



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**BRAQUIÓPODOS DE LA SUBFAMILIA NEOSPIRIFERINAE
(SPIRIFERIDA, TRIGONOTRETIDAE) DE LA FORMACIÓN
IXTALTEPEC, PENSILVÁNICO DE LA REGIÓN
DE NOCHIXTLÁN, OAXACA**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G O
P R E S E N T A :
MIGUEL ANGEL TORRES MARTÍNEZ



DIRECTOR: DR. FRANCISCO SOUR TOVAR

2005  DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

2000011



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Braquiópodos de la Subfamilia Neospiriferinae (Spiriferida, Trigonotretidae) de la Formación Ixtaltepec, Pensilvánico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca".

realizado por Miguel Angel Torres Martínez

con número de cuenta 09614692-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Francisco Sour Tovar 

Propietario

Dr. Ricardo Barragán Manzo 

Propietario

Dra. Rosaura Mayen Estrada 

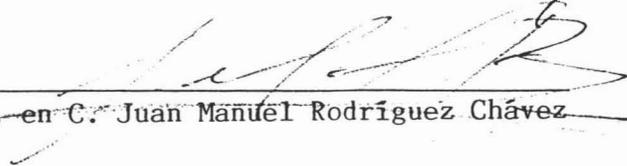
Suplente

Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso 

Suplente

Biól. Juan Francisco Sánchez Beristáin 

Consejo Departamental de Biología FACULTAD DE CIENCIAS


M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Dedicatoria.

Dedico esta tesis:

A mis padres; siempre luchando con la frente en alto.

A mis hermanas; fuertes y de gran corazón.

A mi Pami; ingenuidad de niña y madurez en la misma mujer.

A mi amigo velociraptor; "I did it all for the nookie".

A mis pequeños; siempre conmigo.

Agradecimientos.

Primeramente, quiero agradecer a mis papás Lydia y Miguel por su cariño y apoyo, siendo mi ejemplo para ser una persona responsable y con metas, en donde la mediocridad no cabe, y por todo el apoyo que me han brindado a través de mi carrera profesional, a su vez doy las gracias a mis hermanas Diana y Angélica, en donde cada una a desempeñado su propio papel de madre conmigo. Sin ustedes hubiera sido muy difícil llegar hasta aquí.

A mi Pami, que sin su infinita paciencia, comprensión, apoyo y amor brindado incondicionalmente no sería posible festejar este momento. Gracias por enseñarme a disfrutar la vida. No dejas de sorprenderme día con día. Me enorgulleces.

Una persona que no puede faltar es Apolo Reyna, que no ha sido un amigo, sino El amigo. Tantos momentos de fútbol americano y soccer, voleibol, basquetball, ciclismo, vídeo juegos, reino aventura, la feria, cine, cervezas, en fin. Nada lo iguala mi amigo, gracias. "Paint it black".

Un reconocimiento de gratitud infinita para el Dr. Francisco Sour por haber depositado en mi su confianza y apoyo durante toda la realización del trabajo, agradeciéndole de antemano la inmensa paciencia que tuvo tanto en el campo como en el gabinete. Gracias a la Dra. Sara Quiroz por su ayuda en la revisión y resolución de diferentes dudas, al Biól. Francisco Sánchez por su amistad y apoyo dentro y fuera del Museo, a la Dra. Rosaura Mayen por enseñarme lo fascinante de los invertebrados y sus grandes aportaciones del tema, al Dr. Ricardo Barragán por la revisión y valiosos consejos de estratigrafía, y al Biól. Hector Hernández Campos por el material fotográfico de tan buena calidad. Mi gratitud al personal del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias por los ratos tan amenos y la ayuda brindada, gracias por todo Daniel Navarro, Itzia Nieto, Leonora Martin y Pedro García.

Agradezco a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la U.N.A.M. (DGAPA) su apoyo a través del proyecto IN228803-2 para llevar a cabo las actividades de campo.

Mi gratitud a mis amigos, compañeros y contemporáneos por todas las vivencias, pero en especial a aquellas personas que han estado en el lugar y tiempo indicados cuando más los he necesitado, y cuando no también: Adriana, Rafael, Tonatiuh, Alejandra, Ana, José, Vania y Claudia; la Fac. no hubiese sido la misma sin ustedes.

Mil gracias a todos los chamaquitos que me han hecho feliz, y en los momentos de tristeza me han hecho más fuerte alrededor de mi vida; todos están bien guardados en mi corazón: Lobito, Angelito, Pequeño, Zuky, Coffee, Yelin, Bolita, Almita, Pike, Oyuki, Oky, Jhonny, Piaja, Panchito, Rene, Tugui, Maguato, Frenshi, Iky, Güerita, Grisell, Negrita, Anakin, Gordito, Wizzy, Oso, Yaqui, Laika, Calabacito, Amy, Sandy y Dolly. Gracias por todo.

A los profesores: Gabriela Carlos, Simón Sánchez, Berenit Mendoza, Raúl Contreras, Ernesto Velázquez, Rosa María Fonseca, Luis Felipe Jiménez, Rosaura Mayen, Cristina Cañeda, Alvaro Chaos, Angel Moreno, Cristina Pérez, Nelly Diego,

Jesús Alvarado, Silvia Rivera, Teresa Valverde, Alfredo Ruiz, Aquiles Bernal, Karina Torres, Octavio Rojas, Martha Rocha, Antonio Lazcano, Sandra Soriano, Luis Medrano, Daniel Navarro, Claudia Serrano, Guillermo Salgado, Graciela Gómez, Rene Reyes y José León, que no solo han sido buenos maestros, sino también fomentaron en mí el amor por la carrera.

A TODOS MUCHAS GRACIAS.

“Respice finem. Mirar hacia un fin, fijarse un objetivo”.
Francis Quarles (León Tolstoi, La muerte de Ivan Ilich)

“The eyes of truth, are always watchin’ you”.
Curly M. C. (Enigma)

**Braquiópodos de la Subfamilia Neospiriferinae (Spiriferida,
Trigonotretidae) de la Formación Ixtaltepec, Pensilvánico de la Región
de Nochixtlán, Oaxaca.**

INDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN..... | 1 |
| INTRODUCCIÓN..... | 2 |
| OBJETIVOS. | |
| I. Objetivo General..... | 2 |
| II. Objetivo Particular..... | 2 |
| ANTECEDENTES..... | 3 |
| GENERALIDADES DE BRAQUIÓPODOS. | |
| I. Morfología..... | 4 |
| II. Distribución Temporal..... | 11 |
| ÁREA DE ESTUDIO. | |
| I. Ubicación..... | 12 |
| II. Estratigrafía General..... | 13 |
| III. Estratigrafía de la Formación Ixtaltepec..... | 14 |
| MÉTODO..... | 16 |
| RESULTADOS | |
| I. Sistemática..... | 17 |
| DISCUSIÓN..... | 33 |
| CONCLUSIONES..... | 34 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 35 |

Braquiópodos de la Subfamilia Neospiriferinae (Spiriferida, Trigonotretidae) de la Formación Ixtaltepec, Pensilvánico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca.

RESUMEN.

Se describen cinco especies de braquiópodos de la Subfamilia Neospiriferinae (Orden Spiriferida) colectados en rocas pensilvánicas de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec, ubicada en la región de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Las especies descritas son *Neospirifer dunbari* KING, *Neospirifer* sp. 1, *Neospirifer* sp. 2, *Septospirifer* sp. 1 y *?Septospirifer* sp. 2. Las últimas cuatro son formas que se describen por primera vez. Las especies de *Septospirifer* representan el primer reporte del género para México y el tercero en el mundo.

La edad de la formación se corrobora por la presencia de *Neospirifer dunbari*, descrita anteriormente para el Desmoinesiano de Estados Unidos; la especie forma parte del linaje norteamericano *Neospirifer cameratus-dunbari* que ha sido caracterizado como exclusivo del Pensilvánico del Mid-Continent.

Las especies de *Neospirifer* descritas en este trabajo reafirman la similitud que existe entre las faunas carboníferas del sudeste de México y las faunas de la paleoprovincia del Mid-Continent.

Las condiciones en que fue encontrado el material, la forma de conservación, las características de las conchas, el tipo de roca y la fauna acompañante, dan un panorama general de cuáles eran las condiciones paleoambientales, lo que permite inferir que se trataba de aguas epicontinentales con un sustrato arcilloso, someras, de poca energía y ricas en nutrientes, que permitieron la coexistencia de varias especies de un mismo género.

INTRODUCCIÓN.

El Phylum Brachiopoda (Duméril, 1806), está compuesto en su totalidad de organismos marinos que en el presente constituyen un grupo poco diverso, con solo 335 especies, y restringido principalmente a zonas de aguas profundas y frías. Esto representa un cambio radical en comparación a la gran diversidad y abundancia (12,000 especies) que tuvieron en el pasado geológico, sobre todo a lo largo de la Era Paleozoica (Clarkson, 1986; Brusca y Brusca, 2003). A finales de esta Era y principios del Mesozoico, los braquiópodos fueron desplazados paulatinamente por otros invertebrados, principalmente pelecípodos, que fueron ocupando los nichos específicos para la supervivencia de los braquiópodos. A partir del Mesozoico este proceso se hace muy evidente con un registro fósil que demuestra una caída considerable en la diversidad del grupo.

Formando un grupo muy abundante y diverso en el registro fósil, los braquiópodos han sido estudiados desde el Siglo XVIII por diversos naturalistas, siendo Linneo uno de los pioneros en ello. Desde esas fechas, los braquiópodos han sido uno de los grupos de invertebrados fósiles mejor conocidos, siendo de gran utilidad para establecer correlaciones estratigráficas y paleogeográficas, llegándose a conocer una gran cantidad de géneros restringidos a periodos geológicos específicos (Dunbar y Condra, 1932). Dado que llegan a encontrarse en asociaciones con trilobites, corales y otros grupos, también se han utilizado para establecer los factores ambientales de los mares paleozoicos (Clarkson, 1986). A pesar de esta utilidad, el estudio de los braquiópodos fósiles de México es incipiente, resaltando la necesidad de conocer la diversidad que existe en nuestro país y de contar con las bases que permitan establecer correlaciones confiables, tanto estratigráficas como paleobiogeográficas. En este contexto, se plantea el presente trabajo.

OBJETIVOS.

Objetivo General.

- Contribuir al conocimiento de los braquiópodos fósiles de México.

Objetivo Particular.

- Describir los braquiópodos de la Subfamilia Neospiriferinae que han sido colectados en rocas pensilvánicas de la Formación Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán.

ANTECEDENTES.

Los afloramientos paleozoicos del área de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca, han sido estudiados con diferentes enfoques, tales como taxonómico, paleoecológico, paleofaunístico o estratigráfico, desde hace ya algunas décadas. El primer trabajo se realizó en el año de 1967 cuando Pantoja-Alor y Robison reportaron la existencia de rocas paleozoicas en la región. Posteriormente Robison y Pantoja-Alor (1968) describieron la fauna de trilobites tremadocianos de la Formación Tiñú y Yochelson (1968) y Flower (1968) publicaron respectivamente la descripción de gasterópodos y cefalópodos de la misma unidad.

En 1970, Pantoja-Alor realizó la primera descripción geológica del área de Santiago Ixtaltepec y describió con detalle las formaciones que afloran en la región: las rocas del Cámbrico-Ordovícico fueron agrupadas en la Formación Tiñú; las misisípicas en la Formación Santiago y las pensilvánicas en la Formación Ixtaltepec. En el mismo trabajo se menciona una secuencia de conglomerado, de posible edad pérmica, nominado como Formación Yododeñe.

En 1982, Sour-Tovar et al., mencionaron la presencia de graptolitos dendroideos en la Formación Tiñú, y posteriormente Rodríguez-Benítez (1983) elaboró un estudio palinoestratigráfico de las tres formaciones: Tiñú, Ixtaltepec y Santiago.

En 1984 se registraron tres trabajos: Armella y Cabaleri estudiaron las microfacies y la paleoecología en la transgresión tremadociana dentro de la Formación Tiñú; Morales-Soto realizó un estudio paleoecológico del Paleozoico Superior, principalmente del Pensilvánico; Buitrón y Rivera describieron a los braquiópodos inarticulados encontrados en la Formación Tiñú.

Sour-Tovar y Buitrón (1987) profundizaron en el estudio de los graptolitos del Tremadociano, discutiendo algunas consideraciones del límite Cámbrico-Ordovícico en la región. En 1989, Sour-Tovar y Quiroz-Barroso describieron los braquiópodos estrofoménidos del Pensilvánico de la Formación Ixtaltepec.

Sour-Tovar (1990) analizó las comunidades Cámbrico-Ordovícicas de la Formación Tiñú, y discutió las implicaciones paleoambientales y paleogeográficas de la fauna. Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1991) describieron los distintos tipos de icnofósiles paleozoicos encontrados en la localidad.

Sour-Tovar (1994) mencionó los diferentes braquiópodos pensilvánicos que se habían localizado hasta ese momento dentro de la Formación Ixtaltepec, y en 1995 Quiroz-Barroso estudió los bivalvos pertenecientes al Carbonífero Superior.

Ortiz-Lozano (1996) estudió la morfología funcional de las colonias de briozoarios de la Formación Ixtaltepec, y analizó sus implicaciones paleoambientales.

En 1997, Sour-Tovar et al., describieron algunas implicaciones estratigráficas de los invertebrados del Carbonífero de la región; Quiroz-Barroso y Perrilliat (1997) se enfocaron al estudio de los bivalvos nuculoideos de la Formación Ixtaltepec; Navarro-Santillán (1997) determinó diferentes braquiópodos espiriféridos del Misisípico Inferior.

En 1998 Quiroz-Barroso y Perrilliat describieron los bivalvos no nuculoideos de la Formación Ixtaltepec, analizando algunos aspectos paleoecológicos del grupo.

Quiroz-Barroso et al. (2000) identificaron rostroconchos del género *Pseudomulceodens* para el Misisípico de la Formación Santiago.

Navarro-Santillán et al., (2002) se dedicaron al estudio de los braquiópodos espiriféridos y espiriferínidos del Misisípico Inferior de la Formación Santiago, y propusieron una redefinición de las unidades litoestratigráficas del Misisípico y Pensilvánico previamente descritas por Pantoja-Alor (1970).

GENERALIDADES DE BRAQUIÓPODOS.

Morfología.

Los braquiópodos son metazoarios celomados bilaterales de hábitat marino, tienen un desarrollo ontogenético similar al de los deuterostómos primitivos, en el que el blastoporo da origen al ano, siendo la boca formada secundariamente; la formación del mesodermo y celoma se lleva a cabo por enterocelia, surgiendo a partir del arquenterón; son triméricos y la segmentación del huevo es de tipo radial (Barnes y Ruppert, 1996). Estos organismos presentan un cuerpo suave, localizado en el interior de un par de valvas de diferente tamaño, las cuáles son simétricas con respecto a un plano sagital (Figura 1).

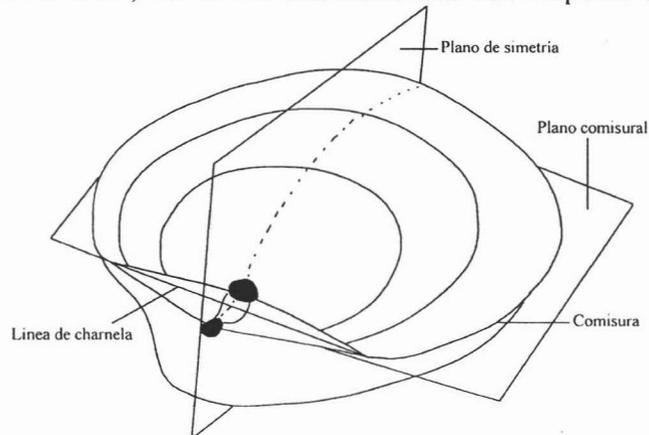


Figura 1. Plano de simetría general que presenta el Phylum Brachiopoda (Basado en Williams et al. 1965).

