclerobiontes hallados fueron microcónquidos, hederelloideos, briozoos, cornulítidos y corales rugosos.

4.2.4 Carbonífero

Lescinsky (1997) analizó las paleocomunidades de esclerobiontes de braquiópodos productidos, orthotétidos, atíridos y espiriféridos de diferentes localidades del Carbonífero de Estados Unidos. Los esclerobiontes estudiados fueron corales rugosos, cornulítidos, gusanos espirorbidos, braquiópodos craniiformes, foraminíferos, hederelloideos y briozoos , los cuales se diferenciaron principalmente por presencia/ausencia y abundancia.

5. GENERALIDADES DE LOS INVERTEBRADOS HOSPEDEROS

5.1 Braquiópodos

Los braquiópodos son un grupo de metazoarios sésiles de hábitos epibentónicos marinos. Se trata de organismos celomados y protóstomos de alimentación suspensívora y solitarios, aunque pueden formar racimos (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). La mayoría de los representantes del Phylum Brachiopoda se han extinto, de modo que, de los más de 4500 géneros descritos, solo alrededor de 120 son actuales (con menos de 500 especies) (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009; Carlson, 2016).

Su registro fósil es abundante y diverso a lo largo del Fanerozoico (Carlson, 2016); tuvieron su origen en el Cámbrico temprano (Ushatinskaya, 2008). En particular, fue durante el Paleozoico cuando presentaron su mayor riqueza y abundancia; posteriormente y después de la extinción de finales del Pérmico se observó un declive en su diversidad (Carlson, 2016). De acuerdo con las distintas composiciones taxonómicas que ha presentado el clado a lo largo de su historia, se pueden distinguir tres periodos distintos: Paleozoico temprano, medio-tardío y post-Paleozoico (Carlson, 2016).

De manera clásica se estableció su clasificación en las clases Articulata e Inarticulata, sin embargo, se ha constatado que esto no tiene fundamento taxonómico, principalmente por la inconsistencia de Inarticulata (Carlson, 2016). Sin embargo, la monofilia del Phylum Brachiopoda está bien fundamentada (Rowell, 1982) y actualmente se divide al grupo en tres subphyla: Linguliformea, Craniiformea y Rhynchonelliformea (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). Previamente se había señalado que los braquiópodos representaban un mosaico de caracteres tanto de deuterostomados como de protostomados (Hyman, 1959). Field *et al.* (1988) concluyeron que los braquiópodos estaban más emparentados con los moluscos (un grupo protostomado), así que propusieron que los caracteres similares a los de deuterostomados habrían evolucionado de forma paralela (Eernisse *et al.*, 1992; Luter y Bartolomaeus, 1997; Peterson y Eernisse, 2001). De este modo surgió la idea del clado Lophotrochozoa (Halanych *et al.*, 1995), que agrupa moluscos, anélidos, briozoos, foronídeos y braquiópodos.

Un rasgo importante de los braquiópodos es la presencia de un lofóforo, órgano que se compone de dos brazos con tentáculos ciliados, cuyas funciones son alimenticias, respiratorias, excretoras y para liberación de los gametos. Los brazos se pueden arreglar de diversas maneras. Existen varios modelos morfofuncionales de lofóforo, que dependen de la forma y disposición de sus brazos (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009; Carlson, 2016). El lofóforo es soportado por un braquidio, cruras o por crestas braquiales las cuales se pueden disponer de distintas maneras según el orden taxonómico. Al ser fosilizadas como permineralizaciones o moldes autigénicos permiten deducir las características de los lofóforos que habrían tenido ciertos ejemplares (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

El exoesqueleto consiste en una concha bivalva con simetría bilateral que protege las partes blandas, la cual puede ser organofosfática u organocarbonatada, segregada a partir del ectodermo de la pared corporal (Carlson, 2016). A diferencia de los bivalvos, la concha tiene una valva dorsal y una ventral, ambas suelen ser de diferente tamaño y forma. Puede estar mineralizada por apatito en linguliformes y por calcita en el resto de los braquiópodos, compuesta por una cutícula orgánica externa (periostraco). Las ornamentaciones observables son las costillas, líneas de crecimiento y las espinas huecas, que pueden ayudar a la sujeción del animal en algún sustrato blando; también se pueden presentar tubérculos, que son protuberancias redondeadas y bajas (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

Cuando la concha está cerrada, las valvas se ajustan a una línea de cierre: la comisura. En la región anterior es donde se abren las valvas y en la posterior está la línea de charnela, donde se hallan los dientes ventrales y las fosetas dorsales (Rhynchonelliformea) (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). La cavidad del manto se encuentra en la parte anterior, mientras que la cavidad celómica está en la posterior. En la primera está el lofóforo y los sistemas nervioso y circulatorio, mientras que en la segunda se hallan los músculos, órganos de digestión, reproducción y excreción (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

Los braquiópodos se fijan al sustrato por medio de un pedúnculo, único de los braquiópodos; este órgano es muscular, no mineralizado (raramente preservado) y sale a través del foramen, situado en la parte posterior de la valva ventral (Carlson, 2016). No obstante, hay braquiópodos donde no se presenta este pedúnculo, tal como en Craniiformea,

Strophomenida, Productida y Thecidea, los cuales, dependiendo del grupo, cementan la valva ventral directamente al sustrato, o se entierran de manera epifaunal en el sedimento (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

La alimentación de estos animales es por filtración: consumen fitoplancton, bacterias, protozoarios y detritos orgánicos suspendidos en el agua. El lofóforo filtra agua y produce corrientes inhalantes y exhalantes, las cuales permiten, además de capturar comida, captar el oxígeno para la respiración, eliminar residuos y liberar productos genitales (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). La reproducción es sexual y en general presentan sexos separados.

Actualmente, uno de los sistemas esclerobionte-hospedero más estudiado es precisamente el de los braquiópodos y sus esclerobiontes (Álvarez y Taylor, 1987; Bose *et al.*, 2011).

6. GENERALIDADES DE LOS INVERTEBRADOS ESCLEROBIONTES

6.1 Hederelloideos

Los hederelloideos son un grupo de metazoarios coloniales encostrantes marinos *incertae sedis* (Bancroft, 1986; Wilson y Taylor, 2006). Actualmente se reconocen cinco géneros (Bancroft, 1986; Taylor y Wilson, 2008) y se han reportado más de cien especies (Taylor y Wilson, 2008). Su rango de ocurrencia va del Silúrico al Pérmico, aunque se ha propuesto que podrían encontrarse en el Ordovícico y en el Triásico (Taylor y Wilson, 2008). Bassler (1939), los clasificó como miembros del Phylum Bryozoa, en la Clase Stenolaemata y Orden Cyclostomatida (Bancroft, 1986), clasificación que se sigue utilizando como la más viable hasta la fecha. También se ha sugerido una cercanía de éstos con el género de coral tabulado *Aulopora* por la morfología del zoario (p.e. Bassler, 1939; Elias, 1944; Kiepora, 1973), sin embargo, se constató que había una diferencia entre la estructura y el grosor de

su pared (Condra y Elias, 1944). Dzik (1981) sugirió una relación con la Clase de briozoos vivientes Phylactolaemata; no obstante, por la distancia temporal y las diferencias morfológicas más bien se trataría de una convergencia. Estas afinidades con briozoos han sido constantemente cuestionadas (Brood, 1975; Bancroft, 1986; Wilson y Taylor, 2001), por lo que otros autores los han emparentado con los foronídeos, considerando que los hederelloideos habrían sido de tipo colonial con un lofóforo retractable (Taylor y Wilson, 2008).

Morfológicamente presentan un zoario o zoarium calcificado (cadena de zoecia tubulares) incrustado a objetos de origen orgánico y más raramente a guijarros u otro material inorgánico. El organismo consiste en un eje tubular principal (estolozoecios) que se ramifica lateralmente en autozoecios, de manera alternada entre izquierda y derecha, aunque a veces aparecen varias ramificaciones en el mismo lugar. Las zoecia poseen una comunicación continua, sin muros. Los tubos, con forma elíptica en sección transversal, son anulados y a veces se aprecian estrías longitudinales. En la parte terminal de los tubos ramificados se observan aperturas. Tanto el eje principal como las ramificaciones se encuentran fijadas a la superficie incrustada. Los estudios microestructurales han revelado una estructura de muro fibroso, simple y perforada (Condra y Elias, 1944; Bancroft, 1986).

Al igual que los metazoarios coloniales, los hederelloideos habrían presentado mortalidad parcial: puede morir un zooide, pero no toda la colonia. En el registro fósil se han encontrado organismos fijados a corales lophophylidos (Condra y Elias, 1944), conchas de braquiópodos (Bancroft, 1986; González-Mora *et al.*, 2018), estromatopóridos y al briozoo *Archimedes gillulyi* (Condra y Elias, 1944; Wilson y Taylor, 2006). Como la mayoría de los organismos encostrantes, los hederelloideos se habrían alimentado por suspensión, utilizando un órgano tentacular para introducir a su organismo el plancton (Wilson y Taylor, 2006). La diversidad del grupo tuvo su auge durante el Devónico, mientras que para el Pérmico sólo se ha registrado una especie: *Hederella carbonaria* del Sakmario de Rusia (Lisitsyn, 1998) y del Roadiano de México (González-Mora *et al.*, 2018).

6.2 Microcónquidos

Son metazoarios *incertae sedis* marinos, encostrantes solitarios, con morfología de verme tubícola. Su origen se remonta al Ordovícico Tardío y prosperaron durante el Paleozoico y el Triásico, extinguiéndose en el Jurásico Medio (Vinn, 2010). Con seis géneros descritos, este grupo tuvo una distribución global durante el Paleozoico medio al tardío (Vinn, 2010; Zatón y Vinn, 2011).

Originalmente se caracterizaron como el género de poliqueto *Spirorbis* (Burchette y Riding, 1977), por su morfología externa semejante; sin embargo, después se demostró que se trataba de una convergencia y que ambos grupos diferían fundamentalmente en la morfología proximal del tubo. También fueron interpretados como gasterópodos verméticos (Weedon, 1990), pero la forma reveló una cercanía con los extintos tentaculítidos (Weedon, 1991). Se ha propuesto que los microcónquidos se pudieron haber alimentado por suspensión a través de una estructura de filtración similar a un lofóforo, emparentándolos con los foronídeos, sobre todo con base en su ontogenia temprana y en la microestructura de los tubos (Vinn, 2010). Actualmente, su posición taxonómica dentro de Lophotrochozoa aún es incierta (Zatón y Vinn, 2011).

Los tubos de los microcónquidos miden hasta unos pocos milímetros de diámetro y poseen aberturas en general más pequeñas que un milímetro de diámetro. Los dos morfotipos principales son los enrollados planiespiralmente y helicoidalmente. En el primer caso el tubo se enrolla durante todo su crecimiento sobre el sustrato, y en el segundo, se enrolla inicialmente planiespiralmente y posteriormente crece hacia arriba, desenrollándose en una hélice, aunque algunas especies presentan ambas morfologías a lo largo de su ontogenia. En general, son organismos solitarios, pero algunos helicoidales muestran organización de pseudocolonias (Zatón y Vinn, 2011).

La parte proximal del tubo o protoconcha tiene forma de bulbo, seguida del tubo maduro (teleconcha) que tiene diámetro constante o a veces creciente. La apertura es circular o elíptica, desde la cual las partes blandas habrían salido para alimentar al animal. El exterior del tubo es de textura lisa o con distintas ornamentaciones como crestas, septos, costillas, estrías, tubérculos, nódulos o una combinación de ellas, dependiendo de la

especie. Algunas especies poseen poros de tamaño y densidad variable a lo largo del tubo. Internamente el tubo puede estar dividido por septos transversales (Zatón y Vinn, 2011).

Los tubos eran calcícticos y a menudo con dos capas: la interior o microlamelar (con láminas arregladas concéntricamente) con puntuaciones y pseudopuntuaciones (perforaciones que traspasan el muro del tubo), y la exterior o prismática, más gruesa, constituida por cristales calcícticos, probablemente cubierta por un periostraco (Zatón y Vinn, 2011).

Todos los microcónquidos eran encostrantes, cementando sus tubos a sustratos duros, tales como rocas, conchas y algas calcáreas. Los registros de microcónquidos que se tienen hasta la fecha están relacionados con paleoambientes de aguas someras, así como construcciones de origen biogénico (biohermas, bioestromas y estromatolitos) (Zatón y Vinn, 2011). Algo relevante es que este grupo sobrevivió cuatro extinciones masivas, de manera que probablemente eran muy resilientes a diversos cambios ambientales. Su extinción fue gradual y comenzó en el Jurásico Temprano; esto que su desaparición pudo deberse a la presión competitiva de gusanos serpúlidos u otros suspensívoros (Zatón y Vinn, 2011).

6.3 Briozoos

Es un grupo de metazoarios coloniales acuáticos, bentónicos (con representantes marinos y de agua dulce), también conocidos como ectoproctos (Aguirre, 2009; González-Mora, 2017). Los briozoos vivos se encuentran distribuidos en todos los océanos y en distintas profundidades. Presentan un esqueleto mineralizado (Aguirre, 2009) y se conocen más de 15000 especies extintas; se estima que en la actualidad existen entre 3500 a 4000 especies (Aguirre, 2009). Su registro más antiguo se ubica en el Ordovícico Temprano, y se consideran un grupo de alta importancia para la evolución de las comunidades marinas. Durante el Paleozoico sobresalieron diversos órdenes de la Clase Stenolaemata, mientras que Cyclostomata fue el grupo más diverso durante el Jurásico-Cretácico. En la actualidad solo hay dos clases de briozoos: Stenolaemata (con seis órdenes) y Gymnolaemata (con un orden) (González-Mora, 2017).

Morfológicamente presentan similitudes con algunos hidrozooos y algas coralinas, por lo que inicialmente fueron incluidos como grupo independiente dentro de los cnidarios, pero en 1831, Ehrenberg postuló el Phylum Bryozoa (Aguirre, 2009).

La colonia es conocida como zoario, la cual tiene principalmente forma de arbusto, y está compuesta por decenas a miles de individuos llamados zoooides, usualmente de no más de un milímetro de diámetro (Aguirre, 2009; González-Mora, 2107); además las colonias se pueden considerar como modulares, donde cada zooide representa un módulo. La forma y funcionamiento de la colonia depende de cómo estén arreglados los módulos y el tipo de módulos presentes (McKinney y Jackson, 1991).

Cada zooide posee un lofóforo retráctil, el cual rodea la boca pero no el ano. En un zoario todos los zoooides son clonales, sin embargo, pueden presentar diferencias morfofuncionales (González-Mora, 2017). Los zoooides que cumplen funciones alimenticias son llamados autozoooides (Aguirre, 2009), mientras que los avicularios son zoooides para la defensa, que a su vez también pueden fungir como soporte, además de tener función de limpieza y de generar corrientes alimenticias o locomotoras. Hay zoooides especializados en generar las células reproductivas y alimentar a los cigotos antes de liberarlos como larvas, denominados gonozoooides, y también hay zoooides que no se alimentan por sí mismos, de modo que otros zoooides capaces de hacerlo les deben suministrar su comida; esto se lleva a cabo por medio del sistema funicular, que conecta a los zoooides a través de poros en sus paredes (Boardman y Cheetham, 1987 en González-Mora, 2017). Otros heterozoooides (zoooides diferentes a los autozoooides) se encargan de la protección, reproducción, limpieza, etc; los cenozoooides cumplen una función de refuerzo y soporte, y los nanozoooides se les atribuye una función de limpieza (Aguirre, 2009).

El esqueleto de la mayoría de los briozoos es de carbonato cálcico (excepto los phylactolaemados, que puede estar compuesto de aragonita, de calcita o de composición mixta). Los calcíticos tienen una pared formada por una doble capa celular: el peritoneo, que se halla en contacto con la cavidad corporal, y la epidermis, la capa externa, a partir de la cual se secretan los cristales de carbonato de calcio, la cual está cubierta por una capa de cutícula (Aguirre, 2009).

En el celoma el zooide tiene un aparato digestivo en forma de U. La boca se conecta con el estómago a partir del esófago, luego sigue un intestino y finalmente el ano, fuera del lofóforo. El funículo, que permite el transporte de nutrientes entre zooides, está en la parte inferior del estómago, y en algunos zooides el esperma se genera en el funículo. Los briozoos no poseen órganos especializados para la función circulatoria, excretora y de intercambio gaseoso; por esto muchas veces los desechos se acumulan en el aparato digestivo (cuerpos pardos). Los briozoos cuentan con un sistema nervioso periférico que conecta a toda la colonia (Aguirre, 2009). La mayoría de los briozoos son hermafroditas, presentan desarrollo indirecto y pueden desarrollar tanto larvas planctotróficas como lecitotróficas (González-Mora, 2017). Una vez que la larva se fija en un sustrato duro se convierte en zooide y en una ancéstrula; el resto de la colonia se desarrollará por gemación de ésta (astogenia) (Aguirre, 2009).

La mayor parte de los briozoos habita en zonas de plataforma media; así que su diversidad y abundancia disminuye en ambientes tanto someros como profundos, además suelen ser poco resistentes a ambientes con una alta tasa de sedimentación (Aguirre, 2009).

6.4 Crinoideos

Es un grupo de metazoarios bentónicos marinos, sésiles (salvo algunas excepciones), deuterostomados. Conocidos como lirios de mar, existen unas 600 especies vivientes y aproximadamente 5000 fósiles (Brusca y Brusca, 2003; Ausich y Messing, 1998). Aparecieron en el Paleozoico temprano, durante el cual tuvieron una fase de diversificación en el Ordovícico, donde se han encontrado los representantes más antiguos (Moore y Jeffords, 1968), aunque probablemente el plan corporal del grupo fue establecido desde el Cámbrico (Brusca y Brusca, 2003). La mayor riqueza y abundancia se tiene registrada para el Misisípico, lo que les dio un papel importante en las comunidades bentónicas de finales del Paleozoico (Moore y Jeffords, 1968). Con la extinción masiva del Pérmico desaparecieron cuatro subclases, de manera que su diversidad disminuyó considerablemente para el Mesozoico y Cenozoico (Domínguez *et al.*, 2009). En el Triásico surgió la única subclase que persiste actualmente, representada por adultos tanto con pedúnculo como sin

él, esto los convierte en los equinodermos más antiguos que viven hoy en día (Domínguez *et al.*, 2009).

Los crinoideos poseen formas con tallos fijadores que surgen de la superficie aboral, orientando la boca hacia arriba (a diferencia de los otros equinodermos); tanto la boca como el ano están en la superficie oral. La evolución del esqueleto mesodermal de osículos, compuesto de carbonato cálcico, habría sido posterior a la aparición de un sistema vascular hidráulico y de simetría pentarradial, que por medio de la presión hidrostática le permite el movimiento al animal (Brusca y Brusca, 2003; Domínguez *et al.*, 2009). El endoesqueleto se divide en tres partes: pedúnculo o tallo, cáliz o teca y el aparato braquial (brazos que permiten alimentación, cuyo número puede ser de cinco hasta doscientos) (Domínguez *et al.*, 2009). La parte mineral constituye la mayor parte del organismo. Las formas plesiomórficas se caracterizan por cálices complejos, simplificados a lo largo del Paleozoico, así como por un aparato braquial pequeño y poco ramificado. Una característica apomórfica es la pérdida total del pedúnculo en el estadio adulto (Domínguez *et al.*, 2009). La mayoría de los géneros fósiles de crinoideos se han definido por las características de la teca, y en general es más difícil encontrar ejemplares que proporcionen información sobre los brazos o el tallo (Moore y Jeffords, 1968).

