

166
2ej.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**LOS MOLUSCOS JUVENILES DE LA FORMACION
SAN JUAN RAYA, PUEBLA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

JUAN MANUEL SALMONES ZARATE



MEXICO, D. F.

**FACULTAD DE CIENCIAS
SERVICIO SOCIAL**

SEPTIEMBRE DE 1994

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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 está 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE

Jefe de la División de Estudios Profesionales

Facultad de Ciencias

Presente

Los abajo firmantes, comunicamos a Usted, que habiendo revisado el trabajo de Tesis que realiz(ó)ron el pasante(s) SALMONES ZARATE JUAN MANUEL

con número de cuenta 6710805-1 con el Título:

"LOS MOLUSCOS JUVENILES DE LA FORMACION SAN JUAN RAYA, PUEBLA"

Otorgamos nuestro **Voto Aprobatorio** y consideramos que a la brevedad deberá presentar su Examen Profesional para obtener el título de Biólogo

GRADO	NOMBRE(S)	APELLIDOS COMPLETOS	FIRMA
	Dra. Gloria Alencáster Ybarra		
Director de Tesis	Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez		
	Dra. Silvia Rivera Olmos		
	Dra. María Ana Fernández Alamo		
Suplente	M. en C. Graciela Serrano Limón		
Suplente			

DEDICATORIA

A mi Madre

A mi Padre

A mi Esposa e Hijos

A mis Hermanos y Parientes

A mis amistades

A quienes les sea de utilidad este trabajo

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Gloria Alencáster Ybarra por sus finas consideraciones y sabias orientaciones.

A Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez; Dra. Silvia Rivera Olmos; Dra. Ana María Fernández Alamo y M. en C. Graciela Serrano Limón.

A Concepción Rivera Torres por su apoyo mecanográfico.

A los pobladores y autoridades de Sn. Juan Raya por las facilidades otorgadas.

A todos aquellos que de una u otra forma hicieron posible este trabajo, del cual asumo los errores que se puedan encontrar.

INDICE:

I	RESUMEN.....	i
II	INTRODUCCION (JUSTIFICACION-OBJETIVOS).....	i
III	ASPECTOS GENERALES.....	4
	1. Ubicación geográfica	
	2. Estudios previos	
	3. Litología	
	4. Petrografía	
	5. Estructura	
	6. Ambiente de depósito	
	7. Sucesión de los arrecifes	
	8. Relaciones estratigráficas	
	9. Edad y correlación	
	10. Hidrografía	
	11. Clima	
	12. Vegetación	
	13. Bivalvos	
	a) Consideraciones generales	
	b) Características generales de las concha	
	c) Modo de vida en bivalvos	
	d) Sustrato-tipos tróficos	
	e) Crecimiento de la concha (absoluto y alométrico)	
	f) Ecología de poblaciones	
	1. Análisis demográfico en poblaciones de bivalvos	
	2. Sobrevivencia	
	3. Modelo universal de crecimiento en bivalvos	
	4. Ciclo de vida en moluscos	
	14. Repercusiones del tamaño en los organismos	
	15. Gasterópodos	
	a) Consideraciones generales	
	b) Características generales de la concha	
	c) Crecimiento en gasterópodos	
	d) Modo de vida de gasterópodos	
	e) Gasterópodos de San Juan Raya-Zapotitlán	
IV	METODOLOGIA PRACTICA (TECNICAS Y MATERIALES).....	83
	1. Material	
	2. Técnicas	
V	RESULTADOS (ANALISIS E INTERPRETACION).....	83
	1. Generales	
	2. Pelecípodos	
	3. Gasterópodos	
VI	CONCLUSIONES-RECOMENDACIONES.....	141
VII	FUENTES DE INFORMACION-BIBLIOGRAFIA.....	146

I RESUMEN

A partir de muestras de pelecípodos juveniles y del análisis de algunos parámetros de la concha, se deducen atributos e interpretaciones de índole ontogenética demográfica, ecológica y evolutiva de interés en paleontología, con la intención de intentar impulsar enfoques no solamente descriptivos, además de la aplicación de técnicas idóneas en trabajos de esta índole.

Entre estos atributos se señalan la estructura de edades, modelo de crecimiento ontogenético, hábitat-modo de vida, tabla de esperanza de vida (dinámica de la población), curvas de sobrevivencia-mortalidad y propiedades adaptativas a partir de dichos atributos poblacionales. En lo referente a técnicas se enfatiza el uso del contacto fotográfico de utilidad en paleontología, así como aplicaciones trigonométricas.

Valga entonces esta tesis para despertar en sus lectores la reflexión crítica, polémica y planteamiento de alternativas así como el fomento del interés por la investigación integrada, interdisciplinaria y paleontológica que permita diferentes enfoques en paleontología.

II INTRODUCCION (JUSTIFICACION-OBJETIVOS)

La mayor cantidad de trabajos de paleontología, sobretodo en México, son de índole descriptiva, estratigráfica, morfológica o taxonómica, pero en la última década ha sufrido una transformación, ligándose a enfoques evolutivos y ecológicos, debido al desarrollo de la ecología de poblaciones. En este sentido se encuentra como antecedente la fundación de la revista Paleobiology en 1975.

Es así que surgen múltiples preguntas en relación a los fósiles tales como: ¿De que modo las muestras fósiles reflejan una comunidad viva?, ¿Cuáles son las técnicas o parámetros que nos indiquen condiciones ambientales?, ¿Cuál fue la biología del espécimen fosilizado?, ¿Cuáles eran las interacciones de las especies en un ambiente dado?, ¿Cuáles fueron sus estrategias evolutivas?, ¿Qué adaptaciones morfológicas presentaban a un sustrato determinado?, ¿Cuál era su dinámica poblacional?, ¿Cuál fue su distribución?, ¿Cómo se denota la variabilidad genética en una muestra fósil?, ¿Cuáles son las correlaciones que se pueden establecer para un ambiente determinado?, ¿Qué factores

indujeron la extinción o diversificación de las especies?, etc.

Muchas de estas interrogantes son resueltas parcialmente a través de la teoría ecológica moderna, sobretodo por la dinámica cuantitativa de poblaciones, la cual incluye curvas de sobrevivencia, tablas de vida, curvas de crecimiento, etc. que permiten hacer interpretaciones más amplias sobre las especies fósiles, así como planteamientos de índole ecológica o evolutiva como puede ser delinear las posibles estrategias de vida o modos de selección r y k , en función de circunstancias ambientales (ecológicas) y propias de la especie (genéticas).

Intentar resolver cuestiones como las anteriormente señaladas que permitan un análisis de los patrones en la historia de la vida, enfrentan la dificultad de la escasez de material fósil, pero se contrarresta con:

- a) La comparación de los datos o registros fósiles, con la información ecológica más completa del mundo vivo actual.
- b) La aplicación de algunas técnicas ecológicas analíticas para resolver problemas del registro fósil. Con lo anterior se logran reconstrucciones aceptables.

Parte de los tratamientos, técnicas o métodos en la paleontología actual, contempla registrar, para el caso de moluscos, características, parámetros o dimensiones de la concha a través de los cuales se efectúan análisis, que lleven a posibles interpretaciones paleoecológicas, en donde son recuperados y reconstruidos conceptos de la ecología actual.

También aparte del provechoso enfoque paleoecológico en paleontología, es pertinente incorporar aspectos más amplios y panorámicos de una región estudiada o del contexto del yacimiento en cuestión, ya que ello posibilita una visión más rica, completa y globalizadora del lugar.

A partir de los párrafos anteriores los objetivos de este trabajo son:

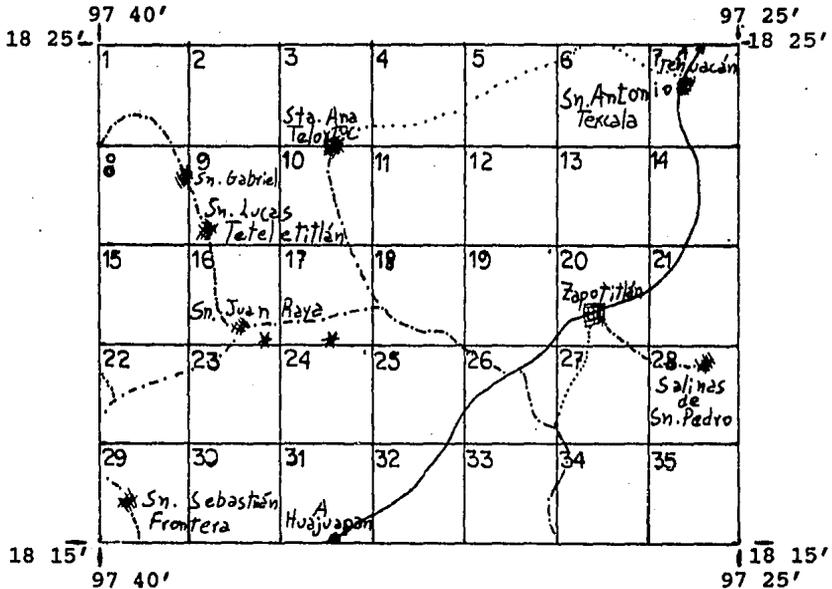
1. Obtener muestras de ejemplares fósiles, localizados en los hormigueros de la Formación San Juan Raya.
2. Identificar las especies de moluscos en las muestras obtenidas
3. Registrar algunos de los parámetros de la concha.
4. Efectuar un análisis demográfico, utilizando los parámetros registrados.
5. Realizar interpretaciones paleoecológicas a partir de los registros obtenidos.
6. Plantear un panorama general de la zona estudiada.

III ASPECTOS GENERALES

III.1. Ubicación geográfica

La región de San Juan Raya-Zapotitlán dista aproximadamente 285 Km de la Cd. de México, y 170 Km de la Cd. de Puebla, Pue. Se localiza en la parte sureste del mismo estado de Puebla, a 45 Km al suroeste de la Cd. de Tehuacán, Pue. y a 20 Km de Zapotitlán. Esta región pertenece al Municipio de Zapotitlán y está ubicada entre los paralelos $18^{\circ}15'$ y $18^{\circ}25'$ N, y entre los meridianos $97^{\circ}25'$ y $97^{\circ}40'W$ (mapa 1).

Posee aproximadamente una extensión superficial de 490 Km² y forma parte de la provincia fisiográfica Sierra Madre del Sur en la zona noroccidental de la subprovincia de la Meseta de Oaxaca.



Mapa 1. Ubicación geográfica (retomado de Barceló 1978).

III.2. Estudios previos

Se tiene conocimiento que desde mediados del siglo XIX se inicia el interés por la región de Tehuacán y sus cercanías. La localidad de San Juan Raya es visitada en 1830 por H. Nyst y H. Galeotti, geólogos belgas que publican sus trabajos en 1840 en el Bulletin de l'Academie Royale de Bruxelles, y suponen que el material estudiado pertenece al Jurásico.

Más adelante en el año de 1850, D'Orbingy reexamina dicho material y lo considera del Senoniano y por su parte

Desor (1850) estudia los equinoides y los ubica en el Jurásico.

La asignación correcta en la edad de la fauna de San Juan Raya-Zapotitlán al Cretácico Inferior la hace Coquand en 1869 a partir del estudio de los ostréidos que considera del Urgo-Aptiano.

En los años de 1882-83 J.G. Aguilera hace un detallado reconocimiento de la zona de San Juan Raya-Zapotitlán, pero desgraciadamente sus datos quedaron inéditos, según señala Calderón (1956).

Ya para el año de 1891 Félix publica las descripciones del material fósil colectado conjuntamente con Lenk, e inicia el estudio de los rudistas, que fue continuado por Douvillé (1900).

En cuanto a los equinoides posteriormente a Desor (1850) fueron estudiados por P. De Loriol, (1875-76) y por Cotteau (1880-90), y mucho después algunos equinoides son descritos por Lambert en 1935, así como por Maldonado-Koerdell en 1953, y recientemente por Buitrón (1970).

El primer estudio geológico básico es el reportado por Aguilera en 1897, el cual más adelante (1906) publica un libreto-guía, a raíz de la X sesión del Congreso Geológico Internacional realizado en México, donde se registran algunos datos de la estratigrafía y paleontología del lugar, uno de los cuales es una tabla de relaciones homotácicas entre las faunas de la división San Juan Raya y del Aptiano europeo, lo cual permitió considerar a la localidad como del Aptiano.

También Villada en 1904 hace un reconocimiento del área de San Juan Raya-Zapotitlán, en donde se consideran varios aspectos, uno de los cuales es una lista de fósiles de la zona.

Burckardt publica en 1930 un estudio sintético sobre el mesozoico mexicano en donde hace referencia de San Juan Raya y Zapotitlán ubicándoles respectivamente en el Aptiano superior y en el Neocomiano-Aptiano.

Müllennied publica sus investigaciones en 1933, 1934 y 1948, que son de índole fundamentalmente paleontológica.

En un trabajo de Salas (1949) sobre la "Cuenca Sedimentaria de Oaxaca" se considera la zona anteriormente referida.

Siguiendo con la revisión cronológica encontramos que en el año de 1956 Calderón hace un bosquejo geológico de la región de San Juan Raya donde se contempla la estratigrafía y geología en un libreto-guía de la excursión A-11 con motivo

del XX Congreso Geológico Internacional. Subdivide a la Formación Zapotitlán en Miembro Agua del Burro (Barremiano superior) y Miembro Agua del Cordero (Barremiano superior y Barremiano inferior) y a la formación San Juan Raya la ubica en el Aptiano.

Alencáster (1956) realiza un estudio paleontológico de los gasterópodos y pelecípodos de la colección de Aguilera y corrobora que la fauna pertenece al Barremiano y al Aptiano por comparación de la misma con las faunas de otras regiones.

Calderón (1956) señala que la Formación Zapotitlán consiste de una serie de lutitas, calizas con rudistas y conglomerados, y que la formación San Juan Raya se compone principalmente de lutitas calcáreas con intercalaciones de areniscas calcáreas, con un espesor aproximado de 1000 m. la primera y de 1250 m. la segunda.

Blásquez (1956) menciona que en Zapotitlán y San Juan Raya afloran areniscas de colores grises, verdosas, azuladas y amarillentas, de grano fino y diverso espesor, las cuales están intercaladas en capas con espesores de 10 cm. a 40 cm. formando estratos de hasta 50 m., entre pizarras arcillosas y constituyendo formaciones de bastante potencia. De las lutitas menciona que son de colores amarillentos, verdosos y violáceos, intercalados entre las areniscas y las calizas con orientación SW, señala, como Burckhardt, (1930) que las areniscas y las lutitas de Zapotitlán pertenecen al Neocomiano-Aptiano y que las areniscas de San Juan Raya son del Aptiano superior. También menciona que el Plan Zapotitlán es una extensión angosta y alargada a la que no debe llamársele planicie y que no forma parte de la planicie de Tehuacán, porque está separada de ésta por el cañón de Tliltico. Proporciona los siguientes datos correspondientes a la altitud: San Juan Raya-Corral de Piedra, 1740 m.s.n.m., Corral de Piedra-Zapotitlán, 1670 m.s.n.m., Zapotitlán-Salinas-San Martín 1500 m.s.n.m. y Salinas -San Martín, 1410 m.s.n.m. De la Cañada de Zapotitlán señala una precipitación de 700.0 mm. y una superficie de 54 km² (53.8 km²).

El único trabajo sistemático sobre los corales de San Juan Raya le corresponde a Reyerros-Navarro (1963). En cuanto a la paleobotánica de la región de Tehuacán es digno mencionar el de Plantas del Pensilvánico realizado por Silva Pineda, A. (1970). Dentro de los trabajos relativamente recientes y panorámicos de San Juan Raya se encuentra el de Fuentes Aguilar et. al. (1971), que plantea una metodología para el análisis geográfico de la zona, donde se contemplan aspectos climáticos, geológicos, humanos y de recursos naturales. Otro de los estudios pioneros referente a foraminíferos del Aptiano de San Juan Raya es el efectuado por Segura Vernis Luis R. y Rodríguez Torres R. (1972). Más adelante se encuentra un reporte de Phylloceras del Cretácico Inferior de San Juan Raya-Zapotitlán De González-Arreola

(1974). Se encuentra también en esta década el trabajo de Buitrón, B.E. Martínez y Glaçon (1976) que hacen una correlación de especies del género Nerinea y microfauna del Aptiano de México y de la Región Mediterránea. Carrasco, B. (1978) presenta un trabajo de la estratigrafía de unas lavas almohadilladas y rocas sedimentarias del Cretácico Inferior de Tehuacán.

En cuanto a tesis sobresale la realizada por Barceló (1978) que efectúa valiosas aportaciones sobre la estratigrafía y petrografía del área de Tehuacán-San Juan Raya. Finalmente el trabajo más reciente es el de Buitrón y Barceló (1980) acerca de los nerinidos del Cretácico Inferior de San Juan Raya donde se reportan 12 especies (2 son nuevas) y su afinidad con las de la región del Tethys.

Es conveniente mencionar que Barceló (1978) propone en su tesis que la unidad litoestratigráfica denominada por Calderón (1956) Miembro Agua del Burro sea asignada como Formación Agua del Burro, tomando en cuenta que se cumplen los requisitos del Código de Nomenclatura Estratigráfica al proporcionar la información respecto a: Sección tipo, cartografiabilidad, espesor, litología, petrografía, estructura, relaciones estratigráficas, edad y correlación. No obstante el Código de Nomenclatura Estratigráfica (1970) en el artículo 13, señala que "el establecimiento de una unidad litoestratigráfica formal requiere la publicación, en algún medio científico reconocido....." (p.81) y concretamente en el párrafo de observaciones inciso c) forma de publicación, dice entre otras indicaciones que "Los nombres propuestos en medios informales o restringidos tales como cartas, informes privados de compañías que no estén disponibles al público, discursos no publicados, tesis o disertaciones, no tienen categoría formal en la literatura estratigráfica" (p.9). En consecuencia, al no cumplir estos puntos del artículo 13, debe seguir llamándosele Miembro Agua del Burro en tanto no se cubra dicho requisito.

III.3. Litología

Aguilera (1906a) describe una secuencia de lutitas y areniscas de Edad Aptiana a la que denomina Formación San Juan Raya. Posteriormente Calderón (1956) delimita más exactamente la extensión de la unidad. En el estudio de Barceló (1978) se señala que la Formación San Juan Raya está sumamente plegada y fallada, lo cual imposibilita que se tenga una sección-tipo. No obstante, ilustra una sección medida al norte del Paso Agua del Burro y sobre el arroyo de Salitrillo, que a su parecer se podría considerar como Sección-Tipo. En esta sección se indica la presencia de las siguientes rocas:

- Lutitas de color gris verdoso que intemperizan en color gris verdoso o café claro.
- Grauvaca-lítica de color gris verdoso.
- Grauvaca-lítica de color gris.
- Grauvaca-lítica de color gris y gris verdoso que intemperiza en café rojizo.
- Lutitas color gris y gris verdoso que intemperiza en color café verdoso y/o café claro.
- Grauvaca-lítica que contiene corales (siendo un poco más calcárea).
- Lutitas calcáreas color café claro.

Acorde con lo estudiado y descrito por Barceló (1978) la Formación San Juan Raya consta de lutitas, lutitas calcáreas y areniscas, en donde las más abundantes son las lutitas de color gris verdoso y gris, presentes en estratos de 2 a 30 cm. de espesor; también se presentan irregularmente lutitas de color gris violáceo en capas de 10 a 20 cms. de espesor.

Los estratos de lutitas calcáreas son de 5 cms. de espesor y tienen gran cantidad de huellas de gusanos. Tanto las areniscas y las areniscas calcáreas que están muy fracturadas así como las vetillas de calcita, se encuentran intercaladas con las lutitas. Las areniscas son de color gris y gris verdoso de grano fino a medio, en estratos de 2 a 50 cms. de espesor. En estas capas es donde regularmente se encuentran los bancos de gasterópodos nerinéidos, corales y ostréidos formando verdaderas coquinas.

Se estima que el espesor total es aproximadamente de 800 m. (Barceló, 1978) a 1300 m. según se reporta en Morán (1984, p.63-64).

En cuanto a las lutitas se sabe que proceden de las arcillas por diagénesis, son las rocas sedimentarias más abundantes en la columna geológica, pero son las menos conocidas debido a su grano fino. La principal fuente de información sobre la composición de estas rocas procede del

análisis químico, en donde se encuentra que el sílice es su componente predominante, también se sabe que la lutita promedio presenta dos partes de limo y una de arcilla. Por otra parte se sabe que la composición de las lutitas dependerá del tamaño de su grano, de su madurez y de la renovación química selectiva o bioquímica de ciertos elementos, (Pettijohn, 1980).

Las areniscas constan de arena detrítica y poros o huecos del esqueleto, que pueden estar parcial o totalmente rellenos. Dicho esqueleto está formado por materiales del tamaño de arena de 1/16 a 2 mm. de diámetro, así como por una composición determinada. Un tipo de arenisca son las grauvacas y la grauvaca lítica.

Las grauvacas son rocas sedimentarias denominadas así en sus primeras descripciones por su semejanza con los residuos en parte meteorizados (Wackas), de composición compleja por presentar materiales detríticos modificados, de origen marino y en general de color gris oscuro o negruzco, de matriz arcillosa, muy raramente calcárea. Posee elementos volcánicos, un contenido de cuarzo variable generalmente <75%, con una fracción de arena o detrítica con fragmentos de rocas excediendo el feldespato, con una matriz detrítica prominente (más del 15%) a predominante y le falta el cemento químico, (Pettijohn, 1980). Son índice de movimientos orogénicos importantes según señalan Pomerol-Fouet (1974).

III.4. Petrografía

El estudio de Barceló (1978) señala que no fue posible elucidar la petrografía de las lutitas, porque éstas no presentan condiciones para la laminación, debido a su grano muy fino. En el caso del estudio de las areniscas a base de láminas delgadas encontró que son Wacka-arcósica de grano fino y medio con 70% de cuarzo, 10% de carbonatos, 10% de minerales arcillosos, 5% de albita, 40% de fragmentos de roca y otros minerales no identificados, los clastos son de subredondeados a subangulosos. Barceló (op. cit.) señala que las grauvacas líticas de grano fino a medio poseen 60% de cuarzo, 20% de fragmentos de roca, 7% de minerales arcillosos, 7% de oligoclasa, 5% de carbonatos y otros minerales no identificables. Los clastos son de subredondeados a subangulosos. En las capas con bancos fosilíferos los carbonatos aumentan entre un 25% y un 30%.

III.5. Estructura

El mar en el Cretácico Temprano fue extenso en la zona de Zapotitlán Salinas y cubrió en parte los sedimentos triásicos y jurásicos, extendiéndose hacia los bordes del Escudo Mixteco, de manera que en esta zona los sedimentos cretácicos reposan sobre rocas basales. En la región de Zapotitlán, hacia el occidente se formaron numerosos

anticlinales asimétricos (Sierra de Zapotitlán) con dirección de sureste a noroeste. Precisamente en esta sierra se ubica San Juan Raya, que estuvo cubierta por los mares cretácicos.

La Sierra de Zapotitlán se formó por movimientos orogénicos que se manifestaron principalmente en el Cretácico Temprano y que afectaron al Escudo Mixteco, plegando tanto las rocas del basamento como a las mesozoicas. Después del plegamiento hubo una transgresión marina, fenómeno que explica la presencia de una discordancia entre los sedimentos del Cretácico Medio y la rocas más antiguas. Al finalizar el Cretácico Medio, un movimiento de emersión disminuyó la profundidad de los mares, cerrando el Portal del Balsas. Posteriormente hubo una nueva sumersión en el Cretácico Tardío. Los movimientos orogénicos del Cretácico Tardío al Eoceno dieron lugar a los plegamientos que generaron sierras marginales muy elevadas alrededor del Escudo Mixteco. Es así como se formó la Sierra Madre del Sur, y la falla entre el borde oriental del Escudo Mixteco y la Sierra de Zongolica que dió origen al Valle de Tehuacán, (Fuentes Aguilar et. al., 1971).

Acorde con lo anterior, la Formación San Juan Raya presenta una tectónica bastante complicada, encontrándose totalmente plegada y fallada. Se observan en los alrededores de San Juan Raya pliegues simétricos con flancos suaves hacia el sur y cerca del contacto con el miembro Agua del Burro hay una zona de gran complejidad estructural. En el norte de San Sebastián Frontera hay un sinclinal muy grande que tal vez se prolongue hasta las proximidades de la Ranchería de San Gabriel; dicho sinclinal tiende a cerrarse al oeste de San Sebastián Frontera. La dirección dominante del sistema de fallas y fracturas es NE-SW, debido posiblemente a fenómenos de sizallamiento. (Barceló, op.cit.).

III.6. Ambiente de depósito.

A este respecto Alencáster (1956,p.5) señala que la región de Zapotitlán-San Juan Raya era un lugar cercano a la costa, cubierto por aguas poco profundas dada la composición de la fauna y la litología de las rocas. La abundancia de corales y rudistas, constituían arrecifes, así como los ostréidos. También indica que se trataba de aguas con temperatura cálida, Barceló (1978,p.97) indica que era un ambiente de depósito marino costero, en la zona de mareas, desde los arrecifes a la línea de costa.

La fauna bentónica que vivía en el fondo del mar constituida de braquiópodos, equinodermos, moluscos (en especial los casiópodos, nerinéidos, turritélidos, rudistas y ostréidos), briozoarios etc. así como la presencia de corales y algas denota una profundidad no mayor de 100 m.

Se puede indicar tomando en cuenta la litología, la composición general de la fauna, que la región estudiada fue marina costera, se encontraba en una área cercana a la costa,

de aguas poco profundas, en la zona bentónica de alta energía, con desarrollo arrecifal y postarrecifal, con una fauna bentónico-nerítica .

En síntesis este lugar era marino, poco profundo, de aguas no muy tranquilas, y con temperatura templada-cálida, cercano a la costa en la zona de mareas, en los arrecifes y hasta la línea de costa. Fue una zona de alta energía, no tranquila, ahí reventaban las olas y hundían en el arrecife. Sus huéspedes se encontraban en el arrecife en la zona bentónica (Fig.1 y 2).

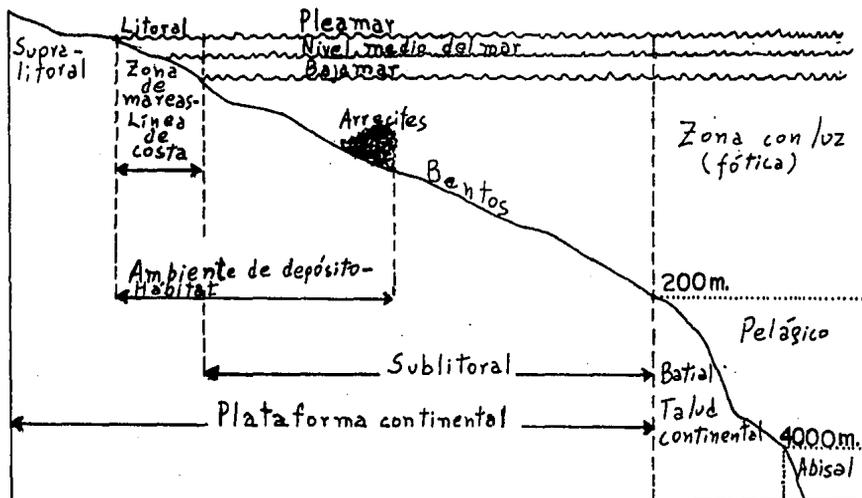


Fig. 1. Ambiente de depósito

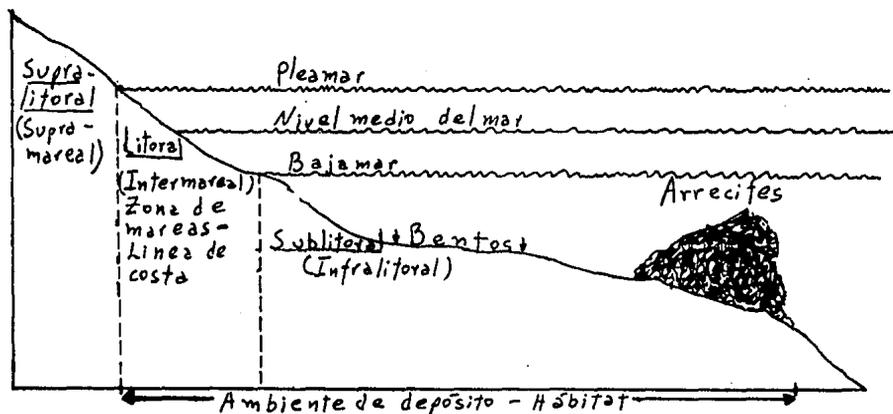


Fig. 2. Ambiente de depósito

III.7. Sucesión de los arrecifes

Se ha considerado que existen en general cuatro estados de sucesión en los arrecifes del Ordovícico al Cretácico según Roger (1980) que retoma a Walker (1975), y son:

- Estabilización del sustrato, formación de un "fondo duro" con instalación de los primeros pioneros: *Pelmatozoarios*, *Briozoarios* y/o *Braquiópodos* para el Paleozoico; *Equinodermos* y *moluscos* para el Mesozoico, especialmente el Cretácico.
- Colonización por *esponjas*, *cystoideos* o *corales rugosos* o *tabulados* en el Paleozoico; *corales* y *Rudistas* en el Cretácico.
- Diversificación de los colonizadores.
- Dominación de un grupo, por ejemplo, los *estromatopóridos* en el Paleozoico, los *rudistas cónicos* en el Cretácico Superior.

De acuerdo al párrafo anterior y a la evidencia de la existencia en el área de estudio de abundantes moluscos (*gasterópodos* y *pelecípodos*), *corales*, *equinoides*, *braquiópodos*, *esponjas* y *foraminíferos bentónicos*, se puede interpretar que el estado en el cual se encontraba el arrecife en el área de estudio correspondía al de la colonización y/o diversificación.

Colonización porque existen datos de correlación de especies (Mullerried 1934, Alencáster 1956, Buitrón 1976) indicando que la fauna no fue exclusiva de la zona. Diversificación porque existieron especies exclusivas de la zona lo cual hace pensar en una especiación-diversificación en la misma.

Un esquema que ilustra el papel de diversos organismos calcáreos en la construcción de un arrecife, es el realizado por Laporte (1974) y que puede dar una idea, entre otras cosas, del porqué de la abundancia de ciertos fósiles en el yacimiento de San Juan Raya-Zapotitlán. En este esquema en el relleno detrítico se encuentran entre otros organismos a los moluscos, lo cual sugiere que se favorece la fosilización de estos organismos al ubicarse en una zona pertinente y con cierta abundancia relativa.

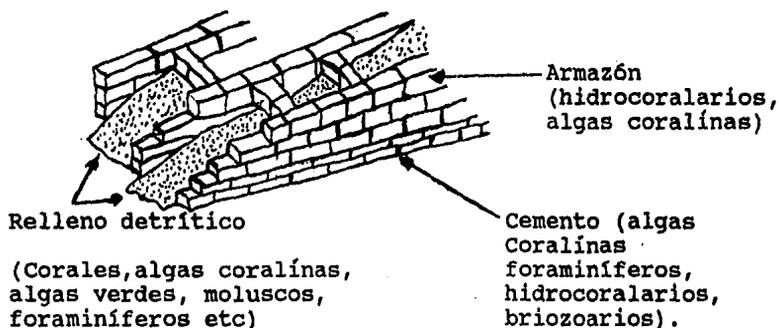
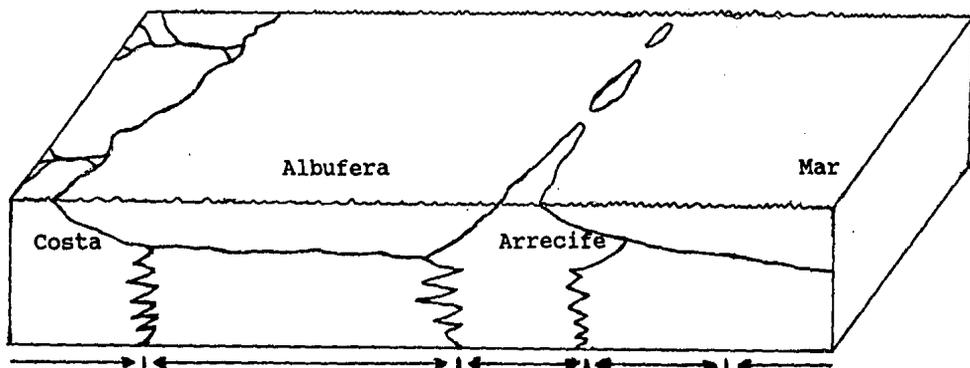


Fig. 3. Papel que desempeñan diversos organismos calcáreos en la construcción de un arrecife.
(Laporte 1974).

El mismo autor señala que los arrecifes antiguos tenían a menudo diferentes tipos de organismos, pero desempeñaban prácticamente la misma función estructural. A medida que se desarrollaban arrecifes nuevos, se cambiaban los cuadros locales de sedimentación, los subambientes principales dentro de un complejo de arrecifes son el arrecife barrera y los ambientes de delante de la barrera (más turbulencia o alta energía) y de detrás de la barrera (menos turbulencia o baja energía).



Laguna o
Cercano a Albufera de arrecife Arrecife Talud Mar
la costa posterior agua mansa barrera Pre- arrecife abierto

Figura 4: Esquema hipotético general de un arrecife
(retomado de Laporte 1974)

III.8. Relaciones estratigráficas

Morán (1984 p.63-64) indica que en el área de Tehuacán aflora una secuencia de clásticos calcáreos con bancos de caliza que constituyen la Formación Zapotitlán sobre la cual descansa la Formación San Juan Raya del Aptiano con 1300 m. de clásticos calcáreos, finos y gruesos, la cual se incluye en el llamado Grupo Puebla (ver Tabla p.69, Fig. 3.7 p.64).

La Formación San Juan Raya descansa concordantemente sobre lo que Barceló (1978) denominó Formación Agua del Burro del Barremiano tardío, también descansa concordantemente y esporádicamente sobre la Formación Zapotitlán del Barremiano Temprano y parte del tardío. Hacia el extremo SW del área, la Formación San Juan Raya se encuentra en contacto transicional e interdigitada con el miembro Agua del Cordero del Barremiano tardío-Aptiano temprano. El contacto superior es discordante con la Formación Ciplapa del Albiano-Cenomaniano y depósitos de aluvión.

III.9. Edad y correlación

De acuerdo con los estudios paleontológicos la Formación San Juan Raya corresponde al Cretácico Inferior, porque los fósiles que contienen son de edad Aptiana. Esta formación ha sido incluida dentro del Grupo Puebla. Cronológicamente se correlaciona con la Formación Xochicalco (Fries, 1960) de Guerrero y Morelos, con la parte media de la caliza el Doctor y con la Formación Morelos (Segerstrom, 1962) en Hidalgo. En un estudio sobre foraminíferos Segura y Rodríguez Torres (1972) consideraron a esta fauna del Aptiano tardío.

III.10. Hidrografía

La región de San Juan Raya-Zapotitlán que estaba constituida por mares en el Cretácico, debido a causas geológicas como la deriva continental pasa a ser posteriormente parte del continente. Así el Valle de Tehuacán en sus orígenes, se encontraba a menor altura que el Escudo Mixteco y que los sinclinales de las montañas plegadas de las sierras cretácico-eocénicas, por lo cual el agua de los ríos de la vertiente interior de estas tierras y el agua de los ríos del borde noreste del Escudo fluía al "lago" de la parte baja que corresponde a la vertiente exterior de la sierra de Zapotitlán.

El intenso tallado debido a la gran rapidez de las aguas a causa de la gran inclinación de las paredes de los sinclinales, provocó la formación de los profundos cañones del río Grande y de sus afluentes (río de las Vueltas, Tomellín, Apoala y San Pedro).

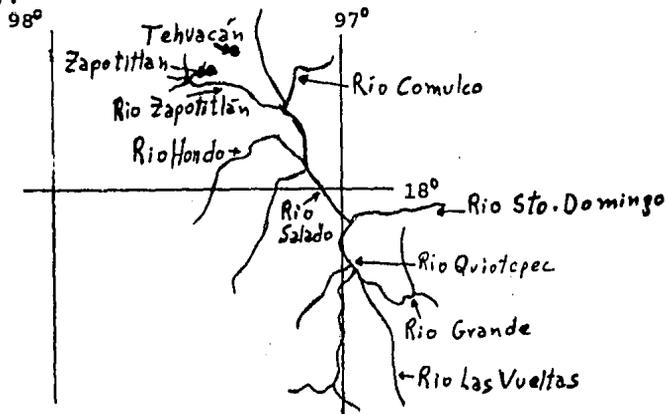
Las sierras fueron cortadas por los ríos de la vertiente exterior de la sierra de Zapotitlán, los cuales captaron para la cuenca del río Salado (que corre por el Valle de Tehuacán) a los ríos que primitivamente tributaban a los lagos ubicados en la parte oriental del Escudo, éstos últimos desaparecieron por un proceso de desecación por canalización.

La forma como quedaron integradas las cuencas explica:

- a) las diversas fases del ciclo fluvial en los cursos superior, medio e inferior de los ríos;
- b) porque el parte aguas o divisoria continental no es una cresta continua, ya que la línea divisoria o de separación entre las cuencas pasa entre numerosas fallas que afectaron el Escudo y actuaron como directrices de la red hidrográfica.

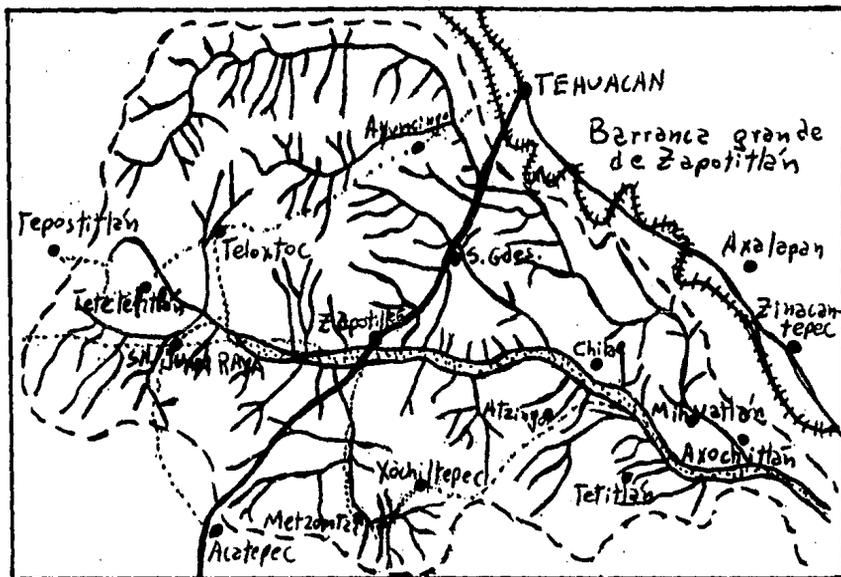
En la actualidad en el sureste del Estado de Puebla, los principales ríos son el Tehuacán y el Tonto; el primero parte de los manantiales próximos a Santa María del Monte, corre con dirección sur, recoge aguas del Zapotitlán o Río Grande y también las del río San Gabriel Chilac tomando para entonces el nombre de río Salado (nombre debido a las sales arrastradas de los antiguos depósitos de mares cretácicos de las depresiones de Zapotitlán).

Con respecto a la hidrografía, Miranda (1948) señala que la zona de Zapotitlán-San Juan Raya se ubican en la Cuenca Alta del Papaloapan, en donde el Valle de Tehuacán es recorrido principalmente por el río Salado, el cual es antecedido por el río Comulco y el río Zapotitlán. El río Salado sigue su curso hacia Oaxaca y en Quiotepec se une al río Grande que trae aguas del Valle de Cuicatlán; de esta unión se forma el río Santo Domingo afluente del Papaloapan, el cual finalmente desemboca en el Golfo de México, (ver mapa 2).



Mapa 2. Hidrografía de la región (tomado de Jaramillo y González, 1983)

Un mapa más específico de la hidrografía de la región fue elaborado por el Departamento de Cartografía del Instituto de Geografía (UNAM) y presentado en el trabajo de Fuentes Aguilar, López Resendiz y Soto Mora (1961, fig.7: mapa 5), ver mapa 3 de este trabajo.



Mapa 3. Hidrografía de la región

III.11. Clima

El área señalada se encuentra ubicada en una zona de clima árido-semiárido, dentro de las zonas de clima seco más al sur de la República Mexicana. En este contexto, el sitio más aislado para este tipo de climas en el territorio nacional, corresponde precisamente a la región de Tehuacán-Cuicatlán de los Estados de Puebla y Oaxaca.

Uno de los aspectos que explican en parte el clima de esta región, es su ubicación orográfica, ya que al tener hacia el oriente las altas montañas de las Sierras de Zongolica y de Juárez, las lluvias son interceptadas, produciéndose lo que se ha dado en llamar "sombra de lluvias". Otros aspectos que influyen también en el clima son los referentes al tipo de suelo, orografía, topografía, hidrografía, ubicación geográfica, vegetación, altitud, etc. En la región de San Juan Raya se señala una altitud promedio de 1520 m.s.n.m. (Barceló 1978).

El clima en la región acorde con la clasificación climática de Köppen (1936), es seco estepario de tipo BShw, según lo señalan Fuentes Aguilar, et. al. (1971). Esto es cálido, con lluvias escasas que predominan en verano, con temperatura media anual superior a 18°C y con temperatura media mensual de algunos meses inferior a 18°C. Respecto a la oscilación térmica promedio, indican que depende de la estación del año, de la altitud, de la nubosidad (que evita el caldeoamiento solar directo de la tierra y la pérdida del calor por radiación), así como de las particularidades locales (naturaleza del terreno, topografía, vegetación, hidrografía del lugar y zonas aledañas). Fuentes Aguilar et.al. (op.cit.), señalan que las máximas oscilaciones térmicas se presentan generalmente en los meses de febrero y marzo (meses con más días despejados), dado que se efectúa en estos meses mayor pérdida de calor por radiación y mayor enfriamiento así como mayor caldeoamiento del suelo por los rayos solares, que provocan un calentamiento más efectivo. También señalan que las mínimas oscilaciones térmicas se presentan en julio, dado que tiene mayor número de días nublados. Finalmente plantean que según la fórmula para determinar el "índice de aridez" de Jauregui (1965), quien toma en cuenta las temperaturas máximas y mínimas promedio, así como la precipitación media anual en mm., la zona de San Juan Raya corresponde a semiárido, cuya característica principal es poseer una vegetación con xerófitas, con una agricultura raquítica de temporal.

La simbología del tipo climático BShw de Köppen tiene el siguiente significado:

SIMBOLO	SIGNIFICADO
B	Grupo de clima seco
BS	Tipo de clima o tipo climático de estepa
h	Clima con temperatura media anual sobre 18°C
w	Clima con invierno seco (por lo menos 10 veces mayor cantidad de lluvia en el mes más húmedo de la mitad caliente del año que en el más seco) o sea una sola época seca en la mitad del año, en la que se encuentra el invierno (época seca en el invierno).

En la guía botánica de Chavelas P., et.al. (1972) se señala que en el lugar ubicado a 1 Km. al norte de Zapotitlán de las Salinas, Km.27 de la carretera Tehuacán, Pue.-Huajuapán de León, Oax., a una altitud de 1550 m.s.n.m. se presenta un clima BSohw". Esto es semiárido, el más húmedo de los BS, con verano fresco; precipitación media anual de 400 mm., temperatura media anual de 21.4°C.