Dentro del patrón básico corporal de los braquiópodos se pueden distinguir estructuras como el **pedicelo**, el órgano alimentador o **lofóforo**, la **valva braquial** o dorsal, la **valva pedicelar** o ventral y la **cavidad corporal** que almacena los órganos. El cuerpo se ubica principalmente en la parte posterior del espacio interno de la concha, a ésta zona se le designa también cavidad celómica y corresponde al metaceloma, en ésta se hallan los órganos digestivos, excretores y reproductivos, así como los sistemas musculares; además revistiendo las valvas en su parte interna superficial anterior se localiza el manto, el cual encierra la cavidad del manto; esta oquedad y la cavidad celómica se encuentran bien diferenciadas una de la otra.

Se pueden delimitar dos tipos diferentes de braquiópodos: los articulados y los inarticulados. Ambos grupos exhiben ciertas diferencias muy importantes que revelan las delimitantes entre los dos conjuntos: las valvas de los articulados están formadas principalmente de carbonato de calcio, en contraste con las valvas de los inarticulados que se componen esencialmente de fosfato de calcio y solo excepcionalmente con carbonato de calcio; otra diferencia radica en el pedicelo, en los articulados es desarrollado por un elemento primario del estado larval, al contrario de los inarticulados, en los cuáles se forma por efecto de una evaginación de la superficie interna del manto ventral. Dentro de estas desigualdades también se encuentra el hecho de que el canal alimenticio de los articulados concluye de modo ciego, y el de los inarticulados finaliza en un ano.

Los principales elementos anatómicos internos (Figura 2) son:

PEDICELO: Este órgano cumple la función principal de sujetar al animal al sustrato en que se encuentra. En inarticulados consiste básicamente en una extensión de la pared corporal ventral en la cuál no existe fusión con el manto dorsal; en articulados el pedicelo sale de la concha a través del delthirio, una abertura media que existe en la valva ventral, siendo esta opuesta al notothirio (dorsal).

LOFÓFORO: La alimentación de estos animales se da por medio del lofóforo, este crea cámaras o huecos inhalantes y exhalantes en los que entra agua conteniendo microorganismos que son capturados por los cilios del lofóforo, y son conducidos gradualmente a la boca. El lofóforo se prolonga anteriormente en forma de dos brazos, o también pueden presentar forma de herradura proyectando los brazos hacia delante.

Cada brazo está sostenido por un eje cartilaginoso y por un canal lleno de líquido, teniendo en la base un surco braquial (Barnes y Ruppert, 1996).

CANAL ALIMENTICIO: Todos los braquiópodos poseen un tracto digestivo bien desarrollado. La boca se localiza en una abertura braquial donde los brazos del lofóforo se empalman, presentando en seguida el esófago que al finalizar da paso al estómago. En el extremo final del estómago se encuentra el intestino que como se mencionó anteriormente puede presentar un ano (inarticulados), o bien presenta un bulbo ciego (articulados) eliminando los desechos por divertículos (Barnes y Ruppert, 1996).

SISTEMA EXCRETOR: Los órganos excretores consisten principalmente de uno o excepcionalmente dos pares de metanefridios, los cuales presentan nefrostomas que liberan los desechos internos. Los desechos producidos son liberados por pequeñas aberturas que desembocan en el mesoceloma, denominadas nefridioporos.

GÓNADAS: La mayoría de los braquiópodos son dioicos y solo algunas especies de pocos géneros son hermafroditas. Los testículos varían en color desde blanco al amarillo pálido y los ovarios de amarillo profundo a café rojizo. El dimorfismo sexual no es común ya que solo un género lo presenta. Se ostentan principalmente dos pares de gónadas en braquiópodos, estas tienden a variar entre las diferentes especies ya sea por disposición y/o localización. En inarticulados se encuentran dentro de la cavidad corporal y en articulados se hallan en los canales del manto.

MUSCULATURA: El sistema muscular es responsable del movimiento de la valva braquial. El principal movimiento de las conchas en articulados e inarticulados es para abrir y cerrar las valvas en el plano de simetría bilateral (Williams *et al.*, 1965). La apertura de concha se da en el momento que las partes blandas del cuerpo se contraen hacia atrás, provocando un aumento de presión del líquido celómico y empujando las valvas en direcciones opuestas. Los principales músculos del animal son el **diductor** (apertura) y **aductor** (cierre) que se encuentran en la parte posterior del animal. El primero surge de la valva pedicelar y el segundo de la braquial. Existen también los músculos **ajustores** que se encargan de controlar el pedicelo (Barnes y Ruppert, 1996). La apertura o clausura de las valvas surge por contracciones musculares en los braquiópodos articulados. En inarticulados los músculos operantes son un par de **centrales** que se hallan en la parte media de las valvas, junto con cuatro pares de músculos **oblicuos**.

MANTO: Se encuentra en la parte interna de las valvas, encargándose del revestimiento de las mismas, aparte de formar los cilios periféricos. En braquiópodos inarticulados los mantos dorsal y ventral son discretos, mientras que en articulados son muy conspicuos.

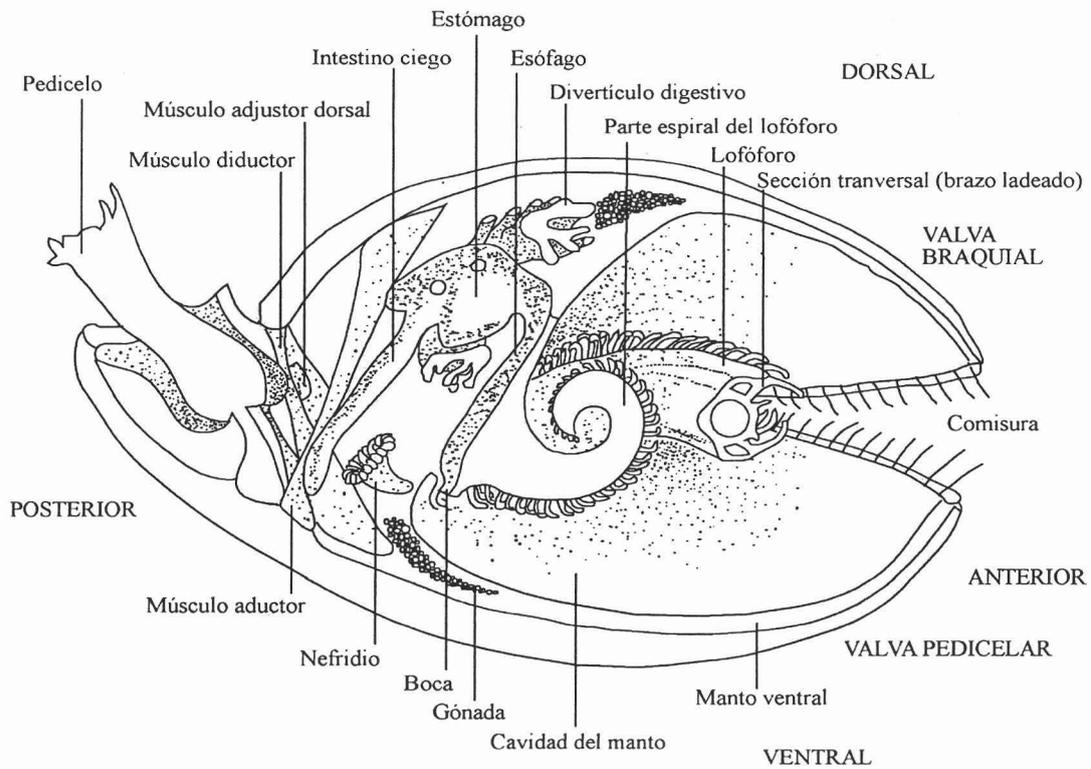


Figura 2. Representación de los principales órganos de un braquiópodo (Basado en Williams et al. 1965).

Uno de los caracteres de importancia taxonómica es la concha que en el caso de los braquiópodos está formada por dos valvas, orientadas conforme al crecimiento del organismo junto con la disposición de las partes suaves. La región en donde se presenta el pedicelo es la posterior y la opuesta es la anterior. La valva donde se encuentra el pedicelo es referida como la valva pedicelar (ventral), siendo esta más grande que su opositora, la valva braquial (dorsal) (FIGURA 3).

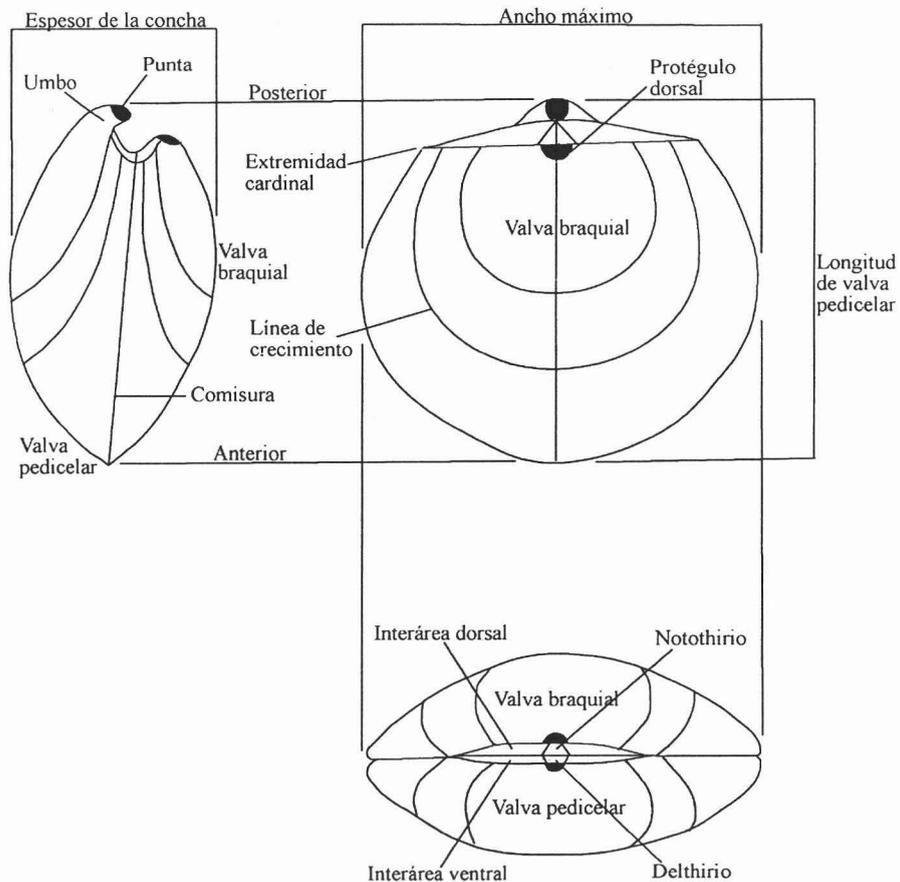


Figura 3. Orientación y medidas externas de los braquiópodos en general (Basado en Williams et al., 1965).

La formación de la concha se puede dar por diferentes procesos de crecimiento. En algunos inarticulados la disposición de la orilla del manto continúa en el margen del protégulo por proceso de crecimiento holoperiférico, migrando del margen posterior al centro de la valva adulta; en otros los márgenes posteriores son engrosados por crecimiento y la nueva concha es formada por márgenes laterales y anteriores, llamado crecimiento hemiperiférico, donde el protégulo queda en posición posteromedial. El otro crecimiento, que se da en inarticulados, es el mixoperiférico que es una modificación del crecimiento holoperiférico donde la superficie posterior de una valva es inclinada anteriormente a la otra, en este la superficie es llamada una palíntrope (Williams et al., 1965).

Los patrones de crecimiento holoperiférico y mixoperiférico son los más comunes en el grupo de los braquiópodos, siendo el último predominante de braquiópodos articulados (Williams et al., 1965).

En algunos géneros se forma un eje, conocido como de charnela, al mismo tiempo que se da un crecimiento en los márgenes de ambas valvas y que resulta completamente idéntico en las dos, conforme a su extensión. Las conchas que presentan ambas condiciones son denominadas estróficas y a las áreas cardinales que estas presentan se les conoce como interáreas. La interárea ventral resulta ser más grande que la dorsal, con lo cuál se da una inclinación relativa a la superficie. El plano de comisura depende completamente de la forma de la interárea.

La forma común adoptada por las interáreas ventral y dorsal son apsaclina y anaclina, respectivamente y en raras condiciones las proclina e hiperclina producto del crecimiento holoperiférico (Williams et al., 1965).

Entre los caracteres primordiales, utilizados para la identificación a nivel de género, dentro de los braquiópodos, se incluyen las diferentes y muy variadas formas de la concha que puede tener apariencia semioval, subcircular, oval elongada o subtriangular, presentándose algunas como la de platillo, la incurpada o la que muestra la valva pedicelar cónica y la braquial vestigial, teniendo un gran soporte interno para el lofóforo. Una contribución importante para plasmar el exterior de las valvas son las elevaciones radiales de la superficie (pliegues) junto con las depresiones complementarias (surcos). Ambos caracteres son formados durante la ontogenia del animal. Los componentes primordiales que definen la altura de la concha en el plano transversal superficial son la amplitud y el tamaño de la onda externa; a las ornamentaciones mayores o costillas radiales se les conoce como costas y las más pequeñas son llamadas costelas. De acuerdo al patrón de distribución y orientación de costas y costelas, presentándose desde la costa simple a formas más complejas, algunas caracterizadas por una ornamentación finamente texturizada, la cual muestra sus costas y muchas agrupaciones de costelas centrales, denominada como parvicostelada, otro tipo implica un origen dado por la ramificación (ramicostelada) que es observada mayormente en órtidos; por otra parte, cuando se presentan patrones costelados y ramicostelados divididos de una manera muy fina son referidos como multicostelados; por último cuando existe la presencia de una costa ancha central y colindantes a esta un par de costelas en cada lado, formando manojos conspicuos se tiene una fascicostelación. En muchas especies las conchas presentan líneas concéntricas que son conocidas como líneas de crecimiento.

Una de las características principales que presentan los braquiópodos articulados de acuerdo a su forma, son un par de dientes en la valva pedicelar, que se ven

conectados con fosetas o depresiones en la valva dorsal. Los dientes pueden ser circulares a triangulares en sección cruzada, siendo soportados por un par de placas, llamadas placas dentales; se presentan dos pares de fosetas en la valva braquial, siendo un par dental y el otro accesorio. Los dientes están hechos de nudosidades de calcita los cuales pueden presentar una superficie lisa o crenulada.

Otra característica significativa que se presenta en las conchas, son las impresiones internas de las valvas provocadas por la inserción de músculos en los braquiópodos articulados (cicatrices musculares), consistiendo de dos conjuntos de músculos pasando entre las valvas (diductor y aductor). Las marcas musculares pueden variar tanto en su posición como en la claridad de su impresión; dentro de estas variantes se encuentra también el nivel de superficie al que se localiza la huella, ya que puede ser profunda, un poco superior o más alta con algún tipo de protuberancia.

