

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ANÁLISIS PALEONTOLÓGICO DE LOS OFIUROIDEOS
FÓSILES DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

LEONORA MARTIN MEDRANO

DIRECTOR DE TESIS: DR. PEDRO GARCÍA BARRERA



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

CONTENIDO

RESUMEN	3
ABSTRACT	4
INTRODUCCIÓN	
Morfología.....	5
Ecología.....	9
Registro fósil.....	10
Registro fósil de ofiuroides en México.....	13
OBJETIVOS	14
METODOLOGÍA	14
Limpieza del material.....	15
Fotografías.....	16
Microscopio Electrónico de Barrido (MEB).....	16
Tomografía computarizada.....	16
Comparación e Identificación.....	16
ESTRATIGRAFÍA Y PALEOAMBIENTES	17
FORMACIÓN TLAYÚA	
Marco geológico.....	17
Localidad Cantera Tlayúa.....	17
Paleoambiente.....	21
FORMACIÓN AGUJA	
Marco geológico.....	24
Localidad Altares.....	25
Paleoambiente.....	28
FORMACIÓN CERRO DEL PUEBLO	
Marco geológico.....	30
Localidad Redoma.....	33
Paleoambiente.....	35
FORMACIÓN SAN JUAN	
Marco geológico.....	36
Localidad El Jobo.....	38
Paleoambiente.....	39
FORMACIÓN EL CIEN	
Marco geológico.....	40
Localidad San Juan de la Costa.....	43
Paleoambiente.....	45
LOS OFIUROIDEOS Y SU TAXONOMÍA	
Historia de las clasificaciones de ofiuroides y asteroideos.....	45

Taxonomía de la Clase Ophiuroidea.....	46
La taxonomía para ofiuroides fósiles.....	51
Conclusiones sobre la taxonomía de ofiuroides fósiles.....	54
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	
<i>Ophiura</i> especie a.....	55
<i>Stegophiura</i> cf. <i>S. nodosa</i>	66
Género B especie c.....	72
<i>Amphiura senonensis</i>	79
<i>Ophiomusium</i> especie d.....	85
OTRAS LOCALIDADES MEXICANAS CON REGISTRO FÓSIL DE OFIUROIDEOS	91
Formación Almejas, Baja California Sur.....	91
Formación Ixtaltepec, Oaxaca.....	92
ASPECTOS TAFONÓMICOS	93
Endoesqueleto de los equinodermos.....	93
Categorías tafonómicas de los equinodermos.....	96
Relación entre el ambiente de depósito y la preservación de equinodermos fósiles.....	97
OFIUROIDEOS	
Comportamiento de ofiuroides fósiles y recientes.....	99
DISCUSIÓN DE LOS ASPECTOS TAFONÓMICOS DE LOS OFIUROIDEOS FÓSILES DE MÉXICO	103
Cantera Tlayúa.....	103
San Juan de la Costa.....	113
El Jobo.....	115
Altares.....	116
Redoma.....	118
CONCLUSIONES	120
BIBLIOGRAFÍA	122
APÉNDICE	
Glosario.....	138

RESUMEN

Se analiza el registro fósil de los ofiuroides de México, el cual consta hasta el momento, de 20 ejemplares y una capa de varios especímenes ordenados como sigue: un ejemplar del Pensilvánico de Oaxaca, trece ejemplares del Cretácico de Puebla, un ejemplar del Cretácico de Chihuahua y uno de Coahuila, un ejemplar del Eoceno de Chiapas, tres ejemplares del Oligoceno de Baja California Sur, y una capa de ejemplares del Plioceno de Baja California Sur.

En este trabajo se describen cinco formas de las siete existentes en México, las cuales quedan identificadas taxonómicamente de la siguiente manera: 1) *Ophiura* especie a, especie nueva de la localidad Cantera Tlayúa, en Puebla, 2) *Stegophiura* cf. *S. nodosa*, de la localidad San Juan de la Costa, Baja California Sur, y la cual representa el primer registro fósil conferido a la especie reciente *Stegophiura nodosa*, 3) Género B especie c, género y especie nueva de la localidad El Jobo, en Chiapas, 4) *Amphiura senonensis* de la localidad Altares, Chihuahua, la cual representa el primer hallazgo de un ejemplar completo de esta especie fósil en el mundo, y el registro más occidental dentro del Dominio del Tethys y, 5) *Ophiomusium* especie d, especie nueva de la localidad Redoma, Coahuila.

Se describen las características principales de las localidades fosilíferas de donde provienen los ejemplares de ofiuroides estudiados en este trabajo, de acuerdo a su contenido faunístico y litológico.

Para cada localidad, se analizan aspectos de morfología funcional, posición corporal, etología de ofiuroides recientes y modo de conservación de los ejemplares fósiles, con el fin de reconocer algunos aspectos tafonómicos relacionados con el ambiente de depósito y condiciones de vida de estos organismos.

Adicionalmente, se mencionan las características principales que corresponden a los dos registros restantes de ofiuroides en México, las cuales han sido referidas en reportes informales y tomadas directamente de los trabajos originales de los autores. Esta información es complementada con algunos datos paleoambientales de las localidades, la

fauna acompañante del ejemplar, así como el sitio de depósito de los ejemplares fósiles de acuerdo a observaciones personales y a los autores que han trabajado en el área.

ABSTRACT

The fossil record of ophiuroids from Mexico, which currently consist of twenty specimens and one brittlestars bed, is analysed in this work. This consist of one Pennsylvanian specimen from the State of Oaxaca, several Cretaceous specimens (thirteen from Puebla, one from Chihuahua, and another from Coahuila), one single Eocene specimen from the State of Chiapas, three Oligocene specimens from Baja California Sur, and a Pliocene brittlestars bed from the State of Baja California Sur.

In this work, five of the seven existing forms in Mexico are described, which remain taxonomically identifying in the following way: 1) *Ophiura* species a, new species from the Cantera Tlayua locality, State of Puebla, 2) *Stegophiura* cf. *S. nodosa*, from San Juan de la Costa locality, State of Baja California Sur, which represent the first fossil record conferred to extant species *Stegophiura nodosa*, 3) Genus B, species c, new genus and species from El Jobo locality, State of Chiapas, 4) *Amphiura senonensis* from Altares locality, State of Chihuahua, which represent the first world finding of a complete specimen pertaining to this fossil species, and westernmost record of this species into Tethys Domain and, 5) *Ophiomusium* specie d, new species from Redoma locality, State of Coahuila.

According to their faunistic and lithological content, main features of fossiliferous localities where ophiuroid specimens studied in this work come from are described.

In order to recognize some taphonomical aspects related to depositional setting and living conditions of these organisms, for each locality aspects of the functional morphology, body posture, living ophiuroids ethology, and mode of preservation of fossil ophiuroids are analysed.

Furthermore, major features corresponding to two remaining records from Mexico are noticed, which have been regarded in informal reports and directly taken from original works. This information is complemented with some paleoenviroment data of localities, associated fauna, as well as the depositional site of ophiuroid specimens according to field

observations and information provided by distinct authors that have been working at the distinct study areas.

ACRÓNIMOS

Los acrónimos mencionados a lo largo de este trabajo son:

- CT** Colección Tlayúa [número informal que representa el número de campo registrado en los fósiles provenientes de la Cantera Tlayúa, depositados dentro de la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM (IGM)].
- FCMP** Facultad de Ciencias Museo de Paleontología (número de entrada que representa el registro de los fósiles depositados dentro de la colección paleontológica del Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias, UNAM).
- IGM** Colección Nacional de Paleontología (anteriormente sólo Instituto de Geología o Instituto Geológico de México), Instituto de Geología, UNAM.
- IHNCH** Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas (siglas informales que representan el número de entrada de los fósiles depositados en la colección paleontológica de dicho Instituto).

INTRODUCCIÓN

MORFOLOGÍA

La clase Ophiuroidea está compuesta por los organismos más diversos, abundantes, ágiles y activos dentro del phylum Echinodermata. El cuerpo de estos organismos consta de un disco central cuyo diámetro varía entre 2 y 65 mm en formas adultas, al cual están unidos cinco brazos móviles simples o ramificados, que intervienen en su locomoción, alimentación y le permiten mantener la posición normal del cuerpo (con la superficie ventral del disco hacia el sustrato).

El endoesqueleto de los ofiuroideos presenta el mayor grado de especialización entre los equinodermos, está compuesto por oscículos calcáreos fusionados o suturados por tejido mesodérmico llamados placas, escudos, escamas, espinas y gránulos según su posición (*Figura 1*).

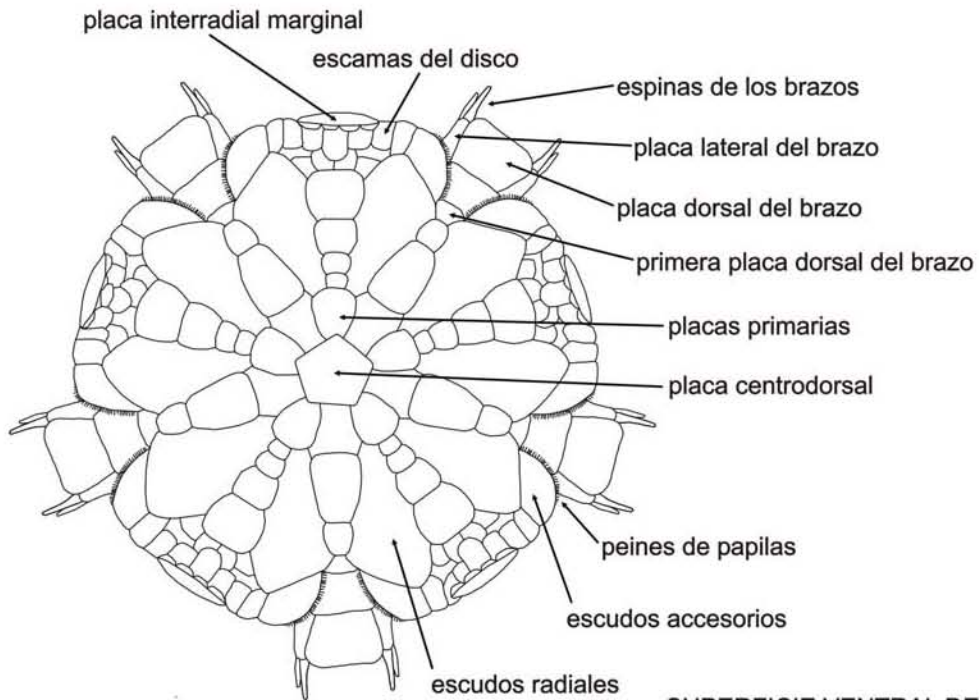
Los ofiuroideos tienen la habilidad de mover los brazos en sentido horizontal, vertical o en forma de espiral. Estos apéndices están compuestos por segmentos articulados que incluyen dos tipos de oscículos, unos dispuestos internamente y otros externamente; los oscículos internos son placas ambulacrales pareadas llamadas vértebras, las cuales pueden o no estar fusionadas, y forman series a lo largo de los brazos en donde están conectadas por músculos y ligamentos. Cuatro placas externas rodean cada vértebra y son llamadas según su posición como dorsales, ventrales y laterales (*Figura 1*). Al conjunto de cada vértebra y sus respectivas placas externas se le denomina segmento del brazo. Cada placa lateral puede presentar espinas de tamaño, forma y número variable. Las vértebras son cuerpos cilíndricos con una gran diversidad de formas, que poseen un canal ventral por el que corren los sistemas ambulacral, nervioso y circulatorio. En los extremos distal y proximal se localizan protuberancias y cavidades que conectan a las vértebras adyacentes, además de los procesos donde se insertan cuatro paquetes de músculos, los cuales son los responsables de los movimientos laterales y horizontales de cada vértebra en relación con las demás (Litvinova, 1989a). El aspecto de las vértebras en una misma especie varía en relación al crecimiento del organismo, ya que en formas juveniles consiste de dos placas alargadas que se convierten en cuerpos fusionados y conectados por múltiples procesos en formas adultas (Clark, 1915). Dentro de un mismo brazo, las vértebras más jóvenes se localizan en el extremo distal, mientras que los segmentos más proximales reflejan la forma más típica de cada especie (generalmente en el octavo segmento del brazo) (Litvinova, 1989a).

Durante la evolución de los ofiuroideos, algunas actividades como la locomoción, protección y alimentación han dependido de la capacidad de movimiento de los brazos. Aparentemente, este particular método de locomoción permitió que los ofiuroideos ocuparan una gran diversidad de nichos ecológicos dentro del océano, convirtiéndose en los equinodermos más diversos y abundantes en la actualidad. Los pies tentaculares emergen en cada segmento del brazo, y son empleados principalmente en la locomoción

y alimentación, y tienen además propiedades adhesivas que les permiten escalar o trepar superficies verticales y lisas (Hendler, 1996).

En muchas especies están presentes pares de escudos radiales en la superficie dorsal del disco, cercanos a la base de los brazos; estos escudos se articulan en el extremo distal por medio de las placas genitales, las cuales se encuentran suturadas a una parte del brazo dentro del disco (Hendler, 1996).

SUPERFICIE DORSAL DEL DISCO



SUPERFICIE VENTRAL DEL DISCO

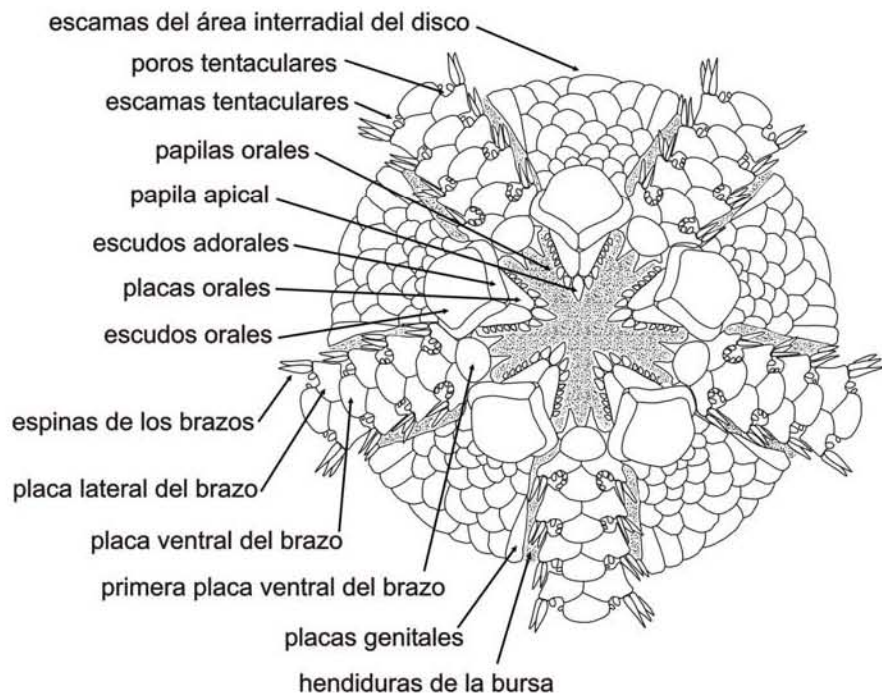


Figura 1. Glosario ilustrado de términos morfológicos utilizados en este trabajo.

El centro de la superficie ventral del disco está compuesto por una serie de estructuras llamadas mandíbulas, que forman un complejo aparato masticador que rodea la boca, y

que a su vez están integradas por placas orales, escudos adorales y orales, papilas y dientes (papilas apicales) (*Figura 1*).

Dentro del disco se encuentra el estómago, una serie de gónadas y las bursas; estas últimas representan invaginaciones de la epidermis y están involucradas en funciones como intercambio gaseoso, reproducción y liberación de desechos (ya que estos organismos no tienen ano).

Los ofiuroides, como todos los equinodermos, presentan estructuras celómicas adicionales que constituyen el sistema hemal y vascular acuífero. Los conductos celómicos y apéndices superficiales del sistema vascular acuífero o sistema ambulacral, en su origen tenían la función de capturar y transportar los alimentos, pero en la mayoría de los equinodermos han asumido un papel locomotor y de intercambio gaseoso (Barnes y Ruppert, 1996); este sistema se comunica con el exterior por medio de una placa llamada madreporita, la cual representa uno de los escudos orales transformado.

En los ofiuroides el sistema nervioso está compuesto por numerosas células epiteliales sensibles al tacto dispersas en todo el cuerpo (Barnes y Ruppert, 1996); además, en algunas especies se ha constatado la presencia de un sistema fotorreceptor simple que es capaz de percibir la dirección e intensidad de la luz, localizado en los extremos de los brazos, y que está asociado a cristales de calcita incluidos dentro del integumento (Aizenberg et al., 2001).

La mayoría de los ofiuroides presentan sexos separados y sus órganos reproductores están constituidos por agrupaciones de gametos que se encuentran dentro del disco, los cuales son liberados al exterior por medio de gonoductos cercanos al borde de las hendiduras de la bursa. La larva de los ofiuroides se desarrolla en organismos juveniles en unos cuantos días; ésta es translúcida y microscópica, y utiliza bandas ciliares en la locomoción (Hendler, 1996). Muy pocas especies de ofiuroides son capaces de reproducirse asexualmente; sin embargo, la autotomía y regeneración de partes del disco o de los brazos son procesos relativamente comunes (Makra y Keegan, 1999).

ECOLOGÍA

La distribución geográfica actual de los ofiuroides es cosmopolita, comprendiendo desde los polos hasta los trópicos, y son habitantes de una gran variedad de comunidades bentónicas que abarcan desde zonas litorales hasta zonas abisales (Gage y Tyler, 1991), en donde pueden sobrevivir dentro o sobre el sustrato en poblaciones de pocos o miles de individuos por metro cuadrado, formando verdaderas carpetas o camas en el fondo marino (Hughes, 1998).

La mayoría de los equinodermos están restringidos a ambientes marinos, aunque algunas especies poseen la habilidad de tolerar agua salobre (Binyon, 1972); tal es el caso del ofiuoideo *Ophiophragmus filigraneus*, el cual representa la especie con la mayor tolerancia a salinidades bajas (hasta 16 ppm. de salinidad) de entre las 38 especies de asteroideos, equinoideos, holoturoideos y ofiuroides que habitan aguas salobres (Talbot y Lawrence, 2002).

Los ofiuroides presentan diversas formas de alimentación que pueden ser flexibles. Son capaces de absorber compuestos disueltos a través del integumento que cubre su esqueleto, pueden acarrear hasta la boca, por medio de los pies tentaculares y por el enrollamiento de los extremos de sus brazos, partículas suspendidas y materia orgánica en descomposición, además son capaces de capturar pequeños organismos activos, incluyendo algunos peces (Hendler, 1996).

El papel ecológico de los ofiuroides con respecto a otros organismos se encuentra escasamente documentado (Hendler, 1996); sin embargo, estos organismos forman parte esencial de la dieta de algunos cangrejos, camarones, poliquetos y peces, así como de asteroideos y otros ofiuroides (Aronson, 1987). Además, pueden tener algún tipo de asociación con bacterias, hongos, algas, amibas, esponjas, cnidarios, turbelarios, tremátodos, nemátodos, gasterópodos, bivalvos, ectoproctos, briozoarios, poliquetos myzostómidos, tardígrados, copépodos, cirrípedos, malacostracos, arácnidos, insectos y peces (Jangoux, 1987a, b, c).

Los hábitos de enterramiento de los ofiuroides, la bioluminiscencia y mimetismo del cuerpo, su gran velocidad de desplazamiento y la autotomización de algunas partes del

disco o de los brazos, representan estrategias de sobrevivencia para evitar ser depredados o parasitados (Hendler, 1996).

La autotomía o la capacidad de desprender alguna parte del cuerpo, es un tipo de conducta también expresada cuando estos organismos se encuentran en condiciones ambientales estresantes con respecto a los rangos de tolerancia de cada especie (Makra y Keegan, 1999); el tejido perdido es regenerado dentro de un período que comprende desde unas cuantas semanas hasta algunos meses.

Seilacher et al. (1985) afirman que una de las principales causas de muerte de los ofiuroides se debe a la turbidez del ambiente, ya que los sedimentos suspendidos en el agua obstruyen el sistema vascular acuífero, evitando que este sistema realice sus actividades normales y provocando que sus cuerpos permanezcan inmóviles. De acuerdo con Donovan (1991), Farmanfarmanian et al. (1982) y Schafer (1972), existen otras causas de muerte entre los ofiuroides asociadas a contaminantes naturales que provocan un ambiente estresante, y a procesos generados por tormentas que como resultado provocan su enterramiento inmediato (una capa de sedimentos de 5 cm de espesor puede dejar sepultados a la mayoría de los ofiuroides).

REGISTRO FÓSIL

Hasta finales de la década de 1980 se tenían registrados a nivel mundial, 45 géneros de ofiuroides fósiles (Boardman et al., 1987) agrupados en 24 familias (Spencer y Wright, 1966), cantidad que puede contrastarse con los 280 géneros de ofiuroides recientes (Boardman et al., 1987) representados por más de 2,000 especies, agrupadas en 25 familias (Hendler, 1996).

El género *Stenaster*, el cual es considerado el registro más antiguo entre los ofiuroides, aparece en el Ordovícico Medio (470 Ma. aprox.) y está representado por oscículos desarticulados, fragmentos aislados del cuerpo y ejemplares completos, recolectados en localidades de EUA, Canadá, Irlanda, Kazajistán y Escocia, (Dean, 1999). Aunque los ofiuroides son los más exitosos entre los equinodermos actuales, estos casi llegaron a extinguirse a finales del Pérmico, y un pequeño grupo de formas sobrevivieron a través del tiempo hasta su radiación en el Holoceno, las cuales dieron origen a las numerosas formas actuales (Boardman et al., 1987).

Los cuatro órdenes en los cuales han sido reunidos los ofiuroides (Stenurida, Oegophiurida, Phrynophiurida y Ophiurida) estuvieron presentes desde el Paleozoico (Spencer y Wright, 1966) (*Figura 2*). Los stenúridos y oegofiúridos estaban representados por formas primitivas de movimientos lentos, las cuales habitaban aguas poco profundas y se alimentaban de pequeñas partículas orgánicas en suspensión; estos dos grupos se extinguieron en el Paleozoico excepto por la familia Ophiocanopidae del orden Oegophiurida (Bambach, 1985). Nuevas estrategias de alimentación fueron adoptadas por los phrynofiuridos y ophiuridos; por un lado los miembros del orden Phrynophiurida, conocidos comúnmente como estrellas canasta, desarrollaron brazos con múltiples ramificaciones, con lo que lograron ampliar la superficie de recepción de alimento. Los integrantes del orden Ophiurida, el más diverso entre los ofiuroides, explotaron diversas formas de alimentación a partir de la adquisición de una mayor movilidad de sus brazos, que los llevó incluso a ser depredadores activos de múltiples organismos, estrategia que les permitió convertirse en los ofiuroides más abundantes a partir del Mesozoico (Bambach, 1985) (*Figura 2*).

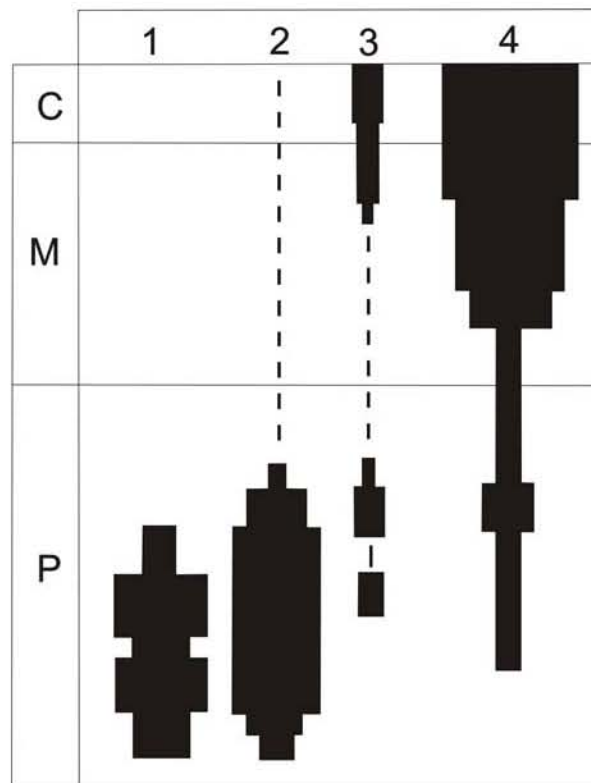


Figura 2. Alcance estratigráfico y diversidad de órdenes dentro de la Clase Ophiuroidea. P, Paleozoico. M, Mesozoico. C, Cenozoico. 1, Orden Stenurida. 2, Orden Oegophiurida. 3, Orden Phrynophiurida. 4, Orden Ophiurida. Modificado de Bambach, 1985.

Debido a la fragilidad de sus cuerpos y a la rápida degradación del material orgánico que mantiene unidas las placas de su endoesqueleto, los ofiuroides fósiles están mejor representados como oscículos aislados que como ejemplares completos (Jagt, 1998), tal es el caso de los ejemplares recolectados en la Caliza Sandersville en Georgia de edad eocénica, donde la abundancia relativa de placas desarticuladas de ofiuroides es de 250 partes por Kg. de sedimento (Anderson, 2003).

Desde la primera descripción formal de un ofiuroides fósil (Lamarck, 1801) hasta la actualidad, la mayoría de éstas han estado basadas en especímenes casi completos o articulados, y escasamente se tomaban en cuenta los oscículos aislados de diferentes partes del cuerpo (Anderson, 2003), los cuales son difíciles de reconocer e identificar; sin embargo, recientemente algunos autores han utilizado este tipo de material para proponer clasificaciones y descripciones de nuevas taxa, como en el caso de Jagt (2000) quien describe 22 géneros y 61 especies procedentes de diferentes localidades del Cretácico Tardío-Paleógeno Temprano de Holanda, Bélgica, Alemania y Dinamarca, basándose únicamente en oscículos aislados de placas externas y vértebras de los brazos. Esta situación parece desvirtuar los datos acerca de la diversidad y abundancia de los ofiuroides fósiles a través del tiempo geológico, hacia una interpretación basada en evidencias escasas, visión que podría cambiar si se tomaran en cuenta no sólo organismos completos, sino incluir oscículos desarticulados o disgregados, fragmentos del cuerpo, rastros y huellas (Martin-Medrano, 2003).

La identificación específica de placas desarticuladas de ofiuroides representa un grado de complejidad muy alto, pero algunos autores sugieren que este tipo de material proporciona elementos descriptivos alternos como la superficie de articulación entre vértebras, rasgos imposibles de observar cuando los organismos están conservados como formas articuladas (Hotchkiss et al., 1999). Estas observaciones proveen una idea general del patrón de inserción del tejido blando en las mismas, y de esta manera permiten llevar a cabo una interpretación funcional a partir de una comparación con formas recientes (Kutscher y Villier, 2003).

Los estudios relativos a la morfología funcional de los ofiuroides representan una aproximación al conocimiento de los modos de vida de los organismos fósiles; sin embargo, en los restos fósiles los tejidos blandos sólo se conservan bajo condiciones

excepcionales y por lo tanto, la morfología de los mismos casi siempre es incompleta, por lo que es necesario recurrir a organismos recientes para poder llevar a cabo tales estudios (Paul, 1995).

REGISTRO FÓSIL DE OFIUROIDEOS EN MÉXICO

El registro fósil de ofiuroides en México es relativamente escaso en comparación con otros grupos de equinodermos. En el primer reporte de estos organismos, Applegate y Espinosa-Arrubarrena (1982) mencionan la presencia de ofiuroides cretácicos en la localidad Cantera Tlayúa, Puebla, hallazgo confirmado posteriormente por diversos investigadores (Buitrón y Malpica-Cruz, 1987; Applegate, 1987, 1996; Feldmann et al., 1998; Applegate et al., 2000), pero sin que ninguno de ellos haya culminado un trabajo descriptivo detallado de los ejemplares. Buitrón y Solís-Marín (1993) se limitan a señalar la existencia de un ejemplar del Cretácico de Puebla perteneciente al género *Ophiura*, sin que su localidad de origen y lugar de depósito hayan sido suficientemente documentados.

Hasta el momento, únicamente han sido registrados siete hallazgos de ofiuroides fósiles en México. Dos de ellos fueron reportados en resúmenes de congresos nacionales, uno proveniente del Pensilvánico de Oaxaca (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995) y otro del Plioceno de Baja California (Buitrón et al., 1994), donde únicamente se mencionan algunos datos referentes a los ejemplares y a la localidad de origen. Dos registros más provenientes de los estados de Chiapas y Chihuahua, de edad eocénica y cretácica respectivamente, fueron descritos someramente por Martín-Medrano (2003). Los tres hallazgos restantes provienen del Cretácico de Puebla y Coahuila, y del Oligoceno de Baja California, los cuales únicamente fueron mencionados por Martín-Medrano (2003). En este trabajo se completa la descripción de los ejemplares provenientes de los estados de Chiapas y Chihuahua, y se describen los ejemplares de Puebla, Coahuila y Baja California Sur (Oligoceno).

OBJETIVOS

El objetivo general del presente estudio es analizar el registro de ofiuroides fósiles de México.

Los objetivos particulares de este trabajo son los siguientes:

- Describir detalladamente dos formas de ofiuroides fósiles procedentes del Cretácico de Chihuahua y del Eoceno de Chiapas, previamente estudiados por Martín-Medrano (2003).
- Describir tres formas de ofiuroides fósiles provenientes del Cretácico de Puebla y Coahuila, y del Oligoceno de Baja California Sur.
- Describir las características principales de las localidades fosilíferas de donde provienen los ejemplares de ofiuroides fósiles, de acuerdo a su contenido faunístico y litológico.
- Complementar los datos paleoambientales de otras localidades mexicanas con registro fósil de ofiuroides, de acuerdo a observaciones personales y a algunos autores que han trabajado en el área.
- Analizar aspectos como: morfología funcional, posición corporal, etología y modo de conservación de los ofiuroides fósiles descritos, para reconocer aspectos relacionados con el ambiente de depósito y condiciones de vida de estos organismos para cada localidad.

METODOLOGÍA

Para realizar el presente trabajo se contó con diecinueve ejemplares de ofiuroideos fósiles, de los cuales trece provienen de la localidad Cantera Tlayúa, Puebla; un ejemplar de la localidad Altares en Chihuahua; uno proveniente de la localidad Redoma, Coahuila, uno más proveniente de la localidad El Jobo, Chiapas, y los tres restantes de la localidad San Juan de la Costa, Baja California Sur. Estos ejemplares fueron tratados con diferentes técnicas para su limpieza, observación y comparación, las cuales son descritas a continuación.

LIMPIEZA DEL MATERIAL

Los trece ejemplares procedentes de la localidad Cantera Tlayúa, Puebla, fueron limpiados con agua y cepillo de cerdas suaves, con el fin de remover sedimentos de arcilla y hematita que cubrían su superficie. Posteriormente, cada ejemplar fue sometido a inmersiones en ácido acético al 3% por períodos de 5 minutos para retirar sedimentos sobre la superficie de los ejemplares; después de cada inmersión, se colocaron en agua corriente durante 10 minutos para retirar el exceso de ácido acético. Al momento de finalizar el ciclo, cada uno de los ejemplares fue observado bajo el microscopio estereoscópico para evaluar la necesidad de repetir el proceso, el cual se detenía en el momento en que eran descubiertas todas las estructuras que permitieron la identificación taxonómica de los ofiuroideos.

El único ejemplar procedente de la localidad Redoma, Coahuila, fue sometido al mismo proceso de limpieza que aquellos de la Cantera Tlayúa, la parte más superficial de la roca que contiene al ofiuroideo, fue removida con la ayuda de excavadores odontológicos.

Los tres ejemplares de la localidad San Juan de la Costa, Baja California, fueron tratados por medio de excavadores odontológicos de diferentes grosores, así como alfileres entomológicos y cepillos de cerdas suaves. De esta manera fue posible descubrir las partes distales de algunos de los brazos y la totalidad del cuerpo de uno de los tres ejemplares (el segundo en tamaño), ya que este se encontraba totalmente cubierto por sedimento.

El ejemplar procedente de la localidad El Jobo, Chiapas, fue limpiado por medio de agua y cepillo de cerdas suaves.

El ofiuroido fósil de la localidad Altares, Chihuahua, no fue sometido a ninguna técnica de limpieza, excepto por la parte distal de uno de los brazos que fue descubierto por medio de la remoción de sedimentos con la ayuda de un percutor neumático.

FOTOGRAFÍAS

Todos los ejemplares de ofiuroides fósiles fueron fotografiados a través del microscopio estereoscópico y con lentillas de acercamiento. Las fotografías fueron procesadas en diferentes programas (Corel Photo Paint y Corel Draw versión 11) para resaltar las características morfológicas. Los ejemplares fueron polveados previamente con cloruro de amonio con el fin de contrastar los detalles de las diferentes placas que constituyen sus cuerpos.

MICROSCOPIO ELECTRÓNICO DE BARRIDO (MEB)

Los trece ejemplares procedentes de la localidad Cantera Tlayúa fueron observados bajo un microscopio electrónico de barrido Leica, en el Instituto de Investigaciones en Materiales de la UNAM. Las observaciones fueron realizadas sin que se les aplicara a los ejemplares una cubierta de minerales (generalmente oro), ya que esto hubiera provocado daños irreversibles a los mismos. Los aumentos alcanzados van de 100x a 500x, con los cuales fue posible observar la presencia, ubicación, forma, número y diseño detallado de las diferentes estructuras que componen los cuerpos de estos organismos.

TOMOGRAFÍA COMPUTARIZADA

Se obtuvieron tomografías computarizadas de rayos X del ejemplar procedente de la localidad El Jobo, Chiapas, a diferentes niveles de la superficie, con el fin de analizar las estructuras del cuerpo dentro de la roca que lo contiene.

COMPARACIÓN E IDENTIFICACIÓN

Todos los ofiuroides fósiles aquí estudiados, fueron comparados con ejemplares de ofiuroides recientes pertenecientes a diferentes colecciones secas y húmedas, como la Colección Nacional de Equinodermos albergada en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, y la Colección de Equinodermos recientes del Museo de Historia Natural de Los Ángeles, California, EUA. También fueron revisados los tipos de ofiuroides fósiles albergados en la Colección de Invertebrados fósiles de este último museo.

Adicionalmente, estos ejemplares se compararon con ofiuroides fósiles y recientes descritos previamente en la literatura, con el fin de llevar a cabo una identificación taxonómica precisa.

ESTRATIGRAFÍA Y PALEOAMBIENTES

Los ejemplares de ofiuroides fósiles que se describen en este trabajo fueron recolectados en cinco localidades distintas pertenecientes a cinco formaciones: 1) Localidad Cantera Tlayúa, Formación Tlayúa, Puebla; 2) Localidad Altares, Formación Aguja, Chihuahua; 3) Localidad Redoma, Formación Cerro del Pueblo, Coahuila; 4) Localidad El Jobo, Formación San Juan, Chiapas y, 5) Localidad San Juan de la Costa, Formación El Cien, Baja California Sur. A continuación se mencionan las características principales de cada formación, localidad y paleoambiente.

FORMACIÓN TLAYÚA

MARCO GEOLÓGICO

La Cantera Tlayúa se ubica al sureste de la Colonia Morelos y al este del Poblado Tepexi de Rodríguez, a 60 km al sureste de la Ciudad de Puebla, México (*Figura 3*). La Formación Tlayúa fue descrita por Pantoja-Alor en 1992, y durante el mismo año Applegate aportó información adicional a la geología del área.

Las rocas más antiguas que afloran en el área de Tepexi de Rodríguez son aquellas que constituyen el Complejo Acatlán, el cual está formado por una serie de esquistos paleozoicos que subyacen al Miembro superior de la Formación Orizaba, representado por una secuencia de 1 km de espesor de calizas de estratificación gruesa a masiva, que contienen fósiles de ostras y rudistas de edad Cretácico Inferior (Alencáster, 1973; Alencáster y Pantoja-Alor, 1986); éstas a su vez subyacen a la Formación Tlayúa. Por encima de las calizas cretácicas de Tlayúa descansa la Formación Pie de Vaca (Pantoja-Alor et al., 1989), la cual consiste en una serie de 53 m de espesor de sedimentos terrígenos continentales fluviolacustres y aluviales pleistocénicos formados por conglomerado, grava, arena, limo, arcilla, marga, caliza y travertino (Pantoja-Alor, 1992), que contienen icnitas de una gran diversidad de vertebrados como flamencos, aves zancudas pequeñas, dos tipos diferentes de felinos, de camélidos, de un tipo de artiodáctilo pequeño y de proboscideos (Cabral, 1995).

LOCALIDAD CANTERA TLAYÚA

Pantoja-Alor (1992) designa formalmente a la caliza albiana que aflora en la Barranca Tlayúa con el nombre de Formación Tlayúa, la cual comprende una secuencia incompleta de aproximadamente 300 m de espesor, dividida en Miembro inferior, medio y superior (Pantoja-Alor et al., 1989) (Figura 4).

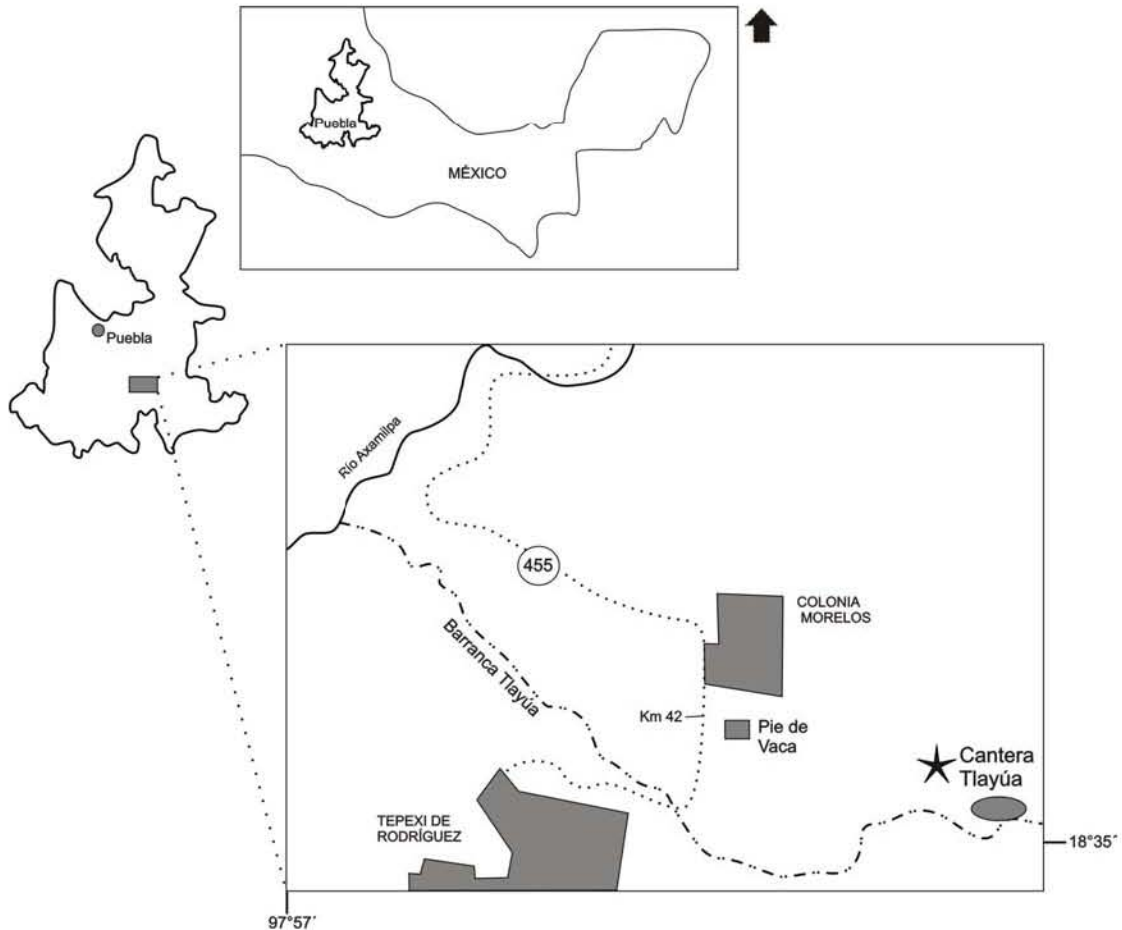


Figura 3. Localización geográfica de la Cantera Tlayúa, Puebla. Modificado de Pantoja-Alor, 1992.

El Miembro inferior consiste en una secuencia de caliza micrítica blanca o color crema de estratificación gruesa a masiva, con concreciones de sílice blanco y negro, además de lentes de pedernal oscuro; su espesor varía de 20 a 50 m. Este miembro contiene fósiles de rudistas del género *Toucasia* (Alencáster, 1973), algunos bivalvos, gran cantidad de miliólidos (Pantoja-Alor, 1992), y gasterópodos de edad Albiano tardío (Seibertz y Spaeth, 2002).

El Miembro medio comprende las calizas fosilíferas que son explotadas en la Cantera Tlayúa. Este miembro es importante debido a la gran cantidad y diversidad de fósiles que de éste provienen, y por el excelente grado de conservación que presentan. Los primeros metros que afloran de este miembro contienen estratos de caliza ondulada con algunos nódulos de pedernal oscuro, estos estratos subyacen a los fosilíferos, los cuales están formados por caliza litográfica micrítica de color amarillo-café y con laminación horizontal, presentan espesores que varían de unos cuantos milímetros a tres metros y horizontalmente abarcan un área de 700 m (Applegate et al., en prensa); esta caliza es utilizada para propósitos decorativos y de construcción (Seibertz y Spaeth, 2002). Dentro de las capas de caliza hay lentes de pedernal oscuro, que pueden tener desde unos cuantos mm hasta 15 cm de espesor y 70 cm de longitud (Pantoja-Alor, 1992). Entre los planos de estratificación se encuentran láminas de arcilla rica en hematita, rojiza a amarilla y púrpura a rojiza, la cual contienen una gran cantidad de fósiles con una preservación excepcional (Applegate et al., en prensa). Intercaladas dentro de los estratos laminares calcáreos también se encuentran capas delgadas de arcilla verdosa a crema (Fernández-Becerra, 1985). Los más de 6000 microfósiles recolectados y la preservación excepcional del material paleontológico, convierten a esta localidad en un área de investigación mundialmente reconocida (Applegate et al., en prensa).

Recientemente Alvarado-Ortega (2005) elaboró un catálogo ilustrado de todos los fósiles recolectados y/o reportados por diversos autores en los afloramientos de la Cantera Tlayúa, entre los que encontramos cianobacterias, nanoplancton calcáreo, foraminíferos bentónicos como *Spiroloculina cretacea*, *Trochamminoides coronus*, *Derventina filipescuis*, *Sabaudia minuta*, *Rumanoculina robusta*, *Valvulineria* sp., *Earlandia? conradi*, *Praechrysalidina infracretacea*, *Nautiloculina* sp. y miliólidos indeterminados; algas calcáreas y formas parecidas a *Sargassum*; diversos grupos de plantas vasculares: benetiales como *Zamites*, coníferas como cf. *Araucaria*, cf. *Frenolopsis* y cf. *Brachyphyllum*; angiospermas representadas por granos de polen como cf. *Retimonocolpites*, fósiles de invertebrados clasificados en diferentes grupos: dos formas indeterminadas de esponjas, dos tipos de corales gorgónidos, anélidos; bivalvos como pectínidos y ostreidos; gasterópodos como casiopeidos y varias formas microscópicas; belemnites como *Neohibolites minimus obtusus*, *N. minimus pinguis*, *N. minimus claviformis*, *N. praeultimus* y *Mesohibolites semicanaliculatus*; amonites como *Mortoniceras* sp., *Hysterocheras* sp. y cf. *Anisoceras*; arácnidos como *Atocatlis ranulfoi*,

insectos como *Ixtahua benjamin*; dípteros como *Tipulidae* y larvas indeterminadas; isópodos de la especie *Archaeoniscus aranguthyorum*, formas indeterminadas de copépodos; decápodos como *Protaegla minuscula*, braquiuros de la especie *Tepexicarcinus tlayuaensis*, formas indeterminadas de ostrácodos; dos formas de equinoideos, ocho formas de holoturoideos, dos o tres formas de asteroideos, una forma de crinoideos, y los trece ejemplares pertenecientes a una forma de ofiuroides descrita en este

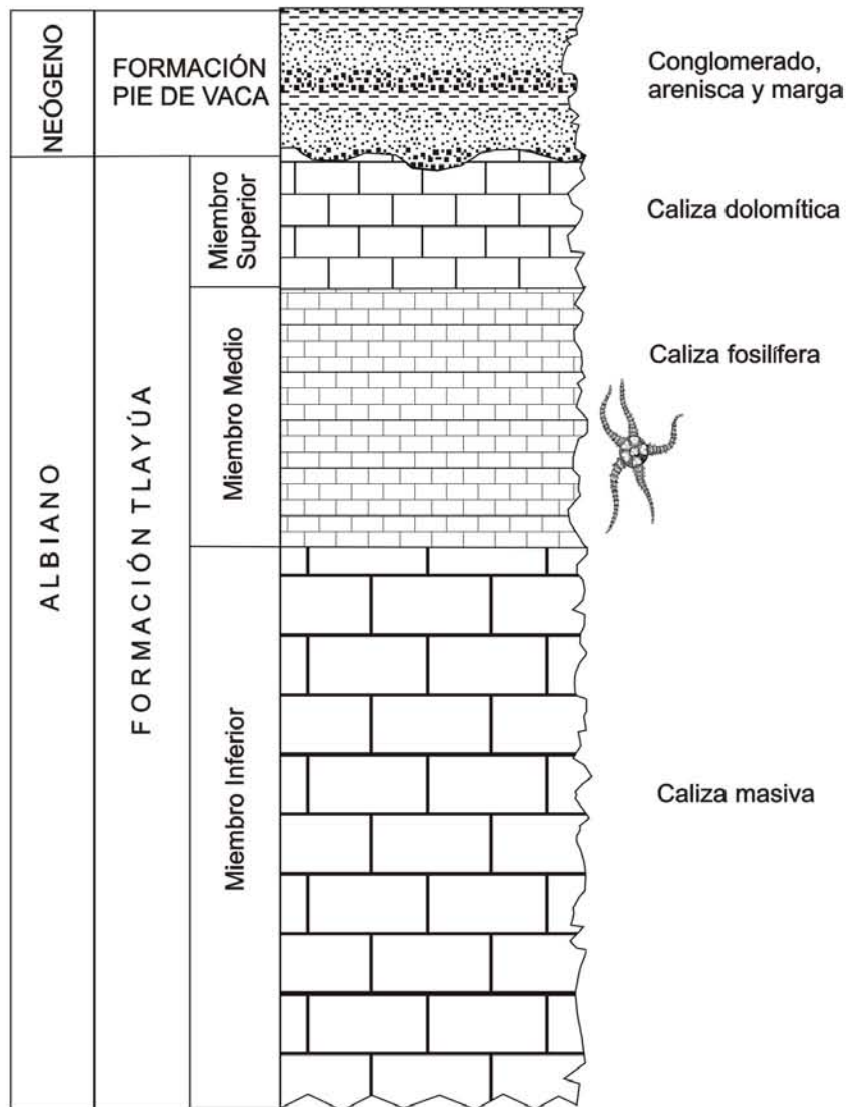


Figura 4. Columna estratigráfica generalizada donde se presentan las formaciones cretácicas y terciarias que afloran en la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Modificado de Seibertz y Spaeth, 2002.

trabajo; fósiles de vertebrados como quelonios, pterosaurios similares a los géneros *Nychtosaurus* y *Pteranodon*; cocodrilos con formas similares a *Crocodyleimus*,

esfenodontes de las especies *Pamizinsaurus tlayuaensis* y *Ankylosphenodon pachyostosis*; lacertilios pertenecientes a las especies *Huehuecuetzpalli mixtecus* y *Tepexisaurus tepexii*; y peces representados por el 70% de los fósiles recolectados en esta localidad, los cuales han sido clasificados por sus hábitos como costeros de distribución cosmopolita, arrecifales, dulceacuícolas, lagunares y de mar abierto (Applegate et al., en prensa), la variedad de formas de los peces de la Cantera Tlayúa fue publicada por Applegate (1996), Applegate et al. (2000), y por Alvarado-Ortega et al. (en prensa); así como el reporte de la presencia de nueve tipos distintos de icnofósiles correspondientes a cinco categorías etológicas: Fodinichnia, Dominichnia, Pascichnia, Agrichnia y Equilibrichnia (Guerrero-Arenas, 2004).

