



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**RUDISTAS (BIVALVIA-HIPPURITOIDA) DEL
BARREMIANO – APTIANO INFERIOR DEL ÁREA
DE TEHUACÁN, ESTADO DE PUEBLA.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

JAVIER ORTEGA HERNÁNDEZ



DIRECTOR DE TESIS: DR. PEDRO GARCÍA BARRERA

2007



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.

RUDISTAS (BIVALVIA-HIPPURITOIDA) DEL BARREMIANO-APTIANO INFERIOR
DEL ÁREA DE TEHUACÁN, ESTADO DE PUEBLA.

1. Datos del alumno

Ortega

Hernández

Javier

52 11 15 05

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

403053777

2. Datos del tutor

Dr.

Pedro

García

Barrera

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Gloria

Alencáster

Ybarra

4. Datos del sinodal 2

Dra.

María del Carmen

Perrilliat

Montoya

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Francisco

Javier

Vega

Vera

6. Datos del sinodal 4

Biól

Luis

Chávez

García

7. Datos del trabajo escrito

Rudistas (Bivalvia-Hippuritoida) del Barremiano – Aptiano
Inferior del Área de Tehuacán, Estado de Puebla.

75 p.

2007

FACULTAD DE CIENCIAS

División de Estudios Profesionales



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
P r e s e n t e .

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

"Rudistas (Bivalvia-Hippuritoida) del Barremiano - Aptiano Inferior del Área de Tehuacán, Estado de Puebla"

realizado por **Ortega Hernández Javier**, con número de cuenta **403053777** quien opta por titularse en la opción de **Tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. Gloria Alencáster Ybarra

Propietario Dra. María del Carmen Perrilliat Montoya

Tutor(a)
Propietario Dr. Pedro García Barrera

Suplente Dr. Francisco Javier Vega Vera

Suplente Biól. Luis Chávez García

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, D. F., a 5 de noviembre del 2007
EL COORDINADOR DE LA UNIDAD DE ENSEÑANZA DE BIOLOGÍA

DR. ZENÓN CANO SANTANA

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

ÍNDICE

RESÚMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. OBJETIVO GENERAL	4
2.1 Objetivos particulares	4
3. ANTECEDENTES	4
4. SUPERFAMILIA HIPPURITACEA	7
4.1 Origen, diversificación y extinción del grupo	8
4.2 Morfología del grupo	10
4.3 Paleobiogeografía y modo de vida	14
5. ÁREA DE ESTUDIO	17
5.1 Ubicación geográfica	17
5.2 Marco geológico	19
5.3 Localidades de estudio	21
6. METODOLOGÍA	25
6.1 Trabajo de campo	25
6.2 Trabajo de laboratorio	26
6.3 Análisis taxonómico	26
7. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	27
8. IMPLICACIONES PALEOECOLÓGICAS	41
9. CONCLUSIONES	47
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48
11. LÁMINAS	56
12. ANEXO	75

RESÚMEN

Se llevó a cabo un estudio de la fauna de rudistas que aflora en el Barremiano – Aptiano inferior del área de Tehuacán, Estado de Puebla, particularmente en las regiones aledañas a los poblados de Santa Ana Teloxtoc y San Antonio Texcala.

Se redescubre *Agriopleura douvillei* Muellerried, y se reconoce su alcance estratigráfico desde el Barremiano superior al Aptiano inferior. Se reportan las especies *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet & Campiche para el Barremiano – Aptiano inferior, *Pachytraga tubiconcha* Astre y *Retha tulae* (Felix) para el Barremiano superior – Aptiano inferior, y *Toucasia* sp. para el Barremiano. Éste representa el primer reporte del género *Pachytraga* Paquier para América, aumentando la distribución paleobiogeográfica del género hasta el Nuevo Mundo. Además, se extiende el alcance estratigráfico de *P.* aff. *paradoxa* y *P. tubiconcha* hasta el Aptiano inferior.

Con base en las adaptaciones morfológicas de los rudistas encontrados, se considera que los ambientes de depósito correspondían a zonas de plataforma continental con aguas someras de poca energía, climas cálidos y tasas de sedimentación moderadas a altas en las regiones aledañas a Santa Ana Teloxtoc, mientras que en la zona de San Antonio Texcala se propone la ocurrencia de un ambiente de energía mayor y tasas de sedimentación bajas o muy intermitentes.

ABSTRACT

This study comprises the rudist fauna that belongs to the Barremian – lower Aptian strata from the area of Tehuacan, State of Puebla, particularly on the surrounding areas of Santa Ana Teloxtoc and San Antonio Texcala townships.

Agriopleura douvillei Muellerried is redescribed and its stratigraphic range is recognized from the upper Barremian to the lower Aptian. Also the species *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet and Campiche for the Barremian – lower Aptian, *Pachytraga tubiconcha* Astre and *Retha tulae* (Felix) for the Upper Barremian – lower Aptian, and *Toucasia* sp. for the Barremian are described. This represents the first report of the genus *Pachytraga* Paquier for America, increasing the distribution to the New World. Also, the stratigraphic range of *P.* aff. *paradoxa* and *P. tubiconcha* is extended to the lower Aptian.

Based on the morphologic adaptations of the found rudists, it is considered that the depositional environment correspond to continental platform areas with low energy shallow waters, warm climates and moderate to high sedimentation rates on the nearby regions of Santa Ana Teloxtoc, whereas San Antonio Texcala is characterized by a higher energy environment and low or intermitent sedimentation.

INTRODUCCIÓN

Los rudistas (Orden Hippuritoida, Superfamilia Hippuritacea) son un grupo de moluscos bivalvos que se originaron a finales del Jurásico y florecieron en las aguas someras del Mar del Tethys hasta su extinción a finales del Cretácico, formando extensas masas de carbonatos y dejando un importante registro fósil alrededor del mundo. Tuvieron su mayor auge durante el Periodo Cretácico, diversificándose taxonómica, morfológica y paleoecológicamente de una manera impresionante nunca antes vista dentro de los bivalvos.

Debido a que el primer evento importante de diversificación comenzó en el Aptiano, el registro fósil para la mayoría de las familias de rudistas es muy abundante a partir del Albiano y hasta el Maastrichtiano, de manera que el registro de estos organismos a nivel mundial para este intervalo de tiempo es muy numerosa. Sin embargo, dada su diversidad comparativamente baja durante el Cretácico Inferior (Valanginiano a Aptiano) las familias más primitivas no han sido estudiadas tan profundamente y aún se desconocen eventos clave de la historia evolutiva temprana de estos animales.

En Europa se han realizado numerosos estudios y descripciones de rudistas pre-Albianos desde el siglo XIX, principalmente en Francia (Masse, 1995; Masse *et al.* 2004), España (Masse, *et al.* 1993, 1998a) e Italia (Masse, 1992; Masse *et al.* 1998), aunque también en menor medida en países como los Emiratos Árabes Unidos (Hamdan y Alsharhan, 1991), Arabia Saudita (Hughes, 2003), Omán (Masse *et al.* 1998), Argelia (Chiki-Aoouimeur, 1983), Croacia (Masse *et al.* 2004) y otras regiones de Europa Oriental. Esta cantidad de trabajos han sido posibles gracias a la abundancia de yacimientos pre-Albianos y a la posición geográfica que ocupaban estos países durante el Cretácico Inferior, encontrándose exactamente en la franja del Mar de Tethys.

Sin embargo, el estudio de los rudistas pre-Albianos en América carece de una trayectoria tan amplia. Aunque países como el sur de Estados Unidos, México y algunas islas del Caribe también se encontraban dentro de la franja del Tethys, la cantidad de yacimientos para el Cretácico Inferior es mucho menor que la encontrada en Europa y partes de Asia, y como consecuencia de este hecho el número de publicaciones que abordan tanto la taxonomía como la paleoecología de los rudistas pre-Albianos es mucho menor en el Nuevo Mundo.

En el presente trabajo se aborda el estudio de una de las asociaciones de rudistas más importantes en México para el Cretácico Inferior, ubicada en el Valle de Tehuacán, estado de Puebla. Los rudistas de esta región han sido estudiados previamente por diversos investigadores, pero también han sido sujetos a interpretaciones erróneas, principalmente de índole taxonómica. En este trabajo se estudiará detalladamente

la fauna de rudistas que existe en las formaciones que afloran en esta región, contribuyendo así al mejor entendimiento de estos fósiles para el territorio mexicano.

OBJETIVO GENERAL

Realizar una caracterización de los rudistas del Cretácico Inferior de la región del Valle de Tehuacán, estado de Puebla.

Objetivos particulares

- Ubicar geográfica y estratigráficamente el material recolectado en el campo.
- Realizar una exhaustiva revisión taxonómica de los ejemplares recolectados en el campo y determinarlos taxonómicamente por medio de la bibliografía correspondiente.
- Describir las especies que sean encontradas.
- Interpretar en términos funcionales y adaptativos la morfología de los especímenes, e inferir algunos aspectos tanto paleoambientales como paleoecológicos de la asociación estudiada.

ANTECEDENTES

El primer estudio donde se reporta la presencia de rudistas pre-Albianos para América fué efectuado por Felix y Lenk (1891) en el Neocomiano del poblado de San Antonio de las Salinas en el estado de Puebla, México. En este trabajo describió las especies *Monopleura tulae*, *Monopleura otomilli*, *Monopleura votani* y *Anodontopleura speciosa*. Ésta última, de acuerdo a la descripción original, es morfológicamente similar a los géneros *Monopleura* y *Petalodontia*, difiriendo solamente de estos por presentar una valva libre convexa; sin embargo, la validez taxonómica de esta especie es muy dudosa.

Aguilera (1906) realizó el primer estudio geológico de la región de San Juan Raya, Puebla, que resultó en la publicación de una lista homotáxica de fósiles, incluyendo rudistas, dentro del librito guía de campo del X Congreso Geológico Internacional. Sin embargo, las descripciones taxonómicas del material colectado por Aguilera no fueron publicadas, con excepción de algunas especies descritas más tarde por Müllerried (1933-1934), por lo que muchas de las especies mencionadas en la lista de Aguilera quedaron como *nomina nuda*, entre las cuales figuran *Monopleura tehuacanensis* Aguilera, *M. salinensis* Aguilera, *M. soyalapensis* Aguilera, y *M. aff. rugosa* Matheron.

Harris y Hodson (1922) describieron las especies de rudistas para el Aptiano Inferior de Trinidad, que incluye las especies *Amphistricoelus waringi*, *Kipia trinitaria*, *Praecaprina andersoni*, *Praecaprina pennyi* y *Caprina plumensis*.

Muellerried (1933) retomó el estudio de los rudistas en la región de Tehuacán - San Juan Raya, recolectando una gran cantidad de material que se encuentra albergado en la Colección W. S. Adkins, dentro de la colección de Estratigrafía y Paleontología del Mesozoico de la Universidad de Texas, Austin, E.U.A. (Skelton y Masse, 1998). Las especies descritas por Muellerried para esta región son: *Monopleura (Himeraelites) aguilerai*, *Monopleura (Himeraelites) ochoterenai* y *Monopleura (Himeraelites) texcalensis*, del Barremiano de San Antonio Texcala, Puebla; *Monopleura (Himeraelites) felixi* y *Monopleura (Himeraelites) mexicana* del Aptiano de Salinas de San Gabriel, 5 km al ESE de Zapotitlán, Puebla; *Monopleura (Himeraelites) medellini*, *Monopleura (Himeraelites) paronai* y *Monopleura (Himeraelites) zapotitlensis* del Barremiano de Agua del Burro, San Juan Raya, Puebla; y *Agriopleura douvillei* del Barremiano Inferior de San Antonio Texcala. Muellerried también menciona la presencia de requiénidos, aunque no aborda su taxonomía de manera alguna.

Chubb (1971) describió la especie *Pachytraga jubilensis* para las Lutitas Jubilee del Hauteriviano de Jamaica.

Coogan (1973) reportó la presencia de *Amphistricoelus waringi* Harris y Hodson para el Barremiano – Aptiano inferior de Venezuela, y más tarde (Coogan, 1977) identificó la presencia del género *Praecaprina* para la Formación Sligo del Aptiano Inferior en el estado de Texas, Estados Unidos.

Otros trabajos en donde se menciona la presencia de caprínidos pre-Albianos incluyen a Kauffman y Sohl (1974), Conklin y Moore (1977), Stabler y Marquez (1977) y Bebout (1977). Tanto Conklin y Moore (1977) como Stabler y Marquez (1977) hacen mención de la existencia de *Toucasia* en conjunto con los caprínidos.

Todas estas especies, con excepción de las mencionadas por Aguilera (1906), fueron revisadas brevemente por Skelton (1982) en donde el autor propuso que todas las formas asignadas al género *Monopleura*, salvo *Monopleura votani* Felix, se incluyeran dentro del género *Pachytraga* y quedaran como sinonimias, de tal modo que por prioridad el nombre correspondiente sería *Pachytraga tulae* (Felix). Asimismo, el autor reporta las especies *Caprina douvillei* Paquier y *Praecaprina* sp. para la Formación Sligo del Aptiano inferior del Sur de Texas. Tras esta revisión Skelton (1982) reconoce como especies aceptables a: *Amphistricoelus waringi* Harris y Hodson, *Praecaprina* sp., *Caprina plumensis* Harris y Hodson, *Caprina douvillei* Paquier, *Pachytraga tulae* Felix (modificado por Skelton), *Agriopleura douvillei* Muellerried, *Toucasia* sp, y *Requienia* sp. Por otra parte, las especies *Kipia trinitaria* Harris y Hodson, *Monopleura votani* Felix, *Anodontopleura speciosa* Felix y *Pachytraga jubilensis* Chubb no fueron abordadas detalladamente por tratarse de formas demasiado dudosas para abordarlas en otro trabajo.

Alencáster y Pantoja-Alor (1993, 1995) reportaron las especies *?Praecaprina pennyi* Harris y Hodson y *Amphistricoelus waringi* Harris y Hodson y *Caprina douvillei* Paquier. También describen por primera vez a *Amphistricoelus pluriloculata* Alencaster y Pantoja, y mencionan la presencia de los géneros *Offneria* y *Horiopleura*.

En 1995 se dieron a conocer varios trabajos sobre rudistas del Aptiano de México y otros países durante el III Congreso Internacional sobre Rudistas con sede en la Ciudad de México. Entre éstos figuran el trabajo de Alencáster y Pantoja-Alor donde se describe *Caprina massei* y proponen el género *Pantojaloria*, con la especie *Pantojaloria sphaerica* para el Aptiano temprano de Huetamo, Michoacán; Buitrón-Sánchez y López-Tinajero mencionan la presencia de *Caprinuloidea perfecta* Palmer, *Caprinuloidea lenki* Boehm, *Caprinuloidea* spp., *Coalcomana ramosa* Boehm, *Coalcomana* spp., *Toucasia* sp. y *Chondrodonta* sp. en la Formación Encino del Aptiano – Albiano de la región de Tamazula, estado de Jalisco. Rojas e Iturralde-Vinent publicaron una lista en donde se conjugan todos los reportes de rudistas para la isla de Cuba. Para el Aptiano se reportaron las especies *Amphistricoelus waringi* Harris y Hodson, *Caprina douvillei* Paquier, *Offneria* cf.

interrupta Paquier y ?*Pachytraga paradoxa* Paquier. Corona-Esquivel y Alencáster reportan la presencia de numerosos rudistas para las formaciones Tepalcatepec y Tecalitlán en los estados de Colima y Michoacán. Las especies que afloran en la porción basal, correspondiente al Aptiano, de la Formación Tepalcatepec incluyen *Texicaprina vivari*, *Immanitas* sp., *Mexicaprina* sp., *Ichthyosarcolites* sp., *Kimbleia* sp., y *Toucasia* sp.; para la Formación Tecalitlán del Barremiano-Aptiano mencionan *Chondrodonta* sp., *Caprina* sp. y *Toucasia* sp.

Al siguiente año, Alencáster y Pantoja-Alor (1996) redescubren el género *Amphistricoelus* (Harris & Hodson, 1922), así como de la especie *Amphistricoelus waringi* Harris y Hodson con base en material recolectado de Aptiano de la región de Huetamo, Michoacán. Los autores también describieron la especie *Amphistricoelus pluriloculata* para esta misma zona.

Skelton y Masse (1998) realizaron un estudio de los géneros de rudistas caprinidos más primitivos, *Pachytraga* y *Retha*, en donde se redefine la posición taxonómica de varias especies con base en el arreglo y disposición de los mióforos y las cavidades accesorias de las mismas. En este trabajo los autores concluyeron que todas las especies de monopleuridos descritas por Felix & Lenk (1891) y Muellerried (1933), junto con *Pachytraga jubilensis* Chubb (1971) y *Pachytraga tulae* Felix (modificado por Skelton 1982), pertenecen a una sola especie con morfología muy variable, determinada como *Retha tulae* Felix. Con estas modificaciones, *Retha tulae* Felix deja de pertenecer a la familia Monopleuridae y ahora corresponde a la familia Caprinidae, subfamilia Caprinuloidinae MacGillavry (1970). Cabe remarcar que la subfamilia Caprinuloidinae fue propuesta antes que la subfamilia Coalcomaninae (Coogan, 1973), así que mantiene la prioridad de nomenclatura (Alencáster y Pichardo, 2003).

Pantoja-Alor *et al.* (2004) describen la fauna de rudistas del Barremiano de la Formación San Lucas, en el estado de Michoacán. Las especies encontradas incluyen *Toucasia* sp., *Offneria* sp. cf. *Offneria simplex* Chartrousse y Masse y *Amphistricoelus waringi* Harris y Hodson. Además, describen dos especies nuevas: *Amphistricoelus primaevus* y *Pantojaloria estaciensis*. En esta misma publicación los autores discutieron la posible relación filogenética entre las especies encontradas. Proponen que *Retha tulae* Felix dio origen a *Amphistricoelus primaevus* Pantoja-Alor *et al.*, que a su vez dio lugar posteriormente a *Amphistricoelus waringi* Harris y Hodson, todo esto con base en el incremento en el número de canales paliales en cada una de las especies con respecto a la anterior y en que todas presentan una morfología general muy similar.

Los estudios más recientes sobre rudistas pre-Albianos para México se dieron a conocer durante el X Congreso Nacional de Paleontología, celebrado en el Instituto de Geología, UNAM, Ciudad de México. Los estudios presentados incluyen una retrospectiva de Pantoja-Alor (2006) en la cual sugiere que todas las especies descritas para la región de Zapotitlán de las Salinas (Felix 1891, Muellerried 1933) sean consideradas como *nomina nuda* ya que se encuentran en sinonimia con *Retha tulae* (Felix). Aguilar-Pérez (2006) describe la asociación de rudistas para la Formación El Abra del Albiano – Cenomaniano y menciona la presencia de *Douvilleia skeltoni* para el Aptiano, aunque no especifica la procedencia de este material.

SUPERFAMILIA HIPPURITACEA

Origen, evolución y extinción del grupo

Los representantes de la superfamilia Hippuritacea, mejor conocidos como rudistas, son uno de los grupos de moluscos bivalvos más especializados y exitosos que han existido. Fueron organismos marinos, sésiles y formadores de importantes masas arrecifales que habitaron las aguas someras durante el Cretácico, distribuyéndose en una franja circumecuatorial conocida como el Dominio del Tethys (Alencáster, 1990).

Con base en los eventos de diversificación y extinción que ocurrieron durante su existencia, Skelton (2003) identifica tres fases en la historia evolutiva de los rudistas (Fig. 1).

La primera fase inició en el Oxfordiano con la evolución de los primeros rudistas dando origen a la familia Diceratidae, y posteriormente a la familia Requieridae durante el Kimmerigiano a partir de los dicerátidos que se adherían al sustrato por la valva izquierda. Los primeros rudistas se caracterizaban por presentar una capa exterior de calcita muy delgada, usualmente de menos de 1mm de grosor, pero una capa interna de aragonita relativamente gruesa y compacta. Esta fase finalizó en el Valangiano con un evento de extinción que eliminó a la familia Diceratidae, dejando solamente a los requiéndidos y a los rudistas que se adherían al sustrato por la valva derecha y que serían precursores para las familias más modernas y diversas. Kemper (1987) encontró evidencia que sugiere que hubo un fenómeno de enfriamiento a nivel global durante el Valanginiano que se repitió durante el Aptiano, de modo que se puede pensar en que el evento de extinción se encuentra correlacionado con la disminución de temperatura a nivel mundial.

La segunda fase, que abarca desde el Valanginiano hasta el Cenomaniano, se caracteriza por la diversificación de la familia Caprinidae, que en su mayoría adoptaron hábitos de vida recumbentes acumulando grandes cantidades de detritos de origen orgánico. Las dos subfamilias de caprínidos (Caprinuloidinae y Caprininae) mantuvieron la condición primitiva de una capa externa de calcita muy delgada y una capa interna de aragonita gruesa, aunque en la mayoría de los géneros esta capa fue expandida por la inclusión posterior de canales paliales dentro de la pared de la concha que evolucionó de manera independiente en ambos taxa. Por otra parte, los requiéndidos continuaron su diversificación como organismos incrustantes, mientras que otros linajes de rudistas dieron lugar a las familias conocidas como Monopleuridae, Caprotinidae y Policonitidae. En estas tres familias también ocurrió un agrandamiento de las valvas pero, a diferencia de los caprínidos, ésta se debió a un engrosamiento de la pared de la concha en lugar del desarrollo de canales paliales huecos. Un segundo evento de enfriamiento (Kemper, 1987, 1995), no tan abrupto como el primero pero de efecto más prologando, ocurrió durante el Aptiano. Este fenómeno causó importantes bajas en las poblaciones de caprínidos e indica el comienzo de la disminución de la diversidad de los monopléuridos, caprotínidos y policonítidos. Las poblaciones de caprinuloidineos sobrevivientes se

recuperaron de manera sorprendente a principios del Albiano, ocupando plataformas de carbonatos en América. Sin embargo, pocas de estas plataformas de América llegaron al Cenomaniano, y solamente una llegó hasta el Turoniano (Aguilera-Franco *et al.*, 2001), mientras que la subfamilia Caprininae retomó su diversificación a finales del Albiano y hasta el Turoniano en Europa y Asia, acompañados por la aparición de la familia Ichthyosarcolitidae (Steuber y Bachmann, 2002). Los requiénidos y policonítidos proliferaron y para el Cenomaniano dieron lugar a los primeros hipurítidos. Durante el periodo comprendido entre el Aptiano y el Turoniano comenzó la diversificación de la familia Radiolitidae a partir del género *Agriopleura* (Masse y Phillip, 1974; Skelton y Smith, 2000).

A finales del Cenomaniano ocurrió otra extinción que acabó con todos los caprínidos, ichthyosarcolitidos y diemó de manera importante las poblaciones de requiénidos, monopleúridos, caprotínidos y policonítidos. Desde este punto las familias Radiolitidae e Hippuritidae, la última probablemente originada a partir del género policonítido *Tepeyacia* (Skelton y Smith, 2000), llevaron a cabo una diversificación masiva ocupando todos los recursos previamente explotados por las familias ahora extintas. Dentro de estas familias de rudistas elevadores, algunos géneros adquirieron hábitos facultativamente recumbentes (Laviano y Skelton, 1992), y con ello aparecieron nuevamente formas con canales paliales, como los representantes de la familia Antilocaprinidae en América. Durante esta última fase también surgieron otras familias como Dictyoptychidae para la región del Mediterráneo y Plagioptychidae, que, junto con monopleúridos y requiénidos, se volvieron parte de la fauna acompañante en las grandes asociaciones de hipurítidos y radiolítidos.