En el extremo distal del pedúnculo se presenta un órgano de fijación que adopta la forma de disco, denominado *holdfast* (cirros) (Domínguez *et al.*, 2009). La mayoría de los crinoideos pueden y podían liberarse de la fijación inicial por medio de la pérdida de esta porción distal (Domínguez *et al.*, 2009). Partes inarticuladas como los *holdfast*, así como fragmentos de tallo, placas, etc., son extremadamente abundantes en el registro fósil. Si se encuentran estas partes esqueléticas desarticuladas en un mismo depósito, no necesariamente quiere decir que pertenecieron a un solo organismo o especie, sino que probablemente se derivan de poblaciones de muchos géneros y especies diferentes (Moore y Jeffords, 1968).

Los crinoideos han estado asociados a lo largo de su historia con braquiópodos, trilobites, corales, moluscos, bivalvos y briozoos (Moore y Jeffords, 1968; Domínguez *et al.*, 2009). Los crinoideos fósiles se han relacionado con ambientes marinos de aguas someras, así como con depósitos deltaicos, zonas clásticas y sedimentos calcáreos. La

mayoría de estos ambientes indican zonas de depósito en aguas tranquilas, sin embargo, algunos crinoideos (actuales y fósiles) están especializados para vivir en arrecifes y rampas carbonatadas de alta energía. Del mismo modo, hay crinoideos, tanto extintos como actuales, que no están anclados a un sustrato y que viven libremente en el ambiente pelágico (Domínguez *et al.*, 2009). A nivel de género, los crinoideos fósiles son buenos indicadores de los ambientes sedimentarios donde éstos se depositaron, además de que son útiles para algunas correlaciones paleobiogeográficas (Moore y Jeffords, 1968).

7. ÁREA DE ESTUDIO

7.1 Ubicación

Los fósiles estudiados pertenecen a la Formación Paso Hondo, cuya sección tipo se halla en los alrededores del río Comalapa, cercano a la población homónima y localizada en el sureste de Chiapas, México (Hernández-García, 1973). En particular, la localidad de estudio se ubica al noreste del poblado de Monte Redondo, Municipio de Frontera Comalapa, Chiapas, entre las coordenadas 15°39' - 15°38' N y 92°02' - 92°01' O (Figura 1).

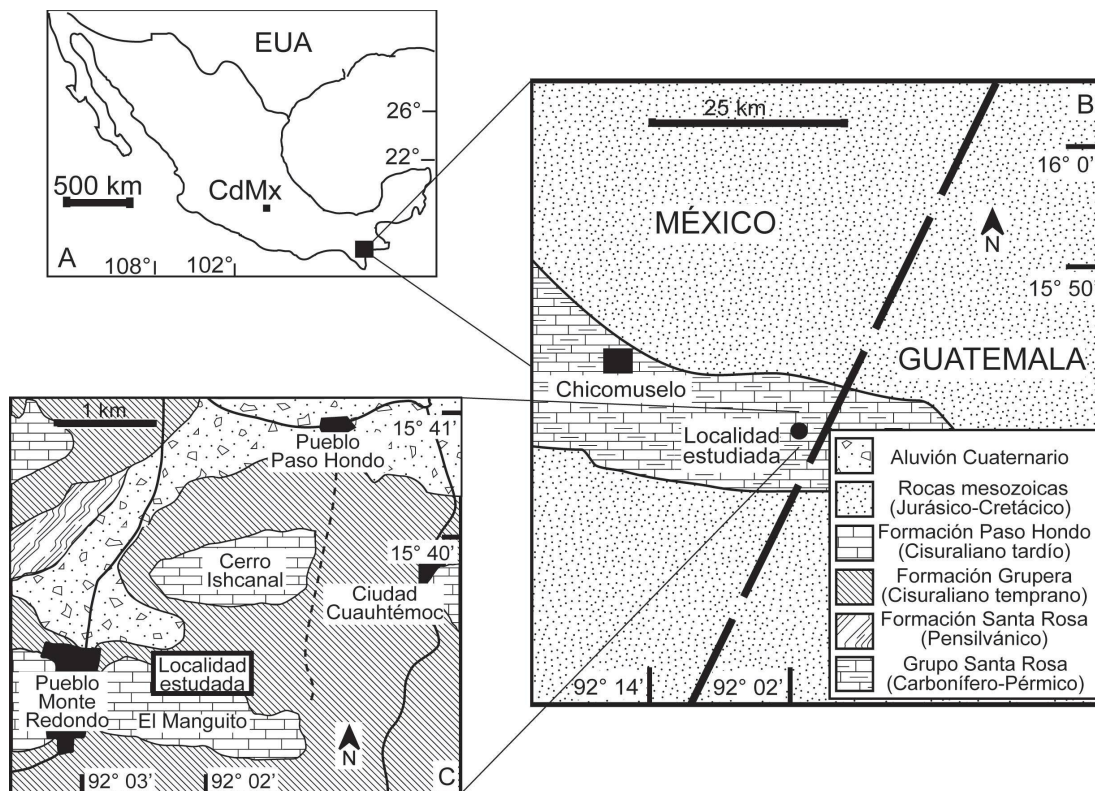


Figura 1. A) Mapa de México. B) Mapa de la región de Chicomuselo, donde se señala la localidad estudiada. C) Ubicación de la localidad de donde provienen los ejemplares estudiados (Formación Paso Hondo).

7.2 Estratigrafía general

La sucesión carbonífera-pérmica de la región de Chicomuselo, Chiapas es considerada de gran importancia por la gran diversidad y abundancia de su registro fósil. Dicha sucesión comienza con la Formación Santa Rosa, que es una secuencia originalmente estudiada en Guatemala por Dollfus y Monserrat en 1868, la cual es considerada como la unidad litoestratigráfica más antigua del Paleozoico de Chiapas. Aunque en primera instancia se había establecido que la formación presentaba un espesor de más de 100 metros, más adelante se reportó que en realidad estaba compuesta de 3000 metros de conglomerados gruesos de cuarzos, arenisca, lutita arcillosa y pizarras con metamorfismo muy avanzado (Gutiérrez-Gil, 1956). Los fósiles de la unidad pertenecen principalmente a invertebrados como crinoideos y bivalvos, pero presentan un alto grado de desgaste (Hernández-García, 1973). Esta formación se ha datado para el Carbonífero (Misisípico tardío-Pensilvánico temprano) (Weber *et al.*, 2006).

Sobreyaciendo a la Formación Santa Rosa está la Formación Grupera de 400 metros de espesor (Thompson, 1956), la cual se compone de una secuencia de lutita y caliza del Cisuraliano temprano (Thompson, 1956; Hernández-García, 1973). En la parte basal la lutita es silicificada y dura, y a veces se encuentra caliza de color oscuro muy fosilífera. En la parte media hay una alternancia de lutita, arenisca y caliza (Torres-Martínez *et al.*, 2017). Los niveles superiores presentan lutita sobre las que descansan 110 metros de estratos de caliza no fosilífera (Gutiérrez-Gil, 1956). En esta formación se ha reportado la presencia de algas, briozoos, braquiópodos y foraminíferos (Hernández-García, 1973).

La Caliza La Vainilla se encuentra transicionalmente sobre la Formación Grupera. Esta unidad está constituida de 90 metros de calizas de color gris oscuro, duras y cristalinas, con un alto contenido de fósiles como crinoideos, braquiópodos y fusulínidos. La edad de la caliza se ha establecido para el Cisuraliano medio (Thompson y Miller, 1944; Gutiérrez-Gil, 1956).

Descansando sobre la Caliza La Vainilla se ubica la Formación Paso Hondo, la cual aflora desde la frontera con Guatemala hasta el suroeste de Chicomuselo (Gutiérrez-Gil, 1956). Se ha señalado que presenta un espesor de aproximadamente 600 metros, el cual se compone principalmente de caliza masiva de coloración gris claro a oscuro. Hacia la base hay lutita silicificada interestratificada con la caliza, en la cual hay numerosos nódulos y vetas de pedernal (Hernández-García, 1973). A esta unidad se le ha asignado una edad del Artinskiano-Roadiano (Cisuraliano tardío-Guadalupiano temprano) (Thompson y Miller, 1944; Torres-Martínez *et al.*, 2019), en donde se ha reportado la presencia de fusulínidos, esponjas, corales, bivalvos, gasterópodos, ammonoideos, briozoos, braquiópodos y crinoideos (Müllerried *et al.*, 1941; Hernández-García, 1973; Kling, 1960; Buitrón-Sánchez, 1977; Torres-Martínez *et al.*, 2016, 2018, 2019).

Finalmente, la Formación Todos Santos del Triásico-Jurásico, constituida de un conjunto de estratos de arenisca roja intercalados con capas delgadas de lutita, descansa en discordancia con la Formación Paso Hondo, (Gutiérrez-Gil, 1956) (Figura 2).

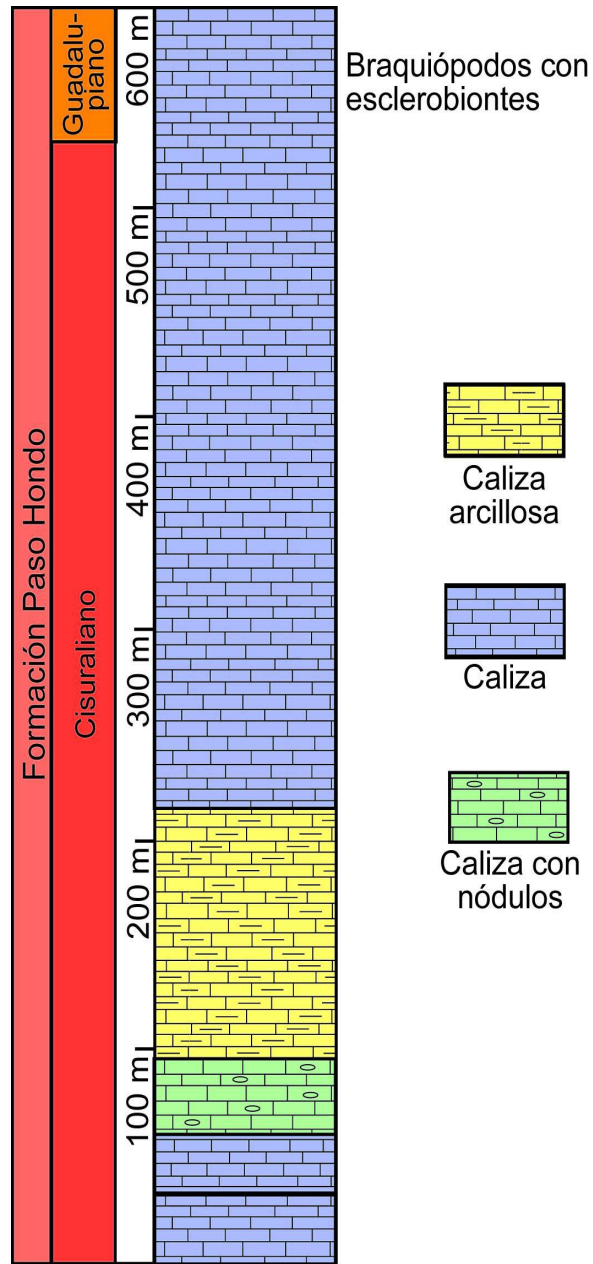


Figura 2. Columna estratigráfica de la Formación Paso Hondo, donde se señala la ubicación estratigráfica aproximada de los braquiópodos hospederos de esclerobiontes estudiados.

8. MÉTODO

I. Se estudiaron los fósiles de braquiópodos portadores de esclerobiontes de la Formación Paso Hondo de la región de Chicomuselo, Chiapas. Algunos de los especímenes están depositados en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, mientras que otros aún se encuentran bajo estudio. El material está catalogado con el prefijo IG y su número correspondiente. Para fines prácticos a este proyecto, se les otorgaron números consecutivos a los diferentes ejemplares estudiados. Estos números son informales y son válidos únicamente para este trabajo. Todo el material procede de la localidad mencionada en el apartado de área de estudio.

II. Se seleccionaron los ejemplares a estudiar.

Las dos asociaciones asignadas fueron: braquiópodos atíridos con esclerobiontes (N=14) y braquiópodos rinconélidos con esclerobiontes (N=12). Dentro de cada asociación se descartaron los individuos con una valva faltante o con daño excesivo por transporte o diagénesis.

III. Mediante la observación al microscopio estereoscópico de cada ejemplar de braquiópodo se registraron los diferentes grupos de esclerobiontes y su distribución en ambas valvas. El método utilizado es el propuesto por Webb y Schneider (2013), que seccionan mediante rejillas imaginarias las valvas de los hospederos en cuadrantes bien delimitados (Figura 3).

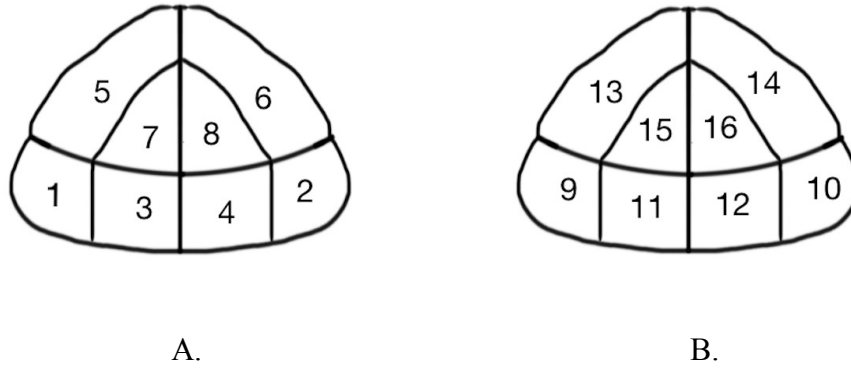


Figura 3. Divisiones y números de los cuadrantes establecidos para las valvas en un braquiópodo arquetípico. A) Valva dorsal, B) Valva ventral.

Los esclerobiontes observados fueron clasificados en cuatro grupos: briozoos, hederelloideos, microcónquidos y crinoideos. En el caso de esclerobiontes coloniales se tomaron en cuenta todos los cuadrantes donde los organismos fueron observados, mientras que los esclerobiontes solitarios fueron registrados en el cuadrante donde se hallaba la mayor parte de su cuerpo.

IV. Se realizó el análisis cuantitativo de los esclerobiontes, diferenciando entre atíridos y rinconélidos:

- Se obtuvo el número de ocurrencias de esclerobiontes para cada cuadrante, especificando el grupo al que pertenecían.
- Se calculó la abundancia relativa de cada grupo de esclerobionte para las regiones de valva dorsal, valva ventral y comisura, así como el porcentaje total de ocupación para cada región.
- Se obtuvo el porcentaje de hospederos monoespecíficos, conoespecíficos y solitarios según el grupo de esclerobionte (basado en Webb y Schneider, 2013).
- Se especificaron las frecuencias de coocurrencia de los taxones de esclerobiontes: dos taxones, tres e incluso los cuatro grupos a la vez.

- Se registró el promedio y rango de la longitud máxima de los hospederos, así como el promedio y rango del área, calculada como el resultado de multiplicar la longitud máxima por el ancho máximo de la valva.

- Con los números de ocurrencias de esclerobiontes se obtuvo para cada hospedero un valor de diversidad y uno de abundancia. Se realizaron gráficas de burbujas área-abundancia y abundancia-diversidad, con sus regresiones lineales respectivas. También se hizo una gráfica sintética de área, abundancia y diversidad (basada en Webb y Schneider, 2013).

- Tomando en cuenta a todos los braquiópodos se graficó la frecuencia relativa de hospederos para cada grupo de esclerobionte especificando si el braquiópodo era atírido o rinconélido.

- Se realizaron las siguientes pruebas estadísticas para atíridos y rinconélidos por separado: prueba de Chi cuadrada de dispersión para analizar el patrón de distribución de los esclerobiontes (basada en Heath, 1995); prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada para determinar preferencia de valva (basada en Heath, 1995); prueba de Shapiro-Wilk al área, para determinar si la abundancia y diversidad presentaban distribución normal; prueba de correlación de Pearson para tamaño/abundancia y para tamaño/diversidad (la comparación con la r crítica se basó en Siegle (2009)).

- Posteriormente, tomando a atíridos y rinconélidos como una sola población, se realizaron las siguientes pruebas estadísticas: prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada para determinar si existía preferencia por los atíridos o por los rinconélidos (basada en Heath, 1995); y prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada para determinar si había preferencia por hospederos con conchas lisas o con conchas ornamentadas ornamentados (basada en Heath, 1995).

Para llevar a cabo este trabajo se utilizó el siguiente software:

- Editor online de LaTeX *Overleaf* para la elaboración de tablas.
- Programa *PAST3* para los análisis estadísticos.
- Herramienta online *Plotly* para la elaboración de gráficas.
- *SketchBook* para el diseño de figuras.

V. A partir de los resultados obtenidos por el análisis cuantitativo, y de acuerdo a la literatura previa, se realizó el análisis paleoecológico correspondiente de la asociación fósil, tanto para atíridos, rinconélidos y para ambos órdenes de braquiópodos como un grupo único.

9. RESULTADOS

El estudio de las asociaciones de esclerobiontes incrustados en braquiópodos de la Formación Paso Hondo brindó la información necesaria para poder obtener los siguientes resultados:

9.1 Esclerobiontes asociados a conchas de braquiópodos atíridos

9.1.1 Distribución morfológica por cuadrantes

En primer lugar se realizó la tabla correspondiente para establecer la distribución espacial de los diferentes individuos de esclerobiontes sobre las conchas de los braquiópodos atíridos (Tabla 1).

Tabla 1. Distribución de esclerobiontes sobre atíridos. En las celdas, cada renglón señala la cantidad de esclerobiontes (número arábigo) y los cuadrantes en los que se encuentran (número romano). Abreviaturas: Co=comisura; TC.d=abarca todos los cuadrantes de la valva dorsal; TC.v=abarca todos los cuadrantes de la valva ventral; los cuadrantes I-VIII pertenecen a la valva dorsal; y los cuadrantes IX-XVI pertenecen a la valva ventral.