El Miembro superior de esta Formación consiste en una secuencia incompleta de capas medianas a gruesas de dolomía y caliza dolomítica de color gris con tonalidades claras y oscuras. La presencia de miliólidos de la especie *Dicyclina schlumbergeri* en algunos de los estratos de este miembro, permite asignarlos a una edad del Albiano tardío (Pantoja-Alor, 1992).

La edad de la localidad Cantera Tlayúa ha sido asignada entre el Albiano medio y superior (100-105 Ma.) con base en datos obtenidos por estudios magnetoestratigráficos y bioestratigráficos (Benammi et al., 2003, 2004).

PALEOAMBIENTE

Desde que la localidad Cantera Tlayúa fue reportada por primera vez en 1982 (Applegate y Espinosa-Arrubarrena, 1982), uno de los principales objetivos de los investigadores interesados en esta, ha sido el planteamiento de hipótesis sobre las condiciones paleoambientales y de depósito que permitieron la conservación excepcional de los fósiles (Applegate et al., en prensa). Entre los investigadores que han discutido e interpretado los diferentes modelos paleoambientales se encuentran Applegate (1987), Martill (1989), Malpica-Cruz et al. (1989), Pantoja-Alor (1992), Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996), Feldmann et al. (1998), Kashiyama et al. (2004), Guerrero-Arenas (2004) y Applegate et al., (en prensa).

Applegate (1987) y Espinosa-Arrubarrena y Applegate (1996) propusieron el modelo paleoambiental que hasta la fecha es el de mayor aceptación, el cual señala que la

localidad corresponde a una laguna costera con circulación restringida, extremadamente somera y donde imperaban condiciones anóxicas e hipersalinas; esta laguna estaba rodeada al oeste por un terreno semiárido (Acatlandia) y del lado este por una barrera que separaba a otra laguna postarrecifal, más profunda y con una gran diversidad biológica, delimitada por el arrecife de Atexcal (*Figura 5*). Las marcas de desecación que han sido detectadas en los afloramientos de la localidad, podrían deberse a episodios en los que la laguna estaba sujeta a exposición subaérea, sin embargo, éstas no muestran ningún relleno y más bien han sido interpretadas como grietas generadas por sinaeresis, es decir, grietas formadas por la desecación de los sedimentos cuando estos ya estaban cubiertos por otras capas, hecho que parece coherente debido a la poca profundidad mostrada por la presencia de matas algales, las cuales no son capaces de fotosintetizar a profundidades mayores de 60 m (Applegate et al., en prensa).

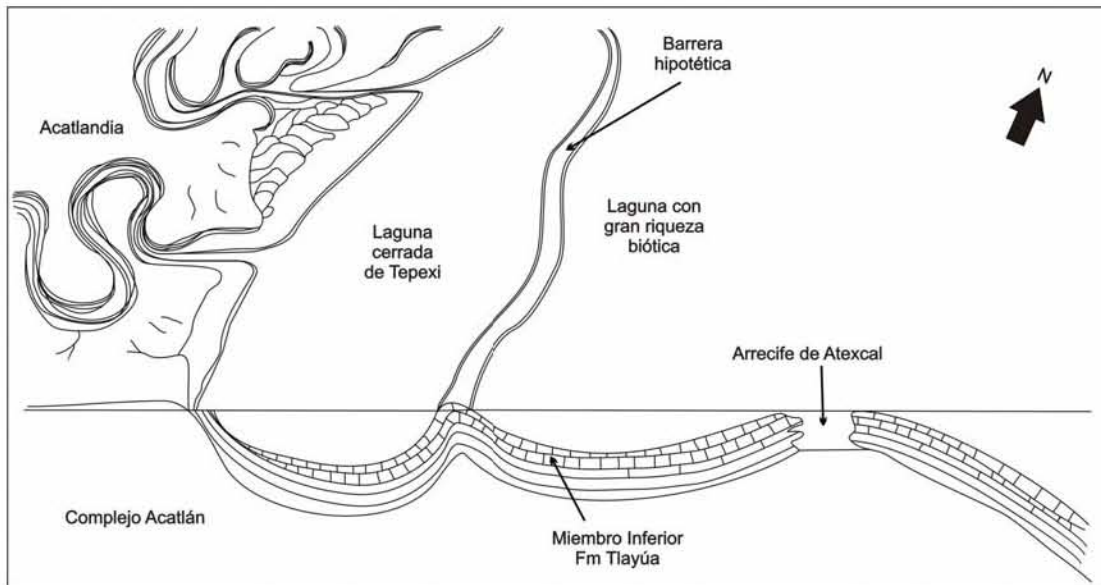


Figura 5. Modelo paleoambiental de la Cantera Tlayúa propuesto por Applegate et al., en prensa.

Pantoja-Alor (1992) considera que el ambiente de depósito corresponde a una zona lagunar postarrecifal con variaciones verticales hacia ambientes de intermarea en las que existen superficies de inundación-desecación, con arrastre de fauna alóctona (proveniente de arrecifes, lagunas o mar abierto) durante la marea alta y las tormentas, y de arrastre hacia zonas de desecación, con formación de bajos y oquedades capaces de atrapar la fauna circundante durante la marea baja (*Figura 6*).

Por otro lado, para Kashiyama et al. (2004) la Cantera Tlayúa representa una cuenca marina abierta con depresiones profundas y circulación de agua restringida, donde la sedimentación estaba dominada por tormentas y por sedimentos suspendidos en la columna de agua. Ellos detectan patrones repetitivos en la secuencia sedimentaria y los interpretan como ciclos de Milankovitch, atribuibles a la influencia de un sistema de monzones dobles generados en los dos hemisferios.

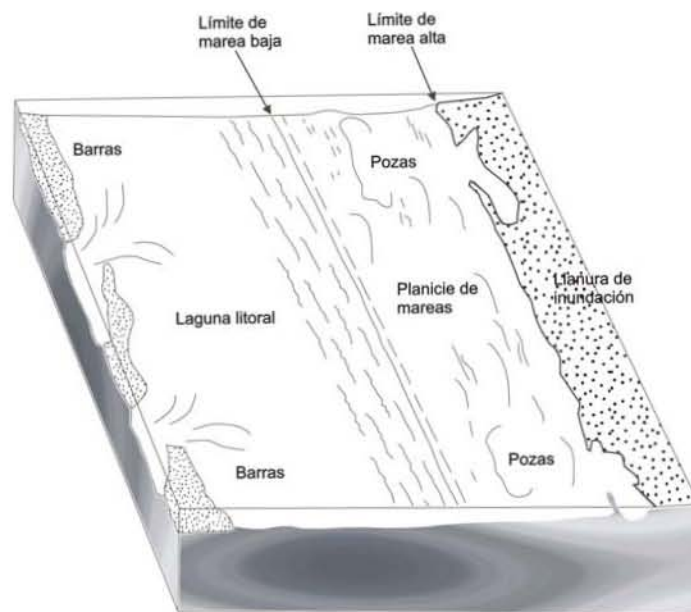


Figura 6. Modelo paleoambiental del Miembro medio de la Formación Tlayúa, propuesto por Pantoja-Alor, 1992.

Finalmente Guerrero-Arenas (2004) a partir de un estudio de isótopos estables, propone que el depósito de las calizas de la Cantera Tlayúa tuvo lugar en depresiones topográficas en un frente de mareas que recibía influencia intermitente de agua dulce proveniente de pequeños arroyos; al subir la marea existían aportes de aguas marinas a la depresión, las cuales arrastraban restos orgánicos y organismos vivos que sobrevivían en dicho lugar por poco tiempo (*Figura 7*).

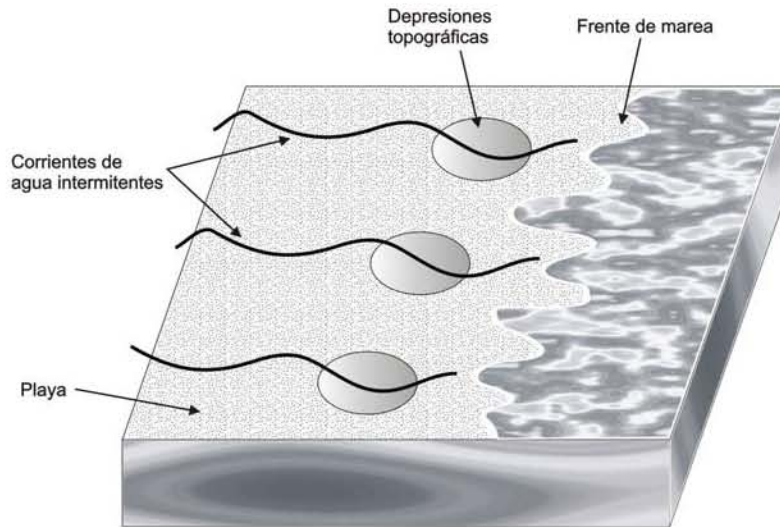


Figura 7. Modelo paleoambiental de la Cantera Tlayúa propuesto por Guerrero-Arenas, 2004.

Como se puede observar, existen inconsistencias y contradicciones entre las diferentes ideas relativas a las condiciones paleoambientales y postdeposicionales que imperaron en la Cantera Tlayúa; sin embargo, el único consenso entre los diferentes investigadores, es que reconocen la compleja y extraordinaria naturaleza del depósito, así como la necesidad de llevar a cabo un mayor número de investigaciones interdisciplinarias en el área.

FORMACIÓN AGUJA

MARCO GEOLÓGICO

La Formación Aguja se extiende desde el extremo noreste del Estado de Chihuahua, México, hasta el área del Big Bend en el oeste de Texas, EUA (*Figura 8*). La región perteneciente al lado mexicano se encuentra dentro de la zona sureste de la Cuenca de Ojinaga, en el Municipio Manuel Benavides, donde también afloran las formaciones Boquillas y Pen. Todas estas formaciones son consideradas como elementos de un sistema deltaico progradante hacia el sureste, en donde la Formación Boquillas representa facies de plataforma de edad Cenomaniano superior-Coniaciano, la Formación Pen a un sistema prodeltaico de edad Coniaciano-Santoniano, y la Formación Aguja corresponde a un frente deltaico (en su parte marina) y a una planicie de inundación (en su parte transicional), cuya edad ha sido determinada como campaniana (Cabrera et al., 1982). Las faunas de dichas formaciones son esenciales para correlacionar las zonas bioestratigráficas conocidas en la provincia del Mar Interior Cretácico del Oeste y las

provincias zoogeográficas de la Costa del Golfo, ya que esta región estuvo influenciada por el Mar Interior de Norteamérica, el oeste del Atlántico y el Golfo de México, y documenta el intercambio faunístico del final del Cretácico entre Norteamérica y Sudamérica (Rowe et al., 1992).

La Formación Pen subyace a la Formación Aguja de forma gradual, consiste de un paquete grueso de lutita con estratos de arenisca hacia la cima y que contiene concreciones calcáreas; las relaciones entre los estratos indican un cambio paulatino de un ambiente de prodelta a un frente deltaico. La presencia de *Exogyra ponderosa*, *Texanites*, *Trigonia* y *Turritella*, hacen posible asignar a la formación una edad Coniaciana-Santoniana.

Cubriendo la Formación Aguja se encuentra la Formación Javelina, la cual está constituida por lutita intercalada con arenisca que presentan estratificación cruzada, y que contienen madera petrificada y restos de dinosaurios que quedaron depositados en una llanura de inundación con facies lacustres, cuya edad es Maastrichtiana (Cabrera et al., 1982). Debido a los pocos estudios geológicos que se han realizado en esta región del país, no ha sido posible identificar el límite de la parte continental de la Formación Aguja y la parte inferior de la Formación Javelina (Montellano-Ballesteros, 2003).

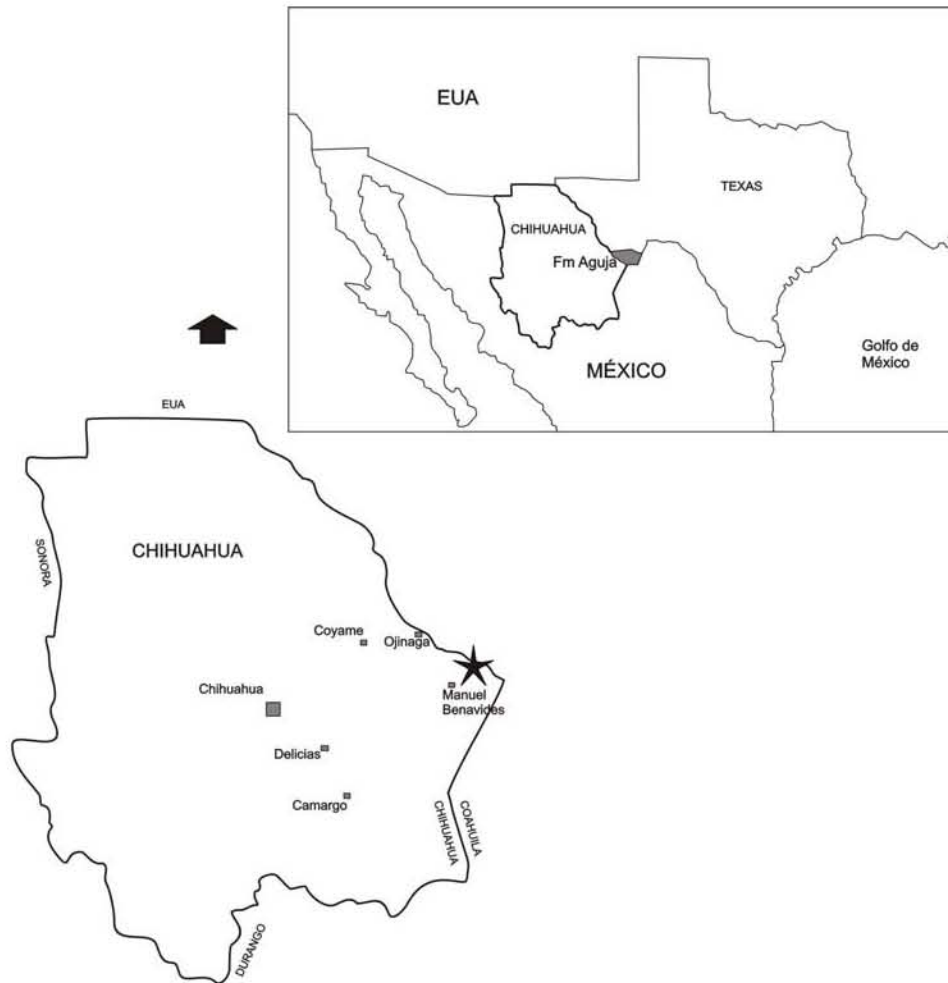


Figura 8. Localización geográfica de los afloramientos de la Formación Aguja en Chihuahua, México y Texas, EUA.

LOCALIDAD ALTARES

La Formación Aguja se divide en dos zonas al sureste de la Cuenca de Ojinaga o Manuel Benavides, Chihuahua: la parte marina que se correlaciona con la Formación San Carlos, y la parte continental, la cual se encuentra por encima de la zona marina, y es equivalente a la parte media e inferior de la Formación El Picacho de la misma área. Litológicamente esta formación está constituida por una sucesión de arenisca y lutita de edad Campaniana, con un espesor variable de 250 a 400 m. En la parte marina de la Formación Aguja predomina lutita sobre la arenisca; ésta última es de color café claro-amarillento a blanca y contiene fósiles de pelecípodos que llegan a constituir verdaderos bancos, también contiene laminillas de siderita y yeso. La lutita es de color blanco y gris verdoso, algunas de estas capas contienen horizontes de carbón en donde es frecuente encontrar madera petrificada y huesos de dinosaurio. En la parte continental de dicha

formación, la arenisca predomina sobre la lutita; encontrándose hacia la base lutita negra y gris con raíces y carbón; las arenisca se clasifican como arcosas y subarcosas y contienen fósiles que indican paleoambientes marinos a lagunares (Cabrera et al., 1982).

En la localidad Altares, lugar donde fue recolectado uno de los ejemplares de ofiuroideos fósiles aquí estudiados, no es posible distinguir los límites entre la parte marina y continental de la Formación Aguja, y su contacto con la Formación Javelina debido a que no se han realizado estudios sedimentológicos a detalle entre los estratos de manera vertical y horizontal dentro de la columna estratigráfica. En esta localidad han sido reportados una gran cantidad de fósiles de vertebrados, invertebrados y plantas como: restos de dinosaurios maniraptores, tiranosáuridos, hadrosaurios como *Kritosaurus* sp. (Westgate et al., 2002) y ceratópsidos como *Chasmosaurus mariscalensis* (Andrade-Ramos et al., 2002); elementos esqueléticos de otros vertebrados como peces lagarto, ámidos, tortugas, cocodrilos y tiburones (Westgate et al., 2002); invertebrados como ostras arrecifales y gasterópodos; además de restos de plantas como coníferas (*Araucariaceae*), palmas (*Sabalites*) (Westgate et al., 2002), granos de polen pertenecientes a angiospermas (*Tricolpites* y *Tricolporites*), gimnospermas (*Pinuspollenites*), y madera en posición de crecimiento relacionada con el género *Podocarpoxylon* (Andrade-Ramos et al., 2002).

Los afloramientos de la Formación Aguja en el Estado de Chihuahua son discontinuos, poco extensos y poco estudiados (Montellano-Ballesteros, 2003); sin embargo, esta formación se extiende hacia el Norte dentro de la región del Big Bend, en Texas (Cope et al., 2003), donde Lehman (1985, 1989), Rowe et al. (1992), y Sankey (2001), entre otros, han realizado estudios donde describen con mayor detalle su geología.

El área de cobertura de la Formación Aguja en la región del Big Bend en Texas, es muy extensa, abarca un área de 135 a 285 kilómetros en dirección Este; de forma general está representada por limolita carbonatada, capas delgadas de lignita y concreciones de siderita para la parte inferior, y por una gran variedad de limolitas y areniscas intercaladas por nódulos de paleocaliche en la parte superior hacia el Este (Sankey, 2001).

Lehman (1985, 1989) propone que en la Formación Aguja están representados dos eventos progradantes y la divide de manera informal, de la base a la cima, en los

siguientes miembros (Figura 9): 1) Miembro Basal de Arenisca, formado principalmente por arenisca perteneciente a un ambiente deltaico progradante, donde se han encontrado fósiles de *Crassostrea cusseta*; 2) cubriendo a éste se encuentra el Miembro Lutítico Inferior, el cual consiste de intercalaciones de lutita carbonatada y lignita, acumuladas en marismas y pantanos cercanos a la línea de costa; 3) por encima de éste se encuentra el Miembro Arenisca Rattlesnake Mountain, y está formado por capas delgadas de arenisca de carácter transgresivo, las cuales fueron depositadas en un ambiente de plataforma somera y donde se han identificado fósiles como *Flemingostrea pratti*, *F. subspatulata*, *Crassostrea cusseta* y amonites como *Parapuzosia paulsoni*; 4) sobreyaciendo a este último se encuentra la Lengüeta McKinney Springs, la cual es considerada como parte de la Formación Pen dentro de la Formación Aguja y consiste de lutita marina de estratificación delgada que contiene fósiles como *Inoceramus vanuxemi*, *I. barabini*, *I. oblongus* y *Exogyra ponderosa*; 5) cubriendo la Lengüeta se encuentra la Arenisca Terlingua Creek, la cual representa el

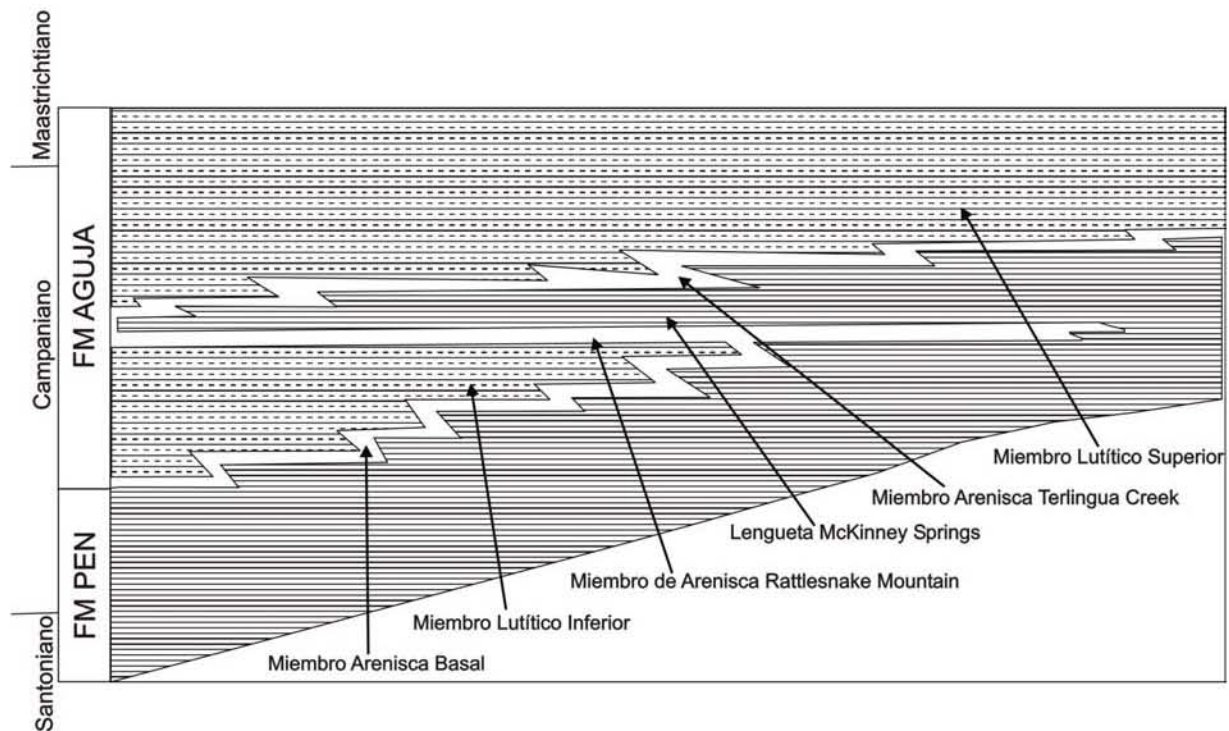


Figura 9. Estratigrafía de la Formación Aguja en la región del Big Bend, Texas, EUA, donde se muestra la relación entre sus miembros y la Formación Pen. Modificado de Lehman, 1985, 1989.

segundo evento progradante y donde se han identificado fósiles como *Flemingostrea pratti*, *F. subspatulata* y fragmentos de *Hoplitoplacenticeras* sp. y *Baculites maclearni*; 6) finalmente se encuentra el Miembro Lutítico Superior, el cual consiste de lodolita, lutita carbonatada, lignita y areniscas lenticulares, depositadas en marismas, pantanos y

ambientes fluviales cercanos a la línea de costa, y donde se han encontrado una gran variedad de fósiles de vertebrados: condrictios como *Hybodus* sp., *Lissodus selachos*, *Scapanorhynchys* sp., *Ischyrhiza avonicola*, entre otros; actinopterigios representados por Phyllodontidae; lisamfibios como *Albanerpeton* sp.; quelonios, squamatos como *Odaxosaurus* sp., *Proxestops* sp., *Restes* sp., *Scincidae* sp., *Squamata* sp., *Teiidae* sp., entre otros; cocodrilos representados por *Deinosuchus riograndensis*; pterosaurios, anquilosaurios, ornitópodos, ceratópsidos, terópodos y maniraptores; también multituberculados como *Cimolomys clarki*, *Meniscoessus* sp. y *Cimolodon* y finalmente marsupiales como *Alphadon*, *Turgidodon* y *Pediomys* (Rowe et al., 1992).

No se conoce con precisión el estrato o miembro en donde fue recolectado el ofiuroideo fósil de la Formación Aguja estudiado en este trabajo, sin embargo, considerando que se encuentra depositado en lutita carbonatada de color gris verdoso es probable que pertenezca a alguno de los miembros Lutítico Inferior, Lengüeta McKinney Springs o Lutítico Superior.

Los afloramientos pertenecientes a la Formación Aguja en el desierto Chihuahuense presentan gran similitud con las unidades de la región del Big Bend, Texas en cuanto a litología y taxa reportados, por lo que es posible considerar una continuidad de las condiciones de depósito desde el Big Bend hasta el sureste de la Cuenca de Ojinaga (Cabrera et al., 1982; Andrade-Ramos et al., 2002).

PALEOAMBIENTE

Las variaciones litológicas y fosilíferas de la Formación Aguja en la parte que aflora en México, implican en su zona marina un cambio gradual desde un ambiente prodeltaico hasta una llanura deltaica inferior (zona del frente deltaico). La zona continental refleja un ambiente de planicie deltaica progradante, sugerido por la intercalación de lechos fosilíferos marinos puede representar fases destructivas intermitentes durante la progradación (Cabrera et al., 1982).

Los afloramientos estadounidenses de la Formación Aguja se han interpretado como dos ciclos progradacionales representados por canales distributarios, diques naturales, bahías y marismas interdistributarias con circulación restringida para la zona marina, y

como ambientes fluviales en planicies deltaicas costeras y llanuras de inundación para la zona continental o de transición (Lehman, 1985) (Figura 10).

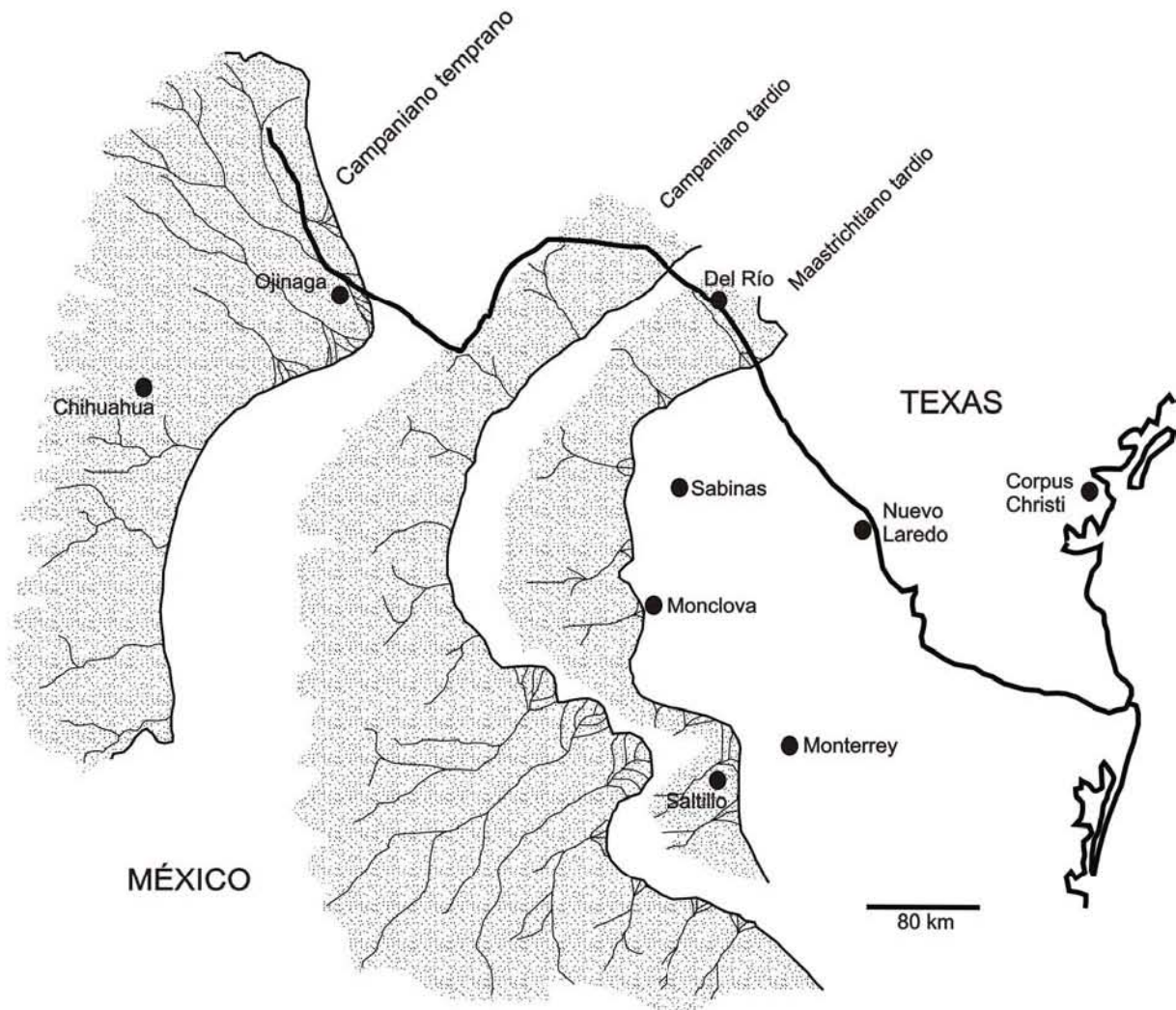


Figura 10. Paleogeografía del Norte de México durante el Campaniano temprano, Campaniano tardío y Maastrichtiano tardío. Modificado de Kirkland et al., 2000.

Considerando la naturaleza marina que caracteriza a los ofiuroides y la gran diversidad de fósiles de vertebrados e invertebrados recolectados en los afloramientos de la localidad, es posible inferir que estos fósiles fueron depositados en una llanura de inundación que coincidió con un evento de transgresión marina, en donde los organismos quedaron atrapados en marismas y pantanos donde la circulación estaba restringida, y que eventualmente eran alimentados por corrientes fluviales que transportaban organismos y sedimentos terrestres.

FORMACIÓN CERRO DEL PUEBLO

MARCO GEOLÓGICO

La Formación Cerro del Pueblo es parte del Grupo Difunta que aflora en la Cuenca de Parras, al este y norte de la Sierra Madre Oriental. La Cuenca de Parras abarca un área de 27,000 km desde el este de Torreón hasta el oeste de Monterrey (Kirkland et al., 2000) (*Figura 11*).

Imlay (1936) propuso el nombre de Grupo Difunta para una serie de estratos de 4,000 m de espesor de edad Campaniano-Paleoceno en donde están representados depósitos marinos, salobres y dulceacuícolas. El Grupo Difunta sobreyace a la Lutita Parras, la cual es de edad Campaniana y consiste de una serie de lutita silíceas, limonita y arenisca depositada en ambientes marinos. El grupo Difunta está dividido en siete formaciones, siendo la Formación Cerro del Pueblo la que ocupa una posición basal y a la que le sobreyacen las siguientes formaciones: Cerro Huerta, Cañón del Tule, Las imágenes, Cerro Grande, Las Encinas y Rancho Nuevo. La Formación Cerro Huerta consiste de una secuencia de lutita verde y roja interestratificadas con arenisca, con un espesor total de 978 m de espesor; ésta representa un ambiente más continental que la Formación Cerro del Pueblo en cambios graduales e intrusiones regionales, ya que se ha reportado la presencia de restos de dinosaurios, madera y carofitas, aunque ninguno de estos ha sido identificado como fósil índice (Kirkland et al., 2000) (*Figura 12*).

La secuencia sedimentaria perteneciente a la Formación Cerro del Pueblo (*Figura 12*) fue descrita por Murray et al. (1962) y más tarde fue redefinida por McBride et al. (1974). Esta unidad litológica comienza con la Arenisca Inferior compuesta por arenisca de color café oscuro de grano medio a grueso y presenta estratificación cruzada y horizontal en estratos de 28 m; los 177 m restantes están formados por arenisca interestratificada con caliza, limolita, lutita y lodolita en donde han sido recolectados una gran cantidad de fósiles. Las areniscas presentan estratificación cruzada, rizaduras y bioturbación, además de la presencia de bancos de ostras. Este patrón litológico es consistente a través de Rincón Colorado, Presa San Antonio y Saltillo, localidades donde aflora esta formación (Kirkland et al., 2000) (*Figura 11*).

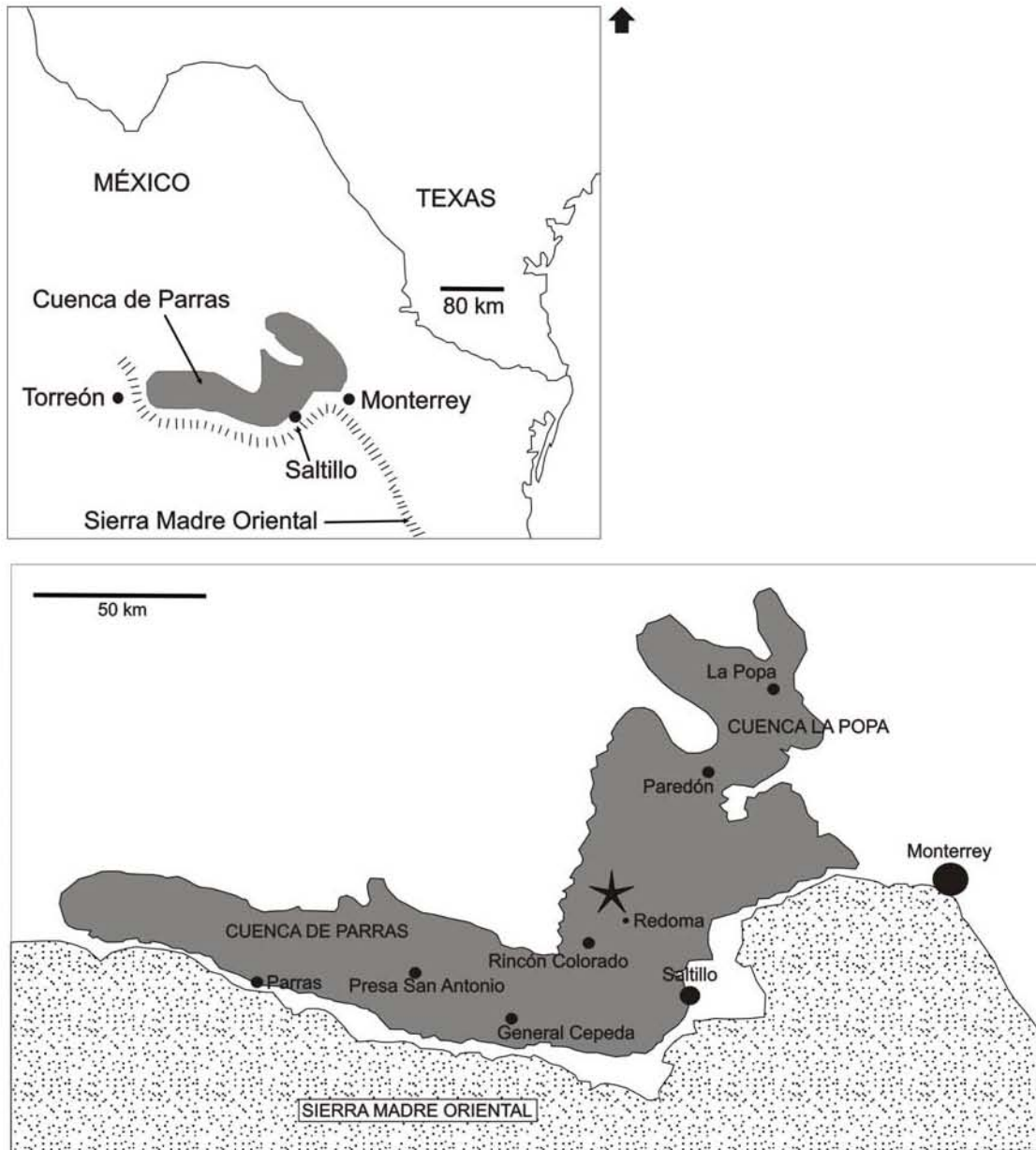


Figura 11. Localización geográfica de la Cuenca de Parras. Modificado de Kirkland et al., 2000.

La Formación Cerro del Pueblo se caracteriza por la abundancia y la diversidad de los fósiles que contiene, mismos que representan organismos de diversos ambientes, por ejemplo, la fauna de invertebrados está dividida en organismos de agua dulce como gasterópodos, de aguas salobres como *Flemingostrea subspatulata* la cual forma verdaderos bancos, *Cerithium nodosa*, *C. pueblensis*, *Aphrodina tippana*, *Natica* sp., *Pachymelania* sp., esponjas y otros bivalvos; y marinos como *Ethmocardium welleri*, *Turritella trilira*, *T. vertebroides*, *Sphenodiscus* sp., *Exogyra costata*, *Inoceramus*

biconstrictus, *I. vanuxemi*, *Cyprimera* sp., *Lissapiopsis* sp., bivalvos incrustantes, rudistas (Kirkland et al., 2000) y *Eutrephoceras* sp. (Kirkland y Aguillón-Martínez, 2002).

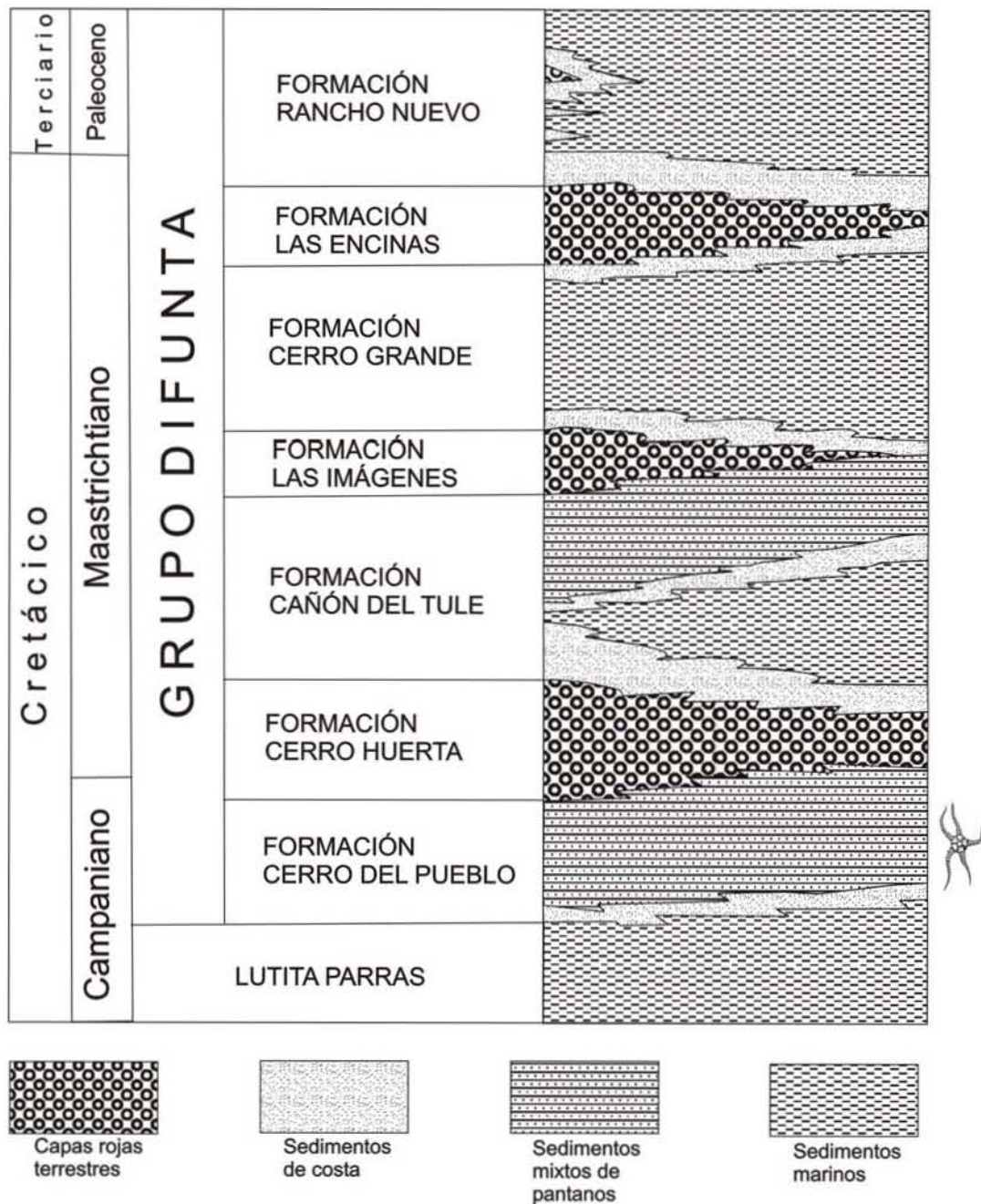


Figura 12. Relaciones estratigráficas de las formaciones que integran al Grupo Difunta en la Cuenca de Parras. Modificado de Kirkland et al., 2000.

Los fósiles de vertebrados están representados por tortugas de las familias Trionychidae, Chelidridae, Kinosternidae, y la especie *Compsemys victa*; pterosaurios, cocodrilos de los subórdenes Neosuchia y Eusuchia (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-

Ferriz, 1998), elasmobranchios como *Serratolamna serrata* y *Schizorhiza stromeri*, ámidos como *Melivius*, escamas y fragmentos de esqueletos de *Lepisosteus*, huesos aislados de terópodos, garras y dientes de tiranosauridos, dromaeosauridos, ornitomimidos, oviraptores (Kirkland et al., 2000) y trodóntidos (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998); saurópodos representados por vértebras caudales con afinidad a brachiosauridos; ornitópodos como lambeosaurine y hadrosaurine (Kirkland et al., 2000), los hadrosaurios son los dinosaurios más abundantes (Serrano-Brañas, 1997) y están representados por una gran cantidad de huesos articulados, desarticulados, pistas (Rodríguez-de la Rosa et al., 2004) e impresiones de piel de especímenes juveniles y adultos, y ceratópsidos como centrosaurine (Kirkland et al., 2000). Además de este tipo de fósiles, dentro de la formación podemos encontrar icnofósiles de terópodos, hadrosaurios, aves, tortugas, cocodrilos, un posible mamífero (Rodríguez-de la Rosa et al., 2004) y un pterosaurio (Rodríguez-de la Rosa, 2003); diez morfotipos de coprolitos con inclusiones de dos tipos de semillas pertenecientes a las familias Lythraceae y Ranunculaceae, así como larvas de artrópodos (Rodríguez-de la Rosa et al., 1998) y finalmente, frutos y semillas de zingiberales como *Tricostatocarpon silvapinedae* y *Striatornata sanantoniensis* (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994).

La edad de la Formación Cerro del Pueblo está dada por la combinación de datos magnetoestratigráficos y bioestratigráficos, y abarca desde el Campaniano medio a tardío registrado por la abundante presencia de *Inoceramus vanuxemi*, hasta una edad máxima de Maastrichtiano temprano (Eberth et al., 2004).

LOCALIDAD REDOMA

La localidad Redoma se encuentra a 9.5 km al noreste del Municipio Rincón Colorado, y a 5 km al oeste de San Martín de la Vacas (*Figura 13*). Eberth et al. (2004) construyeron una columna estratigráfica a partir de un transecto a 6 km al noreste de Rincón Colorado; debido a la cercanía que existe con la localidad Redoma, en este trabajo se toma esta sección como referencia. Rincón Colorado se encuentra a 36 km al oeste de Saltillo, Coahuila; en esta área los afloramientos de la Formación Cerro del Pueblo tienen un espesor de 449 m y están compuestos en la base por arenisca café y gris de grano fino a medio con estratificación masiva, planar y cruzada, donde fueron identificados fragmentos de madera con impregnaciones de hierro, moldes de raíces orientados verticalmente, concentraciones localizadas de inocerámidos, lentes de microvertebrados marinos y de

aguas salobres, dientes de tiburón, vértebras y escamas de pez, e icnofósiles de invertebrados como *Thalasinoides* y *Ophiomorpha*. La parte superior de la sección estudiada está compuesta por intercalaciones de lodolita gris de estratificación masiva, lodolita de color café rojizo, lodolita arenosa y calcárea de color verde grisáceo, limolita y arenisca; la cual presenta numerosos intervalos con gran cantidad de fósiles como dinosaurios y otros vertebrados representados por fragmentos esqueléticos e icnofósiles; amonites, inocerámidos y una gran variedad de gasterópodos y pelecípodos marinos dispersos, en grandes concentraciones o consolidados como coquinas.

La localidad Redoma (Figura 13) fue descubierta a principios del año 2000 por la Ing. Belinda Espinosa, responsable del Museo de Paleontología de la Benemérita Escuela Normal de Coahuila, quien recolectó el ofiuroido aquí estudiado en una calcarenita de color verde grisáceo, asociado a una gran cantidad de fragmentos de conchas de pelecípodos y gasterópodos. En esta área, los sedimentos pertenecientes a la Formación Cerro del Pueblo

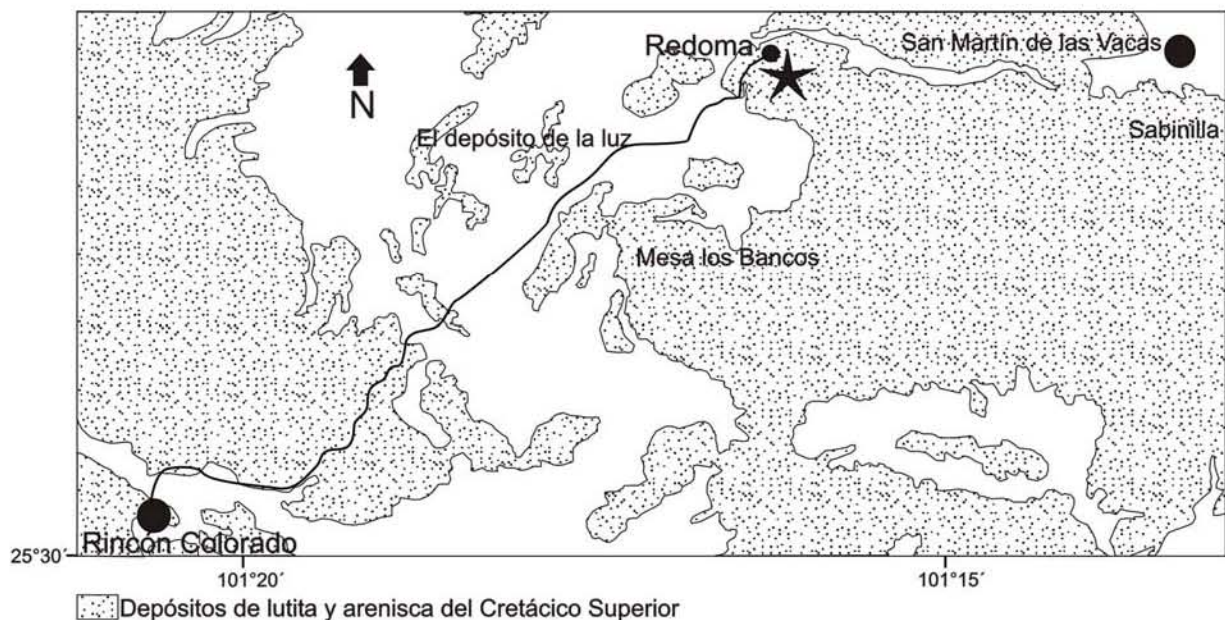


Figura 13. Localización geográfica de la localidad Redoma.

no se encuentran en contacto con aquellos de la Formación Cerro Huerta, que en la columna estratigráfica general del Grupo Difunta (Figura 12) es la unidad que sobreyace a la Formación Cerro del Pueblo, y son cubiertos por la Formación Cañón del Tule (Belinda

Espinosa, com. pers.), los cuales están compuestos de arenisca marina de color café grisáceo, limolita y lutita, con una gran cantidad de invertebrados marinos como *Exogyra* y *Micraster* (Belinda Espinosa, obs. pers), que indican una edad Maastrictiana.