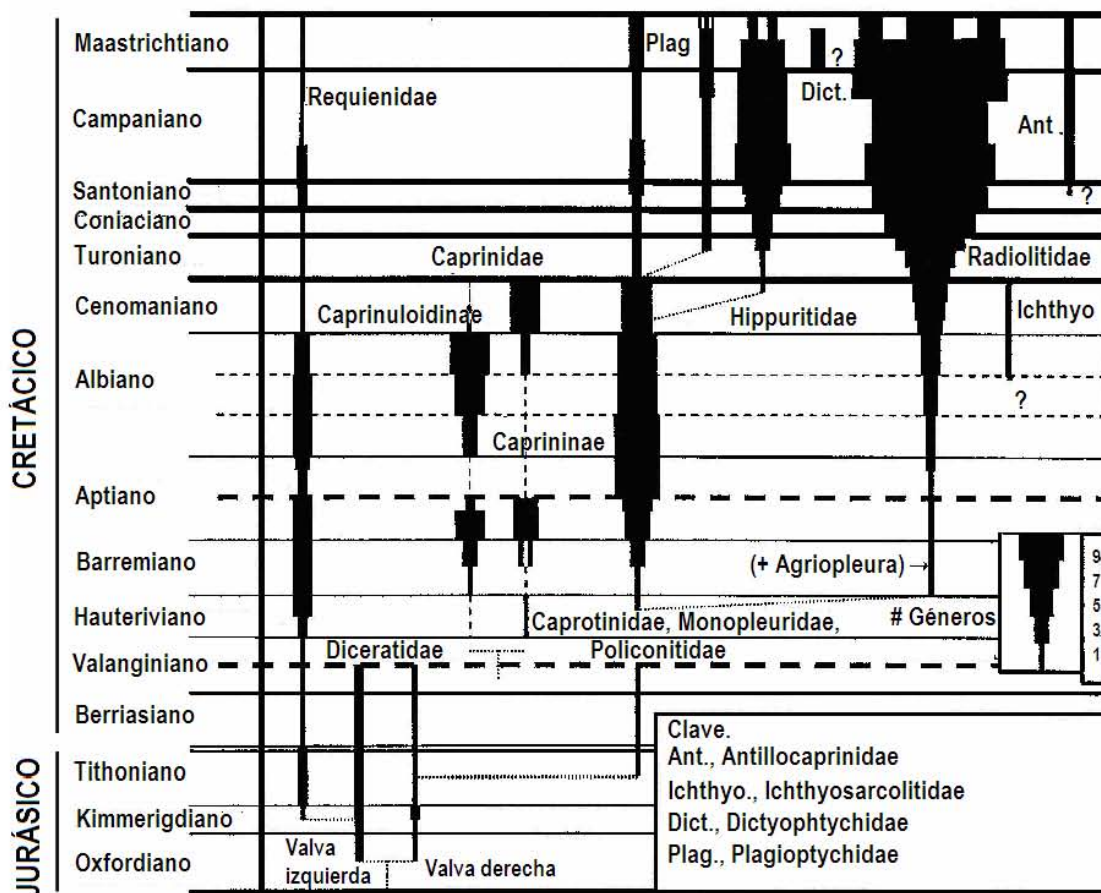


Figura 1. Diversidad de familias de rudistas durante el Jurásico Superior-Cretácico (modificado de Skelton 2003).

Sin embargo, todas las familias de rudistas se extinguieron a finales del Maastrichtiano, justo cuando se encontraban en el pináculo de su diversidad y la radiación morfológica había dado lugar a las formas más complejas. A la fecha aún no existe una propuesta totalmente satisfactoria que explique la extinción de un grupo tan grande y diverso, aunque la mayoría de los autores están de acuerdo en que debió tratarse de un fenómeno ambiental a nivel mundial. De acuerdo con Lewin (1983), el fuerte provincialismo de los rudistas en las aguas cálidas del Tethys pudo haberlos hecho vulnerables a los cambios climáticos. Kauffman (1979) resaltó que las especies que habitaban en la región del Tethys, tales como foraminíferos planctónicos (Loeblich y Tappan, 1964), trigónidos, corales escleractinios hermatípicos, foraminíferos bentónicos y nanoplancton (Kauffman, 1979; Tappan, 1982) se vieron más afectadas durante la extinción del Cretácico – Terciario en comparación con las de otras provincias marinas. Kauffman (1973) propone que el movimiento de las placas tectónicas para finales del Cretácico pudo haber sido una de las causas que erradicó grandes poblaciones de rudistas. Al habitar exclusivamente en aguas someras, una regresión en el nivel del mar ocasionada por la actividad tectónica habría dejado grandes extensiones de tierra previamente sumergida al aire libre, eliminando a toda la fauna epibentónica, incluidos los rudistas.

Morfología del grupo

Tamaño y forma de la concha

En términos generales, las conchas de los rudistas son grandes y robustas en comparación con las de otros bivalvos, compuestas por un par de valvas comúnmente desiguales en forma y en tamaño. La valva inferior es usualmente la de mayor tamaño y se encuentra en contacto directo con el sustrato por la región umbonal. La valva superior o libre es casi siempre la de menor tamaño.

Cabe mencionar que mientras que en la familia Diceratidae la fijación al sustrato se realizaba indistintamente por cualquiera de las dos valvas, en la familia Requieridae, la valva inferior, o adherente, correspondía a la valva izquierda. Ambas familias de rudistas poseían valvas muy bajas, torcidas y enrolladas sobre sí mismas, similares en forma a un par de cuernos (*Di* = dos, *ceratos* = cuerno). Por otra parte, las familias Monopleuridae, Caprotinidae y Caprinidae se caracterizan por adherirse al sustrato por medio de la valva derecha. Morfológicamente, en estas familias la valva derecha se encuentra mucho más desenrollada con respecto a la izquierda permitiéndoles adoptar una posición erecta con respecto al sustrato. Por su parte, la valva izquierda permaneció enrollada y/o reducida en diferentes grados, convirtiéndose en un simple opérculo en algunos géneros (Fig. 2). Debido a la gran diversidad morfológica y paleoecológica que existe dentro de los rudistas solo se puede generalizar el tamaño y forma de las valvas para cada una de las familias, para más información consultar la sección de "Modo de Vida".

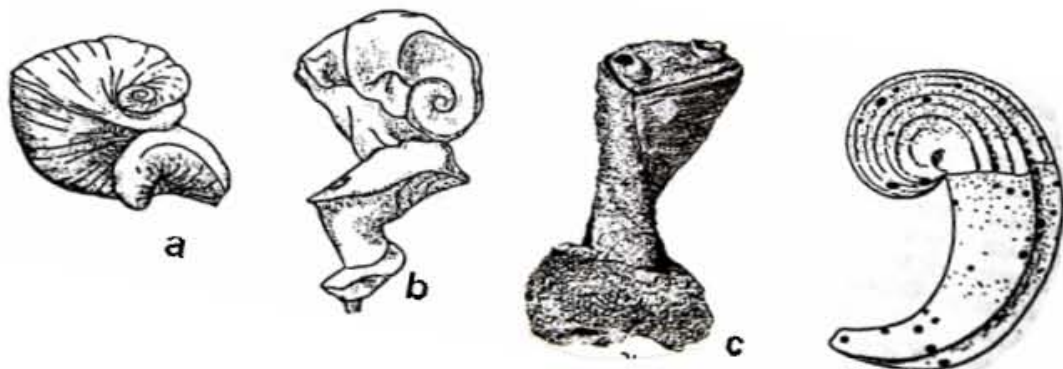


Figura 2. Formas representativas de la concha de las familias: a. Diceratidae, b. Requieridae, c. Monopleuridae y d. Caprotinidae-Caprinidae (modificado de Kauffman y Johnson, 1988; y Dechaseaux *et al.*, 1969).

Dientes y fosas

El mecanismo de la charnela es similar en todos los rudistas, consistiendo en dos dientes y una foseta en la valva libre y un diente y dos fosas en la valva adherente complementarios entre sí y orientados hacia la región dorsal de la concha. Sin embargo, existen importantes modificaciones en cuanto al tamaño y forma de los dientes y las fosetas entre las diferentes familias.

Existen varios sistemas de nomenclatura para los dientes de los rudistas. El más ampliamente usado en la actualidad es el propuesto por Dechaseaux et al. (1969), que consiste en numerar los dientes del frente hacia atrás, siguiendo la dirección de las manecillas del reloj, de manera que en todos los rudistas (con excepción del género *Diceras*) los dientes 1 y 3 se encuentran en la valva libre, mientras que el diente 2 se ubica en la valva adherente. Asimismo, cada fosa recibe el número del diente que le corresponde, agregando un acento primo como distinción (1', 2', 3') (Fig. 3) (Dechaseaux *et al.*, 1969).

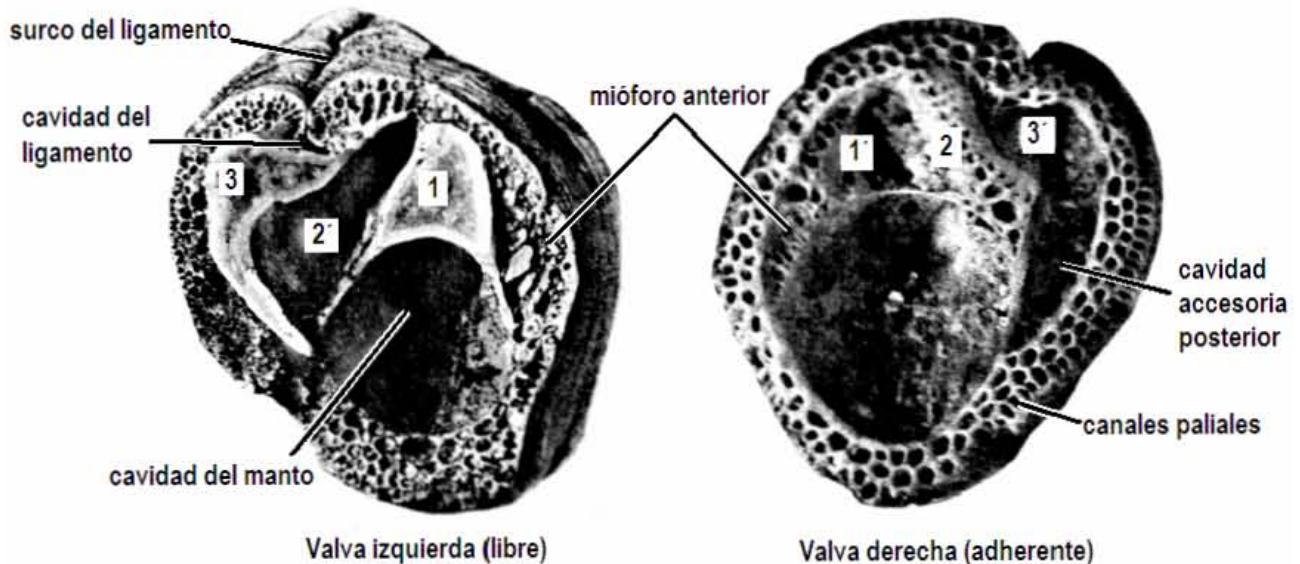


Figura 3. Anatomía interna de *Caprinuloidea* sp. 1. diente anterior, 2. diente central, 3. diente posterior, 1'. foseta anterior, 2'. foseta central, 3'. foseta posterior. (modificado de Dechaseaux *et al.*, 1969).

Estructuras ligamentarias

El ligamento participa en el mecanismo de apertura y cierre de las valvas actuando como antagonista de los músculos aductores. Aunque el ligamento no se conserva en el registro fósil debido a que se trata de tejido blando, existe evidencia de su presencia en un surco ligamentario dorsal perpendicular al plano de la comisura.

En las familias de rudistas más primitivas, *Diceratidae* y *Requienidae*, el ligamento corría sobre la superficie dorsal de ambas valvas. En la familia *Monopleuridae* comienza a ocurrir un fenómeno de invaginación del ligamento en ambas valvas, formando así una cavidad interna del ligamento dentro de la pared de la concha. Esta internalización del ligamento permitió el desenrollamiento gradual de la valva adherente, haciéndose más evidente en las familias *Caprinidae* y subsecuentemente en las familias más modernas de rudistas, *Hippuritidae* y *Radiolitidae* (Fig. 3).

Pared de la concha, cavidades accesorias y músculos aductores

La pared de la concha de todos los rudistas se compone por una capa interna gruesa de aragonita que confiere fuerza estructural a las valvas y sirve como sitio de inserción de los músculos aductores, y una capa externa más delgada de calcita que se encuentra en contacto con el medio circundante u otros individuos. En las familias Diceratidae, Requieridae y Monopleuridae la pared de la concha es compacta y carece de estructuras adicionales. En las familias Caprotinidae y Caprinidae la pared de la concha puede presentar modificaciones denominadas "cavidades accesorias", las cuales son el resultado de la proyección de la pared de la concha hacia la cavidad del manto. La cavidad accesoria se origina como una depresión en cualquiera de las dos valvas cuando la pared de la concha de la valva opuesta se proyecta formando una cavidad mioforal para la inserción muscular (Fig. 4). Frecuentemente la cavidad accesoria posterior de la valva derecha se encuentra unida al diente central, dividiendo la cavidad del manto.

Los músculos aductores participan en el mecanismo de apertura de las valvas manteniéndolas cerradas. Todos los rudistas cuentan con un par de músculos aductores que se insertan directamente en la pared de la concha de cada una de las valvas, aunque existen diversas modificaciones entre las familias que abarcan desde una sutil depresión en la pared hasta mioforos muy desarrollados. Sin embargo, un mismo individuo puede presentar más de un tipo de inserción muscular dependiendo de la posición del mismo y de la valva a la cual se adhiere.

El arreglo de las cavidades accesorias y cavidades mioforales ha sido usado recientemente (Skelton y Masse, 1998) con fines de clasificación dentro de la familia Caprinidae. Los autores diferencian las Subfamilias Coalcomaninae y Caprininae (Caprinuloidinae) dependiendo de cual de las dos valvas proyecta la placa mioforal, formando una cavidad accesoria en la valva opuesta, así como de la estructura del mioforo anterior (Fig. 4).

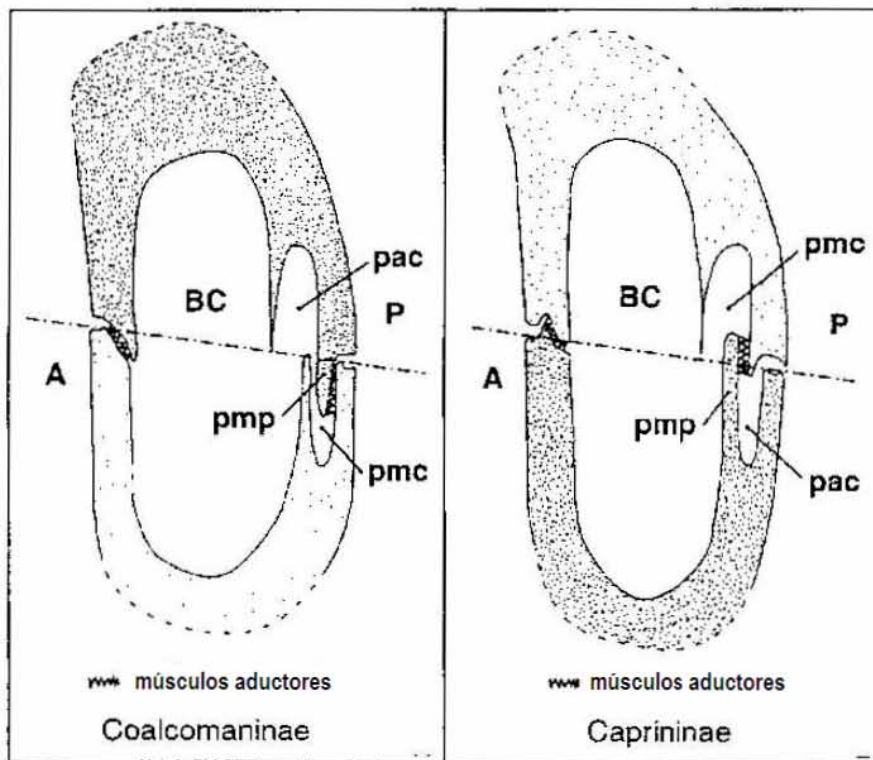


Figura 4. Esquema de corte longitudinal de un espécimen bivalvo que muestra la estructura de los mióforos en las dos subfamilias de caprinidos. A. anterior, P. posterior, BC (body cavity) cavidad del manto, pmp. (posterior myophore plate) placa del mióforo posterior, pmc. (posterior myophore cavity) cavidad del mióforo posterior, pac. (posterior accessory cavity) cavidad accesoria posterior. (modificado de Skelton y Masse, 1998).

Por último, los canales paliales son estructuras de la pared de la concha que se presentan en las familias Caprinidae, Ichthyosarcolithidae y Antilocaprinidae. Consisten en canales que recorren la pared de la concha longitudinalmente, confiriéndole una estructura muy porosa y a la vez resistente. La posición y cantidad de los canales paliales es un carácter de gran importancia taxonómica a nivel genérico y en ocasiones específico.

Cavidad del manto

La cavidad del manto consiste de una cavidad principal, que puede o no encontrarse subdividida, que albergaba la masa visceral, la musculatura del pie y las branquias. Al igual que en otros moluscos bivalvos, la cavidad del manto de los rudistas se encuentra repartida entre las dos valvas. Sin embargo, debido a las modificaciones de la concha de estos organismos la cavidad del manto no se encuentra repartida equitativamente ya que las valvas no cuentan con el mismo tamaño.

Como ya se mencionó, la cavidad del manto se puede encontrar dividida por la presencia de cavidades accesorias, principalmente en las familias Caprotinidae y Caprinidae.

Paleobiogeografía y modo de vida

Durante el Cretácico una gran proporción de las tierras bajas se encontraban sumergidas debido a transgresiones en el nivel del mar, de modo que cerca del 85% de la superficie total del planeta se encontraba cubierta por agua (Kauffman y Johnson, 1988). Al mismo tiempo ocurrieron eventos de calentamiento global debido a una cantidad elevada de dióxido de carbono atmosférico, lo cual propició en gran medida la aparición de un ambiente cálido y con alta salinidad en la franja intertropical alrededor del mundo denominada Supertethys (Kauffman, 1973), que se puede diferenciar del mar del Tethys por presentar temperaturas más elevadas y mayores niveles de salinidad que las regiones más cercanas a los trópicos. Debido al acomodo de las placas continentales durante el Cretácico, el dominio del Tethys extendía sus aguas someras por numerosos países de la actualidad, propiciando en gran medida la formación de grandes masas de rudistas en los mismos. Estos incluyen México, Sur de Estados Unidos, Guatemala, Cuba, Gran Bretaña, Portugal, España, Sur de Francia, Italia, Bosnia, Este de Serbia, Líbano, Argelia, Croacia, Arabia Saudita, Omán, Oeste de China, Norte de India, Pakistán, Afganistán e Irán (Fig. 5).

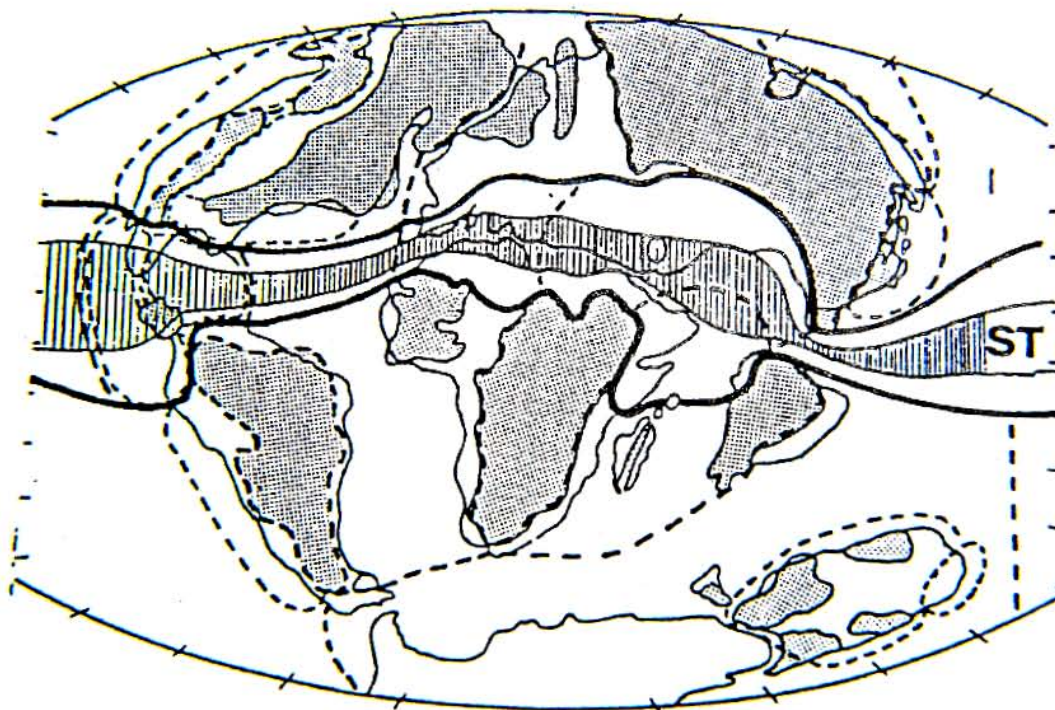


Figura 5. Mapa que muestra la extensión del Mar del Tethys durante el Cretácico Inferior-Medio, delimitando por las franjas negras. La franja central (ST) indica la distribución del Supertethys, una zona con condiciones de temperatura y salinidad particularmente elevadas (modificado de Kauffman y Johnson, 1988).

Esta conjunción de factores ambientales propició el desarrollo y diversificación de las primeras familias de rudistas que, aunque no contaban con las adaptaciones necesarias para explotar al máximo los recursos disponibles, pudieron comenzar la evolución hacia formas cada vez más eficientes.

Las familias más primitivas se caracterizaban por tener paredes muy densas, pobre cementación al sustrato, una morfología aberrante con ambas valvas muy enrolladas y tasas de crecimiento bajas (Kauffman y Johnson, 1988). Esta morfología solamente era eficiente para medios de energía moderada y con tasas de sedimentación bajas o muy intermitentes ya que, al encontrarse la comisura tan cerca de la interfase sustrato-agua, era muy propensa a la contaminación de los tejidos blandos, incluidos el manto y las branquias. Asimismo, al no poseer una cementación fuerte al sustrato, los primeros rudistas eran susceptibles a ser arrastrados por corrientes fuertes. Aunque esta morfología no era muy eficiente para medios de alta energía de los arrecifes dominados por corales y algas, los rudistas siguieron una serie de tendencias evolutivas que les permitieron desplazar a estos organismos dentro de la comunidad hasta volverse los constructores de arrecifes más importantes para mediados del Cretácico.

De acuerdo con Kauffman y Johnson (1988), las principales tendencias evolutivas que siguieron las primeras familias de rudistas fueron:

- Conchas inusualmente grandes con charnelas masivas, la cuales indican una gran capacidad de calcificación por parte de estos organismos.
- Hábitos de vida epifaunales o semi-infaunales que permiten mantener la comisura y tejidos blandos asociados a ella, como el manto y las branquias, por encima de la interfase agua-sustrato.
- Desarrollo de estructuras en la concha que hicieron más eficiente la adhesión al sustrato y brindaban estabilidad a las formas erectas, tales como la ornamentación externa.

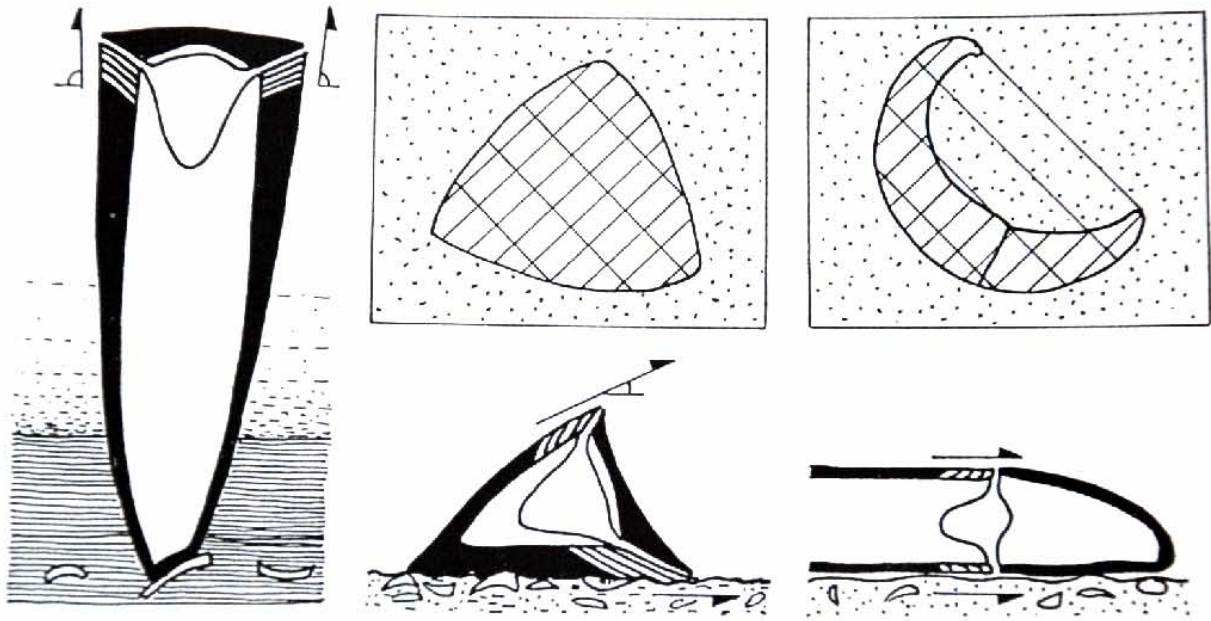
La familia Monopleuridae marca el comienzo de la diversificación ecológica y morfológica dentro de los rudistas al ser los primeros representantes en los cuales, aunque poseían valvas relativamente bajas y torcidas, comenzó a ocurrir un desdoblamiento gradual de la valva adherente brindando una posición erecta al organismo. Esta forma erecta, además de necesitar una superficie menor de sustrato para adherirse, facilitaba la agregación de numerosos individuos en un área relativamente pequeña y elevaba al manto y las branquias del sustrato hacia la columna de agua haciendo más eficiente la alimentación, respiración y reduciendo la posibilidad de ser atacado por organismos bentónicos (Alencáster, 1990) (Fig. 2).