García (1973) señala el tipo de clima para Zapotitlán de las Salinas y Salinas de la Barranca, acorde a las modificaciones que realiza al sistema de Köppen, que favorecen una interpretación y descripción más precisa del clima de las regiones de México. En este sentido por ejemplo, cuando se señala acorde con Köppen el tipo climático BS de estepa y se aplica a México, ocurre que no se presenta una estepa, esta situación y otras, como la diversidad de formas o tipos climáticos en México, llevan entonces a considerar como más pertinente el aplicar la propuesta de García (op.cit.).

El clima reportado por García (1973) para la estación número 105 (Edo. de Puebla) de Zapotitlán Salinas (1520 m.s.n.m.) con coordenadas geográficas 18° 20' y 97° 28' es del tipo BSohw" (w) (e) g, a partir de los siguientes datos promedio de temperatura (T) (5 años) y precipitación (P) (18 años):

Mes y T(°C):

E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
16.5	19.3	21.5	23.8	24.2	23.7	22.4	23.5	22.7	21.9	20.0	17.2
Promedio: 21.4 °C											

Mes y P(mm.):

E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
5.4	2.1	0.8	15.6	64.2	87.0	45.5	47.8	97.6	34.5	7.3	1.4
Promedio: 400.2mm.											

También García (op.cit.) reporta para la estación 066 (Edo. de Puebla) de Salinas de la Barranca (1500 m.s.n.m.) con las mismas coordenadas geográficas de $18^{\circ} 20'$ y $97^{\circ} 28'$ un tipo de clima BS1hw" (w) (e) a partir de los siguientes datos de temperatura (T) (6 años) y precipitación (P) (6 años).

Mes y T(°C):

E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
15.8	19.0	21.5	23.9	24.1	23.5	21.8	22.8	21.1	21.1	19.2	16.7
Promedio: 20.9°C.											

Mes y P (mm.):

E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
12.2	4.2	0.2	18.6	45.4	121.8	80.5	39.2	136.6	35.8	4.2	1.1
Promedio: 499.8 mm.											

A partir de lo anterior se puede suponer que San Juan Raya presenta un tipo de clima similar a los mencionados, con mayor parecido al de Zapotitlán dada su cercanía, altitud y condiciones generales.

La simbología de los tipos climáticos BSohw"(w)(e)g y BS1hw"(w)(e)g tienen el siguiente significado:

SIMBOLO	SIGNIFICADO
B	Grupo de clima seco.
BS	Tipo de clima seco ó árido, con régimen de lluvias de verano.
BSO	Subdivisión o subtipo de BS en donde el cociente P/T es menor de 22.9 por lo que se le designa como el más seco de los BS.
BS1	Subdivisión o subtipo de BS en donde el cociente P/T es mayor de 22.9 por lo que se le designa como el menos seco de los BS.
h	Clima seco, semicálido con temperatura media anual entre 18°C y 22°C con temperatura del mes más frío abajo de 18°C .
w	Símbolo que se emplea para climas con régimen de lluvias de verano, que tienen un porcentaje de lluvia invernal menor de 10.2% de la anual.
w(w)	Significa con régimen de lluvias de verano: por lo menos 10 veces mayor cantidad de lluvia en el mes más húmedo de la mitad caliente del año que en el mes más seco, con un % de lluvia invernal menor del 5%.
w"	Clima con época seca marcada en el invierno y una corta en el verano.
(w)	Indica que el % de lluvia invernal es menor que el 5% del anual.
(e)	Señala que la oscilación anual de las temperaturas medias mensuales es entre 7°C y 14°C por lo que en cuanto a la oscilación térmica es extremoso.
g	Significa que la temperatura media del mes más caliente es antes del solsticio de verano.

Una referencia más reciente respecto al clima de Zapotitlán (estación 39), es la correspondiente a Sierra Morales et.al. (1985). quienes consideran datos de un período de 10 a 20 años, comprendido entre 1940 y 1980. El clima que definen en base a Köeppen es de tipo Bsh'w"g. Con una isoyeta media anual de 397.3 mm. y una isoterma media anual de 20.6°C. Según lo anterior el clima corresponde a:

- B Clima seco, se presenta correlación entre la precipitación total en centímetros y la temperatura anual en grados centígrados.
- w Lluvias en verano, seco en invierno.
- h' Muy caliente. Con temperatura media anual superior a 18°C y la temperatura media del mes más frío superior a 18°C.
- g La temperatura del mes más cálido se presenta antes del solsticio de verano.

III.12. Vegetación

A partir de la relación clima-vegetación es posible hacer planteamientos como los de Rzedowski (1978), quien señala que los climas anteriormente mencionados albergan a los matorrales xerófilos, que se presentan en lugares donde la temperatura media anual varía de 12°C a 26°C, con un clima extremo, en particular en el día (promedio anual de oscilación diurna hasta de 20°C), este puede ser atenuado en ciertas localidades como las correspondientes a las tetecheras (matorral crassicaule), las cuales son en general más termófilas en comparación con otros matorrales presentes en las zonas áridas de México. También precisa que la insolación en estos lugares es regularmente intensa, la humedad atmosférica es en general baja y por lo tanto la evaporación y transpiración poseen valores altos, asimismo menciona que los vientos fuertes generalmente no son frecuentes y que la precipitación media anual es en general inferior a 700 mm. (en algunas regiones de 100 a 400 mm.) por último señala que el número de meses secos es de 7 a 12 al año y un régimen de lluvias comunmente estival.

El clima descrito contribuye a que se den comunidades de porte arbustivo, típicas de zonas áridas y semiáridas, a las cuales se les denomina matorral xerófilo. En el área de estudio se encuentra un matorral crassicaule (tetecheras, organales). En cuanto a la jerarquización de las divisiones florísticas de México, a la zona se le ubica en el Reino Neotropical, Región Xerofítica Mexicana, Provincia Florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlan (mapa 5 y cuadro 1 en Rzedowski 1978), en la parte correspondiente al sureste del Estado de Puebla y suroeste de Tehuacán en la parte alta de la cuenca del Papaloapan (Miranda 1948).

Los matorrales xerófilos se pueden presentar de hecho en todo tipo de condiciones topográficas o de sustrato geológico, aunque estos factores pueden incluir en la fisonomía y composición florística de las comunidades. Un suelo con drenaje deficiente o muy salino, alcalino yesoso es desfavorable al matorral xerófilo. El ph del suelo suele ser de 6 a 8.5, con poca materia orgánica, pero alta cantidad de nutrientes donde el calcio es el más abundante, Rzedowsky (op.cit.).

Se ha observado en general que el matorral xerófilo es la comunidad vegetal menos afectada por las actividades humanas, dada la peculiaridad del mismo que impide o limita el desarrollo agrícola, ganadero o aprovechamiento de sus plantas silvestres. Sin embargo a últimas fechas se ha fomentado el uso de plantas de estas comunidades en el ornato y jardinería comercial o doméstica, ya sea nacional o extranjera, con lo cual se ha provocado una devastación de ejemplares pequeños y de plántulas de cactáceas (con un crecimiento de 5 a 10 años), que aunado al hecho de que las

semillas y frutos de las plantas de este tipo de comunidad vegetal se enfrentan a la adversidad del medio y a que sirven de alimento de hormigas, aves y mamíferos, puede contribuir o favorecer una alteración significativa de dicha comunidad. Ya Bravo-Hollis (1978), ha indicado que la destrucción de la vegetación arbustiva de las zonas áridas, afectará en un futuro próximo a las poblaciones de estas comunidades, dado que los arbustos ofrecen condiciones microclimáticas favorables a la germinación de semillas y fructificación de plantas.

Lo anterior se puede estar provocando en el área descrita, en donde a pesar de que la densidad de la población humana es baja, y que practican tanto la agricultura de temporal (maíz-frijol), así como la ganadería en donde la cabra es el animal más utilizado por su resistencia a estas condiciones, además de su forma de alimentación tan versátil y peculiar, que induce una devastación y alteración por sobrepastoreo, se puede estar provocando profunda modificación a la comunidad como ha ocurrido en otros lugares y momentos ya clásicamente señalados.

Por otra parte, algunas plantas son utilizadas en la construcción de cercas, como combustible, como ornamento, como alimento (v.gr. "higos de teteche" o fruto de Neobuxbaumia tetezo var. tetzo), así como medicamentos, con todo lo anterior posiblemente se promueva adicionalmente la alteración de estas comunidades. Sin embargo en lo referente a la construcción se han venido sustituyendo los materiales tradicionales por los comerciales.

Los matorrales xerófilos presentan como composición florística abundante, a miembros de la familia Compositae, Leguminosae, Graminae, Cactaceae y la Chenopodiaceae (en suelos algo salinos, monocotiledóneas de familias diversas y algunas especies de Agave, Hechtia y Yucca). En la región de Zapotitlán el graminetum (estrato de gramíneas) y el herbetum (estrato herbáceo), están escasamente representados y su vida se limita principalmente al periodo de lluvias, en cambio las cactáceas tienen un amplio desarrollo en la zona.

En esta región se presenta el matorral xerófilo denominado matorral crassicaule, que es una comunidad de clima árido o semiárido, en donde se presentan de manera importante plantas conspicuas de tallo suculento (cactáceas), de tallo grande y en consecuencia muy evidentes en la comunidad o bien como dominantes aparentes.

Miranda (1948) señala que la vegetación de la parte alta de la Cuenca del Papaloapan, presenta cuatro tipos diferentes, donde menciona a la tetechera de Neobuxbaumia tetezo ("teteche") y a las agrupaciones de Cephalocereus hoppenstedtii ("órgano"), las cuales indica, son comunidades muy peculiares por presentar cactáceas columnares, poco o nada ramificadas.

Bravo-Hollis (1978) identifica también tetecheras a las comunidades de cactáceas gigantes, con un tallo principal columnar del que emergen a distintas alturas, ramas cortas y escasas como las integradas por el teteche (Neobuxbaumia tetezo) de Zapotitlán de las Salinas; y los organales, integrados por órganos o cactáceas de tallos columnares sin ramificar y muy altos, de más de 10 m. de altura, que se desarrollan en las laderas de los cerros y en suelos someros y calizos, siendo notables entre otros el de Cephalocereus hoppenstedtii en Zapotitlán de las Salinas. En estas agrupaciones de C. hoppenstedtii es posible encontrar entre otras plantas a Beaucarnea, Agave, Opuntia, Bursera y Echinocactus.

En las tetecheras el "teteche" (N. tetezo) es el dominante aparente por ser prácticamente lo único verde y llamativo que se establece sobre material sedimentario principalmente lutitas, aunque a veces también se establece sobre areniscas y calizas (Chavelas et. al. 1972 y González-Chiang 1984)

En el Km. 19 de la carretera Tehuacán (Pue.)-Huajuapán de León (Oax.) se ha reportado (González y Chiang 1984) aparte del teteche, a las siguientes especies notables por el desarrollo que alcanzan:

Beaucarnea gracilis, Cephalocereus hoppendstedtii, Cercidium plurifoliolatum, Prosopis laevigata, Acacia subangulata, Bursera arida, Agave karwinskii, Ziziphus mexicana, Ipomea affwolcottiana, Opuntia pilifera, Actinocheita potentinflora y Pseudosmondium multifolium.

En cuanto a los arbustos y sufrutices de forma frecuente se encuentran: Echinopterys eglandulosa, Gochnatia purpusii, Hibiscus elegans, Mimosa polyantha, Morkillia mexicana, Senna wislizenii, Echinocactus grandis, Acacia constricta, Pithecellobium elachistophyllum, Caesalpinia melanadonia, Heliotropium pueblense, Lippia graveolens, Rhynchosia hastata y Herissantia crispa.

Por otra parte se han enumerado (Bravo-Hollis 1960) las siguientes especies más comunes y características de la región de Zapotitlán de las Salinas y regiones cercanas a Tehuacán: xerófilas no suculentas: Bursera galeottiana, Prosopis juliflora, Mimosa calcicola, Acacia subangulata*, Pithecolobium compactum*, Carsia macdougaliana*, Caesalpinia melanodonia*, Cercidium plurifoliolatum*, Eysenhardtia polystachya, Croton pulcher, Dodonea viscosa, Fouquieria formosa, Ehretia tehuacana, Salvia lantanaefolia, Salvia candicans, Salvia incana, Leucophyllum pringlei, Tecoma stans, Steviacallodes, Montanoa pringlei, Montanoa tehuacana, Viguiera pinnatilobata, Otopappus xanthocarpus, Verbesina gracilipes y Gochnatia purpusii.

En 1972 Chavelas y col. señalaron como principales componentes del estrato arbustivo caducifolio, aparte de las anteriormente marcadas con asterisco* a Cassia wislizeni y

Acacia constricta y en cuanto a suculentas crasicaudales de hojas no arrosietadas Bravo-Hollis op. cit. menciona las siguientes especies: Pedilanthus aphyllus, Jatropha spathulata y referente a suculentas y leñosas de hojas arrosietadas a: Yucca periculosa, Nolina longifolia, Beaucarnea gracilis, Dasyliirion lucidum, Agave macroacantha, Agave verchaffeltii, Agave potaforum, Agave marmorata, Agave triangularis, y Agave stricta.

Por último Bravo-Hollis op. cit. enumera a las suculentas crasicaudales: Opuntia imbricata, Opuntia hoffmanii, Opuntia depressa, Opuntia macdougaliana, Opuntia pilifera, Cephalocereus hoppenstedtii, Cephalocereus, Chrysacanthus, Neobauxbaumia tetezo, "teteche", Pachycereus chrysomallus, Neobauxbaumia macrocephala, Pachycereus hollianus, Stenocereus stellatus, Wilcoxia viperina, Myrtillocactus geometrizans, Ferocactus robustus, Ferocactus nobilis, Echinocactus grandis, Coryphanta palida, Mammillaria carnea, Mammillaria mystax, Mammillaria conspicua, Mammillaria sphacellata y Mammillaria viperina.

Finalmente es importante señalar que la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una de las más variadas de las zonas áridas y semiáridas de México y se ha calculado que posee un 30% de endemismo. Así mismo la zona aldeaña a Tehuacán es la que mayor proporción de taxas endémicos presenta (González y Chiang 1984). El listado florístico de las plantas vasculares del valle de Tehuacán-Cuicatlán consta de 189 familias, 922 géneros y 2703 especies, correspondiendo a la familia de cactáceas 74 especies. (Dávila et. col. 1993).

También es digno de mencionar que, afortunadamente el 11 de noviembre de 1989, fue inaugurado el Jardín Botánico y Vivero de Cactáceas "Helia Bravo Hollis", en Zapotitlán de las Salinas-Puebla, durante la Reunión sobre Líneas de Investigación Ecológica en Zonas Áridas, con lo cual se aprecia un reconocimiento a la importancia florística de la zona así como su salvaguarda.

III.13. Bivalvos

III.13.a. Consideraciones generales

Los bivalvos constituyen la segunda clase más grande del phylum Mollusca, sus miembros son exclusivamente acuáticos sumamente diversos, con especies de considerable importancia económica y ecológica. Poseen a su vez una historia evolutiva sumamente extensa y exitosa. Aún cuando se encuentran ampliamente distribuidos, aparentemente prefieren hábitats de aguas poco profundas, lo cual ha permitido la investigación detallada de ellos.

Para interpretar la morfología funcional y paleoecología de los bivalvos fósiles, los paleontólogos dependen fundamentalmente de un conocimiento de los bivalvos recientes. Dado que muchos bivalvos fósiles, están estrechamente relacionados con bivalvos actuales representativos, es posible hacer comparaciones entre taxa recientes y fósiles con tal vez un mayor grado de confiabilidad que con otro grupo de organismos. Al conocer el modo en el que los bivalvos viven en respuesta a los cambios ambientales los paleontólogos pueden obtener una cantidad considerable de información valiosa, no solamente acerca de la naturaleza funcional de taxa fósiles, sino también de las condiciones ambientales de las biosferas antiguas, en las cuales estos se desarrollaban. Al mismo tiempo, las investigaciones ecológicas son de máxima importancia, porque las estructuras morfológicas específicas tienen determinadas funciones, lo cual permite hacer generalizaciones acerca de la forma y función en bivalvos fósiles.

La presencia de un esqueleto agregacional en bivalvos, en el cual la secuencia total de los estadios de crecimiento es registrada a través de la ontogenia, provee una oportunidad para analizar algunos aspectos, como los efectos del cambio ambiental en la forma y crecimiento de la concha, así como ciertos atributos ecológicos de la población. Estos rasgos de crecimiento en bivalvos se han observado en los patrones microscópicos de crecimiento, con sus respectivas implicaciones ecológicas y paleoecológicas, también macroscópicamente a partir de la datación de parámetros característicos de la concha se pueden obtener interpretaciones de diversa índole.

III.13.b. Características generales de la concha en bivalvos

La concha en los bivalvos presenta dos valvas calcáreas comprimidas lateralmente, unidas dorsalmente por medio de un ligamento elástico. Esta construcción, resulta de la agregación de material de la concha alrededor de los márgenes de ésta y presenta tanto variaciones ontogenéticas como filogenéticas.

La figura 5, que más adelante se observa, ilustra las características morfológicas y ejes de orientación de un bivalvo generalizado. Las áreas de la concha inmediatamente

alrededor de los centros de crecimiento o picos de cada valva constituye los umbones (singular umbo). Estos son en general erguidos, con una región convexa, frecuentemente presenta trazas de la concha larval o prodissoconcha, también pueden estar curvados anteriormente (prosigirados); posteriormente (opistogirados) o en una posición recta (ortogirados). Cuando los umbones están ampliamente separados, al espacio entre ellos se le denomina área cardinal, pero ésta puede estar reducida a una lúnula anterior con forma de corazón y a un escudo posterior en conchas con umbones cercanos. Estas dos regiones poseen un significado estructural y funcional.

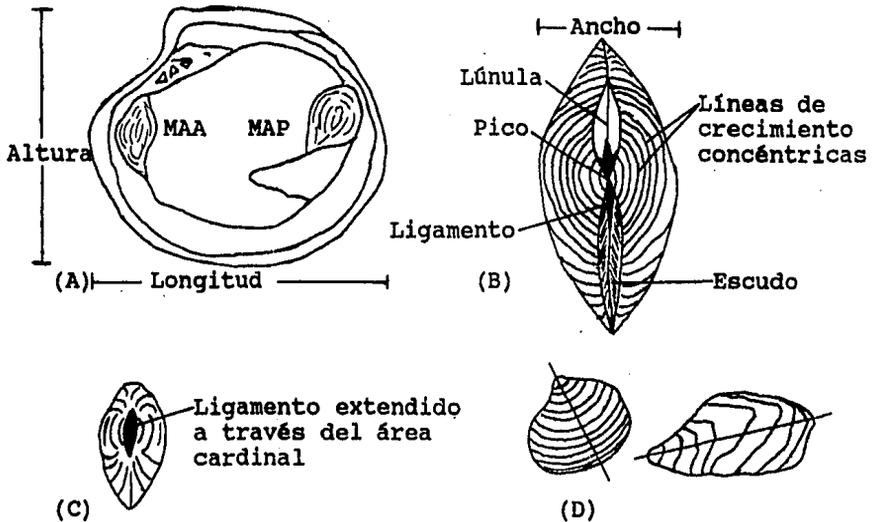


Fig. 5. Esquema generalizado de un bivalvo que ilustra la estructura y terminología de la concha. (A) Vista transversal de la valva derecha. (MAA, MAP) marcas de los músculos aductores anterior y posterior. (B) Vista dorsal de la concha (C) Vista dorsal de la concha con una área cardinal extensa. (D) Ejes de máximo crecimiento en una almeja (Izq.) y en un mejillón (Der.)

Dorsalmente las valvas están unidas por un ligamento elástico de material proteínico corneo llamado conquiolina. El ligamento es una parte integral de la concha y es secretado por un tejido del manto similar al que secreta la concha. Funciona contrayéndose como un resorte y sirve para abrir las valvas cuando los músculos aductores se relajan. El ligamento puede ser externo o interno, cuando es externo generalmente está ubicado detrás de los umbones, pero en conchas con una área cardinal amplia, está extendido a ambos lados de los umbones. Cuando las valvas están cerradas si el

ligamento es externo está extendido y si es interno se comprime al momento del cierre de las valvas, por lo que también se les llama respectivamente tensillum y resilium. El ligamento interno se inserta en una cavidad superficial o condróforos ubicados debajo o a un lado de los umbones.

Las dos valvas están unidas por medio de la bisagra-charnela, que está situada en la superficie interior de la región dorsal de las valvas, inmediatamente debajo de los umbones. Está formada por una serie de dientes, cuyo número y arreglo son características de importancia taxonómica. No obstante que la superficie de las dos valvas se entrelaza estrechamente en esta posición, siempre están separadas por un tejido, el manto. Los dientes de la charnela mantienen las valvas correctamente alineadas cuando la concha se cierra, provocando movimientos rotacionales y deslizantes de una valva hacia la otra. La charnela más común es la heterodonta con dientes cardinales y dientes laterales, anteriores o posteriores a los centrales que divergen a partir de un punto inmediatamente debajo de los umbones.

La marca de los músculos presentes en el interior de la concha, provee información valiosa acerca de los hábitos de vida de los bivalvos. La línea palial se localiza en el interior de las valvas, cerca del margen de las mismas, representa el punto de inserción de los músculos retractores del manto. Típicamente hay dos músculos aductores, uno posterior y otro anterior, lo cual lleva a la denominación de dimiarios. Cuando son de igual tamaño se les llama isomiarios y cuando el anterior muestra varios grados de reducción se le llama anisomiario o heteromiario. También se da el caso de que sólo se presente un músculo aductor posterior con varios grados de reducción y se les llama monomiarios.

Cuando una valva es la imagen especular de la otra, se trata de una concha equivalva; cuando las valvas son desiguales, se les llama inequivalvas y si las regiones de la concha anterior y posterior a los umbones son de un tamaño aproximadamente igual, la concha es equilateral; cuando estas regiones difieren apreciablemente la concha es inequilateral. La comisura es la línea de unión entre las dos valvas, pero excluyendo la región del ligamento.

Con respecto a las medidas de longitud y altura, Cox (1969) propone se hagan simplemente reflejando la máxima dimensión de la concha entre los márgenes anterior-posterior y dorsal-ventral. El ancho de la concha corresponde también a la dimensión máxima entre las dos valvas. Con respecto al eje de crecimiento se considera que el "eje de máximo crecimiento de la concha", es la dimensión máxima entre el umbo y el final del crecimiento de la concha.

A los bivalvos actuales se les ubica en tres grupos desde el punto de vista de su nutrición:

- 1) Los primitivos protobranquios alimentadores de depósito (ej. Nucula, Yoldia), los cuales probablemente representan la continuación del tronco ancestral.
- 2) Los septibranquios carnívoros (ej. Cuspidaria, Poromya), los cuales están especializados para la vida en aguas profundas pobres en nutrientes, estos son grupos pequeños en comparación con los lamelibranquios más diversos.
- 3) Los herbívoros que se alimentan principalmente de algas. En los bivalvos existen branquias altamente desarrolladas (ctenidio) con función de respiración y alimentación, de las que depende para su desarrollo.

III.13.c. Modo de vida de bivalvos

Desde el punto de vista evolutivo los dos eventos más trascendentales que favorecieron la radiación adaptativa de los bivalvos, son la retención neoténica del complejo bisal postlarval y el desarrollo de sifones acompañado de varios grados de fusión del manto. La glándula del biso (glándula modificada de mucus pedal), se origina como un órgano postlarval usado para la fijación temporal durante la metamorfosis; cuando ésta termina, la glándula del biso se pierde, pero su retención en estadios adultos de algunos bivalvos (por neotenia) es un instrumento de la colonización de hábitats epifaunales. La colonización de superficies duras por fijación, usando un sistema de filamentos bisales proteínicos, ha tenido profunda influencia en la morfología de la concha, ya que ha conducido a una considerable asimetría de la concha y a una reducción gradual (anisomiarío) o pérdida total (monomiarío) del músculo aductor anterior.

En contraste con las formas fijas por el biso, los bivalvos que habitan sedimentos blandos, son mucho más conservadores en la forma de la concha. Sin embargo ha ocurrido una considerable radiación en los hábitos de vida, principalmente a través del desarrollo de los sifones y varios grados de fusión del manto. Alrededor de tres cuartos de los bivalvos actuales son infaunales, con cierta prosperidad y abundancia (ver tabla 1)

TIPOS DE SUSTRATO	METODO DE FIJACION O LOCOMOCION	POSICION GENERAL DE VIDA		
		EPIFAUNAL	SEMIFAUNAL	INFAUNAL
Blando	Recostados	1	1	-
	Enterrados	-	(1)	166(3)
	Fijos por el biso	21(4)	3(1)	(3)
Duro	Perforadores	-	-	1(1)
	Anidando	-	-	7
	Cementados	5	-	-
	Nadadores	3(2)	-	-

Tabla 1. Distribución de géneros de bivalvos entre las mayores categorías de hábitos de vida. (Tabla tomada de Stanley, S.M. 1970).

Tal parece que cada estilo de vida impone una propia serie de características morfológicas en la concha de los bivalvos, y un aspecto que les permitió ocupar muchos nuevos hábitats, fue el desarrollo de los sifones, ya que contribuyó a que los bivalvos infaunales penetraran más profundamente en los sedimentos. Este enterramiento en el sustrato o sedimento proveyó de estabilidad física, evitando riesgos de desenterramiento y protegiéndolos considerablemente de los depredadores. También los sifones han permitido un flujo de agua mucho más ordenado a través de la cavidad del manto y si se acompaña de una fusión con el manto, resulta un sistema hidráulico más efectivo.

A partir del examen detenido de los fósiles, se pueden obtener deducciones sobre el ambiente en el que vivían los animales correspondientes. En el caso de los bivalvos se puede apreciar y deducir sus diferentes formas de vida, de acuerdo a sus características anatómicas reflejadas en las conchas, situación que se puede resumir en el siguiente cuadro:

MODO DE VIDA	CARACTERES ANATOMICOS DE LAS CONCHAS
Activa	Tienen dientes en la charnela Son: inequilaterales equivalvas isomiaris
Sedentarios (cementados)	Charnela con dientes atrofiados o ausentes Son: equilaterales inequivalvos anisomiaris o monomiaris
Sedentarios (fijos mediante el biso)	Charnela con dientes atrofiados o ausentes Son: de forma variable anisomiaris o monomiaris
Enterrados o perforando las rocas	Charnela con dientes atrofiados o ausentes Son: inequilaterales equivalvos anisomiaris o isomiaris

Cuadro I. Modo de vida y caracteres anatómicos de las conchas en bivalvos.

Ahora bien, para el caso de moluscos excavadores, la concha presenta dispositivos que permiten:

- 1) Protección contra los movimientos del agua, que puedan extraerla del sedimento.
- 2) Posibilidad de un rápido enterramiento, después de ser liberada o extraída.

Los dispositivos o características pueden ser: una posición prosogira del ápice y la existencia de la lúnula delante, debajo del umbo, pero también la forma general alargada o la parte anterior angulosa, permiten explicar la facultad de excavamiento.

En los trigónidos, por ejemplo, las costillas de la parte anterior redondeada de la concha, debe ayudar al enterramiento del animal en el sedimento. También una concha con ornamentación divaricada (con dos componentes, uno radial y otro transversal), puede estar indicando una forma cavícola en general, aunque no siempre. Lo anterior puede definirse no sólo por el análisis morfofuncional, sino por el análisis de las condiciones tafonómicas.

III.13.d. Sustrato-Tipos tróficos

Dado que existe una interrelación del modo de vida, alimentación y sustrato, entre otros factores, es necesario hacer algunas consideraciones acerca del sustrato que permitan tener una visión más completa del medio ambiente en el cual se desarrolla un organismo. A este respecto cabe señalar que los animales que viven sobre el fondo ya sea móviles o fijos constituyen el bentos. Y a los organismos que se encuentran viviendo en el espesor del fondo se les designa como endobentos o endofauna de éstos los hay cavícolas en fondos planos o litófagos perforantes en fondos duros. De los cavícolas, hay más o menos móviles que cavan galerías o madrigueras. Un ejemplo es Cardium, que se hunde en el sedimento, o Natica, que se desplaza en la arena.

Con respecto a los organismos que viven sobre el fondo (epibentos) se ha hecho una subdivisión en epibentos vágil (organismos móviles) y en epibentos fijo (organismos fijos). En el epibentos vágil hay organismos que se mueven mediante la contracción del pié, arrastrándose (frecuentemente gasterópodos); o bien bivalvos por salto como Cardium gracias a tentáculos o movimientos peristálticos, o pestañas etc. El epibentos sésil comprende organismos que pueden ser libres, reposando sobre el fondo, sin desplazarse (o poco), pero lo más frecuente son las formas fijas. Dicha fijación se verifica de diversas maneras, ya sea por un pedúnculo (ej. braquiópodos), por el biso (ej. muchos bivalvos), por raíces, garfios o ganchos (ej. crinoides) o bien por cementación o incrustación (ej. sêrpulas, ostreas, briozoarios, etc).

La descripción de los siguientes tipos tróficos es aplicable al medio marino y al bentos; los modos de alimentación en los invertebrados bentónicos marinos son diversos, siendo problemática su clasificación debido a la complejidad que presenta cada tipo. Sin embargo, algunas características morfológicas de los fósiles, permiten frecuentemente determinar su modo de alimentación de entre seis categorías tróficas que son:

a) Los Suspensívoros-organismos que extraen su alimento suspendido en el agua, sin que sea necesario mantener o dividir las partículas. En este tipo los hay "filtradores", que poseen mecanismos ciliares o cerdas, así como los que segregan mucus o poseen tentáculos adhesivos o pseudópodos. En general los suspensívoros constituyen la epifauna que ocupa en la comunidad una posición alta o baja (ciertos bivalvos). Unas formas del endobentos pueden ser suspensívoros como el caso de algunos bivalvos. Con respecto a los filtradores, Margalef (1974) dice que las especies de Cardium filtran, pero muchas veces filtran material que ellos mismos han colocado en suspensión, agitándose entre el sedimento; es decir, ocupan una posición intermedia entre filtradores y sedimentívoros-depositívoros y según este mismo

autor, la ostra plana (*Ostrea*) retiene partículas tan pequeñas que escapan a la ostra portuguesa (*Crassostrea*), de manera que esta puede vivir en agua con más material arcilloso muy fino e inútil en suspensión. Uno de los gasterópodos que en la actualidad posee un mecanismo filtrador es *Turritela*.

b) Los Depositívoros-organismos que toman los alimentos de los sedimentos, selectivamente o no, sin tener necesidad de retenerlos o de dividirlos. Los alimentos se extraen en la interfase agua-sedimento o de poca profundidad en el sedimento y más profundamente en el suelo marino. Estos organismos depositívoros pueden estar constituyendo parte de la endofauna, así como de los detritívoros. En la actualidad anélidos y bivalvos constituyen la mayor proporción de animales sedimentívoros; en las primeras fases de su vida suelen ser filtradores, después unas especies continúan filtrando, pero otras viven del sedimento. Por otro lado los bivalvos sedimentívoros tienen sifones largos, separados y móviles y no unidos como en los filtradores. En el caso de los bivalvos generalmente enterrados, que se hallan en las zonas fangosas entre los límites de la marea, alcanzan una densidad de 2000 a 4000 individuos por m².

c) Los Pacedores de hierba-organismos que raspan la superficie de las plantas más gruesas, constituyen la epifauna, dentro de la que se encuentran ciertos gasterópodos cuya actividad alimenticia con la rádula deja huellas en los vegetales.

d) Los Carnívoros-Depredadores-organismos que capturan presas utilizando varios procedimientos. En las formas de la epifauna bentónica los hay depredadores activos (ej. gasterópodos) y pasivos. Sin embargo hay depredadores que pertenecen al necto-bentos y algunos viven en el sedimento como las naticas perforantes.

e) Los Necrófagos o Carroñeros ("Recuperadores")-organismos que se alimentan de otros organismos muertos. En general forman parte de la epifauna más que de la endofauna se les ubica en; los depositívoros cuando las partículas alimenticias son pequeñas o también en los carnívoros cuando atacan a organismos vivos.

f) Los Parásitos-organismos que obtienen su alimento a costa de un huésped, al cual les sustraen materia alimenticia de sus fluidos o tejidos.

III.13.e. Crecimiento de la concha

Se hace necesario tratar en general, el crecimiento de la concha, pues se considera que el crecimiento y el tamaño tienen importantes aplicaciones tanto ecológicas como evolutivas. El crecimiento ha sido ampliamente estudiado en los moluscos, no solamente por la importancia comercial de ciertos grupos, al que pertenecen los ostiones, almejas y mejillones, sino porque su historia de crecimiento puede ser observada en la superficie externa de las valvas, en forma de anillos o líneas de crecimiento. Esta característica particular de los moluscos, los hace un grupo especialmente viable en estudios de crecimiento, en los cuales son utilizados principalmente dos métodos para representar su crecimiento. En el primero el tamaño del organismo completo puede ser relacionado a una edad y en el segundo el crecimiento de un parámetro de la concha, puede ser relacionado con otro parámetro o con el organismo completo, a partir de lo cual se puede hablar de crecimiento absoluto o crecimiento alométrico.

Crecimiento absoluto

Si se tienen medidas sucesivas de animales de edad conocida, se puede construir una curva de crecimiento, en donde se representa el incremento acumulativo en el tamaño corporal con respecto al tiempo; a este incremento se le denomina crecimiento absoluto. Por otra parte, del análisis de la curva de crecimiento, el porcentaje de incremento por unidad de tiempo provee una medida de crecimiento relativo. En los estudios de los bivalvos actuales o fósiles el parámetro más frecuentemente utilizado es la longitud, que para el caso de la paleoecología permite comparaciones directas entre los organismos actuales y los fósiles. Para este tipo de estudios se debe considerar que el crecimiento se ve influido por diversos factores, como son el taxon correspondiente, el medio ambiente, la edad, el genotipo, el abasto de nutrientes, etc. (Seed, 1980).

Existen varios métodos para determinar la proporción de crecimiento en bivalvos, los cuales contemplan como parámetros la distribución de frecuencias-tamaño modal, el uso de las líneas de crecimiento anuales cuando se llegan a presentar en la concha y la medición de marcas o secreciones individuales. Estos métodos se describen con más detalle en la parte correspondiente a técnicas y métodos de estudio en el análisis de crecimiento de bivalvos. Otros métodos implican la técnica de rayos x, principalmente usada en especies perforadoras; también existe la técnica de isótopos radiactivos y fluorescencia, y el análisis de incrementos de crecimiento en la concha interna a nivel de patrones de microcrecimiento, con el correspondiente registro de diversos cambios medioambientales de aplicación tanto ecológica como paleoecológica (Seed, 1980).

En términos generales, el hábitat, que implica ciertos recursos y condiciones medioambientales limitantes, impone un tamaño máximo, el cual no es posible rebasar por un organismo o una población, sólo a condición de la modificación favorable de ciertas condiciones. El tamaño máximo alcanzable (L_{∞}), en cualquier tipo de condiciones ecológicas, puede ser aproximadamente representado por una gráfica. Este parámetro es básico para muchas ecuaciones de crecimiento, una de las cuales es la de "von Bertalanffy", de uso generalizado para varios taxa de bivalvos (Seed, 1980). Esta ecuación es

-kt

$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-kt})$, donde t= tiempo, L_{∞} =tamaño máximo y k= constante de crecimiento. Las ecuaciones de este tipo son aplicables cuando existe un crecimiento definido ó límite, no así para organismos que presentan un crecimiento continuo o indefinido, como el que ocurre en muchos bivalvos, en donde el crecimiento no puede ser definido al final de su período máximo de vida. No obstante, las curvas de crecimiento, ajustadas a través de ecuaciones de crecimiento, son perfectamente aceptables a condición de que:

- 1) Los datos sean realmente completos, esto es, que exista al menos alguna evidencia de crecimiento asintótico
- 2) Se registre alguna incertidumbre asociada con tales estimaciones (Seed, 1980).

Para el caso del crecimiento en bivalvos, una de sus características más sorprendentes, es el grado de variación con respecto a la edad y condiciones medioambientales, así como con respecto a cada población y especie, lo cual genera por lo tanto variación del patrón de crecimiento, el cual es en términos generales de forma típicamente sigmoideal, en donde la fase inicial de crecimiento exponencial, es seguida de una declinación gradual con respecto a la edad, hasta llegar a un cese del crecimiento en los especímenes más viejos. No obstante no hay que interpretar que el cese de crecimiento, se deba exclusivamente a la senilidad, ya que se puede reactivar al mejorar las condiciones de hábitat (Seed, 1980).

De esta forma, se ha observado que hay varios factores que influyen en la proporción de crecimiento en bivalvos, dentro de los que sobresalen el suministro de alimentos, temperatura, sustrato, salinidad, luz, profundidad, turbidez, densidad poblacional (hacinamiento), latitud, exposición a ambientes de alta energía, etc. (Seed, 1980).

Sin embargo, es difícil atribuir el crecimiento exclusivamente a un factor, ya que existe una interdependencia e interinfluencia entre ellos. Así por ejemplo, se puede dar el caso de individuos de tamaño o edad similar que a pesar de crecer en condiciones aparentemente idénticas, presenten variaciones considerables en su tasa de

crecimiento, que pudiera conducir a una interpretación de la influencia parcial del genotipo.

Un aspecto de particular interés paleoecológico, es el análisis de la distribución de frecuencia-edad de muestras vivas y fósiles, el cual requiere de un entendimiento adecuado de las interacciones entre los procesos de crecimiento, renovación y mortalidad, así como de su propia evaluación (Cerrato, 1980). De esta forma el tamaño del cuerpo posee un número importante de implicaciones ecológicas y evolutivas.

Es así que, la adaptabilidad de cualquier individuo en una población, puede ser medida ampliamente en términos del grado en el cual dicho individuo presente superioridad en propagar su genotipo, por lo que aquellos individuos que propagan más su genotipo, a partir de una mayor producción de descendencia, pueden tener una mayor influencia proporcional en el cambio evolutivo (Cerrato, 1980).

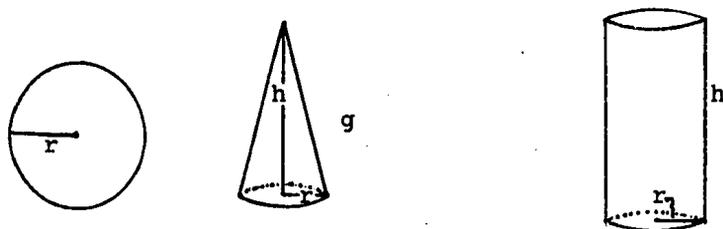
En muchos bivalvos, el tamaño corporal es proporcional a la fecundidad, lo cual tiene relación con su eficiencia reproductiva. En este caso la selección puede estar favoreciendo un rápido crecimiento temprano o prematuro y un retraso reproductivo en aquellas especies que pueden escapar a depredación en virtud de un tamaño grande. Colateralmente la velocidad-tasa de crecimiento puede influir en la competencia de especies muy relacionadas (Cerrato, 1980).

Crecimiento alométrico

Cuando un parámetro o dimensión de crecimiento, crece diferencialmente con respecto a otro, se da el proceso denominado alometría; este término fue propuesto por Huxley y Teissier (1936) e implica el estudio de las diferentes proporciones de crecimiento entre dos partes del cuerpo o entre una de ellas con respecto al organismo total, ocurre entonces que no se da una relación lineal entre los parámetros de crecimiento. Uno de los efectos más significativos del crecimiento, es el correspondiente al incremento que se da del área corporal al cuadrado con respecto de sus dimensiones lineales; esto es que el volumen se incrementa al cubo (Picones 1983)

El planteamiento anterior hace alusión al llamado "Principio de similitud", el cual indica que si un cuerpo conserva la forma, o bien que para figuras similares la superficie aumenta al cuadrado y el volumen aumenta al cubo de las dimensiones lineales. De esta forma, para una esfera de radio r , el área de su superficie es $4\pi r^2$, y su volumen es $4/3 \pi r^3$ al cubo, a partir de lo cual se deduce que la proporción entre volumen y superficie V/S , es $1/3$ de r , o bien que V/S varía en proporción directa con r . Para el caso de un cono circular recto su área lateral (AL) es igual a

$\pi r g$, y su área total es igual a $\pi r g + \pi r^2$, y su volumen es $1/3 \pi r^2$ por h , donde g = generatriz, h =altura y r = radio de la base. $\pi = 3.14159$. Para un cilindro circular recto su área lateral $A_l = 2 \pi r h$, su $A_t = 2 \pi r h + 2 \pi r^2$ y su $V = \pi r^2 h$.



Esfera Cono circular recto Cilindro circular recto

Fig.6 Representación de figuras regulares donde:
 r =radio, h =altura, g =generatriz

Las ecuaciones generales para cualquier dimensión lineal L y figuras similares son $S \propto L^2$; $S = KL^2$; $V \propto L$ al cubo; $V = K'L$ al cubo donde K y K' son los factores de proporción y $V/S \propto L$; $V/S = K/K'$, $L = KL$.

El estudio de las condiciones geométricas de la forma y el crecimiento en los organismos es relativamente reciente, pues ya Galileo Galilei en 1638, contempla las implicaciones de ello en relación a la resistencia de materiales, en función de su composición forma y tamaño, planteando como caso el cilindro, para posteriormente señalar el ejemplo de un hueso, por lo cual se atribuye a este autor el "Principio de Similitud".

En general si la similitud geométrica se mantiene a través del crecimiento, la proporción área/volumen irá declinando progresivamente. Pero dado que muchos cambios entre el medio ambiente externo y el organismo ocurren a través de la superficie corporal, la constancia relativa de la proporción área/volumen será una necesidad adaptativa y la constancia de esta proporción sólo puede ser mantenida por cambios en la forma. Es así que la forma está relacionada completamente al tamaño corporal.

La relación entre cualquier par de dimensiones de un organismo puede ser expresada por la ecuación o función $y = ax$ a la b donde la $-y-$ es una medida de una parte del cuerpo y la $-x-$ corresponde a la medida de otra parte del cuerpo total, $-a-$ y $-b-$ son constantes. El exponente $-b-$ corresponde en esta ecuación al coeficiente de crecimiento y representa la proporción relativa de crecimiento de las dos variables de crecimiento que son consideradas. La constante $-a-$ es calculada como el valor de $-y-$ cuando $-x-$ vale 1. Cuando $b=1$ el crecimiento es isométrico cuando b es diferente de 1 es

alométrico, de tal forma que si $b > 1$, la alometría es positiva y si $b < 1$, la alometría es negativa. Esta ecuación de crecimiento alométrico, dada su simplicidad y relativa facilidad de interpretación, ha sido ampliamente aplicada por los biólogos.

Aparte de la ecuación anterior, existen otras funciones más sofisticadas para describir el crecimiento alométrico, como las polinomiales, y la de forma logarítmica $\log y = \log a + b \log x$ en donde si la $-y-$ y la $-x-$ están relacionadas alométricamente, se obtiene una gráfica rectilínea en coordenadas logarítmicas o si se grafican la serie de valores transformados logarítmicamente de X ($\log x$) y de y ($\log y$), los puntos caerán sobre o cerca de una recta, si el crecimiento es alométrico; la pendiente de la recta corresponde al valor de b , y la coordenada al origen corresponde a la $-a-$.

