



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**BRIOZOARIOS DEL ORDEN FENESTRIDA DE LA
FORMACIÓN IXTALTEPEC, CARBONÍFERO DEL
MUNICIPIO DE NOCHIXTLÁN, OAXACA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

SERGIO GONZÁLEZ MORA



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. FRANCISCO SOUR TOVAR
2013**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

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

Briozoarios del Orden Fenestrada de la Formación Ixtaltepec, Carbonífero del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca

realizado por **González Mora Sergio** con número de cuenta **3-0605458-1** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. María Ana Fernández Álamo

Propietario Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez

Propietario Tutor Dr. Francisco Sour Tovar

Suplente M. en C. Leonora Martín Medrano

Suplente M. en C. Miguel Angel Torres Martínez

Atentamente

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU "

Ciudad Universitaria, D. F., a 04 de junio de 2013

EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

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

MAG/mdm

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

González

Mora

Sergio

57 83 53 24

Universidad Nacional Autónoma de

México

Facultad de Ciencias

Biología

306054581

2. Datos del tutor

Dr.

Francisco

Sour

Tovar

3. Datos del sinodal 1

Dra.

María Ana

Fernández

Álamo

4. Datos del sinodal 2

Dra.

Ana Bertha

Villaseñor

Martínez

5. Datos del sinodal 3

M. en C.

Leonora

Martín

Medrano

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Miguel Angel

Torres

Martínez

7. Datos del trabajo escrito

Briozoarios del Orden Fenestrada de la Formación Ixtaltepec, Carbonífero del Municipio de Nochixtlán,

Oaxaca

41 p

2013

A mis padres:

Miriam Mora Mendoza y Sergio González Olivares

*“¿Qué es la vida? Un frenesí,
¿Qué es la vida? Una ilusión,
una sombra, una ficción,
y el mayor bien es pequeño;
que toda vida es sueño,
y los sueños, sueños son.”*

Pedro Calderón de la Barca

AGRADECIMIENTOS

Al **Dr. Francisco Sour Tovar** por aceptar dirigir este proyecto, brindándome todas las facilidades para su desarrollo.

A mis sinodales: **Dra. María Ana Fernández Álamo, Dra. Ana Bertha Villaseñor, M. en C. Leonora Martín Medrano** y **M. en C. Miguel Angel Torres Martínez**, por la detallada revisión de mi trabajo y sus acertados comentarios que permitieron mejorarlo.

A **Leonora Martín Medrano, Daniel Navarro Santillán** y **Sara A. Quiroz Barroso** por su apoyo en las labores de prospección, colecta de material fósil y obtención de datos sedimentológicos y estratigráficos durante las visitas a las localidades de estudio. También se agradece a **Ana Isabel Bieler Antolín** su ayuda en el fotografiado del material descrito.

A los doctores **Patrick N. Wyse Jackson, Hans Arne Nakrem** y **Andrej Ernst** por sus valiosos consejos y su ayuda en la obtención de material bibliográfico.

A todo el personal del Museo de Paleontología.

El trabajo de campo y la elaboración del material fotográfico fue posible gracias al apoyo económico brindado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM a través de los proyectos **PAPIIT IN213710** e **IN215013**.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. Francisco Sour Tovar por ser un magnífico profesor, gran amigo y un humano excepcional. Le agradezco toda su dedicación, paciencia y valiosos consejos.

A la Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso por su gran ayuda, sus grandes consejos y múltiples enseñanzas.

A la M. en C. Itzia Erendira Nieto López y al M. en C. Daniel Navarro Santillán por sus consejos y gran amistad.

Al M. en C. Miguel Angel Torres Martínez por resolver todas mis dudas con atención y paciencia, brindándome tan oportunas recomendaciones.

A la M. en C. Leonora Martín Medrado por permitirme compartir el conocimiento adquirido a lo largo de este proyecto en un minicurso de briozoarios.

A la M. en C. Karla Castillo Espinoza y al M. en C. Rafael Villanueva Olea por todos sus consejos y recomendaciones para la elaboración de mi tesis.

A los doctores Pedro García Barrera y Juan Francisco Sánchez Beristáin por sus maravillosas clases en el taller de Paleobiología de Invertebrados.

A mis compañeros del Museo de Paleontología: César, Gaby, Natalia, Omar, Rodrigo, Lucía, Manet, Isabel, Paola, Miguel y Helena, que hicieron de mi estancia en el museo un verdadero sueño.

A Abril, Alan, Juan Carlos, Jenny, Julio César y Tadeo por compartir conmigo tantos momentos maravillosos a lo largo de la carrera.

A Teresa Beatriz Nava Ramírez, Allan Joshua Barcelata Caballero y Salvador Hernández Galicia por su amistad, consejos y ayuda incondicional. Así mismo a Hugo Gutiérrez , Ernesto Millán, Mauricio Rodríguez y a mi hermano Erick Alan González Mora.

A mis padres Miriam Mora Mendoza y Sergio González Olivares por todo el apoyo y cariño brindado a lo largo de mi vida.

**BRIOZOARIOS DEL ORDEN FENESTRIDA DE LA FORMACIÓN
IXTALTEPEC, CARBONÍFERO DEL MUNICIPIO DE
NOCHIXTLÁN, OAXACA**

ÍNDICE

RESUMEN	4
1. INTRODUCCIÓN	5
2. OBJETIVOS	5
2.1 Objetivo general	5
2.2 Objetivos particulares	5
3. ANTECEDENTES	5
3.1. El Paleozoico de Santiago Ixtaltepec	5
3.2. Briozoarios del Paleozoico de México	7
4. GENERALIDADES DE LOS BRIOZOARIOS	7
4.1 Morfología	7
4.2 Ecología	10
4.3 Registro fósil y evolución	10
4.4 Briozoarios del orden Fenestrída	11
5. ÁREA DE ESTUDIO	13
5.1 Ubicación	13
5.2 Estratigrafía General	14
6. MATERIAL Y MÉTODO	16
6.1 Trabajo de campo	16
6.2 Trabajo de gabinete	16
7. RESULTADOS	17
7.1 Paleontología Sistemática	17
Phylum Bryozoa Ehrenberg, 1831	17
Clase Stenolaemata Borg, 1926	17
Orden Fenestrída Elias & Condra, 1957	17
Familia Fenestellidae King, 1849	17
Género <i>Rectifenestella</i> Morozova, 1974	17
<i>Rectifenestella</i> sp.	17
Género <i>Spinofenestella</i> Termier & Termier, 1971.....	19
<i>Spinofenestella</i> sp.	19
Familia Acanthocladiidae Zittel, 1880	21

Género <i>Polypora</i> M'Coy, 1844	21
<i>Polypora</i> sp.	21
Género <i>Penniretepora</i> d'Orbigny, 1849	23
<i>Penniretepora</i> sp. 1	23
<i>Penniretepora</i> sp. 2	25
8. DISCUSIÓN	27
9. CONCLUSIONES	30
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de la morfología general de un zoide de briozoario (Modificado de Nielsen, 2001).....	9
Figura 2. Patrones de aparición, diversificación y extinción de los ordenes de briozoarios (Modificado de Mckinney y Jackson, 1991)	11
Figura 3. Principales estructuras de importancia taxonómica del orden Fenestrída. a-c. Colonia reticulada (Modificadas de Hageman, 1991): a. superficie anterior; b. superficie posterior; c. sección tangencial de una rama. d,e. Colonia erecta pinada (Modificadas de Wyse-Jackson, 2011): d. superficie anterior; e. superficie posterior.....	12
Figura 4. Localización geográfica del área de estudio.....	13
Figura 5. Columna estratigráfica de la región paleozoica de Santiago Ixtaltepec. Las barras que siguen a los nombres de los géneros de briozoarios estudiados representan los niveles estratigráficos en que han sido recolectados.....	15
Figura 6. a-c. <i>Rectifenestella</i> sp. (ejemplar FCMP 11/296): a. morfología del zoario; b,c. patrón de ramificación y forma de las fenestras y autozoocios; d-e. <i>Spinofenestella</i> sp. (ejemplar FCMP 11/33): d. morfología del zoario; e. ramificación, forma de las fenestras y autozoocios. El material ilustrado fue recolectado en la localidad “Vudú”, Pensilvánico de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.....	38

Figura 7. a-b. *Polypora* sp. (ejemplar FCMP 96/ 633): a. morfología del zoario; b. ramificación, fenestras y forma de los autozoecios; **c-d.** *Penniretepora* sp. 1 (ejemplar FCMP 11/56): c. morfología del zoario, d. rama principal y secundarias, marcas de las aperturas; **e-f.** *Penniretepora* sp. 2 (ejemplar 11/493): e. morfología del zoario; f. ramas secundarias y autozoecios. El material ilustrado fue recolectado en la localidad “Vudú”, a excepción del ejemplar de *Polypora* sp. (FCMP 96/ 633), encontrado en el nivel API-6 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec; ambas localidades del Pensilvánico de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.....40

RESUMEN

Se describen cinco formas de briozoarios del orden Fenestrída presentes en rocas pensilvnicas de la Formaci3n Ixtaltepec: *Rectifenestella* sp. y *Spinofenestella* sp. de la familia Fenestellidae y *Polypora* sp., *Penniretepora* sp. 1 y *Penniretepora* sp. 2 de la familia Acanthocladiidae. La presencia de estos taxones no contradice las afinidades paleobiogeogrficas que han sido propuestas en estudios previos y que han sealado fuertes similitudes de la fauna carbonfera de Santiago Ixtaltepec con faunas contemporneas de la regi3n del Mid-Continent, centro-este de Estados Unidos. El hallazgo de los taxones descritos en los niveles API-6 y API-7 de la Formaci3n Ixtaltepec es coherente con la edad pensilvnica asignada previamente por la presencia de diversos grupos de braqui3podos. La morfologa de las colonias de briozoarios descritas en este estudio nos indican un paleoambiente de dep3sito, para las unidades API-6 y API-7 de la Formaci3n Ixtaltepec, de tipo periarrecifal, con baja energa, fondo lodoso, bien iluminado y con aguas clidas y someras. El presente trabajo representa el primer estudio sistemtico de briozoarios para el Carbonfero de Mxico y todos los gneros que se describen se reportan por primera vez para el territorio mexicano.

1. INTRODUCCIÓN

Los briozoarios son un grupo de organismos coloniales, sésiles y principalmente marinos; siendo uno de los grupos más abundantes y diversos de invertebrados, constituyen desde el Ordovícico hasta el Reciente un componente importante de las comunidades marinas (Boardman *et al.*, 1983; Mckinney y Jackson, 1991). Estos rasgos determinan que los briozoarios sean de gran importancia como fósiles que permiten interpretar condiciones paleoambientales y paleogeográficas y en muchos casos establecer edades relativas. Pese a ello, para México son muy escasos los trabajos que se han realizado enfocados al estudio de briozoarios fósiles, en su mayoría únicamente mencionan la presencia de algunos grupos y carecen de información taxonómica precisa. En particular para el Paleozoico superior de México no existe ningún estudio sistemático sobre briozoarios a pesar de ser un grupo relativamente abundante y común en diversas localidades fosilíferas mexicanas. Este sesgo determina que el presente trabajo represente el primer estudio sistemático de briozoarios para el Carbonífero del país, con lo que se espera ampliar el conocimiento que se tiene sobre las faunas marinas del Paleozoico de México, aportando información que permita corroborar distintas interpretaciones paleoambientales, estratigráficas y paleobiogeográficas y con ello reconstruir la historia geológica de la región.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

- Contribuir al estudio de los briozoarios paleozoicos de México.

2.2 Objetivos particulares

- Describir sistemáticamente la fauna de briozoarios de la Formación Ixtaltepec.
- Analizar las implicaciones bioestratigráficas, paleoambientales y paleobiogeográficas de la fauna estudiada.

3. ANTECEDENTES

3.1. El Paleozoico de Santiago Ixtaltepec

Las rocas paleozoicas de la región de Santiago Ixtaltepec fueron reportadas por Pantoja-Alor y Robison (1967) y descritas formalmente en 1970 por Pantoja-Alor. Esta sucesión de rocas descansa sobre el Complejo Oaxaqueño el cual está formado por rocas metamórficas precámbricas de una edad entre 900 y 1100 millones de años (Fries *et al.*, 1962; Solari *et al.*, 2003). La Formación Tiñú es la más antigua con rocas del Cámbrico-Ordovícico, encima de esta descansa una secuencia de rocas del Carbonífero pertenecientes a las formaciones Santiago e Ixtaltepec que son seguidas por la Formación Yododeñe de edad permo-jurásica (Pantoja-Alor, 1970).

