

Tafonomía y Paleoecología de las ostras de la Formación San Juan Raya, Aptiense del sureste de Puebla, México

M. I. Hernández-Ocaña⁽¹⁾, S. A. Quiroz-Barroso⁽²⁾ y F. Sour-Tovar⁽²⁾

(1) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.

(2) Museo de Paleontología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.
saqb@ciencias.unam.mx

RESUMEN

La Formación San Juan Raya aflora al suroeste de Tehuacán, en el estado de Puebla y está constituida por rocas marinas y marino-marginales altamente fosilíferas del Cretácico Inferior (Aptiense). Las ostras estudiadas pueden agruparse desde el punto de vista tafonómico en: a) detrito de conchas; b) ostras retransportadas incluidas en arenisca calcárea y c) agregados de ostras de dimensiones variables en depósitos fangosos, desde ostreolitos hasta biohermas, constituidos por las ostras *Ostrea alicula* Hamlin, 1884 y *Amphidonte (Ceratostreon) acuticosta* (Nyst y Galeotti, 1840). Estos últimos representan bancos o arrecifes naturales en los que las ostras permitieron la coexistencia de una gran variedad de invertebrados como corales, gasterópodos, erizos y otras especies de bivalvos, ya que sus conchas sirvieron como sustrato de fijación o refugio contra depredadores. En algunos casos existen briozoarios y serpúlidos como organismos incrustantes, bioerosión por esponjas y por bivalvos litófagos, así como asociaciones que representan sucesiones ecológicas y relaciones de competencia ecológica entre las ostras y otras especies. Las diferentes tafofacies relacionadas con el registro de ostras indican cambios en la dinámica del depósito, en el origen de las concentraciones formadas tanto por los hábitos gregarios de las ostras como por procesos ambientales, y en el tiempo promedio involucrado para su formación.

Palabras clave: bioherma, Cretácico, México, ostras, paleoecología, tafofacies.

Taphonomy and paleoecology of Aptian oysters from the San Juan Raya Formation in south-eastern Puebla, Mexico

ABSTRACT

*The San Juan Raya Formation outcrops southwest of Tehuacán, Puebla State. It is made up of highly fossiliferous marine and marginal marine rocks of Early Cretaceous (Aptian) age. The taphonomical record of studied oysters consists of: a) shell debris, b) reworked oysters in calcareous sandstone, and c) oyster aggregates of different sizes in muddy deposits, from ostreoliths to bioherms formed by *Ostrea alicula* Hamlin, 1884 and *Amphidonte (Ceratostreon) acuticosta* (Nyst y Galeotti, 1840) oysters. The latter represent banks or natural reefs where oysters allowed the coexistence of diverse invertebrates such as corals, gastropods, sea urchins and many bivalve species, since their shells served as substrate or shelter from predators. In some cases there are encrusting bryozoans and serpulids, bioerosion produced by sponges and by bivalves, and associations that represent ecological successions and competition amongst oysters and other species. Described oyster taphofacies suggest changes in the dynamics of sedimentary deposits, the origin of assemblages formed by the gregarious habit of oysters as well as by environmental processes, and time-averaging involved in their formation.*

Keywords: bioherm, Cretaceous, Mexico, oysters, paleoecology, taphofacies.

ABRIDGED ENGLISH VERSION

Introduction and methods

Since the early XIX century, the paleontological record of rocks from the San Juan Raya Formation has attracted the attention of geologists and paleontologists, who have contributed to the knowledge of the formation, especially the studies on invertebrate fossils such as corals, brachiopods, gastropods, bivalves, ammonites, arthropods and echinoids. Bivalves are among the best represented groups, including oysters; their presence has been referred to since the first faunal descriptions of this formation.

Taphonomic and paleoecological analysis on the fossil content of the San Juan Raya Formation is important for understanding the Cretaceous of Mexico. For this reason, staff of the Palaeontology Museum in the Faculty of Sciences of the U.N.A.M., have been studying the taphonomic features and autoecology of several bivalve species collected from this formation in recent years.

Fossil assemblages suggest a succession of marginal - marine facies through time and space, and they also show that during the Early Cretaceous (Aptian) the San Juan Raya area was partially covered by shallow warm waters extending from the beach area and beyond natural barriers formed by reef patches (Quiroz-Barroso et al., 2010).

Although fossil oysters from San Juan Raya do not show great diversity, several strata have numerous accumulations of oyster valves; this represents an excellent opportunity to characterize the taphofacies that allow the accomplishment of paleoecological and environmental interpretations.

Measurement of stratigraphic sections was part of the field work, including the location of levels where oysters were found (Figs. 1 to 3). Besides collecting fossils, a photographic record was made, including collected and non-collected specimens, and field data were obtained from direct observations, in order to make a later taphonomic analysis.

Biostratigraphic attributes used (reorientation, disarticulation and fragmentation) were modified from Brett & Baird (1986) and from Fernández-López (2000); they were calculated according to the following rate: very high: >75%; high: 50-75%; low: 25-50%; very low: <25%. Other attributes considered were size and shape selections, as well as wear-out or corrosion, which is a combination of mechanical abrasion (AM) and biogeochemical corrosion (CBQ). These attributes were useful for establishing an evaluation of the preservation quality of fossil remains: 1) good preservation without alterations; 2) good preservation with minimum alterations; 3) bad preservation with moderate alterations; 4) poor preservation with high alterations. Observation of taphonomic attributes was completed by considering some other traits that allow taphonomic and ecological interpretations (bioerosion, epibiont encrusting organisms, and associated organisms).

In order to detect the effects of diagenetic processes such as shell dissolution, filling with sediments or mineral substitution, thin sections of oysters samples were examined by standard petrographic methods and also by staining with Alizarin Red (0.2 g for 100 mL of HCl 1.5%) and potassium ferricyanide $K_3[Fe(CN)_6]$ (2 g for 100 mL of HCl 1.5%), according to the method of Dickson (1965), detailed in Sánchez-Beristain (2010). The preservation of oyster valves was compared with the one of *Isognomon*, a pteriod bivalve associated to the record of oysters at some banks.

Description of fossil assemblages not related to oyster reefs, was made using the classification of Kidwell et al., (1986) and Fürsich (1990) according to taxonomic composition (monotypic and polytypic).

The origin or cause of assemblages observed during field work was defined according to a classification proposed by Kidwell et al., (1986): biogenic, sedimentological or diagenetic.

In order to establish the average time, criteria of Kidwell & Bosence (1991), Flessa et al., (1993), Kidwell (1998), and Flessa (2001) were considered; these authors classify fossil assemblages according to the magnitude of time during which they were formed: census, indicates a temporary mixture of days or years and are a typical product of sudden death due to rapid burial or mass mortality; within-habitat, characterized by showing generations of organisms with or without an environmental change, their temporal mixing represents periods ranging from a very few years to a few millions of years depending of the environment; environmentally condensed, average time in which they form ranges from 10 to millions of years depending of the environment, these associations derive from two or more communities and reflect the taphonomic overlap of two or more environments; biostratigraphically condensed, their average time ranges from 100,000 to 100 million years, and is composed by taxa from different biozones mixing in a single environment.

Taphofacies related to the record of oysters were established according to the works of Lazo (2006) and Kietzmann & Palma (2009).

Results and conclusions

Alencáster (1956) described the species *Ostrea alicula* Hamlin, 1884 and *Exogyra acuticosta* (Nyst and

Galeotti, 1840) for the San Juan Raya Formation. In the same study, a single specimen of *Exogyra tuberculifera* = *Amphidonte (Cerastostreon) tuberculifera* (Koch and Dunker, 1837) for Zapotitlán Formation was described. Previously, Coquand (1869) considered *Exogyra acuticosta* within the synonymy of *Amphidonte (Cerastostreon) boussingaulti* (D'Orbigny, 1842). During the development of this study different ontogenetic stages of *Exogyra acuticosta* for the San Juan Raya Formation were recognized, which shows its relationship to the Cretaceous species *Amphidonte (Cerastostreon) boussingaulti* and *A. (C.) tuberculifera*. However, due to the small size of the adult forms (20 to 25 mm in height), with its shells markedly inequivalved with a flat right valve, and the angular and prominent ribs that grow by intercalation and project margin forming acute fingerings, is considered as *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta* in this study (Fig. 4).

The *Ostrea alicula* Hamlin, 1884 and encrusting in juvenile stages *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta* (Nyst and Galeotti, 1840) are very abundant in the San Juan Raya Formation, and their association occurs in both the ostreoliths as in bioherms (Fig. 4). In adult stages, *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta* appears in sediments close to the rudists and oysters banks.

Figures 5 to 11 and Table 1, show the taphonomic traits of the stratigraphic levels with a record of fossil oysters in the localities under study.

Oyster assemblages in the San Juan Raya Formation are biogenic (due to the gregarious habits of these organisms) or sedimentologic (because of currents and episodic events of deposition during storms and during unloading of continental sediments); sometimes they have mixed origins.

Taphofacies of oyster assemblages in this formation may be interpreted as deposits with low energy flows that did not move much for oysters from their environment and reflect active diagenetic and/or biostratigraphic events at an inner shelf environment, (Table 2). The average time estimated for taphofacies analyzed may be interpreted as census and within-habitat.

The record of oysters is found in extensive areas all along the formation, indicating that they created banks or true patchy and fringing reefs, which vary in size, geometry and bioerosion intensity.

Oysters coexisted in this ecosystem with a great variety of invertebrates such as corals, gastropods, echinoids and other species of bivalves, and their shells served as substrate or shelter from predators.

The type of associated organisms and their relative abundance indicate the existence of complex ecological relationships, mainly competing with rudists and corals, and also ecological successions when environmental conditions changed, as in the case of pteriod bivalves belonging to *Isognomon* genus.

Microstructure preservation in oyster shells is mainly due to their calcite composition, resistant to dissolution; however, staining with Alizarin Red and potassium ferricyanide allowed us to detect the presence of dolomite in shells of *Isognomon*, and of calcite rich in Fe^{+2} in materials that surround the shells and fill their chambers, which indicates that shells were affected by the action of meteoric fluids. On the other hand, after final burial, organisms were included in sediments subject to compression and to chemical dissolution, indicated by the presence of stylolites.

Thin section analysis and staining show preservation without significant diagenetic alterations in several areas of shells, so it seems possible to extract enough carbonate to make future geochemical analysis (for example, stable isotopes), in order to know the variations of environmental factors such as temperature. This information may be useful to detect other types of environmental changes that had influence on the ecological relationships or on ecological successions observed in the studied reefs, as well as deposition rates or salt content in water.

Introducción

Desde principios del siglo XIX, el registro paleontológico de las rocas de la Formación San Juan Raya atrajo la atención de geólogos y paleontólogos que han contribuido a su conocimiento, resaltando los estudios de invertebrados fósiles tales como corales, braquiópodos, gasterópodos, bivalvos, amonites, artrópodos y equinoideos. Uno de los grupos mejor representados es el de los bivalvos y dentro de estos están las ostras, cuya presencia ha sido referida desde las primeras descripciones de la fauna de esta formación.

El análisis tafonómico y paleoecológico del conte-

nido fosilífero de la Formación San Juan Raya es relevante para el conocimiento del Cretácico de México, sin embargo es un aspecto que ha sido abordado solo recientemente (Quiroz-Barroso *et al.*, 2010, 2011; Serrano-Brañas y Centeno-García, 2014a, 2014b). Por esta razón, en los últimos años se ha realizado en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, el estudio de las características tafonómicas y la autoecología de diferentes especies de bivalvos de esta formación. Las diferentes concentraciones fósiles sugieren una sucesión de facies marinas y marino-marginales a través del tiempo y del espacio y muestran que durante el Cretácico Temprano (Aptiense), el área de San Juan Raya estuvo cubierta parcialmente

por aguas cálidas y poco profundas que se extendían desde la zona de playa hasta más allá de las barreras naturales constituidas por parches arrecifales (Quiroz-Barroso *et al.*, 2010; Quiroz-Barroso, 2012).

Si bien no existe una gran diversidad de ostras en la Formación San Juan Raya, varios estratos presentan numerosas concentraciones, lo que brinda una excelente oportunidad para la caracterización de tafofacies que permite realizar interpretaciones paleoecológicas y ambientales.

De acuerdo a lo anterior, el objetivo de este estudio es contribuir al conocimiento paleontológico de los bivalvos del Cretácico de San Juan Raya mediante la caracterización tafonómica del registro de ostras, el establecimiento de las tafofacies correspondientes y el análisis de las implicaciones paleoecológicas y ambientales de este registro.

Estudios previos en el área de estudio

Los primeros trabajos de investigación de la región fueron llevados a cabo por Nyst y Galeotti (1840) quienes hicieron una descripción de los fósiles del área, asignándoles una edad jurásica. Posteriormente D'Orbigny (1850) revisó el material y lo reasignó al Senoniense y Coquand (1869) consideró a esta fauna del Cretácico Inferior (Urgo-Aptiense), basándose en las especies de ostras.