Clave	Atírido	Briozoos	Hederelloideos	Microcónquidos	Crinoideos
IG.1	<i>Composita enormis</i>	1(VIII) 1(II) 2(V) 1(TC.v)	1(II)	0	0
IG.2	<i>Composita parasulcata</i>	1(XIII, XV)	1(XIII, XIV, XV, XVI)	0	0
IG.3	<i>Composita enormis</i>	1(I, II, III, IV) 1(IX, X, XI, XII, XV, XVI)	1(IV, VIII) 1(V, VII)	0	0
IG.4	<i>Hustedia connorsi</i>	1(TC.v)	0	0	0
IG.5	<i>Hustedia connorsi</i>	1(I, II, V, VI, VII, VIII)	0	0	0
IG.6	<i>Hustedia connorsi</i>	1(IV, VIII) 1(XIII, XIV)	0	0	0
IG.7	<i>Composita hapsida</i>	1(I, II, VII) 1(XII, XIV, XVI)	0	0	0
IG.8	<i>Composita hapsida</i>	1(IV, VI, VIII) 1(XIII)	0	0	0
IG.9	<i>Composita enormis</i>	1(I, II, III, IV) 1(IX, X) 1(Co)	0	0	0
IG.10	<i>Composita parasulcata</i>	1(TC.v)	1(IV)	0	0
IG.11	<i>Composita sp.</i>	1(I, II, III, IV, VII) 1(IX, X, XI, XIII) 1(XIII)	0	1(XVI)	0
IG.12	<i>Composita enormis</i>	1(III, IV) 1(X, XI, XV, XVI) 1(Co)	0	1(I) 1(VIII)	0
IG.13	<i>Composita enormis</i>	1(IX, X, XI, XIII, XIV, XV, XVI)	0	1(XIII)	0
IG.14	<i>Composita hapsida</i>	1(TC.d)	1(IX, X, XV)	1(II)	1(III) 1(Co)

Del total de esclerobiontes reportados en atíridos (41 esclerobiontes), es notable la mayor abundancia de briozoos, que se hallan en todos los braquiópodos estudiados (representan el 68.29% del total de los esclerobiontes en atíridos), y en diversos casos (8 de 14) se produjo conespecificidad de las colonias; a menudo se encontraban dos colonias juntas. Los hederelloideos son los que les siguen en abundancia, con un 14.63% de los esclerobiontes, y solo en una ocasión presentan conespecificidad; después siguen los microcónquidos, con un caso de conespecificidad y finalmente los crinoideos solo estuvieron representados por dos individuos, hallados en el mismo ejemplar.

De acuerdo a la Tabla 1, 85.71% de los braquiópodos atíridos albergan más de un esclerobionte, el número promedio de esclerobiontes por hospedero es de 2.93 y el promedio de taxones encostrantes por braquiópodo es de 1.71. De las 28 colonias de briozoos, 8 abarcan un cuadrante, 13 entre dos y cinco cuadrantes, y 7 más de cinco. En el caso de los hederelloideos, todos abarcan cuatro cuadrantes o menos. Igualmente se presentaron casos donde un mismo cuadrante era cohabitado por más de un esclerobionte. El caso más común fue el de briozoos/hederelloideos (tres veces), seguido de briozoos/microcónquidos (dos veces), briozoo/briozoo (una vez), y un caso excepcional donde hubo presencia de un briozoo, un microcónquido y un crinoideo en el mismo cuadrante (Tabla 2).

Tabla 2. Número de ocurrencias de esclerobiontes para los distintos cuadrantes en braquiópodos atíridos. Para el caso de los esclerobiontes coloniales, cada ocurrencia representa una ocasión en que la colonia toca el cuadrante.

<i>Atíridos</i>				
Cuadrante	Ocurrencias briozoos	Oc. hederelloideos	Oc. microcónquidos	Oc. crinoideos
I	6	0	1	0
II	7	1	1	0
III	5	0	0	1
IV	7	2	0	0
V	3	1	0	0
VI	3	0	0	0
VII	4	1	0	0
VIII	5	1	1	0
IX	7	1	0	0
X	8	1	0	0
XI	7	0	0	0
XII	5	0	0	0
XIII	8	1	1	0
XIV	6	1	0	0
XV	7	2	0	0
XVI	6	1	1	0
Co	2	0	0	1

I-VIII: valva dorsal
IX-XVI: valva ventral
Co: comisura

El cuadrante que más veces fue ocupado por esclerobiontes es el XIII, de la valva ventral, con un total de 10 ocurrencias de todos los taxones de esclerobiontes, seguido por los cuadrantes II, IV, X y XV con 9 ocurrencias totales. Todos los cuadrantes fueron ocupados al menos tres veces. Como se observa, los briozoos no solo son los esclerobiontes más numerosos, sino también los que abarcaron mayor área, seguidos de los hederelloideos. Todos los cuadrantes, incluyendo la comisura, fueron tocados más de una vez por una colonia de briozoos, que frecuentaron principalmente los cuadrantes X y XIII. Con los datos de la tabla 3 se calculó la varianza y media de los datos, y con esto, el índice de dispersión de los esclerobiontes. Posteriormente se obtuvo la X^2 .

Tabla 3. Prueba de Chi cuadrada de dispersión (X^2) e índice de dispersión (I). N=17 (16 cuadrantes más la comisura). α representa el nivel de significancia, y gl los grados de libertad.

Dispersión en atíridos		N=17	
Varianza	4.7794117647	I = varianza/media	$\alpha = 0.05$
Media	6.8235294118	I = 0.7004310345	gl = 16
		$X^2 = I \times (n-1)$	
		$X^2 = 11.2068965517$	
Valor crítico X^2 inferior	6.908		
Valor crítico X^2 superior	28.845		

Como la X^2 obtenida se ubicó entre ambos valores críticos, se considera que el patrón de la distribución de los esclerobiontes en los cuadrantes de braquiópodos atíridos es aleatorio.

9.1.2. Preferencia de valva

En la Tabla 4 se muestra la abundancia relativa de los distintos grupos de esclerobiontes en braquiópodos atíridos, así como su distribución morfológica en los mismos (porcentaje de esclerobiontes hallados en la valva dorsal, valva ventral y comisura). La última fila muestra los porcentajes totales de ocupación en los braquiópodos teniendo en cuenta a todos los esclerobiontes.

Tabla 4. Abundancia relativa de cada grupo esclerobionte y ocupación de las valvas en braquiópodos atíridos.

Atíridos (N=14)								
Taxa	Abundancia	Abundancia relativa (%)	Valva dorsal	% Valva dorsal	Valva ventral	% Valva ventral	Comisura	% Comisura
Briozoos	28	68.29	13	46.43	13	46.43	2	7.14
Microcónquidos	5	12.20	3	60	2	40	0	0
Hederelloideos	6	14.63	4	66.67	2	33.33	0	0
Crinoideos	2	4.88	1	50	0	0	1	50
Total	41	100	21		17		3	
Porcentajes totales de ocupación (%)								
Valva dorsal	Valva ventral	Comisura						
51.22	41.46	7.32						

Los briozoos ocuparon en igual proporción tanto la valva dorsal como la ventral (en términos de número de colonias, no de área colonizada); en cuanto a los microcónquidos, hederelloideos y crinoideos hubo predominio de individuos en la valva dorsal. La comisura solo fue ocupada por briozoos (dos) y crinoideos (uno). Tomando en cuenta a todos los esclerobiontes se observó que la valva dorsal tuvo preferencia de ocupación, pero con una diferencia poco significativa con respecto al porcentaje de la valva ventral. La comisura tuvo la menor ocupación, y de los ejemplares de atíridos, se registraron dos en los que los briozoos traspasaban la comisura.

Se realizó la prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada de la distribución de los esclerobiontes en ambas valvas de braquiópodos atíridos, sin tomar en cuenta los esclerobiontes hallados en la comisura (Tabla 5).

Tabla 5. Prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada de distribución de esclerobiontes en ambas valvas de atíridos.

Atíridos		Esclerobiontes N=38		
	Valva dorsal	Valva ventral		
No. de escl. observados	21	17		$\alpha = 0.05$
No. de escl. esperados	19	19		gl = 1
				$X^2 = 0.4210526316$
				$X^2 \text{ crítica} = 3.841$

Como la X^2 obtenida es menor que la X^2 crítica, se aceptó la hipótesis nula, y ésta es, que no hay una diferencia significativa entre las frecuencias de esclerobiontes observadas para cada valva, y por lo tanto no existe una preferencia por una valva en particular.

9.1.3. Interacciones

En el caso de los hospederos se midieron las abundancias y proporciones de atíridos monoespecíficos, conoespecíficos y solitarios para cada taxón epibionte. La monoespecificidad se produce cuando solo se presenta un taxón epibionte en el braquiópodo. La conoespecificidad ocurre cuando se presenta más de una colonia/individuo de diferentes taxones en el mismo braquiópodo. El porcentaje de hospederos solitarios se refiere a los braquiópodos en los que sólo se presenta un epibionte de ese taxón, sin ningún otro huésped (Tabla 6).

Tabla 6. Abundancias y proporciones de atíridos monoespecíficos, conoespecíficos y solitarios.

Atíridos N=14						
Taxa	Hospederos monoespecíficos	% Monoespecífico	H. conoespecíficos	% Conoespecífico	H. solitarios	% Solitarios
Briozoos	6	42.86	8	57.14	2	14.29
Microcónquidos	0	0	1	7.14	0	0
Hederelloideos	0	0	1	7.14	0	0
Crinoideos	0	0	1	7.14	0	0

Los briozoos fueron el único taxón que presentó monoespecificidad, de modo que los microcónquidos, hederelloideos y crinoideos siempre estuvieron acompañados por otro taxón y por ende nunca formaron parte de un hospedero solitario. Casi la mitad de los hospederos fueron monoespecíficos de briozoos, mientras que más de la mitad fueron conespecíficos de los mismos; en el caso del resto de los esclerobiontes la conespecificidad fue poco común. Con esto se midió la frecuencia de la coocurrencia de los diferentes taxones de epibiontes en los braquiópodos atíridos (Tabla 7).

Tabla 7. Coocurrencia de los taxones de epibiontes en braquiópodos atíridos. Debe tomarse en cuenta que un mismo ejemplar de braquiópodo puede presentar más de una cualidad (p.e. Briozoos + hederelloideos y briozoos + hederelloideos + microcónquidos).

<u>Taxa</u>	<u>Hospederos con ocurrencia (N=14)</u>
Briozoos + Hederelloideos	5
Briozoos + Microcónquidos	4
Briozoos + Crinoideos	1
Hederelloideos + Microcónquidos	1
Hederelloideos + Crinoideos	1
Microcónquidos + Crinoideos	1
Briozoos + Hederelloideos + Microcónquidos	1
Briozoos + Hederelloideos + Crinoideos	1
Briozoos + Microcónquidos + Crinoideos	1
Hederelloideos + Microcónquidos + Crinoideos	1
Todos los taxa	1

La coocurrencia más común es la de briozoos y hederelloideos, seguida con poca diferencia por la de briozoos y microcónquidos. El resto de las permutaciones para coocurrencias dobles se presentaron en la misma proporción (1). Para las permutaciones de coocurrencias triples, la proporción de hospederos fue igual a 1 en cada caso. Asimismo, hubo un braquiópodo donde se presentaron los cuatro taxones. En el caso de los cuadrantes donde se interceptaron dos o más esclerobiontes, en tres ocasiones se observó un hederelloideo sobre una colonia de briozoos.

9.1.4. *Tamaño, abundancia y diversidad*

A continuación se midió el tamaño de los atíridos (Tabla 8), el cual fue posteriormente graficado para comparar entre las variables área y abundancia total de esclerobiontes (Figura 4).

Tabla 8. Tamaño de atíridos, medido en longitud y área. Se muestra promedio y rango para ambos.

Atíridos	
Longitud promedio (mm)	Rango de longitud (mm)
17.69	12.08 - 20.72
Área promedio (mm ²)	Rango de área (mm ²)
264.82	130.83 - 442.03

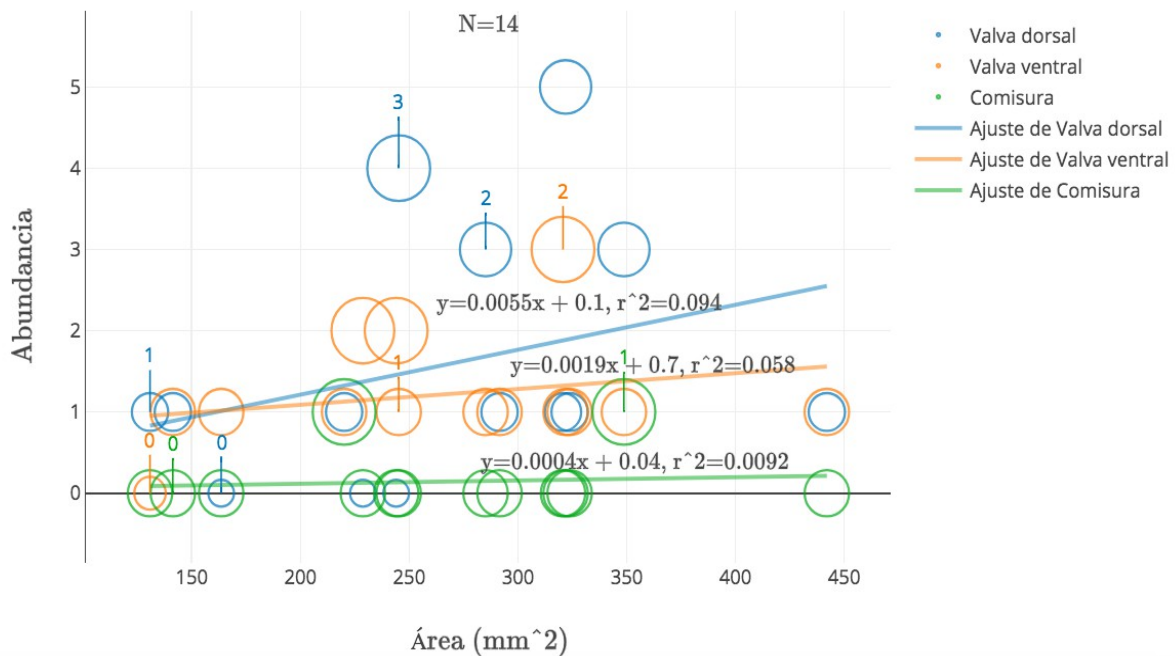


Figura 4. Comparación entre áreas de hospederos, abundancia y diversidad total de esclerobiontes. Eje X=área de los atíridos en mm². Eje Y=abundancia total de

esclerobiontes para cada braquiópodo. El diámetro de cada burbuja es proporcional a la diversidad que presenta (los números en color marcan la diversidad correspondiente a cada tamaño). Los ajustes de recta señalan la relación área-abundancia en cada una de las categorías (valva dorsal, valva ventral y comisura).

En el caso de la valva dorsal se presentó una correlación positiva entre área y abundancia ($R^2=0.094$; $m=0.0055 \pm 0.0049$; $b=0.1 \pm 1.4$); sin embargo, las valvas con mayor abundancia fueron las que se encuentran en la media de las áreas analizadas; la de mayor abundancia es la valva con cinco individuos, situada entre los 300 y los 350 mm^2 . Exceptuando esa valva (abundancia 5, diversidad 2), la relación entre diversidad y abundancia es significativa. Para la valva ventral se tuvo un ajuste menos lineal ($R^2=0.058$; $m=0.0019 \pm 0.0023$; $b=0.7 \pm 0.63$), pero se observa una redundancia con el patrón anterior. En la comisura ($R^2=0.0092$; $m=0.0004 \pm 0.0012$; $b=0.04 \pm 0.34$) la correlación fue prácticamente nula, lo cual puede deberse a la poca abundancia que se presentó en la misma. Aquí, la máxima abundancia fue de 1 y solo se produjo para dos individuos, lo que resulta en una correlación completamente lineal. La correlación de diversidad y abundancia se puede apreciar en la Figura 5.

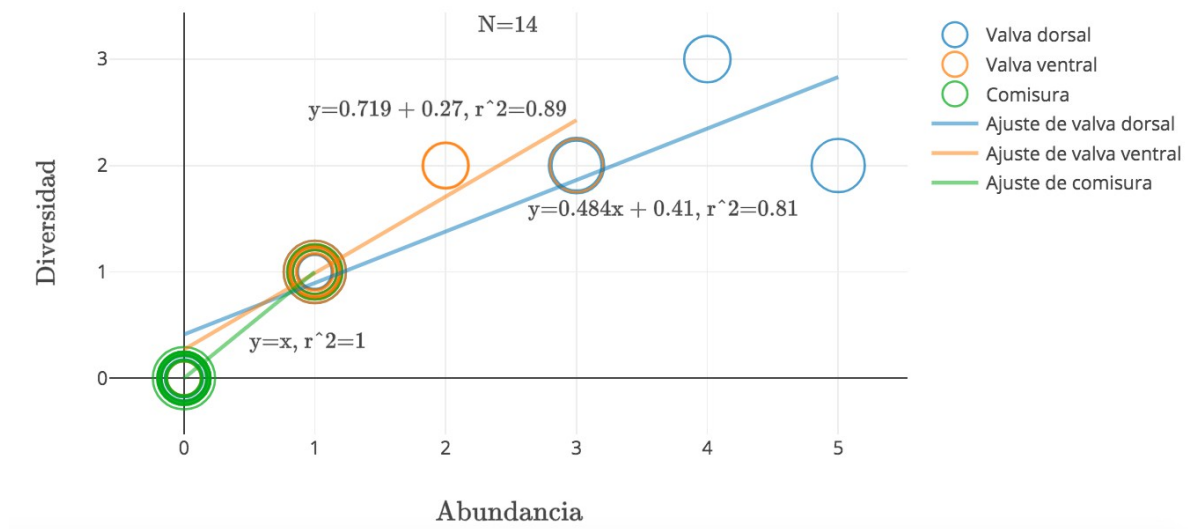


Figura 5. Correlación de diversidad y abundancia en la valva dorsal, valva ventral y comisura de braquiópodos atíridos. Eje X=abundancia y Eje Y=diversidad. El diámetro de los círculos representa el área del hospedero.

Resultó evidente que tanto para la valva dorsal ($R^2=0.81$; $m=0.484 \pm 0.07$; $b=0.41 \pm 0.16$), como la ventral ($R^2=0.89$; $m=0.719 \pm 0.075$; $b=0.27 \pm 0.1$) y la comisura ($R^2=1$; $m=1$; $b=0$) existe una correlación lineal entre la abundancia y la diversidad, lo que sugiere una tendencia hacia la conespecificidad en varios de los casos.

