



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CEFALÓPODOS DE LA FORMACIÓN SANTIAGO,
MISISÍPICO DE LA REGIÓN DE NOCHIXTLÁN,
OAXACA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

KARLA MARÍA CASTILLO ESPINOZA

TUTOR:

DR. FRANCISCO SOUR TOVAR

2008





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.

| Formato | Ejemplo |
|--|---|
| 1. Datos del alumno Apellido paterno Apellido materno Nombre(s) Teléfono Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Carrera Número de cuenta | 1. Datos del alumno Castillo Espinoza Karla María 56 44 99 69 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 300003323 |
| 2. Datos del tutor Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno | 2. Datos del tutor Dr. Francisco Sour Tovar |
| 3. Datos del sinodal 1 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno | 3. Datos del sinodal 1 Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso |
| 4. Datos del sinodal 2 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno | 4. Datos del sinodal 2 Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez |
| 5. Datos del sinodal 3 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno | 5. Datos del sinodal 3 Dr. Ricardo Barragán Manzo |
| 6. Datos del sinodal 4 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno | 6. Datos del sinodal 4 Dra. Ligia Lucina Pérez Cruz |
| 7. Datos del trabajo escrito. Título Subtitulo Número de páginas Año | 7. Datos del trabajo escrito Cefalópodos de la Formación Santiago, Misipico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca. 58 p 2008 |

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento al Dr. Francisco Sour Tovar por ser un ejemplo a seguir, por su paciencia, tiempo y dedicación que me guiaron durante todo este tiempo y que han sido fundamentales en la realización de este trabajo. A él, en primer lugar, mi agradecimiento.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme pertenecer a ella y brindarme la oportunidad de crecer personal y profesionalmente dentro y fuera de ella.

A los sinodales que gentilmente tuvieron la paciencia y dedicación para leer este escrito y por sus acertados comentarios en beneficio de mi tesis:

Dra. Sara Quiroz por la orientación brindada y corrección de estilo que indudablemente ayudaron a mejorar este trabajo.

Dra. Ana Bertha Villaseñor por su valiosa ayuda en la revisión y corrección del escrito.

Dra. Ligia Pérez Cruz por su atenta lectura y aportaciones que permitieron enriquecer este trabajo.

Dr. Ricardo Barragán por su disposición, interés y aportación de sus conocimientos en la revisión del manuscrito.

Las actividades de campo, elaboración del material fotográfico y otros materiales se realizaron gracias al apoyo económico de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM (DGAPA) por medio de los proyectos: PAPIIT IN214806 y PAPIIT IN209308.

Un reconocimiento especial al M. en C. Daniel Navarro, quien hizo una cuidadosa lectura del texto, por su ayuda en la búsqueda de bibliografía y apoyo técnico.

A la M. en C. Itzia Nieto por compartir conmigo su experiencia y ayuda en el campo, por todo su apoyo y paciencia durante mi estancia en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias.

A la M. en C. Leonora Martín Medrano, por su valiosa ayuda en la elaboración de los moldes que fueron parte fundamental en este trabajo.

Al Biól. Héctor Hernández por su magnífico trabajo en la elaboración de las fotografías.

A la Dra. Virginia Friedman por su ayuda en la obtención de material bibliográfico.

A los biólogos Ana Escalante, Javier Ortega, Oscar Hernández e Ignacio de la Mora por su valiosísima amistad y gran ayuda en el trabajo de campo.

A todo el personal del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, por permitirme formar parte de este excelente equipo de trabajo.

A mis padres y mi hermano por el apoyo incondicional que me dieron a lo largo de mi carrera, forjando en mi valores indispensables para la vida, así como la única arma para defenderme: mis estudios.

GRACIAS

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 4 |
| 1. INTRODUCCIÓN | 5 |
| 2. OBJETIVOS | 5 |
| 2.1. Objetivo General..... | 5 |
| 2.2. Objetivos Particulares..... | 5 |
| 3. ANTECEDENTES | 6 |
| 3.1. Faunas Paleozoicas de la Región de Santiago Ixtaltepec..... | 6 |
| 3.2. Cefalópodos del Paleozoico Superior de México..... | 7 |
| 4. GENERALIDADES DE LOS CEFALÓPODOS..... | 8 |
| 4.1. Morfología | 8 |
| 4.2. Nautiloideos y amonoideos..... | 8 |
| 4.3. Evolución de los nautiloideos | 12 |
| 4.4. Evolución de los amonoideos..... | 13 |
| 5. ÁREA DE ESTUDIO..... | 14 |
| 5.1. Ubicación..... | 14 |
| 5.2. Estratigrafía General | 15 |
| 6. MATERIAL Y MÉTODO..... | 20 |
| 6.1. Trabajo de campo | 20 |
| 6.2. Trabajo de gabinete | 20 |
| 7. RESULTADOS..... | 20 |
| 7.1 Paleontología Sistemática..... | 20 |
| Phylum Mollusca Linneaus, 1758..... | 21 |
| Clase Cephalopoda Cuvier, 1797..... | 21 |
| Subclase Nautiloidea Agassiz, 1847..... | 21 |
| Orden Orthocerida Kuhn, 1940..... | 21 |
| Superfamilia Orthoceratacea M´Coy, 1844..... | 21 |

| | |
|---|----|
| Familia Brachycycloceratidae Furnish, Glenister y Hansman, 1962. | 21 |
| Género <i>Brachycycloceras</i> Miller, Dunbar y Condra, 1933..... | 21 |
| <i>Brachycycloceras</i> sp..... | 21 |
| Superfamilia Pseudorthocerataceae Flower y Caster, 1935..... | 22 |
| Familia Pseudorthoceratidae Flower y Caster, 1935..... | 22 |
| Subfamilia Pseudorthoceratinae Flower y Caster, 1935..... | 22 |
| Género <i>Mooreoceras</i> Miller, Dunbar y Condra, 1933..... | 22 |
| <i>Mooreoceras normale</i> Miller, Dunbar y Condra, 1933..... | 23 |
| Subfamilia Spyroceratinae Shimizu y Obata, 1935..... | 25 |
| Género <i>Mitorthoceras</i> Gordon, 1960..... | 25 |
| <i>Mitorthoceras perfilosum</i> Gordon, 1960..... | 25 |
| Género <i>Reticycloceras</i> Gordon, 1960..... | 27 |
| <i>Reticycloceras</i> sp..... | 27 |
| Orden Nautilida, Agassiz, 1847..... | 28 |
| Superfamilia Tainocerataceae Hyatt, 1884..... | 28 |
| Familia Koninckioceratidae Hyatt, 1884 in Zittel, 1900..... | 28 |
| Género <i>Endolobus</i> Meek y Whorthen, 1865..... | 28 |
| <i>Endolobus clorensis</i> Collinson, 1955..... | 29 |
| Subclase Ammonoidea Zittel, 1884..... | 30 |
| Orden Goniatitida Hyatt, 1884..... | 30 |
| Suborden Goniatitina Hyatt, 1884..... | 30 |
| Superfamilia Goniatitaceae De Hann, 1825..... | 30 |
| Familia Goniatitidae De Hann, 1825..... | 30 |
| Subfamilia Goniatitinae De Hann, 1825..... | 30 |
| Género <i>Goniatites</i> De Hann, 1825..... | 30 |
| <i>Goniatites</i> cf. <i>Goniatites crenistria</i> | 31 |
| Género <i>Beyrichoceras</i> Foord, 1903..... | 33 |
| <i>Beyrichoceras hornerae</i> Miller, 1947..... | 33 |
| Suborden Prolecanitina Miller y Furnish, 1954..... | 36 |

| | |
|---|----|
| Superfamilia Prolecanitaceae Hyatt, 1884..... | 36 |
| Familia Prolecanitidae Hyatt, 1884..... | 36 |
| Género <i>Prolecanites</i> Mojsisovics, 1882..... | 37 |
| <i>Prolecanites americanus</i> Miller y Garner, 1953..... | 38 |
| 8. DISCUSIÓN | 40 |
| 9. CONCLUSIONES..... | 43 |
| 10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 45 |
| 11. LÁMINAS..... | 53 |

RESUMEN

Se describen por primera vez para México ocho especies de cefalópodos: los nautiloideos *Brachycycloceras* sp., *Mooreoceras normale*, *Reticycloceras* sp., *Mitorthoceras perfilosum*, *Endolobus clorensis*, los amonites *Beyrichoceras hornerae*, *Goniatites* cf. *Goniatites crenistria*, *Prolecanites americanus*, y una forma asignable a la Familia Prolecanitidae, procedentes de afloramientos de la Formación Santiago, de la Región de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca.

Se corrobora la edad de Misisípico Inferior (Osageano) de la formación por la presencia de las especies *Beyrichoceras hornerae* y *Prolecanites americanus*, que hasta ahora solamente han sido descritas para el Viseano de Europa y Osageano de Norteamérica.

Los cefalópodos de la Formación Santiago, reafirman la similitud que existe entre las faunas carboníferas del sudeste de México y las faunas de la paleoprovincia del Mid-Continent.

Por las condiciones en las que se encontró el material, la forma de conservación, la litología y la fauna asociada, se considera que el paleoambiente de depósito corresponde a una región marina somera de salinidad normal, baja energía y baja tasa de sedimentación.

1. INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos son organismos exclusivamente marinos que se distinguen de otros moluscos por su habilidad para nadar, su capacidad para nivelar su posición en la columna del agua y por ser agresivos carnívoros. Gracias a ello, tanto en el presente como en el pasado, han alcanzado una amplia distribución geográfica, que sumado a las rápidas tasas de evolución, modo de vida neotónico y potencial de distribución postmortem, permite que estos grupos de fósiles sean utilizados como herramientas bioestratigráficas principalmente para secuencias sedimentarias paleozoicas y mesozoicas (Moore *et al.*, 1952; Boardman *et al.*, 1987).

Los reportes de cefalópodos de la mayoría de los periodos paleozoicos son muy abundantes en Norte América y Europa, principalmente para Inglaterra, Alemania y Bélgica, así como en África del Norte y Australia. En estudios anteriores, la presencia de cefalópodos del Paleozoico Superior de México sólo se conocía en afloramientos del Pérmico, por lo que el presente trabajo representa el primer reporte de cefalópodos (nautiloideos y amonoideos) para el Carbonífero del país. Su hallazgo y análisis genera información que afina las dataciones de las secuencias sedimentarias de la región de Nochixtlán, una de las más completas y mejor expuestas de México; así como también permite interpretar condiciones paleoambientales y establecer correlaciones bioestratigráficas y paleobiogeográficas con otras regiones del mundo.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General.

- Contribuir al conocimiento de los cefalópodos paleozoicos de México.

2.2. Objetivos Particulares

- Determinar y describir los cefalópodos colectados en rocas paleozoicas de la Formación Santiago, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca.

- Analizar las implicaciones bioestratigráficas, paleoambientales y paleogeográficas de la fauna estudiada.

3. ANTECEDENTES

3.1. Faunas Paleozoicas de la Región de Santiago Ixtaltepec

Los afloramientos de rocas sedimentarias paleozoicas del área de Nochixtlán fueron descubiertos en 1964 por Pantoja-Alor, quien en 1970 las describe formalmente considerando a la Formación Tinú como la más antigua y agrupando en ella a rocas de edad tremadociana. A la secuencia del Paleozoico Superior, que aflora principalmente en el área de Santiago Ixtaltepec, la dividió en tres formaciones: la Formación Santiago del Misisípico Inferior, la Formación Ixtaltepec de edad pensilvánica y por último la Formación Yododeñe de posible edad pérmico-triásica.

Posteriormente, varios autores describen la fauna asociada a estas rocas, como es el caso de los grupos fósiles que se encuentran en las rocas de la Formación Tiñú: trilobites (Robison y Pantoja-Alor, 1968), gasterópodos (Yochelson, 1968), cefalópodos (Flower, 1968), braquiópodos inarticulados (Buitrón y Rivera, 1984), así como graptolitos dendroideos (Sour-Tovar y Buitrón, 1987).

Otro tipo de trabajos en los que se analiza la Formación Tiñú son el de Rodríguez-Benitez (1983) quien realizó un estudio palinoestratigráfico de las Formaciones Tinú, Ixtaltepec y Santiago; Armella y Cabaleri (1984) estudiaron la paleoecología y las microfacies de la transgresión tremadociana en la Formación Tiñú; Sour-Tovar (1990) describe las comunidades del Cámbrico-Ordovícico así como sus implicaciones paleoambientales y paleogeográficas.

Sobre las faunas de la Formación Santiago, Navarro-Santillán (1997) determinó diferentes braquiópodos espiriféridos del Misisípico Inferior y posteriormente el mismo autor y colaboradores (2002) describen formalmente cuatro especies de braquiópodos espiriféridos para esta unidad, analizando aspectos bioestratigráficos, paleogeográficos y tectónicos. En el mismo trabajo proponen una nueva división litoestratigráfica para las unidades del Carbonífero de la región. En el 2000, Quiroz-Barroso y colaboradores, registraron la presencia de rostroconchos del género *Pseudomulceodens*.

Sobre las rocas pensilvánicas de la Formación Ixtaltepec, Morales-Soto (1984) realizó un estudio paleoecológico describiendo las comunidades fósiles; posteriormente, Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1989) reportan la existencia de seis géneros de braquiópodos estrofoménidos para la misma formación. En 1991 Sour-Tovar y Quiroz-Barroso analizaron los icnofósiles paleozoicos del área (incluyendo formas tremadocianas y misisípicas); Sour-Tovar (1994) describe los diferentes braquiópodos pensilvánicos; Quiroz-Barroso (1995) estudió los bivalvos del Carbonífero Superior de Nochixtlán; Ortiz-Lozano (1996) analizó las colonias de briozoarios de la Formación Ixtaltepec y sus implicaciones morfológicas y paleoambientales; Quiroz-Barroso y Perrilliat (1997) describieron cinco especies de bivalvos nuculoideos del Pensilvánico y las mismas autoras en 1998 determinaron veinte especies de bivalvos de la misma unidad; en el 2004, Sour-Tovar y Martínez-Chacón describen la fauna de braquiópodos chonétidos de la Formación Ixtaltepec. Así mismo, se han descrito los braquiópodos de la familia Neospiriferinae. (Torres-Martínez, 2005; Torres-Martínez *et al.*, 2008).

