



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA DE BRAQUIÓPODOS Y  
MICROCÓNQUIDOS DE LA FORMACIÓN PASO  
HONDO, LOFOFORADOS DEL PÉRMICO TEMPRANO  
DE CHIAPAS. IMPLICACIONES PALEOECOLÓGICAS Y  
ESTRATIGRÁFICAS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

DANIELA PAULINA HEREDIA JIMÉNEZ

TUTOR:

DR. MIGUEL ANGEL TORRES MARTÍNEZ

2018





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.

## Hoja de datos del jurado

1. Datos de la alumna

Heredia  
Jiménez  
Daniela Paulina  
55 64 70 82 27  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
308579301

2. Datos del tutor

Dr  
Miguel Angel  
Torres  
Martínez

3. Datos del sinodal 1

Dra  
Blanca Estela Margarita  
Buitrón  
Sánchez

4. Datos del sinodal 2

Dr  
Francisco Javier  
Vega  
Vera

5. Datos del sinodal 3

Dr  
Francisco  
Sánchez  
Beristain

6. Datos el sinodal 4

Dra  
María Ana  
Fernández  
Álamo

7. Datos del trabajo escrito

Sistemática de braquiópodos y microcónquidos de la Formación Paso Hondo, lofoforados del Pérmico Temprano de Chiapas. Implicaciones paleoecológicas y estratigráficas.  
55p  
2018

*A mi Familia:*

*Por ser el complemento perfecto que siempre me ha impulsado para cumplir mis sueños  
y metas.*

## AGRADECIMIENTOS

A mi tutor Miguel Angel Torres Martínez por ser mi guía en la realización de este trabajo. Muchas gracias por dedicarme parte de su valioso tiempo, brindarme su apoyo y proporcionarme todas las herramientas necesarias que me permitieron llevar a cabo dicha investigación. Además gracias por el aporte de sus conocimientos y trabajo, ya que influyó en gran medida para tomarle un mayor gusto e interés a los grupos estudiados.

A los miembros del jurado:

Dra. Blanca Estela Margarita Buitrón Sánchez

Dr. Francisco Javier Vega Vera

Dr. Francisco Sánchez Beristain

Dra María Ana Fernández Álamo

Como primera instancia les agradezco el haber aceptado formar parte de mi jurado, ya que eso implicó el brindarme parte de su tiempo para leer y revisar mi trabajo. Gracias por sus sugerencias, correcciones y comentarios que ayudaron a enriquecer mi investigación y sobre todo fortalecieron mi aprendizaje.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México a través del Proyecto PAPIIT IA102618, por la beca otorgada y el financiamiento para realizar éste trabajo.

A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfías del Laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Biología, UNAM y a la Dra. Adela Margarita Reyes Salas del Laboratorio de Microscopía Electrónica y Microanálisis del Instituto de Geología, UNAM, por apoyarme en el procesamiento de la técnica de Microscopía Electrónica para la obtención de la microestructura interna de los microcónquidos.

Al M. en C. Sergio González Mora por ayudarme en la limpieza de los ejemplares descritos y en la realización de Peels de los microcónquidos para su respectiva identificación.

Al Dr. Francisco Sour Tovar por las facilidades otorgadas dentro de las instalaciones del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias UNAM.

A la Biol. Erika Paola Porras López por el material fotográfico.

Al Dr. Fernando Núñez Useche por las facilidades otorgadas en el uso del Laboratorio de microscopios Francisco J. Fabregat.

Al instituto de Geología por el apoyo logístico en prácticas de campo y sus instalaciones.

## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL.

A mi hermosa familia:

Mis padres Lucy y Daniel por su inmenso amor, cuidado, y grandes enseñanzas. Su apoyo incondicional y sus palabras de aliento en cada una de las experiencias de mi vida me ayudaron a forjarme como persona y nunca dudar de mí. El ser humano que soy ahora se los debo a ustedes por darme infinitas armas para ser feliz y siempre salir adelante. Los amo.

Mis hermanas Lupita y Karina por la huella que marcaron con su compañía en el transcurso de mi vida. La complicidad que compartimos, las risas e inolvidables momentos vividos también son una parte muy importante de mi crecimiento como persona. Sin su cariño, confianza y apoyo no habría logrado concretar esta etapa de mi vida.