Para la identificación a nivel de género es importante considerar además el sistema de canales del manto, que en braquiópodos fósiles puede ser reconstruido por los canales que se presentan internamente en las valvas, a manera de ranuras o rugosidades internas que se pueden encontrar en las cercanías de las cicatrices musculares (Williams et al., 1965).

Las conchas de los braquiópodos están constituidas tanto de componentes inorgánicos como de orgánicos. El principal constituyente inorgánico es el fosfato de calcio en inarticulados y el carbonato de calcio en articulados. Las conchas de quitinofosfatos son más primitivas y se encuentran en braquiópodos del Cámbrico. Las conchas de calcita aparecieron hasta el Ordovícico.

Los componentes orgánicos primordiales de las conchas son las proteínas y quitina. La capa secundaria en braquiópodos articulados y de craniidos exhibe una pared celular con material de fibra de calcita, que a su vez presenta fosfolípidos, esteroides, proteínas y polisacáridos. El periostraco es orgánico, está presente en todas las conchas, y la proteína principal de éstas es la quinona. Los aminoácidos principales de las proteínas estructurales del animal son la alanina, arginina y prolina, la cisteína y la hidroxiprolina se encuentran en proporciones muy bajas, al grado que en algunas especies ni siquiera se presentan.

En el periostraco se puede encontrar depositado hierro debido a que es tomado del medio, pero su única función es complementar los pigmentos respiratorios como hemoglobina y/o hemeritrina (Williams et al., 1965).

Distribución Temporal.

Los braquiópodos aparecieron a inicios del Cámbrico, siendo los primeros lofoforados en el registro fósil, representados por todos los grupos de inarticulados y algunos órtidos pero con baja diversidad de géneros. Para el Cámbrico tardío adquirieron una gran diversidad, apareciendo pentaméridos y algunos otros órtidos.

Alcanzaron una gran radiación de géneros hasta el Ordovícico, dentro del Caradociano temprano, en donde hacen su aparición los primeros estrofoménidos, rinconélidos y espiriféridos; en este tiempo se extinguieron varios grupos de inarticulados.

Durante el Silúrico, se dieron reducciones genéricas de inarticulados, órtidos y estrofoménidos, mientras que rinconélidos y espiriféridos continuaron su expansión (Clarkson, 1986); las adiciones más significativas del Phylum durante este periodo incluyen a Spiriferida, Chonetidina, Stenoscismatacea y Terebratulida, cuya aparición quedó registrada en los estratos comprendidos entre los sistemas Silúrico y Devónico.

En el Devónico se dio una expansión generalizada del grupo, en donde más de un tercio de los géneros registrados son del Orden Spiriferida, persistiendo como un grupo importante de esta época. Para el Devónico tardío se dio otra reducción importante de géneros, como parte de una extinción masiva que ocurrió en este tiempo, resaltando la desaparición de los pentaméridos.

Para el Carbonífero temprano se presentó otra gran radiación dentro de los diferentes grupos de braquiópodos a excepción de los órtidos en los que disminuyó un poco su demografía. A pesar de ello, en este momento se inició un paulatino desplazamiento de los braquiópodos por otros invertebrados bentónicos, principalmente por moluscos bivalvos. En el Carbonífero tardío se propició otra caída de géneros en los diferentes grupos.

Durante el Pérmico se dió un descenso en los diferentes grupos a excepción de los estrofoménidos formadores de arrecifes, quienes presentaron poblaciones importantes. A finales de esta época se produjo una gran extinción masiva que acabó con muchos invertebrados y algunos vertebrados, provocando un gran declive en las familias de los diferentes grupos de braquiópodos. Posteriormente, durante el Mesozoico y hasta el presente los braquiópodos han sido un grupo poco abundante y diverso.

Neospiriferínidos

Dentro de los braquiópodos articulados, los representantes de la Subfamilia Neospiriferinae (grupo al que pertenece el material estudiado), se caracteriza por una fasciculación de débil a fuerte, con costillas de medias a finas de tamaño uniforme en la región anterior; por una microornamentación débilmente capilada, frecuentemente lamelosa o imbrincada y por la presencia de una placa delthirial en el interior de la valva ventral (Carter et al., 1994).

Dentro de la subfamilia, el género *Neospirifer* se caracteriza por presentar placas dentales divergentes, una placa delthirial triangular en la valva ventral; un campo muscular con impresiones ováricas y posiblemente canales vasculares en la superficie interna de la valva (Poletaev, 1997), una línea charnelar con denticulación bien desarrollada (Carter et al., 1994) y costillas agrupadas formando fascículos distintivos en toda la superficie de la concha, claramente definidos (Archbold y Thomas, 1984; Carter et al., 1994; Poletaev, 1997). También es distintiva una microornamentación con el desarrollo de lamelas (Poletaev, 1997).

El género *Septospirifer* se reconoce por presentar en la valva ventral una placa adminicular y una dental, así como un septo medio de bajo a moderadamente alto; en la valva dorsal posee un proceso cardinal, placas charnelares y placas cruales y un septo medio bajo. La concha es totalmente plicada, con costillas bien desarrolladas (Lee y Gu, 1976; Waterhouse, 1971).

AREA DE ESTUDIO.

Ubicación.

La Formación Ixtaltepec, en su sección tipo, aflora dentro de las coordenadas $17^{\circ} 30'$ y $17^{\circ} 35'$ latitud Norte y entre los $97^{\circ} 05'$ y $97^{\circ} 10'$ longitud Oeste, encontrándose 500 metros al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec, en el Municipio de Nochixtlán, Oaxaca (Figura 4).

En particular, los niveles estratigráficos en donde se encontró el material estudiado se limita dentro de las coordenadas $17^{\circ} 33' 186''$ latitud Norte y $97^{\circ} 06' 840''$ longitud oeste, a una altura aproximada de 2339 metros sobre el nivel del mar.

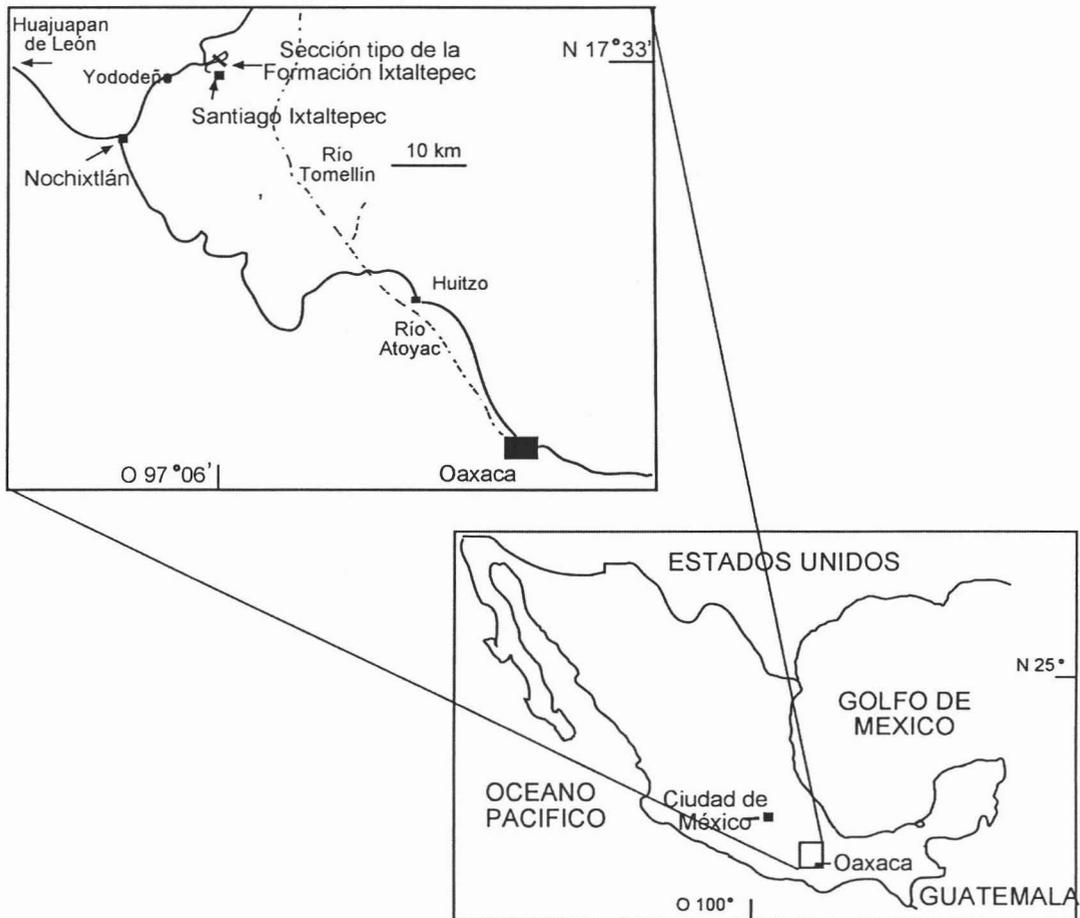


Figura 4. Ubicación geográfica de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Estratigrafía general.

La región de Santiago Ixtaltepec se caracteriza por presentar la secuencia de rocas paleozoicas más potente de México (Figura 5). Esta secuencia descansa sobre el llamado Complejo Oaxaqueño que está compuesto por rocas metamórficas, gneiss, esquisto y pegmatita, que han sido datadas con fechas que van de 1200 a 1000 millones de años (Fries et al., 1962). El conjunto que forma este complejo con los de Huiznopala y el Novillo, en la parte sur central de México, ha sido interpretado como una fracción de corteza que en el pasado formó al microcontinente denominado Oaxaquia, retazo cortical de origen Gondwánico (Ortega et al., 1995).

La unidad paleozoica más antigua es la Formación Tiñú y ha sido asignada al Tremadociano (Cámbrico-Ordovícico) (Pantoja-Alor y Robison, 1967; Robison y Pantoja-Alor, 1968; Pantoja-Alor, 1970; Sour-Tovar, 1990; Navarro-Santillán et al.,

2002), con un espesor de cerca de 200 metros en la localidad tipo, sobre el antiguo camino a Santa María Tiñú, y de 67 metros en el área de Santiago Ixtaltepec. Está dividida en dos miembros: el Inferior o Calcáreo, separado del Miembro Superior o Lutítico por una capa rojiza de óxido de hierro. Esta Formación se caracteriza por la presencia de diversos invertebrados, principalmente trilobites.

Sobre la Formación Tiñú, descansa en clara discordancia angular la Formación Santiago con rocas de origen marino del Misisípico Inferior (Osageano) que de acuerdo a Navarro-Santillán et al., (2002) presenta un espesor de 67 metros de calcarenita y estratos masivos de caliza y arenisca. Cuenta con diversos organismos entre los que destacan braquiópodos, bivalvos, esponjas y corales.

La Formación Ixtaltepec se encuentra sobre la Formación Santiago en forma discordante. Presenta un espesor de 600 metros y ha sido dividida en un Miembro Inferior y otro Superior; estando constituida principalmente de caliza, calcarenita, arenisca, lutita y limolita. Se observa como una secuencia marina del Pensilvánico Inferior y Medio (Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998). Dentro de esta formación se han localizado braquiópodos, ofiúridos, amonites, bivalvos y crinoideos, entre otros invertebrados.

La sección paleozoica de Santiago Ixtaltepec concluye con la Formación Yododeñe compuesta por conglomerado, sin fósiles y probablemente con una edad del Pérmico Inferior a Jurásico Inferior (Navarro-Santillán et al., 2002). Sobre esta formación se encuentran un conjunto de rocas calcáreas del Cretácico (Pantoja-Alor, 1970; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997; Navarro-Santillán et al., 2002).

Estratigrafía de la Formación Ixtaltepec.

La Formación Ixtaltepec (Figura 5) se encuentra en discordancia angular, de origen posiblemente tectónico, sobre la Formación Santiago. Los primeros 157 metros del Miembro Inferior están compuestos, desde su base, por intercalaciones de lutita, arenisca, caliza y calcarenita seguidas de limolita, lutita y una gruesa capa de arenisca. Los siguientes 443 metros, el Miembro Superior, comienzan con estratos de calcarenita, seguidos de lutita, una pequeña capa de calcarenita, continuando con una alternancia de lutita y arenisca, encontrándose pequeñas capas de roca ígnea a manera de estratos. La parte superior de la secuencia esta representada por lutita arenosa y termina con una combinación de lutita y arenisca.

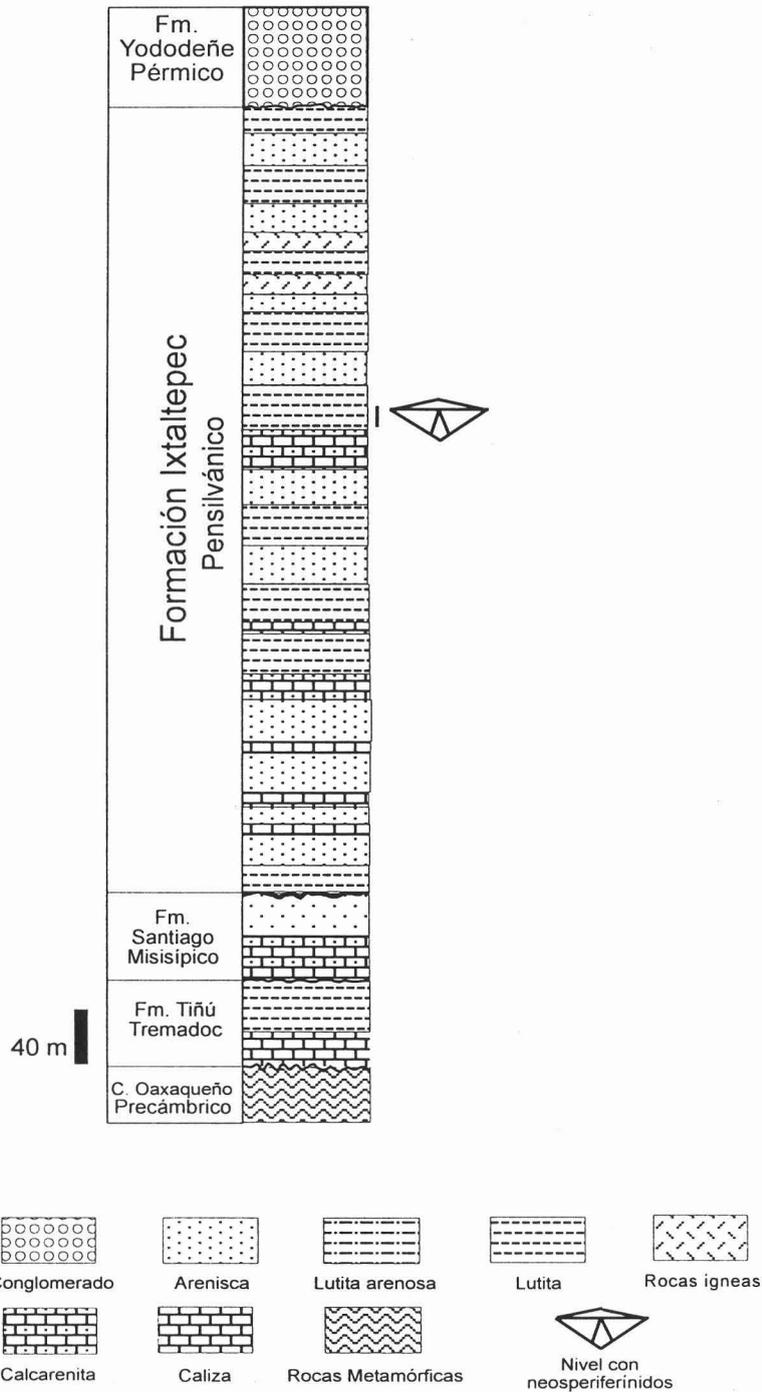


Figura 5. Columna estratigráfica de la sección paleozoica del área de Santiago Ixtaltepec.