3.2. Cefalópodos del Paleozoico Superior de México

El registro de los moluscos cefalópodos del Paleozoico Superior de México es relativamente pobre; entre los pocos trabajos que se conocen se encuentra el de Miller (1944), quien realizó un profundo estudio sobre los cefalópodos del Pérmico de Las Delicias, Coahuila; Cloud (1944) y Wardlaw y colaboradores (1979) también han registrado cefalópodos para el Pérmico de esta área; para esta misma edad, Villaseñor-Martínez y colaboradores (1987) reportaron cefalópodos en la zona de San Salvador Patlanoaya en el estado de Puebla. En el mismo trabajo, se hace una relación cronoestratigráfica con afloramientos de otras regiones del país. Cefalópodos pérmicos también han sido estudiados en la Formación Paso Hondo, Chiapas (Müllerried *et al.*, 1941; Gutiérrez-Gil, 1956; Thompson, 1956), en la Formación Los Monos del área del Antimonio, Sonora (Cooper *et al.*, 1965), así como en la Formación Los Arcos, Olinalá, Guerrero,

(González-Arreola *et al.*, 1994); en 1958 Easton y colaboradores realizaron un estudio de la fauna misisípica del Noroeste de Sonora.

4. GENERALIDADES DE LOS CEFALÓPODOS

4.1. Morfología

Los cefalópodos, como otros moluscos, son organismos de simetría bilateral, celomados y no presentan segmentación. Su cabeza está bien desarrollada, con cerebro y órganos sensoriales incluyendo ojos complejos. El pie está modificado en una serie de tentáculos, ordenados en círculo alrededor de la boca. Los cefalópodos son rápidos nadadores y se mueven por propulsión de agua, sistema por el cual el agua es expulsada a través del hiponoma que le da dirección al desplazamiento. En la región de la cavidad bucal se presenta una estructura esquelética a manera de pico correspondiente a la rádula; este aparato consta de una base cartilaginosa alargada denominada odontóforo, sobre el que se halla un cinturón membranoso que sostiene numerosas hileras de dientes finos, quitinosos y proyectados hacia atrás. Los músculos proyectan la rádula hacia delante, el odontóforo sale de la boca, el cambio de tensión aplana la rádula y ésto provoca la erección de los dientes, cuando el odontóforo es retraído el movimiento raspador se realiza hacia adelante y arriba, de modo que corta pequeñas partículas alimenticias y las transporta a modo de cinta transportadora al interior del tracto digestivo (Barnes y Ruppert, 1996).

El cuerpo está alargado dorso-ventralmente, por lo que su intestino tiene forma de U y la boca y el ano están uno cerca del otro.

La pared del cuerpo consiste en un resistente tejido muscular conocido como manto; éste está cubierto por la cavidad del manto en la que se encuentran los ctenidios, los nefridióforos, los gonoporos y el ano; en la parte dorsal del animal se encuentra la masa visceral con forma elongada y que contiene la mayoría de los órganos vitales (Brusca y Brusca, 2002).

4.2. Nautiloideos y amonoideos

Los nautiloideos y amonoideos fósiles presentan una concha externa que puede tener una gran diversidad de formas. La mayoría de las conchas están enrolladas planispiralmente y son bilateralmente simétricas; cada enrollamiento de 360° de la concha se llama espira o evolución. La concha está formada de tres partes bien diferenciadas: la protoconcha o cámara embrionaria localizada en la zona apical del cono; el fragmocono, que constituye la mayor parte de la concha; la cámara habitacional de longitud variable donde vivían los organismos. En las conchas evolutas las vueltas se aproximan o se sobrelapan ligeramente y el ombligo es amplio; en las conchas involutas, las vueltas cubren a las anteriores, ya sea total o parcialmente formando un ombligo angosto.

La microestructura de la concha está compuesta de tres capas:

1. Una capa externa de porcelana formada por prismas de aragonita.
2. Una capa media llamada nacreus, compuesta de placas delgadas de aragonita intercaladas con placas de materia orgánica. Esta capa continúa siendo secretada sobre la línea de la cámara habitacional.
3. Una delgada capa interna de aragonita llamada anulus que es secretada por los músculos que sujetan al animal a la concha (Moore *et al.*, 1952).

El interior de la concha está formado por cámaras divididas por paredes calcáreas llamadas septos que están perforados por el sifúnculo (Boardman *et al.*, 1987) Fig. 1. El sifúnculo está integrado por una prolongación posterior del manto llamada sifón (endosifúnculo), cubierto por una estructura tubular córnea y calcárea conocida como ectosifúnculo, el cual está compuesto por pequeñas extensiones del septo llamadas cuellos septales y por anillos conectores que se extienden entre dos septos (Moore *et al.*, 1952).

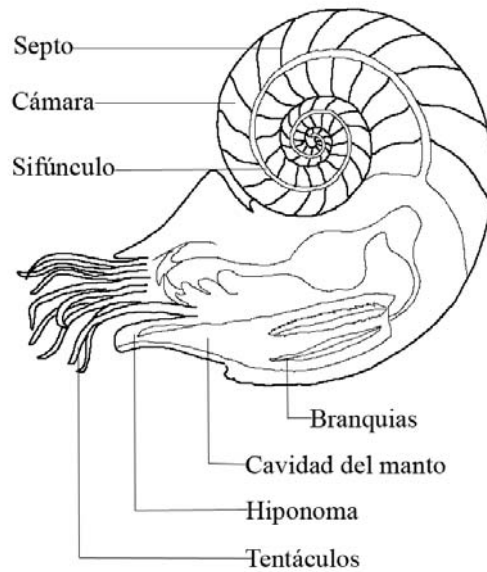


Figura 1. Morfología interna de *Nautilus*, sección sagital (Basado en Moore *et al.*, 1952).

Las suturas son líneas formadas por la unión de un septo con la pared interna de la concha. Por su diversidad y complejidad, las suturas son muy importantes para la clasificación de los cefalópodos; las deflexiones de la sutura dirigidas hacia la abertura de la concha son llamadas sillas y las que están orientadas hacia el interior de la concha se llaman lóbulos (Fig. 2).

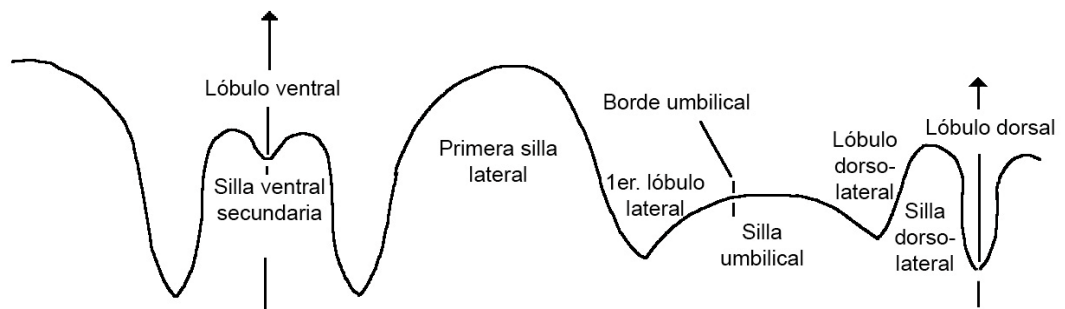


Figura 2. Representación general de la sutura de amonoides.

Las suturas que presentan los nautiloideos a diferencia de los amonoideos son generalmente sencillas con lóbulos y sillas simples (Fig. 3). El sifúnculo es pequeño y generalmente se encuentra en la parte central. Otra característica de los nautiloideos son los cuellos septales, que conectan anillos delgados a gruesos con o sin depósitos endosifunculares (Boardman *et al.*, 1987).

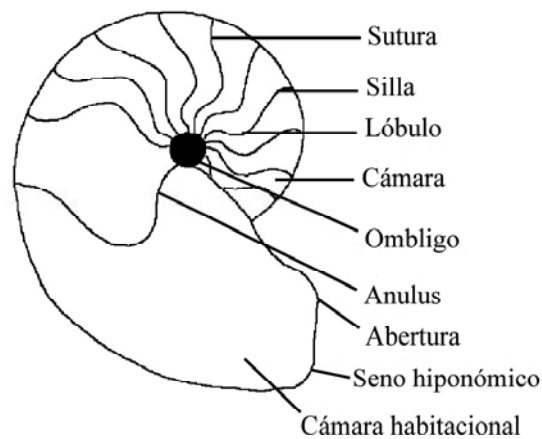


Figura 3. Características morfológicas del molde interno de *Nautilus* (Basado en Moore, *et al.*, 1952)

Muchos fósiles de nautiloideos difieren enormemente de los nautiloideos actuales en la forma de sus conchas. Algunas son rectas y cilíndricas que se adelgazan gradualmente en la parte apical, otras son cortas, gruesas, rectas o ligeramente curvadas que convergen en el ápice.

La reconstrucción de las partes blandas y modo de vida de los amonoideos, están basados principalmente en comparaciones con las especies del género actual *Nautilus*. Los amonoideos se caracterizaron por presentar conchas externas generalmente enrolladas planispiralmente y exogástricas. A diferencia de los nautiloideos, las suturas pueden ser agoniatíticas, goniatíticas, ceratíticas ó amoníticas; el sifúnculo tiene un diámetro pequeño encontrándose generalmente en posición marginal y ventral; en estados maduros, los cuellos septales son generalmente procoaníticos, los depósitos sifunculares son raros y

los depósitos camerales están ausentes; además la protoconcha es bulbosa y calcárea (Fig. 4).

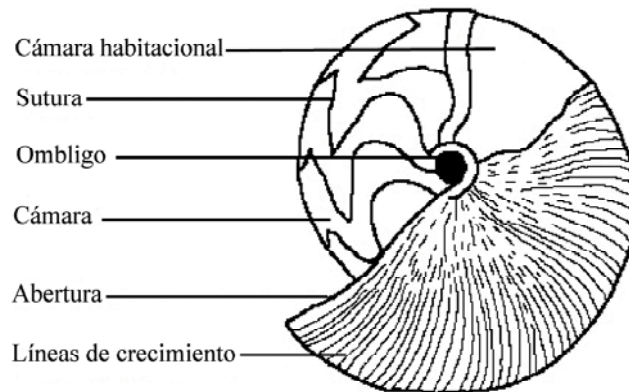


Figura 4. Morfología externa de amonoideos, vista lateral (Basado en Moore *et al.*, 1952).

Las conchas de los amonoideos adultos alcanzan hasta 3 m de diámetro. La gran variedad de tamaño, forma, estilo de enrollamiento, grosor de la concha, ornamentación externa y complejidad de las suturas, son características que han sido relacionadas con una mayor resistencia de la concha a la presión hidrostática, lo cual sugiere que los amonoideos llegaron a existir también en ambientes profundos (Boardman *et al.*, 1987).

4.3. Evolución de los nautiloideos.

Los primeros nautiloideos aparecieron en el Cámbrico Tardío y están representados por los ellesmerocéridos que presentaban septos muy cercanos entre sí, cuellos septales cortos y anillos conectores complejos, lo cual sugiere que los fragmoconos no poseían gran capacidad de flotación.

En el Ordovícico, hubo una rápida y extrema radiación de los nautiloideos, en especial durante el Ordovícico Medio y Tardío cuando se dio un gran desarrollo de estructuras internas, por lo que los nautiloideos se caracterizaron por los depósitos camerales formados por remanentes de tejidos y secreciones calcáreas que originaron depósitos internos en las cámaras abandonadas. Las apariciones más significativas de cefalópodos durante este

periodo incluyen a los órdenes Michelinocerida, Oncocerida, Ascocerida, Endocerida, Orthocerida y Nautilida.

Durante la extinción de finales del Silúrico hubo reducciones a nivel de orden de endocéridos, ellesmerocéridos y ascocéridos. Entre los cefalópodos de conchas enrolladas incluyen formas de crecimiento planispirales y conispirales.

En el Devónico, hubo gran diversificación de michelinocéridos y oncocéridos; los nautiloideos enrollados dieron origen a un gran número de formas que persistieron hasta el Mesozoico.

Durante el Carbonífero persistieron los michelinocéridos y se dio una reducción importante en el número de géneros, resaltando la desaparición de los actinocéridos y oncocéridos.

En el Mesozoico desaparecen los ortocéridos y únicamente persisten las formas enrolladas. En el Triásico Tardío ocurrió otra importante reducción, en la cual únicamente el género *Cenoceras* sobrevivió. En el Jurásico Temprano empezó una nueva radiación que resultó en la proliferación de nuevos géneros en el Jurásico Tardío. Ya en el Cretácico, el número total de géneros se mantuvo y a finales de este periodo empezaron a declinar.

A pesar de que los nautiloideos tuvieron una amplia distribución a nivel mundial durante el Mioceno, en la actualidad únicamente se cuenta con los géneros *Nautilus* y *Allonautilus* los cuales se encuentran relictos al Suroeste del Océano Pacífico. (Moore *et al.*, 1952; Ward y Saunders, 1997).