PALEOAMBIENTE

McBride et al. (1974) reconocieron que el Grupo Difunta es el resultado de sedimentación deltaica en una bahía somera (*Figura 14*), ubicada en el borde oriental del Golfo de México ancestral. Más tarde, Eberth et al. (2004) analizaron siete facies pertenecientes a la Formación Cerro del Pueblo, concluyendo que éstas representan ambientes como playas

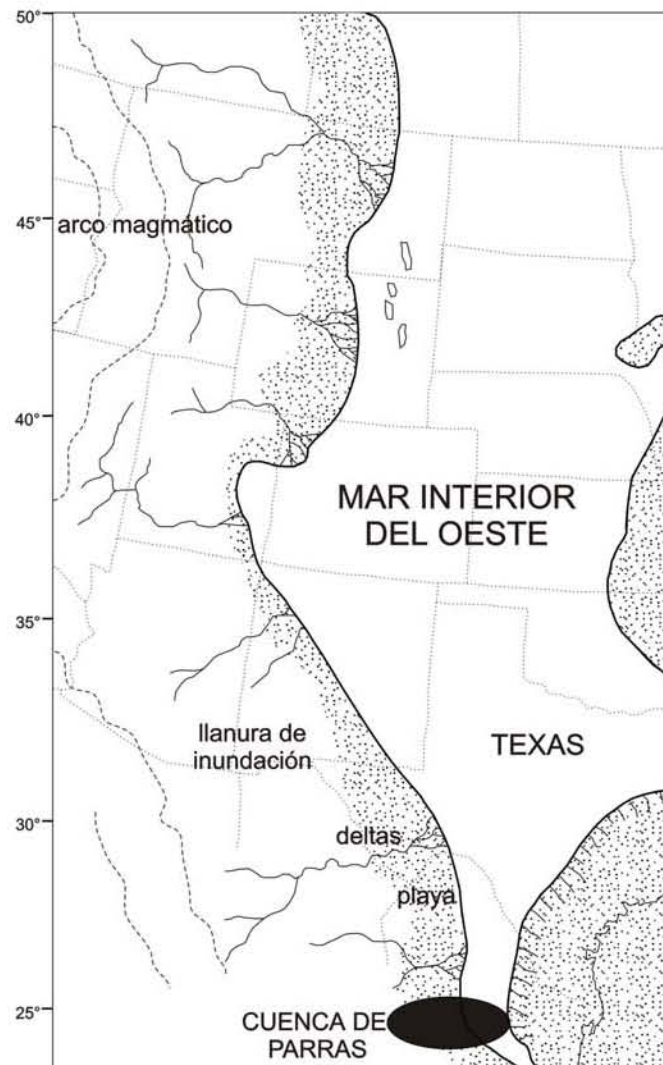


Figura 14. Paleogeografía de Norteamérica durante el Campaniano tardío. Modificado de Lehman, 1997.

arenosas someras modificadas por la acción de mareas y paleocanales; depósitos de paleocanales poco sinuosos; inundaciones provocadas por eventos de alta energía como tormentas costeras; rizaduras de oscilación generadas por la acción del viento y marea en planicies costeras lagunares, de lagos y estanques sin evidencia de desecamiento temporal; depósitos fosilíferos concentrados por eventos erosivos; planicies costeras y llanuras de inundación sin retrabajo hidráulico o bioturbación; depósitos de ostreidos *in situ* o retrabajados, y planicies costeras de inundación fuertemente influenciadas por bioturbación, retrabajo y alteración diagenética. De forma general, Kirkland et al. (2000) propusieron una mezcla de ambientes de agua dulce, salobre y marina somera dentro de un complejo deltaico, en el cual no existían barreras físicas que impidieran migraciones de vertebrados terrestres como los dinosaurios, dentro de la llanura de inundación (*Figura 14*).

FORMACIÓN SAN JUAN

MARCO GEOLÓGICO

La Formación San Juan tiene una extensión de 135 km y forma La Mesa de Copoya (Ferrusquía-Villafranca et al., 2000), la cual está ubicada dentro de la Depresión Central de Chiapas (*Figura 15*). La Depresión Central está dispuesta paralelamente a la Sierra Madre y dentro de ésta afloran formaciones jurásicas, cretácicas y cenozoicas. Licari (1960) propuso el nombre "Lutita San Juan" a un conjunto de estratos compuestos de lutita que contienen gran cantidad de foraminíferos, arenisca y capas de restos de ostras, que sobreyacen a los lechos rojos de la Formación El Bosque. Más tarde Allison (1967) introdujo el nombre "Formación San Juan" y construyó una sección compuesta donde divide esta unidad en tres miembros: el Miembro inferior compuesto por limolita y lutita; Miembro medio formado por conglomerado con guijarros de cuarzo, y el Miembro superior formado por arenisca y limolita. La edad de esta formación ha sido definida como Eoceno medio debido a la presencia de foraminíferos como: *Camerina guayabalensis*, *Eulinderina guayabalensis*, *Lepidocyclina (Polylepidina) antillea*, *Pseudophragmina (Proporocyclina) perpusilla*, *P. (Proporocyclina) zaragosensis*, *Helicostegina gyralis* y *Ferayina coralliformis* (Durham et al., 1955) además *Nummulites striatoreticulatus*, *Discocyclina marginata*, *Amphistegina parvula*, *Pseudophragmina (Proporocyclina) teres*, *Helicostegina dimorpha* y *Eofabianina cushmani* (Aguilar, 1993). Además de los foraminíferos (Durham et al., 1955; Licari, 1960; Frost y Langenheim, 1974; Pecheaux, 1984; Quezada-Muñetón, 1990; y

Aguilar, 1993), dentro de esta formación han sido reportados fósiles de corales (Frost y Langenheim, 1974), gasterópodos (Allison, 1967; Allison y Adegoke, 1969; Avendaño, 2002; Perrilliat et al., 2003), crustáceos decápodos (Vega et al., 2001), ofiuroideos (Martin-Medrano, 2003) y tiburones (Ferrusquía-Villafranca et al., 1999). El ambiente de depósito de esta formación ha sido interpretado como una plataforma somera con influencia de agua dulce debido a la presencia de restos de raíces y madera (Vega et al., 2001).

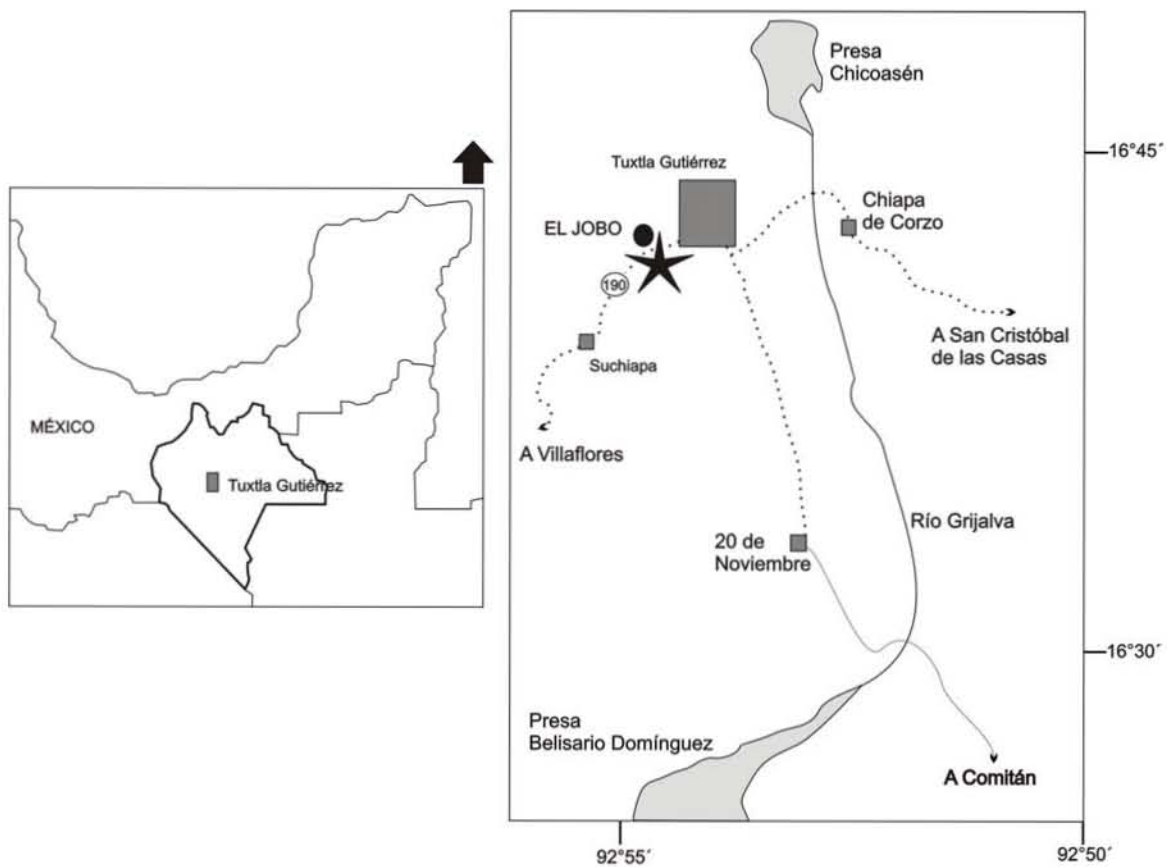


Figura 15. Localización geográfica de la localidad El Jobo. Tomado de Avendaño, 2002.

Según Ferrusquía-Villafranca (1996), la Formación San Juan podría estar compuesta por una secuencia de hasta 800 m en el área de Tuxtla Gutiérrez-Chiapa de Corzo-Suchiapa, Chiapas. Esta formación se encuentra sobreyaciendo a las areniscas y brechas de 2000 m de espesor de la Formación El Bosque, del Eoceno temprano y la cual ha sido interpretada como depósitos de abanicos aluviales, llanuras de inundación y ambientes

litorales (Ferrusquía-Villafranca et al., 2000). Este mismo autor propone que por encima de la Formación San Juan se encuentran depósitos aluviales y suelos del Cuaternario.

LOCALIDAD EL JOBO

La localidad El Jobo se encuentra en las inmediaciones de la colonia rural que lleva el mismo nombre, en Tuxtla Gutiérrez, capital del Estado de Chiapas (*Figura 15*). En esta localidad afloran sedimentos de la Formación San Juan, aunque Aguilar (1993) reconoció anteriormente a esta localidad como parte de la Formación Lomut descrita originalmente por González (1963). La Formación Lomut podría ser considerada como equivalente a la Formación San Juan, sin embargo, existen diferencias significativas entre las dos secciones tipo que definen a cada una de éstas (Ferrusquía-Villafranca et al., 2000).

En el área de El Jobo la Formación San Juan se encuentra por encima de la Formación Ocozocouautla del Cretácico Superior en un contacto discordante (Aguilar, 1993). La última parte de la Formación Ocozocouautla está formada por caliza masiva con una gran cantidad de fósiles como algas calcáreas, corales, moluscos bivalvos, gasterópodos y equinoideos.

La sucesión de la Formación San Juan en el área de El Jobo tiene un espesor promedio de 40 m, y está formada en la base por arenisca calcárea de estratificación horizontal y delgada (5-7 cm) de color amarillo-café con restos de plantas mal conservados, e intercalaciones de limolita y arenisca. Por encima de éstas encontramos arenisca de grano fino a medio con espesores de 60 a 80 cm, portadora de foraminíferos bentónicos. A estas capas le suprayace arenisca de grano fino con intercalaciones de caliza, ésta última con un espesor de 12 cm que contiene gran cantidad de macroforaminíferos, además de gasterópodos, moluscos bivalvos, corales y dientes de tiburones (Aguilar, 1993). La parte más alta de la secuencia está constituida por arenisca calcárea de grano fino y estratificación cruzada de bajo ángulo, presenta intrusiones de conglomerado fino formado por clastos bien redondeados y bien clasificados de cuarzo y pedernal, con gran cantidad de restos fósiles como corales, gasterópodos, bivalvos, decápodos, equinoideos, peces, tiburones, mantarrayas (Martin-Medrano, 2003), además de galerías construidas por anélidos, fragmentos de raíces y madera, escasos fragmentos de vértebras y huesos largos no identificados, y resalta la presencia de gran cantidad de

macroforaminíferos bentónicos (Aguilar, 1993); de estas capas proviene también el ofiuroido fósil chiapaneco descrito en este trabajo (Figura 16).

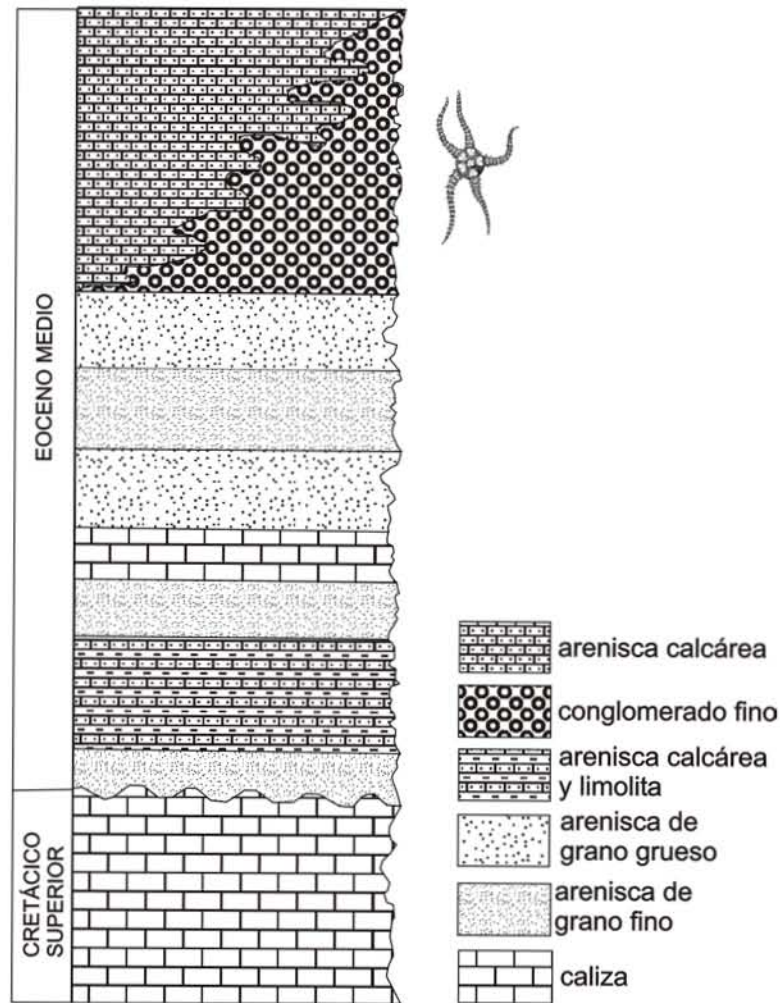


Figura 16. Columna estratigráfica de la localidad El Jobo del Eoceno medio de Chiapas y su relación con la Formación Ocozocouautla del Cretácico Superior. Modificado de Martin-Medrano, 2003.

PALEOAMBIENTE

La alternancia de los estratos portadores de macroforaminíferos bentónicos y la gran cantidad de organismos pertenecientes a diferentes ambientes (con estratos donde desaparece el material fosilífero), indican transporte de material de ambientes circundantes a la zona de depósito. La presencia de galerías tubulares perpendiculares a la estratificación, sugiere ambientes de aguas poco profundas (Aguilar, 1993). Avendaño (2002) sugiere que el ambiente de depósito local está representado por una zona

intermareal con influencia continental, presentando periodos de alta y baja energía (Figura 17).

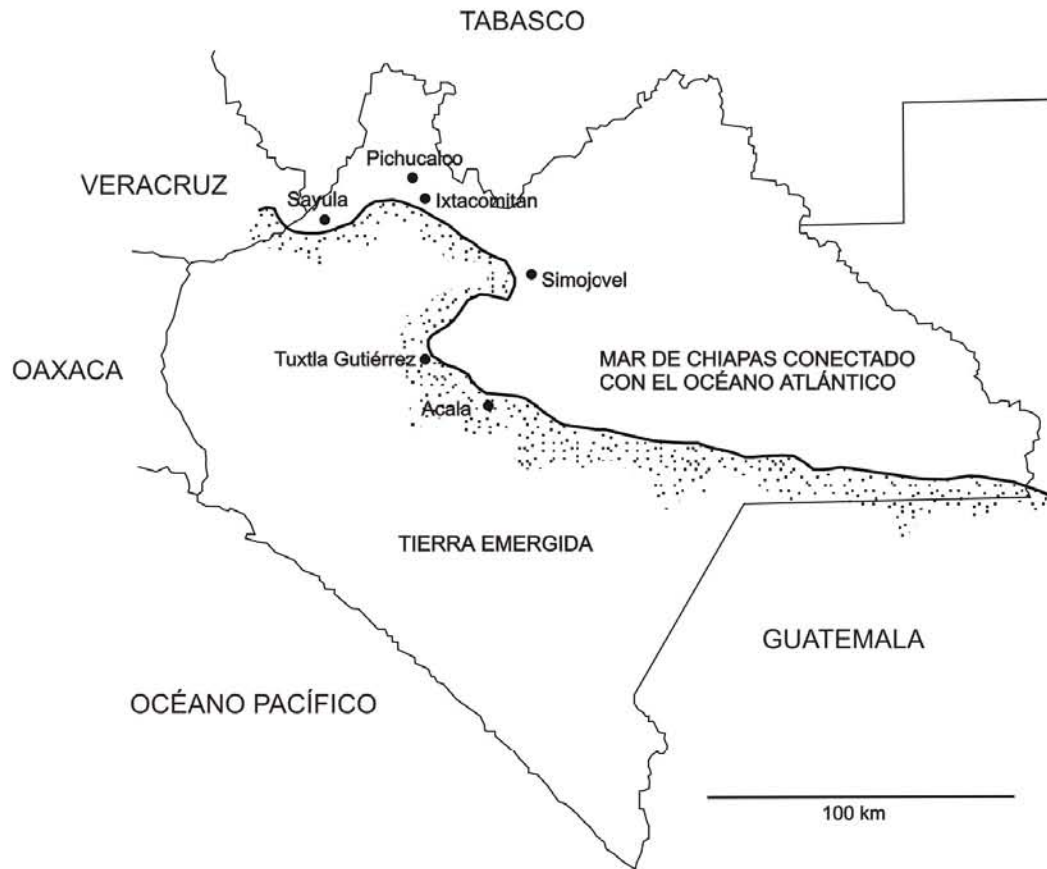


Figura 17. Mapa paleogeográfico del Estado de Chiapas durante el Eoceno medio. Modificado de Avendaño, 2002.

FORMACIÓN EL CIEN

MARCO GEOLÓGICO

La Formación El Cien se encuentra aproximadamente a 100 km al noroeste de La Paz, Baja California Sur, en el área de San Juan de la Costa y El Cien (Figura 18). Esta formación fue establecida hace casi 20 años por Applegate (1986), quien la definió como una sucesión compuesta por lutita, toba, caliza, arenisca y conglomerado de edad Oligoceno tardío-Mioceno temprano. Este mismo autor divide a la formación en tres miembros que representan una transición, de la base a la cima, de ambientes marinos a

continentales: el Miembro Cerro Tierra Blanca, el Miembro San Hilario y el Miembro Cerro Colorado.

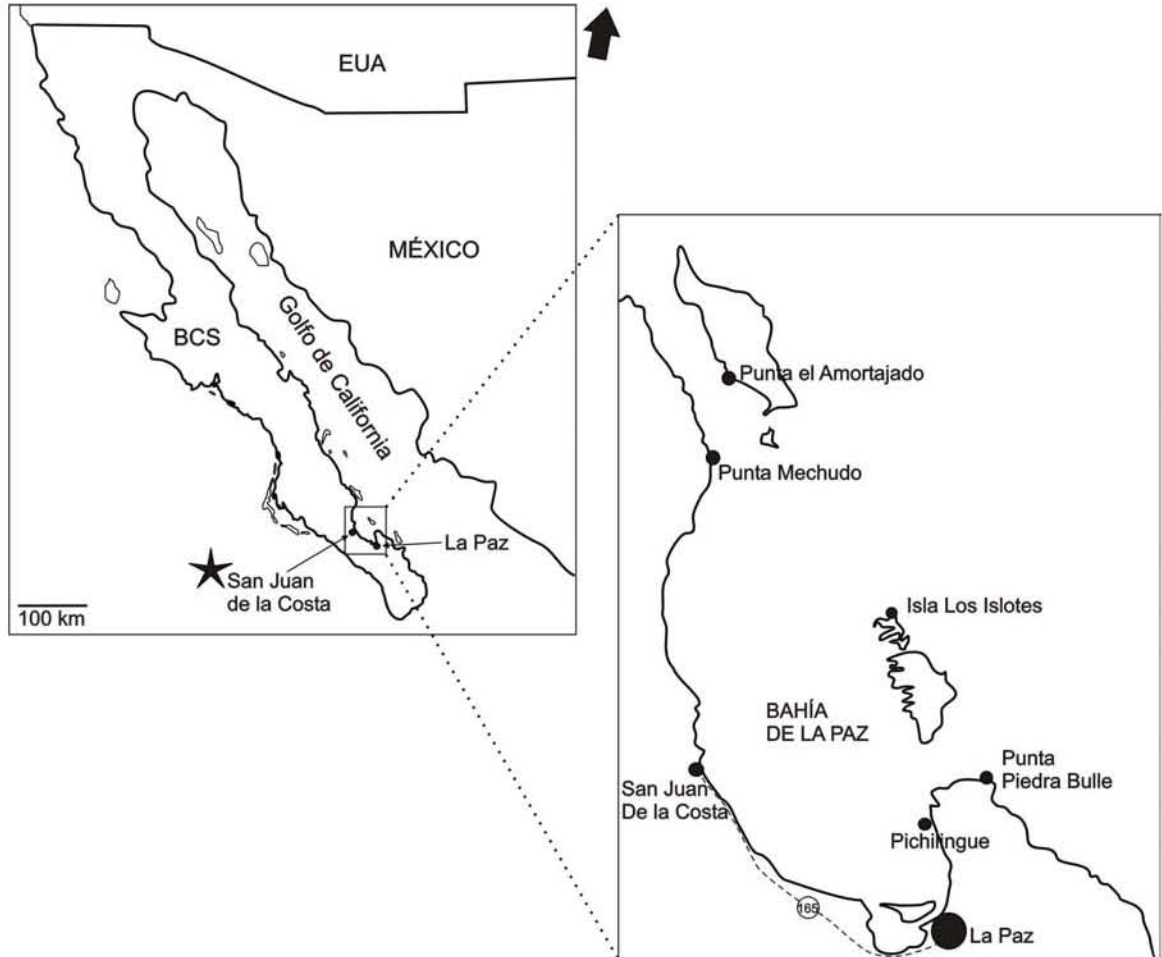


Figura 18. Localización geográfica de la localidad San Juan de la Costa, Baja California Sur. Modificado de Fischer et al., 1995.

El Miembro Cerro Tierra Blanca está caracterizado por una secuencia de arenisca, limolita y caliza, con influencia volcánica (presencia de toba), que en conjunto representan una sección enteramente marina con una gran cantidad de fósiles como foraminíferos planctónicos y bentónicos, bivalvos y gasterópodos, además de peces y tiburones. El Miembro San Hilario está formado por capas de fosfato y arenisca que pertenecen a un ambiente marino somero, contiene fósiles de gasterópodos y bivalvos, vertebrados marinos como peces, tiburones, ballenas y vaquitas de mar, además, una gran cantidad de madera silicificada. Por último el Miembro Cerro Colorado está constituido por toba,

arena volcánica, conglomerado y porcelanita, con fósiles de vertebrados e invertebrados marinos, icnofósiles, raíces de plantas y maderas; este miembro pertenece a ambientes marinos, lagunares, fluviales y terrestres.

Esta división no está del todo aceptada, de hecho el consenso general es considerar a los dos miembros basales de Applegate (1986) como una sola unidad, ya sea como la Formación Monterey de Darton (1921), la Formación San Gregorio de Hausback (1984) o simplemente como un solo miembro, como se describe a continuación (Fischer et al., 1995).

Fischer et al. (1995) reemplazan los miembros Cerro Tierra Blanca y San Hilario de Applegate (1986) por una unidad estratigráfica nueva, el Miembro Basal San Juan y por encima de éste el Miembro Superior Cerro Colorado, descrito inicialmente por el segundo autor. El Miembro San Juan es de edad Oligoceno tardío-Mioceno temprano y está compuesto principalmente por lutita fosfatada y tobácea, arenisca y limolita fosfatada, conglomerado y toba con intercalaciones de fosforita granular, las cuales corresponden a múltiples ciclos sedimentarios de transgresiones y regresiones en ambientes que se extienden desde la plataforma abierta hasta la costa; en este miembro se encuentran fósiles de vertebrados e invertebrados marinos, raíces de plantas y maderas, así como una gran cantidad de icnofósiles. El Miembro Cerro Colorado de edad Mioceno temprano, está constituido por arenisca, arenisca tobácea y conglomerado que representan una secuencia regresiva donde se marca la transición entre ambientes costeros a continentales, cambio que se hace evidente cuando se considera que hacia la base del miembro existen estructuras primarias e icnofósiles, mientras que en la cima se encuentran moldes de raíces y restos de madera pertenecientes a zonas húmedas y selva baja (Martínez-Cabrera, 2004).

La Formación El Cien descansa discordantemente sobre arenisca y lodolita que pertenecen a la Formación Tepetate de edad Cretácico Tardío-Eoceno medio, donde el ambiente de depósito se ha interpretado como una cuenca de aguas marinas someras con eventos de tormenta, donde encontramos principalmente foraminíferos y ostrácodos, además de icnofósiles (Guerrero-Arenas, 1998). A la Formación El Cien la sobreyace una serie de arenisca, conglomerado, brecha y material volcánico, que Applegate (1986) y Fischer et al. (1995) mencionan que pertenecen a la Formación Comondú del Mioceno

temprano (Heim, 1922); sin embargo, Umhoefer et al. (2001) consideran que dicha secuencia se encuentra erróneamente designada como formación y proponen nombrarla Grupo Comondú debido a la diversidad litológica que la caracteriza y la definen como parte de un arco volcánico y una cuenca tras-arco, con un rango de edad de Oligoceno tardío-Mioceno medio.

LOCALIDAD SAN JUAN DE LA COSTA

La secuencia litológica de la localidad San Juan de la Costa es parte de la Formación El Cien y se encuentra situada en la parte media de la costa oeste de la Bahía de La Paz, capital del estado, tomando la carretera 165 desde la capital del Estado en dirección noroeste (*Figura 18*). Applegate (1986) correlacionó tentativamente a las capas fosfatadas de esta área con el Miembro San Hilario, aunque consideró que el trabajo estratigráfico y paleontológico no es suficiente para tener la seguridad de incluirla en dicho miembro. Fischer et al. (1995) mencionan que la localidad San Juan de la Costa pertenece al Miembro San Juan de la misma formación, junto con las localidades Cerro Colorado y Arroyo Aguajito.

De acuerdo con Fischer et al. (1995) la parte basal del Miembro San Juan de la Formación El Cien está compuesta por un conglomerado arenoso formado por cantos de material volcánico bien redondeados, que contiene gran cantidad de dientes de peces, tiburones y restos de bivalvos, representa un espesor de 0.2 a 4 m (*Figura 19*); por encima del conglomerado encontramos una secuencia de toba, limolita con estratificación horizontal y arenisca de grano fino, bioturbadas principalmente por galerías de crustáceos decápodos (*Thalassinoides*), con rizaduras y estratificación tipo flaser; esta secuencia no aflora en el área de San Juan de la Costa.

La parte media del Miembro San Juan está caracterizada por contener sedimentos de grano fino como limolita laminada, parcialmente tobácea; el espesor de esta sección es de 30 metros en Cerro Colorado y Arroyo Aguajito, y de 50 metros en San Juan de la Costa.

La parte superior del Miembro San Juan se encuentra dominada por arenisca de grano fino a grueso, algunas capas están fosfatadas, con intercalaciones de limolita, conglomerado y coquina; en el área de San Juan de la Costa el espesor de los estratos es de 20 a 40 metros (*Figura 19*). Las rocas presentan rizaduras y estratificación cruzada,

además de bioturbación (*Thalassinoides*, *Scolithos*, *Gyrolithos* y estructuras de escape). En la parte más alta de la secuencia, una capa de conglomerado rico en fragmentos de conchas, marca el final del Miembro San Juan (Fischer et al., 1995).

El Miembro San Juan es de edad Oligoceno tardío, como lo corroboran las zonas de diatomeas *Rocella vigilans* y *Bogorovia veniamini* (Schweitzer et al., 2002).

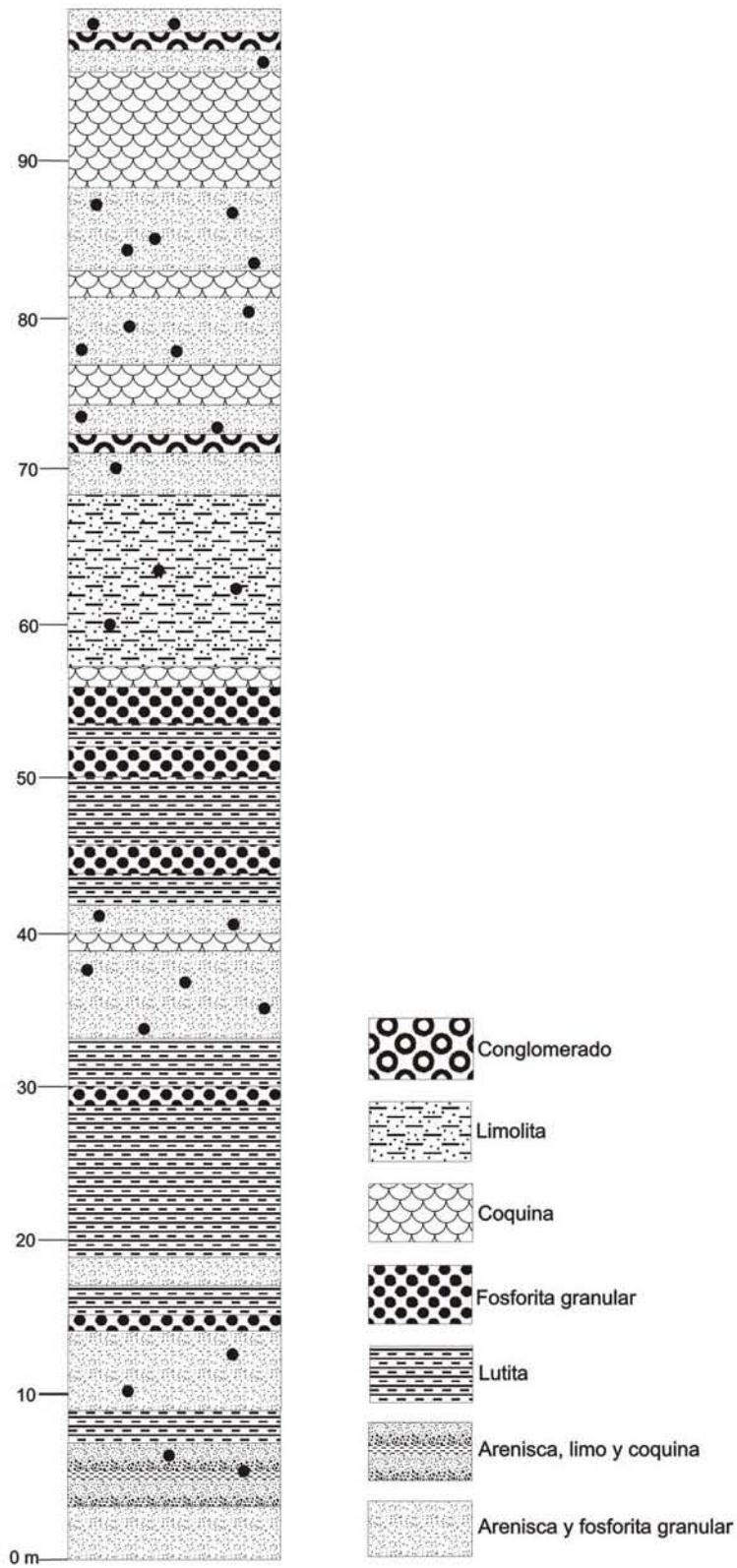


Figura 19. Columna estratigráfica generalizada del Miembro San Juan, Formación El Cien. Modificado de Fischer et al., 1995.

PALEOAMBIENTE

El aumento global en el nivel del mar que caracterizó al Oligoceno tardío afectó también la depositación del Miembro San Juan de la Formación El Cien, que se depositó en una plataforma estable (cuando la península de Baja California aún estaba unida a México) y la cual se iba haciendo cada vez más profunda. Las corrientes ricas en nutrientes y la baja concentración de oxígeno en el fondo, indujeron la formación de capas ricas en fosforita, las cuales también se relacionan con eventos de tormentas. El ambiente de plataforma asignado a esta área fue interrumpido por una regresión, lo que provocó que la profundidad de la cuenca disminuyera y los depósitos arenosos aumentaran; incluso en el área de estudio se han encontrado depósitos de abanicos y deltas; también fue posible la formación de parches arrecifales constituidos principalmente por *Diplochaetetes mexicanus*. Más arriba encontramos depósitos de mareas y lagunas, finalizando con el conglomerado de la última parte del Miembro San Juan, el cual establece la línea de costa y el límite con el Miembro Cerro Colorado de esta formación (Fischer et al., 1995).

LOS OFIUROIDEOS Y SU TAXONOMÍA

HISTORIA DE LAS CLASIFICACIONES DE OFIUROIDEOS Y ASTEROIDEOS

La historia de la clasificación de los ofiuroides comenzó en el siglo XVIII, cuando Linnaeus (1758) reconoció todo tipo de estrellas marinas incluyendo dentro del género *Asterias* al grupo Stellatae, que es equivalente a los asteroideos, y al Radiatae que incluye a los ofiuroides y comatúlidos. Más tarde Lamarck (1801) estableció la familia Stellérides, erigiendo al género *Ophiura* para ofiuroides y retoma *Asterias* para asteroideos y euryalidos; en 1816 este mismo autor (Lamarck, 1816) finalmente separó al grupo de Asteroidea y Ophiuroidea. Pero no fue hasta 1835 cuando Agassiz propone Stellérides como un orden de equinodermos que incluye a las familias Asteriadae y Ophiuridae, y dos años más tarde Burmeister (1837) nombró a estos dos grupos como parte de Asteroidea. Casi medio siglo después, Zittel (1879) reconoció que la clase Asteroidea incluye los órdenes Stelleridae y Ophiuridae, y este último a su vez fue dividido en los subórdenes Euryaleae y Ophiureae. A finales del siglo XIX Ludwig (1899) demostró que los asteroideos y ofiuroides presentan un plan corporal común, y encontró que la ontogenia del grupo Ophiuroidea se relaciona con las etapas más primitivas de los asteroideos. El mismo año Gregory (1899) estableció la clase Stelleroidea donde incluye a las subclases Asteroidea y Ophiuroidea, reconociendo a estos dos taxa como grupos distintos, sin aclarar las diferencias entre ambos. Esta clasificación de asteroideos y ofiuroides fue adoptada en diversos trabajos paleontológicos como el de Spencer y Wright (1966); sin embargo, algunos neontólogos han aportado una mayor cantidad de datos, sobre todo derivados de la embriología. Entre los logros de los trabajos con ejemplares recientes de estos grupos, es importante señalar que Spencer (1951) reconoció al posible ancestro común de asteroideos y ofiuroides entre los fósiles de la clase definida por él como Somasteroidea, misma que reúne formas fósiles de edad Ordovícico Inferior. Fell (1962a) reafirma la relación existente entre las tres clases, tras analizar un somasteroideo reciente.

TAXONOMÍA DE LA CLASE OFIUROIDEA

Numerosos autores se han visto envueltos en discrepancias en cuanto a la división de los ofiuroides en diferentes órdenes; sin embargo, dos grupos de ideas predominaban durante el siglo XIX; la primera corriente estaba integrada por quienes organizaban a los Ophiuroidea en dos grupos, ofiúridos y euryálidos; y en la segunda corriente, autores

como Bell (1892) estaban más interesados en separarlos de acuerdo al sistema de articulación de las vértebras de los brazos, dividiendo a los Ophiuroidea en tres grupos: Streptophiurae con articulación simple de cuenca y esfera, Cladophiurae con las superficies de articulación de las vértebras en forma de vesícula, y Zygophiurae en el cual los movimientos laterales de los brazos están limitados por procesos y fosas a los lados de las vértebras.

A finales del siglo XIX, Gregory (1897) agregó un grupo más a la clasificación de Bell (1892): Lysophiurae que reúne formas paleozoicas con series dobles de ambulacrales alternantes en lugar de vértebras.

A principios del siglo XX, Matsumoto (1917) publicó una monografía de ofiuroideos japoneses y propuso una clasificación novedosa basada principalmente en la presencia, forma y tamaño de estructuras esqueléticas internas, así como en estructuras externas como placas genitales, escamas genitales, placas dorsales y ventrales de los brazos, escudos radiales, entre otros oscículos previamente descritos por Lyman en 1882. Este autor revisó en su totalidad la clase Ophiuroidea y hace una gran aportación en cuanto a la comprensión de la anatomía básica de los ofiuroideos. Sus observaciones le permitieron dividir al grupo en dos subclases, Oegophiuroidea para formas paleozoicas con vértebras divididas y Myophiuroidea para aquellas con vértebras fusionadas; ésta última incluye cuatro órdenes: Phrynophiurina, Laemophiurina, Chilophiurina y Gnathophiurina. Adicionalmente, con la presencia de argumentos ontogenéticos elaboró un árbol filogenético donde sugirió las relaciones entre los diferentes órdenes que integran la clase Ophiuroidea. Mortensen (1927) rechazó por completo la clasificación de Matsumoto (1917) y propuso que el grupo incluyera a Euryalae (Euryalina) y Ophiurae (Ophiurina), basándose nuevamente en la estructura de las vértebras y en el sistema de articulación entre ellas. Años más tarde Spencer (1951) retoma la clasificación de Matsumoto y agrega la nueva subclase Ophiuroidea integrada por el orden Stenurida.

Más tarde, Murakami (1963) elaboró un amplio estudio comparativo de las placas dentales y las placas orales de los ofiuroideos, y únicamente ajustó sus observaciones al esquema taxonómico propuesto por Matsumoto (1917).

Por otro lado, Fell (1960) publica una clave sinóptica para la subclase Ophiuroidea donde realiza una revisión poco detallada y retoma las ideas de Mortensen (1927), reconociendo únicamente dos subórdenes de ofiuroides recientes, los Euryalae, que incluye a las familias Gorgonocephalidae, Asteronychidae, Asteroschematidae y Euryalidae, y Ophiurae, que agrupa a las familias restantes. Dos años más tarde el mismo autor (Fell, 1962b) agregó un tercer suborden a la clasificación, Ophiomyxina dentro del orden Phrynophiurida. Spencer y Wright (1966) conjuntan las aportaciones de Fell (1960, 1962b) y Matsumoto (1917), con el fin de integrar una clasificación formada por cuatro órdenes de ofiuroides: Stenurida (Ordovícico-Devónico) con los subórdenes Proturina y Parophiurina, los cuales se caracterizan por presentar poros tentaculares corridos dispuestos de forma alterna a lo largo del brazo; Oegophiurida (Ordovícico-Reciente), que incluye a los subórdenes Lysophiurina y Zeugophiurina, los cuales presentan un canal abierto sobre la superficie ventral de los brazos; Phrynophiurida (Devónico-Reciente), integrada por Ophiomyxina y Euryalina caracterizados por presentar integumentos densos y gruesos y Ophiurida (Silúrico-Reciente), que agrupa a los subórdenes Chilophiurina, Laemophiurina y Gnathophiurina, quienes se caracterizan por presentar integumentos reducidos y placas relativamente robustas.

Litvinova (1989a) retoma algunos aspectos de las clasificaciones de Bell (1892) y Matsumoto (1917), los cuales están basados principalmente en las vértebras de los brazos de los ofiuroides, y propuso una clasificación de acuerdo a la distancia entre las vértebras adyacentes en un mismo brazo, así como a la complejidad de los procesos en los extremos distales de las mismas; Litvinova (1989a) determinó la longitud de los músculos intervertebrales y por lo tanto el grado, dirección y ángulo de flexión en los brazos, con el fin de obtener información acerca de su modo de vida (Litvinova, 1994). De esta manera Litvinova (1989b) realizó un análisis funcional de los diferentes tipos de articulaciones de las vértebras, y los agrupó en cinco tipos diferentes (*Figura 20*):

1. Tipo tubercular (*Figura 20, a*). Típico de especies pequeñas donde los brazos son delgados, nudosos y quebradizos; las vértebras son delgadas, quebradizas y con procesos pequeños y poco desarrollados; los músculos intervertebrales son pequeños, largos y delgados. La estructura de las vértebras y brazos es la más primitiva entre los ofiuroides, ya que es muy parecida a las formas paleozoicas, en donde el par de placas ambulacrales que constituyen cada vértebra no están fusionados. Las especies

poseedoras de este tipo de articulación, como aquellas pertenecientes a los géneros *Perlophiura*, *Ophiotesis*, *Ophiohelus*, *Ophiogeron* y *Ophiomyxa*, no pueden realizar grandes flexiones, así como tampoco movimientos bruscos o rápidos de sus brazos; sin embargo, son capaces de girarlos en cualquier plano. Estos organismos habitan ambientes abisales y hadales (de 2000 a 8000 m de profundidad) y no son capaces de alimentarse de presas vivas.

2.Tipo universal (*Figura 20, e-g*). Este tipo de articulación es característico de ofiuroides de diferentes tamaños, en los cuales los extremos distales de las vértebras poseen tres procesos bien desarrollados, siendo el medio más largo en relación con los laterales y con los orificios correspondientes en los extremos proximales; sus brazos son largos, musculosos y con espinas bien desarrolladas. Estas proyecciones permiten que la flexión de los brazos se realice en cualquier dirección excepto en forma de espiral, y sobre todo especializados en movimientos horizontales; de esta manera pueden desplazarse libremente sobre la superficie, escalar en planos verticales, así como comprimirse para atravesar grietas estrechas. Estas habilidades les permiten desplazarse sobre cualquier sustrato y utilizar los brazos para adquirir el alimento de diferentes formas, desde capturar organismos vivos dentro y fuera del agua, hasta coleccionar materia suspendida del fondo o directamente de la columna de agua. Las especies que típicamente presentan este tipo de articulación pertenecen a los géneros *Ophiura*, *Amphiura*, *Amphipholis*, *Ophiothrix*, *Ophiocoma* y *Ophiacantha*.

3.Tipo aberrante (*Figura 20, j*). La superficie proximal de las vértebras en este tipo de articulaciones es bastante amplia y aplanada, modificación que reduce la libertad de movimiento en el plano horizontal, pero que se encuentra especializada para realizar movimientos verticales sobre todo en dirección ascendente. Este tipo de articulación se presenta comúnmente en organismos que gustan de hacer excavaciones como *Astrophuira*, *Abyssura*, *Ophiotholia* y *Ophiomyces*.

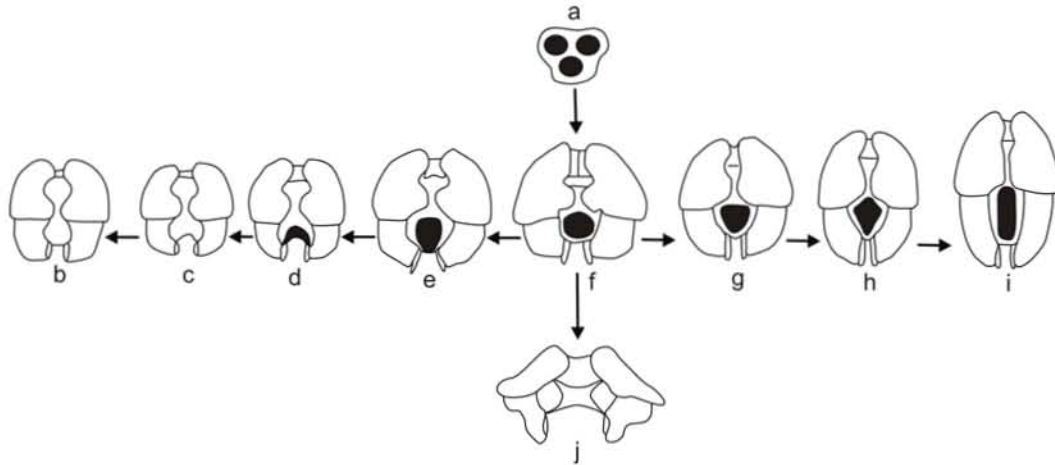


Figura 20. Evolución de la superficie proximal de articulación vertebral de los brazos de los ofiuroides. a, Tipo tubercular; b, c, d, Tipo asiento; e, f, g, Tipo universal; h, i, Tipo en forma de cresta; j, Tipo aberrante. Modificado de Litvinova, 1994.

4. Tipo en forma de cresta (Figura 20, h, i). En este tipo de articulación como en el universal, los extremos distales de las vértebras están formados por tres elementos, pero en este caso, la superficie distal de cada vértebra es aplanada y elongada en dirección dorso-ventral; además, el proceso medio tiene forma de cresta y es más largo que los laterales. Los brazos de estos organismos son firmes y robustos con espinas cortas y poco abundantes, especializados en flexiones horizontales y no en movimientos ascendentes. Los brazos están comprimidos lateralmente y en la mayoría de las veces, presentan una cresta a lo largo de la superficie dorsal, lo que les proporciona solidez y durabilidad a los brazos. Estos organismos utilizan sus brazos como remos agudos para desplazarse a grandes velocidades. Este tipo de movimientos resultan ventajosos en superficies planas de limo y arena, ya que son incapaces de trepar superficies verticales; de este modo pueden llevar a cabo su alimentación de tipo omnívoro, recibiendo su alimento con los brazos flexionados en el mismo sentido que el fondo marino. Algunas especies que presentan este tipo de articulación se encuentran dentro de los géneros *Ophiura*, *Stegophiura*, *Ophiomusium*, *Amphiophiura* y *Ophiernus*. La especie característica en poseer este tipo de articulación es *Ophiura sarsii*.

5. Tipo asiento (Figura 20, b-d). Esta variación parece ser la más simple de todas ya que las vértebras no presentan procesos ni orificios, simplemente dos superficies de articulación en cada extremo. Debido a que no existe ningún proceso ni cresta que limite el movimiento de las vértebras, el grado de flexión de los brazos es bastante alto y

pueden realizarlo en cualquier plano, incluyendo giros espiralados. Dentro de este grupo se encuentran los representantes del orden Euryalae, quienes son capaces de girar y torcer los brazos generalmente ramificados alrededor de diferentes objetos; las espinas se encuentran altamente especializadas y comúnmente son en forma de gancho. Se alimentan de organismos y materia suspendida.

Para Litvinova (1989a, b; 1994), la clasificación de los ofiuroides debe estar basada en análisis morfológicos y funcionales de las estructuras que constituyen los brazos, tales como el tipo de articulación, tipo de integumento que cubre el brazo y forma del mismo.

Más recientemente, Smith et al. (1995) elaboraron un análisis cladístico de la clase Ophiuroidea basándose en la combinación de datos morfológicos y moleculares, tomando como base a sus representantes fósiles; los resultados obtenidos fueron calibrados con el registro estratigráfico del grupo. Estos autores sugieren que las clasificaciones anteriores están basadas en grados y no en clados, y por esta razón recomiendan que la taxonomía del grupo debe sujetarse a una revisión más detallada de todo tipo de datos; además consideran que es precipitado proponer una clasificación completa de la clase debido a la fragilidad de algunas partes del árbol filogenético que obtuvieron. Sin embargo, mencionan que dicho estudio proporciona las bases suficientes para elaborar una clasificación compuesta por dos subclases: Oegophiuridea únicamente integrada por la familia Ophiocanopidae, y Ophiuridea que incluye a los órdenes Euryalida y Ophiurida, este último compuesto por los subórdenes Ophiomyxina y Ophiurina, integrado por los infraórdenes Hemieuryalina, Chilophiurina, Gnathophiurina, Ophiodermatina y Ophiolepidina. Debido a que esta clasificación (Smith et al., 1995) resulta ser la más integrativa con respecto a las anteriores, se tomó como base para el capítulo de Paleontología Sistemática de este trabajo.

Las discrepancias entre las clasificaciones de la clase Ophiuroidea propuestas por diferentes autores aún continúan, ya que el verdadero problema radica en determinar el peso que debe ser asignado a los caracteres internos, externos o moleculares.

Hasta el momento las estructuras empleadas para el reconocimiento taxonómico de los ofiuroides a nivel Orden son la forma y disposición de los brazos, a nivel Familia la posición, forma y orientación de las estructuras bucales, a nivel específico el número de

espinas de los brazos, la forma y disposición de escamas tentaculares y la coloración del disco y/o brazos (Hendler et al., 1995).

LA TAXONOMÍA PARA OFIUROIDEOS FÓSILES

El tratar de ordenar a los ofiuroides fósiles dentro de una clasificación, representa una labor muy complicada comparada con clasificar a los organismos recientes, debido a que desde el inicio es necesario decidir cuál de las clasificaciones anteriormente mencionadas se ajusta más a las necesidades de cada estudio. Esto generalmente depende del tipo de material fósil disponible, el cual puede estar compuesto únicamente por fragmentos de brazos o discos, placas disgregadas y raras veces organismos completos, lo que provoca sesgos en la información, y esto se agrava cuando solamente se dispone de uno o pocos ejemplares que se encuentran conservados con una sola superficie expuesta de su cuerpo. Los trabajos de ofiuroides fósiles casi siempre tratan de ajustarse a una clasificación basada en organismos recientes y sólo pocas veces es posible describir todos los rasgos necesarios para completar una asignación taxonómica precisa.