A principios del siglo XX, Aguilera (1906) realizó el primer trabajo acerca de la geología de San Juan Raya y denominó a esta unidad formación, junto con una lista de fósiles que incluye a especies de la Superfamilia Ostreoidea. A pesar de lo anterior, las descripciones taxonómicas de las especies colectadas no fueron publicadas, quedando éstas como *Nomina nuda* (Alencáster, 1956). Otros trabajos sobre la geología y paleontología del área en este periodo son los de Burckhardt (1930), Müllerried (1933, 1934), Lambert (1935) y Maldonado-Koerdell (1953).

En relación al registro paleontológico, Alencáster (1956) estudió los gasterópodos y bivalvos de la Formación San Juan Raya recolectados por Aguilera. Otros registros de la fauna corresponden a: foraminíferos y ostrácodos (Segura-Vernis y Rodríguez-Torres, 1972); corales (Reyerros, 1963; Löser *et al.*, 2013); crustáceos decápodos (Feldmann *et al.*, 1995); bivalvos (Zárate, 2003; Mora-Almazán, 2008; Escalante-Ruiz, 2006; Ortega-Hernández, 2007); gasterópodos (Buitrón y Barceló-Duarte, 1980; Salmones, 1994); amonites (González-Arreola, 1974); braquiópodos (Hernández-Lascars y Galván-Mendoza, 1990; Navarro-Santillán, 2006); equinodermos (Maldonado-Koerdell, 1953; Buitrón, 1968, 1970); e icnitas de dino-

saurios (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 2004, 2012; Rivera-Sylva *et al.*, 2006).

Algunos de los trabajos incluyen una interpretación paleobiológica, ecológica y tafonómica de bivalvos perforadores de corales y de ostras (Zárate, 2003) y de madera (Mora-Almazán; 2008); el estudio tafonómico y paleobiológico de bivalvos trigónidos y ostreoideos (Escalante-Ruiz, 2006; Quiroz-Barroso *et al.*, 2010, 2011; Hernández-Ocaña, 2012; Hernández-Ocaña y Quiroz-Barroso, 2011) consideraciones sobre la ontogenia y ecología en la concha de gasterópodos y bivalvos (Salmones, 1994; Revilla-Ríos, 1995); implicaciones paleoambientales de crustáceos (García-Barrera *et al.*, 1994); consideraciones ambientales de rudistas (Ortega-Hernández, 2007); reconstrucción paleobatimétrica con moluscos (Gómez-Espinosa *et al.*, 2010) y consideraciones evolutivas de los bivalvos de esta formación (Quiroz-Barroso, 2012).

Superfamilia Ostreoidea

La taxonomía de las ostras es un tema de difícil abordaje debido a su estilo de vida que normalmente es gregario, viviendo adheridas unas sobre otras, así como a su gran plasticidad ecológica, con una concha de notable variación morfológica dentro de sus especies condicionada por su adaptación al sustrato en donde viven y a las diferencias ambientales que soportan.

Los estudios de ostricultura actual han permitido el conocimiento a detalle de la biología de las ostras. De acuerdo a Polanco-Torres y Corral (2004) las ostras, como los demás moluscos bivalvos, pueden cambiar de sexo durante su vida, pudiendo ser hembras o machos alternadamente. Al llevarse a cabo la fecundación, los huevos de las ostras pasan al estadio de larvas y cuando éstas alcanzan la etapa de véliger, son expulsadas al agua. Las fases larvianas tienen una vida pelágica con una duración de tres a cuatro semanas, nutriéndose esencialmente de nanoplankton vegetal. La larva véliger es microscópica y flota formando parte del plancton durante dos o tres semanas, su alimentación se va incrementando al hacer pasar corrientes de agua entre sus valvas y reteniendo a los microorganismos que van en ella, a los cuales digieren y asimilan. Posteriormente hay dos etapas larvianas más: la de pedivéliger en donde se desarrolla un pie, y la de plantígrado en donde el pie está totalmente desarrollado y es funcional y aparece el biso, llevando el organismo una vida bentónica. Al término de estos estadios, el pie desaparece y el organismo comienza a fijarse e inicia la secreción de la concha. Durante estas etapas la mortalidad de las

ostras es elevada, debido entre otras causas a la competencia con otras especies por un espacio para fijarse, su depredación, enfermedades, cambios en la concentración de sales del agua y variaciones de la temperatura. El tiempo de desarrollo hasta alcanzar la madurez sexual es generalmente de un año y el que necesitan para llegar a la talla adulta, que en la mayoría de las especies es de entre 8 y 9 cm, es de 3 a 4 años, pudiendo reducirse a 2 años con el aumento de la temperatura en aguas tropicales. Además de la temperatura, otros factores que influyen en el desarrollo de las ostras son la iluminación, la salinidad, la cantidad de oxígeno disuelto en el agua, la naturaleza del fondo, el movimiento de las aguas y la disponibilidad de nutrientes (Polanco-Torres y Corral, 2004).

Las ostras han desarrollado diversos mecanismos para evitar a los depredadores de fondo (cangrejos, pulpos, caracoles) como el cierre completo de sus valvas, escudos y pliegues en las comisuras y las espinas hióticas. También han desarrollado un mecanismo llamado *self-cleansing*, mediante el cual pueden expulsar partículas que penetran en su interior y que son rechazadas al no poder digerirlas. Muchas de estas partículas pasan de la cámara inhalante hacia las cortinas paleales, donde son acumuladas en grandes masas; una contracción del músculo aductor fuerza al agua desde la cavidad del manto hacia el pseudosifón, llevando a las partículas hacia afuera. Esta adaptación ha permitido a muchos géneros de ostras vivir en aguas turbias, por lo que sin este mecanismo algunos géneros como *Ostrea* y *Cassostrea* no habrían podido invadir las aguas costeras (Stenzel, 1971).

Las ostras se desarrollan principalmente en los fondos de aguas marinas poco profundas (Ayyasami, 2006). Batimétricamente, las especies actuales viven confinadas a baja profundidad entre la zona intermareal y los 30 m y se desarrollan en aguas levemente salobres en ambientes marinos restringidos. La temperatura de las aguas es por lo general templado-cálida (Stenzel, 1971). Requieren de un sustrato firme en el cual puedan adherirse unas sobre otras, disponiéndose en forma transversal a la circulación de las aguas y contrarrestando así los efectos de la corriente. Estas condiciones ambientales también se han sugerido para las ostras fósiles (Stenzel, 1971).

Las especies de la Familia Gryphaeidae se caracterizan por vivir incrustadas al sustrato (incluyendo exoesqueletos de otros invertebrados) durante los estadios juveniles, pero en la edad adulta suelen vivir sobre el sustrato. Algunas especies de *Gryphaea* vivieron en sustratos blandos, descansando sobre la valva inferior (izquierda) la cual es fuertemente con-

vexa y gruesa a diferencia de la valva superior (derecha) que es plana y lisa. Comúnmente se encuentran en sedimentos blandos de grano fino (arcillas o margas) depositados en ambientes marinos de baja energía (Ros-Franch, 2009).

Las especies de la Familia Ostreidae son gregarias y viven adheridas al sustrato durante su edad adulta. Stenzel (1971) describe los hábitos de vida actuales dentro del grupo:

a) incrustantes en rocas y manglares de zonas intermareales, en donde la exposición al aire, al sol y al agua de mar corroe las conchas durante la vida de las ostras, quedando expuestas a fragmentarse por la acción de las olas. Una vez muertas, la acción corrosiva es fuerte y las conchas se desintegran rápidamente; b) cementantes formando bancos (arrecifes) por acumulaciones sucesivas de conchas de múltiples generaciones a través de los años. Las ostras se fijan unas a otras, construyendo montículos de conchas. Cuando las ostras del fondo mueren, las larvas se fijan a las conchas viejas, aumentando el tamaño del arrecife. Con la construcción de los montículos, las ostras tienen un mejor acceso a las corrientes que traen comida y llevan los residuos. De acuerdo a Stenzel (1971), los tipos de bancos que pueden formar las ostras son 1) franjeantes, adyacentes a la costa en los canales de mareas a lo largo de los ejes del estuario, alcanzan una profundidad de 3 a 30 m y una longitud de 370 a 750 m o más cuando se incrementa la corriente en el canal axial; 2) cordones, con crestas angostas que pueden quedar expuestas en un ancho aproximado de 10 m durante la marea baja, se encuentran en lagunas o como barreras entre el mar y bahías salobres, su forma está determinada por la forma de la laguna y la corriente del mar, en esta zona de intermarea las ostras no pueden alimentarse por filtración cuando la marea está baja, lo que impide que estos tipos de arrecife crezcan tan rápido; 3) parches, se desarrollan lejos de la costa y su tamaño y localización dependen en gran medida del sustrato idóneo: cuando hay sedimentos fangosos, las ostras suelen ser reemplazadas por otros organismos, mientras que en sustratos firmes tienen ventaja, ya que las larvas encuentran conchas o restos de conchas para fijarse. La forma de vida sésil permite que conserven su posición de vida original, la mayoría de estos organismos se pueden encontrar en el campo con sus valvas unidas sin rasgos de desarticulación o fractura, ya que son estructuras resistentes a las olas de alta energía, formándose en aguas poco profundas.

Actualmente los bancos de ostras constituyen barreras naturales que actúan como rompeolas que protegen de la erosión a las líneas de costa adyacentes y adquieren una importancia notable, ya que

constituyen un sustrato para el establecimiento de diversas comunidades y proveen de una estructura sólida a los organismos sésiles, sirven de refugio a otros organismos y estabilizan los sedimentos del fondo, permitiendo el establecimiento de organismos bentónicos. Gran cantidad de organismos marinos como poliquetos, tunicados, esponjas y cirrípedos comienzan a crecer sobre sus conchas hasta el punto que las ostras se debilitan y mueren (Lippson y Lippson, 1997).

Durante el Cretácico, este tipo de biohermas alcanzó extensiones de pocos m a varios km, desarrollándose en plataformas epicontinentales poco profundas como parte del mar de Tethys (Abdulkader y Sadaqah, 1998).

Marco estratigráfico

Los afloramientos estudiados se localizan en el municipio de Zapotitlán, estado de Puebla, aproximadamente a 45 km al suroeste de la Ciudad de Tehuacán, entre los poblados de Santa Ana Teloxtoc, San Lucas Teteletitlán y San Juan Raya. Las localidaes se ubicaron de acuerdo a la hoja Tehuacán escala 1:50 000 del INEGI, por lo que los nombres de las Barrancas corresponden a las de este mapa topográfico (Figura 1).

La región San Juan Raya-Tehuacán forma parte de la Provincia Fisiográfica Sierra Madre del Sur. Está conformada principalmente por afloramientos de rocas cretácicas, y en menor proporción por afloramientos de rocas del Paleozoico, Paleógeno y Neógeno.

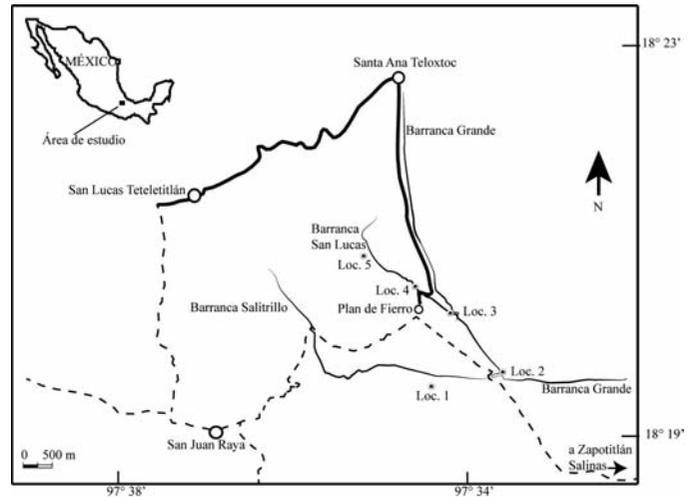


Figura 1. Ubicación de las localidades de estudio de acuerdo a la carta topográfica a escala 1:50 000 del INEGI, hoja Tehuacán.

Figure 1. Map showing generalized distribution of localities sampled in the area of investigation, according to the topographic Tehuacan map, scale 1:50 000, INEGI.

En 1956, Calderón describió las formaciones cretácicas Zapotitlán, Miahuatepec, San Juan Raya y Cipiapa. Posteriormente, Barceló-Duarte (1978) y Buitrón y Barceló-Duarte (1980), elevaron el rango de los miembros Agua del Burro y Agua del Cordero de la Formación Zapotitlán a formaciones independientes (Figura 2).