Se han realizado varios estudios con la fauna encontrada en la Formación Tiñú, como son los trabajos de: Robison y Pantoja-Alor (1968) donde describen 21 géneros y 28 especies de trilobites; Flower (1968) describe tres especies de cefalópodos; Yochelson (1968) describe una especie de gasterópodo; Buitrón-Sánchez y Rivera (1984) estudian los braquiópodos inarticulados; Sour-Tovar y Buitrón-Sánchez (1987) describen los graptolitos dendroideos, fauna que es analizada nuevamente por Landing y colaboradores (2007), y en 2010 el mismo autor y colaboradores reportan el registro más antiguo, a nivel global, de briozoarios. También se han realizado trabajos paleoecológicos como son los de Rodríguez-Benítez (1983) en donde realiza un estudio palinoestratigráfico de las formaciones Tiñú, Santiago e Ixtaltepec; el de Armella y Cabaleri (1984) que estudian las microfacies de la transgresión tremadociana y el de Sour-Tovar (1990) que describe las comunidades cámbrico-ordovícicas de la formación así como sus implicaciones paleoambientales y paleogeográficas.

La formación Santiago es una unidad informal de edad misisípica en donde se han realizado algunos trabajos que describen a la fauna encontrada, así como otros aspectos relacionados. Quiroz-Barroso (1995) estudia la fauna de bivalvos; Navarro-Santillán (1997) estudia los braquiópodos espiriféridos; Quiroz-Barroso y colaboradores (2000) registran la presencia de rostroconchos del género *Pseudomulceodens*; Navarro-Santillán y colaboradores (2002) discuten la posición estratigráfica de esta formación a partir de la descripción formal de cuatro especies de braquiópodos espiriféridos que señalan una edad del Osageano para los estratos basales de la unidad; Castillo-Espinoza (2008) describe ocho especies de cefalópodos que permitieron asignar al Merameciano a los estratos portadores y Escalante-Ruíz (2011) describe tres especies de conuláridos y diez de gasterópodos que fueron encontrados en la misma asociación.

En la Formación Ixtaltepec, dada su gran riqueza y abundancia de organismos fósiles, se han realizado diversos estudios: Morales-Soto (1984) describió las comunidades fósiles por medio de un estudio paleoecológico; Morón-Ríos y Perrilliat (1988) reportaron una nueva especie de trilobite; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1989) registran seis géneros de braquiópodos estrofoménidos; los mismos autores en 1991 analizaron los icnofósiles paleozoicos de la formación, así como las formas tremadocinas y misisípicas provenientes de las otras formaciones del área; Sour-Tovar (1994) describe varios braquiópodos pensilvánicos; Quiroz-Barroso (1995) estudió la fauna de bivalvos; Quiroz-Barroso y Sour-Tovar (1995) reportan la presencia de un ofiuroideo; Ortiz-Lozano (1996) realizó un estudio paleoambiental a partir del análisis morfológico de diferentes colonias de briozoarios; Sour-Tovar y colaboradores (1997) describieron algunas implicaciones estratigráficas de los invertebrados; Quiroz-Barroso y Perrilliat (1997, 1998) describieron distintos bivalvos así como sus implicaciones paleogeográficas y estratigráficas; Sour-Tovar y Martínez-Chacón (2004) estudiaron los braquiópodos

conétidos; Torres-Martínez (2005) y el mismo autor y colaboradores (2008) describen a los braquiópodos de la subfamilia Neospiriferinae; Villanueva-Olea y colaboradores (2011) estudiaron once morfotipos de placas columnares de crinoideos y Torres-Martínez y Sour-Tovar (2012) describen 14 especies de braquiópodos productidos; entre estas especies, los productidos que se encuentran en los estratos basales de la Ixtaltepec son de edad chesteriana (Viseano-Serpukhoviano).

3.2. Briozoarios del Paleozoico de México

En México existen muy pocos trabajos enfocados al estudio de briozoarios paleozoicos, la mayoría de estos sólo mencionan la presencia de algunos géneros, pero carecen de información taxonómica precisa. Aguilera (1897) y Böse (1905) reportan la presencia, con duda, del género *Fenestella* en el Pérmico medio del area del Chicomuselo, Chiapas; Mülleried y colaboradores (1941) incluyen en su listado a *Fenestella* cf. *F. capitansensis* (Girty) de la localidad de Todos Santos, en Chiapas y González-León (1986) reportan los géneros del Pensilvánico *Cyclotrypa* y *Prismopora* para la Formación Horquilla, en Sonora. Además en México se tiene el registro más antiguo de briozoarios, estos provienen del Cámbrico superior (Furongiano) del Miembro Yudachica de la Formación Tiñú (Landing *et al.*, 2010).

En la Formación Ixtaltepec se han desarrollado dos trabajos en donde se utilizan especímenes de briozoarios para realizar estudios paleoecológicos. El primero de ellos es el de Morales-Soto (1984) en donde menciona la presencia de *Fenestella mimica* var. *texana* Moore, *Fenestella plummerae* Moore, *Fenestella spinulifera* Moore, *Fistulipora incrustans* var. *regularis* Moore, *Rhombopora corticata* Moore, *Penniretepora* sp. y *Polypora* sp. pero en su trabajo no se incluye ninguna descripción formal de los ejemplares que empleó. El segundo estudio fue el de Ortiz-Lozano (1996) en donde describe diferentes formas coloniales de briozoarios para determinar los posibles ambientes en los cuales fueron depositados. En este último se menciona que los briozoarios fenestelidos fueron muy abundantes y que dominaron las comunidades marinas de la formación, pero esto puede ser una sobrestimación debido a que la mayoría de los ejemplares se preservan comúnmente en pequeños fragmentos (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006).

4. GENERALIDADES DE LOS BRIOZOARIOS

4.1 Morfología

Los briozoarios son organismos coloniales, cada colonia consiste de pequeños individuos llamados zoides, los cuales están físicamente conectados, fueron producidos asexualmente y por lo tanto son genéticamente idénticos (Boardman y Cheetham, 1987). Los zoides son unidades funcionales y

morfológicas discretas, análogos a organismos unitarios completos, pero variablemente interdependientes para el funcionamiento y la sobrevivencia de la colonia. Los zoides están unidos entre ellos mediante paredes de tejido y una membrana orgánica externa que encierra el espacio celómico; fisiológicamente los zoides están conectados entre sí mediante poros en las paredes, a través del espacio confluyente entre los bordes exteriores de estas y la cutícula, o directamente donde no intervienen las paredes (Mckinney y Jackson, 1991).

El aparato digestivo de un zoide tiene una morfología general en forma de “U” y queda suspendido en la cavidad corporal o celoma. En un extremo se localiza la boca que se conecta con el estómago a través del esófago y continúa con el intestino para finalizar en el ano. De la base del estómago sale un filamento denominado funículo que aparentemente sirve como conducto de nutrientes hacia zonas concretas de la colonia. La boca puede ser una simple abertura rodeada de una membrana fina denominada epistoma. Alrededor de la boca se encuentra un penacho de 8 a 10 tentáculos ciliados, denominado lofóforo. Todo el sistema digestivo, incluyendo los tentáculos, constituye el polípo. El movimiento vibratorio de los cilios de los tentáculos crea un sistema de corrientes que portan partículas alimenticias hacia la boca. En algunos casos los productos de desecho de la digestión son defecados al exterior a través del ano, localizado próximo a la boca pero fuera del lofóforo (condición ectoprocta) (Aguirre, 2009), en otros los desechos se acumulan en el aparato digestivo y forman los llamados cuerpos pardos que están relacionados con el deterioro y regeneración de los zoides (Brusca y Brusca, 2003).

El lofóforo se puede extender o retraer por la acción de una serie de músculos; la extensión del lofóforo se produce mediante un aumento de la presión hidrostática en la cavidad celómica por contracción de los músculos transversos; por el contrario, la invaginación del lofóforo se produce por la contracción del músculo retractor, localizado en la base del lofóforo, con la ayuda de los músculos longitudinales. Una vez retraído, el lofóforo queda en el interior de una membrana flexible, la lámina tentacular y a su vez, el orificio por el cual se produce la expansión o retracción del lofóforo se cierra. Este orificio puede ser una abertura simple o estar cerrado por un óperculo o membrana. En las formas con un orificio simple, la abertura queda sellada por un esfínter, mientras que en las formas con óperculo, éste se cierra herméticamente cuando se contraen el músculo retractor y los músculos longitudinales (Figura 1) (Aguirre, 2009).

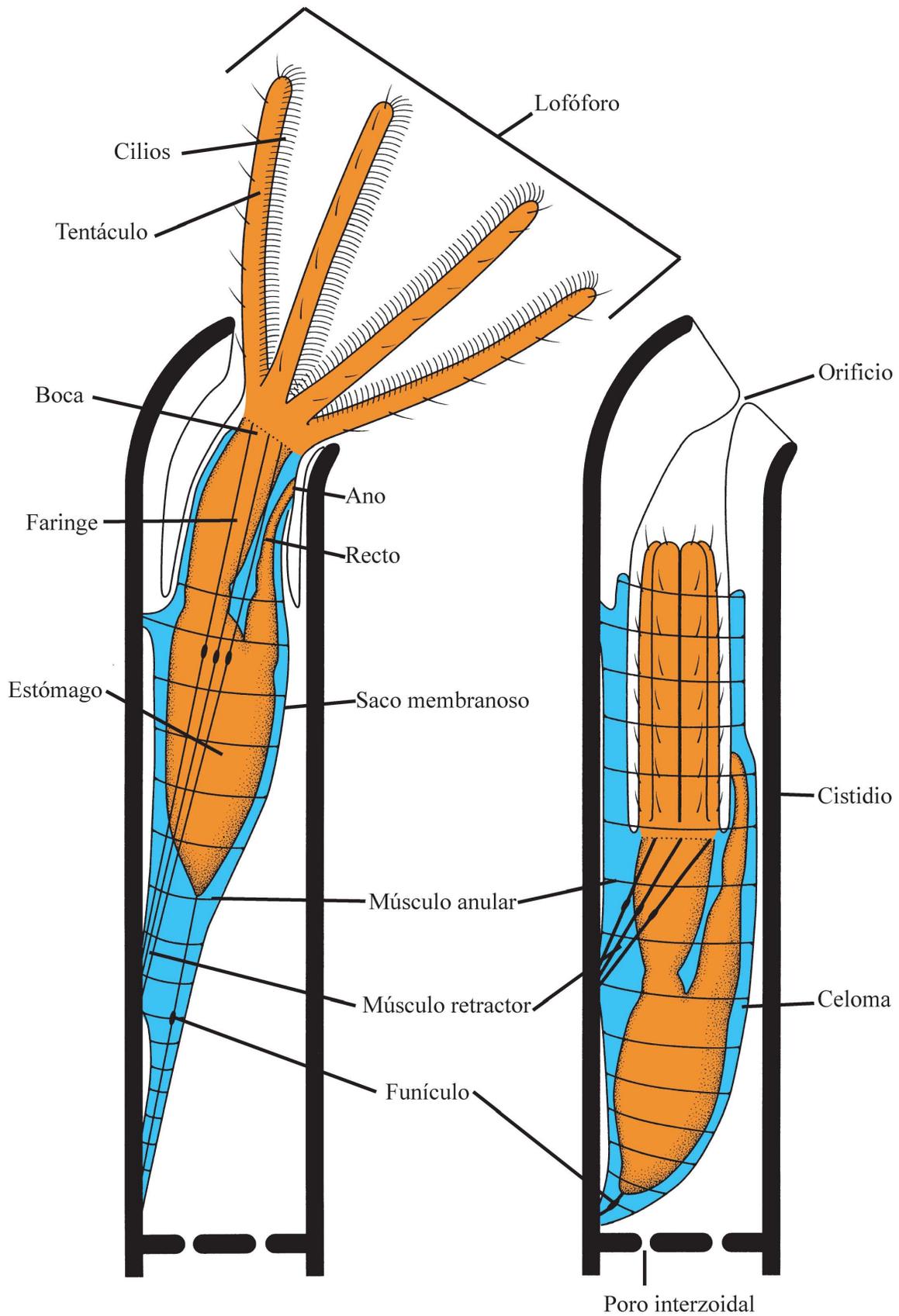


Figura 1. Esquema de la morfología general de un zoide de briozoario (Modificado de Nielsen, 2001).