Aparentemente, el registro fósil de los ofiuroides es sumamente escaso desde su aparición en el Ordovícico hasta el Jurásico; sin embargo, los reportes de hallazgos de estos organismos como fósiles comienzan a ser más numerosos a partir del período Cretácico y, desde entonces, los investigadores de este campo se han enfrentado a problemas relacionados con el sesgo del material fósil, así como a la falta de clasificaciones específicas para organismos fósiles.

En el siglo XIX Lutken (1869) elaboró la primera evaluación crítica de la determinación genérica de los ofiuroides fósiles. En los siguientes años éstos fueron estudiados por diferentes autores en diversos trabajos tanto en América como en Europa. Tal es el caso de Sladen y Spencer (1907) quienes publicaron una monografía de equinodermos cretácicos de Inglaterra, incluyendo en la parte de ofiuroides la clasificación de Bell (1892), contando solamente con moldes y fragmentos de brazos y discos, oscículos disgregados y escasos organismos completos.

A principios del siglo XX Klinghardt (1932) publica una investigación sobre ofiuroides fósiles y recientes, donde intenta explicar el tipo de inserción de los brazos con respecto

al disco de estos organismos; su investigación no dio resultados satisfactorios y por lo tanto no produjo ninguna conclusión. Dos años más tarde Berry (1934) elaboró un estudio de los esqueletos de organismos fósiles y recientes del género *Ophiura*, reconociendo que las clasificaciones para los ofiuroides actuales son poco satisfactorias y prácticamente es imposible incluir en ellas a los organismos fósiles. Debido a que este autor contaba únicamente con oscículos disgregados de organismos fósiles, se vio en la necesidad de disectar placas individuales de ejemplares recientes y así obtener datos precisos acerca de la ubicación, disposición, tamaño y forma de cada una de éstas, tomando como base el trabajo de Lyman (1882). El trabajo de Berry (1934) marcó una pauta dentro de la sistemática del grupo, ya que fue la primera vez que se elaboró un estudio detallado de oscículos disgregados; además, este autor expresó la posibilidad de crear una clasificación más exacta con base en este tipo de material. Cuatro años más tarde este mismo autor (Berry, 1938) publica una investigación acerca de los ofiuroides del Senoniano superior procedentes de Holanda, en donde el tipo de material fósil del que dispuso sólo eran placas disgregadas, las cuales describió de una manera muy precisa, aunque fue muy criticado por considerar como parte de una sola población los elementos esqueléticos provenientes de cuatro canteras diferentes.

Rasmussen (1950) señaló las diversas fuentes de error del trabajo de Berry (1934), elaborando además un estudio sobre los asteroideos y ofiuroides cretácicos, donde describe gran cantidad de especies nuevas de ofiuroides basándose en la sistemática propuesta por Mortensen (1927); el material fósil que tuvo a su disposición estaba compuesto principalmente por placas aisladas, acumulaciones de placas disgregadas y fragmentos de brazos. Las ideas de Lyman (1882) y Berry (1934, 1938) fueron retomadas por Hess (1962), quien desarrolló y estableció la taxonomía de ofiuroides basada en placas disgregadas; en su trabajo este autor demuestra ampliamente como los oscículos disociados de ofiuroides pueden ser utilizados para definir especies y determinar la diversidad del grupo. Considerando las ideas de Hess (1962), recientemente Jagt (2000) reportó la presencia de 20 géneros y 30 especies pertenecientes a diversas localidades de Alemania y Dinamarca. Este autor describe 2 géneros y 31 especies nuevas de la misma área, y reasigna en diferentes géneros diversas especies previamente descritas; su trabajo sistemático está basado únicamente en placas aisladas, principalmente placas laterales de los brazos, debido a que, según Jagt y Kutscher (1998), la morfología de éstas determina asociaciones con cierto tipo de vértebras disgregadas y de esta manera

es posible asignar especies, y los elementos más abundantes como espinas de los brazos, placas genitales, placas adorales y elementos de la mandíbula no son recomendables para determinar especies.

En los trabajos sistemáticos de ofiuroides fósiles basados únicamente en placas aisladas es necesario considerar que: a) la mayoría de las placas del cuerpo varían en tamaño y forma entre organismos juveniles y adultos de la misma especie; b) las placas y vértebras de los brazos varían en apariencia y tamaño desde la parte proximal hasta la distal de un mismo brazo; c) el mismo tipo de placas en organismos pertenecientes a especies diferentes pueden llegar a ser muy parecidas entre sí, lo que hace su identificación taxonómica confusa, siendo necesario entonces considerar otros caracteres para cerciorarse; d) en algunos géneros cierto tipo de placas son rudimentarias o están ausentes, de esta manera es difícil corroborar la naturaleza, la presencia y la ausencia de ciertas estructuras en el cuerpo de los organismos estudiados y, e) las placas más robustas tienen mayores posibilidades de preservarse a través del tiempo y de ser reconocidas e identificadas más fácilmente que aquellas placas pequeñas y delicadas, hablando de aquellas que integran un mismo cuerpo y del mismo tipo de placas entre diferentes géneros. Si todos estos argumentos no son tomados en cuenta, se crearán nuevas especies difíciles de comprobar, debido a que un solo tipo de placas proporciona información insuficiente para determinar esto o para tratar de incluirlas dentro de especies ya existentes, lo que conlleva a que los listados finales de especies serán mayores a los verdaderos, y por último, la diversidad de ofiuroides estará sesgada hacia aquellas especies que presentan placas más robustas y que son capaces de preservarse dentro del registro fósil.

A pesar de la problemática que encierra clasificar ofiuroides fósiles, las placas aisladas de estos organismos son más abundantes como fósiles que aquellos fragmentos de brazos y discos, u organismos completos (Hotchkiss et al., 1999); debido a esto, dichos elementos son capaces de justificar la presencia y abundancia de ofiuroides dentro del registro fósil a través del tiempo y espacio.

CONCLUSIONES SOBRE LA TAXONOMÍA DE OFIUROIDEOS FÓSILES

Existen diferentes corrientes de ideas entre los paleontólogos dedicados al estudio de ofiuroides, sobre todo en la manera de realizar estudios sistemáticos. Entre los

diferentes grupos de ideas encontramos aquellos que se inclinan hacia las clasificaciones de ofiuroides recientes, los que prefieren abordar sus estudios desde la perspectiva de las clasificaciones basadas en placas individuales o quienes consideran más sensato tomar lo que más les conviene de cada una de las anteriores; las clasificaciones basadas en placas dentales y orales rara vez son tomadas en cuenta debido a que en las formas fósiles casi nunca se conservan estas estructuras.

Los investigadores que se dediquen al estudio de la taxonomía de los ofiuroides fósiles estarán sujetos al tipo de material fósil del que dispongan para poder decidir cuál de las clasificaciones se ajusta más a sus necesidades o a los objetivos del trabajo que deseen realizar.

La sistemática biológica moderna permite generar clasificaciones basadas tanto en organismos fósiles y recientes, el reto de los paleontólogos y neontólogos que actualmente estudian a los ofiuroides, es establecer un sistema que permita incluir, sin contradicciones, datos que provengan de distintos estudios (genética, anatomía comparada, morfología funcional, registro fósil, ontología, etología, etc.), los cuales podrían generar una clasificación que resulte robusta y predictiva, capaz de integrar satisfactoriamente a los ejemplares fósiles y recientes que se descubran en el futuro.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

En esta sección se describen tres nuevas especies de ofiuroides fósiles de las localidades Cantera Tlayúa, El Jobo y Redoma, y un nuevo género de la localidad El Jobo, mismos que, al estar en proceso de ser publicados formalmente, siguiendo los lineamientos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Ride et al., 2000), se nombran aquí informalmente siguiendo un orden alfabético. La taxonomía de estos ejemplares está basada en la clasificación propuesta por Smith et al. (1995).

Clase **Ophiuroidea** Gray, 1840

Subclase **Ophiuridea** Gray, 1840

Orden **Ophiurida** Muller & Troschel, 1840

Suborden **Ophiurina** Muller & Troschel, 1840

Infraorden **Chilophiurina** Matsumoto, 1915

Familia **Ophiuridae** Lyman, 1865

Subfamilia **Ophiurinae** Lyman, 1865

Género **Ophiura** Lamarck, 1816

Especie tipo.- *Asterias ophiura* Linnaeus, 1758, por designación original.

Sinonimia.- *Ophioglypha* Lyman, 1860; *Ophioglyphina* Ludwig, 1886; *Ophiozea* Clark, 1915.

***Ophiura* especie a**

Figuras 21-26, 43-45.

Holotipo.- CT 3732, ejemplar completo con la superficie dorsal expuesta, recolectado en la localidad IGM-2513, sin zona definida de la Cantera Tlayúa (*Figura 22, 44*).

Paratipos.- CT 5137, ejemplar completo con la superficie dorsal expuesta, recolectado en la localidad IGM-2772, sin zona definida de la Cantera Tlayúa (*Figuras 21, 23, 43*); FCMP

03/443, ejemplar completo con la superficie ventral expuesta, sin localidad IGM ni zona definida (*Figuras 24-26, 44*).

Especímenes referidos.- Doce ejemplares completos y bien conservados, procedentes de la localidad Cantera Tlayúa, Formación Tlayúa en el Estado de Puebla, depositados en la Colección Nacional de Paleontología en el Instituto de Geología, UNAM; cinco de ellos con la superficie dorsal expuesta con números de catálogo de la Colección Cantera Tlayúa: CT 3320 (molde y contramolde), CT 3321, CT 3732 (Holotipo), CT 5137 (molde y contramolde) (Paratipo) y CT 5982; siete con la superficie ventral expuesta con números de catálogo: CT 2929, CT 3820, CT 3822, CT 3927, CT 4948, CT 5138 y CT 5981 (molde y contramolde). Un ejemplar más procedente de la misma localidad, completo y bien conservado con la superficie ventral expuesta, depositado en la Colección del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, con número de entrada FCMP 03/443 (Paratipo).

Ocurrencia.- Localidad Cantera Tlayúa, Puebla, México; Miembro medio de la Formación Tlayúa, Cretácico Temprano, Albiano.

Medidas.- Las medidas están basadas en trece ejemplares completos; el diámetro del disco varía de 3-5 mm, la longitud de los brazos varía de 11-25 mm, y el ancho de los brazos en la base del disco varía de 1-1.5 mm.

Diagnosis.- Superficie dorsal y ventral del disco cubierto por pequeñas escamas sobrelapadas de forma, tamaño y disposición irregular. Escudos accesorios en extremos distales de escudos radiales con peines de papilas poco numerosas, pequeñas y espiniformes. Abertura de la boca amplia, dientes poco numerosos, pequeños y delgados en forma de espina. Placas dorsales proximales de los brazos en contacto y de forma romboidal. Placas dorsales distales de los brazos separadas y de forma triangular. Placas ventrales de los brazos pentagonales y con cavidades laterales donde se encuentran de 1-4 escamas tentaculares. Placas laterales de los brazos largas y curvadas hacia el extremo del brazo, cada una con 3-5 espinas agudas moderadamente largas.

Descripción:

Superficie dorsal del disco.- El disco es redondo a subpentagonal y está cubierto por pequeñas escamas sobrelapadas de forma y tamaño irregular, las cuales no presentan un

arreglo determinado y no forman una roseta central. Los escudos radiales están pareados y son más largos que anchos, de longitud igual a la mitad del radio del disco, su forma es triangular-ovalada en los bordes externos, mientras que los bordes internos más bien son rectos; el extremo de mayor separación entre ellos es el proximal. Los bordes de los escudos radiales se encuentran sobrelapados por las mismas escamas de la superficie dorsal del disco, lo cual no permite definir su forma con precisión. Los escudos accesorios son pequeños y de forma irregular, se encuentran en los extremos distales de los escudos radiales; éstos presentan peines de papilas poco numerosas, las cuales son delgadas, cortas y espiniformes (*Figuras 21 y 22*).

Superficie dorsal de los brazos.- Los brazos son cinco veces más largos que el diámetro del disco y de acuerdo con la posición mostrada por los ejemplares analizados, tienen un alto grado de flexibilidad en el plano horizontal. Las placas dorsales proximales son romboidales, más anchas que largas y se encuentran en contacto. Las placas dorsales distales son triangulares con bordes redondeados y con la base hacia el extremo distal del brazo, estas placas están separadas por las placas laterales. Las placas laterales varían de romboidales a rectangulares y son alargadas hacia el extremo del brazo, todos los ángulos están redondeados y el más agudo de ellos se encuentra hacia el contacto de las dos placas dorsales. En esta superficie se distingue un grupo de tres espinas erectas por cada placa lateral, la espina central de cada grupo es la de mayor tamaño y es tan larga que alcanza la mitad de la siguiente placa lateral; estas espinas son anchas y redondeadas en la base con el extremo distal agudo. Los oscículos vertebrales en vista dorsal son triangulares con la base hacia la parte proximal y alargados hacia la distal; presentan un surco central, lo que los hace parecer dos fragmentos divididos longitudinalmente (*Figura 23*).

Superficie ventral del disco.- La abertura de la boca es amplia. Los escudos orales son del mismo tamaño que los escudos adorales y de forma triangular, sus bordes laterales son ligeramente convexos y su base presenta una pequeña proyección hacia la parte distal que sobresale de los escudos adorales. Los escudos adorales son más largos que anchos, son triangulares y del mismo tamaño que los bordes laterales de los escudos orales, se encuentran estrechamente en contacto en los extremos proximales. Las placas orales son cortas con los extremos proximales redondeados. Los dientes son pequeños, delgados, con forma de espina y poco numerosos. Las áreas interradales del disco se

encuentran cubiertas por pequeñas escamas sobrelapadas de forma y tamaño irregular. No se distinguen hendiduras de la bursa. Los primeros cinco segmentos de los brazos se encuentran incorporados en el disco (*Figuras 24 y 25*).

Superficie ventral de los brazos.- Las placas ventrales de los brazos varían de formas pentagonales a triángulos truncados, su base está dirigida hacia la parte distal del brazo, sus bordes laterales son cóncavos y su ángulo proximal poco pronunciado, aunque en algunos casos este ángulo presenta forma de ápice redondeado; son más anchas que largas en los primeros segmentos y no se encuentran en contacto entre sí; estas placas se tornan más largas en la parte distal del brazo y su ángulo proximal es más agudo. Las placas laterales proximales son largas y arqueadas con el lado externo convexo y el lado interno cóncavo. Las placas laterales distales son rectangulares con los ápices redondeados. Los poros tentaculares están cubiertos por una a cuatro escamas tentaculares pequeñas y redondeadas, éstos se encuentran entre los bordes externos de las placas ventrales y los bordes internos de las placas laterales. Los oscículos vertebrales son alargados y están divididos longitudinalmente en dos fragmentos por un canal central, las placas laterales se encuentran a los costados de los mismos. Tres a cinco espinas erectas por cada placa lateral de tamaño y forma distinta, tres de ellas son más largas y de tamaño variable, espiniformes con el extremo agudo y la base ancha, mientras que las dos restantes son cortas, más anchas en la base y el extremo es ligeramente agudo (*Figuras 25 y 26*).

Discusión.- En estos ejemplares de edad albiana de la Cantera Tlayúa es posible observar algunas de las características que definen al género *Ophiura*, otros caracteres diagnósticos no se refieren debido a que, por su modo de conservación, no fue posible distinguirlas. Las características que nos permiten incluir a estos ejemplares dentro de este género son las siguientes: 1) El disco está cubierto por una gran cantidad de escamas pequeñas (Mortensen, 1977); 2) las placas laterales de los brazos arqueadas hacia el extremo del brazo (Rasmussen, 1950); 3) presencia de tres a siete espinas por cada placa lateral (Matsumoto, 1917); 4) las placas ventrales de los brazos son triangulares a pentagonales con un ángulo proximal y usualmente están separadas (Mortensen, 1977); 5) los poros tentaculares están asociados a cada unión de las placas ventrales y laterales (lo que da la apariencia de un brazo segmentado) (Blake y Aronson, 1998) y, 6) presencia de escudos accesorios y peines de papilas, los cuales se

encuentran en los extremos distales de los escudos radiales, característica diagnóstica más importantes de este género (Matsumoto, 1917).

Los ofiuroides fósiles de la Cantera Tlayúa fueron comparados con una gran cantidad de ejemplares recientes de diversas especies del género *Ophiura*, esto permitió que fueran identificadas aquellas especies con mayor afinidad a dichos ejemplares fósiles; sin embargo, es importante señalar que existen atributos que no permiten asignarlos a ninguna de las especies recientes. Las principales diferencias de las especies recientes del género *Ophiura* con *Ophiura* especie a se resumen en la siguiente tabla:

Tabla 1. Principales diferencias entre *Ophiura* especie a y las especies recientes del género *Ophiura* con mayor afinidad.

Especies recientes del género <i>Ophiura</i>	Principales diferencias con <i>Ophiura</i> especie a
<i>O. hadra</i> Clark, 1911	Escamas del disco muy grandes en ambas superficies, placas dorsales de los brazos anchas, abertura de la boca cerrada, escudos orales largos y piriformes, espinas rudimentarias. En <i>Ophiura</i> especie a las escamas del disco son pequeñas en ambas superficies, las placas dorsales de los brazos son romboidales a triangulares, la abertura de la boca es amplia, los escudos orales son triangulares con una pequeña proyección en la base, y las espinas de los brazos son conspicuas.
<i>O. lutkeni</i> Lyman, 1860	Disco pentagonal, placa centrodorsal y primarias sobresalientes, placas dorsales de los brazos cuadrangulares, placas ventrales de los brazos muy anchas, escamas del disco en la superficie ventral grandes, abertura de la boca cerrada, peines de papilas cuadradas. En <i>Ophiura</i> especie a el disco es redondo a subpentagonal y las escamas en su superficie dorsal no forman una roseta central, las placas dorsales de los brazos son romboidales a triangulares, las placas ventrales de los brazos son pentagonales a triangulares, las escamas del disco en la superficie ventral son pequeñas, la abertura de la boca es amplia, y los peines de papilas son delgados, cortos y espiniformes.
<i>O. flagellata</i> Lyman, 1878	Placas dorsales y ventrales de los brazos triangulares, escudos adorales anchos, segundo par de poros tentaculares dentro de la abertura de la boca, la cual es cerrada. En <i>Ophiura</i> especie a las placas dorsales y ventrales de los brazos, además de ser triangulares son romboidales y pentagonales respectivamente, los escudos adorales son triangulares y la abertura de la boca es amplia.
<i>O. maculata</i> Ludwig, 1886	Escamas del disco en superficie dorsal grandes, placas laterales del brazo en superficie dorsal largas y delgadas, placas laterales del brazo en superficie ventral muy anchas y largas, abertura de la boca cerrada y papilas numerosas. En <i>Ophiura</i> especie a las escamas del disco en la superficie dorsal son pequeñas, las placas laterales de los brazos en la superficie dorsal son romboidales a rectangulares, las placas laterales de los brazos en la superficie ventral están arqueadas, la abertura de la boca es amplia y las papilas son

	poco numerosas.
<i>O. robusta</i> Ayres, 1851	Escamas del disco muy grandes en ambas superficies, placas laterales del brazo en superficie dorsal largas y delgadas, placas laterales del brazo en superficie ventral muy anchas y largas, abertura de la boca cerrada y papilas numerosas. En <i>Ophiura especie a</i> las escamas del disco son pequeñas en ambas superficies, las placas laterales de los brazos en la superficie dorsal son romboidales a rectangulares, las placas laterales de los brazos en la superficie ventral están arqueadas, la abertura de la boca es amplia y las papilas son poco numerosas.
<i>O. texturata</i> Lamarck, 1816	Escamas del disco muy grandes en ambas superficies, escudo oral muy largo. En <i>Ophiura especie a</i> las escamas del disco son pequeñas en ambas superficies y los escudos orales son triangulares con una pequeña proyección en la base.
<i>O. sarsii</i> Lutken, 1854	Escamas del disco muy grandes en ambas superficies, placas ventrales de los brazos triangulares, placas laterales en superficie ventral anchas y largas, escudo oral muy largo. En <i>Ophiura especie a</i> las escamas del disco son pequeñas en ambas superficies, las placas ventrales de los brazos además de ser triangulares son pentagonales, las placas laterales de los brazos en la superficie ventral están arqueadas, los escudos orales son del mismo tamaño que los escudos adorales.
<i>O. albida</i> Forbes, 1839	Escamas del disco muy grandes en ambas superficies, escudos adorales anchos, escudos orales largos, papilas numerosas, espinas de los brazos totalmente comprimidas. En <i>Ophiura especie a</i> las escamas del disco son pequeñas en ambas superficies, los escudos adorales son más largos que anchos y del mismo tamaño que los bordes laterales de los escudos orales, las papilas son poco numerosas, y las espinas de los brazos están erectas.
<i>O. loveni</i> Lyman, 1878	Placas dorsales de los brazos cuadrangulares, espinas de los brazos extremadamente cortas. En <i>Ophiura especie a</i> las placas dorsales de los brazos son romboidales a triangulares, y las espinas de los brazos son moderadamente largas.

Dado lo anterior, no es posible asignar los ofiuroides fósiles de la Cantera Tlayúa a ninguna especie reciente del género *Ophiura*, y en este trabajo se les asigna como parte de una especie nueva *Ophiura especie a*, cuya descripción formal será publicada posteriormente.

Es importante señalar que dentro del registro fósil existe una sola especie del género *Ophiura* que muestra una peculiar afinidad temporal y morfológica con *Ophiura especie a*, esta especie originalmente fue descrita por Alexander (1931) como *Ophioglypha graysonensis* y más tarde reconocida por Berry (1941) como *Ophiura graysonensis*, la cual es conocida por dos ejemplares casi completos procedentes de la Marga Grayson, Formación Grayson del Albiano tardío-Cenomaniano temprano de Texas, y por otros dos ejemplares casi completos, fragmentos de brazos y placas aisladas procedentes de la unidad Austin Chalk del Campaniano de Texas (Clark, 1959). Ambas especies, *O.*

graysonensis y *O.* especie a difieren entre sí porque en la primera las escamas de la superficie dorsal del disco son de mayor tamaño y tienen un arreglo definido a partir de la roseta central, además de que no existen peines de papilas en los escudos accesorios (Berry, 1941), mientras que en *O.* especie a las escamas del disco en la superficie dorsal son pequeñas y no presentan un arreglo definido, además los escudos accesorios presentan peines de papilas. El diámetro del disco representa otro punto importante de comparación, ya que en *O. graysonensis* éste varía entre 3 y 10 mm, y en *O.* especie a va de 3 a 5 mm.

Distribución estratigráfica y geográfica del género.- ? Jurásico, Cretácico-Reciente; cosmopolita (Spencer y Wright, 1966).

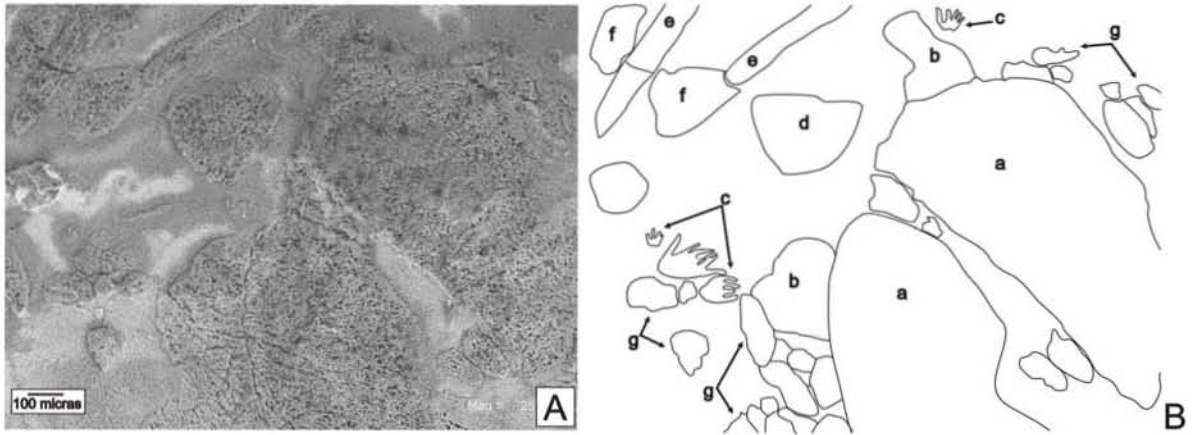


Figura 21. **Ophiura especie a.** **A,** Fotografía en MEB 250x de la superficie dorsal del disco del paratipo CT 5137, procedente de la Cantera Tlayúa, Puebla. **B,** esquema del mismo ejemplar. **a,** escudos radiales; **b,** escudos accesorios; **c,** peines de papilas; **d;** placas dorsales de los brazos; **e,** espinas de los brazos; **f,** placas laterales de los brazos; **g,** escamas del disco.

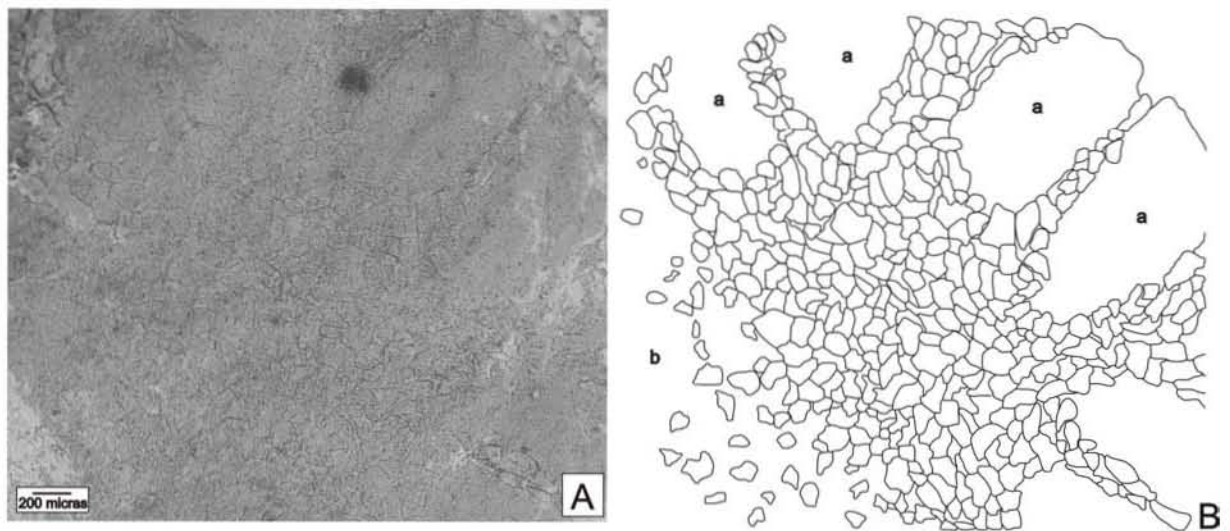


Figura 22. **Ophiura especie a.** **A,** Fotografía en MEB 100x de la superficie dorsal del disco del holotipo CT 3732, procedente de la localidad Cantera Tlayúa, Puebla. **B,** esquema del mismo ejemplar. **a,** escudos radiales; **b,** escamas del disco.

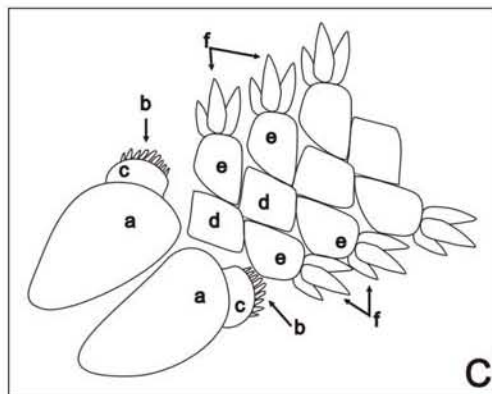
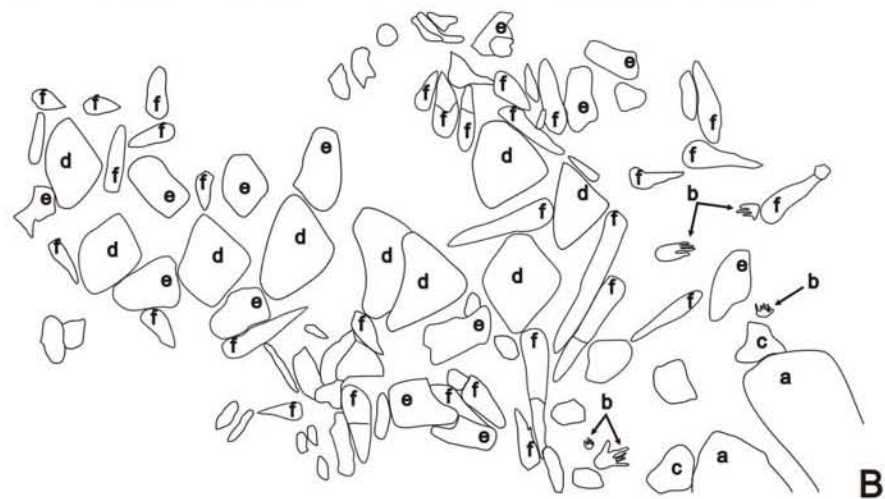
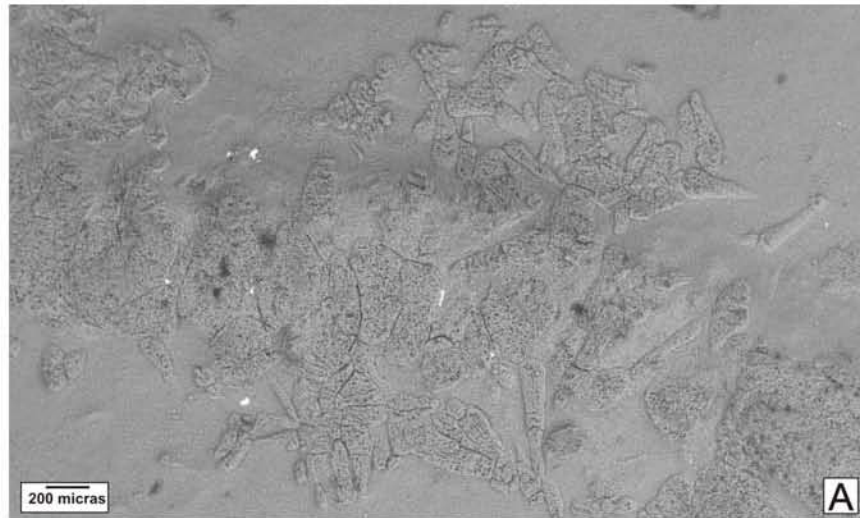


Figura 23. *Ophiura* especie a. **A**, Fotografía en MEB 100x de la superficie dorsal de un segmento del brazo en la parte proximal, del paratipo CT 5137, procedente de la localidad Cantera Tlayúa, Puebla. **B**, Esquema del mismo ejemplar. **C**, Reconstrucción de los primeros segmentos de uno de los brazos en la superficie dorsal. **a**, escudos radiales; **b**, peine de papilas; **c**, escudos accesorios; **d**, placas dorsales de los brazos; **e**, placas laterales de los brazos; **f**, espinas de los brazos.

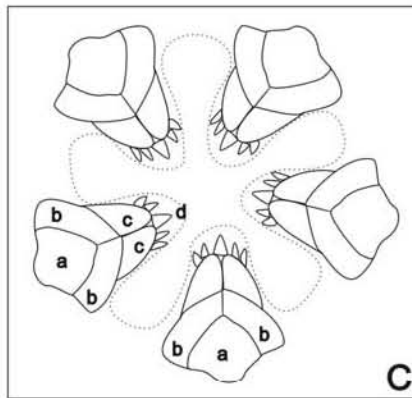
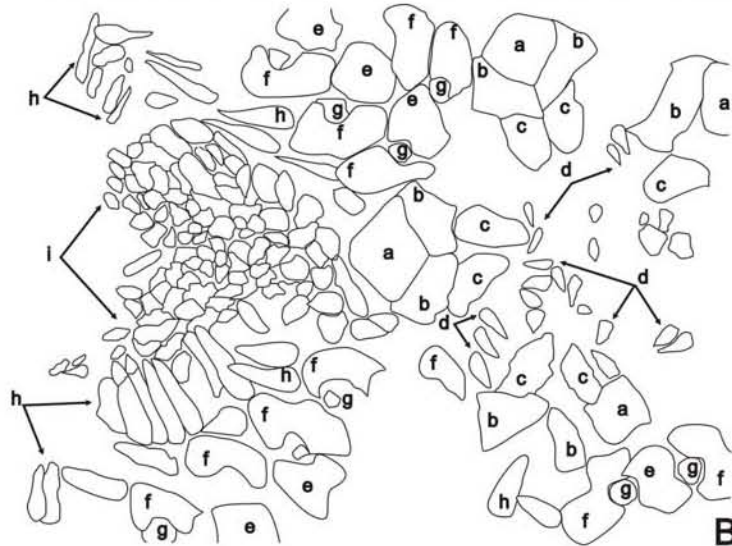
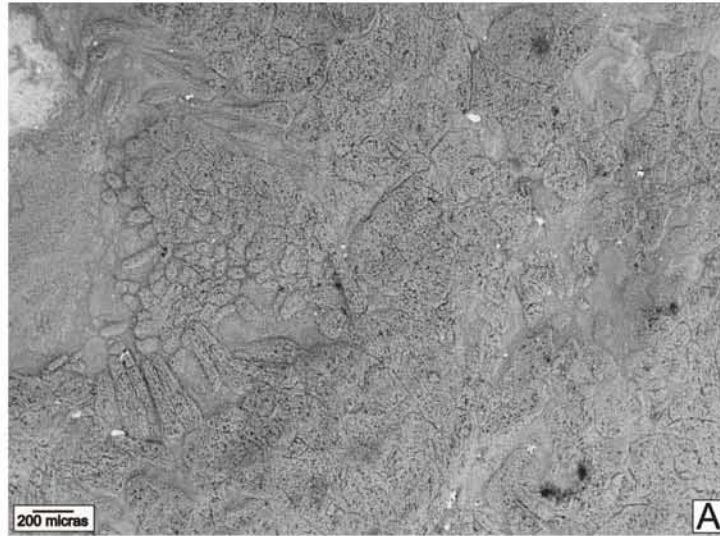


Figura 24. **Ophiura especie a.** **A,** Fotografía en MEB 104x de la superficie ventral del paratipo FCMP 03/443, procedente de la localidad Cantera Tlayúa, Puebla. **B,** Esquema del mismo ejemplar. **C,** Reconstrucción de los elementos esqueléticos que integran la mandíbula. **a,** escudos orales; **b,** escudos adorales; **c,** placas orales; **d,** dientes; **e,** placas ventrales de los brazos; **f,** placas laterales de los brazos; **g,** escamas tentaculares; **h,** espinas de los brazos; **i,** escamas del área interrredial del disco.

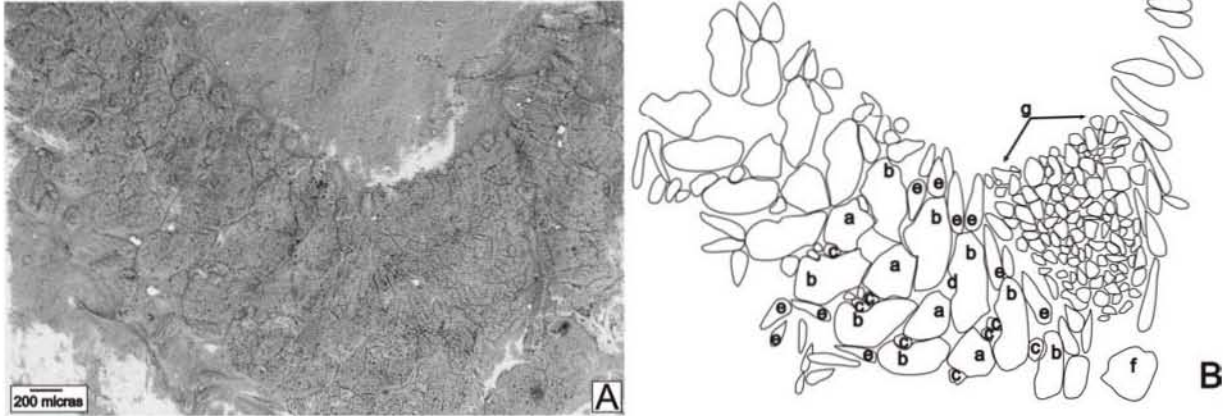


Figura 25. *Ophiura* especie a. **A**, Fotografía en MEB 106x de la superficie ventral del área interrarial del disco y de uno de los brazos del paratipo FCMP 03/443, procedente de la localidad Cantera Tlayúa, Puebla. **B**, Esquema del mismo ejemplar. **a**, placas ventrales de los brazos; **b**, placas laterales de los brazos; **c**, escamas tentaculares; **d**, poros tentaculares; **e**, espinas de los brazos; **f**, escudo oral; **g**, escamas del área interrarial del disco.

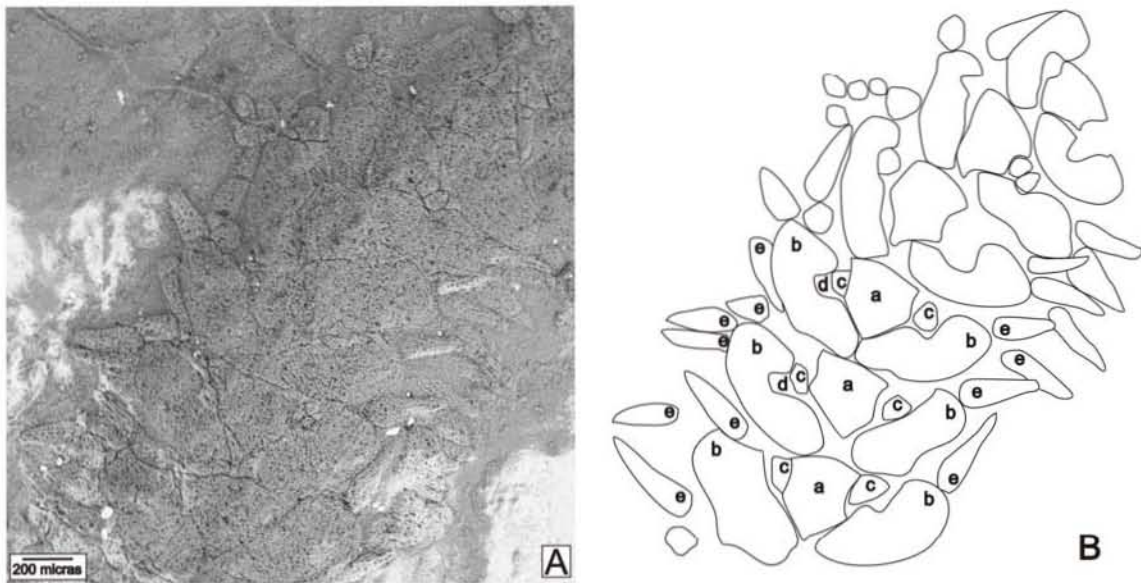


Figura 26. *Ophiura* especie a. **A**, Fotografía en MEB 106x de la superficie ventral de uno de los brazos del paratipo FCMP 03/443, procedente de la localidad Cantera Tlayúa, Puebla. **B**, Esquema del mismo ejemplar. **a**, placas ventrales de los brazos; **b**, placas laterales de los brazos; **c**, escamas tentaculares; **d**, poros tentaculares; **e**, espinas de los brazos.

Género ***Stegophiura*** Matsumoto, 1915

Especie tipo.- *Stegophiura (Ophiura) nodosa* Lutken, 1856, por designación original.

Stegophiura cf. S. nodosa Lutken, 1856

Figuras 27-29, 46.

Sinonimia.- *Ophiura nodosa* Lutken, 1856; *Ophioglypha nodosa* Lyman, 1865.

Especímenes referidos.- Tres ejemplares procedentes de la localidad San Juan de la Costa, Formación El Cien en el Estado de Baja California Sur, depositados en la Colección del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, con número de entrada FCMP 04/179. Los tres ejemplares se encuentran fosilizados en una misma laja con la superficie ventral expuesta; los discos están completos, así como algunos de los extremos de los brazos.

Ocurrencia.- Localidad San Juan de la Costa, Baja California Sur, México; Formación El Cien, Oligoceno tardío.

Medidas.- Las medidas representan los valores máximos y mínimos observados en los tres ejemplares referidos: el diámetro del disco varía entre 7 y 9 mm, la longitud del brazo más completo (ejemplar no. 2 de la *Figura 46*) es de 25 mm, y el ancho de los brazos en la base del disco varía entre 2 y 3 mm.

Diagnosis.- Márgenes interradales del disco convexos. Áreas interradales de la superficie ventral del disco cubiertas casi en su totalidad por largos escudos orales entre ovalados y piriformes. Hendiduras de la bursa largas. Brazos cortos más anchos en la base y muy angostos en los extremos distales. Placas ventrales de los brazos pequeñas y cuadrangulares. Placas laterales de los brazos curvados hacia el margen externo del brazo. Espinas cortas, cónicas, numerosas y pegadas al contorno del brazo.

Descripción:

Superficie ventral del disco.- El disco es circular, con los márgenes interradales convexos. Las áreas interradales del disco están cubiertas casi en su totalidad por los escudos

orales, los cuales son largos y muestran una forma que es entre oval y piriforme, con un ángulo proximal y un lado distal convexo. Los escudos adorales no están bien conservados, pero son alargados y abarcan hasta el ángulo proximal de los escudos orales. Las placas orales son largas y están curvadas en forma de media luna para dar lugar a una amplia abertura de la boca. Al parecer no hay papilas orales. Las hendiduras de la bursa son largas y se extienden desde la placa oral hasta el borde del disco. Los tres primeros segmentos de cada brazo están incluidos en el disco (*Figura 27*).

Superficie ventral de los brazos.- Los brazos son cortos y corpulentos, más anchos en la base y se van haciendo más angostos hacia los extremos muy rápidamente. Aunque las placas ventrales de los brazos no están bien definidas, es posible reconocer que son más anchas que largas en los primeros segmentos, y poco a poco estas proporciones cambian hasta que se vuelven más largas que anchas, pero en general son pequeñas, cuadrangulares y se encuentran en contacto. Las placas laterales de los brazos son cortas, robustas y fuertemente curvadas hacia el lado externo del brazo, no se encuentran en contacto. Las espinas de los brazos son muy pequeñas, cónicas, numerosas y se encuentran comprimidas hacia al lado externo de los brazos (*Figuras 28 y 29*).

Discusión.- La totalidad de los rasgos de la superficie ventral del disco que definen al género *Stegophiura*, están presentes en los ejemplares fósiles de San Juan de la Costa arriba descritos tales como: 1) la presencia de escudos orales largos de forma oval y piriforme, 2) brazos cortos notablemente más anchos en la base que en los extremos, 3) placas ventrales de los brazos cuadrangulares y en contacto, y 4) la presencia de placas laterales de los brazos altas con un gran número de espinas cortas y espiniformes (Matsumoto, 1915 y 1917); debido a esto es posible considerar que los ejemplares arriba descritos pertenecen a este género.

Existen dos especies fósiles perteneciente a éste género, *Stegophiura ? hagenowi* Rasmussen, 1950 y *Stegophiura ? trispinosa* Jagt, 2000, la primera de ellas representada por fragmentos de brazos y placas disgregadas recolectados en sedimentos del Senoniano superior de Inglaterra, Alemania y Dinamarca (Rasmussen, 1950); puede diferenciarse de *Stegophiura* cf. *S. nodosa* porque las placas laterales de sus brazos son menos curvadas y sus placas ventrales son comparativamente de mayor tamaño (Helm et al., 1999). De *Stegophiura ? trispinosa* únicamente se tienen placas laterales y escudos

radiales recolectados en sedimentos del Campaniano superior de Inglaterra (Jagt, 2000); aunque en esta especie las placas laterales están fuertemente curvadas como en *S. cf. nodosa*, este rasgo no es suficiente para incluir a los ejemplares fósiles de San Juan de la Costa dentro de esta especie, cuya designación genérica aún está en duda.

Entre las nueve especies recientes que conforman al género *Stegophiura*, los ofiuroides fósiles de San Juan de la Costa aquí descritos muestran la disposición, el tamaño, la forma y el número de placas que permiten definir a *Stegophiura nodosa*. Solamente existe un rasgo en la superficie ventral que en primera instancia no es totalmente parecido entre los fósiles y la especie reciente, éste se refiere a la amplitud de la abertura de la boca, ya que en los primeros es muy amplia mientras que en los segundos es estrecha; esta diferencia podría deberse a que en los ejemplares fósiles los escudos adorales están desplazados y deformados, por lo que es posible observar la forma curvada y la longitud de las placas orales, provocando una apariencia amplia a la abertura de la boca. Es importante tomar en cuenta que la ausencia de la superficie dorsal en los ejemplares fósiles y algunos otros caracteres como la coloración del disco y/o brazos, o la forma de las espículas de la pared estomacal, los cuales son rasgos empleados para el reconocimiento taxonómico a nivel específico, imposibilita cualquier análisis adicional que corrobore o rechace la asignación taxonómica dada a los mismos, debido a esto, y considerando que la duración promedio para los géneros y especies de equinodermos es relativamente corta [6.5 Ma a nivel genérico (Paul, 1988) y 6 Ma a nivel específico (MacFadden, 1992)], los rasgos presentes en la superficie ventral de los ofiuroides de San Juan de la Costa, son considerados únicamente para referirlos a la especie reciente *Stegophiura nodosa* como *Stegophiura cf. S. nodosa*.

Distribución estratigráfica y geográfica de la especie.- Especie reciente (Spencer y Wright, 1966) confinada a zonas polares tales como el Mar de Bering, Mar de Okhotsk, Mar de Chukchi, Mar Pechora, así como Mar de Japón y Golfo de Tailandia.

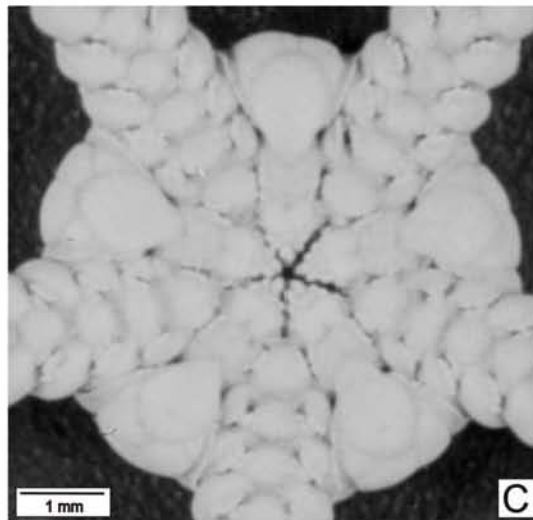
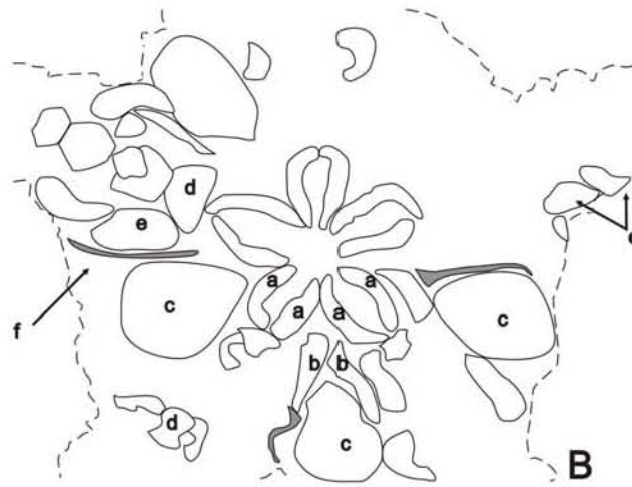
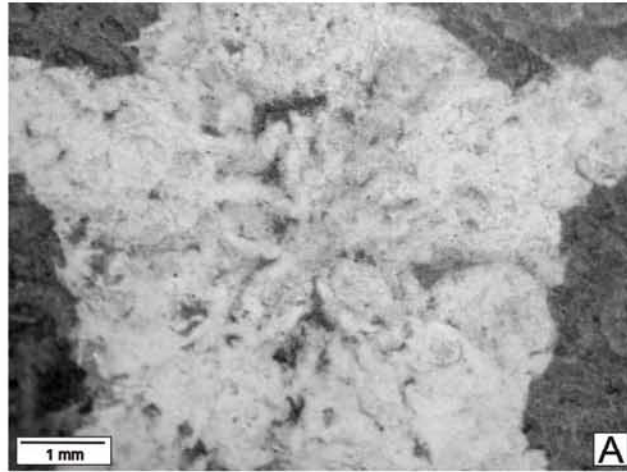


Figura 27. *Stegophiura* cf. *S. nodosa*. **A**, Superficie ventral del disco de uno de los ejemplares FCMP 04/179, procedentes de la localidad San Juan de la Costa, BCS. **B**, Esquema del mismo ejemplar; **a**, placas orales; **b**, escudos adorales; **c**, escudos orales; **d**, placas ventrales de los brazos; **e**, placas laterales de los brazos; **f**, hendiduras de la bursa. **C**, Ejemplar reciente de la especie *Stegophiura nodosa*.