La Formación San Juan Raya (Aptiense) se compone litológicamente de lutita de color gris verdoso a gris. Alternadas con las capas de lutita se encuentran

Sistema	Serie	Piso	REGIÓN TEHUACÁN					
			Calderón, 1956		Barceló-Duarte, 1978		Mendoza-Rosales, 2010	
CRETÁCICO	Superior	Turoniano	?				?	
		Cenomaniano	?				?	
	Inferior	Albiano	Formación Cipiapa		Formación Cipiapa		Formación Cipiapa	
		Aptiano	Formación San Juan Raya	Formación Miahuatepec	Formación San Juan Raya	Formación Miahuatepec	Formación San Juan Raya	Formación Miahuatepec
			Fm. Agua del Cordero / Fm. A. Burro		Fm. Agua del Cordero / M. Agua del Burro		Fm. Agua del Cordero / M. Agua del Burro	
		Barremiano	Formación Zapotitlán		Formación Zapotitlán		Formación Zapotitlán	
		Huateriviano					Fm. Caltepec	Fm. La Compañía
		Valanginiano						
		Berriasiano					Caliza Coyotepec	

Figura 2. Unidades estratigráficas del área de estudio.

Figure 2. Stratigraphic units in the study area.

estratos delgados de entre 1 y 5 cm de espesor de lutita calcárea, así como arenisca y arenisca calcárea de grano fino a medio de 2 a 50 cm de espesor de colores gris, gris verdoso o crema y con gran cantidad de vetillas de calcita; entre estas capas se encuentran verdaderas coquinas de ostras (Barceló-Duarte, 1978). Paleontológicamente, esta unidad es la más significativa del área. Barceló-Duarte (1978) estimó un espesor total de 800 m aproximadamente, sin embargo este no fue un dato definitivo ya que estructuralmente es muy compleja, con fuerte plegamiento y fallamiento. Serrano-Brañas y Centeno-García (2014a, 2014b) realizaron un estudio de la estratigrafía del área en el que se presenta una columna compuesta de 765 m de espesor.

La Formación San Juan Raya cambia lateralmente a la caliza de color gris-negro con marga de la Formación Miahuatpec (Aptiense) y cubre concordantemente a la Formación Zapotitlán (Barremiense Inferior-Superior); hacia el Este sobreyace con la formación Agua del Burro (Barremiense Inferior-Aptiense Inferior) y hacia el Sureste su contacto es transicional con los conglomerados de la formación Agua del Cordero (Barremiense Superior-Aptiense Inferior). El contacto superior es discordante con la Formación Cipiapa (Albiense-Cenomaniense) y con depósitos de aluvión.

Recientemente Mendoza-Rosales (2010), al estudiar la evolución tectonosedimentaria de la región de San Juan Raya-Zapotitlán-Tehuacán, propone de manera informal la redefinición de estas unidades, nombrando dos formaciones nuevas (Caltepec y La Compañía) y considerando a Agua del Burro como el miembro inferior de la Formación San Juan Raya con base en la afinidad que presentan sus asociaciones de facies, todas ellas acumuladas en ambientes costeros o marinos someros durante el lapso Barremiense-Aptiense temprano, restringiendo como Formación Zapotitlán a la sucesión arcillo-arenosa y calcárea de edad Hauteriviense (?)-Barremiense acumulada en ambientes marinos más distales (turbiditas de aguas someras en una plataforma clástica) (Figura 2). En espera de la publicación formal de esta contribución, en el presente estudio se sigue la propuesta de Calderón (1956) y la enmienda de Barceló-Duarte (1978).

Metodología

Para realizar este estudio se midieron las secciones correspondientes en el campo, ubicando los niveles, que pueden abarcar uno o más estratos, en donde se presentan las ostras (Figura 3). Se colectó el material,

se elaboró una bitácora fotográfica que incluye el material colectado y el que no se pudo coleccionar, y se tomaron datos de campo a partir de las observaciones realizadas para efectuar el análisis tafonómico posteriormente.

Los índices o atributos biostratinómicos que se utilizaron (reorientación, desarticulación y fragmentación) fueron modificados de Brett y Baird (1986) y Fernández-López (2000) y se estimaron de acuerdo a la siguiente proporción: muy alta > 75%; alta 50 - 75%; baja 25 - 50 %; muy baja < 25%. Otros atributos considerados fueron la selección de tamaños y formas, así como el desgaste o *corrosión* producto de la abrasión mecánica (AM) y/o la corrosión biogeoquímica (CBQ). Con estos atributos se estableció posteriormente una evaluación de la calidad de preservación de los restos: 1) buena preservación sin alteración; 2) buena preservación con mínima alteración; 3) mala preservación con moderada alteración; 4) pobre preservación con alta alteración. La observación de los atributos tafonó-

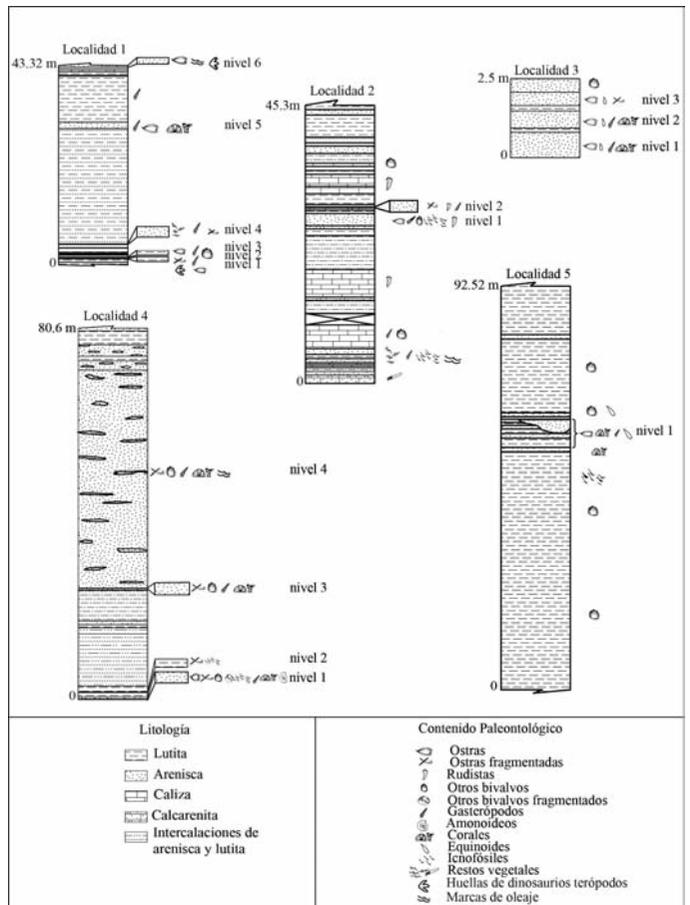


Figura 3. Distribución del registro de ostras en las localidades y niveles estudiados.

Figure 3. Oyster distribution in the localities and levels studied.

micos se completó considerando otras características que permiten las interpretaciones tafonómicas y paleoecológicas (bioerosión, incrustación de organismos epibiontes y organismos asociados).

La descripción de las concentraciones fósiles que no están relacionadas con arrecifes de ostras se realizó utilizando la clasificación de Kidwell *et al.* (1986) y Fürsich (1990) de acuerdo a la *composición taxonómica* (monotípicas y politípicas).

Para detectar el efecto de procesos diagenéticos como disolución de las conchas, relleno por sedimento o sustitución mineral, se examinaron secciones delgadas de las muestras de ostras por métodos petrográficos convencionales (elaboración de láminas delgadas) y mediante tinción con Rojo de Alizarina (0.2 g para 100 ml de HCl al 1.5%) y $K_3[Fe(CN)_6]$ Ferricianuro Potásico (2 g para 100 ml de HCl al 1.5%), siguiendo el método de Dickson (1965) detallado en Sánchez-Beristain (2010). La preservación de las valvas de ostras se comparó con las de *Isognomon*, un bivalvo pterioideo que se observa asociado al registro de ostras en algunos bancos.

El origen o causa de las concentraciones observadas en el campo se definió de acuerdo a la clasificación propuesta por Kidwell *et al.*, (1986): biogénica, sedimentológica ó diagenética.

Para establecer el tiempo promedio (*time-averaging*) se siguió la propuesta de Kidwell y Bosence (1991), Flessa *et al.* (1993), Kidwell (1998), y Flessa (2001), quienes clasifican los conjuntos fósiles en relación a la magnitud del tiempo durante la cual se formaron en: census, indica una mezcla temporal de días o años y en general son producto típicamente de la muerte súbita debido a un enterramiento rápido, o mortalidad en masa; dentro del hábitat, se caracteriza por reflejar generaciones de organismos sin un cambio ambiental respectivamente y su mezcla temporal representa periodos de unos años hasta unos pocos millones de años, dependiendo del ambiente; condensados ambientalmente, el tiempo promedio para su formación es de decenas de años hasta millones de años, dependiendo también del ambiente que se trate, y las asociaciones derivan de dos o más comunidades y reflejan la sobreposición tafonómica de dos o más ambientes; condensados biostratigráficamente, el tiempo promedio para su formación puede ser de 100 000 hasta 100 millones de años y se compone de taxones de diferentes biozonas que se mezclan en un solo ambiente.

Las diferentes tafofacies relacionadas con el registro de ostras se establecieron utilizando como modelo los trabajos de Lazo (2006) y Kietzmann y Palma (2009).

El material estudiado quedó resguardado en la colección del Museo de Paleontología de la Facultad

de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, con el acrónimo FCMP.

Resultados y discusión

Especies de ostras en la Formación San Juan Raya

Alencáster (1956) describió las especies *Ostrea alicula* Hamlin, 1884 (Familia Ostreidae) y *Exogyra acuticosta* (Nyst y Galeotti, 1840) (Familia Gryphaeidae) para la Formación San Juan Raya. En ese mismo trabajo se describió un único ejemplar de la especie *Exogyra tuberculifera* = *Amphidonte (Cerastostreon) tuberculifera* (Koch y Dunker, 1837) para la Formación Zapotitlán. Anteriormente, Coquand (1869) consideró a *Exogyra acuticosta* dentro de la sinonimia de *Amphidonte (Cerastostreon) boussingaulti* (D'Orbigny, 1842). Durante el desarrollo del presente estudio se reconocieron diferentes estadios ontogenéticos de *Exogyra acuticosta* para la Formación San Juan Raya, en los que puede apreciarse su relación con las especies cretácicas *Amphidonte (Cerastostreon) boussingaulti* y la misma *A. (C.) tuberculifera*, sin embargo debido al tamaño pequeño de las formas adultas (de 20 a 25 mm de altura), su concha marcadamente inequivalva con una valva derecha plana, así como lo anguloso y prominente de las costillas anteriores que crecen por intercalación y sobresalen del margen formando digitaciones agudas, en este trabajo se considera como *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta* (Figura 4).

La especie cementante *Ostrea alicula* Hamlin, 1884 y la incrustante en etapas juveniles *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta* (Nyst y Galeotti, 1840) son muy abundantes en la Formación San Juan Raya. Esta asociación se presenta tanto en ostreolitos como en biohermas (Figura 4A-H). En etapas adultas, *A. (C.) acuticosta* se presenta en sedimentos próximos a los bancos de ostras y de rudistas.

Atributos tafonómicos

Los atributos tafonómicos de los niveles con registro de ostras en las localidades estudiadas se observan en la tabla 1.

Localidad 1

Se encuentra en las coordenadas 18° 19.517' N y 97° 34.594' W. Se midió una sección de 43.32 m a partir de la lutita con icnitas de dinosaurios terópodos que representa el estrato basal en la localidad. Por encima



Figura 4. A) Vista externa de la valva izquierda de *Ostrea alicula* Hamlin, 1884, ejemplar FCMP1093; B) valvas izquierdas de *O. alicula* que muestra su hábito gregario y cementante, formando bancos naturales; C-E) vista externa de valvas derechas de *O. alicula* con valvas izquierdas de juveniles del incrustante *Amphidonte* (*Ceratostreon*) *acuticosta* (Nyst y Galeotti, 1840), ejemplares FCMP1094-1096; F,G) vistas externa e interna de valva izquierda de *A. (C.) acuticosta*, ejemplar adulto, FCMP1097; H) formación de ostreolito por crecimiento de ostras en una concha del gasterópodo *Nerinea*, ejemplar FCMP1098. Escala = 10 mm.

Figure 4. A) External view of left valve of *Ostrea alicula* Hamlin, 1884, specimen FCMP1093; B) left valves of *O. alicula* showing their gregarious and cementing habit to form natural banks; C-E) external view of right valves of *O. alicula* with left valves of juvenile *Amphidonte* (*Ceratostreon*) *acuticosta* (Nyst and Galeotti, 1840), specimens FCMP1094-1096; F,G) external and internal views of left valve of *A. (C.) acuticosta*, adult specimen FCMP1097; H) ostreolith formation by growing oysters on a shell of the gastropod *Nerinea*, specimen FCMP1098. Scale bars = 10 mm.

