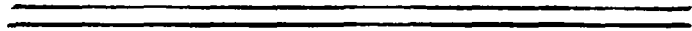


00322

218



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS



"PRESENCIA DE *Lithophaga* EN LA FORMACION SAN JUAN RAYA, PUEBLA IMPLICACIONES PALEOECOLOGICAS Y TAFONOMICAS"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P H E S E N T A :

ROSA EUGENIA ZARATE VILLANUEVA

DIRECTOR DE TESIS: DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO



MEXICO, D. F.

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



2003

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"PRESENCIA DE Lithophaga EN LA FORMACION SAN JUAN RAYA, PUEBLA.  
IMPLICACIONES PALEOECOLOGICAS Y TAFONOMICAS".

realizado por Rosa Eugenia Zárate Villanueva

con número de cuenta 9030922-7, quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso

Propietario Dr. Francisco Sour Tovar

Propietario Dr. Pedro García Barrera

Suplente Dra. María del Carmen Perrilliat Montoya

Suplente Dr. Francisco Javier Vega Vera

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

*Les brindo a mis padres:*

*Ramón Zárate Saavedra y Eugenia Villanueva Domínguez*

*a mis hermanos:*

*Sagrario, Juan Ramón, Fernando y Gustavo*

*a mis sobrinos:*

*Alberto, Carlos, César y Maximiliano*

*a mi vida:*

*Federico Nájera Febles*

*y en especial a mi abuelita:*

*Elvira Saavedra*

*este trabajo que tanto anhelaban y que les da una  
satisfacción muy grande.*

*Muchas gracias por estar conmigo, por apoyarme en  
todo sentido y en todos los momentos posibles.*

*Los quiero y los amo muchísimo*

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México a través de la Facultad de Ciencias la oportunidad de formarme en la carrera de Biología, por la educación brindada y de conocer lo valioso que es nuestro país. Así como al Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias que me brindó la oportunidad de presentar esta tesis, para lo cual agradezco a la Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso su gran ayuda en el campo, en el trabajo de laboratorio, asesoría, comprensión y paciencia brindada durante el tiempo de elaboración de este trabajo.

Y para poder estar en este lugar agradezco infinitamente a mis padres también la educación, el gran esfuerzo, apoyo y cariño.

Agradezco a los sinodales Francisco Sour Tovar, Pedro García Barrera, María del Carmen Perillitat Montoya y Francisco Javier Vega Vera, las sugerencias que ayudaron a mejorar la comprensión y presentación de la tesis.

Gracias al Dr. Karl Kleemann de la Universidad de Viena, Austria por facilitarme algunos de sus artículos publicados que me ayudaron en gran medida a la comprensión de los litófagos que constituyen la parte importante de este trabajo.

A la Dra. Perillitat del Instituto de Geología de la UNAM por permitirnos la revisión de algunos ejemplares de la colección de corales de San Juan Raya, Puebla.

Al M. C. Rolando de la Llata Romero (Jefe de la División de Ingeniería en Ciencias de la Tierra), al Ing. Alfredo Victoria Morales (Jefe del Departamento de Yacimientos Minerales), al Ing. José Luis Jiménez Mendoza. Por haber realizado el estudio mineralógico a algunas muestras del presente trabajo.

Nuevamente a Francisco Sour y a Pedro García por su valiosa ayuda en el trabajo de campo y en el laboratorio; Al Biólogo Luis Chávez por la asesoría en el corte de las rocas, así como también a Daniel Navarro Santillán y Tomás Huitrón Rubio.

Quiero agradecer a Héctor Hernández Campos las excelentes fotografías que ilustran y le dan más vida a la tesis.

A Rosendo Martínez Becerril dibujante de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por los dibujos precisos y excelentes de los mapas, columna estratigráfica y coral perforado que son ilustrados en la Figuras 8, 9, 12 y 24 respectivamente.

A Susana Magallón-Puebla por conseguirme el Catalogo de *Lithophaga* de Karl Kleemann que no se encuentra en el país.

A Betzabe y al prof. Ricardo León Rico por ayudarme a conseguir un artículo de F. K. Muellierid que sólo se encontraba en la biblioteca de la Estación Chamela, Jalisco.

A Federico Nájera Febles quien me ha apoyado muchísimo y ha estado a mi lado compartiendo momentos y aventuras muy agradables.

A mis amigas, Paty, Erika, Claudia, Alma, Maggy, Hortensia, Adriana Rodea y Teresa Solís, así como a mis amigos Raúl, Isy, Alejandro Carrillo, Armando, David, Alfonso, Juan José Monroy, Oscar, Sergio, José, Alvaro, Roberto, Esteban, Pedro y Miguel Angel agradezco su amistad sincera, por los momentos muy divertidos que compartimos y por los no tan gratos, sobretodo por saber escuchar y darme muchos ánimos.

Gracias a todos pues de todos aprendo siempre algo nuevo y me hacen mejorar cada día.

PRESENCIA DE *Lithophaga* EN LA FORMACIÓN  
SAN JUAN RAYA, PUEBLA.  
IMPLICACIONES PALEOECOLOGICAS Y  
TAFONÓMICAS.

# CONTENIDO

	Pág.
<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>INTRODUCCION</b> .....	2
ANTECEDENTES.....	2
JUSTIFICACION.....	4
OBJETIVOS.....	5
- <b>Generales</b> .....	5
- <b>Particulares</b> .....	5
GENERALIDADES DE MOLUSCOS.....	6
PHYLUM MOLLUSCA.....	6
CLASE BIVALVIA.....	6
- Morfología interna.....	7
- Morfología externa.....	8
- Modos de vida.....	12
- Historia geológica.....	13
BIVALVOS PERFORADORES.....	16
- Género <i>Lithophaga</i> .....	19
<b>AREA DE ESTUDIO</b> .....	24
UBICACIÓN.....	24
ESTRATIGRAFIA.....	27
LOCALIDADES DE MUESTREO.....	29
<b>METODOLOGÍA</b> .....	34
- <b>Trabajo de Campo</b> .....	34
- <b>Trabajo de Laboratorio</b> .....	38
<b>RESULTADOS</b> .....	41
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	41
CORALES PERFORADOS POR BIVALVOS LITÓFAGOS.....	44
BIOEROSIÓN EN CORALES CAUSADA POR <i>Lithophaga</i> .....	46
ESTUDIO MINERALÓGICO.....	50
<b>ANÁLISIS DE LOS RESULTADOS</b> .....	52
DIFERENCIAS DEL REGISTRO FÓSIL EN CADA LOCALIDAD.....	52
RELACIONES CORAL-PERFORADOR.....	52
- <b>Perforación en coral muerto</b> .....	52
- <b>Perforación en coral vivo</b> .....	53
BIOEROSIÓN PRODUCIDA POR LOS LITÓFAGOS.....	54
PRESERVACIÓN DE CORALES Y LITÓFAGOS.....	55
- <b>Constitución mineralógica de los corales</b> .....	55
- <b>Constitución mineralógica de las conchas de bivalvos</b> .....	56
PAPEL DEL PERFORADOR EN LA DIAGENÉISIS DE LOS CORALES.....	57
TIEMPO TRANSCURRIDO DURANTE LA INFESTACIÓN.....	60
CONCENTRACIONES FÓSILES.....	61
- <b>PRESENCIA DE OSTREOLITOS EN LA LOCALIDAD 2</b> .....	62

TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN



<b>MODELOS TAFONOMICOS.....</b>	<b>66</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>69</b>
<b>LITERATURA CITADA.....</b>	<b>71</b>
<b>LÁMINA 1 .....</b>	<b>81</b>

## RESUMEN

Este trabajo comprende el estudio de los bivalvos perforadores de coral que se presentan en los afloramientos cretácicos de la Formación San Juan Raya cercanos al poblado de Santa Ana Teloxtoc, estado de Puebla.

Se describen dos especies correspondientes al género *Lithophaga* que vivieron en un ambiente marino marginal en el que se desarrollaron parches arrecifales y bancos de ostras a los cuales quedó asociado el material en su depósito final.

El análisis sedimentológico, mineralógico y principalmente paleobiológico, permiten reconocer los aspectos ecológicos y tafonómicos que intervinieron en la relación coral-bivalvo perforador, en las diferencias en las asociaciones, así como en el origen de las concentraciones encontradas.

El estudio de los litófagos de la Formación San Juan Raya constituye un aporte importante al conocimiento del grupo, ya que si bien proliferó y se diversificó durante la Era Cenozoica, su registro temprano es esporádico y está pobremente documentado.

## INTRODUCCIÓN

### ANTECEDENTES

El área de San Juan Raya es una de las localidades fosilíferas más importantes de México, debido a la abundancia y a la diversidad de fósiles que se encuentran en las rocas que afloran en ella. Numerosos investigadores han realizado aportaciones en cuanto al conocimiento de las especies fósiles de esta área, describiéndolas taxonómicamente, asignándoles una posición estratigráfica y correlacionándolas con fauna de otros lugares con los que tienen afinidad.

Los pioneros en estudiar la fauna del lugar fueron europeos del siglo XIX, de tal manera que la mayoría de los ejemplares descritos por ellos no se encuentran dentro de las colecciones de nuestro país. Basados en estudios de la fauna se asignó inicialmente una edad Jurásica para las rocas de esta región (Nyst y Galeotti, 1840). Posteriormente, el estudio de bivalvos ostreidos permitió reasignar una edad del Cretácico Inferior (Aptiano) (Coquand, 1869). Entre 1882 y 1883, el geólogo mexicano José Guadalupe Aguilera realizó un estudio geológico y paleontológico del área de Zapotitlán-San Juan Raya, y posteriormente dio a conocer algunos aspectos de su estudio en el libretto-guía de la excursión que se realizó con motivo del X Congreso Geológico Internacional, efectuado en 1906, en el cual se mencionan especies y géneros nuevos (Aguilera, 1906), pero debido a que las descripciones del material fósil no se publicaron, todas ellas representan *nomina nuda* (Aléncaster, 1956); en este trabajo, Aguilera describe una secuencia de lutita y arenisca de edad Cretácico Temprano (aptiana) a la que denomina Formación San Juan Raya, ya que aflora en los alrededores de la ranchería que lleva este nombre. En 1891, Felix y Lenk realizaron un estudio de la región de Tehuacán, cercana al área de este estudio, refiriendo la presencia de especies nuevas. Otros estudios de reconocimiento de la región de San Juan Raya durante este periodo fueron los de Villada (1905).

En sus trabajos de 1933 y 1934, Muellieried describió la estratigrafía de la Región de Tehuacán, así como algunos fósiles encontrados que corresponden a amonitas, bivalvos, gasterópodos, corales, equinoides, fragmentos de madera y vermes, y encontró nuevas

especies que no habían sido descritas anteriormente para el área de San Juan Raya. En este trabajo se proporcionó un perfil geológico de cada una de las áreas estudiadas, integrando la información paleontológica, estratigráfica y tectónica de sus observaciones y resumiendo la historia geológica de Tehuacán.

Más tarde Salas (1949), al hacer un bosquejo geológico de la Cuenca Sedimentaria de Oaxaca, describió y comparó la litología que se encuentra cerca de la Ranchería de San Juan Raya con la litología de Tlaxiaco en Oaxaca, mencionando que existen abundantes ejemplares y numerosas especies de fósiles, entre ellos bancos de ostras, cuya posición estratigráfica fue imposible determinar; menciona además otros afloramientos del Cretácico Inferior para el área. Calderón-García (1956) realizó un estudio estratigráfico en el cual describió la litología, distribución, espesor, estructura, relaciones estratigráficas y contenido fosilífero de los afloramientos del complejo basal, Jurásico, Cretácico, Terciario y Cuaternario.

Blásquez (1957) realizó un estudio hidrogeológico de una parte del Valle de Tehuacán, en el cual mencionó que las areniscas de la Formación San Juan Raya pertenecen al Aptiano Superior. Describió la zona y propuso un bosquejo de la Geología Histórica en el que consideró, a partir de la disposición que tienen las rocas y los cursos de agua, que éstos se establecieron durante la etapa continental y fueron el resultado de la erosión y del surgimiento de material ígneo desde finales del Cretácico hasta el Pleistoceno.

En 1978, Barceló estudió la litología, expresión fisiográfica, extensión, estructura, relaciones estratigráficas, petrografía, ambiente de depósito, edad y correlación de las rocas, con la finalidad de esclarecer la estratigrafía del área. Consideró también fósiles que ya se habían reportado en trabajos anteriores, y midió el espesor de la sección tipo de algunas formaciones. En el mismo año se reportó que en la columna estratigráfica del Cretácico Inferior de Tehuacán hay presencia de rocas volcánicas extrusivas con composición andesítica y estructura almohadillada, lo que indica que se depositaron en medios acuosos: "las rocas fueron erosionadas y la fracción de terrígenos se asocia con la

formación de pequeños montículos de rocas carbonatadas y rudistas primitivos" (Carrasco, 1978).

Durante la segunda mitad del siglo veinte, los trabajos paleontológicos relacionados con la Formación San Juan Raya se intensificaron, estudiándose varios grupos: bivalvos y gasterópodos (Alencáster, 1956; Buitrón y Barceló, 1980); amonitas (González-Arreola, 1974); braquiópodos (Hernández-Lascars y Galván-Mendoza, 1990); corales (Reyer, 1963); equinodermos (Maldonado-Koerdell, 1953; Buitrón, 1968; 1970); foraminíferos y ostrácodos (Segura-Vernis y Rodríguez-Torres, 1972); así como una especie de crustáceos decápodos (Feldmann, *et al.*, 1995). Salmones, (1994) analizó algunos parámetros de las conchas de bivalvos juveniles de San Juan Raya e interpretó aspectos sobre su ecología y ontogenia.

## JUSTIFICACION

La Formación San Juan Raya presenta una gran diversidad de especies biológicas del Cretácico, algunas de éstas ya han sido descritas, pero todavía quedan muchas sin estudiar y hace falta interpretar el significado de las asociaciones fósiles, complementando los aspectos taxonómicos, ecológicos y tafonómicos que permitan tener una visión de la interacción de los organismos con el ambiente en el que existieron y con el retrabajo de sus restos hasta la incorporación definitiva en el registro geológico del área.

## OBJETIVOS

### - Generales

De acuerdo a lo anterior, se plantea el estudio de los bivalvos perforadores de coral que se encuentran de manera abundante en algunas capas de la Formación San Juan Raya, para determinar sus implicaciones paleoecológicas y/o tafonómicas en la relación bivalvo-coral.

### - Particulares

- Referir la presencia de bivalvos perforadores de coral en la Formación San Juan Raya.
- Reconocer las especies de corales que fueron infestadas por los bivalvos perforadores.
- Determinar la diversidad y abundancia de las perforaciones, así como la identidad del organismo que las produjo.
- Discutir el papel de los bivalvos perforadores en la bioerosión y en la historia diagenética de las cabezas de coral.
- Describir las asociaciones que se presentan en el campo y en las cuales están presentes los corales perforados.

## GENERALIDADES DE MOLUSCOS

### PHYLUM MOLLUSCA

Incluye formas tan conocidas como las almejas, ostras, caracoles, calamares y pulpos, pero su diversidad es tan grande que han sido descritas más de 65 000 especies vivientes además de conocerse unas 35 000 especies fósiles, ya que este phylum está abundantemente representado desde el Cámbrico.

Existen formas terrestres y dulceacuícolas, pero la mayoría son marinas, estas últimas con una distribución muy amplia que llega hasta las partes más profundas del océano, si bien la mayoría viven a poca profundidad.

Los moluscos son invertebrados de cuerpo blando, la mayoría de los cuales segregan un caparazón externo duro. Constan de cuatro regiones principales: cabeza, cuerpo, manto y pie. El cuerpo contiene los órganos internos como el corazón, hígado, etcétera y son de posición dorsal; en posición ventral generalmente hay un órgano muscular para la locomoción conocido como pie, excepto en los cefalópodos, en los que se encuentra modificado. Revistiendo a la masa visceral existe un repliegue, el manto, que es un tegumento blando; su superficie externa segrega la concha. Dentro de la cavidad encerrada por el manto se encuentran las branquias. La boca está en el extremo anterior, y el ano en la parte posterior. Los sistemas nervioso y circulatorio tienen una organización muy avanzada en todo el phylum.

### CLASE BIVALVIA

Los bivalvos se distinguen de los demás moluscos por tener el cuerpo comprimido lateralmente y encerrado por dos valvas calcáreas, que están unidas dorsalmente por un ligamento córneo y elástico. El plano de simetría es el plano a lo largo del cual se cierran las dos valvas. La función de la concha es la de proteger al cuerpo de los numerosos carnívoros marinos.

El grupo es acuático en su totalidad (de agua salada y de agua dulce), teniendo la mayoría de ellos una vida relativamente sedentaria en aguas poco profundas, sin moverse lejos ni con rapidez (Black, 1976). La fecundación suele ser externa y va seguida por estadios

larvarios de trocófora y velíger, con una metamorfosis que los transforma en adultos (Figura 1). Actualmente se reconocen más de treinta superfamilias, comprendiendo a sesenta familias (Marshall y Williams, 1980).

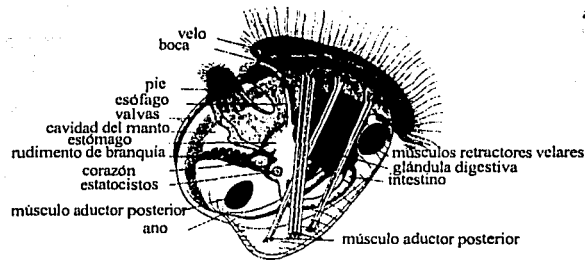
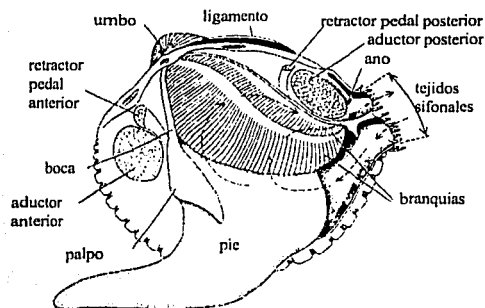


Figura 1. Larva velíger de una ostra, en la cual se presentan sus estructuras totalmente desarrolladas (Modificado de Galtsoff *in* Barnes, 1984).

### Morfología interna

La parte principal del cuerpo, incluyendo las vísceras y los órganos como el corazón, se alojan en la parte dorsal de la concha. El pie, situado entre los lóbulos del manto en la parte ventral, es un órgano musculoso que puede prolongarse fuera de la concha y que por sucesivas contracciones y extensiones le sirve para desplazarse. También las branquias están en la cavidad del manto. Estas funcionan no sólo como órgano respiratorio, sino también como mecanismo para recoger el alimento. En la superficie de las branquias existen diminutos filamentos (cilios) que mediante sacudidas, originan una corriente de agua que penetra en la cavidad del manto. El agua que penetra está separada de la que sale porque en los bordes del manto se abren, en la parte posterior, dos puntos que forman sifones: la corriente de agua entra por el sifón inhalante y las partículas de alimento (animales y plantas microscópicas) son tamizadas por las branquias y pasan en forma de hilillos de mucus a la boca en la parte anterior; la corriente con los productos de desecho sale por el sifón exhalante (Figura 2).





TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Figura 2. Disposición que presentan las branquias y el pie, así como los músculos que permiten el movimiento de apertura y cierre de las valvas. Las flechas indican la dirección de la corriente a través de las branquias y de los sifones (Modificado de Yonge *in* Barnes, 1984).