Esta tendencia al crecimiento vertical se mantuvo y acentuó en las familias Caprotinidae y Caprinidae, aunque no todos los representantes de estas familias mantuvieron la posición erecta, permitiéndoles colonizar una mayor variedad de ambientes. En los medios donde la tasa de sedimentación era muy alta, el sustrato suave y la fuerza de la corriente pobre, los rudistas con valvas erectas se vieron beneficiados al alejar sustancialmente la comisura del sustrato, además de que la valva mantenía la estabilidad gracias al sedimento acumulado alrededor de la misma o por la agregación de varios individuos en un mismo espacio.

La posición erecta es el resultado de un crecimiento de la valva inferior perpendicular con respecto al sustrato. Las valvas con este tipo de crecimiento son muy desenrolladas o totalmente rectas, con diferentes grados de torsión y fuertemente inequivalvas ya que la valva superior tiende a reducir su tamaño hasta volverse capuliforme (Caprinidae) u operculiforme (Monopleuridae) (Skelton y Gili, 2002) (Fig. 6).

Varios caprinidos primitivos adquirieron un hábito incrustante, favorecido en ambientes con tasas de sedimentación bajas, sustratos rígidos y corrientes moderadas a fuertes. Estos rudistas desarrollaron valvas inferiores que mantuvieran un área amplia de contacto directo con el sustrato de modo que no fueran fácilmente arrastrados por la fuerza de la corriente, mientras que la valva superior se encontraba en una posición oblicua con respecto al sustrato pero sin encontrarse en contacto con éste. Los rudistas con este tipo de hábito realizaban un crecimiento de la valva inferior oblicuo con respecto al sustrato. La valva inferior de los rudistas con este modo de vida es de forma muy variable, ya que pueden ser valvas ligera o moderadamente curvadas, con diferentes grados de torsión, o prácticamente rectas con flancos muy amplios en contacto con el sustrato. Al igual que en los elevadores, la valva superior siguió una tendencia a la reducción dando como resultado una concha notoriamente inequivalva (Skelton y Gili, 2002) (Fig. 6).

Otra estrategia consistió en adquirir un hábito recumbente en donde ambas valvas se encontraran en contacto directo con el sustrato. Mientras que los rudistas con hábitos elevadores o incrustantes siguieron una tendencia a la reducción de la valva superior, los recumbentes desarrollaron valvas libres de gran tamaño, hasta el punto de volverse secundariamente equivalvos. Este modo de vida prosperó en ambientes con sustratos demasiado suaves como para que los rudistas incrustantes los habitaran, pero con corrientes en exceso poderosas que evitaban la deposición prolongada del sedimento que confería estabilidad a los elevadores. Al igual que los rudistas incrustantes, encontrarse en un ambiente de alta energía impedía que el sedimento se acumulara en la comisura a pesar de encontrarse en contacto directo con la interfase sustrato-agua. Los rudistas con hábito recumbente se caracterizan por presentar un crecimiento paralelo al sustrato, valvas masivas inequivalvas, subequivalvas o equivalvas pero siempre bastante curvadas y poco torcidas. La curvatura de las valvas en este tipo de organismos les permitía ocupar una superficie de contacto directo con el sustrato amplia, pero les confería una superficie de contacto virtual mucho más grande, aumentando su estabilidad en ambientes de alta energía y evitando que pudieran ser rodados por la corriente ya que, al encontrarse sobre un sustrato demasiado suave que evitara su transporte por medio de la fricción, se compensaba la falta de estabilidad del sustrato con un área de contacto enorme con el mismo (Skelton y Gili, 2002) (Fig. 6).



Elevador

Incrustante

Recumbente

Figura 6. Principales morfotipos ecológicos adoptados por los rudistas (modificado de Skelton y Gili, 2002).

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación Geográfica

El área de estudio se encuentra en la región comprendida entre los poblados de San Antonio Texcala, Zapotitlán de las Salinas y Santa Ana Teloxtoc, dentro del Valle de Tehuacán, al SW de la Ciudad de Tehuacan, Estado de Puebla.

Para ingresar al área de estudio se toma la carretera Federal 125 saliendo de la ciudad de Tehuacán con dirección al poblado de Huajuapán de León. El primer poblado que se atraviesa es San Antonio Texcala, a partir del cual se llega a una de las localidades. Para llegar a las otras localidades se toma la desviación a la derecha en el Km 33 de la carretera, hacia el poblado de San Juan Raya siguiendo el camino de terracería que conecta a este pueblo, Santa Ana Teloxtoc y San Lucas Teteletitlán (Fig. 7a).

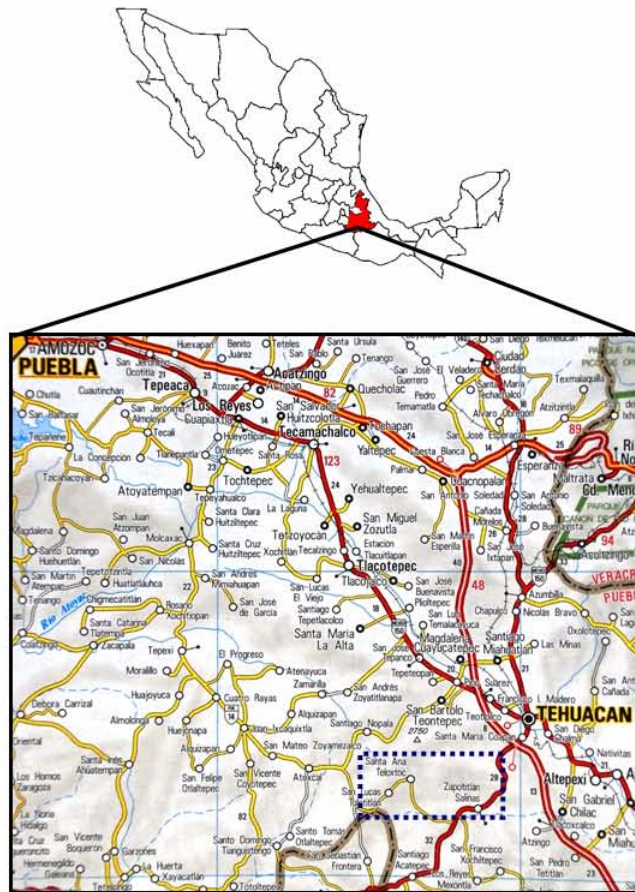
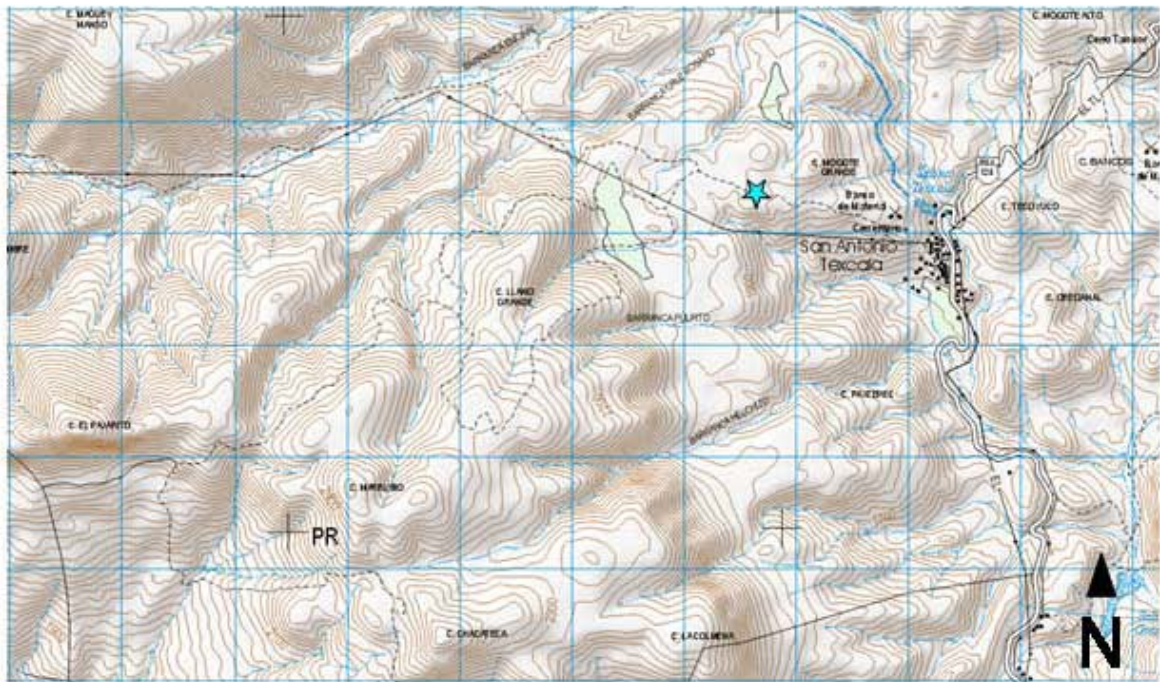
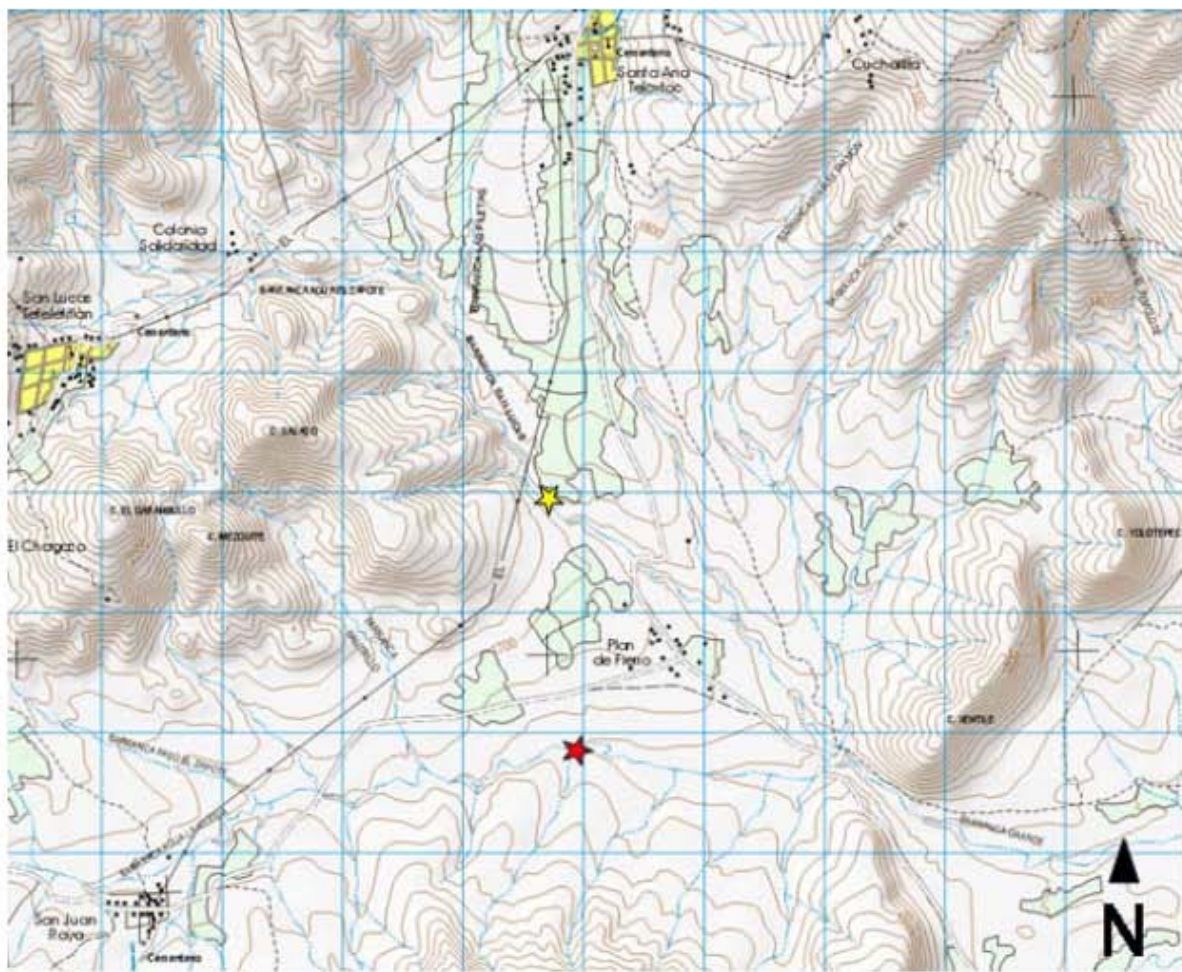


Figura 7. Mapa del Valle de Tehuacan.



★ Camino San Antonio Texcala – Santa Ana Teloxtoc

Figura 8. Carta topográfica del área de estudio, localidad "Camino San Antonio Texcala – Santa Ana Teloxtoc". Escala 1:50,000.



★ Barranca Grande ★ Arroyo San Lucas

Figura 9. Carta topográfica del área de estudio, localidades "Barranca Grande" y "Arroyo San Lucas". Escala 1:50,000.

Marco Geológico

El material estudiado procede de las formaciones Zapotitlán, correspondiente al Barremiano temprano y parte del tardío, Agua del Burro, descrita informalmente por Calderón-García (1956) y Barceló-Duarte (1978) atribuida al Barremiano tardío, y San Juan Raya, la cual varios autores concuerdan en asignar una edad Aptiana con base en la fauna fósil (Aguilera, 1906; Alencáster, 1956; Calderón-García, 1956; Barceló-Duarte, 1978)

Formación Zapotitlán

La Formación Zapotitlán corresponde a una secuencia de lutitas, lutitas calcáreas, margas y areniscas del Barremiano temprano y parte del tardío que afloran en el área de Zapotitlán, desde San Antonio Texcala hasta Acatepec. Los estratos tienen una coloración variable, desde gris amarillento, gris verdoso, gris hasta negro. La parte basal presenta una litología en donde predominan margas, lutitas calcáreas, areniscas y lutitas. Se estima que esta formación tiene un espesor aproximado de 1200 m (Buitrón y Barceló-Duarte, 1980).

La Formación Zapotitlán descansa discordantemente sobre la Formación Mapache del Jurásico tardío y la sobreyacen concordantemente la Formación Agua del Cordero del Barremiano tardío – Aptiano temprano, Agua del Burro del Barremiano tardío y la Formación San Juan Raya del Aptiano, y establece un contacto concordante con la Formación Miahuatepec del Aptiano. A su vez, tanto la formación Cipiapa del Albiano-Cenomaniano como la Formación Acatepec del Terciario sobreyacen a la Formación Zapotitlán de manera discordante (Calderón-García, 1956; Buitrón y Barceló-Duarte, 1980) (Fig. 10).

Formación Agua del Burro

Consiste en estratos de calizas compactas de color gris, en bancos que varían de 1 a 5 m de espesor y caracterizados por grandes cantidades de vetillas de calcita que corresponden al Barremiano tardío. Hacia la parte basal el espesor de los estratos disminuye hasta 40 a 60 cm, pudiéndose encontrar intercalaciones de areniscas calcáreas de color gris en estratos de 20 a 30 cm con vetillas de calcita, y lutitas calcáreas de color gris verdoso en estratos de 2 a 15 cm de espesor. El espesor total de la formación se estima en 200 m con base en una sección medida de 153 m (Calderón-García, 1956; Barceló-Duarte, 1978).

La Formación Agua del Burro descansa concordantemente sobre la Formación Zapotitlán del Barremiano temprano y parte del tardío y la sobreyace concordantemente la Formación San Juan Raya del Aptiano. Ésta formación también se encuentra interdigitada con la Formación Agua del Cordero del Barremiano tardío – Aptiano temprano (Calderón-García, 1956; Barceló-Duarte, 1978; Buitrón y Barceló-Duarte, 1980) (Fig. 10).

Formación San Juan Raya

Litológicamente, la Formación San Juan Raya se caracteriza por una alternancia de lutitas, lutitas calcáreas y areniscas, siendo la litología dominante las lutitas de color gris verdoso y gris en estratos de 2 a 30 cm de espesor. Las lutitas calcáreas se encuentran representadas por estratos delgados de 1 a 5 cm de grosor entre las capas de lutita de mayor tamaño. Intercaladas con la lutitas se encuentran areniscas de color gris y gris verdoso de grano fino a medio, dispuestas en estratos de 2 a 50 cm de espesor, altamente fracturadas y presentando una gran cantidad de vetillas de calcita. Debido a que esta formación tiene una estructura muy plegada y fallada, no existe una sección tipo. Se estima que el grosor total de la formación podría ser de aproximadamente 800 m, extrapolado por Barceló-Duarte (1978) a partir de una sección medida de 138.6 m.

Ésta formación descansa concordantemente en la mayoría de su extensión sobre la Formación Agua del Burro del Barremiano tardío y, esporádicamente, también descansa concordantemente sobre la Formación Zapotitlán del Barremiano temprano y parte del tardío. Hacia el SW la Formación San Juan Raya se encuentran en contacto transicional e interdigitado con la Formación Agua del Cordero del Barremiano tardío - Aptiano temprano. En su porción superior, establece un contacto discordante con la Formación Cipiapa del Albiano – Cenomaniano (Barceló-Duarte, 1978; Buitrón y Barceló-Duarte, 1980) (Fig. 10).

		REGIÓN DE TEHUACÁN																																									
SIST.SER.	PISO	CALDERÓN-GARCÍA (1956)												BARCELÓ-DUARTE (1978)																													
CRETÁCICO	SUPERIOR	MAASTRICHTIANO																																									
		CAMPANIANO																																									
		SANTONIANO																																									
		CONIACIANO																																									
		TURONIANO																																									
	CENOMANIANO																																										
	ALBIANO																																										
	INFERIOR	NEOCOMIANO	APTIANO																																								
			BARREMIANO																																								
		HAUTERIVIANO																																									
VALANGINIANO																																											
BERRIASIANO																																											

Fig. 10. Esquema de la correlación que muestra las columnas estratigráficas de la región de Tehuacan (Tomado de Buitrón y Barceló-Duarte, 1980).

Localidades de estudio

Los bancos de rudistas se localizan en estratos gruesos de arenisca calcárea aislados que se encuentran intercalados entre los estratos de lutitas y lutitas calcáreas más abundantes. El material estudiado se recolectó en tres localidades diferentes:

Arroyo Barranca Grande

Esta localidad se encuentra en el Arroyo Barranca Grande, en el Km 33 de la desviación de terracería hacia San Juan Raya de la carretera federal 125 Tehuacán-Huajapan de León, en las cercanías del poblado de Plan de Fierro (Fig. 8). Estratigráficamente el sitio se encuentra en el contacto entre la Formación Agua del Burro (Barremiano tardío) y San Juan Raya (Aptiano temprano), a partir del cual Barceló (1978) midió y describió la última formación. La sección tiene un espesor vertical de 10.5 m. Los estratos en la parte basal de la sección presentan una inclinación de 20° con dirección Este – Oeste y corresponde a 2.5 m de calizas de estratificación masiva de color gris a gris oscuro con numerosas vetillas de calcita muy fosilíferas que corresponden a la última porción de la Formación Agua del Burro. Los 8 m restantes forman parte de la porción basal de la Formación San Juan Raya, encontrándose compuesta por capas de areniscas calcáreas de 0.7 a 1 m de espesor que presentan gran abundancia de fósiles, con intercalaciones de lutitas de 0.1 a 0.5 m de espesor sin fósiles visibles (Figs. 11, 12).

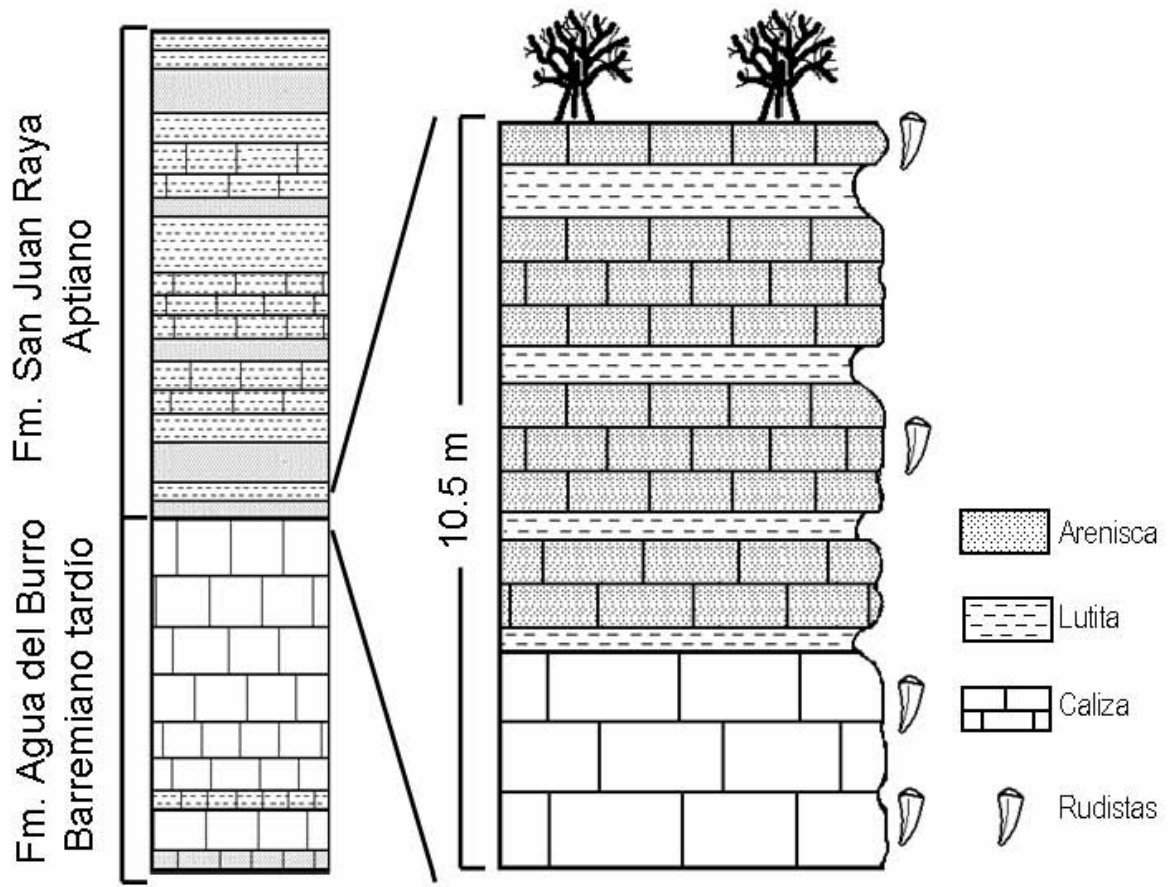


Figura 11. Sección estratigráfica local del contacto entre la Formación Agua del Burro y la Formación San Juan Raya.



Figura 12. Fotografía panorámica del contacto entre las Formaciones Agua del Burro y la Formación San Juan Raya. Arroyo Barranca Grande.

Arroyo San Lucas

La segunda localidad se encuentra en el Arroyo San Lucas, en la zona aledaña al poblado de Plan de Fierro. (Fig. 8). Esta localidad corresponde a una porción más joven de la Formación San Juan Raya con respecto a la localidad anterior. La sección tiene un espesor vertical de 5 m, y se encuentra constituida por estratos de arenisca calcárea con un espesor de 0.4 a 0.7 m con alternancia de lutitas en estratos de 0.1 a 0.4 m. Los estratos tienen una inclinación de aproximadamente 15° con una dirección Este – Oeste. Las capas de lutita carecen de restos fósiles, pero las areniscas calcáreas presentan grandes cantidades de bivalvos (principalmente rudistas y algunos ostreidos de la especie *Isognomon lamberti* Muellerried), gasterópodos y escasas colonias de coral (Figs. 13, 14).