LOCALIDAD	NIVEL/ESPESOR (cm)	REORIENTACIÓN	DESARTICULACIÓN	FRAGMENTACIÓN	SELECCIÓN	DESGASTE	BIOEROSIÓN	INCRUSTACIÓN	ORGANISMOS ASOCIADOS
5	1 / 100	BAJA	BAJA	BAJA	NO	NO	3, 4	1, 2	Corales, gasterópodos y radiolas de erizos.
4	4 / 5-20	ALTA	ALTA	ALTA	Por tamaño	AM	NO	NO	Otros bivalvos, gasterópodos y corales.
	3 / 80	BAJA	ALTA	ALTA	NO	NO	NO	NO	Fragmentos de corales, bivalvos y gasterópodos escasos.
	2 / 40	ALTA	ALTA	ALTA	Por tamaño	AM	NO	NO	Tubos de poliquetos.
	1 / 15	BAJA	BAJA	BAJA	Por tamaño	AM Y CBQ	NO	NO	Tubos de poliquetos, corales, otros bivalvos y gasterópodos, un amonite.
3	3 / 40	NO	MUY BAJA	BAJA	NO	AM	NO	2	Radiolas de erizos y bivalvos.
	2 / 60	NO	MUY BAJA	BAJA	NO	AM	NO	2	Corales, gasterópodos y radiolas de erizo.
	1 / 20	NO	MUY BAJA	BAJA	NO	AM	NO	2	Corales, gasterópodos y radiolas de erizo.
2	2 / 50	ALTA	ALTA	ALTA	NO	CBQ	NO	NO	Rudistas y gasterópodos.
	1 / 270	BAJA	BAJA	BAJA	NO	CBQ	NO	NO	<i>Thalassinoidea</i> , rudistas, otros bivalvos y gasterópodos.
1	6 / 30	BAJA	BAJA	BAJA	NO	AM	NO	NO	NO
	5 / 100	NO	MUY BAJA	MUY BAJA	NO	NO	NO	1, 2	Rudistas y corales.
	4 / 16	BAJA	ALTA	ALTA	NO	AM	NO	NO	Restos de plantas, fragmentos de coral y gasterópodos.
	3 / 10	NO	MUY BAJA	MUY BAJA	NO	NO	NO	NO	Otros bivalvos y abundantes gasterópodos (<i>Cerithium</i> y otros).
	2 / 10	BAJA	MUY ALTA	BAJA	Por tamaño	AM	NO	NO	Conchas aisladas de gasterópodos (<i>Cerithium</i>).
	1 / 60	BAJA	BAJA	BAJA	NO	AM	NO	NO	Huellas de dinosaurios.

Tabla 1. Atributos tafonómicos por localidades y niveles. (1) poliquetos, (2) briozoarios, (3) bivalvos litófagos, (4) esponjas, (AM) abrasión mecánica, (CBQ) corrosión biogeoquímica.

Table 1. Taphonomic attributes by localities and levels. (1) polychaetes, (2) bryozoans, (3) lithophagous bivalves, (4) sponges, (AM) mechanical abrasion, (CBQ) biogeochemical corrosion.

se presenta una arenisca con impresiones de restos vegetales y restos de gasterópodos, bivalvos y corales que resaltan de la roca por los tonos ocre de intemperismo. Sobre yaciendo a estas capas se presentan estratos de lutita y arenisca intercalados; varios estratos presentan ostras, algunas de manera aislada y otras formando concentraciones de un espesor no mayor a los 20 cm. Hacia la parte superior de la sección se observó un banco de rudistas cubierto parcialmente por crecimientos de corales y ostras incluidos en una matriz arenosa, seguido por lutita con gasterópodos y terminando con una arenisca con

ondulitas y escasas icnitas de dinosaurios. Se midieron seis niveles con registro de ostras.

Nivel 1

- Descripción: lutita gris-verde y arenisca de grano fino de 60 cm de espesor con conchas de ostras aisladas y reorientadas (25%) en pequeños grupos, algunas de las conchas se encuentran desarticuladas (25%) y otras están fragmentadas (25%) con un desgaste mecánico. En estas mismas capas



Figura 5. Localidad 1. A) ostras aisladas o agrupadas, asociadas a huellas de dinosaurios terópodos (nivel 1); B) pavimento de valvas de ostras (b-1) y gasterópodos (b-2) (nivel 2); C) concentración biogénica de ostras (nivel 6); D) impresiones de plantas (d-1) asociadas a restos de valvas de ostras (d-2) (nivel 4); E) rudistas (e-1), ostras (e-2) y corales (e-3) asociados (nivel 5); F) grupos de ostras formando ostreolitos (nivel 3). Escala en A = 150 mm; en B = 20 mm; diámetro de las monedas en C, D y E = 25 mm; en F = 27 mm.

Figure 5. Locality 1. A) Fragments of oyster shells, isolated or grouped, associated with footprints of theropod dinosaurs (level 1), B) pavement of oyster shells (b-1) and gastropods (b-2) (level 2), C) biogenic concentrations of oysters (level 6), d) prints of plants (d-1) near to oyster shell debris (d-2) (level 4); E) rudists (e-1), oysters (e-2) and corals (e-3) (level 5); F) ostreoliths (level 3). Scale bars in A = 150 mm; in B = 20 mm; coin diameters in C, D and E = 25 mm; in F = 27 mm.

se observaron impresiones de icnitas de dinosaurios terópodos (Figura 5A), formando una concentración politípica.

- Interpretación: Los bajos valores en los rasgos tafonómicos que presentan las conchas pudieron ser resultado de la acción mecánica del ambiente; las icnitas de dinosaurios se formaron *in situ*, mientras que las ostras se acumularon por procesos sedimentológicos, sin ser transportadas lejos de su ambiente original. Se trata de una buena preservación, sin alteración.

Nivel 2

- Descripción: lutita de 10 cm de espesor, presentando un pavimento de ostras con conchas reorientadas (>25%), desarticuladas (>75%), fragmentadas (>25%), desgastadas (abrasión mecánica) y con selección por tamaños. No hay evidencias de bioerosión e incrustación. Asociado al pavimento de ostras se encuentran gasterópodos del género *Cerithium* (Figura 5B), por lo que forman una concentración politípica.
- Interpretación: El origen de la concentración es sedimentológico, ya que los rasgos tafonómicos que presentan permiten inferir que los restos estuvieron expuestos permanentemente en el medio ambiente y hubo cierta remoción previa a su depósito final. Mala preservación con moderada alteración.

Nivel 3

- Descripción: arenisca de 10 cm de espesor con grupos de ostras desarticuladas (<25%) y fragmentadas (<25%), sin selección de tamaños y sin evidencias de bioerosión e incrustación. Asociados a los grupos de ostras se presentan gasterópodos del género *Cerithium*, escasas nerineas, restos de bivalvos del género *Isognomon* y algunos ostreolitos (Figura 5F), formando una concentración politípica.
- Interpretación: Esta concentración pudo haberse formado por una colonización temprana de las ostras sobre un sustrato duro, en este caso alrededor de los gasterópodos, formando grupos que quedaron sepultados. Estos grupos tuvieron cierto grado de retrabajo previo al sepultamiento final e incluso, en algunos casos, hubo un desarrollo incipiente de ostreolitos. Las conchas de *Isognomon* se concentraron sedimentológicamente. Buena preservación con mínima alteración.

Nivel 4

- Descripción: arenisca de 16 cm de espesor con impresiones de plantas que resaltan por su tono café rojizo debido al intemperismo (Figura 5D). Asociado a ellas se presentan ostras reorientadas (25%), desarticuladas (>50%) y fragmentadas (>50%). Se observa abrasión mecánica en la superficie de las ostras. Se presentan fragmentos de corales y gasterópodos del género *Cerithium*. La concentración es politípica.
- Interpretación: Su origen es sedimentológico. Los rasgos tafonómicos de las ostras indican que éstas al igual que los gasterópodos, estuvieron expuestas a la energía del medio antes de quedar sepultadas. Mala preservación con moderada alteración.

Nivel 5

- Descripción: 1 m de coquina de rudistas y ostras en posición de vida, así como colonias de coral (Figura 5E). No muestran fragmentación, selección de tamaños, ni desgaste importante. Tampoco tienen evidencia de bioerosión y la incrustación es escasa.
- Interpretación: Los rudistas, ostras y corales se conservaron *in-situ*; su disposición horizontal, con un ocasional crecimiento de ostras y corales sobre bancos de rudistas, refleja una competencia ecológica por espacio y nutrientes. Buena preservación sin alteración.

Nivel 6

- Descripción: arenisca de 30 cm de espesor con ondulitas en la base, y agregados de ostras asociadas a icnitas de dinosaurios (Figura 5C). Las ostras están reorientadas (25%), desarticuladas (25%) y fragmentadas (25%), con poco desgaste (abrasión mecánica) y sin selección de tamaños, bioerosión ni incrustaciones. No hay otros organismos asociados.
- Interpretación: La concentración es de origen biogénico. Se trata de parches de ostras que se pudieron haber formado por un crecimiento sobre estructuras duras (restos de otros organismos). Las icnitas de dinosaurios y las ondulitas indican que el ambiente en donde se originó esta concentración fue de aguas someras y muy cercanas a la costa. Buena preservación con mínima alteración.

Localidad 2

Se encuentra en la base de la Formación San Juan Raya a partir del contacto con la formación Agua del Burro (en el sentido de Barceló-Duarte, 1978), coordenadas 18° 19.57' N y 97°33.62' W. Se midió una sección total de 45.30 m que inicia con una arenisca de color café que se alterna con lutita gris sin fósiles; con un espesor aproximado de 80 cm de arenisca a 6 m de estratos calcáreos con gran cantidad de rudistas que van decreciendo paulatinamente en cantidad de la base hacia la superficie. Suprayaciendo a las capas de lutita y arenisca calcárea se encuentra un bloque de 7.40 m de espesor, en donde hay presencia de icnofósiles, ostras, rudistas y gasterópodos.

Posteriormente se presenta una caliza gris oscura de 1.60 a 2.60 m de espesor con gran cantidad de rudistas y escasa presencia de bivalvos del género *Cardium*. Se observaron dos niveles con registro de ostras.

Nivel 1

- Descripción: Arenisca de 2.70 m de espesor. En la base del nivel hay icnofósiles de tipo *Thalassinoides* (Figura 6A) y una concentración politípica con escasos gasterópodos y bivalvos, predominando las ostras sobre las demás especies (Figura 6D). Hacia la parte superior se presen-

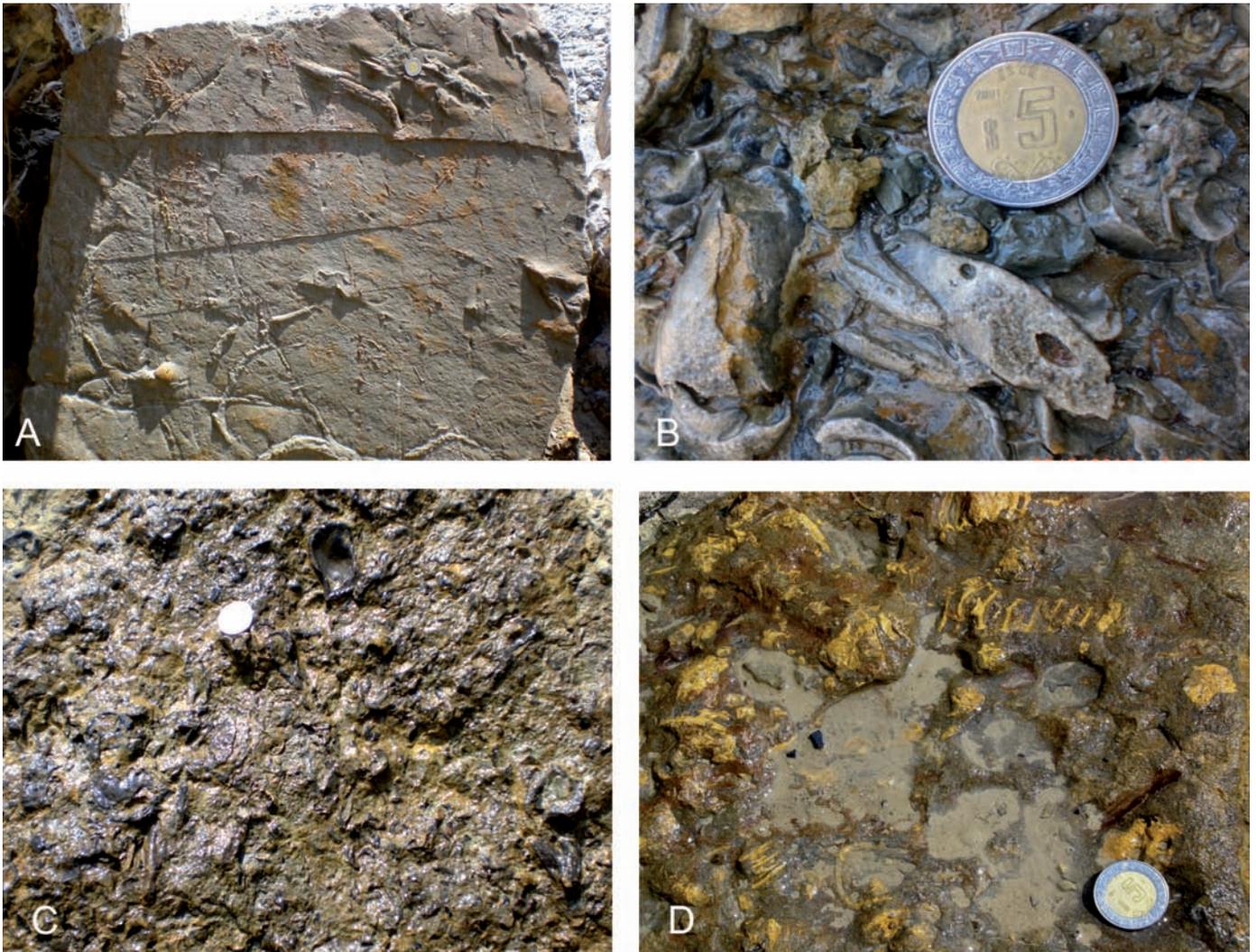


Figura 6. Localidad 2. A) Icnofósiles *Thalassinoides* por debajo de la caliza con ostras; B) Banco de rudistas (nivel 1); C) Coquina de ostras (nivel 2); D) Gasterópodos y ostras retransportadas (nivel 1). Diámetro de las monedas en A-D = 25 mm.