En cuanto al ajuste de diversidad y abundancia de esclerobiontes sobre los distintos braquiópodos se muestra en la Figura 6 el siguiente resultado:

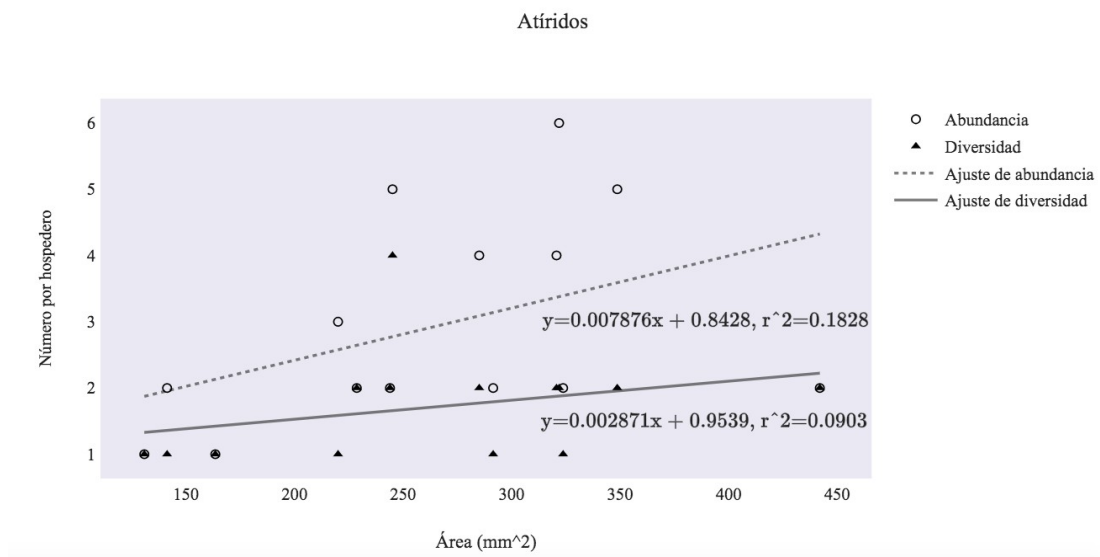


Figura 6. Ajuste de diversidad y abundancia de esclerobiontes sobre los atíridos. Eje X=área medida de los braquiópodos. Eje Y=abundancia de esclerobiontes por hospedero (círculos) y diversidad de taxones por hospedero (triángulos).

La recta de ajuste para la abundancia ($R^2=0.1828$; $m=0.007876 \pm 0.004808$; $b=0.8428 \pm 1.335$) corroboró la correlación positiva antes mencionada entre área del

braquiópodo y la abundancia de esclerobiontes, aunque es notorio que los puntos con mayor abundancia se sitúan en las tallas promedio, y no necesariamente en las de mayor tamaño. Por otro lado, la recta de ajuste para la diversidad ($R^2=0.09030$; $m=0.002871 \pm 0.002631$; $b=0.9539 \pm 0.7303$) mostró una correlación menos significativa que la anterior, pero sigue siendo positiva. Esto se debe a que la diversidad es función de la abundancia, la cual a su vez depende del área. Se procedió a realizar las pruebas de Shapiro-Wilk aplicadas al área, abundancia y diversidad en atíridos, determinando si presentaban una distribución normal (Tabla 9).

Tabla 9. Pruebas de Shapiro-Wilk para establecer distribución normal de esclerobiontes en atíridos.

Atíridos		
	$\alpha = 0.05$	
	Shapiro-Wilk W	p
Área	0.9639	0.7867
Abundancia	0.8763	0.05148
Diversidad	0.7227	0.0006411

El resultado demostró que sólo la diversidad no presentó una distribución normal, pues su valor p fue menor que α .

Finalmente, en la tabla 10 se muestran las relaciones de tamaño-abundancia y tamaño-diversidad en atíridos mediante la prueba de correlación de Pearson:

Tabla 10. Prueba de correlación de Pearson para las relaciones de tamaño-abundancia y tamaño-diversidad en atíridos.

Correlación en atíridos		
Variabes	r	
Tamaño-abundancia	0.42751	$\alpha = 0.05$
Tamaño-diversidad	0.30051	gl = 12
r crítica	0.532	

En ambos casos el valor de r resultó menor que la r crítica, con lo cual se pudo concluir que la correlación observada no presentaba una relación realmente significativa.

9.2 Esclerobiontes asociados a conchas de braquiópodos rinconélidos

9.2.1 Distribución morfológica por cuadrantes

Al igual que con los atíridos, en primer lugar se elaboró la tabla correspondiente a la distribución espacial de los esclerobiontes sobre las conchas de los braquiópodos rinconélidos (Tabla 11).

Tabla 11. Distribución de esclerobiontes sobre rinconélidos por cuadrantes. En las celdas, cada renglón señala la cantidad de esclerobiontes (número arábigo) y los cuadrantes en los que se encuentran (número romano). Abreviaturas: Co=comisura; TC.d=abarca todos los cuadrantes de la valva dorsal; TC.v=abarca todos los cuadrantes de la valva ventral; los cuadrantes I-VIII pertenecen a la valva dorsal; y los cuadrantes IX-XVI pertenecen a la valva ventral.

Clave	Rinconélido	Briozoos	Hederelloideos	Microcónquidos	Crinoideos
IG.15	<i>Tautosia transenna</i>	1(Co)	0	0	0
IG.16	<i>Phrenophoria ventricosa</i>	1(Co)	0	0	0
IG.17	<i>Wellerella lemasi</i>	1(V) 1(IX, X, XV, XVI)	1(I, VII, VIII)	1(III)	0
IG.18	<i>Tautosia transenna</i>	1(I, VII) 1(XII, XIV, XVI)	1(XIII)	0	0
IG.19	<i>Tautosia transenna</i>	1(XII, XVI) 1(Co)	0	1(VI)	0
IG.20	<i>Pontisia</i> sp.	1(X, XI) 1(Co)	0	0	0
IG.21	<i>Wellerella lemasi</i>	1(VI) 1(XIV) 1(Co)	1(XII, XVI)	1(VII)	0
IG.22	<i>Tautosia transenna</i>	1(VI) 1(IX, X, XI) 1(Co)	0	1(XI) 1(XV)	0
IG.23	<i>Pontisia</i> sp.	1(XI, XII)	0	0	0
IG.24	<i>Tautosia transenna</i>	1(IV)	0	1(IV) 1(VIII) 1(Co)	0
IG.25	<i>Tautosia transenna</i>	0	0	1(VII) 1(IX)	0
IG.26	<i>Tautosia transenna</i>	1(II) 1(XI, XII)	0	1(I)	1(IV)

En este caso la mayor proporción de esclerobiontes estuvo representada por las colonias de briozoos (57.14% de los esclerobiontes), seguidas en abundancia por los microcónquidos (31.43%), mucho más abundantes que en atíridos. En 7 de 12 hospederos hubo conoespecificidad de briozoos. Para hederelloideos no hubo conoespecificidad, y en el caso de microcónquidos ésta se presentó en tres casos. Los crinoideos solo estuvieron representados por un individuo. Se puede denotar que 75% de los braquiópodos rinconélidos albergaban más de un esclerobionte; de esta manera ocurren alrededor de 2.92 esclerobiontes por hospedero en promedio, con una media de 1.83 taxones diferentes por rinconélido. De las 20 colonias de briozoos, 12 se observaron en un solo cuadrante, cuando el resto abarcó entre dos y cuatro cuadrantes. En el caso de los hederelloideos, todas las colonias fueron de tres cuadrantes o menos. En dos ejemplares de rinconélidos se denotó una colonización por más de un esclerobionte en el mismo cuadrante (briozoos y microcónquidos) (Tabla 12).

Tabla 12. Número de ocurrencias de esclerobiontes para los distintos cuadrantes en rinconélidos. Para el caso de los esclerobiontes coloniales, cada ocurrencia representa una ocasión en que la colonia toca el cuadrante.

<i>Rinconélidos</i>				
Cuadrante	Ocurrencias briozoos	Oc. hederelloideos	Oc. microcónquidos	Oc. crinoideos
I	1	1	1	0
II	1	0	0	0
III	0	0	1	0
IV	1	0	1	1
V	1	0	0	0
VI	2	0	1	0
VII	1	1	2	0
VIII	0	1	1	0
IX	2	0	1	0
X	3	0	0	0
XI	4	0	1	0
XII	4	1	0	0
XIII	0	1	0	0
XIV	2	0	0	0
XV	1	0	1	0
XVI	3	1	0	0
Co	6	0	1	0

I-VIII: valva dorsal
 IX-XVI: valva ventral
 Co: comisura

A diferencia de los atíridos, en los rinconélidos hubo una cantidad de individuos incrustados mucho menor para todos los cuadrantes; en la comisura se presentó el mayor

número de ocurrencias, 7, seguida de los cuadrantes XI y XII (5) y posteriormente el VII y el XV (4). En todos los cuadrantes por lo menos en un caso se presentó un esclerobionte. Los briozoos, además de ser los esclerobiontes más abundantes, también fueron los que abarcaron más área (al igual que en atíridos), pero en este caso estuvieron seguidos por los microcónquidos en cuestión de área ocupada. La comisura y los cuadrantes XI y XII fueron los más frecuentados por briozoos, sin embargo, a pesar de su amplia distribución, hubo tres cuadrantes que nunca fueron tocados por éstos. En el caso de los microcónquidos, el cuadrante más frecuentado fue el VII, aunque los individuos de estos esclerobiontes presentaban tallas pequeñas. Los cuadrantes I y VII fueron colonizados tanto por briozoos como por hederelloideos y microcónquidos, mientras que en el cuadrante IV se dio la ocurrencia de briozoos, microcónquidos y crinoideos. Con los datos de la tabla 12 se calculó la varianza y la media de los datos obtenidos, lo que permitió realizar el índice de dispersión de los esclerobiontes (Tabla 13).

Tabla 13. Prueba de Chi cuadrada (X^2) e índice de dispersión (I). N=17 (16 cuadrantes más la comisura).

Dispersión en rinconélidos		N=17	
Varianza	2.8088235294	I = varianza/media	$\alpha = 0.05$
Media	2.9411764706	I = 0.955	gl = 16
		$X^2 = I \times (n-1)$	
		$X^2 = 15.28$	
Valor crítico X^2 inferior	6.908		
Valor crítico X^2 superior	28.845		

Con este resultado se pudo observar que como la X^2 se halla entre ambos valores críticos, el patrón de distribución de los esclerobiontes encontrados sobre los rinconélidos es aleatorio.

9.2.2 Preferencia de valva

Para determinar la preferencia de valvas de rinconélidos por parte de los esclerobiontes se obtuvo su abundancia relativa, distribución y porcentajes totales de ocupación en los braquiópodos (Tabla 14).

Tabla 14. Abundancia relativa de cada grupo de esclerobionte incrustado en braquiópodos rinconélidos.

Rinconélidos (N=12)								
Taxa	Abundancia	Abundancia relativa (%)	Valva dorsal	% Valva dorsal	Valva ventral	%Valva ventral	Comisura	% Comisura
Briozoos	20	57.14	6	30	8	40	6	30
Microcónquidos	11	31.43	7	63.64	3	27.27	1	9.09
Hederelloideos	3	8.57	1	33.33	2	66.67	0	0
Crinoideos	1	2.86	1	100	0	0	0	0
Total	35	100	15		13		7	
Porcentajes totales de ocupación (%)								
Valva dorsal	Valva ventral	Comisura						
42.86	37.14	20						

La mayor ocupación de briozoos se detectó en la valva ventral, mostrando una pequeña diferencia con respecto a las proporciones de la valva dorsal y la comisura, que fueron las mismas. En microcónquidos y crinoideos, la ocupación predominante se presentó en la valva dorsal, y en el caso de los hederelloideos hubo una ligera preferencia por la valva ventral. La comisura solo fue ocupada por briozoos (6 colonias) y microcónquidos. Tomando en cuenta el total de los epibiontes, la mayor ocupación se observó en la valva dorsal (siendo los microcónquidos los más abundantes). El porcentaje de ocupación en la comisura de los rinconélidos fue mayor que en atíridos, pero hay que tomar en cuenta la diferencia del tamaño de la población para cada grupo de braquiópodos. En ocho muestras se denotó la presencia de briozoos que cubrían completamente la comisura. Con esto y de acuerdo a la distribución de taxones se realizó la prueba de Chi cuadrada (Tabla 15).

Tabla 15. Prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada de la distribución de los esclerobiontes en ambas valvas de rinconélidos. No se tomaron en cuenta los esclerobiontes hallados en la comisura.

Rinconélidos	Esclerobiontes N=28		
	Valva dorsal	Valva ventral	
No. de escl. observados	15	13	$\alpha = 0.05$
No. de escl. esperados	14	14	gl = 1
			$X^2 = 0.1428571429$
			X^2 crítica = 3.841

Con el análisis correspondiente se pudo constatar que debido a que la X^2 obtenida es menor que la X^2 crítica, la hipótesis nula se tiene que validar, y ésta es, que no existe una diferencia significativa entre las frecuencias de esclerobiontes observadas para cada valva, y por lo tanto, que no existe una preferencia por una valva en particular.

9.2.3 Interacciones

A continuación, se obtuvieron las abundancias y proporciones de rinconélidos monoespecíficos, conespecíficos y solitarios para cada grupo de esclerobionte (Tabla 16).

Tabla 16. Abundancias y proporciones de atíridos monoespecíficos, conespecíficos y solitarios

Rinconélidos N=12						
Taxa	Hospederos monoespecíficos	% Monoespecífico	H. conespecíficos	% Conespecífico	H. solitarios	% Solitarios
Briozoos	4	33.33	7	58.33	3	25
Microcónquidos	1	8.33	3	25	0	0
Hederelloideos	0	0	0	0	0	0
Crinoideos	0	0	0	0	0	0

Con esto se pudo constatar que los briozoos y los microcónquidos (principalmente los primeros) presentaban monoespecificidad, es decir, que a diferencia de los braquiópodos atíridos, en rinconélidos sí hubo un espécimen en donde no ocurrieron briozoos. La

monoespecificidad fue rara en microcónquidos, con un solo braquiópodo, mientras que en briozoos fue de menos de la mitad (33.33%). La conespecificidad más común se observó en briozoos y microcónquidos. Los hederelloideos y crinoideos nunca se presentaron de manera monoespecífica ni conespecífica, de modo que siempre estuvieron acompañados de otro taxón epibionte. Los únicos esclerobiontes observados en hospederos solitarios (donde solo se presenta un individuo o colonia de esclerobionte) fueron los briozoos con un 25%. Esta coocurrencia se puede observar en la tabla 17:

Tabla 17. Frecuencia de coocurrencia de los diferentes taxones de esclerobiontes de rinconélidos. Debe tomarse en cuenta que un mismo ejemplar de braquiópodo puede presentar más de una cualidad (p.e. Briozoos + hederelloideos, y briozoos + hederelloideos + microcónquidos).

<u>Taxa</u>	<u>Hospederos con ocurrencia (N=12)</u>
Briozoos + Hederelloideos	3
Briozoos + Microcónquidos	6
Briozoos + Crinoideos	1
Hederelloideos + Microcónquidos	2
Hederelloideos + Crinoideos	0
Microcónquidos + Crinoideos	1
Briozoos + Hederelloideos + Microcónquidos	2
Briozoos + Hederelloideos + Crinoideos	0
Briozoos + Microcónquidos + Crinoideos	1
Hederelloideos + Microcónquidos + Crinoideos	0
Todos los taxa	0

A diferencia de los atíridos, en rinconélidos la coocurrencia más común fue la de briozoos con microcónquidos, seguida de briozoos con hederelloideos y posteriormente hederelloideos con microcónquidos. Las coocurrencias de briozoos con crinoideos y microcónquidos con crinoideos tuvieron el mismo valor (1), mientras que no hubo coocurrencias de hederelloideos con crinoideos. En el caso de las coocurrencias triples, la más común fue la de briozoos con hederelloideos y microcónquidos, y posteriormente la de briozoos con microcónquidos y crinoideos (con 1), el resto no se presentaron. No hubo un braquiópodo donde estuvieran los cuatro taxones. Además, se registraron dos casos en que

un esclerobionte creció encima de otro, en ambos casos se trató de un microcónquido asentado sobre un briozoo.

9.2.4 Tamaño, abundancia y diversidad

Con el tamaño medido de cada hospedero (longitud y área) se realizó la tabla 18. Después los datos fueron correlacionados con la abundancia de esclerobiontes (Figura 7).

Tabla 18. Tamaño de los especímenes de rinconélidos. Se muestra promedio y rango para cada caso.

Rinconélidos	
Longitud promedio (mm)	Rango de longitud (mm)
13.86	10.4 - 17.64
Área promedio (mm ²)	Rango de área (mm ²)
212.41	100.25 - 367.26

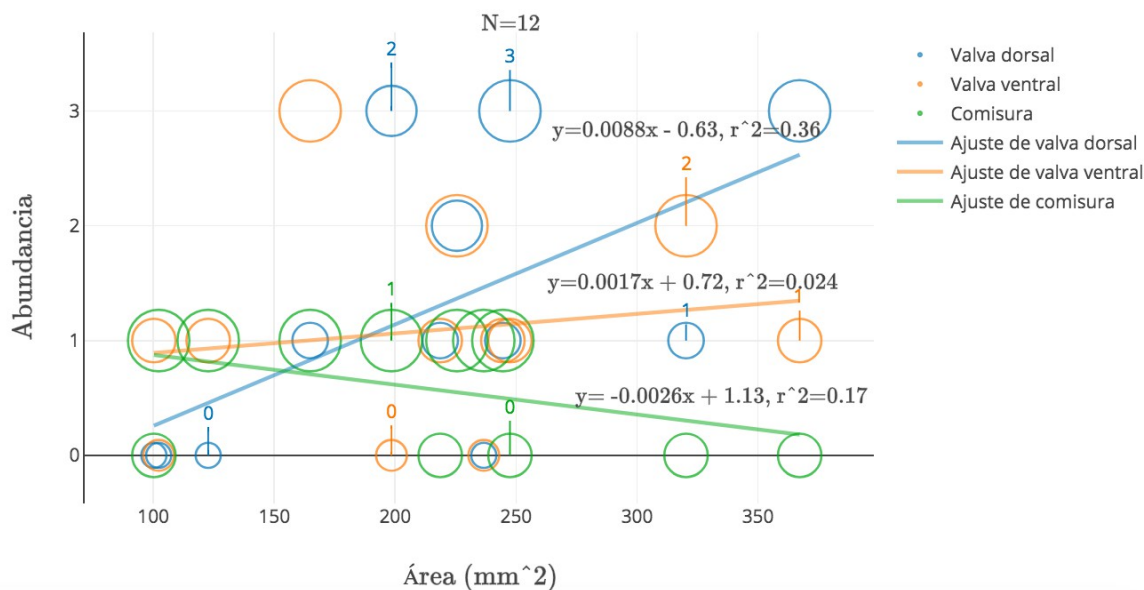


Figura 7. Comparación entre áreas de hospederos y abundancia total de esclerobiontes. Eje X=áreas de los rinconélidos en mm². Eje Y=abundancia total de esclerobiontes para cada

braquiópodo. El diámetro de cada burbuja es proporcional a la diversidad que presenta cada región (los números en color marcan la diversidad correspondiente a cada tamaño).