### Morfología externa

Generalmente la concha encierra por completo el cuerpo blando del animal. La sustancia de la concha es en parte calcárea y en parte orgánica (conquiolina, un material proteínico), y en sección presenta tres capas. La capa exterior es córnea y delgada, denominada periostraco. Las capas interiores están constituidas por cristales de calcita o aragonita, o de ambos; su estructura varía en los distintos bivalvos, pero una estructura bastante común de la capa intermedia son unos prismas transversales al periostraco. En muchas conchas la capa interna es de nacar, también conocido como madre perla. El nacar está hecho de láminas alternas de aragonita y de conquiolina muy finas, paralelas a las capas exteriores (Figura 3A). En otras conchas aparece una estructura que consiste en láminas que se ordenan en series alternas y regulares. Estas conchas tienen una apariencia de porcelana mate. Las dos capas exteriores son segregadas por el borde del manto; la interna por toda la superficie de éste y continúa creciendo durante la vida del animal, de modo que suele ser más gruesa que las otras dos.

El ápice de cada valva, el umbon, se encuentra en el dorso. Los umbones representan la parte primitiva de la concha, y a medida que crece el animal, el manto segrega nueva

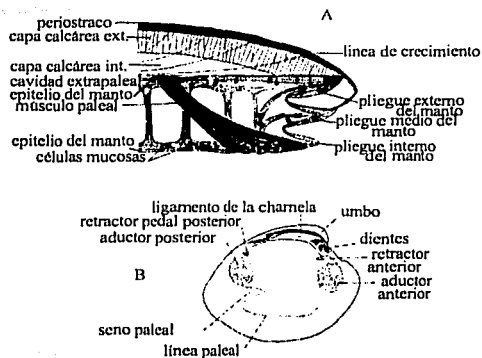
concha, quedando marcados en la superficie exterior como líneas concéntricas de crecimiento.

Aunque en muchos bivalvos las conchas son relativamente lisas, (excepto por las líneas de crecimiento) en muchas de ellas existe una ornamentación consistente en costillas radiales o concéntricas, o una combinación de ambas. Las estrías concéntricas varían desde líneas de pequeño grosor hasta franjas anchas de apariencia regular o líneas delgadas a surcos de tamaño considerable. A veces se combinan estos elementos radiales y concéntricos, formando una red que puede dar lugar a espinas y tubérculos.

En la superficie interna de las valvas se encuentra la charnela, que es un espesamiento del borde, justo debajo del umbon. En cada charnela existen unas protuberancias, los dientes, que se ajustan a las fosetas de la placa opuesta. Los dientes de debajo del umbon son los cardinales, y los demás son los laterales. El conjunto de dientes y fosetas forma la dentición y es un mecanismo simple que hace que encajen las valvas de una manera correcta cuando se cierran.

El ligamento, formado por conquiolina elástica, es dorsal y puede ser externo, colocado encima de la charnela, o interno en la charnela. En general cuando un ligamento externo se encuentra detrás del umbon se llama opistodético, y en las formas en las que se encuentra delante y detrás del umbon se llama anfídético. En los bivalvos de ligamento interno, éste puede alojarse en un hueco o en una serie de ellos a lo largo de la charnela.

La charnela con su dentición y su ligamento, es solamente una parte del mecanismo mediante el cual se abren y cierran las valvas. Ya que el ligamento elástico por sí solo dejaría las valvas entreabiertas, se cierran mediante la contracción de unos músculos aductores (Figura 3B). Cuando estos músculos se relajan, el ligamento externo, que ha estado sometido a tensión, separa las valvas. En las formas que poseen ligamento interno, éste está comprimido, y por eso, separa una valva de la otra cuando los músculos se relajan.

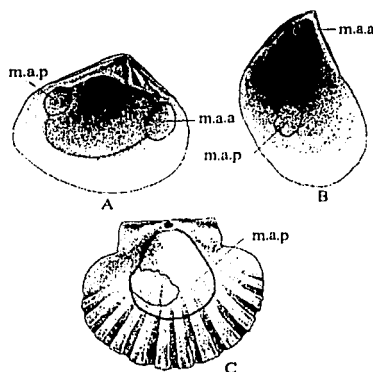


TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Figura 3. *A*, Corte transversal del borde de la concha y del manto de un bivalvo, en el que se observa las capas, los lóbulos del manto y los puntos de secreción de la concha. *B*, Superficie interna de la valva izquierda de la almeja marina *Mercenaria* en la que se observa la disposición de la charnela, la musculatura y la línea paleal. (Modificado de Kennedy in Barnes, 1984)

Los puntos donde los músculos aductores se unen a las valvas están marcados por impresiones que se aprecian claramente en el interior de cada valva; normalmente suele haber un músculo anterior y otro músculo posterior en cada una. Las conchas que tienen las impresiones del mismo tamaño aproximado se denominan isomiarias, mientras que a aquellas en que la anterior es más pequeña se les llama anisomiarias. Las conchas que carecen de impresión muscular anterior son las monomiarias, en ellas la impresión posterior se agranda (Figura 4). Paralela al borde ventral existe una delgada hendidura que se extiende desde el músculo anterior hasta el posterior: es la impresión paleal, a lo largo de la cual el manto se une a las valvas.

Los músculos de la concha cumplen dos funciones: los pedios o retractores del pie, penetran en el pie y cuando se contraen arrastran al mismo hacia el interior de la concha; los protractores tienen sus fibras abiertas en forma de abanico sobre la masa visceral y el pie, que son comprimidos cuando los músculos se contraen. Así, con la ayuda del aumento de la presión sanguínea hidrostática en los espacios hemocélicos del pie, estos músculos lo fuerzan a salir, actuando por tanto como protractores (Marshall y Williams, 1980).



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Figura 4. Tipos de impresión muscular en bivalvos: A, isomiaria-*Amphidesma ventricosum* (Fam. Anfidesmátidos), valva derecha; B, heteromiaria-*Stavelia horrida* (Fam. Mitílidos) valva izquierda; C, monomiaria-*Pecten alba* (Fam. Pectínidos); m.a.a., impresión del músculo aductor anterior; m.a.p., impresión del músculo aductor posterior (Modificado de Marshall y Williams, 1980).

Los bivalvos que viven enterrados en sedimentos tienen sifones en forma de tubos alargados que utilizan para la renovación del agua y que retraen rápidamente hacia el interior de la concha si se sienten amenazados. En estos casos la impresión paleal no es entera, sino que muestra una escotadura en el extremo posterior, llamada seno paleal. La profundidad del seno es proporcional a la longitud de los sifones y nos indica el grado de enterramiento. Cuando las valvas están cerradas, los bordes de la concha están sometidos a una fuerte presión. Los bivalvos que viven hundidos pueden tener en su parte posterior una abertura entreabierta permanentemente para los sifones y también a veces otra similar en el extremo anterior para el pie. Los bordes de las valvas generalmente son lisos, pero en algunos casos el cierre hermético se asegura por medio de unas crenulaciones en el margen.

La mayoría de los bivalvos tiene simetría bilateral respecto a un plano situado entre ambas valvas, denominándose equivalvos. Cada valva, por el contrario, es generalmente asimétrica respecto de un eje que va desde el umbo hasta el borde ventral, y en ese caso se denomina inequilateral; en la mayoría de los bivalvos el umbon está más próximo del

extremo anterior que del posterior. Por tanto, rápidamente se diferencia una valva izquierda de una derecha.

#### Modos de vida

La mayoría de las especies son marinas, excavando en la arena y el fango, pero algunas pueden perforar las rocas y la madera, otras pueden fijarse por medio de un cemento, o por fibras que forman el biso; incluso las hay que pueden nadar intermitentemente. (Marshall y Williams, 1980)

El cambio de hábito de los substratos blandos a los duros (y con frecuencia a superficies libres sin protección) ha resultado del desarrollo del biso, con una drástica reducción del pie y sus músculos asociados. El biso es una serie de filamentos córneos que se desarrolla ampliamente en la postlarva bivalva, precisamente detrás del pie, sirviendo para fijar a la larva durante la metamorfosis. Su persistencia en la forma adulta es esporádica, aunque su presencia y su uso en el adulto pueden producir profundos efectos en la forma del cuerpo del mismo (Marshall y Williams, 1980) (Figura 5 A y B).

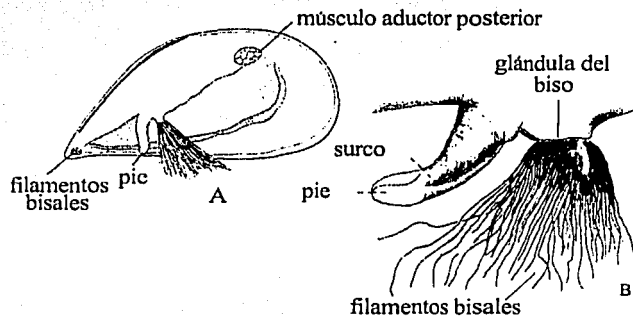


Figura 5. A, Vista lateral de un mitilido con la valva izquierda suprimida. B, Pie y glándula del biso de un mitilido. Tomado de (Barnes, 1984).

CON  
DE ORIGEN

La forma de la concha de los bivalvos es en gran parte una guía sobre el modo de vida del animal. Por eso los bivalvos libres, que se mueven sobre o cerca de la superficie del fondo del mar, tienen una concha equivalva e inequilateral, isomiaria y con la línea paleal entera. Los bivalvos que se sumergen en los sedimentos blandos se caracterizan por tener un seno paleal y su concha típica es alargada y aplastada; en muchos casos las aberturas de la concha están poco desarrolladas, lo mismo que la dentición. Las formas que cavan galerías en las rocas duras tienen una concha que recuerda a la de los tipos excavadores, sólo que son más cilíndricas. En los bivalvos que se fijan por el biso, generalmente su concha es inequilateral, con los umbones en el extremo anterior o cerca de él y con el extremo posterior muy alargado; son anisomiarios. Los bivalvos que se adhieren al fondo del mar tienen una concha inequivalva, generalmente monomiaria, siendo mayor aquella valva sobre la que se fija el animal, mientras que la otra se reduce a una tapa plana (Figura 6).

#### Historia geológica

Los registros más antiguos de los bivalvos provienen de rocas del Cámbrico: el género *Pojetaia* se ha encontrado en rocas de edad Tommotiana en Australia y China; el género *Fordilla* se ha referido para rocas del Cámbrico Inferior de Dinamarca, Norteamérica y Siberia. Ambos géneros ya presentan una concha con dos valvas separadas por una charnela funcional con ligamentos, dientes e impresiones musculares características de los bivalvos (Benton y Harper, 1997; Pojeta, *et al*, 1987). La morfología de *Pojetaia* sugiere que está estrechamente relacionada a Palaeotaxodonta y es muy similar a las especies ordovícicas. La morfología de *Fordilla* es muy parecida a algunos isofilibranquios ordovícicos, y es probable que sea el miembro más viejo de la subclase (Pojeta, *et al*, 1987).

**Infraunales de excavaciones poco profundas**

*Glycymeris*



Equivalvo,  
músculos aductores de igual tamaño  
y comúnmente con  
ornamentación externa fuerte.

**Infraunales, excavaciones profundas**

*Alya*



Valvas elongadas,  
carece de dentadura,  
abertura permanente  
y seno palial marcado

**Epifaunal con biso**

*Mytilus*



Valvas elongadas con una superficie ventral plana  
y reducción tanto de la parte anterior de la valva  
como de la impresión muscular anterior.  
Adherido por fibras del biso.

**Epifaunal con cementación**

*Ostrea*



Marcada distinción en la forma de cada valva a  
veces con comisuras crenuladas;  
posee un gran músculo aductor.

**Recumbentes, formas libres**

*Gryphaea*



Las valvas difieren marcadamente en forma,  
a veces con espinas para anclaje o para prevenir  
sumersión en sedimentos suaves.

**Nadadores**

*Pecten*



Distintas en forma y tamaño,  
con un músculo aductor de gran tamaño  
y comúnmente línea de la charnela extendida como aurículas.

**Perforadores y habitantes de cavidades**

*Teredo*



Elongado, conchas cilíndricas o muy reducidas.  
Habitantes de cavidades, comúnmente crecen  
siguiendo el contorno de la cavidad.

Figura 6. Morfología y adaptaciones de los principales grupos ecológicos de bivalvos (Tomado de Benton y Harper, 1997).

La rápida radiación de la clase durante el Ordovícico temprano condujo a la aparición de todas las subclases de bivalvos en el Ordovícico Medio. No sólo se establecieron las denticiones disodontas, heterodontas y taxodontas, sino que además se desarrolló una gran variedad de tipos tróficos (Benton y Harper, 1997). Desde su diversificación en el Ordovícico, los bivalvos han tenido dos radiaciones adaptativas. La inicial incrementó grupos primitivos infaunales y epifaunales y fue seguido de un periodo de relativa estabilidad evolutiva en el Paleozoico tardío (Stanley, 1968).

La segunda radiación más espectacular tomó lugar en la Era Mesozoica y Cenozoica y dio a los bivalvos su presente posición de abundancia (Stanley, 1968). En el Mesozoico temprano estaban caracterizadas formas sifonadas con denticiones desodontas y heterodontas equipadas para controlar la vida profunda en los sedimentos cercanos a la costa y en zonas intermareales, donde se diversificaron. Los datos del estudio de los hábitos de los bivalvos fósiles sugieren que su radiación adaptativa fue consecuencia de la fusión del manto y el desarrollo de los sifones, los cuales les permitieron invadir nuevos nichos ecológicos (Stanley, 1968). Algunos grupos evolucionaron sifones extensivos, con los cuales se adecuaron a sus modos de vida de excavación profunda. Esta adaptación siempre con la movilidad provista por el pie, fue una ventaja importante sobre muchos otros grupos, por ejemplo, braquiópodos, los cuales continuaron una existencia epifaunal. Además, probablemente las branquias atravesaron por un umbral funcional en el que tenían tanto funciones respiratorias como alimenticias (filtradoras de nutrientes), (Benton y Harper, 1997).

Autores como Harper y Skelton, 1993, han relacionado la gran radiación post-paleozoica de la clase con la "revolución marina del Mesozoico" que representó, entre otros rasgos, un incremento en la depredación.



## BIVALVOS PERFORADORES

La capacidad de penetrar y de vivir debajo de la superficie de un substrato firme- turba, arcilla, arenisca, concha, coral, roca coralina y madera- se ha desarrollado en siete superfamilias de bivalvos. Los antecesores de algunos de estos bivalvos perforadores eran habitantes de fondo blando que desarrollaron la capacidad de excavar en substratos sucesivamente más firmes, mientras que los ancestros de otros fueron habitantes de superficie fijados a substratos duros mediante filamentos bisales. (Barnes, 1984)

Desde el punto de vista de Carter, (*in* Morton, 1983) el hábito endolítico ha sido colonizado por los bivalvos en tres fases evolutivas sucesivas. En primer lugar por los Lithophaginae y los Gastrochaenidae (Triásico? y Jurásico); en segundo término por los Pholadidae y los Hiatellidae (Jurásico y Cretácico) y, en tercer lugar por representantes de muchas familias no endolíticas en varias épocas del Cenozoico.

Todos los bivalvos perforadores empiezan la excavación a continuación del asentamiento de la larva y van agrandando y profundizando la perforación a medida que crecen. Están encerrados posteriormente en sus cuevas y sólo los sifones sobresalen de la pequeña abertura de la superficie. Si se retira a un bivalvo de su perforación y se le pone en la superficie, no puede excavar una nueva cámara (Barnes, 1984).

Existen dos métodos de perforación llevados a cabo por los bivalvos: el mecánico y el químico. Representantes de siete superfamilias perforan exclusivamente por medios químicos (Ansell y Nair, 1969; Pojeta y Palmer, 1976), mientras que en la gran mayoría de especies, la perforación constituye un proceso mecánico, y los extremos anteriores de la valva, con frecuencia cerrados, son las superficies abrasivas.

En cuanto al mecanismo de perforación química se realizaron estudios experimentales en bivalvos actuales. Carazzi (*in* Hodgkin, 1962) fue el primero en publicar una teoría de perforación y describió tres glándulas a las cuales llamó glándulas ácidas: una glándula en la masa visceral llamada glándula protoácida y dos glándulas deuteroácidas (una de ellas en

posición anterior a la charnela y la otra en posición posterior con respecto a la charnela). Un moco ácido secretado por el borde del manto ablanda el sustrato calcáreo que es luego raspado con las valvas. Otros autores proponen que la perforación química proviene de la secreción ácida de glándulas paleales las cuales están ubicadas en el borde del manto. List, (in Hodgkin, 1962) describió el tipo de células de las glándulas las cuales son: basófilos con contenido hialino y acidófilos granulados. Yonge (1955) consideró que en el tejido anterior del manto hay cilios y que éstos llevan la roca disuelta y el moco ventralmente y posteriormente hacia la cavidad del manto. Este material disuelto posteriormente pasa hacia la parte dorsal del sifón inhalante, el cual es el tracto usual para remover las heces. En estudios más recientes se ha descrito la estructura de las glándulas paleales por Morton y Scott (1980) demostrándose que hay una sofisticación y especialización glandular en perforadores adaptados a la vida con los corales vivos.

Según Jaccarinni y cols. (1968) y Morton y Scott (1980), la secreción es una mucoproteína neutral que enlaza calcio. De acuerdo a Bolognani y Bolognani (1979), los compuestos que contiene la glándula paleal son los siguientes:

Aminoácidos	9-11%
Lípidos	13.8%
Hexosas	4.8%
Hexosaminas	0.43%
Calcio	0.073%

Muchas de las especies recientes de bivalvos perforadores construyen una perforación típica, por lo que se puede inferir el organismo perforador con base en la forma de la cavidad. El material paleontológico permite establecer la correlación segura entre el bivalvo y su perforación sólo en el caso de la conservación del organismo perforador dentro de su excavación (Fischer, 1990).

Fischer (1990) resalta las implicaciones de las perforaciones fósiles en estudios paleoecológicos y sedimentológicos, ya que:

- Los bivalvos perforadores son marinos, se distribuyen en la zona litoral debido a que la sedimentación no permite que ocupen otras zonas del bentos, pues sus larvas no se pueden establecer y llevar a cabo la metamorfosis. Habitan en aguas turbulentas de alta energía que mantiene por lo tanto los sustratos duros expuestos a la perforación. La densidad de la perforación de los bivalvos sobre un sustrato indica aguas tropicales cálidas, además al ser estenohalinos, su presencia indica regularidad en la salinidad del medio.
- La zona de mayor actividad de bivalvos perforadores abarca el bajo litoral y el sublitoral somero. Los horizontes perforados, intercalados en sedimentos depositados fuera de esa zona, indican un cambio del nivel de la sedimentación; se pueden caracterizar los horizontes que están relacionados con transgresiones, durante los cuales se presentan más sustratos duros atacables que en el caso de regresiones.
- Las zonas muy someras del mar, que son preferidas por los bivalvos endolíticos, están caracterizadas por cambios extremos de los factores ecológicos externos y abióticos. Sólo muy pocos individuos mueren a causa de senilidad y la mayoría por influencias externas. Una de ellas es el sepultamiento catastrófico por sedimento, que se puede comprobar con frecuencia a base de las perforaciones rellenas de sedimento que encierran la concha del perforador. Existen varios autores que se han dedicado al estudio de los bivalvos perforadores de tipo químico y la relación existente entre los corales. Cada bivalvo destruye el sustrato sobre el cual se posa, pero la población de los bivalvos no avanza hasta que se destruye una capa, y sólo así puede pasar al siguiente estrato.
- Las perforaciones fósiles nos indican que los bivalvos tenían la habilidad de seleccionar el sustrato sobre el cual se depositaban, desviar la perforación si alguna otra se encontraba cerca, y adaptar el largo de su perforación según el espesor del sustrato. También se observa la formación de pisos, formados por perforaciones de diferentes especies de bivalvos, que llegan hasta profundidades preferidas (tiering), lo cual

representa una solución al problema de competencia espacial entre esas especies endolíticas.