MÉTODO.

El método de este estudio se llevó a cabo en tres partes principales, que fueron, trabajo de campo, trabajo de gabinete y análisis sistemático.

Trabajo de campo.

Se realizaron dos salidas de campo: la primera salida se hizo en junio del 2004, en donde se colectó material incrustado en lutita del Miembro Superior de la Formación Ixtaltepec, también fueron tomados los datos latitudinales y la altura del punto estudiado dentro de la sección tipo. La segunda salida fue en agosto del mismo año, llevándose a cabo con el fin de recolectar más ejemplares y completar el estudio sistemático. Cabe resaltar que la mayoría del material ya se había colectado anteriormente por personal del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, U. N. A. M.

Trabajo de gabinete.

El material colectado y el que se encontraba depositado previamente en el Museo, fue limpiado de polvo y sedimento con Sand-blaster; esto para hacer más factible el reconocimiento de estructuras diagnósticas en los ejemplares. También se le asignó un número de catálogo a cada uno de los individuos que no lo presentaban.

Análisis sistemático.

Para el análisis sistemático se consultaron diversas fuentes bibliográficas en donde se detallaran características morfológicas para la diferenciación, reconocimiento y evaluación de diferentes especies relacionadas al material estudiado, así como las nuevas propuestas de esquemas de clasificación.

RESULTADOS.

Sistemática.

Los ejemplares que se describen se hallan depositados en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, y catalogados con las siglas FCMP/E1 y su número respectivo. Todos los especímenes fueron colectados en la localidad tipo de la Formación Ixtaltepec, de acuerdo a la descripción de Navarro-Santillán et al., (2002) a 500 metros al norte de Santiago Ixtaltepec, en los estratos que se encuentran a 364 metros sobre la base de la unidad. La clasificación utilizada es la propuesta por Carter et al. (1994) y los términos morfológicos utilizados son los señalados por Williams et al. (1965; 1997). Dado que el material estudiado presenta una mayor afinidad con formas que han sido descritas como parte del linaje de *Neospirifer cameratus-dunbari* (Poletaev, 1997), típicamente norteamericano, las comparaciones que se hicieron fueron principalmente con especies de afloramientos carboníferos y pérmicos de Nebraska y Oklahoma (Dunbar y Condra, 1932), Missouri (Hoare, 1961), Montana (Easton, 1962), Kansas (Spencer, 1967), Ohio (Sturgeon y Hoare, 1968) y Texas (Cooper y Grant, 1976).

Phylum BRACHIOPODA DUMÉRIL, 1806

Subphylum RHYNCHONELLIFORMEA WILLIAMS et al. (in Williams et al., 2002)

Clase RHYNCHONELLATA WILLIAMS Y CARLSON (in Williams et al., 2002)

Orden SPIRIFERIDA WAAGEN, 1883

Suborden SPIRIFERIDINA WAAGEN, 1883

Superfamilia Spiriferoidea KING, 1846

Familia Trigonotretidae SCHUCHERT, 1893

Subfamilia Neospiriferinae WATERHOUSE, 1968

Género *Neospirifer* FREDERICKS, 1924

Especie tipo: *Spirifer fasciger* KEYSERLING, 1846 (Petschora, Rusia; Pérmico)

Neospirifer dunbari KING

Lámina I, Figuras 1-11; Lámina II, Figuras 1-2

Sinonimia

Spirifer triplicata HALL, 1852, p. 410

Spirifer triplicata GIRTY, 1920, p. 655, pl. 54, fig. 22.

Neospirifer triplicatus DUNBAR Y CONDRA, 1932, p. 328-332, pl. 39, fig. 5; pl. 41; figs. 1-6.

Neospirifer dunbari R. H. KING, 1933, p. 441.

Neospirifer dunbari dunbari SPENCER, 1967, p. 22, 23, figs. 13, 3; 14.

Material: Siete moldes internos de valvas ventrales (FCMP/E1-1720, E1-1954, E1-1956, E1-1994, E1-1995, E1-1997, E1-1998), cinco impresiones externas de valvas ventrales (FCMP/E1-1455, E1-1731, E1-1966, E1-1979, E1-1985), diez moldes internos de valvas dorsales (FCMP/E1-639, E1-1747, E1-1947, E1-1948, E1-1949, E1-1959, E1-1963, E1-1964, E1-1965, E1-1992), y cinco impresiones externas de valvas dorsales (FCMP/E1-1716, E1-1718, E1-1723, E1-1962, E1-1983).

Descripción:

Concha de gran tamaño, biconvexa, midiendo el ejemplar de mayor tamaño 5.2 cm de longitud por 7.4 cm de anchura; el máximo ancho se encuentra en el margen posterior; el área cardinal es profunda, con una interárea ventral amplia y alta; las extremidades cardinales son angulares; la superficie está cubierta totalmente de costillas fasciculadas de tamaño moderadamente fino y líneas concéntricas, a manera de imbricaciones. En la valva ventral se presenta un surco poco profundo, teniendo un patrón de costelación (figura 6.1) caracterizado por presentar de 9 a 12 costillas en el margen, formadas de una fascícula central y dos costillas laterales simples, que surgen en la región del umbo, bifurcándose al centro de la valva; en los márgenes laterales se observan de 18 a 20 costillas que derivan de 8 a 10, iniciadas en el umbo. En la valva dorsal el pliegue es ancho, con una terminación anterior lingüiforme poco notoria, presentando en el margen 10 a 13 costillas (figura 6.2) que se derivan de una fascícula central y dos costillas individuales laterales, bien definidas, con bifurcaciones dirigidas hacia los márgenes laterales; en los costados de la concha se encuentran de 19 a 22 costillas resultantes de 8 a 9 que inician en la región posterior; las costillas son redondeadas, con interespacios mucho más estrechos que ellas; el margen anterior es redondeado, con comisura parasurcada.

La valva ventral es convexa, siendo esto más acentuado en la zona próxima al umbo; este es curvado y moderadamente prominente; la interárea es amplia, alta, apsaclina, y con denticulaciones a todo lo largo. El proceso cardinal se caracteriza por presentar un delthirium de forma triangular; las placas dentales son fuertes, grandes, divergentes hacia la región anterior y con adminículos bien desarrollados; se presentan cuatro fosetas dentales y dientes relativamente finos y alargados. El campo muscular es grande y con forma triangular; a los lados de las placas dentales se observan las cicatrices de las estrías de los canales vasculares; los músculos diductores son más pequeños que los aductores y se adelgazan conforme se dirigen hacia la región posterior; los aductores son muy amplios.

La valva dorsal es moderadamente convexa; el notoforidio es bajo y angosto; las fosetas dentales son similares a las de la valva pedicelar; las placas y bases crurales son delgadas y muy cortas; entre estas, se encuentra un ctenoforidio con 34 denticulaciones; el campo muscular es poco visible, denotado principalmente por las impresiones de los músculos diductores, entre los cuáles se encuentra un septo medio muy corto y delgado.

Discusión:

Los ejemplares de *Neospirifer dunbari* KING de la Formación Ixtaltepec fueron comparados con *Neospirifer latus* DUNBAR Y CONDRA, *N. cameratus* MORTON, *Neospirifer goreii* MATHER, *N. kansasensis* SWALLOW, *N. triplicatus* HALL, *N. praenuntius* EASTON, *N. triplicatus* var. *alatus* DUNBAR Y CONDRA, *N. triplicatus* var. *gibbosus* DUNBAR Y CONDRA, *N. goreii* var. *brevimarginatus* HOARE, y *N. texanus* MEEK siendo estas especies las más parecidas al material de Santiago Ixtaltepec.

Neospirifer praenuntius de las formaciones Cameron Creek y Heath del Bashkiriano y Serpukhoviano de Montana (Easton, 1962), se diferencia por su forma más transversa y la forma de la fascícula en donde la costilla central es muy ancha y las alternas delgadas; además el interárea ventral es muy amplia.

Neospirifer cameratus del Moscoviano de las formaciones Robinson Branch y Seville de Missouri (Hoare, 1961) y de la Formación Cabaniss de Kansas (Spencer, 1967) se diferencia por sus patrones de costelación, por un proceso cardinal más compacto y encerrado en una placa de charnela.

Neospirifer triplicatus y *N. latus* del Gzeliano-Kasimoviano de las formaciones Stanton Limestone y Oread Limestone de Nebraska (Dunbar y Condra, 1932) y del

Moscoviano de la Formación Robinson Branch de Missouri (Hoare, 1961), se pueden diferenciar por presentar extensiones características en las extremidades cardinales y una fuerte fasciculación con 14 a 20 costillas. Además de esto se tiene que *N. triplicatus* var. *alatus* muestra plicaciones subangulares.

N. goreii var. *brevimarginatus* del Moscoviano de la Formación Burgner de Missouri (Hoare, 1961) y *N. goreii* del Moscoviano de la formaciones Seville y Robinson Branch de Missouri (Hoare, 1961) se pueden diferenciar del material de Santiago Ixtaltepec por su umbo pedicelar fuertemente enrollado y por presentar fasciculaciones principalmente en regiones viejas de la concha; aparte *N. goreii* var. *brevimarginatus* presenta un surco ligeramente más pronunciado y sus áreas laterales son estrechas.

Neospirifer kansasensis de la Formación Elmdale Shale del Gzeliano-Kasimoviano de Nebraska (Dunbar y Condra, 1932) se caracteriza por la presencia de 80 a 90 costillas sobre la valva dorsal, el pliegue cuenta con 18 a 22 de estas costillas, las líneas de crecimiento son más consecutivas, el pliegue y surco tienden a ser acusadamente más angulares.

Neospirifer triplicatus var. *gibbosus* del Gzeliano-Kasimoviano de las formaciones Oread Limestone, Plattsmouth de Nebraska, Deer Creek Limestone, Ervine Creek de Oklahoma (Dunbar y Condra, 1932) y *Neospirifer texanus* del Gzeliano-Kasimoviano de Texas, Kansas, Oklahoma, Nebraska (Dunbar y Condra, 1932), se distinguen principalmente por su concha no transversa, un área cardinal ventral muy grande y valvas gibosas.

Distribución:

Neospirifer dunbari es una especie que ha sido descrita para el Pensilvánico de Norteamérica, registrándose principalmente en los Estados de Kansas (Spencer, 1967) y Ohio (Sturgeon y Hoare, 1968). El género *Neospirifer* es una forma cosmopolita que ha sido registrada para el Pensilvánico y Pérmico.

Neospirifer sp. 1

Lámina II, Figuras 3-5

Material: Tres moldes internos de valvas ventrales (FCMP/E1-1987, E1-1988 y E1-1989) y una impresión externa de valva dorsal (FCMP/E1-1990).

Diagnosis. Fasciculación en pliegue con 13 costillas provenientes de 5 en la región del umbo; el surco presenta 12 a 15 costillas que derivan de tres originadas en el umbo.

Descripción:

Concha de tamaño mediano, biconvexa, moderadamente transversa en formas adultas, más transversa en juveniles. El ejemplar de mayor tamaño mide 6 cm de ancho y 3.5 cm de largo; la mayor anchura en el margen posterior; el área cardinal es profunda con una interárea ventral medianamente alta; las extremidades cardinales presentan pequeñas extensiones alares. A lo largo de toda la concha se presentan costillas de tamaño fino con bifurcaciones fasciculadas (figuras 6.3, 6.4, 6.5), teniendo en la valva ventral un surco estrecho y poco profundo, con 12 a 15 costillas que derivan de tres costillas con origen en el umbo; en las cuevas laterales se observan de 17 a 18 costillas resultantes de ramificaciones de las 9 a 11 costillas que surgen en la región posterior; en la valva dorsal el pliegue es moderado, poco prominente y en su margen anterior presenta 13 costillas derivadas de 5 procedentes del umbo, bifurcadas en dirección a los márgenes laterales, en los flancos de la valva se presentan de 15 a 18 costillas, provenientes de 8 a 11 que se observan en la región posterior; la comisura es parasurcada.

La valva ventral es sumamente convexa, con un umbo incurvado más o menos prominente; el interárea ventral es moderadamente alta; el área cardinal es poco profunda, apsaclina; las placas dentales son gruesas, muy cortas y con un adminículo poco evidente. El campo muscular es pequeño y estriado; los músculos diductores son medianos con forma de rombo; los aductores son pequeños.

La valva dorsal es ligeramente convexa, principalmente cerca del umbo, siendo esta parte corta y poco prominente; el área cardinal es poco profunda y abarca todo el margen posterior; no es posible observar estructuras internas.

Discusión:

Los ejemplares de *Neospirifer* sp. 1 de Santiago Ixtaltepec se compararon con *Neospirifer triplicatus* var. *alatus* DUNBAR Y CONDRA, *N. latus* DUNBAR Y CONDRA y *N. thescelus* COOPER Y GRANT que son las especies más parecidas, por sus extensiones alares y forma transversa, al material descrito.

N. triplicatus var. *alatus* perteneciente al Moscoviano de la Formación Robinson Branch de Missouri, (Hoare, 1961) es diferente al material de Oaxaca por presentar una concha con plicaciones subangulares fuertemente fasciculadas, extremidades cardinales con extensiones mucho más largas y por ostentar un pliegue con 7 a 8 costillas.

N. latus del Moscoviano de la Formación Robinson Branch de Missouri (Hoare, 1961) y de la Formación Stanton Limestone del Gzeliano-Kasimoviano de Nebraska (Dunbar y Condra, 1932) se puede diferenciar con el material descrito por sus extremidades cardinales ligeramente redondeadas o agudas, por poseer un número extremadamente grande de costas sobre la superficie de las valvas, con 16 a 20 costillas en el pliegue y 15 a 19 en el surco y por el arreglo de la fasciculación, típico de esta especie.

N. thescelus del Pérmico, encontrado en la Formación Road Canyon de Texas (Cooper y Grant, 1976) se distingue del material estudiado de Oaxaca por presentar un surco profundo, fasciculaciones en conjuntos de cuatro o más costillas, y líneas de crecimiento fuertemente interrumpidas.

Las principales diferencias de *Neospirifer* sp. 1 con los ejemplares de *N. dunbari* encontrados en el área de Santiago Ixtaltepec son las extensiones alares, presencia de 12 a 15 costillas en el surco, 15 a 18 costillas en las cuevas laterales, concha más transversa y músculos diductores en forma de rombo.

Neospirifer sp. 2

Lámina II, Figuras 6-10; Lámina III, Figuras 1-4

Material: Dos moldes internos de valvas ventrales (FCMP/E1-1946 y E1-1957), seis impresiones externas de valvas ventrales (FCMP/E1-1728, E1-1958, E1-1961, E1-1976, E1-1977, E1-1978), ocho moldes internos de valvas dorsales (FCMP/E1-1945, E1-1950, E1-1960, E1-1967, E1-1968, E1-1974, E1-1975, E1-1984) y tres impresiones externas dorsales (FCMP/E1-1955, E1-1969, E1-1986).

Diagnosis. Concha muy transversa, en formas maduras, con una anchura dos veces mayor al largo de la concha; extremidades cardinales angulares; músculos diductores estrechos y aductores muy amplios; surco poco profundo con costelación reconocida por la fascícula central y dos costillas laterales simples, subdividiéndose el conjunto medio para formar posteriormente de 7 a 9 costillas; el pliegue se distingue por 10 a 12 costillas en el margen anterior derivadas de 3 originadas en el umbo.