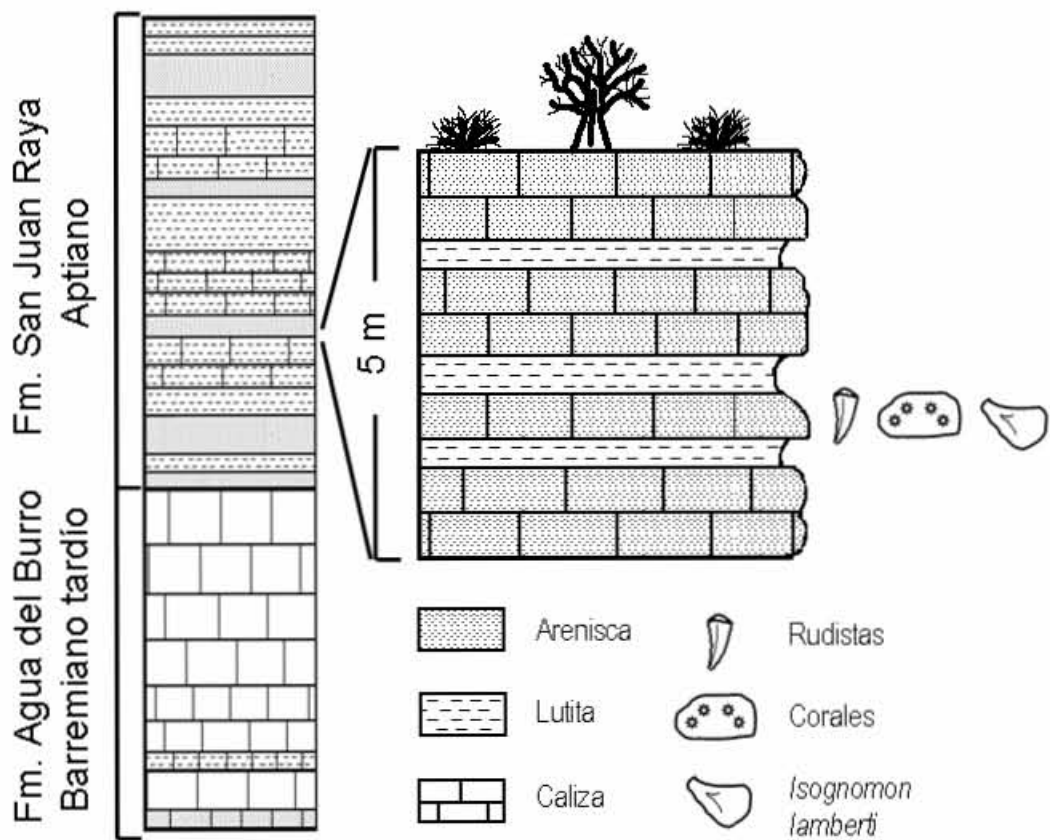


Fig. 13. Sección estratigráfica local en el Arroyo San Lucas.



Fig 14. Fotografía panorámica de la localidad Arroyo San Lucas.

Camino San Antonio Texcala – Santa Ana Teloxtoc

Se localiza sobre el camino que conecta al poblado de San Antonio Texcala y Santa Ana Teloxtoc, pasando por el Rancho de Alpozonga. La litología consiste en grandes estratos intemperizados de calizas de color blanco a gris claro. Los estratos fosilíferos contienen algunos rudistas y algunos gasterópodos muy recristalizados. Con base en la litología observada y la abundancia relativamente pequeña de rudistas, se supone que la localidad representa un afloramiento de la Formación Zapotitlán del Barremiano tardío.

METODOLOGÍA

Trabajo de campo

Se obtuvo la posición geográfica del sitio con la ayuda de un receptor GPS y se ubicó el mismo en una carta topográfica con escala 1:50,000 (Figs. 8, 9).

Se realizó un amplio registro fotográfico *in situ* de los ejemplares embebidos en los estratos de roca caliza masiva, humedeciéndolos con agua para mejorar el contraste de los mismos. Se recolectaron bloques *in situ* con material de los estratos correspondientes a areniscas calcáreas. Adicionalmente, se obtuvieron datos en cuanto a la posición de los estratos fosilíferos con respecto al contacto geológico, estado de conservación de los ejemplares, posición dentro de los estratos y fauna asociada.

Trabajo de laboratorio

El material recolectado en el campo fue procesado de la siguiente manera:

- Los bloques de mayor tamaño se cortaron utilizando una cortadora de roca industrial para reducirlos a un tamaño que facilitara su manipulación.
- Se retiró la capa más superficial de sedimento de los trozos más pequeños utilizando un *sandblaster* para poder diferenciar ejemplares individuales.
- Los ejemplares mejor preservados se separaron de la matriz de roca con la ayuda de un percutor de aire. El exceso de sedimento de cada espécimen fue limpiado con el *sandblaster* para revelar detalles morfológicos de la concha.
- Una vez retirados los individuos más expuestos, se pulieron las caras planas de cada bloque utilizando abrasivos silíceos para poder observar los cortes transversales, longitudinales y oblicuos con claridad.

Ya separados y procesados, se seleccionaron los mejores ejemplares para realizar el trabajo de gabinete. Se utilizaron un total de 44 ejemplares para la determinación taxonómica del material recolectado, los cuales fueron registrados en la libreta de entradas del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, en donde se asignó un número de entrada específico para cada ejemplar. En esta misma libreta quedaron registrados los datos de campo, tales como el grupo biológico, colector, fecha de colecta, coordenadas geográficas, localidad, formación, edad, litología, tipo de fosilización, observaciones tafonómicas y fauna asociada.

También se fotografió el material procesado en el laboratorio, así que se le aplicó cloruro de amonio para obtener un mayor contraste y resaltar estructuras de importancia taxonómica.

Análisis taxonómico

Para el análisis taxonómico se recurrió a la bibliografía especializada, particularmente en los ámbitos de taxonomía, paleoecología y paleobiogeografía referentes a las faunas de rudistas pre-Albianos tanto en México como en otros países. La mayoría de las publicaciones utilizadas se obtuvieron en la Biblioteca Conjunta de Ciencias de la Tierra, UNAM, mediante el personal de la Facultad de Ciencias, UNAM, o por medio del contacto con investigadores de otras universidades.

La revisión de la literatura especializada permitió establecer los principales criterios y caracteres taxonómicos que se utilizaron para la determinación de las especies estudiadas en este trabajo, los cuales se encuentran descritos en la sección de "Morfología del Grupo". Debido a la gran plasticidad morfológica de los rudistas, solo se tomaron en cuenta caracteres discretos para las descripciones taxonómicas.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase Bivalvia, Linnaeus, 1758
Subclase Heterodonta Neumayr, 1884
Orden Hippuritoida Newell, 1965
Superfamilia Hippuritacea Gray, 1848
Familia Requieniidae Douvillé, 1914

Diagnosis. Concha inequivalva, adherida al sustrato por la valva izquierda, de forma enrollada, y que invariablemente es más grande que la valva derecha, de forma opercular. La charnela consta de un un solo diente en la valva izquierda y dos dientes en la valva derecha, con sus respectivas fosetas en la valva opuesta. Diente posterior de la valva derecha generalmente más desarrollado que el anterior. Bandas sifonales presentes más o menos claramente en el lado posterior de la valva izquierda. Inserción del músculo anterior en la pared de la concha de la valva izquierda, en la valva derecha se presenta a manera de una prolongación de la plataforma cardinal o en la pared de la concha. Músculo posterior insertado en la pared de la concha de la valva izquierda, o en una placa mioforal en el caso de la valva derecha (Dechaseaux *et al.*, 1969).

Género *Toucasia* Munier-Chalmas, 1873

Especie tipo. *Requienia carinata* Matheron, 1843

Diagnosis. Valvas muy enrolladas, ornamentadas con carinas o bandas sifonales someras en el lado posterior de la valva izquierda. La charnela consiste en un diente central poco proyectado en la valva izquierda con una foseta central somera en la valva derecha, y dos dientes ligeramente subiguales en la valva derecha con sus fosetas correspondientes en la valva izquierda. Inserción de los músculos anteriores en ambas valvas a manera de una ligera depresión en la pared de la concha. Inserción del músculo posterior de la valva derecha ubicado en una placa mioforal que se proyecta de manera oblicua. La inserción del músculo posterior en la valva izquierda en la pared de la concha (Dechaseaux *et al.*, 1969).

Toucasia sp.

Lám. 9, Fig. 9

Descripción. Solamente se observaron dos individuos en el campo embebidos en la matriz calcárea de los estratos. Debido al alto grado de cristalización del material, solo es posible apreciar cortes transversales con forma de riñón característicos para éste género (Lám. 9, fig. 9). La ausencia de ejemplares libres de la matriz calcárea y de estructuras de la charnela impidieron la determinación taxonómica de este material a nivel de especie.

Edad y distribución. *Toucasia* sp. solamente se encontró para el Barremiano de la Formación Zapotitlán.

Familia Monopleuridae Munier Chalmas, 1873

Diagnosis. Concha inequivalva, con la valva derecha fija mediante el extremo umbonal; valva izquierda libre, de menor tamaño, en general capuliforme u opercular. La comisura es muy oblicua, de manera que la cara dorsal es más corta que la ventral. El ligamento es corto e invaginado, lo cual permitió el crecimiento elevado de la valva derecha. La pared de la concha es compacta y delgada, compuesta de una capa externa de calcita, con líneas y arrugas de crecimiento y una capa interna de aragonita. El aparato miocardinal se encuentra en la cara dorsal de la comisura de las valvas, donde la pared se ensancha en forma de una placa que contiene la charnela en el centro y a ambos lados las áreas de inserción de los músculos. La charnela está formada por dientes y cavidades que encajan entre sí. La valva izquierda presenta una cavidad central grande, con un diente largo y agudo a cada lado. La valva derecha presenta un diente central robusto y elevado, con una cavidad a cada lado para la entrada de los dientes opuestos. Las áreas para la inserción de los músculos son semejantes en ambas valvas, pero ligeramente mayor la posterior. Se encuentran a los lados de la placa cardinal, como rebordes ligeramente más anchos de la pared. Son superficies planas, ligeramente engrosadas, de forma triangular, con el extremo ventral adelgazado (Alencáster y Pichardo, 2003).

Género *Agriopleura* Kühn, 1932

Especie tipo. *Hippurites blumenbachi* Studer, 1834

Diagnosis. Valva derecha elongada, recta o ligeramente arqueada, comúnmente con costillas longitudinales. Superficie con dos sulcus cóncavos desiguales flanqueados por carinas longitudinales. Bandas sifonales en los sulcus. Surco ligamentario bien definido. Valva izquierda lamelar, plana, operculiforme o fuertemente

cóncava. Charnela con dos dientes delgados con un área engrosada en su base que corresponde a los mióforos (Dechaseaux *et al.* 1969).

Agriopleura douvillei Muellerried, 1933

Lám. 1, Figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6, a, b; Lám. 2, Figs. 1, 2, a.

Agriopleura douvillei Muellerried, 1933 p. 311-313. Fig. 17

Agriopleura douvillei var. *rayensis* Muellerried, 1933, p. 313-314. Fig. 18

Diagnosis emendada. Valva derecha cónica a tubular, recta a ligeramente arqueada, sin torsión aparente, ápice muy agudo y sin ornamentaciones externas. Valva izquierda operculiforme. Margen de la comisura subcuadrangular, acentuado por la presencia de un sulcus longitudinal antero-ventral en la valva derecha muy desarrollado. Diente central muy prominente de forma arqueada-ovalada con el diámetro máximo antero-posteriormente. Fosetas anterior y posterior de tamaño subigual con forma ovalada. Dientes de la valva izquierda pequeños en sección transversal de forma ovalada. Foseta central de forma arqueada-oval. Mióforos en las paredes anterior y posterior de la cavidad del manto como engrosamientos de la pared de la concha. Tendencia a encontrarse en agregaciones de dos o más individuos.

Descripción. La valva derecha es recta, relativamente delgada, cónica, alcanzando una longitud de hasta 7 cm y un diámetro a nivel de la comisura de hasta 15-18 mm. En algunos casos la valva puede encontrarse curvada dependiendo de la dirección de crecimiento adoptada por el organismo (Lám. 1, Fig. 1; Lám. 2, Fig. 1). La torsión de esta valva es muy baja y casi imperceptible; el ápice tiene una terminación muy aguda (Lám. 1, Figs. 2, 6). La región ventral presenta un sulcus longitudinal muy desarrollado que corre desde el ápice hasta la comisura (Lám. 1, Fig. 1) flanqueado por dos carinas longitudinales muy prominentes. No se observa rastro alguno de ornamentaciones o restos de la capa externa de calcita, lo último atribuyéndose a la calidad de la preservación de los ejemplares. La morfología externa de la valva izquierda se desconoce, pero se supone que podría tener una forma lamelar, operculiforme o ligeramente convexa.

El margen de la comisura tiene una forma típicamente cuadrangular redondeada, acentuada por la presencia del sulcus en la región antero-ventral (Lám. 1, Figs. 4, 5). En sección transversal se puede apreciar que la región dorsal de la pared de la concha es muy gruesa, de 5 a 8 mm, mientras que la pared asociada al sulcus tiene un grosor de apenas 0.5 mm.

Externamente el surco del ligamento es muy notorio (Lám. 1, Fig. 2). Internamente no se logra apreciar la cavidad del ligamento en ninguno de los ejemplares, probablemente debido a la altura de los cortes y la pobre preservación.

El mecanismo de la charnela consiste en un diente central en la valva derecha proyectado hacia la foseta central de la valva izquierda. El diente central parece tener una sección ligeramente oval o arqueada con el diámetro mayor en dirección antero-posterior (Lám. 1, Fig. 3). A los lados del diente central se ubican dos fosetas con forma oval que reciben los dientes de la valva izquierda, siendo subiguales en tamaño (Lám. 1, Fig. 4, Lám. 2, Fig. 2). La foseta del diente central es muy extensa y también sigue una forma ligeramente arqueada dirigida antero-posteriormente.

El aparato mioforal no presenta ninguna estructura distintiva en los ejemplares. Sin embargo, se logra apreciar un ligero engrosamiento en las regiones anterior y posterior de la cavidad del manto en algunas secciones transversales (Lám. 1, Figs. 3, 4, 5), las cuales pueden atribuirse a los sitios de inserción de los músculos aductores.

Es notable la marcada tendencia de esta especie a encontrarse en agregaciones de dos a cinco individuos unidos entre sí por la valva derecha (Lám. 1, Figs. 1, 2, 6; Lám. 2, Fig. 2), aunque también se pueden encontrar solitarios con menor frecuencia.

Discusión. Al igual que la mayor parte del material descrito por Muellerried (1933) para la región, *Agriopleura douvillei* tiene una categoría taxonómica dudosa pero, a diferencia de otros rudistas, no había sido estudiada para aclarar su situación. Skelton (1982) hace mención de esta especie al abordar el tema del exagerado endemismo de rudistas atribuido a América a raíz de una serie de publicaciones donde se asignaron numerosas especies sinónimas, (ver "Estudios Previos") considerándola como digna de una revisión posterior, aunque a la fecha ésta no se había realizado. Asimismo, Skelton (1982) argumenta que las diferencias enumeradas por Muellerried (1933) entre esta especie y *Agriopleura marticensis* d'Orbigny no son suficientemente convincentes para distinguirlas como taxa independientes, aunque lo hace solamente con base en la descripción original de *Agriopleura douvillei*, sin hacer mención de haber revisado el material colectado por Muellerried. No obstante, *Agriopleura douvillei* es fácilmente distinguible de *A. marticensis* d'Orbigny con base en la estructura de la pared de la concha en la valva derecha. *A. marticensis* se caracteriza por marcadas costillas longitudinales que recorren la valva derecha (Masse, 1995), además de presentar un marcado patrón de acreción alrededor de la charnela. Este patrón se encuentra conformado por las láminas de crecimiento que se van acumulando durante la vida del organismo, que le permiten elevar a la comisura de la interfase agua-sedimento, y que da una apariencia similar a la de varias capas concéntricas y superpuestas entre sí (Masse, 1995; Hughes, 2003), el cual resulta en una forma cónica con una tasa alta de expansión para la valva derecha (Hughes, 2003). Por último, *Agriopleura marticensis* representa un ejemplo típico de un hábito de vida incrustante, evidenciado por la presencia de láminas de crecimiento solamente en la región que se encontraba en contacto directo con el sustrato (Hughes, 2003). *A. douvillei* posee una valva derecha

totalmente lisa y homogénea, salvo por el sulcus antero-ventral, carente de láminas de crecimiento, ornamentaciones y/o costillas longitudinales. La valva derecha, aunque mantiene la forma cónica, presenta una tasa de expansión desde el ápice a la comisura mucho menor, dándole una apariencia ligeramente tubular, el cual además concuerda con el hábito de vida elevador característico del material recolectado. Con base en estas características es posible establecer a *A. douvillei* como una especie independiente de *A. marticensis* ya que la distinción no se basa solamente en el tamaño o forma general de las valvas como fue argumentado en un principio.

Muellerried (1933) también designó una variedad, *Agriopleura douvillei* var. *rayensis*, con base en material encontrado en lo que pudiera ser la Formación San Juan Raya, relativamente cerca al poblado del mismo nombre. Esta variedad está descrita como idéntica a *A. douvillei* del Barremiano inferior con base en su menor tamaño y a su presencia en estratos más recientes. Evidentemente esta descripción hace pensar que el material descrito se trataba simplemente de individuos de menor talla y con un alcance estratigráfico mayor al interpretado por el autor. Bajo este esquema, *Agriopleura douvillei* var. *rayensis* queda en sinonimia con *Agriopleura douvillei*, conformando una misma especie presente tanto para la Formación Agua del Burro como la Formación San Juan Raya.

Edad y distribución. *Agriopleura douvillei* fue descrita por Muellerried (1933) para el Barremiano inferior en las cercanías de San Antonio Texcala, argumentando que las capas de donde se recolectó el material se encuentran por debajo de una secuencia de amonites no identificada que corresponde al Barremiano inferior; sin embargo, no especifica el sitio de recolecta ni atribuye el material a alguna formación geológica, por lo que la asignación de esta edad es altamente dudosa. La subespecie *Agriopleura douvillei* var. *rayensis* se asignó al Aptiano inferior al ser supuestamente colectada en la Formación San Juan Raya, aunque la ubicación de la localidad descrita por Muellerried es en extremo ambigua.

Agriopleura douvillei se encontró en las Formaciones Agua del Burro del Barremiano superior y San Juan Raya del Aptiano inferior, siendo mucho más abundante en la segunda formación. En la localidad cercana a San Antonio Texcala, correspondiente a la Formación Zapotitlán del Barremiano, no se encontró indicio alguno de esta especie. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de su existencia para esta formación ya que en el presente trabajo se le reporta para el Barremiano.

Hasta el momento *Agriopleura douvillei* solamente se ha reportado para el Barremiano-Aptiano del estado de Puebla, convirtiéndola en una especie endémica para México.

Ejemplares. 07/704, 07/705, 07/707, 07/748, 07/751.

Familia Caprinidae d'Orbigny, 1847

Diagnosis. Valva derecha adherente; ligamento invaginado; ambas valvas extendidas umbonalmente. La capa externa de la pared de la concha es delgada, compuesta de calcita; la capa interna de la pared de la concha es gruesa, originalmente de aragonita, con canales paliales en una o ambas valvas como es en la mayoría de las especies. Dos dientes en la valva izquierda, siendo el posterior usualmente más pequeño que el anterior, uno a cada lado de un diente central que corresponde a la valva derecha; todos los dientes cuentan con fosetas correspondientes en la valva opuesta. Plataforma miocardinal posterior de la valva derecha inclinada formando una pared saliente que se extiende desde el diente central hasta la parte posterior de la pared de la concha, formando la cavidad accesoria posterior. Mióforo posterior de la valva derecha situado ya sea en el flanco posterior de la pared miocardinal a manera de una placa erecta, o en la cara interna de la parte posterior de la pared de la concha, en ambos casos con una superficie para la inserción del músculo aductor que se inclina hacia la cavidad accesoria. Mióforo posterior de la valva izquierda montado en la porción posterior de la pared de la concha, conectándose dorsalmente con el diente posterior. Enfrente del mióforo posterior se encuentra una amplia cavidad accesoria, unida dorsalmente a la foseta del diente central, y separado anteroventralmente de la cavidad del cuerpo por una pared miocardinal saliente que conecta al diente anterior con el margen postero-ventral de la valva. Tanto el mióforo posterior de la valva derecha, como el mióforo posterior de la valva izquierda, se proyectan más fuertemente que los otros a nivel de la comisura, insertándose en la cavidad accesoria de la valva opuesta. El mióforo anterior de la valva izquierda colinda dorsalmente con el diente anterior, con la superficie de inserción del músculo aductor inclinada hacia fuera para encontrarse con su contraparte, compuesta por la pared engrosada de la valva derecha (Skelton y Masse, 1998).

Subfamilia Caprininae d'Orbigny, 1847

Diagnosis. Caprínidos que cuentan con una cavidad accesoria estrecha y dorsoventralmente elongada en la valva derecha; usualmente subdividida en la base por láminas radiales. El mióforo posterior de la valva derecha montado en el flanco posterior de la pared miocardinal erecta, proyectándose a través del plano de la comisura hacia la cavidad accesoria posterior de la valva izquierda, y con la superficie de inserción del músculo aductor hacia fuera. Mióforo posterior de la valva izquierda como un engrosamiento de pared de la concha alongada, formando una cresta miocardinal elevada, con la superficie de inserción del músculo aductor dirigido hacia dentro. Canales paliales presentes en la valva izquierda de casi todas las especies, pero solamente en la valva derecha de algunas especies (Skelton y Masse, 1998).

Género *Pachytraga* Paquier, 1900

Especie tipo. *Sphaerulites paradoxa* Pictet y Campiche, 1869, por designación subsecuente de Paquier (1905, p. 61).

Diagnosis. Valva derecha elongada, tubular; valva izquierda más corta, cónicamente capuloide; ambas con umbones torcidos anteriormente (prosógiros). Comisura ligeramente sinuosa, usualmente comprimida antero-posteriormente, con desarrollo variable de una carina antero-ventral, y con una carina postero-ventral más débil. El ligamento se encuentra poco invaginado, rodeado internamente por una pequeña cavidad dentro de la charnela de la valva derecha. El diente de la valva derecha está proyectado fuertemente, acomodado alrededor de la fosa para el diente anterior de la valva izquierda; diente posterior de la valva izquierda pequeño montado en un engrosamiento de la pared de la concha inmediatamente detrás de la invaginación del ligamento. Mióforo posterior de la valva derecha como una placa erecta proyectada en la pared miocardinal, extendiéndose por detrás del diente central hacia el margen posterior de la valva (Fig. 4); mióforo posterior separado de la pared de la concha por una cavidad accesoria profunda y estrecha, la cual puede encontrarse subdividida por algunas láminas radiales. El mióforo posterior de la valva izquierda forma una cresta elevada que corre alrededor de la parte posterior de la pared de la concha, la cual se extiende desde la unión con el diente posterior hasta la terminación ventral de la pared miocardinal. Mióforo anterior de la valva izquierda más o menos inclinado de manera que embona con el mióforo anterior deprimido de la valva derecha. Pueden presentarse canales paliales pequeños y marginales, particularmente en el lado exterior de los mióforos anteriores (Skelton y Masse, 1998).

Pachytraga aff. *paradoxa* (Pictet y Campiche, 1869)

Lám. 3, Figs. 1, 2, 3, 4, 5, a, b, c; Lám. 4, Figs. 1, 2, 3, a, b, c.

Sphaerulites paradoxa Pictet y Campiche, 1869, p. 48-49; pl. 150, Fig. 1-6. (v. Figs. 2, 3, 6)

Pachytraga paradoxa; Paquier, 1900, p. 199-201.

Pachytraga paradoxa (Pictet y Campiche). Sp.; Paquier, 1905, p. 62-64; pl. 8, Fig. 3; pl. 10, Figs. 1, 2; texto, Fig. 8.

Pachytraga lapparenti sp. Nov.; Paquier, 1905, p. 65-68; pl. 7, Figs. 8-12; pl. 8, Figs. 1, 2; pl. 9, Fig. 4; pl. 10, Figs 3-5; Fig. texto. 9.

Pachytraga lapparenti Paquier; Van de Fliert, 1952 p. 51.

Pachytraga paradoxa (Pictet y Campiche); Masse; 1976 p. 251-252, pl. 21, Fig. 2.

Pachytraga lapparenti Paquier; Masse, 1976, p. 252; pl. 20, Figs. 7-10; pl. 21, Fig. 1.

Pachytraga sp., Skelton, 1991, p. 383; Fig. 4^e.

Pachytraga paradoxa (Pictet y Campiche), Baron-Szabo y Steuber, 1996, p. 29-30; pl. 18, Figs. 9, 10.

Pachytraga paradoxa (Pictet y Campiche), Skelton y Masse, 1998, p. 336, 342-347, Figs. 3, 4, 8, 9.

Diagnosis. Concha grande; borde de la comisura de forma subcuadrangular a trapezoidal, con sulcus amplio y somero (zona aplanada) en el margen ventral de la concha, flanqueado por una carina longitudinal prominente pero roma, que en el lado anterior puede encontrarse más desarrollada. Mióforo posterior de cada valva extendido ventralmente hacia la parte posterior de la carina. Mióforo anterior de cada valva extendido hacia la parte anterior de la carina; el mióforo anterior de la valva izquierda se inclina hasta encontrarse en su contraparte deprimida en la valva derecha. Usualmente se presenta una cresta medio-ventral longitudinal pequeña de sección triangular a redondeada en la cavidad principal del cuerpo, particularmente en la valva izquierda (Skelton y Masse, 1998).