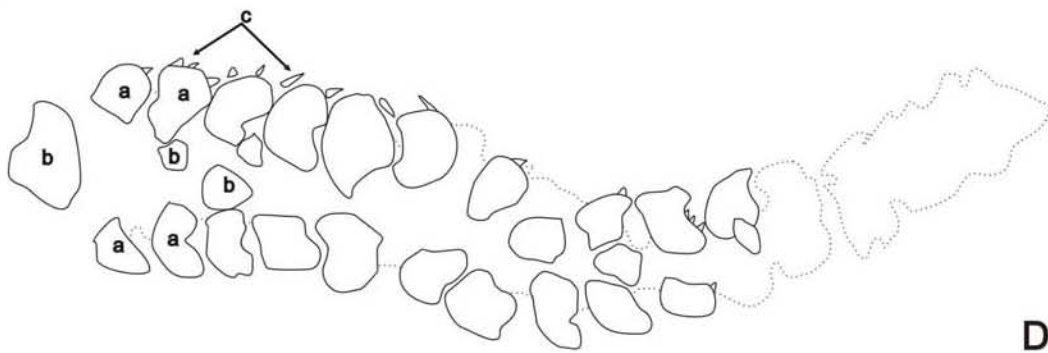
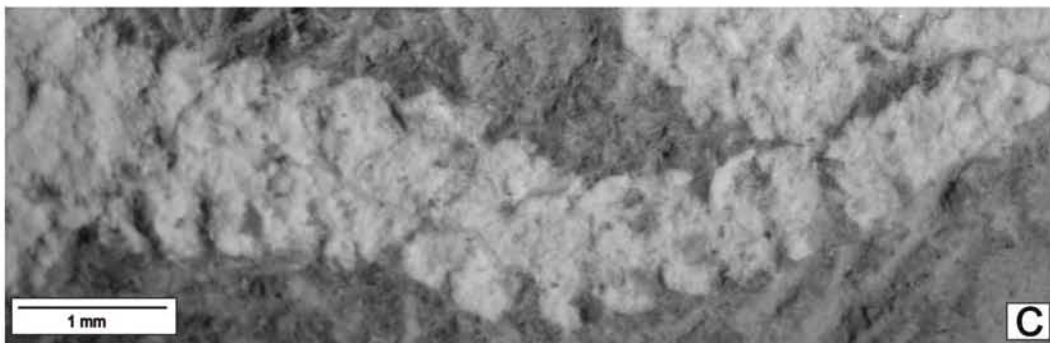
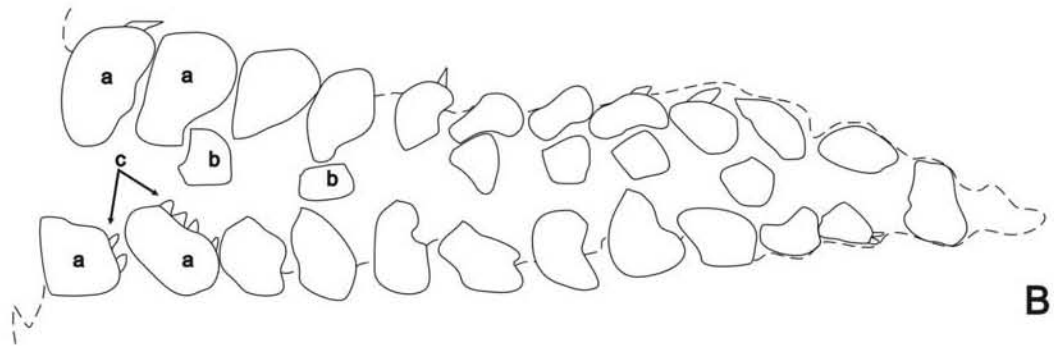
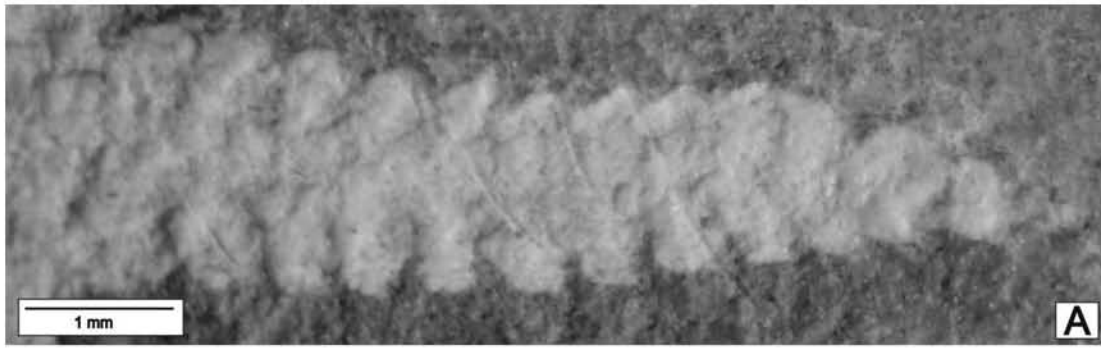


Figura 28. *Stegophiura* cf. *S. nodosa*. A y C, Superficies ventrales de dos diferentes brazos de los ejemplares FCMP 04/179, procedentes de la localidad San Juan de la Costa, BCS. B y D, Esquemas correspondientes a los mismos brazos. a, placas laterales de los brazos; b, placas ventrales de los brazos; c, espinas de los brazos.

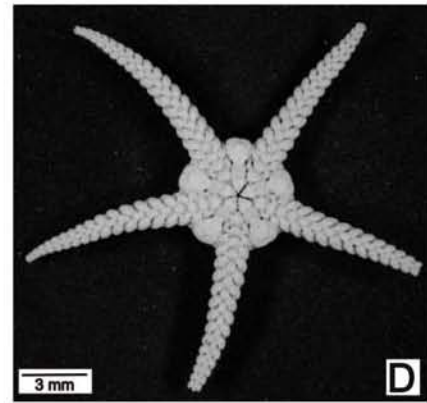
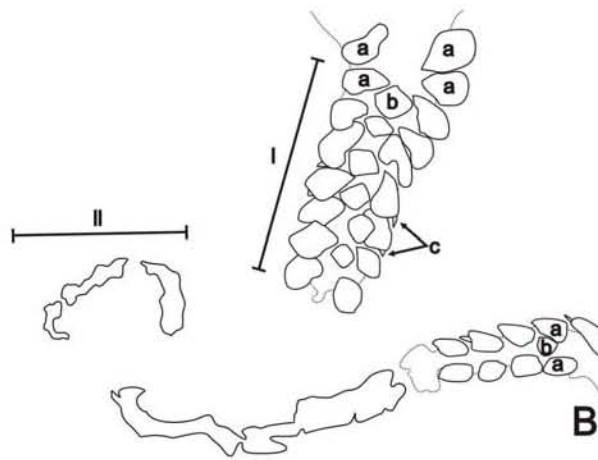
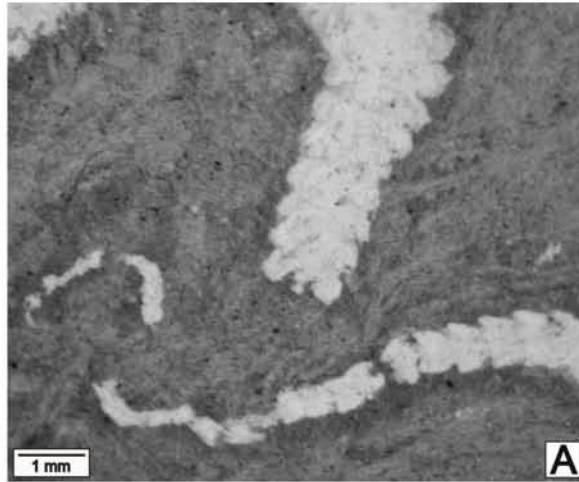


Figura 29. *Stegophiura* cf. *S. nodosa*. **A**, Parte distal de uno de los brazos de los ejemplares FCMP 04/179, procedente de la localidad San Juan de la Costa, BCS. **B**, Esquema del mismo ejemplar. **a**, placas laterales de los brazos; **b**, placas ventrales de los brazos; **c**, espinas de los brazos. **I**, Segmentos proximales del brazo; **II**, segmentos distales del brazo. **C**, Ejemplares 04/179 MPFC. **D**, Ejemplar reciente de la especie *Stegophiura nodosa*.

Subfamilia **Ophioleucinae** Matsumoto, 1915

Género **B**

Especie tipo.- Género B especie c

Diagnosis.- Como en la especie tipo

Género **B** especie **c**

Figuras 30-32, 47.

Holotipo.- IHNCH 2166, ejemplar completo, bien conservado y con la superficie ventral expuesta, las partes distales de sus brazos se encuentran por debajo de la roca que lo contiene, recolectado en la localidad El Jobo y depositado en la colección paleontológica del Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas.

Ocurrencia.- Localidad El Jobo, Chiapas, México; Formación San Juan, Eoceno medio.

Medidas.- El diámetro del disco es de 6.5 mm, la longitud del brazo más completo sobre la superficie de la roca es de 12 mm, longitud del brazo más completo incluyendo la parte observada a través de tomografías computarizadas es de 42 mm, y el ancho de los brazos en la base del disco es de 2 mm.

Diagnosis.- Disco pentagonal con los márgenes de las áreas interradales cóncavos. Hendiduras de la bursa largas abarcando desde los escudos orales hasta el límite del disco. Abertura de la boca amplia. Extremos proximales de los escudos adorales en contacto, los distales cercanos al radio del brazo, los cuales evitan el contacto entre los escudos orales y las placas laterales. Placas laterales más anchas que largas y abarcan casi toda la superficie del brazo, teniendo contacto horizontal y verticalmente. Placas ventrales de los brazos romboidales, más anchas que largas, pequeñas; no están en contacto. Dos espinas de los brazos, la mayor mide la mitad del lado externo de la placa lateral.

Descripción:

Superficie ventral del disco.- El disco es pentagonal con los márgenes de las áreas interradales cóncavos, en donde está presente una serie de escamas alargadas en los bordes del disco, las cuales son paralelas a las placas genitales. Las placas genitales son largas y anchas, cóncavas hacia el brazo y abarcan los dos primeros segmentos de cada brazo; las hendiduras de la bursa van desde los escudos orales hasta el límite del disco. Los escudos adorales son gruesos y largos, su forma les da el aspecto curvado de media luna. La abertura de la boca es amplia y de forma petaloide. Los extremos proximales de los escudos adorales son delgados y están en contacto en el área interradales, mientras que los distales son más anchos y están muy cercanos uno del otro en el radio del brazo, evitando que los escudos orales estén en contacto con el primer par de placas laterales de los brazos. Las papilas son triangulares, poco numerosas y su tamaño es pequeño o medio. No se distingue la presencia de placas ni de escudos orales; sin embargo, en el fósil quedó marcado el espacio que ocupaban éstos últimos, y por ello pueden definirse como de tamaño regular, de forma triangular y con una proyección hacia el extremo distal que sobresale de las placas orales. Los dos primeros segmentos de los brazos están incluidos en el disco (*Figura 30*).

Superficie ventral de los brazos.- Los brazos son largos con los extremos distales agudos, están insertados ventralmente al disco y muestran gran flexibilidad en el plano horizontal. La primera placa ventral de cada brazo se encuentra entre los dos primeros pares de placas laterales. Las placas ventrales son romboidales, más anchas que largas, pequeñas y no están en contacto. Las primeras placas laterales de los brazos se encuentran junto a los extremos distales de las placas orales. Las placas laterales son más anchas que largas y abarcan casi toda la superficie del brazo, se encuentran en contacto horizontal y vertical; los lados distal, proximal y externo de cada placa lateral presentan ligeras cavidades, mientras que el lado interno es recto. Hay dos espinas en los extremos distales de cada placa lateral, las cuales son cónicas con el extremo redondeado y se encuentran comprimidas hacia el cuerpo del brazo; la espina más larga es la más externa y llega hasta la mitad de la placa lateral inmediata (*Figuras 31 y 32*).

Discusión: Este ejemplar fósil se reconoce como miembro de la subfamilia Ophioleucinae por presentar la mayoría de las características diagnósticas del taxón, tales como la

presencia de brazos largos y delgados (Madsen, 1983) insertados ventralmente al disco (Matsumoto, 1917), con espinas poco numerosas en cada placa lateral y comprimidas hacia el cuerpo del brazo, abertura de la boca amplia, escudos adorales largos con el extremo distal abarcando una tercera parte o más del espacio entre el escudo oral y la primera placa lateral de los brazos, el extremo proximal de los escudos adorales difícilmente distinguible de las placas orales, presencia de papilas orales gruesas y de hendiduras de la bursa moderadamente largas (Madsen, 1983).

Al llevar a cabo una revisión bibliográfica y de organismos actuales pertenecientes a los cinco diferentes géneros que según Madsen (1983) conforman esta subfamilia (*Ophioleuce* Koehler, 1904; *Ophiopyren* Lyman, 1878; *Ophiopallas* Koehler, 1904; *Ophiostriatulus* Madsen, 1983; y *Ophiernus* Lyman, 1878), fue posible señalar que el ejemplar arriba descrito no pertenece a ninguno de ellos.

Es importante señalar que el fósil aquí descrito como Género B especie c (representante de un género y especie nueva) comparte algunas características con los géneros *Ophioleuce* Koehler, 1904 [ambos géneros presentan placas laterales en contacto ocupando la mayor parte de la superficie ventral del brazo (en el caso de la mayoría de las especies del género *Ophioleuce* las placas laterales están en contacto a partir del quinto segmento del brazo, mientras en el Género B especie c se encuentran en contacto desde el primer segmento del brazo), y la presencia de dos espinas moderadamente cortas por cada placa lateral comprimidas hacia el cuerpo del brazo] y *Ophiernus* Lyman, 1878 [en ambos géneros los brazos son muy flexibles y se encuentran ligeramente deprimidos, son anchos en su parte proximal y agudos en la distal y su longitud es entre 7 y 9 veces el diámetro del disco, generalmente presentan dos espinas por cada placa lateral, los extremos proximales de los escudos adorales se encuentran en contacto interr radialmente, mientras que los extremos distales ampliamente separan a los escudos orales de las placas laterales de los brazos, las hendiduras de la bursa son largas, la abertura de la boca es amplia, la posición y tamaño de las placas orales son similares, así como los márgenes del disco (Madsen, 1977)]. No obstante las similitudes entre el Género B y *Ophiernus* ya señaladas no permiten incluir al fósil ya descrito dentro de este género, ya que en ninguna de las especies pertenecientes a *Ophiernus* las placas laterales de los brazos se encuentran en contacto en ningún segmento a lo largo del brazo, y no ocupan la mayor parte de la superficie ventral del brazo (como ocurre en la

especie fósil aquí descrita), más bien en todas las especies del género *Ophiernus* las placas ventrales de los brazos siempre son continuas.

Antes de que Madsen (1983) llevara a cabo la revisión de la subfamilia Ophioleucinae, este mismo autor (Madsen, 1977) reconoció al género *Bathylepta* Belyaev & Litvinova, 1972, como parte de esta subfamilia, y aunque este género está caracterizado por poseer placas laterales continuas desde el primer segmento de la superficie ventral del brazo, la forma de las placas laterales y ventrales del brazo, así como las escamas del disco, no coinciden con aquellas pertenecientes al Género B especie c.

Los géneros restantes de la subfamilia Ophioleucinae (*Ophiopyren* Lyman, 1878; *Ophiopallas* Koehler, 1904, y *Ophiostriatus* Madsen, 1983) comparten menor número de características con el ofiuroido Género B especie c que los anteriores. Por las razones antes mencionadas se propone la inclusión de un nuevo género a esta subfamilia, considerando la singularidad de los rasgos que definen al Género B especie c como una forma única, y aunque únicamente sea posible observar las características de la superficie ventral, estas son suficientes para colocarlo dentro de un género y especie nueva.

Distribución estratigráfica y geográfica de la subfamilia.- Según Spencer y Wright (1966) la subfamilia Ophioleucinae (familia Ophioleucidae) sólo tiene representantes recientes; sin embargo, existe el registro de *Sinosura* Hess, 1964 para el Jurásico Temprano (Smith et al., 1995) de Inglaterra (Lewis, 1993) y Francia (Kutscher y Villier, 2003) y para el Cretácico Tardío de Alemania y Dinamarca (Kutscher & Jagt, 2000), aunque éstos últimos consideran que el género pertenece a la subfamilia Ophiacanthinae *sensu* Paterson, 1985. Hendler (1991) asignó el género *Ophiopinna* dentro de la subfamilia Ophioleucinae (familia Ophioleucidae), lo cual enriquece el registro fósil de la subfamilia, incluyendo estos hallazgos de edad Jurásica Media y Tardía encontrados en Francia y Suiza.

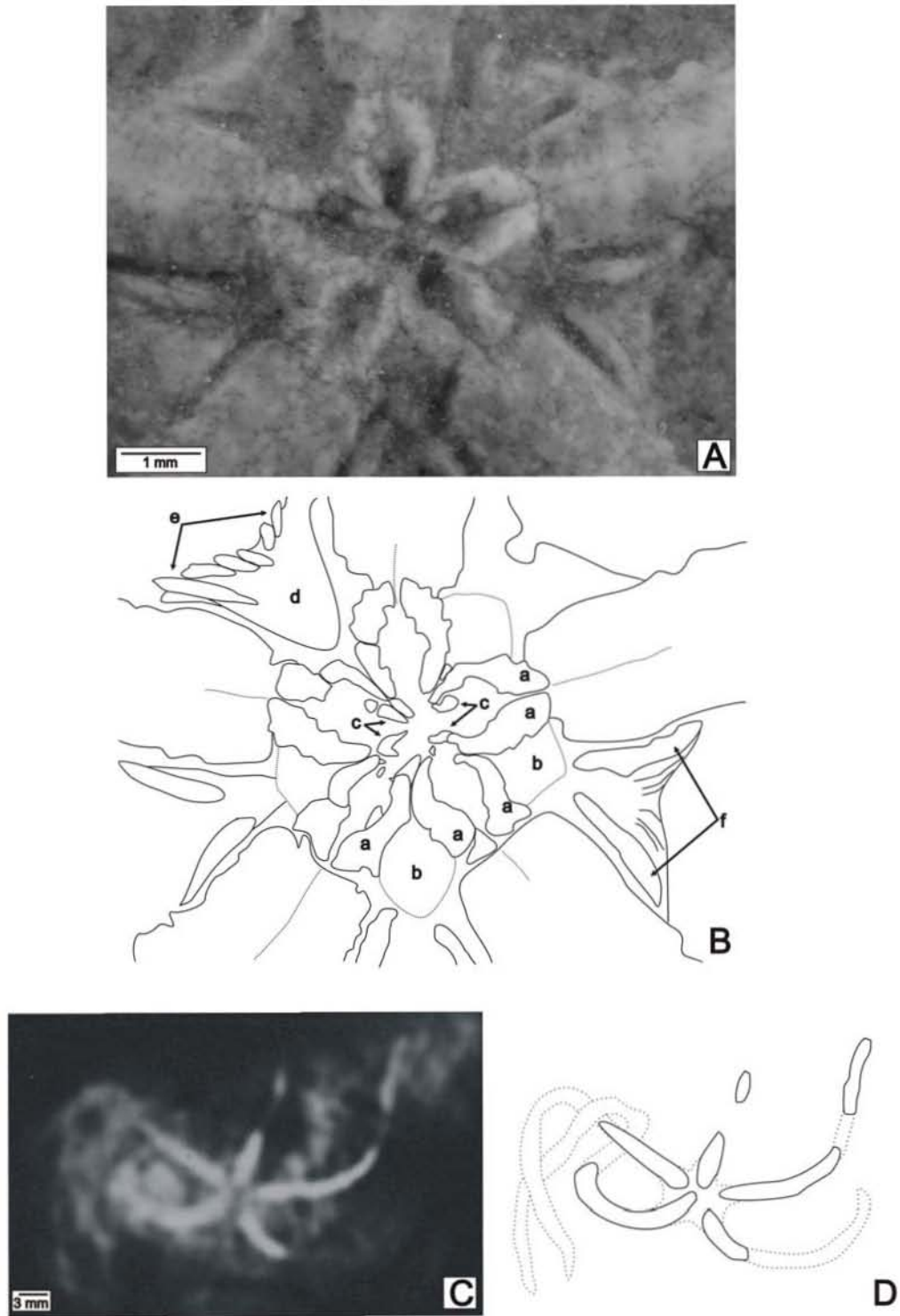


Figura 30. **Género B especie c.** **A,** Superficie ventral del disco del holotipo IHNCH 2166, procedente de la localidad El Jobo, Chiapas. **B,** Esquema del mismo ejemplar. **a,** escudos adorales; **b,** espacio que ocuparon los escudos orales; **c,** papilas; **d,** área interr radial del disco; **e,** escamas del margen del disco; **f,** placas genitales. **C,** Tomografía computarizada del holotipo IHNCH 2166. **D,** Esquema de tomografía computarizada

del mismo ejemplar y donde las líneas punteadas representan las partes de los brazos que se encuentran dentro del sedimento.

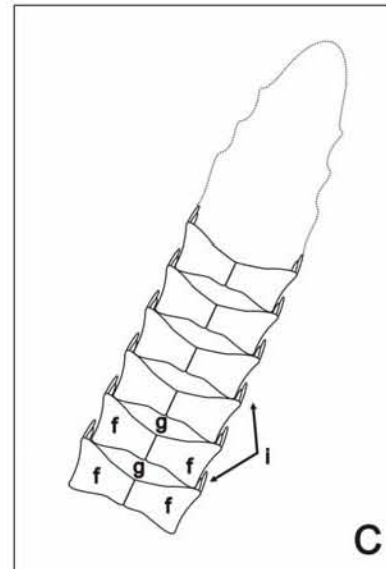
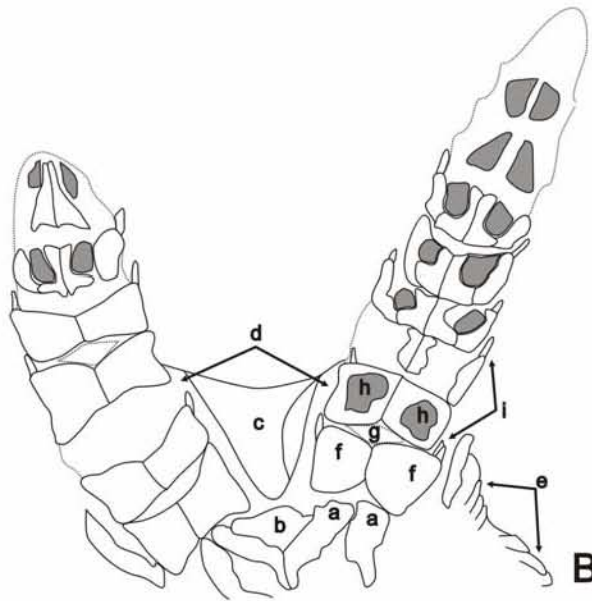
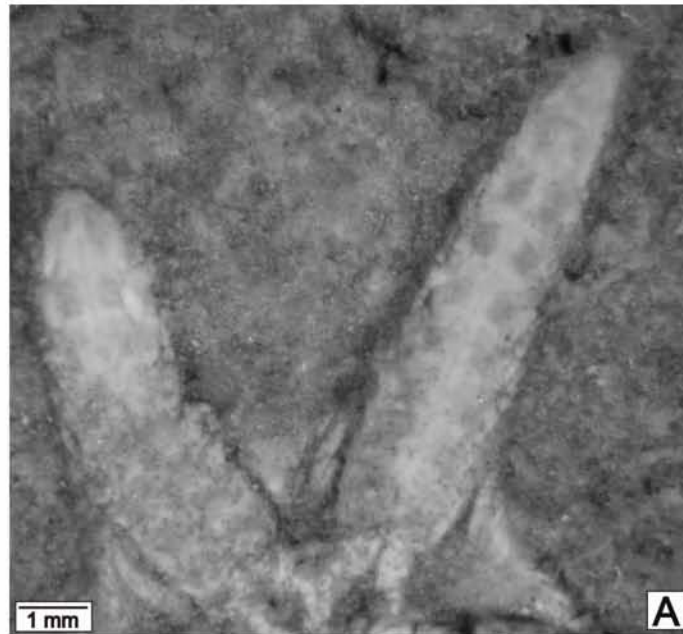


Figura 31. **Género B especie c.** **A**, Superficie ventral de dos de los brazos del holotipo IHNCH 2166, procedente de la localidad El Jobo, Chiapas. **B**, Esquema del mismo ejemplar. **C**, Reconstrucción de uno de los brazos .a, escudos adorales; b, espacio que ocuparon los escudos orales; c, área interrredial del disco; d, hendiduras de la bursa; e, escamas del margen del disco; f, placas laterales de los brazos; g, placas ventrales de los brazos; h, espacios de inserción muscular; i, espinas de los brazos.

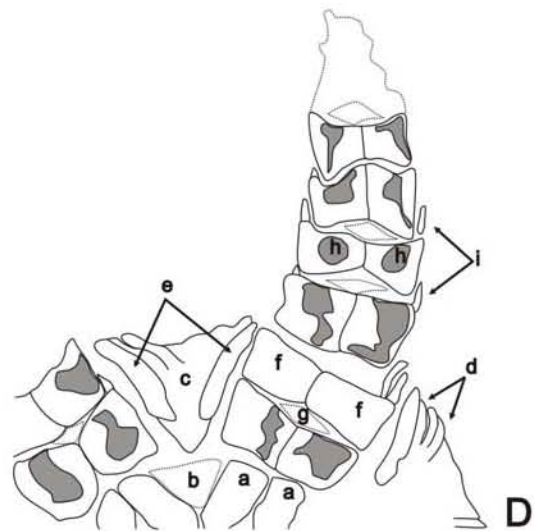
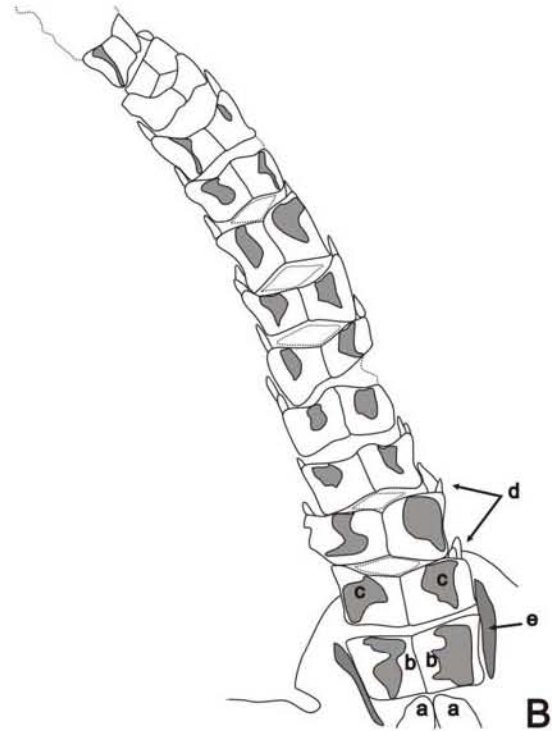
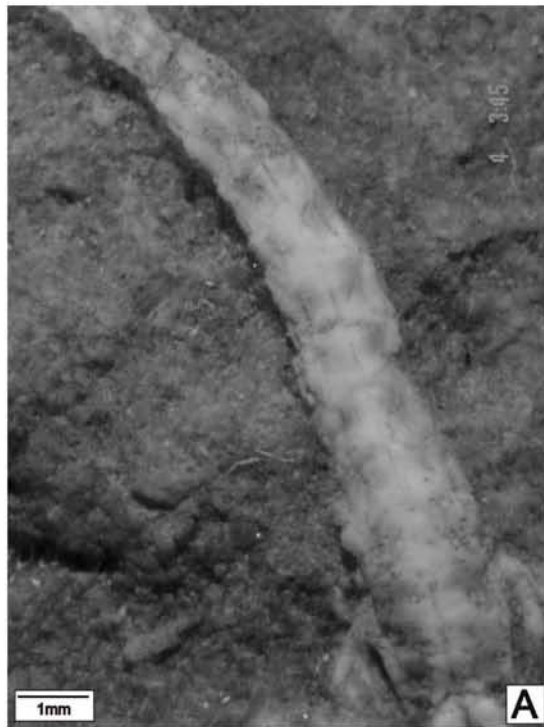


Figura 32. **Género B especie c.** **A**, Superficie ventral de uno de los brazos del holotipo IHNCH 2166, procedente de la localidad El Jobo, Chiapas. **B**, Esquema del mismo ejemplar; **a**, escudos adorales; **b**, placas laterales de los brazos; **c**, espacio de inserción muscular; **d**, espinas de los brazos; **e**, hendiduras de la bursa. **C**, Superficie ventral de uno de los brazos del holotipo IHNCH 2166. **D**, Esquema del mismo ejemplar; **a**, escudos adorales; **b**, espacio que ocuparon los escudos orales; **c**, área interradianal del disco; **d**, escamas del margen del disco; **e**, hendiduras de la bursa; **f**, placas laterales de los brazos; **g**, placas ventrales de los brazos; **h**, espacio de inserción muscular; **i**, espinas de los brazos.

Infraorden **Gnathophiurina** Matsumoto, 1915
Superfamilia **Gnathophiuridea** Matsumoto, 1915
Familia **Amphiuridae** Ljungman, 1867

Género **Amphiura** Forbes, 1843

Especie tipo.- *Amphiura chiajii* Forbes, 1843, por designación subsiguiente a la de Verrill (1899).

Sinonimia.- *Hemilepis* Ljungman, 1871.

Amphiura senonensis Valette, 1915

Figuras 33 y 34, 48.

Especímenes referidos.- Un ejemplar completo y bien conservado, con la superficie ventral expuesta, procedente de la localidad Altares y depositado en la Colección Paleontológica del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, con número de entrada FCMP 02/159.

Ocurrencia.- Localidad Altares, Chihuahua, México; Formación Aguja, Cretácico Tardío, Campaniano.

Medidas.- El diámetro del disco es de 6 mm, la longitud del brazo más largo es de 22 mm, el ancho de los brazos en la base del disco es de 1 mm y la longitud de las espinas es de 0.5 mm.

Diagnosis.- Brazos delgados y muy flexibles. Placas ventrales de los brazos de forma pentagonal con el lado más largo hacia el extremo distal. Placas laterales de los brazos más anchas en la base, extremos internos en contacto y colocadas oblicuamente con respecto a las placas ventrales de los brazos. Región distal de las placas laterales se proyecta hacia el exterior del cuerpo del brazo. Dos a tres espinas de los brazos moderadamente largas y delgadas. Abertura de la boca amplia, papilas orales pequeñas y

poco numerosas. Escudos orales triangulares con la base convexa. Hendiduras de la bursa largas.

Descripción:

Superficie ventral del disco.- El disco es circular y está cubierto en las áreas interradales por pequeños gránulos dispersos, los cuales son más abundantes en los bordes de las mismas. Las hendiduras de la bursa son amplias y su forma es tan alargada que se extiende desde los escudos orales hasta el extremo distal del disco. Los escudos orales son triangulares con la base convexa hacia el extremo distal y presenta una ligera proyección que sobresale de los escudos adorales, siendo la madreporita el de mayor tamaño. La forma de los escudos adorales y las placas orales no se define con claridad debido a la conservación del ejemplar analizado, pero en conjunto estos elementos son delgados y forman el marco de la boca, el cual es amplio y de forma petaloide y en donde es posible observar la presencia de papilas pequeñas y poco numerosas de forma triangular (no es posible definir si se trata de papilas orales, infradentales o escama del primer poro tentacular). Dentro de la estructura del disco hay seis segmentos de cada brazo incluidos (*Figura 33*).

Superficie ventral de los brazos.- Debido a la conservación del ejemplar, es complicado definir la forma de las placas ventrales y laterales de los brazos; sin embargo, en algunos segmentos de los mismos esto es posible. Los brazos son largos y delgados, están completos y presentan una gran flexibilidad en el plano horizontal. Las placas ventrales de los brazos se encuentran en contacto de manera vertical, son pentagonales con uno de los lados (el que se encuentra hacia el extremo distal de los brazos) más largo y convexo, sus bordes medios son cóncavos dando lugar a los poros tentaculares y, finalmente, sus bordes proximales forman un ángulo moderado entre sí. Las placas laterales de los brazos están en contacto horizontal y oblicuo con el extremo proximal de las placas ventrales. La base de las placas laterales es ancha, con una cavidad en el lado externo y una proyección hacia el extremo distal del brazo mostrando una ligera curvatura convexa en la misma dirección. Hay 2 ó 3 espinas por cada placa lateral que son moderadamente largas, delgadas, espiniformes, erectas y con la base más ancha y el extremo agudo. Las espinas de los brazos son tan largas como uno o dos segmentos de los brazos, aunque éstas se reducen en número y tamaño en la parte distal de los brazos. En los segmentos

de los brazos que se encuentran incluidos en el disco se distingue un surco medio (*Figura 34*).

Discusión.- Dos de las características del género *Amphiura* están presentes en el ejemplar fósil de la localidad Altares, lo que permite incluirlo como parte del mismo. Estos rasgos son: brazos largos, delgados y muy flexibles (Mortensen, 1977), y la presencia de espinas de los brazos uniformes y erectas (Rasmussen, 1950).

Otras características diagnósticas de este género no se logran definir con claridad en el ejemplar fósil arriba descrito dada su conservación, por ejemplo, la presencia o ausencia de un par de papilas infradentales en el extremo de las placas orales, la presencia o ausencia de una sola papila oral en cada lado de los escudos adorales (en el ofiuroido fósil de la localidad Altares únicamente se distingue la presencia de estructuras triangulares poco numerosas en la abertura de la boca), o la forma y número de escamas del primer poro tentacular.

Tomando en cuenta únicamente las placas que forman la superficie ventral de los brazos, es posible incluir al ofiuroido fósil de Altares dentro de la especie fósil *Amphiura senonensis* Valette, 1915, ya que la forma de las placas ventrales y laterales de los brazos, así como el número, el tamaño y la forma de las espinas de los brazos son prácticamente los mismos; además, el alcance estratigráfico y la distribución geográfica de esta especie coinciden con las del ejemplar señalado, ya que ambas pertenecen al Cretácico Superior y se encuentran dentro del Dominio del Tethys. Es importante señalar que la designación taxonómica del ejemplar FCMP 02/159 está basada en un ejemplar casi completo donde se observan los rasgos generales del cuerpo (diámetro del disco, forma y proporción de los brazos, etc.), y de esta manera resulta ser más consistente que la descripción de la especie fósil *Amphiura senonensis* estudiada por Valette (1915) y Rasmussen (1950), ya que estos autores únicamente se basaron en fragmentos de los brazos y no en la presencia de rasgos del disco (por ejemplo, presencia de papilas en la abertura de la boca).

Rasmussen (1950) señaló que *Amphiura senonensis* únicamente difiere de *A. cretacea* (Sladen & Spencer, 1907) en el número de espinas de los brazos ya que la primera posee tres, mientras que la segunda presenta cinco. Debido a esto, es posible tomar en cuenta,

además de las características diagnósticas de *A. senonensis*, aquellas que definen a *A. cretacea*. La descripción de *A. cretacea* es más amplia al estar basada en un ejemplar completo y conservado con la superficie ventral expuesta, el cual está depositado en el Museo de Historia Natural de Inglaterra, y en el que se pueden observar rasgos como la abertura de la boca, presencia de papilas, forma de las placas orales, escudos adorales y escudos orales, ornamentación de las áreas interradales del disco, y la forma de las placas ventrales, laterales y espinas de los brazos, características que son prácticamente iguales al ejemplar fósil aquí descrito (*Figura 34*).

Distribución estratigráfica y geográfica de la especie.- Senoniano superior de Francia, Inglaterra, Alemania y Dinamarca (Rasmussen, 1950), Daniano inferior de Dinamarca, Daniano superior de Suecia (Rasmussen, 1952) y Paleoceno superior de EUA y Austria (Rasmussen, 1972).

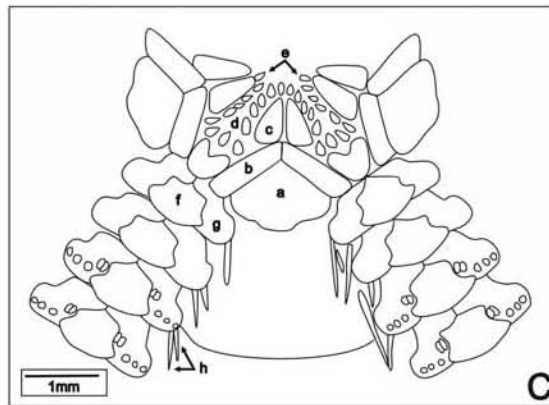
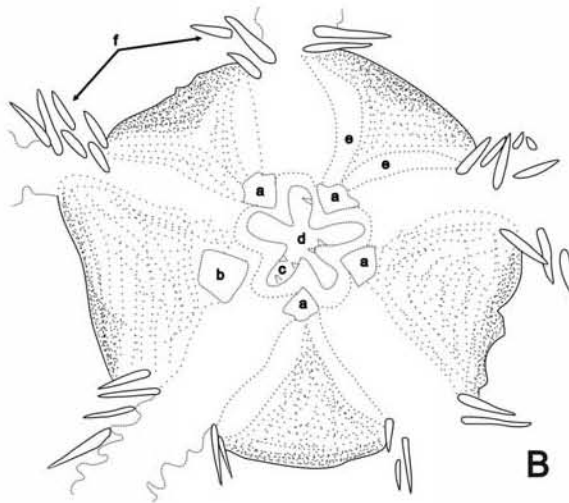
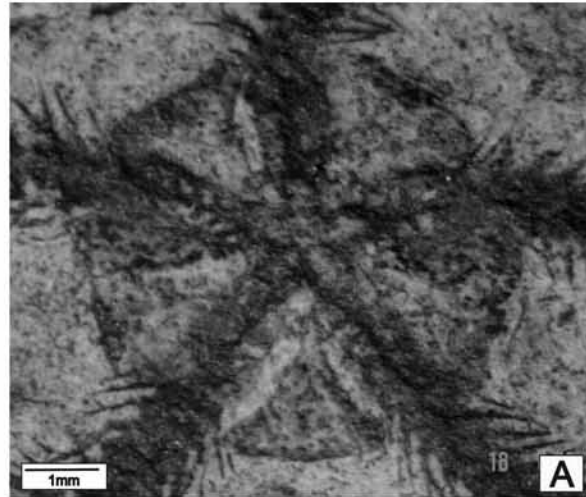


Figura 33. *Amphiura senonensis*. **A**, Superficie ventral del disco del ejemplar FCMP 02/159, procedente de la localidad Altares, Chihuahua. **B**, Esquema del mismo ejemplar; **a**, escudos orales; **b**, madreporita; **c**, papilas; **d**, abertura de la boca; **e**, hendiduras de la bursa; **f**, espinas de los brazos. **C**, Reconstrucción 13x de *Amphiura cretacea*. **a**, escudos orales; **b**, escudos adorales; **c**, placas orales; **d**, papilas orales; **e**, papilas infradentales; **f**, placas ventrales de los brazos; **g**, placas laterales de los brazos; **h**, espinas de los brazos; modificado de Sladen y Spencer, 1907.

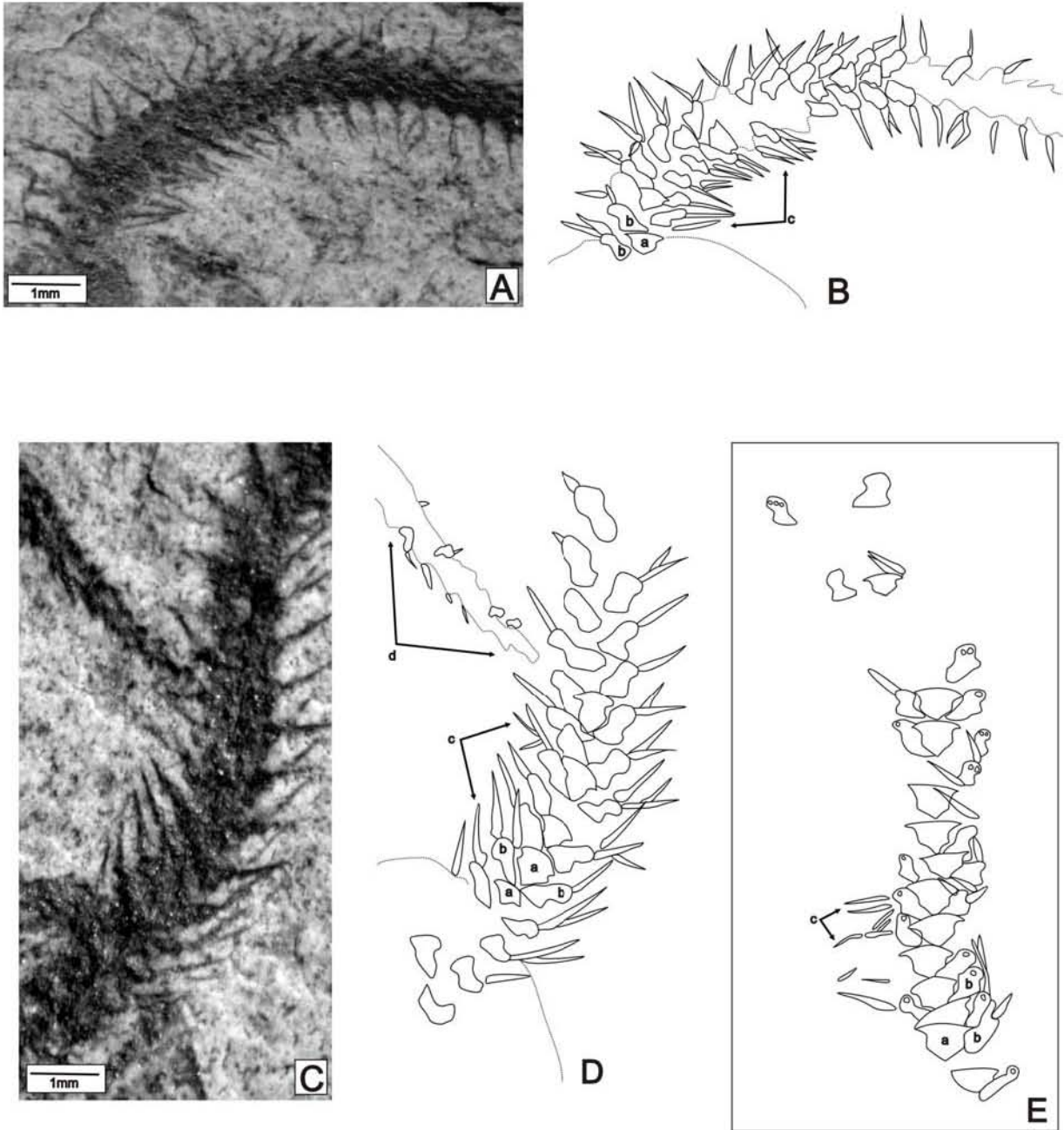


Figura 34. *Amphiura senonensis*. A y C, Superficie ventral de dos diferentes brazos del ejemplar FCMP 02/159, procedente de la localidad Altares, Chihuahua. B y D, Esquemas correspondientes a los brazos de las fotografías anteriores. a, placas ventrales de los brazos; b, placas laterales de los brazos; c, espinas de los brazos. E, Reconstrucción de *Amphiura senonensis* modificado de Rasmussen, 1950. a, placas ventrales de los brazos; b, placas laterales de los brazos; c, espinas de los brazos.

Infraorden **Ophiolepidina** Ljungman, 1867

Familia **Ophiolepididae** Ljungman, 1867

Género **Ophiomusium** Lyman, 1869

Especie tipo.- *Ophiomusium eburneum* Lyman, 1869, por designación original.

Sinonimia.- *Ophiomusa* Hertz, 1927; ? *Ophiuraster* Miller, 1958 (*non* H. L. Clark, 1939).

Ophiomusium especie d

Figuras 35 y 36, 49.

Holotipo.- FCMP 04/178, ejemplar con la superficie dorsal expuesta y el disco casi completo, las placas del mismo están deformadas y desplazadas, los brazos están incompletos ya que solamente están presentes fragmentos de cuatro de ellos; proveniente de la localidad Redoma y depositado en la colección del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Ocurrencia.- Localidad Redoma, Coahuila, México; Formación Cerro del Pueblo, Cretácico Tardío, Campaniano.

Medidas.- El diámetro del disco es de aproximadamente 9 mm, el ancho del brazo en la base del disco es de 3 mm y el fragmento más largo de uno de los brazos es de 15 mm.

Diagnosís.- Superficie dorsal del disco cubierta casi en su totalidad por escudos radiales y placas primarias. Placas dorsales medias y distales de los brazos ausentes, pero el espacio entre cada par de placas laterales es amplio. Placas laterales de los brazos de forma alada cubriendo casi en su totalidad la superficie del brazo, en contacto transversal y sin espinas. Ninguna de las placas presenta granulación.

Descripción:

Superficie dorsal del disco.- El disco es circular y está cubierto casi totalmente por los escudos radiales y las placas primarias. Los escudos radiales son más largos que anchos, ocupan tres cuartos del radio del disco, su forma es triangular con todos los ángulos

redondeados, con la base hacia el extremo distal del disco, con su borde interno recto y el externo ligeramente arqueado, con su superficie lisa. El par de escudos radiales se encuentran en contacto directo y los extremos proximales de los mismos están truncados por la presencia de una placa primaria, la cual es pequeña y circular. Entre cada par de escudos radiales existe una hilera de tres placas, dos de ellas son alargadas, ovaladas y paralelas con respecto a los mismos, la más proximal ocupa un tercio de la longitud del escudo radial, mientras que la distal ocupa los dos tercios restantes; la tercera placa (la más distal), es la interr radial marginal de forma ovalada con el borde proximal recto y se encuentra en posición perpendicular con respecto a las otras dos placas, es la más distal y abarca los extremos externos de cada escudo radial entre los que se encuentra. En el centro del disco se encuentra un conjunto de cinco placas redondeadas formando una roseta central, las cuales son aproximadamente del mismo tamaño (*Figura 35*).

Superficie dorsal de los brazos.- Los brazos son delgados con una anchura uniforme. La primera placa dorsal de los brazos es muy pequeña, de forma triangular con la base hacia el extremo distal del brazo, se encuentra entre el par de escudos radiales. Las siguientes placas dorsales parecen ser iguales en tamaño y forma que la primera y no están en contacto una con otra. No es posible observar las placas dorsales medias y distales debido a que no están presentes en ninguno de los brazos, por lo que sólo se distinguen los oscículos vertebrales, los cuales son pequeños y están claramente divididos en dos fragmentos, presentan tres ligeras proyecciones hacia la parte distal y dos hacia la proximal; sin embargo, el espacio entre cada par de placas laterales es amplio. Las placas laterales de los brazos están bien desarrolladas y se encuentran en contacto horizontal y vertical, cubren casi en su totalidad la superficie del brazo y son de forma alada, sus bordes internos son rectos y están en contacto, mientras que sus bordes externos son convexos y están suavemente arqueados hacia el extremo distal del brazo. El lado proximal del par de placas laterales de los brazos es cóncavo, el distal es recto en el centro y con proyecciones hacia los extremos externos. Las placas laterales proximales de los brazos son más anchas que largas, mientras que las medias y distales son más largas que anchas. No se distinguen espinas en las placas laterales (*Figura 36*).

Discusión.- La inclusión del ejemplar fósil procedente de la localidad Redoma dentro del género *Ophiomusium*, está basada en la presencia de la mayoría de las características que definen al mismo, tales como la presencia de placas prominentes cubriendo la

superficie dorsal del disco, placas laterales de los brazos conspicuas, placas dorsales de los brazos pequeñas y espinas vestigiales y pequeñas (Rasmussen, 1950).