4.4. Evolución de los amonoideos.

Se han planteado dos posibles ancestros de los amonoideos: pudieron haber derivado de nautiloideos enrollados los cuales desarrollaron septos ondulados y un sifúnculo marginal ó pueden descender del género *Bactrites* que presentaba el sifúnculo en posición marginal. La segunda alternativa requiere de enrollamiento de la concha y septos ondulados; el género *Anetoceras* tiene características parecidas que los conectan, siendo organismos intermedios entre *Bactrites* y los verdaderos amonoideos (Moore *et al.*, 1952).

Los primeros amonoideos aparecieron en el Devónico Temprano, las suturas goniatítidas fueron las que predominaron en este periodo, en el cual hubo un progresivo incremento en número y complejidad.

Durante el Triásico desaparecieron las formas con suturas goniatíticas y hubo una gran diversidad de formas con suturas amoníticas; el Triásico Temprano y Medio estuvieron dominados por amonoideos ceratíticos; solo un pequeño número de representantes del Triásico sobrevivieron en el Jurásico, periodo en que se encuentran únicamente suturas amoníticas; el Cretácico se caracteriza por una gran diversidad de amonoideos con suturas amoníticas y se encuentran además de formas enrolladas típicamente algunas formas con conchas rectas, conispirales, en forma de U y otras de aspecto atípico y muy llamativas. La aparición de estas formas llamadas heteromorfas acompaña al declive del grupo hasta su completa extinción a finales del Cretácico (Moore *et al.*, 1952; Taylor y Lewis, 2005).

5. ÁREA DE ESTUDIO

5.1. Ubicación

La Formación Santiago aflora en diversas localidades al noreste de Nochixtlán, Oaxaca, principalmente en el área de Santiago Ixtaltepec y en los alrededores de San Pedro Cantaros. La sección tipo se ubica aproximadamente a 600 metros al noreste del poblado de Santiago Ixtaltepec.

Los afloramientos en que se colectó el material estudiado se encuentran en puntos que se localizan entre 800 y 1200 metros al sureste de Santiago Ixtaltepec, dentro de las coordenadas 17° 32' 052" latitud Norte y 97° 06' 669" de longitud Oeste (Fig. 6).

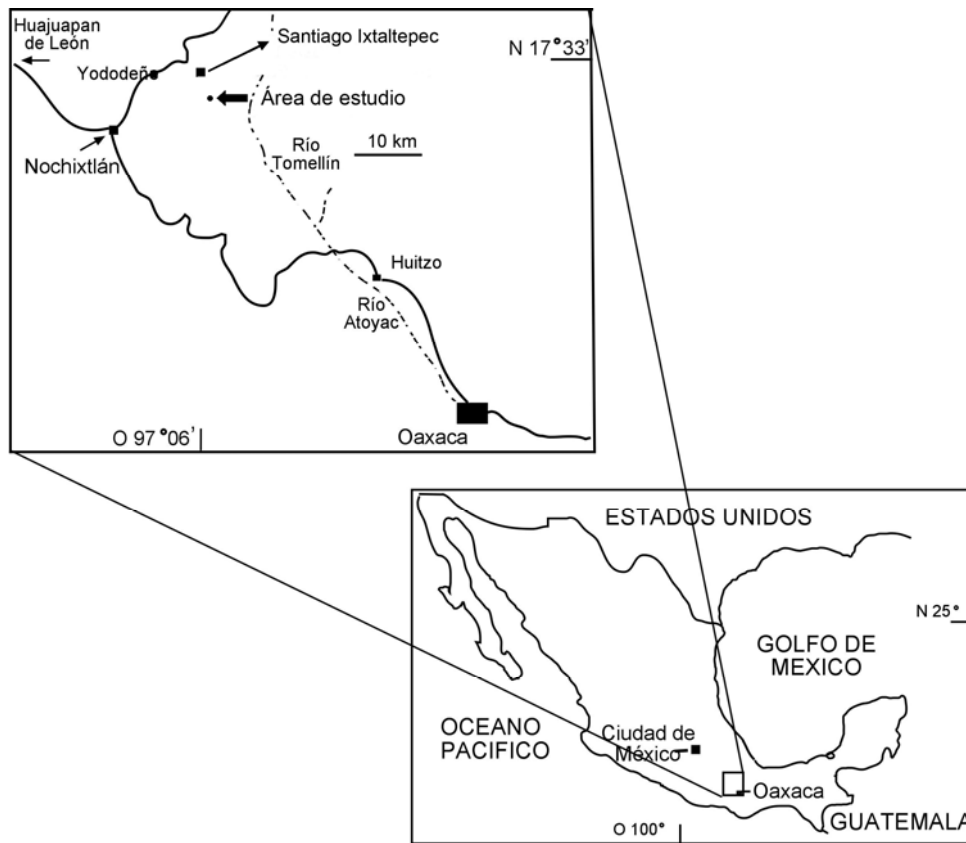


Figura 6. Ubicación geográfica del área de estudio.

5.2. Estratigrafía General.

Las rocas paleozoicas de la región de Santiago Ixtaltepec descansan sobre el Complejo Oaxaqueño, el cual está compuesto por gneiss, esquisto y pegmatitas a las que se les ha asignado una edad precámbrica, posiblemente del Proterozoico Superior (Fries *et al.*, 1962).

La base de la sucesión de rocas paleozoicas en la región está compuesta por la Formación Tiñú, con una edad cámbrico-ordovícica (Tremadociano) señalada por la presencia de una rica fauna de trilobites (Robison y Pantoja-Alor, 1968), graptolitos (Sour-Tovar y Buitrón, 1987; Sour-Tovar, 1990), gasterópodos (Yochelson, 1968) y cefalópodos (Flower, 1968). Su sección tipo se sitúa aproximadamente a 18 km al sureste de Nochixtlán, en el antiguo camino que une este poblado con el poblado de Santa María Tiñú. Esta sección presenta un espesor aproximado de 200 m y está dividida en dos miembros: un Miembro

Inferior constituido por lutita y arenisca calcárea y un Miembro Superior que se caracteriza por lutita y limolita calcárea.

Sobre la Formación Tiñú descansa en clara discordancia angular la Formación Santiago del Misisípico Inferior (Osageano) (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000). En su sección tipo, ubicada en el Arroyo Las Pulgas al norte de Santiago Ixtaltepec, presenta un espesor de 67 metros (Navarro-Santillán *et al.*, 2002). Está compuesta en su base por 12 metros de caliza con esponjas litistidas, corales tabulados y braquiópodos con intercalaciones de arenisca, los restantes 55 metros son de arenisca con abundantes restos de invertebrados, principalmente braquiópodos (Navarro-Santillán *et al.*, 2002), briozoarios, bivalvos, rostroconchos y gasterópodos (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000) (Fig. 7).

En la localidad estudiada, al sureste de Santiago Ixtaltepec, las rocas misisípicas tienen un espesor aproximado de 192 m. La base, al igual que en la sección tipo, es una caliza con braquiópodos, corales tabulados y esponjas. Sobre ella, los primeros 30 metros están compuestos por intercalaciones de lutita de color gris, café y verde que intemperizan en astillas delgadas; los siguientes 60 metros presentan capas de lutita de color gris, café y verde con estratos intercalados de arenisca de hasta 1 m de espesor; en los últimos 30 metros de esta parte de la secuencia, se encuentran abundantes concreciones ricas en hierro que llegan a presentar restos fósiles de diversos invertebrados, entre ellos los cefalópodos estudiados.

Los 42 metros siguientes, están conformados por una alternancia de lutita gris con concreciones, también ferrosas, y estratos de arenisca de hasta 20 cm de espesor; los últimos 60 metros de esta sección se caracterizan por estratos de arenisca con intercalaciones de lutita sin concreciones. En esta parte no se encontraron restos fósiles (Fig. 8).

La Formación Ixtaltepec de edad pensilvánica, se encuentra en contacto discordante sobre la Formación Santiago y se divide en un Miembro Inferior y un Miembro Superior. Está compuesta por intercalaciones de caliza, arenisca y lutita con un espesor de más de 600 metros. A lo largo de esta unidad se

encuentran abundantes invertebrados pensilvánicos que indican un ambiente marino somero (Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1991).

La secuencia paleozoica termina en la Formación Yododeña compuesta por un conglomerado de posible edad pérmica (Pantoja- Alor, 1970). Sobre esta unidad se encuentran rocas calcáreas del Cretácico (Pantoja- Alor, 1970; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997).

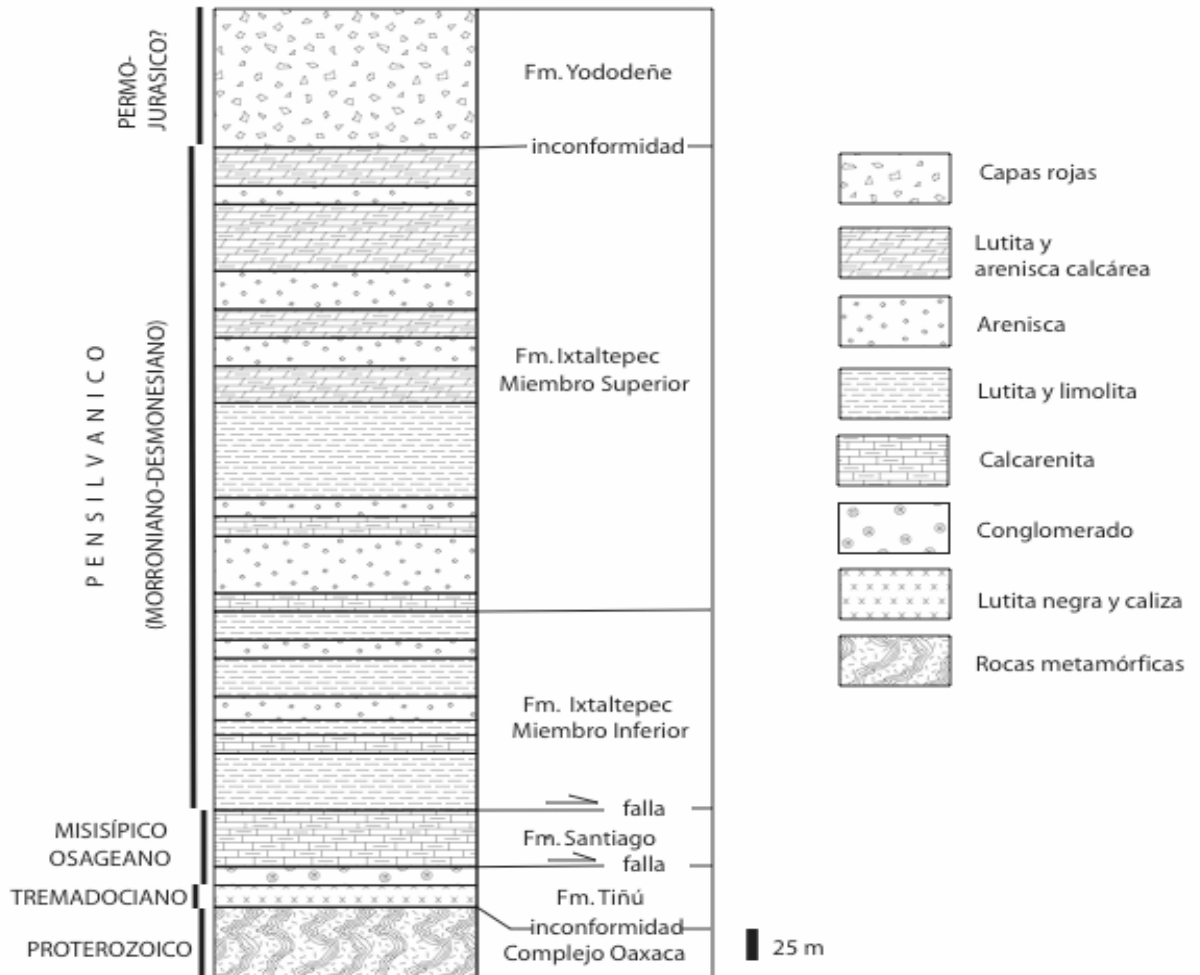


Figura 7. Columna estratigráfica de la secuencia paleozoica del área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca (Basada en Navarro-Santillán *et al.*, 2002).