Cuando las dos variables poseen las mismas unidades de medición, un valor de unidad para el exponente b es indicativo de una relación isométrica en la cual el crecimiento relativo de las dos variables es idéntico, de este modo se mantiene similitud geométrica con incremento del tamaño. Valores de b mayores que la unidad indican que la $-y-$ se incrementa relativamente más rápidamente que la $-x-$ dando una alometría positiva; si los valores de b son menores que 1 indican la alometría negativa. Una tabla interesante de apreciar es la detallada en la siguiente página en cuanto a las interpretaciones fisiológicas y ambientales a partir de patrones de crecimiento en moluscos, retomada de Rhoad y Pannella (1970)

EVENTOS	CARACTERISTICAS	TIEMPO Y LUGAR	REPORTADO EN TRABAJOS PREVIOS	ALGUNAS APLICACIONES PALEOECOLOGICAS
RITMOS CIRCADIANOS (UNIVERSAL)	Capas de la concha con bandas oscuras y claras	Extensión mundial diaria	Panella y Mac Clintock 1968, Davenport 1938, Barker 1964	Geocronometría Paleoecología
DESOVE (SEMI-UNIVERSAL)	Rompimiento deposicional repentino seguido de una recuperación lenta	Variable en especies y posición geográfica	Panella y Mac Clintock 1968a	Paleobiología
INVIERNO (UNIVERSAL)	Gradual decaimiento lento de la tasa de deposición hasta el mínimo, seguido por un incremento gradual de la tasa de deposición	El más obvio en latitudes medias o altas, de áreas con aguas someras	Davenport 1938, Barker 1964, Panella y MacClintock 1968a	Paleoclimatología Paleolatitudes Geocronometría Paleogeografía
VERANO (UNIVERSAL)	Incrementos diarios de grosor ó espesor al máximo frecuente con muchas bandas/subdiarias		Davenport 1938, Barker 1964 Panella y MacClintock 1968a	Paleoclimatología Paleolatitudes Geocronometría Paleogeografía
MAREAS (UNIVERSAL)	Patrones regularmente recurrentes con periodicidad de 15 a 30 días	El más desarrollado en especies de inter marea so-mera	Barker 1964 Berry y Barker 1968 Panella y MacClintock 1968b House-Farrow 1968	Geocronometría
TORMENTAS (UNIVERSAL) ACCIDENTES INDIVIDUALES (PRIVADO)	Rompimiento deposicional repentino seguido de una recuperación (o muerte)	Frecuencia muy alta de tormentas durante el tiempo equinoccial	Barker 1964 House-Farrow 1968	Paleotiempo (climatología, meteorología)

TABLA II: EVENTOS FISIOLÓGICOS Y MEDIOAMBIENTALES REGISTRADOS EN PATRONES DE CRECIMIENTO EN MOLUSCOS

III.13.f. Ecología de poblaciones

III.13.f.1. Análisis demográfico en poblaciones de bivalvos

En el ámbito de la biología, las especies poseen atributos o características que no pueden ser expresadas a un nivel individual y que sólo tienen significado estadístico. De esta forma, si se considera un carácter medible que varía continuamente, tal como largo, ancho, edad, etc, la población considerada tendrá una media o promedio y una varianza o medida estadística de la dispersión, basada en el promedio de las desviaciones al cuadrado a partir de la media. Es así que ningún individuo tendrá dichos valores, pero la población de individuos tendrá ambos, una media y una varianza. Estos parámetros, atributos de la población o características de grupo corresponden a las propiedades colectivas, las cuales se pueden dividir en dos categorías:

- 1) características demográficas asociadas con la estructura de la población y su mantenimiento (abundancia, estructura de edad, porcentaje de natalidad, porcentaje de mortalidad, porcentaje de crecimiento, formas de crecimiento, densidad, etc).
- 2) propiedades genéticas (como frecuencia de genes, variabilidad genética, propiedades reproductivas, adaptabilidad, etc).

Es interesante determinar los atributos poblacionales, porque reflejan la ecología de las especies y pueden así mismo proveer información relevante de la influencia del ambiente en determinado tiempo y espacio en las poblaciones (Cerrato 1980).

La determinación exacta de uno o más atributos en poblaciones naturales, no es tarea fácil. Sin embargo, para el caso de algunos organismos, como los que poseen un esqueleto calcáreo, existe una mayor posibilidad de obtener dichos parámetros. De esta forma es posible utilizar muestras de moluscos fósiles y a partir del análisis de parámetros de la concha, deducir atributos poblacionales. Parte del análisis de los parámetros puede ser el considerar como unidad estadística de estudio el histograma de frecuencia de clase (equivalente gráfico de la tabla de frecuencia), el cual puede permitir encontrar muchos atributos de grupo ya sea directa o indirectamente.

El histograma puede adoptar así diferentes formas, con su consecuente interpretación, siendo ya bien cóncava, diagonal, convexa, negativamente sesgada, simétrica, positivamente sesgada, bimodal o multimodal.

Las muestras de poblaciones de bivalvos, han tenido un tratamiento preferencial en cuanto a su estudio en lo

referente a sus propiedades demográficas. Se utiliza la muestra porque cada individuo de la población no presenta iguales características de desarrollo, ya que puede responder de varias formas a los diferentes factores ambientales dada su fisiología o genética. Por otro lado, cuando no es posible estimar el parámetro de edad real en bivalvos, el histograma de frecuencia de clase puede estar basado en otros parámetros de la concha, tales como longitud antero-posterior, altura de la concha, o bien grosor. En este caso el tamaño del intervalo de clase es normalmente muy pequeño y generalmente corresponde a un rango del 5% del tamaño del espécimen más grande de la población. Alguna de las informaciones que pueden aportar estos histogramas son, la dinámica de crecimiento, mortalidad, sobrevivencia, abastecimiento estacional, etc. Uno de los histogramas en bivalvos corresponde al de histograma de frecuencia de tamaño en donde el reconocimiento de la forma y picos de este puede permitir determinar información acerca de los recursos, crecimiento, y estructura de edad de las poblaciones. Se ha observado que la gráfica que relaciona tamaño con edad, da en general en bivalvos una forma sigmoidea (Hallan, 1967), a partir de este autor, Cerrato, (1980) efectuó un ajuste que es presentado más adelante.

Dentro de las técnicas de estudio demográfico está el análisis de la población a partir de la información de mortalidad, que se resume generalmente en tablas de vida y tablas de reproducción. Las primeras son una simple tabulación con columnas de cantidades estadísticas, relacionadas con la sobrevivencia, proporciones de mortalidad y la esperanza media de vida. Al parecer, los romanos fueron los pioneros en elaborar las primeras tablas actuariales y de ellos la mejor es atribuida a Ulpiano en el Siglo III a.C., que da el número de años para los que ha de hacerse provisión después de haber sobrevivido hasta una edad determinada; por otro lado, la primera tabla de vida moderna, específica de la edad, fue elaborada por Edmund Halley en 1693 (Hutchinson, G. E. 1981).

El análisis y estudio de estas tablas posibilita estimar la mortalidad proyectada para una población, en donde se resumen los índices de mortalidad de una población por edades. Significa que en las tablas de vida, la información se da en función de la edad del organismo, expresada ya sea en términos absolutos (meses, años) o en términos relativos, por medio de la comparación de una parte del ciclo de vida del organismo con la de otro.

Las cantidades estadísticas presentes en las columnas de los cuadros de esperanza de vida, son simbolizadas por letras cuya definición formal en estadística es:

- X = Edad o intervalo de edad.
- X' = Porcentaje de desviación de la edad a partir de la longitud de vida media.
- nX = Número de sobrevivientes al inicio el intervalo de edad X .
- lx = Proporción de sobrevivientes al inicio del intervalo de edad X . Con este dato se puede construir una gráfica, donde lx se pone en forma logarítmica o aritmética, en función de X , obteniéndose una curva de sobrevivencia, que es específica de la edad, ya que todos los sobrevivientes en un momento dado tienen edades similares.
- dx = Número de individuos que mueren dentro del intervalo de edad X a $X + 1$.
- qx = Índice de mortalidad durante el intervalo de edad X a $X + 1$. Esta mortalidad específica de la edad, qx , o proporción de individuos que mueren en la clase de edad de x a $x+1$, como una fracción de lx y que en la mayoría de los casos se da como la proporción de aquellos individuos que sobreviven hasta la edad x años y que morirán al año siguiente, también permite su graficación, obteniéndose curvas de mortalidad específica de la edad, donde se aprecia la mortalidad para cada edad o estadio.
- Lx = Número de individuos vivos en promedio durante el intervalo de edad X a $X + 1$.
- Tx = Número de unidades de individuos por unidades de tiempo o número de unidades de tiempo individual dejadas o permitidas en la población al principio del intervalo de edad X .
- ex = Esperanza promedio de vida para los organismos que están vivos al principio del intervalo de edad X .

El planteamiento matemático de las anteriores definiciones, sus relaciones, así como algunos despejes se expresan de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}
 X' &= 100 (X-e_0)/e_0 \\
 nx + 1 &= nx - dx & : n_3 = n_2 - d_2, n_4 = n_3 - d_3 \\
 dx &= nx - nx + 1 & : d_0 = n_0 - n_1, d_1 = n_1 - n_2 \\
 dx &= lx - lx + 1 & : d_0 = l_0 - l_1, d_1 = l_1 - l_2 \\
 {}^{\circ}qx &= dx/nx & : q_0 = d_0/n_0, q_1 = d_1/n_1 \\
 {}^*qx &= dx/lx & : q_0 = d_0/l_0, q_1 = d_1/l_1 \\
 lx &= nx/n_0 & : l_0 = n_0/n_0, l_1 = n_1/n_0, l_2 = n_2/n_0 \\
 {}^{\circ}Lx &= \frac{nx + nx}{2} & : L_0 = \frac{n_0 + n_1}{2}, L_1 = \frac{n_1 + n_2}{2} \\
 {}^*Lx &= \frac{lx + lx}{2} & : L_0 = \frac{l_0 + l_1}{2}, L_1 = \frac{l_1 + l_2}{2} \\
 {}^{\circ}Tx &= \sum_x^{\infty} Lx & : T_0 = \sum_0^{\infty} L_0 + L_1 + L_2 \dots L_x \\
 {}^{\circ}ex &= Tx/nx & : e_0 = T_0/n_0, e_1 = T_1/n_1 \\
 {}^*ex &= Tx/lx & : e_0 = T_0/l_0, e_1 = T_1/l_1
 \end{aligned}$$

- ${}^{\circ}$ Parámetro que toma en cuenta el número de sobrevivientes.
 * Parámetro que toma en cuenta la proporción de sobrevivientes.

Con el fin de obtener el cuadro estadístico sobre esperanzas de vida, es indispensable definir los intervalos de edad para agrupar los datos, si estos intervalos se abrevian, se obtiene un mayor detalle de las cifras de mortalidad del cuadro. Al definir lo anterior y algún valor, es posible calcular los demás. En la práctica, al aplicar este tipo de análisis, generalmente se normaliza a las poblaciones en cuanto a la edad (0-10) así como respecto al número de individuos, que corresponda al 100% o a 1000 individuos.

La información de mortalidad puede ser obtenida de tres fuentes, las cuales reflejan diferentes estrategias de muestreo y que son clasificadas en tres apartados según Deevey (1947):

1. Observaciones directas de la edad en la muerte (dx). Esta estrategia generalmente requiere un censo de la muestra de muertes.

2. Observaciones directas de la sobrevivencia (lx) en las muestras de vivos. Individuos de una clase específica de edad (cohorte), son identificados y seguidos en el tiempo a partir de muestras periódicas.

3. Observaciones indirectas de la edad de muertos (dx). Un censo de muestras vivas es colectado a un tiempo dado. La cantidad dx es inferida a partir de diferencias numéricas entre sucesivas clases de edad senil.

III.13.f.2. Sobrevivencia

Una de las cuestiones que han inquietado a los científicos ha sido elucidar la sobrevivencia de las poblaciones, así como sus implicaciones. El primer autor que planteo una propuesta de curvas de sobrevivencia fue Pearl (1928) quien suponía se podían esperar 3 curvas de sobrevivencia, como las mostradas en la siguiente figura.

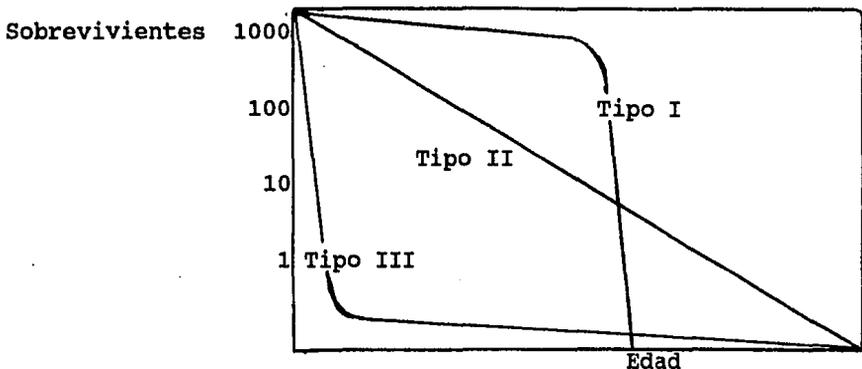


Fig. 7. Curvas hipotéticas de sobrevivencia (retomada de Deevey 1947, a partir de Pearl y Miner 1935).

Sin embargo, a partir de este autor se han ido acrecentando las revisiones y propuestas que enriquecen el tema, de esta forma las curvas de sobrevivencia las abordaron Pearl (1940), Deevey (1947), Russell (1948), Slobodkin (1962), Craig y Hallam (1963), Craig-Oertel (1966), Kurtén (1969), Krebs (1978) y Cerrato (1980). La sobrevivencia (lx) parte del análisis de mortalidad, como una cantidad estadística particular, al graficarse sus valores en una escala logarítmica como una función de la edad (x), o del porcentaje de desviación de la edad a partir de la longitud de vida media (x').

Slobodkin (1966) señala que la expectativa de vida media, se calcula para una edad cualquiera dada x , como el área debajo de la gráfica de sobrevivencia para todas las

edades subsiguientes, dividida por el valor de lx , o sea se computa el número total de años de que aún dispone el grupo en un momento particular y se divide dicha cifra por el número de animales presente en ese momento (expectativa de vida media o esperanza de vida media), $ex=Tx/nx$, o sea ex , corresponde al total de años "disponibles" por el grupo (Tx) entre el número de animales presente en un momento dado (nx), $ex=Tx/nx$.

Aquel autor planteó cuatro tipos de gráficas o curvas de sobrevivencia que se observan en la siguiente figura.

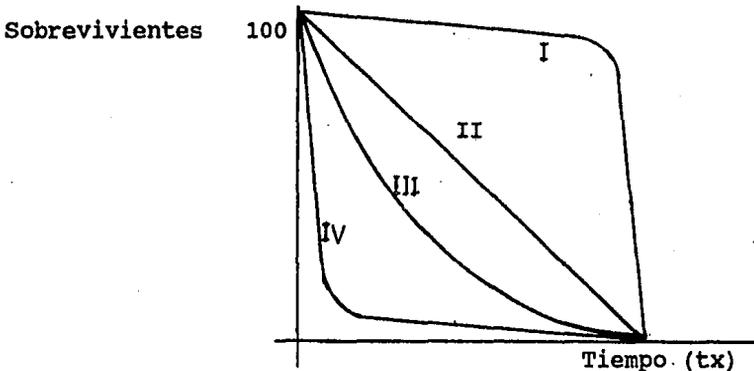


Fig. 8. Curvas de sobrevivencia (retomada de Slobodkin 1966). En el tipo I, la mortalidad se encuentra en los animales viejos. La de tipo II se caracteriza por un número constante de muertes por unidad de tiempo. La de tipo III se presenta cuando el riesgo de muerte es constante con la edad. La de tipo IV muestra la mortalidad concentrada en los estadios jóvenes.

Así una curva del tipo I ilustra expectativas de vida mediana, media y máxima al nacimiento casi iguales. En las curvas I y II la expectativa de vida media que le queda a cada individuo disminuye con la edad. La curva II representa una población en la cual una fracción constante de animales muere por unidad de tiempo, independientemente del número restante. La curva de tipo III corresponde a una población en la que una fracción constante de animales vivos muere en cada edad y la expectativa de vida media en cualquier edad permanece constante a lo largo de la vida del animal. La curva de tipo IV representa una población en la cual la mortalidad afecta principalmente a los animales jóvenes, la expectativa de vida media de cualquier individuo aumenta con la edad, en tanto que la expectativa mediana de vida es muy corta en relación con la media.

Se ha planteado por Slobodkin (1966) que en las poblaciones naturales, la curva más frecuente es

probablemente la de tipo III, y si estas curvas de supervivencia son las idealmente posibles, en realidad se da una mezcla de ellas, ya que las diferentes edades son típicamente susceptibles a diferentes causas de mortalidad. De esta forma la mayoría de los animales que poseen un estadio larval característico, seguido por una metamorfosis a la condición adulta, tienen una mortalidad extremadamente alta en los periodos jóvenes o durante la transición de un modo de vida a otro (v.gr. peces, insectos, crustáceos y celentéreos). También se puede admitir que en la práctica la última parte de la curva de supervivencia en general es la de tipo III.

En cuanto a la supervivencia, los datos se pueden obtener fácilmente en condiciones de laboratorio, pero en la naturaleza existe cierta complicación que lleva a cierta relatividad de los datos obtenidos. Asimismo se requiere una ingeniosidad para obtenerlos o inferirlos, dicha relatividad o confiabilidad se debe, entre otros aspectos, a que por ejemplo se llega a suponer que la magnitud de la población es constante, que la reproducción es anual, que la muestra poblacional es significativa, que la proporción de muertes en cada edad es constante de año a año, que no se da migración (o es equilibrada, inmigración = emigración en edad y número de individuos). De esta manera no está por demás enfatizar nuevamente el cuidado que se debe tener en la interpretación, aplicación, uso y trascendencia de un modelo en biología. En el campo de ésta última, suele ocurrir que al ocupar una muestra de individuos en donde aproximadamente no han nacido todos en el mismo momento, y con registros de fechas de muertes que se extienden a lo largo de muchos años, lleve a obtener una tabla de vida o curva de sobrevivencia compuesta, aunque se haya podido obtener por procedimientos específicos de la edad o del tiempo.

Sin embargo, no obstante lo anteriormente mencionado, se considera que la curva de sobrevivencia de cada especie es más o menos constante, y su alteración se atribuye a factores ambientales o genéticos. Donde las causas de muerte son para cada especie muy diversas, así como desiguales para cada edad, esto es que para cada edad existirán determinadas causas, factores, o circunstancias de su muerte.

En general la estimación de edades o de la edad máxima a la que llegan los animales en la naturaleza se obtiene de datos indirectos, esta edad máxima alcanzable por un individuo es un hecho muy raro y de importancia cualitativa muy pequeña, dado que la mayoría de los animales muere en su primera, si no es que en su extrema juventud.

Otro punto importante de señalar es que la determinación del número real de animales que existe en una población natural cualquiera, es un proceso difícil, que por lo común implica ciertos supuestos que pueden ser o no verificables,

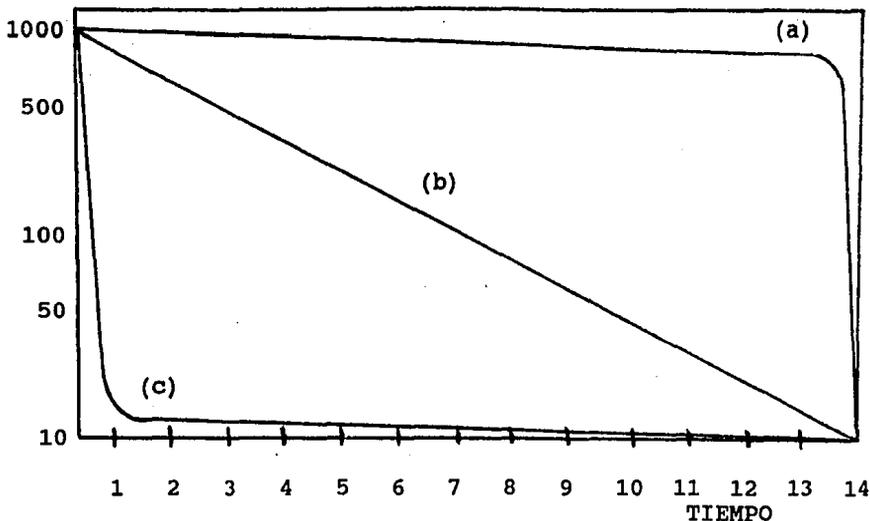
en muchos casos cabe obtener estimaciones burdas, y ocasionalmente es posible realizar estimaciones muy buenas o exactas.

En el campo de la paleontología, cada fósil puede representar un animal muerto, de tal forma que la proporción de ejemplares de cualquier estadio o edad, representa la tasa de mortalidad de ese estadio o edad, y a partir de ello, se puede encontrar la proporción de una muestra de una población original que muere en ese estadio. Al restar esta proporción de la que existía al principio del estadio o edad, se puede saber cuántos corresponden al estadio siguiente, y así sucesivamente hasta contemplar toda la población. Entonces a partir de lo anterior, es posible obtener una tabla específica de la edad, la cual es una tabla muy compuesta, como la obtenida por Spjeldnaes, N. (1951).

Otra posibilidad de la paleontología es que se suponga que los fósiles representen exubias, proporcionando una medida del número de animales vivos que hay en cada estadio, con lo cual se puede tomar la proporción de individuos en cada categoría de muda y así construir una tabla específica de tiempo.

Hutchinson (1981) muestra tres tipos de curvas de sobrevivencia teóricas, tanto en papel semilogarítmico como en escala aritmética, indicando que la primera posibilidad simple, es que en una población, la duración máxima de vida sea similar para todos los individuos, en donde la población muestra una adaptación al ambiente y por lo tanto se obtiene una curva paralela a la abscisa y después baja repentinamente a cero, el caso extremo de esta curva es una curva rectangular sesgada negativamente (en la figura corresponde a la a y d), pero que realmente no se presenta en la práctica. La segunda posibilidad, corresponde a aquella en donde existe una dependencia de los individuos con su ambiente, de tal manera que la tasa de mortalidad es influida por el ambiente, y en consecuencia en toda la vida existe una probabilidad constante de muerte, lo que genera una disminución exponencial de lx y arrojando una gráfica de sobrevivencia en línea recta, que desciende diagonalmente con una pendiente determinada por la tasa de mortalidad. Al representar lx en escala logarítmica y el tiempo en escala aritmética (en la fig.8 corresponde a la b), a esta gráfica se le denomina diagonal. La tercera posibilidad implica una mortalidad alta en los primeros estadios, sobretodo en juveniles, para posteriormente reducirse y a esta se le denomina rectangular sesgada negativamente (en la fig.9 corresponden a la c y f)

log. lx.



lx

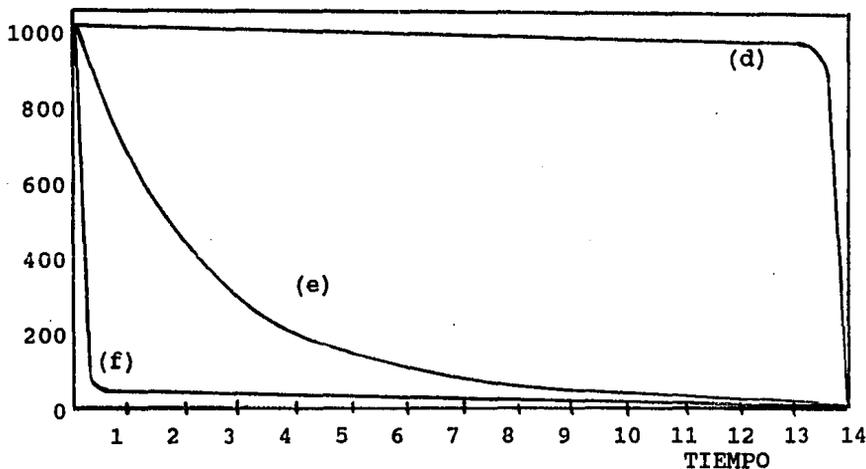


Fig. 9. Arriba, tres curvas de sobrevivencia teóricas en escala semilogarítmica:

(a) rectangular cóncava, (b) diagonal, con una tasa de mortalidad constante y (c) rectangular convexa con una mortalidad juvenil enorme. Abajo (d, e, f), las mismas curvas en escala aritmética. (retomadas de Hutchinson 1981).

La más simple de estas curvas viene dada por la

ecuación: $Nt = N_0 t^{-m}$, que da una línea recta si se traza a escala logarítmica doble. Posiblemente, la situación más simple, es aquella en donde la mortalidad específica es inversamente proporcional al tiempo, lo que da:

$\ln Nt = \ln N_0 - m \ln t$ (aquí la mortalidad específica es igual a $-m/t$ y se puede considerar como equivalente a q_x si las unidades de tiempo son cortas en comparación con la duración máxima de la vida). La mayoría de curvas reales son intermedias entre los tres tipos apreciados en las gráficas anteriores. Kurtén (1953) a las que se encuentran por encima de la diagonal las llama convexas y a las que se encuentran por debajo de la diagonal las llama cóncavas.

En la actualidad siguen reconociéndose los tres tipos básicos de curva de sobrevivencia, sin embargo se plantean la Ia y la 2a como complementarias a las básicas, según se muestra en la siguiente figura.

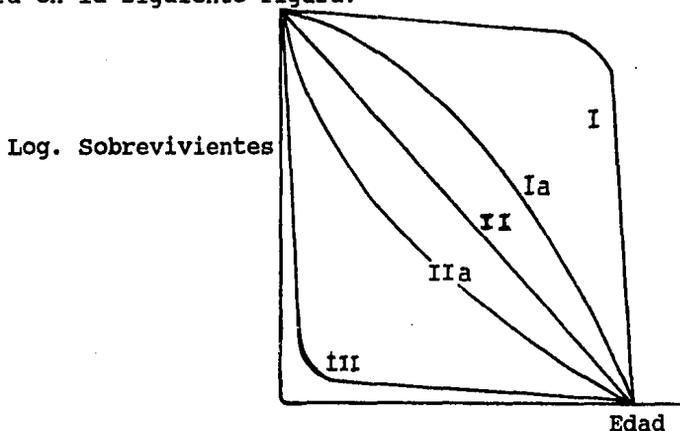


Fig. 10. Tipos de curvas teóricas de sobrevivencia (a partir de Deevey 1947, elaborada por Cerrato 1980). I. Baja mortalidad en edades tempranas de la vida, pero mortalidad alta en edades seniles, II. Mortalidad constante a través de la vida. III. Alta mortalidad en edades tempranas de la vida. Ia, IIIa. Versiones menos extremosas de I y III.

Al observar las curvas es notorio que para la de tipo I las expectativas de vida mediana, media y máxima son casi iguales, pero al llegar al tiempo o edad máxima alcanzable, la expectativa de vida tiende a ser extremadamente baja. En la curva Ia se denota cierta constancia u homogeneidad, sin embargo, es ligeramente mayor la expectativa de vida en los primeros estadíos, para posteriormente disminuir. Para el caso de la II, se presenta una constante directa de muertos por unidad de tiempo, esto es una expectativa de vida

constante que se mantiene todo el tiempo. La población que presenta una curva de tipo IIIa evidencia mayor mortalidad en estadios tempranos, pasando a ser menor en estadios adultos.

Por último la de tipo III muestra una población que presenta una alta mortalidad en los primeros estadios y posteriormente se reduce, indicando mayor sobrevivencia después de estos estadios.

De los autores mencionados Kurtén (1964) sugiere que los patrones de sobrevivencia de la figura anterior con tipos I, Ia, II, IIa y III, corresponden a una aproximación de las reales al considerar una parte de toda la vida alcanzada de un organismo, ya que según él cuando se considera un registro completo de una población de especies, que incluya los estadios larval, juvenil y adulto, la forma de la curva de sobrevivencia es asigmoidea, como la mostrada en la fig. 11.

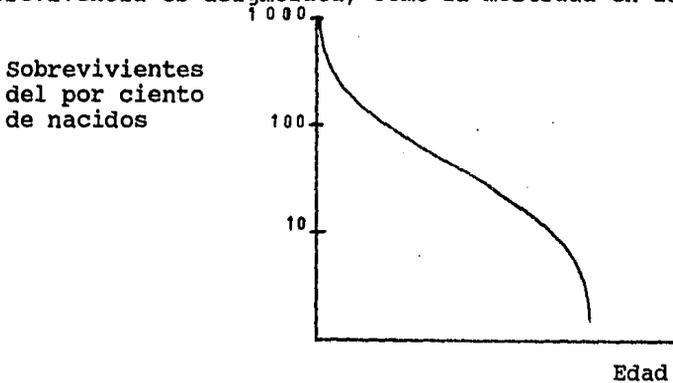


Fig. 11. Forma de curva de sobrevivencia hipotética representativa de una población en la cual se tiene un registro completo, que incluye los estadios larval, juvenil y adulto (sugerida por Kurtén 1964 y retomada por Cerrato 1980)

Tal parece que la propuesta de Kurtén es válida, ya que por ejemplo, estudios de Hallam (1967) así como de Craig y Hallam (1963) en bivalvos, ha generado esta forma asigmoidea, cuando se contemplan todos los estadios y parten de los datos de la edad, edad máxima alcanzable, expectativa de vida media y número de individuos nacidos vivos al instante T_x , como l_x así como los diversos parámetros del cuadro de sobrevivencia [principalmente edad (t_x) y l_x o L_x que permita su graficación e interpretación].

III.13.f.3. Modelo universal de crecimiento en bivalvos.

La influencia paleoecológica de los patrones de crecimiento en bivalvos fósiles, puede ser estudiada por medio de curvas de sobrevivencia así como de las tablas de vida. Para tales estudios la estructura de edad de la

población fósil puede ser establecida, a pesar de que sea difícil hacer la medición directamente en los bivalvos fósiles. Una de las formas indirectas para determinar la edad de ellos corresponde a la aplicación del modelo de Levinton y Bambach (1970) el cual relaciona edad y tamaño. Estos autores proponen que a falta de datos de edad absoluta, se aplique la asignación de una escala de edad relativa aproximada para los individuos de una población, técnica que es de aplicación específicamente para bivalvos. Estos autores han observado que un modelo de crecimiento relativo puede ser dado en términos de una relación logarítmica de la edad y el tamaño. Este modelo universal de crecimiento en bivalvos de posibles aplicaciones paleoecológicas, es expresado por la ecuación:

$$D = s \ln (T+1) \dots \dots \dots (1)$$

Y de esta ecuación se desprenden:

$$D/s$$

$$T = e^{-1} \dots \dots \dots (2)$$

$$s = D/\ln (T+1) \dots \dots \dots (3)$$

Donde el significado de los símbolos es:

D = longitud que puede ser normalizada (0-1)

T = edad que puede ser normalizada (0-1); edad relativa

s = constante

ln = logaritmo natural

e = antilogaritmo

Los autores anteriormente mencionados probaron este modelo en cinco especies de bivalvos, sin reportar un valor de la s, en dos de estas especies (Yoldia limatula y Mulinia lateralis), la información de mortalidad fue derivada a partir de histogramas de frecuencia del tamaño en muestras de muertos y la edad relativa fue determinada mediante el método anteriormente señalado, ellos encontraron que existe una alta mortalidad de juveniles de Mulinia y consideraron que fue debido a una susceptibilidad de los juveniles con alimentación filtradora, a altos niveles de sedimento suspendido.

Existen trabajos colaterales al modelo ya que se da una interrelación con aspectos tales como: la sobrevivencia, la mortalidad, la determinación de la edad y el crecimiento ontogenético. Uno de ellos corresponde al de Craig y Hallam (1963) que usan también muestras de muertos para estimar mortalidad. Otro reporte colateral es el de Cerrato (1980), que analizando las curvas de sobrevivencia utilizadas por Levinton y Bambach (1970) así como las de Craig y Hallam (1963) para estimar la edad, considera que son incorrectas, ya que no existe la seguridad de que la relación tamaño-edad sea correcta para ninguna población específica de los ejemplares analizados, pues las variaciones en tamaño entre animales de la misma edad no fueron consideradas en ambos artículos. La crítica de Cerrato señala adicionalmente que los datos crudos del tamaño son transformados de tal manera, que hizo falta la reinterpretación del método de

sobrevivencia. A su parecer los métodos usados por dichos autores producen sólo una analogía de sobrevivencias "verdaderas", pero que ésta, puede ser de uso potencial y que la alternativa aunque no fácil podría ser desarrollar un modelo estocástico del crecimiento de la concha.

Por otro lado se sabe que con respecto a la mortalidad para muchas especies de animales y para moluscos en particular, depende más del tamaño que de la edad (Emlen 1973), por lo que según Cerrato, para propósitos de comparación es más apropiado construir curvas de sobrevivencia del "tamaño" directamente a partir de datos crudos.

Un ejemplo hipotético de la aplicación del modelo la plantea este último autor, donde considera que si la edad relativa de la edad del animal más grande (54.3mm.), corresponde a 10 años, el valor de la constante (s) según la ecuación número 3 anteriormente mencionada será:

$s = D/\ln(T+1) = 54.3/\ln(10+1) = 54.3/2.398 = 22.64$ y la edad para un ejemplar que midiera 40 mm. sería de:

$$D/s = 40/22.64$$

Para $D = 40$ mm; $TD = e^{-1} = e^{-1} = 4.85$ años.

En relación al crecimiento han sido observadas varias curvas en bivalvos. Las de Hallam (1967) pueden ser explicadas adecuadamente por el modelo de crecimiento propuesto por Levinton y Bambach (1970).

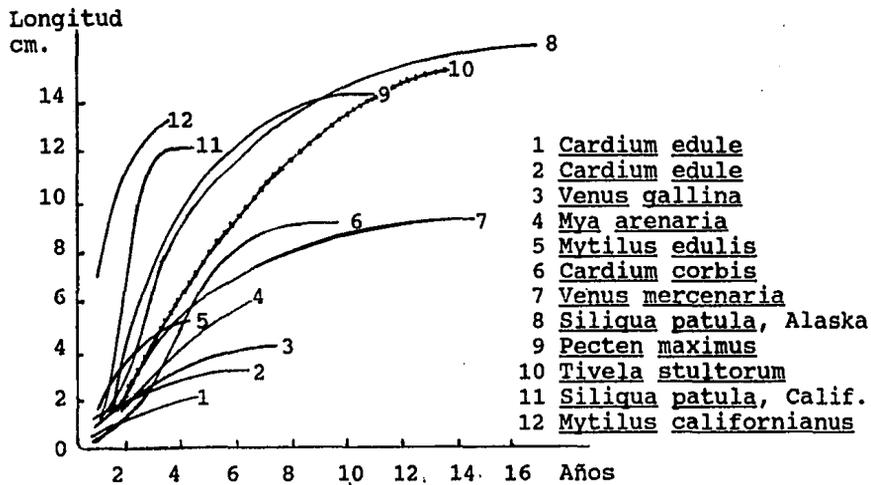


Fig. 12. Gráficas de curvas de crecimiento para 11 especies de bivalvos. (planteada por Cerrato 1980 a partir de Hallam 1967, el cual cita fuentes originales).

De la gráfica anterior Cerrato (1980) efectuó un ajuste para cinco curvas seleccionadas, establecidas por Hallam (1967) resultando la siguiente gráfica.

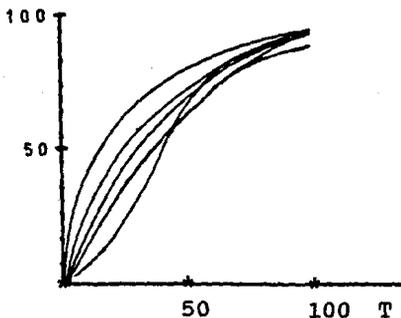


Fig. 13. Ajuste de curvas de crecimiento planteado por Cerrato (1980) a partir de Hallam (1967).

En este ajuste del modelo de crecimiento $D = s \ln(T+1)$; D = tamaño, T = edad relativa y s = constante; donde D y T en la figura se expresa en porcentajes.

Entonces según Cerrato las transformaciones usadas por Craig y Hallam (1963), así como por Levinton y Bambach (1970) parecen ser aplicadas consistentemente, pero son innecesarias para cualquiera de los dos casos ya sea transformados o no transformados. Las conclusiones logradas pueden ser interpretadas única y seguramente en términos del tamaño de sobrevivencia, no obstante proveen información útil acerca de la mortalidad.

Más recientemente Gierlowski y Kordesch (1981) han probado la aceptabilidad del modelo de crecimiento en bivalvos, usaron datos del crecimiento de 36 especies de bivalvos dulceacuicolas y marinos recientes para 52 ambientes. Llegaron a la conclusión de que el modelo realmente se constituye en el más apropiado para aquellos datos. Encontraron que el valor de s es de 1.44 cuando la curva está forzada a través del origen y la máxima ordenada y abscisa normalizadas, pero eligieron no forzar la curva en los últimos puntos. El valor medio reportado de s en este estudio para la muestras de 72 colecciones fue de 1.61, con una pequeña desviación estandard de los datos de solamente 0.03, que podría ser considerada como una constante para muchos propósitos. Reportaron un rango de los valores calculados de s entre 1.34 y 2.05, ellos concluyen que aún así existen posibles errores sustanciales de la estimación relativa de la edad para algunas especies, pero que, afortunadamente, la longitud máxima no normalizada de bivalvos mayores de edad o tamaño, está significativamente correlacionada con s ($r = .62$, $p < .001$, $n = 43$). De esta manera es posible comparar especies marinas pequeñas con grandes para una elección apropiada de s , sin embargo no es posible que se den tales relaciones significativas para bivalvos dulceacuicolas ($r = .13$, $n = 29$).

La aplicación técnica del modelo es simple, ya que si se estima convencionalmente la edad relativa (v.gr. 10 años= T.máx.), para un tamaño particular máximo Dmáx., la constante de proporcionalidad (s) que relaciona a ambos parámetros puede ser determinada, permitiendo estimar la edad relativa de cualquier otro individuo a partir del inverso de la ecuación básica, esto es, que si $D = s \ln(T+1)$, su

D/s

inverso corresponde a $T = e^{-1}$ y $s = D/\ln(T+1)$.

Algunos datos ilustrativos respecto a la edad y tamaño alcanzados por algunos moluscos actuales, aportados por Grassé (1975) son los siguientes:

Bivalvos; Ostra perlífera (margaritifera sp.) 50-60 años, tlacobo Tridacna deresa 180 cm., la "piña de mar" Pinna nobilis 70 cm. Gasterópodos; tróquido Monodonta lineata 20 años, bigaro común Littorina littorea 20 años, bigaro Littorina saxatilis 15 años, caracolillo Gibbula umbilicalis 6-9 años, estrombo Strombus 40 cm.

En el mismo sentido Sevilla (1993), indica para ostras actuales de México, longitudes totales de 16 especies que oscilan de 25 a 200 mm., así por ejemplo en Crassostrea virginica se presenta un crecimiento de 2 a 5 cms. o de 5 a 6 cms. al año y excepcionalmente de 10 cms. al año, por lo que en 2-3 años alcanza tallas de 8 a 15 cms.; la especie Crassostrea corteziensis crece de 6 a 8 cms. en el 1er. año, de 12 a 13 cms. en el 2o. y 15 cms. en el tercero; en cambio en Striostrea iridescens a los 3 años alcanza tallas de 10 a 12 cms. y a los 4 de 13 a 15 cms. Para el caso de Ostrea lurida entre los 5 y 6 años llega a medir de 6 a 8 cms.; por último en Crassostrea gigas se reporta una tasa de crecimiento en el 1er. año de 1 cm. por mes.

Todos los aspectos acerca de la ecología de poblaciones abordados en este punto, lleva a considerar su aplicabilidad en muestras de bivalvos actuales o fósiles de tal manera que permitan dilucidar atributos poblacionales y ecológicos, con los consecuentes riesgos que ello implica, dado que, se puede estar suponiendo incorrectamente que la magnitud de la población fue constante en cierto período de tiempo, que la reproducción anual fue constante (índice de reproducción constante), que la proporción de muertes fue constante para la muestra, que la migración no existía o estaba balanceada, que las muestras son representativas de un período de tiempo. Como por ejemplo en este trabajo la aplicación del modelo en Astarte subcostata, Corbula (Pulsidis) y Ostréidos en donde de las muestras fósiles, cada ejemplar nos representa una ontogenia truncada (organismo muerto a una edad ontogénica), y también para los términos del análisis la edad máxima alcanzable considerada para los bivalvos fue de 10 años.

Hacer estas suposiciones implica entonces necesariamente riesgos o posibilidades de error, no obstante induce a corregir, eliminar, mejorar e ingeniar métodos y aplicaciones

menos riesgosas, más objetivas y de más trascendencia en paleontología.

III.f.13.4. Ciclo de vida en moluscos

Si a una población o grupo se le hace un seguimiento de sobrevivencia, presuponiendo que los individuos nacieron durante el mismo intervalo de tiempo (a este tipo de grupo se le ha denominado cohorte) así como de que por ejemplo para los casos de los moluscos Cassostrea virginica que produce de 50 a 100 millones de huevos anualmente o por cada período reproductivo, el de Tivela stultorum que produce 750 000 huevos y el de Australorbis glabratus que produce 10 000 huevos, se podría intentar derivar una tabla diagramática de vida o ciclo de vida idealizado para moluscos. Atendiendo a estas consideraciones se plantean los siguientes esquemas hipotéticos, que ilustran el ciclo de vida en moluscos, en donde se contemplan sus principales estadios, procesos ontogénicos y porcentaje-número de individuos para cada estadio, lo cual puede llevar a posibles aplicaciones e interpretaciones en paleontología, sobretodo en cuanto a las probabilidades de fosilización en función de número y proporción de individuos en cada estadio.

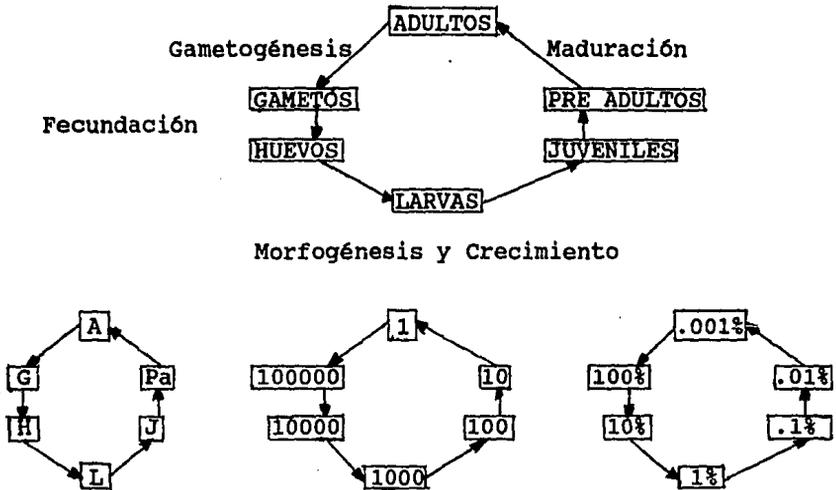


Fig. 14. Esquemas hipotéticos del ciclo de vida generalizado en moluscos, en donde se hace una consideración proporcional y numérica de un estadio a otro en cuanto al número o porcentaje de individuos que se generan y/o alcanzan el siguiente estadio.

III.14. Repercusiones del tamaño en los organismos.

Se considera que existen varias implicaciones del tamaño en la vida de los organismos, una de ellas es la señalada por Bonner (1965) el cual indica que en general, a mayor tamaño (L) corresponde un mayor tiempo generacional (T_c) o duración de vida, aunque esta relación no es en absoluto tan simple como podría parecer, pero para algunos moluscos que viven durante varios años, se puede determinar su edad a partir de la estructura de la concha o del tamaño.