El ofiuroido fósil de la localidad Redoma fue comparado con una gran cantidad de ejemplares recientes de diversas especies del género *Ophiomusium* (Tabla 2), esto permitió que fueran identificadas aquellas especies con mayor afinidad a dicho ejemplar fósil; sin embargo, no fue posible asignar este ofiuroido fósil a ninguna de ellas, debido a que no se encontraron rasgos similares en cuanto a la disposición, número y tamaño de placas que cubren la superficie dorsal de *Ophiomusium* especie d y las especies recientes del mismo género. Es importante tomar en cuenta que no se observan las características de la superficie ventral del ejemplar, situación que complica aún más la identificación taxonómica del mismo como parte de un taxón ya establecido.

Tabla 2. Principales diferencias entre *Ophiomusium* especie d y las especies recientes del género *Ophiomusium* con mayor afinidad.

Especies recientes del género <i>Ophiomusium</i>	Principales diferencias con <i>Ophiomusium</i> especie d
<i>O. multispinum</i> Clark, 1911	Escudos radiales no están en contacto, escamas del disco en la superficie dorsal muy numerosas y pequeñas, placas dorsales de los brazos hexagonales, placas laterales de los brazos no están en contacto, espinas de los brazos muy numerosas y pequeñas. En <i>Ophiomusium</i> especie d los escudos radiales se encuentran en contacto, las placas que cubren la superficie dorsal del disco son poco numerosas y conspicuas, las placas dorsales de los brazos parecen ser triangulares, las placas laterales de los brazos se encuentran en contacto horizontal y vertical, no se distinguen espinas en las placas laterales de los brazos.
<i>O. lutkeni</i> Lyman, 1878	Escudos radiales relativamente cortos, dos espinas por cada placa lateral. En <i>Ophiomusium</i> especie d los escudos radiales son largos y no se distinguen espinas en las placas laterales de los brazos.
<i>O. dyscritum</i>	Placas laterales de los brazos muy largas, las espinas de las placas laterales son muy numerosas. En <i>Ophiomusium</i> especie d las placas laterales proximales de los brazos son más anchas que largas, aunque las medias y distales son más largas que anchas, no se distinguen espinas en las placas laterales de los brazos.
<i>O. rugosum</i> Koehler, 1914	Todas las placas que cubren la superficie dorsal del disco son muy cuadradas. En <i>Ophiomusium</i> especie d las placas que cubren la superficie dorsal del disco son de formas diversas: los escudos radiales son de forma triangular, las placas entre ellos son alargadas y ovaladas, y las placas que forman la roseta central son redondas.
<i>O. testudo</i> Lyman, 1875	Escudos radiales cortos, presencia de una espina por cada placa lateral de los brazos. En <i>Ophiomusium</i> especie d los escudos radiales son largos y no se distinguen espinas en las placas laterales de los brazos.

O. lymani Wyville-Thomson, 1873

no se distinguen espinas en las placas laterales de los brazos.

Escudos radiales no están en contacto, escamas del disco en la superficie dorsal muy numerosas y pequeñas, espinas de los brazos muy numerosas y pequeñas. En ***Ophiomusium especie d*** los escudos radiales se encuentran en contacto, las placas que cubren la superficie dorsal del disco son poco numerosas y conspicuas, y no se distinguen espinas en las placas laterales de los brazos.

En general, las descripciones de las especies fósiles del género *Ophiomusium* están basadas en placas disgregadas y fragmentos de brazos y discos, los cuales son de poca utilidad en la identificación taxonómica fina debido a que existen diferencias en el arreglo, tamaño y número de placas entre individuos juveniles y adultos, así como entre segmentos proximales, medios y distales de los brazos; además, existen semejanzas de placas disgregadas entre diferentes géneros. De esta manera, es complicado asignar el ejemplar de la localidad Redoma como alguna especie fósil del género; aunque tomando en cuenta sólo las características de la superficie dorsal y la distribución geográfica y estratigráfica, *Ophiomusium especie d* parece ser una forma afín a *Ophiomusium granulosum* Roemer, 1840 (= *Ophiomusium subcylindricum* Hagenow, 1840; *O. danicum* Nielsen, 1926), la cual presenta un alcance estratigráfico desde el Campaniano inferior en Inglaterra y Alemania, hasta el Paleoceno inferior en Dinamarca (Kutscher & Jagt, 2000); sin embargo, en ninguna de estas localidades fosilíferas se han encontrado ejemplares con la superficie dorsal del disco completa y por lo tanto, no se conoce la disposición, forma y número de placas de ningún ejemplar perteneciente a esta especie. En *O. granulosum* la superficie de todas las placas presenta gránulos, las placas laterales de los brazos son muy robustas, casi ovaladas y presentan tubérculos de espinas (Kutscher & Jagt, 2000), rasgos que no están presentes en *Ophiomusium especie d*. Tomando en cuenta únicamente las características de la superficie dorsal del disco y de los brazos de *Ophiomusium especie d*, es posible considerar que estos son elementos suficientes para incluir a este ejemplar dentro de una especie nueva relacionada estrechamente con *Ophiomusium granulosum*.

Distribución estratigráfica y geográfica del género.- ? Pérmico, ? Triásico, Jurásico Inferior-Reciente; cosmopolita (Spencer y Wright, 1966).

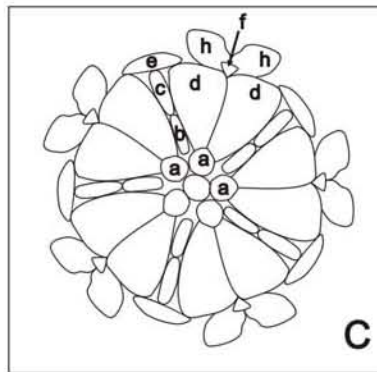
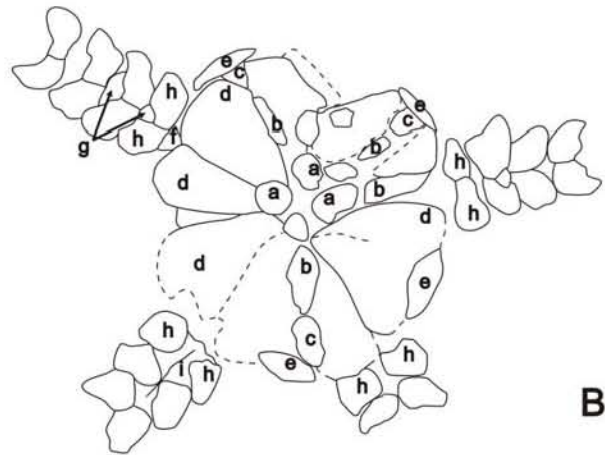
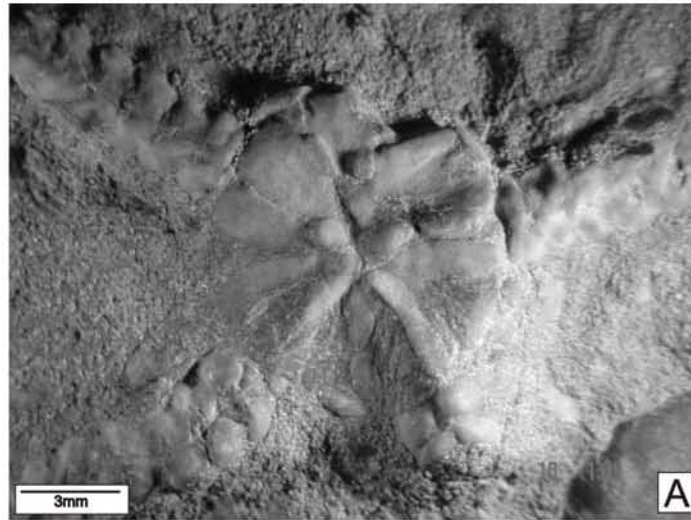


Figura 35. **Ophiomusium** especie d. **A**, Superficie dorsal del disco del holotipo FCMP 04/178, procedente de la localidad Redoma, Coahuila. **B**, Esquema del mismo ejemplar. **C**, Reconstrucción de la superficie dorsal del disco. **a**, placas primarias; **b**, placas proximales que separan el par de escudos radiales; **c**, placas distales que separan el par de escudos radiales; **d**, escudos radiales; **e**, placa interrarial marginal; **f**, primera placa dorsal del brazo; **g**, placas dorsales de los brazos; **h**, placas laterales de los brazos; **i**, vértebras de los brazos.

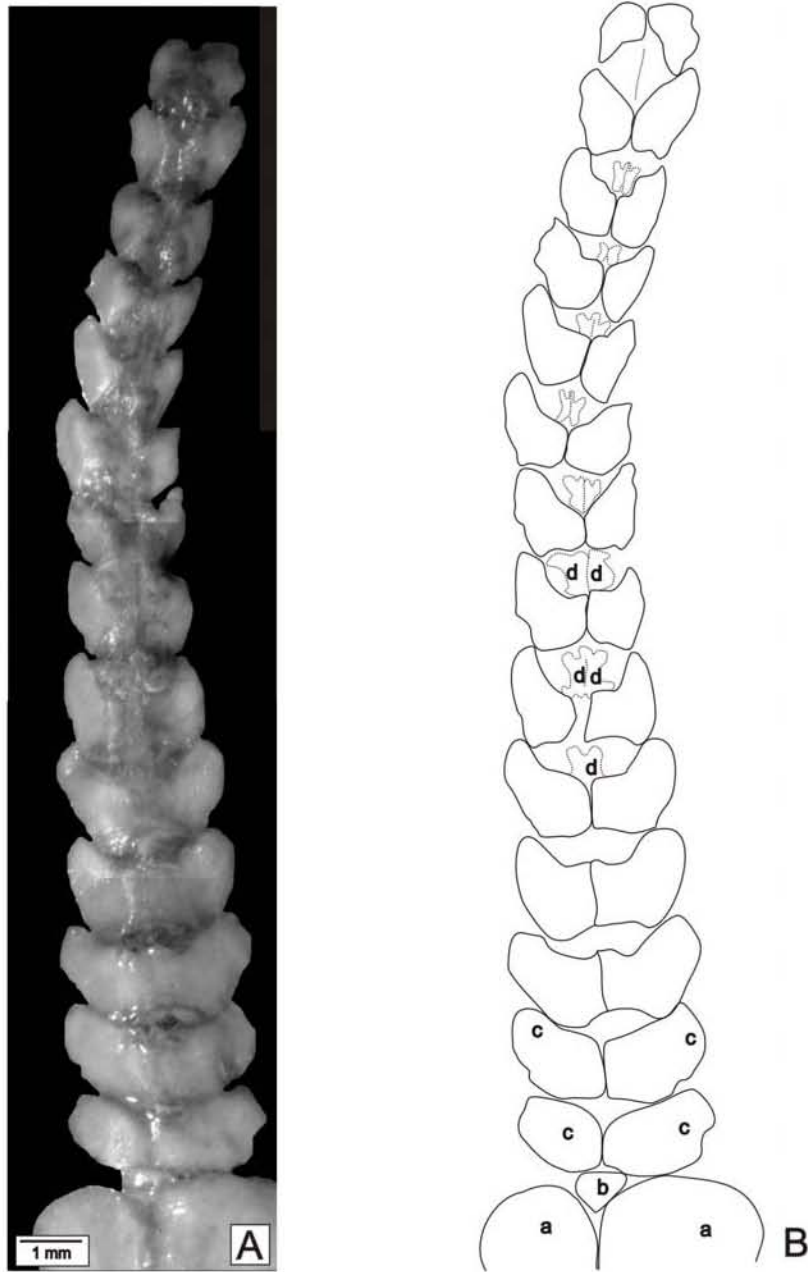


Figura 36. *Ophiomusium* especie d. **A**, Superficie dorsal de uno de los brazos del holotipo FCMP 04/178, procedente de la localidad Redoma, Coahuila. **B**, Esquema del mismo ejemplar. **a**, escudos radiales; **b**, primera placa dorsal del brazo; **c**, placas laterales de los brazos; **d**, oscículos vertebrales.

OTRAS LOCALIDADES MEXICANAS CON REGISTRO FÓSIL DE OFIUROIDEOS

Además de las cinco formas de ofiuroides fósiles descritas en este trabajo, existen en México dos registros más provenientes de los estados de Baja California Sur y Oaxaca, los cuales han sido reportados en congresos nacionales de manera informal. En este capítulo se incluyen las características principales de los ejemplares referidos, tomadas directamente de los trabajos originales de los autores (Buitrón et al., 1994, Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995). Adicionalmente esta información es complementada con algunos datos paleoambientales de las localidades, la fauna acompañante del ejemplar, así como el sitio de depósito de los ejemplares fósiles, de acuerdo a observaciones personales y a algunos autores que han trabajado en el área.

FORMACIÓN ALMEJAS, BAJA CALIFORNIA SUR

Buitrón et al. (1994) reportaron el hallazgo de un ofiuroides fósil del Plioceno de México, el cual consta de una capa con más de 100 ejemplares en perfectas condiciones de conservación en un horizonte de arenisca de la Formación Almejas; la edad aproximada del afloramiento es de 5 Ma. Esta unidad geológica está localizada cerca del área de Mulege, en la región del Vizcaíno, en el extremo septentrional de Baja California Sur. Estos autores determinaron que dicho material pertenecía al género *Ophiura* por poseer peines braquiales (peines de papilas) en la superficie dorsal de la inserción de los brazos con el disco.

La paleobiota recuperada en la zona de Mulege está constituida por equinodermos de los géneros *Ophiura*, *Dendraster* y *Luidia* (Buitrón et al., 1994), además de moldes internos de diversos invertebrados como bivalvos y gasterópodos, corales, fragmentos óseos de vertebrados marinos, dientes de *Carcharodon megalodon*, *Albula*?, *Galeocerdo*, otros peces indeterminados, rayas y delfines (Obs. pers). El ambiente de depósito ha sido interpretado como marino somero con 15 a 20 m de profundidad y agua de salinidad normal (Buitrón et al., 1994).

Actualmente se está elaborando la descripción formal de estos fósiles y se desconoce la colección científica a la cual se integrará este material (Hendler y Buitrón, com.pers).

FORMACIÓN IXTALTEPEC, OAXACA

Quiroz-Barroso y Sour-Tovar (1995) reportaron el hallazgo de un ofiuroido fósil procedente de las facies lutíticas de la Formación Ixtaltepec, la cual aflora en las cercanías del poblado de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Este hallazgo representa el primer registro de ofiuroides del Pensilvánico en México y la primera descripción, aunque breve, de un ofiuroido fósil mexicano.

El ejemplar fósil de la Formación Ixtaltepec es pequeño y está representado por las impresiones externas de las superficies ventral y dorsal. Los brazos son sinuosos y están orientados en dos direcciones opuestas que indican una posición natural del organismo (lo que sugiere que el enterramiento fue rápido y sin transporte previo); su disco es pentagonal, sus placas mandibulares son largas y delgadas, sus brazos presentan 35 pares de placas laterales, las placas ventrales son incipientes, no hay placas dorsales y los poros tentaculares son grandes. Los rasgos de este ejemplar permiten reconocerlo como parte de la familia Ophiuridae y posiblemente como una forma afín a los géneros *Ophiaulax* y *Stephanoura* del Devónico Superior de Europa, pero difiere de ellos por no presentar espinas, por la forma pentagonal del disco y por mostrar brazos con mayor número de segmentos. Lo anterior permite considerar a este ejemplar de Oaxaca como representante de un nuevo género y especie (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995).

La fauna que se ha recolectado en los estratos de lutita de la Formación Ixtaltepec está conservada como moldes e impresiones autigénicas, y la mayor parte de los restos no muestra signos de transporte (Sour-Tovar, 1994); está representada por braquiópodos de los géneros *Orbiculoidea*, *Neochonetes*, *Echinaria*, *Sinuatella*, *Reticulatia*, *Orthotetes*, *Derbyia*, *Linoproductus*, *Leiorhynchus*, *Neospirifer* y *Punctospirifer*, además de briozoarios en colonias de forma laminar o ramificada, trilobites, bivalvos pertenecientes a los géneros *Parallelodon*, *Myalinella*, *Septimyalina*, *Leptodesma*, *Pterinopectinella*, *Aviculopecten*, *Limipecten*, *Streblopteria*, *Euchondria*, *Schizodus*, *Permophorus*, *Astartella*, *Edmondia* y *Ectogrammysia* (Quiroz-Barroso y Perilliat, 1998); gasterópodos, crinoideos, corales y conuláridos (Sour-Tovar, 1994). Los braquiópodos son los organismos más abundantes, mientras que los bivalvos los más diversos (Quiroz-Barroso y Perilliat, 1997). La asociación de estos organismos permite inferir que fueron depositados en un ambiente

arrecifal de baja energía, en aguas someras bien oxigenadas y con abundancia de nutrientes (Sour-Tovar, 1994).

El ejemplar perteneciente a la familia Ophiuridae procedente de la Formación Ixtaltepec en Oaxaca, permanece depositado en la colección del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

ASPECTOS TAFONÓMICOS

La tafonomía es una rama de la paleontología que se dedica al estudio y análisis de las circunstancias y procesos que suceden a los restos orgánicos para llegar a preservarse como fósiles, y aquellos relacionados con la incorporación de estos mismos dentro del ciclo de las rocas sedimentarias. Los estudios tafonómicos ayudan a comprender las relaciones de la asociación fósil con la comunidad original y, de esta manera, fundamentan la reconstrucción de la comunidad; además, permiten reconocer y comprender el ambiente deposicional y postdeposicional (García y Contreras, 2003).

Los fósiles de equinodermos están representados por una gran variedad de formas, desde esqueletos completamente articulados hasta oscículos disgregados; estos últimos son los más comunes debido a que dichos organismos poseen un endoesqueleto compuesto por cientos de estos elementos, los cuales se desarticulan rápidamente después de la muerte. Esta es una de las principales razones por las cuales los estudios tafonómicos en este grupo de organismos proporcionan información valiosa acerca de las condiciones sedimentarias antes, durante y después de su enterramiento.

ENDOESQUELETO DE LOS EQUINODERMOS

Los oscículos que componen el endoesqueleto de los equinodermos están formados por cristales individuales de calcita de naturaleza porosa, cada uno representa una red de tres dimensiones que en conjunto integran el “estereoma” (*Figuras 37 y 38*). La capacidad de movimiento relativo de los oscículos está determinada por la geometría del área de articulación entre placas, y por la resistencia de los ligamentos formados por fibras de colágeno que los mantienen unidos (*Figura 37*). Estos ligamentos forman en conjunto el “estroma”, el cual se encuentra distribuido dentro de los poros del estereoma, y representa el principal factor en determinar el grado de desarticulación y el modo de preservación entre los equinodermos (Donovan, 1991).

Brett et al. (1997) utilizaron organismos recientes para calcular el tiempo de desarticulación del esqueleto dentro de las diferentes clases de equinodermos, con el objetivo de mejorar el entendimiento de los factores involucrados en el estado de conservación de los fósiles, la estructura del esqueleto, la composición mineral del mismo

y el comportamiento de los elementos que lo integran, así como la tolerancia en cuanto a cantidades de oxígeno, salinidad y temperatura antes de su desintegración (*Figura 39*). Algunos puntos sobresalientes de este estudio, complementado con investigaciones de otros autores son los siguientes:

a) La desarticulación completa del endoesqueleto de los equinodermos en oscículos aislados sucede dentro de un período que abarca de una a dos semanas posteriores a la muerte; tiempo que varía de acuerdo al grado de fusión del esqueleto entre las diferentes clases de equinodermos y a las condiciones ambientales.

b) Dentro de las primeras horas después de la muerte, el esqueleto de estos organismos puede ser transportado por medio de corrientes, antes de que comience el período de descomposición, en el cual las regiones más delicadas del esqueleto son desarticuladas rápidamente por eventos menores como corrientes de poca energía o bioturbación (Kidwell y Baumiller, 1990).

c) Las condiciones anaeróbicas, la temperatura templada y la baja energía en el ambiente, favorecen la preservación del cuerpo completo de estos organismos como fósiles.

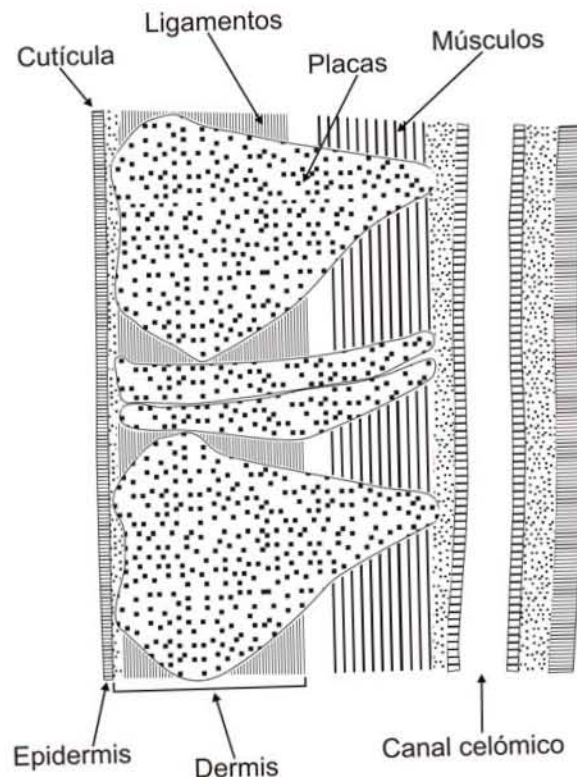


Figura 37. Corte longitudinal de uno de los brazos de un crinoideo, mostrando los principales elementos que constituyen el endoesqueleto de los equinodermos. Modificado de Lewis, 1980.

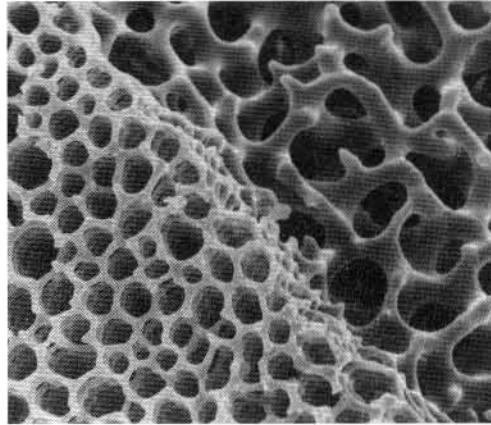


Figura 38. Fotografía en MEB 500x de una de las placas de un crinoideo, donde se muestra el estereoma y los canales del estroma (donde se insertan músculos y ligamentos). Tomado de Boardman et al., 1987.

CATEGORÍAS TAFONÓMICAS DE LOS EQUINODERMOS

De acuerdo a la facilidad de desarticulación del esqueleto entre las diferentes clases de equinodermos, Brett et al. (1997) consideran que hay tres categorías entre los integrantes del phylum (*Figura 39*):

Tipo uno.- Aquellas formas donde las suturas entre oscículos son débiles, o simplemente las formas donde los oscículos se encuentran embebidos dentro de la epidermis del cuerpo del organismo. Los integrantes de este grupo, como los asteroideos, ofiuroideos, la mayoría de los edrioasteroideos y algunos homalozoa, no contienen módulos con mayor rigidez dentro de su cuerpo y por lo tanto, es remota la posibilidad de que algunas regiones permanezcan articuladas con mayor probabilidad que otras. La desintegración del esqueleto de estos organismos es la más rápida entre los equinodermos (después de 1 día en condiciones normales).

Tipo dos.- Los equinodermos con esqueletos donde las suturas entre oscículos son estrechas, como en los crinoideos, cistoideos y equinoideos regulares. Dada la rigidez

brindada por las suturas, estos organismos son más resistentes que los del tipo 1 y su desintegración es notable después de dos semanas.

Tipo tres.- Reúne a aquellas formas con suturas sumamente estrechas entre oscículos, como los microcrinoideos y algunos crinoideos camerados, blastoideos y equinoideos irregulares.

Los equinodermos del tipo uno, al que pertenecen los ofiuroides, raramente son observados dentro del registro fósil como formas articuladas, por lo tanto es necesario resaltar la importancia y el significado que conlleva el hallazgo de ofiuroides casi completos y articulados descritos en este trabajo provenientes de distintas localidades mexicanas. Diferentes estudios llevados a cabo en ofiuroides recientes, revelan que la desarticulación total de sus cuerpos en placas individuales ocurre dentro de los primeros 3 a 5 días después de su muerte (Meyer, 1971) y por lo tanto, las probabilidades de su conservación en el registro fósil son sumamente escasas. Debido a la facilidad de desarticulación, cuando estas formas son encontradas completas, son consideradas como extraordinariamente raras, y como raras a comunes refiriéndose al hallazgo de fragmentos de su cuerpo y sus placas aisladas (Brett et al., 1997).

CATEGORÍA Ejemplos	TIEMPO DE DESARTICULACIÓN							
	Horas a 1 día		1 día a 2 semanas		2 semanas a 1 año		Más de 1 año	
TIPO 1 Ofiuroides, asteroideos, carpoideos, paleoequinoideos, eocrinoideos, edrioasteroideos								
TIPO 2 La mayoría de los crinoideos, cistoideos, equinoideos regulares								
TIPO 3 Camerados robustos, microcrinoideos, blastoideos, equinoideos irregulares								

Figura 39. Categorías tafonómicas entre los equinodermos. Modificado de Brett et al., 1997.

RELACIÓN ENTRE EL AMBIENTE DE DEPÓSITO Y LA PRESERVACIÓN DE EQUINODERMOS FÓSILES

Los restos esqueléticos de los equinodermos son preservados como fósiles de manera diferente de acuerdo al tipo de ambiente sedimentario en el que se encuentran, evento reportado en escenarios recientes e inferido a partir de diversas asociaciones fósiles (Brett et al., 1997). Estos ambientes sedimentarios pueden ser ordenados en dos grandes grupos: a) aquellos donde los organismos continúan expuestos a las condiciones ambientales durante y después de la muerte, y b) aquellos en los cuales los eventos de enterramiento ocurren rápidamente o son de naturaleza catastrófica y protegen a los cadáveres rápidamente (Speyer y Brett, 1991).

Dentro del primer grupo encontramos aquellos restos que estuvieron expuestos en la interfase agua-sedimento por largos períodos de tiempo, y por lo tanto, sujetos a procesos

de descomposición físicos, químicos y biológicos que pudieran actuar desde su muerte hasta su conservación como fósiles. Estas condiciones ambientales incluyen aspectos como velocidad de sedimentación, energía del ambiente, corrosividad del fondo, oxigenación del agua, actividad de los organismos desintegradores, así como rangos de bioturbación y depuración. Algunos atributos tafonómicos de los fósiles como el grado de fractura, abrasión y bioerosión de componentes esqueléticos, pueden ser reconstruidos por lo menos cualitativamente (Brett et al., 1997).

En el segundo grupo encontramos aquellos fósiles donde los eventos de enterramiento ocurrieron rápidamente, y en donde se vieron involucradas condiciones inusuales de sedimentación ocasionadas principalmente por grandes tormentas y huracanes. La fragilidad del esqueleto de los equinodermos los convierte en indicadores altamente sensitivos a los rangos de sedimentación en el ambiente. La presencia de esqueletos completamente articulados de estos organismos, sobre todo de crinoideos y ofiuroides, indica sin lugar a dudas eventos de enterramiento rápido y continuo, los cuales generalmente se relacionan con depósitos fosilíferos del tipo “Konservat-Lagerstätten” representados por depósitos de fósiles de conservación extraordinaria (Seilacher, 1970, 1990). Existen numerosos ejemplos alrededor del mundo, en donde los depósitos fósiles muestran una conservación excepcional, como Ediacara del Precámbrico Tardío, Burgess Shale del Cámbrico, Mazon Creek del Carbonífero, Solnhofen del Jurásico, Monte Bolca del Eoceno, entre otros (Bottjer et al., 2002). En México los ejemplos corresponden a la Cantera Tlayúa del Cretácico Inferior de Puebla (Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996) y Vallecillo del Cretácico Superior de Nuevo León (Blanco et al., 2001).

En algunos depósitos fósiles del tipo “Konservat-Lagerstätten” están representados equinodermos de esqueletos más frágiles como los ofiuroides. Los yacimientos de este tipo mejor conocidos son las camas de ofiuroides o “brittlestars beds”, en las cuales existen acumulaciones extraordinarias de estos organismos encontrados en distintas partes del mundo, desde el Ordovícico en la República Checa y Canadá, hasta el Pleistoceno de Escocia (Aronson y Sues, 1988) y en México en el Plioceno de Baja California Sur (*Tabla 3*).

Tabla 3. Localidades donde han sido reportadas capas de ofiuroides o "Brittlestars beds".

Edad	Localidad	Referencia
Pleistoceno	Dunbar, Escocia	Allman, 1863
Plioceno-Pleistoceno	Hijikata, Japón	Ishida et al., 1998
Plioceno	Vizcaíno, México	Buitrón et al., 1994
Mioceno superior	Santa Margarita, EUA	Tasch, 1980
Eoceno superior	La Meseta, Antártica	Blake y Aronson, 1998
Jurásico Tardío	Solnhofen, Alemania	Kuhn, 1963
Jurásico Tardío	Schofgraben, Suiza	Meyer, 1984
Jurásico Tardío	La Voulte-sur-Rhone, Francia	Dietl y Mundlos, 1972
Jurásico Medio	Weymouth, Inglaterra	Hess, 1964
Jurásico Temprano	Lias of Dorset, Inglaterra	Clarkson, 1993
Triásico Tardío	Allgau, Alemania	Meyer, 1984
Triásico Medio	Mergentheim, Alemania	Kutscher, 1940
Triásico Medio	Weimar, Alemania	Kutscher, 1940
Triásico Medio	Roitzka, Polonia	Kutscher, 1940
Mississippiico temprano	Royalton, Ohio, EUA	Kesling y Le Vasseur, 1971
Devónico Tardío	Argerbachtal, Alemania	Haude y Thomas, 1983
Devónico Tardío	Velbert, Alemania	Haude y Thomas, 1983
Devónico Tardío	Arkona, Canadá	Kesling, 1969
Ordovícico Medio	Kirkfield, Canadá	Liddell, 1975
Ordovícico	V Podzamci, Rep. Checa	Mikulas et al., 1995

OFIUROIDEOS

COMPORTAMIENTO DE OFIUROIDEOS FÓSILES Y RECIENTES

La posición y orientación del cuerpo de los organismos fósiles permite inferir el comportamiento de éstos antes y durante un enterramiento repentino, la observación de estos eventos en animales recientes permite comprender algunos aspectos tafonómicos de los mismos. Las posturas de escape después del enterramiento han sido ampliamente documentadas para bivalvos fósiles (Kondo, 1997) pero no así para ofiuroides, ya que únicamente han sido reportadas algunas conductas de ofiuroides recientes como

alimentación, nado y enterramiento (Reese, 1966; Woodley, 1975; Warner, 1986; Hendler y Miller, 1991; Skold, 1998; Stancyk et al., 1998; Stewart, 1998).

En algunas ocasiones se han observado horadaciones o excavaciones asociadas a fósiles de ofiuroideos, las cuales han sido interpretadas como una respuesta directa al enterramiento (Brett, 1990), y atribuidas a un intento de escape que en muchas ocasiones puede llegar a ser exitoso (Schafer, 1972).

Recientemente Ishida y Fujita (2000) dedujeron el comportamiento de ofiuroideos a partir de la observación de ejemplares fósiles provenientes de cuatro formaciones japonesas del Mioceno tardío al Pleistoceno medio, y de organismos recientes a 350 metros de profundidad, ambos de la especie *Ophiura sarsii*. Estos autores compararon las posturas identificadas para los ofiuroideos recientes (reposo, caminata, escape del sedimento y depredación) con aquellas observadas en ejemplares fósiles (reposo, caminata, escape y postura irregular), con el objeto de reconocer el comportamiento de los fósiles antes de su muerte y enterramiento (*Figuras 40 y 41*). El material estudiado en este trabajo se comparó directamente con las posturas corporales propuestas por Ishida y Fujita (2000) y los resultados se discuten en la siguiente sección.

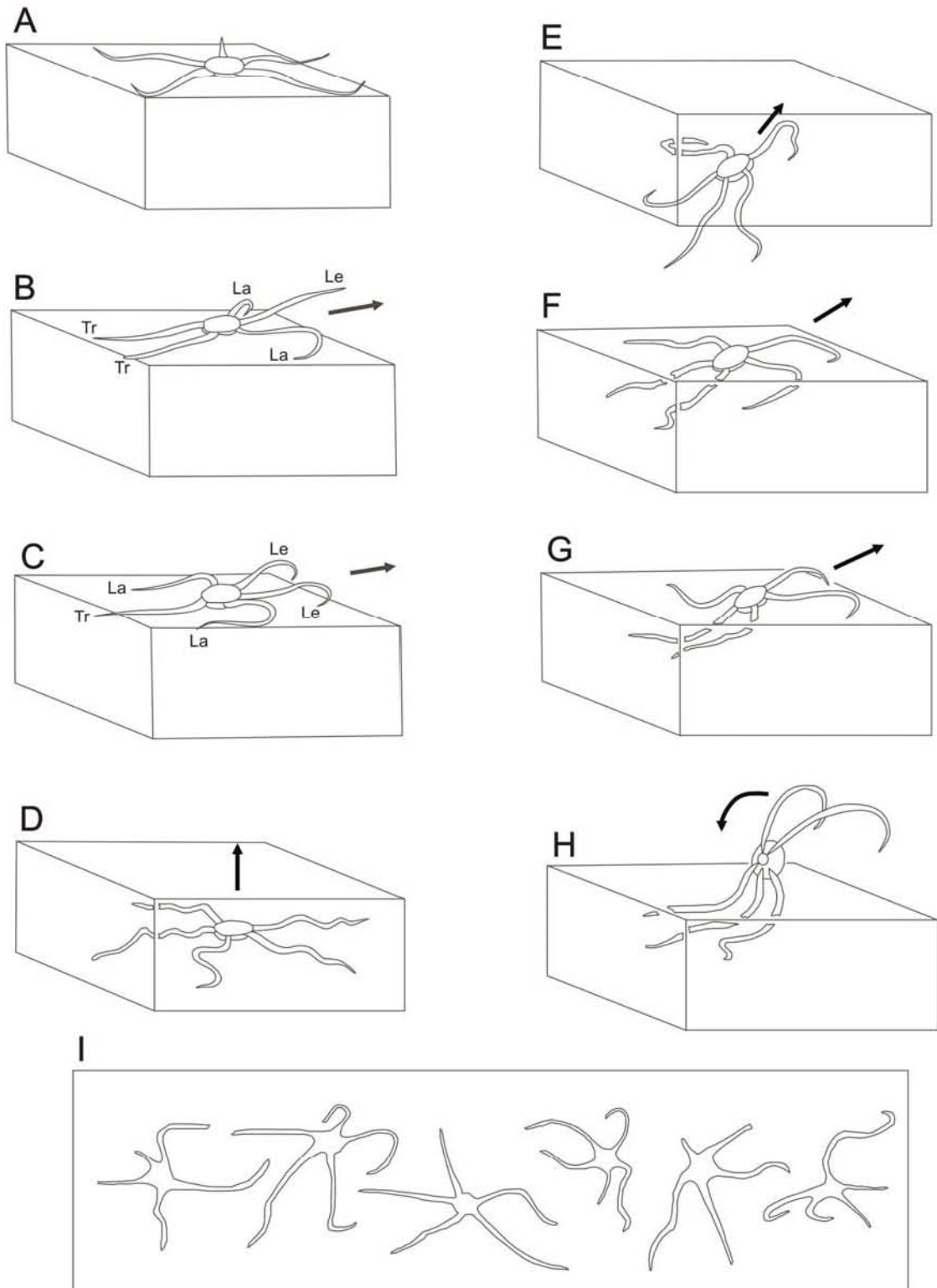


Figura 40. Posturas en ofiuroides recientes de la especie ***Ophiura sarsii***. **A**, Reposo; **B**, Caminata con un brazo guía; **C**, Caminata con dos brazos guía; **D-G**, Escape del sedimento en posición normal; **H**, Escape del sedimento en posición invertida; **I**, Postura de depredación. Las flechas indican la dirección de movimiento. Modificado de Ishida y Fujita, 2000.

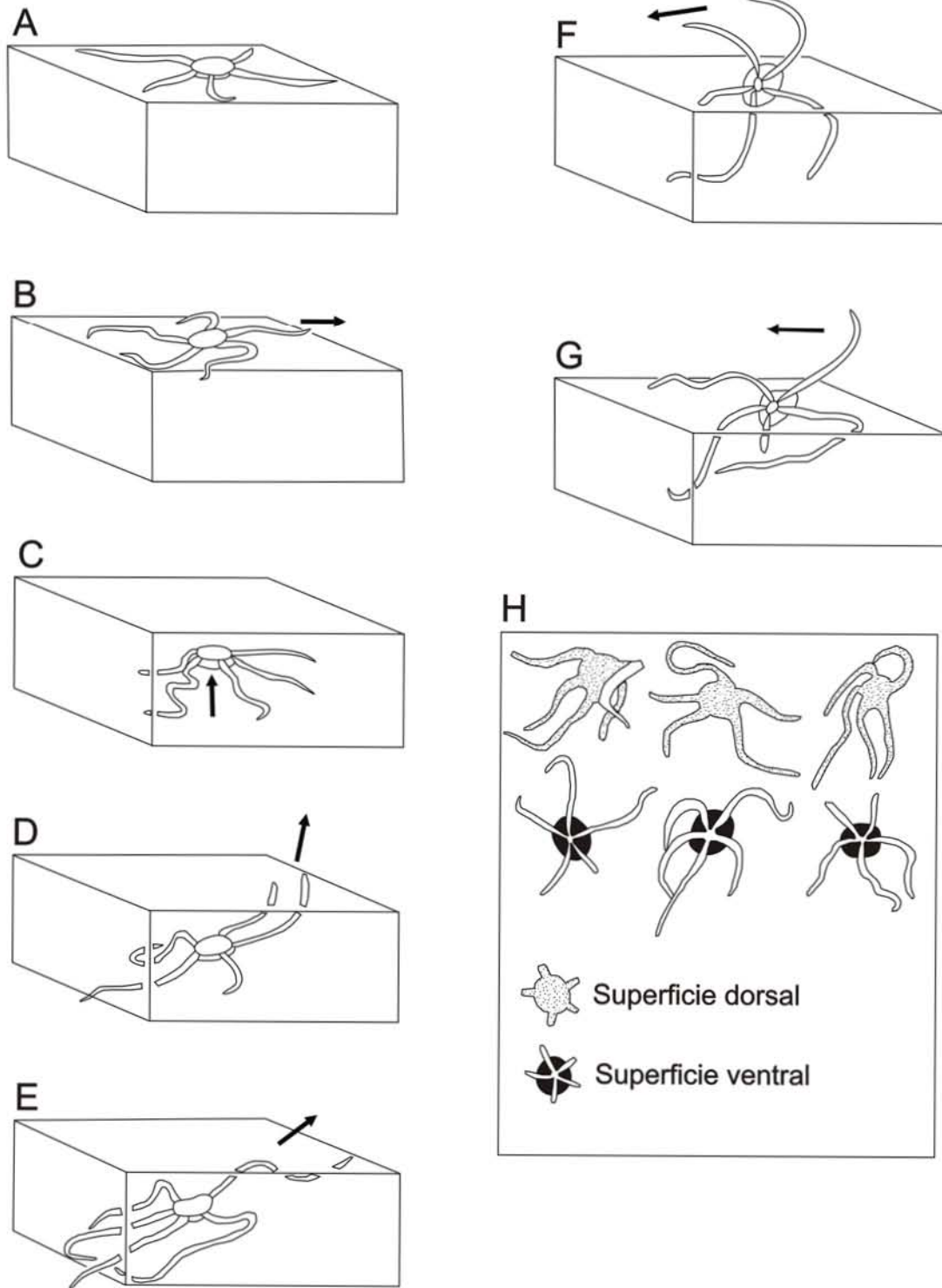


Figura 41. Posturas en ofiuroides fósiles de la especie *Ophiura sarsii*. **A**, Reposo; **B**, Caminata; **C-E**, Postura de escape en posición normal; **F-G**, Postura de escape en posición invertida; **H**, Postura Irregular. Las flechas indican la dirección de movimiento inferido. Modificado de Ishida y Fujita, 2000.

DISCUSIÓN DE LOS ASPECTOS TAFONÓMICOS DE LOS OFIUROIDEOS FÓSILES DE MÉXICO

Al considerar los aspectos de morfología funcional, etología, rangos de tolerancia a los distintos factores ambientales, así como el modo y las condiciones de degradación de los cadáveres de los ofiuroides recientes, es posible extrapolar estas observaciones al registro fósil y reconocer, a través de este ejercicio, aspectos relacionados con su ambiente de depósito y sus condiciones de vida y de muerte.

En esta sección se abordarán los aspectos anteriormente mencionados, para cada localidad donde los ofiuroides fósiles estudiados en este trabajo fueron recolectados; de esta manera, se pretende emplear a estos fósiles de México como fuente de información tafonómica, que permita reconocer las condiciones paleoambientales en donde tales organismos vivieron, murieron, fueron transportados y su conservación fue posible. Cabe mencionar que, debido a que dentro de los objetivos de este trabajo no está el proponer ambientes de depósito de ninguna de las localidades, únicamente se hará mención de los aspectos que permiten apoyar o refutar las ideas establecidas al respecto, generadas a partir de otras observaciones, o como base para futuros estudios.

CANTERA TLAYÚA

De los trece ejemplares de *Ophiura* especie a que han sido recolectados en la Cantera Tlayúa, cinco se encuentran conservados con la superficie ventral hacia el substrato, posición que correspondería a la normal de vida si las lajas de las cuales se obtuvieron se encontraban en el estrato inferior, y los ocho restantes se encuentran conservados en posición invertida. La conservación del total de los ejemplares es excepcional debido a la recristalización del carbonato de calcio de sus cuerpos, que permitió la preservación de detalles microscópicos. En ninguno de los casos los brazos se encuentran separados del disco central; sin embargo, en la mayoría de los ejemplares los extremos de los brazos están rotos y/o invertidos (en posición contraria al resto del cuerpo). El análisis de estos ejemplares al microscopio revela que las placas del disco y de los brazos están ligeramente separadas entre sí, es decir, no sufrieron una disgregación importante al descomponerse el tejido conectivo que las mantenía unidas. Estos ejemplares se encuentran incluidos dentro de las arcillas rojas que forman los planos de estratificación de las calizas del Miembro medio de la Formación Tlayúa, y fueron recolectados en diferentes niveles (zonas) estratigráficos dentro de la localidad, aunque no se conocen

con precisión los estratos portadores de estos organismos ni la posición de las lajas en los estratos.

Los ejemplares identificados como *Ophiura* especie a recolectados en la Cantera Tlayúa, pertenecen a la categoría tafonómica del Tipo 1 según la clasificación de Brett et al. (1997) (Figura 39), donde los organismos se desarticulan rápidamente; sin embargo, estos ejemplares presentan un grado de articulación excepcional, lo que podría ser explicado por algunas de las hipótesis paleoambientales propuestas por distintos autores. A continuación se comparan dos de los principales modelos paleoambientales de la Cantera Tlayúa [Pantoja-Alor, 1992; Espinosa-Arrubarrena y Applegate, 1996 (modelo que posteriormente fue actualizado por Applegate et al., en prensa)] (Tabla 4). En esta sección no es tomado en cuenta el modelo de la cuenca marina abierta con depresiones profundas propuesto por Kashiyama et al. (2004), debido a que el análisis de isótopos estables llevado a cabo por Guerrero-Arenas (2004), comprueba la presencia de condiciones dulceacuícolas en algunos estratos de la cantera, señalando que el depósito ocurrió en un sitio cercano a la costa con influencia de corrientes de agua dulce, y no en mar abierto.

Tabla 4. Comparación de dos modelos paleoambientales de la Cantera Tlayúa.

	Modelo Pantoja-Alor, 1992	Modelo Applegate et al., en prensa
Sitio de depósito	Fosas en zonas intermareales	Laguna postarrecifal con doble barrera
Profundidad	Desde exposición subaérea a poca profundidad (no definida)	Variable, de 2-60 m)
Continuidad en las condiciones de depósito	No	No
Estancamiento	Temporal	Temporal, con períodos de intercambio de agua dulce
Hipersalinidad	Temporal	Temporal
Anoxia	Temporal	Temporal
Conservación excepcional de los fósiles	Hipersalinidad, anoxia, estancamiento y matas algales	Hipersalinidad, anoxia, estancamiento y matas algales

Como podemos observar, la conservación excepcional de los fósiles de Tlayúa se debe a un conjunto de condiciones ambientales únicas. Para Applegate et al. (en prensa)

y Pantoja-Alor (1992) una de las principales causas de conservación excepcional en Tlayúa es la presencia de matas algales, las cuales, en ambientes recientes actúan como adhesivos de partículas y organismos, como captadores de sedimentos y como estimulantes en la precipitación, cementación y recristalización de carbonatos (Riding, 2000).

Las corrientes y arroyos de agua dulce que desembocaban temporalmente en la laguna Tlayúa que según Applegate et al. (en prensa) fueron generadas por tormentas tropicales [las cuales pueden corresponder a la influencia del doble monzón reportado por Kashiyama et al. (2004)], acarreaban organismos y sedimentos terrígenos que se depositaban en el fondo de la cuenca en un evento moderadamente rápido. Según estos autores durante las tormentas y mareas altas, gran diversidad de organismos, entre ellos, posiblemente los ofiuroides, fueron transportados desde los diversos ambientes circundantes a Tlayúa y eran sepultados junto con sedimentos arcillosos y minerales de hematita de origen terrígeno, tal y como ha sido observado en diversos yacimientos de ofiuroides fósiles (Brett et al., 1997) (*Figura 42*). Existen evidencias de arrastre de invertebrados marinos en Tlayúa (Applegate, 1992), ya que se han encontrado esponjas, corales gorgónidos y crinoideos, conservados sin las estructuras de fijación al sustrato, condición que ocurrió cuando estos organismos fueron arrancados del sustrato por fuertes tormentas (Applegate et al., en prensa).

Las matas algales de la Cantera Tlayúa identificadas por Pantoja-Alor (1992), Alvarado-Ortega y Espinosa-Arrubarrena (2004) y por Applegate et al. (en prensa), pudieron actuar como trampas sedimentarias, favoreciendo el depósito de partículas y estimulando la precipitación de carbonatos, y disminuyendo la energía de las corrientes hasta en un 90%, como se ha observado en ambientes recientes (Escartin y Aubrey, 1995). De ser así, las matas algales y eventos de enterramiento rápido pudieron haber favorecido la conservación de los cuerpos completos de los ejemplares de *Ophiura* especie a, aislándolos de procesos físicos, químicos y biológicos que pudieran disgregarlos, aunque hasta el momento no existen evidencias de asociaciones de las matas algales y los ofiuroides.

Dentro del registro fósil, las matas algales han sido registradas en las calizas litográficas del Jurásico de Solnhofen, Alemania (Viohl, 1990), yacimiento donde el

material fosilífero está conservado de manera excepcional debido a la presencia de estas estructuras y en donde también han sido recolectados ofiuroides completos y bien conservados (Barthel et al., 1990). Dentro de la Cantera Tlayúa se han identificado tejidos blandos en peces fósiles, hallazgo que refuerza la idea de conservación excepcional de los fósiles debido a la presencia de matas algales (Alvarado-Ortega y Espinosa-Arrubarrena, 2004).