Los miembros más importantes del *criptobion* primario son los Lithophaginae, (una subfamilia de los Mytilidae) los cuales son los responsables de la erosión y eventual destrucción de un amplio rango de substrato calcáreo en el mar (Morton, 1983).

### Género *Lithophaga*

El género fue establecido por Röding en 1789 y está caracterizado por sus hábitos perforadores. Pertenece a la Familia Mytilidae y se encuentra en aguas templadas y tropicales de todo el mundo.

Kleemann (1990) postula que el registro fósil de los perforadores químicos, particularmente de *Lithophaga*, es muy rico y muy lejano en el tiempo geológico al de los perforadores mecánicos. La perforación química es considerada por lo tanto como un hábito "arcaico" y la perforación mecánica se considera que se desarrolló posteriormente. El posible ancestro de Mytilidae puede ser *Lithodomus jenkinsoni*, quizá una forma intermedia entre *Botula* y *Lithophaga*. *Corallidomus scobina*, se ha considerado un perforador químico facultativo y un ancestro en general para los Mytilacea. Kleemann postuló que el género *Lithophaga* existió desde el Jurásico y posteriormente confirmó su presencia en rocas del Triásico Superior (Kleemann, 1994a).

*Lithophaga* perfora tanto en coral vivo como en coral muerto, sin embargo, puede perforar otros organismos y rocas calcáreas o carbonatadas (Jones y Pemberton, 1988). Presenta una forma alargada y excava químicamente, (Hodgkin, 1962; Yonge, 1955; Jaccarini et al, 1968; Morton y Scott, 1980, entre otros) (Figura 7C). La concha está protegida contra su propio moco por el periostraco (Yonge, 1955).

*Lithophaga* produce perforaciones en forma de gota: la parte posterior que encierra a los sifones es estrecha y a veces alargada, mientras que la parte anterior se amplía en forma globular u ovalada, dejando espacio para las valvas y el cuerpo blando encerrado. El corte de la habitación es redondo, el de la parte sifonal es redondo u ovalado. La pared de la perforación es lisa. Presenta a veces una cresta poco elevada longitudinalmente, que coincide con la comisura ventral de los dos pliegues paleales. La profundidad de las perforaciones depende del tamaño del organismo, empieza con menos de un milímetro y alcanza hasta los 15 cm, como en *Lithophaga attenuata* (Fischer, 1990).

Algunas especies rotan lentamente alrededor de su eje antero-posterior (Figura 7 A-B). El molusco se adhiere a la pared de la perforación por medio de una serie de filamentos bisales, los cuales se pierden periódicamente y son reemplazados para permitir la rotación. Las especies que no rotan durante la perforación, producen generalmente una cavidad de corte ovalado (Yonge, 1955).

*Lithophaga* reacciona a la erosión del sustrato alrededor de la abertura sifonal de la perforación, penetrando a mayor profundidad dentro del sustrato y/o construye un conducto alrededor de los sifones expuestos. El sobrecrecimiento del coral o de organismos incrustantes alrededor de la apertura sifonal es contrarrestada por un proceso de perforación en retroceso, que produce una serie de estructuras laminadas en la región anterior a la perforación (Figura 7 D-E).

La tasa de perforación varía principalmente dependiendo de la especie, del tamaño del litófago, de la competencia intraespecífica, de las condiciones externas del medio y del tipo de sustrato (en el caso del coral si éste es masivo o ramificado, o si está vivo o muerto al momento de iniciarse la perforación). Al respecto, Arnaud y Thomassin (1976) mencionan que el tamaño del bivalvo está limitado por el tamaño del coral vivo.

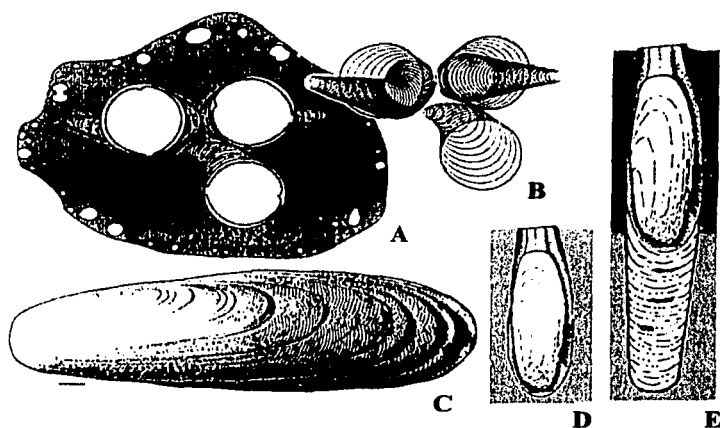


Figura 7. Bivalvos litófagos. (A) Sección transversal de corales recientes con tres perforaciones de *Lithophaga* sp; Bermuda. (B) Reconstrucción esquemática de la migración de las perforaciones de la figura anterior. (C) *Lithophaga* cf. *amillarum*, Oligoceno, Castelgomberto (Italia); la barra representa escala de 5 mm. (D-E) Dibujo esquemático mostrando la perforación en retroceso como una reacción al sobrecrecimiento del sustrato alrededor de la abertura sifonal de la perforación (la zona más oscura indica crecimiento secundario del sustrato. (Tomado de Savazzi, 1994)

Krumm y Jones (1993) plantearon que el origen del hábito perforador en corales vivos se pudo haber desarrollado de manera independiente en el Atlántico y en el Pacífico, o bien que se originó durante el Terciario Temprano en la región caribeña y de ahí se extendió hacia el Pacífico a través del mar de Tethys, antes de que se cerrara la conexión oceánica entre el Atlántico y el Pacífico a finales del Plioceno. La relación *Lithophaga* coral vivo para registros mesozoicos ha sido cuestionada debido a que no se observan generalmente estructuras de retroceso en las galerías. Los reportes de litófagos asociados a coral vivo en el registro fósil son extremadamente raros.

El registro previo de este grupo es escaso para México, sin embargo se reportó la presencia de *Lithophaga* en la Formación Cerro del Pueblo (Campaniano Superior) cerca de Saltillo Coahuila, perforando esqueletos articulados de algunos dinosaurios (Hernández, 1992).

INSTITUTO MEXICANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS  
 DEPARTAMENTO DE GEOLOGÍA  
 INSTITUTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS  
 DEPARTAMENTO DE GEOLOGÍA  
 INSTITUTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS  
 DEPARTAMENTO DE GEOLOGÍA

Durante su evolución, varias especies de *Lithophaga* han establecido una asociación de comensalismo con los corales. Kleemann (1995) considera que esta asociación no es especie-específica, ya que la misma especie de *Lithophaga* puede encontrarse en varios corales hospederos. Sin embargo, las especies de *Lithophaga* asociadas con coral viviente nunca se encuentran en coral muerto o en rocas, y las especies que perforan en sustratos muertos son incapaces de establecerse dentro de coral vivo. Kleemann (1994b) observó que las perforaciones de *Lithophaga* asociadas a coral vivo presentan algunos patrones:

En corales masivos:

- Las perforaciones están orientadas en la misma dirección del crecimiento del coral, en un arreglo radial. Son alargadas, debido a que el perforador se va desplazando al mismo ritmo que ocurre el crecimiento del coral.
- Los falsos pisos de forma cóncava (perforación en retroceso) en las perforaciones están correlacionados al crecimiento del coral (Kleemann, 1980), indican la longevidad individual de los bivalvos y son una prueba de que los corales fueron perforados en vida (Figura 7E).
- El espacio entre un falso piso y otro refleja la tasa de crecimiento del coral huésped, su número representa la edad mínima del bivalvo respectivo.
- Los bivalvos no se presentan únicamente en la superficie sino que pueden estar a diferentes profundidades dentro del esqueleto de coral, representando generaciones sucesivas en la misma colonia hospedera. Después de la muerte de los perforadores, sus túneles quedan cerrados por el crecimiento posterior del coral.

En corales ramificados:

- Las perforaciones asociadas a litófagos de tamaño pequeño tienden a girar en el eje de las ramificaciones cuando el espacio es limitado. Las perforaciones elongadas y falsos pisos no se desarrollan usualmente. Como el crecimiento del bivalvo obviamente excede el crecimiento lateral de las ramificaciones, son considerados especímenes de vida corta.

Existe una comprensión relativamente reciente de algunos perforadores litófagos de arrecifes que atacan tanto a corales vivos como a esqueletos de corales muertos, y se ha despertado un notable interés en aspectos como su relación con especies particulares de corales, su modo de perforación y sus métodos para sobrevivir entre los corales vivos. Sin embargo, hay todavía muy poca información cuantitativa sobre el papel destructivo que éstos y otros perforadores juegan en la bioerosión de un sistema arrecifal.



## ÁREA DE ESTUDIO

### UBICACIÓN

El área de estudio abarca los alrededores de Santa Ana Teloxtoc, aproximadamente a 40 km al suroeste de la ciudad de Tehuacán, municipio de Zapotitlán, en el extremo suroriental del estado de Puebla (Figura 8). Para llegar se parte de la Ciudad de Tehuacán (estado de Puebla) y se toma la carretera número 125 que se dirige hacia Huajuapán de León (estado de Oaxaca), pasando por los poblados de San Antonio Texcala y Zapotitlán de las Salinas. Aproximadamente en el kilómetro 33 se toma la desviación hacia la derecha, siguiendo el camino de terracería que va hacia Santa Ana Teloxtoc. Forma parte de la Provincia Fisiográfica Sierra Madre del Sur, en la zona noroccidental de la Subprovincia de la Meseta de Oaxaca (Barceló, 1978).

Se trata de una región semi-árida, de clima seco extremoso con lluvias en verano, y con un paisaje en el que predomina una gran variedad de especies de cactáceas, muchas de las cuales son endémicas. La fauna es variada y propia de este clima: alacrán, coralillo, águila, conejo, coyote, mapache y cacomixtle entre otros, pero al igual que las especies vegetales, se encuentran en peligro de desaparición debido a la destrucción de su hábitat y al comercio ilegal.

Hacia el oeste del área se encuentra el parte-aguas de dos cuencas hidrográficas: la Cuenca del Papaloapan que vierte sus aguas hacia el Golfo de México y la Cuenca del Balsas que vierte sus aguas hacia el Océano Pacífico. La corriente fluvial principal pertenece a la Cuenca del Papaloapan, se trata del Río Zapotitlán el cual drena en dirección oeste-este, y captura en su parte alta los arroyos de la Cuenca del Balsas (Barceló, 1978).

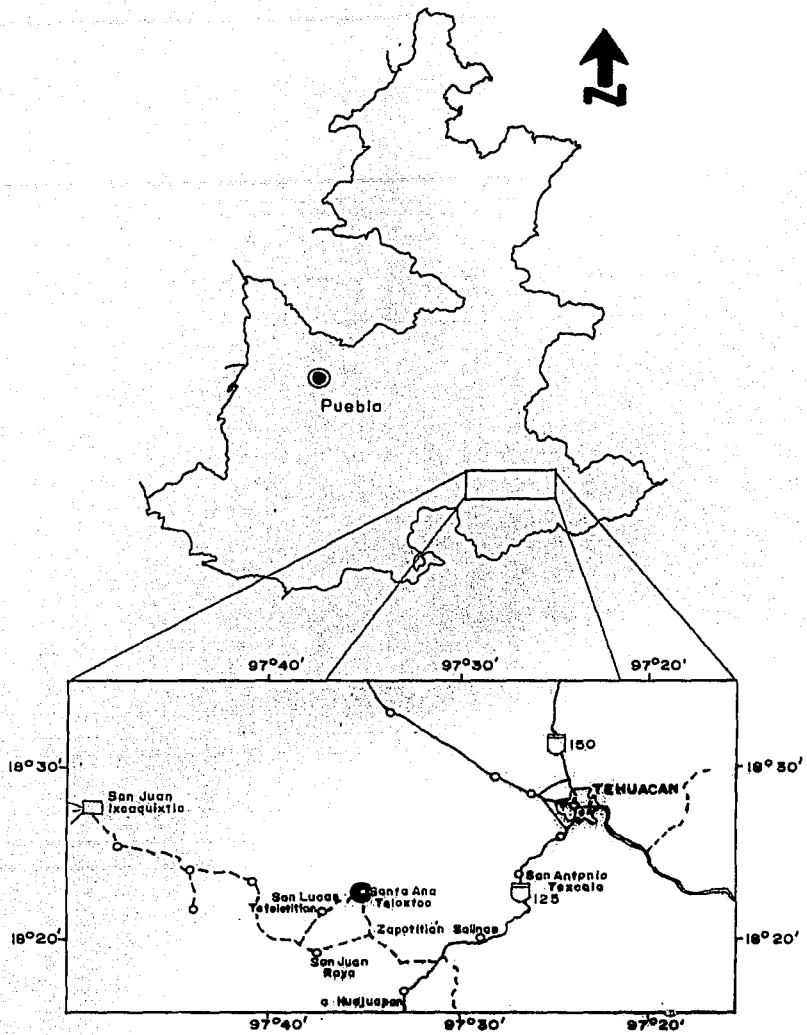


Figura 8. Ubicación del área de estudio, Santa Ana Teloxtoc, en el municipio de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

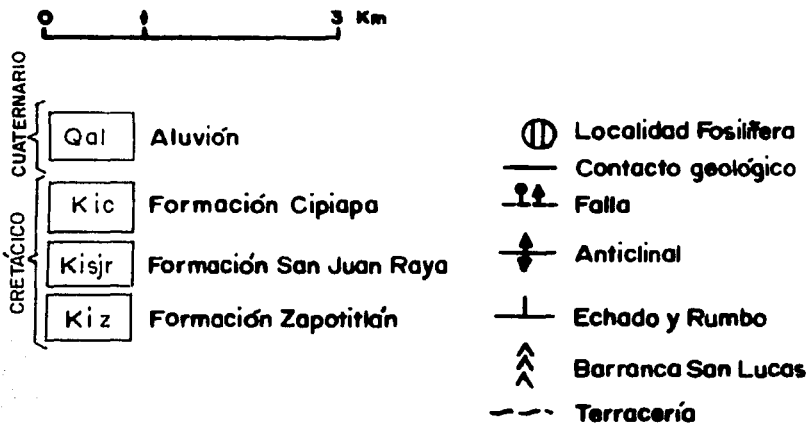
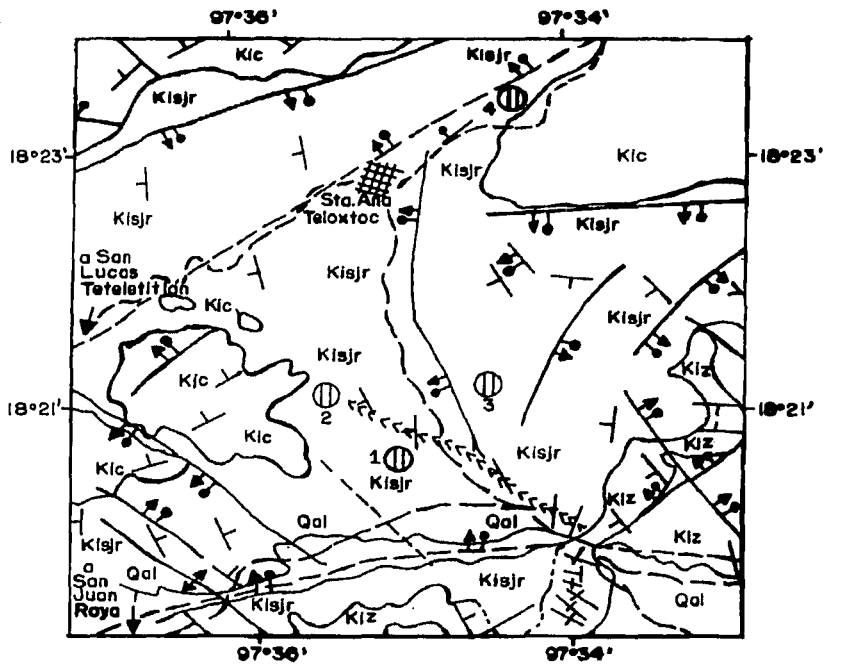


Figura 9. Mapa geológico de los alrededores de Santa Ana Teloxtoc (Modificado de Buitrón y Barceló-Duarte, 1980).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## ESTRATIGRAFIA

En la zona de estudio afloran rocas correspondientes a las formaciones cretácicas Zapotitlán (Barremiano), San Juan Raya (Aptiano), Miahuatepec (Aptiano) y Cipiapa (Albiano-Cenomaniano inferior). Informalmente se han separado los dos miembros superiores de la Formación Zapotitlán en formaciones independientes: Agua del Cordero y Agua del Burro (Barceló, 1978; Buitrón y Barceló, 1980). En algunas partes más altas y como producto de la erosión de las unidades pre-existentes, se encuentran depósitos de aluvión cuaternario (Figuras 9 y 10). Al sureste del área de estudio afloran rocas más antiguas que corresponden a las formaciones Matzitzi del Paleozoico Superior (Silva-Pineda, 1970, Weber, *et al.*, 1987) y Mapache del Jurásico, así como material terciario de las formaciones Tehuacán y Acatepec (Buitrón y Barceló-Duarte, 1980).

El material que se presenta en este trabajo proviene de la Formación San Juan Raya, que aflora en la parte más alta del Río Zapotitlán. Barceló (1978) describe a esta formación como una secuencia marina de lutita de color gris y gris verdoso en estratos de 2 a 3 cm de espesor; erráticamente se encuentra lutita de color gris violáceo en capas de 10 a 20 cm de espesor; entre las capas de lutita se encuentran estratos delgados, de 1 a 5 cm de espesor, de lutita calcárea que contienen una gran cantidad de huellas de anélidos. Intercalada con la lutita se presenta arenisca y arenisca calcárea de color gris verdoso de grano fino a medio, en estratos de 2 a 50 cm de espesor, muy fracturada y con vetillas de calcita (Fotografías 1 y 2). Barceló (1978) realizó un estudio petrográfico de las areniscas de esta formación cerca del contacto con la Formación Cipiapa; encontró arenisca del tipo wacka-arcósica de grano fino y medio, conteniendo un 70% de cuarzo, 10% de carbonatos, 10% de minerales arcillosos, 55% de albita y 4% de fragmentos de roca y otros minerales no identificables, los clastos son subredondeados a subangulosos; en el resto de la secuencia predomina la grauvaca lítica de grano fino a medio, con un 60% de cuarzo, 20% de fragmentos de roca, 7% de minerales arcillosos, 7% de oligoclasas, 5% de carbonatos y otros minerales no identificables, los clastos van de subredondeados a subangulosos; dentro de estas últimas capas existen algunas en donde los carbonatos aumentan hasta el 25% o 30% y son las que

SISTEMA	SERIE	PISO EUROPEO	REGION DE TEHUACAN			
			CALDERON-GARCIA (1956)	BARCELO-DUARTE (1978)		
CRETACICO	SUPERIOR	MAASTRICHTIANO				
		CAMPANIANO				
		SANTONIANO				
		CONIACIANO				
		TURCOMANO				
	INFERIOR	CENOMANIANO				
			ALBIANO	FORMACION CIPIAPA	FORMACION CIPIAPA	
		APTIANO	SAN JUAN RAYA	MIAHUA-TEPEC	FORMACION SAN JUAN RAYA	FORMACION MIAMUATEPEC
			BARREMIANO	FORMACION ZAPOTITLAN	fm Agua del Cordero	fm Agua del Burro
		VEDOMIANO	HAUTERVIANO			
			VALANGINIANO			
			BERRASIANO			

Figura 10. Estratigrafía de las rocas cretácicas. La Formación San Juan Raya del Aptiano sobreyace concordantemente a la Formación Zapotitlán (Barremiano) y subyace discordantemente a la Formación Cipiapa del Albiano-Cenomaniano (Tomado de Barceló, 1978; Buitrón y Barceló-Duarte, 1980).