Figure 6. Locality 2. A) *Thalassinoides* trace fossils below the limestone with oysters, B) rudist bank (level 1); C) shelly limestone of oysters (level 2); D) reworked shells of gastropods and oysters (level 1). Coin diameters in A-D = 25 mm.

ta una coquina de rudistas con ostras asociadas en menor proporción (Figura 6B). Las ostras presentan un bajo grado de reorientación (25%), fragmentación (<25%), desarticulación (25%) y desgaste (corrosión biogeoquímica).

- Interpretación: La concentración es de origen biogénico por la presencia de icnofósiles en la base y de rudistas y ostras hacia la parte superior. La presencia de los icnofósiles *Thalassinoides* y de las ostras indica un ambiente con buena disponibilidad de oxígeno, en aguas someras (Armella et al., 2008). Hacia la parte superior, la buena conservación de los rudistas sugiere que quedaron sepultados *in situ* junto con las ostras, formando un banco. Buena preservación con mínima alteración.

Nivel 2

- Descripción: coquina de 0.50 m de espesor con ostras y detrito de conchas (Figura 6C). Las ostras se encuentran reorientadas (50%), desarticuladas (50%) y fragmentadas (50%) con un tamaño de clastos menor a 5 mm. Hay corrosión biogeoquímica por lo que las conchas han perdido por completo su ornamentación. No hay presencia de bioerosión e incrustación. Asociadas a los restos de ostras se encuentran fragmentos de rudistas y gasterópodos en menor proporción. Este tipo de concentración es politípica por la asociación de ostras, rudistas y gasterópodos.
- Interpretación: El origen de la concentración es sedimentológico, ya que las características tafonómicas de las ostras permiten inferir que hubo procesos post-enterramiento continuos que dejaron al descubierto las ostras para volver a ser transportadas. Lo mismo ocurrió con los restos de gasterópodos y de rudistas. Mala preservación con moderada alteración.

Localidad 3

Se ubica en las coordenadas 18°20.17' N y 97°34.22' W. En esta localidad se presenta un gran banco de ostras de aproximadamente 2.50 m de espesor incluido en una matriz de arenisca con intercalaciones de lutita gris de 11 cm de espesor. Se observaron tres niveles con registro de ostras.

Niveles 1-3

- Descripción: Concentración de ostras constituida por tres capas gruesas de ostras separadas por

depósitos finos de arenisca y lutita (Figuras 7A-E). Asociados a este banco se presentan formas incrustantes (colonias de briozoarios), escasos gasterópodos, radiolas de erizo y fragmentos de corales. El grado de conservación de los restos es variable, presentándose ocasionalmente desarticulación (<25%) y fragmentación (<25%), y en algunos casos desgaste. En el nivel 3 se observan conchas de *Isognomon* en posición de vida, completas y articuladas (Figura 7F). Otros ejemplares de la misma especie presentan las conchas desarticuladas (con menos de un centímetro de separación entre sí) y parcialmente rellenas con el mismo tipo de sedimento que constituye la matriz, sin mostrar un desplazamiento lateral de las valvas.

- Interpretación: Se trata de una bioconstrucción de ostras de origen biogénico, en la que están representadas etapas sucesivas del establecimiento de las ostras. Los epibiontes debieron haberse desarrollado sobre la superficie de las conchas de las ostras cuando éstas estaban vivas, ya que únicamente se observan sobre la superficie exterior. El registro de los bivalvos pterioideos sobre el banco de ostras indica una sucesión ecológica propiciada por cambios en las condiciones ambientales, posiblemente un aporte abundante de sedimento fino que sepultó las ostras y que representó un sustrato en el que pudieron fijarse los pterioideos bisados. Posteriormente los pterioideos, al igual que ocurrió con las ostras, quedaron cubiertos por sedimento durante un sepultamiento rápido aún estando vivos, dado que el sedimento del relleno y de la matriz es el mismo. Así, al igual que se ha interpretado para otras localidades (Fürsich et al., 2009), el crecimiento de *Isognomon* pudo terminar por el incremento en la tasa de sedimentación o cambios en la energía del medio y no necesariamente por cambios en la salinidad.

El bajo grado de conservación de los restos alóctonos asociados como las conchas de gasterópodos, los fragmentos de corales y las radiolas de erizos, indica que éstos fueron arrastrados por corrientes, depositándose en el banco de ostras. Buena preservación sin alteración.

Localidad 4

Se ubica en las coordenadas 18°20.48' N y 97°34.60' W. Se midió una sección de 80.6 m de espesor. Esta sección se compone de intercalaciones de lutita gris y capas delgadas de arenisca color crema. Los estratos tienen un espesor de 10 a 11 cm; dentro de éstos se encuentra un banco de ostras con conchas completas



Figura 7. Localidad 3. A) ostras en posición de vida formando un banco dividido en tres niveles, cada uno separado por depósitos de arenisca y lutita; B) se observa el gregarismo en las ostras y radiolas de equinoideos asociadas (nivel 1); C) *Ostrea alicula* (nivel 2); D) *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta* (nivel 2); E) nivel 3; F) Parte superior del banco en donde se observa una capa con ejemplares de *Isognomon*, la flecha indica la charnela de estos bivalvos, que si bien está desarticulada, conserva su posición de vida. Diámetro de las monedas en B, C y E = 20 mm.

Figure 7. Locality 3. A) oysters in life position forming a bank divided into three levels, each one separated by sandstone and shale deposits; B) gregarious habits of the oysters and echinoid radiolas (level 1); C) *Ostrea alicula* (level 2), D) *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta* (level 2); E) level 3; F) upper bank where one layer of *Isognomon* specimens is observed, the arrow indicates the ligamental area of these bivalves, which although disjointed, retains its life position. Coin diameters in B, C and E = 20 mm.

de otros bivalvos, como *Pterotrigonia*, e icnofósiles. Sobreyaciendo a esta capa se encuentra un parche de ostras con fragmentos de *Pterotrigonia* sp., fragmentos de corales y gasterópodos. Por encima de estos estratos se encuentra un bloque de 47 m de capas delgadas de arenisca con intercalaciones de lutita; el contenido fosilífero es escaso, encontrándose pequeños lentes aislados de ostras. Por encima de estas capas hay arenisca gris a verde, con lentes aislados de ostras y posteriormente se encuentra una capa de arenisca con pavimentos de bivalvos de diferentes especies. Se observaron cinco niveles con registros de ostras.

Nivel 1

- Descripción: Lutita de 15 cm de espesor con dos lentes de ostras con diferente extensión lateral: el primero de 29.1 m y el segundo de 28.87 m. Cada lente tiene un núcleo constituido por conchas de ostras y hacia la periferia de los mismos se observan tubos de poliquetos. Se presentan asociados escasos gasterópodos, corales solitarios y coloniales, otros bivalvos y un amonite, todos ellos incompletos y con desgaste superficial. Las concentraciones de ostras van disminuyendo desde el núcleo hacia la periferia, haciéndose cada vez más visibles formas aisladas desarticuladas (<25%) y fragmentadas (<25%). Entre los bancos de ostras se observan depósitos de lutita con fragmentos de ostras menores a 5 mm, constituyendo un detrito de conchas (Figuras 8A-F y 9).
- Interpretación: El origen de la concentración que se presenta es mixta, formada por agentes biogénicos y sedimentológicos. El gregarismo que se observa en las ostras de estas dos concentraciones indica que el enterramiento fue *in situ* y que las formas fragmentadas fueron transportadas y depositadas dentro de su mismo ambiente por corrientes o tormentas, depositándose finalmente alrededor de las concentraciones. La presencia de poliquetos en la periferia de los bancos indica un reemplazamiento lateral por parte de éstos, en donde las ostras ya no pudieron colonizar. Buena preservación con mínima alteración.

Nivel 2

- Descripción: lutita gris con un espesor de 40 cm que contiene concentraciones locales de ostras en forma de cuña. Los restos de ostras están reorientados (50%), desarticulados (50%) y fragmentados (50%). Los tamaños de los clastos son menores a

5 mm y se presenta desgaste mecánico. No hay evidencia de bioerosión e incrustación. Asociados a este registro se encuentran tubos de poliquetos, formando una concentración politípica.

- Interpretación: El origen de la concentración es sedimentológico, provocado probablemente por la acción de eventos de tormentas que arrastraron a este material, y que pueden ser fragmentos de bancos de ostras similares a los que se presentan en el nivel inferior. Pobre preservación con alta alteración.

Nivel 3

- Descripción: arenisca de 80 cm de espesor que contiene restos aislados o agrupados de ostras con reorientación (25%), desarticulación (50%), fragmentación (50%); en mucho menor número se presentan otros bivalvos (*Pterotrigonia*), gasterópodos (*Nerinea*) y fragmentos de corales. Algunos de ellos presentan ostras cementadas tanto en su superficie superior como inferior o en ambas, lo que representa diferentes etapas de la formación de ostreolitos. El desarrollo de ostras sobre la superficie de corales y conchas de gasterópodos no se observa siempre, pero puede ser detectado mediante cortes realizados en el laboratorio. Se trata de una concentración politípica.
- Interpretación: Los atributos tafonomicos de reorientación, desarticulación y fragmentación indican aloctonía y un origen sedimentológico. Mala preservación con moderada alteración.

Nivel 4

- Descripción: Lentes de ostras de 5 a 20 cm de espesor dispersos en 47 m de arenisca con intercalaciones de lutita y estructuras tipo *hummocky*. Los lentes también contienen restos de otros organismos orientados caóticamente; en algunos lentes el total de detritus corresponde a ostras desarticuladas y muy fragmentadas. En diferentes estratos arcillosos, se presentan ondulitas de manera rítmica.
- Interpretación: La acumulación de los lentes con restos de conchas se explica por eventos ambientales temporales de alta energía, posiblemente tormentas. Pobre preservación con alta alteración.

Localidad 5

Se ubica en las coordenadas 18°21.55 y 97°35.34 W. Equivale a la localidad 2 de Zárate (2003). La sección