4.2 Ecología

El Phylum Bryozoa es uno de los más diversos y abundantes dentro de los invertebrados. Las colonias más pequeñas consisten en sólo unos pocos zoides y las más grandes contienen decenas de millones; su forma varía ampliamente y muchas están unidas a superficies duras como rocas, conchas o granos de arena; otras se adhieren a objetos suaves tal como los pastos marinos o las plantas dulceacuícolas. Todos los briozoarios están restringidos a ambientes acuáticos y tienen una amplia distribución. La gran mayoría de las especies modernas son marinas, se pueden encontrar desde los mares someros, incluyendo ambientes arrecifales, hasta profundidades abisales, desde las regiones polares hasta los trópicos. Algunas especies viven en ambientes estuarinos de salinidad variable, otros en lagos y ríos dulceacuícolas cercanos al nivel del mar y hasta en grandes altitudes (Boardman y Cheetham, 1987).

4.3 Registro fósil y evolución

El registro fósil de este filum se extiende sobre los pasados 500 millones de años (Cámbrico-Holoceno) denotando que a través del Fanerozoico los briozoarios han sido numerosos y se han distribuido ampliamente. El registro fósil más antiguo de este grupo, como ya se mencionó, se ha referido para rocas del Cámbrico superior (Furongiano) de México (Landing *et al.*, 2010), son comunes en rocas del Ordovícico y muy abundantes en todo el Paleozoico superior y Mesozoico; en la actualidad han alcanzado su mayor diversidad, representada principalmente por los miembros de la clase Gymnolaemata (Figura 2) (Boardman *et al.*, 1983).

El carácter monofilético de los briozoarios usualmente no se cuestiona, aunque no está sustentado en estudios moleculares. Actualmente existe información fidedigna que indica que Gymnolaemata es parafilético con respecto a la clase Stenolaemata cuyos representantes evolucionaron de los ctenostomos ordovícicos (Gymnolaemata) (Nielsen, 2001). Pese a la información existente, la posición filogenética de los briozoarios está bajo discusión. El hecho de que casi todos los briozoarios conocidos son coloniales y que los órganos larvales de la larva planctotrófica son degenerados en la metamorfosis no permite determinar el plano de orientación dorso-ventral de los pólipos, formados a través de la gemación, este hecho a su vez provoca que la comparación con otros phyla sea difícil (Nielsen, 2001).

Tradicionalmente los briozoarios han sido colocados con los foronídeos y braquiópodos en el superphylum Lophophorata, pero se ha basado en similitudes morfológicas, especialmente en las coronas de tentáculos ciliadas (lofóforo), las cuales no reflejan con certeza homologías (Nielsen, 2001). Los datos moleculares obtenidos de las secuencias de rRNA 18S, han indicado diferentes posiciones filogenéticas, pero muchos resultados colocan a los briozoarios dentro de "Lophotrochozoa" junto con otros protostomados con larvas ciliadas, por ejemplo anélidos y moluscos; los foronídeos y

braquiópodos están incluidos en este grupo, pero una relación más cercana entre estos tres phyla no ha sido indicada (Nielsen, 2001).

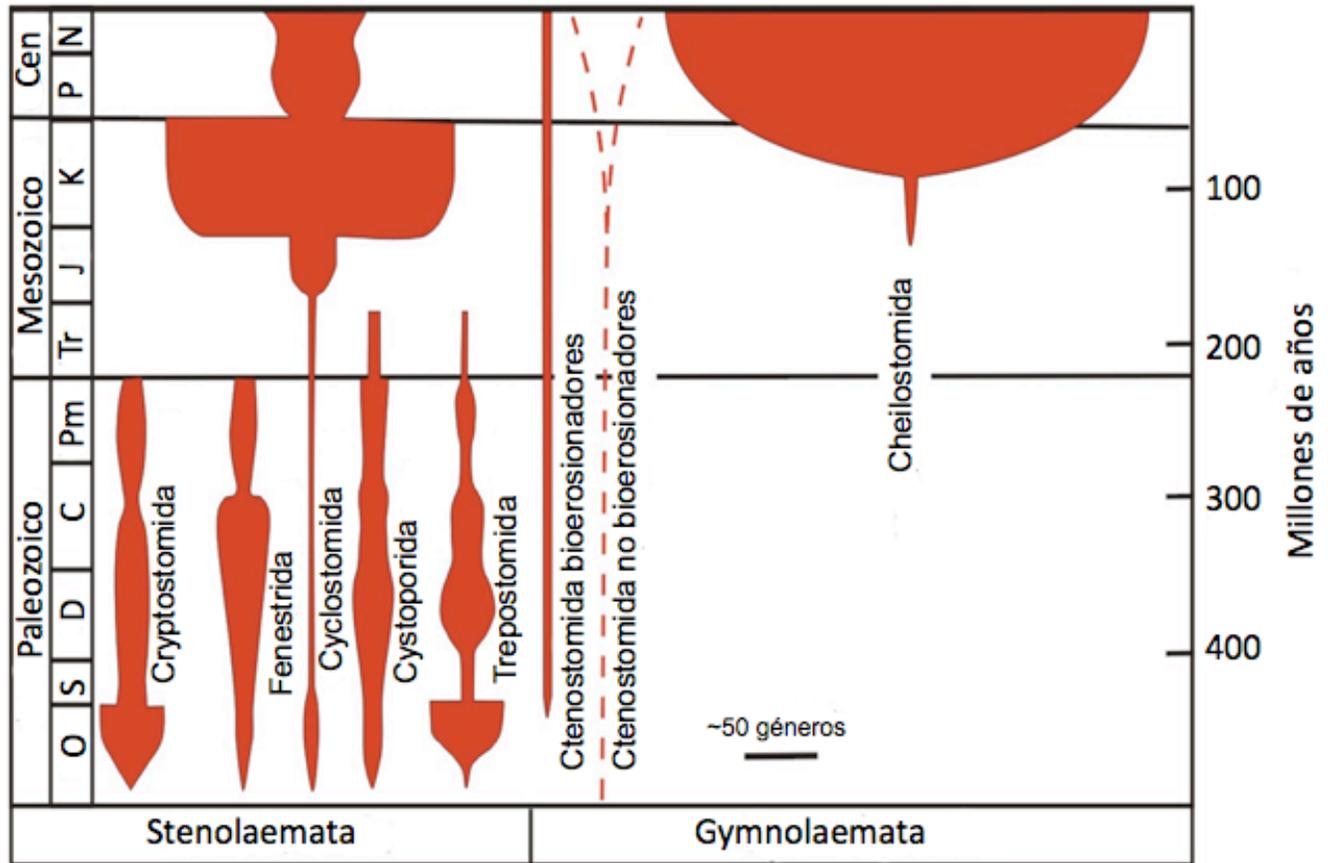


Figura 2. Patrones de aparición, diversificación y extinción de los órdenes de briozoarios (Modificado de Mckinney y Jackson, 1991).

4.4 Briozoarios del orden Fenestrída

Los briozoarios de este orden poseen zoides de pequeño tamaño que se organizan formando colonias erectas muy delicadas. Internamente carecen de diafragmas (particiones transversales) y sólo esporádicamente presentan hemiseptos (pequeñas cavidades). También es de notar la ausencia de poros en la pared que separa los diferentes zoides dentro de una colonia. Las colonias presentan los autozoides característicamente en una sola cara. A lo largo de la historia evolutiva del grupo (Ordovícico-Pérmico), se han definido unos 100 géneros. Frecuentemente los fenestrados se tratan como un orden independiente dentro de los estenolemados (Boardman y Cheetham, 1987). Las principales estructuras de importancia taxonómica se ilustran en la Figura 3.

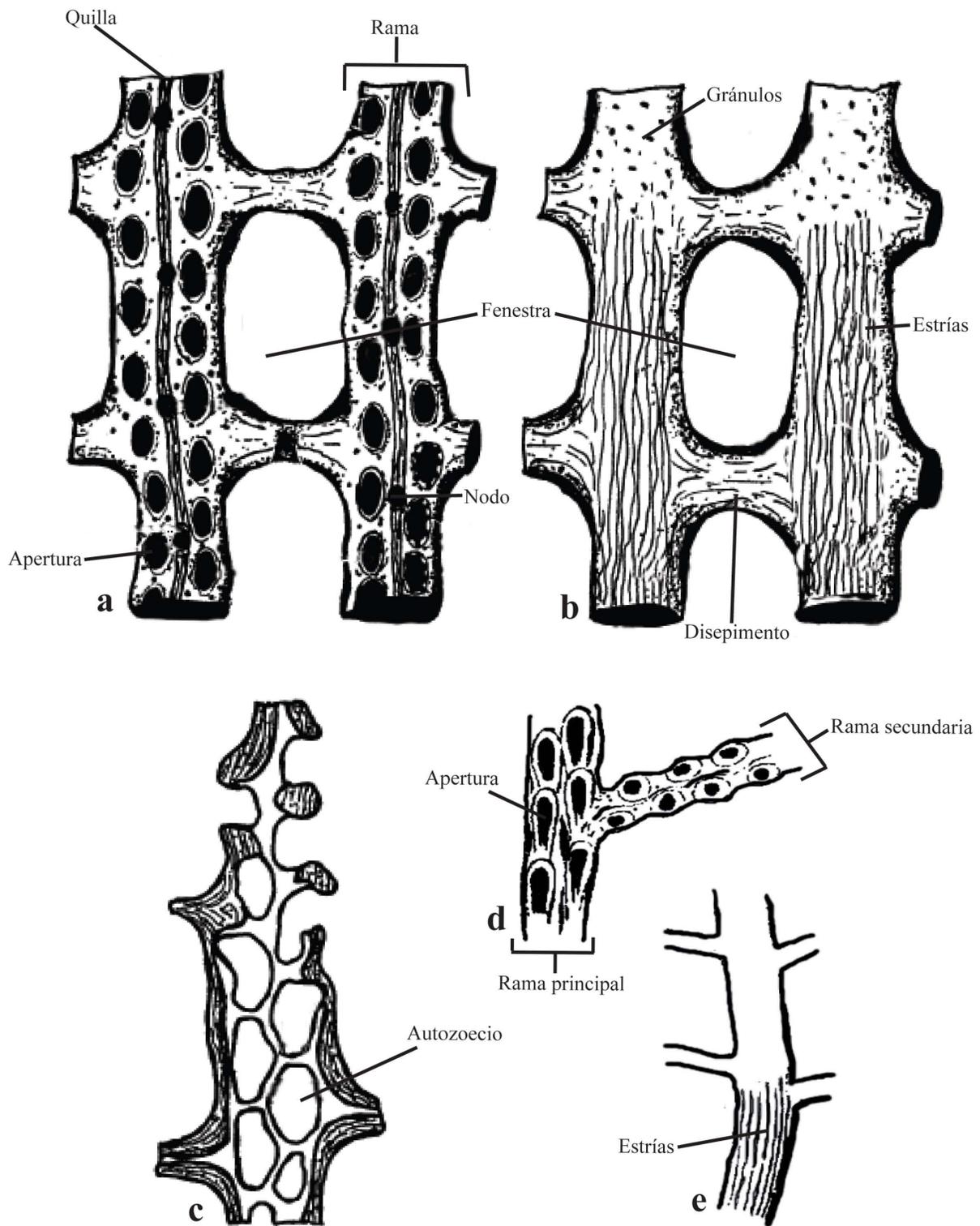


Figura 3. Principales estructuras de importancia taxonómica del orden Fenestrida. **a-c.** Colonia reticulada (Modificadas de Hageman, 1991): a. superficie anterior; b. superficie posterior; c. sección tangencial de una rama. **d,e.** Colonia erecta pinada (Modificadas de Wyse-Jackson, 2011): d. superficie anterior; e. superficie posterior.

5. ÁREA DE ESTUDIO

5.1 Ubicación

La sección tipo de la Formación Ixtaltepec aflora aproximadamente a 16 km al noreste del poblado de Asunción Nochixtlán y a 500 metros al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec, en el Municipio de Nochixtlán, Oaxaca, en las coordenadas $17^{\circ} 30'$ y $17^{\circ} 35'$ latitud Norte y entre los $97^{\circ} 05'$ y $97^{\circ} 10'$ longitud Oeste, a una altitud aproximada de 2300 msnm. La región de Santiago Ixtaltepec se distingue por presentar una de las sucesiones de rocas paleozoicas más completa de México en la que se han identificado rocas de edad cámbrico-ordovícicas, misisípicas y pensilvánicas (Figura 4).