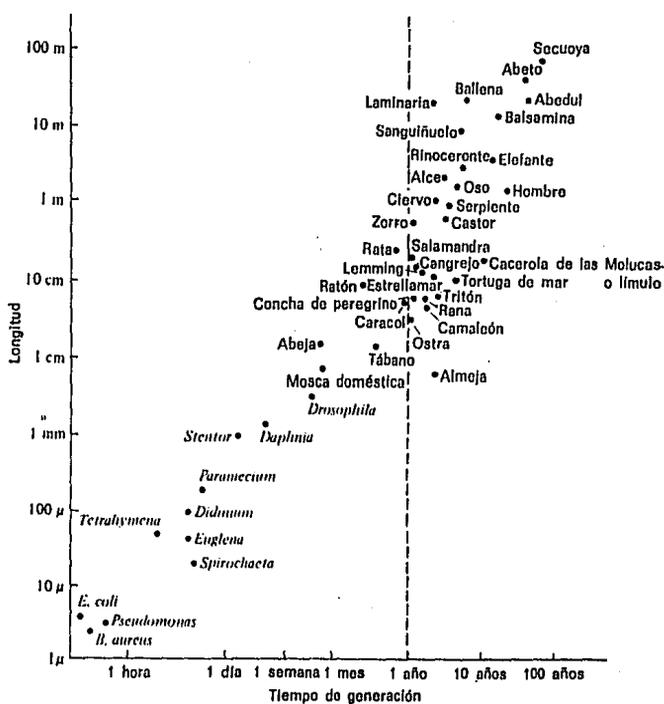


Fig. 15. Correlación positiva entre el tamaño y el tiempo generacional, en la escala bilogarítmica (tomada de Bonner 1965 por Pianka 1982).

También se ha planteado que la duración de vida depende no solo del tamaño, sino también de la temperatura o de aspectos fisiológicos. De esta forma se ha observado que en casos extremos, los animales adaptados a hábitats muy fríos, presentan un metabolismo lento asociado a un suministro limitado de alimentos y pueden ser extraordinariamente longevos. Así por ejemplo ejemplares del bivalvo Tindaria callistiformis, localizada en el Atlántico norte con un diámetro de 8.3 a 8.6 mm., muestran una estriación que evidencian un registro anual, y lleva a reconocer una edad de 100 años, con una posible madurez sexual a los 50 años aproximadamente (Turekian, et.col. 1975). Tal parece que generalmente en todos los animales poiquiloterms, los llamados animales de sangre fría, presentan una esperanza de vida que tiende a ser mayor a temperaturas bajas y menor a temperaturas altas, dentro del rango de temperaturas que permite la sobrevivencia de la especie en estudio (Hutchinson 1981).

Con respecto al tamaño (peso y metabolismo), se ha indicado en el caso de vertebrados, que a menor tamaño corresponde un mayor índice metabólico (Schmidt-Nielsen, 1965) y si esta correlación se hace para organismos de otros grupos taxonómicos, incluyendo plantas, ocurre que se presenta una correlación negativa, de tal forma que se considera una regla biológica de validez general. Esta correlación se observa claramente cuando los datos se inscriben en una gráfica en las que abscisas y ordenadas están en escala logarítmica, resultando una línea recta descendente o sea una relación entre ambas variables inversamente proporcional.

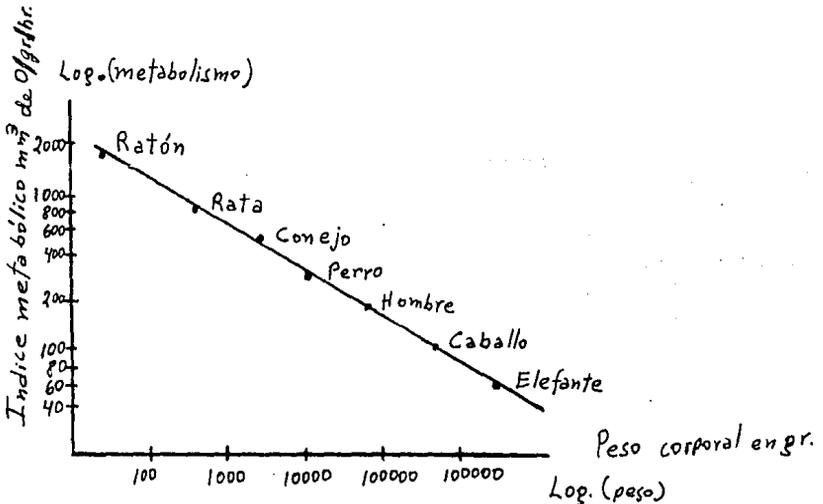


Fig. 16. Correlación de peso corporal (tamaño) y metabolismo. (tomada de Schmidt-Nielsen 1965).

Otros aspectos en relación al tamaño, corresponde a los planteados por Fenchel (1974), el cual indica que existe una correlación negativa entre el peso (tamaño) y la tasa intrínseca de incremento (r), así como con el índice metabólico en varios animales.

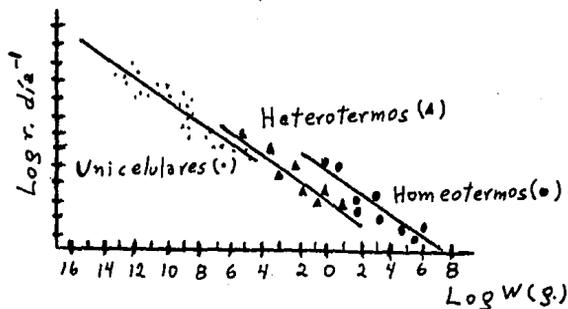


Fig. 17. Gráfica de la correlación negativa entre el peso (g.) - tamaño y la tasa intrínseca de incremento (r) en varios animales. (retomada de Fenchel 1974, Christiansen, F.B.Fenchel, 1977).

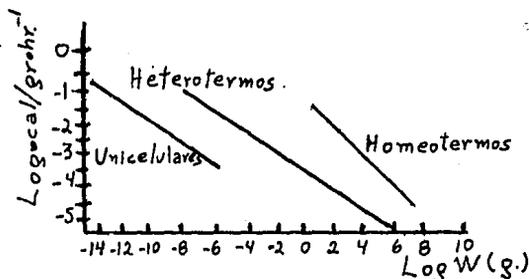


Fig. 18. Gráfica que ilustra la correlación negativa entre el peso (g.) (= tamaño) y la tasa metabólica en varios grupos de animales. (retomada de Fenchel 1974, Christiansen, F.B.Fenchel, 1977).)

Todas estas implicaciones ilustradas gráficamente se pueden resumir como $r \propto 1/T_c \propto 1/L \propto$ la tasa metabólica por unidad de tiempo, en donde r también depende del rango de reproducción neta R_0 y del tiempo generacional T_c .

Es de interés remarcar con respecto al trabajo aquí desarrollado, que en la gráfica de Bonner para el caso de un caracol con una longitud de 5 cm. y una ostra con una longitud de 4 cm., se presenta un tiempo generacional (T_c) de

un año, y para el caso de la almeja con una longitud de 8 cm. se presenta un tiempo generacional (T_c) de 3 a 4 años. No obstante habría que considerar que estos datos corresponden a ciertos rangos de validez, pues existe una variación al respecto, dado que longitud y tiempo generacional dependen de: la especie, las condiciones ambientales, etc. De esta forma se pueden encontrar datos de estos parámetros como por ejemplo los señalados por Grassé (1975) y que son mencionados anteriormente, donde la ostra perlífera Margaritifera sp., que puede alcanzar la edad de 50-60 años o para el tróquido Monodonta lineata 20 años, para el bigaro común Littorina littorea 20 años, para el bigaro Littorina saxatilis reporta una edad de 15 años y para el caracolillo Gibbula umbilicalis señala una edad de 6-9 años. Con respecto al tamaño indica para el gasterópodo estrómbido Strombus un tamaño de 40 cm y dentro de bivalvos para el tlacobo Tridacna deresa, 180 cm. y para la pifa de mar Pinna nobilis 70 cm.

Finalmente, es interesante recordar que existen efectos del tamaño sobre la forma, así como en la estructura de los organismos, este aspecto fue contemplado por Galileo Galilei en su célebre libro aparecido en 1638 y también este efecto de tamaño en la forma fue planteado por Huxley-Teissier (1976), al cual lo denominaron como alometría o crecimiento alométrico y que fue tratado con más detalle en otro párrafo del presente trabajo.

III.15. Gasterópodos.

III.15.a. Consideraciones generales.

Los moluscos de la clase gasterópoda o gasterópodos, deben su nombre, por la razón, de que el pie se localiza en la región ventral, además ellos poseen en general una sola concha de forma espiralada.

La mayoría son de hábitat marino y terrestre, siendo pocos dulceacuicolas. Los marinos son bentónicos y móviles, se desplazan mediante el pie bien desarrollado en la posición ventral.

Su cuerpo está constituido de 3 partes principales:

1. La cabeza, que consta de boca y un centro nervioso.
2. El pie muscular, en donde puede presentarse un opérculo que cierra la abertura.
3. La concha, la cual es única o de una sola pieza por lo que a este grupo también se le llama univalvos.

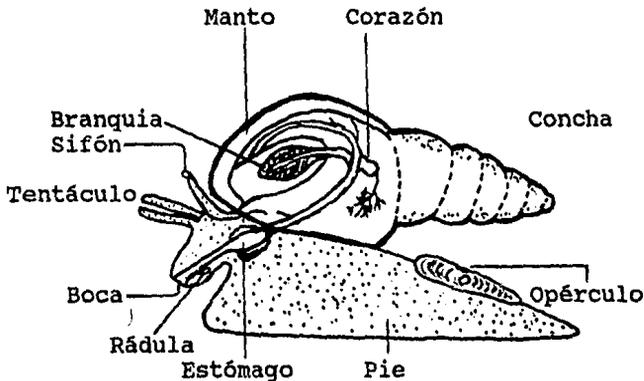


Fig. 19. Esquema general del cuerpo de un molusco, (retomado de Saunders 1991).

También es posible apreciar en el cuerpo de un molusco las partes que se señalan en la siguiente figura.

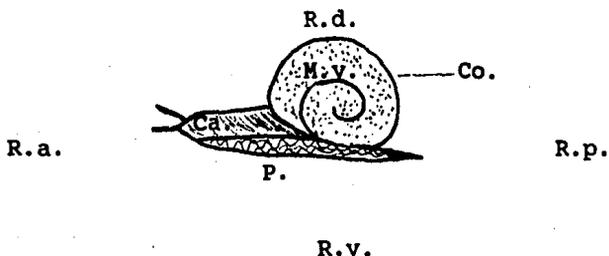


Fig. 20. Esquema de las principales partes de un gasterópodo reelaborado a partir de Monton (1980), en donde se aprecia: R.d. Región dorsal, R.v. Región ventral, R.a. Región anterior, R.p. Región posterior, M.v. Masa visceral, Co. Concha, Ca. Cabeza, P. Pie.

La larva de los gasterópodos tiene simetría bilateral que al desarrollarse se pierde debido a que se da una torsión del cuerpo de 180° , lo cual es una característica exclusiva de este grupo. La larva trocófora es parecida a la de anélidos y cuando es más complicada, provista de velos es llamada véliger.

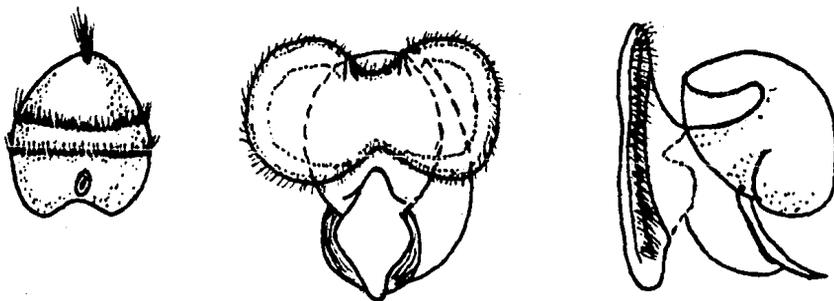


Fig. 21. Esquema general de la morfología de larvas en moluscos, reelaboradas a partir de Monton (1980), Jablonski y Lutz (1980) y Sabelli (1982).

III.15.b. Características de la concha en gasterópodos.

La concha en gasterópodos es de forma coniespiral, aunque existen formas del paleozoico que tienen enrollamiento planiespiral.

La concha está arrollada en espiral en torno a un eje o columela, las espiras o vueltas comienzan con el ápice o punto más elevado y viejo de la concha, su abertura está en el extremo opuesto y en la superficie se pueden llegar a evidenciar anillos o líneas de crecimiento.

Así mismo se sabe que está constituida de aragonita (carbonato cálcico cristalizado) y en un corte transversal es posible observar:

A) Una cubierta o Perióstraco, normalmente pardo, blando y flexible, constituido de una sustancia orgánica, córnea, de naturaleza proteica, llamado conquiolina.

B) La capa prismática, lisa y de color ya sea de textura rugosa y/o nudosa, es de aragonita o calcita.

C) La capa perlífera que es a veces nacarada y contigua a esta capa se encuentra el manto.

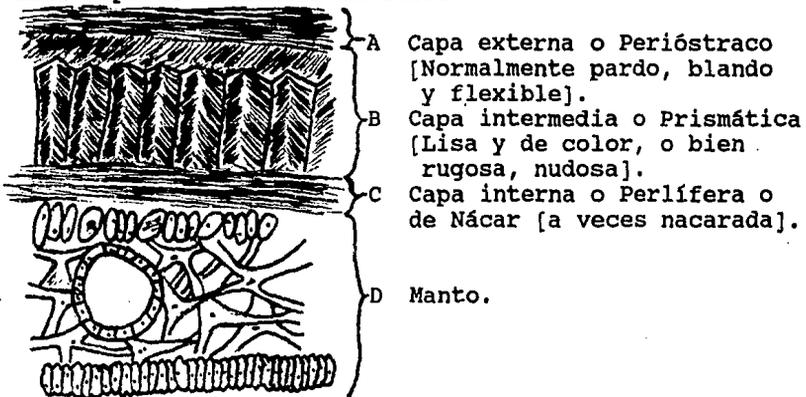


Fig. 22. Capas de la concha. (elaborado a partir de Saunders 1991 y Monton 1980).

El crecimiento de la concha, se inicia en el ápice formándose la protoconcha, que sumada con las vueltas o giros embrionarios (de 2 a 4), constituyen el núcleo. Las siguientes vueltas varían en número, forma y tamaño, las cuales constituyen la espira, excepto la última vuelta que es en donde se encuentra la "parte viva" y que es importante para la clasificación, ya que es específica en cuanto a la forma y ornamentación.

Entre cada vuelta se presenta una línea o sutura, la superficie de las vueltas puede ser lisa u ornamentada con costillas, espinas, nódulos, estrias o tubérculos.

También en un corte longitudinal de la concha, es posible observar en la parte media una estructura axial o columela, la cual se forma por la unión de las paredes

internas de las vueltas, que para el caso de nerinéidos su apreciación es de importancia taxonómica. Las partes que constituyen en general la morfología de un gasterópodo se pueden apreciar en la siguiente figura.

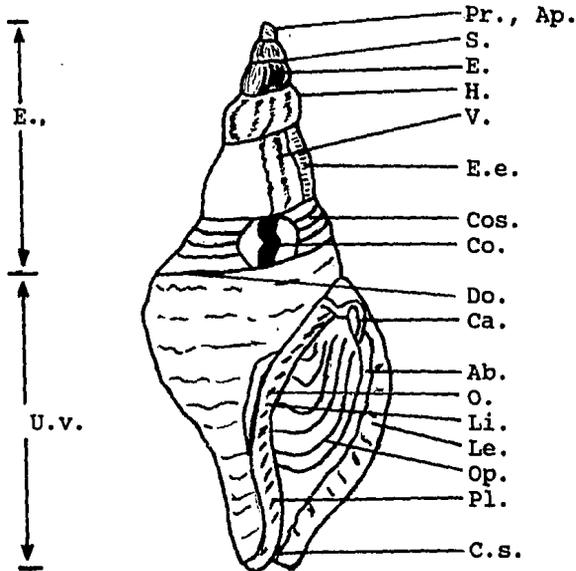


Fig. 23. Morfología de un gasterópodo. (Elaborado a partir de Buitrón 1989, Saunders 1991, Sabelli 1982). En donde: Pr. protoconcha, E. esculturas, relieve, V. variz, E.e., estrías espirales, Cos. costillas espirales, **Do. Dorso**, Op. opérculo, U.v. última vuelta, Ap. Apice, S. Sutura, H. Hombro, Co. Columela, Li. Labio interno, Le. Labio externo, C.s. Canal sifonal, C.a. Canal anal, Ab. Abertura, O. Ombligo, E.. Espira, Pl. Pliegues de la columela.

Además de los rasgos generales que se pueden apreciar en la concha de un gasterópodo, existen otros parámetros o características que pueden ser sujetos de medición en estudios cuantitativos, como los que se aprecian en la figura 24 posteriormente planteada. De ellos se utilizaron para efectos del presente trabajo, el Número de vueltas (NV), el Angulo pleural corporal o de la concha (Anp), la Altura de la espira (Ale), la Longitud de la espira (Le), la Longitud total de la concha (Loc), el Ancho o diámetro máximo de la concha (Anc) y la Altura de la concha (Alc).

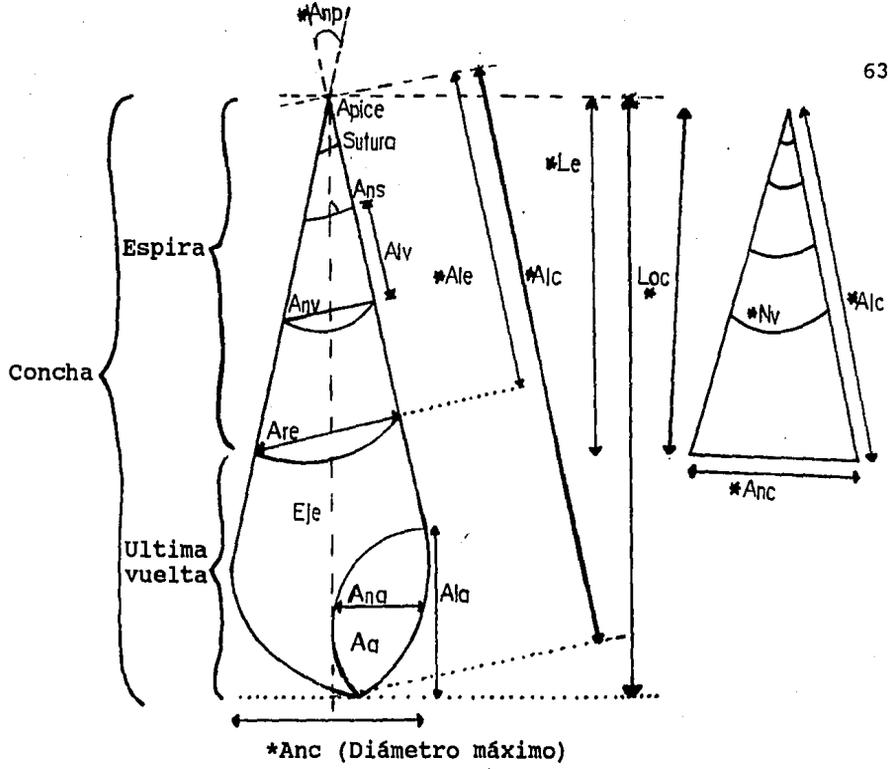


Fig. 24. Esquema de características con posibilidad de medición de una concha, con implicaciones ecológicas, taxonómicas y evolutivas.

Clave simbólica	Significado
Alv	Alto de la vuelta
Anv	Ancho de la vuelta
Ala	Alto de la abertura
Ana	Ancho de la abertura
Are	Ancho relativo de la espira
*Nv	Número de vueltas
Aa	Area abertural
Ninc	Número de costillas, liras o nódulos en número de vuelta.
Ans	Angulo sutural
*Anp	Angulo pleural corporal o de la concha
*Ale	Altura de la espira.
*Le	Longitud de la espira
Lc	Lineas de crecimiento
*Loc	Longitud total de la concha
*Anc	Ancho o diámetro de la concha
*Aic	Altura de la concha

* Algunos parámetros o características medidas en los ejemplares del presente trabajo.

15.c. Crecimiento en gasterópodos.

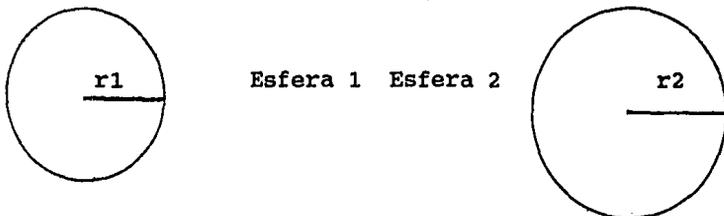
Durante el crecimiento de un organismo es posible observar el ya mencionado Principio de Similitud, el cual se refiere a la relación que guardan las proporciones de una estructura o las relaciones entre sus dimensiones de longitud, área y volumen. De ellas, se considera, que si se define una dimensión lineal, L , entonces la superficie (S), será proporcional al cuadrado de la dimensión lineal, y el volumen (V), será proporcional al cuadrado de la misma:

$$S \propto L^2, \quad S = KL^2$$

$$V \propto L^3, \quad V = K'L^3$$

donde K y K' , son las constantes de proporcionalidad.

Ejemplo a) Esfera:



r = radio de la esfera

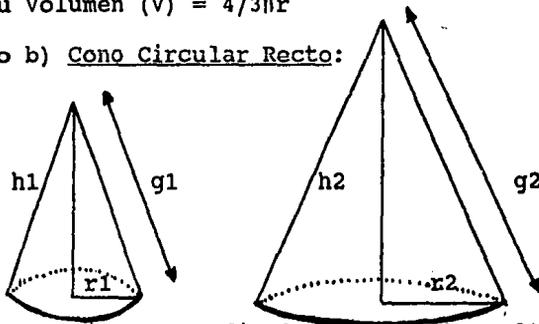
Si la dimensión lineal utilizada, es el radio, r , entonces:

$$S1 \propto r1^2 \quad \text{y} \quad S2 \propto r2^2$$

$$\text{Su Superficie} = \text{Area (A)} \quad 4\pi r^2$$

$$\text{Su Volumen (V)} = \frac{4}{3}\pi r^3$$

Ejemplo b) Cono Circular Recto:



g = generatriz, r = radio de la base, h = altura.

Si la dimensión lineal es el radio, r , entonces

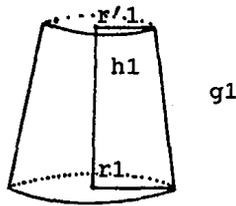
$$S1 \propto r1^2$$

$$S2 \propto r2^2$$

$$\text{Su Superficie} = \text{Area lateral (Al)} = \pi r g$$

$$\text{Su Superficie} = \text{Area total (At)} = \pi r g + \pi r^2$$

$$\text{Su Volumen (V)} = \frac{1}{3}\pi r^2 h$$

Ejemplo c) Tronco del Cono Circular Recto:

g=generatriz
 r1=radio de la base mayor
 r'1=radio de la base menor
 h=altura

$$A_l = \pi g(r+r')$$

$$A_t = \pi g(r+r') + \pi(r^2+r'^2)$$

$$V = \frac{1}{3} \pi h(r^2+r'^2+rr')$$

Fig. 25. Parámetros de figuras geométricas de diferente radio. a) Esfera, b) Cono Circular Recto, c) Tronco del Cono Circular Recto.

La mayoría de los problemas de tamaño y forma, se estudian mediante el cociente Area (Superficie, S, Area, A,) y Volumen (V), A/V , encontrándose que cuando un organismo alcanza sus máximas dimensiones, su cociente A/V disminuye considerablemente.

Esta problemática de la disminución del cociente A/V , según Gould (1966), es solucionada por los organismos de tres formas:

a) Incrementando diferencialmente la superficie, mediante la complicación de la estructura, como pueden ser las ramificaciones, convoluciones, ornamentaciones, etc. (Solución en invertebrados superiores y vertebrados).

b) Incrementando diferencialmente las superficies, mediante un cambio en la forma, sin la complicación de la estructura, como puede ser la atenuación, aplanamiento, compactación etc. (Solución en platelmintos).

c) Incorporando materia orgánica inactiva dentro del volumen ocupado. (Solución en celentéreos y vegetales superiores, como los árboles).

Así cuando un organismo crece, las partes que lo conforman, pueden crecer diferencialmente, de tal manera, que el crecimiento de una dimensión en relación a otra en diferente proporción o ritmo, es como ya se mencionó anteriormente llamado crecimiento alométrico, éste puede considerarse además de las variaciones morfológicas, cambios en variables fisiológicas y metabólicas en relación al tamaño de todo el organismo.

La descripción de la alometría se hace mediante una función-ecuación alométrica o ley alométrica cuya fórmula general es:

$$Y = b X^{\alpha}$$

donde Y = magnitud de la variable en estudio, dimensión lineal utilizada o variable dependiente.

X = magnitud de la variable considerada como independiente.

b = constante, cuya interpretación debe ser cuidadosa.

α = constante (tasa de crecimiento específico o relativo).

Si $\alpha > 1$ indica que la variable, Y, crece más rápidamente que la X = Crecimiento anisométrico, alometría positiva.

Si $\alpha < 1$ indica que la variable, y, crece más lentamente o menos rápidamente que la X = Crecimiento anisométrico, alometría negativa.

Si $\alpha = 1$ indica que ambas variables, Y, X, crecen igualmente = Crecimiento isométrico, alometría 0.

Esta ecuación se puede obtener mediante la graficación de los datos obtenidos de ambas variables, lo cual nos puede llevar a obtener curvas o gráficas como las ilustradas en la Fig. 26.

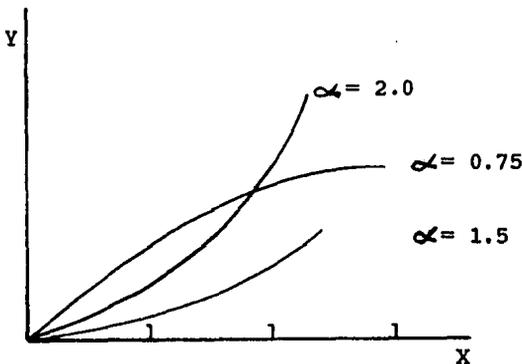


Fig. 26. Curvas alométricas para distintos valores de α . (retomada de Picones, 1983).

Para facilitar la obtención de las constantes α y b de la ecuación alométrica, se toman los logaritmos de ambas variables, se grafican, y se obtiene la ecuación:

$$\log. Y = \log. b + \alpha \log. X$$

Y entonces los puntos de los datos obtenidos en logaritmos se marcan en la recta, donde el valor de b se aprecia como la intersección de la recta con el eje de las ordenadas (Y) y la pendiente corresponderá al valor de la constante α (Fig. 26).

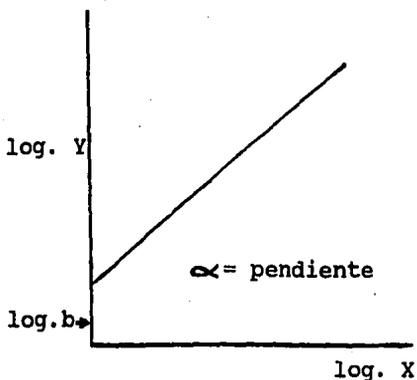


Fig. 27. Linearización de una curva alométrica para encontrar los valores numéricos de los parámetros (constantes alométricas de la curva) (retomada de Picones 1983).

En los moluscos gasterópodos es posible apreciar un crecimiento de la concha en forma espiralada, esto es un enrollamiento característico de las conchas de este grupo, el cual sigue un patrón definido y que puede representarse en un plano mediante una curva espiral llamada espiral logarítmica. Su representación geométrica, en coordenadas polares, genera una ecuación exponencial de la forma general:

$$r = aq^{\alpha} \quad \text{si } a > 0 \text{ y } q > 1.$$

En donde r = distancia polar, α = ángulo polar, a y q son constantes características de cada curva.

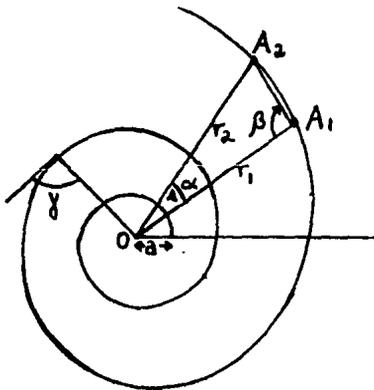


Fig. 28. Una espiral logarítmica. La distancia polar r es una función exponencial del ángulo polar α (retomada de Batschelet, 1975 pág.138).

Los análisis tanto del crecimiento alométrico y la espiral logarítmica, como la interrelación forma-función, función-forma (Diseño Optimo) han sido de gran ayuda en la solución de problemas biomecánicos, fisiológicos, evolutivos, ecológicos, etc.; en relación a las especies cuyas formas describen (Picones 1983). Este último señala que el modelo bidimensional o en un plano, aplicado en el siglo pasado por Moseley para conchas de moluscos, es retomado por Raup (1966) de tal forma que elabora un modelo tridimensional de utilidad en la descripción de las formas espiraladas, tanto en moluscos vivientes como en fósiles.

De esta forma se sabe que al crecer un gasterópodo, se va agregando nuevo material calcáreo en el extremo, más de un lado de la abertura que del otro, trayendo como consecuencia la forma espiralada, esta se puede considerar como un tubo cónico, abierto en su extremo mayor y enrollado alrededor de un eje.

En la concha se contemplan cuatro parámetros en el modelo tridimensional que son:

- a) La forma de la curva generatriz (S), que equivale a la forma de la sección transversal de la concha.
- b) La tasa de incremento en el tamaño de la curva generatriz por cada vuelta (W).
- c) La distancia entre la curva generatriz y el eje de espiralación (D).
- d) La tasa de traslación de la curva generatriz (T) a lo largo del eje de espiralación.

El modelo desarrollado por Raup (1966), mediante el uso de una computadora, combinó diferentes valores de cada parámetro y permitió representar las imágenes de las formas teóricamente posibles con esos valores, obteniéndose entre ellas las correspondientes a las formas típicas de pelecípodos, gasterópodos y cefalópodos fósiles, además de las correspondientes a otros grupos como las de los braquiópodos y foraminíferos. Un hecho sobresaliente es que se haya encontrado que tanto las especies fósiles como las actuales no se encuentran diseminadas al azar dentro de la gama de posibilidades en cuanto a la forma, sino que solo algunas de ellas son las que se presentan, correspondientes a las que tienen mayor resistencia mecánica.

III.15.d. Modo de vida de gasterópodos.

En un reporte de Signor (1981), indica que el modo de vida de gasterópodos turriteliformes actuales puede ser predicho correctamente a partir de considerar la morfología de la abertura, la ornamentación de la concha y el perfil de la vuelta. Estos caracteres permiten diferenciar entre especies activamente enterradoras, formas sedentarias (ya sea epifaunales o infaunales) y especies activas epifaunales.

Las características de estos tres modos de vida se pueden predecir a partir de consideraciones tales como protección a depredadores durófagos o a los mecanismos de enterramiento. Dichas características son resumidas para los tres modos de vida en el siguiente cuadro.

- | | | |
|-----------------------|---|--|
| Formas epifaunales . | { | Pueden tener abertura tangencial;
Una vuelta redondeada hacia afuera de la línea y;
Ornamentación de la concha. |
| Formas sedentarias . | { | Pueden tener una abertura no tangencial;
Una vuelta redondeada hacia afuera de la línea y;
Ornamentación de la concha. |
| Formas enterradoras . | { | Pueden tener abertura prosocline;
Vueltas lateralmente aplanadas o comprimidas y;
Conchas lisas. |

Cuadro II. Modos de vida en gasterópodos.

Considerando lo anterior es posible su aplicación en moluscos turriteliformes fósiles, de manera que permita una aproximación en la predicción de su modo de vida.

Algunos organismos parecidos a los presentes en San Juan Raya o a los encontrados en las muestras tomadas de los hormigueros, son los que señala Black (1976), el cual hace la siguiente descripción.

Turritela, tiene una concha en forma de torre de muchas vueltas, que forman una espira puntiaguda de unos 50 mm. de longitud, su ornamentación es espiral. No tiene ombligo. La abertura es subcuadrada y entera; esta característica la diferencia de otras conchas parecidas, como la de Cerithium, que tiene canal sifonal. Las torrecillas que miden alrededor de 45 mm., viven enterradas en arena o fango bastante abajo. Semejante a la anteriormente llamada Turritela minuta.

Natica, tiene una concha gruesa y lisa de forma casi globosa, la espira es corta, y la última vuelta es grande. Tiene ombligo, que puede estar parcialmente tapado por el callo. La abertura es entera, sin ninguna escotadura. Semejante a Tylostoma aquilerae.

Natica alderi, tiene un pie grande en parte fuera de la concha, con el que se mueve por la arena, justo por su superficie, en busca de pequeños bivalvos. Natica segrega ácido para reblandecer la concha de su presa y perfora un agujero circular, por el que extrae el cuerpo. El orificio es pequeño y disminuye hacia el interior; orificios similares a estos se observan a menudo en conchas fósiles. Semejante a Natica.

Margarita reticulata, tiene una talla de 25 mm., vive bajo piedras y en grietas, en la zona infralitoral. Come otros moluscos o carroña.

Buccino, vive sobre arena o fango, desde la zona infralitoral. Se alimenta de otros moluscos o de carroña.

Ubicación.

Algunas especies se pueden encontrar en todo el mundo y otras solo en ciertas regiones, las primeras pasan cierto tiempo flotando libremente en el mar y pueden ser llevadas a muchos kilómetros hasta hundirse posteriormente, donde pueden o no encontrar un habitat adecuado.

La mayoría de los moluscos marinos son bentónicos, es decir reptan o viven fijos en el fondo o en sus proximidades. Los moluscos, al igual que otros grupos de organismos, se agrupan en poblaciones caracterizadas por la presencia de determinadas especies y con un exclusivo habitat particular. A este agrupamiento de las poblaciones se le denomina biocenosis, estas pueden estar contemplando a las establecidas sobre sustrato "duro", es decir fondos rocosos, sobre sustrato "blando", que corresponde a fondos arenosos o fangosos.

Asimismo en el bentos, encontramos el litoral o fitos y el profundo o afital. El primero llega a una profundidad marcada por el límite de supervivencia de las algas y el segundo marcado por el límite inferior permisible a la vida vegetal, hasta las máximas profundidades marinas.

Las divisiones del sistema litoral son denominadas pisos, constituidos por espacios verticales limitados por dos niveles, uno superior y otro inferior.

El primer piso es el supralitoral y se extiende por la región de la costa situada por encima del nivel que alcanza el agua durante la pleamar o sea es un ambiente de transición entre el terrestre y el marino.

Debajo del anterior está el mesolitoral, comprendido entre el nivel máximo alcanzado por el oleaje durante la pleamar con las aguas sin especial agitación, es decir el límite inferior del piso supralitoral, y el nivel más bajo alcanzable durante la bajamar.

La zona intermareal se localiza en el seno del piso mesolitoral con un horizonte superior bañado por la salpicadura de las olas, y un horizonte inferior, que queda sumergido por el agua de mar, por lo menos unas horas al día.

El piso infralitoral se extiende desde el límite inferior del piso mesolitoral hasta el límite superior de supervivencia de las monocotiledóneas marinas.

En los poblamientos de los fondos planos, son riquísimas las biocenosis ligadas tanto a la fanerógamas, como a las algas verdes y en los poblamientos sobre sustrato duro predominan las algas, así como los antozoos, principalmente las especies madreporicas, estas últimas llamadas impropriadamente corralinas como por ejemplo arrecifes, barreras, plataformas e islas corralinas o atolones. Estas formaciones actualmente se encuentran en una banda geográfica

intertropical, entre los 35° de latitud norte y los 25° de latitud sur. A su vez las formaciones madreporicas o de arrecife, en el caso de las barreras y atolones se agrupan en tres conjuntos o biocenosis distintas que van del mar abierto hacia la costa o hacia el interior de la laguna y son:

- a) Conjunto frontrrecifal, dirigido hacia el mar abierto.
- b) Conjunto epirrecifal, formado por las comunidades que viven entre las madreporas muertas de la zona superior de las formaciones madreporicas.
- c) Conjunto postrecifal, constituido por los poblamientos de los sustratos duros formados por las madreporas vivas. O bien sustratos blandos constituidos por un detrito más o menos grueso procedente de la disgregación de los "corales" y de otros organismos calcáreos que participan en la construcción del complejo biocenótico del arrecife.

El piso circalitoral se extiende en profundidad hasta el límite de supervivencia de las algas. En este piso se forman concreciones calcáreas por acción de vegetales y animales, son potentes en las biocenosis coralígenas y permiten una transición progresiva entre un sustrato de tipo blando y uno de tipo duro. Las biocenosis de los fondos blandos circalitorales, están estrechamente ligadas a la granulometría (dimensión de las partículas que forman el fondo).

Los moluscos se han adaptado a hábitats particulares, que implican las máximas posibilidades de supervivencia a través de encontrar alimento, protección contra sus enemigos y reproducirse exitosamente.

En el caso de los moluscos marinos estos pueden habitar en arrecifes, litorales rocosos, arenosos y fangosos, lo que puede implicar la presencia de formas típicas en las conchas y conductas adaptativas de cada hábitat particular.

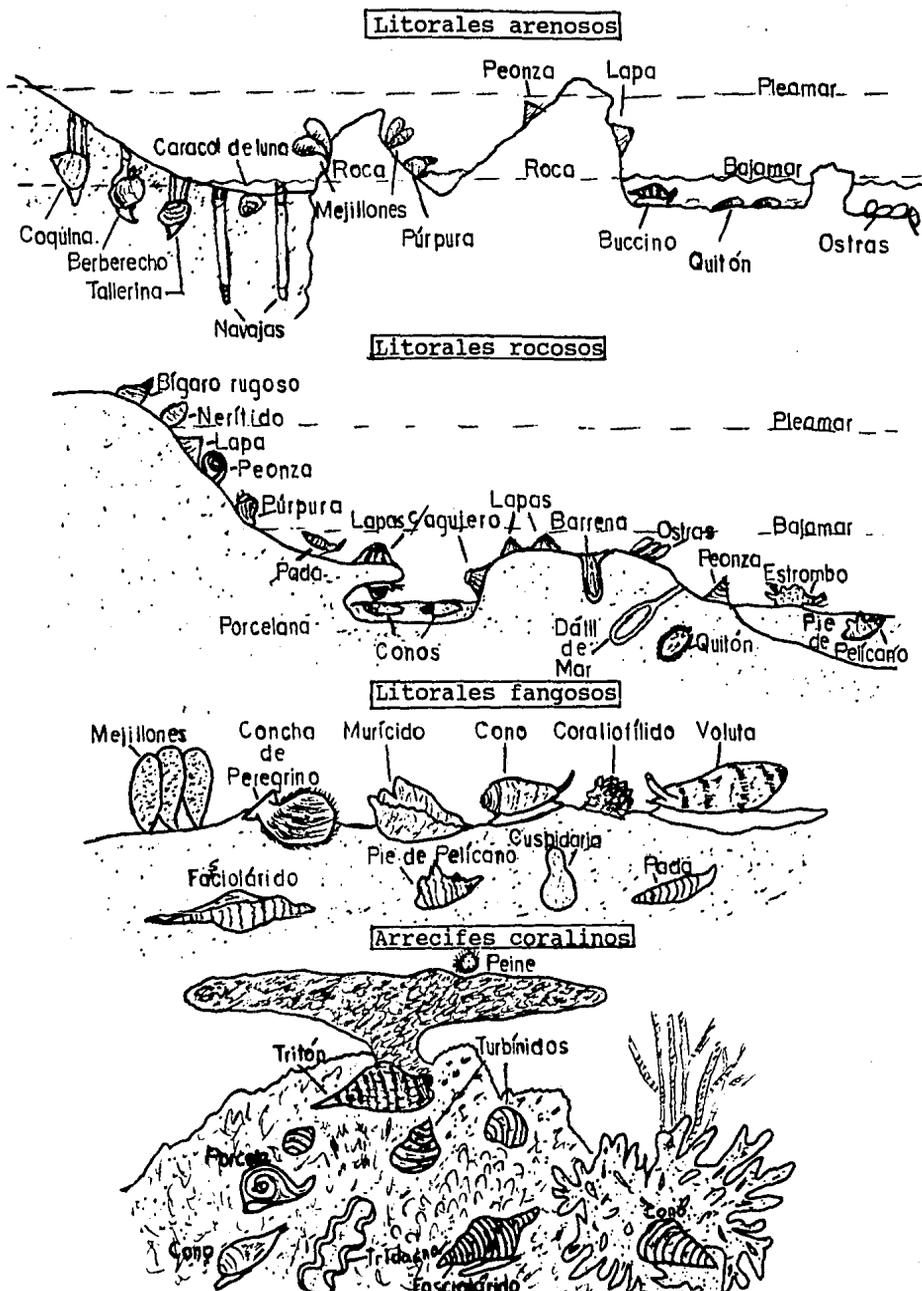


FIG. 29. Hábitats de moluscos marinos y algunos ejemplos. (retomado de Saunders 1991)

El desplazamiento de un molusco bentónico, se logra mediante el movimiento ondulante del pie muscular, el cual presenta tres ondas de contracción que corren desde la parte trasera del pie hasta la delantera.

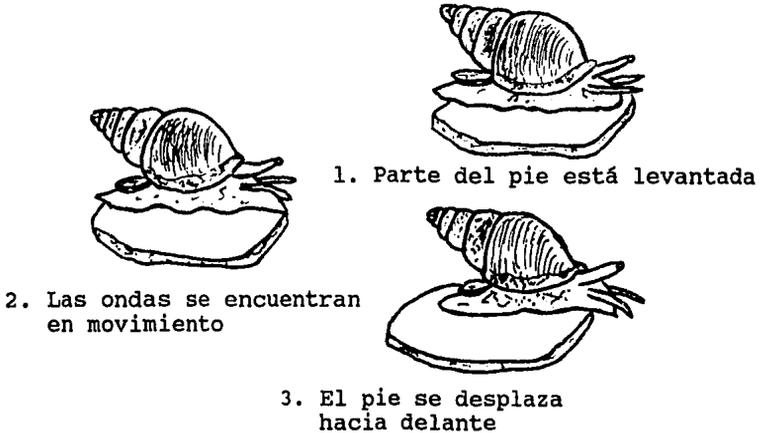


Fig. 30. Como se desplaza un molusco. (retomado de Saunders 1991)

Alimentación.

Algunos moluscos se alimentan principalmente de algas que se encuentran incrustadas en las rocas. Toman el alimento a través de un órgano llamado rádula, que tiene la forma de cinta flexible, móvil y tapizada de dientes, colocados en filas transversas, como los de una lima o raspa. Se encuentra en el fondo de la cavidad bucal, apoyada sobre una "lengua" u odontóforo el cual se proyecta hacia adelante y fuera de la boca, a manera de una trompa. La rádula efectúa un movimiento de vaivén y con los dientes curvados raspa el alimento y lo lleva a la boca, estos dientes al desgastarse se sustituyen por otros, que se van formando, pueden ser desde uno hasta 750,000.

La rádula también puede estar especializada para una alimentación carnívora, como es el caso de gasterópodos taladradores, que raspan la concha de la presa hasta perforarla, para así ser comido el animal mediante la introducción de sus trompas protráctiles, donde la rádula desgasta y arranca las carnes del animal. Así mismo puede la rádula estar modificada para inyectar veneno o sustancias corrosivas o bien para recoger el alimento contenido en el fango.