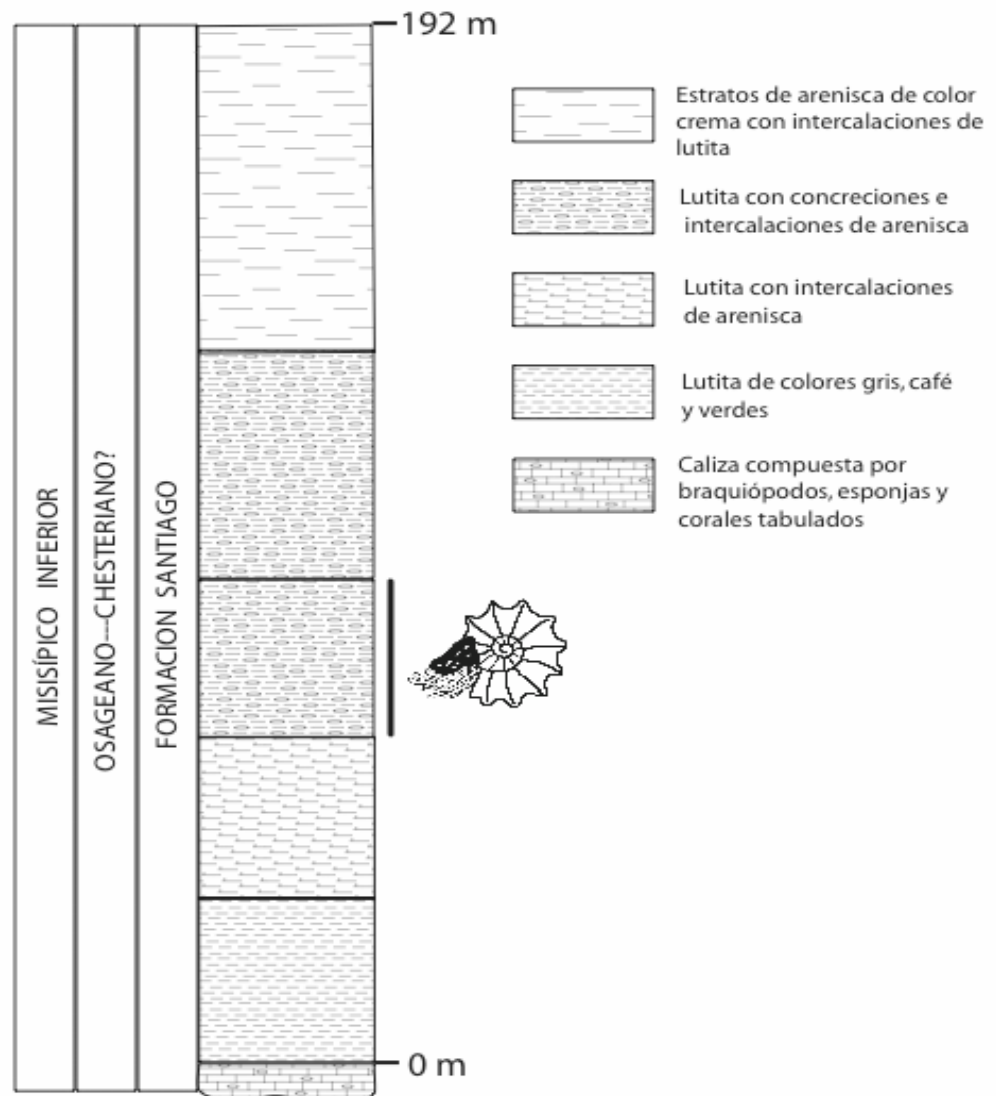


Figura 8. Sección medida de la Formación Santiago, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. La barra paralela a la figura de amonoideo señala la parte de la sección donde se colectaron los ejemplares que se describen en este estudio.

6. MATERIAL Y MÉTODO

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

6.1. Trabajo de campo.

Se realizaron dos salidas de campo, la primera en Octubre del 2006, en la cual se tomaron las coordenadas geográficas con GPS, se realizó la columna estratigráfica local y se colectó material que se encontraba dentro de concreciones de la Formación Santiago. La segunda salida fue en marzo del 2007, con el objetivo de coleccionar más ejemplares para completar el estudio sistemático.

El porcentaje de concreciones que llegan a presentar restos fósiles es bajo, tres o cuatro de cada diez, por lo cual fue necesario romper una gran cantidad de concreciones para la obtención de ejemplares.

6.2. Trabajo de gabinete.

El material colectado y el depositado previamente en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, fue limpiado de polvo y sedimento con un percutor neumático y sandblaster; además se realizaron vaciados de silicón para hacer más factible el reconocimiento de estructuras diagnósticas en los ejemplares. A cada ejemplar le fue asignado un número de registro.

7. RESULTADOS

Como parte de los resultados de este estudio se encuentra la descripción litológica de la sección estudiada, la cual se puede revisar en el apartado de Estratigrafía General, en la página 15.

7.1 Paleontología Sistemática

Para el análisis sistemático se consultaron diversas fuentes bibliográficas en donde se detallan las características morfológicas que permitieron la comparación, diferenciación, reconocimiento y evaluación de los diferentes taxa representados en el material estudiado. Para la clasificación de los ejemplares estudiados se siguió la propuesta del *Treatise on Invertebrate Paleontology, Mollusca Part K, Mollusca 3 y Part L, Mollusca 4* (Moore, 1957, 1964). El material analizado se encuentra depositado en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM; la clave de registro para cada ejemplar indica el año en que fue colectado y su número de ingreso a la colección; a esta clave le anteceden las siglas FCMP que identifican al museo.

Phylum Mollusca Linnaeus, 1758

Clase Cephalopoda Cuvier, 1797

Subclase Nautiloidea Agassiz, 1847

Orden Orthocerida Kuhn, 1940

Superfamilia Orthocerataceae M'Coy, 1844

Familia Brachycycloceratidae Furnish, Glenister y Hansman, 1962

Género *Brachycycloceras* Miller, Dunbar y Condra, 1933

Especie tipo: *Brachycycloceras normale* Miller, Dunbar y Condra, 1933

Diagnosís del género. Nautiloideos ortocónicos anulados con concha que se expande rápidamente; subcircular en sección transversal; en algunas formas, la parte aboral del cuerpo se expande abruptamente, testa moderadamente delgada con su superficie marcada por anulaciones transversales estrechas; el

espacio entre septos igual al que existe entre las anulaciones; sífúnculo ortocoanítico pequeño, de subcentral a moderadamente excéntrico (Gordon, 1964).

Brachycycloceras sp.

Lámina 1, fig. 1

Material: Porción de un fragmocono con cinco cámaras: FCMP 06/1120.

Descripción.

Concha ortocónica que se expande en una tasa de 1 mm por cada 2 mm; sífúnculo pequeño, ligeramente excéntrico; cuellos septales ortocoaníticos largos; cámaras en forma de plato, angostas y equidistantes entre sí; no se aprecian anillos conectores ni depósitos camerales; las cámaras son iguales al diámetro de la concha. El fragmento que se analizó tiene una longitud de 9 mm, el diámetro de la concha es de 9.8 mm hacia la región anterior y las cámaras están inclinadas en un ángulo de 80°.

Discusión.

La tasa de expansión de la concha y el sífúnculo ortocoanítico pequeño permite ubicar este material dentro del género *Brachycycloceras*; sin embargo, la pobre conservación del ejemplar y su grado de erosión no permiten un análisis detallado para su determinación específica.

Distribución.

El género *Brachycycloceras* está representado en el Noroeste de Europa, particularmente del Viséano Superior y del Namuriano Medio de Bélgica y Alemania. También ha sido reportado en el Misisípico Superior de Arkansas y en el Pensilvánico Tardío y Medio de Kentucky, Oklahoma y Texas (Gordon, 1964).

Superfamilia Pseudorthocerataceae Flower y Caster, 1935

Familia Pseudorthoceratidae Flower y Caster, 1935

Subfamilia Pseudorthoceratinae Flower y Caster, 1935

Género *Mooreoceras* Miller, Dunbar y Condra, 1933

Especie tipo: *Mooreoceras normale* Miller, Dunbar y Condra, 1933

Diagnosis. Nautiloideos ortocónicos con concha de ligera a fuertemente comprimida, generalmente circular en estadios jóvenes, la cual expande gradualmente hacia la región anterior; apéndice redondeado en forma de bala; testa delgada con superficie lisa; suturas generalmente rectas y transversales en conchas jóvenes, las cuales pueden estar ligeramente inclinadas y sinuosas en formas adultas, desarrollando lóbulos y sillas someros; sifúnculo cirtocoanítico con posición de central a excéntrico (Gordon, 1964).

Mooreoceras normale Miller, Dunbar y Condra, 1933

Lámina 1, figs. 4, 5

Sinonimia

Orthoceras sp. Mather, 1915. p. 241, 242, Lám.16, figs. 7, 8.

Orthoceras colleti Miller, 1931. p. 300, 325, 326, Lám. 54, figs. 1, 2.

Mooreoceras normale Miller, Dunbar y Condra, 1933. p. 87, Lám. 2, figs. 5-7.

Gordon (1964) proporciona una lista mas detallada de sinonimias.

Material: Diez fragmoconos incompletos: FCMP 00/238, FCMP 00/339, FCMP00/240, FCMP 00/241, FCMP 00/253, FCMP 06/1019, FCMP 06/1026, FCMP 06/1027, FCMP 06/1028 y FCMP 06/1030.

Descripción.

Concha ortocónica que se expande gradualmente en una tasa de 1 mm por cada 9-14 mm; casi circular en sección transversal; septos simples y cóncavos separados equidistantemente; no se observan anillos conectores, ni depósitos camerales o endosifunculares; sifúnculo pequeño, fuertemente excéntrico, ubicado a $\frac{1}{4}$ de distancia desde el centro hacia la parte ventral de la concha; suturas septales rectas y transversales.

El ejemplar de mayor tamaño (Lám. 1 fig. 4) está representado por un fragmento con una longitud de 34.1 mm y un diámetro de 23 mm.

Discusión.

Los ejemplares asignados a la especie *Mooreoceras normale* de la Formación Santiago se pueden distinguir de otras especies del género, principalmente por la posición fuertemente excéntrica del sifúnculo. *M. barquianum* descrita por Miller y Garner (1953a) para el Misisípico de Michigan, difiere por la forma elíptica de la concha en sección transversal y por la distancia entre los septos. Se distingue de *M. crebriliratum* de New South Wales (Brown *et al.*, 1964) por la posición del sifúnculo y por que la longitud de las cámaras varía significativamente; *M. imoense* de la Formación Imo del Chesteriano de Searcy County, Arkansas, difiere por presentar una concha comprimida longitudinalmente; y se distingue de *M. striatulum* que presenta un ápice ligeramente cirtocoanítico (Kröger y Mapes, 2004).

Distribución.

El género *Mooreoceras* ha sido registrado en los estratos del Misisípico de la Confusion Range en Utah (Miller *et al.*, 1952); Miller y Garner (1953a) la describen para el Misisípico de Michigan; también ha sido reportada para la Formación Barnett del Misisípico de Texas (Miller y Youngquist, 1948).

M. normale se ha sido descrita para la Formación Cherokee del Pensilvánico (Miller y Owen, 1934) y para la Formación Bingleburra del Viséano en New South Wales (Brown *et al.*, 1964), así como en la Formación Boone del Misisípico de Arkansas (Gordon, 1964).

Subfamilia Spyroceratinae Shimizu y Obata, 1935

Género *Mitorthoceras* Gordon, 1960

Especie tipo: *Mitorthoceras perfilosum* Gordon, 1960

Diagnosis. Nautiloideos ortocónicos; la superficie de la concha presenta finas liras transversales muy sinuosas con interespacios de cóncavos a planos; septos en forma de plato, moderadamente cóncavos; suturas ligeramente rectas; sífúnculo cirtocoanítico, subcentral o moderadamente excéntrico, subcilíndrico, ligeramente comprimido en los cuellos septales y con depósitos anulosisfonados (Gordon, 1964).

Mitorthoceras perfilosum Gordon, 1960

Lámina 1, figs. 6-8

Sinonimia

Orthoceras sp., Girty, 1909. vol. 377, p. 47.

Moorecoceras crebriliratum (Girty), Miller y Youngquist, 1948, p. 653, Lám. 94, figs. 4, 5;

Moorecoceras crebriliratum (Girty), Miller, Youngquist y Nielsen, 1952, p. 152, Lám. 25, figs. 10-16.

Mitorthoceras perfilosum Gordon, 1960, p. 136, 137, Lám. 27, figs. 1-4, 8.

Material: Dieciocho fragmoconos incompletos: FCMP 01/313, FCMP 01/356, FCMP 01/357, FCMP 06/968, FCMP 06/970, FCMP 06/972, FCMP 06/973, FCMP 06/1016, FCMP 06/1022, FCMP 06/1023, FCMP 06/1033, FCMP 07/91, FCMP 07/92, FCMP 07/94, FCMP 07/112, FCMP 07/117, FCMP 07/121 y FCMP 07/192.

Descripción.

Concha ortocónica, circular en sección transversal, que se expande moderadamente 1 mm por cada 3 mm; la ornamentación de la concha consta de liras finas muy juntas entre sí y dispuestas transversalmente; cámaras en forma de plato, moderadamente profundas, con depósitos episeptales, hiposeptales y murales bien desarrollados que llenan por completo las cámaras; cuellos septales cirtocoaníticos cortos; anillos conectores largos, rectos, estrechos en las cámaras apicales y más anchos hacia la región anterior; sifúnculo subcentral a excéntrico; depósitos anulosisfonados.

El ejemplar de mayor tamaño: FCMP 07/112, tiene una longitud de 138 mm y presenta un diámetro de 49.6 mm.

Discusión.

Mithortoceras crebriliratum de la Formación Boone del Carbonífero de Arkansas (Gordon, 1964) difiere de *M. perfilosum* por presentar liras más cercanas entre sí, menos simétricas y menos acentuadas y cuellos septales más curvos. *M. clinatum* de la Formación Perdido del Misisípico de California (Gordon, 1957) se diferencia del material oaxaqueño por presentar un sifúnculo fuertemente excéntrico y suturas moderadamente inclinadas; *M. yellvillense* del Misisípico Superior de la Fayetteville Shale de Arkansas (Gordon, 1964), presenta liras con interespacios más amplios en la superficie de la concha, cámaras ligeramente más cortas, sifúnculo central y depósitos hiposeptales débiles.

Distribución.

Mitorthoceras perfilosum ha sido descrita para el Misisípico de la Rudell Shale en Arkansas y Confusion Range en Utah (Gordon, 1964); Gordon (1960) describe esta especie para la Caney Shale de Oklahoma y la Barnett Shale de Texas; también se ha encontrado en la Formación Nellie Bly del Misouriano de Kansas (Kröger y Mapes, 2005).

Género *Reticycloceras* Gordon, 1960

Especie tipo: *Reticycloceras croneisi* Gordon, 1960

Diagnosis del género. Nautiloideos ortocónicos anulados y ornamentados por finas liras transversales y longitudinales formando una delicada red; sifúnculo en posición central o ligeramente excéntrico, de subortocoanítico a subcirtocoanítico; cuellos septales abruptamente curvos o incompletos; anillos conectores subcilíndricos, ligeramente convexos o aplanados y levemente comprimidos hacia la mitad y abruptamente contraídos en su parte distal, depósitos sifunculares continuos; depósitos camerales murales delgados (Gordon, 1960).

Reticycloceras sp.