Descripción:

Conchas grandes, biconvexas, en mayor grado en la región centro-posterior; el ejemplar de mayor tamaño mide 2.6 cm de longitud por 9.2 cm de anchura; el ancho máximo se encuentra en la línea marginal posterior con un valor del doble o más al del largo de la concha; área cardinal profunda, con una interárea ventral amplia y alta; las extremidades cardinales son marcadamente angulares, la superficie está completamente cubierta de costillas con el patrón fasciculado descrito en la diagnosis (Figuras 6.6 y 6.7), las conchas presentan líneas concéntricas, espaciadas irregularmente, a manera de imbricaciones; el margen anterior es semiovalado con una comisura parasurcada; pliegue dorsal ancho, muy notorio, con 10 a 12 costillas; de 17 a 20 costillas en los márgenes de las cuevas laterales de la valva dorsal derivadas de 9 a 11 que se observan en la región posterior; el surco ventral es amplio, poco profundo, presentando de 7 a 9 costillas, las cuevas laterales de la valva ventral cuentan con 18 a 21 costillas, formadas por 9 a 12 ubicadas en la región posterior.

La valva ventral es moderadamente convexa, acentuándose este rasgo en la región cercana al umbo; éste es incurvado y moderadamente prominente; la interárea ventral es amplia, alta y apsaclina; las fosetas dentales son alargadas y en posición paralela a la línea cardinal; el proceso cardinal desarrolla placas dentales prominentes, redondeadas y que divergen en ángulo de 110° presentando un adminiculum pequeño. En el interior de la valva se observa un campo muscular bastante grande, de forma romboidal, más claramente triangular y profundo en la región posterior; a los lados de las placas dentales, la superficie interna de la valva está cubierta por cicatrices ováricas y canales vasculares; las cicatrices de los diductores son mucho más pequeñas que la de los aductores y se adelgazan hacia la región posterior; las de los aductores, son muy amplios; se observan cicatrices de proyecciones del tejido epitelial.

La valva dorsal es menos convexa que la ventral; el notoforidio es bajo y angosto, las placas crurales son muy cortas, delgadas y bajas y entre ellas se presenta un ctenoforidio con 22 placas; las fosetas dentales son similares a las de la valva ventral; el campo muscular es angosto y dividido por un septo medio corto y delgado que va desde el área cardinal a la terminación anterior de los músculos diductores.

Discusión:

Los ejemplares de *Neospirifer* sp. 2 de Santiago Ixtaltepec se pueden diferenciar fácilmente de otras formas de neospiriferínidos encontrados en la misma localidad por su concha transversa en la que el ancho es en promedio dos veces mayor al largo. La figura 7 muestra la relación ancho/largo de 44 especímenes, y en ella es posible observar que los ejemplares de *Neospirifer* sp. 2 forman un cúmulo claramente separado del resto de los ejemplares medidos.

Los ejemplares *Neospirifer* sp. 2, además se compararon con *Neospirifer goreii* MATHER, *N. triplicatus* HALL, *N. triplicatus* var. *alatus* DUNBAR Y CONDRA, *N. latus* DUNBAR Y CONDRA, *N. goreii* var. *brevimarginatus* HOARE, *N. texanus* MEEK, *N. kansasensis* SWALLOW, *N. cameratus* MORTON, *N. triplicatus* var. *gibbosus* DUNBAR Y CONDRA, *N. dunbari* KING, *N. campbelli* MAXWELL, *N. senilis* MAXWELL, *N. praenuntius* EASTON y *Tegulispirifer tegulatus* TRAUTSCHOLD, especie previamente considerada como parte del género *Neospirifer* y de reciente reasignación (Poletaev 1997; 2000).

N. goreii y *N. goreii* var. *brevimarginatus* (Hoare, 1961) se diferencian del material oaxaqueño por la presencia de un umbo pedicelar fuertemente recurvado, un delthirium con forma de triángulo isósceles, costillas bifurcadas solamente en las regiones viejas de la concha, sin formar conjuntos conspicuos, y un surco con 10-14 costillas.

Tegulispirifer tegulatus del Bashkiriano-Moscoviano de Asturias, España (Martínez-Chacón, 1991; Poletaev, 2000), se diferencia por ser ventribiconvexa, poseer un umbo ventral prolongado muy saliente, extremidades cardinales apuntadas o frecuentemente redondeadas, la máxima anchura un poco por delante de la charnela y una valva dorsal anaclina.

Neospirifer cameratus (Hoare, 1961; Spencer, 1967) se puede diferenciar por su concha de forma transversalmente subcuadrada, sus márgenes laterales ligeramente curvos y sinusosos y por poseer un surco profundo con 10 a 12 costillas.

Neospirifer triplicatus (Dunbar y Condra, 1932; Hoare, 1961) es distinguible por su concha poco transversa, tener ambas valvas fuertemente fasciculadas, un surco pedicelar lingüiforme y un número de 12 a 14 costas en el surco. La variedad *alatus* de esta especie, además se diferencia por presentar plicaciones subangulares y por ser alada. Este último rasgo lo comparte con *Neospirifer latus* (Dunbar y Condra, 1932; Hoare, 1961) que también se reconoce por sus extremidades cardinales comúnmente extendidas, poseer un surco con 14 a 20 costillas y una superficie del área cardinal casi lisa.

Neospirifer kansasensis (Dunbar y Condra, 1932) posee, como rasgos propios en formas adultas, un pliegue dorsal con 18 a 22 plicaciones, un surco muy profundo y de 80 a 90 plicaciones sobre la valva dorsal.

Neospirifer texanus y *Neospirifer triplicatus* var. *gibbosus* (Dunbar y Condra, 1932) poseen una concha no transversa y un área cardinal ventral bastante grande. Este rasgo, en *N. triplicatus* var. *gibbosus* es muy triangular alcanzando una excepcional altura entre el género.

Neospirifer dunbari (Sturgeon y Hoare, 1968; Spencer, 1967) se puede diferenciar por ser poco transversa, poseer lamelas dentales descansando sobre el piso interior de la valva ventral, por su surco con 9 a 13 costas, y un pliegue fuertemente desarrollado con una prolongación lingual sobre el margen anterior.

Neospirifer campbelli de la Formación Baywulla del Viséano de Yagon Gibber, Australia (Roberts et al., 1976) se reconoce por su concha desigualmente biconvexa, extremidades cardinales redondeadas y músculos aductores estrechos.

Neospirifer senilis del Viséano de la Formación Baywulla de Yagon Gibber; Australia (Roberts et al., 1976), se distingue por un pliegue con una bifurcación media, un campo muscular ventral largo y angosto, las cicatrices del músculo aductor rodean parcialmente las cicatrices de los músculos diductores, que poseen una forma de canoa, y por las costillas adyacentes al pliegue y seno que son bifurcadas o trifurcadas, produciendo un efecto de manojito medio.

Neospirifer praenuntius (Easton, 1962), posee un perfil casi recto en la zona antero-lateral pero con un umbo bien enrollado que se proyecta posteriormente, un interárea ventral muy amplia y una costilla central en cada fascícula más grande y ancha que las subsecuentes que tiene a cada lado.

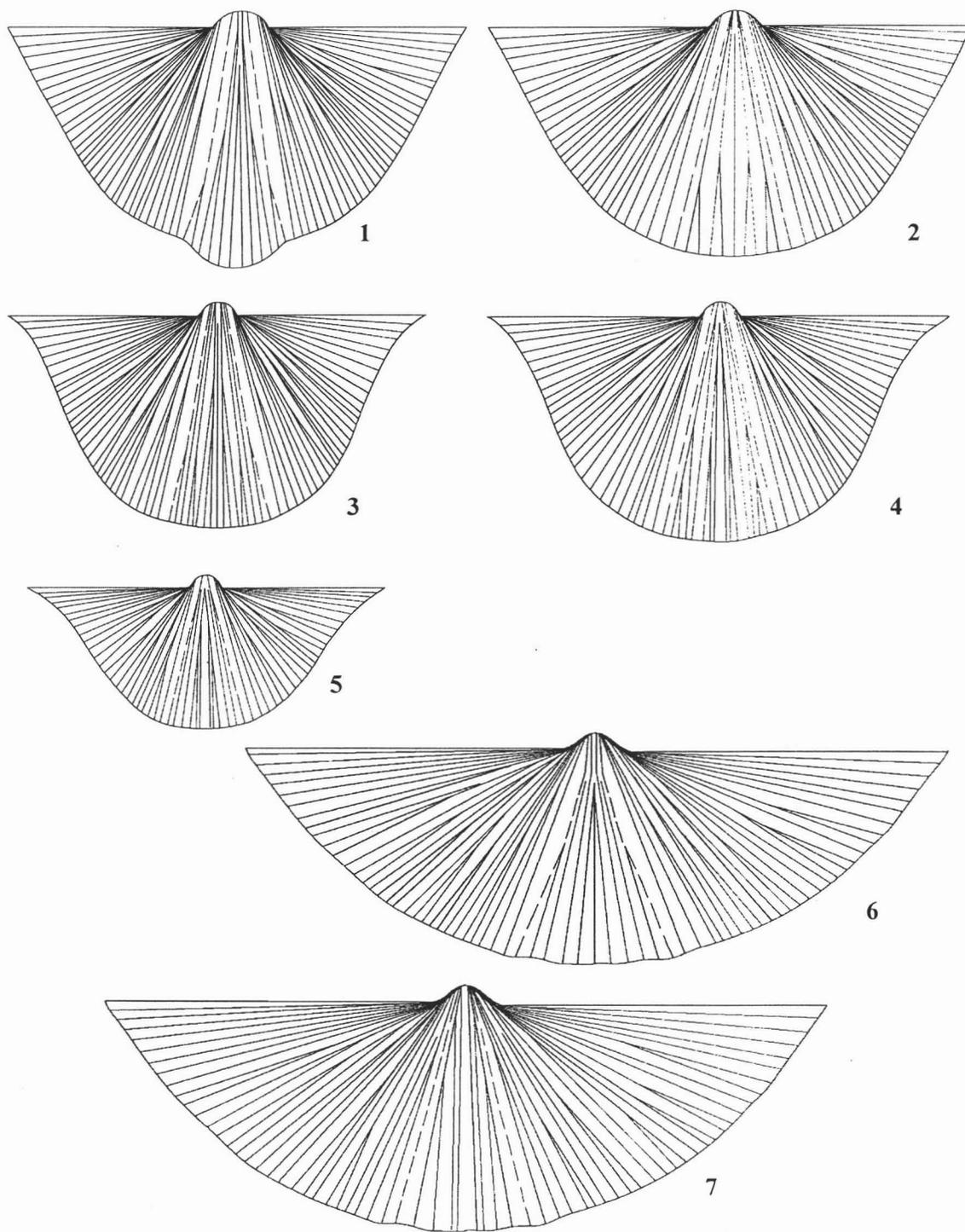


Figura 6. (1) *Neospirifer dunbari*, valva braquial; (2) *Neospirifer dunbari*, valva pedicelar; (3) *Neospirifer* sp. 1, valva braquial; (4) *Neospirifer* sp. 1, valva pedicelar; (5) *Neospirifer* sp. 1, juvenil, valva pedicelar; (6) *Neospirifer* sp. 2, valva braquial; (7) *Neospirifer* sp. 2, valva pedicelar.

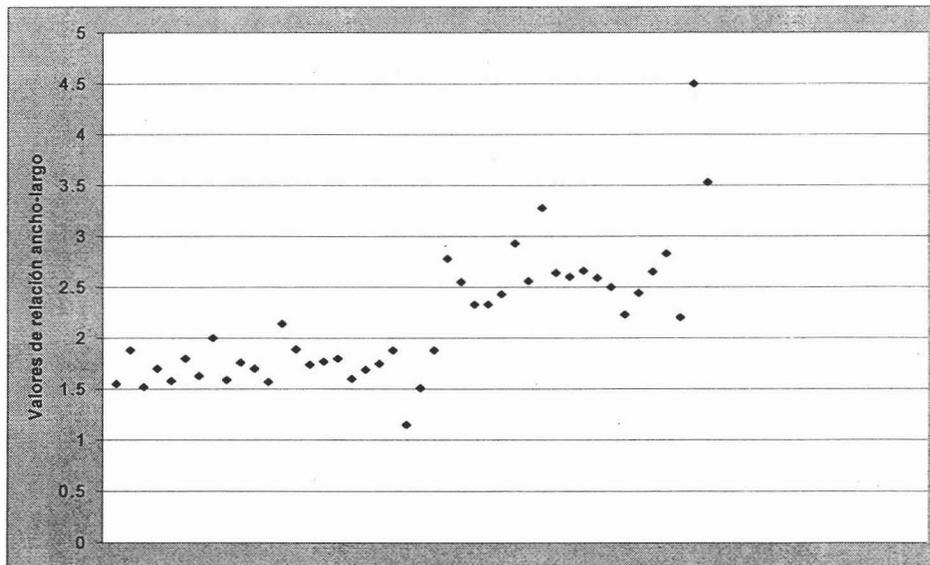


Figura 7. Los ejemplares que se encuentran en el agrupamiento “A” son los descritos como *Neospirifer dunbari* KING y *Neospirifer* sp. 1; los del agrupamiento “B” son los descritos como *Neospirifer* sp. 2; estos últimos poseen un índice de ancho/largo claramente mayor a los del grupo “A”.

Género *Septospirifer* WATERHOUSE, 1971

Especie tipo: *Septospirifer tatondukensis* WATERHOUSE, 1971 (Yukon, Canadá; Sakmariano-Artinskiano)

Septospirifer sp. 1

Lámina III, Figuras 5-8; Lámina IV, Figuras 1-3

Material: Un molde interno de valva ventral (FCMP/E1-1953), cuatro valvas ventrales (FCMP/E1-99, E1-142, E1-148, E1-2000), una impresión externa de valva ventral (FCMP/E1-1951), dos impresiones externas de valvas dorsales (FCMP/E1-1723, E1-1952).

Diagnosis. Músculos diductores moderadamente amplios y aductores muy amplios, surco ventral poco profundo, ángulo alar de 50° a 60°, costillas moderadamente grandes.

Descripción:

Concha grande, biconvexa, moderadamente transversa; el mayor ejemplar mide 8.6 cm de ancho por 5.4 cm de largo, con la anchura máxima en el margen posterior de la concha; la interárea ventral es alta; presenta extremidades cardinales en ángulos de 50° a 60° con pequeñas extensiones alares; la superficie de ambas valvas se encuentra cubierta, en pliegue, surco y cuestas laterales, de costillas moderadamente grandes con bifurcaciones fasciculadas; se presentan líneas concéntricas, espaciadas irregularmente y que provocan imbricaciones; el margen anterior es redondeado con una comisura parasurcada; el pliegue dorsal es ancho, prominente, bastante amplio y con 15 a 17 costillas, derivadas de 9 costillas originadas en el umbo (figura 8.1); en las cuestas laterales de la valva se observan de 17 a 21 costillas, resultantes de 8 a 10 que surgen en la región posterior; el surco ventral es amplio y poco profundo, con terminación anterior lingual, ostentando entre 15 a 17 costillas procedentes de 7 originadas en la región del umbo (figura 8.2), las cuestas laterales presentan 19 a 21 costillas en los márgenes anteriores, provenientes de 7 a 10 costillas posteriores.