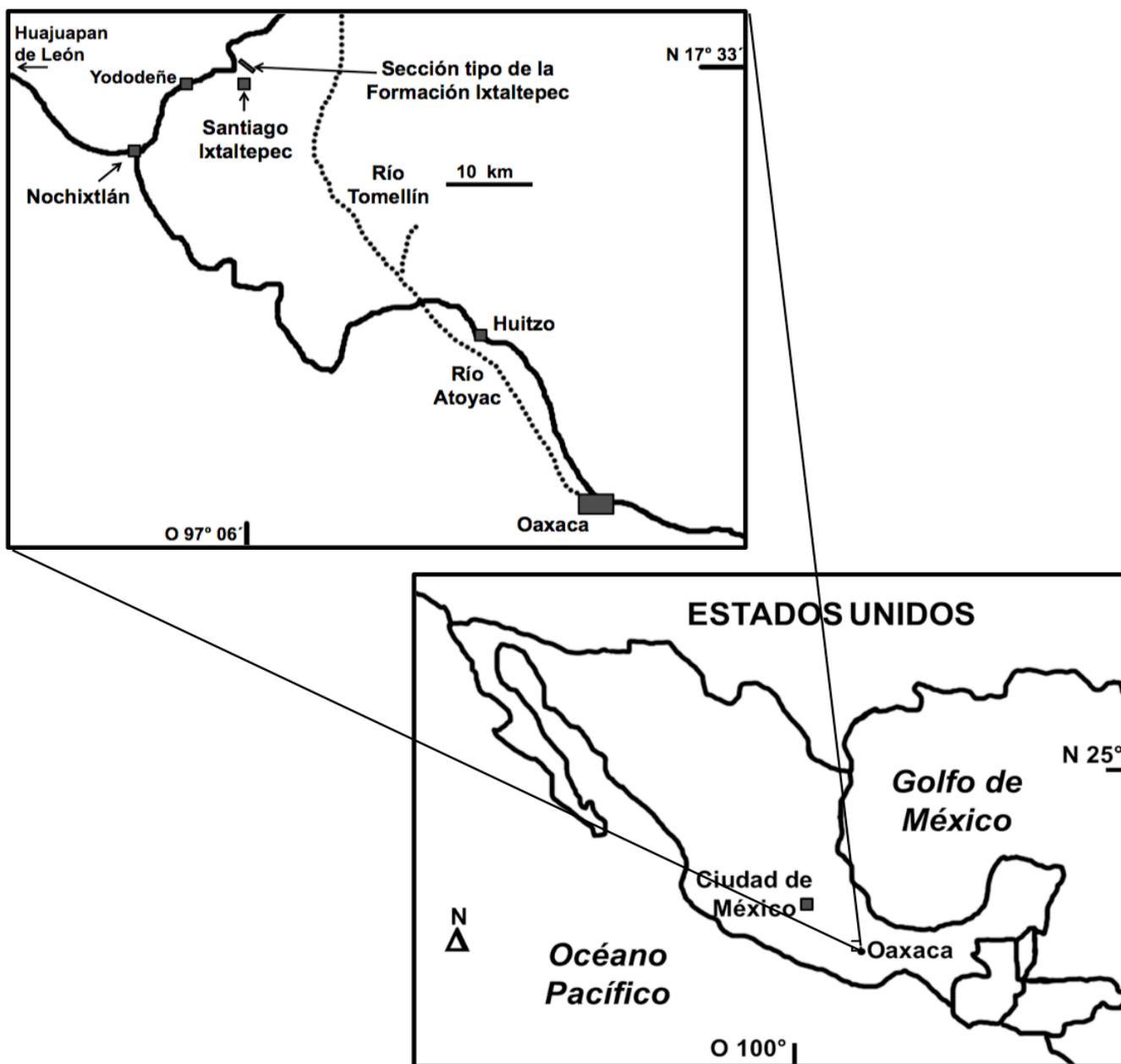


Figura 4. Localización geográfica del área de estudio.

5.2 Estratigrafía General

Las rocas paleozoicas se encuentran sobre el denominado Complejo Oaxaqueño, compuesto de rocas precámbricas de tipo pegmatita, esquisto, paragneis y ortogneis con edades de 900 a 1100 millones de años (Fries *et al.*, 1962; Solari *et al.*, 2003). La unidad paleozoica más antigua es la Formación Tiñú (Pantoja-Alor y Robison, 1967) que está compuesta por un Miembro Inferior caracterizado por una alternancia de roca calcárea con lutita con abundantes trilobites del Cámbrico superior (Furongiano) (Robison y Pantoja-Alor, 1968) y un Miembro Superior Lutítico en el que se ha reportado la presencia de graptolitos del Ordovícico Inferior (Sour-Tovar y Buitrón-Sánchez, 1987; Landing *et al.*, 2007); para la Formación Tiñú también se ha referido la presencia de gasterópodos (Yochelson, 1968), cefalópodos (Flower, 1968), braquiópodos linguliformes (Streng *et al.*, 2011) y briozoarios (Landing *et al.*, 2010).

La sucesión carbonífera se compone de las formaciones Santiago (unidad informal por homonimia) e Ixtaltepec que en su descripción original fueron asignadas respectivamente al Misisípico Inferior y Pensilvánico Medio (Robison y Pantoja-Alor, 1968; Pantoja-Alor, 1970). De acuerdo a Pantoja-Alor (1970) la formación Santiago sobreyace en discordancia angular a la Formación Tiñú, posee un espesor de 165 metros en su sección tipo y se divide en dos miembros, el inferior calcáreo con intercalaciones de lutita y margas, y el superior lutítico con intercalaciones de arenisca calcárea, además de arenisca hacia la parte media. Estudios recientes señalan que las rocas del miembro inferior son de edad osageana (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000; Navarro-Santillan *et al.*, 2002) y una fauna de cefalópodos que se ha encontrado en el miembro superior señalan edades del Merameciano (Castillo-Espinoza *et al.*, 2010).

Pantoja-Alor (1970) menciona que la formación Santiago subyace transicionalmente a los clásticos basales de la Formación Ixtaltepec, unidad que en su sección tipo del Arroyo de las Pulgas presenta un espesor de 430 metros. La base está compuesta por limolita, siguiendo con intercalaciones de lutita y arenisca calcárea de grano fino, posteriormente se encuentran capas delgadas de calcarenita seguidas de lutita arenosa e intercalaciones de arenisca, por encima se encuentra una alternancia de capas gruesas de lutita con capas delgadas de arenisca; finalmente se presenta lutita arenosa delimitada por estratos de arenisca de grano fino y limolita, encontrando material intrusivo de roca ígnea a manera de estratos intercalados con la lutita arenosa. Para el análisis paleontológico de la Formación Ixtaltepec se han marcado ocho niveles estratigráficos, caracterizados por su contenido fosilífero, y que han sido denominados API-1 a API-8 (Figura 5); el acrónimo API significa Arroyo de las Pulgas, Ixtaltepec, y hace referencia a la ubicación de la sección medida.

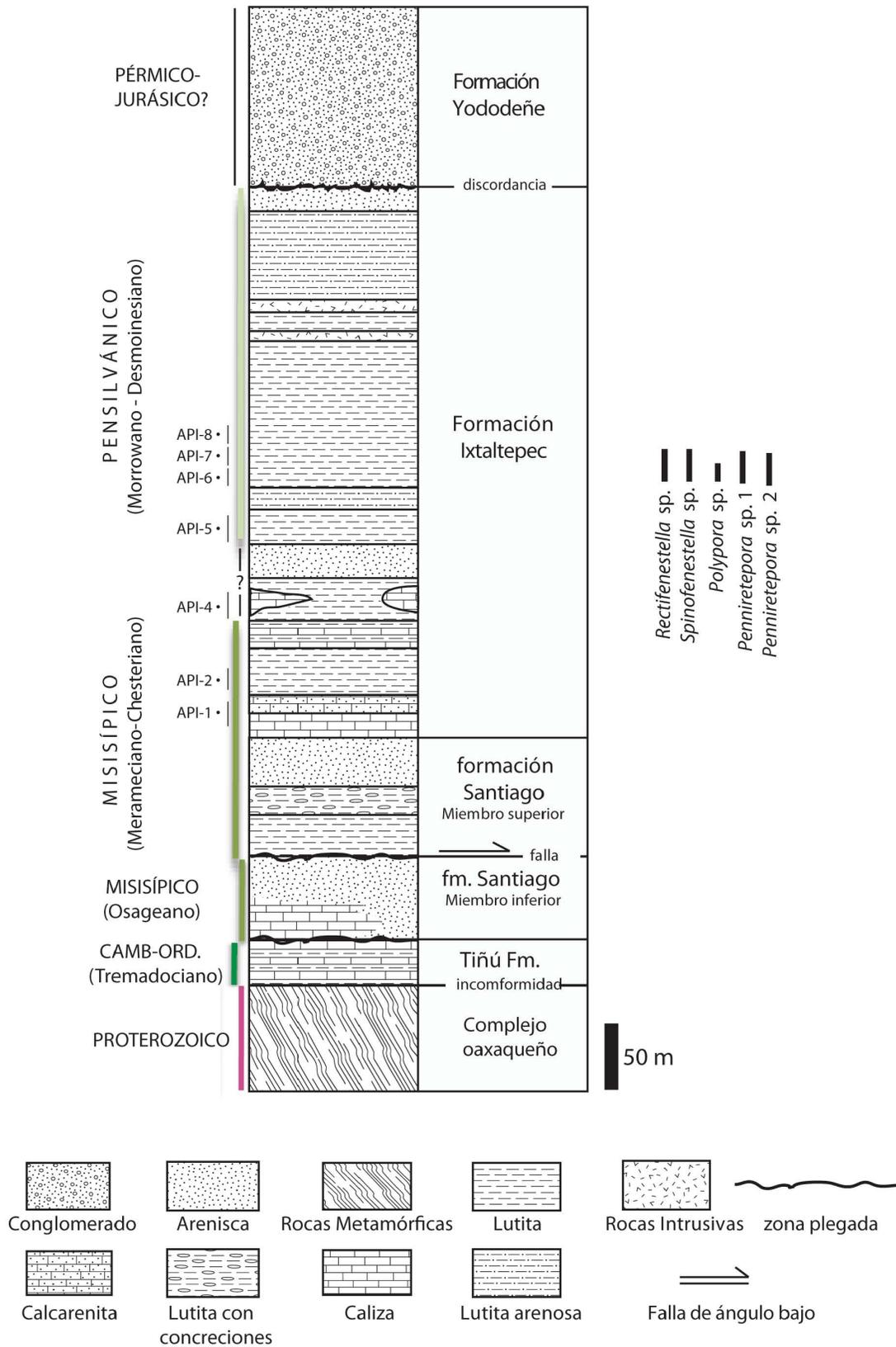


Figura 5. Columna estratigráfica de la región paleozoica de Santiago Ixtaltepec. Las barras que siguen a los nombres de los géneros de briozoarios estudiados representan los niveles estratigráficos en que han sido recolectados.

Sobreyaciendo discordantemente a la Formación Ixtaltepec, se encuentra la Formación Yododeñe, compuesta por un conglomerado con clastos calcáreos y cuya edad se asigna entre el Pérmico superior y el Jurásico Inferior (Flores de Dios *et al.*, 2000); sobre esta formación se observan rocas calcáreas de edad cretácica (Pantoja-Alor, 1970).

El material estudiado en el presente trabajo proviene de dos localidades donde aflora la Formación Ixtaltepec: “Arroyo de Las Pulgas”, donde se ubica la sección tipo, en las coordenadas 17° 30’-17° 35’ N, 97° 05’- 97° 10’ W y “Vudú” que se encuentra a 17° 33.294’ N, 97° 06.618’ W. Los niveles de la localidad “Vudú”, en que se ha colectado parte del material estudiado, se correlacionan con los niveles API-6 y API-7 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec en base al contenido fósil, principalmente la diversidad de especies de braquiópodos, y la similitud en la sucesión de capas estratigráficas.

6. MATERIAL Y MÉTODO

El método del presente trabajo se divide en dos partes: trabajo de campo y trabajo de gabinete.

6.1 Trabajo de campo

Se realizaron cuatro salidas al campo. La primera de ellas en septiembre de 2011 en la que se hizo la prospección de la zona identificando las unidades litoestratigráficas propuestas por Pantoja-Alor (1970); se llevó a cabo un primer reconocimiento de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec así como la recolecta de material de briozoarios en otros afloramientos. La segunda fue realizada en noviembre del mismo año, la tercera y cuarta en febrero y noviembre de 2012, respectivamente, salidas en que las actividades principales fueron la recolecta de ejemplares bajo un control estratigráfico.