Es evidente que, para la valva dorsal, se presenta una correlación lineal entre el área del braquiópodo y la abundancia ($R^2 = 0.36$; $m=0.0088 \pm 0.0038$; $b=-0.63 \pm 0.85$). Aunque la mayoría de las valvas con abundancia máxima (3) se concentran en los tamaños promedio de los hospederos, hay un caso de abundancia 3 que se localiza entre los tamaños grandes. Contrariamente, hubo hospederos con un gran tamaño y abundancia de un esclerobionte, sugiriendo que la relación no es totalmente lineal. En general, la relación entre abundancia y diversidad es positiva, pues se tienden a encontrar circunferencias más grandes conforme aumenta la abundancia. Así, en la valva ventral la correlación no se observó del todo lineal ($R^2=0.024$; $m=0.0017 \pm 0.0034$; $b=0.72 \pm 0.78$), e incluso la mayor abundancia se detectó en una valva pequeña. Para los tamaños grandes se obtuvieron abundancias medias (entre 1 y 2). Con esto se denota que la relación entre abundancia y diversidad es positiva de acuerdo con el tamaño de las circunferencias mostradas en la figura 7. Por otro lado, en la comisura se tuvo una pendiente negativa ($R^2=0.17$; $m=-0.0026 \pm 0.0018$; $b=1.13 \pm 0.41$), de manera que el braquiópodo era de tamaño pequeño al darse la mayor abundancia de esclerobiontes en esta región. Puesto que la máxima abundancia fue uno, la correlación entre abundancia y diversidad fue completamente lineal.

De este modo en la Figura 8 se muestran de manera análoga a la Figura 5, las características de diversidad y abundancia en la valva dorsal, valva ventral y comisura de los braquiópodos rinconélidos.

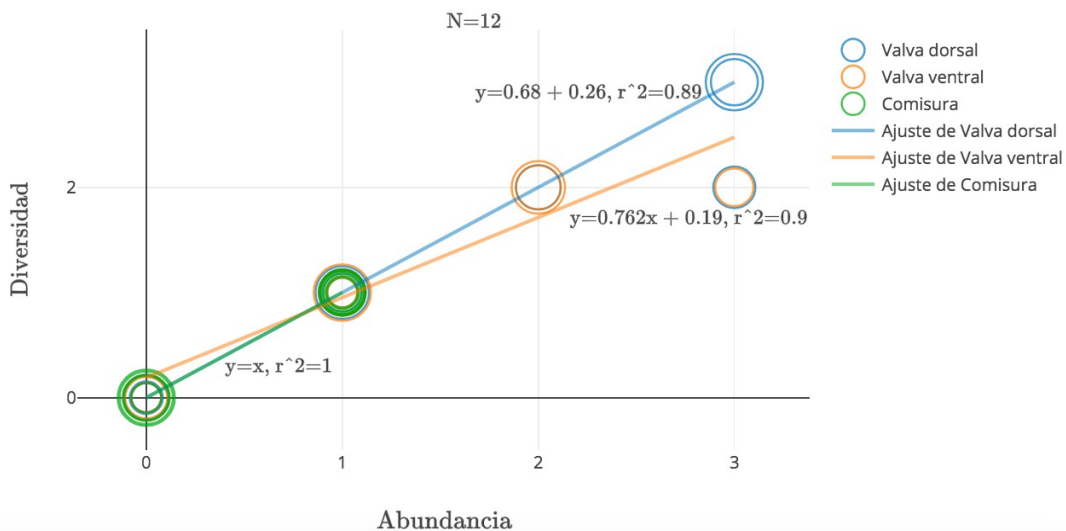


Figura 8. Abundancia y diversidad de esclerobionte sobre la valva dorsal, valva ventral y comisura de braquiópodos rinconélidos. El diámetro de los círculos representa el área del hospedero. Eje X=abundancia. Eje Y=diversidad.

Aquí se observó que en la valva dorsal ($R^2=0.89$; $m=0.68 \pm 0.11$; $b=0.26 \pm 0.17$), valva ventral ($R^2=0.9$; $m=0.762 \pm 0.083$; $b=0.19 \pm 0.12$) y comisura ($R^2=1$; $m=1$; $b=0$) existe una correlación lineal entre la abundancia y la diversidad; igual que como ocurre en atrídeos, existe una tendencia a la conoespecificidad.

Con respecto al ajuste de diversidad y abundancia de esclerobiontes sobre los rinconélidos (Figura 9) se observó el siguiente resultado:

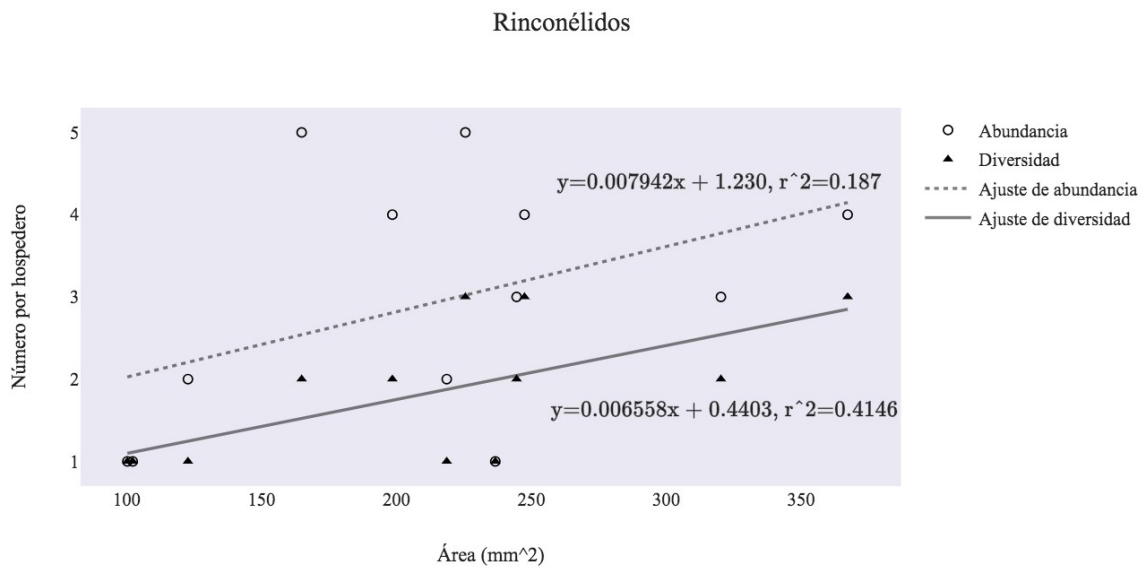


Figura 9. Ajuste de diversidad y abundancia de esclerobiontes sobre los rinconélidos. Eje X=área medida de los braquiópodos. Eje Y=abundancia de esclerobiontes por hospedero (círculos) y diversidad de taxones por hospedero (triángulos).

La recta de ajuste obtenida para la abundancia ($R^2=0.187$; $m=0.007942 \pm 0.005236$; $b=1.230 \pm 1.186$) señala la correlación positiva que existe entre el área del braquiópodo y la abundancia de esclerobiontes. Aquí los puntos con mayor abundancia se situaron entre la distribución media y hacia la izquierda de las áreas. En cuanto a la diversidad ($R^2=0.4146$; $m=0.006558 \pm 0.002465$; $b=0.4403 \pm 0.5581$) la correlación positiva también es significativa (y como en atíridos) se debe a la relación que existe entre abundancia/área, donde la diversidad es una función de la abundancia. En seguida se realizó la prueba de Shapiro-Wilk aplicada al área, abundancia y diversidad en rinconélidos, con la finalidad de determinar si presentaban una distribución normal (Tabla 19).

Tabla 19. Pruebas de Shapiro-Wilk para establecer distribución normal de esclerobiontes en rinconélidos.

Rinconélidos		
	$\alpha = 0.05$	
	Shapiro-Wilk	p
Área	0.9456	0.5743
Abundancia	0.8965	0.1428
Diversidad	0.8025	0.009997

Esta prueba reveló que existe una distribución normal entre el área y la abundancia, pero no en la diversidad donde p es menor que α . Por último, en la tabla 20 se exponen las relaciones de tamaño-abundancia y tamaño-diversidad presentes en rinconélidos; esto se hizo mediante la prueba de correlación de Pearson.

Tabla 20. Prueba de correlación de Pearson para las relaciones de tamaño-abundancia y tamaño-diversidad en rinconélidos.

Correlación en rinconélidos		
Variables	r	
Tamaño-abundancia	0.43248	$\alpha = 0.05$
Tamaño-diversidad	0.64386	gl = 10
r crítica	0.576	

Dicho análisis indicó que la correlación observada solo es estadísticamente significativa entre el tamaño y la diversidad, donde la r es mayor que la r crítica.

9.3 Atíridos y rinconélidos

Los siguientes resultados se obtuvieron al agrupar ambas poblaciones de braquiópodos (atíridos y rinconélidos); este análisis fue realizado con la finalidad de dilucidar tendencias que no pudieran notarse estudiando a los grupos por separado.

9.3.1 Distribución de los esclerobiontes

Primero se estableció y comparó la presencia de esclerobiontes en atíridos y rinconélidos, lo cual se puede observar en la figura 10.

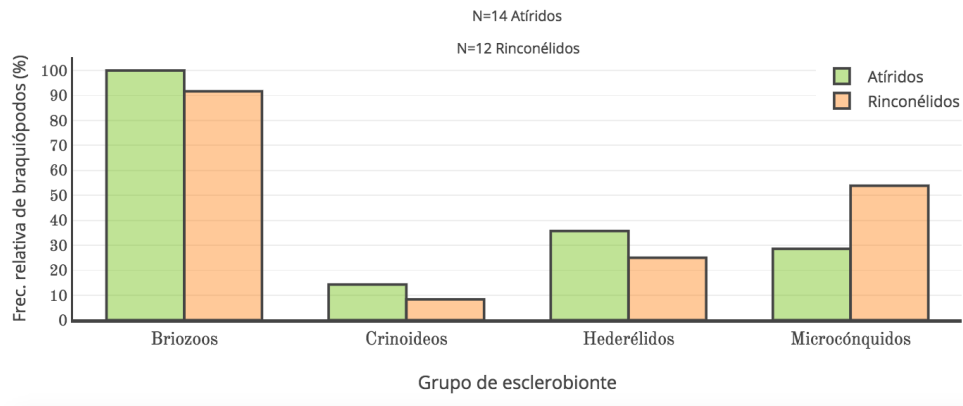


Figura 10. Comparación de frecuencia relativa de ambos grupos de braquiópodos con esclerobiontes incrustados. Eje X=grupo de esclerobionte y eje Y=frecuencia relativa de braquiópodos con epibiontes.

Como se mencionó anteriormente, el grupo esclerobionte más común, tanto para atíridos como para rinconélidos, fue el de los briozoos. En el caso de atíridos le siguen en proporción los hederelloideos, mientras que en rinconélidos son los microcónquidos. Para ambos grupos de braquiópodos los crinoideos ocupan el último lugar en abundancia.

9.3.2 Preferencia de valva

Se obtuvo la abundancia relativa, distribución y porcentajes totales de ocupación de los esclerobiontes encontrados en cada valva de ambos grupos de braquiópodos (Tabla 21).

Tabla 21. Abundancia relativa de cada grupo de esclerobionte incrustado en braquiópodos atíridos y rinconélidos.

Atíridos y Rinconélidos (N=26)								
Taxa	Abundancia	Abundancia relativa (%)	Valva dorsal	% Valva dorsal	Valva ventral	% Valva ventral	Comisura	% Comisura
Briozoos	48	63.16	19	39.58	21	43.75	8	16.67
Microcónquidos	16	21.05	10	62.5	5	31.25	1	6.25
Hederelloideos	9	11.84	5	55.56	4	44.44	0	0
Crinoideos	3	3.95	2	66.67	0	0	1	33.33
Total	76	100	36		30		10	
Porcentajes totales de ocupación (%)								
Valva dorsal			Valva ventral	Comisura				
47.37			39.47	13.16				

El resultado demuestra que la mayor abundancia está dada por las colonias de briozoos, seguida de los microcónquidos, las colonias de hederelloideos y finalmente los crinoideos. Los briozoos ocupan preferentemente la valva ventral, mientras que los microcónquidos, hederelloideos y crinoideos muestran predilección por la valva dorsal. Cercanos a la comisura se registraron todos los grupos de esclerobiontes, con excepción de los hederelloideos.

9.3.3. Interacciones

A continuación, se obtuvieron las abundancias y proporciones mono específicas, conespecíficas y solitarias entre braquiópodos y esclerobiontes (Tabla 22).

Tabla 22. Abundancias y proporciones de atíridos y rinconélidos mono específicos, conespecíficos y solitarios.

Atíridos y Rinconélidos N=26						
Taxa	Hospederos mono específicos	% Mono específico	H. conespecíficos	% Conespecífico	H. solitarios	% Solitarios
Briozoos	10	38.46	15	57.69	5	19
Microcónquidos	1	3.85	4	15	0	0
Hederelloideos	0	0	1	3.85	0	0
Crinoideos	0	0	1	3.85	0	0

Para el total de los braquiópodos, se observa que solo los briozoos y microcónquidos se relacionan con hospederos mono específicos, en particular los primeros. Poco menos de la mitad de briozoos fueron mono específicos, siendo dominante la conespecificidad; además, menos de un cuarto se vinculan con hospederos solitarios. En el caso de los microcónquidos la mono especificidad fue rara y la conespecificidad fue relativamente más común. Hederelloideos y crinoideos solo ocurrieron en un braquiópodo conespecífico para cada caso. La coocurrencia de los diferentes grupos estudiados se muestra en la tabla 23.

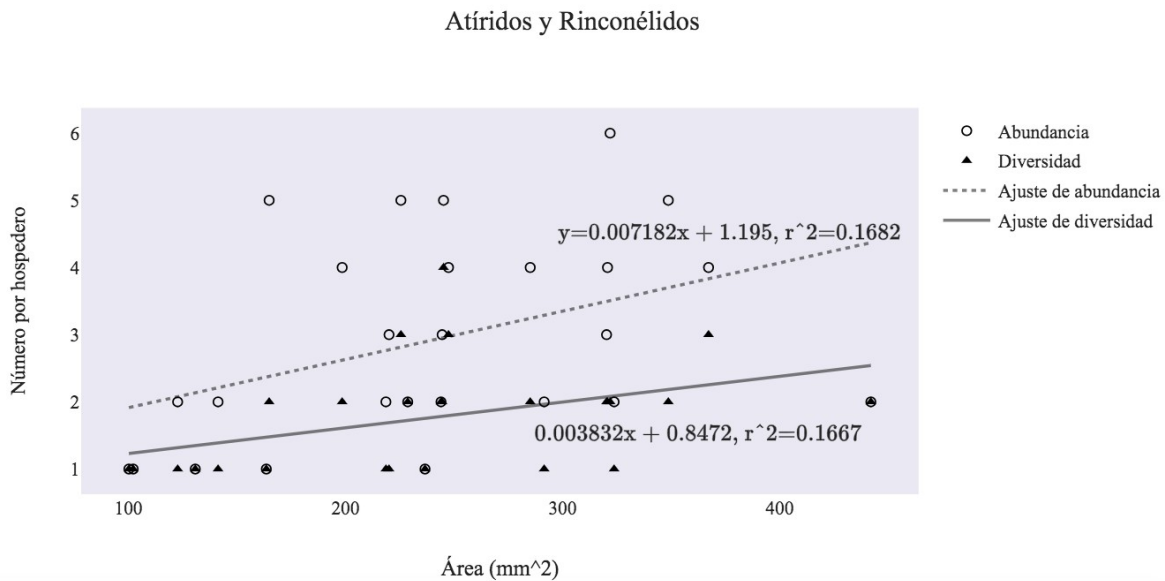
Tabla 23. Frecuencia de la coocurrencia de los diferentes taxones de esclerobiontes en los braquiópodos atíridos y rinconélidos. Debe tomarse en cuenta que un mismo ejemplar de braquiópodo puede presentar más de una cualidad (p.e. Briozoos + hederelloideos, y briozoos + hederelloideos + microcónquidos).

Taxa	Hospederos con ocurrencia (N=26)
Briozoos + Hederelloideos	8
Briozoos + Microcónquidos	10
Briozoos + Crinoideos	2
Hederelloideos + Microcónquidos	3
Hederelloideos + Crinoideos	1
Microcónquidos + Crinoideos	2
Briozoos + Hederelloideos + Microcónquidos	3
Briozoos + Hederelloideos + Crinoideos	1
Briozoos + Microcónquidos + Crinoideos	2
Hederelloideos + Microcónquidos + Crinoideos	1
Todos los taxa	1

Considerando a ambos grupos de braquiópodos como una sola población se puede observar que la coocurrencia más común fue la de briozoos con microcónquidos, seguida, de manera descendente, de briozoos con hederelloideos, hederelloideos con microcónquidos, briozoos con crinoideos, microcónquidos con crinoideos, y hederelloideos con crinoideos. En el caso de las coocurrencias triples, la más frecuente fue la de briozoos con hederelloideos y microcónquidos, seguida de briozoos con microcónquidos y crinoideos, y el resto con una ocurrencia.

9.3.4 Tamaño, abundancia y diversidad

Con relación al ajuste de diversidad y abundancia de esclerobiontes sobre los atíridos y rinconélidos (Figura 11) se observó el siguiente resultado:



Para la abundancia se obtuvo una recta de ajuste ($R^2=0.1682$; $m=0.007182 \pm 0.00326$; $b=1.195 \pm 0.8321$) que fundamenta una correlación positiva entre área de hospedero y abundancia de esclerobiontes para ambos grupos de braquiópodos. Las mayores abundancias (4-6) se hallan distribuidas en la parte media del área, aunque la mayor (6) se encuentra hacia la derecha de las áreas. En el caso de la diversidad ($R^2=0.1667$;

m=0.003832 +/- 0.001749; b=0.8472 +/- 0.4464), la correlación también es positiva con el área de los braquiópodos. Con los datos de distribución se llevó a cabo la prueba de bondad de ajuste correspondiente (Tabla 24).

Tabla 24. Prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada de la distribución de los esclerobiontes en los grupos de braquiópodos atíridos y rinconélidos.

Esclerobiontes N=76			
	Atíridos	Rinconélidos	
No. de escl. observados	41	35	$\alpha: 0.05$
No. de escl. esperados	38	38	gl = 1
$X^2 = 0.4736842105$			
X^2 crítica = 3.841			

Tal como sucedió en los resultados obtenidos para cada grupo independiente de braquiópodos, en este caso también la X^2 obtenida fue menor que la X^2 crítica, lo cual está reflejando que no existe una diferencia significativa entre las frecuencias de esclerobiontes encrustados en las conchas de los braquiópodos en general.

9.3.5 Preferencia de hospedero

Con los datos de distribución y tomando en cuenta las características externas de las conchas de braquiópodos se procedió a hacer el análisis de los epibiontes presentes en valvas lisas *versus* ornamentadas. Esto se hizo mediante una Chi cuadrada, la cual permitió establecer si es que existe alguna diferencia de frecuencias de esclerobiontes de acuerdo a las características externas de las valvas (Tabla 25).

Tabla 25. Prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada, mostrando las frecuencias de esclerobiontes ornamentados de acuerdo a las características externas de las conchas de braquiópodos (lisas u ornamentadas).

Esclerobiontes N=76			
	Ornamentados	Lisos	
No. de escl. observados	39	37	$\alpha: 0.05$
No. de escl. esperados	38	38	gl = 1
$X^2 = 0.0526315789$			
X^2 crítica = 3.841			

El resultado demostró que, al ser la X^2 obtenida menor que la X^2 crítica, no existe una diferencia significativa entre las frecuencias de esclerobiontes observadas en hospederos lisos y ornamentados.