Un esquema que ilustra las posibles formas de alimentación de gasterópodos, donde se aprecia a los herbívoros (herbivoría), depredadores (depredación) y los carroñeros-detritívoros ("recuperadores"), es presentado en la página siguiente.

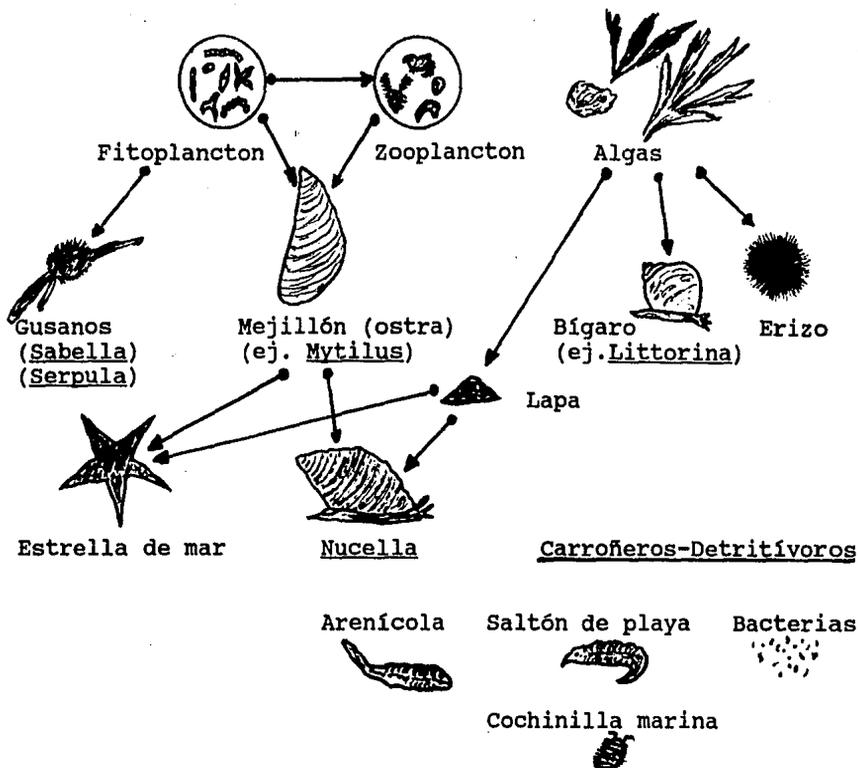
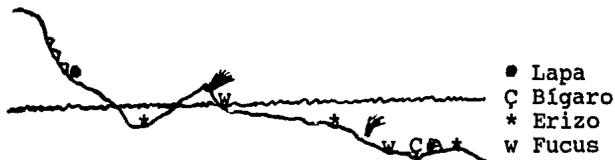


Fig. 31. Esquema ilustrativo de posibles formas de alimentación en gasterópodos.

Del esquema anterior, se puede elaborar un cuadro de la abundancia de estos grupos, resultando:

Organismo	Pleamar	Nivel Medio	Bajamar
Algas		A	F
Bígaro	F	C	F
Lapa	R	F	R
Erizo		F	C
Actinia		F	C

A. Abundante, C. Común, F. Frecuente, R. Raro.



Cuadro III. Abundancia de organismos a partir de la fig.31

Ciclo biológico de un molusco.

Todos los moluscos poseen una fase larval conocida como trocófora, de ahí, algunos pueden salir del huevo completamente formados y presentan entonces un "desarrollo directo". Otros salen del huevo en forma de velíferas, las que nadan libremente y presentan una concha embrionaria, que en el caso de los gasterópodos corresponderá a la protoconcha o prodisoconcha.

Los moluscos que poseen desarrollo directo nacen en su propio habitat, lo cual implica generalmente que el número de huevos es menor que para el caso de los que no presentan desarrollo directo.

El ciclo incluye la formación de gametos, huevos, larvas, juveniles, y adultos. Según se ilustra en la siguiente figura.

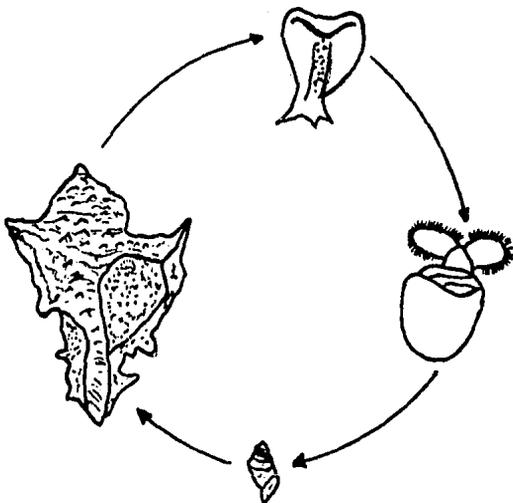


Fig. 32. Ciclo biológico de un molusco gasterópodo (murícido). (retomado de Saunders 1991).

III.15.e. Gasterópodos de San Juan Raya-Zapotitlán

Alencáster (1956) realiza la descripción de 25 especies de gasterópodos, de las Formaciones Zapotitlán y San Juan Raya, ubicándolos en el Barremiano y Aptiano, a partir de material colectado a fines del siglo pasado por José G. Aguilera. La descripción incluye a las especies: Natica cf. sueurii, Lunatia praegrandis, Nododelphinula galeotti, Tylostoma aguilerai, Chenopus sp., Harpagodes cf. desori, Cerithium bustamantii, Pyrasus cf. scalariformis, Uchauxia fraasi, Cassiope suturosa, Cassiope cf. renevieri, Turritella minuta, Nerinea (Nerinea) galatea, Nerinea euphyes, Cossmannea (Eurinea) hicoriensis, Cossmannea (Eunerinea) titania, Cossmannea (Eunerinea) cf. aptiensis, Phaneroptyxis anguillina, Actaeonina (Goniocylindrites) tehuacanensis, y las siguientes 6 nuevas: Tylostoma aguilerai, Pyrazus maldonadoi, Uchauxia? poblana, Cassiope mullerriedi, Craginia floresi, y Nerinea azteca.

También Mennessier (1984) efectuó una revisión de los gasterópodos pertenecientes a la familia Cassiopidae Kollman (= Glauconiidae-Pichelinstev), realizando una descripción sistemática, con el análisis de la ecología, la distribución geográfica, y la evolución del grupo. Menciona géneros y especies que se presentan en las formaciones San Juan Raya y Zapotitlán. En esta revisión se subdivide a la familia Cassiopidae en dos grupos.

El primer grupo corresponde a conchas que poseen estrías de crecimiento opisto-cyrtas con un solo seno sobre el flanco. Los géneros de interés de este grupo para el presente trabajo son Paraglauconia Steinman, Mesoglauconia Mennessier y Gymnentome Cossman. El primer género presenta dos cordones principales lisos o nudosos, ornamentación desarrollada más o menos con el crecimiento; el segundo género incluye formas bastante achaparradas, con dos o tres cordones en los jóvenes y en los adultos ornamentación desarrollada ligeramente con el crecimiento; y el tercer género es de talla generalmente grande, con ornamentación en la base de los cordones lisos hacia las partes del flanco. En Paraglauconia el cordón anterior se encuentra contra la sutura; en Diglauconia el cordón anterior está alejado de la sutura; en Triglauconia hay cordones fuertemente nodulosos y en Craginia Stephenson, la ornamentación es persistente por neotenia.

El segundo grupo corresponde a formas que presentan estrías de crecimiento con dos senos profundos; uno sobre el flanco y otro sobre la base. De este grupo nos interesa el género Cassiope Coquand, que tiene una ornamentación del tipo Paraglauconia más o menos vigorosa.

Las especies de importancia para la zona de estudio, revisadas por Mennessier (op. cit.) son las siguientes:

1.- Paraglauconia (Paraglauconia) agullerai Mennessier (1984 p.11, Fig. 31-33) 1956 Cassiope suturosa Alencáster (1956 no Nyst y Galeotti, p.31, p.17, Fig. 11), especie del Aptiano de la Formación de San Juan Raya en San Juan Raya (Pue.-Méx.) concha turriculada cónica holostomada, bastante achaparrada, de talla mediana; vueltas subcóncavas; sutura canali, delineada por un canal; columela plana; última vuelta desciende ligeramente a oblicua.

Estrías de crecimiento sinuosas; punto de tangencia submediano; punto de inflexión en el cuarto posterior, subrectilíneas sobre la base.

Primeras vueltas destruidas. A partir de la vuelta 5, la ornamentación comprende dos cordones principales bien marcados, bastante estrechos con una decena de nódulos elongados por vuelta, llegando a ser más fuerte en las últimas vueltas, delimitando un plano subcóncavo recorrido por los filetes muy finos.

Base oblicua con cuatro o cinco cordones periféricos bien marcados.

La29mm., Lp34mm., D16mm., A30°, Lp40mm. Alencáster (1956).

Diagnosis: talla mediana forma achaparrada; dos fuertes cordones con una docena de nódulos elongados por vuelta, de una parte y otra de la sutura; cuatro o cinco cordones periféricos sobre la base.

Origen del nombre dedicado a J.G. Aguilera, geólogo mexicano del siglo XIX.

2.- Paraglauconia (Diglauconia) bustamentei (Nyst y Galeotti).

1840 Cerithium Bustamentii Nyst y Galeotti p.215, Fig. (izq.)

1850 Cerithium Bustamentiii d'Orbigny p.231, No. 423

1897 Glaucania Bustamanti Aguilera p.219

1906 Cerithium Bustamantii Aguilera tabla.

1906 Cerithium ravensis Aguilera tabla nom.nud.(Alencáster 1956).

1956 Cerithium bustamantii Alencáster p.27,pl.15, Fig.1-3

Especie del Aptiano de la Formación San Juan Raya de San Juan Raya (Pue.-Méx.), con conchas turriculadas cónicas holostomadas de talla mediana; una docena de vueltas aplanadas, sutura lineal; columela llena; última vuelta desciende oblicuamente.

Estrías de crecimiento sinuoso; punto de tangencia a los dos quintos anteriores; punto de inflexión en el cuarto posterior; subrectilínea la base.

La ornamentación comprende dos cordones bien marcados con una veintena de nódulos oblicuos por vuelta situados a los cuartos anteriores y posteriores, completados por dos filas finas ligeramente nodulosas contra las suturas y una fila media intercalada.

Base adornada de dos cordones lisos periféricos.

La39mm., Lp44mm., D17mm., A24°.

Diagnosis: tamaño mediano; dos cordones nudosos con veinte gránulos por vuelta en los cuartos anterior y posterior; una fila intercalada y dos filas contra las suturas, dos filas periféricas sobre la base.

Variaciones. La especie es polimórfica, las variaciones bien marcadas sobre la vigorosa fila intercalada, pudiendo tender a borrarse, conforme llega a ser casi tan fuerte como los cordones principales, las filas suturadas se desarrollan correlativamente. El ángulo apical fluctúa entre 22° y 27°.

Origen del nombre, dedicado al Sr. Bustamante, geólogo mexicano del siglo XIX.

- 3.- Paraglauconia (Diglauconia) cingulata (Nyst y Galeotti) (p.13, Fig. 10-11).
 1840 Cerithium cingulatum Nyst y Galeotti p.216, Fig. 6
 1850 Cerithium cingulatum d'Orbigny p.231, no. 426
 1897 Glaucônia cingulatum Aguilera, p. 219
 1906 Cerithium cingulatum Aguilera, tabla
 1956 Turritela minuta Alencáster, (no Nyst y Galeotti)
 p.35, p.16, Fig. 5

Especie del Aptiano de la Formación de San Juan Raya en San Juan Raya, de concha turriculada cónica holostomada de talla mediana y de forma elongada ligeramente pupoide, una decena de vueltas planas descendentes muy ligeramente oblicuas.

Estrías de crecimiento sinuoso, punto de tangencia en el tercio anterior; punto de inflexión en el cuarto posterior, rectilíneo sobre la base.

Primeras vueltas destruidas. A partir de la 5a. vuelta la ornamentación compuesta de dos cordones iguales ligeramente granulados con una veintena de gránulos por vuelta situada en el cuarto anterior y en los tercios posteriores completados por dos filas, donde dos de ellos incluyen la sutura y el último entre los cordones principales. A la altura de la última vuelta, el cordón

anterior va siendo un poco más débil y el número de gránulos elevados a las dos docenas.

Base redondeada, adornada de tres filas periféricas.
La22mm., Lp43mm., D10mm., A20°.

Diagnosis: talla mediana; forma espigada ligeramente pupoide, dos cordones ligeramente granulosos subiguales en el tercio posterior y en el cuarto anterior; tres filas suplementarias; base redondeada adornada de tres cordones periféricos.

4.- Mesoglauconia (Triglauconia) floresi (Alencáster)
(p.14., Fig. 9-14)

1891 Glauconia Renauxiana Aguilera, p.219

1906 Glauconia aff coquandiana Aguilera, tabla

1906 Glauconia of helvetica Aguilera no de Vernevil y de Lorigere. tabla

1906 Glauconia Galeotti Aguilera, tabla, nom. nud.

1906 Glauconia sp Aguilera, tabla

1956 Craginia floresi Alencáster, p.33 pl.5, Fig.9-11

Especie del Aptiano de la Formación de San Juan Raya en San Juan Raya, de concha turriculada cónica holostomada de talla bastante grande; vueltas planas; sutura lineal; columela plana; última vuelta desciende ligeramente oblicua.

Estrías de crecimiento sinuosas: punto de tangencia; submediana; punto de inflexión en el cuarto posterior; subrectilíneas sobre la base.

Ornamentación compuesta de tres cordones nodulosos estrechos, con dos docenas de nódulos por vuelta, los dos más fuertes al quinto anterior y posterior, el tercero en medio del costado, complementados por dos filas intercaladas y por dos filas suplementarias próximas a las suturas.

Base elevada adornada de cinco cordones espirales desiguales casi lisos con filos intercalados muy finos.

Trazos de coloración bajo la forma de llamas amarillas estrechas paralelas a las Estrías.

La47mm., Lp57mm., D17mm., A27°

Diagnosis: talla bastante grande, tres cordones principales ligeramente nodulosos regularmente espaciados; filas intercaladas; cinco cordones sobre la base.

Variaciones. La especie es bastante polimórfica, la ornamentación accesoria, viene a ser borrada casi completamente sobre los flancos y el ángulo apical viniendo a tener 30°.

Yacimientos. Otro yacimiento en Reparo-Pinto. (Pue.-Méx.).

Origen del Nombre, dedicado a T. Flores.

5.- Gymnentome (Craginia) suturosa (Nyst y Galeotti)
(pl.19, Fig. 1-2)

1840 Cerithium suturosum Nyst y Galeotti, p.215, Fig.4

Especie del Aptiano de los alrededores de Tehuacán (Pue.-Méx.), de conchas turriculadas, cónicas holostomadas de talla mediana; vueltas comprendidas con una banda larga plana encuadrada por dos declives, sutura lineal profundamente cortada, probablemente columela plana, las dos últimas vueltas descienden oblicuamente.

Estrías de crecimiento inobservables.

Primeras vueltas destruidas. A partir de la 5a. vuelta ornamentación comprendida de dos cordones estrechos muy irregulares y muy oscuramente nodulosos situados a los quintos cuadrantes, una banda plana limitada por dos declives con filas espirales intercaladas. Sobre las vueltas siguientes la ornamentación no cambia, el cordón anterior viene a ser un poco más fuerte hasta la última vuelta donde los cordones tienden a borrarse, aparece un anillo mediano absoluto.

Base elevada adornada de dos cordones probablemente periféricos.

La40mm., Lp43mm., D23-24mm., A38°

Diagnosis: talla mediana; vueltas planas, adornada de dos cordones estrechos casi lisos a los quintos, ribeteados por dos declinaciones y subiguales; base adornada de dos cordones periféricos.

Nota. La definición original y la figura, está incompleta, muestra una forma de tipo Craginia que sería la más antigua conocida en América. Cassiopé suturosa Alencáster no Nyst y Galeotti (1956, p.31, pl.7, Fig. 11), es muy diferente de la especie examinada por Mennessier y pertenece a un género diferente.

La sola analogía es la presencia de dos cordones principales sobre los flancos y todavía ellos son fuertemente nodulosos.

Origen del nombre; suturada (no incorrecto), alusión a la sutura hendida profundamente.

- 6.- Especie anteriormente descrita como cassiopido:
 6.- "Cassiope" mulleriedi Alencáster
 1840 Cerithium Bustamentti Nyst y Galeotti, pars, p.215,
 Fig. 5 derecha.
 1906 Glauconia formosa Aguilera nómima nuda tabla
 1956 Cassiope mulleriedi Alencáster, p.33, pl.5, Fig.7-8

En los ejemplos que observó Mennessier no vio las huellas de las Estriás de crecimiento. El alineamiento axial de los nódulos muy nítidos en esta especie, no se encuentra nunca en ella dentro de los cassiópidos, donde ellos se disponen de largas Estriás de crecimiento sinuosas. A Mennessier le pareció improbable poner en orden a esta especie de la familia de los cassiópidos.

Señala Mennessier (1984) que los cassiópidos de San Juan Raya se recolectaron en los niveles calcáreos intercalados en una formación donde alternaban las sales y las lutitas verdosas (Aguilera 1897, 1906 Calderón 1956), esto es en facies carbonatadas (calcárea y calcárea-arcillosa). Se encuentran acompañados por los moluscos siguientes según Alencáster (1956); Grammatodon, Isognomon, Ostrea, Nododelphinula, Tylostoma, Chenopus, Harpagodes, Pyrazus, Uchauxia, Nerinea, Cossmanea (Eunerinea), Actaeonina (Gonlocylindrites). Hay que añadir según Aguilera (1897) a: Pseudocidaris, Serpula, Dendogyra, Cyatophora.

Mennessier (op. cit.) plantea que a partir de índices de frecuencia de los estudios de cassiópidos y de las asociaciones de bivalvos y gasterópodos, encontró que en facies carbonatadas el número de géneros de bivalvos es de 47 y de gasterópodos de 63 siendo más frecuentes los géneros Ostrea y Natica además de corales, briozoarios, braquiópodos, equinodermos y cefalópodos.

El mismo autor señala que los cassiópidos no se encuentran jamás en los medios francamente arrecifales y cuando coexisten con los corales, estos son poco numerosos y generalmente solitarios. También evitan igual y sistemáticamente a los bancos masivos de radiolítidos y de hipurítidos, cuando ellos se encuentran con los cassiópidos están diseminados en una fauna variada de moluscos.

Los cassiópidos son desconocidos en los medios evaporíticos, así como en los depósitos profundos de tipo talud continental o fondos oceánicos. Se encuentran sistemáticamente sobre el borde de las plataformas continentales y no penetran en las zonas orogénicas que tienden a favorecer fuentes intramontañosas del tipo Goseau. Son totalmente ausentes en medios lacustres o fluviales.

A partir de la presencia de cassiópidos en San Juan Raya, se puede afirmar que son incuestionablemente de tipo

marino inframareal, infralitoral en mares epicontinentales, con fondos comprendidos entre 0 y 50m.

Esta conclusión se apoya también en la presencia de otros indicadores como los equinodermos, braquiópodos, celentéreos, cefalópodos así como la fauna rica de gasterópodos y bivalvos de formas estrictamente marinas, tales como los nerinídeos, los actenélidos los turritélidos, los naticidos y los trigónidos.

Los cassiópodos son considerados como buenos marcadores circalitorales. Así mismo los géneros Corbula y Cardium, se encuentran dentro de las especies a menudo euryalinas.

Respecto a los gasterópodos nerinídeos Buitrón y Barceló (1980) reportan 12 especies, de ellas 2 son nuevas; Cossmannea (Eunerinea) poblana sp y Nerinea (Nerinea) sanjuanensis, además mencionan a 2 que no se habían reportado para la región; Cossmannea (Eunerinea) luttickei y Cossmannea (Eunerinea) pauli. Consideraron en su investigación los aspectos internos de la concha (pliegues, columela, ombligo) y la morfología externa de la misma, la técnica utilizada fue de cortes longitudinales, secciones pulidas, secciones delgadas y películas de acetato (Peels).

Las 12 especies reportadas fueron: 1) Cossmannea (Eunerinea) poblana, (Buitrón y Barceló) 2) Nerinea (Nerinea) sanjuanensis, (Buitrón y Barceló), 3) Cossmannea (Eunerinea) luttickei, (Blanckenhorn), 4) Cossmannea (Eunerinea) pauli, (Coquand), 5) Nerinea (Nerinea) galatea, (Coquand), 6) Cossmannea (Eunerinea) hicoriensis, (Cragin), 7) Cossmannea (Eunerinea) titania, (Felix) 8) Cossmannea (Eunerinea) cf. aptiensis, (Pictet y Campiche), 9) Phaneroptyxis anguilina (Castillo y Bárcena), 10) Cossmannea (Eunerinea) euphyes (Felix), 11) Nerinea (Ptygatis) loculata (Felix), 12) Cossmannea (Eunerinea) azteca (Alencáster).

En general los géneros mas característicos de San Juan Raya del Barremiano-Aptiano según Buitrón (1989) son: Cassiope, Nerinea, Cerithium, Craginia, Turritela, Tylostoma y Natica.

IV. METODOLOGIA PRACTICA (TECNICA Y MATERIALES)

1. Material.

Lupa, caja de petri, portaobjetos, pulidor # 320, pincel pelo de león, microscopio estereoscópico, tubos viales, goniómetro, vernier marca Scala (precisión: 0.01cm.), papel milimétrico, papel semilogarítmico, etiquetas adhesivas, gotero, acetona, cinta adhesiva, papel fotográfico (Kodabrome II R.C. F 2), ampliadora, revelador Dektol, Perma-bond (pegamento líquido).

2. Técnicas.

Se utilizaron dos formas de coleccionar el material fósil; la primera consistió en seleccionar a simple vista o con la ayuda de una lupa directamente en los hormigueros aledaños a la brecha ubicada en los cuadrantes 16 y 17 del mapa no. 1 (retomado de Barceló 1978), la segunda consistió en coleccionar muestras de aproximadamente 200gr., para posteriormente efectuar una separación y selección de los ejemplares en el laboratorio mediante un microscopio estereoscópico.

En relación a las mediciones de los diferentes parámetros de la concha, se utilizó un Vernier el cual se aplicaba directamente en el ejemplar, o bien al contacto fotográfico obtenido con papel kodabrome II R.C., F2 M con una exposición de 28 seg. y un F de 5.6 - 8., básicamente se realizaron contactos a los ejemplares que presentaban forma turriteliforme.

También se innovó un material diferente al termoplástico para hacer las secciones pulidas de nerinídeos juveniles, el cual consistió en el uso del perma-bond con resultados satisfactorios, así mismo se intentó hacer Peels con dichas secciones encontrándose que no se observaban características que permitieran identificar a los moluscos juveniles (nerinídeos).

V. RESULTADOS (ANALISIS E INTERPRETACION)

V.1. Generales

De las muestras obtenidas se encontraron e identificaron los siguientes pelecípodos:

- 1) Astarte subcostata; 20 ejemplares.
- 2) Cardium cottaldinum; 2 ejemplares.
- 3) Corbula (Pulsidis); 25 ejemplares.
- 4) Isognomon lamberti; 1 ejemplar.
- 5) Neithea (Neitheops) atava; 2 ejemplares.
- 6) Sphaera corrugata; 2 ejemplares.
- 7) Pterotrigonia plicatocostata; fragmentos.
- 8) Ostréidos; alrededor de 250 y se utilizaron 18 ejemplares.

De gasterópodos se encontraron:

- 1) Turritela minuta → Paraglauconia (Diglauconia) cingulata (Menessier 1984); 13 ejemplares.
- 2) Cerithium suturosus → Gymnentone (Craginia) suturosa (Menessier 1984); 3 ejemplares
- 3) Pyrasus cf. scalariformis; 4 ejemplares.
- 4) Uchauxia sp. A; 20 ejemplares.
- 5) Uchauxia sp. B; 4 ejemplares.
- 6) Pyrasus maldonadoi; 15 ejemplares.
- 7) Natica cf. sueurii; 3 ejemplares.
- 8) "Cassiope" müllerriedi n.sp. (Menessier 1984); 4 ejemplares.
- 9) Tylostoma aguilerai; 6 ejemplares.
- 10) Trachynerita (Müllerried); 3 ejemplares.
- 11) Nododelphinula galeotti; 2 ejemplares.
- 12) Lunatia praegrandis; 1 ejemplar.
- 13) Gran cantidad de nerinéidos (1154 muestras), de los cuales más de la mitad están completos, pero no fue posible efectuar una identificación, ni de género ni de especie, por no encontrarse rasgos distintivos.

Es importante mencionar que Menessier (1984), reclasificó a los cassiópidos en general, de los cuales se encuentran los siguientes de la Formación San Juan Raya-Zapotitlán: Turritela minuta asignándole el nombre de Paraglauconia (Diglauconia) cingulata, a Cerithium bustamantti, asignándole el nombre de Paraglauconia (Diglauconia) bustamantti; a Cassiope suturosa le asignó el nombre de Paraglauconia (Paraglauconia) aguilerai nov. sp., a Cerithium suturosus como Gymnentone (Craginia) suturosa, a Cassiope mülleriedi le asignó el de "Cassiope" müllerriedi, n.sp. el cual consideró que no es cassiópido y difícil de determinar, finalmente a Craginia floresi le asignó el de Mesoglauconia (Triglauconia) floresi.

También se encontró una vértebra pequeña de pez, fragmentos de briozoarios, esqueletos de gasterópodos recientes, fragmentos pequeños de coral, fragmentos de espículas de erizo y espículas completas de ejemplares pequeños, fragmentos de esqueleto de erizo, gran cantidad de gasterópodos alterados no identificables, con un tamaño aproximado de .03 a 1.2cm (alrededor de 250 ejemplares); de .5cm a .7cm (alrededor de 200 ejemplares) y de .3 a .5cm (alrededor de 70 ejemplares), así como gran cantidad de nerinéidos (más de 1000 ejemplares) y que pueden pertenecer a cualquiera de las 12 especies reportadas por Buitrón y Barceló (1970). A los nerinéidos se les realizaron secciones pulidas, para su identificación y a pesar de ello se demostró la imposibilidad de definir especies o géneros, dado que no

se observan claramente en este estadio (juvenil) características internas de importancia taxonómica.

Además se encontraron fragmentos pequeños de plantas leñosas y semillas pequeñas de plantas recientes, las cuales presentaban una consistencia muy dura y posiblemente se trataba de semillas pertenecientes a Opuntia pilifera (Weber) o de Stenocereus pulinosus o de Neobuxbaumia, al considerar el color de las semillas (Bravo-Hollis, H. 1978), pero que para una plena identificación se requería consultar inicialmente el libro de Javier González Vázquez, Identificación de Semillas de Cactáceas de Teotihuacán, el cual no fue posible conseguir. También había que hacer un reconocimiento más detallado de la ornamentación (rugosa, ondulada), tasa del hilo y forma de la semilla, pero sobre todo de su estructura fina, mediante el microscopio de barrido, según nos indicó las Dra. Leía Scheinvar del Depto. de Cactología del Jardín Botánico Exterior de la Univ. Nal. Autón. Méx.

Los pelecípodos detectados en las muestras y el número de ejemplares utilizados en el análisis fueron:

1. Astarte subcostata 19 ejemplares
2. Cardium cottaldinum 2 ejemplares
3. ? Corbula (Pulsidis) 25 ejemplares
4. Isognomon lamberti 1 ejemplar
5. Neithea (Neitheops) atava 2 ejemplares
6. Sphaera corrugata 2 ejemplares
7. Pterotrigonía plicatocostata fragmentos
8. Gran cantidad de ostréidos de difícil identificación (alrededor de 250 ejemplares), de los cuales se utilizaron 18 para hacer una estimación de crecimiento.

DATOS REGISTRADOS PARA Corbula (Pulsidis).
(25 ejemplares)

* Incompletos, dañados, o alterados.

No. de ejemplar	Ancho (cm.)	Largo (cm.)	Altura (cm.)
1	0.10	0.23	0.16
2	0.14	0.26	0.15
3	0.15	0.26	0.18
4	0.16	0.27	0.19
5	0.17	0.27	0.20
6	0.15	0.28	0.19
7	0.18	0.28	0.20
8	sin valva izq. *	0.29	0.19
9	0.16	0.29	0.19
10	0.23	0.33	0.23
11	0.18	0.33	0.25
12	0.19	0.34	0.25
13	0.23	0.36	0.24
14	0.21	0.36	0.26
15	0.27	0.37	0.24
16	0.27	0.38	0.23
17	0.25	0.40	0.24
18	sin valva izq. *	0.43	0.31*
19	0.24	0.50	0.37
20	0.42*	0.58*	0.33*
21	0.23*	0.58*	0.40
22	0.33	0.61*	0.42
23	0.35	0.68	0.37
24	0.37	0.70	0.40
25	0.30*	0.77	0.38*

Ejemplar adulto
n = 25

2.1
n=23
 $\bar{x}=5.28$
 $\bar{x}^2=1.359$

10.0
n=25
 $\bar{x}=10.15$
 $\bar{x}^2=4.71$

2.1
n=25
 $\bar{x}=6.57$
 $\bar{x}^2=1.89$

$\bar{X} = 0.23$
 $X\sigma n = 0.0799$
 $X\sigma n - 1 = 0.0817$

$\bar{X} = 0.40$
 $X\sigma n = 0.1545$
 $X\sigma n - 1 = 0.1577$

$\bar{X} = 0.26$
 $X\sigma n = 0.0822$
 $X\sigma n - 1 = 0.0839$

Con datos agrupados para el largo se obtiene la tabla:

Nos.de Ejemplares	Largo (cm.)	Total de Ejemplares
1,2,3,4,5,6,7,8 y 9	0.27	9
10,11,12,13,14,15 y 16,	0.35	7
17 y 18	0.42	2
19,20 y 21	0.55	3
22 y 23	0.65	2
24 y 25	0.74	2

$$n=25$$

$$\sum x = 10.15$$

$$\sum x^2 = 4.71$$

$$\bar{x} = 0.406$$

$$X\sigma n = 0.1540$$

$$X\sigma n - 1 = 0.1572$$

Aplicación del Modelo de Crecimiento en Bivalvos, para Corbula (Pulsidid)

$$D = s \ln (T+1) \dots \dots \dots [1]$$

$$T = e^{-\frac{D}{s}} - 1 \dots \dots \dots [2]$$

$$s = D / \ln (T+1) \dots \dots \dots [3]$$

Tomando en consideración los datos obtenidos a partir del libro clásico de Moore (1969 pág. N694, Fig. E155), donde se indica que para el género Corbula se da una longitud = 1mm y una altura = 0.7mm, así como básicamente del ejemplar adulto único que yo colecté, el cual tiene las siguientes dimensiones:

I Ancho=1.16cm.; II Longitud=2.10cm.; III Altura=1.57cm., se hace la determinación del valor de la s correspondiente para una D_{máx.} de 2.10cm, que se supone alcanzable a una edad relativa de 10 años.

Si D_{máx.} (2.10cm)-longitud máxima corresponde a 10 años

$$\text{Entonces } s = 2.1 / \ln(10+1)$$

$$s = 0.875$$

O bien

Si D_{máx.} (21mm)-longitud máxima corresponde a 10 años

$$\text{Entonces } s = 21 / \ln(10+1)$$

$$s = 8.75$$

$$21 / 8.75$$

$$\text{Comprobación: } T = e^{-1} = 11.02^{-1} = 10$$

A partir de la constante anteriormente obtenida y los datos de longitud (D) y la aplicación de la ecuación [2], se obtienen las siguientes edades relativas;

No. de Ejemplar	Longitud II D.(mm.)	Edad relativa T (años)
1	2.3	0.30
2	2.6	0.35
3	2.6	0.35
4	2.7	0.36
5	2.7	0.36
6	2.8	0.38
7	2.8	0.38
8	2.9	0.39
9	2.9	0.39
10	3.3	0.46
11	3.3	0.46
12	3.4	0.47
13	3.6	0.50
14	3.6	0.50
15	3.7	0.53
16	3.8	0.54
17	4.0	0.58
18	4.3	0.63
19	5.0	0.77
20	5.8*	0.94
21	5.8*	0.94
22	6.1*	1.00
23	6.8	1.18
24	7.0	1.23
25	7.7	1.41

* ejemplares incompletos, dañados o alterados.

El ejemplar adulto con 21.0 mm. de longitud se considera con una edad de 10.0 años.

La anterior corresponde a la tabla de datos de Corbula (Pulsidís), para cada ejemplar de las muestras, tomando longitud II, D(mm) y edad relativa T(años) a partir de una

$s = 8.75$, y la ecuación $T = e^{\frac{D}{s}} - 1$.

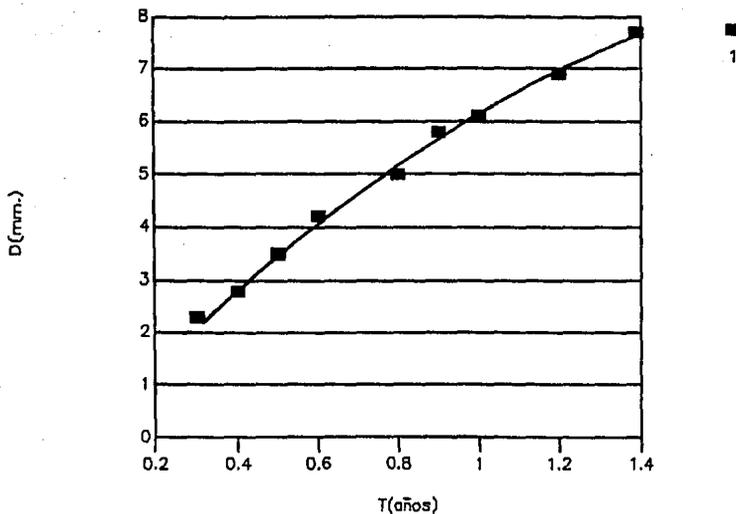
A partir de la tabla anterior se obtiene la siguiente:

A) De las Muestras:

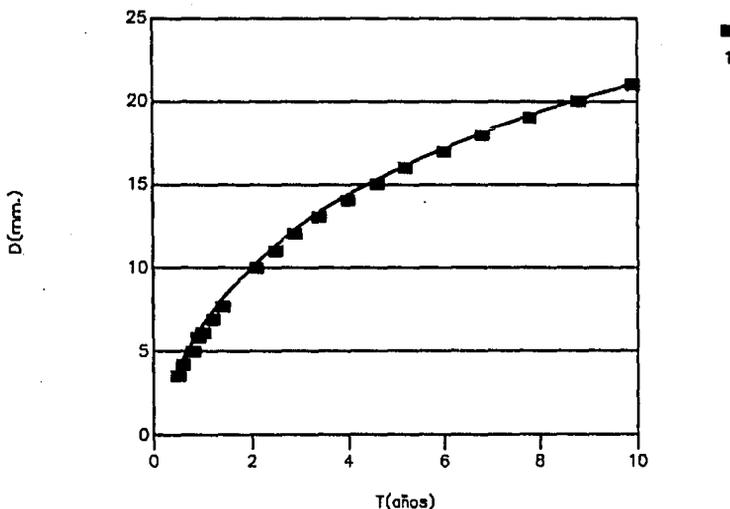
Ejemplares agrupados	Cantidad de ejemplares Frecuencia	D (mm.) Long.= Tamaño promedio	Edad relativa T (años)	Edad relativa redondeada T (años)
# 1	1	2.3	0.30	0.3
# 2,3,4 5,6,7 8,y 9	8	2.8	0.37	0.4
# 10,11 12,13 14,15 y 16	7	3.5	0.49	0.5
# 17 y 18	2	4.2	0.62	0.6
# 19	1	5.0	0.77	0.8
# 20 y 21	2	5.8	0.94	0.9
# 22	1	6.1	1.00	1.0
# 23 y 24	2	6.9	1.20	1.2
# 25	1	7.7	1.41	1.4
B) <u>Teóricas:</u>		10.0	2.13	2.1
		11.0	2.52	2.5
		12.0	2.94	2.9
		13.0	3.42	3.4
		14.0	3.95	4.0
		15.0	4.55	4.6
		16.0	5.22	5.2
		17.0	5.98	6.0
		18.0	6.82	6.8
		19.0	7.77	7.8
		20.0	8.83	8.8
		21.0	10.02	10.0

Tabla de datos agrupados, que muestra la D promedio, edad relativa y edad relativa redondeada, tanto de A) los ejemplares muestreados como de B) los calculados teóricamente, utilizando la ecuación:

$$T = e^{-1} \text{ y } s = 8.75$$



GRAFICA 1. Curva de crecimiento para juvenis de Corbula (Pulsidis), donde Tamaño = Longitud = D en mm. y T = Edad en años, con datos agrupados de las muestras.



GRAFICA 2 Curva de crecimiento para ejemplares juvenis de Corbula (Pulsidis), a partir de datos agrupados y teóricos del Tamaño (D) mm. y Edad (T) Años.

Aplicación en ? Corbula (Pulsidid) del modelo de crecimiento en bivalvos, con datos normalizados (0-1) y con el valor de $s = 1/\ln(1+1) = 1.44$ señalado por Levinton y Bambach (1970).

$$D = s \ln(T+1) \dots \dots \dots [1]$$

$$D/s$$

$$T = e^{-1} \dots \dots \dots [2]$$

$$s = D/\ln(T+1) \dots \dots \dots [3]$$

D = Longitud normalizada 0 - 1

T = Edad normalizada 0 - 1

s = Constante = 1.44

D = Longitud del ejemplar adulto más grande = 2.1cm que equivale a 1 (valor normalizado).

T = Edad del ejemplar adulto más grande = 10 años que equivale a 1 (valor normalizado)

Quiero llamar aquí la atención, con respecto a la duda del valor de s obtenido por Levinton y Bambach (1970) y que señala Gierlowski-Koerdesch (1981) (quien obtuvo un valor promedio de $s = 1.61$ para 36 especies de bivalvos actuales y 52 ambientes). El valor de s, se obtiene como ya se indicó anteriormente de la misma normalización, esto es a partir de considerar que la D máxima es igual a 1 y T máxima es igual a 1, donde resulta al aplicar dicha normalización que $s = D/\ln(T+1) = 1/\ln(1+1) = 1.44$. Así mismo para este valor de 1.44 la curva se forza demasiado hacia el origen según refiere aquella autora, situación que fue observada en la normalización de mis datos, lo cual no es muy pertinente y significa que es más apropiado utilizar los datos no normalizados, según apreciamos en el siguiente análisis.

Si se efectúa una normalización (0-1) de los datos, el valor de la s al considerar la D máxima como 1 y la T máxima como 1, da un valor como ya se señaló anteriormente igual a 1.44. De esta forma la D=Longitud normalizada de 0 a 1; T=Edad normalizada de 0 a 1 y s = constante = 1.44.

Que para el caso de ?Corbula Pulsidid la normalización que resulta es:

D = Longitud del ejemplar adulto más grande = 21.0 mm.
equivale a 1 (valor normalizado).

T = Edad del ejemplar adulto más grande = 10 años
equivale a 1 (valor normalizado).

A partir de ésta normalización (equivalencia), se obtiene la normalización de los demás datos registrados de longitud, de los ejemplares de ?Corbula (Pulsidid), así como las edades relativas normalizadas al aplicar el modelo :

$$D/s$$

$$T = e^{-1} \text{ y la constante } s = 1.44.$$

Esto es que la normalización (equivalencia) es:

Para una $D_{\text{máxima}} = 21\text{mm}$ equivale a 1

$T_{\text{máxima}} = 10$ años equivale a 1

$$s = 1/\ln(1+1) = 1.44$$

Normalización de los datos registrados de longitud (D), para ?Corbula (Pulsidid) y la aplicación del modelo

$$D/s$$

$$T = e^{-1} \text{ en donde la constante } s = 1.44$$

Normalización.

Si $D_{m\acute{a}x} = 2.1\text{cm}$ equivale a D normalizada (D_n) = 1

Entonces:

	D (cm) individual		D normalizada	$T = e^{-1}$
1	0.23	equivale a	0.11	0.79
2	0.26	"	0.12	0.86
3	0.26	"	0.12	0.86
4	0.27	"	0.13	0.94
5	0.27	"	0.13	0.94
6	0.28	"	0.13	0.94
7	0.28	"	0.13	0.94
8	0.29	"	0.14	1.02
9	0.29	"	0.14	1.02
10	0.33	"	0.16	1.17
11	0.33	"	0.16	1.17
12	0.34	"	0.17	1.25
13	0.36	"	0.17	1.25
14	0.36	"	0.17	1.25
15	0.37	"	0.18	1.33
16	0.38	"	0.18	1.33
17	0.40	"	0.19	1.41
18	0.43	"	0.20	1.48
19	0.50	"	0.24	1.81
20	0.58	"	0.28	2.14
21	0.58	"	0.28	2.14
22	0.61	"	0.29	2.23
23	0.68	"	0.32	2.48
24	0.70	"	0.33	2.57
25	0.77	"	0.37	2.92

Tabla de edades relativas con normalización de D , donde 2.1 equivale a 1 (por ejemplo para la muestra # 1, si su

$D = 0.23$ entonces $D_n = 0.11$ y $T = e^{-1} = e^{-0.11/1.44} = 0.79$, pero como T , también está normalizado a 1, entonces T para el ejemplar # 1 = $0.079 \times 10 = 0.79 = 0.8$

1/1.44

Comprobación: $T = e^{-1} = 1.002 \times 10 = 10.0 = 10$ años ya que $D_{m\acute{a}x} = 2.1$ equivale a 1 y $T = 1 \times 10$ (reconversión) = 10 años.

Ahora bien podemos calcular, utilizando la normalización, los valores de T para las Dimensiones normalizadas (D_n) de 1.0cm, 1.1cm, 1.2cm, 1.3cm, 1.4cm, 1.5cm, 1.6cm, 1.7cm, 1.8cm, 1.9cm y 2.0cm., de tal manera que se pueda construir una tabla de datos generales y la gráfica de curva de crecimiento de Corbula (Pulsidia), a partir del valor utilizado de $s = 1.44$, obteniéndose la tabla de la siguiente página.