Fotografía 1. La Formación San Juan Raya, presenta una alternancia de capas de arenisca con lutita de color gris y gris verdoso



Fotografía 2. Erráticamente se encuentra lutita de color violáceo.

corresponden a los bancos fosilíferos. Barceló estimó un espesor total de 800 m para la Formación San Juan Raya, pero debido a los intensos plegamientos y fallamientos que la han afectado (Figura 9) sólo se pudo medir parte de la misma, por lo que manejó como sección tipo una sección de 138.60 m medida a lo largo de la Barranca Salitrillo hasta el contacto con la Formación Zapotitlán (Formación Agua de Burro en el sentido de Barceló, 1978).

#### LOCALIDADES DE MUESTREO

Durante los recorridos realizados en el campo, se observaron varios afloramientos fosilíferos correspondientes a la Formación San Juan Raya. Se eligieron cuatro localidades de muestreo (Figura 11), si bien difieren notablemente en cuanto al grado de conservación del material y al control estratigráfico que pueda tenerse de ellas.

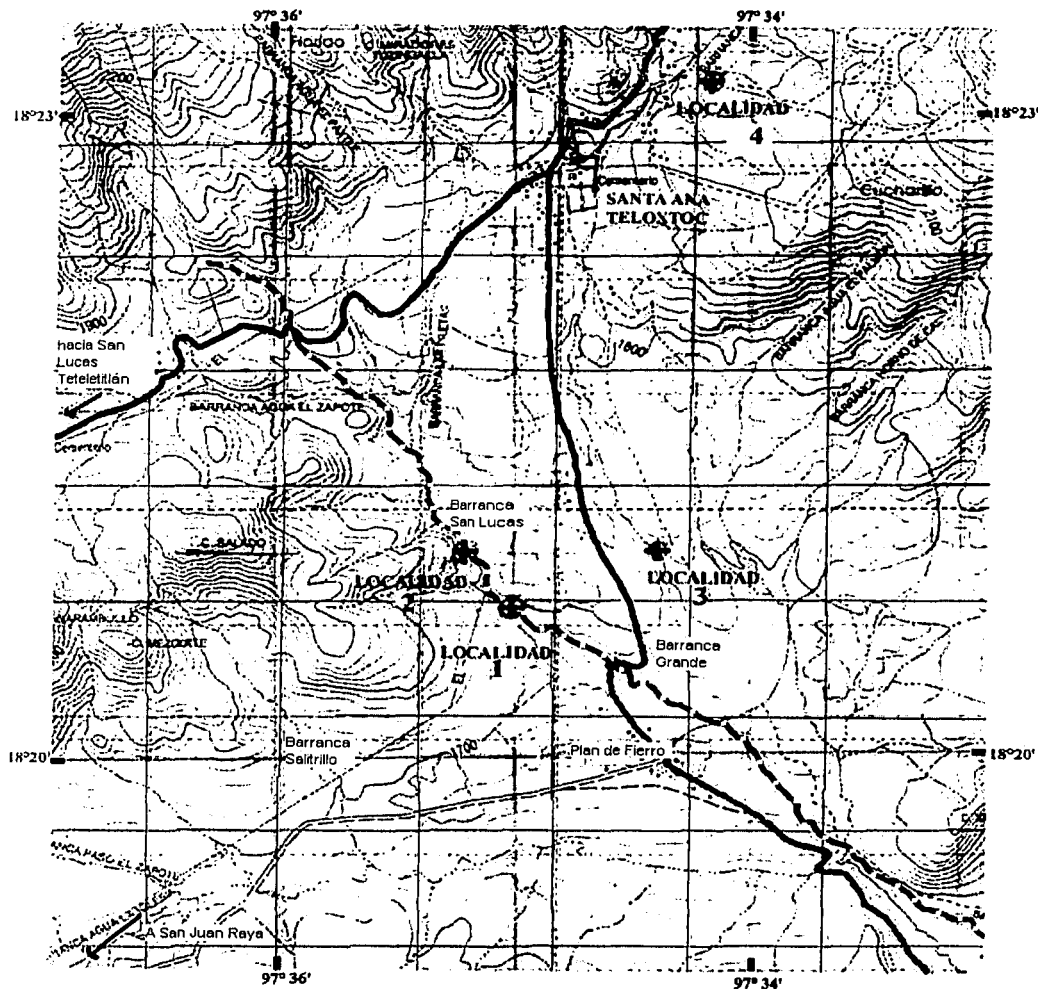


Figura 11. Mapa topográfico en el que se ubican las cuatro localidades fosilíferas donde se encontraron los corales perforados por *Lithophaga*, las dos localidades principales que se tomaron en cuenta para las interpretaciones paleobiológicas de este estudio se encuentran en la Barranca San Lucas (Localidades 1 y 2).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## LOCALIDAD 1:

Ubicación geográfica: En el lecho del arroyo, Barranca San Lucas, en las coordenadas 18° 20.762'N y 97° 35.086'O. Su altitud es de 1747 m.

Descripción litológica y fosilífera: Capa de arenisca color café claro, que presenta parches de arrecife de coral escasamente perforados por *Lithophaga*. Los corales están permineralizados, recristalizados y cubiertos por algunos serpúlidos; escasos bivalvos del género *Neithea*, radiolas de equinoideos y algunos corales solitarios, todos ellos alterados por permineralización y por intemperismo reciente, lo que les da un tono ligeramente anaranjado.

## LOCALIDAD 2:

Ubicación geográfica: Se encuentra en la ladera de pendiente suave que forma parte de las paredes de la Barranca San Lucas, en las coordenadas 18° 21.184'N y 97° 35.394'O. Su altitud es de 1755 m.

Descripción litológica y fosilífera: Alternancia de capas de arenisca color café claro con capas de lutita color gris. En una de las capas de arenisca calcárea se presenta un banco de ostreidos de la especie *Ostrea alicula*, con algunos ejemplares completos y permineralizados; asociados a este banco se encuentran también varios ejemplares sueltos de corales, algunos fragmentados, desgastados, muy erosionados y recristalizados, con numerosas perforaciones del bivalvo *Lithophaga*, así como radiolas de equinoideos rotas, desarticuladas, desgastadas, algunas deformadas por compresión y permineralizadas; existen también organismos epibiontes sobre el coral y sobre los ostreidos como serpúlidos y briozoarios. La capa de arenisca está cubierta por una capa de lutita gris clara y suprayaciendo a esta capa se presenta una arenisca café claro con valvas articuladas del bivalvo *Isognomon lamberti* y radiolas aisladas de erizos; por encima de esta capa se presenta una lutita gris intercalada con capas delgadas de arenisca calcárea de color crema, con escasos corales solitarios y radiolas



sur con echado de 22° oeste. Se midió una sección de 98.52 m y se elaboró la columna estratigráfica, ubicándose las capas portadoras de los fósiles mencionados. En el trayecto de la Barranca San Lucas se observaron ondulitas (Fotografía 3).



Fotografía 3. En la Barranca San Lucas se encuentran también ondulitas (estructuras sedimentarias primarias).

### LOCALIDAD 3:

Ubicación geográfica: En las paredes del arroyo que forma parte de la Barranca Grande, en las coordenadas 18° 20.762'N y 97° 35.086'O. Su altitud es de 1785 m.

Descripción fosilífera: El material fosilífero no se pudo ubicar en alguna capa, ya que se encontró suelto y sobre el camino. Se recolectaron únicamente dos cabezas de coral muy alteradas diagenéticamente pero con visibles perforaciones de *Lithophaga* y con algunos ostreidos en su superficie.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

#### LOCALIDAD 4:

Ubicación geográfica: Se encuentra cerca del poblado de Santa Ana Teloxtoc, rumbo al Cerro del Mono, en las coordenadas 18° 23.181'N y 97° 34.179'O. Su altitud es 1970 m.

Descripción fosilífera: De igual manera que en la localidad anterior, el material fosilífero no se pudo ubicar en una capa específica. Sin embargo, consiste de igual manera en diferentes especies de corales perforadas por *Lithophaga* y valvas de ostreidos de la especie *Ostrea alicula*.

El material de las localidades 3 y 4 está erosionado y retrabajado, por lo que únicamente se recolectó con la finalidad de completar la información referente a la asociación coral-bivalvo. En la localidad 1 los corales se conservaron *in situ* y por lo tanto sirvió de comparación para las interpretaciones ecológicas y tafonómicas. La localidad 2 presenta una secuencia bastante completa, por lo que fue el único caso en que pudo medirse una sección en la cual ubicar la asociación; además en esta localidad se pudieron recolectar varios ejemplares sueltos de *Lithophaga*, lo cual es raro en el registro fósil del grupo, pero cuando sucede ayuda notablemente en el reconocimiento de la especie.

## METODOLOGIA

El desarrollo de este estudio se realizó tanto en el campo como en el laboratorio.

**Trabajo de Campo.** El trabajo en el área de estudio se efectuó durante tres temporadas de campo.

En la primera salida se hizo un recorrido por el área para conocer la extensión y características de los afloramientos y los caminos que permiten acceder a los mismos.

En la segunda salida se ubicaron los estratos en los que se presentan depósitos de corales con perforaciones de bivalvos. Se realizó la descripción de las características de las localidades y se ubicaron geográficamente con ayuda del GPS (Sistema de Posicionamiento Global).

La tercera salida tuvo como objetivo elaborar la columna estratigráfica del área de estudio principal (Localidad 2) para lo cual se tomaron las medidas necesarias para estimar el espesor de las capas que la constituyen mediante el uso de clisímetro y cinta métrica, se caracterizó litológicamente a las rocas y se ubicó a las capas portadoras de la asociación coral-bivalvo.

En las dos últimas salidas se tomaron datos de campo que incluyeron, aparte de la descripción de las capas y de su ubicación, algunos rasgos de los fósiles como organismos asociados, abundancia relativa de las especies representadas, proceso de fosilización, estado de conservación (roturas, fragmentación, desarticulación, desgaste, selección de tamaños o formas) marcas de depredación o alimentación, epibiontes, bioerosión y posición dentro de los estratos. Se colectaron muestras por localidad tanto de corales que contenían perforaciones, como de ejemplares sueltos, ostreidos y otros organismos epibiontes y se protegieron con papel para su traslado y estudio posterior.

Se trabajaron los datos de la sección medida en la localidad 2, para elaborar la columna estratigráfica que nos presenta el estrato fosilífero donde se ubica a los corales con litófagos, ostreidos y fauna asociada, además de los cambios en litología.

Para obtener el espesor de las capas (es decir la distancia de B a C), se multiplicó la distancia AB por el seno de la suma de  $x+y$ , donde  $x$  es el echado y  $y$  es la pendiente del terreno.

La ecuación queda entonces así:  **$BC = AB \text{ sen } (x+y)$**  (Tomada de Quiroz, 1997)

Sustituyendo, el espesor total de la sección medida es el siguiente (Fotografía 4):

$$BC_{4-1} = 111.6m \text{ sen } (29^\circ+33^\circ)$$

$$BC_{4-1} = 111.6m \text{ sen } 62^\circ$$

$$BC_{4-1} = 111.6 (0.8829)$$

$$\mathbf{BC_{4-1} = 98.53m}$$

El espesor de las capas fosilíferas en donde se encuentra el banco de ostreidos y corales con litófagos (Fotografía 5), es:

$$BC = 7.30m \text{ sen } (22^\circ+20^\circ)$$

$$BC = 7.30m \text{ sen } 42^\circ$$

$$BC = 7.30 (0.9165)$$

$$BC = 6.69m$$

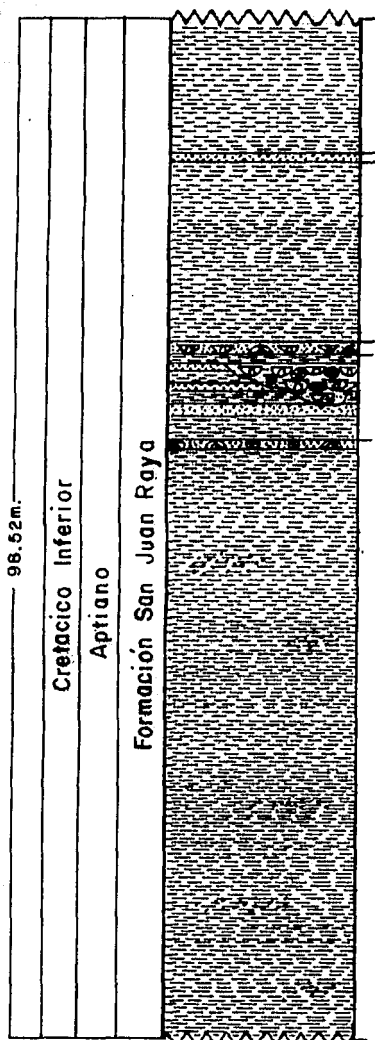
La columna estratigráfica obtenida se ilustra en la Figura 12.



Fotografía 4. Ladera de la Localidad 2 donde se midió la longitud de las capas presentes para elaborar posteriormente la columna estratigráfica.



Fotografía 5. Banco de ostreidos ubicado en la capa de arenisca, donde se encontró a los corales perforados y fauna asociada; una capa que contiene a bivalvos del género *Isognomon*. Se muestra además la metodología empleada para obtener el espesor de las capas (es decir, la distancia de B a C), se mide la distancia A-B y se multiplica por el seno de la suma  $x+y$  (echado y pendiente del terreno respectivamente).



- Lutita gris, deleznable.
- Arenisca calcárea café claro.
- Alternancia de lutita gris y arenisca calcárea crema, con corales solitarios y radiolas de erizo.
- Arenisca café claro, con radiolas de erizo y presencia de *Isognomon*.
- Banco de ostreidos, corales perforados por el bivalvo *Lithophaga*, espículas de erizo.
- Lutita con escasos depósitos de arenisca calcárea.

Simbolos de Litología

Lutita 

Arenisca 

Simbolos de Contenido Paleontológico

Bivalvos 

Corales 

Equinoideos 

5m 

Figura 12- Columna Estratigráfica de la localidade 2, en la Barranca San Lucas.

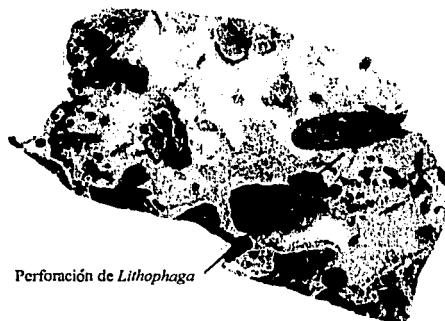
TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

## **Trabajo de Laboratorio**

- Para comenzar el estudio se efectuó el registro de los ejemplares en la libreta de entradas del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM para conservar los datos de campo correspondientes a cada ejemplar: grupo biológico, colector, fecha de colecta, formación, edad, localidad y observaciones generales. Posteriormente se realizó la preparación de los ejemplares (limpieza de tipo mecánico con ayuda del percutor y del sand blaster).
- Posteriormente se elaboró cuadro para llevar el registro de los ejemplares y en donde se anotaron las siguientes características:
  - a) El grado de conservación de la muestra: si está fragmentada o desgastada.
  - b) Las especies de coral atacado.
  - c) La distribución de los perforadores.
  - d) La abundancia relativa
  - e) Posición de las perforaciones, ya sea longitudinal o transversal.
  - f) Presencia de la concha de los litófagos.
- Dadas estas características se procedió a determinar a que muestras se les realizaría un corte longitudinal, transversal o ambos. Terminado el corte, se procedió a elaborar los acetatos o peels (Figura 13).

La técnica a seguir para obtener los acetatos o peels es la siguiente:

1. Una vez cortado el ejemplar se pulen las superficies con abrasivo humedecido (óxido de silice "carborundum") sobre una superficie de vidrio. Se comienza con el abrasivo número 2 y, posteriormente con el abrasivo número 1, enjuagando con agua corriente la muestra del abrasivo anterior.
  2. Se enjuagan perfectamente con agua y destilada y se dejan secar totalmente las superficies.
  3. Se sumergen en ácido clorhídrico al 10% en volumen, durante 30 segundos, teniendo cuidado en que la superficie pulida no toque el fondo de la charola que lo contiene.
  4. Se saca la superficie y se enjuaga inmediatamente con agua destilada.
  5. Se deja secar nuevamente la superficie, procurando no tocarla de ninguna manera.
  6. Ahora, a la superficie se le añade acetona con una pipeta y se deja evaporar. Nuevamente se agrega acetona y, rápidamente se coloca la hoja de acetato de celulosa, evitando que se formen burbujas de aire y que se evapore la acetona.
  7. Se deja secar el acetato de celulosa durante 15 minutos y se desprende de la roca con mucho cuidado.
  8. Si el acetato o peel obtenido tiene burbujas, se tiene que repetir la técnica a partir del pulido de las superficies con abrasivo.
- (Modificado de Phillips *et al.*, 1976)



Perforación de *Lithophaga*

Figura 13. Acetato o peel obtenido de la técnica anterior en donde se observaron las perforaciones de *Lithophaga* alrededor del coral. Ejemplar 00/128.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



- Posteriormente se ubicaron en un mapa geológico de la zona las coordenadas obtenidas y así las cuatro localidades fosilíferas en que se colectó.
- La estimación del porcentaje de erosión provocado por los bivalvos se obtuvo mediante la estimación del volumen de cada uno de los individuos respecto al volumen total del coral.
- Con el fin de conocer los aspectos mineralógicos de las muestras, se realizaron observaciones de láminas delgadas de algunos ejemplares previamente seleccionados, y se efectuó el análisis mineralógico con microscopio petrográfico por parte del personal de la División de Ingeniería en Ciencias de la Tierra, Departamento de Yacimientos Minerales en la Facultad de Ingeniería (UNAM).

## RESULTADOS

### PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

En todos los corales recolectados, las perforaciones contenían las conchas de los bivalvos, por lo que se puede asegurar el tipo de organismo que las produjo. El material estudiado se encuentra depositado en la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, formando parte de la colección del Museo de Paleontología.

Se utiliza la clasificación propuesta por Newell en 1969.

Clase BIVALVIA Linnaeus, 1758

Subclase PTERIOMORPHIA Beurlen, 1944

Orden MYTILOIDA Férussac, 1822

Superfamilia MYTILACEA Rafinesque, 1815

Familia MYTILIDAE Rafinesque, 1815

Subfamilia LITHOPHAGINAE Adams y Adams, 1857

Género LITHOPHAGA Röding, 1798

Röding, 1798, p. 156. Tipo : *Lithophaga. mytuloides*.

*Lithophaga* sp. A

Lám 1, Figs. 1-21

Descripción.- La concha es pequeña (de 1 a 2.5 cm de longitud), delgada, equivalva e inequilateral, con umbones poco conspicuos y subterminales, cercanos al margen anterior; su forma es subcilíndrica y adelgazada posteriormente a manera de cuña, lo cual es evidente en vista dorsal. El margen anterior es hemisférico; el margen posterior es redondeado en vista lateral; el margen dorsal es recto, apenas elevado en

la parte anterior; el margen ventral es recto y liso. La superficie presenta líneas de crecimiento concéntricas y finas, así como marcas de crecimiento que están más pronunciadas hacia el margen posterior, poco visibles en algunos ejemplares pero que se hacen evidentes al iluminarlas oblicuamente; carece de incrustaciones posteriores.