10. DISCUSIÓN

10.1 Análisis paleoecológico

10.1.1 Ensamble

Los esclerobiontes encontrados (briozoos, hederelloideos, microcónquidos y crinoideos), a pesar de ser pérmicos, son en su mayoría representativos de los ensambles típicos de esclerobiontes del Devónico, que son los más estudiados (p.e. Álvarez y Taylor, 1987; Zatón y Krawczynski, 2011; Webb y Schneider, 2013; Barclay *et al.*, 2013), ya que durante este periodo se dieron altas tasas de encostramiento comparadas con las del resto del Paleozoico (Barclay *et al.*, 2013).

En este contexto, la presencia de briozoos epibiontes es algo que se ha reportado frecuentemente para el Devónico, aun cuando éstos eran poco abundantes durante este periodo. Por ejemplo, Álvarez y Taylor (1987) registraron que las faunas de hederelloideos presentaban proporciones similares a las de briozoos trepostomados; Taylor y Wilson (2013) reportaron que los hederelloideos y microcónquidos eran los esclerobiontes más comunes, por arriba de los briozoos; Webb y Schneider (2013) mencionaron que los briozoos, junto con los microcónquidos, eran los taxones más diversos, representando el 85%; mientras que Zatón y Krawczynski (2011) registraron a los microcónquidos como los invertebrados más comunes. Ya para el Carbonífero, y por consiguiente el Pérmico, los briozoos se volvieron el grupo esclerobionte más común, dominando las diferentes asociaciones de epibiontes (Taylor y Wilson, 2013).

10.1.2 Distribución de los esclerobiontes e implicaciones

En el caso de los esclerobiontes fósiles que habitaban sobre braquiópodos, se ha señalado que muestran preferencias por un tipo de hospedero, dependiendo del tamaño, características u ornamentaciones de las valvas (Barclay *et al.*, 2013). Dichas preferencias

de valva a su vez pueden diferir entre especies de hospederos, entre esclerobiontes y entre localidades fósiles (Barclay *et al.*, 2013).

En este estudio se pudo observar que en atíridos el cuadrante ocupado con más frecuencia fue el XIII, que corresponde con una región posterior de la valva ventral, cercana al umbo, la cual es de las primeras zonas en desarrollarse durante el crecimiento de los braquiópodos. De acuerdo a Webb y Schneider (2013), si la edad fuera el control principal del asentamiento, entonces se esperaría que el mayor encostramiento se diera en estas regiones posteriores (más viejas), observándose la menor ocurrencia en el margen de crecimiento anterior, hacia la comisura. Sin embargo, los cuadrantes que siguieron con mayor frecuencia de ocurrencias de esclerobiontes fueron II, IV, X y XV, ubicados en el margen de la valva dorsal, en el de la ventral, y hacia la zona posterior de la valva ventral. Esta abundancia de esclerobiontes tanto en la parte posterior como en la anterior de ambas valvas podría interpretarse de distinta manera, ya que, si el principal determinante fuera una posible relación comensal, en la que el esclerobionte se aprovechara de las corrientes inhalantes y exhalantes que producen los braquiópodos, se esperaría una mayor incrustación de los epibiontes en los márgenes anteriores de las conchas (Webb y Schneider, 2013). Richards (1972) menciona que el comensalismo en el cual el esclerobionte utiliza las corrientes inhalantes para alimentarse es muy significativo, sin embargo, en la mayoría de los casos los invertebrados epibiontes podrían utilizar a los braquiópodos únicamente como un sustrato duro para adherirse y desarrollarse.

En este contexto, Hurst (1974) reportó en una población de cornulítidos epibiontes que se encontraban específicamente por abajo de los canales laterales inhalantes del hospedero, favoreciendo la atracción de alimento para los esclerobiontes, y por lo tanto, donde existía una probable relación de comensalismo. Asimismo, debido a la escasez de cornulítidos cubriendo la comisura o la línea de charnela se puede deducir que tanto esclerobiontes como hospedero coexistieron en vida. Por otro lado, Zatón y Krawczynski (2011) reportaron cornulítidos en condiciones similares, ubicados cerca de los márgenes, pero en esta ocasión con sus aperturas orientadas hacia la comisura, esto es evidencia de que se beneficiaban de las corrientes inhalantes. De acuerdo a Álvarez y Brunton (1990) las corrientes inhalantes de los atíridos, debido a la forma del braquidio, se forman en el

margen anterior, produciendo las corrientes exhalantes hacia los márgenes laterales (Figura 12).

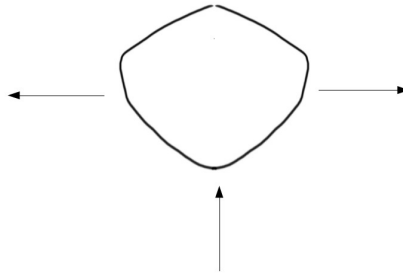


Figura 12. Diagrama de las corrientes inhalantes y exhalantes de un braquiópodo atírido. Modificado de Álvarez y Brunton (1990).

Considerando dicha elaboración de corrientes por parte de los braquiópodos atíridos se puede señalar que los esclerobiontes que se hubiesen aprovechado de las corrientes inhalantes se hallarían predominantemente en los cuadrantes I-IV de la valva dorsal y IX-XII de la valva ventral, regiones donde se hallaron todos los grupos de esclerobiontes estudiados. Sin embargo, en los cuadrantes V y VI de la valva dorsal y XIII y XIV de la valva ventral (zona de corrientes exhalantes) también se hallaron todos los tipos de esclerobiontes, con excepción de *holdfast* de crinoideos. Esta ocupación significativa de los diferentes cuadrantes podría ser un indicativo de una relación comensal, ya que, aunque no es claro que los invertebrados epibiontes aprovecharan las corrientes inhalantes de los hospederos, su abundancia permite resaltar que podrían haber utilizado a los braquiópodos más bien como sustrato. Dada la conservación fue posible denotar que los hospederos no sufrieron daño en su concha por la presencia de los esclerobiontes, lo que señala también a una relación de comensalismo, en la cual los braquiópodos brindaban más espacio de colonización a los esclerobiontes.

En rinconélidos el mayor encostramiento se observó en áreas cercanas a la comisura (I-IV y IX-XII). La mayor abundancia de esclerobiontes (hederelloideos, microcónquidos, briozoos y crinoideos) en la región anterior de los rinconélidos sugeriría que aquí podría

haberse presentado el comensalismo asociado a las corrientes inhalantes (Figura 13), además de que fungieran como un sustrato de adhesión para los epibiontes.

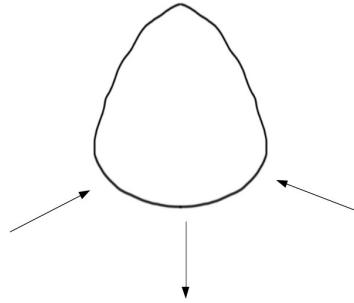


Figura 13. Diagrama de las corrientes inhalantes y exhalantes de un braquiópodo rinconélido. Modificado de Rudwick (1962).

Sin embargo, la preferencia de regiones sobre las valvas de atríridos y rinconélidos también pudo deberse a otros aspectos, por ejemplo, pudieron ser zonas que se hallaban alejadas del sedimento. Zatón y Krawczynski (2011) y Hurst (1974) reportaron que debido al tipo de crecimiento planiespiralado de los microcónquidos, no se podían asociar del todo con una alimentación por corrientes inhalantes, sin embargo, al desarrollarse en las partes de la valva más alejadas del sustrato resultaban ser buenos indicadores de la posición en vida del braquiópodo. Así, la tendencia que siguen los esclerobiontes por situarse en los lugares más apropiados para su supervivencia revela las posibles posiciones en vida del hospedero (Richards, 1972; Zatón y Krawczynski, 2011).

En este sentido, para los atríridos se pudo observar que ambas valvas estaban encostradas por epibiontes en proporciones similares (tal como lo expone la prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrada, en la tabla 5). Webb y Schneider (2013) observaron un patrón similar en el braquiópodo atrípido *Desquamatia*, argumentando que esto posiblemente sucedía debido a que durante su ontogenia el braquiópodo cambiaba de posición (Figura 14a). Probablemente el braquiópodo comenzaba su crecimiento completamente fijo al sustrato por el pedúnculo y descansando sobre su valva dorsal; posteriormente, el pedúnculo se modificaba con el desarrollo y el braquiópodo se daba la vuelta, descansando en la valva más hidrodinámicamente estable, la ventral; así, las dos

valvas habrían estado expuestas a la colonización. Esto sugiere que pudo haber sucedido algo análogo con los braquiópodos atíridos estudiados.

En relación a los rinconélidos, también se observó una ocupación semejante para ambas valvas (tabla 15); sin embargo, en el caso de este grupo de braquiópodos la presencia de esclerobiontes en ambas valvas podría interpretarse de otra manera, ya que Zátón y Krawczynski (2011) propusieron que la presencia de un número semejante de microcónquidos, ocurriendo en ángulos altos de ambas valvas del espiríferido *Cyrtospirifer*, sugeriría que el braquiópodo se colocaba en posición transversal con respecto al sustrato, favoreciendo el asentamiento de esclerobiontes en la zona cercana a la comisura (Figura 14B).

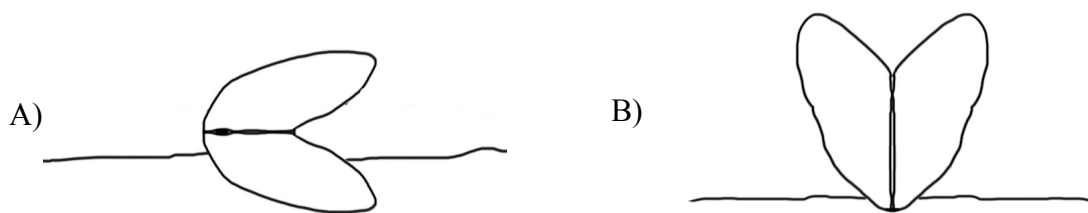


Figura 14. El diagrama muestra dos posibles posiciones en vida de los braquiópodos hospederos, relacionándolos con la presencia de cantidades similares de esclerobiontes en ambas valvas. a) Modelo de Webb y Schneider (2013), b) Modelo de Zátón y Krawczynski (2011).

A pesar de que las pruebas estadísticas no revelan una ocupación significativamente distinta para ambas valvas, en términos de porcentaje, la ocupación siempre fue dominante en la valva dorsal (tablas 4, 14 y 21). Siguiendo el modelo propuesto por Webb y Schneider (2013), se puede sugerir que la etapa en la que la valva dorsal estuvo expuesta fue más larga que cuando lo estaba la ventral, por otro lado, de acuerdo al modelo de Zátón y Krawczynski (2011), los ángulos que formaban las valvas con respecto al sustrato divergían

y entonces en la valva dorsal los esclerobiontes se hallaban más alejados del sustrato que en la ventral.

Como se ve en las figuras 14A y 14B, la distribución similar de esclerobiontes en las valvas de atíridos y rinconélidos no implica que ambos grupos de braquiópodos hubiesen tenido la misma posición en vida, ya que distintas posiciones pueden reflejar una distribución similar de esclerobiontes. Otra posibilidad es que el encostramiento solo fuera aleatoria sobre las valvas, y en ese sentido, no sería significativa una posición en vida en particular. Esta es una posibilidad apoyada por la prueba de Chi cuadrada de dispersión (tablas 3 y 13), según la cual el patrón de asentamiento de los esclerobiontes fue aleatorio, tanto para atíridos como para rinconélidos. Así, la relación de los esclerobiontes con sus hospederos tuvo que haber sido de tipo comensalista, ya que se pudieron haber posado sobre los braquiópodos para ser utilizados como un sustrato de colonización, mas no para verse beneficiados por las corrientes inhalantes formadas por los hospederos (figura 15). Esto se puede deducir a partir de que las conchas de braquiópodos no presentan ningún daño que afecte la integridad del hospedero, particularmente en las regiones donde se encuentran los esclerobiontes encostrados, además, la ausencia de epibiontes cubriendo la comisura indica una interacción en vida. En el caso de una relación parasítica, la presencia de daño u horadaciones en las valvas de los hospederos hubiera sido evidente, tal como lo reportó Hoare y Steller (1967) para el braquiópodo *Paraspirifer bownockeri* con horadaciones producidas por esponjas marinas.

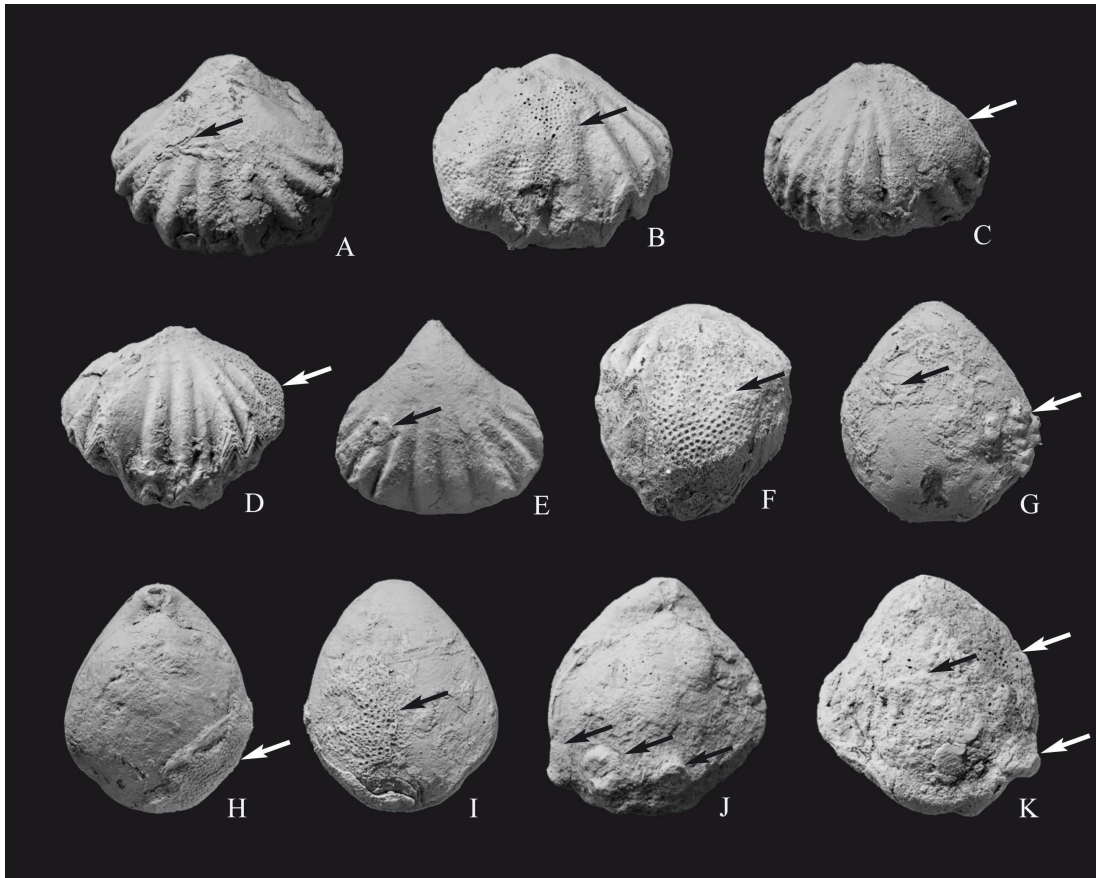


Figura 15. Lámina que muestra algunos de los ejemplares de braquiópodos hospederos estudiados. Las flechas señalan la localización de los esclerobiontes. A) Rinconélido con hederelloideo. B, C y D) Rinconélidos con briozoos. E) Rinconélido con microcónquido. F) Atírido con briozoos. G) Atírido con (de izq. a der.) hederelloideo y briozoos. H, I) Atírido con briozoos. J) Atírido con (de izq. a der.) *holdfast* de crinoideo y dos microcónquidos. K) Atírido con (de izq. a der.) hederelloideo, briozoo (arriba der.) y *holdfast* de crinoideo (abajo der.).

10.1.3 Encostramiento en vida y post-mortem

Las dos maneras más comunes para reconocer que la interacción tuvo lugar con el hospedero muerto son: encostramiento en el interior de las valvas (exceptuando parásitos internos), y crecimiento sobre la comisura, la línea de charnela o el foramen del pedúnculo (Webb y Schneider, 2013). Sin embargo, la ocurrencia de valvas solitarias con esclerobiontes no es garantía de incrustación post-mortem, ya que pudieron haber sido colonizadas en vida y posteriormente desarticuladas (Webb y Schneider, 2013).

Hay situaciones en las cuales resulta evidente que la colonización se produjo post-mortem: Hurst (1974) reportó un cornulítico que había colonizado el interior de una valva; cuando éstas ya estaban desarticuladas. En el presente estudio no se observaron casos similares, pero sí se reportaron epibiontes incrustados sobre la comisura, dos en los atíridos y ocho en los rinconélidos. En todos los casos, los esclerobiontes que traspasaron la comisura fueron briozoos, es posible que, por su tamaño, hubiesen empezado a colonizar al braquiópodo cuando aún se encontraba con vida, continuando con su crecimiento tras la muerte del hospedero. Por otro lado, el tamaño promedio de los hospederos es menor en rinconélidos que en atíridos; lo que posiblemente influyó en la mayor cantidad de briozoos que cubrían la comisura de rinconélidos que de atíridos, ya que es más factible para estos organismos coloniales cubrir en menor tiempo una mayor extensión del cuerpo del ejemplar cuando éste posee una menor área. De acuerdo a Webb y Schneider (2013), muy probablemente el estado vivo o muerto de los hospederos habría tenido poco efecto en la comunidad incrustante siempre y cuando estuvieran expuestos para ser colonizados.

En el caso de este estudio, la ocurrencia de un *holdfast* de crinoideo y de un microcónquido, en un atírido y en un rinconélido respectivamente, muy próximos a la comisura sin traspasarla, evidencian que la interacción con los hospederos fue en vida. Y aunque se registran encostramientos de briozoos sobre la comisura de algunos braquiópodos (producidos post-mortem), se puede constatar que en general las colonizaciones de esclerobiontes se produjeron cuando los hospederos aún vivían.

10.1.4 Tiempo de exposición para la colonización

Rodland *et al.* (2006) demostraron que la ventana temporal para el encostramiento antes del enterramiento de las conchas es estrecha, lo cual podría inhibir el desarrollo de colonias grandes, tal como Barclay *et al.* (2013) observaron en el tamaño pequeño de las colonias de briozoos. Sin embargo, de manera contraria, Webb y Schneider (2013) observaron en su estudio que pueden ocurrir múltiples generaciones de esclerobiontes en un mismo hospedero, y por lo tanto es improbable que haya habido una exposición corta de los sustratos potenciales a la colonización. Dada la diferencia en tamaño entre conespecíficos hallados en un mismo hospedero, se puede deducir que el establecimiento de larvas no tuvo lugar al mismo tiempo (Webb y Schneider, 2013). Zatón y Krawczynski (2011) hicieron una observación similar: los microcónquidos preservados en las conchas muchas veces consisten en individuos de distintas etapas ontogenéticas; mencionan que esta agregación es similar a la que se puede observar en los serpúlidos del género *Spirorbis*.