D teórica (cm)	D teórica (mm)	Dn normalizada	Tn normalizado	T edad relativa
1.0	10	0.47	0.38	3.8
1.1	11	0.52	0.43	4.3
1.2	12	0.57	0.48	4.8
1.3	13	0.61	0.53	5.3
1.4	14	0.66	0.58	5.8
1.5	15	0.71	0.63	6.3
1.6	16	0.76	0.69	6.9
1.7	17	0.80	0.74	7.4
1.8	18	0.85	0.80	8.0
1.9	19	0.90	0.86	8.6
2.0	20	0.95	0.93	9.3

Tabla de datos teóricos de D normalizados y edades relativas T. (ejemplo si D = 1.0 entonces D normalizada =

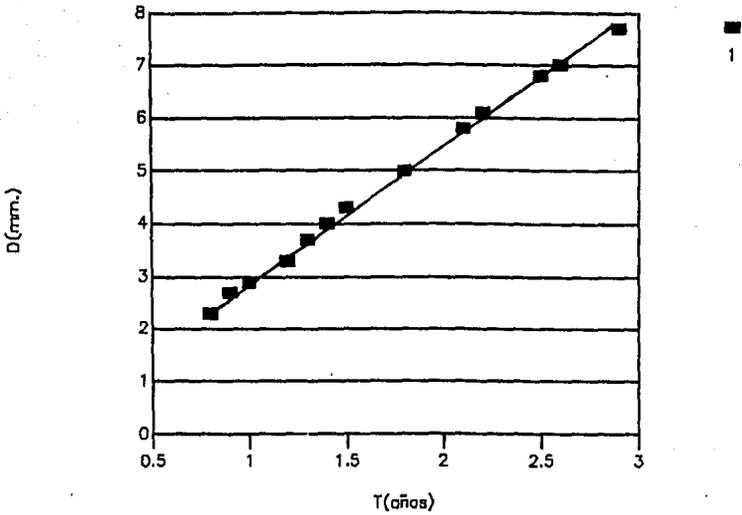
$Dn/1.44$ $0.47/1.44$
 0.47, entonces $Tn = e^{-1} = e^{-0.38}$

T edad relativa = $Tn \times 10 = 0.38 \times 10 = 3.8$

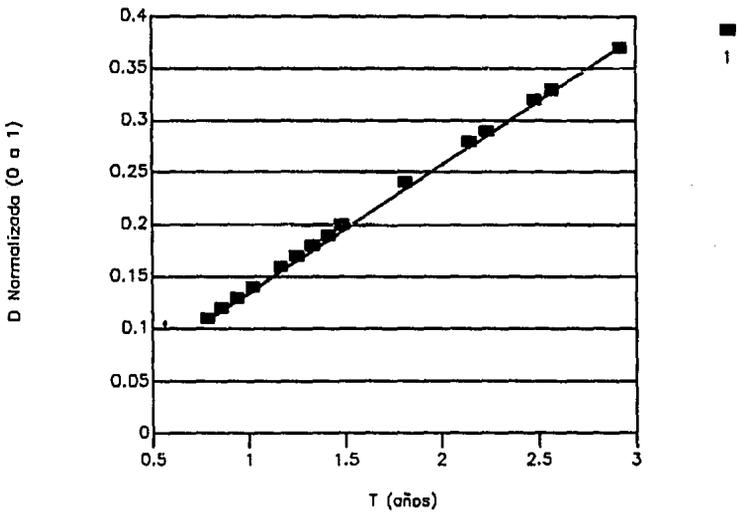
A partir de las dos tablas anteriores obtenemos la siguiente general, en donde se agrupan muestras similares y se señala entre paréntesis el número de ejemplares, para cada D obtenida de los fósiles o si son valores teóricos (*).

D (cm)	D (mm)	T (años)
0.23	2.3(1)	0.8
0.26 y 0.28	2.7(7)	0.9
0.29	2.9(1)	1.0
0.33	3.3(2)	1.2
0.36y 0.38	3.7(5)	1.3
0.40	4.0(1)	1.4
0.43	4.3(1)	1.5
0.50	5.0(1)	1.8
0.58	5.8(2)	2.1
0.61	6.1(1)	2.2
0.68	6.8(1)	2.5
0.70	7.0(1)	2.6
0.77	7.7(1)	2.9
1.0	10(*)	3.8
1.1	11(*)	4
1.3	13(*)	5.3
1.4	14(*)	5.8
1.5	15(*)	6.3
1.6	16(*)	6.9
1.7	17(*)	7.4
1.8	18(*)	8.0
1.9	19(*)	8.6
2.0	20(*)	9.3
2.1	21 adulto	10.0

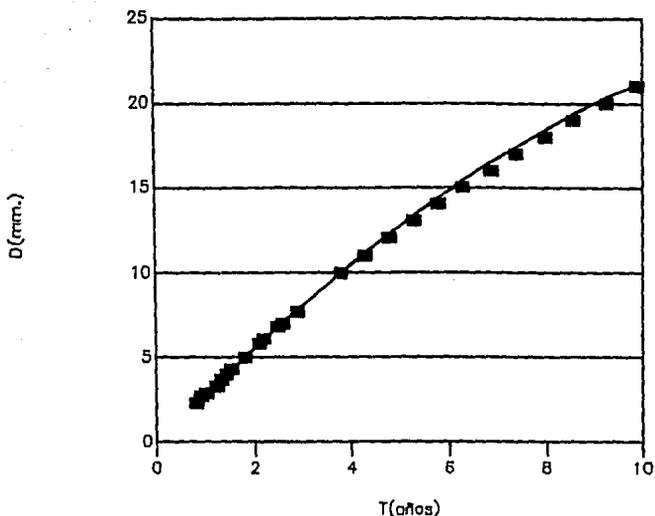
Tabla general de datos para D en cm. y mm. con su edad relativa correspondiente T (años)



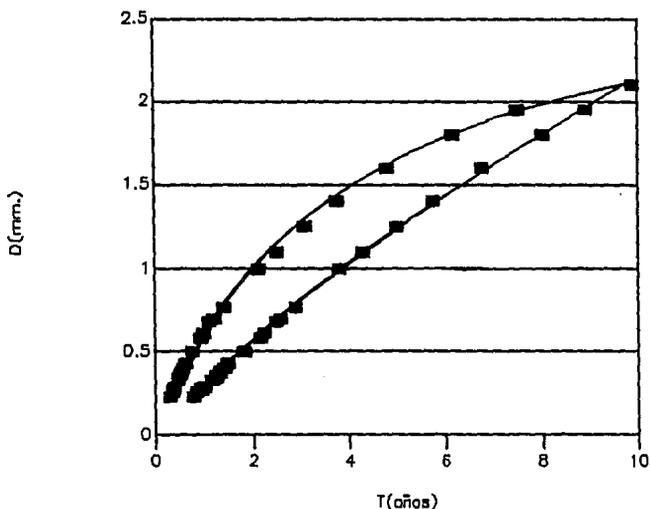
Gráfica 3 Crecimiento para juveniles de Corbula (Pulsidis) con datos normalizados (T[0 a 1], D[0 a 1]) de las muestras, donde $s = 1.44$ 2.1 cms. y 10 años = 1.



GRAFICA 3a Crecimiento de Corbula (Pulsidis), con datos normalizados de D (0 a 1).



Gráfica 4 Curva de crecimiento para *Corbula (Pulsidis)*, a partir de datos agrupados de D (mm.) y teóricos normalizados de T (0 a 1), donde $s=1.44$, $D=2.1$ cms. y $T=10$ años

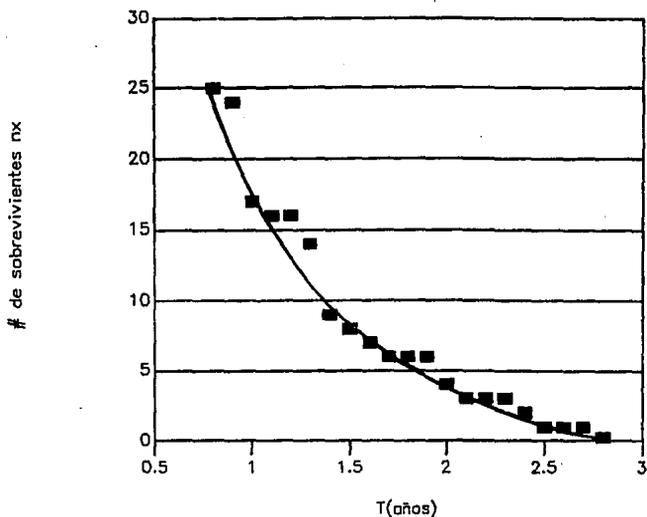


Gráfica 5 Crecimiento en *Corbula (Pulsidis)* [Longitud-Edad relativa], para un valor de $s=0.875$ y $s=1.44$., con datos normalizados

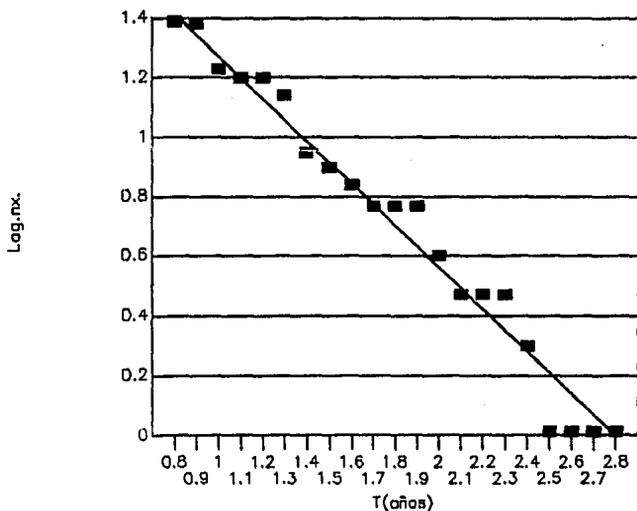
El siguiente cuadro presenta los datos de la edad relativa de los ejemplares de ?Corbula (Pulsidis) presupuestos a partir del modelo de tamaño (longitud)-edad (observación de la edad al momento de morir). A partir del cual se estimarán las funciones de esperanza de vida. Donde se presupone que la población permanece estable con el paso del tiempo y que los índices de mortalidad y natalidad de cada grupo de edad permanecen constantes.

# de individuos muertos	# de sobrevivientes nx	log nx	Edad en años x
1	n0=25	1.39	0.8
7	n1=24	1.38	0.9
1	n2=17	1.23	1.0
0	n3=16	1.20	1.1
2	n4=16	1.20	1.2
5	n5=14	1.14	1.3
1	n6= 9	0.95	1.4
1	n7= 8	0.90	1.5
1	n8= 7	0.84	1.6
0	n9= 6	0.77	1.7
0	n10= 6	0.77	1.8
2	n11= 6	0.77	1.9
1	n12= 4	0.60	2.0
0	n13= 3	0.47	2.1
0	n14= 3	0.47	2.2
1	n15= 3	0.47	2.3
1	n16= 2	0.30	2.4
0	n17= 1	0.00	2.5
0	n18= 1	0.00	2.6
1	n19= 1	0.00	2.7
0	n20= 0	0.00	2.8

Tabla de datos de la edad relativa de los ejemplares de ?Corbula (Pulsidis), presupuestos a partir del modelo de Tamaño (longitud)-Edad (Observación de la edad al momento de morir). A partir de lo cual se estimarán las funciones de esperanza de vida. Donde se presupone que la población permanece estable con el paso del tiempo y que los índices de mortalidad y natalidad de cada grupo de edad permanecen constantes.



GRAFICA 6 Sobrevivencia para juveniles de Corbula (Pulsidis) donde nx= # de sobrevivientes y x= Edad (años).



Gráfica 7. Sobrevivientes de ejemplares juveniles de Corbula (Pulsidis), parecida a la de muchos invertebrados marinos, esto es del tipo III., donde log.nx=Logaritmo del número de sobrevivientes y x=Edad en años.

TABLAS DE ESPERANZA DE VIDA.

(A partir de los datos obtenidos de la aplicación del modelo universal de crecimiento en bivalvos).

Esperanza de vida en juveniles de ?Corbula (Pulsidis)

$$n_{x+1} = n_x - d_x$$

$$\text{ej. } n_3 = n_2 - d_2$$

$$q_x = d_x / n_x$$

$$\text{ej. } q_2 = d_2 / n_2$$

$$l_x = n_x / n_0 = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$$

$$\text{ej. } l_5 = n_5 / n_0$$

x = intervalo de edad en días, meses o años.

n_x = número de sobrevivientes al inicio del intervalo de edad x .

l_x = número de individuos vivos en promedio, durante el intervalo de edad, que va de x hasta $x + 1$, ejemplos:

l_0 = número de individuos vivos en promedio, durante el intervalo de edad que va de 0 hasta 1; $l_0 = \frac{n_0 + n_1}{2}$.

l_1 = número de individuos vivos en promedio, durante el intervalo de edad que va de 1 hasta 2; $l_1 = \frac{n_1 + n_2}{2}$.

y así; $l_2 = \frac{n_2 + n_3}{2}$; $l_3 = \frac{n_3 + n_4}{2}$ etc.

T_x = número de unidades de tiempo individuales dejadas o permitidas en la población, al principio de edad del intervalo x .

$T_x = \sum_{x} \delta l_x$ ej. $T_4 = l_4 + l_5 + l_6 + l_7 + l_8 + l_9 + l_{10} + l_{11}$.

$e_x = T_x / n_x$ = esperanza promedio de vida, para los organismos que están vivos al comienzo del período de edad x .

Considerando lo anterior y utilizando los datos de edades relativas de los ejemplares fósiles de ?Corbula (Pulsidis), así como el que cada ejemplar fósil representa una ontogenia interrumpida, se obtiene la correspondiente tabla que se presenta en la siguiente página.

TABLA DE ESPERANZA DE VIDA PARA EJEMPLARES JUVENILES DE
?Corbula (Pulsidis)

x (edad-años)	nx Sobrevivientes	Lx $Lo = \frac{no+n1}{2}$	Tx	ex (Tx/nx)
x0=0.8	no=25	Lo=24.5	To=159.0	eo=6.36
x1=0.9	n1=24	L1=20.5	T1=134.5	e1=5.60
x2=1.0	n2=17	L2=16.5	T2=114.5	e2=6.73
x3=1.1	n3=16	L3=16.0	T3= 98.0	e3=6.12
x4=1.2	n4=16	L4=15.0	T4= 82.0	e4=5.12
x5=1.3	n5=14	L5=11.5	T5= 67.0	e5=4.78
x6=1.4	n6= 9	L6= 8.5	T6= 55.5	e6=6.16
x7=1.5	n7= 8	L7= 7.5	T7= 47.0	e7=5.87
x8=1.6	n8= 7	L8= 6.5	T8= 39.5	e8=5.64
x9=1.7	n9= 6	L9= 6.0	T9= 33.0	e9=5.50
x10=1.8	n10= 6	L10= 6.0	T10= 27.0	e10=4.50
x11=1.9	n11= 6	L11= 5.0	T11= 21.0	e11=3.50
x12=2.0	n12= 4	L12= 3.5	T12= 16.0	e12=4.00
x13=2.1	n13= 3	L13= 3.0	T13= 12.5	e13=4.16
x14=2.2	n14= 3	L14= 3.0	T14= 9.5	e14=3.16
x15=2.3	n15= 3	L15= 2.5	T15= 6.5	e15=2.16
x16=2.4	n16= 2	L16= 1.5	T16= 4.0	e16=2.00
x17=2.5	n17= 1	L17= 1.0	T17= 2.5	e17=2.50
x18=2.6	n18= 1	L18= 1.0	T18= 1.5	e18=1.50
x19=2.7	n19= 1	L19= 0.5	T19= 0.5	e19=0.50
x20=2.8	n20= 0	L20= 0.0	T20= 0.0	e20=0.00

Ejemplo: $L2 = \frac{n2+n3}{2} = \frac{17+16}{2} = 16.5$

Ejemplo: $T14 = L14+L15+L16+L17+L18+L19+L20 = 9.5$

Ejemplo: $e5 = T5/n5 = 67.0/14 = 4.78$

Cuadro de esperanza de vida, en juveniles de ?Corbula (Pulsidís), en base a Krebs (1985 p.165-168)

x	nx	lx	dx	qx	ex
x0= 0.8	no=25	lo =1.00(100%)	do =1	qo =0.04	eo= 6.36
x1= 0.9	n1=24	l1 =0.96(96%)	d1 =7	q1 =0.29	e1= 5.60
x2= 1.0	n2=17	l2 =0.68(68%)	d2 =1	q2 =0.05	e2= 6.13
x3= 1.1	n3=16	l3 =0.64(64%)	d3 =0	q3 =0.00	e3= 6.12
x4= 1.2	n4=16	l4 =0.64(64%)	d4 =2	q4 =0.12	e4= 5.12
x5= 1.3	n5=14	l5 =0.56(56%)	d5 =5	q5 =0.35	e5= 4.78
x6= 1.4	n6= 9	l6 =0.36(36%)	d6 =1	q6 =0.11	e6= 6.16
x7= 1.5	n7= 8	l7 =0.32(32%)	d7 =1	q7 =0.12	e7= 5.87
x8= 1.6	n8= 7	l8 =0.28(28%)	d8 =1	q8 =0.14	e8= 5.64
x9= 1.7	n9= 6	l9 =0.24(24%)	d9 =0	q9 =0.00	e9= 5.50
x10=1.8	n10=6	l10=0.24(24%)	d10=0	q10=0.00	e10=4.50
x11=1.9	n11=6	l11=0.24(24%)	d11=2	q11=0.33	e11=3.50
x12=2.0	n12=4	l12=0.16(16%)	d12=1	q12=0.25	e12=4.00
x13=2.1	n13=3	l13=0.12(12%)	d13=0	q13=0.00	e13=4.16
x14=2.2	n14=3	l14=0.12(12%)	d14=0	q14=0.00	e14=3.16
x15=2.3	n15=3	l15=0.12(12%)	d15=1	q15=0.33	e15=2.16
x16=2.4	n16=2	l16=0.08(8%)	d16=1	q16=0.50	e16=2.00
x17=2.5	n17=1	l17=0.04(4%)	d17=0	q17=0.00	e17=2.50
x18=2.6	n18=1	l18=0.04(4%)	d18=0	q18=0.00	e18=1.50
x19=2.7	n19=1	l19=0.04(4%)	d19=1	q19=1.00	e19=0.50
x20=2.8	n20=0	l20=0.00(0%)	d20=0	q20=0.00	e20=0.00

x = Intervalo de edad; edad en años

nx = Número de sobrevivientes al inicio del intervalo de edad x, o número de individuos observados vivos cada año.

lx = Proporción de organismos que sobrevivieron al inicio del intervalo x o edad x, $ex = nx/no$.

dx = Número de individuos que mueren durante el intervalo de x a x+1.

qx = Índice de mortalidad durante el intervalo de x a x+1, $qx = dx/nx$

ex = Esperanza promedio de vida para los organismos que están vivos al comienzo del período de edad x, o esperanza media de vida adicional, para los individuos vivos al inicio del período x,

$ex = Tx/nx$

DATOS REGISTRADOS PARA Astarte subcostata (D'Orbigny)
(19 Ejemplares)

* Incompletos, dañados o alterados.



# de Ejemplar	Ancho (cm.)	Largo (cm.)	Altura (cm.)
1	0.21	0.34	0.30
2	0.21	0.37	0.31
3	0.20	0.38	0.30
4	0.24	0.39	0.35
5	0.21	0.40	0.26
6	0.17	0.41	0.30
7	0.22	0.41	0.31
8	0.22	0.41	0.33
9	0.19*	0.43	0.32
10	0.16*	0.44	0.32
11	0.25	0.45	0.37
12	0.22	0.47	0.34
13	0.26	0.47	0.38
14	0.14	0.48	0.38
15	0.19	0.48	0.36
16	0.23	0.49	0.34
17	0.28	0.51	0.38
18	0.22*	0.54	0.32
19	0.22*	0.66*	0.51

n=19

$\sum x = 4.03$

$\sum x = 8.53$

$\sum x = 6.48$

$\sum x^2 = 0.874$

$\sum x^2 = 3.924$

$\sum x^2 = 2.259$

$\bar{X} = 0.21$

$\bar{X} = 0.45$

$\bar{X} = 0.34$

$X\sigma n = 0.032$

$X\sigma n = 0.07$

$X\sigma n = 0.050$

$X\sigma n-1 = 0.033$

$X\sigma n-1 = 0.07$

$X\sigma n-1 = 0.052$

Con datos agrupados para el largo se obtiene la tabla:

Nos. de Ejemplares	Largo (cm.)	Total de Ejemplares
1	0.34	1
2	0.37	1
3	0.38	1
4	0.39	1
5	0.40	1
6,7 y 8	0.41	3
9	0.43	1
10	0.44	1
11	0.45	1
12 y 13	0.47	2
14 y 15	0.48	2
16	0.49	1
17	0.51	1
18	0.54	1
19	0.66	1

Tomando como base los datos de los adultos reportados por Alencáster (1956) para Astarte subcostata, que son para la anchura (correspondiente a longitud) de 8.5 mm., altura 7.5 mm. y biconvexidad (correspondiente al espesor o ancho) de 4.0 mm. Y acorde con los datos registrados en el presente trabajo que son para la longitud (mm.) de 3.4, 3.7, 3.8, 3.9, 4.0, 4.1 (3), 4.3, 4.4, 4.5, 4.7 (2), 4,8 (2), 4.9, 5.1, 5.4, 6.6, resulta lo siguiente a partir de la aplicación del modelo de crecimiento:

Si la longitud del adulto $D=8.5$ mm., corresponde a una edad relativa de 10 años, el valor de la constante para esta especie acorde con la ecuación $s=D/\ln(T+1)$ será:

$$s=8.5/\ln(10+1)=8.5/2.398=3.544$$

Comprobación: T o edad correspondiente a 8.5 mm. será

$$\text{igual a: } e^{8.5/3.544} - 1 = 11.00 - 1 = 10.00$$

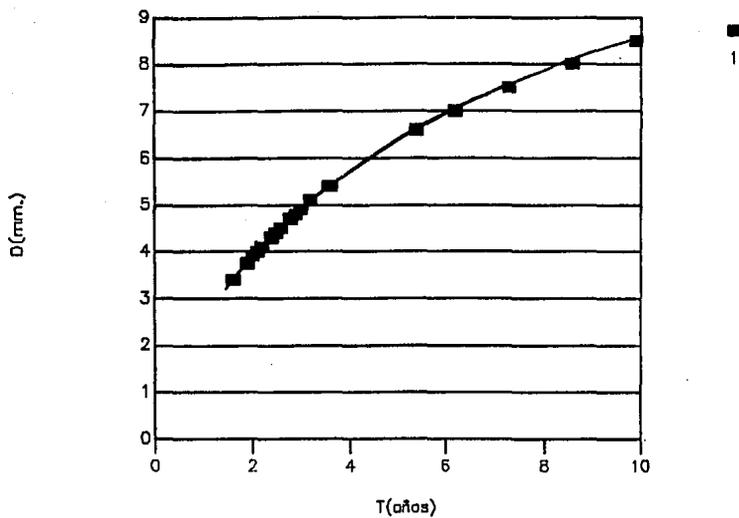
De esta manera las edades relativas correspondientes a cada longitud señalada de los ejemplares juveniles y en base a la ecuación número [2] del modelo resulta el cuadro siguiente:

Números de Ejemplares	Longitud D(mm.)	Edad relativa T (años)
1	3.4	1.61=1.6
2	3.7	1.84=1.8
3	3.8	1.92=1.9
4	3.9	2.00=2.0
5	4.0	2.09=2.1
6,7 y 8	4.1 (3)	2.18=2.2 (3)
9	4.3	2.36=2.4
10	4.4	2.46=2.5
11	4.5	2.55=2.6
12 y 13	4.7 (2)	2.76=2.8 (2)
14 y 15	4.8 (2)	2.87=2.9 (2)
16	4.9	2.98=3.0
17	5.1	3.21=3.2
18	5.4	3.59=3.6
19	6.6	5.43=5.4

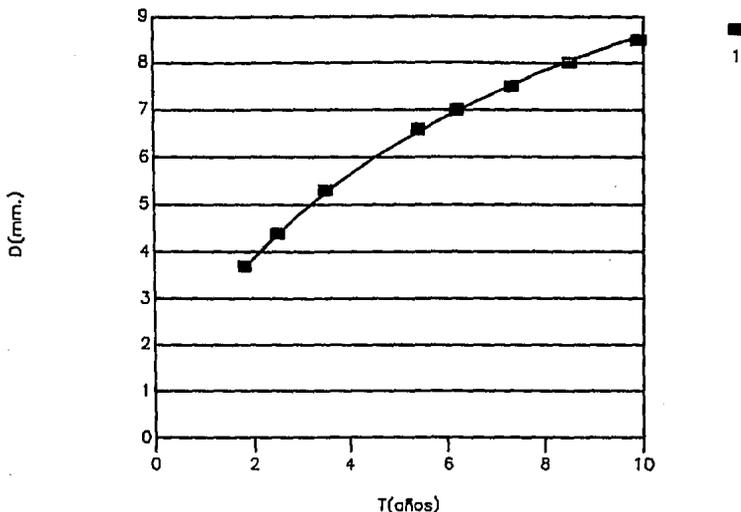
A partir de lo anterior se obtiene la siguiente tabla con datos agrupados considerando nuevamente la ecuación para calcular T, con una $s = 3.544$.

A) De las muestras:

Números de ejemplares	Longitud D(mm.)	Edad relativa T (años)
1,2,3 y 4	3.7 (4)	1.8 (4)
5,6,7,8,9,10 11,12, 13,14.15 y 16	4.5 (12)	2.5 (12)
17 y 18	5.3 (2)	3.5 (2)
19	6.6 (1)	5.4 (1)
B) <u>Teóricas:</u>	7.0	6.2
	7.5	7.3
	8.0	8.5
	8.5	10.0



GRAFICA 8 Curva de crecimiento (Longitud-Edad relativa para datos ordenados de las muestras de juveniles y teóricos en Astarte subcostata.

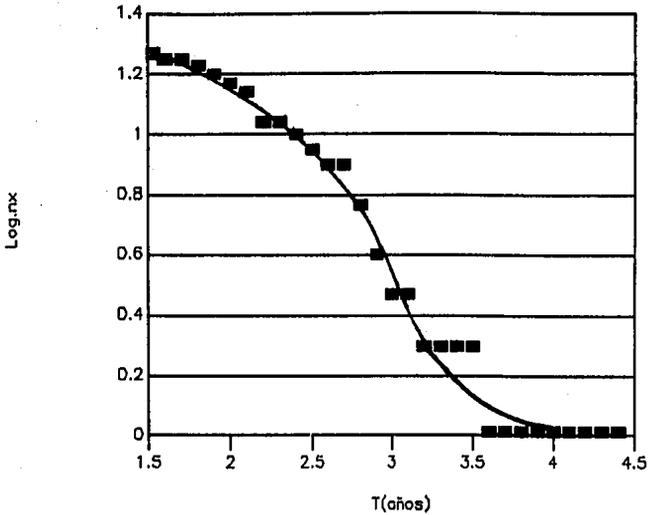


Gráfica 9. Curva de crecimiento (Longitud-Edad relativa) con datos agrupados y teóricos de Astarte subcostata.
 TABLAS DE ESPERANZA DE VIDA PARA EJEMPLARES JUVENILES DE Astarte subcostata

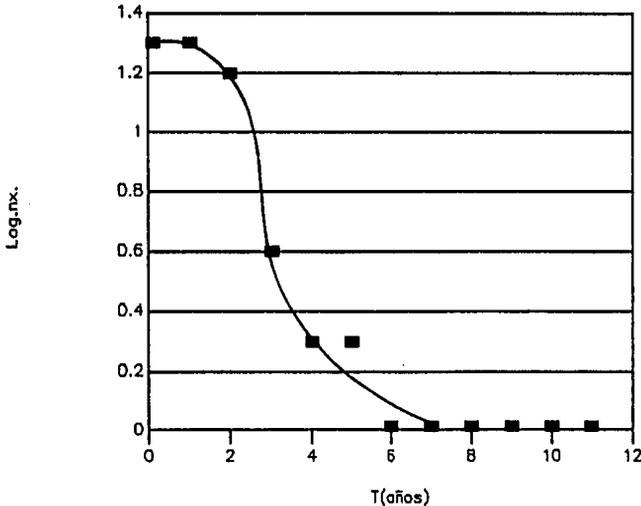
A partir de los datos de la edad relativa de los ejemplares juveniles de A. subcostata, obtenidos de la aplicación del modelo de Levinton y Bambach (op. cit.), se estiman las funciones de esperanza de vida, en donde se presupone que la población permanece estable con el paso del tiempo y que los índices de mortalidad y natalidad de cada grupo de edad permanece constantes. Entonces la tabla que se obtiene, se presenta en la página siguiente.

# de muertos	Edad relativa T (años)	# de sobrevivientes nx	log.nx
0	1.5	no=19	1.27
1	1.6	n1=18	1.25
0	1.7	n2=18	1.25
1	1.8	n3=17	1.23
1	1.9	n4=16	1.20
1	2.0	n5=15	1.17
1	2.1	n6=14	1.14
3	2.2	n7=11	1.04
0	2.3	n8=11	1.04
1	2.4	n9=10	1.00
1	2.5	n10=9	0.95
1	2.6	n11=8	0.90
0	2.7	n12=8	0.90
2	2.8	n13=6	0.77
2	2.9	n14=4	0.60
1	3.0	n15=3	0.47
0	3.1	n16=3	0.47
1	3.2	n17=2	0.30
0	3.3	n18=2	0.30
0	3.4	n19=2	0.30
0	3.5	n20=2	0.30
1	3.6	n21=1	0.00
0	3.7	n22=1	0.00
0	3.8	n23=1	0.00
0	3.9	n24=1	0.00
0	4.0	n25=1	0.00
0	4.1	n26=1	0.00
0	4.2	n27=1	0.00
0	4.3	n28=1	0.00
0	4.4	n29=1	0.00
0	4.5	n30=1	0.00
0	4.6	n31=1	0.00
0	4.7	n32=1	0.00
0	4.8	n33=1	0.00
0	4.9	n34=1	0.00
0	5.0	n35=1	0.00
0	5.1	n36=1	0.00
0	5.2	n37=1	0.00
0	5.3	n38=1	0.00
0	5.4	n39=1	0.00
1	5.5	n40=0	0.00

Tabla de esperanza de vida para ejemplares juveniles de Astarte subcostata.



GRAFICA 10a Sobrevivientes de *Astarte subcostata* (Log nx-Edad años). Se esperaba claramente una de tipo III.



Gráfica 10b. Curva de supervivencia en escala logarítmica para *A. subcostata*. La cual al parecer corresponde a la de muchos invertebrados marinos, de tipo III, si se consideran datos redondeados (arreglados) de las muestras.

Considerando lo anterior y utilizando los datos de edades relativas de los ejemplares fósiles de Astarte subcostata, así como el que cada ejemplar fósil representa una ontogenia interrumpida, se obtiene:

x (edad-años)	nx Sobrevivientes	Lx $L_0 = \frac{n_0 + n_1}{2}$	Tx	ex (Tx/nx)
x0= 1.5	n0=19	L0=18.5	To=208.5	eo=10.97
x1= 1.6	n1=18	L1=18.0	T1=190	e1=10.55
x2= 1.7	n2=18	L2=17.5	T2=172	e2= 9.55
x3= 1.8	n3=17	L3=16.5	T3=154.5	e3= 9.08
x4= 1.9	n4=16	L4=15.5	T4=138.0	e4= 8.62
x5= 2.0	n5=15	L5=14.5	T5=122.5	e5= 8.16
x6= 2.1	n6=14	L6=12.5	T6=108.0	e6= 7.71
x7= 2.2	n7=11	L7=11.0	T7= 95.5	e7= 8.68
x8= 2.3	n8=11	L8=10.5	T8= 84.5	e8= 7.68
x9= 2.4	n9=10	L9= 9.5	T9= 74 0	e9= 7.40
x10= 2.5	n10= 9	L10= 8.5	T10= 64.5	e10= 7.16
x11= 2.6	n11= 8	L11= 8.0	T11= 56.0	e11= 7.00
x12= 2.7	n12= 8	L12= 7.0	T12= 47.0	e12= 5.87
x13= 2.8	n13= 6	L13= 5.0	T13= 40.0	e13= 6.66
x14= 2.9	n14= 4	L14= 3.5	T14= 35.0	e14= 8.65
x15= 3.0	n15= 3	L15= 3.0	T15= 31.5	e15=10.50
x16= 3.1	n16= 3	L16= 2.5	T16= 28.5	e16= 9.50
x17= 3.2	n17= 2	L17= 2.0	T17= 26.0	e17=13.00
x18= 3.3	n18= 2	L18= 2.0	T18= 24.0	e18=12.00
x19= 3.4	n19= 2	L19= 2.0	T19= 22.0	e19=11.00
x20= 3.5	n20= 2	L20= 1.5	T20= 20.0	e20=10.00
x21= 3.6	n21= 1	L21= 1.0	T21= 18.5	e21=18.50
x22= 3.7	n22= 2	L22= 1.0	T22= 17.5	e22=17.50
x23= 3.8	n23= 1	L23= 1.0	T23= 16.5	e23=16.50
x24= 3.9	n24= 1	L24= 1.0	T24= 15.5	e24=15.50
x25= 4.0	n25= 1	L25= 1.0	T25= 14.5	e25=14.50
x26= 4.1	n26= 1	L26= 1.0	T26= 13.5	e26=13.50
x27= 4.2	n27= 1	L27= 1.0	T27= 12.5	e27=12.50
x28= 4.3	n28= 1	L28= 1.0	T28= 11.5	e28=11.50
x29= 4.4	n29= 1	L29= 1.0	T29= 10.5	e29=10.50
x30= 4.5	n30= 1	L30= 1.0	T30= 9.5	e30= 9.50
x31= 4.6	n31= 1	L31= 1.0	T31= 8.5	e31= 8.50
x32= 4.7	n32= 1	L32= 1.0	T32= 7.5	e32= 7.50
x33= 4.8	n33= 1	L33= 1.0	T33= 6.5	e33= 6.50
x34= 4.9	n34= 1	L34= 1.0	T34= 5.5	e34= 5.50
x35= 5.0	n35= 1	L35= 1.0	T35= 4.5	e35= 4.50
x36= 5.1	n36= 1	L36= 1.0	T36= 3.5	e36= 3.50
x37= 5.2	n37= 1	L37= 1.0	T37= 2.5	e37= 2.50
x38= 5.3	n38= 1	L38= 1.0	T38= 1.5	e38= 1.50
x39= 5.4	n39= 1	L39= 0.5	T39= 0.5	e39= 0.50
x40= 5.5	n40= 0	L40= 0.0	T40= 0.0	e40= 0.00

Cuadro de esperanza de vida, en juveniles de Astarte subcostata, en base a Krebs (1985 p.165-168)

x	nx	lx	dx	qx	ex
x0=1.5	no=19	lo= 1.00	do=0	qo=0.00	eo=10.97
x1=1.6	n1=18	l1= 0.94	d1=1	q1=0.05	e1=10.55
x2=1.7	n2=18	l2= 0.94	d2=0	q2=0.11	e2= 9.55
x3=1.8	n3=17	l3= 0.89	d3=1	q3=0.05	e3= 9.08
x4=1.9	n4=16	l4= 0.84	d4=1	q4=0.06	e4= 8.62
x5=2.0	n5=15	l5= 0.78	d5=1	q5=0.06	e5= 8.16
x6=2.1	n6=14	l6= 0.73	d6=1	q6=0.07	e6= 7.71
x7=2.2	n7=11	l7= 0.57	d7=3	q7=0.27	e7= 8.68
x8=2.3	n8=11	l8= 0.57	d8=0	q8=0.00	e8= 7.68
x9=2.4	n9=10	l9= 0.52	d9=1	q9=0.10	e9= 7.40
x10=2.5	n10= 9	l10= 0.47	d10=1	q10=0.11	e10= 7.16
x11=2.6	n11= 8	l11= 0.42	d11=1	q11=0.12	e11= 7.00
x12=2.7	n12= 8	l12= 0.42	d12=0	q12=0.00	e12= 5.87
x13=2.8	n13= 6	l13= 0.31	d13=2	q13=0.33	e13= 6.66
x14=2.9	n14= 4	l14= 0.21	d14=2	q14=0.50	e14= 8.75
x15=3.0	n15= 3	l15= 0.15	d15=1	q15=0.33	e15=10.50
x16=3.1	n16= 3	l16= 0.15	d16=0	q16=0.00	e16= 9.50
x17=3.2	n17= 2	l17= 0.10	d17=1	q17=0.50	e17=13.00
x18=3.3	n18= 2	l18= 0.10	d18=0	q18=0.00	e18=12.00
x19=3.4	n19= 2	l19= 0.10	d19=0	q19=0.00	e19=11.00
x20=3.5	n20= 2	l20= 0.10	d20=0	q20=0.00	e20=10.00
x21=3.6	n21= 1	l21= 0.05	d21=1	q21=1.00	e21=18.50
x22=3.7	n22= 1	l22= 0.05	d22=0	q22=0.00	e22=17.50
x23=3.8	n23= 1	l23= 0.05	d23=0	q23=0.00	e23=16.50
x24=3.9	n24= 1	l24= 0.05	d24=0	q24=0.00	e24=15.50
x25=4.0	n25= 1	l25= 0.05	d25=0	q24=0.00	e25=14.50
x26=4.1	n26= 1	l26= 0.05	d26=0	q26=0.00	e26=13.50
x27=4.2	n27= 1	l27= 0.05	d27=0	q27=0.00	e27=12.50
x28=4.3	n28= 1	l28= 0.05	d28=0	q28=0.00	e28=11.50
x29=4.4	n29= 1	l29= 0.05	d29=0	q29=0.00	e29=10.50
x30=4.5	n30= 1	l30= 0.05	d30=0	q30=0.00	e30= 9.50
x31=4.6	n31= 1	l31= 0.05	d31=0	q31=0.00	e31= 8.50
x32=4.7	n32= 1	l32= 0.05	d32=0	q32=0.00	e32= 7.50
x33=4.8	n33= 1	l33= 0.05	d33=0	q33=0.00	e33= 6.50
x34=4.9	n34= 1	l34= 0.05	d34=0	q34=0.00	e34= 5.50
x35=5.0	n35= 1	l35= 0.05	d35=0	q35=0.00	e35= 4.50
x36=5.1	n36= 1	l36= 0.05	d36=0	q36=0.00	e36= 3.50
x37=5.2	n37= 1	l37= 0.05	d37=0	q37=0.00	e37= 2.50
x38=5.3	n38= 1	l38= 0.05	d38=0	q38=0.00	e38= 1.50
x39=5.4	n39= 1	l39= 0.05	d39=1	q39=1.00	e39= 0.50
x40=5.5	n40= 0	l40= 0.00	d40=0	q40=0.00	e40= 0.00

DATOS REGISTRADOS PARA Cardium cf. cottaldinum (D'orbigny)
(2 ejemplares)

# de Ejemplar	Ancho (cm.)	Largo (cm.)	Altura (cm.)
1	0.23	0.41	0.41
2	0.15	0.29	0.23

Según Alencáster (1956) el ejemplar promedio mide:
 Altura 54.0 mm. = Altura
 Anchura 50.0 mm. = Longitud
 Biconvexidad 44.0 mm. = Espesor= Ancho

Aplicación del modelo de crecimiento en bivalvos

$$D = s \ln (T+1) \dots \dots \dots [1]$$

$$D/s$$

$$T = e^{-1} \dots \dots \dots [2]$$

$$s = D/\ln (T+1) \dots \dots \dots [3]$$

Si tomamos la longitud máxima del ejemplar promedio en cm., $L=D=5.0$ cm. que equivalen a 10 años o sea:

$$\text{Si } 5.0 \text{ cm.} = 10 \text{ años, entonces } s = 5/\ln 11 = 2.085$$

$$5/2.085$$

Comprobación: Para $D=5.0$ cm., $T = e^{-1} = 11-1 = 10$ años.

Ahora bien, si tomamos la longitud máxima del ejemplar promedio en mm., $L=D=50.00$ mm. que equivalen a 10 años o sea:

$$\text{Si } 50.0 \text{ mm.} = 10 \text{ años}$$

$$\text{entonces } s = 50.0/\ln 11 = 20.85$$

$$50/20.85$$

Comprobación: Para $D=50.0$ mm., $T = e^{-1} = 11-1 = 10$ años.

De esta manera, con los datos del Largo en los dos ejemplares encontrados, y el valor de $s = 20.85$, se obtienen los siguientes valores de edad relativa:

Para el ejemplar con una $D=0.29$ cm. = 2.9 mm.:

$$2.9/20.85$$

$$T = e^{-1} = 1.149 - 1 = 0.15 \text{ años}$$

Para el ejemplar con una $D=0.41$ cm. = 4.1 mm.:

$$4.1/20.85$$

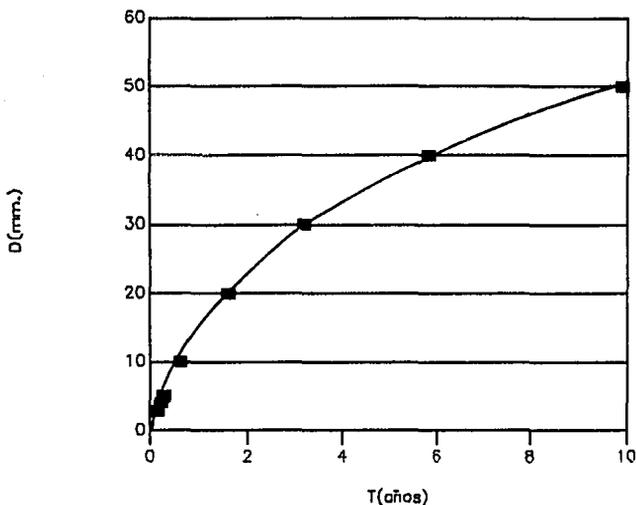
$$T = e^{-1} = 1.22 - 1 = 0.22 \text{ años}$$

Si aplicamos el modelo en D teóricas obtenemos, los siguientes valores de T :

D teórica(mm.)	Edad relativa(T, años)
5 mm.	$5/20.85$ $T = e^{-1} - 1 = 0.27$ años
10 mm.	$10/20.85$ $T = e^{-1} - 1 = 0.62$ años
20 mm.	$20/20.85$ $T = e^{-1} - 1 = 1.61$ años
30 mm.	$30/20.85$ $T = e^{-1} - 1 = 3.22$ años
40 mm.	$40/20.85$ $T = e^{-1} - 1 = 5.81$ años

Con todos los datos anteriores es posible construir la siguiente tabla, con la cual a su vez se obtiene la gráfica de crecimiento presentada posteriormente.

D (mm.)	T(años)
2.9	0.15
4.1	0.22
5	0.27
10	0.62
20	1.61
30	3.22
40	5.81
50	10.00



GRAFICA 11 Curva de crecimiento (D=Long[mm.]-T=Edad relativa [años]), para Cardium cottaldinum.

DATOS REGISTRADOS PARA Isoognomon lamberti
(1 ejemplar)



# de Ejemplar	Ancho (cm.)	Largo (cm.)	Alto (cm.)
1	indeterminado	0.37	0.55

* I Ancho (cm.) II Largo (cm.) III Altura (cm.)

1. indeterminado 0.55 0.37
Alencáster (1956) indica que el ejemplar más grande presenta:

Altura: 135.0mm. = Altura
Anchura: 83.0mm. = Longitud
Convexidad: 35.0mm de una valva = Espesor.

20 ejemplares varían en forma y tamaño en la proporción de las valvas.

Aplicación del modelo de crecimiento en bivalvos para Isoognomon lamberti

Valor de $s = D / \ln (T+1)$

Si $D_{\text{máxima}}$ (Longitud) = 83.0mm., equivale a 10 años
entonces $s = 83.0 / \ln 11 = 34.61$

Para $D = 0.37\text{cm} = 3.7\text{mm}$
 $3.7 / 34.61$

$T = e^{-1} = 0.11$ años

Si $D_{\text{máxima}}$ (Longitud) = 83.0mm., equivale a 10 años
y $s = 34.61$

para $D = 0.55\text{cm.} = 5.5\text{mm.}$
 $5.5 / 34.61$

entonces $T = e^{-1} = 0.17$ años.