La valva ventral es convexa, presenta un umbo incurvado, poco prominente; la interárea ventral es alta y denticulada; el área cardinal es profunda y apsaclina; las lamelas dentales son bajas, relativamente gruesas y con un adminiculum poco diferenciado. Sus lados se encuentran cubiertos por canales vasculares y cicatrices

ováricas; el campo muscular es grande, los músculos aductores son amplios y presentan cicatrices de tejido epitelial; los diductores son mucho más pequeños y se adelgazan hacia la región posterior. Existe la presencia de un septo medio angosto y muy largo, el cuál finaliza en la marca frontal de los músculos diductores.

La valva dorsal es ligeramente convexa, principalmente en la zona cercana al umbo, siendo este último pequeño y poco prominente en el área cardinal; el área cardinal es poco profunda.

Discusión:

La presencia de un septo medio en la valva ventral, rasgo claramente presente en el material estudiado, es la principal distinción que se ha propuesto para separar a *Septospirifer* de otros géneros de neospiriferínidos. Sin embargo, es de mencionar que existen diversos autores, que en trabajos previos al de Waterhouse (1971) han mencionado la presencia de este septo, en algunas especies del género *Neospirifer*.

El material de *Septospirifer* sp. 1 de Santiago Ixtaltepec fue comparado con *Septospirifer tatondukensis* WATERHOUSE, *Septospirifer sarcinatus* LEE Y GU y *Septospirifer extensus* LEE Y GU, siendo estas las únicas especies descritas para el género.

Septospirifer tatondukensis del Sakmariano-Artinskiano de la Formación Jungle Creek de Yukon, Canadá (Waterhouse, 1971), se diferencia del material de Oaxaca por presentar cicatrices de músculos diductores amplios y aductores estrechos, un surco ventral profundo y un ángulo alar de 35° a 40°.

Septospirifer sarcinatus del norte de China (Lee y Gu, 1976) es diferente al material descrito debido a la presencia de costillas delgadas subequidimensionales, por no ser rectimarginal y por presentar extremidades cardinales redondeadas.

Septospirifer extensus de China (Lee y Gu, 1976) se caracteriza por un pliegue muy prominente, costillas muy delgadas y extremidades cardinales agudas.

Las diferencias encontradas entre este grupo de especies, permite postular que el material de Santiago Ixtaltepec representa una especie no descrita previamente.

?Septospirifer sp. 2

Lámina IV, Figuras 4-6

Material: Seis moldes internos de valvas ventrales (FCMP/E1-1970, E1-1971, E1-1972, E1-1973, E1-1991, E1-2003 *unido a la parte centroposterior de la valva dorsal*), tres impresiones externas de valvas ventrales (FCMP/E1-1980 que aloja un pedazo centroposterior de molde interno, E1-1981, E1-1982) y una impresión externa de valva dorsal (FCMP/E1-2002).

Diagnosis. Concha transversa con extremidades cardinales angulares, márgenes laterales redondeados, septo medio presente a lo largo del campo muscular.

Descripción:

Concha de talla media, biconvexa, moderadamente transversa; el ejemplar más grande mide 6.2 cm de anchura y 2.4 cm de longitud; ancho máximo en el margen posterior; el área cardinal es profunda y la interárea ventral es ligeramente alta; presenta extremidades cardinales angulares aproximadamente de 70° a 80°; superficie de la concha con costillas de tamaño moderadamente fino, con bifurcaciones fasciculadas principalmente en el centro y en partes viejas de la concha; se observan imbricaciones; el margen anterior es mesuradamente redondeado, la comisura frontal es parasurcada; el pliegue dorsal es estrecho, poco prominente y presenta de 8 a 10 costillas; el surco ventral es poco profundo y cuenta con 7 a 10 costillas (Figura 8.3), que son el resultado de 3 provenientes del umbo, siendo la costilla central la única que no se divide, las bifurcaciones se dan hacia el centro de la valva; las cuestas laterales presentan de 19 a 22 costillas, derivadas de 10 a 12 costillas surgidas en la región posterior.

La valva ventral es convexa, siendo esto más notorio en la región cercana al umbo, que es curvado; el interárea ventral es alta y con denticulaciones a todo lo largo, el área cardinal es profunda y apsaclina; las placas dentales son cortas, anchas y con un adminículo poco diferenciado. A ambos lados de las placas dentales, se observan cicatrices dendriformes del sistema vascular. El campo muscular es profundo y bien desarrollado, las cicatrices de los músculos diductores son de tamaño medio y se adelgazan hacia a la parte posterior; las de los músculos aductores son medianas, poco prominentes, y al igual que en los diductores, están cubiertos por canales vasculares. Se observa un septo medio a lo largo de la región muscular.

La valva dorsal es ligeramente convexa, principalmente en la región centroposterior, el umbo es pequeño y poco sobresaliente; el área cardinal es poco profunda y abarca la totalidad del margen posterior. Las placas crurales, cortas y relativamente delgadas bordean al ctenoforidio formado por 22 denticulos aproximadamente.

Discusión:

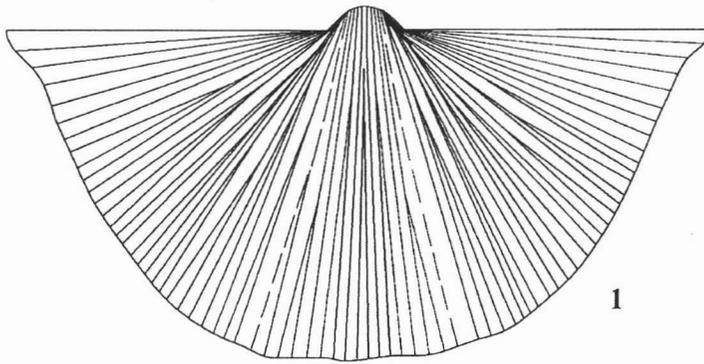
El material de *Septospirifer* sp. 2 de Santiago Ixtaltepec se comparó con *Septospirifer* sp. 1, *Septospirifer tatondukensis* WATERHOUSE, *Septospirifer extensus* LEE Y GU y *Septospirifer sarcinatus* LEE Y GU, que son las especies más parecidas al material descrito.

Septospirifer sp. 1 del Desmoinesiano de la Formación Ixtaltepec de Nochixtlán, Oaxaca se diferencia por su forma menos transversa, las extremidades cardinales alares y la presencia de 15 a 17 costillas en el surco.

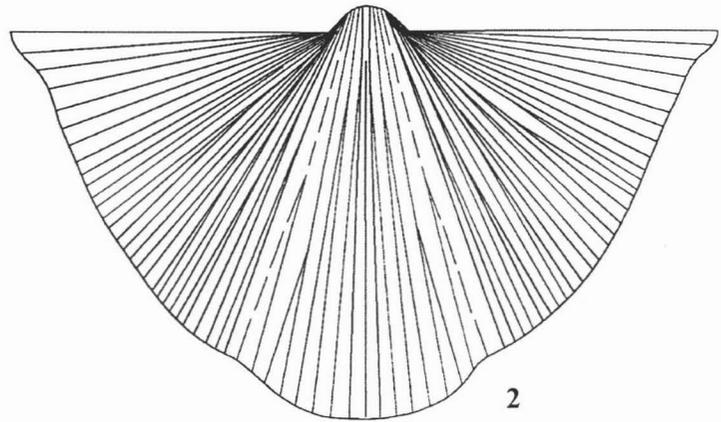
Septospirifer tatondukensis (Waterhouse, 1971), se caracteriza por presentar un surco ventral profundo, una forma poco transversa, cicatrices de músculos diductores amplios y aductores estrechos, y extremidades cardinales aladas.

Septospirifer extensus (Lee y Gu, 1976) es distinto al material oaxaqueño por su forma medianamente transversa, un pliegue muy prominente con terminación anterior lingual y costillas que son de un tamaño moderadamente mayor.

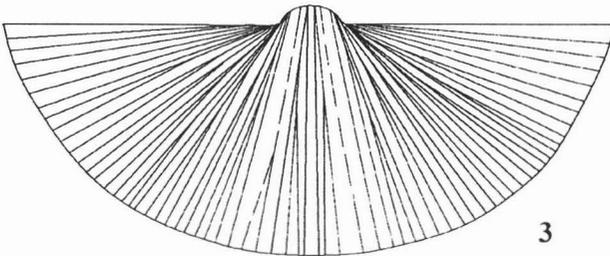
Septospirifer sarcinatus (Lee y Gu, 1976) se diferencia por tener costillas delgadas subequidimensionales, extremidades cardinales redondeadas y por no ser rectimarginal.



1



2



3

Figura 8. (1) *Septospirifer* sp. 1, valva braquial; (2) *Septospirifer* sp. 1, valva pedicelar; (3) ?*Septospirifer* sp. 2, valva pedicelar.

DISCUSIÓN.

La edad pensilvánica de la Formación Ixtaltepec ha sido determinada por la presencia de otras especies de braquiópodos, tales como *Anthracospirifer occiduus* SADLICK (Pantoja-Alor, 1970) y *Neochonetes (N.) granulifer* OWEN (Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004). Esta edad es apoyada por la presencia de *Neospirifer dunbari* que ha sido considerada una especie desmoinesiana (Spencer, 1967; Sturgeon y Hoare, 1968). Esta datación también se apoya en el hecho de que las otras dos especies de *Neospirifer* que se describen en este trabajo presentan gran afinidad con aquellas que se han agrupado en el linaje de *Neospirifer cameratus-dunbari* que es considerado exclusivo del Pensilvánico de Norteamérica (Poletaev, 1997).

Los neospiriferínidos colectados en la Formación Ixtaltepec han sido preservados como impresiones, como moldes internos y externos y como permineralizaciones. El material no presenta señales de transporte como son el desgaste, la fragmentación o la desarticulación, estableciéndose que la asociación está compuesta básicamente de individuos autóctonos, entre los cuales es común observar que la mayoría fueron sepultados en posición de vida.

La forma de la concha de los ejemplares descritos es ligeramente plana, fina, presentando una amplia superficie de contacto, que distribuye el peso evitando el hundimiento; dichas características aunadas al tipo de roca y fauna acompañante (corales rugosos solitarios, crinoideos, briozoarios y bivalvos), indican que las condiciones paleoecológicas generales en que se desarrollaba el medio eran de baja energía, constituido de aguas someras con gran cantidad de nutrientes en un sustrato de tipo arcilloso.

El encontrar asociadas diferentes especies del mismo género es un aspecto que ya ha sido descrito previamente en otras localidades pensilvánicas (por ejemplo McKerrow, 1978). Los neospiriferínidos de la Formación Ixtaltepec se ubican juntos en el mismo nivel estratigráfico del afloramiento y no se encuentran en niveles inferiores. Esto se puede explicar por el hecho de que las capas inferiores se relacionan a un arrecife coralino, de sustrato duro y alta energía, condiciones paleoambientales adversas al desarrollo de braquiópodos del tipo de los neospiriferínidos.

Previo a este trabajo, se ha propuesto que las faunas carboníferas de Tamaulipas, Oaxaca, Guerrero y Puebla (Sour-Tovar, 1994; 1999; Quiroz-Barroso, 1995; Navarro-Santillán, 1997; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Quiroz-Barroso et al., 2000; Navarro-Santillán et al., 2002) al igual que ciertas localidades pérmicas como las de

Hidalgo (Sour et al., 2005, en prensa) y Puebla (Villaseñor-Martínez et al., 1987) en las que domina una diversidad de braquiópodos, gasterópodos, bivalvos, briozoarios y otros invertebrados, son similares a las que se han encontrado en diversos afloramientos de Nebraska y Oklahoma (Dunbar y Condra, 1932), Missouri (Hoare, 1961), Montana (Easton, 1962), Kansas (Spencer, 1967), Ohio (Sturgeon y Hoare, 1968) y Texas (Cooper y Grant, 1976). Estas localidades se consideran como parte de la llamada Paleoprovincia del Mid-Continent y que ha sido extendida, desde el Noreste de Estados Unidos, hasta la región sudeste de México (Sour-Tovar, 1994; 1999; Navarro-Santillán, 1997; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998). En el presente trabajo, la presencia de *Neospirifer dunbari* y de especies de *Neospirifer* que se pueden agrupar en el linaje de *cameratus-dunbari*, apoya las ideas paleobiogeográficas expuestas previamente.

CONCLUSIONES.

El análisis de las especies de neospiriferínidos colectados en la Formación Ixtaltepec permite establecer la presencia de *Neospirifer dunbari* KING, *Neospirifer* sp. 1, *Neospirifer* sp. 2, *Septospirifer* sp. 1 y ?*Septospirifer* sp. 2, considerándose las últimas cuatro como formas no descritas anteriormente. En particular el registro del género *Septospirifer* es el primero para México dado que previamente solo se conocía en el Oeste de Canadá y Norte de China. De este último género las formas mexicanas presentan una mayor similitud morfológica con el material canadiense.

Neospirifer dunbari KING contribuye a sustentar trabajos previos, en donde se describe la edad de la Formación Ixtaltepec y la extensión geográfica de la Paleoprovincia del Mid-Continent.

Las características de preservación, morfología de las conchas, tipo de roca, fauna acompañante y la forma de acomodo en las asociaciones de braquiópodos, indican de una manera general que se trataba de un medio de baja energía, con sustrato arcilloso y aguas someras ricas en nutrientes.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- Archbold, N. W., and G. A. Thomas. 1984. *Neospirifer* Fredericks, 1924 (Spiriferida, Brachiopoda); a review. *Journal of Paleontology*, 58 (3): 626-635
- Armella, C., y N. G. Cabaleri. 1984. Microfacies y paleoecología en la transgresión tremadociana de la Formación Tiñú, Oaxaca, México. Memorias III Congreso Latinoamericano de Paleontología. México: 42-51.
- Barnes, R. D., y E. E. Ruppert. 1996. Zoología de los invertebrados. McGraw-Hill Interamericana. México. 1114 p.
- Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 2003. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland. 936 p.
- Buitron, B. E., y E. Rivera. 1984. Lingúlidos (Brachiopoda-Inarticulata) del Ordovícico de Oaxaca, México. Mem. II Congreso Latinoamericano de Paleontología: 54-61.
- Carter, J. L., J. G. Johnson, R. Gourvenec and H. Hong-Fei. 1994. A revised classification of the spiriferid brachiopods. *Annals of Carnegie Museum*, 63 (4): 327-374.
- Clarkson, E. N. K. 1986. Paleontología de invertebrados y su evolución. Paraninfo. España. 357 p.
- Cooper, G. A., and R. E. Grant. 1976. Permian brachiopods of west Texas, IV. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 24: 2609-3159, pl. 663-780.
- Duméril, A. M. C. 1806. Zoologie analytique ou méthode naturelle de classification des animaux. Allais, xxiv+344 p.
- Dunbar C. O., and G. E. Condra. 1932. Brachiopoda of the Pennsylvanian system in Nebraska. Bulletin 5, Second series. Nebraska Geological Survey. U.S.A. 377 p. XLIV pls.
- Easton, W. H. 1962. Carboniferous Formations and faunas of central Montana. Geological Survey Professional Paper, 348. United States Government Printing Office. U.S.A. 126 p. 13 pls.
- Flower, R. H. 1968. Cephalopods from the Tiñu Formation, Oaxaca State, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42: 804-811.
- Fredericks, G. N. 1924. O Verkhne-Kamennougol'nykh spiriferidakh Urala: (On Upper Carboniferous spiriferids from the Urals). *Geologich. Komitet., Izvestiya*, 28 (2): 295-324, 7 text-fig.
- Fries, C., E. Schmitter, P. E. Damon y D. E. Livingstone. 1962. Rocas precámbricas de edad Grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el Sur de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Boletín, Instituto de Geología. 64: 45-53.