Lámina 1, figs. 2, 3

Material: Fragmacono que se expone naturalmente en sección longitudinal:

FCMP 97/111.

Descripción.

Nautiloideo ortocónico con concha que se expande rápidamente 1 mm por cada 6 mm; cámaras profundas con forma de tazón, de tamaño variable, sin depósitos camerales; el sifúnculo es central, por el estado de conservación es imposible observar los cuellos septales; anillos conectores subcilíndricos y

depósitos endosifunculares continuos; los septos presentan ligeras curvaturas en la parte posterior del fragmocono y son más rectos hacia la parte anterior.

Discusión.

La posición central del sífunculo, los anillos conectores subcilíndricos y los depósitos sifunculares continuos, permite asignar este ejemplar al género *Reticycloceras*; el alto grado de erosión impidió la determinación taxonómica de este material a nivel específico.

Distribución.

El género *Reticycloceras* ha sido descrito para la Fayetteville Shale del Chesteriano de Arkansas, el Chesteriano de Oklahoma y Utah y en rocas del Namuriano Inferior de Inglaterra y Bélgica (Gordon, 1960, 1964).

Orden Nautilida Agassiz, 1847

Superfamilia Tainocerataceae Hyatt, 1884

Familia Koninckioceratidae Hyatt in Zittel, 1900

Género *Endolobus* Meek y Worthen, 1865

Especie tipo: *Nautilus (Endolobus) peramplus* Meek y Worthen, 1865

Diagnosis del género. Concha torficercónica, subdiscoidal o discoidal, vuelta ligeramente comprimida en estadios jóvenes, vientre redondeado, flancos redondeados con nódulos, dorso redondeado con una zona de impresión; testa delgada, superficie generalmente lisa en adultos, con liras de crecimiento, las cuales forman un seno linguliforme redondeado y profundo sobre el vientre; la concha joven presenta liras longitudinales que en algunas especies pueden persistir en los estadios adultos; ombligo amplio, moderadamente profundo y perforado; pared umbilical inclinada; septos cóncavos; suturas transversales de medianamente rectas a ligeramente sinuosas, formando sillas ventrales someras y redondeadas en la especie tipo, pero con un lóbulo ventral en algunas

especies, con una silla lateral de cada lado, un lóbulo dorsal y un lóbulo anular angosto presente en todas las especies; sífúnculo subcentral ortocoanítico; anillos conectores subcilíndricos (Gordon, 1964).

Endolobus clorensis Collinson, 1955

Lámina 2, figs. 1-5

Diagnosis. *Endolobus* grande, con flancos redondeados y ornamentados por diez a doce nódulos por vuelta; cámaras grandes, aproximadamente de catorce a diecisiete cámaras por evolución (Gordon, 1964).

Material: Un fragmocono que presenta molde interno y molde externo: FCMP 00/256.

Descripción.

Concha discoidal que se expande rápidamente, sección de la vuelta ovalada, ligeramente comprimida, con un surco en la parte dorsal; flancos de la concha redondeados y presentan nódulos someros; testa delgada con finas liras sinuosas transversales que forman un seno linguliforme en la parte ventral de la concha; los primeros estadios de la concha presentan liras longitudinales; parte anterior de la concha con ornamentación reticulada; pared umbilical inclinada; ombligo amplio y perforado; hombro umbilical redondeado; cámaras cortas y moderadamente profundas; septos cóncavos; la sutura con lóbulos y sillas someras redondeadas y un pequeño lóbulo anular en forma de V en el centro del lóbulo dorsal; sífúnculo pequeño en posición subcentral. El ejemplar tiene un diámetro de 124 mm y una altura de vuelta de 42 mm.

Discusión.

Endolobus ornatus de la Formación Moorefield del Misisípico de Arkansas, se distingue de *E. clorensis* por presentar carinas sobre los lóbulos laterales y cordones longitudinales sobre el vientre y flancos (Gordon, 1964); *E. depressus*

de la Formación Cherokee del Pensilvánico de Oklahoma se diferencia del material de Santiago, Ixtaltepec por tener flancos muy angostos, hombro umbilical subangular y nódulos elongados (Miller y Owen, 1934).

Distribución

El género *Endolobus* se ha encontrado en el Misisípico Superior de Pensilvania, Ohio, Indiana, Illinois, Kentucky, Missouri, Arkansas, Nevada y Alaska, así como en el Pensilvánico de Kansas, Missouri, Arkansas y New Mexico y en el Viseano de Bélgica y Alemania (Gordon, 1964); Miller y Youngquist (1948) lo reportan en la Formación Barnett del Misisípico de Texas.

La especie *E. clorensis* ha sido descrita para la Limestone Clore del Chesteriano de Kentucky (Collinson, 1955); también se ha encontrado en la Fayetteville Shale del Misisípico de Arkansas (Gordon, 1964).

Subclase Ammonoidea Zittel, 1884

Orden Goniatitida Hyatt, 1884

Suborden Goniatitina Hyatt, 1884

Superfamilia Goniatitaceae De Hann, 1825

Familia Goniatitidae De Hann, 1825

Subfamilia Goniatitinae De Hann, 1825

Género *Goniatites* De Hann, 1825

Especie tipo: *Ammonites sphaericus* Sowerby, 1814

Diagnosis del género. Concha globosa en estadios jóvenes, llegando a ser de subglobosa a subdiscoidal en formas adultas, involuta; la superficie de la concha presenta finas estrías sinuosas; la línea de sutura presenta ocho lóbulos con sus respectivas sillas, primer lóbulo lateral y ventral con lados sigmoidales y primera silla lateral puntiaguda en adultos. (Gordon, 1957).

Goniatites cf. *Goniatites crenistria* Phillips, 1836

Lámina 3, figs. 1-4

Diagnosis. Goniatítido con concha subglobosa en los primeros estadios, llegando a ser discoidal en estadios más avanzados, subelíptica en sección transversal; flancos y vientre ornamentados por más de 200 liras longitudinales; ombligo angosto; sutura con ocho lóbulos puntiagudos y sus respectivas sillas, el lóbulo ventral está dividido por una silla media, lóbulo ventral de la sutura angosto con lados sigmoidales, el primer lóbulo lateral con lados sigmoidales, la primera silla lateral es puntiaguda o ligeramente redondeada; en las conchas jóvenes la primera silla lateral es redondeada o espatulada (Gordon, 1964).

Material: Cinco moldes internos que se enlistan en la Tabla 1.

Descripción.

Concha mediana, subdiscoidal a globosa; ombligo angosto y profundo; la pared umbilical presenta cordones que se forman por las vueltas anteriores de la concha; la sección de vuelta es más ancha que alta; flancos y región ventral redondeados; hombro umbilical subangular; no presenta estrías transversales; el lóbulo ventral de la sutura es largo, angosto, con lados pandeados y dividido por una silla ventral secundaria, la primera silla lateral es redondeada y el primer lóbulo lateral es puntiagudo, la segunda silla lateral termina justo en el hombro umbilical (Fig. 9).

Tabla 1. Dimensiones de los ejemplares estudiados.

| Ejemplar | Diámetro total | Diámetro umbilical | Altura de la vuelta | Ancho de la vuelta |
|--------------|----------------|--------------------|---------------------|--------------------|
| FCMP 06/976 | 32.4 mm | 5 mm | 15.9 mm | 22.4 mm |
| FCMP 06/1031 | ----- | 5 mm | 14.4 mm | ----- |
| FCMP | ----- | ----- | 9.1 mm | 12. 2 mm |

| | | | | |
|-----------------|---------|--------|---------|---------|
| 06/1041 | | | | |
| FCMP 06/1043 | ----- | 5.5 mm | ----- | ----- |
| FCMP 06/1046 | ----- | 7 mm | ----- | ----- |
| FCMP 07/1015 | 29 mm | 4 mm | 15.4 mm | ----- |
| FCMP 07/1016 | 15.5 mm | 1.5 mm | 8.3 mm | 10.9 mm |

Discusión.

El material de la Formación Santiago se asignó tentativamente a *Goniatites crenistria* por los rasgos descritos de la sutura. Sin embargo, la mayoría de las especies del género han sido caracterizadas por la ornamentación externa, que no es visible en nuestros ejemplares, y ello no permite certificar la asignación específica.

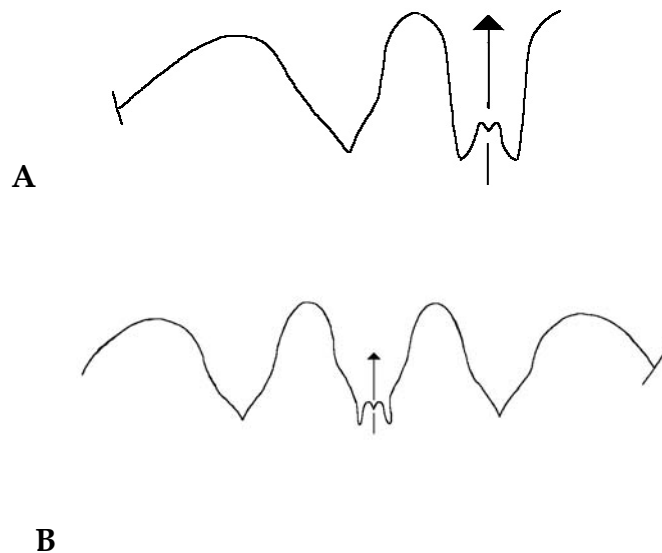


Figura 9. A. Sutura de *Goniatites crenistria* de la Formación Moorefield de Arkansas, ejemplar USNM 119501, con una línea de sutura de 15 mm de diámetro, 5x (Gordon, 1964). B. Representación de la sutura de *Goniatites* cf. *Goniatites crenistria* de la Formación Santiago, ejemplar FCMP 06/976, línea de sutura con un diámetro de 32.4 mm, 3x.

Distribución.

Goniatites crenistria se ha descrito para las rocas misisípicas de la Brooks Range en el norte de Alaska (Gordon, 1957) y en la Formación Moorefield del Misisípico de Arkansas (Gordon, 1964). El género *Goniatites* aparece dentro de varias regiones geográficas del Viséano Tardío de Europa (Korn *et al.*, 2005).

Género *Beyrichoceras* Foord, 1903

Especie tipo: *Goniatites obtusus* Phillips, 1836

Diagnosis del género. Concha generalmente subdiscoidal, moderadamente involuta, presenta vientre y hombros ventrolaterales redondeados; sutura goniátida, con un lóbulo ventral angosto y lados que divergen hacia la región apical, primera silla lateral en forma de espátula, lóbulos laterales en forma de V y lóbulos umbilicales redondeados. (Gordon, 1957).

Beyrichoceras hornerae Miller, 1947

Lámina 3, figs. 5-11

Diagnosis. Concha grande subdiscoidal, sin várices internas; la región umbilical es igual a un octavo del diámetro de la concha; sutura con primer lóbulo lateral angosto (Gordon, 1964).

Material: 21 fragmoconos subdiscoidales preservados como moldes internos en los cuales quedan expuestas las suturas internas. Se enlistan en la tabla 2.

Descripción.

Concha subdiscoidal muy involuta; sección de vuelta igual ó ligeramente más ancha que alta; flancos ligeramente convexos; región umbilical pequeña; hombro umbilical redondeado y pared umbilical recta; la región ventral es amplia y redondeada; superficie externa de la concha con líneas de crecimiento

finas muy cercanas entre si y dispuestas transversalmente; no presenta constricciones. La sutura presenta lóbulos puntiagudos y sillas redondeadas, el lóbulo ventral es pequeño con flancos que divergen hacia la región anterior y puntas que divergen en dirección posterior y se encuentran pandeadas en la parte media; la primera silla lateral es asimétrica, espatulada y redondeada en la región anterior; el primer lóbulo lateral es puntiagudo, en forma de V con lados ligeramente convexos; la segunda silla lateral es amplia y moderadamente redondeada (Fig. 10); el lóbulo umbilical es puntiagudo y se ubica justo en el hombro umbilical. En la mayoría de los ejemplares se encuentran de siete a ocho septos en la mitad de una vuelta.

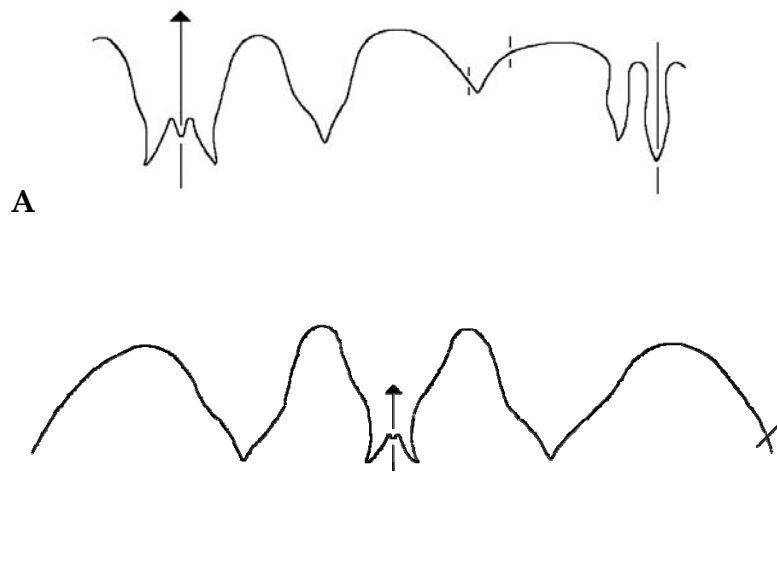


Figura 10. **A.** Representación de la sutura de *Beyrichoceras hornerae* de la Formación Boone de Missouri, ejemplar YMP 17112; línea de sutura con 33 mm de diámetro, 3x (Gordon, 1964); **B.** Representación de la sutura de *Beyrichoceras hornerae* de la Formación Santiago, Oaxaca, ejemplar FCMP 07/82; línea de sutura con 33 mm de diámetro, 3x.