Descripción. La valva derecha extendida tiene una longitud alrededor de los 6 a 8 cm, es recta en casi toda su extensión, de forma tubular robusta, aplanada en su porción anterior y presenta una torsión prosógrica muy evidente gracias al surco del ligamento (Lám.3, Fig. 1). El ápice es redondeado y orientado dorsalmente (Lám. 3, Fig. 1, 2). Se desconoce la morfología externa de la valva izquierda. En los ejemplares se puede observar un ligero aplanamiento en la región ventral que corresponde al sulcus, delimitado por dos carinas longitudinales, aunque es difícil de apreciar ya que el estado de conservación del material no es muy bueno. Del mismo modo, no se conserva la capa más externa de calcita fibrilar prismática reportada para la especie (Skelton y Masse, 1998).

El margen de la comisura tiene una forma subcuadrangular a trapezoidal, encontrándose claramente aplanado en su región antero-ventral (Lám. 3, Figs. 3-5; Lám. 4, Figs. 1, 2), de modo que el diámetro mayor queda orientado dorso-ventralmente.

El surco del ligamento se puede apreciar en las secciones transversales a manera de una pequeña invaginación de la pared de la concha en la región dorsal, justo por encima de la foseta central en la valva izquierda (Lám. 3, Figs. 3, 4), o bien por encima de fosa del diente posterior en la valva derecha (Lám. 3, Fig. 5).

A pesar de que la dentición no se observa en su totalidad, las orientaciones de diferentes cortes dan mucha información acerca del mecanismo de la charnela. El diente central es robusto, recto y arqueado (Lám. 4, Fig. 3), con una sección transversal de forma ventralmente cóncava (Lám. 3, Fig. 5). Los dientes en la valva izquierda son de tamaño muy desigual, siendo el posterior mucho más pequeño y frecuentemente difícil de diferenciar. En la valva izquierda se aprecia la foseta central alargada antero-posteriormente, acompañada por una cavidad accesoria posterior de forma redondeada (Lám.3, Figs. 3, 4; Lám. 4, Figs. 1, 2). En los cortes mejor expuestos se observa claramente un septo que separa a la cavidad accesoria de la foseta central (Lám. 4, Fig. 2), pero en la mayoría estas cavidades se encuentran unidas debido a la altura del corte

(Lám. 3, Figs. 3, 4; Lám. 4, Fig. 1). El mióforo posterior de la valva izquierda se proyecta hasta unirse al diente anterior, de modo que la cavidad del manto queda dividida por una cresta medio-ventral, la cual puede encontrarse incompleta dependiendo de la altura del corte (Lám. 3, Figs. 3, 4; Lám. 4, Figs. 1, 2). En la valva derecha se encuentran las fosas anterior y posterior, la última de menor tamaño y asociada al diente central por medio de un engrosamiento que corresponde a la placa mioforal posterior que se extiende desde la región posterior de la pared de la concha hasta el diente central, delimitando a la cavidad accesoria posterior que recorre gran parte de la pared de la concha (Lám. 3, Fig. 5). El mióforo anterior de la valva izquierda consta de una pequeña cresta saliente e inclinada que embona con el mióforo anterior de la valva derecha que forma una ligera depresión (Lám. 4, Fig. 3).

La valva izquierda presenta de dos a tres canales paliales de forma redondeada y de gran tamaño ubicados en la región anterior o anterior-dorsal de la pared de la concha (Lám. 3, Figs. 3, 4; Lám. 4, Fig. 2).

Discusión. *Pachytraga* aff. *paradoxa* (Pictet y Campiche) se diferencia de *Pachytraga tubiconcha* Astre, principalmente por la presencia de canales paliales en la región anterior o antero-dorsal de la valva izquierda, ya que la segunda especie carece por completo de dichas estructuras. La dentición en ambas especies es muy similar, presentando un diente central recto y alargado antero-posteriormente y de forma ventralmente cóncava en sección transversal. Adicionalmente se les puede distinguir por otros aspectos de la morfología interna ya que, mientras que *P.* aff. *paradoxa* exhibe un septo que separa la cavidad accesoria posterior de la valva izquierda, *P. tubiconcha* carece de dicha estructura, de modo que la cavidad accesoria posterior siempre se encuentra fusionada con la fosa central, aunque es importante hacer notar que en ambas especies se observa la cresta medio-ventral resultado de la extensión de la pared del mióforo anterior de la valva izquierda hacia el diente anterior. Asimismo, la cavidad accesoria posterior de la valva derecha de *P. paradoxa* tiene una mayor extensión ventralmente que la de *P. tubiconcha*.

Externamente *P.* aff. *paradoxa* tiene valvas más robustas, porta una carina muy prominente y su ápice se encuentra débilmente enrollado hacia la región dorsal, mientras que *P. tubiconcha* tiene valvas esbeltas, una carina no tan desarrollada y el ápice no se orienta dorsalmente.

A diferencia del material revisado por Skelton y Masse (1998) proveniente de diferentes países de Europa, principalmente de Francia, los ejemplares estudiados presentan solamente dos canales paliales redondos de gran tamaño en la región anterior o antero dorsal de las valvas izquierdas. Estas estructuras son particularmente notorias en los especímenes más grandes (Lám. 4, Figs. 2, 3). Adicionalmente, los canales paliales se encuentran más internos hacia la pared de la concha en comparación con el material francés, en

donde se trata de canales muy pequeños, numerosos, de forma cuadrada o rectangular y orientados hacia el margen de la pared de la concha.

Las diferencias observadas entre el material estudiado y las descripciones en la literatura podrían implicar la designación de una nueva especie dentro del género *Pachytraga* para las Formaciones Agua del Burro del Barremiano superior y San Juan Raya del Aptiano inferior, principalmente con base en la forma, tamaño y disposición de los canales paliales.

Edad y Distribución. *Pachytraga* aff. *paradoxa* (Pictet y Campiche) se encontró en los estratos correspondientes a la Formación Zapotitlán del Barremiano, Agua del Burro del Barremiano superior y San Juan Raya del Aptiano inferior. Los ejemplares que corresponden a la Formación Zapotitlán tienen la particularidad de tener una talla mucho mayor que aquellos de las otras formaciones; sin embargo, la morfología es prácticamente idéntica para todas las localidades, siendo la única diferencia el tamaño de los ejemplares.

Esta especie había sido documentada confiablemente solamente para la porción superior del Barremiano y Aptiano inferior (Masse 1995). Su distribución paleobiogeográfica se extendía a través del cinturón del Tethys desde Arabia (Omán) en el Este, pasando por el Norte de África (Argelia), España, Portugal y en las costas de Gran Bretaña. Rojas *et al.* (1995) mencionaron esta especie para Aptiano inferior de Cuba, aunque su autenticidad se encuentra en duda. En el presente trabajo se amplía la distribución paleobiogeográfica de esta especie hasta la región central de México, siendo el primer reporte para América.

Ejemplares. 07/712, 07/714, 07/716, 07/752.

Pachytraga tubiconcha Astre, 1961

Lám. 5, Figs. 1, 2, 3; Lám. 6, Figs. 1, 2, 3, 4, 5, 6, a, b, c, d.

Pachytraga tubiconcha Astre, 1961, p. 218, Figs. 1-33.

Pachytraga cf. *tubiconcha* Astre; Masse, 1976, p. 251; pl. 20, Figs. 5, 6.

Pachytraga tubiconcha Astre; Masse, Conrad y Remane, 1989, p. 76.

Pachytraga tubiconcha Astre ; Masse, Arias y Vilas, 1993, p. 216.

Pachytraga tubiconcha Astre; Masse, 1995, pl. 1, Fig. 6.

Pachytraga tubiconcha Astre; Skelton y Masse, 1998, p. 347-353, Figs. 12, 13, 14, 20.

Diagnosís. *Pachytraga* con una concha de tamaño pequeño a mediano (diámetro dorso-ventral de hasta 45 mm, aunque usualmente no sobrepasan los 30 mm); borde de la comisura casi oval o redondo a subcuadrangular, ligeramente comprimido antero-posteriormente; carina longitudinal débil, con sulcus ventral raramente desarrollado. El mióforo posterior en cada valva se extiende ventralmente alrededor de la porción posterior de la pared de la concha. Los mióforos anteriores se extienden de manera similar alrededor de la región anterior de la pared de la concha; el mióforo anterior de la valva izquierda se inclina ligeramente hacia fuera para encontrarse con una contraparte moderadamente deprimida en la valva derecha. Se puede presentar una cresta medio-ventral incipiente en casos raros (Skelton y Masse, 1998).

Descripción. La valva derecha es recta o muy poco curveada, con una forma tubular esbelta y prosógira, con un umbo ligeramente aplanado en su región anterior. Las carinas se encuentran débilmente definidas (Lám. 5, Fig. 3), pero en algunos ejemplares se pueden apreciar junto con un sulcus ventral cóncavo bien desarrollado, particularmente en la valva izquierda (Lám. 6, Fig. 1). La valva izquierda tiene forma capuloide cónica y es prosógiramente enrollada, terminando en un umbo relativamente agudo (Lám. 5, Fig. 2; Lám. 6, Fig. 1, 2, 5).

El margen de la comisura tiene una forma suboval a subtriangular, generalmente con el diámetro mayor orientado dorsoventralmente y dependiendo del grado de aplanamiento de la pared anteroventral de las valvas.

El surco del ligamento se puede apreciar con claridad en algunos ejemplares (Lám. 5, Fig. 2; Lám. 6, Fig. 2) en la región dorsal de las valvas y siguiendo el mismo patrón de torsión prosógira de éstas. Sin embargo, en los cortes no se logra distinguir la cavidad interna del ligamento en la pared de la concha, muy probablemente debido al grado de recristalización del material.

La dentición es la típica para el género, consistiendo de un diente central arqueado extendido antero-posteriormente, de forma cóncava hacia la región ventral, ubicado entre dos fosetas de tamaño desigual en la valva derecha (Lám. 6, Figs. 2, 6), y una foseta central alargada con un diente posterior casi imperceptible y otro anterior de mayor tamaño en la valva izquierda (Lám. 6, Figs. 3, 4). En esta valva la foseta del diente posterior se encuentra totalmente fusionada con la cavidad accesoria posterior, de modo que solo se pueden diferenciar entre sí por el grosor de la cavidad, siendo la foseta posterior más estrecha (Lám. 6, Figs. 3, 4). En las secciones transversales se puede observar claramente la cavidad accesoria posterior de la valva derecha (Lám. 6, Fig. 2, 6). Esta cavidad accesoria se extiende por el borde de la región dorso-posterior de la pared de la concha, separando a esta última del mióforo posterior de la valva derecha, el cual se encuentra asociado al diente central.

En la mayoría de los cortes se puede identificar fácilmente la presencia de una cresta medio-ventral que divide la cavidad del manto, separándola de la cavidad accesoria posterior de la valva izquierda.

Discusión. *Pachytraga tubiconcha* Astre es muy similar morfológicamente a *Pachytraga paradoxa* Pictet y Campiche, principalmente en la estructura de la charnela. Se pueden diferenciar a nivel de secciones transversales ya que *P. tubiconcha* carece de un septo que diferencia la cavidad accesoria posterior del diente posterior en la valva izquierda, presente en *P. aff. paradoxa*, así como por la total ausencia de canales paliales en las valvas de la primera especie. Además, la cavidad accesoria posterior de la valva derecha de *P. aff. paradoxa* es mucho más extensa ventralmente que aquella de *P. tubiconcha*. La presencia de la cresta medio-ventral no es un carácter útil para diferenciar estas dos especies ya que se presenta en ambas y depende en gran medida de la altura a la cual se observa la sección transversal.

Externamente *P. tubiconcha* se distingue por tener una morfología mucho más esbelta y la presencia de una valva izquierda típicamente capuloide cónica, con un sulcus bien diferenciado y umbo agudo con torsión prosógira.

Edad y Distribución. Esta especie es muy abundante en los estratos correspondientes a la Formación Agua de Burro del Barremiano superior y la Formación San Juan Raya del Aptiano inferior. No se encontraron ejemplares en la Formación Zapotitlán, aunque no se descarta por completo esta posibilidad debido a su abundancia en las formaciones más jóvenes y su distribución paleobiogeográfica similar a la de *Pachytraga paradoxa*.

Hasta el momento, *Pachytraga tubiconcha* había sido descrita solamente para el Hauteriviano, con una distribución que comprendía gran parte del Tethys, desde Omán hasta Portugal, pasando por Francia y España. En este trabajo se extiende tanto su alcance estratigráfico hasta el Barremiano Superior y Aptiano Inferior, como su distribución paleobiogeográfica hasta el centro de México, convirtiéndose así en el primer reporte para toda América.

Ejemplares. 07/720, 07/725, 07/727, 07/728, 07/730, 07/731.

Subfamilia Caprinuloidinae MacGillavry, 1970 (Coalcomaninae Coogan, 1973)

Diagnosis. Caprínidos en los que la cavidad accesoria en la valva derecha es amplia y sin divisiones. El mióforo posterior de la valva derecha se sitúa alrededor del borde exterior de la cavidad accesoria posterior, dirigiéndose hacia dentro. El mióforo posterior de la valva izquierda se eleva a partir de la región posterior de la pared de la concha; se proyecta a través del plano de la comisura hacia la cavidad accesoria de la valva derecha, en la mayoría de las formas, con una superficie de inserción para el músculo aductor en su cara externa (Fig. 4). Presencia de canales paliales en ambas valvas de casi todas las especies (Skelton & Masse, 1998).

Género *Retha* Cox, 1965

[pro *Ethra* Matheron, 1878 (*non* Laporte, 1833, en Cox, 1965)]

Especie tipo. *Ethra munieri* Matheron, 1878, por subsecuente designación de Paquier (1900, p. 59).

Diagnosis. Ambas valvas extendidas, torcidas prosógicamente, con una carina antero-ventral. Ligamento ligeramente invaginado. El diente de la valva derecha se proyecta alrededor de la fosa que recibe el diente de la valva izquierda; diente posterior pequeño en la parte dorsal de la pared de la concha inmediatamente por detrás de la invaginación del ligamento.

Retha tulae (Felix, 1891)

Lám. 7, Figs. 1, 2, 3, 4, 5; Lám.8, Figs. 1, 2, 3, 4, 5, a, b.

Monopleura tulae Felix, 1981, p. 164-165, pl. 25, figs. 2, 12; pl. 26, figs. 4-7.

Monopleura otomitili Felix, 1981, p. 165-166, pl. 25, figs. 13, 14.

Monopleura (Himeraelites) klinghardtii nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 316-317, fig. 20.

Monopleura (Himeraelites) ochoternai nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 318-319, fig. 21

Monopleura (Himeraelites) aguilerai nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 319-320, fig. 22

Monopleura (Himeraelites) tulae (Felix) emend. Muellerried, 1933, p. 320-322, fig. 23.

Monopleura (Himeraelites) texcalensis nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 322-323, fig. 24.

Monopleura (Himeraelites) felixi nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 323-325, fig. 25.

Monopleura (Himeraelites) mexicana nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 325-326, fig. 26.

Monopleura (Himeraelites) medellini nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 326-327, fig. 27.

Monopleura (Himeraelites) zapotitlensis nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 327-328, fig. 28.

Monopleura (Himeraelites) paronai nov. sp.; Muellerried, 1933, p. 328-330, fig. 29.

Pachytraga jubilensis Chubb, 1967, p. 24

Pachytraga jubilensis Chubb; Chubb, 1971, p. 168, pl. 27, figs. 10, 11.

Pachytraga tulae (Felix); Skelton, 1982, p. 151

Retha tulae Felix; Skelton y Masse, 1998, p. 358-362, figs. 19, 20.

Diagnosis. *Retha* con dos carinas, antero-ventral y postero ventral respectivamente, en ambas valvas, siendo la última menos desarrollada. Valva derecha típicamente recta, aunque se puede encontrar torcida. Mióforo posterior de la valva izquierda separado del margen posterior de la concha por un canal estrecho o cavidad accesoria incipiente y angosta (Skelton y Masse, 1998).

Descripción. La valva derecha es elongada y recta con una longitud de hasta 8 cm (Lám. 7, Figs. 1, 2; Lám. 8, Fig. 5). Sufre una torsión ligeramente prosógira. Presenta una forma tubular que es recorrida longitudinalmente por un par de carinas postero y antero-ventrales, con terminación en un ápice agudo. La valva izquierda es prosógira y enrollada, flanqueada por un par de carinas muy desarrolladas, con el umbo sobresaliendo ligeramente hacia la región anterior (Lám. 7, Fig. 4 Lám. 8, Figs. 1, 2,).

El margen de la comisura en sección transversal es aproximadamente oval o subcuadrado, dependiendo del nivel de aplanamiento que confieren las carinas antero-ventral y postero-ventral (Lám. 8, Figs. 3, 4).

El ligamento se encuentra marcado externamente por un surco somero que recorre ambas valvas de manera longitudinal, aunque es mucho más evidente en la valva derecha de los ejemplares mejor conservados (Lám. 7, Fig. 3).

La dentición es típica para el género, constando de un diente central proyectado en la valva derecha que rodea en cierta medida a la foseta posterior que recibe un diente cónico robusto de la valva izquierda. La valva izquierda tiene una foseta central amplia (Lám. 8, Fig. 4) rodeada por un diente posterior de menor tamaño y un diente anterior. Tanto el diente como la foseta posteriores son más pequeños con respecto a los anteriores. Ambas fosetas se encuentran muy cercanas al diente central en la valva derecha (Lám. 8, Fig. 3).

El aparato mioforal no es visible en la mayoría de los ejemplares, pero se puede apreciar la cavidad accesoria incipiente que separa el mióforo posterior de la pared de la concha en la valva izquierda que caracteriza a la especie (Lám. 7, Fig. 5)

Discusión. *Retha tulae* es fácilmente distinguible de las demás especies de rudistas que afloran en la región. Aunque externamente puede llegar a confundirse con *Pachytraga* aff. *paradoxa* por el tamaño y forma de la valva derecha, y los individuos pequeños con *Pachytraga tubiconcha*, el estudio de la morfología interna permite establecer una distinción muy clara. Se diferencia de ambas especies del género *Pachytraga* por la forma suboval de la comisura, la presencia de fosetas muy cercanas entre sí y la ausencia de cavidades accesorias y/o canales paliales en la pared de la concha. La valva izquierda de *Retha tulae* se puede

discriminar con base en la forma capuloide con umbo redondeado y sobresaliente; que contrasta con la forma cónica-capuloide y umbo agudo de *Pachytraga tubiconcha*; sin embargo, ambas presentan carinas y sulcus ventrales bien desarrollados. Internamente, la valva izquierda de *Pachytraga* se caracteriza por una foseta central alargada en sentido antero-posterior y la presencia de una cavidad accesoria posterior asociada a esta, mientras que en *Retha tulae* se presenta una foseta central mucho menos extensa y que solo posee una cavidad accesoria posterior incipiente que separa al mióforo posterior de la pared de la concha. Cabe resaltar que la cavidad accesoria posterior incipiente es difícilmente diferenciable en ejemplares íntegros y prácticamente indistinguible en secciones transversales.

Como ya se mencionó en los antecedentes, Pantoja-Alor, Skelton y Masse (2004) describieron la especie *Amphistricoelus primaevus* para la Formación San Lucas del Valanginiano-Barremiano en Michoacán, describiéndola como una forma idéntica a *Retha tulae*, diferenciándose solamente por la presencia de canales paliales ubicados en la región posterior de la valva derecha de la primera especie. Bajo este esquema, los autores colocan a *Retha tulae* como la especie basal en un linaje que incluye a las especies *Amphistricoelus primaevus* y posteriormente *Amphistricoelus waringi*, observando en cada una de estas especies un incremento en la complejidad de la morfología interna, principalmente con base en la disposición y número de canales paliales presentes en la pared de la concha.

Edad y Distribución. *Retha tulae* existe como una especie endémica para América, reportándose para México y Jamaica, con un alcance estratigráfico que abarcaba desde el Hauteriviano hasta el Barremiano. En este estudio se encontraron abundantes ejemplares pertenecientes a la Formación Agua del Burro del Barremiano superior y a la Formación San Juan Raya, por lo que su alcance estratigráfico se extiende hasta el Aptiano inferior.

Ejemplares. 07/732, 07/737, 07/738, 07/740, 07/741, 07/742,

IMPLICACIONES PALEOECOLÓGICAS

Implicaciones generales

Debido al alto grado de especialización ecológica que alcanzaron los rudistas, es posible realizar numerosas inferencias acerca de los paleoambientes que corresponden a los estratos donde se localizan estos organismos, ya sea en grandes cantidades como bancos y litosomas, o solamente en manchones e individuos aislados

Los rudistas se caracterizaban por habitar ambientes marinos someros, principalmente en la porción sumergida de la plataforma continental, en latitudes bajas donde las temperaturas tienden a ser cálidas. Como habitantes bentónicos de aguas someras y cálidas, los rudistas se encontraban protegidos de corrientes demasiado poderosas y de cambios drásticos de temperatura, por lo que su presencia es un buen indicativo de dichas condiciones ambientales. Asimismo, el modo de vida adoptado por las diferentes familias y géneros de rudistas brinda mucha información acerca de las características del medio donde vivieron, la manera en que estas cambiaron y a las cuales se adaptaron.

La única especie que se presentó en todas las localidades estudiadas fue *Pachytraga aff. paradoxa* Pictet y Campiche. Como ya se mencionó, esta especie se distingue por tener un modo de vida principalmente elevador, el cual es indicativo de ambientes con sustratos relativamente suaves con detritos rígidos que permitían la colonización de la larva, una tasa de sedimentación moderada a alta que además ayudaba a mantener la estabilidad de la concha en su posición erecta, y corrientes débiles que evitaban el transporte de este sustrato. Con base en la presencia de esta especie, es posible pensar que el ambiente sedimentario presentaba estas características por lo menos en ciertas regiones.

Sin embargo, cada una de las localidades presentó ciertos elementos que las diferencian de las demás y que se discuten a continuación:

Arroyo Barranca Grande

En esta localidad se puede apreciar un interesante fenómeno tanto en el cambio en la litología como en la composición de la fauna asociada a los bancos de rudistas debido a que en ésta aflora el contacto entre las formaciones Agua del Burro del Barremiano superior y San Juan Raya del Aptiano inferior.

Los estratos que corresponden a la Formación Agua del Burro presentan grandes cantidades de rudistas, siendo las especies más abundantes *Retha tulae* (Felix), *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet y *Campiche* y *Pachytraga tubiconcha* Astre. *Agriopleura douvillei* Muellerried también se encuentra presente en esta formación pero no es tan numerosa. Todas estas especies presentan un hábito de vida elevador, lo cual se confirmó con las observaciones en campo ya que se pueden apreciar grandes cantidades de cortes en sección transversal gracias a la erosión ocasionada por los ríos que recorren esta localidad durante las épocas de lluvias (Fig. 15), tomando en cuenta que la disposición de los estratos es casi horizontal.



Fig. 15. Bancos de rudistas en posición de vida de la Formación Agua del Burro, Arroyo Barranca Grande.

La mayoría de los ejemplares presentan tallas pequeñas, con un diámetro mayor a nivel de la comisura de 1.5 a 2 cm. Es probable que esta agregación tan numerosa de individuos haya sido posible gracias a la naturaleza del sustrato. La abundancia de individuos en las capas indica que las condiciones del sustrato eran idóneas para la colonización por parte de los rudistas, así que se puede pensar que se trataba de sedimentos suaves que formaban una base firme para rudistas de tamaño pequeño permitiendo así la cementación inicial de las larvas. Al establecerse unos cuantos individuos en este ambiente, se abrió la pauta para la colonización por parte de un mayor número de organismos ya que los primeros favorecían la presencia de un sustrato firme, llegando así a formar un banco muy extenso durante la formación de las capas del Barremiano superior.

A pesar de que los rudistas son la fauna dominante por un amplio margen, fue posible observar algunos individuos de otras especies. La especie acompañante más conspicua es el gasterópodo gigante *Cossmannea (Eunerinea) poblana* Buitrón y Barceló-Duarte (1980) de la cual se encontraron algunos ejemplares en zonas muy localizadas dentro de los estratos (Lám. 9, Fig. 1). Otras especies corresponden a gasterópodos de menor talla no identificados, pero estos son escasos.

Los estratos correspondientes a la Formación San Juan Raya presentan un panorama diferente. En estas capas la litología sufre un cambio dramático al cambiar de calizas de estratificación masiva de la Formación Agua del Burro a intercalaciones de areniscas calcáreas y lutitas. Esta alternancia puede ser reflejo de eventos de fluctuación del nivel del mar o cambios laterales de facies, ya que mientras las areniscas calcáreas se depositan en ambientes someros, las lutitas son características de aguas más profundas. Aunado a lo anterior, solamente se observan rudistas en los estratos de areniscas calcáreas y no así en lutitas, lo cual indica diferentes condiciones de profundidad y temperatura en el medio de depósito.