En los atíridos estudiados se encontraron colonias de distintos tamaños en un mismo individuo, principalmente de briozoos, lo cual da un indicio de que coexistieron múltiples generaciones y que, por lo tanto, el tiempo en el que hubo disponibilidad para la colonización fue amplio. En rinconélidos el tamaño entre todas las colonias es menos variable y tiende a ser pequeño, así que es posible que en este caso el tiempo para colonización haya sido menor.

10.1.5 Interacciones

Webb y Schneider (2013), así como Zatón y Krawczynski (2011) reportaron que los microcónquidos generalmente eran encontrados con conespecíficos; este hábito gregario se observa también en los espirórbidos actuales, similares en comportamiento y morfología a *Microconchus*.

En atíridos hubo sólo un hospedero con microcónquidos conespecíficos, sin embargo, en rinconélidos se presentaron hasta tres. En ambos grupos de braquiópodos los esclerobiontes con mayor conespecificidad fueron los briozoos, lo que puede deberse a su

alto número poblacional, pero también a una tendencia de los briozoos por asentarse en hospederos que previamente albergaban uno o más briozoos, algo que es posible observar en los briozoos actuales (Wisely, 1958; Osman y Whitlatch, 1995). Webb y Schneider (2013), de manera contraria, reportaron una conespecificidad mayor de los microcónquidos, argumentando que una sola colonia de briozoos podría cubrir toda la superficie de un hospedero, mientras que en un braquiópodo pueden establecerse cientos de microcónquidos. Esto puede explicar que, a pesar de la conespecificidad observada, se presentó una mayor abundancia de hospederos monoespecíficos y solitarios para briozoos, tanto en atíridos como en rinconélidos.

En atíridos la coexistencia más común en un mismo ejemplar fue de briozoos y hederelloideos, seguida de briozoos y microcónquidos, mientras que en rinconélidos las coocurrencias más comunes fueron de briozoos con microcónquidos, seguida de briozoos con hederelloideos, lo que se relaciona a la alta abundancia de briozoos que se presentaba en el ensamble encostrante.

Zatón y Krawczynski (2011) registraron casos de sobrecrecimiento entre microcónquidos y hederelloideos y entre microcónquidos y briozoos trepostomados. En todos los casos los hederelloideos y los briozoos crecieron sobre los microcónquidos. En cambio, para este estudio se observó que en rinconélidos los microcónquidos fueron los que se asentaron sobre los briozoos, y en atíridos los hederelloideos sobre los briozoos. Es importante mencionar que para este último caso sería muy difícil identificar un hederelloideo cubierto por un briozoo, dada la naturaleza plana de ambos. El hecho de que tanto microcónquidos como hederelloideos se hayan observado creciendo sobre briozoos puede derivarse de la amplia área abarcada por los briozoos en las conchas, ya que la colonización larval de los briozoos fue mucho más temprana. Quizá los microcónquidos y hederelloideos presentaban una tendencia a establecerse en braquiópodos, sin importar si había previamente briozoos incrustados. Esto sugiere una posible preferencia por sustratos con esclerobiontes previamente establecidos, lo que se ha relacionado con un mecanismo para evitar establecerse en sustratos inhabitables (Webb y Schneider, 2013). Aunque también es posible que lo anterior se deba a la escasez de sustratos disponibles, tal como lo postulan los mismos autores.

10.1.6 Tasa de encostramiento

Webb y Schneider (2013) reportaron tasas de encostramiento bajas en comparación con otras comunidades devónicas, que, como se mencionó anteriormente, fue el periodo durante el cual se dieron altas tasas de incrustación de esclerobiontes en comparación con el resto del Paleozoico (Barclay *et al.*, 2013; Webb y Schneider, 2013). Si comparamos los números de dichos autores con los obtenidos en este estudio, se puede inferir un aproximado de las tasas de incrustación. En Webb y Schneider (2013) el número promedio de esclerobiontes por hospedero fue de 2.97, mientras que en este estudio fue de 2.93 para los atíridos y 2.92 en rinconélidos; lo que resulta en una tasa de encostramiento baja para la comunidad presente en la Formación Paso Hondo, pero similar a la de la comunidad devónica de Cedar Valley (Webb y Schneider, 2013). Cabe resaltar que el porcentaje de braquiópodos con más de un esclerobionte fue mayor en los atíridos y rinconélidos estudiados (85.71% y 75% respectivamente) en relación a los braquiópodos de la Formación Cedar Valley (59.7%). Webb y Schneider (2013) argumentan que “la baja tasa de incrustación sugiere que otro factor, que no sería el espacio, estaba limitando la abundancia y diversidad de los esclerobiontes, considerando a la turbidez, profundidad y la energía del medio como los posibles factores”.

De acuerdo con dichos autores, la poca frecuencia de cuadrantes ocupados al mismo tiempo por más de un esclerobionte sugiere que la competencia por el espacio no pudo haber sido del todo significativa: de un total de 76 esclerobiontes sólo se encontraron cinco interacciones probables (sobrecrecimientos). Asimismo, Zatón y Krawczynski (2011) argumentan que la rareza en los microcónquidos de formas con aperturas elevadas y tubos sin enrollar pueden ser indicadores de que la competencia por sustrato era insignificante; y del mismo modo Barclay *et al.* (2013) mencionan que la profundidad del mar y el aporte de terrígenos habrían tenido un posible efecto sobre las comunidades de esclerobiontes. Dado que en las rampas carbonatadas la energía resulta ser generalmente mayor en la zona poco profunda (Nichols, 2009) y que la Formación Paso Hondo se caracteriza por la presencia de paleoambientes someros de rampa homoclinal (Torres-Martínez *et al.*, 2017), se puede

sugerir que la energía del medio pudo haber sido un factor que, en cierto modo, dificultara el establecimiento de las larvas y la supervivencia de los esclerobiontes recién asentados. No obstante, la baja tasa de incrustación podría también estar señalando que hubo, en general, una diversidad y abundancia bajas para el área.

10.1.7 Tamaño, abundancia y diversidad

Fenton y Fenton (1932), Ager (1961), Kesling *et al.* (1980), Sparks *et al.* (1980), Barnes y Clarke, (1995), Webb y Schneider (2013) y Barclay *et al.* (2013) reportaron la presencia de una correlación positiva entre una mayor incrustación de esclerobiontes con respecto al tamaño del hospedero. Esto se puede explicar por dos factores: la probabilidad de ser incrustado es alta si el área del hospedero es mayor, y si los hospederos son grandes, tienen mayor edad, por lo tanto, tuvieron más tiempo para ser encostrados. Este fenómeno refleja cómo un mayor tiempo de disponibilidad del sustrato y superficies más grandes favorecen el establecimiento de más larvas. Así, los braquiópodos más pequeños habrían sido menos propensos a ser incrustados por ser un objetivo mucho más pequeño sobre el que la larva pudiese asentarse (Barclay *et al.*, 2013). En casos como *Desquamatia*, a medida que crecían estos braquiópodos, se volvían fuertemente biconvexos (Webb y Schneider, 2013), lo que representa una ventaja para que los esclerobiontes colonizaran áreas alejadas del sustrato. Además, en este hospedero se observó que la diversidad también se correlacionaba positivamente con el tamaño del hospedero (Webb y Schneider, 2013).

En el presente estudio, se observó igualmente una correlación positiva, mas no lineal, entre el tamaño, la abundancia de esclerobiontes y su diversidad. En las figuras 4 y 7, se observa que para atíridos y rinconélidos la correlación entre abundancia y tamaño (área) es mayor para la valva dorsal que para la ventral. En la figura 4, se aprecia que esta correlación para la comisura fue prácticamente nula en atíridos, con pocas colonizaciones, y además el tamaño del braquiópodo no guardó una relación totalmente lineal con el área de comisura disponible. En el caso de los rinconélidos, la figura 7 muestra una tendencia a que haya más esclerobiontes en la comisura de braquiópodos medianos y pequeños; esto puede deberse a que, al existir menor área habitable, es más probable colonizar sobre la comisura

para los esclerobiontes coloniales. Tanto en atíridos como en rinconélidos se observó, en las figuras 5 y 8 respectivamente, una clara tendencia hacia una correlación positiva entre diversidad y abundancia, señal de que hubo una alta conespecificidad en especímenes de más de un esclerobionte, tal como señalan Zatón y Krawczynski (2011) en el caso de los microcónquidos. Los coeficientes de correlación en atíridos y rinconélidos (tablas 10 y 20) no resultaron estadísticamente significativos (excepto para tamaño-diversidad en rinconélidos), sin embargo, el hecho de que se encuentren cercanos a la r crítica permite interpretar que existió una correlación positiva entre el tamaño y la cantidad de esclerobiontes.

10.1.8 Preferencia de hospedero

Según Webb y Schneider (2013), numerosos estudios han mostrado selectividad por el grupo de braquiópodo hospedero (p.e. Anderson y Megivem, 1982; Bordeaux y Brett, 1990; Brice y Mistiaen, 1992), ya que la mayoría de los estudios reportan a espiriféridos como el grupo más encostrado, seguidos de los atrípidos, aunque esto podría ser una consecuencia de que son las asociaciones más estudiadas. Las relaciones de esclerobiontes con braquiópodos de otros órdenes es menos entendida (Webb y Schneider, 2013), tal como es el caso para los braquiópodos atíridos y rinconélidos.

Richards (1972) argumenta que la forma y tamaño de la ornamentación del hospedero es un factor esencial que determina que los esclerobiontes puedan ocupar las valvas de cierta especie de braquiópodo. En el presente trabajo todos los rinconélidos presentaron costillas, pero esto no se limitó a los mismos, ya que el atírido *Hustedia connorsi* también las posee. Es importante tomar en cuenta esta característica, ya que ciertos atributos como la ornamentación pueden compartirse entre miembros de ambas poblaciones, y en ese caso la 'elección' de los esclerobiontes por un tipo particular de braquiópodo (atírido o rinconélido) no estaría discriminando entre esta clasificación, sino entre características morfológicas. Hurst, en 1974, apoyó esta misma idea, describiendo que la presencia de esclerobiontes en ciertos braquiópodos estaba relacionada con el ángulo de las costillas y con el ornamento de la superficie de la concha. Por otro lado, Bordeaux y Brett (1990) observaron que los taxones hospederos con costillas más pronunciadas eran los

preferidos por *Cornulites*. Sin embargo, hay casos como el estudio de Zatón y Krawczynski (2011), donde no parece que los microcónquidos mostrasen una preferencia con respecto a la textura del sustrato, ya que se encuentran en conchas con costillas, lisas y con espinas; patrón que se relaciona con lo observado en la tabla 25, donde la diferencia de frecuencias de esclerobiontes en braquiópodos ornamentados y lisos no resultó ser estadísticamente significativa. En la tabla 24 se muestra que las frecuencias de los diferentes esclerobiontes observados en atíridos y rinconélidos no presentan una diferencia significativa; aun cuando había 12 rinconélidos y 14 atíridos, pues los coeficientes respectivos de esclerobiontes/braquiópodos son de 2.93 y 2.92; por lo tanto, no puede considerarse que haya existido una preferencia de grupo de hospederos (atírido o rinconélido) para los esclerobiontes en general. Por otra parte, a nivel de grupo de esclerobionte parece que sí existió una selectividad más puntual: los microcónquidos fueron mucho más abundantes en los rinconélidos (probablemente de manera análoga a los cornulítidos, que eligieron principalmente superficies con ornamentación); y, por el contrario, los briozoos abundaron más en los atíridos.

10.2 Consideraciones paleoambientales, paleobiogeográficas y estratigráficas

La Formación Paso Hondo, compuesta principalmente de rocas calcáreas, representa la unidad con mayor espesor de las diferentes unidades litoestratigráficas de la región de Chicomuselo, Chiapas. Previamente se ha sugerido que los sedimentos carbonatados que la conforman fueron depositados en un margen continental activo, que habría estado entre el sureste del Cratón Norteamericano y el margen Noreste de Gondwana (Silva-Pineda *et al.*, 2003; Weber *et al.*, 2007). Torres-Martínez *et al.* (2017) identificaron la presencia de diversos ambientes de depósito preservados en los estratos de esta formación, donde, según las asociaciones de facies, distintos paleoambientes relacionados con una rampa carbonatada homoclinal se han conservado. En particular, la asociación estudiada estaba depositada en calcarenitas y calizas, en la cual los invertebrados se encontraban

permineralizados, articulados y con esclerobiontes incrustados. Por otro lado, las rocas portadoras previamente ya habían sido relacionadas con un *wackestone* fosilífero de matriz gris a café claro, con abundantes briozoos, frecuentes placas de crinoideos, algunas espinas y fragmentos de braquiópodos, fragmentos escasos de equinodermos y trazas de ostrácodos (Heredia-Jiménez, 2018). Las características y conservación de la asociación fósil, aunados a las facies sedimentarias de las rocas carbonatadas, permitieron establecer que la biota se depositó en un ambiente de aguas abiertas de rampa interna, de energía baja a media, con oxígeno y salinidad homogéneas, buena iluminación, alta productividad y un abundante aporte de nutrientes.

En un contexto paleobiogeográfico, se ha observado que parte de la biota paleozoica de la Formación Paso Hondo, como fusulínidos (Thompson y Miller, 1944), ammonoideos (Müllerried *et al.*, 1941) y braquiópodos (Torres-Martínez *et al.*, 2016, 2019) presentan afinidad con las faunas reportadas en localidades pérmicas de Nuevo México y Texas en los Estados Unidos, Coahuila y Sonora en México, así como en Palmarito, Venezuela. Dichas regiones fueron anteriormente agrupadas por Yancey (1975) y Shen *et al.* (2009) en la provincia paleobiogeográfica Grandiana, la cual se caracteriza por la presencia de biotas tropicales y subtropicales de alta diversidad (Yancey, 1975; Shen y Shi, 2004; Shen *et al.*, 2013; Torres-Martínez *et al.*, 2019). Esta provincia de Norteamérica perduró del Pérmico temprano (Cisuraliano) al medio (Guadalupeano), en donde se presentó una fuerte regionalización a nivel genérico y específico de diversos taxones de foraminíferos e invertebrados marinos (Shen *et al.*, 2009). En el caso de los braquiópodos, la presencia del subgénero *Dyoros* (*Lissosia*), el género *Paucispinifera*, así como las especies *Hustedia shumardi*, *Spiriferella propria* y *Spiriferellina tricola* del Cisuraliano (Torres-Martínez *et al.*, 2016), además de las especies *Dyoros* (*Tetragonetes*) *rectangulatus*, *Costispinifera rugatula*, *Echinosteges tuberculatus*, *Tropidelasma furcillatum*, *Acosarina rectimarginata*, *Wellerella lemasi*, *Tautosia transenna*, *Composita enromis*, *Composita hapsida* y *Neospirifer venezuelensis* del Guadalupeano (Torres-Martínez *et al.*, 2019) han permitido corroborar la relación de las faunas de Paso Hondo con las reportadas en la Provincia Grandiana. Dada la escasez de un registro de organismos epibiontes del Pérmico de Norteamérica, no es posible emparentar directamente a los esclerobiontes estudiados en este trabajo con algún reporte

de la provincia señalada; sin embargo, debido a que estos invertebrados se encuentran incrustados en diferentes taxones de braquiópodos relacionados previamente con dicha provincia, se puede considerar a los esclerobiontes como pertenecientes a la misma.

Finalmente, es necesario resaltar que los esclerobiontes estudiados se encuentran conservados sobre las conchas de los braquiópodos *Wellerella lemasi*, *Tautosia transenna*, *Composita enormis* y *Composita hapsida*, entre otros que se encuentran bajo estudio, los cuales fueron correlacionados con las formaciones Cherry Canyon (Miembro Getaway) y Road Canyon de Texas en los Estados Unidos, lo que permite establecer una edad del Roadiano (Pérmico medio) para la localidad trabajada (Torres-Martínez *et al.*, 2019). De esta manera es posible corroborar que la asociación de esclerobiontes estudiada se desarrolló a inicios del Guadalupiano, y que por lo tanto representa el primer reporte de este tipo de comunidad para el Pérmico de México.

11. CONCLUSIONES

Los esclerobiontes de braquiópodos atíridos y rinconélidos de la Formación Paso Hondo, región de Chicomuselo, Chiapas, están representados por especímenes de microcónquidos, hederelloideos, briozoos y crinoideos.

El estudio de la asociación permitió identificar patrones paleoecológicos en los ensambles de esclerobiontes y braquiópodos.

Distintos factores pudieron haber determinado la distribución de los esclerobiontes en las valvas de atíridos y rinconélidos, tales como las corrientes inhalantes y exhalantes de los braquiópodos, la edad del hospedero y la tendencia de los esclerobiontes por establecerse lejos de la interfaz sedimento-agua. Al no observarse una preferencia significativa por alguna región de los braquiópodos, se sugiere que la colonización de los epibiontes fue dada de manera aleatoria, donde los diferentes factores tuvieron que haber influido de forma simultánea.

La asociación de esclerobiontes estudiada se produjo cuando los braquiópodos atíridos y rinconélidos aún estaban vivos, lo que se puede deducir a partir de la cantidad similar de epibiontes hallados en ambas valvas (cambio de posición de los braquiópodos por medio del pedúnculo), de la ubicación de los epibiontes (en zonas alejadas de la interfaz sedimento-agua) y de la escasez de esclerobiontes cubriendo la comisura (lo que permite la apertura de las valvas de braquiópodos). Hubo pocas interacciones post-mortem, que habrían sido evidentes por la presencia de epibiontes cubriendo el foramen y/o una parte o toda la comisura de los hospederos.

Las asociaciones más comunes entre los diferentes tipos de esclerobiontes fueron entre briozoos y hederelloideos y entre briozoos y microcónquidos. En varios casos, tanto microcónquidos como hederelloideos fueron observados asentados sobre los briozoos. Estas coexistencias podrían marcar una tendencia de los esclerobiontes a asentarse sobre

sustratos previamente colonizados. En atíridos se observaron más colonias de briozoos de diferente tamaño que en rinconélidos, lo que muestra una coexistencia de múltiples generaciones de estos epibiontes.

La tasa de incrustación de la comunidad estudiada habría sido baja, comparable a la reportada en comunidades devónicas similares. La competencia por el espacio habría sido mínima, ya que se observaron pocos sobrecrecimientos.

En ambos grupos de braquiópodos se observó una correlación positiva entre su tamaño y la diversidad y abundancia de esclerobiontes presentes, y ocurrió mayor número de epibiontes en la valva dorsal. Además hubo una significativa conespecificidad de esclerobiontes.

No se detectó una diferencia significativa en la colonización de esclerobiontes por braquiópodos ornamentados o lisos, y entre atíridos o rinconélidos. Sin embargo, en atíridos se observó una mayor presencia de briozoos, mientras que en rinconélidos predominaron los microcónquidos.