Dimensiones.- De los 30 ejemplares que se colectaron sueltos, la mayoría están fragmentados y muy alterados diagenéticamente. Las dimensiones de los 5 ejemplares mejor conservados son:

FCMP	Longitud (cm)	Altura (cm)	Diámetro (cm)
03/6	1.5	0.5	0.45
03/7	2.08	0.62	0.53
03/8	1.72	0.5	0.42
03/9	1.23	0.4	0.37
03/10	1.00	0.37	0.3

Discusión.- El tamaño de las valvas, su forma general, la posición de la línea de la charnela y el hábito perforador corresponden al género *Lithophaga*. Los ejemplares sueltos presentan su superficie ligeramente exfoliada, por lo que no se observan los detalles finos de la ornamentación. Las perforaciones no presentan un patrón definido ya que muchas de ellas son oblicuas e incluso paralelas a la superficie del coral. Esta disposición, la ausencia de perforaciones alargadas y sin desarrollo de pisos falsos, así como la ausencia de incrustaciones calcáreas en la parte posterior de las conchas, indica que se trata de una especie que atacaba las partes muertas del coral.

Las características de esta especie presentan semejanzas con otras especies cretácicas previamente descritas pero de ellas:

- *Lithophaga prestensis* Pictet y Campiche 1864-67 del Aptiano Superior de la Presta, presenta una relación longitud-altura menor.

- *Lithophaga alpina* Zittel, 1866 del Cretácico Tardío de Austria es una forma gregaria pero sus perforaciones se presentan a lo largo del eje de crecimiento del coral lo que indica un hábito de vida.
- *Lithophaga carolinensis* Conrad, 1875 del Cretácico Tardío de Carolina del Norte presenta una superficie lisa, sin líneas de crecimiento pronunciadas y un radio longitud altura menor.
- *Lithophaga twitchelli* Gardner, 1916 del Cretácico Tardío de Maryland presenta una concha lisa que es menos inflada en corte transversal (diámetro menor).

Ocurrencia.- Localidad 2. Formación San Juan Raya, del Cretácico Inferior (Aptiano).

*Lithophaga* sp. B

Concha más pequeña que en la especie A (de 0.2 a 1.2 cm de longitud). El estado de preservación y la ausencia de ejemplares sueltos impiden observar características diagnósticas que permitan asignarla a una especie particular, sin embargo se presentan especímenes crípticos por sobrecrecimiento del coral, las perforaciones se presentan a lo largo del eje de crecimiento del coral, sin desarrollo de pisos falsos, los litófagos no son muy abundantes y ocupan una mayor distribución espacial dentro de los corales indicando por lo tanto que debieron estar asociados al coral vivo, a diferencia de la especie A. *Lithophaga* sp. B no presenta especificidad a una sola especie de coral, sino que perforó a *Procyathophora aguilerai*, *Procyathophora poblana* y *Complexastrea cyclops*. Éstas conchas podrían representar estadios juveniles de la

Ocurrencia.- Localidad 1. Formación San Juan Raya. Cretácico Inferior (Aptiano).

## CORALES PERFORADOS POR BIVALVOS LITÓFAGOS

Las especies de corales estudiados que presentan perforaciones de bivalvos litófagos aparecen en la tabla 1, si bien en algunos ejemplares no se logró establecer el género de coral perforado ya que están muy alterados diagenéticamente. Las especies y géneros de éstos se encuentran referidos en los trabajos de Reyer (1963) *Thamnasteria*, *Procyathophora*, *Cyathophora*, *Complexastrea*, *Baryphyllia* y *Myriophyllia*, a excepción de *Cryptocoenia* (Felix, 1891).

En la localidad 1 los ejemplares de *Lithophaga* están dentro del coral y son de tamaño pequeño a mediano y perforan las siguientes especies de coral: *Procyathophora aguilerai*, *Procyathophora poblana* y *Complexastrea cyclops*; estos ejemplares están alterados diagenéticamente y presentan un color rojizo por intemperismo y se encuentran en posición de vida (*in situ*). Se observa también la presencia de briozoarios y además radiolas desarticuladas de equinoideos.

En la localidad 2 se colectaron ejemplares de *Thamnasteria crespai*, *Thamnasteria* sp., *Procyathophora aguilerai*, *Cyathophora atempa*, *Myriophyllia* sp. y *Baryphyllia confusa*. Entre la fauna asociada se encuentran los gasterópodos *Cerithium bustamantii*, *Tylostoma aguilerai*, *Cassiope cf. renevieri* y *Craginia floresii*; los bivalvos *Neithea (Neitheops) atava* e *Isognomon lamberti*, y equinoideos como *Pseudocidaris clunifera*. En algunos ejemplares colectados se observan conchas muy grandes de *Lithophaga*, de alrededor de 2 cm de longitud (00/147, 98/896 y 98/898). Se encontraron además ostreolitos, que son acumulaciones de ostreas en crecimiento cementadas sobre un núcleo móvil, formando una estructura esferoidal, con ostreas en posiciones de vida sobre todas las superficies, ya que estos objetos rotan frecuentemente durante su crecimiento; han sido denominados también "ostreoides" (Peryt, 1983, *in Wilson et al.*, 1998) y ostreoides macroides (Hottinger, 1983 *in Wilson et al.*, 1998). Sobre las valvas de *Ostrea alicula*, (la cual forma el banco de ostreoides) se observó la presencia de briozoarios y serpúlidos.

En la localidad 3 se colectaron dos ejemplares *Thamnasteria crespoid* y *Cryptocoenia micrommatos?*. Los ejemplares se encontraron rodados. La superficie del ejemplar 00/175 está cubierta en algunas partes de sedimento y también hay valvas cementándose. Las perforaciones de *Lithophaga* son más numerosas en la parte inferior que en la parte superior; también se encuentran serpúlidos en la superficie inferior. *Thamnasteria crespoid* (00/174) está muy alterado diagenéticamente, se observan perforaciones de un diámetro considerable y en el corte se conservan estructuras de crecimiento del coral; la superficie está cubierta en algunas partes por ostreidos.

En la localidad 4 también se encuentran asociados los corales *Thamnasteria crespoid* (00/172, 00/173, 00/168) *Cryptocoenia micrommatos?*, *Baryphyllia confusa* (00/169, 00/170, 00/171) y con las perforaciones de *Lithophaga*. El material se encontró rodado y alterado diagenéticamente, si bien algunos ejemplares todavía conservan estructuras de crecimiento del coral (00/165 y 00/172). Se encontraron ostreolitos retrabajados (00/166 y 00/170).

Especies de corales perforados	Localidades			
	1	2	3	4
<i>Thamnasteria crespoid</i> (Felix)		x	x	x
<i>Thamnasteria</i> sp.		x		
<i>Procyathophora aguilerai</i> Reyerros	x	x		
<i>Procyathophora poblana</i> Reyerros	x			
<i>Cyathophora atempa</i> Felix		x		
<i>Cryptocoenia micrommatos?</i>			x	x
<i>Myriophyllia</i> sp.		x		
<i>Baryphyllia confusa</i> (d'Orbigny)		x		x
<i>Complexastrea cyclops</i> (Felix)	x			

Tabla 1. Muestra las especies de corales perforados por *Lithophaga* en las diferentes localidades donde se encontraron. El mayor número de especies de corales se observa en la localidad 2.

De todos los ejemplares perforados y bioerosionados colectados, se puede observar que la mayoría pertenecen a *Thamnasteria cresspoi*, y corresponden a los ejemplares de las localidades 2, 3 y 4.

#### BIOEROSION EN CORALES CAUSADA POR *Lithophaga*

La bioerosión es un proceso destructivo en el cual se efectúa la remoción de materiales esqueléticos por organismos perforantes utilizando medios físicos, químicos o ambos. Como se mencionó anteriormente, la estimación del porcentaje de erosión provocado por los bivalvos se obtuvo mediante la estimación del volumen de cada uno de los individuos respecto al volumen total del coral.

Si se toma en cuenta únicamente la forma que tiene el bivalvo, la figura geométrica que se aproxima es la de un cilindro, el cual tiene la siguiente fórmula de volumen:  $\pi r^2 h$ , donde  $r$  es el radio y  $h$  la altura.

Se midió el diámetro en la mayoría de los litófagos, así como su longitud. En algunos ejemplares no se pudo determinar una de estas medidas por el estado de conservación de los litófagos y por la posición que tenían dentro del coral, sin embargo se estimó a partir de ejemplares sueltos en los que corresponde aproximadamente la longitud con respecto al diámetro. Por ejemplo, los ejemplares que miden 1 cm de longitud tienen 0.4 cm de diámetro, los de longitud menor o igual a 1.5 cm tienen diámetro de 0.5 cm, los que presentan longitud menor o igual a 2 cm presentan 0.6 cm de diámetro, y los que tienen longitud mayor de 2 cm tienen 0.7 cm de diámetro, aproximadamente.

De cada localidad se eligió un ejemplar de coral que presentaba los efectos de erosión observados en la mayoría de los ejemplares de esa localidad. El porcentaje de bioerosión se obtuvo multiplicando el volumen total de litófagos por 100, entre el volumen total del coral medido (Tablas 2 y 3).

Es importante considerar que en la estimación de los porcentajes obtenidos, existen factores que disminuyen el porcentaje de bioerosión real:

a) no se tomó en cuenta el revestimiento de las perforaciones, pues las medidas se hicieron con base en las dimensiones de las conchas, por lo que no son las dimensiones reales de las perforaciones

b) muchas de las perforaciones sólo se encontraban sobre la superficie y fue imposible determinar si existían más perforaciones dentro del coral

c) los diámetros muy pequeños (menores de 0.4 cm) pueden corresponder a diferentes cortes hechos hacia la parte posterior del litófago y no a la parte media, que se tomó como referencia.

d) la vista (ventral o lateral) que presentaban los bivalvos al efectuarse las medidas

Por lo tanto, lo que se obtiene es el porcentaje mínimo de bioerosión.



Ejemplar del coral	Longitud del litófago (cm)	Diámetro del litófago (cm)	Radio al cuadrado (cm)	Número de litófagos	Volúmen de litófagos (cm <sup>3</sup> )
01/1397	1	0.4	0.04	1	0.12
	0.4	0.2	0.01	1	0.01
	0.6	0.1	0.002	1	0.003
	0.3	0.1	0.002	1	0.001
	0.2	0.15	0.005	1	0.003
	0.4	0.2	0.01	1	0.012
	1	0.25	0.125	1	0.39
	1	0.3	0.0225	1	0.07
	1.2	0.4	0.04	1	0.15
<b>Volumen total que aportan todos los litófagos</b>					<b>0.75</b>
00/153	1	0.2	0.01	5	1.57
	1	0.3	0.0225	9	0.63
	1	0.4	0.04	7	0.87
	1.5	0.5	0.0625	9	2.64
	2	0.6	0.09	7	1.3
	2	0.7	0.1225	4	3.07
	2.5	0.8	0.16	1	1.25
<b>Volumen total que aportan todos los litófagos</b>					<b>11.33</b>
00/174	1	0.3	0.0225	1	0,07
	1	0.4	0,04	5	0,62
	1.5	0.5	0,0625	2	0,58
	2	0.6	0,09	1	0,56
	2	0.7	0,1225	3	2,3
	2.5	0.8	0,16	2	2,51
	2.5	0.9	0,2025	1	1,58
	2.5	1	0,25	2	3,92
<b>Volumen total que aportan todos los litófagos</b>					<b>12,14</b>
00/168	1	0.2	0.01	2	0.06
	1	0.3	0.0225	7	0.49
	1	0.4	0.04	1	0.12
	1.5	0.5	0.0625	2	0.58
<b>Volumen total que aportan todos los litófagos</b>					<b>1.25</b>

Tabla 2. Muestra los datos obtenidos de diámetro, longitud de los litófagos (altura), y número de litófagos que presentaban alguna de estas medidas para obtener el volumen total que ocupaban éstos últimos en el coral. Al final de cada ejemplar se encuentra el volumen total que aportan todos los litófagos. La fórmula para obtener el volumen de un litófago es  $v = \pi r^2 h$ .

FECHA CON  
FUNDAMENTO DE ORIGEN

Número de Ejemplar	Volumen del coral (cm <sup>3</sup> )	Volumen de litófagos (cm <sup>3</sup> )	Porcentaje mínimo de Bioerosión (%)
01/1397	200	0.75	0.37
00/153	600	11.33	1.88
00/174	720	12.14	1.68
00/168	154	1.25	0.81

Tabla 3. Se muestra el volumen que ocupó cada coral, el volumen total de los litófagos y el porcentaje de bioerosión que provocó *Lithophaga* en cada ejemplar; el 1397 corresponde a la localidad 1, el 153 a la localidad 2, los ejemplares 174 y 168 corresponden a la localidad 3 y 4, respectivamente.

Los litófagos que presentan el menor porcentaje de bioerosión son los que corresponden al ejemplar 01/1397 (Localidad 1), que produjeron una erosión del 0.37%; son litófagos muy pequeños, de 0.1 a 0.4 cm de diámetro, que ocupan 0.75 cm<sup>3</sup> del volumen del coral de 200 cm<sup>3</sup>. En cambio, en el ejemplar 00/153 (localidad 2) es mayor la cantidad de individuos perforadores, sin embargo el mayor número de éstos caen dentro del intervalo de 0.4-0.6 cm de diámetro; los individuos medidos del ejemplar en conjunto ocupan un 11.33 cm<sup>3</sup> del volumen total del coral y el porcentaje de bioerosión con el cual contribuyen es 1.88%, este valor es el más alto aunque el volumen del coral es de 600 cm<sup>3</sup>, la abundancia de litófagos influye más en la erosión que la presencia de perforaciones de gran tamaño. En el ejemplar 00/174 que pertenece a la Localidad 3, se presentó 1.68% de bioerosión por parte de los litófagos que ocuparon 12.14 cm<sup>3</sup> del volumen total, el tamaño de los individuos varía desde 0.3 cm hasta 1 cm de diámetro; la mayor parte de los individuos son de gran tamaño, observándose una gran distribución sobre la superficie, una parte significativa de ésta se encuentra ya cubierta por los ostreidos, además está muy desgastada y cubierta por sedimento en algunas partes, el volumen que ocupó el coral fue el mayor con 720 cm<sup>3</sup>; la especie de coral erosionado corresponde a *Thamnasteria crespoides*. En el ejemplar 00/168 (localidad 4) hay una gran cantidad de litófagos sobre una superficie muy reducida que fue sobre la que se realizó la medición, ocupando 1.25 cm<sup>3</sup> del volumen del coral que son 154 cm<sup>3</sup>, es decir son muy abundantes en una superficie muy pequeña, denotando nuevamente que la erosión más efectiva la producen numerosos individuos de tamaño medio.

## ESTUDIO MINERALÓGICO

El estudio mineralógico dio como resultados:

### Muestra 00/1396 (Localidad 1)

Coral recristalizado con bioturbación. Está constituido por un mosaico cristalino de calcita espática. Se observan estructuras de bioturbación con formas irregulares y límites constituidos por micrita, minerales arcillosos y óxidos de hierro. El alto grado de recristalización de la calcita borró la textura original del coral.

### Muestra 00/1398 (Localidad 1)

Coral con cierto grado de recristalización, pero es posible reconocer su textura original. Se observan oolitos con estructura concéntrica y núcleos de espatita, pellets de micrita, abundantes fragmentos de conchas y coralitos de micrita. Estos constituyentes se encuentran cementados por un mosaico de espatita. La bioturbación está representada por huecos de forma irregular y límites lobulados que están rellenos de micrita, minerales arcillosos y óxidos de hierro, que contienen conchas de bivalvos constituidas por espatita.

### Muestra 00/120 (Localidad 2)

Muestra de ostreolito constituido por intraclastos y pellets de micrita; oolitos con estructura concéntrica de micrita y granos de calcita espática como núcleo; así como por fragmentos de conchas cementados por espatita. Presenta además estructuras de bioturbación de formas elípticas y límites en la forma de lóbulos que corresponden a las perforaciones de los litófagos y están formadas por micrita, minerales arcillosos y escasos óxidos de hierro; dentro de estas estructuras se encuentran conchas de bivalvos formados por espatita que no conservan la estructura interna. También se observan fragmentos de conchas con una estructura interna fibrosa, que corresponden a las ostreas.

#### Muestra 00/129 (Localidad 2)

Muestra de ostreolito en el que se observa un mosaico cristalino de calcita espática que contiene abundantes fragmentos de conchas de ostras que conservaron la estructura fibrosa. Se presentan estructuras de bioturbación de formas irregulares y ovoides (perforaciones) constituidas por micrita, minerales arcillosos y óxidos de hierro; dentro de estas estructuras se observaron fragmentos de conchas formadas por espatita y que corresponden a los bivalvos litófagos; otras contienen fragmentos de conchas que presentan una estructura fibrosa y que corresponden a ostras.

#### Muestra 03/5 (Localidad 2)

Coral con alto grado de recristalización. Se observa un mosaico cristalino de calcita espática donde se alcanzan a apreciar fragmentos difusos de conchas constituidas por espatita sin que se conserve la estructura interna. Se observan estructuras de bioturbación representadas por las oquedades irregulares en la roca, las cuales están rellenas por calcita micrítica, minerales arcillosos y óxidos de hierro.

Las muestras estudiadas contienen intraclastos, oolitos, estructuras de bioturbación y pellets que son elementos de origen químico o bioquímico formados en la cuenca de sedimentación y que experimentaron un cierto transporte en forma de distintos fragmentos. Por otra parte, la calcita espática relleno por precipitación los poros existentes entre los elementos ya acumulados, estando el medio lo bastante agitado como para impedir el depósito de partículas más finas; su presencia indica un medio poco profundo y de alta energía (Foucault y Raoult, 1985).

## ANALISIS DE LOS RESULTADOS

### DIFERENCIAS DEL REGISTRO FOSIL EN CADA LOCALIDAD

En la localidad 2 fue posible elaborar una columna estratigráfica y establecer en qué capas se sitúan los fósiles; observar cómo fue el depósito, que tipo de ambiente era, en que condiciones fueron transportados hasta ese sitio y finalmente cual fue la interacción entre coral-litófago y coral-litófago-ostreido. En la localidad 2 se encontró a los ostreolitos y esto ayudó a deducir por qué estaban juntos en esa asociación con los corales. El material de las localidades 3 y 4 permitió ayudar a interpretar los procesos y las interacciones que existieron en el ambiente cretácico; es decir complementando lo que se refiere a la relación ecológica de las diferentes especies de corales con *Lithophaga*, por ejemplo, si perforaban coral vivo o muerto, qué tan abundantes eran los litófagos en el proceso de perforación, el porcentaje de bioerosión producido en los corales, el comportamiento que presentaban estos mismos dentro del coral permitiendo observar la competencia entre ellos y la dirección de la perforación, pero al no poder asignarlas a una determinada capa en el campo, no se utilizaron en las interpretaciones finales. La localidad 1 indicó que los corales eran perforados en vida y al encontrarse *in situ* deducir que formaban parches arrecifales y que se encontraban cerca de la costa.

### RELACIONES CORAL-PERFORADOR

#### **Perforación en coral muerto**

En la localidad 2 las perforaciones no presentan un patrón definido ya que muchas de ellas son oblicuas e incluso paralelas a la superficie del coral. Esta disposición, así como la ausencia de perforaciones alargadas, de pisos falsos, y de incrustaciones calcáreas en la parte posterior de las conchas, indica que se trata de una especie que atacaba las partes muertas del coral. Los ejemplares 00/153, 00/158, 00/167, 00/168 y

00/174 fueron perforados cuando el coral estaba muerto y esto se evidencia por la abundancia de perforaciones que presentan en toda la superficie, éstos corales corresponden a *Thamnasteria crespoi*. Los ejemplares 00/158 y 00/167 están muy alterados diagenéticamente y no se pudo determinar la especie del coral.