Girty, G. H. 1920. Carboniferous and Triassic faunas, *in* Butler, B. S., G. F. Loughlin and V. C. Helkes, ed., The ore deposits of Utah. United States Geological Survey, Professional Paper, 111: 641-648, pls. 52-57.

Hall, J. 1852. Geology and paleontology, *in* Stansbury, H. Exploration and survey of the valley of the Great Salt Lake of Utah, including a reconnaissance of a new route through the Rocky Mountains. U. S. 32nd Congress Special Session, Senate Executive Document. 3: 399-414.

Hoare, R. D. 1961. Desmoinesian Brachiopoda and Mollusca from southwest Missouri. University of Missouri Press and Missouri Geological Survey. U.S.A. 263 p.

Keyserling, A. 1846. Wissenschaftliche Beobachtungen auf Einer Reise in das Petschora-Land, im Jahre 1843. Carl Kray, St. Petersburg, p. 151-406.

King, R. H. 1933. *Neospirifer dunbari* Ralph H. King, *nom. nov.* *Journal of Paleontology*, 7: 441.

King, W.. 1846. Remarks on certain Genera belonging to the Class *Palliobranchiata*: *Annals and Magazine of Natural History* (series 1), 18: 26-42.

Lee, L., and F. Gu. 1976. (Brachiopoda. Carboniferous-Permian). *In*: Palaeontological Atlas of Northern China-Inner Mongolia Part). Vol. 1, P. 228-306. Pls 131-184. Peking: Geological Publishing House.

Martínez-Chacón M. L. 1991. Braquiópodos carboníferos de la costa este de Asturias (España). II: Spiriferida y Terebratulida. *Revista Española de Paleontología*, 6 (1): 59-88.

McKerrow, W. S. 1978. The ecology of fossils. The MIT Press. Massachusetts. 384 p.

Morales-Soto, S. 1984. Estudio paleoecológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 53 p.

Navarro-Santillán, D. 1997. Braquiópodos espiriféridos de la Formación Santiago, Misisípico Inferior, en el Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 41 p.

_____, F. Sour-Tovar and E. Centeno-García. 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: Stratigraphic and tectonic implications. *Journal of South American Earth Sciences*. 15: 327-336.

Ortega-Gutierrez, F., F. J. Ruíz and E. Centeno-García. 1995. Oaxaquia, a Proterozoic microcontinent accreted to North America during the Late Palaeozoic. *Geology*. 23 (12): 1127-1130.

Ortíz-Lozano, J. A. 1996. Consideraciones paleoambientales y morfológicas de las colonias de briozoarios pensilvánicos de la Formación Ixtaltepec en la región de

Nochixtlán, Oaxaca. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 40 p.

Pantoja-Alor, J. 1970. Rocas sedimentarias paleozoicas de la región centro-septentrional de Oaxaca. Sociedad Geológica Mexicana. Libro guía de la excursión México-Oaxaca. p. 67-84.

_____, and R. A. Robison. 1967. Palaeozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico. *Science*, v. 17, p. 1033-1035.

Poletaev, V. I. 1997. A revision of genus *Neospirifer* Fredericks, 1924 and a description of *Lutuginia*, a new genus in the Subfamily Neospiriferinae. *Paleontological Journal*, 31 (3): 302-311.

_____. 2000. *Donispirifer* and *Tegulispirifer*-New Middle to Late Carboniferous spiriferids from Eurasia. *Paleontological Journal*, 34 (3): 278-286.

Quiroz-Barroso, S. A. 1995. Bivalvos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 86 p.

_____, and M. C. Perrilliat. 1997. Pennsylvanian Nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*. 71(3): 400-407.

_____, and _____. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. *Journal of Paleontology*. 72(6): 1011-1024.

_____, J. Pojeta Jr., F. Sour-Tovar, and S. Morales-Soto. 2000. *Pseudomulceodens*: A Mississippian rostroconch from Mexico. *Journal of Paleontology*. 74(6): 1184-1186.

Roberts, J., J. W. Hunt and D. M. Thompson. 1976. Late Carboniferous marine invertebrate zones of eastern Australia. *Alcheringa*, 8 (4): 197-225.

Robison, R. A. and J. Pantoja-Alor. 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*. 42: 767-800.

Rodríguez-Benítez, J. L. 1983. Estudio palinoestratigráfico de las formaciones paleozoicas Tiñú, Santiago e Ixtaltepec, de la región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis Profesional, ESIA, Instituto Politécnico Nacional. 117 p.

Schuchert, C. 1893. A classification of the Brachiopoda. *American Geologist*, 11 (3): 141-167.

Sour-Tovar, F. 1990. Comunidades Cámbrico-Ordovícicas de la Formación Tiñú, en el área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Implicaciones paleoambientales y paleogeográficas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 3(1): 7-23.

_____. 1994. Braquiópodos Pensilvánicos del área de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 55 p.

_____. 1999. Braquiópodos del Misisípico Inferior (Osageano) de la Formación Vicente Guerrero en el anticlinorio Huizachal-Peregrina, Norte de Ciudad Victoria, Tamaulipas, México. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 69 p.

_____, B. M. Barradas y G. C. Duran. 1982. Descripción de la primera fauna de graptolitos (Dendroidea) reportada para México, Formación Tiñú (Santiago Ixtaltepec, Oaxaca). VI Congreso Nacional de Zoología, Mazatlán, Sinaloa. Libro de resúmenes, sin número de páginas.

_____, y B. E. Buitron. 1987. Los graptolitos del Tremadociano de Ixtaltepec, Oaxaca. Consideraciones sobre el límite Cámbrico-Ordovícico de la región. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1: 380-395.

_____, y Martínez-Chacón M. L. 2004. Braquiópodos chonetoideos del Carbonífero de México. *Revista Española de Paleontología*, 19(2): 125-138.

_____, A. Pérez-Huerta, S. A. Quiroz-Barroso, y E. Centeno-García. 2005. Braquiópodos y trilobites del Pérmico del noroeste del estado de Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. En Prensa.

_____, y S. A. Quiroz-Barroso. 1989. Braquiópodos pensilvánicos (Strophomenida) de la Formación Ixtaltepec, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*. 2: 5-17

_____, y _____. 1991. Icnofósiles paleozoicos de Nochixtlán, Oaxaca. Memorias del III Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología. 131 p.

_____, _____, E. Centeno-García, D. Navarro-Santillán y J. A. Ortiz-Lozano. 1997. Implicaciones estratigráficas de los invertebrados carboníferos del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. II Convención sobre la evolución geológica de México y recursos asociados. Hidalgo, México. Sin número de páginas.

Spencer, R. S. 1967. Pennsylvanian Spiriferacea and Spiriferinacea of Kansas. Kansas University Paleontological Institutional Contributions. Paper 14, 35 p.

Sturgeon, M. T., and R. D. Hoare. 1968. Pennsylvanian brachiopods of Ohio. Bulletin 63. Columbus. 95 p. 22 pls.

Villaseñor-Martínez, A. B., C. A. Martínez y M. B. Contreras. 1987. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior de San Salvador Patlanoaya, Puebla, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1: 390-417.

Waagen, W. H. 1883. Salt range fossils, Part 4 (2) Brachiopoda. *Palaeontologia Indica* (series 13), 1: 329-770, pl. 25-86.

Waterhouse, J. B. 1968. The classification and descriptions of Permian Spiriferida (Brachiopoda) from New Zealand. *Palaeontographica* (Abt. A), (Stuttgart), 129 (1-3): 1-94, 18 pls.

_____. 1971. Appendix 2: Systematic descriptions of new brachiopod species and genera. *In*: Bamber, E. W. and J. B. Waterhouse, Carboniferous and Permian stratigraphy and paleontology, northern Yukon Territory, Canada. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*. 19(1):29-250. (Appendix in 205-224)

Williams, A. J. Rowell, H. M. Muir-Wood, C. W. Pitrat, H. Schmidt, F. G. Stehli, D. V. Ager, A. D. Wright, G. F. Elliott, T. W. Amsden, M. J. S. Rudwick, K. Hatai, G. Biernat, D. J. McLaren, A. J. Boucot, J. G. Johnson, R. D. Staton, R. E. Grant, and H. M. Jope. 1965. Brachiopoda, vol. 1. *In*: R. C. Moore, ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H-Brachiopoda (Revised)*. The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas Press. U.S.A. 521 p.

_____, A., C. H. C. Brunton, and D. I. MacKinnon. 1997. Morphology. *In* R. L. Kaesler, ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H-Brachiopoda (Revised)*, vol. 1. pp. 321-422.

_____, S. J. Carlson, and C. H. C. Brunton. 2002. Outline of Suprafamilial classification and authorship. *In* R. L. Kaesler, ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H-Brachiopoda (Revised)*, vol. 4 Rhynchonelliformea (part), pp xxxiii-xxxix

Yochelson, E. L. 1968. Tremadocian mollusk from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42: 801-810.

ESTA TESIS NO SA
DE LA BIBLIOTECA

LAMINA I

Neospirifer dunbari KING

Figura 1. Ejemplar FCMP/E1-1747. Valva braquial con la parte posterior de la valva pedicelar, molde interno, x1.

Figura 2. Ejemplar FCMP/E1-1719. Valva braquial, molde interno, x1.

Figura 3. Ejemplar FCMP/E1-1992. Valva braquial, molde compuesto, x1.

Figura 4. Ejemplar FCMP/E1-1994. Valva pedicelar, molde compuesto, x1.

Figura 5. Ejemplar FCMP/E1-1997. Valva pedicelar, molde compuesto, x1.

Figura 6. Molde en silicón de la valva braquial, molde compuesto, del ejemplar FCMP/E1-1992, x1.

Figuras 7a-7b. Ejemplar FCMP/E1-1998. 7a. Valva pedicelar, molde compuesto; 7b Valva braquial, molde compuesto. Ambas a x1.

Figura 8. Ejemplar FCMP/E1-639. Valva braquial, molde interno, x1.

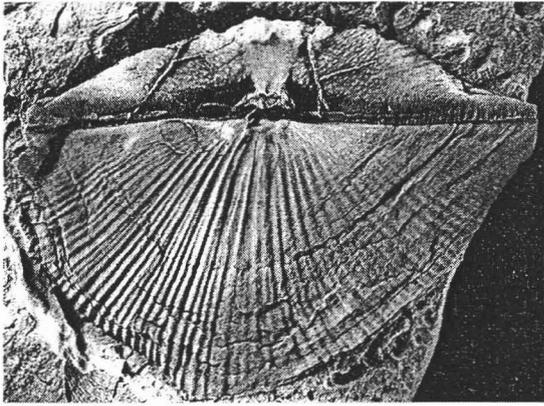
Figura 9. Ejemplar FCMP/E1-1995. Valva pedicelar, molde compuesto, x1.

Figura 10. Ejemplar FCMP/E1-1963. Valva pedicelar, molde compuesto, x1.

Figura 11. Ejemplar FCMP/E1-1947. Valva braquial con la parte posterior de la valva pedicelar, molde interno, x1.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

LAMINA I



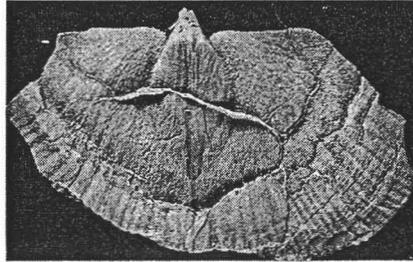
1



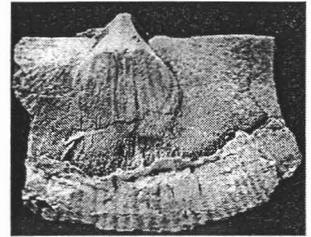
2



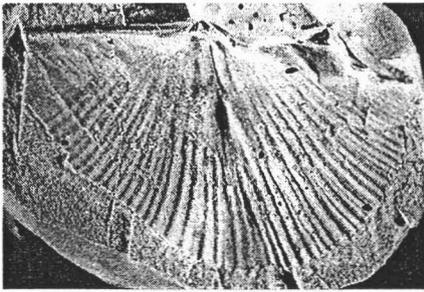
3



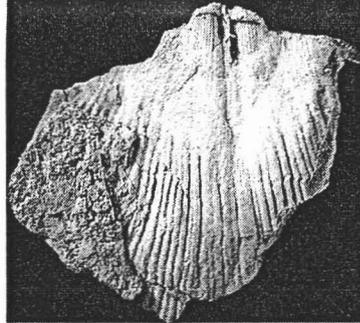
4



5



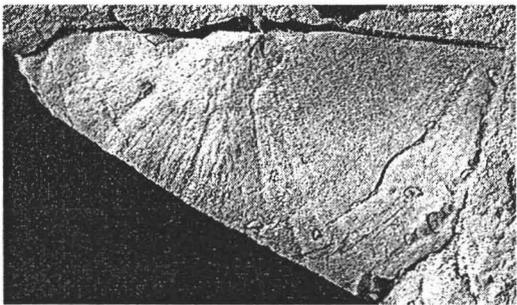
6



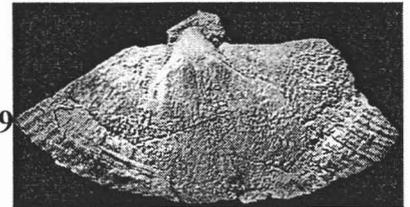
7a



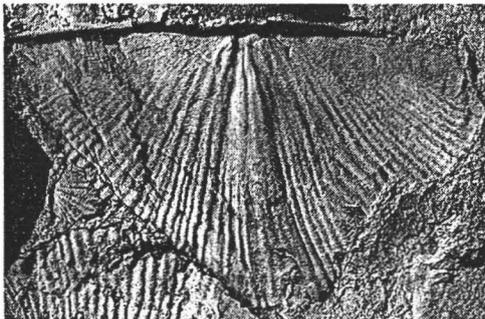
7b



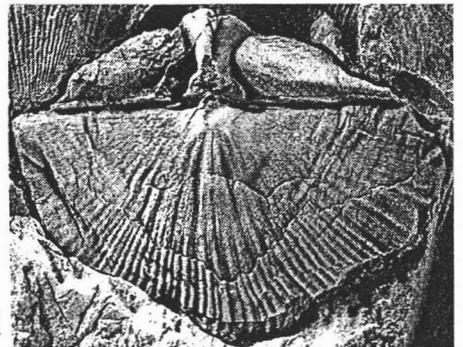
8



9



10



11

LAMINA II

Neospirifer dunbari KING

Figura 1. Ejemplar FCMP/E1-1965. Valva braquial, molde interno, 1x.

Figura 2. Molde de silicón de la valva braquial, molde interno, del ejemplar FCMP/E1-1965, x1.

Neospirifer sp. 1

Figura 3. Molde de silicón de la valva pedicelar, molde interno, del ejemplar FCMP/E1-1988, x1.

Figura 4. Ejemplar FCMP/E1-1988. Valva pedicelar, molde interno, forma juvenil, x1.

Figura 5. Ejemplar FCMP/E1-1987. Valva pedicelar, molde interno, x1

Neospirifer sp. 2

Figura 6. Ejemplar FCMP/E1-1960. Valva braquial, molde compuesto, x1.