Dado que no se observaron daños en las valvas producidos por los esclerobiontes, ni ocupación de éstos sobre la comisura, la línea de charnela o del foramen del pedúnculo, se puede deducir que la interacción de los esclerobiontes con los braquiópodos fue de tipo comensalista. Es posible que en esta interacción no solo se haya limitado el uso del braquiópodo como un sustrato de fijación, sino también, al ser todos los esclerobiontes filtradores activos, pudieron haber aprovechado las corrientes inhalantes de los braquiópodos hospederos.

La asociación estudiada se depositó en un paleoambiente de aguas abiertas, con buena iluminación, de energía baja a media y de alta productividad, el cual formaba parte de una rampa carbonatada de tipo homoclinal.

Debido a que las especies de braquiópodos portadores han sido previamente reportadas en distintas localidades pérmicas de la Provincia Biótica Grandiana, los esclerobiontes aquí estudiados se pueden considerar como pertenecientes a la misma.

La edad de la asociación fósil esta demarcada por los braquiópodos hospederos, los cuales se han datado para el Roadiano (Guadalupiano temprano) de la Formación Paso Hondo de Chiapas. Esta asociación representa el primer registro en su tipo para el Pérmico de México.

12. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ager D.V. (1961). The Epifauna of a Devonian Spiriferid. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 465, 1–10.
- Aguirre J. (2009). *Briozoos* en Martínez-Chacón M. L. y Rivas P. (eds.). *Paleontología de Invertebrados*, Oviedo, Sociedad Española de Paleontología; Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada, 419-446.
- Álvarez F. y Brunton C.H.C. (1990). The shell-structure, growth and functional morphology of some Lower Devonian athyrids from northwest Spain. *Lethaia*, 23, 117-131.
- Álvarez F. y Martínez-Chacón M.L. (2009). *Braquiópodos* en Martínez-Chacón M. L. y Rivas P. (eds.). *Paleontología de Invertebrados*, Oviedo, Sociedad Española de Paleontología; Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada, 377-418.
- Álvarez F. y Taylor P. D. (1987). Epizooan ecology and interactions in the Devonian of Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 61, 17-31.
- Anderson W.I. y Megivern K.D. (1982). Epibionts from the Cerro Gordo Member of the Lime Creek Formation (Upper Devonian), Rockford, Iowa. *Proceedings of the Iowa Academy of Sciences*, 89, 71–80.
- Ausich W.I. y Messing C.G. (1998). *Crinoidea* en Tree of Life Web Project, disponible en [<http://www.tolweb.org/Crinoidea/19232>], consultado el 10/04/2018.
- Bancroft A. J. (1986). *Hederella carbonaria* Condra and Elias, a rare ?bryozoan from the Carboniferous of Great Britain. *Proceedings of the Geologist's Association*, 97(3), 243–248.
- Barclay K.M., Schneider C.L. y Leighton L.R. (2013). Palaeoecology of Devonian sclerobionts and their brachiopod hosts from the Western Canadian Sedimentary Basin, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 383-384, 79-91.
- Barnes D.K.A. y Clarke A. (1995). Epibiotic communities on sublittoral macroinvertebrates at Signy Island, Antarctica. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 75, 689–703.
- Bassler R. S. (1939). The Hederelloidea, a suborder of Paleozoic cyclostomatous Bryozoa. *Proceedings of the United States National Museum*, 87, 25-91.
- Boardman R. S. y Cheetham A. H. (1987). *Phylum Bryozoa* en Boardman R. S., Cheetham A. H. y Rowell A. J. (eds.). *Fossil invertebrates*, California, Blackwell Scientific, 497-549.

- Bordeaux Y.L. y Brett C.E. (1990). Substrate specific associations of epibionts on Middle Devonian brachiopods: implications for paleoecology. *Historical Biology*, 4, 203–220.
- Bose R., Schneider C. L., Leighton L. R. y Polly P. D. (2011). Influence of atrypid morphological shape on Devonian episkeletobiont assemblages from the Lower Genshaw Formation of the Traverse Group of Michigan: a geometric morphometric approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310, 427-441.
- Brice D. y Mistiaen B. (1992). Epizoares des brachiopodes Frasnien de Ferques (Boulonnais, Nord de la France). *Geobios*, 14, 45–58.
- Brood K. (1975). Cyclostomatous Bryozoa from the Silurian of Gotland. *Stockholm Contributions in Geology*, 28, 45-119.
- Brusca R. C. y Brusca G. J. (2003). *Invertebrates*. Segunda edición, Massachusetts, Sinauer Associates, 801-834.
- Buitrón B.E. (1977a). Invertebrados (Crinoidea y Bivalvia) del Pensilvánico de Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 1(2), 144-150.
- Buitrón B.E. (1977b). *Bellerophon (Bellerophon) Crassus* Meek y Worthen (Mollusca, Gastropoda) en el Pérmico de Chiapas. *Revista Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología*, 1(1), 69-73.
- Burchette T. P. y Riding R. (1977). Attached vermiform gastropods in Carboniferous marginal marine stromatolites and biostromes. *Lethaia*. 10, 17-28.
- Carlson S. J. (2016). The Evolution of Brachiopoda. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 44, 409-438.
- Condra G.E. y Elias M. K. (1944). *Hederella* and *Corynotrypa* from the Pennsylvanian. *Journal of Paleontology*, 18(6), 535-539.
- Cortés-Mendoza Y.C. (2017). Análisis de microfácies y paleoambientes de dos secciones estratigráficas del Pérmico inferior (Leonardiano) del área de Chicomuselo, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Instituto Tecnológico Superior Venustiano Carranza, Ciudad Lázaro Cárdenas, Puebla, México, 70 p.
- Dollfus A. y Montserrat E. (1868). *Voyage géologique dans les Républiques de Guatemala et Salvador. Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale*, Paris, Imprimerie Imperiale, 539 p.
- Domínguez P., Le Menn J., Martí-Mus M. y Paz-Villalba M. (2009). Equinodermos en Martínez-Chacón M. L. y Rivas P. (eds.) *Paleontología de Invertebrados*, Oviedo, Sociedad Española de Paleontología; Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada. 447-496.

- Dzik J. (1981). Evolutionary relationships of the early Palaeozoic 'cyclostomatous' Bryozoa. *Palaeontology*, 24, 827-61.
- Eernisse D. J., Albert J. S. y Anderson F. E. (1992). Annelida and Arthropoda are not sister taxa: a phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Systematic Biology*, 41(3), 305-330.
- Elias M. K. (1944). Auloporidae and Hederelloidea (and a system to avoid ambiguous use of generic names). *Journal of Palaeontology*. 18, 529-34.
- Fenton C.L. y Fenton M.A. (1932). Orientation and injury in the genus *Atrypa*. *American Midland Naturalist*, 13, 63-74.
- Field K. G., Olsen G. J., Lane D. J., Giovanonni S. J., Ghiselin M. T., Raff E. C, Pace N. R. y Raff R. A. (1988). Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science*. 239 (4841), 748-753.
- González-Mora S. (2017). Sistemática de los briozoarios carboníferos de Nochixtlán, Oaxaca; modelado geométrico y determinación de paleoambientes. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México, 101 p.
- González-Mora S. Wyse-Jackson P. N., Torres-Martínez M. A., Buitrón-Sánchez B. E., Barragán R. y Sour-Tovar F. (2018). *Hederella carbonaria* Condra & Elias, 1944 from the Roadian (middle Permian) of Mexico, *Bulletin of Geosciences*. 93(4), 457-461.
- Gutiérrez-Gil R. (1956). Bosquejo Geológico del estado de Chiapas, en Maldonado-Koerdell M. (Ed.), *Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del Estado de Chiapas, XX Congreso Geológico Internacional*, libretto guía de la excursión C-15: México, 9-32.
- Halanych K. M., Bacheller J. D., Aguinaldo A. A., Liva S. M., Hillis D. M. y Lake J. A. (1995). Evidence from 18S ribosomal DNA that the Lophophorates are protostome animals, *Science*, 267, 1641-1642.
- Heath D. (1995). *An Introduction to Experimental Design and Statistics for Biology*. E.U.A., CRC Press, 148-151.
- Heredia-Jiménez D.P. (2018). Sistemática de braquiópodos y microcócnquidos de la Formación Paso Hondo, lofoforados del Pérmico temprano de Chiapas. Implicaciones paleoecológicas y estratigráficas. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México, 55 p.
- Hernández-García R. (1973). Paleogeografía del Paleozoico de Chiapas, México. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 25, 79-134.
- Hinojosa-Gómez A., (1964). *Área Chicomuselo, Chiapas*. México, D.F., Petróleos Mexicanos, Informe inédito.

- Hoare R.D. y Steller D.L. (1967). A Devonian Brachiopod with Epifauna. *Ohio Journal of Science*, 67(5), 291-297.
- Hurst J. M. (1974). Selective epizoan encrustation of some silurian brachiopods from Gotland. *Palaeontology*, 17(2), 423-429.
- Hyman L. H. (1959). *The Invertebrates, vol. 5: Smaller Coelomate Groups*. Nueva York. McGraw-Hill, 783 p.
- Kesling R.V., Hoare R.D. y Sparks D.K. (1980). Epizoans of the Middle Devonian brachiopod *Paraspirifer bownockeri*: their relationships of one another and to their host. *Journal of Paleontology*, 54(6), 1141-1154.
- Kiepura M. (1973). Devonian bryozoans of the Holy Cross Mountains, Poland. Parte II. Cyclostomata and Cystoporata. *Acta Palaeontologica Polonica*. 18, 323-400.
- Kling S.A. (1960). Permian fusulinids from Guatemala. *Journal of Paleontology*, 34(4), 637-655.
- Lescinsky H.L. (1997). Epibiont communities: Recruitment and competition on North American Carboniferous brachiopods. *Journal of Paleontology*, 71(1), 34-53.
- Lisitsyn D. V. (1998). The first Permian find of the genus *Hederella* (Bryozoa). *Paleontological Journal*, 32(6), 589-591.
- López-Ramos E. (1966). *Geología del Sureste de México, Guatemala, Belice y Norte de Honduras*, Petróleos Mexicanos, Informe inédito.
- Luter C. y Bartolomaeus T. (1997). The phylogenetic position of Brachiopoda: a comparison of morphological and molecular data. *Zoologica Scripta*, 26, 245-253.
- McKinney F. K. y Jackson J. B. C. (1991) *Bryozoan Evolution*. Chicago. The University of Chicago Press. 233 p.
- Moore y Jeffords. (1968). Classification and Nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns. *Paleontological Contributions*, Universidad de Kansas, 46, 1-86.
- Müllerried, F. K. G. (1936). Estratigrafía preterciaria preliminar del Estado de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 9(1), 31-41.
- Müllerried F. K. G., Miller A.K. y Furnish W.M. (1941). The middle Permian of Chiapas, southernmost Mexico and its fauna. *American Journal of Science*, 239(6), 397-406.
- Nichols G. (2009). *Sedimentology and Stratigraphy*, segunda edición, Oxford, Wiley-Blackwell, 419 p.

- Osman R.W. y Whitlatch R.B. (1995). The influence of resident adults on recruitment — a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 190, 169–198.
- Peterson K. J. y Eernisse D. J. (2001). Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evolution & Development*, 3, 170-205.
- Reyeros de Castillo M.R.R. (1976). Corales del Pérmico inferior del Estado de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*, 41, 1-18.
- Richards R.P. (1972). Autecology of Richmondian Brachiopods (Late Ordovician of Indiana and Ohio). *Journal of Paleontology*, 46(3), 386-405.
- Rodland D.L., Kowalewski M., Carroll M. y Simões M.G. (2006). The temporal resolution of sclerobiont assemblages: are they ecological snapshots or overexposures?. *Journal of Geology*, 114, 313–324.
- Rowell A. J. (1982). The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia*, 15(4), 299-307.
- Rudwick M. J. S. (1962). Notes on the ecology of brachiopods in New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology*, 1, 327-335.
- Sapper K. (1894). Informe sobre la geografía física y la geología de los Estados de Chiapas y Tabasco. *Agricultura, Minería e Industria, Boletín*, 3, 187-211.
- Sapper, K. (1896). Geology of Chiapas, Tabasco and the Peninsula of Yucatan. *Journal of Geology*. 4, 938-947.
- Siegle D. (2009). *Statistical Significance* en Neag School of Education, Universidad de Connecticut. Disponible en https://researchbasics.education.uconn.edu/statistical_significance/, consultado el 20/02/2019.
- Shen S. Z. y Shi G. R. (2004). Capitanian (Late Guadalupian, Permian) global brachiopod palaeobiogeography and latitudinal diversity pattern. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 208, 235–262.
- Shen S. Z., Xie J. F., Zhang H. y Shi G. R. (2009). Roadian–Wordian (Guadalupian, Middle Permian) global palaeobiogeography of brachiopods. *Global and Planetary Change*, 65(3-4), 166-181.
- Shen S. Z., Zhang H., Shi G. R., Li W. Z., Xie J. F., Mu L., Fan J. X. (2013). Early Permian (Cisuralian) global brachiopod palaeobiogeography. *Gondwana Research*, 24, 104-124.
- Silva-Pineda A., Buitrón-Sánchez B.E., Arellano-Gil J., Vachard D., Ramírez, J. (2003). Permian Continental and Marine Biota of South-Central Mexico: a synthesis, en: Bartolini C., Buffler R.T., Blickwede J. (Eds.) *The Circum-Gulf of*

Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon Habitats, Basin Formation, and Plate Tectonics, *American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 79, 462-475.

Sparks D.K., Hoare R.D. y Kesling R.V. (1980). Epizoans on the brachiopod *Paraspirifer bownockeri* (Stewart) from the Middle Devonian of Ohio. *Papers on Paleontology*, 23, 105.

Steller D. L. (1965). *The epifaunal elements on the Brachiopoda of the silica formation*. Tesis doctoral, Bowling Green State University, Ohio, E.U.A., 79 p.

Taylor P.D. (2015). Differentiating Parasitism and Other Interactions in Fossilized Colonial Organisms. *Advances in Parasitology*, 8(90), 329-347.

Taylor P.D. y Vinn O. (2006). Convergent morphology in small spiral worm tubes (“*Spirorbis*”) and its palaeoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society*, 163, 225-228.

Taylor P.D. y Wilson M.A. (2003). Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth Science Reviews*, 62, 1–103.

Taylor P. D. y Wilson M. A. (2008). Morphology and affinities of hederelloid “bryozoans” en Hageman S.J., Key M.M. y Winston J.E. (Eds.). *Bryozoan Studies 2007: Proceedings of the 14th International Bryozoology Association Conference*, Boone. Virginia Museum of Natural History, 301-309.

Thompson M.L. (1956). Rocas Paleozoicas del Sur de México, en Maldonado-Koerdell M. (Ed.), *Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del Estado de Chiapas, XX Congreso Geológico Internacional*, libreta guía de la excursión C-15: México, 61-68.

Thompson M.L. y Miller A.K. (1944). The Permian of southernmost Mexico and its fusulinid faunas. *Journal of Paleontology*, 18(6), 481-504.

Torres-Martínez M.A., Sour-Tovar F. y Barragán R. (2016). Permian (Leonardian) brachiopods from Paso Hondo Formation, Chiapas, southern Mexico. Paleobiogeographical implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 71, 71-81.

Torres-Martínez M.A., Sour-Tovar F. y Barragán R. (2018). *Kukulkanus*, a new genus of buxtoniini brachiopod from the Artinskian-Kungurian (Early Permian) of Mexico. *Alcheringa*, 42(2), 268-275.

Torres-Martínez M.A., Barragán R., Sour-Tovar F. y González-Mora S. (2017). Depositional paleoenvironments of the Lower Permian (upper Cisuralian) carbonate succession of Paso Hondo Formation in Chiapas State, southeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 79, 254-263.

- Torres-Martínez M.A., Heredia-Jiménez D.P., Sour-Tovar F., Buitrón-Sánchez B.E. y Barragán R. (2019). Permian brachiopods from Chiapas, Mexico: new stratigraphical and paleobiogeographical insights. *Paläontologische Zeitschrift*, 1-18.
- Ushatinskaya, G. T. (2008). Origin and dispersal of the earliest brachiopods. *Paleontological Journal*, 42(8), 776.
- Vachard D. E., Fourcade J.E., Romero J., Mendez A., Cosillo M., Alonzo J., Requena J., Azema J. y Cros. P (1996). Foraminifères et algues du Permien du Guatemala. *Geobios*, 30, 745-784.
- Vilchis-Ortega, M. E. (1979). Braquiópodos y Corales del Pérmico de la región de Monte Redondo, Estado de Chiapas. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México, 32 p.
- Vinn O. (2010). Adaptative strategies in the evolution of encrusting tentaculitoid tubeworms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292, 211-221.
- Webb A.E. y Schneider C.L. (2013). Ecology of an encrusting fauna on *Desquamatia* (Atrypida, Brachiopoda) from Cedar Valley formation (Givetian, Devonian) of Iowa, USA, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 377, 102-109.
- Weber B., Iriondo A., Premo W.R., Hecht L. y Schaaf, P. (2007). New insights into the history and origin of the southern Maya block, SE Mexico: U-Pb-SHRIMP zircon geochronology from metamorphic rocks of the Chiapas massif. *International Journal of Earth Sciences*, 96, 253-269.
- Weber B., Schaaf P., Valencia V.A., Iriondo A., Ortega-Gutierrez F. (2006). Provenance ages of late Paleozoic sandstones (Santa Rosa Formation) from the Maya block, SE Mexico. Implications on the tectonic evolution of western Pangea. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23, 262-276.
- Weber B., Valencia V. A., Schaaf P., y Gutiérrez F. O. (2009). Detrital zircon ages from the Lower Santa Rosa Formation, Chiapas: implications on regional Paleozoic stratigraphy. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(1), 260-276.
- Weedon M. J. (1990). Shell structure and affinity of vermiform “gastropods”. *Lethaia*. 23, 297-309.
- Weedon M. J. (1991). Microstructure and affinity of the enigmatic Devonian tubular fossil *Trypanopora*. *Lethaia*. 24, 223-227.
- Wilson M. A. y Taylor P. D. (2001). “Pseudobryozoans” and the problem of encruster diversity in the Paleozoic. *PaleoBios*, 21 (suplemento de no. 2), 134-135.
- Wilson M.A. y Taylor P.D. (2006). Predatory drill holes and partial mortality in Devonian colonial metazoans. *Geology*, 34(7), 565-568.

Wisely B., (1958). The settling and some experimental reactions of a bryozoan larvae, *Watersipora cucullata* (Busk). *Australian Journal of Marine & Freshwater Research*, 9, 362–371.

Yancey, T. E. (1975). Permian marine biotic provinces in North America. *Journal of Paleontology*, 49, 758-766.

Zatón M. y Krawczynski W. (2011). Microconchid tubeworms across the upper Frasnian – lower Famennian interval in the Central Devonian Field, Russia. *Palaeontology*, 54(6), 1455-1473.

Zatón M. y Vinn O. (2011). Microconchids, *Fossils explained*, 62, 27(6), 236–239.