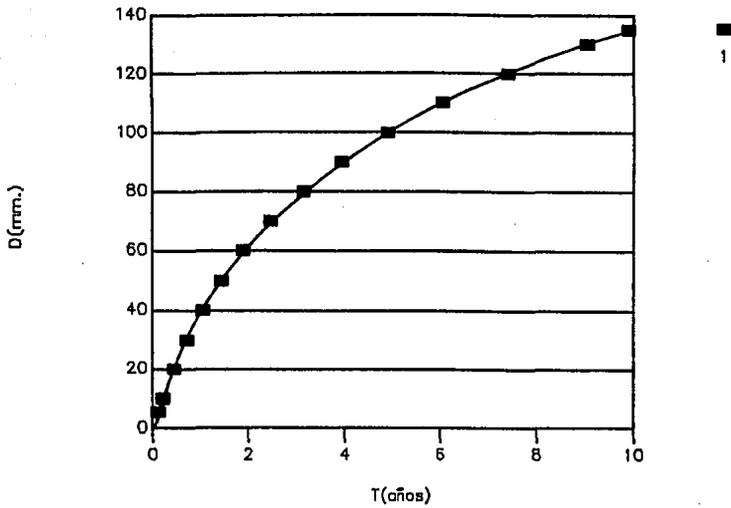
Tomando en consideración D (máx.) Altura = 135.0mm del ejemplar más grande, entonces:

$D = 135.0\text{mm}$ equivale a $T = 10$ años

y $s = 135.0 / \ln (10+1) = 56.29$

Asimismo los valores para D y T resultantes son:

D (mm.)	T (años)
5.5	0.10
10	0.19
20	0.43
30	0.70
40	1.04
50	1.43
60	1.90
70	2.47
80	3.14
90	3.95
100	4.91
110	6.06
120	7.43
130	9.07
135	10.00



GRAFICA 12 Curva de Crecimiento [D(mm.)-T(años)] de Isognomon lamberti.

DATOS REGISTRADOS PARA Neithea (Neitheops) atava (Roemer)
(2 ejemplares)

# de Ejemplar	Ancho (cm.)	Largo (cm.)	Alto (cm.)
1	0.43 (valva der.)	*0.91	1.37
2	0.33 (valva izq.)	0.54	0.92

* Incompleto, dañado o alterado.

Según Alencáster (1956), el ejemplar más grande:

Altura = 100.0mm. = 10.0cm.

Anchura = 85.0mm. = 8.5cm.

Convexidad = 43.0mm. = 4.3cm

y el ejemplar promedio:

Altura = 67.0mm. = 6.7cm. equivalente a Altura

Anchura = 60.0mm. = 6.0cm. equivalente a Longitud

Convexidad = 30.0mm. = 3.0cm. equivalente a Espesor-Ancho

Aplicación del modelo de crecimiento en bivalvos para
Neithea (Neitheops) atava

Para una longitud de 8.5cm equivalente a 10 años:

$$s = 8.5 / \ln(10+1) = 3.544$$

Si consideramos longitud de 85.0mm. equivalente a 10 años:

$$s = 85.0 / \ln(10 + 1) = 35.44$$

Por lo tanto la edad (T) para 6.0cm. es:

$$D / s = 6.0 / 3.544$$

$$T = e^{-1} = e^{-4.4} = 0.012 \text{ años.}$$

Asimismo edad (T) para 0.91cm. es:

$$D / s = .91 / 3.544$$

$$T = e^{-1} = e^{-0.29} = 0.75 \text{ años.}$$

También edad (T) para 0.54cm. es:

$$.54 / 3.544$$

$$T = e^{-1} = 0.16 \text{ años.}$$

Por último si longitud, 6.0cm. equivale a 10 años,

$$\text{entonces } s = 6.0 / \ln(10 + 1) = 2.502$$

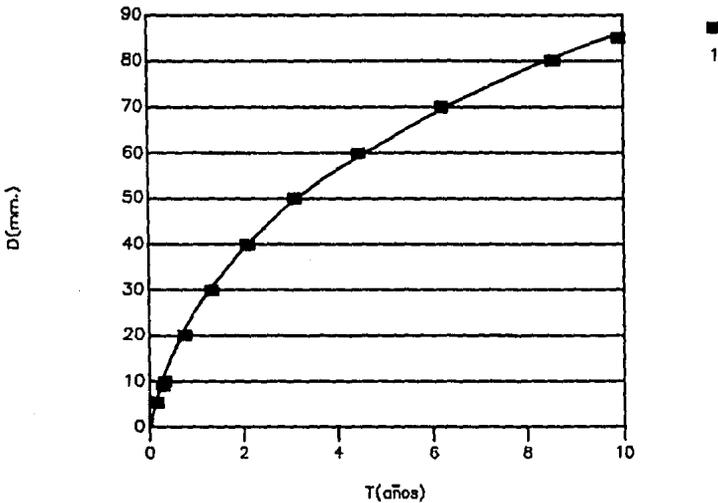
Por lo que edad (T) para 0.91cm. sería = 0.44 años y

edad para 0.54 sería = 0.24 años.

Lo anterior nos indica que el resultado de edad relativa, es equivalente, si tomamos como longitud ya sea 8.5cm. o 6.0cm., a pesar de que en el primer caso el valor de $s = 3.544$ y en el segundo el valor de $s = 2.502$, por lo que ocuparemos como valor máximo el de 8.5cm., y el valor correspondiente a $s = 3.544$, en la obtención de los datos de edad relativa de los ejemplares fósiles así como los planteados teóricamente. De tal manera que se pueda construir la tabla de datos, y la correspondiente gráfica de curva de crecimiento, mostradas en la siguiente página.

D (cm.)	T (años)
0.54	0.16
0.91	0.29
1.0	0.33
2.0	0.76
3.0	1.33
4.0	2.09
5.0	3.10
6.0	4.44
7.0	6.21
8.0	8.56
8.5	10.00

Tabla de datos obtenidos para Neithea (Neitheops) atava



GRAFICA 13 Curva de crecimiento calculada de Neithea (Neitheops) atava

DATOS REGISTRADOS PARA Sphaera corrugata

Espesor=biconvexidad

# de Ejemplar	Ancho (cm.)	Largo (cm.)	Altura (cm.)
1	0.24	0.58	0.46
2	*0.16	*0.27	*0.21

* Incompleto, dañado o alterado.

Los datos para esta especie según Alencáster (1956) son:
 Altura = 46.0mm. = 4.6cm.
 Anchura = Longitud = 51.0mm. = 5.1cm.

Aplicación del modelo de crecimiento en bivalvos, para Sphaera corrugata

En este caso ocupare como unidad los milímetros (mm.), para evidenciar que el resultado es igual, que si ocupara como unidad los centímetros (cm.), con lo cual resultaría de la aplicación del modelo una $s = 2.127$.

Si $D = 51.0\text{mm.}$ corresponden a 10 años

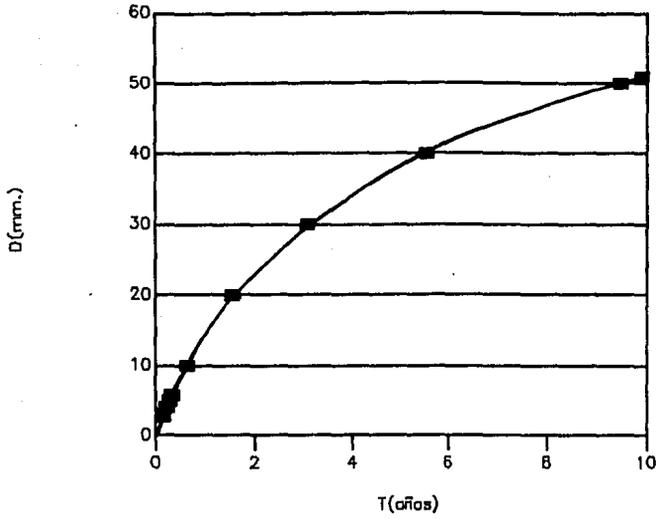
$$\text{Entonces } s = 51.0 \ln (10+1) = 21.27$$

$$\text{Para } D = 5.8\text{mm.}, \text{ entonces } T = e^{5.8 / 21.27} - 1 = 0.31 \text{ años}$$

$$\text{Para } D = 2.7\text{mm.}, \text{ entonces } T = e^{2.7 / 21.7} - 1 = 0.14 \text{ años}$$

Asimismo con los datos anteriores en milímetros, un valor de $s = 21.27$ y los planteados teóricamente resulta la siguiente tabla:

D (mm.)	T (años)
2.7	0.14
3.0	0.15
4.0	0.20
5.0	0.26
5.8	0.31
10.0	0.60
20.0	1.56
30.0	3.09
40.0	5.55
50.0	9.49
51.0	10.00



GRAFICA 14. Curva de crecimiento de Sphaera corrugata

DATOS CONTEMPLADOS PARA Pterotrigonía plicatocostata
(Fragmentos)

De esta especie se localizaron solamente fragmentos por lo que utilizaremos los datos de Alencáster (1956) y a su vez proyectaremos una tabla de longitudes teóricas (Dmm.) y sus correspondientes valores de edad relativa T (años).

Datos según Alencáster del ejemplar promedio:

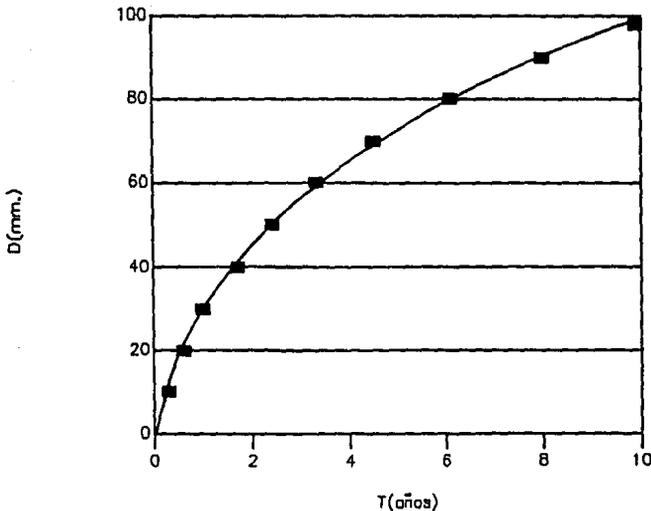
69.5mm. = Altura

98.0mm. = Anchura equivalente a Longitud

59.0mm. = Biconvexidad equivalente al Ancho

Si la longitud del ejemplar promedio (98.0mm.) corresponde a una edad relativa de 10 años, el valor de la constante s , acorde con la ecuación $s = D / \ln(T+1)$ será igual a 40.86 o bien si utilizamos como unidad los centímetros el valor de la constante s será igual a 4.086. Asimismo una inferencia de edades relativas a partir de tamaños supuestos será:

D (mm.)	T (años)
10	0.3
20	0.6
30	1.0
40	1.7
50	2.4
60	3.3
70	4.5
80	6.1
90	8.0
98	10.0



GRAFICA 15 Curva de crecimiento (teórica-supuesta) para Pterotrigonía plicatocostata. (Longitud-Edad relativa)

DATOS REGISTRADOS PARA Ostréidos
(Muestra de 18 ejemplares)

De alrededor de 200 ejemplares, se tomaron los 18 mejor conservados para efectuar las mediciones, y que se presentan a continuación. Por lo tanto en este grupo no se elaboraron tablas o gráficas de sobrevivencia, por considerar que era demasiado forzado el intento.

# de Ejemplares	Largo (cm.)	Altura (cm.)	Ancho
1	0.47	0.35	Indeterminado
2	0.50	0.31	"
3	0.53	0.29	"
4	0.56	0.35	"
5	0.56	0.34	"
6	0.59	0.38	"
7	0.59	0.44	"
8	0.61	0.50	"
9	0.62	0.40	"
10	0.63	0.35	"
11	0.70	0.43	"
12	0.73	0.30	"
13	0.75	0.40	"
14	0.75	0.40	"
15	0.75	0.52	"
16	0.90	0.46	"
17	0.94	0.32	"
18	0.94	0.32	"

N = 18	$\sum x = 12.12$	$\sum x = 6.86$
	$\sum x^2 = 8.51$	$\sum x^2 = 2.69$
	$\bar{X} = 0.67$	$\bar{X} = 0.38$
	$X\sigma_n = 0.14$	$X\sigma_n = 0.066$
	$X\sigma_{n-1} = 0.14$	$X\sigma_{n-1} = 0.067$

Con datos agrupados resulta la siguiente tabla:

Ejemplares	Largo (cm.)	# de Ejemplares
1	0.47	(1)
2,3,4,5,6 y 7	0.55	(6)
8,9 y 10	0.62	(3)
11,12,13,14 y 15	0.74	(5)
16,17 y 18	0.93	(3)

Los siguientes datos de Ostréidos son retomados a partir de Alencáster (1956), de tal manera que nos permita hacer una estimación de las tres especies contempladas y así obtener la constante s que se aplicará en el modelo de crecimiento en bivalvos, para los ejemplares utilizados (18):

Ostrea alicula (Hamlin)

	Valva izq.	Valva der.	Promedio
Altura = Altura	58.0mm.	42.0mm.	50.0mm.*
Anchura = Longitud	34.0mm.	28.0mm.	31.0mm.
Convexidad = Espesor	24.0mm.	3.0mm.	13.5mm.

Altura = Altura = 23.0mm.*
 Anchura = Longitud = 19.0mm.
 Convexidad = Espesor = 12.5mm.

Exogyra tuberculifera (Kock y Dunker)

Altura = Altura = 36.0mm.*
 Anchura = Longitud = 17.0mm.
 Convexidad = Espesor = 18.5mm.

Por lo que 50.0mm.* + 23.* 0mm. + 36.0mm.* = 109.0mm.
 Y $109.0 / 3 = 36.3\text{mm.}$ correspondiente al promedio de las tres especies consideradas.

APLICACION DEL MODELO DE CRECIMIENTO EN BIVALVOS (PARA OSTREIDOS)

Obtención de la constante s a partir de las 3 especies:

Si 36.3mm. corresponde a 10 años entonces:
 $s = 36.3\text{mm.} / \ln(10+1) = 36.3\text{mm.} / 2.39789$
 $s = 15.13$

Y con los datos de los ejemplares fósiles, así como de datos teóricos y de la constante anterior (15.13) obtenemos:

A) De las Muestras:

# de Ejemplar	Tamaño D(mm.)	Edad T(años)	Tamaño D(mm.) Datos agrupados	Edad T(años) Datos agrupados
1	4.7	0.37	4.7 (1)	0.36 (1)
2	5.0	0.39		
3	5.3	0.42		
4	5.6	0.45	5.5 (6)	0.44 (6)
5	5.6	0.45		
6	5.9	0.48		
7	5.9	0.48		
8	6.1	0.50		
9	6.2	0.51	6.2 (3)	0.51 (3)
10	6.3	0.52		
11	7.0	0.59		
12	7.3	0.62		
13	7.5	0.64	7.4 (5)	0.63 (5)
14	7.5	0.64		
15	7.5	0.64		
16	9.0	0.81		
17	9.4	0.86	9.3 (3)	0.85 (3)
18	9.4	0.86		

B) Teóricos:

D (mm.)	T (años)
10	0.94
20	2.75
30	6.26
36	9.79
36.3	10.01

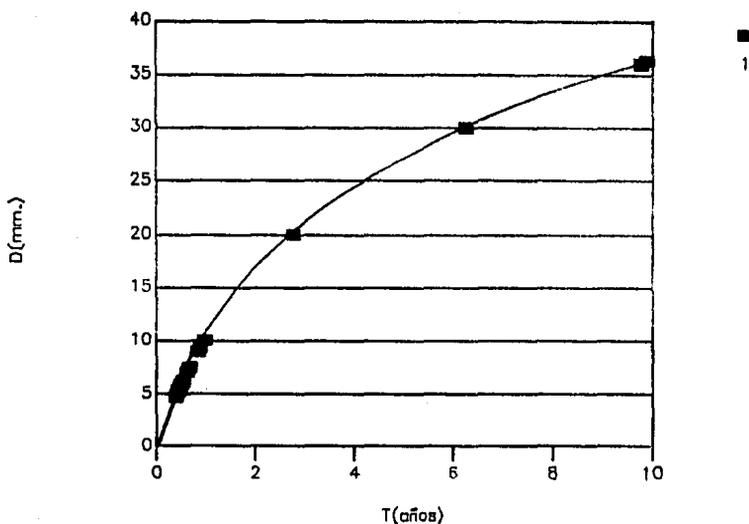
Finalmente con datos agrupados y teóricos resulta la siguiente tabla general:

A) De las Muestras:

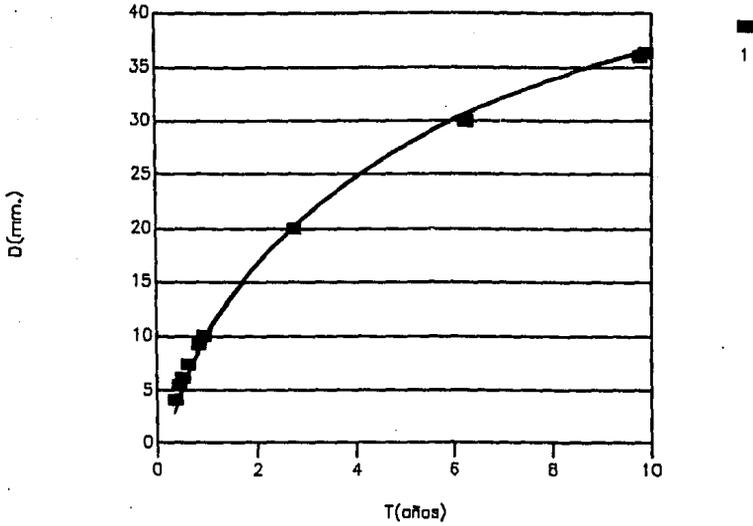
# de Ejemplares	Total de Ejemplares	D (cm.)	T (años)
1	1	0.47	0.36
2,3,4,5,6 y 7	6	0.55	0.44
8,9 y 10	3	0.62	0.51
11,12,13,14 y 15	5	0.74	0.63
16,17 y 18	3	0.93	0.85

B) Teóricos:

10	0.94
20	2.75
30	6.26
36	9.79
36.3	10.01



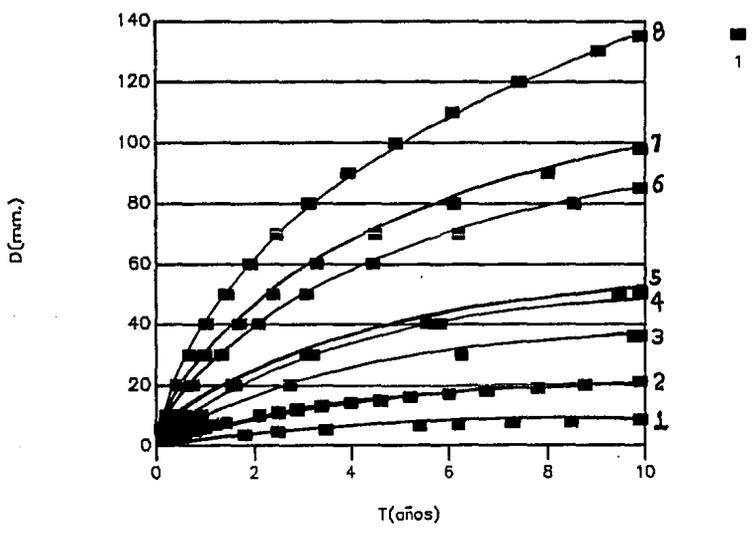
GRAFICA 16 Curva de crecimiento (D[mm.] - T [edad relativa-años] de Ostréidos en general.



Gráfica 17 Curva de crecimiento (D[mm.]-T[edad relativa-años]) de Ostréidos en general con datos agrupados.

Taxón	# de muestras registradas	Dimensión máxima utilizada de c/taxón (mm.)	Edad relativa tomada como máxima (años)	Valor de $s = D / \ln(T+1)$
1. <u>Astarte subcostata</u>	19	8.5	10	3.544
2. <u>Corbula (Pulsidis)</u>	25	21.0	10	8.75
3. <u>Ostréidos</u>	18 (200)	36.3	10	15.13
4. <u>Cardium cottaldinum</u>	2	54.0	10	20.85
5. <u>Sphaera corrugata</u>	2	51.0	10	21.27
6. <u>Neithea (Neitheops) atava</u>	2	85.0	10	35.44
7. <u>Pterotrigonia plicatocostata</u>	0	98.0	10	40.86
8. <u>Isognomon lamberti</u>	1	135.0	10	56.29

Cuadro sinóptico sintético, donde se indica el taxón, # de muestras registradas, dimensión máxima utilizada para obtener el valor de s, edad relativa máxima, y el valor de s obtenido de la aplicación del modelo de crecimiento en bivalvos de Levinton y Bambach (1970). $D = s \ln(T + 1)$.



GRAFICA 18 Curvas de crecimiento de los Pelecípodos observados y registrados en este trabajo.

Modo de vida de los bivalvos fósiles (una predicción)

Atendiendo a las características morfológicas de la concha de los bivalvos estudiados, podríamos intentar una predicción de su modo de vida, ambiente o situación ecológica, de tal forma que se puede tener una idea inicial de su ecología. De acuerdo con los datos considerados, la predicción para cada especie es la siguiente:

1. Astarte subcostata

Al ser inequilateral, equivalva, si presenta la charnela con dientes atrofiados o ausentes, y si es anisomiaria o isomiaria, así como por su forma y tamaño, se puede suponer que vivía enterrada (no. 1 del esquema), infaunal.

2. ¿Corbula (Pulsidid)

Al ser inequilateral, inequivalva, y así como el ser de forma variable, vivía en forma sedentaria (fija mediante el biso). (Scott 1975), epibentos.

3. Neithea (Neitheops) atava

Si es inequivalva, ligeramente inequilateral con dos dientes pequeños y si fue de forma variable, vivía en forma sedentaria (fija mediante el biso), de acuerdo a lo planteado por Scott (1975) y Moore (1957, p. N 72,73), epibentos.

4. Ostrea alicula

Si es inequilateral, inequivalva, con dientes atrofiados ausentes, e impresión profunda del músculo aductor reniforme, en la mitad inferior del lados posterior (monomiaria), se interpreta viviendo en forma sedentaria cementada, en el epibentos inmóvil fijo-sésil.

5. Isoqnomon lamberti

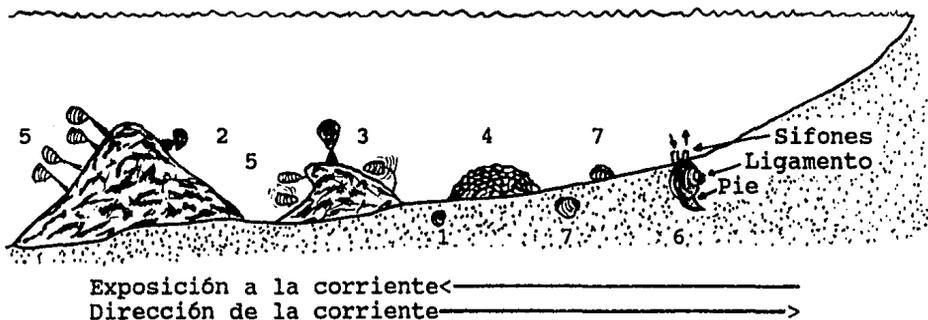
Si es inequilateral, equivalva, monomiaria, sin dientes, con un canal bisal profundo y estrecho en el margen antero-posterior del interior de la concha y si presentaba una impresión profunda del músculo aductor, larga y ancha, cercana y paralela al margen posterior. Entonces acorde con la clasificación que presenta Scott (1965), se ubica dentro de los organismos de Charnela sin dientes, de forma variable y monomiario, correspondiente a formas sedentarias (fijas mediante el biso), viviendo en la zona sublitoral en los bancos de arena continentales (márgenes continentales), en una posición fija en función de la dirección de la corriente, ya sea en forma de racimos gregarios, expuesta en el sustrato o bien en grietas y hoquedades. Epibentónica

6. Cardium cf. cottaldinum

Al ser equivalva, ligeramente inequilateral (ovoide, inflada), dimiaria o isomiaria. entonces vivía enterrada casi en la superficie del sustrato, se alimentaba filtrando durante la marea alta. estuvo presente en la zona sublitoral, en el endobentos, por lo que corresponde a la endofauna.

7. Sphaera corrugata (Chavan, según D'Orbigny & Woods)

Al ser subovoide, casi esférica, equivalva, casi equilateral, muy inflada, posiblemente con dientes (1) con un músculo ovalado o reniforme, tal vez fue epifaunal-endofaunal superficial.



ESQUEMA GENERAL DEL MODO DE VIDA DE LOS BIVALVOS

- | | |
|--|--|
| 1. <u>Astarte subcostata</u>
(D'Orbigny) | Endobentónica |
| 2. <u>Corbula (Pulsidis)</u>
(Chavan) | Epibentónica fija
mediante el biso |
| 3. <u>Neithea (Neitheops) atava</u>
(Roemer) | Epibentónica. fija
mediante el biso
o movimiento a
'saltos' |
| 4. <u>Ostreas</u> | Epibentónicas, fuer-
temente fijadas |
| 5. <u>Isognomon lamberti</u>
(Müllerried) | Epibentónica. Fija
por el biso o de
libre nado |
| 6. <u>Cardium cf. cottaldinum</u>
(D'Orgigny) | Endobentónica. Si
epibentónica movi-
miento a "saltos" |
| 7. <u>Sphaera corrugata</u>
(Sowerby) | Endobentónica muy
superficial y
Epibentónica |

V.3. Gasterópodos

En las muestras revisadas, fue posible encontrar los siguientes taxa:

- 1) Turritela minuta → Paraglauconia (Diglauconia) cingulata (Mennessier); 13 ejemplares,
- 2) Cerithium suturosus → Gymnentone (Craginia) suturosa (Mennessier); 3 ejemplares
- 3) Pyrasus cf. scaleriformis; 4 ejemplares.
- 4) Uchauxia sp. A; 20 ejemplares,
- 5) Uchauxia sp. B; 4 ejemplares,
- 6) Pyrasus maldonadoi; 15 ejemplares
- 7) Natica cf. sueurii; 3 ejemplares,
- 8) "Cassioppe" müllerriedi n.sp. (Mennessier); 4 ejemplares,
- 9) Tylostoma aguilerai; 6 ejemplares,
- 10) Trachynerita (Müllerried); 3 ejemplares,
- 11) Nododelphinula galeotti; 2 ejemplares,
- 12) Lunatia praegrandis; 1 ejemplar,
- 13) gran cantidad de nerinéidos (1154 muestras), de los cuales más de la mitad están completos, pero no fue posible efectuar una identificación, ni de género ni de especie, por no encontrarse rasgos distintivos en las secciones pulidas.

Es importante mencionar que Mennessier (1984) reclasificó a los cassiópidos en general, de los cuales se encuentran los siguientes de la Formación San Juan Raya-Zapotitlán: Turritela minuta asignándole el nombre de Paraglauconia (Diglauconia) cingulata, a Cerithium bustamantti, asignándole el nombre de Paraglauconia (Diglauconia) bustamantti; a Cassioppe suturosa le asignó el nombre de Paraglauconia (Paraglauconia) aguilerai nov. sp., a Cerithium suturosus como Gymnentone (Craginia) suturosa, a Cassioppe mullerriedi le asignó el de "Cassioppe" mullerriedi, n.sp. el cual consideró que no es cassiópido y difícil de determinar, finalmente a Craginia floresi le asignó el nombre de Mesoglauconia (Triqlauconia) floresi.

De todos los anteriores cassiópidos, se detectó en las muestras a; Paraglauconia (Diglauconia) cingulata, Gymnentone (Craginia) suturosa, y a "Cassioppe" mullerriedi.

DATOS DE Paraglauconia (Diglauconia) cingulata
(13 ejemplares)

DATOS DIRECTOS DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Nv	Le (cm.)	Alc (cm.)	Ale (cm.)
1	13°	0.40	0.14	8	0.28	0.40	0.30
2	21°	0.50	0.20	8	0.26	0.49	0.30
3	23°	0.58	0.23	8	0.38	0.54	0.36
4	23°	0.60	0.24	9	0.38	0.62	0.40
5	22°	0.58	0.22	8	0.40	0.59	0.43
6	22°	0.59	0.22	7	0.37	0.60	0.44
7	24°	*	0.25	7*	*	*	*
8	23°	0.70	0.27	8	0.47	0.71	0.50
9	24°	0.73	0.28	10	0.58	0.77	0.61
10	23°	*	0.33	*	*	*	*
11	24°	0.76	0.40	+10	0.44	0.77	0.52
12	20-25° (pupoides)						
	23°	0.96	0.38	+10	0.68	0.96	0.75
13	27°	*	0.40	*	*	*	*

n=13

n=10

n=13

n=10

 $\sum x = 292$ $\sum x = 6.4$ $\sum x = 3.56$ $\sum x = 6.45$ $\sum x^2 = 6680$ $\sum x^2 = 4.31$ $\sum x^2 = 1.05$ $\sum x^2 = 4.395$ $\bar{X} = 22.4$ $\bar{X} = 0.64$ $\bar{X} = 0.27$ $\bar{X} = 0.645$ $X\sigma n = 3.0$ $X\sigma n = 0.14$ $X\sigma n = 0.078$ $X\sigma n = 0.153$ $X\sigma n-1 = 3.1$ $X\sigma n-1 = 0.15$ $X\sigma n-1 = 0.081$ $X\sigma n-1 = 0.161$

* incompletos, dañados o alterados

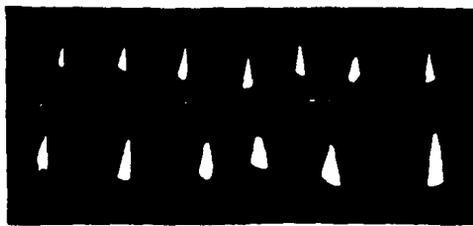
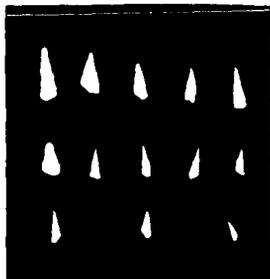


Imagen del contacto fotográfico.

DATOS DE CONTACTO FOTOGRAFICO DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp 2A	Loc (cm.) b	Anc (cm.) 2a	Alc (cm.) c
1	20°	0.41	0.14	0.39
2	26°	0.45	0.19	0.48
3	26°	0.56	0.25	0.58
4	26°	0.52	0.23	0.58
5	21°	0.62	0.21	0.60
6	27°	*	0.26	*
7	22°	0.56*	0.21	0.56
8	26°	0.67	0.28	0.70
9	20°	0.74	0.26	0.73
10	25°	0.65	0.29	0.66
11	27°	*	0.40	*
12	32°	0.75	0.40	0.77
13	17°	0.93	0.36	0.96

n=13

n=11

n=13

n=11

 $\sum x = 315$ $\sum x = 6.86$ $\sum x = 3.48$ $\sum x = 7.01$ $\sum x^2 = 7825$ $\sum x^2 = 4.49$ $\sum x^2 = 1.006$ $\sum x^2 = 4.70$ $\bar{X} = 24.23$ $\bar{X} = 0.62$ $\bar{X} = 0.267$ $\bar{X} = 0.637$ $X\sigma n = 3.84$ $X\sigma n = 0.14$ $X\sigma n = 0.076$ $X\sigma n = 0.146$ $X\sigma n - 1 = 4.00$ $X\sigma n - 1 = 0.148$ $X\sigma n - 1 = 0.079$ $X\sigma n - 1 = 0.153$

CUADROS ARREGLADOS A PARTIR DE DATOS DIRECTOS y Nv:

Nv	Anc (cm.) 2a	Alc (cm.) c	Ale (cm.)	Anp 2A	Loc (cm.) b	Le (cm.)
7	0.22	0.60	0.44	22°	0.59	0.28
7	0.25	*	*	24°	*	*
8	0.20	0.49	0.30	21°	0.50	0.26
8	0.14 (i)	0.40	0.30	13° (i)	0.40	0.28
8	0.23	0.54	0.36	23°	0.58	0.38
8	0.22	0.59	0.43	22°	0.58	0.40
8	0.27	0.71	0.50	23°	0.70	0.47
9	0.24	0.62	0.40	23°	0.60	0.38
10	0.28	0.77	0.61	24°	0.73	0.58
7	0.23	0.60	0.44	23°	0.59	0.28
8	0.21	0.54	0.37	20°	0.55	0.36
9	0.24	0.62	0.40	23°	0.60	0.38
10	0.28	0.77	0.61	24°	0.73	0.58

Con la intención de demostrar que es posible obtener algunos parámetros de la concha a partir de otros, mediante procedimientos trigonométricos, se considera al triángulo rectángulo y los datos de Anc como lado 2a., Loc como el lado b, Alc como el lado c y Anp correspondiente al doble del ángulo de un triángulo rectángulo.

Así mismo la obtención de Alc (lado c) y Loc (lado b) trigonométricamente y considerando un triángulo rectángulo así como Anp (ángulo) y Anc (lado c), del ejemplar con 7 vueltas será:

$$\frac{1}{2} \text{ Anp} = \text{ángulo A} = 11.5^\circ$$

$$a = \frac{1}{2} \text{ Anc} = \frac{1}{2} 23 = 11.5$$

$$c = \text{Alc} \quad c = 0.60$$

$$b = \text{Loc} \quad b = 0.59$$

$$c = b / \cos.A = 0.59 / \cos.11.5 = 0.5999 = 0.60$$

$$b = c \cos.A = 0.60 \cos.11.5 = 0.590$$

$$b = \text{Loc} = 0.59$$

$$c = \text{Alc} = 0.599 = 0.60$$

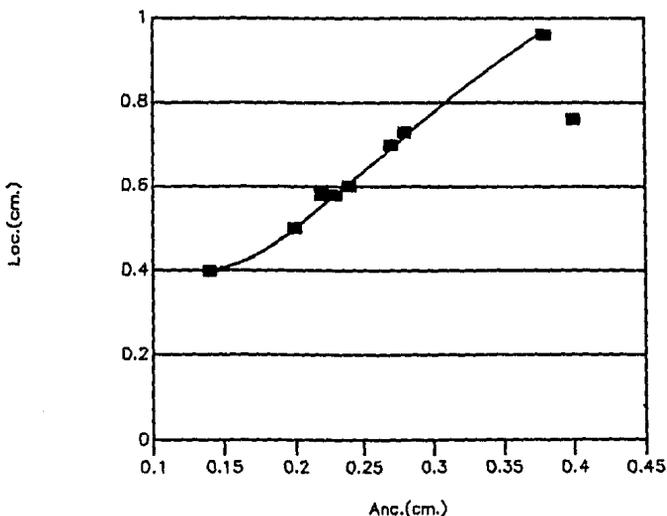
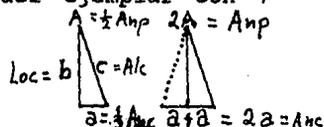
Por lo tanto para Anp=23° y Anc=23 ; Alc=0.60 y Loc=0.69

A = $\frac{1}{2}$ Anp; Anc = 2a; A = $\frac{1}{2}$ Anp, c = Alc; b = Loc

Se puede obtener así mismo Anp, teniendo el valor de Loc (b)

$$\cos.A = b/c = 0.59/0.60 = 0.983; \cos^{-1} A = 11.63^\circ = A$$

$$\text{Por lo tanto } 2A = \text{Anp} = 11.63^\circ \times 2 = 23.2^\circ = 23^\circ$$



Gráfica 19. Longitud total de la concha (Loc.)-ancho máximo de la concha (Anc.) en Paraglauconia (Diglauconia) cingulata

Tomando en consideración algunos de los parámetros de los cuadros anteriores y con la pretensión de apreciar la relación superficie-volumen, consideraremos las fórmulas correspondientes al Area Lateral (AL) y Total (AT), así como la del Volumen (V) del Cono circular recto en donde la generatriz (g) corresponderá al valor de Alc; la altura (h) corresponderá al valor de Loc y el radio (r) corresponderá al valor de $\frac{1}{2}$ Anc.

$$\begin{aligned} \text{Estas fórmulas son: } AL &= \frac{1}{2} * 2 \pi r g \\ AL &= \pi r g \\ AT &= \pi r g + \pi r^2 \\ AT &= \pi r (g + r) \\ V &= \frac{1}{3} \pi r^2 h \end{aligned}$$

Nv	Alc (g)	Anc/2 (r)	Loc (h)	AL $\pi r g$	AT $\pi r (g+r)$	V $\frac{1}{3} \pi r^2 h$	AT/V	V/AT
7	0.60	0.115	0.59	0.217	0.2583	0.00624	41.39	0.0242
8	0.54	0.105	0.55	0.178	0.2128	0.00635	33.51	0.0298
9	0.62	0.12	0.60	0.233	0.2789	0.00948	29.42	0.0339
10	0.77	0.14	0.73	0.338	0.4002	0.01498	26.72	0.0374

En este caso, que corresponde a Paraglauconia (Diglauconia) cingulata, sí se aprecia que la proporción AT/V va disminuyendo. Lo cual corresponde a lo esperado, esto es que conforme es mayor el volumen, la superficie es menor.

DATOS DE Gymnentone (Craginia) suturosa
(3 ejemplares)

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Nv	Le (cm.)	Alc (cm.)	Ale (cm.)
1	22°	0.47*	0.28	7	0.28	0.48	0.33
2	32°	*	0.32	4*	*	*	*
3	32°	0.77	0.41	6	0.58	0.75	0.65

n=3	n=3
$\sum x = 86$	$\sum x = 1.01$
$\sum x^2 = 2532$	$\sum x^2 = 0.348$
$\bar{X} = 28.66$	$\bar{X} = 0.336$
$X\sigma n = 4.71$	$X\sigma n = 0.054$
$X\sigma n - 1 = 5.77$	$X\sigma n - 1 = 0.066$

DATOS DE CONTACTO FOTOGRAFICO DE LOS EJEMPLARES

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Alc (cm.)
	a	b	a	c
1	17°	0.47*	0.25	0.48
2	32°	*	0.33	*
3	34°	0.76	0.44	0.75

n=3	n=3
$\sum x = 83$	$\sum x = 1.0$
$\sum x^2 = 2469$	$\sum x^2 = 0.365$
$\bar{X} = 27.66^\circ$	$\bar{X} = 0.34$
$X\sigma n = 7.58$	$X\sigma n = 0.077$
$X\sigma n - 1 = 9.29$	$X\sigma n - 1 = 0.095$



Imagen del contacto fotografico

Respecto a esta especie, al efectuar un promedio de sus valores de Anp, Loc y Alc resulta:

Anp 2A	Loc(cm.) b	Anc(cm.) a	Alc(cm.) c
29°	0.62	0.34	0.62
28°	0.62	0.34	0.62

Con el fin de obtener trigonómicamente el valor de Alc, que equivale en un triángulo rectángulo al lado c, se utiliza el valor de Anp, que equivale al doble del ángulo A y a Loc, que equivale al lado b, se encuentra:

$$\text{Angulo A} = \frac{1}{2} \text{Anp} = \frac{1}{2} 29 = 14.5^\circ$$

$$\text{Loc}(b) = 0.62$$

$$\text{Entonces } c = \text{Alc} = b/\cos.A = 0.62/\cos. 14.5^\circ = 0.64$$

Con lo anterior se pone en evidencia, la posibilidad de obtener a partir de ciertos parámetros de la concha, otros que interesen, así como lo correcto de ellos, ya que se esperaba que el valor de Alc en los datos directos fuese mayor que el de Loc, lo cual no ocurre en el ejemplar # 3.

Obtención de la relación área total/volumen

Nv	Alc (g)	Anc/2 (r)	Loc (h)	AL $\pi r g$	AT $\pi r (g+r)$	V $1/3\pi r^2 h$	AT/V	V/AT
7	0.48	0.14	0.47	0.2111	0.2727	0.00964	28.28	0.0353
6	0.75	0.205	0.77	0.4830	0.6150	0.03388	18.15	0.0550

En este caso también se aprecia una disminución de la relación AT/B, o sea que a mayor volumen, menor superficie, a pesar de que el lado Alc(g) sea menor en el ejemplar con Nv=6.

DATOS DE Pyrasus cf. scalariformis
(4 ejemplares)

DATOS DIRECTOS DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Nv	Le (cm.)	Alc (cm.)	Ale (cm.)
1	19°	0.86	0.32	5	0.44	0.85	0.51
2	19°	0.85	0.35	5	0.54	0.85	0.50
3	19°	*	0.35	4*	0.24*	*	*
4	19°	*	0.39	4*	0.48*	*	*

n=4

$\sum x = 76$

$\sum x^2 = 1444$

$\bar{X} = 19$

$\chi_{\sigma n} = 0$

$\chi_{\sigma n-1} = 0$

n=4

$\sum x = 1.41$

$\sum x^2 = 0.499$

$\bar{X} = 0.35$

$\chi_{\sigma n} = 0.0248$

$\chi_{\sigma n-1} = 0.0287$

DATOS DE CONTACTO FOTOGRAFICO DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Alc (cm.)
	$\frac{1}{2}A$	b	$\frac{1}{2}a$	c
1	19°	0.87	0.33	0.88
2	20°	0.86	0.36	0.87
3	23°	*	0.37	*
4	25°	*	0.42	*

n=4

$\sum x = 87$

$\sum x^2 = 1915$

$\bar{X} = 21.75$

$\chi_{\sigma n} = 2.38$

$\chi_{\sigma n-1} = 2.75$

n=4

$\sum x = 1.48$

$\sum x^2 = 0.55$

$\bar{X} = 0.37$

$\chi_{\sigma n} = 0.032$

$\chi_{\sigma n-1} = 0.037$

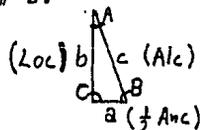
DATOS DE Alc(c) POR TRIGONOMETRIA del ejemplar # 2:

$$A = \frac{1}{2} \text{Anp} = \frac{1}{2} 20^\circ = 10^\circ$$

$$b = \text{Loc} = 0.86$$

$$a = 0.175 = \frac{1}{2} \text{Anc} ; 2a = \text{Anc} = 0.35$$

$$\text{Alc} = c = b / \cos.A = .86 / \cos.10^\circ = 0.870$$



Obtención de la relación área total/volumen

Nv	Alc (g)	$\frac{1}{2}\text{Anc}$ (r)	Loc (h)	AL \bar{r} g	AT $\bar{r}(q+r)$	V $\frac{1}{3}\pi r^2 h$	AT/V	V/AT
5	0.85	0.16	0.86	0.4272	0.508	0.023	22.086	0.045
5	0.85	0.175	0.85	0.4673	0.515	0.028	18.392	0.054

Al igual que en los casos anteriores se aprecia una disminución de la proporción AT/V



Imagen del contacto fotográfico

DATOS DE Uchauxia sp B
(4 ejemplares)

DATOS DIRECTOS DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Nv	Le (cm.)	Alc (cm.)	Ale (cm.)
1	13°	0.80	0.20	7	0.52	0.81	0.51
2	18°	0.65	0.26	7	0.45	0.66	0.46
3	13°	0.76	0.25	7	0.55	0.76	0.55
4	14°	*	0.25	4*	0.28*	*	*

n=4

$\sum x = 58$

$\sum x^2 = 858$

$\bar{X} = 14.5$

$\chi_{\sigma n} = 2.06$

$\chi_{\sigma n-1} = 2.38$

n=4

$\sum x = 0.96$

$\sum x^2 = 0.236$

$\bar{X} = 0.24$

$\chi_{\sigma n} = 0.023$

$\chi_{\sigma n-1} = 0.027$

DATOS DE CONTACTO FOTOGRAFICO DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Alc (cm.)
	$\angle A$	b	a	c
1	12°	0.80	0.21	0.83
2	20°	0.65	0.25	0.67
3	12°	0.74	0.25	0.76
4	13°	*	0.24	*

n=4

$\sum x = 57$

$\sum x^2 = 857$

$\bar{X} = 14.25$

$\chi_{\sigma n} = 3.34$

$\chi_{\sigma n-1} = 3.86$

n=4

$\sum x = 0.95$

$\sum x^2 = 0.226$

$\bar{X} = 0.237$

$\chi_{\sigma n} = 0.016$

$\chi_{\sigma n-1} = 0.18$

Obtención de la relación área total/volumen

Nv	Alc (g)	$\frac{1}{2}$ Anc (r)	Loc (h)	AL $\pi r g$	AT $\pi r (g+r)$	V $\frac{1}{3}\pi r^2 h$	AT/V	V/AT
7	0.81	0.10	0.80	0.2544	0.2858	0.0083	34.43	0.0290
7	0.66	0.13	0.65	0.2695	0.3226	0.0124	26.01	0.0384
7	0.76	0.125	0.76	0.2984	0.3476	0.0124	28.03	0.0356

En este caso, al comparar el ejemplar # 1 con el # 2, o el # 1 con el # 3, se aprecia que la relación AT/V disminuye, pero no de forma continua, esto posiblemente se deba a que el ejemplar # 2 no sea de este grupo, ya que si apreciamos el valor de su ángulo (18°), lo distingue de los otros, asimismo se podría interpretar como un caso de polimorfismo.