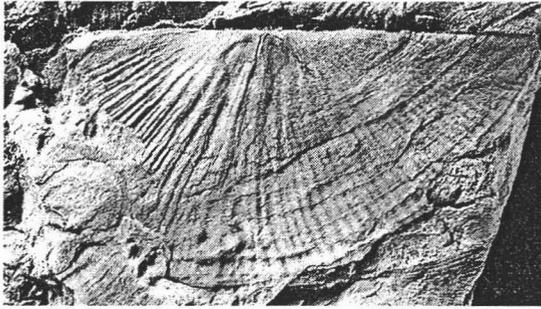
Figura 7. Ejemplar FCMP/E1-1946. Valva pedicelar, molde interno, x1.

Figura 8. Molde de silicón de la valva pedicelar, molde interno del ejemplar FCMP/E1-1946, x1.

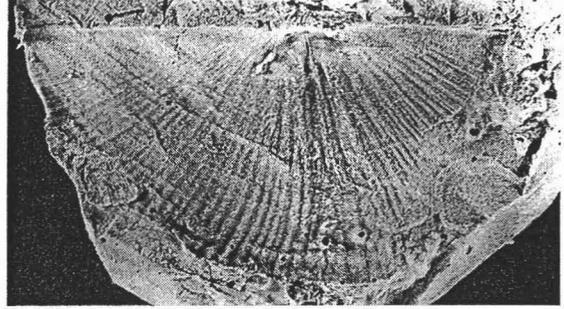
Figura 9. Ejemplar FCMP/E1-1945. Valva braquial con la parte posterior de la valva pedicelar, molde interno, x1.

Figura 10. Molde de silicón de la valva braquial con parte posterior de la valva pedicelar, molde interno del ejemplar FCMP/E1-1945, x1.

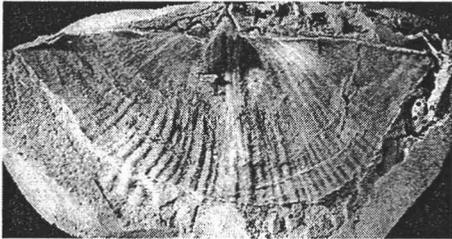
LAMINA II



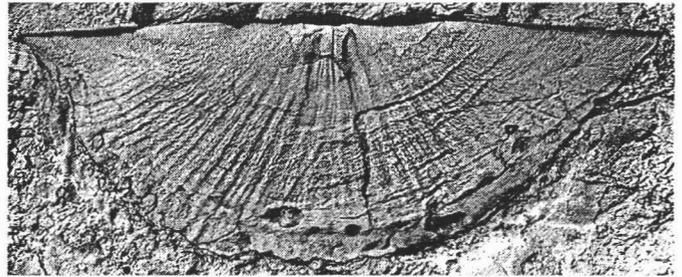
1



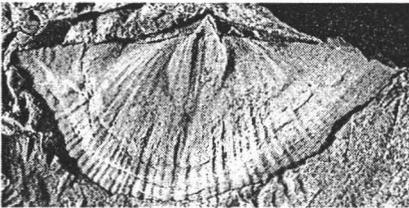
2



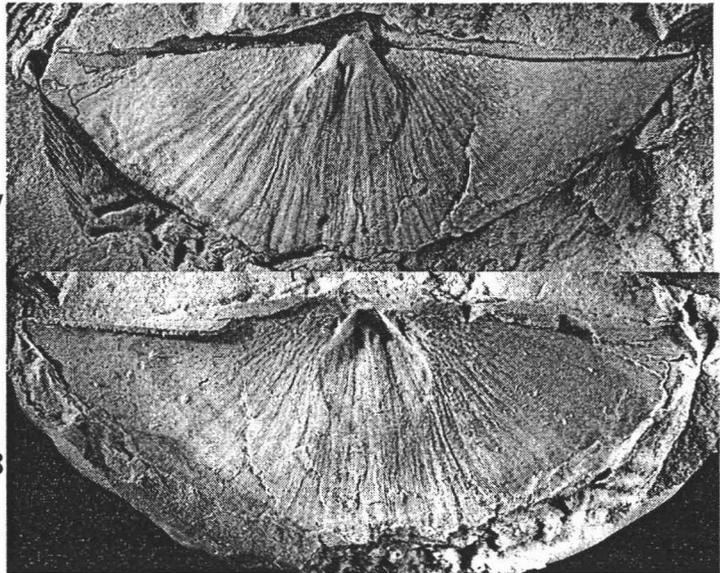
3



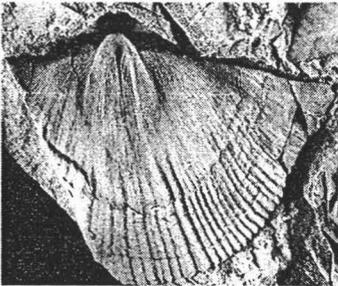
6



4



7

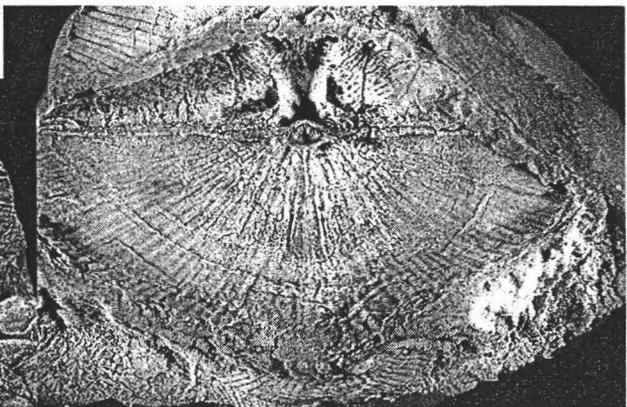


5

8



9



10

LAMINA III

Neospirifer sp. 2

Figura 1. Ejemplar FCMP/E1-1974. Valva braquial, molde interno, x1.

Figura 2. Ejemplar FCMP/E1-1975. Valva braquial con la parte posterior de la valva pedicelar, molde interno, x1.

Figura 3. Molde de silicón de la valva braquial, molde interno del ejemplar FCMP/E1-1974, x1.

Figura 4. Ejemplar FCMP/E1-1967. Valva braquial, molde compuesto, x1.

Septospirifer sp. 1

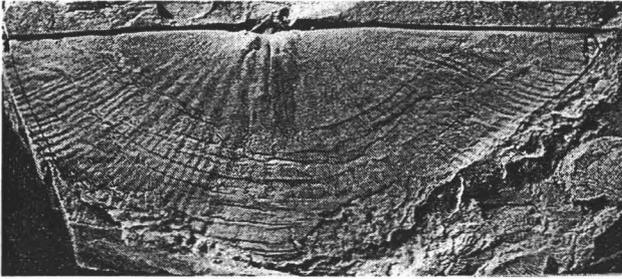
Figura 5. Ejemplar FCMP/E1-1952. Valva braquial, impresión externa, x1.

Figura 6. Ejemplar FCMP/E1-1951. Valva pedicelar, impresión externa, x1.

Figura 7. Ejemplar FCMP/E1-1953. Valva pedicelar, molde interno, presencia de septo medio delgado y bastante grande, x1.

Figura 8. Molde de silicón de la valva pedicelar, molde interno, del ejemplar FCMP/E1-1953, x1.

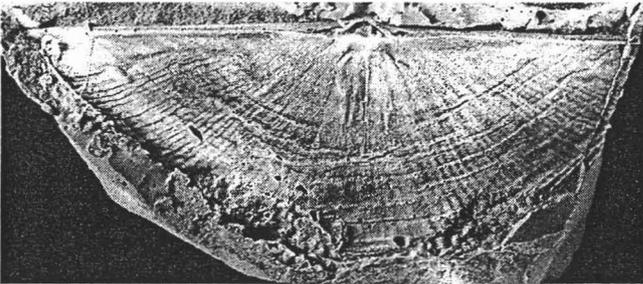
LAMINA III



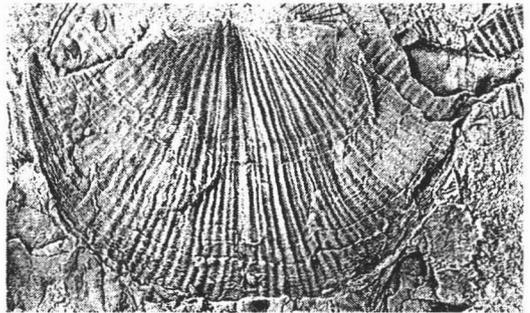
1



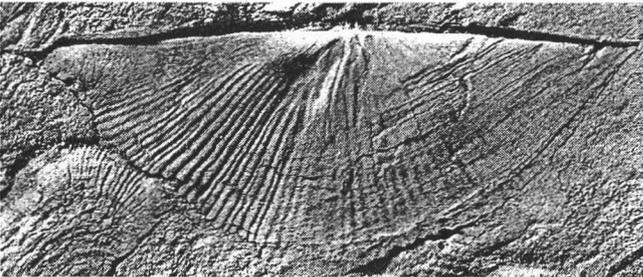
2



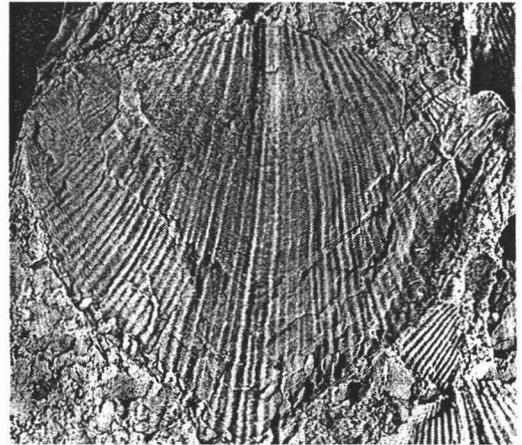
3



5



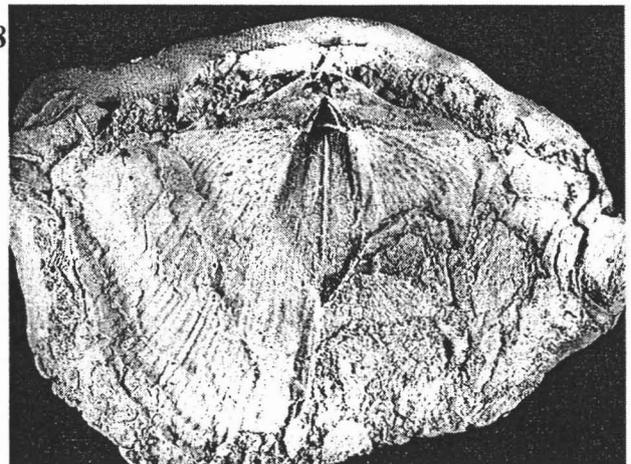
4



6



7



8

LAMINA IV

Septospirifer sp. 1

Figura 1. Ejemplar FCMP/E1-99. Valva pedicelar, molde externo, x1.

Figura 2. Ejemplar FCMP/E1-2000. Valva pedicelar, molde externo, x1.

Figura 3. Ejemplar FCMP/E1-148. Valva pedicelar, molde externo, x1.

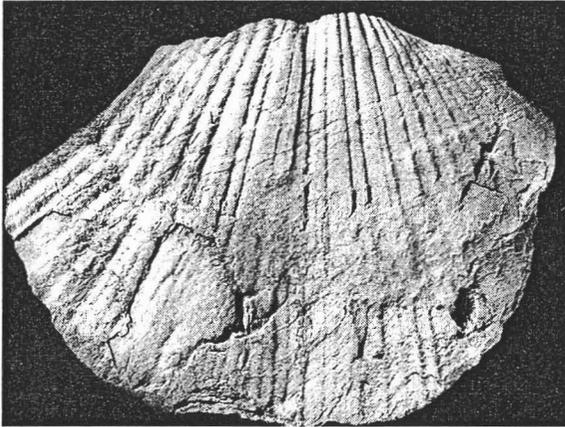
?*Septospirifer* sp. 2

Figura 4. A. Ejemplar FCMP/E1-1971, B. Ejemplar FCMP/E1-1970, C. Ejemplar FCMP/E1-1972. Valvas pedicelares, moldes internos, x1.

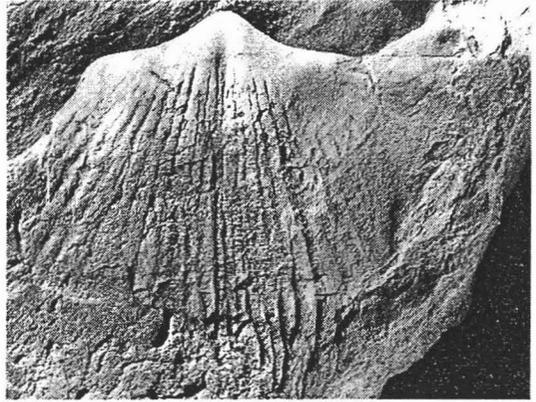
Figuras 5. A. Ejemplar FCMP/E1-1982, B. Ejemplar FCMP/E1-1980. Valvas pedicelares, impresiones externas, x0.9.

Figura 6. Ejemplar FCMP/E1-1991. Fragmento posterior de la valva pedicelar, molde interno, x2.

LAMINA IV



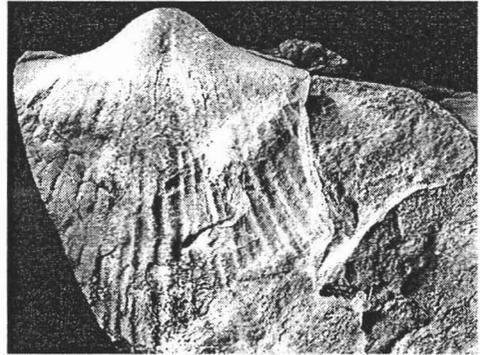
1



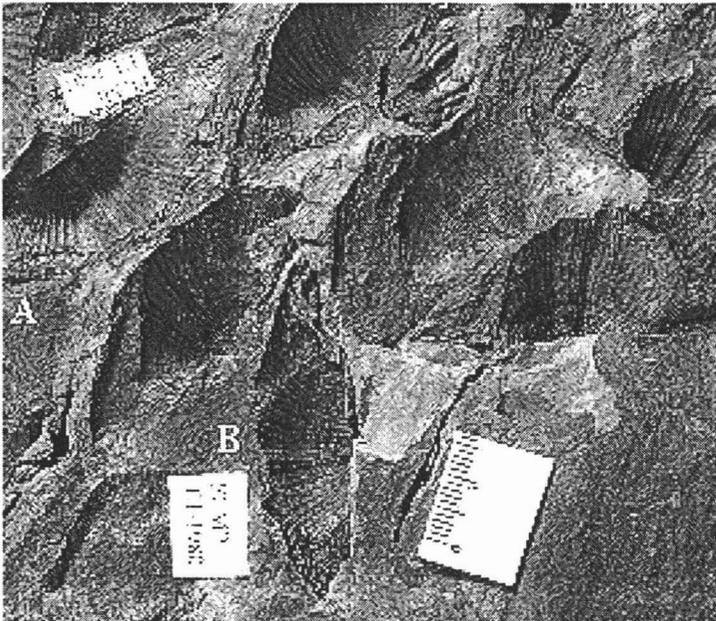
2



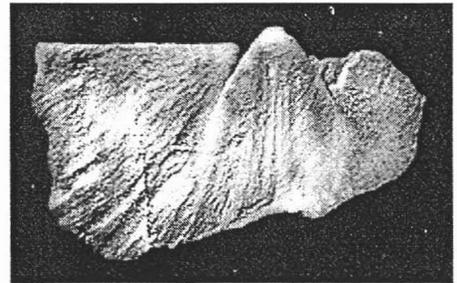
4



3



5



6