A mi compañero de vida y mayor inspiración Juan José, por ser esa persona que llegó a cambiar mi vida en todos los aspectos. Gracias por enseñarme cada día algo nuevo, tu amor y apoyo incondicional son mi principal motivación para superarme día con día y seguir compartiendo metas y grandes experiencias a tu lado.

A Jack, Balú, Sora y Tsuki por ser no sólo grandes compañeros de vida, sino también por formar parte de mi familia y regalarme gratos momentos.

A mi tía Glo por su gran cariño, los lindos y buenos momentos que compartió conmigo y por su presencia en todos los momentos importantes de mi vida. Y aunque sé que no podrá leer estas palabras, siempre está en mi corazón y mi pensamiento y sé que estaría muy orgullosa de mi.

A Leonor por sus palabras sinceras y muy acertadas al darme consejos y por su gran apoyo en esta etapa de mi vida.

A la Facultad de Ciencias de la UNAM, por su personal académico y docente que me ayudo a fortalecer mis conocimientos y concretar parte de mi aprendizaje; así como a la disposición de sus instalaciones para llevar acabo las actividades escolares.

A las grandes personas que conocí en el transcurso de la carrera y me acompañaron en este camino.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad y tener el honor de haber pertenecido a su máxima casa de estudios para formarme como profesionista y como persona.

Sistemática de braquiópodos y microcónquidos de la Formación Paso Hondo, loforados del Pérmico Temprano de Chiapas. Implicaciones paleoecológicas y estratigráficas.

**ÍNDICE**

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	3
2.1 Objetivo general.....	3
2.2 Objetivos particulares.....	3
3. ANTECEDENTES.....	4
3.1 Sucesión Carbonífera-Pérmica de Chicomuselo.....	4
3.2 Formación Santa Rosa.....	5
3.3 Formación Grupera.....	5
3.4 Formación Paso Hondo.....	5
4. RELACIÓN DE BRAQUIÓPODOS Y MICROCÓNQUIDOS EN EL PALEOZOICO.....	7
5. GENERALIDADES DE BRAQUIÓPODOS.....	8
6. GENERALIDADES DE MICROCÓNQUIDOS.....	10
7. ÁREA DE ESTUDIO.....	11
7.1 Ubicación.....	11
7.2 Estratigrafía general.....	12
8. MÉTODO.....	15
8.1 Trabajo de campo.....	15
8.2 Trabajo de gabinete.....	15

9. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA .....	17
10. DISCUSIÓN .....	27
10.1 Paleoecología .....	27
10.2 Paleoambiente .....	31
10.3 Estratigrafía .....	33
10.4 Paleobiogeografía .....	34
11. CONCLUSIONES .....	37
12. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	39

## LISTA DE FIGURAS

### **Figura**

<b>1</b> Esquema de los principales órganos de un braquiópodo .....	9
<b>2</b> Representación del tubo juvenil en microcónquidos .....	11
<b>3</b> Ubicación geográfica de la localidad trabajada .....	12
<b>4</b> Columna estratigráfica general de la Formación Paso Hondo .....	14
<b>5</b> <i>Wellerella lemasi</i> , <i>Tautosia transenna</i> y <i>Composita</i> cf. <i>enormis</i> .....	51
<b>6</b> <i>Composita</i> cf. <i>enormis</i> , <i>Composita hapsida</i> y <i>Texarina</i> cf. <i>solita</i> .....	53
<b>7</b> <i>Microconchus</i> sp. ....	55
<b>8</b> Peels de los microcónquidos estudiados .....	28
<b>9</b> Disposición de los esclerobiontes sobre los hospederos .....	29
<b>10</b> Láminas delgadas de las rocas calcáreas portadores de fósiles .....	32
<b>11</b> Rangos estratigráficos de las braquiópodos descritos .....	34
<b>12</b> Reconstrucción paleogeográfica durante el Pérmico Temprano-Medio .....	36