Tabla 2. Dimensiones de los ejemplares estudiados.

| Ejemplar | Diámetro total | Diámetro umbilical | Altura de vuelta | Ancho de vuelta |
|--------------|----------------|--------------------|------------------|-----------------|
| FCMP 01/372 | 39.6 mm | 3.6 mm | 19.6 mm | 21.4 mm |
| FCMP 06/974 | 36.5 mm | 3.4 mm | ----- | ----- |
| FCMP 06/977 | 29.5 mm | 2.5 mm | ----- | ----- |
| FCMP 06/978 | 32.3 mm | 3.6 mm | 17.6 mm | 18 mm |
| FCMP 06/1012 | 41.3 mm | 4.3 mm | ----- | ----- |
| FCMP 06/1013 | ----- | 3 mm | ----- | ----- |
| FCMP 06/1015 | 28.5 mm | 3 mm | 17.3 mm | ----- |
| FCMP 06/1029 | 25 mm | 3 mm | 12.5 mm | ----- |
| FCMP 07/82 | 33 mm | 2.5 mm | 18.5 mm | 20 mm |
| FCMP 07/83 | 37.8 mm | 3.6 mm | 21 mm | 20.5 mm |
| FCMP 07/87 | 17.5 mm | ----- | 11.2 mm | 13 mm |
| FCMP 07/99 | ----- | 1 mm | ----- | 18 mm |
| FCMP 07/103 | 32.5 mm | 2.8 mm | 19.5 mm | 20.7 mm |
| FCMP 07/105 | 33.5 mm | ----- | 16.5 mm | ----- |
| FCMP 07/106 | 27.5 mm | 2 mm | 15.9 mm | 16.5 mm |
| FCMP 07/111 | 25.9 mm | 2 mm | 14.5 mm | ----- |
| FCMP 07/148 | 40 mm | 3.5 mm | 23 mm | 22 mm |
| FCMP 07/1017 | 20.2 mm | 2 mm | 11.5 mm | ----- |
| FCMP 07/1021 | 35.6 mm | ----- | ----- | ----- |
| FCMP 07/1022 | 33.7 mm | 2.8 mm | 16.6 mm | ----- |
| FCMP 07/1023 | 18.7 mm | 2 mm | 12.4 mm | 12.5 mm |

Discusión.

Las características descritas, permiten asignar con confiabilidad los ejemplares de la Formación Santiago a *Beyrichoceras hornerae*. Es posible distinguirlos de *B. micronotum* de la localidad Kiruktagiak River del Misisípico de Alaska (Gordon, 1957) por la ausencia de constricciones o varices características de esta especie.

Los ejemplares de *B. hornerae* de Oaxaca y los descritos para el resto de Norteamérica solo difieren del material asignado a la especie europea *B. parkinsoni* de la Cuenca Carbonífera de los Santos de Maimona, España (Kullman, 1992) por la presencia en esta última de dos líneas en dirección aboral sobre la silla ventral secundaria; *B. trevallynense* de la Formación Bingleburra de New South Wales, Australia (Brown *et al.*, 1964), se distingue de *B. hornerae* por presentar de cinco a seis constricciones por vuelta.

Distribución.

El género *Beyrichoceras* aparece en Europa de forma abundante en las capas del Viséano Medio de Inglaterra y en el Viséano Superior de Bélgica, Alemania, sur de Francia y Norte de España. En África del Norte, el género se ha reportado en Marruecos y Argelia. En Norteamérica solo se han descrito tres especies del género: *B. allei* Winchell, en la Arenisca Marshall en el Norte de Michigan; *B. hornerae*, en la Formación Boone del Osageano de Missouri (Miller, 1947) y *B. micronotum* en la Caliza Alapaf al norte de Alaska (Gordon, 1964). Brown en 1964, reporta el género para el Viséano de New South Wales, Australia.

Suborden Prolecanitina Miller y Furnish, 1954

Superfamilia Prolecanitaceae Hyatt, 1884

Familia Prolecanitidae Hyatt, 1884

Lámina 3, figs. 14-16

Material. Seis cortes longitudinales sobre la superficie de la roca portadora. Se enlistan en la Tabla 3.

Descripción.

Concha de tamaño pequeño, evoluta, discoidal; ombligo grande y amplio; las vueltas están comprimidas; la última vuelta es más alta que las vueltas

anteriores; el número de vueltas es de cinco a seis; no se observan suturas, hombros umbilicales ni ornamentación.

Tabla 3. Dimensiones del material estudiado.

| Ejemplar | Diámetro total | Diámetro umbilical | Altura de vuelta | Ancho de vuelta |
|----------|----------------|--------------------|------------------|-----------------|
| 00/247 | 19.4 mm | ----- | 5.5 mm | ----- |
| 00/254 | 13 mm | ----- | 2.7 mm | ----- |
| 00/255 | 17 mm | ----- | 5 mm | ----- |
| 00/260 | 9.6 mm | ----- | 1.5 mm | ----- |
| 05/456 | 16 mm | ----- | ----- | ----- |
| 07/1019 | 12 mm | ----- | 3.5 mm | ----- |

Discusión.

Las características de enrollamiento, el número de vueltas y cámaras permiten asignar el material descrito a la familia Prolecanitidae Hyatt, 1884. La mala conservación y escasez del material no permiten comparaciones a nivel genérico y específico por lo que se mantiene abierta la interpretación sistemática.

Distribución.

La familia Prolecanitidae se ha encontrado en el Misisípico de Norteamérica, así como en el Viseano de Europa y Australia (Gordon, 1964); también ha sido registrada para el Tournasiano de Chile (Isaacson y Dutro, 1999) y Marruecos (Korn *et al.*, 2002).

Género *Prolecanites* Mojsisovics, 1882

Especie tipo: *Prolecanites mojsisovicsi*, Miller 1938

Diagnosis del género. Concha discoidal, moderadamente delgada y evoluta; ombligo amplio que expone las vueltas anteriores; flancos ligeramente

aplanados; sección de vuelta subcuadrada, presenta una región ventral redondeada; hombros umbilicales moderadamente redondeados; el ancho y alto de las vueltas incrementa en las evoluciones externas (Miller y Garner, 1953b).

Prolecanites americanus Miller y Garner 1953b

Lámina 3, figs. 12 y 13

Diagnosis. Concha grande, discoidal y ampliamente evoluta. Con vueltas comprimidas, vientre y hombros umbilicales redondeados. Suturas maduras externas caracterizadas por el lóbulo ventral en forma de V y cuatro lóbulos de cada lado (Work y Mason, 2004).

Material: Consiste en un molde interno incompleto sin distorsión. Las dimensiones del ejemplar se enlistan en la Tabla 4.

Descripción.

Concha evoluta de forma subdiscoidal; la región de la vuelta es más alta que ancha y subcuadrada en sección transversal; los flancos son aplanados y redondeados centralmente; la región umbilical es amplia, el borde umbilical es redondeado y la anchura de las vueltas se incrementa hacia las evoluciones externas. La sutura que se observa en el ejemplar oaxaqueño se caracteriza por un lóbulo ventral angosto con flancos casi paralelos, cuatro sillas bien redondeadas, cinco lóbulos linguliformes puntiagudos de los cuales el lóbulo umbilical es más pequeño y en forma de V (Fig. 11).

Tabla 4. Dimensiones del ejemplar.

| Ejemplar | Diámetro total | Diámetro Umbilical | Altura de la vuelta | Ancho de la vuelta |
|-----------------|----------------|--------------------|---------------------|--------------------|
| FCMP 06/1020 | 40 mm | 25 mm | 18 mm | 11.6 mm |

Discusión.

Otras especies del género comparten características similares, como una concha subdiscoidal, ombligo amplio y la sutura con cuatro lóbulos puntiagudos, un lóbulo ventral pequeño y cuatro sillas redondeadas. De ellas, el ejemplar de *Prolecanites americanus* de Oaxaca se puede distinguir de *P. hesteri* de las rocas del Carbonífero de North Devon, Inglaterra, por el cuarto lóbulo lateral más redondeado y los lóbulos laterales menos puntiagudos, de *P. monroensis*, descrito por Collinson (1955) para las rocas calizas de Ste. Genevieve, se distingue por una sutura con tres lóbulos laterales casi iguales, en forma de lanceta, un cuarto lóbulo lateral es menos puntiagudo, por la presencia de vueltas sub-elípticas y una última vuelta que es más ancha que alta.

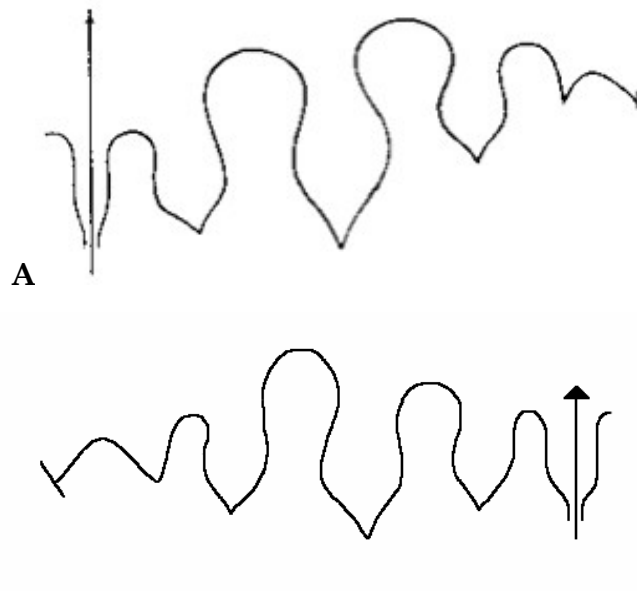


Figura 11. A. Representación de la línea de sutura de *Prolecanites americanus* ilustrada por Miller y Garner (1953b), con un diámetro de sutura de 36 mm. B. Representación de la línea de sutura de *Prolecanites americanus* de la Formación Santiago, Oaxaca, ejemplar FCMP 06/1020, línea de sutura con 40 mm de diámetro, 6x.

Distribución.

Prolecanites americanus sólo ha sido referida para Limestone Salem del Misisípico de Indiana (Miller y Garner, 1953b). El género *Prolecanites* ha sido registrado en rocas calcáreas del Misisípico de Panamint Range en California (Gordon, 1964); para la Formación Bingleburra en South Wales, Australia (en Brown *et al.*, 1964); también se ha encontrado en el Viseano de Alemania, Inglaterra, Argelia, Yugoslavia y Kazakhstan (Miller y Garner, 1953b).

8. DISCUSIÓN

Los géneros *Beyrichoceras* y *Prolecanites* han sido referidos exclusivamente para el Viseano de Europa y el Osageano de Norteamérica mientras que *Reticycloceras*, *Mitorthoceras perfilosum*, y *Mooreoceras normale* presentan un rango de distribución estratigráfica más amplia, desde el Osageano hasta el Chesteriano en Norteamérica. En contraparte, los géneros *Brachycycloceras* y *Endolobus*, incluyendo la especie *Endolobus clorensis* se han descrito sólo para el Chesteriano (Misisípico Medio-Superior). La figura 12 resume los alcances estratigráficos que se han señalado previamente para los taxa descritos en este trabajo.

La presencia de otros taxa, como rostroconchos y braquiópodos en particular, previamente indicó una edad Osageana para las rocas de la Formación Santiago y ello aunado a la presencia de *Beyrichoceras* y *Prolecanites* permite inferir que parte de la secuencia en que se colectaron los cefalópodos descritos es de edad osageana. La presencia de *Brachycycloceras* y *Endolobus* en rocas osageanas puede explicarse de varias maneras, por ejemplo extender su rango estratigráfico hacia el Osageano o pensar que su presencia se limita a la parte alta de la secuencia que posiblemente es de edad chesteriana. Hasta el momento ninguna explicación es posible porque, como ya se mencionó, en la secuencia de cerca de treinta metros de rocas en que se encuentran las concreciones portadoras, el hallazgo de ciertos taxa se limita a uno o dos ejemplares; esto ocurre en particular con *Endolobus clorensis*, *Brachycycloceras* y

Prolecanites americanus. Este sesgo no permite asegurar la ausencia de estos taxa en niveles superiores o inferiores al punto de su colecta y no es posible establecer límites confiables en la distribución de los todos los taxa a lo largo de la secuencia. Futuras colectas, más intensivas; así como una revisión sistemática más exhaustiva y un mayor control estratigráfico, pueden resolver este problema y lograr diferenciar las posibles edades de los niveles estratigráficos de la sección medida.