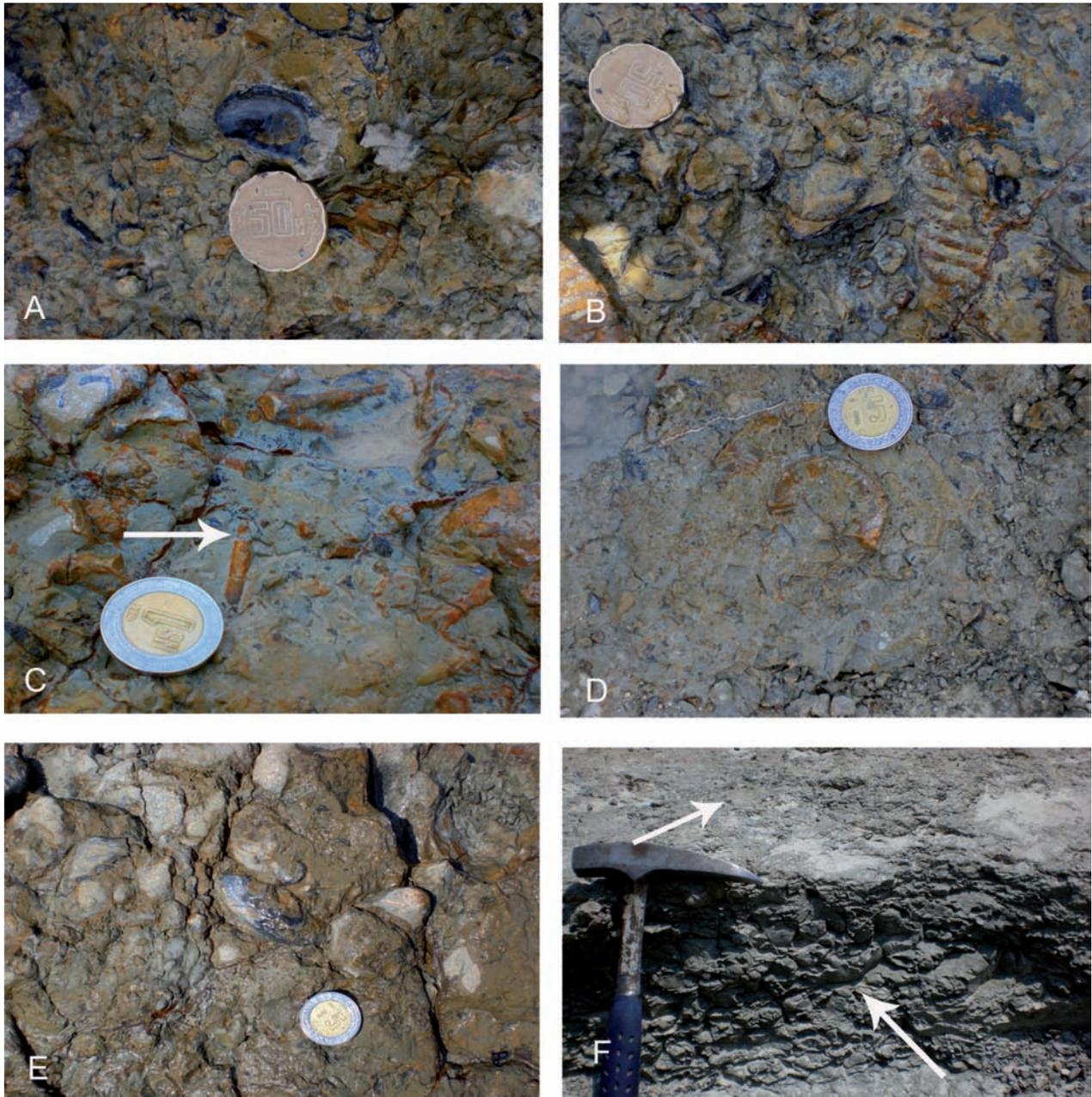


Figura 8. Localidad 4. A y B) Núcleo de dos bancos de ostras; C) tubos de poliquetos asociados a la periferia de los bancos; D) amonite transportado, ubicado en la periferia de uno de los bancos; E) conchas de otros bivalvos asociados a los dos bancos; F) detrito de conchas (como el mostrado con las flechas) entre un banco y otro, vista lateral (nivel 1). Diámetro de las monedas en A, B y C = 20 mm; en D y E = 25 mm.

Figure 8. Locality 4. A and B) cores of two oysters banks, C) polychaete tubes associated to the periphery of the banks, D) removed shell of an ammonite; E) shells of others bivalves associated to banks; F) detritus of shells (as the indicated by arrows) between two banks, side view (level 1). Coin diameters in A, B and C = 20 mm; in D and E =25 mm.

medida tiene un espesor de 98.52 m. Presenta una alternancia de estratos de arenisca color café claro con estratos de lutita de color gris. En uno de los estratos de arenisca calcárea se presenta una coquina de ostras con diferentes grados de conservación;

también se encuentran corales y gasterópodos fragmentados, radiolas de erizos y organismos incrustantes (serpúlidos y briozoarios). Este estrato de arenisca está cubierto por una lutita gris clara y una arenisca café claro con presencia de *Isognomon lam-*

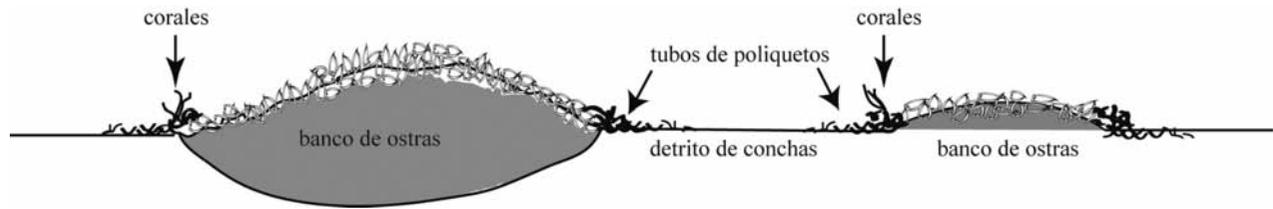


Figura 9. Reconstrucción de dos bancos de ostras en la localidad 4. Basado en Lazo, 2007.
Figure 9. Recreation of two oyster banks from locality 4. Based in Lazo, 2007.

berti y radiolas de erizos; por encima se presenta una lutita gris intercalada con capas delgadas de arenisca calcárea de color crema con corales solitarios y radiolas de erizos (Zárate, 2003). La coquina de ostras fue el único nivel con ostras en esta sucesión.

Nivel 1

- Descripción: Se trata de una coquina muy intemperizada, formada por una alta concentración de ostras. Su forma es lenticular, con un metro de espesor. Las ostras son pequeñas y están reorientadas (25%), desarticuladas (25%), fragmentadas (25%) y en la superficie de sus valvas tienen marcas de bioerosión e incrustación (Zárate, 2003). Además de esta fauna, se presentan fragmentos de otros organismos como corales, gasterópodos, radiolas de erizos y ostreolitos (Figura 10A y B).
- Interpretación: La concentración es de origen biogénico y sedimentológico. Por las características que presenta el banco de ostras se infiere que se desarrolló en un fondo limo-arenoso. Los bajos grados de desarticulación, fragmentación y reo-

orientación sugieren que se trata de registro *in situ*, donde las ostras sirvieron como sustrato para el establecimiento de otros organismos como briozoarios y serpúlidos que formaron pequeñas colonias. Por otro lado hay presencia de bivalvos del género *Lithophaga* que perforaron las conchas de las ostras, utilizándolas como sustrato en el que formaron sus galerías.

Los restos alóctonos como radiolas de erizos, fragmentos de corales, valvas de otros bivalvos y restos de gasterópodos, fueron transportados posiblemente por tormentas (Zárate, 2003). Existen afloramientos cenozoicos con registros de arrecifes que muestran características similares (Rivas et al., 1999).

Asociados a este banco se encontraron ostreolitos como lo refiere Zárate (2003), los cuales se desarrollaron a partir del recubrimiento de clastos, de fragmentos de coral o de conchas de otros moluscos. Las ostras de los ostreolitos también presentan en su superficie organismos incrustantes (briozoarios y serpúlidos), al igual que perforaciones realizadas por bivalvos (Zárate, 2003). Buena preservación con mínima alteración.



Figura 10. Localidad 5. A) y B) Vista lateral del banco de ostras *Ostrea alicula*-*Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta*.
Figure 10. Locality 5. A and B) side views of the *Ostrea alicula*-*Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta* oyster bank.

Microestructura de la concha y alteración diagenética

Las observaciones de las láminas delgadas, antes y después de la tinción de Dickson (1965), demuestran que tanto el interior de las conchas como el material en que están contenidas tienen diferentes grados de alteración diagenética. Al realizarse la tinción en las láminas delgadas, la calcita no ferrosa y la aragonita se tiñen de color rosa pálido, la calcita rica en hierro se tiñe de azul, mientras que la dolomita no se tiñe.

Las zonas que se tiñeron de rosa demuestran que la microestructura laminar original de las ostras se conserva sin sufrir alteraciones mayores. El material en que están contenidas las ostras y el material que rellena las cavidades de las conchas se tiñeron de azul, indicando la presencia de calcita rica en Fe (Figuras 11A y B). La presencia de Fe puede ser provocada por la disolución química en ambientes reductores (Higuera-Ruiz y Elorza, 2006), sin embargo, debido a que las rocas de la Formación San Juan Raya se asocian a condiciones ambientales de aguas bien oxigenadas y poco profundas, la alteración de la concha y del material circundante (micrita) que le da el color amarillo-rojizo, puede deberse a oxidación al quedar expuestas subsecuentemente al sepultamiento, o a que hubo un periodo de descomposición de materia orgánica que generó la precipitación de óxido de hierro dentro y fuera de la concha, como ha sido referido para otros restos encontrados en la misma formación (Escalante-Ruiz, 2006; García-Barrera *et al.*, 1994).

En la lámina de una muestra de la localidad 3 (nivel 1), se presentan numerosos estilolitos en las conchas de las ostras. Se trata de estructuras columnares que se forman cuando una roca está sometida a fuertes presiones, principalmente de origen sedimentario y tectónico, lo que propicia la disolución en las partes más débiles de la roca (Flügel, 2010). Antes de la tinción de las láminas, estas estructuras no fueron visibles, por lo que las conchas parecían estar bien conservadas, pero al aplicar la tinción se hacen evidentes (Figuras 11C y D). Aún así, la microestructura prismática de la capa externa de la concha y la estructura laminar de las capas internas se conserva.

La dolomita euédrica, $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$, puede distinguirse de la calcita por la forma de sus cristales que comúnmente son romboédricos y por su estructura fuertemente ordenada. La sustitución con el Fe y el Mn es muy común y se puede detectar en las láminas delgadas pues pequeñas cantidades de Fe en la dolomita producen colores café o canela (Flügel, 2010).

Isognomon, al igual que otros pterioideos, tiene una concha con una microestructura que consiste en una capa externa de calcita prismática y capas inter-

nas de nácar de aragonita laminar, cementadas por material proteínico (Esteban-Delgado, 2006; Martinell *et al.*, 2009). Al analizar las láminas delgadas de conchas de *Isognomon* se puede apreciar un reemplazamiento de la aragonita por dolomita, ya que se observan cristales en forma de rombos bien definidos (Figura 11E y F). En la otra valva del mismo ejemplar, la diagénesis se manifiesta por la recristalización que presentan los cristales de aragonita.

Las muestras de las ostras y de *Isognomon* presentan diferencias importantes en la alteración diagenética y esto se debe a la naturaleza de su microestructura original.

Consideraciones tafonómicas y paleoecológicas

El registro de ostras estudiado forma parte de las tafofacies que han sido reconocidas previamente para la Formación San Juan Raya (Quiroz-Barroso *et al.*, 2010, 2011):

- a) detrito de conchas que consiste en conchas de ostras con un alto grado de fragmentación y desgaste. Representa un registro con preservación pobre y alteración alta.
- b) ostras retransportadas incluidas en arenisca calcárea, en donde se presentan otros organismos que también fueron removidos. Las ostras corresponden a la especie *Ostrea alicula* y la incrustante *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta*. Representa un registro con preservación de buena a mala y con alteración moderada.
- c) agregados de ostras de espesores variables que representan bancos o arrecifes naturales de tipo franjeante y parche de acuerdo a la clasificación de Stenzel (1971). La preservación es buena y sin mayor alteración. Las ostras son de tamaño pequeño y están cementadas una a otra formando agregados de la especie *Ostrea alicula* y la incrustante *Amphidonte (Cerastostreon) acuticosta*, muy similares a los arrecifes de ostras actuales. En estos bancos, las ostras permitieron la coexistencia de una gran variedad de invertebrados como corales, gasterópodos, erizos y especies de otros bivalvos, ya que sus conchas se utilizaron como sustrato o como refugio contra depredadores; en algunos casos se presentan colonias de briozoarios y serpulidos como epibiontes; rastros de bioerosión por esponjas y por bivalvos litófagos. Algunos bancos presentan una intensa bioerosión e incrustación y asociados a ellos se presentan ostreolitos.