### **Perforación en coral vivo**

En la localidad 1, los corales *Procyathophora poblana*, *Procyathophora aguilerai* y *Complexastrea cyclops* fueron perforados en vida por *Lithophaga*. La especie del litófago no puede caracterizarse adecuadamente debido a que no se encontraron ejemplares sueltos y a que la recristalización no permite observar estructuras diagnósticas como las incrustaciones calcáreas, además no se presentan pisos falsos que indiquen el desplazamiento del litófago durante el crecimiento del coral. Sin embargo, la evidencia de que fueron perforadores del coral vivo radica en que son formas crípticas, es decir que quedaron encerradas dentro de la colonia del coral por sobrecrecimiento de éste.

El tipo de relación ecológica entre litófagos y corales ha sido estudiada por varios autores. Arnaud y Thomassin (1976) mencionan que la relación existente entre *Lithophaga lessepsiana* y el coral *Heteropsamia michelini* puede ser considerada como una especie de parasitismo, ya que aunque el bivalvo no obtiene alimento del coral, la perforación induce a la muerte del pólipos cuando crece más que el coral. Sin embargo, no proporcionan más argumentos acerca de esta relación. Esta idea ha sido compartida por otros autores desde que se hicieron los primeros estudios relacionados con organismos destructores de coral. Por otra parte, a partir de sus numerosos estudios realizados acerca de la asociación de *Lithophaga* con coral, Kleemann (1982) considera que la relación que existe entre ambos es un comensalismo, las ventajas para el bivalvo consisten en poder llevar a cabo la perforación dentro del esqueleto de coral para establecer su hábitat, proporcionar un sitio protegido contra depredadores, obtención de recursos alimenticios del medio externo y evitar competencia con otras especies, si bien hay competencia intraespecífica por el espacio entre los mismos litófagos (Kleemann, 1994b); la respuesta que tiene el coral al crecer es controlar la perforación, ya que la tasa de crecimiento del coral siempre excede la del perforador, aunque en grado variable (Soliman, 1969).

## BIOEROSIÓN PRODUCIDA POR LOS LITOFAGOS

Los ejemplares analizados presentan un porcentaje máximo de bioerosión de 1.88%, que corresponde a la Localidad 2, con fragmentos de corales transportados y que fueron perforados por litófagos después de morir, mientras que el mínimo es 0.37% y corresponde a la Localidad 1 con corales *in situ*, en una asociación de vida con los litófagos. Si se extrapolan los datos para las dos asociaciones estudiadas de la Formación San Juan Raya, se observa que, a pesar de las consideraciones anteriores, el porcentaje de erosión producido por los bivalvos litófagos es muy bajo, sobre todo al considerar que los ejemplares de la Localidad 2 atacaban coral muerto que fue transportado, quedando expuesta y disponible una mayor área de fijación para los litófagos; en este caso la competencia por los recursos aumentó, como se refleja en el comportamiento de los litófagos: el desplazamiento que efectúan al desviar el rumbo de su habitación si otra está cerca o de ocupar perforaciones vacías.

En el caso de los litófagos que vivían en coral vivo (Localidad 1) los valores del porcentaje de bioerosión obtenidos son muy bajos y los litófagos están muy dispersos en el coral, lo que indica que en los corales que están *in situ* es menor la bioerosión, ya que hay más recursos disponibles como el espacio y el alimento, por lo que la competencia disminuye. Los datos concuerdan con los valores estimados por Kleemann (1998), quien reportó que en los corales actuales el porcentaje de erosión medido en corales perforados en vida por *Lithophaga* es muy bajo: el porcentaje máximo que él encontró es de 2.7%, como el producido por *L. lima* en la Gran Barrera de Arrecifes de Australia y el mínimo está por debajo del 2%, como el producido por *L. purpurea* en el Mar Rojo.

Así, el porcentaje de bioerosión en los corales producida por los bivalvos litófagos es muy bajo: en la asociación de vida (localidad 1) cae dentro de los límites reportados para especies vivientes (Hein y Risk, 1975); en los corales que fueron perforados después de su muerte (localidad 2), la bioerosión es muy baja pero fue incrementada por la presencia de otros organismos, ya que en corales muy alterados diagenéticamente, en las conchas de los ostreidos y en el relleno sedimentario de éstos

se observan colonias de briozoarios y numerosas perforaciones de diámetro muy pequeño correspondientes a esponjas cliónidas que junto con los serpúlidos y posiblemente algas, tuvieron un papel mayor en la destrucción del coral, como han sido referidas para otras asociaciones contemporáneas (Gardiner, 1903) (Figura 14 ). James (1970), trabajando con 40 cabezas de coral del género *Diporia* en Bermudas encontró un promedio de 1.5 perforaciones por cabeza. Utilizando estos datos sugirió que la población de *Lithophaga nigra* había reciclado 0.5 kg. de sedimento y lo comparó con los datos de Neumann (1966) quien reportó que *Cliona lampa* había removido de 6 a 7 kg a partir de 1 m<sup>2</sup> de estrato en tan solo 100 días; Bromley (1978) también sugirió que la combinación de esponjas cliónidas y *L. nigra* probablemente efectuaron la mayor cantidad de destrucción del sustrato.

Por otra parte, los bivalvos litófagos no solo perforaron corales sino también conchas de ostreidos, aunque en proporción menor.

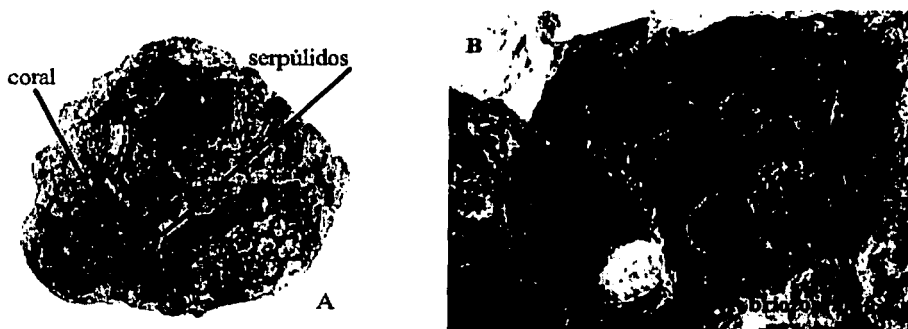


Figura 14. A) Otros organismos que influyen en el proceso de bioerosión además de las esponjas cliónidas y algas son los serpúlidos (ejemplar 03/1). B) y los briozoarios que crecen tanto sobre coral y sobre las conchas de ostreidos (ejemplar 96/390).

## PRESERVACIÓN DE CORALES Y LITÓFAGOS

### Constitución mineralógica de los corales.

La construcción del coral es un proceso aditivo en el que se preserva un registro de los cambios que toman lugar en el pólipo durante el crecimiento (ontogenia). La parte de la epidermis que secreta el esqueleto es la llamada capa calicoblástica. El espacio entre ella y el esqueleto es llenado con un fluido rico en compuestos orgánicos (capa



amorfa). Estos compuestos permiten llevar iones de calcio (del agua) y iones de bicarbonato formando carbonato de calcio.

El fluido llega así saturado con carbonato de calcio, el cual es depositado como cristales pequeños. Se ha propuesto que en los corales hermatípicos actuales la acción de las zooxantelas en la remoción de dióxido de carbono efectivamente incrementa la tasa a la cual la reacción puede proceder, permitiendo un crecimiento esquelético más rápido. En los corales vivos el carbonato de calcio se deposita formando una serie de microcristales elongados y aciculares de aragonita, aproximadamente de 0.3 a 1.5  $\mu\text{m}$  de ancho y de 8 a 15  $\mu\text{m}$  de alto. Estos microcristales están arreglados en abanicos llamados esclerodermis.

Muchos corales paleozoicos muestran una microestructura bien preservada, aparentemente porque su mineralogía original fue calcítica. En el Mesozoico y Cenozoico la microestructura generalmente se pierde ya sea por la recristalización de aragonita a calcita o por la disolución de aragonita durante la diagenésis (Oliver y Coates, 1987).

#### **Constitución mineralógica de las conchas de los bivalvos.**

Aparte de las trazas de elementos y constituyentes orgánicos, la composición de las conchas de los bivalvos varía desde completamente aragonítica hasta completamente calcítica, ésta última es una condición muy rara. Entre las formas recientes, aquellas que pertenecen a Ostreidae y Anomiidae son casi completamente calcíticas. Las conchas en general contienen carbonato de calcio y aragonita. Las conchas de moluscos contienen también trazas de algunos elementos, particularmente magnesio, estroncio y bario (varían su composición dependiendo de la salinidad y temperatura). Algo de calcita está presente en casi todos los Mytiloidea (Cox, 1969). Por lo tanto, la conservación de corales, bivalvos litófagos y ostreas se debe a su composición mineralógica, ya que al fosilizarse se precipita los carbonatos y la aragonita de los que están constituidos, se recristaliza en forma de calcita la cual es más resistente a la disolución, como ocurre en los corales. Las ostreas por su parte presentan conchas constituidas por cristales de calcita. Los litófagos, además de presentar conchas formadas por calcita, presentan un periostraco grueso que parece prevenir el ataque químico de la concha (Savazzi, 1994). De esta manera, la presencia de calcita como

constituyente original o por recristalización de aragonita durante la diagénesis, resulta más resistente a la disolución que las conchas de otros invertebrados.

#### PAPEL DEL PERFORADOR EN LA DIAGÉNESIS DE LOS CORALES

Las perforaciones de *Lithophaga* en las cabezas de coral provocan que éstas sean más débiles y susceptibles a una erosión posterior (Jones y Pemberton, 1988), como en el caso de los corales donde se aprecia una abundante distribución de *Lithophaga* en toda la superficie (00/1394, 00/153, 00/174, 00/167, 00/158, y 00/172) (Figura 15).

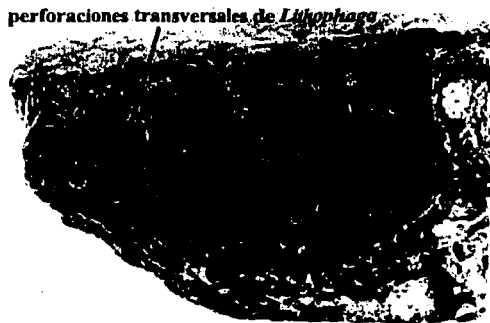


Figura 15. Abundancia de las perforaciones, se observan diámetros de distinto tamaño que corresponden a diferente edad de la población. Ejemplar 00/168. Localidad 4.

Los revestimientos calcáreos densos de las perforaciones pueden servir para unir o endurecer el sustrato y son más resistentes al desgaste que el esqueleto de coral original; pero liberando pequeñas cantidades de carbonato de calcio del coral se incrementa el área disponible de la roca que facilita la erosión posterior por esponjas, gusanos y algas, además, las perforaciones vacías proveen los sitios protegidos para la reproducción de los organismos. El revestimiento calcáreo sea grueso reafirma que la actividad que llevaba a cabo *Lithophaga* era química, ya que precipitaba este material calcáreo a su alrededor, proveniente de la perforación.

La presencia de un substrato favorable para que *Lithophaga* comience a perforar, está en función de las condiciones externas e internas del medio, si son favorables habrá una mayor abundancia y ayudarán a la diagenésis de los corales, por el contrario, si no son muy abundantes, las cabezas de coral resultantes no serán tan resistentes y se litificarán dependiendo de las condiciones que prevalezcan en el medio para poder disolver las sustancias que se depositarán, cementarán y consolidarán. Kleemann (1973) sugiere que si hay poros presentes en el coral estos pueden ser un factor que facilite la desmineralización.

Las cavidades de los corales se encuentran común o parcialmente rellenas con peloides (en el sentido de Jones y Pemberton, 1988) dentro del cemento de calcita espática. Su formación ha sido atribuida a estados de crecimiento intermedio de los cristales. La evidencia petrográfica sugiere que los peloides en el coral de la Formación San Juan Raya están relacionados genéticamente a la actividad de los bivalvos litófagos que los perforaron, si bien no implica necesariamente que los peloides sean pellets verdaderos (pellets fecales).

Otro aspecto importante es que dentro de las perforaciones se encuentran valvas de otros litófagos (perforaciones cruzadas), esto indica que las larvas ocupaban las perforaciones vacías que éstos dejaban, y se observan además restos de otras estructuras y sedimento, ya que algunas perforaciones vacías están rellenas de éstos. En casi todos los cortes y superficie se observan estos restos; por ejemplo: 00/172, 00/120, 00/168. Fischer (1990) denomina a la acumulación de estos restos como estructuras "cone in cone" las cuales representan un proceso tafonómico en donde existen aguas turbulentas, y donde las olas rompen en una costa rocosa o una construcción arrecifal. El agua arroja conchas flotantes y fragmentos de ellas contra las rocas, donde penetran en las perforaciones y otras cavidades (Figuras. 16, 17, 18 y 19).

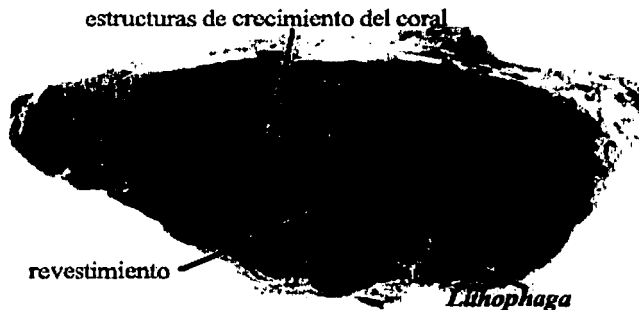


Figura 16. Corte longitudinal de coral en el que se conservan estructuras de crecimiento del coral, observándose además dos perforaciones de *Lithophaga*, posiblemente un habitante ocupa una sección de la otra perforación (perforaciones cruzadas). Ejemplar 00/135. Localidad 2.



Figura 17. Perforaciones ocupadas por otros litófagos. En A) la perforación de mayor tamaño contiene los restos del bivalvo que la ocupaba y también los restos de otro habitante posterior. En B) La perforación de la parte derecha está ocupada por tres litófagos; en ambos casos no se observa revestimiento alrededor de los posteriores litófagos que ocuparon la perforación. Fotografía A) ejemplar 00/173, Fotografía B) Ejemplar 03/2.



Figura 18. En esta fotografía se observan tres perforaciones muy cercanas entre sí que incluso están compartiendo un área de revestimiento. Ejemplar 03/3.

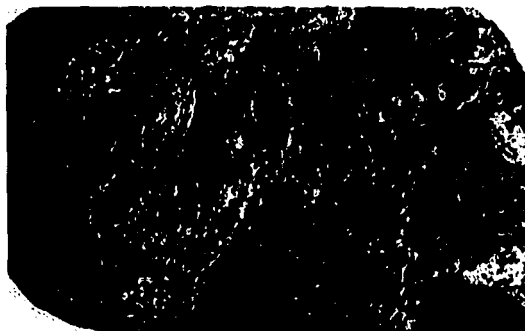


Figura 19. Después de la muerte del litófago, hay una ruptura y apertura de las valvas, introduciéndose posteriormente sedimento con restos trabajados o detritus de otras conchas o rocas. Ejemplar 03/2.

#### TIEMPO PROMEDIO TRANSCURRIDO DURANTE LA INFESTACION

Jones y Pemberton (1988), han calculado el intervalo mínimo de bioerosión a partir del patrón de perforaciones cruzadas (Figura 16) y de la edad de los litófagos (por conteo de las líneas de crecimiento de sus conchas). Se puede estimar la edad de los bivalvos a partir del incremento entre una banda oscura y la otra de la concha,

representando una periodicidad anual, sin embargo el incremento depende de factores que pueden representar fluctuaciones ambientales que varían de horas hasta años, así como del suministro y calidad del alimento y del tipo de material usado para construir su concha (Jones, 1983). En particular en los mitílidos se ha estimado que crecen aproximadamente 1 cm/año y viven aparentemente 19 años (Jones, 1983); en contraste, en otros estudios se ha reportado edades mayores, de hasta 80 años (Kleemann, 1973).

En el área estudiada, la bioerosión causada por los litófagos debió ocurrir durante largo tiempo, tanto durante la vida del coral como después de su muerte, ya que las perforaciones de *Lithophaga* asociadas a coral vivo se presentan a diferentes niveles, mientras que las perforaciones efectuadas en coral muerto se entrecruzan. Lo anterior indica que en ambos casos se desarrollaron generaciones sucesivas del bivalvo.

## CONCENTRACIONES FÓSILES

De acuerdo a la clasificación de Kidwell *et al.*, 1986, se distinguen tres tipos de concentraciones: biogénicas, sedimentológicas y diagenéticas.

Las concentraciones biogénicas son producto del comportamiento gregario de los organismos; las concentraciones sedimentológicas son el resultado de procesos hidráulicos que pueden representar periodos de tiempo cortos o muy largos (por ejemplo, las corrientes de fondo, la acción de las olas o las tormentas marinas); las concentraciones diagenéticas se producen después del depósito como resultado de procesos físicos o químicos, que incluyen la compactación o la presión selectiva en calizas bioclásticas, o por la disolución diferencial de las conchas. Muchas concentraciones fósiles están formadas por más de un proceso (concentraciones de origen mixto), los biostromas construidos por organismos gregarios y el retrabajo hidráulico son ejemplos formados por múltiples eventos de concentración. La combinación de tasas bajas de sedimentación con tasas altas de producción de partes biogénicas duras, son de particular importancia para la formación de concentraciones fósiles.

El origen de las concentraciones en las localidades 1 y 2 difieren notablemente:

En la localidad 1 se presenta una concentración biogénica, ya que se trata de organismos que formaban parches arrecifales y que quedaron sepultados *in situ*. El resultado es la formación de una asociación de vida o biocenosis (en el sentido de Craig y Hallam, 1963).

Por otra parte, la localidad 2 presenta una concentración mixta, formada por factores biogénicos y sedimentarios. Los factores biogénicos están dados por las relaciones ecológicas que existían entre los organismos, principalmente las ostras (que son organismos gregarios), los serpúlidos y los briozoarios. Los factores sedimentarios están dados por el transporte hidráulico, que favoreció la acumulación de las cabezas sueltas de coral así como de los ostreolitos. El tipo de asociación que se presenta es una biocenosis, en la cual hay incorporación de elementos alóctonos (principalmente corales) provenientes de otro ambiente.

En ningún caso los factores diagenéticos propiciaron la concentración de los fósiles.

## PRESENCIA DE OSTREOLITOS EN LA LOCALIDAD 2

Basándonos en los modelos de Wilson *et al.*, (1998) los ostreolitos encontrados en la Localidad 2 son de dos tipos, en los primeros inicialmente hay un núcleo de coral sobre el cual se colocan ostreidos pertenecientes a *Ostrea alicula* y, posteriormente organismos epibiontes e incrustantes; en este caso el núcleo está constituido por corales de diferentes géneros aunque solamente se pudo identificar a *Myriophyllia* sp.; las valvas se cementan entre sí de tal modo que el lado convexo queda hacia la parte interior y la superficie cóncava hacia el exterior cubriendo al coral casi por completo. En los intersticios que quedan entre las valvas, o incluso en las concavidades de éstas, hay sedimento que rellena estos espacios, permitiendo de esta manera la incrustación de los briozoarios que también están presentes sobre las valvas, además del asentamiento de los serpúlidos (*Serpula* sp.) como organismos epibiontes. Posteriormente se presenta un sucesivo crecimiento de *Ostrea alicula* sobre el sustrato colonizado por los epibiontes y el depósito de sedimento (Figuras 20 y 23).