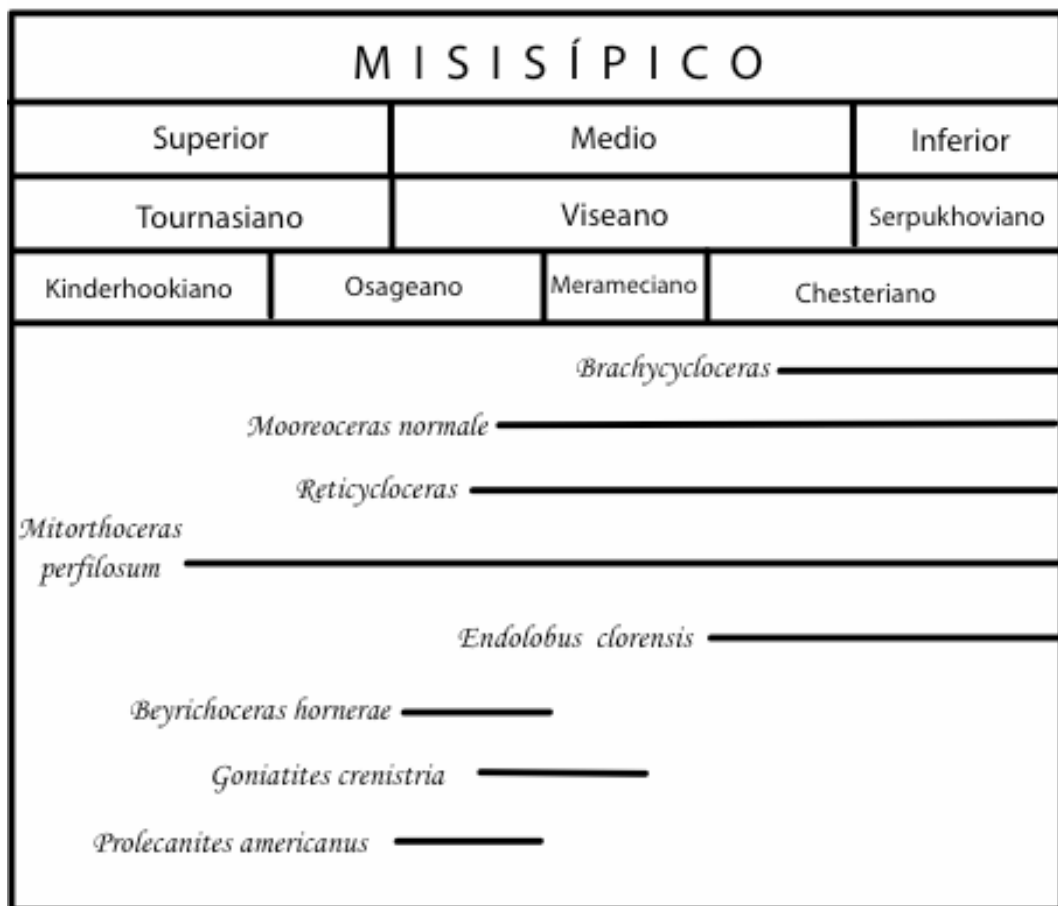


Fig. 12. Alcances estratigráficos de los géneros y especies de cefalópodos de la Formación Santiago, Nochixtlán, Oaxaca.

Dado que para la mayoría de los tipos de nautiloideos y amonoideos se han inferido a hábitos nectónicos y que al morir sus conchas pueden quedar a la deriva, es difícil asegurar que la asociación se encuentre depositada *in situ*. La fineza del sustrato en que se encuentran denota una muy baja energía del ambiente y esto implica que los restos completos o fragmentados, una vez que se depositaron fueron sepultados favoreciendo su preservación como moldes internos dentro de concreciones o material permineralizado. A la baja energía, como rasgo del paleoambiente, se puede agregar que el depósito se dio en aguas marinas poco profundas y salinidad normal. Esto lo señala el tipo de organismos bentónicos: gasterópodos, conularidos, braquiópodos y crinoideos que se encuentran asociados en las mismas capas e incluso las mismas concreciones en que se presentan los cefalópodos descritos.

La formación de concreciones con presencia de hierro se ha asociado (Selden y Nudds, 2004) a ambientes diagenéticos en los que existe un porcentaje de por lo menos un 80% de agua. Esto es necesario para que el óxido de hierro pueda encontrarse en solución, impregnar los sedimentos que envuelven al resto orgánico y cementarlos antes de la compactación del sedimento. Este proceso puede darse de dos maneras: en la primera son necesarias bajas concentraciones de oxígeno y la actividad metabólica de bacterias anaeróbicas, éstas, al descomponer la materia orgánica, desarrollan un medio relativamente rico en sulfuro y una reacción con el hierro presente en los sedimentos formando pirita. Concreciones ricas en pirita son comunes en el Esquisto Hundsrück, famoso por sus equinodermos y artrópodos piritizados. El segundo caso es cuando las condiciones son oxidantes y las reacciones con el hierro se manifiestan en el desarrollo de siderita principalmente. Las concreciones de este tipo más famosas son las de Mazon Creek; las concreciones de la Formación Santiago se pueden considerar de este tipo.

La asociación de cefalópodos de la Formación Santiago es similar a otras faunas registradas en afloramientos del Noroeste de Estados Unidos; cinco de

los ocho taxa descritos para la Formación Santiago: *Brachycycloceras* sp., *Mooreoceras normale*, *Reticycloceras* sp., *Endolobus clorensis* y *Goniatites crenistria* se han registrado para el Misisípico de Arkansas; dos (*Reticycloceras* y *Mitorthoceras perfilosum*) para el Misisípico de Oklahoma y uno (*Mitorthoceras perfilosum*) para el Misisípico de Texas. Estas localidades son consideradas parte de la Provincia denominada Mid-Continent que se extiende desde el Noroeste de los Estados Unidos. La afinidad observada en este trabajo permite apoyar las ideas que postulan la existencia de una conexión biogeográfica y semejanzas paleoambientales y faunísticas entre las regiones en que se depositaron las secuencias sedimentarias misisípicas de Oaxaca y del Mid-Continent (Sour-Tovar, 1994; Quiroz-Barroso, 1995; Navarro-Santillán, 1997; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Quiroz-Barroso *et al.*, 2000).

9. CONCLUSIONES

La fauna de cefalópodos descritos para la Formación Santiago, consta de los taxa *Brachycycloceras* sp., *Mooreoceras normale*, *Reticycloceras* sp., *Mitorthoceras perfilosum*, *Endolobus clorensis*, *Beyrichoceras hornerae*, *Goniatites* cf. *Goniatites crenistria*, una forma asignable a la Fam. Prolecanitidae y *Prolecanites americanus*, los cuales representan nuevos registros para México.

Beyrichoceras hornerae y *Prolecanites americanus*, apoyan la asignación de que por lo menos parte de la Formación Santiago pertenece al Misisípico Inferior (Osageano). La presencia de *Brachycycloceras* sp. y de *Endolobus clorensis* puede indicar la presencia de rocas chesterianas en el área de Santiago, sin embargo la escasez del material hacen necesario realizar futuras colectas, sistemáticas y minuciosas, con el fin de establecer de manera más precisa los alcances estratigráficos de cada taxa dentro de la secuencia portadora de los cefalópodos estudiados.

Con base en la litología y la fauna asociada, se puede inferir que el ambiente de depósito era un ambiente marino de aguas someras, con salinidad normal y de baja energía.

La presencia de óxidos de hierro en las concreciones de la Formación Santiago, indica que el ambiente diagenético presentó condiciones oxidantes, semejantes a las que favorecieron el desarrollo de las concreciones de Mazon Creek.

Los cefalópodos encontrados en la Formación Santiago, son similares a los encontrados en localidades de Arkansas, Oklahoma, Illinois, Texas e Indiana que son consideradas dentro de la Provincia del Mid-Continent, lo que confirma la idea previamente planteada de que pudo haber una conexión biogeográfica entre Norteamérica y el sudeste de México durante el Carbonífero.

La fauna de cefalópodos de la Formación Santiago es considerada la segunda más antigua reportada para México, después de la fauna de nautiloideos registrada por Flower (1968) para la Formación Tiñú (Tremadociano) en la misma región de Nochixtlán. Los amonites de la Formación Santiago son los más antiguos que hasta el presente se conocen para nuestro país.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agassiz, L. 1847. An introduction to the study of Natural History in: *A series of lectures delivered in the Hall of the College of Physicians and Surgeons*, New York, 58 pp.

Armella, C. y Cabaleri, N. G., 1984. Microfacies y Paleoecología en la transgresión tremadociana de la Formación Tiñú, Oaxaca, México: *Memorias del III Congreso Latinoamericano de Paleontología*. México, 42-51 pp.

Barnes, R. D. y Ruppert E. E., 1996. *Zoología de Invertebrados*. McGraw Hill Interamericana, México, 1114 p.

Boardman R. S., Cheetham A. H. y Rowell, A. J. (eds.) 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific. 713 pp.

Brown, D. A., Campbell, K. S. W. y Roberts J., 1964. A Viséan cephalopod fauna from New South Wales: *Palaeontology*, 7(4):682-694.

Brusca, R. C. y Brusca, G. J. 2002. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, 936 pp.

Buitrón, B. E, y Rivera, E., 1984. Los lingúlidos (Brachiopoda-Inarticulata) del Ordovícico de Oaxaca, México: *Memorias del II Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 51-54 pp.

Cloud, P. E., 1944. Permian brachiopods, part 3 of Geology and paleontology of the Permian area northwest of Las Delicias, southwestern Coahuila, Mexico: *Geological Society of America Special Paper*, 52:1-49.

Collinson, C. W., 1955. A new species of *Endolobus* (Nautiloidea) from the Clore Limestone (Chester) of western Kentucky: *Journal of Paleontology*, 29(1):178-190.

Cooper, G. A., Dunbar C. O., Duncan, H., Miller A. K. y Knight, J. B., 1965. Fauna Pérmica de El Antimonio, oeste de Sonora: *Boletín del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 58:1-22.

Cuvier, G. 1797. *Tableu elementaire de l'histoire naturelle des animaux*. Paris, 710 pp.

De Hann, G., 1825. Monographie ammoniteorum et goniatiteorum: Leyden, 168 p.

Easton W. H., Saunders, J. E., Knight, J. B. y Miller, A. K., 1958. A Mississippian fauna in Northwestern Sonora, Mexico: *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 119:1-87.

Fernández-López S. R., 2000. Temas de Tafonomía, Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid. 167p.

Flower R. H., 1968. Cephalopods from the Tiñu Formation, Oaxaca State, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3):804-810.

Flower R. H. y Caster, K. E., 1935. The stratigraphy and paleontology of northwestern Pennsylvania, Part. II: Paleontology, Sec. A: The cephalopod fauna of the Conewango Series of the Upper Devonian in New York and Pennsylvania: *American Paleontology Bulletin*, 22(75): 57.

Foord, A. H., 1903. Monograph of the Carboniferous cephalopoda of Ireland: *Palaeontological Society of London, Monograph*, 234 p., pls. 1-49.

Fries, C., Schmitter, E., Damon, P. E. y Livingstone, D. E., 1962. Rocas Precámbricas de edad Grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el Sur de México: *Boletín del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 64:45-53.

Furnish, W. M., Glenister, B. F. y Hansman, R. H. 1962. Brachycycloceratidae, novum, deciduous Pennsylvanian nautiloids: *Journal of Paleontology*, 36(6):1341-1355.

Girty, G. H., 1909. The fauna of the Caney Shale of Oklahoma: *U. S. Geological. Survey Bulletin*, 377:1-106

González-Arreola, C., Villaseñor-Martínez, A. B. y Corona-Esquivel, R., 1994. Permian fauna of the Formation Los Arcos, Municipality of Olinalá, State of Guerrero, Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 11:214-221.

Gordon, M., Jr., 1957. Mississippian cephalopods of northern and eastern of Alaska: *U.S. Geological Survey Professional Paper*, 283:1-61.

Gordon, M., Jr., 1960. Some American Mid-Continent Carboniferous cephalopods: *Journal of Paleontology*, 34(1):133-151.

Gordon, M., Jr. 1964. Carboniferous Cephalopods of Arkansas: U.S. Geological Survey Professional Paper, 460:1-332.

Gutiérrez-Gil, R., 1956. Bosquejo geológico del estado de Chiapas, en: *Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del Estado de Chiapas*, Maldonado-Koerdell, M. (ed.) XX Congreso Geológico Internacional, México, Excursión C-15, 9-32 pp.

Hyatt, A., 1884. Genera of fossil cephalopods: *Boston of Society Natural History Proceedings*, 22:253-338.

Hyatt, A., 1900. Cephalopoda in: Zittel K. A. y Eastman (Eds.), *Textbook of Palaeontology*, v.1 Macmillan. p. 502-604.

Isaacson, P. E. y Dutro, J. T. 1999. Lower Carboniferous brachiopods from Sierra de Almeida, northern Chile. *Journal of Paleontology*, 73(4):625-633.

Korn, D., Klug, C., Ebbighausen, V. y Bockwinkel, J., 2002. Palaeogeographical meaning of a Middle Tournaisian ammonoid fauna from Morocco. *Geologica et Palaeontologica* 36:79-86.

Korn, D. C., Klug, C. y Mapes, R., 2005. The Lazzarus ammonoid family goniatitidae, the tetragonal coiled entogonitidae, and Mississippian biogeography: *Journal of Paleontology*, 79(2):356-365.

Kröger, B. y Mapes, R. H., 2004. Lower Carboniferous (Chesterian) embryonic orthoceratid nautiloids: *Journal of Paleontology*, 78(3):560-573.

Kröger, B. y Mapes, R. H., 2005. Revision of some common Carboniferous genera of North American orthocerid nautiloids: *Journal of Paleontology*, 79(5):1002-1011.

Kuhn, O., 1940. Paläozoologie in Tabellen.. Fischer (Jena), 50 pp.

Kullman, J., 1992. Note on *Beyrichoceras* from Los Santos de Maimona, España: *Coloquios de Paleontología*, 44:245-247.

Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata, 824 p. (2 vols), Laurentius Salvius (Holmiae). (1939 reprint, British Museum of Natural History)

Mather, K. F., 1915. The fauna of the Morrow Group of Arkansas and Oklahoma: *Denison University, Journal of the Scientific Laboratory*, 18(3):59-284.

M'Coy, F. 1844. A synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of Ireland: p. 1-274. (London).

Meek, F. B. y Worthen, A. H., 1865. Remarks on the Carboniferous and Cretaceous rocks of eastern Kansas and Nebraska: *American Journal of Science*, 2nd series, v. 39:157-174.

Miller, A. K., 1931. Two genera of late Paleozoic cephalopods from Central Asia: *American Journal of Science*, 5th series, 22:417-425.

Miller, A. K., 1938. Devonian ammonoids of America: *Geological Society of America, Special Paper* 14:1-62.