6.2 Trabajo de gabinete

Los ejemplares recolectados en campo se les asignó un número de registro; al igual que los ejemplares previamente depositados en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, fueron limpiados para poder analizar sus caracteres taxonómicos y realizar las descripciones correspondientes. El análisis sistemático se realizó tomando como base el trabajo de Morozova (2001) en que se establece un sistema de clasificación aceptado de manera general entre especialistas en briozoarios.

7. RESULTADOS

7.1 Paleontología Sistemática

La clasificación que se siguió a nivel de orden en el presente trabajo es la propuesta del *Treatise on Invertebrate Paleontology, Bryozoa Part G, Volume 1: Introduction, Order Cystoporata, Order Cryptostomata* (Boardman *et al.*, 1983). Para la clasificación de familias y géneros dentro del orden Fenestrída se siguió la propuesta de Morozova (2001). El género *Penniretepora* se ubica en la familia Acanthocladidae siguiendo la propuesta de Wyse-Jackson (2011). El material estudiado se encuentra depositado en las colecciones del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, con el acrónimo FCMP seguido por el número de registro.

Phylum Bryozoa Ehrenberg, 1831

Clase Stenolaemata Borg, 1926

Orden Fenestrída Elias & Condra, 1957

Familia Fenestellidae King, 1849

Género *Rectifenestella* Morozova, 1974

Especie Tipo: *Fenestella tenax* Ulrich, 1888

Diagnosis del género: El zoario presenta varias formas; laminar, abanico o en forma de embudo. Es una malla regular con ramas rectas, las cuales son circulares en la sección transversal y generalmente unidas por medio de delgados disepimientos rectos sin autozoocios. Sobre las ramas hay dos hileras de autozoocios alternados, delgados y tienen un contorno pentagonal en la sección tangencial; hemisepto superior presente. Antes de la bifurcación se llegan a presentar tres hileras de autozoocios. Los nodos de las quillas están en una sola hilera (Morozova, 2001).

Rectifenestella sp.

Figuras 6a-c

Descripción: Colonia reticulada con ramas rectas y curvas unidas por medio de disepimientos y frecuentemente con bifurcaciones. Los autozoocios están dispuestos en dos hileras alternadas sobre las ramas, el número de hileras aumenta a tres al momento de la bifurcación. Las fenestras son ovaladas y los autozoocios tienen forma pentagonal pero con los bordes redondos. Las principales medidas se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Medidas de *Rectifenestella* sp. : N=número de medidas; X= media; SD= desviación estándar; CV= coeficiente de variación; MIN = mínimo valor; MAX= máximo valor.

	N	X	SD	CV	MIN	MAX
Ancho de las ramas, mm	20	0.25	0.032	12.8	0.2	0.34
Ancho de los disepimentos, mm	20	0.16	0.045	27.9	0.09	0.26
Ancho de las fenestras, mm	20	0.28	0.057	20.3	0.2	0.38
Largo de las fenestras, mm	20	0.70	0.139	19.9	0.42	1.02
Ancho de autozoecio, mm	20	0.13	0.023	17.7	0.09	0.17
Distancia centro a centro de los disepimentos, mm	20	0.55	0.071	13	0.4	0.66
Distancia centro a centro de las ramas, mm	20	0.52	0.079	15.1	0.39	0.67
Aperturas por largo de ventana	20	3.45	0.51	14.8	3	4

Material estudiado: cuatro colonias: especímenes FCMP 96/636, FCMP 96/657, FCMP 96/633, FCMP 11/296 (molde) y FCMP 11/308 (contra-molde).

Ocurrencia: Ejemplares FCMP 96/636, FCMP 96/657, FCMP 96/633, recolectados en los niveles API-6 y API-7 de localidad tipo de la Formación Ixtaltepec; ejemplares FCMP 11/296 y FCMP 11/308, recolectados en la localidad “Vudú” que se encuentra aproximadamente a 800 metros al noroeste de Santiago Ixtaltepec; los niveles portadores de los briozoarios estudiados, como ya se mencionó, se correlacionan tentativamente a los niveles API-6 y API-7, de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. El contorno pentagonal en sección tangencial de los autozoecios de las especies del género *Rectifenestella* permite diferenciarlas de las especies del género *Spinofenestella* Termier y Termier, 1971 cuyos autozoecios son de forma triangular (Morozova, 2001). Las especies del género *Laxifenestella* Morozova, 1974 se reconocen por autozoecios no pentagonales en sección tangencial y por presentar hemiseptos inferiores (Ernst, 2012).

Los ejemplares asignados a *Rectifenestella* sp. de la Formación Ixtaltepec presentan una gran similitud morfológica y de dimensiones con *Rectifenestella concava* Gilmour y McColloch, 1995 descrita para el Viséano de la Formación Otter en Montana, que llega a presentar de dos a tres aperturas por largo de ventana; en el ejemplar oaxaqueño, dada su preservación, no se puede apreciar si las bases de las

cámaras autozoeciales presentan algún grado de concavidad, rasgo que de observarse permitiría asignar el material de Santiago Ixtaltepec a *R. concava*. *R. triserialis* (Ulrich, 1890) del Carbonífero de Kentucky también presenta un gran parecido en la morfología general, pero posee fenestras subrectangulares que son menos ovaladas que las de los ejemplares oaxaqueños; dado que no se pueden apreciar caracteres superficiales de estos, es difícil profundizar en la comparación. *Rectifenestella bukhtarmensis* (Nekhoroshev, 1956) del Carbonífero superior de Rusia se distingue por presentar un patrón de bifurcación en donde el aumento a tres hileras de autozoecios se da poco antes de la bifurcación, mientras que en los ejemplares de *Rectifenestella* sp. de Santiago Ixtaltepec la tercera hilera de autozoecio se origina justo en la bifurcación de manera similar que en *R. concava*. *Rectifenestella tenax* (Ulrich, 1888) del Carbonífero superior de Ohio presenta una morfología externa parecida pero los rangos de sus dimensiones son mucho menores y a diferencia de *Rectifenestella* sp. presenta dos autozoecios por largo de fenestra.

Género *Spinofenestella* Termier & Termier, 1971

Especie Tipo: *Fenestella spinulosa* Condra, 1902

Diagnosis del género: Colonias reticuladas con ramas relativamente anchas y gruesas, con disepimientos relativamente delgados. Los autozoecios están dispuestos en dos hileras sobre las ramas. Los autozoecios son triangulares en la sección tangencial media, y su forma puede variar de triangulares a pentagonales cuando están próximos a una bifurcación. Presentan una quilla estrecha con una hilera de nodos desarrollados (Morozova, 2001).

Spinofenestella sp.

Figuras 6d, 6e

Descripción: Colonia reticulada con ramas anchas y disepimientos delgados. Las bifurcaciones de las ramas son comunes y se presentan dos hileras de autozoecios alternados; el número de hileras aumenta a tres antes de una bifurcación. Las fenestras tienen forma de óvalos alargados a rectangulares con contorno irregular. La mayoría de los autozoecios presentan forma semi-triangular pero llegan a ser romboidales cerca de la bifurcación. Las principales medidas se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Medidas de *Spinofenestella* sp. (mismas abreviaciones de la Tabla 1).

	N	X	SD	CV	MIN	MAX
Ancho de las ramas, mm	20	0.38	0.092	24.4	0.27	0.59
Ancho de los disepimentos, mm	20	0.11	0.017	15.8	0.08	0.15
Ancho de las fenestras, mm	20	0.31	0.053	17.2	0.21	0.42
Largo de las fenestras, mm	20	1.34	0.114	8.5	1.13	1.56
Distancia centro a centro de los disepimentos, mm	20	0.66	0.117	17.8	0.44	0.84
Distancia centro a centro de las ramas, mm	20	0.64	0.129	20.3	0.42	0.89
Ancho de los autozoocios, mm	20	0.15	0.037	24.9	0.1	0.21
Aperturas por largo de fenestra	20	3.85	0.813	21.1	3	5

Material estudiado: Una colonia: espécimen FCMP 11/33.

Ocurrencia: Ejemplar FCMP 11/33, recolectado en la localidad “Vudú”, se encuentra aproximadamente a 800 metros al noroeste de Santiago Ixtaltepec; los niveles portadores de los briozoarios estudiados se correlacionan tentativamente a los niveles API-6 y API-7, de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. El género *Spinofenestella* difiere de las especies del género *Rectifenestella* Morozova, 1974 en la forma triangular del autozoocio en sección media tangencial (Ernst, 2001). Los ejemplares asignados a *Spinofenestella subspeciosa* (Schulga-Nesterenko, 1955, in Ernst y Winkler Prins, 2008) para el Pensilvánico de la Cordillera Cantábrica en España presentan el mismo patrón general de la colonia, la forma y el tamaño de las cámaras autozoeciales que los ejemplares oaxaqueños asignados a *Spinofenestella* sp., pero difieren en que *S. subspeciosa* presenta disepimentos más gruesos, fenestras más anchas y más cortas que las halladas en los ejemplares de Santiago Ixtaltepec. *Spinofenestella spinulosa* Condra, 1902 reportada por Simonsen y Cuffey (1980) para el Pérmico inferior de Kansas es similar al material asignado a *Spinofenestella* sp. ya que presenta la misma forma general de la colonia y posee dos hileras de autozoocios romboidales alternados, pero difieren en que *S. spinulosa* presenta ramas más delgadas, fenestras más cuadradas y regulares así como sólo dos autozoocios por largo de fenestra. Dada la preservación del material no es posible realizar una comparación más detallada.

Familia Acanthocladiidae Zittel, 1880

Género *Polypora* M'Coy, 1844

Especie Tipo: *Polypora dendroides* M'Coy, 1844

Diagnosis del género: Zoario reticulado que puede presentar forma de abanico, foliosa, de embudo o tubular. Malla con fenestras medianas a grandes, formadas por ramas rectas o ligeramente curvas; generalmente las ramas se bifurcan con frecuencia, son redondeadas en sección transversal y se unen en intervalos regulares con disepimentos libres de autozoecios. Los autozoecios están localizados sobre las ramas en cuatro hileras; el número de hileras en la bifurcación se incrementa de cinco a seis, inmediatamente después de la bifurcación las rama presentan dos a tres hileras y en una distancia corta. Las cámaras autozoeciales forman un tubo corto con un hemisepto inferior débilmente desarrollado y un vestíbulo corto parcialmente superpuesto a la siguiente hilera de autozoecios. En sección media tangencial el autozoecio es regularmente hexagonal, en las secciones tangenciales oblicuas y profundas son irregularmente romboidales y ovals; las aperturas son circulares. Las quillas que separan longitudinalmente a las hileras están ausentes o pobremente definidas. Sobre ambas superficies de las ramas se presentan, longitudinalmente, concentraciones de capilares entre las cuales usualmente hay nodos (Morozova, 2001).

Polypora sp.

Figuras 7a, 7b

Descripción: Colonia reticulada con ramas unidas por medio de disepimentos y que se bifurcan constantemente. Los autozoecios tienen un arreglo en tres o cuatro hileras sobre las ramas, pocas ramas sólo tienen dos hileras. Las cámaras autozoeciales tienen forma romboidal con contornos redondeados. Las fenestras en su mayoría presentan una forma oval elongada, algunas son semi-circulares o con contorno irregular. Las principales medidas se muestran en la Tabla 3.

Tabla 3. Medidas de *Polypora* sp. (mismas abreviaciones de la Tabla 1).

	N	X	SD	CV	MIN	MAX
Ancho de la rama, mm	21	0.55	0.143	26.2	0.2	0.79
Ancho de diseppimento, mm	21	0.2	0.05	24.61	0.14	0.32
Ancho de las fenestras, mm	21	0.39	0.146	37.17	0.22	0.73
Largo de las fenestras, mm	20	0.97	0.095	9.71	0.81	1.19
Ancho de los autozoecios, mm	20	0.14	0.02	14.9	0.1	0.17
Aperturas por largo de fenestra	20	3.6	0.754	20.94	3	5

Material estudiado: Una colonia (FCMP 96/633) donde se puede apreciar las cámaras autozoeciales pero sin detalles de la morfología externa.

Ocurrencia: Nivel API-6 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec, 500 metros al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec.

Discusión. El género *Mackinneyella* Morozova y Lisitsyn, 1996 difiere de *Polypora* M'Coy, 1844 por presentar de cinco a seis hileras de autozoecios sobre las ramas, con forma hexagonal en sección tangencial media; *Polypora* es similar a *Paucipora* Termier y Termier, 1971 pero el segundo tiene hemiseptos fuertemente desarrollados y autozoecios cortos (Ernst y Minwegen, 2006).