Las diferencias en la calidad del registro fósil de las ostras de la Formación San Juan Raya indican

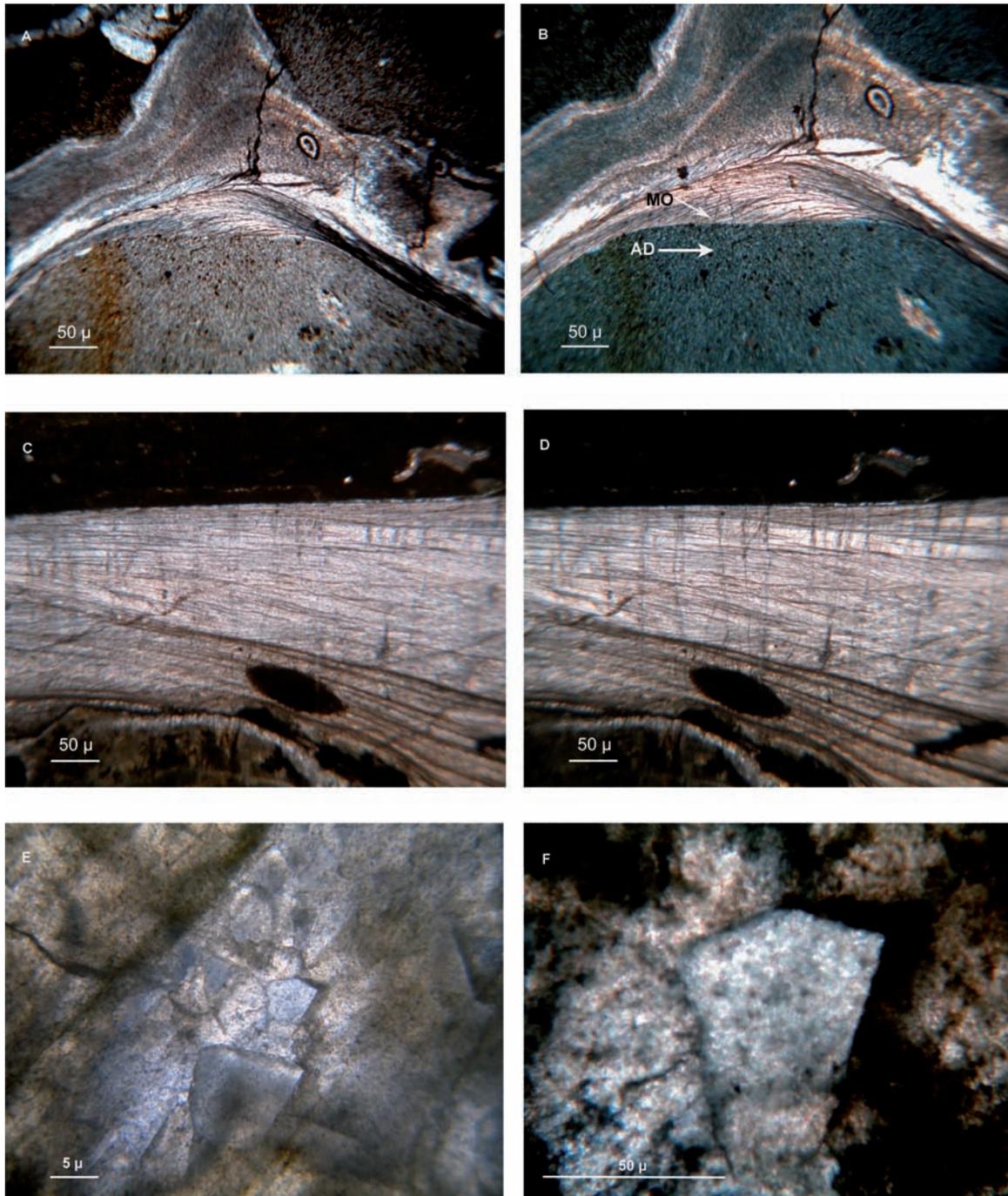


Figura 11. A y B) Secciones longitudinales de ostras (09/724) sin teñir y teñido, el color rosa muestra la conservación de la microestructura laminar foliada calcítica original en la concha, mientras que el color azul indica la presencia de Fe^{+2} en el cemento calcáreo que rellena a las cámaras (flechas) y que rodea a la concha; C y D) sección longitudinal de una ostra (10/230), en donde se conserva la microestructura calcítica de la concha. Con la tinción, el cambio de color rosa indica la presencia de calcita y se hacen evidentes numerosos estilolitos; E) corte longitudinal de una valva de *Isognomon lamberti* (10/244). Se observa la alteración de la microestructura por desarrollo secundario de dolomita que destruye la textura original; F) Detalle de mosaico hipidiotópico con cristales subhedrales de contactos rectos y curvos.

Figure 11. A and B) Longitudinal sections of oysters (09/724) uncoloured and colour stained, the pink colour shows the conservation of the foliated laminar microstructure of the original calcite in the shell, the blue colour indicates the presence of Fe^{+2} in the calcareous cement filling the chambers (arrows) and surrounding the shell. C and D) Longitudinal section of one oyster (10/230), where the calcitic shell microstructure is preserved. With the staining, the pink colour change indicates the presence of calcite, numerous stylolytes are evident. E) Longitudinal section of a valve of *Isognomon lamberti* (10/244). Damage in the microstructure and original textures by secondary development of dolomite. F) Detail of mosaic hipidiotopic replacement by subhedral crystals with straight and curved contacts.

diferentes grados tafonómicos en el sentido de Brandt (1989), según lo cual grados tafonómicos altos (equiparable a las asociaciones fósiles estudiadas bien preservadas) indican un tiempo de acumulación reducida, por otra parte, capas de grados tafonómicos iguales indican historias tafonómicas similares.

El tiempo promedio estimado para las tafofacies analizadas se puede interpretar como: **census** para aquellas asociaciones en donde los individuos se pre-

sentan en posición de vida, los grados tafonómicos son altos y su transporte es mínimo o nulo; **dentro del hábitat** para las acumulaciones que tienen modificaciones tafonómicas significativas y el grado de transporte es mayor que en una asociación **census** (Tabla 2).

Existen asociaciones que representan relaciones de competencia ecológica entre las ostras y otras especies; en la localidad 1 (Figura 5E) se puede observar la

LOCALIDAD	NIVEL	LITOLOGÍA	TAFOFACIES		BIOFACIES	TIEMPO PROMEDIO	AMBIENTE
5	1	Coquina	III	Ostras en posición de vida, bioconstructores, Bioerosionadores y ostreolitos asociados	Banco de ostras	<i>Census</i>	Arrecife franjeante
4	4	Lutita	I	Lentes de detrito de conchas		Dentro del hábitat	Estuario con depósitos de tormenta
	3	Arenisca	II	Corales y ostras retransportadas		Dentro del hábitat	Estuario con depósitos de tormenta
	2	Lutita	I	Cuñas de detrito de conchas		Dentro del hábitat	Estuario con depósitos de tormenta
	1	Lutita	III	Lentes de ostras en posición de vida.	Bancos aislados de ostras	<i>Census</i>	Pequeños parches de ostras
3	3	Coquina	III	Ostras en posición de vida	Banco de ostras	<i>Census</i>	Arrecife de ostras-relleno de canal
	2	Coquina	III	Ostras en posición de vida	Banco de ostras	<i>Census</i>	Arrecife de ostras
	1	Coquina	III	Ostras en posición de vida	Banco de ostras	<i>Census</i>	Arrecife de ostras
2	2	Coquina	II	Conchas retransportadas		Dentro del hábitat	Estuario
	1	Coquina-arenisca	III	Rudistas y escasas ostras en posición de vida	Banco de rudistas y ostras	<i>Census</i>	Arrecife de rudistas
1	6	Arenisca	II	Lentes de grupos de ostras		Dentro del hábitat	Pequeños parches de ostras
	5	Coquina-arenisca	III	Ostras, rudistas y corales en posición de vida.	Banco de ostras, rudistas y corales	<i>Census</i>	Arrecife mixto
	4	Arenisca	II	Restos vegetales y de invertebrados retransportados.		Dentro del hábitat	Estuario
	3	Arenisca	II	Grupos de ostras con gasterópodos e <i>Isognomon</i>		Dentro del hábitat	Estuario
	2	Lutita	II	Pavimentos de ostras y gasterópodos		Dentro del hábitat	Estuario
	1	Lutita y arenisca de grano fino	II	Huellas de dinosaurios y grupos de ostras aisladas	Huellas de dinosaurios	Dentro del hábitat	Estuario

Tabla 2. Tafofacies, tiempo promedio y ambientes asociados al registro de ostras de la Formación San Juan Raya. I. detrito de conchas; II. ostras removidas; III. agregados de ostras *in situ*.

Table 2. Taphofacies, average time and environments associated to the oyster record from the San Juan Raya Formation. I. shell detritus; II. removed oysters; III. oysters aggregates *in situ*.

competencia entre ostras, rudistas y corales, ya que estas especies requieren de los mismos recursos para subsistir (sustrato, espacio, condiciones ambientales). En otros casos, al cambiar las condiciones ambientales o al aporte súbito de sedimento que sepultó parcialmente al banco de ostras, se propició una sucesión ecológica por el pterioideo *Isognomon*, como queda representado en la localidad 3 (Figura 7F).

Conclusiones

La especie cementante *Ostrea alicula* y la especie *Amphidonte (Ceratostreon) actuticosta*, que es incrustante en etapas juveniles, son muy abundantes en la Formación San Juan Raya, ya sea como formas aisladas o bien constituyendo ostreolitos y biohermas de diferentes dimensiones. Las concentraciones de ostras estudiadas tienen un origen biogénico debido al hábito gregario de estos organismos, ó sedimentológico debido a las corrientes y eventos episódicos de sedimentación durante las tormentas y la descarga de sedimentos provenientes del continente, y en algunos casos su origen es tanto biogénico como sedimentológico.

De acuerdo a sus atributos tafonómicos, las tafofacies representadas se pueden interpretar como depósitos en donde los flujos de energía son bajos y no alcanzaron a desplazar significativamente a las ostras de su ambiente y refleja procesos diagenéticos y/o bioestratinómicos activos en un ambiente de plataforma interna, como ocurre en otras localidades cretácicas (Lazo, 2007). El tiempo promedio estimado para las tafofacies analizadas se puede interpretar como: census y dentro del hábitat.

Las ostras formaron bancos o verdaderos arrecifes de tipo franjeante y de parche, los cuales varían en extensión, geometría e intensidad de bioerosión. En este ecosistema, las ostras coexistieron con una gran variedad de invertebrados como corales, gasterópodos, equinodermos y especies de otros bivalvos y sus conchas sirvieron como sustrato o como refugio contra depredadores. El tipo de organismos asociados y su abundancia relativa indica la existencia de complejas relaciones ecológicas, principalmente de competencia con rudistas y corales, así como sucesiones ecológicas al variar las condiciones ambientales, como en el caso de bivalvos pterioideos del género *Isognomon*. Estas consideraciones y el pequeño tamaño de las ostras puede indicar un bajo nivel de nutrientes u otras condiciones ambientales poco favorables para su desarrollo, como ha sido considerado en otras localidades (Calzada-Badía y Botero-Arango, 1979).

El sedimento en el que quedaron incluidos los organismos después de su enterramiento final estuvo sujeto a la acción de compresión y disolución química indicada por la presencia de estilolitos. En cuanto a las conchas de las ostras, la conservación de su microestructura se debe en gran medida a su constitución calcítica, más resistente a los procesos de disolución. La tinción con Rojo de Alizarina y Ferricianuro Potásico permitió determinar la presencia de dolomita en las conchas de *Isognomon* y de calcita rica en Fe^{2+} en los materiales que rodean a las conchas de las ostras y rellenan sus cámaras, indicando que las conchas fueron afectadas por la acción de fluidos meteoricos. Debido a que el material de las conchas analizado mediante láminas delgadas y tinción indica la preservación sin alteración diagenética importante en varias zonas de las conchas, parece factible extraer suficiente carbonato que permita realizar futuros análisis geoquímicos como el estudio de isótopos estables para conocer la variación de rasgos paleoambientales tales como la temperatura. Esta información puede ayudar a detectar variaciones en el ambiente que incidieron en las relaciones ecológicas o en las sucesiones ecológicas observadas en los arrecifes estudiados.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México a través de los proyectos PAPIIT IN213710 e IN215013. Los autores agradecen a Francisco Sánchez Beristain, editor del número especial, su invitación para participar con esta contribución; a Daniel Navarro Santillán su colaboración durante el trabajo de campo y curatorial; a Leonora Martín Medrano por la elaboración de los cortes y laminación de las muestras; nuevamente a Francisco Sánchez Beristain por su asesoría en la tinción e interpretación geoquímica de las láminas delgadas. Un agradecimiento especial para los revisores Darío G. Lazo y Ana Bertha Villaseñor Martínez por sus importantes comentarios y sugerencias.

Referencias

- Abdulkader, A.M. and Sadaqah, R. 1998. Role of Upper Cretaceous oyster bioherms in the deposition and accumulation of high-grade phosphorites in central Jordan. *Journal of Sedimentary Research*, 69, 1009-1020.
- 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), 27 pp.