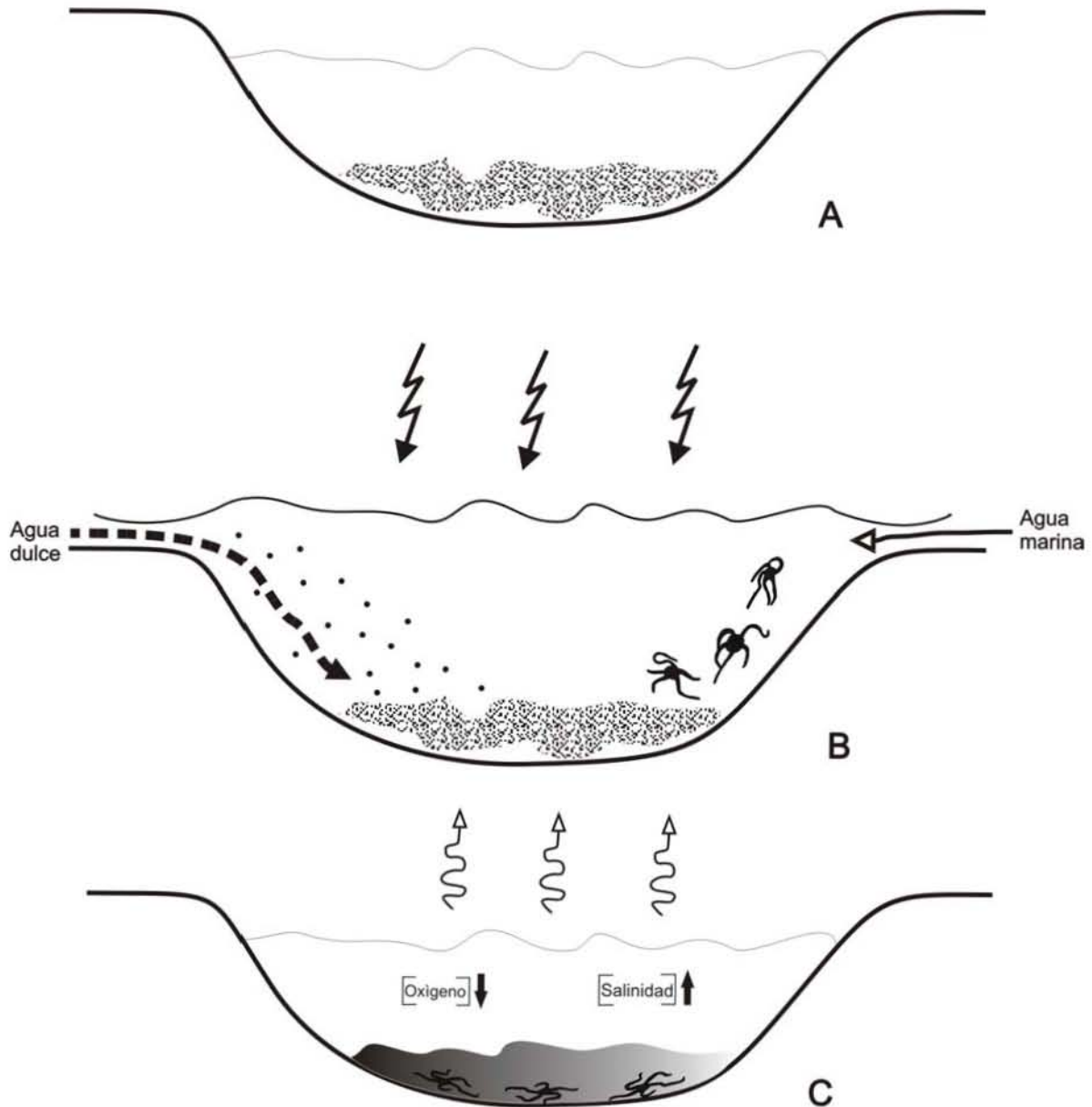


Figura 42. **A**, Condiciones ambientales normales de la laguna Tlayúa, con matas algales en el fondo. **B**, Ambiente afectado por tormentas donde la marea subía y acarrea a los ofiuroides vivos, además de la influencia de corrientes de agua dulce con sedimentos terrígenos, las matas algales actuaron como trampas de sedimentos y organismos, y atenuadores de corrientes. **C**, Condiciones de alta evaporación, baja

concentración de oxígeno y salinidad alta donde se llevó a cabo el depósito de arcillas ricas en hematita y ofiuroides.

Los ofiuroides conservados en Tlayúa fueron arrastrados vivos hasta el sitio de depósito, de tal forma que pudieron adoptar la “forma de tulipán” (Emson y Wilkie, 1981) como una respuesta directa al aumento del flujo de las corrientes, y así evitar ser disgregados durante el transporte, como es observado en los ejemplares CT 3321, CT 5982 y CT 5981 (*Figura 45*). Después de ser arrastrados, los ofiuroides de Tlayúa permanecieron vivos poco tiempo en la laguna, ya que no existen evidencias de que hayan sido capaces de establecer una comunidad representada por diferentes estadios de desarrollo, como suele suceder en las poblaciones recientes de estos organismos (Packer et al., 1994). Los ejemplares de *Ophiura* especie a presentan un tamaño semejante (el diámetro del disco varía de 3 a 5 mm) (*Tabla 5*), lo que podría reflejar que existió un único período de desarrollo, ya que en una población estable de ofiuroides recientes de la especie *Ophiura sarsii* se observan diferentes tamaños en el diámetro del disco en individuos juveniles, que varían de 2 a 11 mm y en individuos adultos de 15 a 25 mm (Packer et al., 1994).

Tabla 5. Variabilidad en el tamaño de los cuerpos de los ofiuroides fósiles de la Cantera Tlayúa. A, diámetro del disco (mm). B, longitud de uno de los brazos (mm). C, el ancho del brazo en la base del disco (mm).

N° ejemplar	A	B	C
FCMP 03/443	5	19	1.5
CT 2929	4	25	1
CT 3320	4	14	1
CT 3321	4	16	1
CT 3732	5	17	1.5
CT 3820	5	19	1
CT 3822	3	11	1
CT 3927	5	24	1.5
CT 4948	4	23	1.5
CT 5137	5	24	1.5
CT 5138	5	20	1.5
CT 5981	4		1
CT 5982	3.5	19	1

El tamaño semejante en los ejemplares de *Ophiura* especie a también podría ser consecuencia de una selección de tamaños debido al arrastre por corrientes. Probablemente, después de ser arrastrados, estos organismos emplearon su naturaleza oportunista como la mayoría de las especies pertenecientes al género *Ophiura*,

principalmente *Ophiura sarsii*, las cuales son organismos caracterizados por aprovechar el alimento disponible en el medio donde se encuentran, desde pequeños vertebrados habitantes del fondo marino, invertebrados infaunales o bentónicos, partículas suspendidas en la columna de agua o depositadas en el fondo, hasta cuerpos o partículas en descomposición (Stancyk et al., 1998); pero debido a las condiciones poco favorables que imperaban en la laguna Tlayúa (*Figura 42*), a estos organismos les fue imposible sobrevivir y murieron. Antes de que los ofiuroides fueran sepultados, pudieron realizar distintas actividades, hecho evidenciado por las diferentes posturas de sus brazos y posiciones del cuerpo, las cuales serán discutidas en la siguiente tabla (*Tabla 6 y Figuras 43-45*):

Tabla 6. Relación que guardan los ejemplares de Ophiura especie a, colectados en la Cantera Tlayúa con algún tipo de actividad.

N° catálogo	Tipo de actividad relacionado con la postura de los brazos
CT 5137	Típica postura de caminata con la superficie dorsal expuesta (<i>esquemas B de las Figuras 40 y 41</i>), con un brazo guía y dos rastreros, la simetría de los brazos es bilateral y los extremos distales de los mismos están ligeramente curvados (<i>Figura 43</i>).
CT 3820	Posición de caminata con un brazo guía, solamente que en este caso la superficie ventral está expuesta y no es comparable con ninguna de las posturas observadas en ofiuroides recientes y fósiles debido a que no se encuentra en la posición normal de vida (<i>Figura 44</i>).
CT 3321	Posición de “tulipán” con la superficie dorsal expuesta y con un grado de flexión extremo de los brazos (Emson y Wilkie, 1981) (<i>Figura 45</i>).
CT 5982	Posición de “tulipán” con la superficie dorsal expuesta y con un grado de flexión extremo de los brazos (Emson y Wilkie, 1981), el ejemplar muestra evidencias de regeneración en algunos extremos de sus brazos (<i>Figura 45</i>).
CT 5981	Posición de “tulipán” con la superficie ventral expuesta y con un grado de flexión extremo de los brazos (Emson y Wilkie, 1981), algunos de los brazos muestran evidencias de regeneración en sus extremos (<i>Figura 45</i>).
CT 5138	Postura de escape en posición invertida con la superficie ventral expuesta, observado en ofiuroides recientes (<i>esquema H de la Figura 40</i>). Cuando los individuos son enterrados en capas de sedimentos con espesores de hasta 1 cm, logran escapar rápidamente hacia la superficie. En el momento del enterramiento contraen sus brazos lentamente en movimientos ondulatorios, el disco permanece en posición horizontal y los brazos dispuestos radialmente. Más adelante para liberarse de los sedimentos, levantan el disco con la ayuda de los brazos guía que se extienden hacia adelante y arriba, los laterales curvados hacia atrás en posición opuesta y los rastreros extendidos hacia atrás (<i>Figura 44</i>).

CT 3927	Postura irregular con la superficie ventral expuesta, con algunos de los extremos de los brazos rotos y con evidencias de regeneración (<i>Figura 44</i>). Esta postura es muy similar a la postura de depredación observada en organismos recientes (<i>esquema I de la Figura 40</i>) pero en este caso se descarta esta posibilidad porque el ejemplar no se encuentra en posición normal de vida. Esta postura ha sido observada en ejemplares fósiles considerados como alóctonos y como respuesta a una conducta de escape de los sedimentos (<i>esquema H de la Figura 41</i>).
CT 3822	Postura irregular con la superficie ventral expuesta con evidencias de regeneración en uno de sus brazos (<i>Figura 44</i>). Esta postura es muy similar a la postura de depredación observada en organismos recientes (<i>esquema I de la Figura 40</i>) pero en este caso se descarta esta posibilidad porque el ejemplar no se encuentra en posición normal de vida. Esta postura ha sido observada en ejemplares fósiles considerados como alóctonos y como respuesta a una conducta de escape de los sedimentos (<i>esquema H de la Figura 41</i>).
CT 2929, CT 4948 y FCMP 03/443.	Postura irregular con la superficie ventral expuesta (<i>Figura 43</i>). Esta postura es muy similar a la postura de depredación observada en organismos recientes (<i>esquema I de la Figura 40</i>) pero en este caso se descarta esta posibilidad porque el ejemplar no se encuentra en posición normal de vida. Esta postura ha sido observada en ejemplares fósiles considerados como alóctonos y como respuesta a una conducta de escape de los sedimentos (<i>esquema H de la Figura 41</i>).
CT 3732	Postura de depredación con la superficie dorsal expuesta, y donde la disposición de los brazos es asimétrica e irregular con los extremos enrollados (<i>Figura 44</i>). Esta postura ha sido observada en ofiuroideos recientes, encontrados en aglomeraciones a diferentes niveles encima de la presa (<i>esquema I de la Figura 40</i>).
CT 3320	Postura de depredación con la superficie ventral expuesta, y donde la disposición de los brazos es asimétrica e irregular con los extremos enrollados (<i>Figura 43</i>). Esta postura ha sido observada en ofiuroideos recientes, encontrados en aglomeraciones a diferentes niveles encima de la presa (<i>esquema I de la Figura 40</i>).

Algunos autores han discutido brevemente la forma de conservación de ofiuroideos fósiles en diferentes yacimientos (Ishida et al., 1998; Ishida y Kurita, 1998), y mencionan que cuando la mayoría de los ejemplares se encuentra con la superficie dorsal expuesta, el depósito es autóctono o parautóctono. Con respecto a los ofiuroideos fósiles de la Cantera Tlayúa, no es posible hacer este tipo de inferencias, ya que estos organismos han sido recolectados en diferentes niveles (zonas) estratigráficos cuyas siglas no fueron registradas durante la recolecta, por lo tanto no es posible definir el evento de depósito al que pertenece dentro de la secuencia, además, no se registró la posición de las lajas en los estratos.

Dos de las causas por las cuales los ofiuroideos de la Cantera Tlayúa son encontrados con la superficie ventral expuesta en las lajas que los contienen pueden ser

las siguientes: 1) en condiciones de hipersalinidad los ofiuroideos recientes pierden la habilidad de voltear sus cuerpos a la posición normal de vida (Emson y Foote, 1979) y son depositados con la superficie dorsal hacia el sustrato, y 2) en depósitos de ofiuroideos fósiles la posición invertida puede deberse al transporte por corrientes, las cuales desplazan a estos organismos desde su hábitat natural hasta enfrentarlos a condiciones estresantes; algunos ofiuroideos moribundos son capaces de voltear su cuerpo en posición de vida, pero algunos otros no sobreviven a las nuevas condiciones y se depositan con la superficie dorsal del disco hacia el sustrato, ya que representa la parte más pesada del cuerpo y ocurre por inercia (Radwanski, 2002).

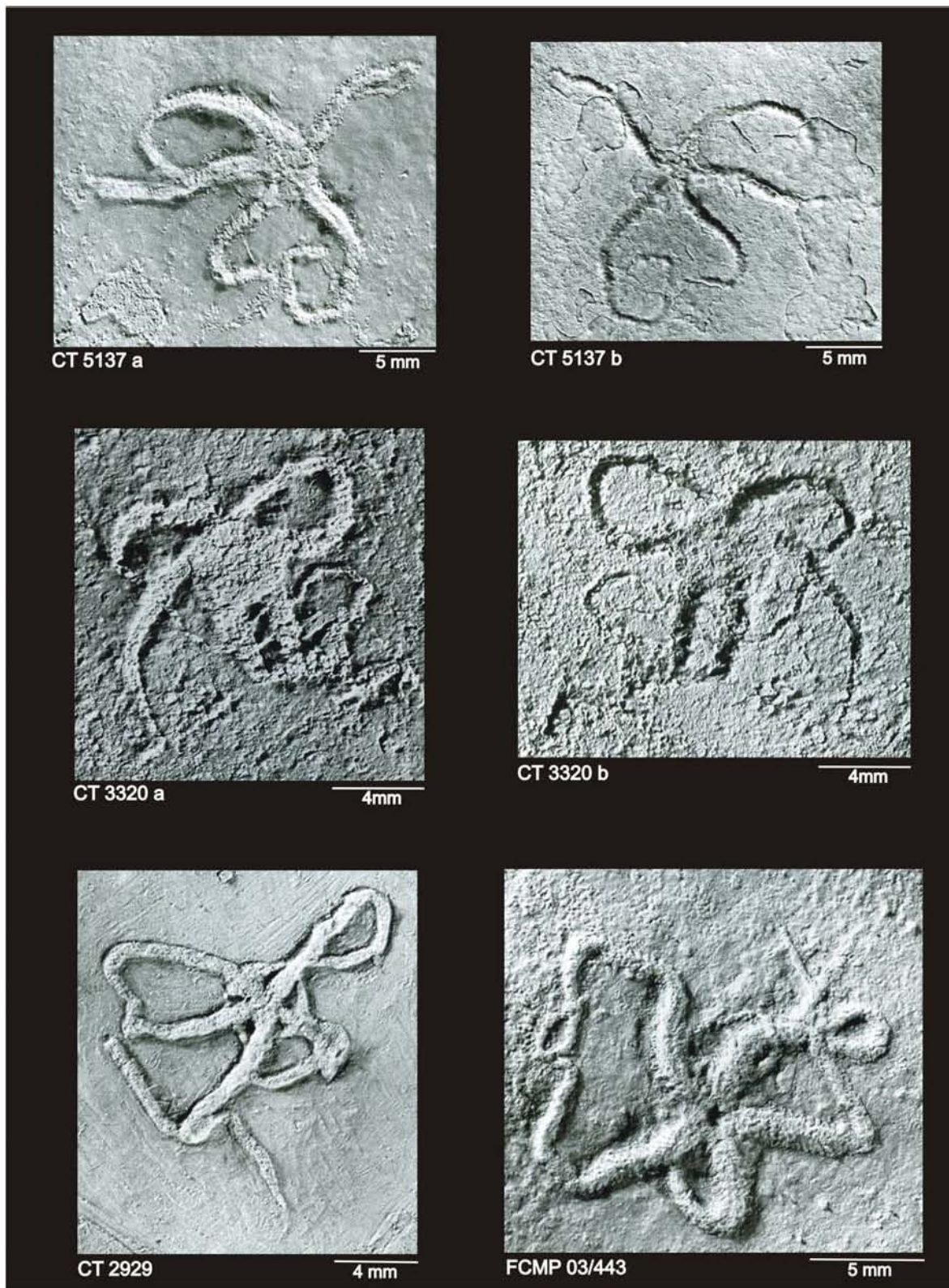


Figura 43. **Ophiura especie a.** Fotografías de los ejemplares CT 5137 a y b (molde y contramolde); CT 3320 a y b (molde y contramolde); CT 2929 y FCMP 03/443, colectados en la localidad Cantera Tlayúa, y donde se muestran diferentes posturas del cuerpo.

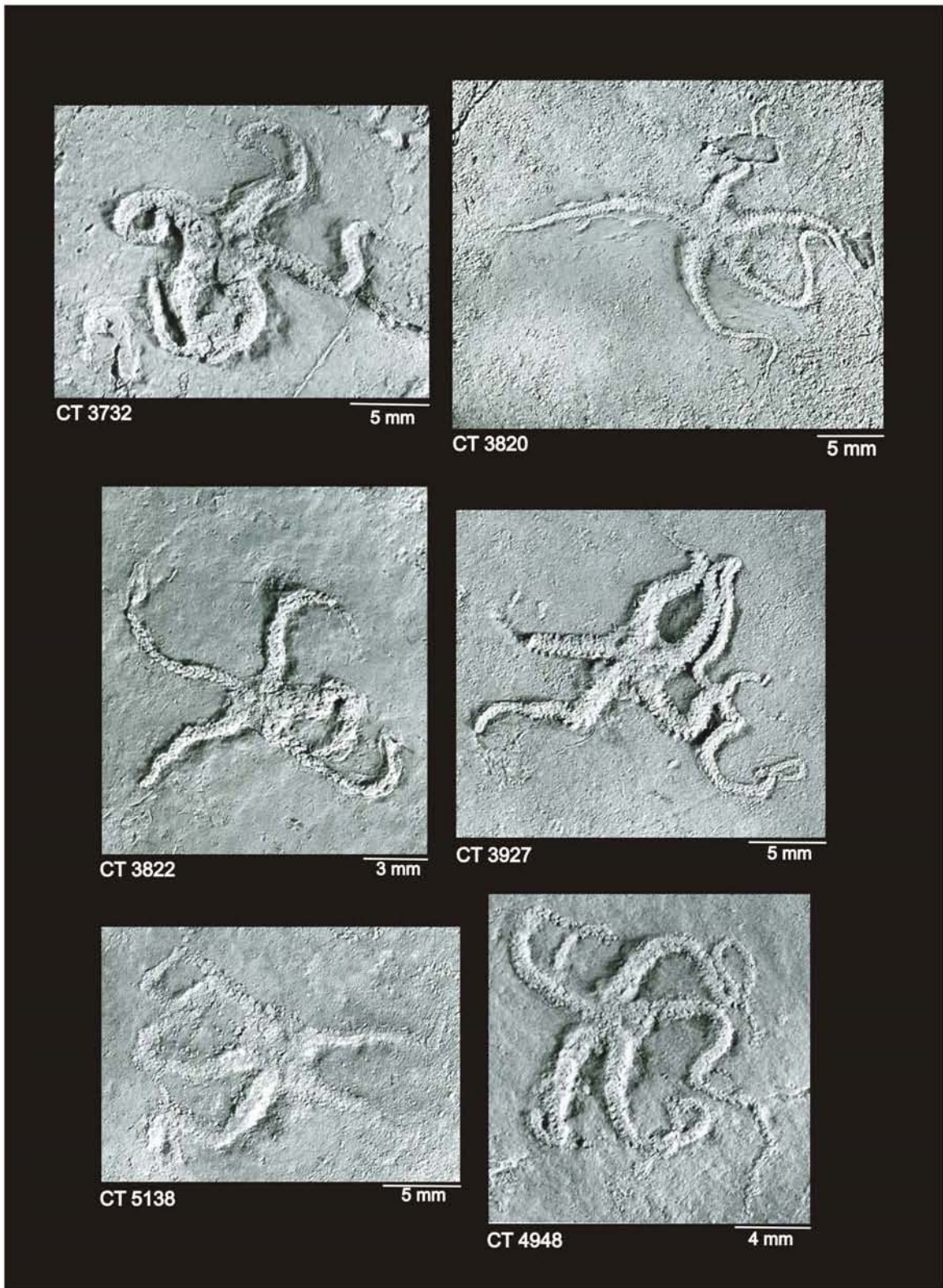


Figura 44. *Ophiura* especie a. Fotografías de los ejemplares CT 3732; CT 3820; CT 3822; CT 3927; CT 5138 y CT 4948; colectados en la localidad Cantera Tlayúa, y donde se muestran diferentes posturas del cuerpo.

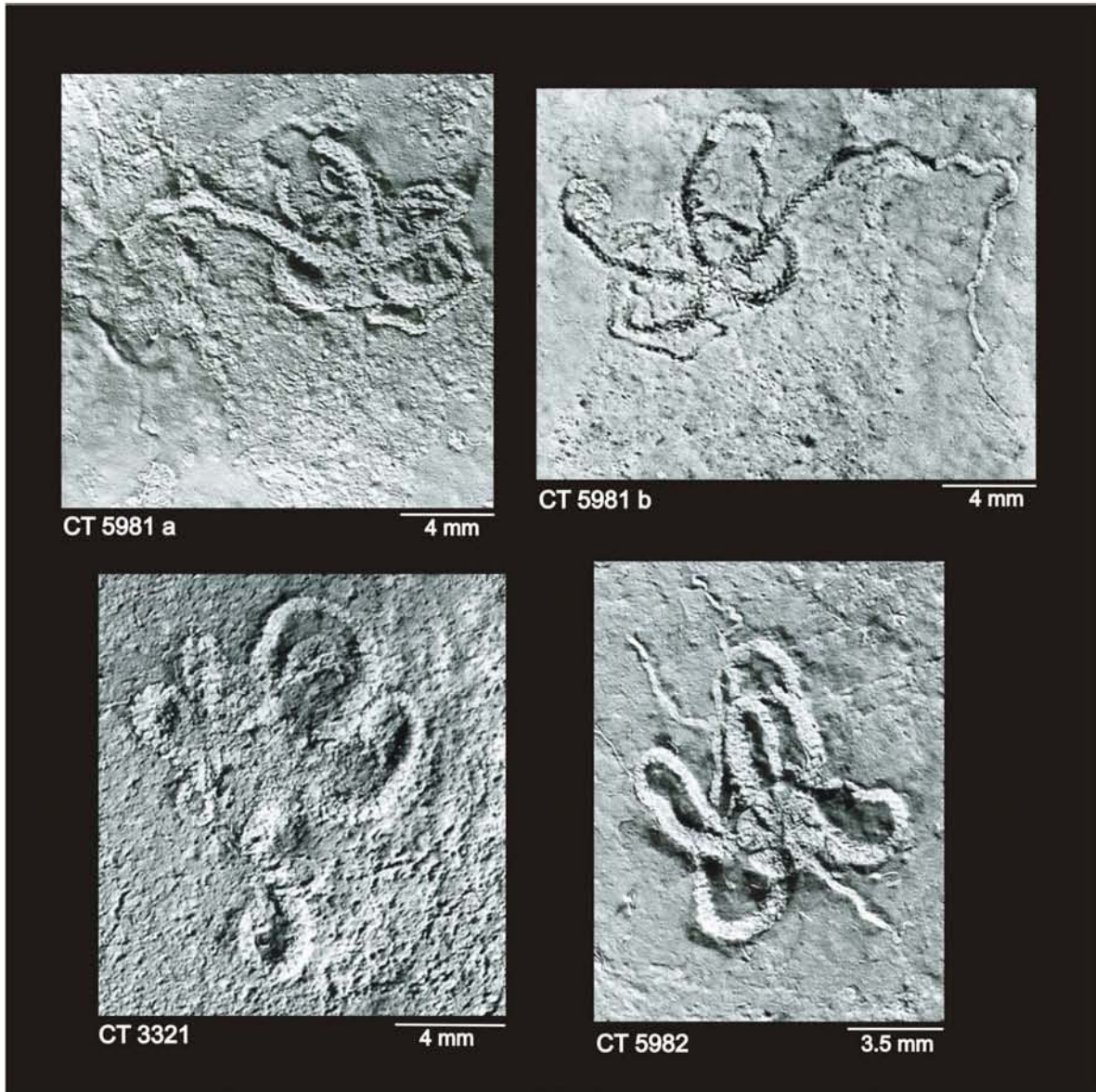


Figura 45. *Ophiura* especie a. Fotografías de los ejemplares CT 5981 a y b (molde y contramolde); CT 3321 y CT 5982, colectados en la localidad Cantera Tlayúa, y donde se muestran diferentes posturas del cuerpo.

Los ofiuroideos de Tlayúa pudieron estar expuestos a condiciones de hipersalinidad y corrientes débiles, entre otros eventos intermitentes como la turbidez del agua, los cuales provocaron cambios en el ambiente donde se encontraban y que afectaron en gran medida a estos organismos, ocasionando la muerte de algunos más rápido que otros, e induciendo un depósito azaroso de sus cuerpos, que en conjunto representan mayor cantidad de ejemplares con la superficie ventral expuesta dentro de las lajas que los contienen.

SAN JUAN DE LA COSTA

Los tres ejemplares de *Stegophiura* cf. *S. nodosa* pertenecientes a la localidad San Juan de la Costa, están conservados con la superficie ventral expuesta en la laja que los contiene, posición que no corresponde a la normal de vida, suponiendo que la laja se encontraba en posición inferior dentro de los estratos, aunque ésta no fue registrada al momento de recolectarla. Los ejemplares de *Stegophiura* cf. *S. nodosa* se encuentran conservados de manera excepcional, como impresiones de fosfato en limolita grisácea, los discos en los tres casos están completos y la mayoría de los brazos están articulados (*Figura 46*). En el ejemplar no. 1 se observan cuatro brazos incompletos dispuestos de manera radial, en dos de ellos está conservada una tercera parte, en dos brazos únicamente los primeros 3 a 5 segmentos, y el quinto brazo está ausente desde la base. En el ejemplar no. 2 uno de los brazos está completo, mientras que tres de los brazos únicamente conservan una tercera parte, en el último de los brazos sólo está presente alrededor de la mitad del total de los segmentos, la disposición de los mismos es radial. En dos de los brazos del ejemplar no. 3, únicamente se preservó la mitad de su longitud, en dos más están presentes los primeros 5 a 6 segmentos, y en el último de los brazos solamente están presentes los 3 primeros, los brazos en este ejemplar se encuentran dirigidos hacia una misma dirección (opuesta a los ejemplares 1 y 2) (*Figura 46*).

Los brazos de ejemplares recientes de la especie *Stegophiura nodosa*, a la cual están conferidos los ofiuroides fósiles recolectados en San Juan de la Costa, son sumamente frágiles, sobre todo en los extremos distales, debido a que en esta región del cuerpo los brazos son mucho más agudos y delgados que en la base; incluso en la mayoría de los ejemplares secos de organismos recientes de esta especie, estos segmentos se encuentran ausentes. La presencia de por lo menos uno de los brazos completos en los ejemplares de *Stegophiura* cf. *S. nodosa*, sugiere que no fueron transportados del sitio de depósito y que fueron rápidamente cubiertos por sedimentos; sin embargo, debido a que se encuentran en posición invertida y el tercer ejemplar con los brazos orientados, es posible que hayan sido influenciados por corrientes moderadas capaces de depositar a los ejemplares con el lado más pesado hacia abajo, (con la superficie dorsal del disco en contacto con el fondo), y de orientar los brazos de uno de los ejemplares sin desarticularlos. Este tipo de conservación también ha sido observada en otros ofiuroides fósiles (Radwanski, 2002).

En el ambiente de depósito en donde se formaron las rocas fosilíferas de San Juan de la Costa han sido registrados indicadores de agua someras como surgencias (Piper, 1991). La ausencia de las partes medias y distales en la mayoría de los brazos de los ejemplares de *Stegophiura* cf. *S. nodosa*, puede deberse a la capacidad que tienen estos equinodermos de desprender los segmentos distales de sus brazos cuando las condiciones ambientales se tornan estresantes de manera temporal (tales como el aumento en la salinidad del agua o en la concentración de oxígeno) (Lawrence, 1991; Makra y Keegan, 1999), lo cual sugiere que pudieron haber cambios repentinos en las condiciones. Otra posible forma de explicar la ausencia de los segmentos distales de los brazos podría ser la respuesta conductual de estos organismos ante la posible depredación, ya que cuando se sienten amenazados por sus principales depredadores como peces carnívoros, cangrejos, langostas, asteroideos y otros ofiuroides (Radwanski, 2002), suelen autotomizar una parte de sus brazos. En San Juan de la Costa hay evidencia de la presencia de posibles depredadores de ofiuroides, representada por numerosas escamas de peces en la misma roca donde se encuentran fosilizados estos organismos.



Figura 46. *Stegophiura* cf. *S. nodosa*. Fotografía 2x donde se muestran los tres ejemplares recolectados en la localidad San Juan de la Costa, BCS. Se encuentran numerados de izquierda a derecha como 1, 2 y 3.

Las surgencias producen depósitos de fosfatos debido a la gran cantidad de materia orgánica que transportan (Piper, 1991), este mineral es el principal responsable de la fosilización de los ofiuroides estudiados de San Juan de la Costa. Al mismo tiempo, estas surgencias provocaron que las aguas superficiales se volvieran anóxicas y frías, lo cual pudo facilitar la fosilización de esqueletos articulados de estos organismos, ya que la

baja concentración de oxígeno retarda la desintegración de tejidos orgánicos en los ofiuroides (y en otros organismos), lo cual permitió, además de un enterramiento rápido, que sus partes esqueléticas se mantuvieran unidas.

EL JOBO

El único ejemplar del Género B especie c, procedente de la localidad El Jobo, Chiapas, presenta un buen estado de conservación debido a la permineralización de las estructuras de su cuerpo (*Figura 47*). Este ejemplar está conservado con la superficie ventral expuesta dentro de la laja que lo contiene; a simple vista sus brazos parecen extremadamente cortos y dispuestos radialmente; sin embargo, las tomografías computarizadas realizadas al ejemplar (*Figura 30*) revelan que la longitud de los brazos es mayor y presentan una disposición más clara: uno de los brazos se encuentra en posición recta hacia arriba, dos están dirigidos hacia el lado izquierdo y con los extremos hacia abajo, y los dos restantes hacia el lado derecho, con los extremos dirigidos hacia arriba (*Figura 47*).

Algunas especies recientes pertenecientes a dos géneros de la subfamilia Ophioleucinae (*Ophiocirce* y *Ophiernus*), además de la especie jurásica *Ophiopinna elegans*, presentan series de espinas accesorias en la mayoría de las placas laterales de los brazos, las cuales forman pares de abanicos en cada segmento del brazo sobre la superficie dorsal. Estas estructuras son capaces de moverse libremente en el agua, en posición erecta y comprimida con respecto al brazo. Los organismos poseedores de estas espinas accesorias pueden nadar con vivacidad y control, con movimientos dirigidos a una altura de hasta 1 m sobre el sustrato. Los eventos que originan los episodios de nado, los cuales pueden durar hasta 13 segundos, no están determinados, pero esta acción puede ser provocada por contacto directo de algún otro organismo u objeto o por alteraciones o disturbios en sedimentos cercanos (Hendler, 1991). En el ofiuroides fósil Género B especie c, no es posible observar las espinas accesorias de las placas laterales de los brazos debido a la fragilidad de las mismas, y a que este ejemplar fósil se encuentra conservado con la superficie ventral expuesta.

El tipo de roca y fauna acompañante del ejemplar Género B especie c, revelan que se trataba de un ambiente costero intermareal no favorable para la conservación de organismos tan frágiles como los ofiuroides, ya que este tipo de ambientes está

influenciado por la energía del oleaje y la abrasión de los sedimentos; sin embargo, un evento de enterramiento rápido, pudo dejar aislado al organismo de diversos agentes físicos, químicos y biológicos de destrucción, favoreciendo de esta manera, la conservación completa de su cuerpo. La posible presencia de espinas accesorias en el ejemplar Género B especie c, pudo haber contribuido a la conservación completa del organismo, ya que éstas podrían haber ayudado a realizar un nado controlado capaz de esquivar corrientes. La disposición de los brazos del ofiuroido fósil de la localidad El Jobo, muestra claramente una posición de transición entre caminata y nado, la cual ha sido observada en organismos recientes de *Ophiernus adpersus* (Hendler, 1991), lo que sugiere que se encontraba realizando estas actividades al momento de ser sepultado.



Figura 47. Género B especie c. Fotografía 2x del ejemplar completo colectado en la localidad El Jobo, Chiapas. Tomado de Martin-Medrano (2003).

ALTARES

El único ejemplar de la localidad Altares, *Amphiura senonensis*, presenta una conservación excepcional debido a que su cuerpo está completo y articulado, y se encuentra conservado con la superficie ventral expuesta en la laja que lo contiene, dos de sus brazos están extendidos paralelamente y presentan ligeras ondulaciones a lo largo de los mismos, la primera mitad de los tres brazos restantes está dirigida hacia el lado contrario a los dos primeros, mientras que los segmentos medios y distales se encuentran hacia la misma dirección de los dos anteriores (Figura 48). El ejemplar se encuentra conservado en lutita calcárea de color verde grisáceo.

Los ejemplares recientes pertenecientes al género *Amphiura* son organismos que suelen enterrarse en sedimentos lodosos a unos cuantos centímetros hacia abajo del sustrato, donde solamente los extremos distales de sus brazos se encuentran expuestos en la superficie. Este comportamiento permite evitar a los depredadores y cambios hostiles en las condiciones ambientales (Woodley, 1975). Los extremos distales de los brazos de estos organismos pueden llegar a ser muy abundantes en la superficie del sustrato, y algunas especies como *Amphiura filiformis* y *Amphiura chiajei* contribuyen con el 40 al 80% de la actividad infaunal en busca de alimento (Duchene y Rosenberg, 2001). Al momento de morir, el ofiuroido *Amphiura senonensis* de Altares no se encontraba enterrado en el sedimento, ya que la posición de sus brazos es paralela con respecto al plano de estratificación y no perpendicular (Woodley, 1975), más bien, se encontraba sobre la superficie y antes de ser enterrado en un evento rápido de depósito (de lo contrario el ejemplar no estaría completo) estuvo expuesto a corrientes moderadas, lo cual es posible inferir debido a que los organismos recientes del género *Amphiura* suelen encontrarse en zonas costeras donde están expuestos a corrientes y olas provocadas por tormentas, las cuales pueden alterar la superficie y remover sedimentos, exponiendo a los diversos organismos que se encontraban ya enterrados, o contribuir con una mayor cantidad de sedimentos de manera rápida sobre los ya existentes (McIntosh, 1975). El ambiente de depósito de la Formación Aguja, en la cual está enclavada la localidad Altares, ha sido interpretado como una llanura de inundación influenciada por intrusiones marinas y canales distributarios provenientes del continente. Este ambiente coincide con el hábitat actual del género *Amphiura* (Pagett, 1979) al cual pertenece el ejemplar fósil de Altares.

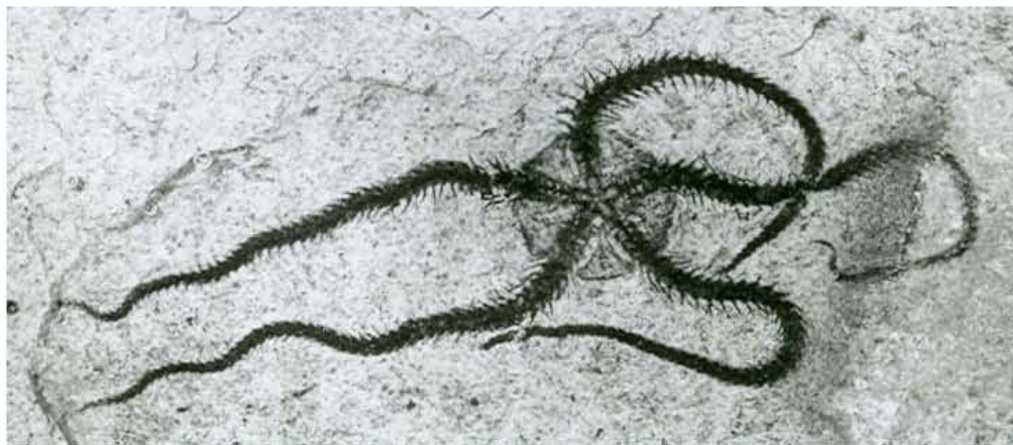


Figura 48. *Amphiura senonensis*. Fotografía 3x donde se muestra el único ejemplar procedente de la localidad Altares, Chihuahua. Tomado de Martín-Medrano, 2003.

REDOMA

El ofiuroido *Ophiomusium* especie d proveniente de la localidad Redoma, Formación Cerro del Pueblo en Coahuila (Figura 49), está conservado con la superficie dorsal expuesta, posición que corresponde a la normal de vida si la laja que lo contiene se encontrara en posición inferior dentro de los estratos, aunque ésta no fue registrada al momento de recolectarla. En este ejemplar ninguno de los brazos está completo y debido al gran tamaño de las placas laterales de los brazos es posible contar el número de segmentos de cada uno. En el brazo más largo están conservados los primeros 14 segmentos (Figura 36) y a partir de éste, siguiendo el sentido de las manecillas del reloj, los brazos siguientes presentan 0, 11, 2 y 10 segmentos respectivamente; en la misma dirección que el brazo con 10 segmentos se puede observar a 2 cm de separación varios fragmentos de brazos aislados, los cuales se encuentran en posición perpendicular al resto del cuerpo y están parcialmente incluidos en la roca.

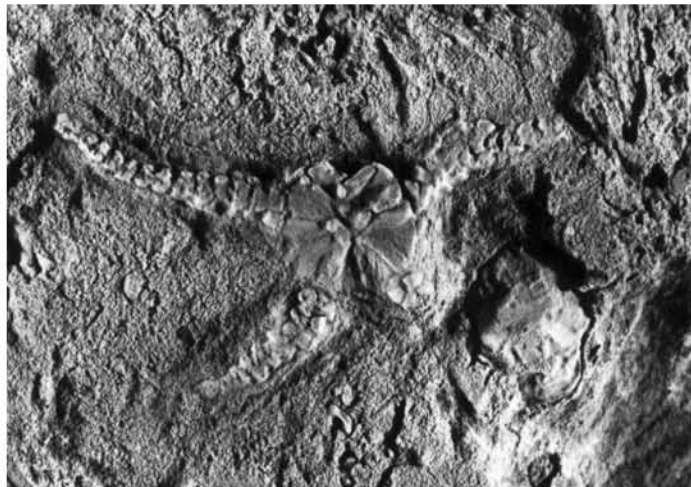


Figura 49. *Ophiomusium* especie d. Fotografía 2x del ejemplar procedente de la localidad Redoma, Coahuila.

Ophiomusium especie d probablemente era habitante de aguas someras, ya que el ambiente de depósito propuesto para la localidad Redoma donde fue recolectado, representa una combinación de ambientes dulceacuícolas, salobres y marinos someros dentro de un complejo deltaico. Las especies recientes del género *Ophiomusium* se encuentran en ambientes con profundidades que van desde moderadas hasta 5000 m

(Tyler, 1980), información que no permite relacionar a *Ophiomusium* especie d con ningún ambiente en específico.

En la calcarenita en la cual está conservado el ejemplar de Redoma, existe una gran cantidad de fragmentos orgánicos de distintas formas y tamaños cuya naturaleza es imposible de reconocer, pero su presencia sugiere que el ejemplar fue transportado junto con otros organismos hasta quedar sepultados en un evento rápido, probablemente ocasionado por tormentas, lo cual evitó que el cuerpo del ofiuroido sufriera más fracturas de las que el transporte previo había ocasionado.

Debido a que en el ofiuroido *Ophiomusium* especie d ninguno de los brazos está completo, no es posible definir la disposición de los mismos; sin embargo, un fragmento del brazo que se encuentran en posición perpendicular, podría indicar una postura de escape, misma que ha sido observada en ofiuroides recientes y fósiles (esquemas D-G de la *Figura 40*, y esquemas C-E de la *Figura 41*). Siguiendo esta posibilidad, cabe señalar que una capa de sedimento de tan sólo 5 cm es capaz de impedir el escape de los ofiuroides (Donovan, 1991), el ejemplar de *Ophiomusium* especie d seguramente sufrió un rápido enterramiento del cual no fue capaz de liberarse, quedando conservado en esta postura.

CONCLUSIONES

El registro de ofiuroides fósiles de México consta en la actualidad de 20 ejemplares y una capa de varios cientos de especímenes. La edad y número de ejemplares para cada estado son los siguientes: un ejemplar del Pensilvánico de Oaxaca, trece ejemplares del Cretácico Temprano (Albiano) de Puebla, uno del Cretácico Tardío (Campaniano) de Chihuahua, uno del Cretácico Tardío (Campaniano) de Coahuila, un ejemplar del Eoceno medio de Chiapas, tres ejemplares del Oligoceno de Baja California Sur, y una capa de ofiuroides del Plioceno de Baja California Sur.

En este trabajo, se describen los ejemplares de ofiuroides pertenecientes a los estados de Puebla, Chihuahua, Coahuila, Chiapas y Baja California Sur (aquellos pertenecientes al Oligoceno), lo que los convierte en las primeras formas descritas detalladamente para nuestro país.

Los trece ofiuroides fósiles procedentes de la localidad Cantera Tlayúa en Puebla, pertenecen a una nueva especie del género *Ophiura*, nombrada informalmente en este trabajo como *Ophiura* especie a. Estos organismos quizá llegaron vivos al ambiente de depósito en diferentes episodios, y fueron capaces de realizar algunas actividades antes de ser sepultados en eventos moderadamente rápidos.

El ejemplar de la localidad Altares en Chihuahua, pertenece a la especie fósil *Amphiura senonensis*, representa el primer hallazgo de un ejemplar completo de esta especie en el mundo y, por lo tanto, constituye la descripción más detallada y completa hasta el momento. Este registro mexicano amplía la distribución de la especie, ya que representa el registro más occidental dentro del Dominio del Tethys. Antes de sufrir un enterramiento rápido, este organismo probablemente estuvo expuesto a corrientes moderadas en el ambiente de depósito en el que se encontraba.

El ofiuroides fósil procedente de la localidad Redoma en Coahuila, pertenece a una nueva especie del género *Ophiomusium*, nombrada informalmente en este trabajo como *Ophiomusium* especie d. Este ejemplar tal vez murió sepultado en un evento rápido ocasionado probablemente por tormentas.

El ejemplar procedente de la localidad El Jobo en Chiapas, nombrado informalmente en este trabajo como Género b especie c, representa un nuevo género y especie de la subfamilia Ophioleucinae. Este organismo probablemente se encontraba realizando actividades de locomoción en el momento en que fue sepultado rápidamente.

Los tres ejemplares de la localidad San Juan de la Costa en Baja California Sur, están conferidos a la especie reciente *Stegophiura nodosa*, referidos en este trabajo como *Stegophiura* cf. *S. nodosa*, lo cual representa el primer registro fósil en el mundo para dicha especie. Estos organismos quizá murieron en condiciones de estrés ambiental y bajo la influencia de corrientes moderadas.

La determinación taxonómica precisa de la mayoría de los ofiuroideos fósiles mexicanos, permitirá en un futuro establecer las bases adecuadas para desarrollar estudios confiables que involucren diferentes aspectos dentro de las ramas de la Sistemática, Evolución, Paleoecología, Paleobiogeografía, entre otros.

La escasa conservación de los ofiuroideos como fósiles obedece a la frágil naturaleza de sus cuerpos. Aunque el registro fósil de estos organismos en México es aparentemente escaso, antes de este trabajo era considerado aún más escaso y prácticamente inexistente (no se había abordado su estudio sistemático dada la falta de interés en el estudio del grupo hasta hace algunos años). El análisis paleontológico realizado en este trabajo muestra que el alcance estratigráfico de estos organismos en México es muy amplio, abarcando desde el Pensilvánico hasta el Plioceno, hecho que podría marcar la pauta de que estos organismos siempre han sido diversos y abundantes.

BIBLIOGRAFÍA

- Agassiz, L., 1835, Description de quelques especes de cyprins du lac de Neuchatel, qui sont encore inconnues aux naturalistes. *Mem. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.*, **33-48**.
- Aguilar, M., 1993, Bioestratigrafía general del Terciario (Paleógeno) de la localidad El Jobo, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 59 p.
- Aizenberg, J., Tkachenko, A., Weiner, S., Addadi, L., and Hendler, G., 2001, Calcitic microlenses as part of the photoreceptor system in brittlestars. *Nature*, **412**: 819-822.
- Alencáster, G., 1973, Una nueva especie de *Toucasia* en el Cretácico Medio de los Estados de Oaxaca y Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana*, **36**: 4-20.
- Alencáster, G., y Pantoja-Alor, J., 1986, *Coalcomana ramosa* (BOEHM) (Bivalvia-Hippuritacea) del Albiano Temprano del Cerro Tuxpan, Jalisco. *Bol. Soc. Geol. Mex.*, **47**: 33-46.
- Alexander, C. J., 1931, A New Lower Cretaceous Ophiuroid. *J. Paleont.*, **5(2)**: 152-153, pl. 20.
- Allison, R. C., 1967, The Cenozoic Stratigraphy of Chiapas, Mexico, with Discussions of the Classifications of the Turritellidae Selected Mexican Representatives. Tesis doctoral, Universidad de California, Berkeley, 225 p.
- Allison, R. C., and Adegoke, O. S., 1969, The *Turritella rina* group (Gastropoda) and its relationship to *Torcula* Gray. *J. Paleont.*, **43 (5)**: 1248-1266.
- Allman, 1863, On a new fossil Ophiuridan, from Post-Pliocene strata of the valley of the Forth. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, **5**: 101-104.
- Alvarado-Ortega, J., 2005, Sistemática de los peces Ichthyodectiformes de la Cantera Tlayúa, Puebla, México. Tesis doctoral, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 302 p.
- Alvarado-Ortega, J., y Espinosa-Arrubarrena, L., 2004, Conservación de tejidos blandos en los fósiles de la cantera Tlayúa. Mem. IX Congreso Nacional de Paleontología, Chiapas, p. 16.
- Alvarado-Ortega, J., González-Rodríguez, K.A., Blanco-Piñon, A., Espinosa-Arrubarrena, L., and Ovalles-Damián, E., (en prensa), Mesozoic Osteichthyan of México. In: Vega, F.J., Nyborg, T., Perrilliat, M.C., Montellano, M., Cevallos, S.R.S., and Quiroz, S. (eds.), Studies on Mexican Paleontology. Springer-Verlag, Netherlands.
- Anderson, J. R., 2003, Taphonomy of Eocene ophiuroids from the Coastal Plain of Georgia. Geological Society of America, Joint Annual Meeting, March 2003.

- Andrade-Ramos, P., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S., and Lozano-García, S., 2002, A Late Cretaceous association from Altares, Chihuahua, México. *J. Vertebr. Paleontol.*, **22 (3)**, suppl., 32 A.
- Applegate, S. P., 1986, The El Cien Formation, Strata of Oligocene and Early Miocene age in Baja California Sur. *Univ. Nac. Autón. Méx., Inst. Geol., Revista*, **6 (2)**: 145-162.
- Applegate, S. P., 1987, A preliminary study of the Tlayúa Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Soc. Mex. Paleont.*, **1**: 40-50.
- Applegate, S. P., 1992, A new genus and species of Pycnodont *Tepexichthys aranguthyorum* from the Cretaceous (Albian) of Central México, Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Univ. Nac. Autón. Méx., Inst. Geol., Revista*, **10 (2)**: 164-178.
- Applegate, S. P., 1996, An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México: 529-538. *In*: Arratia, G., and Viehl, G., (eds.), Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology. Verlag, Germany, 529-538.
- Applegate, S. P., and Espinosa-Arrubarrena, L., 1982, Litographic limestone like deposits in Tepexi de Rodríguez, Puebla. 42th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Mexico City, Field guide for the excursion, 39 p.
- Applegate, S. P., González-Rodríguez, K., and Alvarado-Ortega, J., 2000, Fish fauna of the Tlayúa quarries. *In*: Espinosa-Arrubarrena, L., Montellano-Ballesteros, M., and Applegate, S.P. (coord.), Paleontological highlights of the Mixteca Poblana in Central Mexico. Field guide, 60 Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, UNAM and Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Special Publication, 97-130.
- Applegate, S. P., Espinosa-Arrubarrena, L., and Alvarado-Ortega, J., (en prensa), Revision of Recent Investigations in the Tlayúa Quarry. *In*: Vega, F.J., Nyborg, T., Perrilliat, M.C., Montellano, M., Cevallos, S.R.S., and Quiroz, S. (eds.), Studies on Mexican Paleontology. Springer-Verlag, Netherlands.
- Aronson, R. B., 1987, Predation on fossil and Recent ophiuroids. *Paleobiology*, **15**: 20-25.
- Aronson, R., and Sues, H., 1988, The fossil record of Brittlestars beds. *In*: Burke, R., Mladenov, P., Lambert, P., and Parsley, R. (eds.), Echinoderm biology. A.A. Balkema Pub., Netherlands, 147-148.
- Avendaño, M. J., 2002, Paleobiología de los gasterópodos eocénicos de la Depresión Central de Chiapas, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 65 p.
- Bambach, R., 1985, Classes and Adaptive Variety: The Ecology of diversification in Marine Faunas through the Phanerozoic. *In*: Valentine, J. (ed.), Phanerozoic diversity patterns, profiles in Macroevolution. Princeton University Press, Princeton, 191-253.
- Barnes, R., y Ruppert, E., 1996, Zoología de los invertebrados. McGraw Hill Interamericana, México, 1114 p.