Los ejemplares de *Polypora aestacelia* Moore, 1929 del Pensilvánico del norte de Texas difieren de los ejemplares de la Formación Ixtaltepec por presentar ramas y diseppimentos más delgados, fenestras de menor tamaño y autozoecios que se distribuyen en cuatro a seis hileras longitudinales sobre sus ramas; de estos ejemplares se desconoce la forma de los autozoecios. *Polypora dendroides* M'Coy, 1844 del Carbonífero superior de Irlanda difiere de *Polypora* sp. en que presenta frecuentemente en sus ramas cuatro hileras de autozoecios y en algunas seis, así mismo sus autozoecios presentan una forma hexagonal mientras los ejemplares de Santiago Ixtaltepec son romboidales. *Polypora moorei* Elias, 1937 del Pensilvánico de Kansas presenta dimensiones similares a los ejemplares oaxaqueños, así como el mismo número de hileras de autozoecios sobre las ramas (dos a cuatro), pero difiere en que presenta de seis a siete autozoecios por largo de fenestra mientras que los ejemplares de *Polypora* sp. poseen de tres a cinco.

Género *Penniretepora* d'Orbigny, 1849

Especie tipo: *Retepora pluma* Phillips, 1836

Diagnosis del género: Rama principal fina y corta, las ramas secundarias presentan un arreglo regular, las ramas laterales son oblicuas y sin disepimentos. Tiene dos hileras de autozoocios sobre la rama principal y el mismo número en las ramas secundarias (Bassler, 1953).

Penniretepora sp. 1

Figuras 7c, 7d

Descripción: Rama central con ramas secundarias divergentes. El ancho de la rama central es de 0.57-0.62 mm, en las secundarias es de 0.37-0.48 mm. Los autozoocios son pentagonales, presentan aperturas circulares, ligeramente ovaladas, están dispuestos en dos hileras tanto en la rama central como en la secundaria, las ramificaciones se repiten cada tres aperturas. Las ramas secundarias tienen una longitud promedio de 1.02 mm; el ángulo inferior de la bifurcación de las ramas secundarias es de 47°-60°. No se presentan ramas terciarias. La superficie de las ramas laterales presenta de cinco a seis estrías y la rama central siete. Las principales medidas se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Medidas de *Penniretepora* sp. 1 (mismas abreviaciones de la Tabla 1).

	N	X	SD	CV	MIN	MAX
Ancho rama principal, mm	2	0.59	0.035	5.9	0.57	0.62
Ancho ramas laterales, mm	10	0.44	0.039	8.8	0.37	0.48
Ancho de aperturas, mm	10	0.08	0.017	20.1	0.06	0.11
Espacio de las aperturas a lo largo de las ramas, mm	10	0.19	0.016	8.5	0.17	0.23
Ancho de los autozoocios, mm	6	0.13	0.009	7.1	0.13	0.15
Espacio centro a centro de las ramas, mm	10	1.01	0.114	11.2	0.79	1.24
Ángulo de divergencia de las ramas laterales	10	56.4	3.921	6.9	47	60

Material estudiado: Molde y contra-molde de una colonia: FCMP 11/56.

Ocurrencia: Ejemplar FCMP 11/56, recolectado en la localidad “Vudú”, aproximadamente a 800

metros al noroeste de Santiago Ixtaltepec; los niveles portadores de los briozoarios estudiados se correlacionan tentativamente a los niveles API-6 y API-7, de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. Los briozoarios descritos como *Penniretepora* poseen autozoecios que pueden ser triangulares, rectangulares, pentagonales o semi-hexagonales; en sección tangencial media pueden presentar o carecer de hemiseptos, estructuras secundarias como quillas y nodos. Estas características, basadas en la microestructura, indican la naturaleza polifilética del género (Ernst, 2001) y ello implica la necesidad de realizar una revisión profunda de la sistemática del grupo.

Debido a las condiciones de preservación del material de Santiago Ixtaltepec, no es posible observar los caracteres taxonómicos de la microestructura de los autozoides, por lo que su asignación al género *Penniretepora* está basada en los rasgos de morfología externa expuesta. Entre ellos la presencia de frecuentes ramificaciones que no forman fenestras, así como dos hileras de autozoecios tanto en la rama principal como en las secundarias. Otros géneros cuya descripción se basa en la forma de crecimiento pinada (una rama principal con ramificaciones) presentan una diagnosis que no concuerda con los rasgos del material de la Formación Ixtaltepec. Entre esos géneros se encuentran *Acanthocladia* King, 1849, que tiene tres o más hileras de autozoecios en las ramas, *Kalvariella* Morozova, 1970, con dos hileras de autozoecios sobre la rama principal y de tres a cuatro hileras sobre las ramas secundarias; *Diploporaria* Nickles y Bassler, 1900 es similar a *Penniretepora* pero raramente presenta ramas secundarias.

Penniretepora sp. 1 posee una morfología muy similar a *Penniretepora ardmorensis* Elias, 1957 del Misisípico Superior de Oklahoma pero se distingue en la forma de los autozoecios que son pentagonales mientras que en *P. ardmorensis* son triangulares. La descripción de Elias (1957) carece de medidas por lo que no se comparó en ese aspecto; *Penniretepora pustulosa* Moore, 1929 del Pensilvánico de la Formación Graham en Texas, difiere de *Penniretepora* sp. 1 en que es de menor tamaño, presenta un ángulo de divergencia de las ramas secundarias menor y sus aperturas son piriformes mientras que en los ejemplares oaxaqueños son circulares; *Penniretepora trilineata* Meek, 1872 var. *texana* Moore, 1929 descrita para el Pensilvánico del norte de Texas presenta aperturas circulares cuyo tamaño está en el rango de *Penniretepora* sp. 1 pero difiere en que las ramas de *P. trilineata* var. *texana* son de menor tamaño y su superficie es granulosa. De la misma manera los ejemplares oaxaqueños difieren en dimensiones con *Penniretepora oculata* (Moore, 1929) del Pensilvánico de la Formación Graham, Texas y no presenta gránulos en su superficie.

Penniretepora sp. 2

Figuras 7e, 7f

Descripción: Rama central con ramas secundarias divergentes y muy frecuentes. El ancho de la rama central es de 0.59-0.85 mm, el de las secundarias es de 0.26-0.39 mm. Los autozoecios son pentagonales y ligeramente ovalados; están dispuestos en dos hileras tanto en la rama central como en la secundaria; entre dos ramas vecinas se presentan sólo dos autozoecios. Las ramas secundarias tienen una longitud promedio de 1.9 mm; el ángulo inferior de divergencia de las ramas secundarias es de 60°-80°; presenta ramas terciarias y cuaternarias. En la superficie de las ramas laterales se observan de ocho a diez estrías y nueve en la rama central. Las principales medidas se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Medidas de *Penniretepora* sp. 2 (mismas abreviaciones de la Tabla 1).

	N	X	SD	CV	MIN	MAX
Ancho rama principal, mm	3	0.68	0.147	21.6	0.59	0.85
Ancho ramas laterales, mm	10	0.32	0.041	12.9	0.26	0.39
Ancho de aperturas, mm	10	0.07	0.014	19.4	0.06	0.1
Espacio de las aperturas a lo largo de las ramas, mm	10	0.29	0.096	33.3	0.17	0.43
Ancho de los autozoecios, mm	10	0.12	0.02	16.2	0.09	0.16
Espacio centro a centro de las ramas, mm	10	1.2	0.249	20.7	0.8	1.52
Ángulo de divergencia de las ramas laterales	10	68.2	6.25	9.1	60	80

Material estudiado: Una colonia: FCMP 11/493 (molde) y FCMP 11/484 (contra-molde).

Ocurrencia: Los ejemplares estudiados se recolectaron en la localidad “Vudú”, aproximadamente a 800 metros al noroeste de Santiago Ixtaltepec; se correlaciona tentativamente a los niveles API-6 y API-7 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec. Otros ejemplares, en mal estado de preservación, fueron encontrados en los niveles API-6 y API-7 de la sección tipo.

Discusión. Los ejemplares de *Penniretepora* sp. 2 de la Formación Ixtaltepec se asignaron al género *Penniretepora* por presentar dos hileras de autozoecios tanto en la rama principal como en las secundarias y carecer de fenestras. *Penniretepora* sp. 2 difiere de *Penniretepora* sp. 1, reportada en este mismo trabajo, por la presencia de ramas terciarias e inclusive cuaternarias, ángulos de divergencia de

las ramas mayores, y cámaras zoeciales ligeramente más ovaladas.

Penniretepora sp. 2 presenta una gran semejanza morfológica con los ejemplares de *Penniretepora pseudotrilineata* Ceretti, 1963 reportados por Ernst y Minwegen (2006) para el Carbonífero superior del norte de España, también coinciden sus ángulos de divergencia de las ramas secundarias y la forma pentagonal de los autozoecios, pero difieren en que *P. pseudotrilineata* presenta dos a tres aperturas entre dos ramas vecinas, tiene ramas más anchas y el espacio entre las aperturas a lo largo de las ramas es ligeramente mayor que en los ejemplares de *Penniretepora* sp. 2. Los ejemplares del Pensilvánico de la Formación Graham asignados por Moore (1929) a *Penniretepora trilineata* var. *texana* presentan estrías longitudinales en su superficie reversa al igual que *Penniretepora* sp. 2, pero difieren en que los ejemplares oaxaqueños no poseen una superficie granulosa, se desconoce la morfología interna de los ejemplares reportados por Moore (1929).

8. DISCUSIÓN

La mala preservación de la mayoría de los ejemplares de briozoarios de la Formación Ixtaltepec, en su mayoría conservados como impresiones autigénicas, dificultó la observación de muchos caracteres taxonómicos, sobre todo los de la superficie de la colonia y microestructura de las cámaras; pese a ello, se logró determinar el material a nivel de género y realizar el primer estudio sistemático de briozoarios para el Carbonífero del país y a la vez incrementar el conocimiento que se tiene sobre las faunas marinas del Paleozoico mexicano. En este trabajo se describieron cinco formas de briozoarios del orden Fenestrída pertenecientes a dos familias: *Rectifenestella* sp. y *Spinofenestella* sp. de la familia Fenestellidae y *Polypora* sp. de la familia Acanthocladiidae. La posición sistemática del género *Penniretepora*, con dos especies presentes en la Formación Ixtaltepec, se encuentra bajo discusión; tradicionalmente este género se asigna a la familia Acanthocladiidae, pero en la revisión del orden Fenestrída que realizó Morozova en (2001) se coloca dentro de la familia Fenestellidae. Esta modificación no es tomada en cuenta en estudios sistemáticos subsecuentes (v. gr. Ernst y Minwegen, 2006; Ernst y Winkler Prins, 2008; Wyse-Jackson, 2011); por ello, en el presente estudio se coloca dentro de la familia Acanthocladiidae siguiendo la propuesta de Wyse-Jackson (2011) quien redescubrió la especie tipo del género.

Los resultados obtenidos han permitido ampliar el rango de distribución paleobiogeográfico previamente conocido para los géneros *Rectifenestella*, *Spinofenestella*, *Polypora* y *Penniretepora*; siendo todos primeros registros confirmados de manera fidedigna para México. Durante el Carbonífero inferior los briozoarios presentaron tasas de diversificación relativamente altas y por ello sus alcances estratigráficos son cortos y sus patrones de distribución geográfica son principalmente endémicos. En contraste los briozoarios del Carbonífero superior presentan tasas bajas de aparición y muchas especies tienen amplias distribuciones espaciales y temporales (Ernst y Minwegen, 2006; Ross, 1981); este es el caso de los briozoarios descritos en este trabajo en donde los géneros que se describen son considerados cosmopolitas y por ello son de poca utilidad para establecer afinidades con otras localidades. En el caso de las faunas previamente descritas para la Formación Ixtaltepec, como son bivalvos, crinoideos y braquiópodos (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Sour-Tovar, 1994; Sour-Tovar *et al.*, 1997; Navarro- Santillán *et al.*, 2002; Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004; Torres-Martínez *et al.*, 2008; Villanueva-Olea *et al.*, 2011; Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012), en general se ha determinado que son muy similares, a niveles genericos y de especie, a las que han sido reportadas para localidades del Carbonífero de la región centro-este de

Estados Unidos, denominada Mid-Continent y con ello se ha postulado la existencia durante el Carbonífero de un mar epicontinental que cubrió la región del Mid-Continent y que se extendía por lo menos hasta el sureste de México. Los géneros de briozoarios ahora descritos también se han referido para diversas localidades del Mid-Continent (Elias, 1937, 1957; Moore, 1929; Simonsen y Cuffey, 1980) y ello no contradice las ideas paleobiogeográficas que se han señalado previamente.