Los estratos de arenisca calcárea contienen abundantes bancos de rudistas. Las especies de rudistas presentes son *Retha tulae* (Felix), *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet y Campiche, *Pachytraga tubiconcha* Astre y *Agriopleura douvillei* Müllerried, siendo esta última mucho más abundante que en la Formación Agua del Burro. Es importante hacer notar que, aunque se trata de especies con hábitos elevadores, la mayoría de los individuos presentan cierta orientación hacia el oeste al interior de los estratos (Fig. 16), lo cual podría dar indicios acerca de la dirección de la corriente y/o de la firmeza del sustrato. Al tratarse de un sustrato demasiado suave, la adhesión de las larvas no sería óptima y se encontrarían sujetas a un leve transporte. Sin embargo, debido a las grandes masas de organismos que vivían en el mismo espacio, este transporte se limitó a solamente un cambio en la posición de los ejemplares, orientándolos hacia una misma dirección.

La fauna asociada para esta formación en la localidad es mucho más diversa con respecto a la Formación Agua de Burro. Esta consiste en los bivalvos *Pterotrigonia plicatocostata* Nyst y Galeotti (Lám. 9, Fig. 7) e *Isognomon lamberti* Muellerried (Lám. 9, Fig. 2), el gasterópodo *Lunatia praegrans* (Roemer) (Lám. 9, Fig. 4), el coral colonial *Felixastrea mexicana* Reyer (1963) (Lám. 9, Fig. 6) y escasos equinoideos regulares de la especie *Pseudocidaritis clunifera* Agassiz (Lám. 9, Fig. 3).



Fig. 16. Bancos de rudistas en posición de vida de la Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande.

La ocurrencia de bancos de rudistas tan numerosos y densamente poblados en esta localidad representa una herramienta valiosa para la interpretación del ambiente de depósito. De acuerdo con Gili (1984, 1992), asociaciones de estas dimensiones comúnmente se desarrollaban en ambientes someros y de baja energía, expuestos a sedimentación y condiciones de turbidez ocasionales o periódicas.

Arroyo San Lucas

Esta localidad corresponde a una porción más joven de la Formación San Juan Raya, de tal modo que presenta las mismas características litológicas. La composición de especies de rudistas es idéntica a la de Barranca Grande, aunque en esta localidad la especie *Retha tulae* (Felix) se presenta en mayor abundancia con respecto a la otra localidad.

Para esta localidad la fauna asociada consiste en bancos de *Isognomon lamberti* Muelleried en conjunto con el gasterópodo *Tylostoma aguilerai* Alencáster (1956) (Lám. 9, Fig. 5), así como algunos individuos aislados de *Pterotrignia plicatocostata* Nyst & Galeotti. El aspecto más interesante radica en que es la única localidad en donde se encontraron pequeñas colonias de corales pertenecientes a la especie *Procyatrophora aguilerai* Reyeros (1963) (Lám. 9, Fig. 8) asociadas a los bancos de rudistas. Otra diferencia es que solamente se encontraron rudistas en un estrato aislado de arenisca calcárea, mientras que en Barranca Grande los estratos fosilíferos son bastante numerosos. Asimismo, la cantidad de rudistas es comparativamente menor a la localidad anterior.

Camino San Antonio Texcala – Santa Ana Teloxtoc

En esta localidad aflora la Formación Zapotitlán, compuesta por calizas intemperizadas de color gris a blanco, y por la amplia distribución de ésta en la región. Los estratos son poco fosilíferos y solo se puede identificar con confianza a la especie *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet y Campiche, aunque también se observan secciones transversales que podrían pertenecer a otras especies de rudistas (Fig. 16). Los rudistas observados no son muy abundantes, agrupándose en pequeños manchones aislados dentro de los estratos, o aislados en su mayoría.



Fig. 17. Bancos de rudistas no identificados en la Formación Zapotitlán. Escala 1 cm.

La fauna acompañante observada en el campo es en extremo pobre. La única especie diferente a *Pachytraga* aff. *paradoxa* corresponde a algunos rudistas del género *Toucasia* sp., aunque estos también se encuentran distribuidos muy esporádicamente dentro de la localidad.

Los ejemplares de *Pachytraga* aff. *paradoxa* para la localidad corresponden a los rudistas de mayor talla encontrados para la región hasta el momento, con un diámetro mayor a nivel de la comisura de hasta 5.5 cm en los individuos más grandes (Lám. 4, Figs. 1-3).

Skelton y Masse (1998) reportan localidades donde *Pachytraga paradoxa* llega a presentar hábitos de vida facultativamente recumbentes, principalmente aquellos individuos que alcanzan tallas grandes. La presencia de *Toucasia* sp., un género característicamente incrustante, y de ejemplares de gran tamaño de *Pachytraga* aff. *paradoxa* podría indicar un ambiente sustancialmente diferente a los observados con anterioridad, en el cual se encuentra favorecido un modo de vida que establece un mayor contacto directo con el sustrato. Los rudistas con hábitos recumbentes y/o incrustantes vivían en ambientes con sustratos rígidos

donde la fuerza de la corriente no permitía una gran acumulación de detritos alrededor de la concha, así que a pesar de que la comisura se encontraba muy cercana a la interfase agua-sustrato, no sufría contaminación ni enterramiento por el material depositado.

Aunado a lo anterior, la ausencia de otros organismos fosilizados confirma las características del sustrato y la alta energía del ambiente de depósito. Al morir, los restos de los animales vágiles serían transportados con rapidez debido a la fuerza de las corrientes oceánicas y al no existir un sedimento suave, no se enterrarían lo suficientemente rápido para evitar dicho transporte y quedar impresos en el registro fósil. Por otra parte, los rudistas al estar especializados como organismos bentónicos sésiles, no sufrirían transporte alguno después de su muerte formando una asociación fósil donde solamente este tipo de organismos se encontrarían representados.

CONCLUSIONES

- Se aborda el estudio de la fauna de rudistas existentes en la región de Tehuacán, estado de Puebla, que no había sido trabajada en campo desde que Muellerried (1933) publicara una lista muy extensa de especies sinónimas. Aunque Skelton (1982), Skelton y Masse (1998) y Pantoja-Alor (2006) publicaron revisiones donde esclarecen la situación taxonómica de la mayoría de este material, este es el primer trabajo donde se realiza una recolección en campo para la determinación taxonómica de los ejemplares.

- Las especies de rudistas encontradas para la región de Tehuacán constan de *Agriopleura douvillei* Muellerried, *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet y Campiche, *Pachytraga tubiconcha* Astre, *Retha tulae* (Felix) y *Toucasia* sp.

- La especie *Agriopleura douvillei* Muellerried, endémica para México, se redescrive y reconoce su alcance estratigráfico desde el Barremiano superior (Formación Agua del Burro) hasta el Aptiano inferior (Formación San Juan Raya).

- Se reportan por primera vez para América las especies *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet y Campiche y *Pachytraga tubiconcha* Astre, ampliando la distribución paleobiogeográfica de ambas especies.

- El alcance estratigráfico de *Pachytraga* aff. *paradoxa* para el Barremiano – Aptiano inferior para América coincide con el alcance reportado para esta especie en Europa y Asia.

- Se extiende el alcance estratigráfico de *Pachytraga tubiconcha* desde el Hauteriviano de Europa hasta el Barremiano superior – Aptiano inferior de América.

- Con base en la litología, la fauna acompañante y la morfología adaptativa de los rudistas para cada localidad, se propone que el ambiente de depósito para el Barremiano de Tehuacán (Camino San Antonio Texcala – Santa Ana Teloxtoc) era de alta energía con un sustrato muy consolidado y poca deposición de sedimentos; el Barremiano superior (Barranca Grande) y Aptiano inferior (Barranca Grande y Arroyo San Lucas) representan ambientes de baja energía y con sedimentación frecuente.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguilar-Pérez, J. 2006. Rudistas del Cretácico Medio en el Cañón de la Servilleta, Ciudad Mante, Tamaulipas, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, X Congreso Nacional de Paleontología, México, D.F., Memorias del Congreso, p. 87.

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 (7). .

Aguilera-Franco, N., Hernández-Romano, U & Allison, P. 2001. Biostratigraphy and Environmental changes across the Cenomanian-Turonian Boundary, Southern México. *Journal of South American Earth Sciences*, (14): 237-255.

Alencáster, G. 1956. Pelecípodos y gasterópodos del Cretácico Inferior del la región San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla. Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana* (2): 47.

Alencáster, G. 1990. Los Rudistas: Origen, Diversificación, Provincialismo en Eurasia y en América y Extinción. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*. (3) 1:47-55.

Alencáster, G. & J. Pantoja-Alor. 1993. Early Aptian rudists from the Huetamo region, southwestern Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Third International Conference on Rudists, México, D.F., Proceedings, p. 4.

Alencáster G. & J. Pantoja-Alor. 1995. New Early Aptian Rudists (Bivalvia-Hippuritacea) from the Huetamo area in Southwestern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. (12) 2:123-134.

Alencáster G. & J. Pantoja-Alor. 1996. The Rudist *Amphistricoelus* (Bivalvia-Hippuritacea) in the Lower Cretaceous of Southwestern Mexico. *Journal of Palentology*. (70) 3: 399-407.

Alencáster G. & Y. Pichardo, 2003. El género *Monopleura* (Bivalvia-Hippuritoidea) del Albiano de la plataforma Valles-San Luis Potosí, región centro-oriental de México. in Agustín Ayala-Castañares: universitario, impulsor de la investigación científica (L. A. Soto, Ed) Inst. de Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México : 167 – 176.

Astre G. 1961. *Pachytraga* tubuleux du Barrémien du doubs. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, (96) 3-4: 205-222.

Barceló-Duarte J. 1978. Estratigrafía y petrografía del área de Tehuacán San Juan Raya, Estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, 143 pp.

Baron-Szabo, R. C. & T. Steuber. 1996. Korallen und rudisten aus dem Apt im terciären Flysch des Parnass-Gebirges bei Delphi-Arachowa (Mittelgriechenland). Bertiner geowissenschaftliche Abhandlungen. E18:3-75.

Bebout D. G. 1977. Sligo and Houston Depositional Patterns, Subsurface of South Texas. In Cretaceous Carbonates of Texas and Mexico (Eds. Bebout, D. G. & Loucks, R. G.) pp.79-96. Report of Investigations of the Bureau of Economic Geology Vol. 89, 332 pp. University of Texas at Austin, U.S.A.

Buitrón, B. E. & J. Barceló-Duarte, 1980. Nerineidos (Mollusca-Gastropoda) del Cretácico Inferior de la Región San Juan Raya. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Revista, Vol. 4, No.1, p. 46-55.

Buitrón, B. E. & Y. López-Tinajero. 1995. Mollusk Gastropods in a Lower Cretaceous Rudist-Bearing Formation of Jalisco, West Central Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, (12) 2: 157-168.

Calderón-García, A. 1956. Bosquejo Geológico de la Región de San Juan Raya, Puebla; México D. F. XX Congreso Geológico Internacional. Libro-Guía de la excursión A-11: 9-27.

Chikhi-Aouimeur F. 1983. Etude paléontologique de quelques Rudistes de l'Aptien supérieur du Djebel Ouenza (Algérie Nord-Orientale). *Geologie Méditerranéenne*. Tome X. (1): 33-48.

Chubb L. J. 1967. New Rudist species from the Cretaceous rocks of Jamaica. Journal of Geological Society of Jamaica, (9): 24-31.

Chubb L. J. 1971. Rudists of Jamaica. *Palaeontographica Americana*, (7) 45: 161-257.

Conklin J. & C. Moore. 1977. Paleoenvironmental análisis of the Lower Cretaceous Cupido Formation, Northeast Mexico. *en* Cretaceous Carbonates of Texas and Mexico (Eds. Bebout, D. G. & R. G. Loucks). 302 – 323.

- Coogan A. H. 1973. Nuevos Rudistas del Albiano y Cenomaniano de México y del sur de Texas. *Revista Instituto Mexicano del Petróleo*. (5): 51-83.
- Coogan A. H. 1977. Early and Middle Cretaceous Hippuritacea (Rudists) of the Gulf Coast. En *Cretaceous Carbonates of Texas and Mexico* (Eds. Bebout D. G. & R. G. Loucks) p. 32-70.
- Corona-Esquivel R. & G. Alencáster. 1995. Rudists from the Peña Colorada Iron Mine and La Minite Sulfide Deposit, States of Colima and Michoacán, SW Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. (12) 2: 185-190.
- Cox L. R. 1965. New names for Cretaceous Rudists (Mollusca:Bivalvia). *Journal of Paleontology*, (39) 4: 731pp.
- Dechaseaux, Colette, & Perkins, F. F. 1969. Family Caprinidae d'Orbigny, 1850, *in* Moore, R. C. Ed. *Treatise on Invertebrate Paleontology; Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, Part N. Mollusca 6*, p. N787-799.
- Felix, J. & H. Lenk. 1891. Uebersicht über die geologischen Verhältnisse des mexicanischen Staates Puebla. *Palaeontographica* (37): 16-139.
- Fenerci-Masse M, J. P. Masse & V. Chazottes. 2004. Quantitative Analysis of Rudist Assemblages : a Key for Palaeocommunity Reconstructions. The Late Barremian Record from SE France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. (206): 133-147.
- Gili E. 1984. Interaccions Sedimentològiques i Biològiques a les Formacions Calcàries de rudistes (Bivalvia) de les Collades de Basturs (Cretaci Superior, Zona Sudpirinenca Central). Resum de Tesi doctoral, Publ. Universitat Autònoma de Barcelona, 42 p., Barcelona.
- Gili, E. 1992. Palaeoecological Significance of Rudist Constructions: A Case Study from Les Collades de Basturs (Upper Cretaceous, South – Central Pyrenees. *Geologica Rom.* (28): 319-325.
- Hamdan A. R. A. & A. S. Alsharhan, 1991. Palaeoenvironments and Palaecology of the Rudists in the Shuaiba Formation (Aptian) United Arabia Emirates. *Journal of African Earth Sciences*. (12) 4: 569-581.
- Harris G. & D. Hodson. 1922. The Rudistids of Trinidad. *Palaeontographica Americana* (1): 119-162.

- Hughes G. 2003. *Agriopleura* Morphotypes of the Lower Apitan Shu'aiba Formation of Saudi Arabia. *Geologia Croatica*. (56) 2: 133-138.
- Gray, J. E. 1848. On the arrangement of the Brachiopoda. *Annals Magazine Natural History*, London. (2) 2: 435 – 440.
- Kauffman, E. G. 1973. Cretaceous Bivalvia, p. 353-383. En A. Hallam (Ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier, Amsterdam.
- Kauffman, E. G. 1979. The Ecology and Biogeography of the Cretaceous – Tertiary Extinction Event. P. 29-37. En W. K. Christensen & T. Birkelund (Ed.), *Cretaceous – Tertiary Boundary Events, II. Proceedings*. University of Copenhagen, Copenhagen.
- Kauffman, E. G. & C. C. Johnson. 1988. The Morphological and Ecological Evolution of Middle and Upper Cretaceous Reef-Building Rudistids. *Palaios* Reefs Issue. (3): 194-216.
- Kauffman, E. G. & N. F. Sohl, 1974. Structure and Evolution of Antillean Cretaceous Rudist frameworks. *Verhandlungen der Naturforschungs-gesellschaft Basel*. (84) 1: 399-467.
- Kemper, E. 1987. Das Klima der Kreide-Zeit, *Geol. B. A* 96, 5-185.
- Kemper, E. 1995. Changes in the Marine Environment around the Barremian/Apitan Bondary, *Geol. Jb. A* 141, p. 587-607.
- Kühn, O. 1932. Rudistae. *Fossilium Catalogus, I: Animalia. Pars 54*. Gustav Feller, Neubrandengurg, 200.
- Laviano, A. & Skelton P. W. 1992. *Favus antei*, a New Genus and Species of a Bizarre "Big Cell" Radiolitid from the Upper Cretaceous of Eastern Tethys, *Geologica romana*. (28): 61-77.
- Lewin, R. 1983. Extinctions and the history of life. *Science*, (221), 935-937.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae*. Edition 10 reformata. (1): 1-215.

Loeblich, A. R. Jr. & H. Tappan. 1964. Sarcodina , p. C511 – C900. En R. C. Moore (Ed.) Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C, Protista 2, Vol. 2, Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Mac Gillavry, H. J. 1970. Geological History of the Caribbean. 1. Koningl. Nederl. Akademie van Wetenschappen, Proceedings B73 (1): 64 – 83.

Masse J. P. 1976. Les calcaires urgonies de Provence (Valanginien- Aptien inférieur). Stratigraphie, paléontologie, les paléoenvironnements et leur évolution. Thèse, Université d'Áix-Marseille II (CNRSAO 12390), 3 volumes, 445. (Inedit).

Masse J. P. 1992. Les Rudistes de l'Aptien Inferieur d'Italie Continentale : Aspects Systematiques, Stratigraphiques et Paleobiogeographiques. *Geologica Romana*. (28): 243-260.

Masse J. P. 1995. Lower Cretaceous Rudist Biostratigraphy of Southern France. A Reference for Mesogean Correlations. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. (12) 2: 236-256.

Masse J. P., Arias C. & Vilas L. 1993. Caracterización litoestratigráfica y bioestratigráfica del Valanginiense superior – Hauteriviense inferior en el Prebérico de la zona septentrional de Murcia. *Revista Española de Micropaleontología*, (25) 3: 123-136.

Masse J. P., Arias C. & Villas L. 1998a. Lower Cretaceous Rudist faunas of Southeast Spain : an overview. *GEOBIOS*. M.S. (22): 193-210.

Masse J. P., A. Chartreuse & J. Borgomano. 1998. The Lower Cretaceous (Upper Barremian – Lower Aptian) Caprinid Rudists from Northern Oman. *GEOBIOS*. M.S. (22): 211-223.

Masse J. P., Conrad M. A. & Remane J. 1989. Le « Calcaire a *Pachytraga tubiconcha* » (rudiste), épisode urgonien de l'Hauterivien carbonaté du Jura francosuisse. *Mémoires de la Société neuchateloise des Sciences naturelles*. (11): 73-80.

Masse J. P. & J. Philip. 1974. Définition, position systématique, répartition stratigraphique et évolution du genre *Agriopleura* Kühn (rudiste). *Géologie méditerranéenne*. (1): 53-62.

Masse J. P., Gallo Maresca M. & Luperto Sinni E. 1998. Albian Rudist faunas from Southern Italy: taxonomic, biostratigraphic and palaeobiogeographic aspects. *GEOBIOS*. (31) 1: 47-59.

Masse J. P., Gourrat, C., Orbette D. & Schmuck D. 1998. Hauterivian Rudist Faunas of Southern Jura (France). *GEOBIOS*. M.S. (22): 225-233.

Masse J. P., Fenerci-Masse M, Korbar T. & Velic I. Lower Aptian Rudist Faunas (Bivalvia, Hippuritoidea) from Croatia. *Geología Croatica*. (52) 2: 117-137.

Matheron, P. 1842. Catalogue méthodique et descriptif des corps organisés fossiles du Département des Bouches-de-Rhone et lieux circonvoisins, Marseilles, 269.

Matheron, P. 1878. Recherches paléontologiques dans le midi de la France, 3, Marseille.

Muellerried, F. K. G. 1933. Estudios paleontológicos y estratigráficos de la Región de Tehuacán, Puebla. Partes 1, 2 y 3. *Anales del Instituto de Biología* 4(1-4): 33-46, 79-93, 309-334.

Muellerried, F. K. G. 1934. Estudios paleontológicos y estratigráficos de la Región de Tehuacán, Puebla. Partes 1, 2 y 3. *Anales del Instituto de Biología* 5(4): 55-80.

Munier-Chalmas, H. 1873. Prodrome d'un classification des Rudistes. *Journal de Conchyliologie*, (13) : 71.

Newell, N. D. 1965. Classification of the Bivalves. *American Museum Novitates*, (2206) : 25.

Nyst, H. & H. G. Galeotti. 1840. Description de quelques fossiles du calcaire Jurassique de Tehuacán, Mexique. *Academie Scientifique de Bruxelles*, (7) 2: 218-221.

d'Orbigny A. 1847. Considérations zoologiques et géologiques sur les Brachiopodes ou Palliobranches. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, (25) 7: 266-269.

Pantoja-Alor, J. 2006. La Problemática de los Rudistas de la Región de Zapotitlán Salinas, Estado de Puebla. México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, X Congreso Nacional de Paleontología, México, D.F., Memorias del Congreso, p. 127

- Pantoja-Alor, J, P. W. Skelton & J. P. Masse. 2004. Barremian Rudists of the San Lucas Formation around San Lucas, Michoacán, SW México. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg.* 247: 1-17.
- Paquier, V. 1900. *Recherches géologiques dans le Diois et les Baronnies orientales*, 395 p. Allier freres, Grenoble.
- Paquier, V. 1905. Les Rudistes urgoniens, Deuxieme partie - Série Inverse. *Mémoire d la Societé géologique de France, Paléontologie.* (29): 49-102.
- Pictet, F. J. & Campiche G. 1869. Description desfossils du terrain Crétacé de Sainte-Croix. *Matériaux pour la paléontologie suisse.* (5) 9: 352.
- Reyerros, M. 1963. Corales del Cretácico Inferior de San Juan Raya, Estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana.* (17): 21.
- Rojas R., M. Iturralde-Vinent & P. W. Skelton. 1995. Stratigraphy, Compsition and Age of Cuban Rudist-Bearing Deposits. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas,* (12) 2: 272 - 291.
- Rojas R. & M. Iturralde-Vinent. 1995. Checklist of Cuban Rudist Taxa. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas,* (12) 2: 292 - 293.
- Skelton P. W. 1982. Aptian and Barremian Rudist Bivalves of the New World: Some Old World Similarities. *Cretaceous Research.* (3): 145-153.
- Skelton P. W. 1991. Morphogenetic versus environmental cues for adaptive radiations. En Schimdt-Kittler No. & Vogel K (Eds), *Constructional Morphologye and Evolution.* Springer-Verlag Berlin, Heidelberg: 375-388.
- Skelton P. W. 2003. Rudist Evolution and Extinction. A North African perspective. 215-227. *in* Gilli, E., Negra, M. H. & Skelton, P. W. (eds). *North African Cretaceous carbonate platform systems.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Skelton P. W. & Masse J. P. 1998. Revision of the Lower Cretaceous rudist genera *Pachytraga* Paquier and *Retha* Cox (Bivalvia: Hippuritacea), and the origins of the Caprinidae. *GEOBIOS. M.S.* (22): 331-370.

Skelton, P. W. & Smith, A. B. 2000. A Preliminary Phylogeny for Rudist Bivalves: Shifting clades from Grades; en E. M. Harper, J. D. Taylor & J. A. Crame (Editores), *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*, Geol. Soc., London, Spec., Publ., 177 pp. 97-127.

Skelton P. W. & E. Gili. 2002. Palaeoecological Classification of Rudist Morphotypes. Proc. 1st Int. Conf. On Rudists (Beograd, 1988) – “Rudists”, UGSY, Mem. Publ.