- Barthel, K. W., Swinburne, N. H. M., and Conway Moris, S., 1990, Solnhofen. A study in Mesozoic paleontology. Cambridge University Press, Cambridge, 236 p.
- Bell, F. J., 1892, A contribution to the classification of ophiuroids, with descriptions of some new and little know forms. *Zool. Soc. London, Proc.*, (1892) p. 175-183.
- Belyaev, G. M., and Litvinova, N. M., 1972, New genera and species of deep-sea Ophiuroidea. *Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir.*, **77 (3)**: 5-20. (In Russian).
- Benammi, M., Urrutia-Fucugauchi, J., and Alvarado-Ortega, J., 2003, Magnetic polarity stratigraphy of the Tlayúa Formation near Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, México. Reunión Anual 2003 de la Unión Geofísica Mexicana. Puerto Vallarta, Jalisco. Libro de Resúmenes, p. 56.
- Benammi, M., Urrutia-Fucugauchi, J., and Alvarado-Ortega, J., 2004, Magnetic polarity stratigraphy of the "Mexican Solnhofen", the Tlayúa Formation near Tepexi de Rodríguez, State of Puebla, México. European Geoscience Union 2004. *Geophys. Res. Abstr.*, **6**: 56.
- Berry, C. T., 1934, Miocene and Recent Ophiura skeletons. *In*: Mathews, E.B. (ed.), Studies in Geology, John Hopkins University Press, Baltimore, no. 11: 9-135.
- Berry, C. T., 1938, Ophiurans from the Upper Senonian of South Limburg, Holland. *J. Paleont.*, **12 (1)**: 61-71.
- Berry, C. T., 1941, Cretaceous ophiurans from Texas. *J. Paleont.*, **15 (1)**: 61-67.
- Binyon, J., 1972, Physiology of echinoderms. Perman Press, England, 264 p.
- Blake, D., & Aronson, R., 1998, Eocene Stelleroids (Echinodermata) at Seymour Island, Antarctic Peninsula. *J. Paleont.*, **72 (2)**:339-353.
- Blanco, A., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J. G., Frey, E., Adatte, T., y González, A.H., 2001, Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noreste de México. *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, **18 (2)**: 186-199.
- Boardman, R., Cheetham, A., and Rowell, A. (eds.), 1987, Fossil Invertebrates, Blackwell Science Editorial, England, 713 p.
- Bottjer, D., Etter, W., Hagadorn, J., and Tang, C. (eds.), 2002, Exceptional Fossil Preservation, A Unique View on the Evolution of Marine Life. Columbia University Press, New York, 403 p.
- Brett, C. E., 1990, Obrution Deposits. *In*: Briggs, D.E.G., and Crowther, P.R., (eds.), Palaeobiology, A Synthesis. Blackwell Scientific Publications, England, p. 239-243.
- Brett, C. E., Moffat, H. A., and Taylor, W. L., 1997, Echinoderm Taphonomy, Taphofacies, and Lagerstätten. *Paleontological Society Papers*, **3**: 147-190.

- Buitrón, B. E., y Malpica-Cruz, R., 1987, Tepexi de Rodríguez, Puebla, una localidad fosilífera de México. I Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, México, D.F., Libreto guía de la excursión, 15 p.
- Buitrón, B. E., y Solís-Marín, F. A., 1993, La biodiversidad en los equinodermos fósiles y recientes de México. *In: Gío-Argaez, R., y López-Ochoterena, E., (eds.), Diversidad biológica en México*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 209-231.
- Buitrón, B. E., Solís, F. A., Miranda, J. C., y Miranda, J. B., 1994, El hallazgo de un Ofiuroides Pliocénico de la Región de Vizcaíno, Baja California Sur. Mem. XII Convención Geológica Nacional, Sociedad Geológica Mexicana: 26-27.
- Burmeister, H., 1837, Handbuch der Naturgeschichte. Zum Gebrauch bei vorlesungen entworfen. 3 2 S Abt.: Zoologie., Berlin, pp. 369-858.
- Cabral, M. A., 1995, Los icnofósiles de vertebrados terrestres del Terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 107 p.
- Cabrera, F., Narváez, G., Chávez, J. M., Hernández, R., Alcántara, J., y Gómez, F., 1982, Exploración carbonífera de la Cuenca de Ojinaga, Chihuahua. *In: Castañeda, P. M., El carbón en México. Boletín informativo del sector energético, 6 (11): 41-63.*
- Clark, H. L., 1911, North Pacific Ophiurans in the collection of the United States National Museum. *Bull. United States National Mus.*, **75**: 1-302.
- Clark, H. L., 1915, Catalogue of Recent ophiurans: based on the collection of the Museum of Comparative Zoology. *Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, **25**:163-376, 20 pls.
- Clark, D. L., 1959, Texas Cretaceous ophiuroids. *J. Paleont.*, **33 (6)**: 1126-1127.
- Clarkson, E. N. K., 1993, Invertebrate Palaeontology and Evolution. Third edition, The Cambridge University Press, England, 434 p.
- Cope, D., England, B., Brown, R. B., Westgate, J., and Pittman, J., 2003, A Late Cretaceous (Campanian) marine vertebrate microfauna from the Aguja Formation of Chihuahua, Mexico. *J. Vertebr. Paleontol.*, **23 (3)**, suppl., 42 A.
- Darton, N. H., 1921, Geologic reconnaissance in Baja California. *J. Geol.*, **29**: 720-748.
- Dean, J., 1999, What makes an ophiuroid? A morphological study of the problematic Ordovician stelleroid *Stenaster* and the palaeobiology of the earliest asteroids and ophiuroids. *Zool. J. Linn. Soc.*, **126**: 225-250.
- Dietl, G., and Mundlos, R., 1972, Okologie und Biostratonomie von *Ophiopinna elegans* (Ophiuroidea) aus dem Untercollovium von La Voulte (Sudfrankreich). *N. Jb. Geol. Palaont.*, 1972/98: 449-464.
- Donovan, S. K., 1991, The taphonomy of echinoderms: calcareous multi-element skeletons in the marine environment. *In: Donovan, S.K. (ed.), The Processes of Fossilization*. Columbia University Press, North Carolina, p. 241-263.

- Duchene, J. C., and Rosenberg, R., 2001, Marine benthic faunal activity patterns on a sediment surface assessed by video numerical tracking. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **223**: 113-119.
- Durham, J. W., Arellano, A.R.V., and Peck, J.H., 1955, Evidence for no Cenozoic Isthmus of Tehuantepec seaways. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **66**: 977-992.
- Eberth, D. A., Delgado-de Jesús, C. R., Lerbekmo, J. F., Brinkman, D. B., Rodríguez-de la Rosa, R. A., and Sampson, S. D., 2004, Cerro del Pueblo Fm. (Difunta Group, Upper Cretaceous), Parras Basin, southern Coahuila, Mexico: references sections, age, and correlation. *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, **21 (3)**: 335-352.
- Emson, R. H., and Foote, J., 1979, Environmental tolerances and other adaptive features of two intertidal rock pool Echinoderms. Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms, Brussels, 163-169.
- Emson, R. H., and Wilkie, I. C., 1981, The arm coiling response of *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje). In: Lawrence, J. (ed.), Echinoderms: Proceedings of the Int. Conference. Balkema, Rotterdam, p. 11-18.
- Escartin, J., and Aubrey, D., 1995, Flow structure and dispersion within algal mats. *Estuar. Coast Shelf S.*, **40**: 451-472.
- Espinosa-Arrubarrena, L., and Applegate, S. P., 1996, A posible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. In: Arratia, G., and Viohl, G., (eds.), Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology. Verlag, Germany, p. 539-550.
- Farmanfarmaian, A., Socci, R., and Iannaccone, V., 1982, Interaction of heavy metals with intestinal transport mechanisms in echinoderms. In: Lawrence, J.M. (ed.), Echinoderms: Proceedings of the International Conference. Balkema, Rotterdam, p. 339-344.
- Feldmann, R. M., Vega, F., Applegate, S. P., and Bishop, G., 1998, Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *J. Paleont.*, **72(1)**: 79-90.
- Fell, H. B., 1960, Synoptic keys to the genera of Ophiuroidea. *Victoria Univ. Wellington, Zool. Publ.*, **26**: 1-44.
- Fell, H. B., 1962a, A living somasteroid, *Platasterias latiradiata* Gray. *Univ. Kansas Paleont. Contrib.*, **6**: 1-16.
- Fell, H. B., 1962b, Evidence for the validity of Matsumoto's classification of the Ophiuroidea. *Seto Marine Biol. Lab. Publ.*, **10 (2)**: 145-152.
- Fernández-Becerra, S., 1985, Levantamiento a detalle de columnas estratigráficas en el área de Tepexi de Rodríguez, Puebla-"Cantera Tlayúa". Petróleos Mexicanos, Superintendencia General de Exploración, Zona Centro, Distrito Poza Rica, 31 p. (inédito).

- Ferrusquía-Villafranca, I., 1996, Contribución al conocimiento geológico de Chiapas-el Área de Ixtapa-Soyaló. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín, 109, 130p.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Applegate, S. P., and Espinosa-Arrubarrena, L., 1999, First Paleogene selachifauna of the middle American-Caribbean-Antillean region, La Mesa de Copoya, west-central Chiapas, México; systematics and paleontological significance. *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, **16 (2)**: 155-174.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Applegate, S. P., and Espinosa-Arrubarrena, L., 2000, First Paleogene selachifauna of the middle American-Caribbean-Antillean region, La Mesa de Copoya, west-central Chiapas-geologic setting. *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, **17 (1)**: 1-23.
- Fischer, R., Galli-Oliver, C., Gidde, A., and Schwennicke, T., 1995, The El Cien Formation of southern Baja California, Mexico: Stratigraphic precisions. *Newsl. Stratigr.*, **32 (3)**: 137-161.
- Forbes, E., 1843, On the Radiata of the Eastern Mediterranean. Part I., Ophiuridae. *Trans. Linn. Soc. London*, **19**: 143-153, pls 13-14.
- Frost, S. H., and Langenheim, R. L., 1974, Cenozoic Reef Biofacies; Tertiary Larger Foraminifera and Scleractinian Corals from Chiapas, Mexico. Illinois University Press, 388 p.
- Gage, J. A., and Tyler, P. A., 1991, Deep-sea Biology: A natural History of Organisms at the Deep-sea Floor. Cambridge University Press, Cambridge, 504 p.
- García, P., y Contreras, A., 2003, Tafonomía. *In*: García, P., Sour, F., y Montellano, M., Paleontología. Prensas de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, p. 45-74.
- González, J., 1963, Exploración geológica del área Tumbalá-Chilón, Chiapas, Coatzacoalcos, Ver. Petróleos Mexicanos, Superintend. Gen. Explor. Zona Sur, Informe Geológico no. 490, 107 p. (inédito).
- Gray, J. E., 1840, A synopsis of the genera and species of the class Hypostoma (Asterias Linn.). *Ann. Mag. Nat. History*, **6**:175-184, 275-290.
- Gregory, J. W., 1897, The classification of the Palaeozoic echinoderms of the group Ophiuroidea. *Zool. Soc. London, Proc.*, (1896): 1028-1044.
- Gregory, J. W., 1899, The Stelleroidea. *In*: Lankester, E.R. (ed.), A Treatise on Zoology (3). Adam and Charles Black, London, p. 237-281.
- Guerrero-Arenas, R., 1998, Foraminíferos y ostrácodos de la localidad tipo de la Formación Tepetate en Baja California Sur, México: Implicaciones bioestratigráficas y paleoambientales. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 54 p.

- Guerrero-Arenas, R., 2004, Icnofósiles de invertebrados de la Formación Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 49p.
- Hagenow, F. Von, 1840, Monographie der Rugen'schen Kreide-Versteinerungen. Abt. 2. Neues Jahrb. F. Mineralogie etc. Stuttgart.
- Haude, R., and Thomas, E., 1983, Ophiuren (Echinodermata) des hohen Oberdevon im nordlichen Rheinischen Schiefergebirge. *Palaeont. Z.*, **57**: 121-142.
- Hausback, P. B., 1984, Cenozoic volcanis and tectonic evolution of Baja California Sur, Mexico. *In: Geology of the Baja California Peninsula*, The pacific Section Society of Economic Paleontologist and mineralogist. Frizze, Los Angeles, p. 219-237.
- Heim, A., 1922, Notes on the Tertiary of southern Lower California. *Geol. Mag.*, **59**: 529-547.
- Helm, C., Jagt, J.W.M., and Kutscher, M., 1999, Early Campanian ophiuroids from the Hannover area (Lower Saxony, Northern Germany). *Berliner geowiss. Abh.*, **30**: 161-173.
- Hendler, G., 1991, Echinodermata: Ophiuroidea. *In: Giese, A.C., Pearse, J.S., and Pearse, V.B. (eds.), Reproduction of Marine Invertebrates*. Volume VI. Echinoderms and Lophophorates. Boxwood Press, California, p. 355-511.
- Hendler, G., 1996, Class Ophiuroidea, Vol. 14. *In: Blake, J. A., Scott, P. H., and Lissner, A. (eds.), Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel, Miscellaneous Taxa*. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, California, p. 112-179.
- Hendler, G., and Miller, J. E., 1991, Swimming ophiuroids-Real and imagined. *In: Yanagisawa, T., Yasumasu, I., Oguro, C., Suzuki, N., Motokawa, T. (eds.), Biology of Echinodermata*. Balkema, Rotterdam, p. 179-190.
- Hendler, G., Miller, J.E., Pawson, D. L., and Kier, P. M., 1995, Sea Stars, Sea Urchins, and Allies. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 390 p.
- Hertz, M., 1927, Die Ophiuroiden der deutscher Tiefsee-Expedition. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf den Damfer Valdiviva 1898-1899*, **22 (3)**: 59-122.
- Hess, H., 1962, Mikropalaontologische Untersuchungen an Ophiuren. L. Einleitung. *Eclogae Geol. Helv.*, **55**: 595-608.
- Hess, H., 1964, Die Ophiuren des englischen Jura. *Eclogae Geol. Helv.*, **57 (2)**: 755-802.
- Hotchkiss, F., Prokop, R., and Petr, V., 1999, Isolated skeletal ossicles of a new brittlestar of the Family Cheiropterasteridae Spencer, 1934 (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Lower Devonian of Bohemia (Czech Republic): *J. Czech Geol. Soc., Praha*, **44(1-2)**.

- Hughes, D. J., 1998, Subtidal brittlestar beds. An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Natura 2000 report prepared for Scottish Association of Marine Science (SAMS) for the UK Marine SACs Project, 1-62.
- Imlay, R. W., 1936, Evolution of the Coahuila Peninsula, Mexico, Part IV, Geology of the western part of the Sierra de Parras. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **47**: 1091-1152.
- Ishida, Y., and Fujita, T., 2000, Escape behavior of epibenthic ophiuroids buried in the sediment: Observations of extant and fossil *Ophiura sarsii sarsii*. In: Barker, M.F. (ed.), Echinoderms 2000. Balkema Publishers, Rotterdam, p. 285-292.
- Ishida, Y., and Kurita, T., 1998, *Ophiura sarsii sarsii* (Echinodermata, Ophiuroidea) from the Late Pliocene Hachioji Formation in Niigata Prefecture, Central Japan. *Paleont. Res.*, **2**: 137-144.
- Ishida, Y., Tanabe, T., Ito, T., and Hachiya, K., 1998, Paleo-environment of fossil ophiuroids from the Plio-Pleistocene Hijikata Formation of the Kakegawa Group, Shizuoka Prefecture, Central Japan. In: Mooi, R., and Telford, M. (eds.), Echinoderms: San Francisco. Balkema Publishers, Rotterdam, p. 365-370.
- Jagt, J. W. M., 1998, Post-Paleozoic ophiuroids. *Geology Today*, March-April: 77-80.
- Jagt, J. W. M., 2000, Late Cretaceous-Early Palaeogene echinoderms and the K/T boundary in the southeast Netherlands and northeast Belgium. Part 3. Ophiuroids. *Scripta Geol.*, **121**: 1-179.
- Jagt, J. W. M., and Kutscher, M., 1998, Late Cretaceous ophiuroids from Germany and the Netherlands: An update. In: Mooi, R., and Telford, M. (eds). Echinoderms: San Francisco. Balkema Publishers, Rotterdam, p. 371-376.
- Jangoux, M., 1987a, Diseases of Echinodermata. I. Agents microorganisms and protists. *Dis. Aquat. Organ.*, **2 (2)**: 147-162.
- Jangoux, M., 1987b, Diseases of Echinodermata. II. Agents metazoans (Mesozoa to Bryozoa). *Dis. Aquat. Organ.*, **2 (3)**: 205-234.
- Jangoux, M., 1987c, Diseases of Echinodermata. III. Agents metazoans (Annelida to Pisces). *Dis. Aquat. Organ.*, **3 (1)**: 59-83.
- Kashiyama, Y., Fastovsky, D. E., Rutherford, S., King, J., and Montellano, M., 2004, Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, México). *Cretaceous Res.*, **24**: 407-431.
- Kesling, R. V., 1969, A new brittle-star from the Middle Devonian Arkona Shale of Ontario. *Contrib. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, **23**: 37-51.
- Kesling, R. V., and Le Vasseur, D., 1971, *Strataster ohioensis*, a new Early Mississippian brittle-star, and the paleoecology of its community. *Contrib. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, **23**: 305-341.

- Kidwell, S. M., and Baumiller, T., 1990, Experimental desintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen and decay thresholds. *Paleobiology*, **16**: 247-271.
- Kirkland, J. I., and Aguillón-Martínez, M. C., 2002, *Schizorhiza*: a unique sawfish paradigm from the Difunta Group, Coahuila, Mexico. *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, **19 (1)**: 16-24.
- Kirkland, J. I., Hernández, R., Aguillón, M. C., Delgado de Jesús, C. R., Gómez, R., and Vallejo, I., 2000, The Late Cretaceous Difunta Group of the Parras Basin, Coahuila, Mexico, and its vertebrate fauna. *In*: 60th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, editado por la Universidad Nacional Autónoma de México y la Universidad Nacional Autónoma del Estado de Hidalgo. Avances en Investigación, Publicación especial, p. 133-172.
- Klinghardt, F., 1932, Beobachtungen an lebenden und fossilen Schlangen-Seesternen, Quallen und Rudisten. *Jahrb. Preussichen geol. Landesanst. Berlin*, **53**: 947-963.
- Koehler, R., 1904, Ophiures de mer profonde. *Siboga Exped. Mon.*, **45a**: 1-176.
- Koehler, R., 1914, A Contribution to the study of ophiurans of the United States National Museum. *Bull. United States National Mus.*, **84**: 1-173.
- Kondo, Y., 1997, Inferred bivalve response to rapid burial in a Pleistocene shallow-marine deposit from New Zealand. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **128**: 87-100.
- Kuhn, O., 1963, Die Tierwelt des Solnhofener Schiefers. Wittenberg-Lutherstadt: Ziemsen.
- Kutscher, F., 1940, Ophiuren-Vorkommen im Muschelkalk Deutschlands. *Z. Dtsch. Geol. Ges.*, **92**: 1-18.
- Kutscher, M., and Jagt, J. W. M., 2000, Early Maastrichtian ophiuroids from Rugen (northeast Germany) and Mon (Denmark). *In*: Jagt, J. W. M., Late Cretaceous and Palaeogene echinoderms, Part 3. Ophiuroids. *Scripta Geol.*, **121**: 1-179.
- Kutscher, M., and Villier, L., 2003, Ophiuroid remains from the Toarcian of Sainte-Verge (Deux-Sevres, France): paleobiological perspectives. *Geobios*, **36**: 179-194.
- Lamarck, J. B. A., 1801, Systeme des Animaux sans vertebres. Paris Chez Deterville, 8vo. viii, 432 p.
- Lamarck, J. B. A., 1816, Histoire Naturelle des Animaux sans vertébrés, présentant les caracteres généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espes qui s'y rapportent; Precedes d'une Introduction offrant la Détermination des caracteres essentiels de l'Animal, sa distinction du Vegetal et des autres corps naturels, en fin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie, Tome Second: Libraire Verti'pere, Paris, 568 p.
- Lawrence, J., 1991, Analysis of characteristics of echinoderms associated with stress and disturbance. *In*: Yanagisawa, T., Yasumasu, I., Oguro, C., Suzuki, N., and Motokawa, T. (eds.), Biology of Echinodermata. Balkema, Rotterdam, p. 11-26.

- Lehman, T. M., 1985, Stratigraphy, sedimentology, and paleontology of Upper Cretaceous (Campanian-Maastrichtian) sedimentary rocks in Trans-Pecos, Texas. Tesis de Doctorado, University of Texas at Austin, Austin, 299 p.
- Lehman, T. M., 1989, *Chasmosaurus mariscalensis*, sp. nov., a new ceratopsian dinosaur from Texas. *J. Vertebr. Paleontol.*, **9 (2)**: 137-162.
- Lehman, T. M., 1997, Late Campanian dinosaur biogeography in the western interior of North America. *In*: Wolberg, D. L., Stump, E., Rosenberg, G. (eds.), Dinofest International: proceedings of Arizona State University symposium, p. 223-240.
- Lewis, D. N., 1993, Catalogue of the type and figured specimens of fossil Asteroidea and Ophiuroidea in The Natural History Museum. *Bull. Nat. Hist. Mus. (Geol.)*, **49 (1)**: 47-80.
- Lewis, R., 1980, Taphonomy. *In*: Broadhead, T. W., and Waters, J. A. (eds.), Echinoderms, Notes for a short course. University of Tennessee, Department of Geological Science, Studies in Geology 3, p. 27-39.
- Licari, G. R., 1960, Geology and amber deposits of the Simojovel area, Chiapas. Tesis de Maestría, Universidad de California, Berkeley, 142 p.
- Liddell, W. D., 1975, Ecology and biostratigraphy of a Middle Ordovician echinoderm assemblage from Kirkfield, Ontario. Tesis de Maestría, University of Michigan, Michigan.
- Linnaeus, C., 1758, *Systema Naturae* 10th edition. Holmiae.
- Litvinova, N. M., 1989a, Ecological interpretation of structural characteristics of arms in brittlestars. 1. Variability of the Shape of Arm Vertebrae. *Zool. Zh.*, **68 (9)**: 97-105.
- Litvinova, N. M., 1989b, Ecological interpretation of structural characteristics of arms in brittlestars. 2. Variability and functional morphology of vertebral joints in arms. *Zool. Zh.*, **68 (10)**: 41-55.
- Litvinova, N. M., 1994, The life forms of ophiuroidea (based on the morphological structures of their arms). *In*: David, B., Guille, A., Féral, J.P., and Roux, M. (eds.), Echinoderms through time. Balkema, Rotterdam, p. 449-454.
- Ljungman, A. V., 1867, Ophiuroidea viventia huc usque cognita enumerata. *Ofversigt af Kongl. Vetenskap-Akademiens Forhandlingar, Stockholm*, **1866**: 303-336.
- Ljungman, A. V., 1871, For teckning ovfer uti vestindien af Dr A. Goes samt under Korvetten Josephinas Expedition i Atlantiska Oceanen samlade Ophiurider. *Ofversigt af Kongl. Vetenskap-Akademiens Forhandlingar, Stockholm*, 615-658.
- Ludwig, H., 1886, Die von G. Chierchia auf der Fahrt der Kgl. Ital. Corvette Vittor Pisani gesammelten Holothurian. *Zoologische Jahrbucher. Abtheilung fur Systematik, Geographie und Biologie der Thiere*, **2**: 1-36, pls. 1-2.
- Ludwig, H., 1899, Echinodermen (Stachelhautre). II Klasse. Die Seesterne. *In*: Bronn, H.G. (ed.), Klassen und Ordnungen des Thierreich. Leipzig, v. 2, pt. 3, no. 22, p. 621-623.

- Lutken, C. F., 1856 Bidrag til kundskab om Slangestjernerne. II. Oversigt over de vestindiske Ophiurer. Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren: 1-19.
- Lutken, C. F., 1869, Addiamenta ad historiam Ophiuridarum III. Det Kongelige danske Vidensk. Selsk. Skrifter, 5. Rk. naturv. math. Afd. 8, vol.11 Kobenhavn.
- Lyman, T., 1860, Descriptions of new Ophiuridae, belonging to the Smithsonian Institution and to the Museum of Comparative Zoology at Cambridge. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, **7**: 193-205, 252-262, 424-425.
- Lyman, T., 1865, Ophiuridae and Astrophytidae. *Illustrated catalogue of the Museum of Comparative Zoology*, **1**: 1-200.
- Lyman, T., 1869, Preliminary report on the Ophiuridae and Astrophytidae dredged in deep water between Cuba and the Florida reef, by L. E. Pourtales. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **1**: 309-354.
- Lyman, T., 1875, Zoological results of the Hassler Expedition. II. Ophiuridae and Astrophytidae. *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology*, **8**: 1-34.
- Lyman, T., 1878, Ophiuridae and Astrophytidae of the exploring voyage of the HMS Challenger I. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **5 (7)**: 65-168.
- Lyman, T., 1882, Report on the Ophiuroidea dredged by H.M.S. Challenger, during the years 1873-1876. *Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger Zoology*, **5**, London: H.M. Stationary Office.
- MacFadden, B. J., 1992, Interpreting extinction from the fossil record; methods, assumptions and case examples using horses (Family Equidae). In: Novacek, M.J. and Wheeler, Q.D. (eds.), *Extinction and Phylogeny*. Columbia University Press, Columbia,
- Madsen, F. J., 1977, The Ophioleucidae (Ophiuroidea). *Galathea*, **14**: 109-122.
- Madsen, F. J., 1983, A review of the Ophioleucinae stat. rev. (Echinodermata, Ophiuroidea) with the erection of a new genus, *Ophiostriatus*. *Steenstrupia*, **9 (2)**: 29-69.
- Makra A., and Keegan, B. F., 1999, Arm regeneration in *Acrocnida brachiata* (Ophiuroidea) at Little Killary, West Coast of Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, **99B (2)**: 95-102.
- Malpica-Cruz, R., Pantoja-Alor, J., y Galguera-Rosas, G., 1989, Microfacies de la Cantera Tlayúa, Puebla, México. Simposium Regional de México, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Memorias, **3**: 53-56.
- Martill, D., 1989, A new Solnhofen in México. *Geology Today*, January-February: 25-28.
- Martin-Medrano, L., 2003, El registro de ofiuroideos fósiles de México y la descripción de dos nuevas formas para el Cretácico y Terciario. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 55p.

- Martínez-Cabrera, H. I., 2004, Caracteres anatómicos de la madera como indicadores paleoambientales: el caso de la flora de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur. Tesis de Maestría, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. 102 p.
- Matsumoto, H., 1915, A New Classification of the Ophiuroidea: with descriptions of new genera and species. *Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Proc.*, **67**: 43-92.
- Matsumoto, H., 1917, A monograph of Japanese Ophiuroidea arranged according to a new classification. *Tokyo Univ., Jour. Coll. Sci.*, **38 (2)**: 1- 408.
- McBride, E. F., Weidie, A. E., Wolleben, J. A., and Laudon, R. C., 1974, Stratigraphy and structure of the Parras and la Popa Basins, northeastern Mexico. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **84**: 1603-1622.
- McIntosh, W. C., 1975, The marine invertebrates and fishes of St. Andrews. Edinburgh.
- Meyer, C. A., 1984, Palokologie und Sedimentologie der Echinodermenlagerstätte Schofgraben (mittleres Oxfordien, Wiessenstein, Kt. Solothurn). *Eclog. Geol. Helv.*, **77**: 649-673.
- Meyer, D., 1971, Post mortem disarticulation of recent crinoid and ophiuroids under natural conditions. *Geol. Soc. Am. Abstr.*, **3**: 645-646.
- Mikulas, R., Petr, V., and Prokop, R., 1995, The first occurrence of a "brittlestar bed" (Echinodermata, Ophiuroidea) in Bohemia (Ordovician, Czech Republic). *Bull. Czech Geol. Surv., Praha*, **70 (3)**: 17-24.
- Miller, H. W., 1958, A new genus and species of Permian ophiuroid from Kansas. *J. Paleont.*, **32 (2)**: 357-361.
- Montellano-Ballesteros, M., 2003, A titanosaurid sauropod from the Upper Cretaceous of Chihuahua, México. *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, **20 (2)**: 160-164.
- Mortensen, T., 1927, Handbook of the echinoderms of the British Islands. Oxford Univ. Press, Oxford, 471 p.
- Mortensen, T., 1977, Echinoderms of the British Isles. Rotterdam, 471 p.
- Muller, J., and Troschel, F. H., 1840. Uber die Gattungen der Ophiuren. *Archiv fur Naturgeschichte, Berlin*, **6**: 327-330.
- Murakami, S., 1963, The dental and oral plates of the Ophiuroidea. *Royal Soc. New Zealand, Trans.*, **4 (1)**: 1-48.
- Murray, G. E., Weidie, A.E. Jr., Boyd, D.R., Forde, R.H., and Lewis, P.D. Jr., 1962, Formational divisions of Difunta Group, Parras Basin, Coahuila and Nuevo Leon, Mexico. *Am. Assoc. Petr. Geol. B.*, **46**: 374-383.
- Nielsen, K. B., 1926, Kalken paa Saltholm. *Danmarks Geol. Unders.* IV. Rk. Vol. Nr. 20. Kobenhavn.

- Packer, D. B., Watling, L., and Langton, R.W., 1994, The population structure of the brittle star *Ophiura sarsii* Lutken in the Gulf of Maine and its trophic relationship to American plaice (*Hippoglossoides platessoides* Fabricius). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **179**: 207-222.
- Pagett, R. M., 1979, Tolerance to brackish water by ophiuroids with special reference to a Scottish sea loch, Loch Etive. *In*: Jangoux, M. (ed.), Echinoderms: present and past. Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms. A.A. Balkema, Rotterdam, p. 223-229.
- Pantoja-Alor, J., 1992, Geología y paleoambiente de la cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. *Rev. Inst. Geol. Univ. Nac. Autón. México*, **9**: 156-169.
- Pantoja-Alor, J., Malpica-Cruz, V.N., y Galguera, G.A., 1989, Geología de los alrededores de la cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Inst. Geol. Univ. Nac. Autón. México, Tercer Simp. Geol. reg. México, Mem.*, **1988**: 61-69.
- Paul, C. R. C., 1988, Extinction and survival in the echinoderms. *In*: Larwood, G. P. (ed.), Extinction and Survival in the Fossil Record. Clarendon Press, Oxford, p. 155-170.
- Paul, C. R. C., 1995, Functional inference in fossil echinoderms. *In*: Emson, R. H., Smith, A.B., and Campbell, A. C. (eds.), Echinoderm Research 1995. Balkema, Rotterdam, p. 215-222.
- Pecheaux, J. F., 1984, Le Senonien Supérieur-Tertiaire de Chiapas (SE du Mexique) et ses macroforaminifères. These de 3 Cycle, Doctorado, Université de Nice, Nice, 154 p.
- Perrilliat, M. C., Avendaño, J., and Vega, F. J., 2003, Middle Eocene Cypraeoideans from the San Juan Formation, Chiapas, southern Mexico. *Rev. Mex. Cienc. Geol.*, **20 (1)**: 41-51.
- Piper, D. Z., 1991, Geochemistry of a Tertiary sedimentary phosphate deposit: Baja California Sur, Mexico. *Chem. Geol.*, **92**: 283-316.
- Quezada-Muñetón, F., 1990, El Cretácico Medio-Superior y el límite Cretácico Superior-Terciario Inferior en la Sierra de Chiapas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, **39**:3-98.
- Quiroz-Barroso, S. A., y Sour-Tovar, F., 1995, Nuevo registro de ofiuroides (Ophiuridae) para el Pensilvánico de América del Norte, proveniente de la Formación Ixtaltepec, Oaxaca. Mem. V Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, México D.F., p. 31.
- Quiroz-Barroso, S. A., and Perilliat, M. C., 1997, Pennsylvanian Nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. *J. Paleont.*, **71 (3)**: 400-407.
- Quiroz-Barroso, S. A., and Perilliat, M. C., 1998, Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. *J. Paleont.*, **72 (6)**: 1011-1024.

- Radwanski, A., 2002, Triassic brittlestar beds of Poland: a case of *Aspiduriella ludeni* (v. Hagenow, 1846) and *Arenorbis squamosus* (E. Picard, 1858). *Acta Geol. Pol.*, **52 (4)**: 395-410.
- Rasmussen, H. W., 1950, Cretaceous Asteroidea and Ophiuroidea, with special reference to the species found in Denmark. *Danmarks Geol. Unders., ser. 2 (77)*: 1-134.
- Rasmussen, H. W., 1952, Cretaceous Ophiuroidea from Germany, Sweden, Spain and New Jersey. *Faerdig fra trykkeriet*, 47-57.
- Rasmussen, H. W., 1972, Lower Tertiary Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from Northern Europe and Greenland. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*, **19 (7)**: 1-83, pls. 1-14.
- Reese, E. S., 1966, The complex behavior of echinoderms. In: Boolootian, R.A. (ed.), Physiology of Echinodermata. John Wiley, New York, p. 157-218.
- Ride, W. D. L., Dupuis, C., Minelli, A., Tubbs, P. K., Cogger, H. G., Kraus, O., y Thompson, F. C. (eds.), 2000. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Cuarta edición, versión española. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Caja España, Madrid, España. 156 p.
- Riding, R., 2000, Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology*, **47 (s1)**: 179-214.
- Rodríguez-de la Rosa, R. A., 2003, Pterosaur tracks from the latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, México. In: Buffetaut, E., and Mazin, J.M., (eds.), Evolution and Paleobiology of pterosaurs. *Geol. Soc. Lond., Special Publications*, **217**: 275-282.
- Rodríguez-de la Rosa, R. A., Aguillón-Martínez, M. C., López-Espinoza, J., and Eberth, D. A., 2004, The Fossil Record of Vertebrate Tracks in México. *Ichnos*, **11 (2)**: 27-38.
- Rodríguez-de la Rosa, R. A., and Cevallos-Ferriz, S. R. S., 1994, Upper Cretaceous zingiberalean fruits with *in situ* seeds from southeastern Coahuila, México. *Int. J. Plant Sci.*, **155 (6)**: 786-805.
- Rodríguez-de la Rosa, R. A., and Cevallos-Ferriz, S. R. S., 1998, Vertebrates of the El Pelillial locality (Campanian, Cerro del Pueblo Formation), southeastern Coahuila, Mexico. *J. Vertebr. Paleontol.*, **18 (4)**: 751-764.
- Rodríguez-de la Rosa, R. A., Cevallos-Ferriz, S. R. S., and Silva-Pineda, A., 1998, Paleobiological implications of Campanian coprolites. *Palaeogeogr. Palaeocl.*, **142**: 231-254.
- Roemer, A. F., 1840, Die Versteinerungen des Norddeutschen Kreidegebirges. I. Hannover.
- Rowe, T., Cifelli, R. L., Lehman, T. M., and Weil, A., 1992, The Campanian Terlingua local fauna, with a summary of other vertebrates from the Aguja Formation, Trans-Pecos Texas. *J. Vertebr. Paleontol.*, **12 (4)**: 472-493.

- Sankey, J. T., 2001, Late Campanian southern dinosaurs, Aguja Formation, Big Bend, Texas. *J. Paleont.*, **75** (1): 208-215.
- Schafer, W., 1972, Ecology and Palaeoecology of Marine Environments. University of Chicago Press, Chicago, 568 p.
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M., González-Barba, G., and Vega, F. J., 2002, New Crabs from the Eocene and Oligocene of Baja California Sur, Mexico and an assessment of the evolutionary and paleobiogeographic implications of mexican fossil decapods. *J. Paleont.*, **76** (6), suppl., 1-43.
- Seibertz, E., and Spaeth, C., 2002, Cretaceous belemnites of Mexico III. The Albian *Neo- and Mesohibolites* of the "Mexican Solnhofen" Tepexi de Rodríguez (state of Puebla) and their biostratonomy (Lower Cretaceous). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **225** (1): 55-74.
- Seilacher, A., 1970, Begriff und bedeutung der Fossil-Lagerstätten. Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie Abhandlungen, p. 34-39.
- Seilacher, A., 1990, Overview, Taphonomy. In: Briggs, D.E.G., and Crowther, P.R., (eds.), Palaeobiology, A Synthesis. Blackwell Scientific Publications, England, 583 p.
- Seilacher, A., Reif, W. E., and Westphal, F., 1985, Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil-Lagerstätten. In: Whittington, H. B., and Morris, S.C. (eds.), Extraordinary Biotas: Their Ecological and Evolutionary Significance. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, London, 311 p.
- Serrano-Brañas, C. I., 1997, Descripción de los dinosaurios pertenecientes a la familia Hadrosauridae del Cretácico Superior del Estado de Coahuila, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Simón Bolívar, México, D.F., 61 p.
- Skold, M., 1998, Escape responses in four epibenthic brittle stars (Ophiuroidea: Echinodermata). *Ophelia*, **49**: 163-179.
- Sladen, W. P., and Spencer, W. K., 1907, A Monograph on the British Fossil Echinodermata from the Cretaceous Formations. Vol. II: The Asteroidea and Ophiuroidea. Palaeontographical Society, London, p. 101-135.
- Smith, A. B., Paterson, G. L. J., and Lafay, B., 1995, Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and paleontological perspectives. *Zool. J. Linn. Soc.*, **114**: 213-243.
- Sour-Tovar, F., 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.
- Spencer, W. K., 1951, Early Palaeozoic starfish. *Royal Soc. London, Philos. Trans.*, ser. B: 87-129, pl. 2-8, text-fig. 1-24.

- Spencer, W. K., and Wright, C. W., 1966. Asterozoans. *In*: Moore, R. C., (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U: Echinodermata 3*. Geological Society of America and Lawrence, Kansas: Univ. Kansas Press, p. U4-U107.
- Speyer, S. E., and Brett, C. E., 1991, Taphonomic controls: background and episodic processes in fossil assemblage preservation. *In*: Allison, P. A., and Briggs, D. E. G. (eds.), Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Plenum Press, New York, 560 p.
- Stancyk, S. E., Fujita, T., and Muir, C., 1998, Predation behaviour on swimming organisms by *Ophiura sarsii*. *In*: Mooi and Telford (eds.), Echinoderms: San Francisco. Balkema Publishers, Rotterdam, p. 425-429.
- Stewart, B., 1998, Can a snake star earn its keep? Feeding and cleaning behaviour in *Astrobrachion constrictum* (Farquhar) (Echinodermata: Ophiuroidea), an euryalid brittle-star living in association with the black coral, *Antipathes fiordensis* (Grange, 1990). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **221**: 173-189.
- Talbot, T. D., and Lawrence, J.M., 2002, The effect of salinity on respiration, excretion, regeneration and production in *Ophiophragmus filograneus* (Echinodermata: Ophiuroidea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **275**: 1-14.
- Tasch, P., 1980, Paleobiology of the Invertebrates. John Wiley and Sons Press, U.S., 975 p.
- Tyler, P. A., 1980, Deep-sea ophiuroids. *Mar. Biol. Ann. Rev.*, **18**: 125-153.
- Umhoefer, P. J., Dorsey, R. J., Willsey, S., Mayer, L., and Renne, P., 2001, Stratigraphy and geochronology of the Comondú Group near Loreto, Baja California Sur, Mexico. *Sediment. Geol.*, **144**: 125-147.
- Valette, A., 1915, Les ophiures de la craie des environs de Sens. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Yonne*, **68**: 125-150.
- Vega, F. J., Cosma, T., Coutiño, M. A., Feldmann, R. M., Nyborg, T. G., Schweitzer, C. E., and Waugh, D., 2001, New Middle Eocene decapods from Chiapas, Mexico. *J. Paleont.*, **75 (5)**: 929-946.
- Viohl, G., 1990, Solnhofen Litographic Limestones. *In*: Briggs, D. E. G., and Crowther, P. R. (eds.), Paleobiology, A synthesis. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 285-289.
- Warner, G. F., 1986, Behavior of brittle-stars: *in situ* observations by divers. *In*: Potts, G. W. (ed.), Behavioral Ecology of underwater organisms. The Underwater Association for Scientific Research Limited, Kent, p. 109-118.
- Westgate, J., Pittman, J., Brown, R. B., and Cope, D., 2002, Continued excavation of the first dinosaur community from Chihuahua, Mexico. *J. Vertebr. Paleontol.*, **22 (3)**, suppl., 118 A.
- Woodley, J. D., 1975, The behavior of some amphiuroid brittle-stars. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **18**: 29-46.

Zittel, K. A., 1879, Handbuch der Palaontologie. Abt. 1, Paläozoologie, v.1, 765 p., 558 text-fig., R. Oldenbourg.

APÉNDICE

GLOSARIO

Aboral. En dirección lejana a la boca; la parte del cuerpo opuesta a la boca.

Abertura de la boca. Extensión de la boca a lo largo del eje del radio.

Adoral. En dirección hacia la boca.

Autotomía. Proceso defensivo provocado en respuesta a un estímulo adverso, consiste en el desprendimiento de uno o varios fragmentos del disco o de los brazos.

Brazo. Proyección ambulacral articulada y móvil que alberga una rama radial del sistema vascular acuífero y del sistema nervioso.

Bursa. Cavidad dentro del disco formada por invaginaciones de la epidermis; funciona como estructura de intercambio gaseoso, se encuentra asociada a los gonoductos, y en ella se lleva a cabo el desarrollo de los embriones.

Calcita. La forma mineral del carbonato de calcio, del cual está formado el endoesqueleto de los equinodermos.

Diámetro del disco. Dimensión del cuerpo de un ofiuoideo, medida desde el borde distal del par de escudos radiales, hasta el interrradio del borde opuesto del disco.

Dientes. Pequeñas placas o espinas insertadas a la placa dental, o en el borde interno de las mandíbulas.

Disco. Región central del cuerpo de un ofiuoideo donde se insertan los brazos, el cual puede ser circular o pentagonal.

Distal. En dirección lejana al centro del cuerpo.

Dorsal. En equinodermos este término puede aplicarse de diversas maneras, pero en ofiuoideos se refiere a la superficie del cuerpo opuesta a la boca.

Elementos esqueléticos. Estructuras dermales de soporte y protección formadas por calcita, y que en conjunto constituyen el estereoma; se encuentran embebidos en una capa delgada de tejido llamada estroma.

Escamas. Elementos esqueléticos delgados y aplanados, que se sobrelapan con algún patrón definido o azarosamente.

Escamas genitales. Oscículos conectados a la placa genital, que soportan el borde de las hendiduras de la bursa.

Escamas tentaculares. Espinas o escamas pequeñas y móviles, asociadas a los pies tentaculares; se encuentran insertadas a las placas ventrales y/o laterales de los brazos. Cubren los poros tentaculares y los pies tentaculares retraídos.

Escudo adoral. Par de placas que se encuentran a los lados de cada uno de los escudos orales.

Escudo oral. Placa relativamente grande que se encuentra en la región distal de la mandíbula; por lo menos uno de los escudos orales está modificado como madreporita.

Escudos radiales. Par de placas en la superficie dorsal del disco de un ofiuoideo, las cuales se encuentran cercanas a la base de cada brazo.

Generalmente son grandes y conspicuas, pero pueden estar ocultas por gránulos o escamas superficiales.

Espinas. Elementos esqueléticos articulados y móviles, largos y delgados.

Espinas del brazo. Espinas insertadas a la placa lateral del brazo.

Espínulas. Elementos esqueléticos con varias proyecciones apicales, insertados a la superficie de escamas y placas.

Fisión. Reproducción asexual que consiste de la separación del cuerpo en dos partes; cada una de ellas puede regenerarse en otro organismo completo.

Gránulos. Elementos esqueléticos diminutos y equidimensionales que se encuentran fijos a la superficie de escamas o placas.

Hendidura de la bursa. Es la abertura de la bursa, localizada en el interrradio ventral del disco y en la base del brazo. Generalmente se presenta una de estas estructuras a cada lado del brazo.

Interradial. Se refiere a la región entre los brazos, ya sea en la superficie dorsal o ventral del disco.

Longitud del brazo. Medida desde el borde del disco hasta el extremo distal del brazo de un ofiuroides.

Longitud del marco de la boca. Medida del cuerpo de un ofiuroides, la cual se considera desde el borde distal de un escudo oral, al borde distal de la primera placa ventral del brazo en la abertura de la boca, del interrradio opuesto.

Madreporita. Placa perforada conectada al anillo vascular acuífero por el canal pétreo; en ofiuroides es un escudo oral modificado.

Mandíbula. Estructura triangular móvil que se extiende dentro de la cavidad de la boca.

Marco de la boca. La serie de oscículos que constituyen la boca; incluye las placas orales, dentales y peristomiales.

Oral. En dirección hacia la boca; parte del cuerpo en la misma superficie de la boca.

Oscículo. Elemento esquelético pequeño embebido en el integumento; el término también es utilizado para referirse a todos los elementos esqueléticos.

Papilas. Ciertos elementos esqueléticos de la mandíbula o del disco.

Papilas dentales. Conjunto de estructuras pequeñas y romas, parecidas a espinas en la placa dental, cercanas al extremo ventral de la mandíbula.

Papilas genitales. Gránulos o espinas insertadas en el borde de las hendiduras de la bursa. El término también se utiliza para referirse a las salidas de los gonoductos en aquellos ofiuroides que no presentan bursas.

Papilas infradentales. En amfiuroideos se refiere a un par de placas pequeñas en forma de bloques, insertadas en el extremo ventral de la mandíbula, y por debajo de los dientes.

Papilas orales. Pequeñas placas en el borde de la boca, insertadas en los bordes de las placas orales y/o en los escudos adorales.

Pies tentaculares. Extensiones del sistema vascular acuífero, las cuales sobresalen a través de aberturas en el esqueleto, o

entre los elementos esqueléticos. Los pies tentaculares están especializados para llevar a cabo funciones como locomoción, alimentación, intercambio gaseoso, enterramiento, o una combinación de funciones.

Placas. Elementos esqueléticos tabulares con formas características y posición determinada, que se articulan y constituyen las diversas estructuras del esqueleto

Placa dorsal del brazo. Una placa en la superficie dorsal de cada segmento del brazo de un ofiuoideo.

Placa genital. Oscículo en forma de barra que conecta el escudo radial al brazo, y soporta el borde radial de las hendiduras de la bursa.

Placa lateral del brazo. Par de placas que cubren los lados de cada segmento del brazo; sostienen las espinas de los brazos.

Placas primarias. Las primeras placas que se forman en la superficie dorsal del disco. En ofiuoideos son las placas radiales y la central. En los adultos pueden formar una roseta cercana al centro del disco, o pueden estar separadas por numerosas placas desarrolladas secundariamente.

Placa ventral del brazo. Una placa que se encuentra en la superficie ventral de cada segmento del brazo de un ofiuoideo.

Poros tentaculares. Abertura entre la placa ventral y lateral del brazo, a través de la cual se proyecta el pie tentacular. Cada segmento del brazo presenta dos poros tentaculares.

Proximal. En dirección hacia el centro del cuerpo.

Radial. En dirección hacia el eje central de un brazo o ambulacro; parte del cuerpo cercana a un brazo o ambulacro.

Segmento del brazo. Una de las series de uniones articuladas que constituyen al brazo; consiste de un oscículo vertebral interno, una placa dorsal, una ventral y dos laterales; además de las estructuras asociadas a estas placas.

Tentáculos orales. Pies tentaculares dentro de la boca.

Ventral. En equinodermos este término se aplica de diversas maneras, pero en ofiuoideos se refiere a la superficie del cuerpo donde se encuentra la boca.

Vértebra. Oscículo interno dentro de un segmento del brazo, el cual está conectado a las vértebras de los segmentos adyacentes por ligamentos y músculos.