Los briozoarios no son considerados buenos fósiles índice, dado el amplio rango estratigráfico de la mayoría de sus especies (Clarkson, 1998). En particular la distribución temporal de los géneros reportados en este trabajo es relativamente amplia; *Rectifenestella*, *Spinofenestella* y *Polypora* han sido referidos en localidades con edades que abarcan del Devónico al Pérmico y *Penniretepora* con edades del Silúrio al Pérmico (Morozova, 2001). Ello implica que su presencia en los niveles superiores de la Formación Ixtaltepec, niveles API-6 y API-7, no es indicativa de cierta edad; sin embargo la asociación de los braquiópodos *Neochonetes granulifer* (Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004), *Neospirifer dunbari* (Torres-Martínez *et al.*, 2008), *Linoproductus platyumbonus* y *Echinaria knighti* (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012) permite establecer que la edad de las rocas portadoras es del Morrowano-Desmoinesiano (Pensilvánico Inferior-Medio). Es de mencionar que durante el Carbonífero, los fenestelidos y rbdomesidos son las formas más abundantes y diversas de briozoarios (Ernst y Minwegen, 2006), siendo considerados los grupos que dan origen a las faunas de briozoarios dominantes del Pérmico temprano (Ross, 1981); en este contexto los briozoarios descritos para la región de Santiago Ixtaltepec representan parte de estos grupos de transición.

Los briozoarios aportan información bastante precisa de las condiciones paleoambientales, ya que el desarrollo de la morfología de las colonias no depende solamente de factores intrínsecos, como su variabilidad genética, sino también de las condiciones del medio entre las que están la energía hidráulica, la profundidad y la distribución y tipo de sustrato (Aguirre, 2009). Los briozoarios fenestrados como cualquier otro grupo de organismos, contiene representantes que se adaptaron a diferentes tipos de ambientes. Aunque muchas formas se adaptaron a condiciones de aguas tranquilas, otros se adaptaron a fondos turbulentos e inclusive podían sobrevivir en áreas de alta energía (McKinney y Gault, 1980). En el estudio paleoambiental realizado por Ortiz-Lozano (1996) se asoció a los briozoarios reticulados (*Rectifenestella*, *Spinofenestella* y *Polypora*, descritos en el presente estudio) con colonias de tipo unilaminar erecto que se relacionaron con ambientes de baja energía; las formas similares a *Penniretepora* las asoció con colonias del tipo multiserial erecto señalando su nicho en zonas de alta energía. En contraste, el estudio paleoambiental realizado por McKinney y Gault (1980) con briozoarios fenestrados del Misisípico del este de Estados Unidos, asocia algunos géneros con condiciones ambientales específicas: *Fenestella* (*sensu lato*) a zonas de energía de moderadamente

alta a baja, cerca de los bancos de arena hasta zonas protegidas con fondos lodosos; esta forma colonial corresponde a la de los géneros *Rectifenestella* y *Spinofenestella*. McKinney y Gault (1980) asocian a *Polypora* a zonas de energía moderada a baja cerca de los bancos de arena y a *Penniretepora* la confinan a zonas protegidas de baja energía con fondos lodosos. Utilizando estas propuestas, el reporte de los géneros de briozoarios presentes en la Formación Ixtaltepec puede ser un indicativo de que las unidades API-6 y API-7 de la formación se depositaron en un ambiente de tipo periarrecifal de baja energía, con fondo lodoso, bien iluminado, aguas cálidas, somero pero más profundo que las unidades inferiores de la Formación Ixtaltepec. Esta misma tendencia se aprecia con la distribución de braquiópodos productidos (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012) que son más abundantes en aguas tranquilas y someras (Fürsich y Hurst, 1974).

9. CONCLUSIONES

El presente trabajo es el primer estudio sistemático de briozoarios del Paleozoico superior mexicano, por lo que se genera un antecedente para próximos estudios sobre este grupo. A pesar de las dificultades del trabajo taxonómico, dadas por la mala preservación de los ejemplares, se logró determinar el material a nivel genérico, aportando información valiosa en el estudio de las faunas marinas del Paleozoico de México y estableciendo que en los niveles API-6 y API-7 de la Formación Ixtaltepec la fauna de briozoarios esta conformada por *Rectifenestella* sp. y *Spinofenestella* sp. de la familia Fenestellidae; y por *Polypora* sp., *Penniretepora* sp. 1 y *Penniretepora* sp. 2 de la familia Acanthocladiidae, géneros todos que se registran por primera vez para México de manera formal.

Los géneros referidos son conocidos por su distribución cosmopolita y todos se han encontrado en localidades pensilvánicas de Norteamérica. Ello implica que su presencia en Oaxaca no contradice las afinidades paleobiogeográficas que han sido propuestas en estudios previos y que han señalado fuertes similitudes de la fauna carbonífera de Santiago Ixtaltepec con faunas de localidades del Carbonífero de la región centro-este de Estados Unidos, denominada Mid-Continent. Además de ello, su presencia en los estratos de la parte media-superior, niveles API-6 y API-7, de la Formación Ixtaltepec también es coherente con la edad pensilvánica que diversos géneros de braquiópodos, como *Neochonetes granulifer*, *Neospirifer dunbari*, *Linoproductus platyumbonus* y *Echinaria knighti* establecen para tales niveles.

La morfología de las colonias de briozoarios aporta información de las condiciones ambientales que se han asociado al depósito de las unidades API-6 y API-7 y señalan un paleoambiente de tipo periarrecifal de baja energía, con fondo lodoso, bien iluminado, aguas cálidas, somero pero más profundo en comparación al ambiente en se depositaron las unidades inferiores que constituyen a la Formación Ixtaltepec.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilera, J. G. 1897. Sinopsis de geología mexicana. Boletín del Instituto Geológico de México, 4-6: 187-250.
- Aguirre, J. 2009. Briozoos, en Martínez-Chacón M.L. y Rivas P. (eds.). Paleontología de Invertebrados, Ediciones de la Universidad de Oviedo, España: 419-446.
- 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.
- Bassler, R.S. 1953. Bryozoa. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part G. Geological Society of America and University of Kansas Press. New York, 253 pp.
- Boardman, R.S. y Cheetham, A.H. 1987. Phylum Bryozoa, en Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Rowell, A.J. (eds). Fossil Invertebrates. Blackwell Scientific Publications, Boston: 497-549.
- Boardman, R.S., Cheetham, A.H., Blake, D.B., Utgaard, J., Karklins, O.L., Cook, P.L., Sandberg, P.A., Lutaud, G. y Wood, T.S. 1983. Bryozoa. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part G Revised, Volume 1. Introduction, Order Cystoporata, Order Cryptostomata. Geological Society of America and University of Kansas, Kansas, 626 pp.
- Borg, F. 1926. Studies on recent cyclostomatous Bryozoa. Zoologiska Bidrag fran Uppsala, 10: 181-507.
- Böse, E. 1905. Reseña acerca de la geología de Chiapas y Tabasco. Boletín del Instituto Geológico de México, 20: 5-100.
- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. 2003. Invertebrates. Sinauer Associates. Massachusetts, 936 pp.
- Buitrón-Sánchez, B. E. y Rivera, E. 1984. Lingúlidos (Brachiopoda-Inarticulata) del Ordovícico de Oaxaca, México. Memorias del II Congreso Latinoamericano de Paleontología: 54-61.
- Castillo-Espinoza, K.M. 2008. Cefalópodos de la formación Santiago, Misisípico de la región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 58 pp.
- Castillo-Espinoza, K.M., Escalante-Ruíz, A.R., Quiroz-Barroso, S.A., Sour-Tovar, F., Navarro-Santillán, D. 2010. Nuevos invertebrados del Viseano (Mississippiano), Formación Santiago, Oaxaca, sudeste de México. X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología. Asociación Geológica Argentina, La Plata: 145.
- Clarkson, E.N.K. 1998. Paleontology and Evolution, 4th edition, Blackwell Science, Oxford, 452 pp.

- Ceretti, E. 1963. Briozoi carboniferi della Carnia. *Giornale di Geologia, Annali del Museo Geologico di Bologna*, 30: 254-360.
- Condra, G.E. 1902. New Bryozoa from the Coal Measures of Nebraska. *The American Geologist*, 30: 337-358.
- Elias, M.K. 1937. Stratigraphic significance of some late Paleozoic fenestrate bryozoans. *Journal of Paleontology*, 11(4): 306-334.
- Elias, M.K. 1957. Late Mississippian fauna from the Redoak Hollow Formation of southern Oklahoma. *Journal of Paleontology*, 31(2): 370-427.
- Elias, M.K. y Condra, G.E. 1957. Fenestella from the Permian of west Texas. *Geological Society of America, Memoir*, 70: 1-158.
- Ehrenberg, C.G. 1831. *Animalia invertebrata exclusis insectis. Symbolae Physicae, seu Icones et descriptiones Corporum Naturalium novorum aut minus cognitorum. Pars Zoologica 4*, Mittler, Berlin: 831 pp.
- Ernst, A. 2001. Bryozoa of the Upper Permian Zechstein Formation of Germany. *Senckenbergiana lethaea*, 81: 135-181.
- Ernst, A. 2012. Fenestrate bryozoan fauna from the Lower - Middle Devonian of NW Spain. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 264(3): 205-247.
- Ernst, A. y Minwegen, E. 2006. Late Carboniferous bryozoans from La Hermida, Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51(3): 569-588.
- Ernst, A. y Winkler Prins, C.F. 2008. Pennsylvanian bryozoans from the Cantabrian Mountains (northwestern Spain). *Scripta Geologica*, 137: 1-123.
- Escalante-Ruíz, A.R. 2011. Conuláridos y gasterópodos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 93 pp.
- Flores de Dios, A., Vachard, D. y Buitrón-Sánchez, B.E. 2000. La cubierta sedimentaria Pérmica Superior (Formaciones Olinalá, Ihualtepec y Yododeñe) de los terrenos Mixteco y Zapoteco (resumen). *GEOS*, 20: 324-325.
- Flower, R.H. 1968. Cephalopods from the Tiñú Formation, Oaxaca State, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3): 804-809.
- 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.
- Fürsich, F.T. y Hurst, J.M. 1974. Environmental factors determining the distribution of brachiopods. *Palaeontology*, 17(4): 879-900.

- Gilmour, E.H. y McColloch, M.E. 1995. Fenestrada and Rhabdomesida (Bryozoa) of the Otter Formation (Visean), central Montana. *Journal of Paleontology*, 69(5): 813–830.
- González-León, C. 1986. Estratigrafía del Paleozoico de la Sierra del Tule, noroeste de Sonora, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 6: 117-135.
- Hageman, S.J. 1991. Approaches to systematic and evolutionary studies of perplexing groups: an example using fenestrate Bryozoa. *Journal of Paleontology*, 65(4): 630-647.
- King, W. 1849. On some families and genera of corals. *Annals & Magazine of Natural History*, 2: 338-390.
- Landing, E., English, A. y Keppie, J.D. 2010. Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla- Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology*, 38(6): 547-550.
- Landing, E., Westrop, S.R. y Keppe, J.D. 2007. Terminal Cambrian and Lowest Ordovician Succession of Mexican West Gondwana: Biotas and Sequence Stratigraphy of the Tiñu Formation. *Geological Magazine*, 144(6): 909-936.
- Meek, F.B. 1872. Report on the paleontology of eastern Nebraska. Final report on the United States Geological Survey of Nebraska and Portions of adjacent Territorie. United States. Government Printing Office, Washington: 81-239.
- McKinney, F.K. y Gault, H.W. 1980. Paleoenvironment of Late Mississippian fenestrate bryozoans, eastern United States. *Lethaia*, 13:127-146.
- McKinney, F.K. y Jackson, J.B.C. 1991. Bryozoan evolution. University of Chicago Press, Chicago, 238 pp.
- M'Coy, F. 1844. A synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of the Ireland. Dublin: 207 pp.
- Moore, R.C. 1929. A bryozoan faunule from the Upper Graham Formation, Pennsylvanian, of north central Texas. *Journal of Paleontology*, 3(2): 1-27, 121-156.
- Morales-Soto, S. 1984. Estudio paleoecológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 57 pp.
- Morón-Ríos, A. y Perrilliat, M.C. 1988. Una nueva especie del género *Griffithides* Portlock (Arthropoda: Trilobita) del Paleozoico superior de Oaxaca. *Revista Mexicana del Instituto de Geología*, 7(1): 67-70.
- Morozova, I.P. 1970. Mshanki pozdnej permi. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk SSSR*, 122: 347 pp.