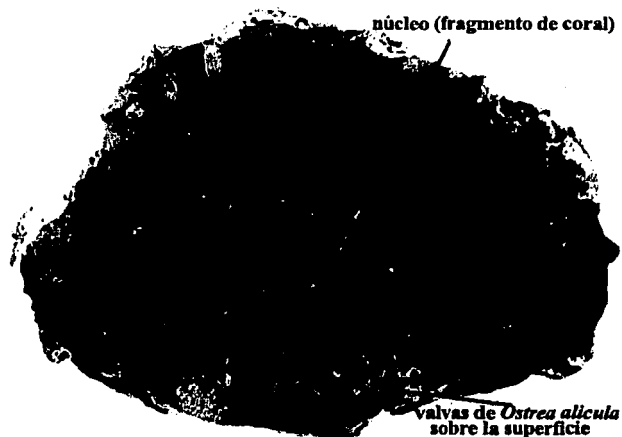


Figura 20. Corte de un ostreolito en el cual el núcleo es de coral, y sobre de éste se posan sucesivamente las valvas de *Ostrea alicula*. Ejemplar 00/133. Localidad 2.

En otros ostreolitos formados por la misma especie de ostrea que el anterior, no fue posible observar un núcleo, debido entre otras cosas al nivel en que se realizaron los cortes y a que el núcleo pudo ser un fragmento de material calcáreo diferente, incluso fragmentos de roca (Figura 21). La estructura resultante es inestable por lo que al ser removida otras partes de su superficie son cubiertas por ostreidos, formándose con el tiempo una estructura esférica y compacta.

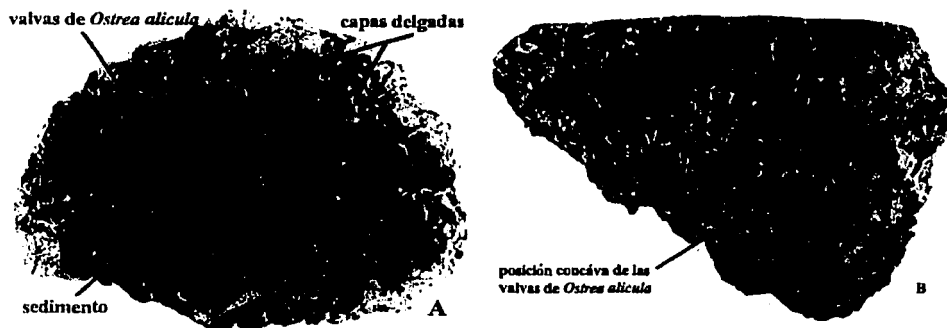


Figura 21. A) Ostreolito formado sólo por las valvas cementadas, en el interior de éstas existe sedimento, sin embargo se presenta un sedimento especial con coloración rojiza y en el que se presenta una deposición en capas (posiblemente muy lenta), el ostreolito también se encuentra perforado por *Lithophaga*. B) Mismo ejemplar donde se observa la posición cóncava de las valvas de *Ostrea*. Ejemplar 00/129. Localidad 2.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Sobre las valvas de estos ostreidos también se encontraron perforaciones de *Lithophaga* aunque en menor densidad que en los corales (Figura 22).

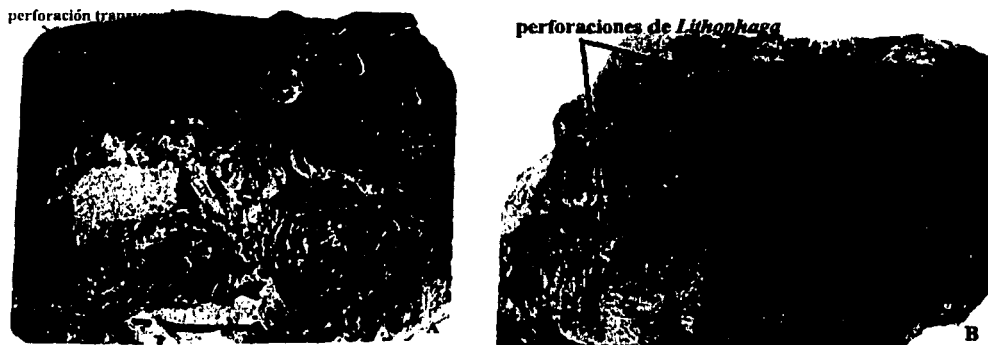


Figura 22. Perforaciones de *Lithophaga* en las valvas de (*Ostrea alicula*); A) En la parte central se observa una perforación transversal en la que están incluidos los restos de su concha. En B) se observa una perforación transversal de tamaño pequeño en la parte inferior izquierda y la otra de mayor tamaño en la que se aprecia parte de concha y que quedó de manera casi longitudinal en la parte media superior. Ejemplar ¼.

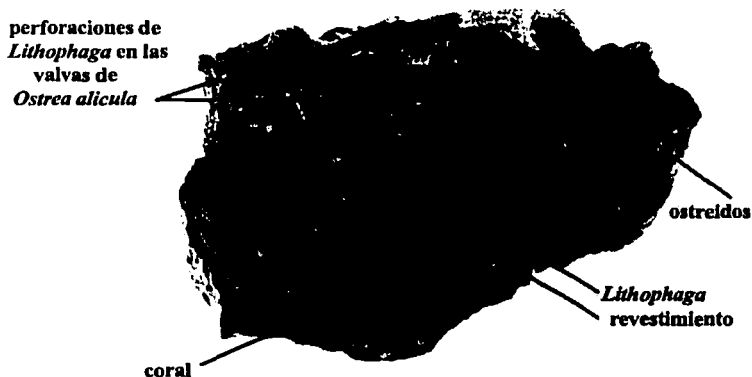


Figura 23. Ejemplar fragmentado de coral en el cual se observa las abundantes perforaciones de *Lithophaga*, el crecimiento posterior de *Ostrea alicula*, en donde se observa que también las valvas son perforadas aunque éstas últimas sean de tamaño pequeño. Ejemplar 00/128. Localidad 2.

Se observa también presencia de sedimento sobre algunos ejemplares: 00/1394, 00/140, 00/174, 00/158, además en el relleno que existe dentro de los ostreolitos, y dentro de las cabezas de coral observándose de color gris claro (Figura 24).

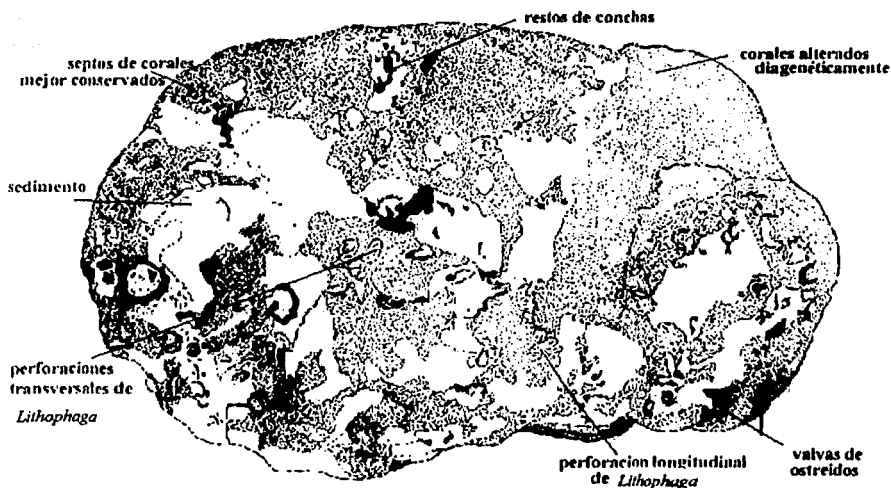


Figura 24. Superficie de un coral alterado diagenéticamente en el que existen principalmente numerosas perforaciones transversales de litófagos, está presente también una gran cantidad de sedimento de color gris claro, valvas de ostreidos y restos de conchas. Ejemplar 00/1394.

Al estar expuesta la superficie de los esqueletos coralinos, existe la posibilidad de que se coloquen y cemen ten ostreidos de una gran densidad de población como se aprecia en los ejemplares cubiertos totalmente por ostreidos. En otros ejemplares el recubrimiento apenas comenzaba (00/174, 00/178, 00/158, 00/1394, y 00/1381). El material coralino que presenta a los ostreidos probablemente fue transportado de su lugar original por la acción de tormentas hasta llegar a la zona ocupada por un banco de ostreidos.

## MODELOS TAFONÓMICOS

Se proponen dos modelos que permiten explicar las diferentes relaciones ecológicas y tafonómicas que se dieron entre los litófagos y los corales (Figuras 25 y 26). De acuerdo a lo observado en las localidades 1 y 2, el ambiente era marino costero de aguas someras, cálidas y de alta energía, como lo indica la presencia de oolitos los cuales se forman bajo condiciones de agitación a lo largo de las playas o en lugares poco profundos donde rompen las olas (Krumbein y Sloss, 1963). Las cabezas de coral se encontraban dispuestas formando parches arrecifales, ya que no representan una acumulación orgánica de gran tamaño como los arrecifes de coral (bioherma).

En la localidad 1, los corales como *Procyathophora aguilerai*, *Procyathophora poblana* y *Complexastrea cyclops* estaban en posición de vida y eran perforados por *Lithophaga* sp. B, constituyendo estructuras de bioturbación, produciendo formas crípticas y paralelas al crecimiento del coral. Posiblemente existía una relación de comensalismo entre las especies de coral y los litófagos. Al quedar sepultados repentinamente por un aporte de sedimento abundante se conservó la biocenosis.

En la localidad 2 también se conservó una biocenosis formada por un banco de ostreidos en el cual se incorporaron elementos alóctonos como los corales (*Thamnasteria crespoi*, *Thamnasteria* sp; *Procyathophora aguilerai*, *Procyathophora poblana*, *Cyathophora atempa*, *Cryptocoenia micrommatos?*; *Myriophyllia* sp. y *Baryphyllia confusa*), radiolas de equinoides, restos de conchas algunos bivalvos y gasterópodos. Los corales que en algunos casos fueron perforados en vida por *Lithophaga* sp. B, fueron perforados al morir por *Lithophaga* sp. A. Los litófagos comenzaban la perforación en la parte superior de las cabezas de coral, posteriormente el material fue transportado posiblemente por la acción de tormentas permitiendo que *Lithophaga* sp. A las perforara, bioerosionando la mayor parte de su superficie. Otros corales ya perforados fueron el substrato disponible para que se cementaran los ostreidos (conchas de estructura fibrosa cementadas por espatita), comenzando a cubrir parte de su superficie hasta que quedaron completamente cubiertos formando un ostreolito. En el mismo banco de ostreidos se formó otro tipo de ostreolito

que tiene un núcleo de material calcáreo distinto. Dentro de las valvas de *Ostrea alicula* y en los intersticios entre éstas se depositó sedimento y sobre éstas se desarrollaron serpulidos y briozoarios. *Lithophaga* sp. A perforó las valvas de los ostreidos con menor intensidad que a los corales, indicando que si bien el rango de salinidad que toleró fue amplio, su sobrevivencia fue menor con respecto al ambiente arrecifal. Finalmente en ambas localidades se produce un sepultamiento final.

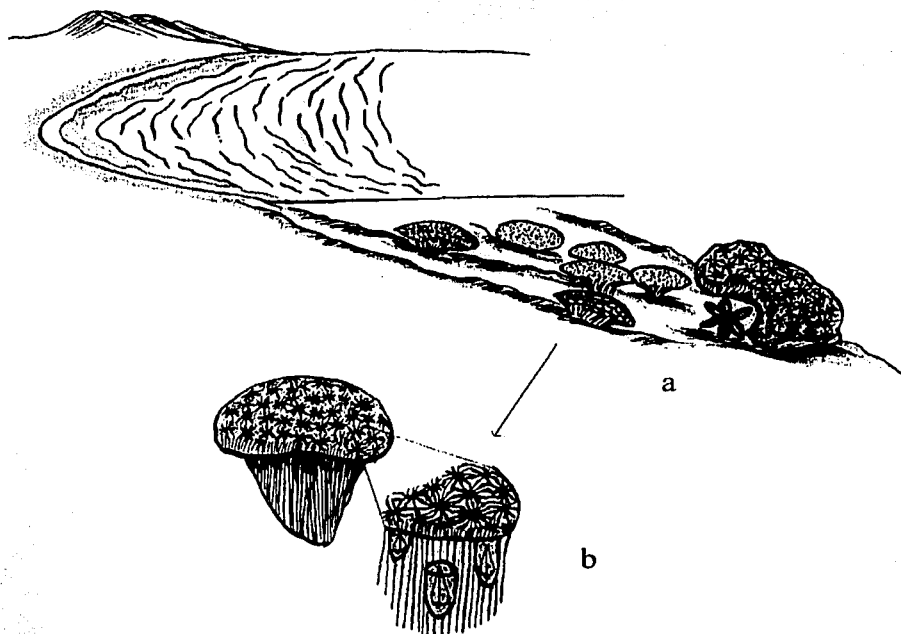


Figura 25. Modelo tafonómico de la Localidad 1. Formación de la asociación bivalvo-coral vivo: a) desarrollo de un parche arrecifal; b) el coral es atacado por bivalvos perforadores, desarrollando posiblemente una relación de comensalismo; las perforaciones de los litófagos son escasas, tienen un arreglo radial y paralelas al crecimiento de los corallitos dentro de cada colonia; la mayoría de los litófagos son crípticos, lo que indica que muchos de ellos murieron por sobrecrecimiento de los tejidos del coral a edad temprana, ya que se trata de conchas pequeñas, que no desarrollaron perforaciones alargadas con pisos falsos. El sepultamiento final debió ser rápido, matando tanto a los corales como a los litófagos.

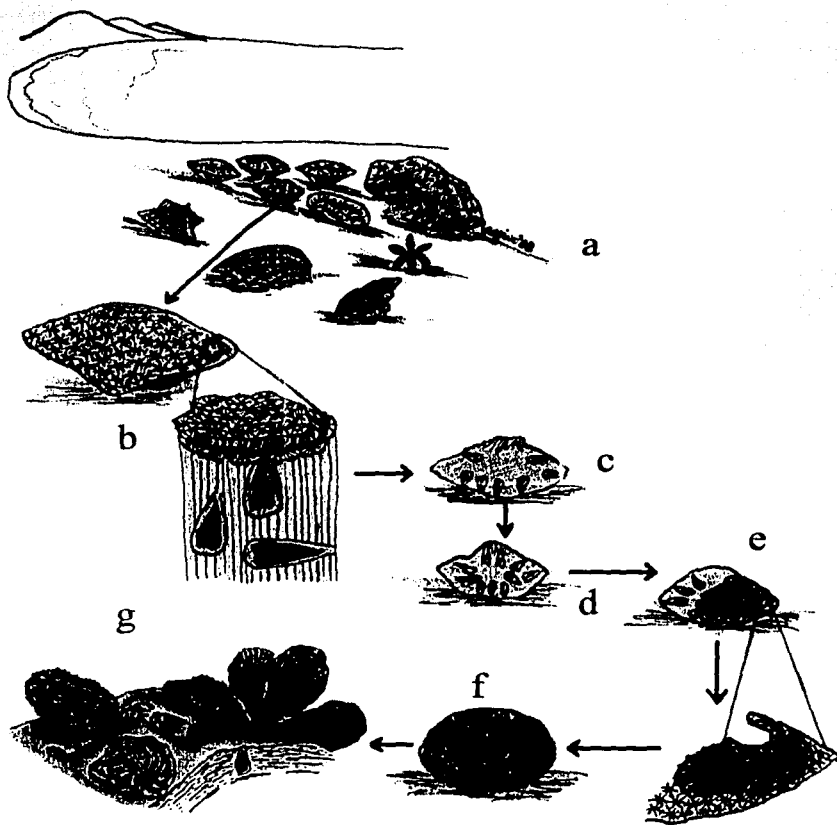


Figura 26. Modelo tafonómico de la Localidad 2. Formación de la asociación bivalvo-coral muerto: a) desarrollo del parche arrecifal; b) las larvas de bivalvos perforadores se alojan en las partes muertas de los corales, que presentan epibiontes como serpulidos y esponjas; c) las corrientes desprenden y fragmentan algunas cabezas de coral y queda expuesta otra superficie al ataque de los litófagos; d) continúa la bioerosión por parte de los bivalvos litófagos, que forman perforaciones sin un patrón definido; e) se cementan los ostreidos sobre el coral cubriendo toda la superficie, se desarrollan colonias de briozoarios y los serpulidos cubren parte de las conchas de los ostreidos; f) al removerse estas estructuras se forma un ostreolito, en el cual las valvas de ostreidos van cambiando externamente al coral, formando una estructura semiesférica; g) los ostreolitos junto con otros restos de coral perforado, valvas desarticuladas de otros bivalvos, fragmentos de gasterópodos, y radiolas de erizo se incorporan a una barrera natural, un banco de ostreidos, en donde continúa la bioerosión por parte de esponjas, poliquetos, algas y bivalvos litófagos, así como el desarrollo de epibiontes como los briozoarios. En esta zona se produce el sepultamiento final.

## CONCLUSIONES

- ◆ De acuerdo al objetivo general se lograron determinar tanto los aspectos ecológicos como los tafonómicos, de tal modo que ambos se complementaron para elaborar modelos que comprenden las interacciones que se dieron entre los organismos y el ambiente hasta formar el depósito final.
- ◆ En la localidad 1, representada por parches arrecifales sepultados *in situ*, se presenta una concentración biogénica, determinada por el carácter gregario de los corales. El tipo de asociación corresponde a una biocenosis, en donde los litófagos perforaron al coral vivo (*Lithophaga* sp. B), estableciendo posiblemente una relación de comensalismo.
- ◆ En la localidad 2, situada estratigráficamente por encima de la localidad anterior y representada por un banco de ostras, se presenta una concentración mixta formada por agentes biogénicos y sedimentológicos. El tipo de asociación corresponde a una biocenosis con elementos autóctonos, debido a que los corales fueron fragmentados y transportados desde el parche arrecifal hasta una barrera natural, el banco de ostras, posiblemente durante tormentas. La mayoría de los litófagos encontrados aquí presentan evidencia de que perforaron las partes muertas del coral y a los ostreolitos (*Lithophaga* sp. A).
- ◆ La bioerosión producida por los bivalvos perforantes, tanto en asociación de vida como de muerte es baja, pero ésta se incrementó notablemente con la participación de poliquetos, briozoarios, esponjas y posiblemente algas, extendiéndose por largo tiempo, como lo muestra el registro de los bivalvos.
- ◆ La presencia de los minerales y elementos de origen químico o bioquímico encontrados en las muestras de las localidades 1 y 2 permitió confirmar algunos aspectos planteados en los modelos tafonómicos. La actividad perforante de *Lithophaga* tuvo un papel importante en la formación de los

*Lithophaga* tuvo un papel importante en la formación de los sedimentos carbonatados y del cemento que cristalizó en las perforaciones y en los coralitos alrededor de las perforaciones y puede ser directamente responsable de los peloides que se presentan alrededor de estas últimas.