Imagen del contacto fotográfico

DATOS DE Uchauxia sp A
(20 ejemplares)

DATOS DIRECTOS DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	NV	Le (cm.)	Alc (cm.)	Ale (cm.)
^1	20°	0.46	0.21	7	0.28	0.47	0.27
^2	24°	0.39	0.22	3*	0.26	0.49	0.25
^3	21°	0.46	0.23	5	0.27	0.47	0.28
4	32°*	0.33	0.25	3*	0.17	0.34	0.10
5	23°	0.42*	0.24	4*	*	*	*
^6	20°	0.47	0.23	5	0.45	0.48	0.42
7	23°	*	0.24	3*	*	*	*
8	24°	*	0.26	2*	*	*	*
9	23°	*	0.27	4*	*	*	*
10	26°	*	0.27	3*	*	*	*
^11	27°	0.53	0.28	5*	0.33	0.54	0.29
12	15°*	0.55	0.27	4*	0.36	0.55	*
^13	30°	0.58	0.28	6	0.47	0.58	0.33
^14	26°	0.68	0.29	7	0.51	0.74	0.47
	pupoide						
^15	22°	0.69	0.32	6	0.44	0.70	0.48
^16	25°	0.62	0.31	6	*	0.63	0.40
17	23°	0.56*	0.30*	5*	*	0.56*	*
^18	27°	0.79	0.36	7	0.58	0.80	0.54
^19	22°	0.63*					
		-0.30					
		última					
		vuelta					
		0.30	0.34	5*	0.26*	calc.	calc.
^20	20°	0.78*					
		-0.26					
		última					
		vuelta					
		0.52	0.40	5*	*	*	*

^n=12

 $\sum x=284$ $\sum x^2=6844$ $\bar{X}=23.66$ $\chi_{\sigma n}=3.2$ $\chi_{\sigma n-1}=3.3$

^n=12

 $\sum x=6.52$ $\sum x^2=3.739$ $\bar{X}=0.543$ $\chi_{\sigma n}=0.128$ $\chi_{\sigma n-1}=0.133$

n=19

 $\sum x=5.27$ $\sum x^2=1.506$ $\bar{X}=0.277$ $\chi_{\sigma n}=0.048$ $\chi_{\sigma n-1}=0.050$

^n=12

 $\sum x=6.79$ $\sum x^2=4.032$ $\bar{X}=0.565$ $\chi_{\sigma n}=0.126$ $\chi_{\sigma n-1}=0.131$

DATOS DE CONTACTO FOTOGRAFICO DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp 2A	Loc (cm.) b	Anc (cm.) a	Alc (cm.) c
^1	24°	0.48	0.21	0.48
^2	32°	0.38	0.25	0.40
^3	23°	0.46	0.25	0.46
4	37°*	0.33	0.22	0.35
5	22°	0.43*	0.25*	0.45*
^6	23°	0.47	0.24	0.47
7	14° ⁱ	*	0.24	*
8	24°	*	0.27	*
9	24°	*	0.27	*
10	23°	*	0.29	*
^11	24°	0.52	0.20	0.53
12	19°*	0.55	0.26	0.56
^13	31°	0.57	0.30	0.59
^14	25°	0.69	0.29	0.71
^15	22°	0.73	0.32	0.73
^16	28°	0.63	0.30	0.63
17	23°	0.55*	0.31*	0.57*
^18	26°	0.78	0.37	0.80
^19	22°	*	0.37	*
^20	20°	0.79*	0.40	*

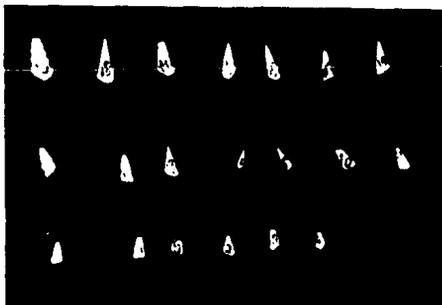
 $\hat{n}=12$ $\hat{\xi}x=258$ $\hat{\xi}x^2=6598$ $\bar{X}=21.5(22)$ $X\sigma n=9.35$ $X\sigma n-1=9.77$ $n=12$ $\xi x=6.59$ $\xi x^2=3.82$ $\bar{X}=0.55$ $X\sigma n=0.132$ $X\sigma n-1=0.137$ $n=18$ $\xi x=5.14$ $\xi x^2=1.51$ $\bar{X}=0.285$ $X\sigma n=0.051$ $X\sigma n-1=0.052$ $n=12$ $\xi x=6.71$ $\xi x^2=3.961$ $\bar{X}=0.559$ $X\sigma n=0.1322$ $X\sigma n-1=0.1381$ 

Imagen del contacto fotografico

DATOS ARREGLADOS DE Uchauxia sp A, DE MENOR A MAYOR EN BASE A LOS VALORES DE $\frac{1}{2}Anc(r)$, PARA LA OBTENCIÓN DE LA RELACION AT/V

Obtención de la relación área total/volumen

Los ejemplares arreglados, de menor a mayor son el # 1, # 3, # 2, # 6, # 11, # 13, # 14, # 16, # 15, y # 18, resultando:

Nv	Alc (g)	Anc/2 (r)	Loc (h)	AL $\uparrow r_g$	AT $\uparrow r(g+r)$	V $1/3\uparrow r^2h$	AT/V	V/AT
7	0.47	0.105	0.46	0.1550	0.1896	0.005310	35.79	0.0279
5	0.47	0.115	0.46	0.1698	0.1211	0.006370	18.92	0.0528
3*	0.49	0.11	0.39	0.1693	0.2073	0.004941	42.30	0.0236
4*	0.48	0.12	0.47	0.1809	0.2261	0.007087	31.85	0.0313
5*	0.54	0.14	0.53	0.2375	0.2990	0.008783	157.42	0.0063
4*	0.58	0.14	0.58	0.2550	0.3166	0.001190	263.9	0.0037
7	0.74	0.145	0.68	0.3370	0.4031	0.014971	26.87	0.0372
6	0.63	0.155	0.62	0.3067	0.3822	0.015598	24.50	0.0408
6	0.70	0.16	0.69	0.3518	0.4322	0.018497	23.36	0.0427
7	0.80	0.18	0.79	0.4523	0.5541	0.026804	20.68	0.0483

Considerando los resultados anteriores, se observan tanto irregularidades como regularidades, éstas últimas al apreciar la disminución de la relación AT/V en los ejemplares # 1, # 6, # 14, # 16, # 15 y # 18.

Ahora bien si intentamos apreciar la disminución de la proporción AT/V, en base a Nv (número de vueltas), se obtiene la siguiente tabla:

Nv	# de ejemplar	AT/V
5	3	18.92
6	16	24.50
6	15	23.36
7	1	35.79
7	14	26.87
7	18	20.68
5	3	18.92
6	15 y 16	23.93
7	1, 14 y 18	27.78

A pesar de los arreglos anteriores no se aprecia lo esperado, o sea que la relación AT/V disminuya, sino que inclusive con la segunda tabla se obtiene lo contrario, lo cual nos puede llevar a plantear o bien que este género es polimórfico, o que la solución a la problemática de la relación superficie-volumen, la obtenía de otra forma.

DATOS DE Pyrasus cf. maldonadoi
(15 ejemplares)

DATOS DIRECTOS DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Nv	Le (cm.)	Alc (cm.)	Ale (cm.)
1	15°	0.27	0.11	4	0.19	0.27	0.16
2	15°	0.37	0.14	5	0.24	0.38	0.23
3	15°	0.41	0.15	6	0.29	0.42	0.24
4	17°	0.49	0.16	7	0.40	0.50	0.37
5	16°	0.45	0.17	6	0.34	0.45	0.32
6	18°	0.45	0.17	6	0.38	0.46	0.33
7	18°	0.42	0.17	5*	0.31	0.43	0.30
8	15°	0.38*	0.17	4*	0.30	0.39	0.29*
9	10°;	0.47*	0.18	5*	0.30	0.47	0.27*
10	10°;	0.44*	0.17	5*	0.36	0.47	0.32*
11	16°	0.44*	0.18	4*	0.26	0.44	0.25*
12	15°	0.52	0.17	5	0.35	0.52	0.34
13	15°	0.52*	0.18	5	0.35	0.54	0.35
14	14°	0.61	0.18	5	0.47	0.62	0.45
15	(pupoides) 15°	0.56*	0.22	5*	0.33	0.57	0.33*

n=15

$\sum x = 224$

$\sum x^2 = 3420$

n=9

$\sum x = 3.99$

$\sum x^2 = 1.841$

n=15

$\sum x = 2.52$

$\sum x^2 = 0.4312$

n=15

$\sum x = 6.93$

$\sum x^2 = 3.301$

$\bar{X} = 14.9$

$X\sigma n = 2.23$

$X\sigma n - 1 = 2.31$

$\bar{X} = 0.443$

$X\sigma n = 0.090$

$X\sigma n - 1 = 0.095$

$\bar{X} = 0.168$

$X\sigma n = 0.0228$

$X\sigma n - 1 = 0.0236$

$\bar{X} = 0.462$

$X\sigma n = 0.081$

$X\sigma n - 1 = 0.084$

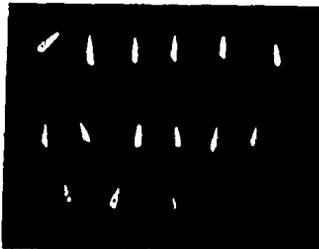


Imagen del contacto fotográfico

DATOS DE CONTACTO FOTOGRAFICO DEL EJEMPLAR
(ordenados de menor a mayor,
considerando Loc y ejemplares completos)

# de ejem.	Anp JA	Loc (cm.) b	Anc (cm.) a	Alc (cm.) c
1	15°	0.27	0.13	0.28
2	18°	0.40	0.15	0.38
3	20°	0.40	0.16	0.39
4	20°	0.42	0.18	0.44j
5	23°	0.45	0.18	0.46j
6	20°	0.46	0.19	0.43
7	22°	0.50	0.15	0.49
8	15°	0.38*	0.17	0.37*
9	12°	0.47*	0.17	0.45*
10	10°	0.50*	0.16	0.50*
11	15°	0.43*	0.19	0.44*
12	10°	0.46*	0.18	0.52*
13	14°	0.61*	0.19	0.59
14	13°	0.54*	0.20	0.52*
15	15°	0.59*	0.22	0.57*

n=15 n=7 n=15 n=8
 $\bar{x}=242$ $\bar{x}=2.9$ $\bar{x}=2.62$ $\bar{x}=3.46$
 $\bar{x}^2=4146$ $\bar{x}^2=1.233$ $\bar{x}^2=0.464$ $\bar{x}^2=1.55$

$\bar{X}=16.1$ $\bar{X}=0.414$ $\bar{X}=0.174$ $\bar{X}=0.432$
 $X\sigma n=4.01$ $X\sigma n=0.067$ $X\sigma n=0.021$ $X\sigma n=0.084$
 $X\sigma n-1=4.15$ $X\sigma n-1=0.072$ $X\sigma n-1=0.022$ $X\sigma n-1=0.090$

Obtención de la relación área total/volumen

# de ejem.	Alc (g)	½Anc (r)	Loc (h)	AL r _g	AT r _r (g+r)	V 1/3r _r ² h	AT/V	V/AT
1	0.27	0.055	0.27	0.04665	0.05615	0.000855	70.25	0.0142
2	0.38	0.07	0.37	0.08356	0.09896	0.001898	52.10	0.0192
3	0.42	0.075	0.41	0.09896	0.11663	0.002415	48.58	0.0238
5	0.45	0.085	0.45	0.12016	0.14286	0.003404	42.03	0.0238
6	0.46	0.085	0.45	0.12283	0.14553	0.003404	42.79	0.0233
4	0.50	0.080	0.49	0.12566	0.14577	0.003240	45.55	0.0219
12	0.52	0.085	0.52	0.13885	0.16155	0.012360	13.03	0.0761
14	0.62	0.09	0.61	0.17530	0.20074	0.005174	39.35	0.0254

En este caso, también nos encontramos con una irregularidad, ya que no se aprecia lo esperado en general, solamente se da una disminución de la relación AT/V, si consideramos la serie correspondiente a los ejemplares 1, 2, 3, 5 y 12 ó 14. También se intentó considerando número de vueltas (Nv, 4, 5, 6 y 7), tanto de cada ejemplar, como agrupados y tampoco se encontró una relación AT/V que fuera disminuyendo como se esperaba.

DATOS DE "Cassiope" mullerriedi n.sp. Mennessier
(4 ejemplares)

DATOS DIRECTOS DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Nv	Le (cm.)	Alc (cm.)	Ale (cm.)
1	50°	0.31	0.23	4	0.14	0.33	0.12
2	46°	0.47	0.31	4	0.23	0.49	0.17
3	46°	0.40	0.30	4	0.21	0.43	0.16
4	46°	0.44	0.33	4*	0.21	0.45	0.16

n=	4	4	4	4	4	4	4
$\sum x =$	188	1.62	1.17	16	0.79	1.7	0.61
$\sum x^2 =$	8848	0.670	0.347	64	0.16	0.736	0.09
$\bar{X} =$	47	0.405	0.29	4	0.197	0.425	0.15
$X\sigma n =$	1.73	0.06	0.03	0	0.034	0.058	0.019
$X\sigma n - 1 =$	2	0.06	0.04	0	0.039	0.068	0.022

DATOS DE CONTACTO FOTOGRAFICO DEL EJEMPLAR

# de ejem.	Anp	Loc (cm.)	Anc (cm.)	Alc (cm.)
	2A	b	a	c
1	48°	0.33	0.25	0.35
2	39°	0.50	0.30	0.50
3	40°	0.42	0.32	0.43
4	39°	0.47	0.34	0.47

n=	4	4	4	4
$\sum x =$	166	1.72	1.21	1.75
$\sum x^2 =$	6946	0.75	0.37	0.778
$\bar{X} =$	41.5	0.43	0.30	0.437
$X\sigma n =$	3.77	0.06	0.03	0.056
$X\sigma n - 1 =$	4.35	0.07	0.03	0.065

Obtención de la relación área total/volumen

# de ejem.	Alc (g)	$\frac{1}{2}$ Anc (r)	Loc (h)	AL $\pi r g$	AT $\pi r (g+r)$	V $\frac{1}{3}\pi r^2 h$	AT/V	V/AT
1	0.33	0.115	0.31	0.11922	0.16077	0.004293	37.44	0.026
3	0.43	0.150	0.40	0.20263	0.27331	0.009424	29.00	0.034
2	0.29	0.155	0.47	0.23860	0.31408	0.011824	26.56	0.037
4	0.45	0.165	0.44	0.23263	0.31879	0.012544	25.41	0.039

En este caso sí se obtiene lo esperado, esto es que un organismo al alcanzar tamaños mayores, su cociente área (superficie) entre volumen AT/V, va disminuyendo notablemente, es así que la problemática que significa la disminución de la relación AT/V durante el crecimiento para los moluscos turritiformes la resuelven mediante la ornamentación de la concha.



Imagen del contacto fotográfico

VII. CONCLUSIONES-RECOMENDACIONES

a) Conclusiones

En relación al hecho de que el material colectado, exista una mayor abundancia de gasterópodos y una menor de pelecípodos, se plantea como posible explicación al respecto, el hecho de que los pelecípodos en este estadio de desarrollo posean un ligamento o músculos aductores débiles, lo cual trae como consecuencia dos situaciones: la primera, que exista un alto índice de depredación hacia ellos y en consecuencia la disminución en la posibilidad de fosilización; la segunda, que al morir se queden abiertos la mayoría de ejemplares y consecuentemente en ambas situaciones al quedar abiertas las valvas se separen, sean acarreadas, desmembradas o fracturadas y por lo tanto también sea menor la posibilidad de fosilización. Otra posible explicación a la abundancia de gasterópodos, más que de pelecípodos, sea porque los gasterópodos presenten mayor probabilidad de sobrevivencia dado su método reproductivo (deposición de huevos en el sustrato, hermafroditismo) que a pesar de una menor cantidad de huevos depositados, su desarrollo es más exitoso. En cambio en pelecípodos con un método reproductivo más azaroso (bisexualismo, fecundación externa), y no obstante tener una mayor producción de células sexuales, su probabilidad de fecundación es menor y en consecuencia su posible desarrollo sea menos probable en comparación con los gasterópodos.

Adicionalmente los gasterópodos en general se mueven más fácilmente, por lo que localizan su alimento y evaden circunstancias adversas del medio tales como la presencia de depredadores. En cambio los pelecípodos se encuentran más fijos al sustrato, y sujetos al ambiente prevaleciente, por lo que pueden ser más fácilmente víctimas de depredadores, además de que su hábito alimenticio (filtradores), depende más de la cantidad de agua filtrada, lo que conlleva la presencia del alimento y del oxígeno

Al cotejar las especies y géneros de moluscos reportados para las Formaciones San Juan Raya y Zapotitlán, con los encontrados en los muestreos, se presenta la situación de que existen especies como Neithea (Neitheops) atava, que aún cuando se reporta para la Formación Zapotitlán fue localizada en las muestras de los hormigueros ubicados en la Formación San Juan Raya. Lo anterior se podría explicar si consideramos que dichos ejemplares, hayan sido transportados por las hormigas desde una formación a la otra; otra posible explicación es que hayan sido acarreados o transportados debido a fenómenos geológicos y la última posible explicación es que, al existir una zona del Q (aluvión) como se observa en el mapa geológico de la región (Barceló 1978), dichos ejemplares hayan quedado depositados en esta zona y posteriormente transportados por las hormigas.

Con respecto al estado sucesional de la zona arrecifal en San Juan Raya, se considera que correspondía al de colonización y/o diversificación, asimismo la abundancia de fósiles en esta formación, en parte se puede explicar por el papel de los organismos calcáreos en la construcción de un arrecife, en donde el relleno detrítico incluye cierta abundancia de restos y en consecuencia aumenta la posibilidad de fosilización, dada esa ubicación.

Se puede concluir que los ejemplares analizados, corresponden a una muestra de individuos que aproximadamente no nacieron todos en el mismo momento, y con registros de fechas de muertes que se extienden a lo largo de muchísimos años, por lo que las tablas de vida o curvas de sobrevivencia planteadas, son compuestas, aunque se hayan obtenido por procedimientos específicos de la edad o específicos del tiempo, mediante la aplicación del modelo de crecimiento en bivalvos, donde se determinó la edad a partir de la dimensión Longitud.

En el seguimiento demográfico, cada fósil se consideró como un animal muerto, de manera que cada estadio o edad relativa considerada, representaba la proporción de individuos que mueren en la clase de edad de x hasta $x + 1$, que también representa la mortalidad específica de la edad, q_x , y como una fracción de l_x , esto es la tasa de mortalidad del estadio. De esta forma se encontró la proporción de muertos de las muestras de las poblaciones originales.

Asimismo al restar la proporción de muertos en cada estadio, se estimó aproximadamente la proporción de vivos del siguiente estadio y así sucesivamente hasta completar toda la población juvenil, obteniéndose la tabla específica de la edad, desde luego muy compuesta, por lo cual las interpretaciones planteadas no son definitivas.

De las gráficas obtenidas se concluye que si bien no corresponden exactamente a las de tipo II y III, si se deduce que se trata de combinaciones de ellas, donde se aprecia una alta mortalidad en los primeros estadios de vida. Ello podría estar en concordancia con el ciclo de vida característico de moluscos o de invertebrados en general.

No obstante las tablas y gráficas obtenidas corresponden a estimaciones del segmento de juveniles, faltando el segmento adulto y senil, por lo que abre la posibilidad de plantear un muestreo y seguimiento más completo o preciso, que a su vez nos permita demostrar claramente que cuando la mortalidad juvenil es mucho mayor que la mortalidad adulta o senil, como en la mayoría de invertebrados marinos bentónicos, se obtiene una tipo de curva de sobrevivencia cóncava extrema (tipo III). Ello debido entonces a que, para organismos invertebrados marinos, el "derroche" de huevos es necesario en cuanto que solo así se garantiza que unos cuantos cigotos y juveniles encuentran los ambientes potenciales para su permanencia y desarrollo.

Adicional a lo anteriormente señalado, se abre la posibilidad y necesidad de hacer una caracterización más

certera de la edad absoluta de cada individuo, mediante el uso de técnicas idóneas, tales como el seguimiento de las líneas de crecimiento en bivalvos.

En relación al análisis demográfico, se puede concluir que los métodos usados en las muestras de moluscos fósiles, producen solamente una analogía de la sobrevivencia real. Pero esta analogía puede ser potencialmente útil en interpretaciones paleoecológicas y en todo caso la alternativa puede ser, desarrollar modelos estocásticos reales del crecimiento de la concha, que al parecer se pueden realizar fácilmente.

La mortalidad observada o apreciada, tomando en cuenta que los fósiles de moluscos representan organismos muertos, depende o está relacionada más con el tamaño que con la edad absoluta, hecho que ya había sido planteado por Emlen (1973), o sea que para muchas especies y para moluscos en particular, la mortalidad depende más del tamaño que de la edad absoluta.

En cuanto a la aplicación del modelo de crecimiento en bivalvos, las transformaciones no lineales utilizadas en el mismo, se pueden aplicar consistentemente, aunque no son necesarias, y se concluye que, tanto para datos transformados, normalizados o no, se interpreta más que nada, como sobrevivencia de tamaño, ya que en ninguno de los casos presenta información determinante de la edad o de la mortalidad. Esto es, finalmente se consideran aproximaciones o indicadores útiles para trabajos más finos y profundos.

De esta forma, podrían cuestionarse o criticarse las aplicaciones de métodos ecológicos o demográficos en muestras fósiles, no obstante el demostrar su validez o invalidez, permite alentar y redefinir este tipo de estudios con procedimientos más objetivos.

Entonces las consideraciones empleadas, son reconocidas como posibilidades acerca de los organismos estudiados, y las proposiciones señaladas respecto a ellos, se asumen como tal. Es así que el conjunto de planteamientos indicados puede presentar varias hipótesis alternativas o interpretaciones y que para definir claramente cuáles son falsas y cuáles son ciertas se puede recurrir a un paradigma por resolver.

En la resolución del paradigma, las afirmaciones lógico-matemáticas, se reconocen como tautológicas, pero no así la interpretación biológica, aunque pueda ser incierta.

El presente trabajo entonces, desarrolla por lo menos la posibilidad, mediante un tipo de análisis teórico-práctico, de demostrar la utilidad de este tipo de tratamientos. Esto es tratamientos que impliquen, el muestreo, la sistemática, la demografía, la geografía, etc. Y que a su vez el desarrollo de este tipo de trabajos, sus resultados e indicios así como su precisión permitan fomentar análisis hipotético-deductivos más creativos y fructíferos.

Con respecto a los gasterópodos analizados se concluye que la mediciones en parámetros de la concha, tanto de forma directa como del contacto fotográfico, permiten llegar a análisis aceptables, excepto que los registros de contacto fotográfico solamente permiten la obtención de cuatro de ellos.

También se concluye que a pesar de la dimensión de los ejemplares es posible obtener mediciones de parámetros de la concha y con ello caracterizar a los ejemplares u obtener cualidades o atributos que a su vez permitan correlacionarlos con aspectos fisiológicos, ecológicos, estructurales y funcionales. De esta forma a partir de procedimientos trigonométricos, se aprecia y corrobora en general que la relación AT/V, tiende a disminuir durante el crecimiento de los gasterópodos con formas turritiformes (equivalente en geometría a un cono circular recto).

Asimismo se concluye que es posible correlacionar los diferentes parámetros de la concha, como se logra en la especie Paraquauconia (Diglauconia) cingulata en donde se observa que al aumentar el parámetro Loc, el parámetro Anc aumenta en forma directamente proporcional.

También se concluye que para estos moluscos turritiformes, es posible obtener parámetros desconocidos de la concha, a partir de algunos conocidos, mediante procedimientos trigonométricos.

Por último se concluye que es importante en la caracterización de una especie o género, considerar no solamente a los ejemplares adultos sino a todos aquellos estadios de su ciclo de vida. Por ello es de sobresaltar la importancia de trabajos que contemplen estadios larvales, juveniles y adultos en el caso de moluscos.

b) Recomendaciones

-Fomentar trabajos de investigación paleontológica en la zona.

-Promover la realización de un congreso multidisciplinario del área de San Juan Raya-Zapotitlán, de tal manera que permita evaluar-delinear estrategias de conocimiento y desarrollo del lugar. Mínimamente debería incluirse como tema de un congreso. Lo anterior se desprende al considerar que la zona es relevante para la biología, principalmente en cuenta a botánica (vegetación) y paleontología.

-Promover acuerdos entre SEDESOL, CONACYT, UNAM, Gobiernos estatal-municipal y población civil, que permitan impulsar acciones de salvaguarda y desarrollo de la zona, similares a los de Tepeji de Rodríguez-Pue.

-Contemplar la creación de un museo paleontológico en el poblado de San Juan Raya, ya que los fósiles forman parte del patrimonio científico y cultural de un país.

-Delinear estrategias del aprovechamiento racional de los recursos naturales del lugar.

-Regular la producción de cabra o bien fomentar un tipo de producción que no signifique deterioro ambiental (vegetación).

-Fomentar la producción de réplicas de fósiles, para su posterior comercialización por los pobladores del área.

-Fomentar la protección, producción y cultivo de cactáceas, que eviten la explotación y saqueo inmoderado.

-Recuperar e impulsar en general las propuestas de Fuentes Aguilar et. col. (1971), en cuanto a: caminos, agua potable, electricidad, sanidad, fuentes de trabajo, vivienda y turismo. Excepto la que contempla la comercialización de los ejemplares fósiles de la zona, porque destinarlos a la venta contraviene la mayoría de las recomendaciones mencionadas.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- AGUILERA, J.G., 1897, Sinopsis de la geología mexicana: Inst. Geol. México, Bol., 4-6, p.187-250.
- AGUILERA, J.G. 1906 a, Excursión de Tehuacán a Zapotitlán y San Juan Raya. X Congr. Geol. Internal., 10a Sesión. México 1906. Libreto-Guía de la Excursión núm. VII, 27 p., 1 mapa, 1 tabla.
- ALENCÁSTER, GLORIA, 1956, Pelecípodos y Gasterópodos del Cretácico Inferior de la Región de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana 2, 47 p., 7 Lám.
- BARCELÓ-DUARTE, JAIME, 1978, Estratigrafía y petrografía detallada del área de Tehuacán-San Juan Raya, Estado de Puebla: México, D.F., Univ. Nal. Autón. México, Fac. Ingeniería, Tesis profesional, 143 p., (inédita).
- BATSCHLET, E. Introduction to Mathematics for Life Scientists. 1975 Springer Verlag. New York. 495 p.
- BLACK, R.M., Elementos de Paleontología. 1976, F.C.E. México 400 p.
- BLÁSQUEZ, L.L. 1957, Hidrogeología de una parte del valle de Tehuacán, Edo. de Pue., En: Estudios Hidrogeológicos, Univ. Nal. Autón. México., Inst. de Geología, Anales, T.12, p. 9-55, illus. ind. geol., bosquejo de mapa.
- BONNER, J. T., Size and cycle: an essay on the structure of biology. 1965. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J. 219 p.
- BRAVO-HOLLIS, H. 1960 Una visita a Zapotitlán de las Salinas y regiones cercanas a Tehuacán, Pue. Guía de la excursión. págs. 8-22. 1er. Congreso Mexicano de Botánica 24-26 oct.
- BRAVO-HOLLIS, H., Las Cactáceas de México. 1978, 2a. edición Univ. Nal. Autón. México. Vol.1, 743 p.
- BUITRÓN, 1970 Equinóides del Cretácico Inferior de la región de San Juan Raya-Zapotitlán, Edo. de Puebla. Univ. Nal. Autón. de México, Inst. de Geol. Paleontología Mexicana 30, 65 p.

- BUITRÓN, B.E., MARTINEZ, E., y GLAÇON, G. et al. 1976 Correlación de especies del género *Nerinea* y microfauna del Aptiano de México y la región Mediterránea. Inst. de Geol., Univ. Nal. Autón. de México., Département de Géologie Structurale, Université de Paris VI Francia: Cong. Latinoam. Geol., Resúmenes, no. 3, p.16.
- BUITRÓN, B.E., BARCELÓ-DUARTE, J. 1980 Nerinéidos (Mollusca-Gastropoda) del Cretácico Inferior de la región de San Juan Raya, Puebla. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología. Revista. Vol. 4, núm.1 (1980), p. 46-55.
- BUITRÓN, B.E., Paleontología General (Invertebrados). 1989. Univ. Nal. Autón. México, Fac. Ing. p. 352.
- BURCKHARDT, C., 1930-31 Etude Synthétique sur le mesozoïque mexicain., Mém. Soc. Paléont. Suisse, Vol. 49-50, 289 p.
- CHAVÉLAS P.J., (coordinador) Excursión al Sureste en: Guías Botánicas de excursiones en México, Soc.Bot. Méx.I Congreso Latinoamericano y V Mexicano de Botánica, México, 3-9 Dic., 1972, págs. 75-141
- CALDERÓN-GARCIA, ALEJANDRO, 1956, Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla: México, D.F., Cong. Geol. Internal., 20, Libro-guía de la excursión A-11., p.9-33.
- CARRASCO V., BALDOMERO. 1978. Estratigrafía de unas lavas almohadilladas y rocas sedimentarias del Cretácico inferior en Tehuacán, Pue. Boletín Soc. Geol. Mexicana: 39 (1) p.13
- CERRATO, R.M. 1980 Demographic Analysis of Bivalve Population (Cap.12 págs. 417-465) in: Skeletal Growth of Aquatic Organisms Edited by Rhoads, D.C. and Lutz, R.A. Plenum Press New York p. 750
- Código de Nomenclatura Estratigráfica. Córdoba, V. y DeCserna, Z. (actualización) 1970. 2a. edición, I. de Geol. (UNAM), Soc.Geol.Mexicana y Asoc. Mexicana de Geólogos Petroleros, México, p.28
- COTTEAU, G.H. 1890 Note sur quelques Equinides du terrain Crétacé du Mexique. Bull. Soc. Géol. France, ser. 3, v.18, p. 292-299, lám, 1-2.

- COX, L.R., 1969 General features of Bivalvia, in: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, Bivalvia (R.C. Moore, ed.), p. N2-N129, Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- CRAIG, G.Y., and HALLAM, A., 1963. Size-frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* and their paleoecological significance, Paleontology 6: 731-750.
- CRAIG, G.Y., and OERTEL, G., 1966, Deterministic models of living and fossil populations of animals, Q.J. Geol. Soc. London 122: 315-355.
- CHRISTIANSEN, F. B., and FENCHEL, T.M. Theories of populations in biological communities 1977, Springer Verlag Berlin 144 p. il.
- DÁVILA ARANDA P., VILLASEÑOR RIOS J.L., MEDINA LEMUS R., SALINAS TOVAR A., SÁNCHEZ-KEN J., TENORIO LEZAMA P., Listados florísticos de México X Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. 1993 Inst. Biol., Univ. Nal. Autón. de México 195 p.
- D'ORBIGNY, ALCIDE, 1842-1843 Paléontologie française, mollusques et rayonnés fossiles, Terrains Crétacés: Paris, Masson, t 10, 456 p., atlas, Lám 149-236.
- DE LORIO, P. de (1875-1876). Note sur quelques espèces nouvelles appartenant à la classe des Echinodermes. Mém. Soc. Sci. Phys. Hist. Nat. Gênevè, v.24, p. 659-673, láms., 1, 2.
- DEEVEY, E.S., Jr., 1947. "Life tables for natural populations of animals". Quart. Rev. Biol., 22: 283-314.
- DESOR, E. 1858 Synopsis des Échinides fossiles, Paris 490 p., 44 lám.
- EMLEN, J.M. Ecology: an evolutionary approach 1973 Addison-Wesley, Reading, Mass. 493 p.
- FENCHEL, T. 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. Oecologia (Berl.) 14, 317-326 .
- FRIES, CARL, Jr., 1960, Geología del Estado de Morelos y partes adyacentes de México y Guerrero, región central meridional de México: Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geología, Bol. 60, p.236.

- FUENTES AGUILAR L, LOPEZ RECÉNDEZ R.y SOTO MORA C. 1971. Metodología para el análisis geográfico de la zona de San Juan Raya. Univ.Nal.Autón.México., Inst.Geog.Bol. Vol IV 323-368.
- FUENTES AGUILAR, L. 1970. Los climas estacionales del estado de Puebla, según la clasificación de C. Troll. Univ. Nal. Autón. México., Inst. Geog. Bol. Vol. III 7-22 pp.
- FUENTES AGUILAR, L. Regiones Naturales del Estado de Puebla. 1972. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geog.
- GARCÍA, E., Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)., 1973, 2a. edición. Univ. Nal. Autón. México, Inst. de Geografía, 246 p.
- GIERLOWSKI-KOERDESCH, ELIZABETH AND MC. CALL, PETER L. 1981. An investigation of a universal bivalve growth model for paleoecological applications [abstr.]: in Geological Society of America, 94 th annual meeting, Abstracts with Programs - Geological Society of America, 13(7), p. 458, September 1981. Meeting: Nov. 2-5, 1981, Cincinnati, Oh, United States.
- GONZÁLEZ-ARREOLA, C., 1974, Phylloceras del Cretácico Inferior de San Juan Raya-Zapotitlán, Edo. de Pue. México, Bol. Soc. Geol. Méx. XXXV, p. 29-37
- GONZÁLEZ M.F., CHIANG F., y MARTINEZ, M.A. Guías de excursiones botánicas en México VII, Soc.Bot.de México, A.C. IX Congr. Mexicano de Botánica 1984, 49 p., fotos.
- GRASSÉ, PIERRE-PAUL (Director) La vida de los animales. 1975, 2a. edición. Edit. Planeta. Barcelona, España. vol. 3 (anexo) 407 p.
- GOULD, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and philogeny. Biological Reviews; V. 41: 587-640.
- HALLAM, A., 1967, The interpretation of size frequency distributions in molluscan death assemblages. Paleontology 10: 25-42.
- HUTCHINSON, G.E., Introducción a la ecología de poblaciones. 1981 Edit BLUME, Barcelona, España. 492 p.

- HUXLEY, J.S., and TEISSIER, G. 1936. Terminology of relative growth. *Nature* 137, 780-781.
- JABLONSKI, D. and LUTZ, R.A., 1980 Molluscan larval shell morphology: Ecological and Paleontological Applications cap. 9 323-377 in: *Skeletal Growth of Aquatic Organisms* Edited by Rhoads, D.C. and Lutz, R.A. Plenum Press New York p. 750
- JAUREGUI, O.E. y SOTO, C. , Isotermas extremas e índice de aridez en la República Mexicana. 1965 *Inst. de Geog., Univ.Nal.Autón.Méx.*, 119 p., 17 mapas, 3 tablas, 11 diagramas.
- JAUREGUI, O.E. 1968, Mesoclima de la región Puebla-Tlaxcala, Méx., *Inst.de Geog., Univ. Nal. Autón. México*, 30 p., 45 figs.
- KREBS, J.Ch. ECOLOGIA. Estudio de la Distribución y la Abundancia. 1985, 2a. edición. Harla, México 753 p.
- KURTÉN, B. 1964, Population structure in paleoecology, in: *Approaches to paleoecology* (J.Imbrie and N. Newell, eds), pp 91-106, John Wiley, New York.
- KURTÉN, B., 1953. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. *Acta Zool. Fenn.*, 76: 1-122.
- LAMBERT, J. 1935. Note sur quelques Échinides fossiles. II.-Sur un, Echinolampas du Désert Libyque. III.-Échinides du Mexique. *Bull. Soc. Geol., France*, Ser. 5, v.5, p. 364-374, lám. 16.
- LAPORTE, L.F., Los ambientes antiguos, 1974. Omega Barcelona, España, 116 p.
- LEVINTON, J.S., and BAMBACH, R.K., 1970, Some ecological aspects of bivalve mortality patterns, *Am. J. Sci.* 268: 97-112
- MALDONADO-KÖERDELL, 1953. Los equinoides regulares del Mesozoico de México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, v.7 (1-4), p. 15-44, lám. 1, 2.
- MALDONADO-KÖERDELL., 1956 "Estatigrafía del Mesozoico y Tectónica del sur del Estado de Puebla; Presa de Valsequillo, Sifón de Huexotitlanapa y problemas hidrológicos de Puebla. *Cong.Geol.Inter.* 20a. sesión, México Excursión A-11 91 pp. 20 figs.
- MARGALEF, R. Ecología. 1974 Omega, Barcelona-España 951 p.

- MENNESSIER, GUY., 1984. Révision des gasterópodes appartenant à la famille des Cassiopidae Kollmann (=Glauconiidae Ptchelinstev): Tome 1, Travaux du Département de Géologie de L'Université de Picardie, 190 pages, 17 figures, 17 Tableaux, 29 planches.
- MIRANDA F. Datos sobre la vegetación en la cuenca alta del Papaloapan, AN.INST.BIOL.MEX., XIX, 2, 1948. p. 333-364.
- MONTON, M.P., Los Moluscos: Generalidades 1980 Ediciones Jover Barcelona-España láms. 41 p.
- MORÁN, Zenteno D. Geología de la República Mexicana. 1984. Coedición UNAM (Fac.Ing.)-SPP (INEGI) 88 p.
- MOORE, R.C. (editor) 1957, Treatise on invertebrate paleontology. (Mollusca). Laurence, Geol.Soc.Amer., Univ. Kansas Press.
- MÜ-LLERRIED, F.K.G., 1933-1934, Estudios paleontológicos y estratigráficos en la región de Tehuacán, Puebla: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Biología, Anales, v.4, p. 33-46, p 78-93, p. 309-338 (1933), v.5, p. 55-88 (1934).
- NYST, H. y GALEOTTI, H.G. 1838. Sur quelques fossiles du Calcaire Jurassique de Tehuacán, au Mexique., Bull. Academ. Royale Bruxelles, 7 (2a. parte): p. 212-221.
- PEARL, R., Introduction to Medical Biometry and Statistics. 1930. Filadelfia y Londres, W.B. Saunders, 2a. ed., 450 p.
- PEARL, R., and J.R. MINER. 1935, Experimental studies on the duration of life. XIV. The comparative mortality of certain lower organisms. Quart. Rev. Biol., 10: 60-79
- PETTIJOHN, F.I., Rocas sedimentarias 1980. 4a. ed. EUDEBA, Argentina, 731 p.
- PIANKA E. R., Ecología Evolutiva 1982 Omega Barcelona-España, 365 p.
- PICONES, A.M., Estudio de la forma de los seres vivos. 1983 CECSA. México. 91 p.
- POMEROL, CH. y FOUET, R. Las rocas sedimentarias, 1971, 3a. edición EUDEBA. Argentina, 126 p.

- RAUP, D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, v. 40, p.1178-1190.
- REYEROS, NAVARRO M. 1963. Corales del Cretácico Inf. de San Juan Raya, Estado de Puebla. Univ. Nal. Autón. México, *Inst. Geol. Paleontología Mexicana* No. 17, 21 p., 5 lám.
- ROGER, J., *Paleocología* 1980. Edit. Paraninfo Madrid-España p. 203
- RUSELL, J.C., 1948. Demographic patterns in history. *Popul. Stud.*, 1: 388-405.
- SABELLI, B., *Guía de Moluscos* 1982. Edit. Grijalbo, Barcelona-España 512 p.
- SALAS. 1949. Bosquejo geológico de la cuenca sedimentaria de Oaxaca: *Bol. Asoc. Mex. Geólogos Petroleros*, V.1., p.p. 79-156
- SAUNDERS, D. G., *Moluscos, Introducción a las conchas y moluscos de todo el mundo*. 1991. Edit. Juventud, Barcelona-España 63 p.
- SCHEINVAR, LEIA. Consulta Personal. Depto. de Cactología, Jardín Botánico Exterior, Univ. Nal. Autón. México.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., *Fisiología Animal*, 1965. UTEHA México, 201 p.
- SEED, R., 1980. Shell Growth and Form in the Bivalvia p. 23-67 (cap 1) in: *Skeletal Growth of Aquatic Organisms* Edited by Rhoads, D.C. and Lutz, R.A. Plenum Press New York, 750 p.
- SEGURA VERNIS L.R. y RODRIGUEZ TORRES R. 1972. Foraminíferos del Aptiano de San Juan Raya Puebla, México y sus inferencias geológicas (abstracts): *Soc. Geol. Mex., Con. Nac., Mem., N°2*, p. 236.
- SEGERSTROM, 1962., *Geology of southwestern Hidalgo and northern México State*: U.S. Geol. Survey, Bull. 10004
- SIERRA MORALES, RAMON et. al. 1985 Los climas de los estados de Puebla, y Sonora. Univ. Nal. Autón. de México, *Fac. Filosofía y Letras*, *Anuario de Geografía Año XXII* págs. 23-27, 8 mapas.

- SIGNOR, P.W. 1981, Life-mode and shell form in high-spired gastropod. (abstr.): in Geological Society of America, 94th. annual meeting, Abstracts with Programs Geological Society of America, 13 (7), p. 554, September 1981. Meeting: Nov 2-5, 1981, Cincinnati, OH. United States.
- SILVA-PINEDA, A., 1970, Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán, Estado de Puebla: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana 29, 47 p., 31 lám.
- SEVILLA, Ma. L., HDEZ. Las ostras de México, 1993. LIMUSA, México, 165 p.
- SLOBODKIN, L.B., Crecimiento y regulación de las poblaciones animales. 1966 EUDEBA, Argentina 257 p.
- SPJELDNAES, N. 1951. Ontogeny of Beyrichia jonesi. Boll J. Paleontol., 25: 745-55.
- STANLEY, S.M., 1970, Relation of shell form to life habits in the Bivalvia, Geol. Soc. Am. Mem, 125: 1-296.
- TUREKIAN, K.K., J.K. COCHRAN, D.R.KHARKAR, R.M. CERRATO, J.R. VAISNYS, H.L. SANDERS, J.F. GRASSLE & J.A. ALLEN, 1975. Slow growth rate of a deep-sea clam determined by Ra(228) chronology. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 72: 2829-2832.
- VILLADA, M.M. 1905. Una exploración a la Cuenca fosilífera de San Juan Raya, Edo. Pue., (México)., Anal. Mus. Nal. México, D.F. (conferencias-Sección Historia Natural) 44 p. 2a. Epoca, 2: p. 126-164. lám. A-k, 1 croquis.
- WALKER, K. R. and ALBERTADT, L.P., 1975, Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities, Peleobiology 1: 238-257.