- Morozova, I.P. 1974. Reviziya roda Fenestella. *Paleontologicheskij Zhurnal*, 2: 54-67.
- Morozova, I.P. 2001. Mshanki otryada Fenestellida (morfologiya, sistema, filogeniya, istoricheskoe razvitie). *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Rossijskoi Akademii Nauk*, 277: 176 pp.
- Morozova, I.P. y Lisitsyn, D.V. 1996. Revizia roda Polypora M'Coy 1844. *Paleontologicheskij Zhurnal*, 4: 38-47.
- Mülleried, 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 espiriferidos de la Formación Santiago, Misisipico Inferior en el Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 41 pp.
- 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(3): 327-336.
- Nekhoroshev, V.P. 1956. Nizhnekamennougol'nye mshanki Altaya i Sibiri. *Trudy Vsesoyuznogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta*, 13: 420 pp.
- Nickles, J.M. y Bassler, R.S. 1900. A synopsis of American fossil Bryozoa, including bibliography and synonymy. United States. *Geological Survey Bulletin*, 173: 1-663.
- Nielsen, C. 2001. Bryozoa (Ectoprocta: 'Moss' Animals). *Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley & Sons, 5 pp.
- d'Orbigny, A. 1849. Description de quelques genres nouveaux de Mollusques bryozoaires. *Revue et Magasin de zoologie pure et appliquée*, 2(1): 499-504.
- Ortiz-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 de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 40 pp.
- Pantoja-Alor, J. 1970. Rocas sedimentarias paleozoicas de la región centro-septentrional de Oaxaca, *en* Segura, L.R. y Rodríguez-Torres, R. (eds.). *Excursión México-Oaxaca*, Sociedad Geológica Mexicana, Libro Guía, México: 67-84.
- Pantoja-Alor, J. y Robison, R.A. 1967. Paleozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico. *Science* 17: 1033-1035.
- Phillips, J. 1836. *Illustrations of the geology of Yorkshire. The Mountain Limestone District*. John Murray, 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 Perrillat, M.C. 1997. Pennsylvanian nuculoids (*Bivalvia*) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 71(3): 400-407.
- Quiroz-Barroso, S.A. y Perrillat, M.C. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. *Journal of Paleontology*, 72(6): 1011-1024.
- Quiroz-Barroso, S.A. y Sour-Tovar, F. 1995. Nuevo registro de ofiuroideo (*Ophiurinae*) para el Pensilvánico de América del Norte, proveniente de la Formación Ixtaltepec, Oaxaca. Memoria del V Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología. México: 31.
- Quiroz-Barroso, S.A. y Sour-Tovar, F. 2006. Fossil record of Upper Paleozoic Marine Invertebrates from Mexico, *en* Vega, F.J., Nyborg, T.G., Perrillat, M.C., Cevallos-Ferriz, S. y Quiroz-Barroso, S.A. (eds.). *Studies on Mexican Paleontology*: Springer, Netherlands: 133-167.
- 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.
- Robison, R.A. y Pantoja-Alor, J. 1968. Tremadocian trilobites from the Noxhixtlan region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3): 767-800.
- Rodríguez-Benítez, J.L. 1983. Estudio palinoestratigráfico de las formaciones paleozoicas Tiñu, Santiago e Ixtaltepec, de la region de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis Profesional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Instituto Politécnico Nacional, 117 pp.
- Ross, J.R.P. 1981. Biogeography of Carboniferous ectoproct Bryozoa. *Palaeontology*, 24(2): 313-341.
- Schulga-Nesterenko, M.I. 1955. Kamennougol'nye mshanki Russkoi platformy. *Trudy Paleontologičkogo Instituta Akademiya Nauk SSSR*, 57: 207 pp.
- Simonsen, A.H. y Cuffey, R.J. 1980. Fenestrate, Pinnate, and Ctenostome Bryozoans and Associated Barnacle Borings in the Wreford Megacyclothem (Lower Permian) of Kansas, Oklahoma, and Nebraska. *Paleontological Contributions*. University of Kansas, 101: 1-38.
- Solari, L.A., Keppie, J.D., Ortega-Gutiérrez, F., Cameron, K.L., Lopez, R. y Hames, W.E. 2003. 990 and 1100 Ma Grenvillian tectonothermal events in the northern Oaxacan Complex, southern Mexico: roots of an orogen. *Tectonophysics*, 365: 257-282.
- Sour-Tovar, F. 1990. Comunidades Cámbrico-Ordovícicas de la Formación Tiñu, en el área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Implicaciones paleoambientales y paleogeográficas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología* 3, 7-23.
- Sour-Tovar, F. 1994. Braquiópodos pensilvánicos del area de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 55 pp.

- Sour-Tovar, F. y Buitron-Sánchez, 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 Martínez-Chacón, M.L. 2004. Braquiópodos chonetoideos del Carbonífero de México. *Revista Española de Paleontología*, 19 (2): 125- 138
- 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., Quiroz-Barroso, S.A., Centeno-García, E., Navarro-Santillán, D. y Ortiz-Lozano, J.A. 1997. Implicaciones estratigráficas de los invertebrados carboníferos del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. II Convención sobre la evolución geológica de México y recursos asociados. México. Sin número de página.
- Streng, M., Mellbin, B., Landing, E. y Keppie, J. 2011. Linguliform brachiopods from the terminal Cambrian and lowest Ordovician of the Oaxaquia microcontinent (Southern Mexico). *Journal of Paleontology*, 85(1): 122-155.
- Termier, H. y Termier, G. 1971. Bryozoaires du Paléozoïque supérieur de l'Afghanistan. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 47: 1-52.
- Torres-Martínez, M.A. 2005. Braquiópodos de la Subfamilia Neospiriferinae (Spiriferidae, Trigonotretidae) de la Formación Ixtaltepec, Pensilvánico de la región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 39 pp.
- Torres-Martínez, M.A. y Sour-Tovar, F. 2012. Nuevos braquiópodos productidos (Rhynchonelliformea, Strophomenata) del Carbonífero de la región de Nochixtlán, Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(3): 696-712.
- Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F. y Pérez-Huerta, A. 2008. Neospiriferinid brachiopods (Spiriferidae, Trigonotretidae) from Ixtaltepec Formation, Pennsylvanian of Oaxaca State, Southern Mexico. *Fossil and Strata*, 54: 157-166.
- Ulrich, E.O. 1888. A list of the Bryozoa of the Waverly Group in Ohio; with descriptions of new species. *Bulletin of the Scientific Laboratories Denison University*, 4: 62-96.
- Ulrich, E.O. 1890. Paleozoic Bryozoa. *Illinois Geological Survey*, 8: 283-688.

- Villanueva-Olea, R., Castillo-Espinoza, K.M., Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S.A. y Buitrón-Sánchez, B.E. 2011. Placas columnares de crinoides del Carbonífero de la región de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca; consideraciones estratigráficas y paleobiogeográficas. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 63(3): 429-443.
- Wyse-Jackson, P.N. 2011. Rediscovery of a type specimen of *Retepora pluma* Phillips, 1836, the type species of *Penniretepora* d'Orbigny, 1849 (Fenestrata, Bryozoa) and replacement of its neotype. *Irish Journal of Earth Sciences*, 29: 15-18.
- Yochelson, E.L. 1968. Tremadocian mollusk from the Nochixtlan region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3): 801-803.
- Zittel, K.A.von. 1880. *Handbuch der Palaeontologie*. I. Band. Palaeozoologie. 1. Abtheilung, Protozoa, Coelenterata, Echinodermata und Molluscoidea. München Oldenbourg, Leipzig, 765 pp.

Figura 6. a-c. *Rectifenestella* sp. (ejemplar FCMP 11/296): a. morfología del zoario; b,c. patrón de ramificación y forma de las fenestras y autozoecios; **d-e.** *Spinofenestella* sp. (ejemplar FCMP 11/33): d. morfología del zoario; e. ramificación, forma de las fenestras y autozoecios. El material ilustrado fue recolectado en la localidad “Vudú”, Pensilvánico de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.

Figura 6

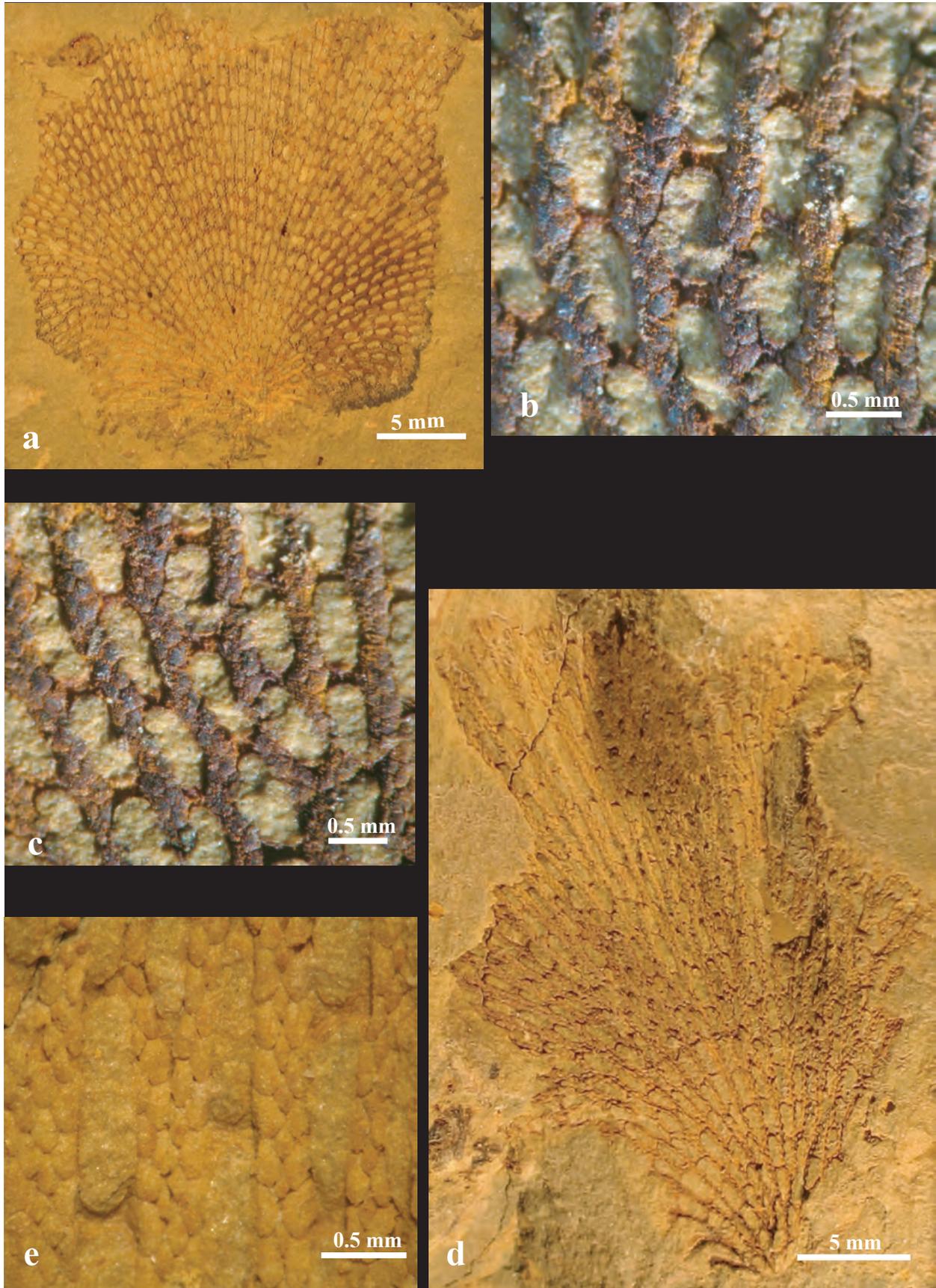


Figura 7. a-b. *Polypora* sp. (ejemplar FCMP 96/ 633): a. morfología del zoario; b. ramificación, fenestras y forma de los autozoecios; **c-d.** *Penniretepora* sp. 1 (ejemplar FCMP 11/56): c. morfología del zoario, d. rama principal y secundarias, marcas de las aperturas; **e-f.** *Penniretepora* sp. 2 (ejemplar 11/493): e. morfología del zoario; f. ramas secundarias y autozoecios. El material ilustrado fue recolectado en la localidad “Vudú”, a excepción del ejemplar de *Polypora* sp. (FCMP 96/ 633), encontrado en el nivel API-6 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec; ambas localidades del Pensilvánico de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.

Figura 7