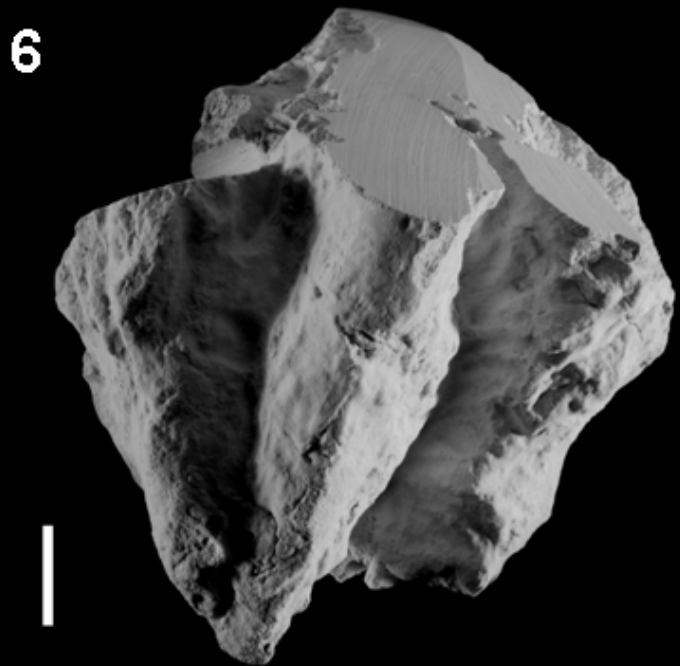
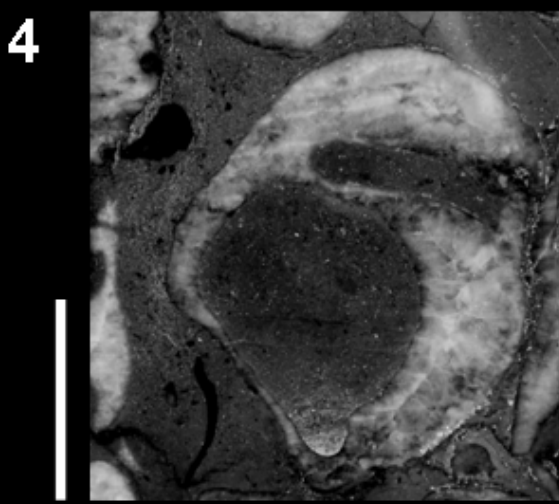
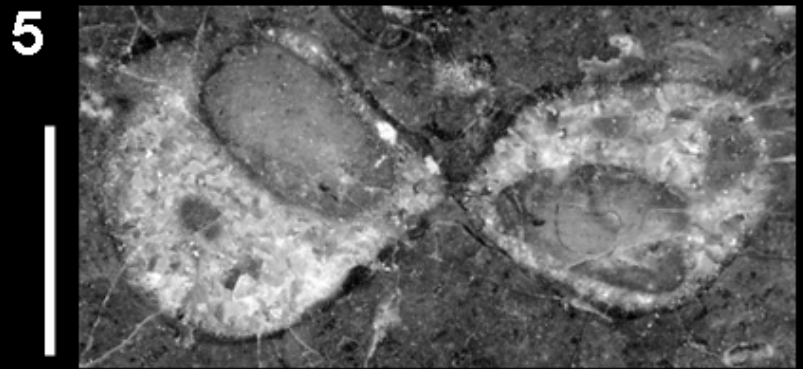
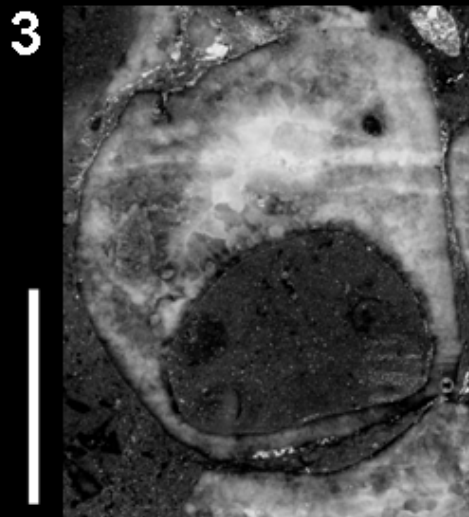
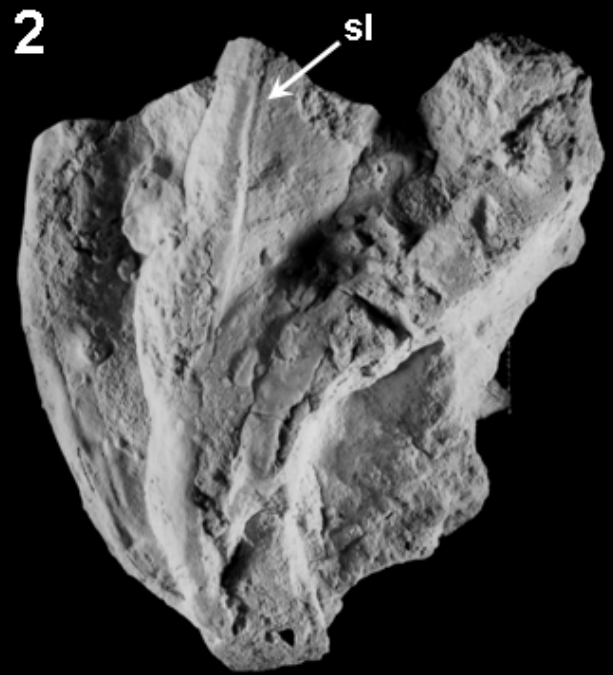
Stabler C. L. & Marquez B. D. 1977. Initiation of Lower Cretaceous reefs in Sabinas Basin, northeast Mexico. En *Cretaceous Carbonates of Texas and Mexico* (Eds. Bebout, D. G. & R. G. Loucks) pp. 299-301.

Steuber, T. & Bachmann, M. 2002. Upper Aptian-Albian Rudists Bivalves from Northern Sinai, Egypt. *Palaeontology* Vo. 45, 725-749.

Tappan, H. 1982. Extinction or Survival: Selectivity and Causes of Phanerozoic Crises, p. 265-276. En L. T. Silver & P. H. Schultz (Ed.), *Geological Implications of Impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth*. Geological Society of America Special Paper 190.

Van de Fliert, J. R. 1952. Liste des Rudistes du Crétacé du Constantinois. *in* Deleau P. (ed.), *Le pays Constantinois*. 19eme Congrès géologique international. Monographies régionales, (1), 13: 47-52. Alger.

LÁMINAS



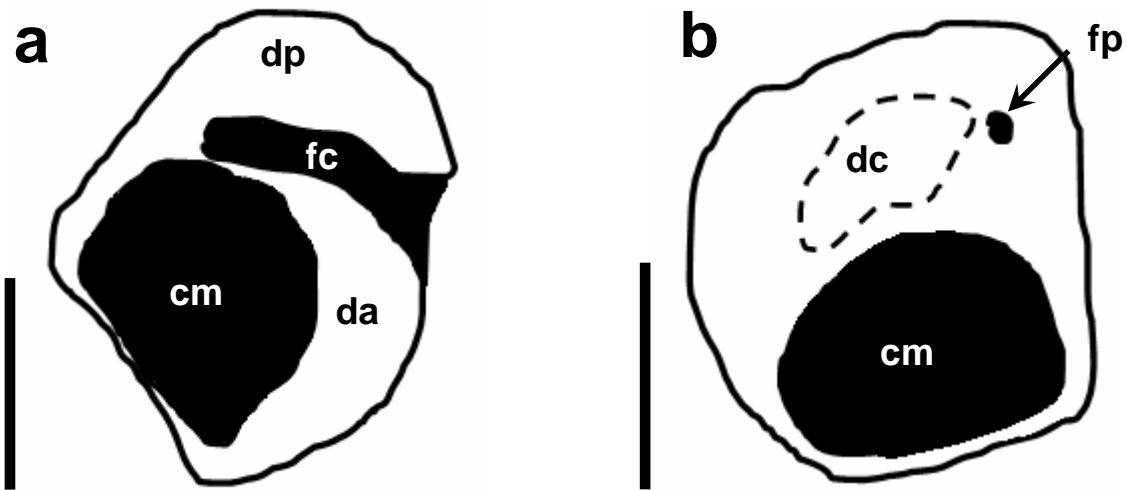
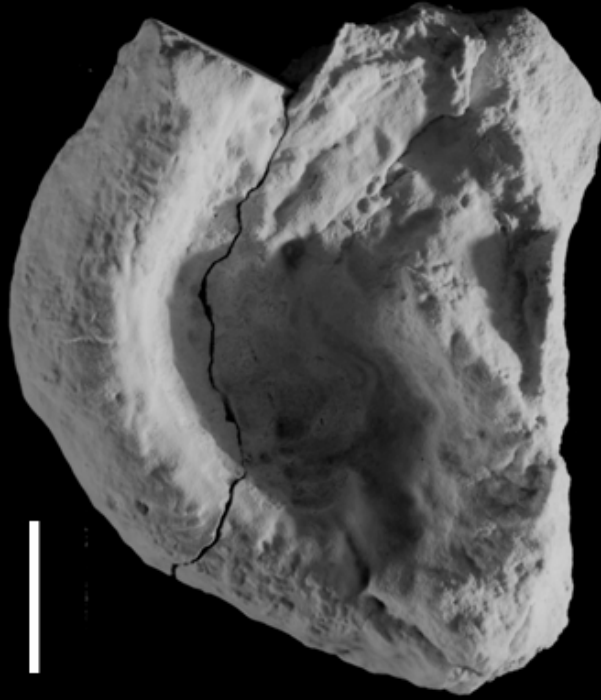


Lámina 1. *Agriopleura douvillei* (Muellerried). Escala 1 cm. Figs. 1, 2 y 6 del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande; Figs. 3 -5, a y b del Barremiano Superior, Formación Agua del Burro, Arroyo Barranca Grande. Abreviaciones. *sl.* surco del ligamento; *cm.* cavidad del manto; *dp.* diente posterior; *da.* diente anterior; *dc.* diente central; *fp.* foseta posterior; *fc.* foseta central. 1. Vista ventral de un bouquet con cinco ejemplares, (07/704). 2. Vista dorsal del mismo ejemplar de la Figura 1; 3, a. Sección transversal de la valva derecha a nivel de la comisura (07/748); 4, b. Sección transversal de la valva izquierda a nivel de la comisura (07/751). 5. Sección transversal de dos ejemplares por debajo de la comisura (Fotografiado en campo). 6. Bouquet con la valva derecha de tres ejemplares (07/707).

1



2



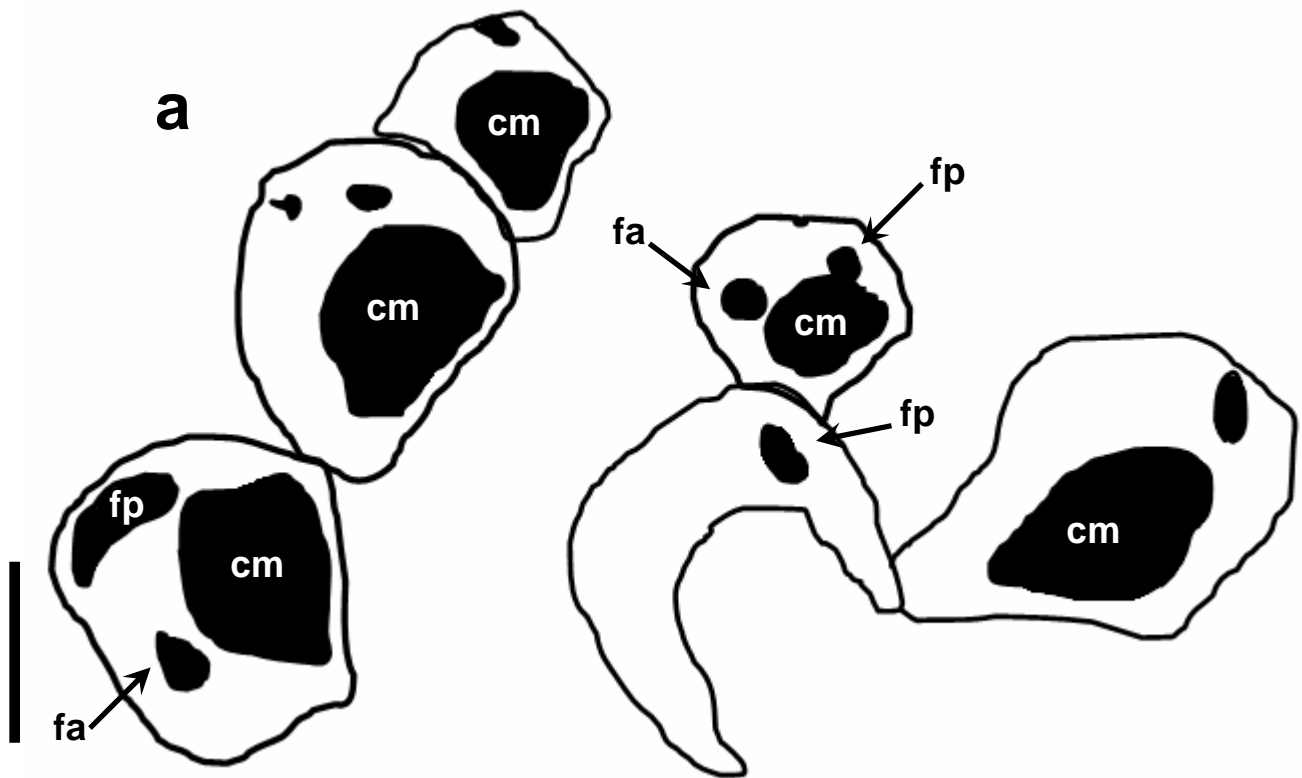
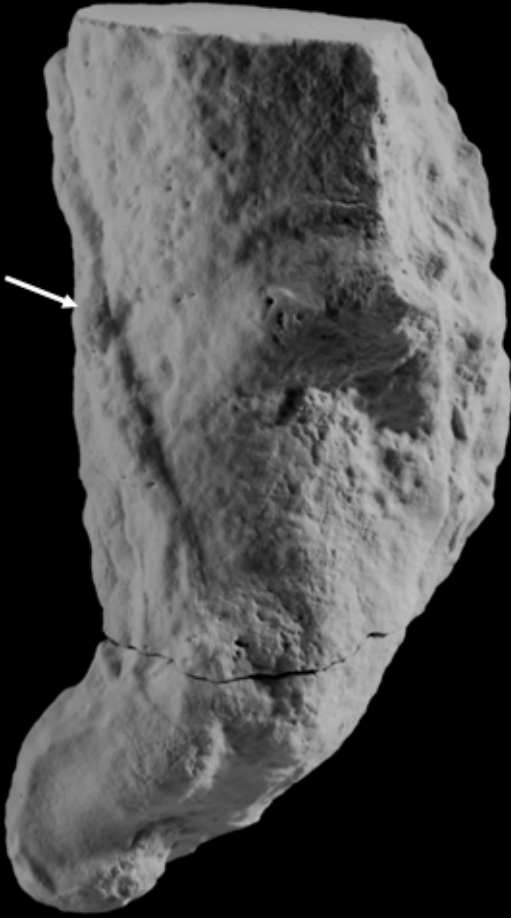


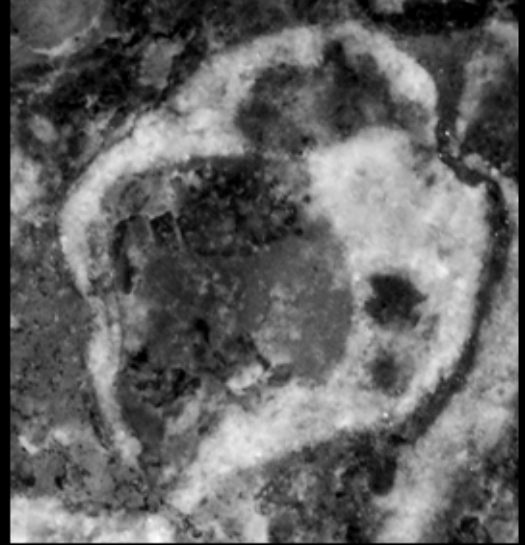
Lámina 2. *Agriopleura douvillei* (Muellerried). Escala 1 cm. Figs. 1, 2 y a. del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande. Abreviaciones. *cm*. cavidad del manto; *fp*. foseta posterior; *fa*. foseta anterior. 1. Vista anterior de la valva derecha en posición de vida (07/705). 2, a. Sección transversal de un bouquet a nivel de la comisura (Fotografiado en campo).

1

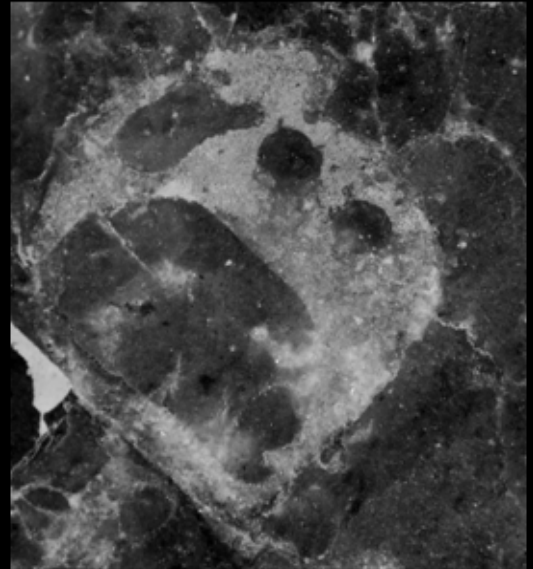
sl



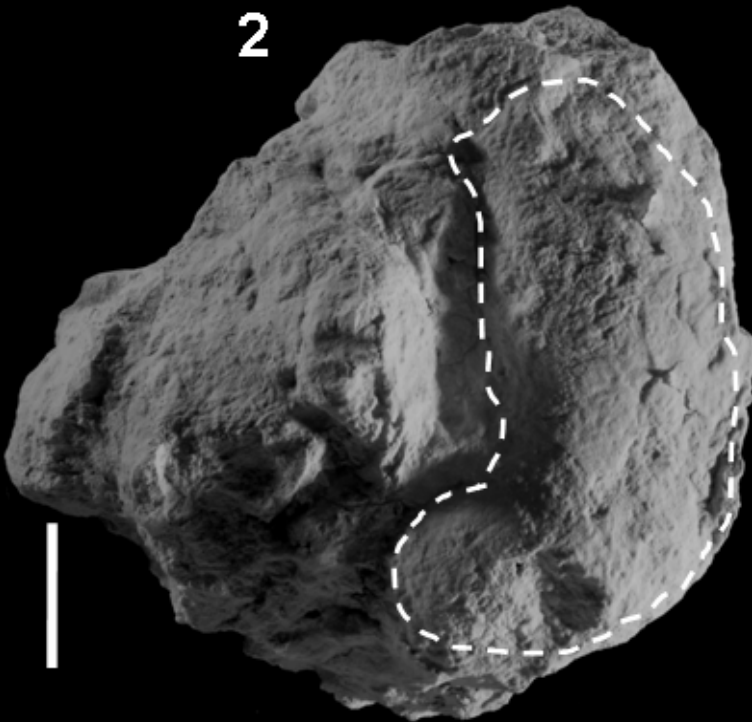
3



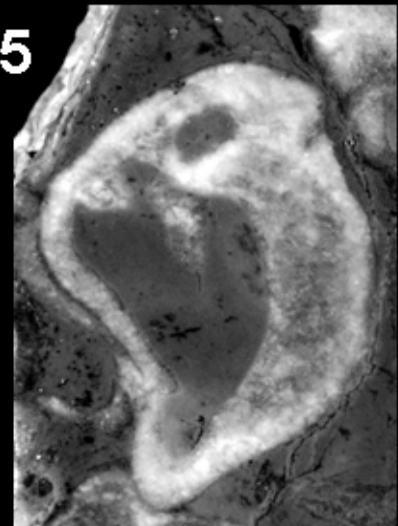
4



2



5



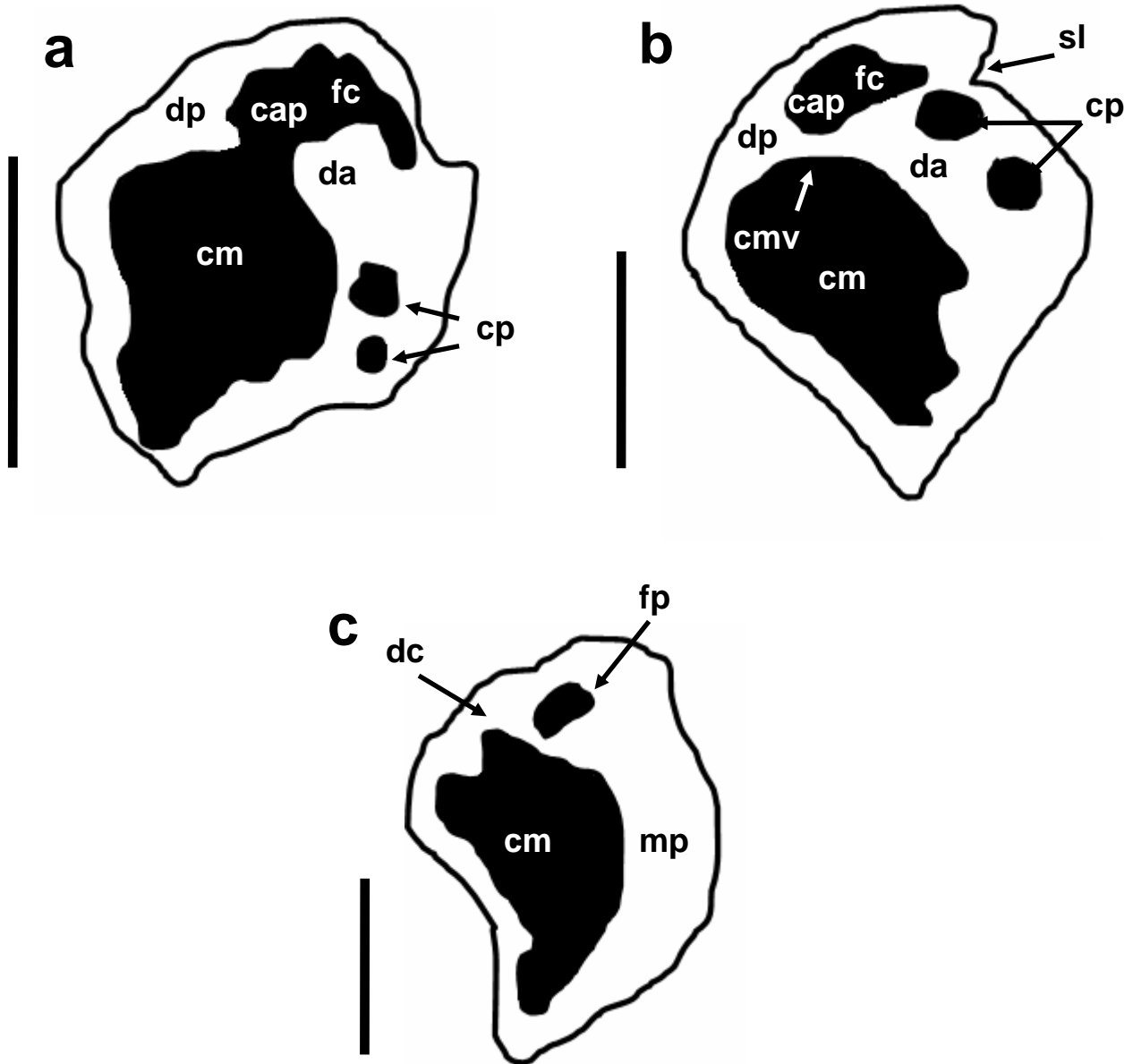
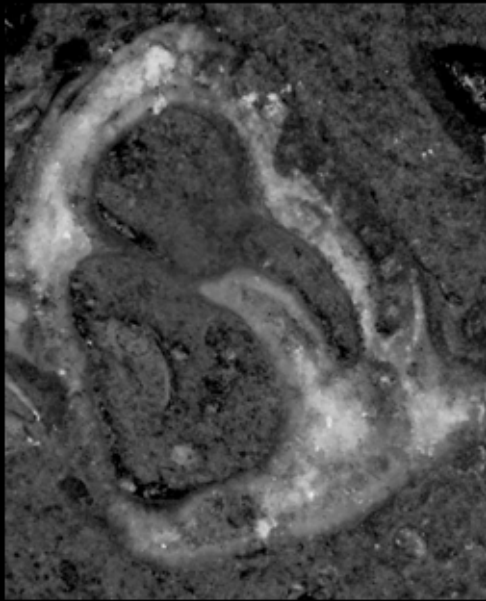


Lámina 3. *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet y Campiche. Escala 1 cm. Figs. 1, 2, 5 y c. del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande; Figs. 3, 4, a y b. del Barremiano Superior, Formación Agua del Burro, Arroyo Barranca Grande. Abreviaciones. *sl.* surco del ligamento; *cm.* cavidad del manto; *dp.* diente posterior; *da.* diente anterior; *dc.* diente central; *fp.* foseta posterior; *fc.* foseta central; *mp.* mióforo posterior; *cap.* cavidad accesoria posterior; *cmv.* cresta medio ventral; *cp.* canales paliales. 1. Vista anterior de la valva derecha (07/716). 2. Vista anterior de la valva derecha (07/714). 3, a. Sección transversal de la valva izquierda a nivel de la comisura (Fotografiado en campo). 4, b. Sección transversal de la valva izquierda a nivel de la comisura (Fotografiado en campo). 5, c. Sección transversal de la valva derecha a nivel de la comisura (07/752).