- ◆ La presencia de bivalvos perforadores en San Juan Raya aporta un registro más a la asociación litófago-coral.
- ◆ La presencia de la especie de *Lithophaga* asociada al coral vivo en la Formación San Juan Raya, representa un aspecto importante en la evolución del grupo, ya que las referencias de esta asociación corresponden a especímenes cenozoicos. Las características consideradas en la discusión de las especies de la Formación San Juan Raya documenta que este hábito ya se había desarrollado antes de finalizar la Era Mesozoica, en tiempos en que el mar de Tethys constituyó una ruta de dispersión para numerosas especies de invertebrados a través de sus larvas móviles.
- ◆ La asociación ecológica coral-*Lithophaga* presente en la Formación San Juan Raya, representa el primer registro para el Cretácico Inferior (Aptiano) de México.

## LITERATURA CITADA

- Adams, H. y A. Adams. 1854-1858. The genera of recent Mollusca arranged according to their organization. Londres, vol. 2, p. 1-661.
- Aguilera, J. G. 1906. Excursión de Tehuacán a Zapotitlán y San Juan Raya. X Congreso Geológico Internacional., 10ª. Sesión. México 1906. Libreto-Guía de la Excursión núm. VII, 27 p., 1 mapa, 1 tabla.
- Alencaster, G. 1956. Pelecípodos y Gasterópodos del Cretácico Inferior de la Región de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Paleontología Mexicana no. 2, 47 p, 7 láms.
- Ansell, A. D. y N. B. Nair. 1969. A comparative study of bivalves which bore mainly by mechanical means. American Zoologist, 9: 857-868.
- Arnaud, P. M. y B. A. Thomassin. 1976. First records and adaptative significance of boring into a free-living Scleractinian Coral (*Heteropsammia michelini*) by a date Mussel (*Lithophaga lessepsiana*). The Veliger, 18(4): 367-374.
- Barceló, J. 1978. Estratigrafía y petrografía detallada del área de Tehuacán San Juan Raya, Estado de Puebla. Tesis Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ingeniería. 143 p. Inédita.
- Barnes, R. D. 1984. Zoología de los Invertebrados. Ed. Interamericana. México, D.F. 1157 p.
- Benton, M. J. y D. A. T, Harper. 1997. Basic Palaeontology. Addison Wesley Longman. Edinburgh, England. 342 p.



- Beurlen, K. 1944. Beiträge zur Stammesgeschichte der Muscheln: Bayerische Akademie der Wissenschaften, Sitzungsberichte, Munich, Alemania. no. 1-2, p. 133-145.
- Black, R. M. 1976. Elementos de Paleontología. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 400 p.
- Blásquez, L. 1957. Hidrogeología de una parte del valle de Tehuacán, Estado de Puebla. *in*: Estudios hidrológicos, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Anales, T. 12, p. 9-55.
- Bolognani, A. M. y L. Bolognani. 1979. The pallial gland of *Lithophaga lithophaga* (L.): A histochemical and biochemical approach of the rock boring problem. *Malacologia*, 18: 587-589.
- Bromley, R. G. 1978. Bioerosion of Bermuda reefs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology*, 23: p. 169-197.
- Buitrón, B. E. 1968. Catálogo de Equinoides. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana*. no. 26, 50 p.
- Buitrón, B. E. 1970. Equinoides del Cretácico Inferior de la Región de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana*. no. 30, 45 p. 9 láms.
- Buitrón, B. E. y J. Barceló-Duarte. 1980. Nerineidos (Mollusca-Gastropoda) del Cretácico Inferior de la Región de San Juan Raya. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología. *Revista*, 4(1): 46-55.
- Calderón-García, A. 1956. Bosquejo Geológico de la Región de San Juan Raya, Puebla. Congreso Geológico Internacional. XXa. Sesión, Excursión A-11, p. 9-27

- Carrasco, V. B. 1978. Estratigrafía de unas lavas almohadilladas y rocas sedimentarias del Cretácico Inferior en Tehuacán, Puebla. Boletín de la Sociedad Geologica Mexicana. IV Convención Geológica Nacional. Resúmenes. 39(1), p. 13.
- Conrad, T. A. 1875. Descriptions of new genera and species of fossil shells of North Carolina, in the State Cabinet at Raleigh. Report of the Geological Survey of North Carolina, 1 (Appendix A), 1-13.
- Coquand, H. 1869. Monographie du genre *Ostrea*, Terrain Crétacé. 215pp. 75 láms.
- 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. y A. Hallam. 1963. Size frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule*, and their paleoecological significance. Paleontology, 6: 731-750. in: Raup, D. M y S. M, Stanley. 1971. Principles of Paleontology. Second edition, W. H. Freeman and Company. San Francisco, U.S.A. 481 p.
- Feldmann, R. M., Vega, F. J., García-Barrera, P., Rico-Montiel, R y L, Martínez-López. 1995. A new species of *Meyeria* (Decapoda: Mecoichiridae) from the San Juan Raya Formation (Aptian: Cretaceous), Puebla State, Mexico. Journal of Paleontology, 69(2): 402-406.
- Felix, J. 1891. Versteinerungen aus der mexicanischen Jura und Kreide Formation: Palaeontographica 37, p. 140-194, lám. 22-30.

- Felix, J. y H, Lenk. 1891. Uebersicht über die geologischen Verhältnisse des mexicanischen Staates Puebla. Palaeontographica, 37, p. 116-139.
- Férussac, A. E. de. 1822. Tableaux systématiques des animaux mollusques. 111 p. (Paris, Londres).
- Fischer, R. 1990. Significado paleoecológico y geológico de perforaciones fósiles de bivalvos. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 3(1): 79-95.
- Foucault, A. y J. F, Raoult. 1985. Diccionario de Geología. Editorial Masson. Barcelona, España. 316 p.
- Gardiner, J. S. 1903. The Maldive and Laccadive Groups, with notes on other corals formations in the Indians Ocean. Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes, Londres, Inglaterra. 1: 333-341.
- Gardner, J. 1916. Mollusca. *in*: Systematic Paleontology of the Upper Cretaceous Deposits of Maryland. Maryland Geological Survey, Upper Cretaceous, 371-733.
- González-Arreola, C. 1974. *Phylloceras* del Cretácico Inferior de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla, México. Sociedad Geologica Mexicana, Boletín XXXV. p. 29-37.
- Harper, E. M. y Skelton, P. W. 1993. The Mesozoic Marine Revolution and epifauna: bivalves. Scripta Geologica Special Issue, 2 p. 127-153.
- Hein, F. J. y M. J, Risk. 1975. Bioerosion of corals heads: inner patch reefs, Florida reef tract. Bulletin of Marine Science, v. 25 p. 133-138.

- Hernández-Lascars, D. y E, Galván-Mendoza. 1990. *Lamellaerhynchia* cf. *renauxiana* (D'Orbigny) (Braquiopoda-Rhynchonellidae) del Cretácico Inferior de la región de San Lucas Teletitlán, Estado de Puebla, Centro Sur de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2(2): 47-55. Lám. 1.
- Hernández, R. R. 1992. New Dinosaur finds in the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous, Campanian) from Coahuila State, Mexico. Society of Vertebrate Paleontology, 52<sup>nd</sup> annual meeting. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12, núm 3, 32A.
- Hodgkin, N. M. 1962. Limestone boring by the Mytilid *Lithophaga*. *The Veliger*, 4(3): 123-129.
- Jaccarini, V., Bannister, W. H., and H, Micallef. 1968. The pallial glands and rock boring in *Lithophaga lithophaga* (Lamellibranchia: Mytilidae). *Journal of Zoology*. 154: 397-401.
- James, N. P. 1970. Role of boring organisms in the coral reefs of the Bermuda Platform, in Ginsburg, R. N., and Stanley, S. M (eds.) *Seminar on Organism-Sediment interrelationship*: Bermuda Biological Station for research special publication no. 6, p. 19-28.
- Jones, B. y S. G, Pemberton. 1988. *Lithophaga* borings and their influence on the diagenesis of corals in the Pleistocene Ironhore Formation of Grand Cayman Island, British West Indies. *Palaios*, v. 3, p. 3-21.
- Jones, D. S. 1983. Sclerochronology: Reading the Record of the Molluscan Shell. *American Scientist*, 71(4): 384-391.
- Kidwell, S. M., Fürsich, F. T. and T, Aigner. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1: 228-238.

- Kleemann, K. 1973. *Lithophaga lithophaga* (L.) (Bivalvia) in different limestone. *Malacologia*, 14: 345-347.
- Kleemann, K. 1980. Boring bivalves and their host corals from the Great Barrier Reef. *Journal of Molluscan Studies*, 46, 13-54.
- Kleemann, K. 1982. Ätzmuscheln im Ghetto? Beiträge zur Paläontologie von Österreich, 9:211-321. in: Krumm, D. K y D. S, Jones. 1993. New coral-bivalve association (*Actinastrea-Lithophaga*) from the Eocene of Florida. *Journal of Paleontology*, 67(6): 945-951.
- Kleemann, K. 1990. Evolution of chemically-boring mytilidae (Bivalvia). in: Morton, B (ed.): *The Bivalvia*, Proceedings of a Memorial Symposium, Edinburgh, 1986, 11-124, Hong Kong, University. Press.
- Kleemann, K. 1994a. Mytilid bivalve *Lithophaga* in Upper Triassic coral *Pamiroseris* from Zlambach Beds compared with Cretaceous *Lithophaga alpina*. *Facies*, 30: 151-154. Pl. 29.
- Kleemann, K. 1994b. Associations of corals and borings bivalves since the Late Cretaceous. *Facies*, 31: 131-140. Pl. 15-16.
- Kleemann, K. 1995. Associations of coral and boring bivalves: Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia) versus Safaga (N Red Sea). *Beiträge zur Paläontologie*, 20: 31-39.
- Kleemann, K. 1998. The amount of lost surface area and bioerosion in coral caused by associated bivalves. Abstracts, 2<sup>nd</sup> International Bioerosional Workshop. March 29 april. Harbour Branch Oceanographic Institution, Fort Pierce, Florida. p. 39-41.

- Krumbein, W. C. y L. L. Sloss. 1963. *Estratigrafía y Sedimentación*. W. H. Freeman and Company. San Francisco, U.S.A. 778 p.
- Krumm, D. K. y D. S. Jones. 1993. New coral-bivalve association (*Actinastrea-Lithophaga*) from the Eocene of Florida. *Journal of Paleontology*, 67(6): 945-951.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae. Edition 10 reformata*. Volume 1, Regnum animale. L. Salvii, Holmiae, 824 p.
- Maldonado-Koerdell, M. 1953. Los equinoides regulares del Mesozoico de México. *Anales de la Escuela Nacional Ciencias Biológicas*, 7 (1-4): 15-43. Láms. 1 y 2.
- Marshall, A. J. y W. D. Williams. 1980. *Zoología Invertebrados*. Ed. Reverté, S. A. Barcelona, España. 979 p.
- Morton, B. 1983. Coral-associated bivalves of the Indo-Pacific. *in*: Wilbur, K. M (ed.). *The Mollusca*. Vol. 6: Ecology. Academic Press. p. 139-224.
- Morton, B.S. y P. J. B. Scott. 1980. Morphological and functional specializations of the shell, musculature and pallial glands in the Lithophaginae (Mollusca: Bivalvia). *Journal of Zoology*. 192, 179-204.
- Muelliered, F. K. G. 1933. Estudios paleontológicos y estratigráficos en la Región de Tehuacán, Puebla. Parte 1, 2 y 3. *Anales del Instituto de Biología*, 4 (1-4): 33-46, 79-93, 309-334.
- Muelliered, F. K. G. 1934. Estudios paleontológicos y estratigráficos en la Región de Tehuacán, Puebla. *Anales del Instituto de Biología*, 5(4): 55-80.

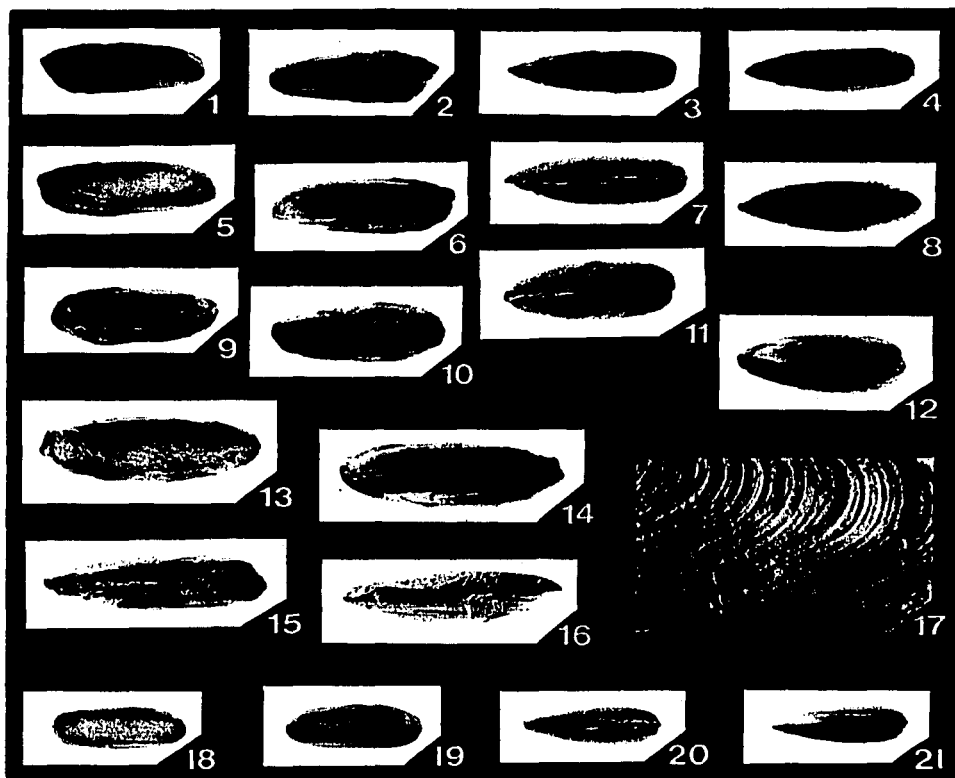
- ✓ Neumann, A. C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, v. 11. p. 92-108.
- ✓ Newell, N. D. 1969. Classification of Bivalvia, p. N 205- N 224, *in* R. C. Moore (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Pt. N. Mollusca 6(1). Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- ✓ Nyst, H. y H. G., Galeotti, H. G. 1840. Description de quelques fossiles du calcaire Jurassique de Tehuacán, Mexique. *Academie Scientifique de Bruxelles*, 7 (2<sup>a</sup> parte): p. 218-221.
- ✓ Oliver Jr, W. A y A. G, Coates. 1987. Phylum Cnidaria. *in*: *Fossil Invertebrates*. Boardman, R. S., Cheetham, A. H y A. J, Rowell (eds.) Blackwell Scientific Publications. Cambridge, Massachusetts, U.S.A. p. 140-193.
- ✓ Phillips, T. L., Avcin, M. J. and D, Berggren. 1976. Fossil peat of the Illinois Basin. A guide to the study of coal balls of Pennsylvanian Age. Educational series 11. Illinois state Geological Survey.
- ✓ Pictet, F. J y Campiche. 1864-67. Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. (Part 3). Classe des mollusques acéphales. 558 pp., pl. 99-139. Genève. (*in*: *Matériaux pour la Paléontologie suisse ou recueil de monographies sur les fossiles du Jura et des Alpes*. 4 serie, 1865-68).
- ✓ Pojeta, J. Jr y T. J, Palmer. 1976. The origin of rock boring in mytilacean pelecypods. *Alcheringa*. 1, 167-179.
- ✓ Pojeta, J. Jr., Runnegar, B., Peel, J. S and M. Jr, Gordon. 1987. Phylum Mollusca. *in* Boardman, R. S., Cheetham, A. H., and A. J, Rowell (eds.) Blackwell Scientific Publications. Massachusetts, USA. p. 431-432.

- Rafinesque, C. S. 1815. *Analyse de la nature*: 225 p. (Palermo).
- Reyes, M. 1963. Corales del Cretácico Inferior de San Juan Raya, Estado de Puebla. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Paleontología Mexicana*, no. 17, 21 p. 5 Láms.
- Röding, P. F. 1798. *Museum Boltenianum sive Catalogus cimeliorum e tribus regnis naturae quae olim collegerat Joa. Fried Bolten, Typis Johan Christi Trapii* (Hamburgo).
- Salas, G. P. 1949. Bosquejo Geológico de la Cuenca Sedimentaria de Oaxaca. *Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, Boletín* 1: 79-156.
- Salmones, J. M. 1994. Los moluscos juveniles de la Formación San Juan Raya, Puebla. Tesis Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. 153 p.
- Savazzi, E. 1994. Functional morphology of boring and burrowing invertebrates. *in*: Donovan, S. K. (ed). *The palaeobiology of trace fossils*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. p. 43-82.
- Segura-Vernis, L. y R, Rodríguez-Torres. 1972. Foraminíferos del Aptiano de San Juan Raya Puebla, México y sus inferencias geológicas (resúmenes). *Sociedad Geológica Mexicana. Memorias II Convención Nacional*. p. 236.
- Silva-Pineda, A. 1970. Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán, Estado de Puebla: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana* 29, 47 p., 31 lám.



- Soliman, G. N. 1969. Ecological aspects of some coral-boring gastropods and bivalves of the Northwestern Red Sea. *American Zoologist*, 9: 887-894.
- Stanley, S. M. 1968. Post-Paleozoic adaptative radiation of infaunal bivalve molluscs- A consequence of mantle fusion and siphon formation. *Journal of Paleontology*, 42(1): 214-229.
- Villada, M. M. 1905. Una exploración a la cuenca fosilífera de San Juan Raya, Edo. Pue., (México), *Anales del Museo Nacional de México, D.F. (Conferencias- Sección Historia Natural)* 44 p. 2ª. Época. 2: p. 126-164. Lám. A-K, 1 croquis.
- Weber, R., E. Centeno-García., y S. Magallón-Puebla. 1987. La Formación Matzitzzi, Estado de Puebla, tiene edad, permo-carbonífera. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Segundo Simposio Geológico Regional de México, Resúmenes, p. 57-59.
- Wilson, M. A., C. R. Ozanne and T. J. Palmer. 1998. Origin and paleoecology of free-rolling oyster accumulations (ostreoliths) in the Middle Jurassic of Southwestern Utah, USA. *Palaios*, 13: 70-78.
- Yonge, C. M. 1955. Adaptations to rock boring in *Botula* and *Lithophaga* (Lamellibranchia, Mytilidae) with a discussion on the evolution of this habit. *Quarterly Journal of Microscopical Science*. 96: 383-410.
- Zittel, K. A. 1866. Die Bivalven der Gosaugebilde in den nordöstlichen Alpen. Beitrag zur Charakteristik der Kreideformation in Österreich. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Wien*, 25(2), 77-198, pl. 11-27.

LÁMINA 1



Ejemplares sueltos de *Lithophaga* sp. A que perforaban partes muertas de coral y que se encuentran en el estrato fosilífero de la localidad dos.

Figuras 1-4. Ejemplar 03/6 (2X) valva derecha, valva izquierda, margen dorsal y margen ventral respectivamente. Figuras 5-8. Ejemplar 03/7 (1.6X) valva derecha, valva izquierda, margen dorsal y margen ventral respectivamente. Figuras 9-12. Ejemplar 03/8 (1.8X) valva derecha, valva izquierda, margen dorsal y margen ventral respectivamente. Figuras 13-16. Ejemplar 03/9 (3.4) valva derecha, valva izquierda, margen dorsal y margen ventral respectivamente. Figura 17. Ampliación de valva izquierda del ejemplar 03/9 en donde se observan líneas de crecimiento finas (17.5X). Figuras 18-21. Ejemplar 03/10 (2.6X) valva derecha, valva izquierda, margen dorsal y margen ventral respectivamente.