Miller, A. K., 1944. Geology and paleontology of the Permian area northwest of Las Delicias, southeastern Coahuila, Mexico, part 4: *Geological Society of America, Special Paper*, 52:71-127.

Miller, A. K., 1947. A goniatite from the Mississippian Boone Formation of Missouri: *Journal of Paleontology*, 21(1):19-22.

Miller, A. K., Dunbar, C. O., y Condra, G. E., 1933. The nautiloid cephalopods of the Pennsylvanian System in the Mid-Continent region: *Nebraska Geological Survey series 2, Bulletin* 9: 1-240.

Miller, A. K. y Furnish, W. M. 1954. The classification of the Paleozoic ammonoids. *Journal of Paleontology*, 28(5):685-692

Miller, A. K. y Garner, H. F., 1953a. Lower Mississippian cephalopods of Michigan, part. I. Orthoconic nautiloids: *Contributions of the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 10(7):159-192.

Miller, A. K. y Garner, H. F., 1953b. The goniatite genus *Prolecanites* in America: *Journal of Paleontology*, 27(6):814-816.

Miller, A. K. y Owen, J. B., 1934. Cherokee nautiloids of the Northern Mid-Continent region: *University of Iowa Studies in Natural History, Bulletin* , 16(3):192-271.

Miller, A. K. y Youngquist, W., 1948. The cephalopod fauna of the Mississippian Barnett Formation of central Texas: *Journal of Paleontology*, 22(6):649-670.

Miller, A. K., Youngquist, W. y Nielsen, M., 1952. Mississippian cephalopods from Western Utah: *Journal of Paleontology*, 26(2):148-161.

Mojsisovics, E., 1882. Die Cephalopoden der Mediterranen Triasprovinz: *Kaiserlichen y Königlichen geologischen Reichsanstalt*, 10: 1-322.

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

Moore, R. C., Lalicker, C. G., Fischer, A. G. 1952. *Invertebrate Fossils*. New York: MacGraw- Hill, 166 pp.

Moore, C. R., 1957 (Ed.) Ammonoidea: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. L490 pp.

Moore, C. R., 1964 (Ed.) Nautiloidea: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. K520 pp.

Müllerried, F. K. G., Miller, A. K. y Furnish, W. M., 1941. The Middle Permian of Chiapas, southernmost Mexico and its fauna: *American Journal of Science*, 239:397-406.

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

Navarro-Santillán, D., Sour-Tovar F. y Centeno-García E., 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonics implications: *Journal of South American Earth Sciences*, 15: 327-336.

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

Ixtaltepec en la Región de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 40 pp.

Pantoja-Alor, J., 1970. Rocas sedimentarias paleozoicas de la región centro-septentrional de Oaxaca: *Sociedad Geológica Mexicana. Libroto Guía de la excursión México-Oaxaca*, 67-84 pp.

Phillips, J., 1836. Illustrations of the Geology of Yorkshire, pt. 2, The Mountain limestone district: *London*, 253 pp.

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

Quiroz-Barroso, S. A. y Perrilliat, M. C. 1997. Pennsylvanian nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico: *Journal of Paleontology*, 71(3):400-407.

Quiroz-Barroso, S. A. y Perrilliat, M. C. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico: *Journal of Paleontology*, 72(6):1011-1024.

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

Ramsbottom, W. H. C. y Saunders, W. B., 1985. Evolution and evolutionary biostratigraphy of Carboniferous ammonoids: *Journal of Paleontology*, 59(1):123-139.

Robison, R. A., y Pantoja-Alor, J., 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico: *Journal of Paleontology*, 42(3):767-800.

Rodríguez-Benitez, J. L., 1983. Estudio palinoestratigráfico de las formaciones paleozoicas Tiñú, Santiago e Ixtaltepec, de la región de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis Profesional, EISA, Instituto Politécnico Nacional. 117 pp.

Selden, P. y Nudds, J. 2004. *Evolution of Fossil Ecosystems*. The University of Chicago Press, Chicago. 160 pp.

Shimizu, S. y Obata, T. 1935. New genera of Gotladian and Ordovician nautiloids: *The Journal of the Shangai Science Institute*, 2(2):1-10.

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

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 pp.

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

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

Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso, S. A., 1991. Icnofósiles paleozoicos de Nochixtlán, Oaxaca: *Memorias del III Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología*, 131 pp.

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

Sowerby, J., 1814. *The mineral conchology of Great Britain, London*, 1: 234.

Taylor, P. D. y Lewis D. N. 2005. *Fossil Invertebrates*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 208 pp.

Thompson, M. L., 1956. Rocas paleozoicas del sur de México, in: *Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del Estado de Chiapas* Maldonado-Koerdell, M. (ed.), *Congreso Geológico Internacional, México*, Excursión C-15, 82.

Torres-Martínez, M. A., 2005. Braquiópodos de la subfamilia Neospiriferinae (Spiriferida, Trigonotretidae) de la Formación Ixtaltepec, Pensilvánico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 40 pp.

Torres-Martínez, M. A., Sour-Tovar, F. y Pérez-Huerta, A., 2008. Neospiriferinid brachiopods (Spiriferida, Trigonotretidae) from Ixtaltepec

Formation, Pennsylvanian of Oaxaca State, Southern Mexico: *Fossils and Strata* 54: 157-166.

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

Ward, P. D. y Saunders, W. B. 1997. *Allonautilus*: a new genus of living nautiloid cephalopod and its bearing on phylogeny of the Nautilida: *Journal of Paleontology* 71(6):1054-1064.

Wardlaw, B. R., Furnish, W. M. y Nestell, M. K., 1979. Geology and paleontology of the Permian beds near Las Delicias, Coahuila, Mexico: *Geological Society of America, Bulletin*, 90:111-116.

Work, D. M. y Mason, C. E., 2004. Mississippian (Late Osagean) ammonoids from the New Providence Shale of the Borden Formation, North-Central, Kentucky: *Journal of Paleontology*, 78(6): 1128-1137.

Yochelson E. L., 1968. Tremadocian mollusks from the Nochixtlan Region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3):801-803.

Zittel, K. A. von 1884. *Handbuch der Paläontologie* 1, abteilung 2, Lieferung 3, Cephalopoda, 329-522 pp. R. Oldenburg; Munich and Leipzig.

LÁMINA 1

En todas las figuras la barra representa 1 cm.

Brachycycloceras sp.

Figura 1. Ejemplar FCMP 06/1120 Sección longitudinal de una porción del fragmocono.

Reticycloceras sp.

Figuras 2 y 3. Ejemplar FCMP 97/111. Sección longitudinal del fragmocono.

Mooreoceras normale Miller, Dunbar y Condra, 1933.

Figura 4. Ejemplar FCMP 00/253. Molde interno de una porción del fragmocono.

Figura 5. Ejemplar FCMP 06/1019. Molde interno de una porción del fragmocono.

Mitorthoceras perfilosum Gordon, 1960.

Figura 6. Ejemplar FCMP 01/313. Sección longitudinal del fragmocono.

Figuras 7 y 8. FCMP 06/1016. Porción del fragmocono, vista lateral y sección transversal del fragmocono, mostrando la posición del sífúnculo.

Lámina 1

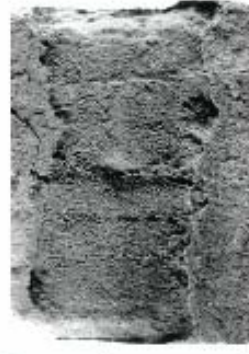


LÁMINA 2

En todas las figuras la barra representa 1 cm.

Endolobus clorensis Collinson, 1955. (Ejemplar FCMP 00/256 Figs. 1-5)

Figura 1 y 2. Vistas laterales del molde externo y contramolde de silicón.

Figura 3. Vista lateral del molde interno.

Figura 4 y 5. Vistas lateral y dorsal del molde interno de una porción del fragmocono.

Lámina 2

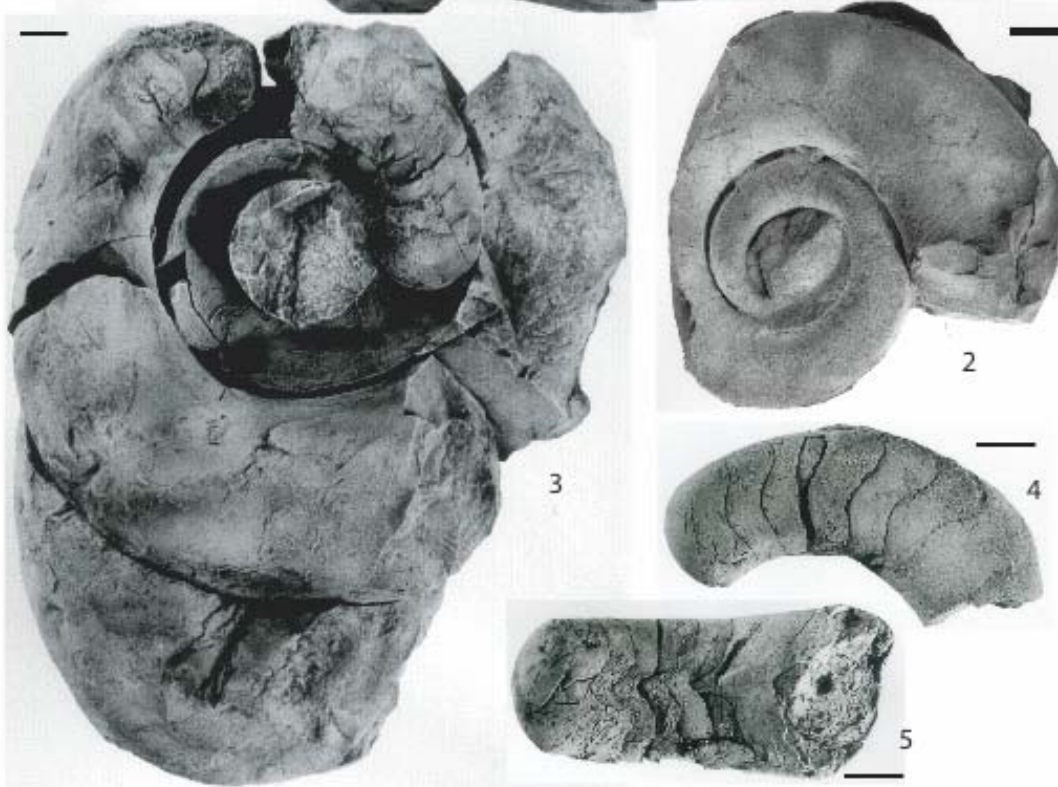
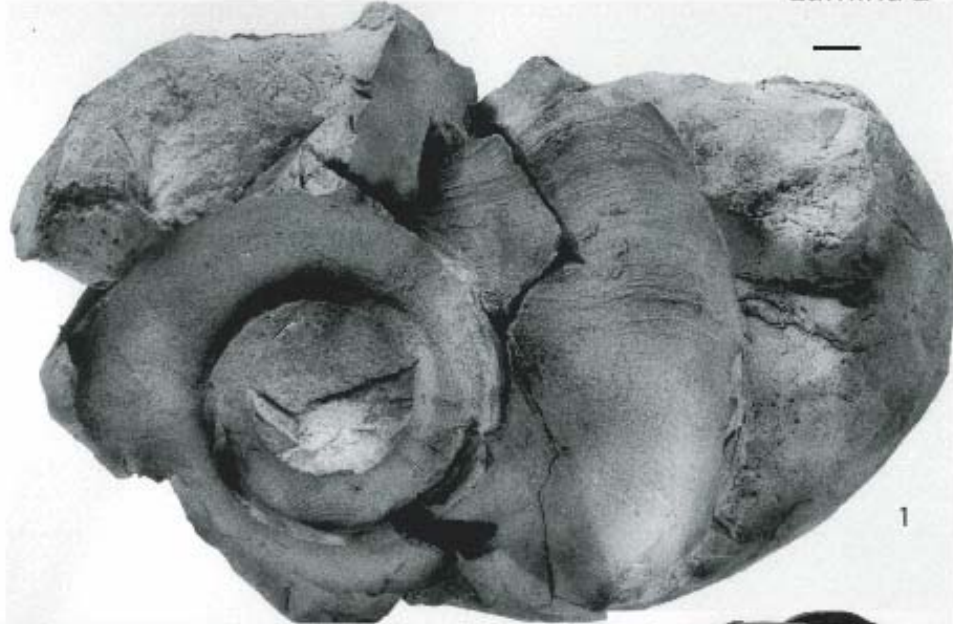


LÁMINA 3

En todas las figuras la barra representa 1 cm.

Goniatites cf. *Goniatites crenistria*

Figuras 1 y 2. Ejemplar FCMP 07/1016. Molde interno de un juvenil, vista lateral y sección de vuelta.

Figuras 3 y 4. Ejemplar FCMP 06/976. Molde de silicón, vista lateral y sección de vuelta.

Beyrichoceras hornerae Miller, 1947.

Figura 5. Ejemplar FCMP 17/1022. Molde de silicón, vista lateral.

Figuras 6 y 7. Ejemplar FCMP 07/1021. Vista lateral y sección longitudinal.

Figura 8 y 9 Ejemplar FCMP 06/978. Molde de silicón, vista lateral y sección de vuelta.

Figuras 10 y 11. Ejemplar FCMP 07/83. Molde de silicón, vista lateral y sección de vuelta.

Prolecanites americanus Miller y Garner, 1953.

Figuras 12 y 13. Ejemplar FCMP 06/1020. Molde de silicón, vista lateral y sección de vuelta.

Fam. *Prolecanitidae*

Figura 14. Ejemplar FCMP 00/255. Sección longitudinal.

Figura 15. Ejemplar FCMP 00/254. Sección longitudinal.

Figura 16. Ejemplar FCMP 07/1019. Sección longitudinal.

Lámina 3