1



2



3

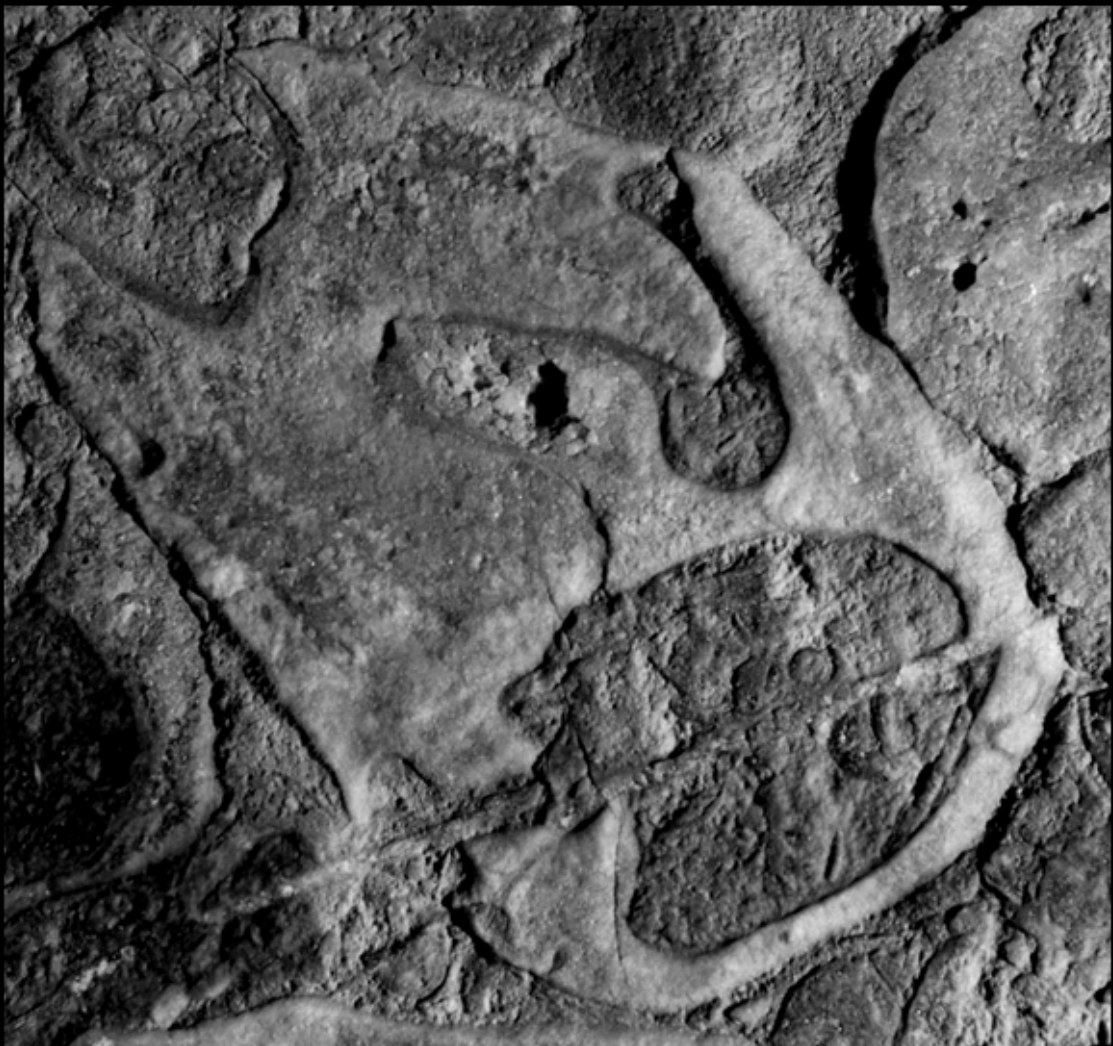




Lámina 4. *Pachytraga* aff. *paradoxa* Pictet y Campiche. Escala 1 cm. Figs. 1 – 3, a – c. del Barremiano, Formación Zapotitlán, Camino San Antonio Texcala – Santa Ana Teloxtoc. Abreviaciones. *cm*. cavidad del manto; *dp*. diente posterior; *da*. diente anterior; *dc*. diente central; *fp*. foseta posterior; *fc*. foseta central; *ma*. mióforo anterior; *cap*. cavidad accesoria posterior; *cmv*. cresta medio ventral; *cp*. canales paliales. 1, a. Sección transversal de la valva izquierda a nivel de la comisura (Fotografiado en campo). 2, b. Sección transversal de la valva izquierda a nivel de la comisura (Fotografiado en campo). 3, c. Sección longitudinal oblicua de un ejemplar bivalvo atravesando por la charnela (07/712).

1



2



sl



3

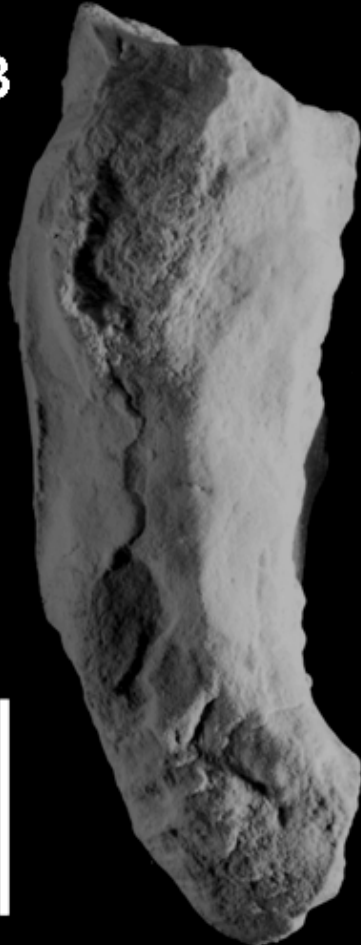
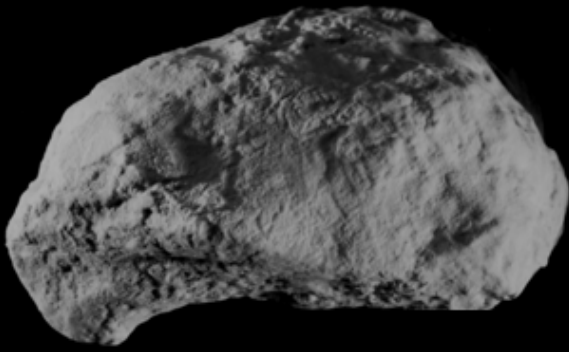


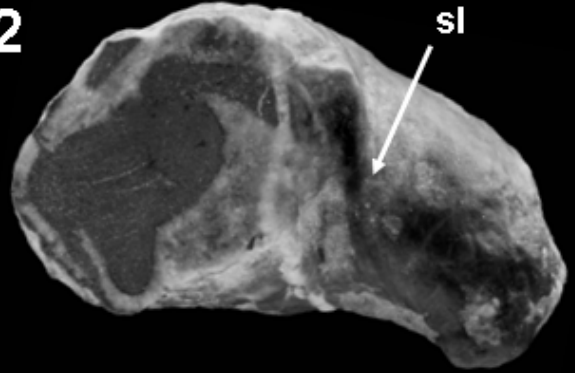
Lámina 5. *Pachytraga tubiconcha* Astre. Escala 1 cm. Figs. 1 – 3 del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande. Abreviaciones. *sl.* surco del ligamento. 1. Vista posterior de la valva derecha (07/728). 2. Vista dorsal de un ejemplar articulado (07/720 y 07/727). 3. Vista anterior de la valva derecha (07/730).

1

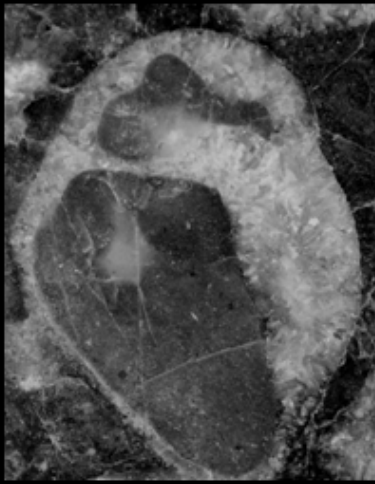


2

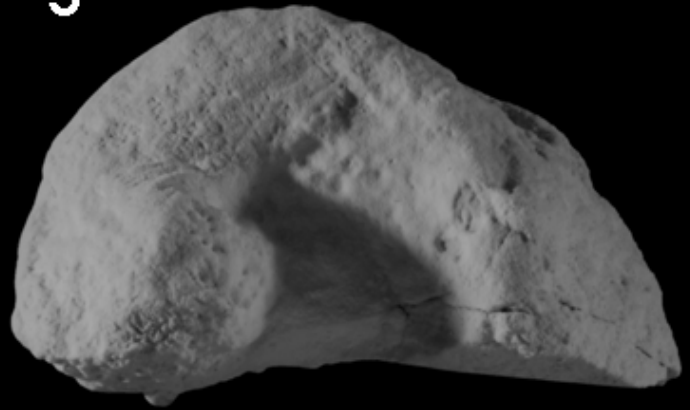
sl



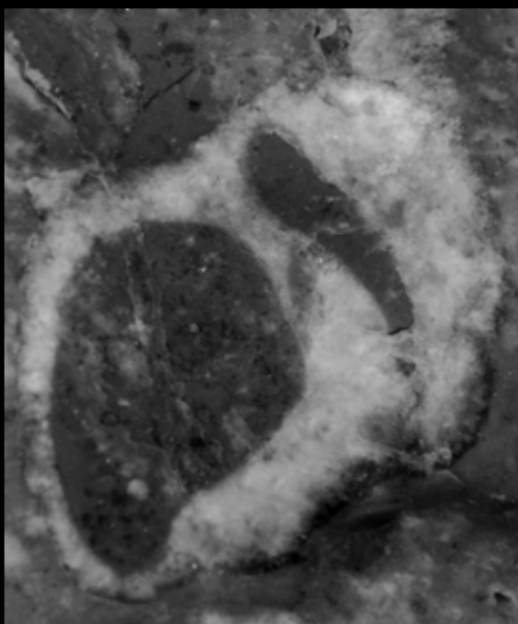
3



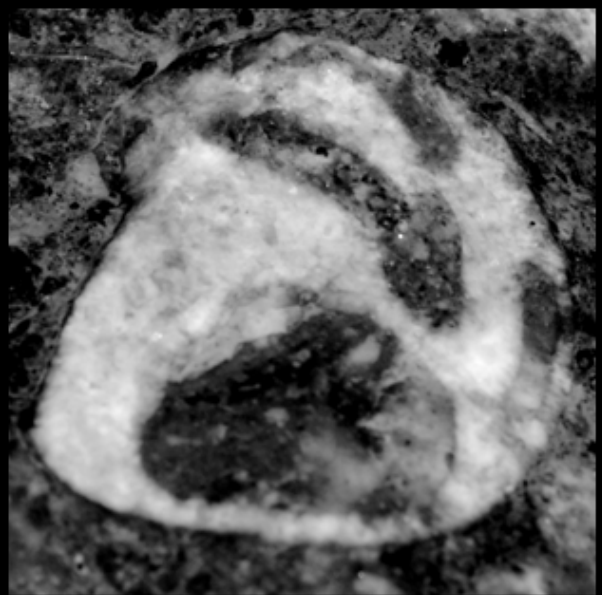
5



4



6



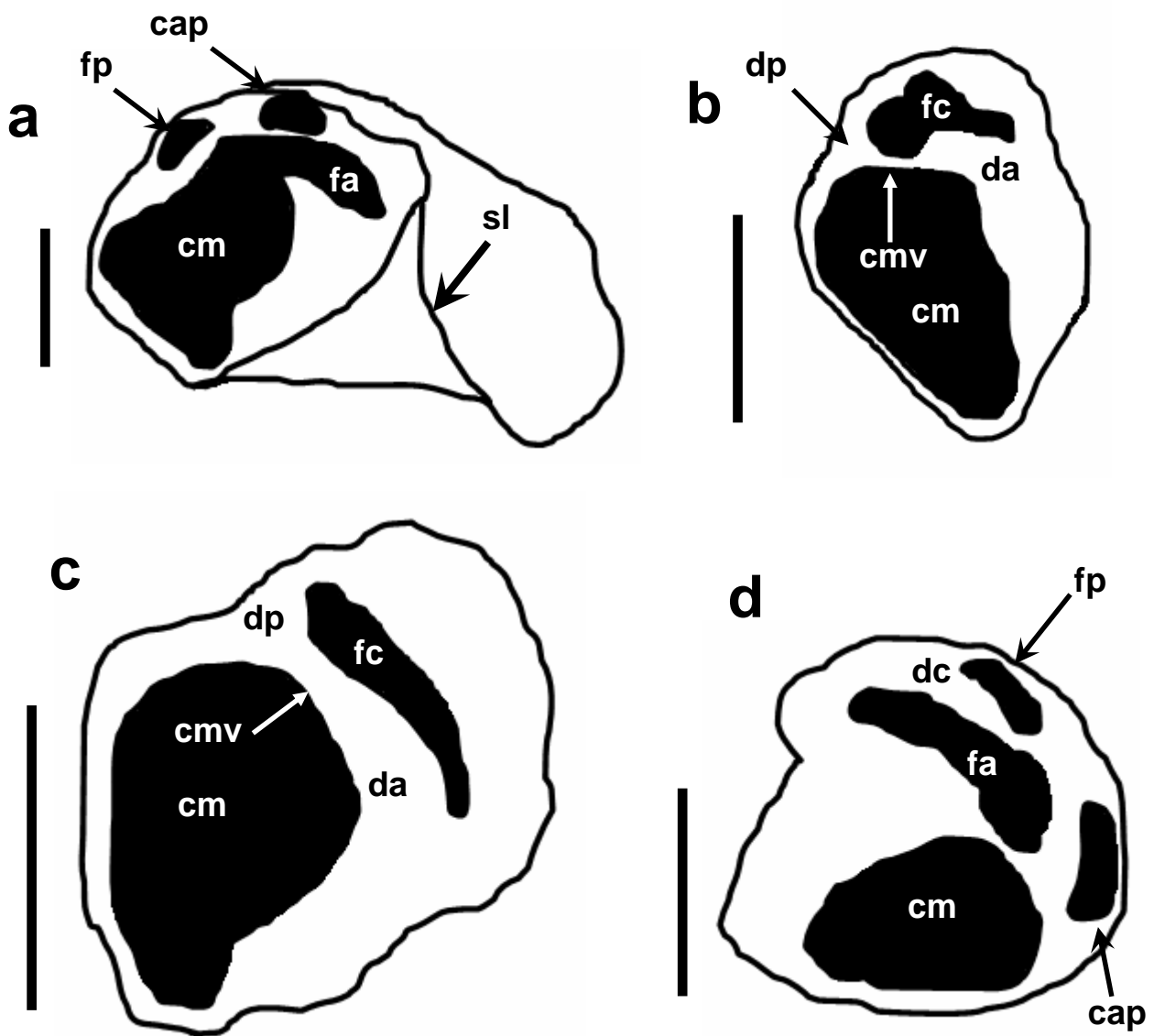


Lámina 6. *Pachytraga tubiconcha* Astre. Escala 1 cm. Figs. 1, 2, 4 y a. del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande; Figs. 3, 5, 6, b, c y d. del Barremiano Superior, Formación Agua del Burro, Arroyo Barranca Grande. Abreviaciones. *sl.* surco del ligamento; *cm.* cavidad del manto; *dp.* diente posterior; *da.* diente anterior; *dc.* diente central; *fp.* foseta posterior; *fc.* foseta central; *cap.* cavidad accesoria posterior; *cmv.* cresta medio ventral. 1. Vista ventral de la valva izquierda (07/725). 2, a. Vista dorsal del ejemplar de la Figura 1, con sección transversal a nivel de la valva derecha. 3, b. Sección transversal de la valva izquierda a nivel de la comisura (Fotografiado en campo). 4, c. Sección transversal de la valva izquierda a nivel de la comisura (Fotografiado en campo). 5. Vista anterior de la valva izquierda (07/731). 6, d. Sección transversal de la valva derecha a nivel de la comisura (Fotografiado en campo).



Lámina 7. *Retha tulae* (Felix). Escala 1 cm. Figs. 1 - 5 del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande. Abreviaciones. *sl.* surco del ligamento; *cm.* cavidad del manto; *capi.* cavidad accesoria posterior incipiente. **1.** Vista anterior de ejemplar articulado (Fotografiado en campo). **2.** Vista anterior de ejemplar articulado (Fotografiado en campo). **3.** Vista dorsal anterior de la valva derecha (07/741). **4.** Vista anterior de la valva izquierda (07/738). **5.** Vista de la valva izquierda desde la comisura (07/738).

1



2



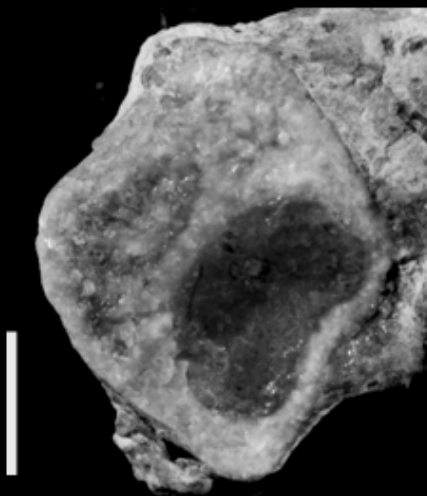
3



5



4



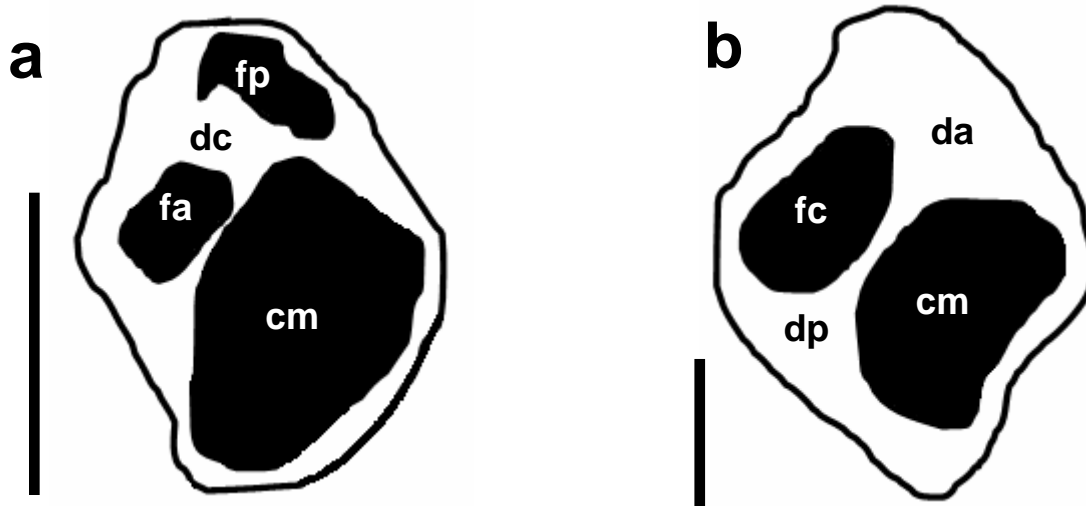
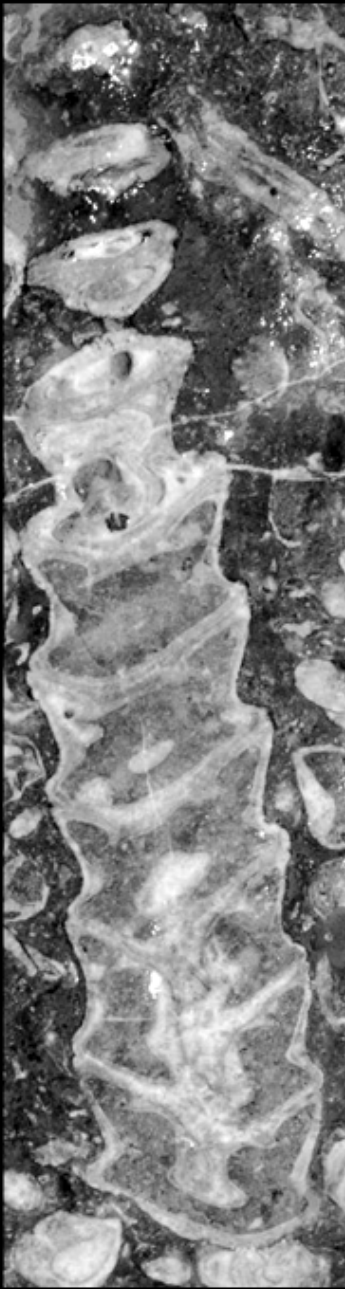


Lámina 8. *Retha tulae* (Felix). Escala 1 cm. Figs. 1 – 3, 4, 5 y b. del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande; Figs. 3 y a. del Barremiano Superior, Formación Agua del Burro, Arroyo Barranca Grande. Abreviaciones. *cm.* cavidad del manto; *dp.* diente posterior; *da.* diente anterior; *dc.* diente central; *fp.* foseta posterior; *fc.* foseta central. 1. Vista ventral de la valva izquierda (07/737). 2. Vista anterior de la valva izquierda (07/740). 3, a. Sección transversal de la valva derecha a nivel de la comisura (Fotografiado en campo). 4, b. sección transversal de la valva izquierda a nivel de la comisura (07/742). 5. Vista anterior de la valva derecha (07/732).

1



2



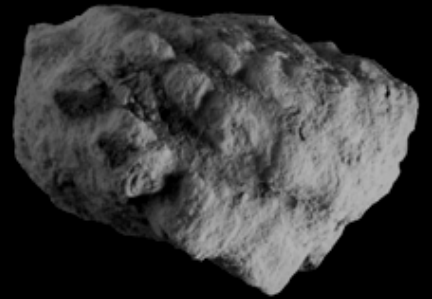
3



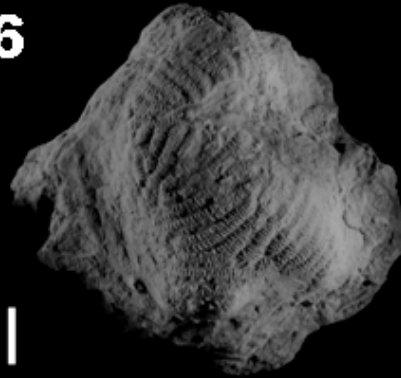
4



5



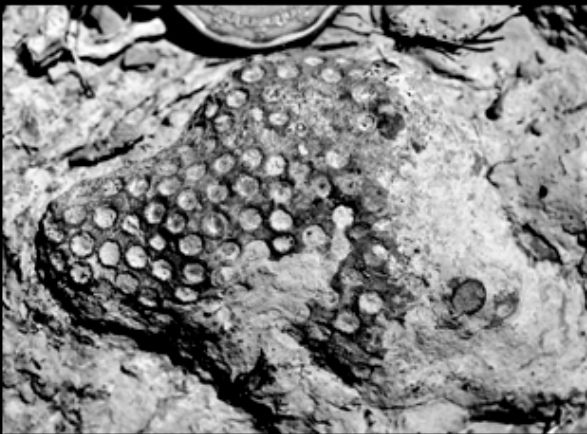
6



7



8



9

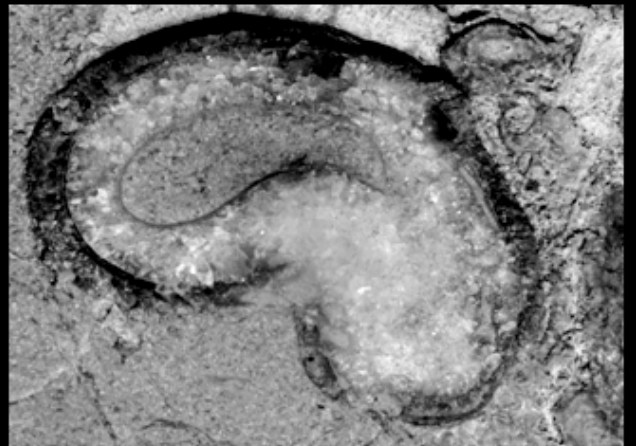


Lámina 9. Fauna acompañante. Escala 1 cm. Fig. 1 del Barremiano Superior, Formación Agua del Burro, Arroyo Barranca Grande; Figs. 2 - 7 del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo Barranca Grande; Fig. 8 del Aptiano Inferior, Formación San Juan Raya, Arroyo San Lucas; Fig. 9 del Barremiano, Formación Zapotitlán, Camino San Antonio Texcala - Santa Ana Teloxtoc. 1. *Cossmanea (Eunerinea) poblana* Buitrón y Barceló - Duarte (Fotografiado en campo). 2. *Isognomon lamberti* Muellerried (07/758). 3. *Pseudocidaris clunifera* Agassiz (07/765). 4. *Lunatia praegrandis* (Roemer) (07/761). 5. *Tylostoma aguilerai* Alencáster (07/760). 6. *Felixastrea mexicana* Reyerros (07/755). 7. *Pterotrighonia plicatocostata* Nyst y Galeotti (07/754). 8. *Praocyatophora aguilerai* Reyerros (Fotografiado en campo). 9. *Toucasia* sp. (Fotografiado en campo).

ANEXO

Presencia de especies de rudistas por localidad				
Localidad	San Antonio Texcala	Barranca Grande	Barranca Grande	Arroyo San Lucas
Formación	Zapotitlán	Agua del Burro	San Juan Raya	San Juan Raya
Edad	Barremiano	Barremiano superior	Aptiano inferior	Aptiano inferior
<i>Toucasia</i> sp.	X			
<i>Agriopleura douvillei</i>		X	X	X
<i>Pachytraga</i> aff. <i>paradoxa</i>	X	X	X	X
<i>Pachytraga tubiconcha</i>		X	X	X
<i>Retha tulae</i>		X	X	X