- Alencáster, G. 1956. Pelecípodos y gasterópodos del Cretácico inferior de la región San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla. *Paleontología Mexicana*, (2), 1-47.
- Armella, C., Cabaleri N. and Leanza H.A. 2008. Facies de patches reefs en la Formación Picún Leufú (límite Jurásico/Cretácico) en la región de Zapala, Cuenca Neuquina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 10 (1), 63-70.
- Ayyasami, K. 2006. Role of oysters in biostratigraphy: A case study from the Cretaceous of the Ariyalur area, southern India. *Geoscience Journal*, 10 (3), 237-247.
- 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.
- Brandt, D.S. 1989. Taphonomic grades as a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology. *Palaos* 4, 303-309.
- Brett, C.E. and Baird G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaos* 1, 207-227.
- Buitrón, B.E. 1968. Catálogo de Equinoides. *Paleontología Mexicana*, 26, 1-50.
- Buitrón, B.E. 1970. Equinoides del Cretácico Inferior de la Región de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla. *Paleontología Mexicana*, 30, 1-65.
- Buitrón, B.E. and Barceló-Duarte, J. 1980. Nerinéidos (Mollusca-Gastropoda) del Cretácico Inferior de la Región San Juan Raya. Universidad Nacional Autónoma de México, *Instituto de Geología, Revista*, 4 (1), 46-55.
- Burckhardt, C. 1930. Étude synthétique sur le Mézoïque mexicain. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 49-50, 1-280.
- Calderón, G.A. 1956. *Bosquejo Geológico de la Región San Juan Raya, Puebla*. México, D.F. XX Congreso Geológico Internacional, Libro-Guía de la excursión, 11, 9-27.
- Calzada-Badía, S. and Botero-Arango, G. 1979. *Ceratostreon tuberculiferum landerei*, n. ssp. del Aptiense español (Ostreidae). *Estudios Geológicos*, 35, 459-464.
- Coquand, H. 1869. *Monographie du genre Ostrea: Terrain Cretacé*. Typographie et lithographie H. Seren, Marseille, 215 pp.
- Dickson, J.A.D. 1965. A modified staining technique for carbonates in thin section. *Nature*, 205, 587.
- Escalante-Ruiz, A.R. 2006. *Estudio paleobiológico de las trigonías de la Formación San Juan Raya, Cretácico Inferior de Puebla*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 49 pp.
- Esteban-Delgado, F.J. 2006. *Caracterización microestructural y cristalográfica de la concha prismatofoliada de pectinoidea, anomioidea y ostreoidea (Pteriomorpha: Bivalvia), Implicaciones evolutivas*: Tesis doctoral, Universidad de Granada, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, 186 pp.
- Feldmann, R.M., Vega, F.J., García-Barrera, P., Rico-Montiel R. and Martínez-López, L. 1995. A new species of Meyeria (Decapoda: Mecoichiridae) from the San Juan Raya Formation (Aptian: Cretaceous), Puebla State, Mexico. *Journal of Paleontology*, 69 (2), 402-406.
- Fernández-López, S. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, España, 167 pp.
- Flessa, K.W. 2001. Time-averaging. In: Briggs D.E.G. and Crowther P.R. (eds.), *Paleobiology: A synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 292-296.
- Flessa, K.W., Cutler, A.H. and Meldahl, K.H. 1993. Time and taphonomy: Quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat. *Paleobiology*, 19, 266-286.
- Flügel, E. 2010. *Microfacies of carbonate rocks, analysis, interpretation, and application*. Springer, 2da ed. Springer, Berlin-Heidelberg-New York. 984 pp.
- Fürsich, F.T. 1990. Fossil concentrations and life and death assemblages. In: Briggs D.E.G. and Crowther P.R. (eds.), *Paleobiology: A synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 235-239.
- Fürsich, F.T., Werner, W. and Schneider, S. 2009. Autochthonous to parautochthonous bivalve concentrations within transgressive marginal marine strata of the Upper Jurassic of Portugal. *Palaebiodiversity and Palaeoenvironments*, 89, 161-190.
- García-Barrera, P., Vega, F.J. Rico-Montiel, R., Martínez-López, L. and Castillo-Cerón J. 1994. *Implicaciones paleoambientales de la fauna de crustáceos en la Formación San Juan Raya, Puebla*. XII Convención Geológica Nacional, Sociedad Geológica Mexicana, México, p. 58.
- Gómez-Espinosa, C., Gío-Argaéz, R. and Buitrón-Sánchez, B. 2010. Capítulo 10. Reconstrucción paleobatimétrica basada en la presencia de moluscos en un depósito cretácico, San Juan Raya, Puebla. En: Rangel-Ruiz, L.J., Gamboa Aguilar J., Arriaga-Weiss, S.L., Contreras-Sánchez, W.M. (eds.), *Perspectivas en Malacología Mexicana: UJAT, Villahermosa*, 169-184.
- González-Arreola, C. 1974. *Phylloceras del Cretácico Inferior de San Juan Raya-Zapotitlán, Estado de Puebla*. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 35, 29-37.
- Hamlin, C.E. 1884. Results of an examination of Syrian molluscan fossils chiefly from Mount Lebanon. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, Harvard, 3, 1-68.
- Hernández-Láscars, D. and Galván-Mendoza E. 1990. *Lamellaerhynchia* cf. *renauxiana* (D Orbinny) (Brachiopoda-Rhynchonellidae) del Cretácico Inferior de la región de San Lucas Teletitlán, Estado de Puebla, Centro Sur de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2 (2), 47-55.
- Hernández-Ocaña, M.I. 2012. *Tafonomía y Paleoecología de las ostras cretácicas de la Formación San Juan Raya, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 76 pp.
- Hernández-Ocaña, M.I. and Quiroz-Barroso, S.A. 2011. *Análisis tafonómico preliminar de las ostras del Cretácico Inferior de la Formación San Juan Raya, Puebla*. XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla, México, libro de resúmenes, p. 82.
- Higuera-Ruiz, R. and Elorza, J. 2006. Perfiles geoquímicos y luminiscencia en las cámaras y concha de *Cassostrea* sp. de la Formación Zufía, Navarra (Albiense superior-Cenomaniense inferior): *Geogaceta*, 40, 203-206.

- Kidwell, S.M. 1998. Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. *Geobios*, 30, 977-995.
- Kidwell, S.M. and Bosence D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: Allison, P.A. and Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy, Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. Plenum Press, New York, 115-209 p.
- Kidwell, S.M., Furisch F.T. and Aigner, T. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1, 228-238.
- Kietzmann, D.A. and Palma, R.M. 2009. Tafofacies y biofacies de Formación Vaca Muerta en el sector surmendo-cino de la Cuenca Neuquina: implicancias paleoecológicas, sedimentológicas y estratigráficas. *Ameghiniana*, 46 (2), 321-343.
- Koch, F.C.L. and Dunker, W. 1837. *Beiträge zur Kenntniss des norddeutschen Oolithgebildes und dessen Versteinerungen*. Oehme and Miller, Braunschweig, 64 pp.
- Lambert, J. 1935. Note sur quelques Échinides fossiles, Part 3, Échinides du Mexique. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5 (4-5), 365-368.
- Lazo, D.G. 2006. Análisis tafonómico e inferencia del grado de mezcla temporal y espacial de la macrofauna del Miembro Pilmatué de la Formación Agrio, Cretácico Inferior de cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana*, 43, 311-326.
- Lazo, D.G. 2007. Análisis de biofacies y cambios relativos del nivel del mar en el Miembro Pilmatué de la Formación Agrio, Cretácico Inferior de cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana*, 44 (1), 73-89.
- Lipponson, A.J. and Lipponson, R.L. 1997. *Life in the Chesapeake Bay*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD, USA, 360 pp.
- Löser H, García-Barrera P, Mendoza-Rosales C.C. and Ortega-Hernández J.J. 2013. Corals from the Early Cretaceous (Barremian – Early Albian) of Puebla (Mexico) – Introduction and Family Stylinidae. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30 (2), 385-403.
- Maldonado-Koerdell, M. 1953. Los equinoides regulares del Mesozoico de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 7 (1-4), 15-53.
- Martinell, J., Checa, A., Domenech, R., Gili, C., Olóriz, F. and Rodríguez-Tovar, F.J. 2009. Moluscos. En: Martínez-Chacón, M.L. y Rivas P. (eds.), *Paleontología de Invertebrados*. Sociedad Española de Paleontología, Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada, 227-376.
- Mendoza-Rosales, C. 2010. *Estructura y facies de las cuencas cretácicas del sur de Puebla y su significado tectónico*. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciencias de la Tierra, 208 pp.
- Mora-Almazán, E.R. 2008. *Bivalvos perforadores de madera de la Formación San Juan Raya, Cretácico Inferior de Puebla*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 44 p.
- Müllerried, 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.
- Müllerried, 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.
- Navarro-Santillán, D. 2006. *Revisión taxonómica de los braquiópodos articulados del Cretácico Inferior. Implicaciones paleobiogeográficas*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 142 pp.
- Nyst, H., Galeotti, H. 1840. Sur quelques fossiles du Calcaire Jurassique de Tehuacán, au Mexique. *Bulletin Royal Academie Bruxelles*, 7, 212-221.
- Orbigny, A. d'. 1842. *Voyage dans l'Amerique meridionale*. 3 me. Part. Coquilles et Echinodermes fossiles de la Colombie. Institut de France, Académie des Sciences, Paris, 64 pp.
- Orbigny, A. d. 1850. *Prodrome de Paléontologie Stratigraphique Tunisiene, Gasteropodes et Lamellibranches*. Paris, 352 pp.
- Ortega-Hernández, J. 2007. *Rudistas (bivalvia-hippuritoida) del Barremiano-Aptiano Inferior del área de Tehuacán, Estado de Puebla*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 75 pp.
- Polanco-Torres, E. and Corral, M.L. 2004. Bioecología: Análisis del desarrollo biológico. En: Polanco-Torres, E. (ed.), *Bioecología en impulso, desarrollo y potenciación de la ostricultura en España*: Fundación Alfonso Martín Escudero, Madrid, España, 34-45.
- Quiroz-Barroso, S.A. 2012. De la taxonomía a la paleoecología evolutiva, el caso de los bivalvos de la Formación San Juan Raya, Puebla, México. *Paleontología Mexicana* 62, 139-146.
- Quiroz-Barroso, S.A., Escalante-Ruiz, A.R., Mora-Almazán, E., Zárate-Villanueva, R.E. and Hernández-Ocaña, M.I. 2010. *Análisis tafonómico de la Formación San Juan Raya, Cretácico Inferior en el Estado de Puebla, México*. VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata, Argentina, Libro de resúmenes, p. 203.
- Quiroz-Barroso, S.A., Mora-Almazán, E., Zárate-Villanueva, R.E., Hernández-Ocaña, M.I., Escalante-Ruiz, A.R. and Sour-Tovar, F. 2011. *Tafofacies de la Formación San Juan Raya, Cretácico Inferior de Puebla, México*. XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla, México, Libro de resúmenes, p. 115.
- Revilla-Ríos, C.E. 1995. *Estudio paleoecológico de lo nerinéidos (gastropoda-Mollusca) del Cretácico Inferior de la Formación San Juan Raya, extremo suroriental del estado de Puebla*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. 23 pp.
- Reyerros, N.M. 1963. Corales del Cretácico Inferior de Sn Juan Raya, Estado de Puebla. Instituto de Geología: *Paleontología Mexicana*, 17, 1-21.
- Rivas, P., Braga, J.C. and Sánchez-Almazo, I.M. 1999. Arrecifes del Tortonense inferior en la cuenca de Granada, Cordillera Bética, España. *Trabajos de Geología*, 21, 309-320.
- Rivera-Sylva, H.E., Rodríguez-de la Rosa, R. and Ortiz-Mendieta, J.A. 2006. A Review of the Dinosaurian Record from Mexico. In: Vega, F. J., Nyborg, T.G., Perrilliat, M.C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S. and Quiroz-Barroso, S.A. (eds.), *Studies*

- on *Mexican Paleontology*. Springer, Netherlands, 233-248.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., Bravo-Cuevas, V.M., Carrillo-Montiel, E. and Ortiz-Ubilla, A. 2004. *Sucesión icnofaunística en un sitio con huellas de dinosaurios del Cretácico inferior de Puebla, México*. IX Congreso Nacional de Paleontología. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Libro de Resúmenes, p. 52.
- Rodríguez de la Rosa, R.A., Bravo-Cuevas, V.M., Carrillo-Montiel, E. and Ortiz-Ubilla, A. 2012. Lower Cretaceous Dinosaur Tracks from Puebla, Mexico. *Journal of Geological Research*, 2012, 1-7.
- Ros-Franch, S. 2009. *Dinámica de la paleodiversidad de los bivalvos del Triásico y Jurásico Inferior*. Tesis doctoral, Universidad de Valencia, Facultad de Ciencias Biológicas, 586 pp.
- Salmones, J.M. 1994. *Los moluscos juveniles de la Formación San Juan Raya, Puebla*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 153 pp.
- Sánchez-Beristain, J.F. 2010. *Paleoecological and geochemical studies on sponge/microencruster bearing communities contained in selected Cipit Boulders from the St. Cassian Formation (Lower Carnian, Upper Triassic) of the Dolomites, Northeastern Italy*. Göttingen. Ph. D. Thesis, Geowissenschaftliches Zentrum Göttingen, 146 pp.
- Segura-Vernis, L. and Rodríguez-Torres, R. 1972. *Foraminíferos del Aptiano de San Juan Raya, México y sus inferencias geológicas*. II Convención Nacional, Sociedad Geológica Mexicana, Memorias, p. 236.
- Serrano-Brañas, C.I. and Centeno-García, E. 2014a. Paleoenvironmental interpretation using fossil record: San Juan Raya Formation, Zapotitlan basin, Puebla, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31 (1), 1-13.
- Serrano-Brañas, C.I. and Centeno-García, E. 2014b. Taphonomic signatures, ichnofacies analysis and depositional dynamics of fossil macroinvertebrate assemblages of the San Juan Raya Formation, Zapotitlan Basin, Puebla, Mexico. *Historical Biology*, 1-23.
- Stenzel, H.B. 1971. Oysters. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Geological Society of America, University of Kansas, Part N, Mollusca 6, Bivalvia 3, N953-N1224.
- Zárate, V.R. 2003. *Presencia de Litophaga en la formación San Juan Raya, Puebla. Implicaciones paleoecológicas y taxonómicas*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 81 pp.

Recibido: abril 2014

Revisado: junio 2014

Aceptado: septiembre 2014

Publicado: marzo 2015