## RESUMEN

Se describen taxonómicamente cinco especies de braquiópodos pertenecientes a los órdenes Rhynchonellida (*Wellerella lemasi* y *Tautosia transenna*), Athyridida (*Composita* cf. *enormis* y *Composita hapsida*) y Terebratulida (*Texarina* cf. *solita*), así como una especie de microcónquido (*Microconchus* sp.) de la Formación Paso Hondo de la región de Chicomuselo, Chiapas, México. El registro de las especies de braquiópodos *Tautosia transenna*, *Composita hapsida* y *Texarina solita* y del género *Microconchus* es el primero que se hace para el Pérmico de México. El tipo de conservación de los microcónquidos esclerobiontes, junto con su disposición espacial en conchas de braquiópodos articulados y la presencia de individuos de tallas mayores cercanos a la comisura de estos braquiópodos permiten sugerir que ambos grupos de invertebrados tuvieron una asociación en vida de tipo comensalista, siendo el primer reporte de este tipo de asociación para el Paleozoico tardío de México. Los braquiópodos aquí descritos junto con otros taxones que han sido previamente referidos para el Guadalupiano de los Estados Unidos permiten correlacionar la localidad estudiada con las formaciones Cherry Canyon (Miembro Getaway) y Road Canyon del Roadiano (Pérmico medio) de Texas, sugiriendo que la edad de la Formación Paso Hondo podría extenderse del Artinskiano (Cisuraliano) al Roadiano (Guadalupiano). Las características sedimentarias obtenidas mediante el análisis de microfacies permitieron determinar que el paleoambiente donde se depositó la asociación fósil correspondía a una rampa carbonatada de tipo homoclinal, en particular a una zona de aguas abiertas de la rampa interna; donde hubo una energía baja a media, con buenas condiciones de oxígeno, alta productividad y buena iluminación. La presencia de braquiópodos que han sido previamente relacionados con la provincia biótica Grandiana en la localidad estudiada señala que la región de Chicomuselo también formó parte de esta misma provincia durante el Pérmico medio y no únicamente durante el Cisuraliano (Pérmico temprano).

## 1. INTRODUCCIÓN

Los braquiópodos son un grupo de organismos marinos bentónicos y filtradores, miembros del Phylum Brachiopoda. Su origen se remonta a inicios del Cámbrico y representan en el registro fósil a los primeros lofoforados. Durante la Era Paleozoica tuvieron una gran diversidad y abundancia con más de 4500 géneros; sin embargo actualmente sólo se cuenta con aproximadamente 120 vivientes, ya que para principios del Mesozoico estos organismos fueron desplazados por otros invertebrados bentónicos. En la actualidad resultan ser poco diversos, sin embargo, son abundantes en zonas profundas de baja temperatura, p.e. las costas ibero-baleares (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). A finales del Paleozoico, los atíridos, rinconélidos y terebratúlidos, como los aquí estudiados, formaban parte importante de la biota bentónica de los mares epicontinentales de todo el mundo, llegando a integrar asociaciones de gran diversidad junto con otros invertebrados marinos, principalmente briozoos, crinoideos y otros braquiópodos (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

Por otro lado, el Orden Microconchida (Weedon 1991) que se encuentra dentro de la clase Tentaculita (Bouček, 1964) incluye a los microcónquidos, un grupo extinto de pequeños invertebrados marinos incrustantes los cuales se adherían a sustratos duros (conchas de otros organismos o rocas) de forma solitaria o en racimos. En un principio estos metazoos tuvieron una identificación errónea, ya que basándose sólo en su estructura esquelética (tubos calcáreos en forma de espiral) fueron asignados a *Spirorbis*, un género de poliquetos serpúlidos (Taylor y Vinn, 2006). Posteriormente, gracias a investigaciones recientes se sabe que se pudo haber producido una convergencia entre los microcónquidos y los verdaderos *Spirorbis*; en donde dos clados independientes de gusanos evolucionaron con tubos espiraliformes: los microcónquidos del Ordovícico al Jurásico y los anélidos poliquetos en el Cretácico. Actualmente, se considera que los microcónquidos están filogenéticamente más emparentados con los lofoforados, debido principalmente a las características de la microestructura del tubo calcáreo (Taylor et al., 2010). Basándose en esta microestructura se han postulado nueve géneros distintos de microcónquidos: *Paleoconchus*, *Annuliconchus*, *Polonoconchus*, *Microconchus*, *Spathioconchus*, *Punctaconchus*, *Tuberuconchus*, *Spinuliconchus* y *Helicoconchus*, los cuales pertenecen a

cuatro familias: Palaeoconchidae (tubo microlaminar), Microconchidae (poros pequeños), Punctaconchidae (poros grandes) y de acuerdo a su anatomía interna: Helicoconchidae (Zatón y Olempska, 2016a).

En este trabajo se describen diferentes taxones de lofoforados: braquiópodos de los órdenes Rhynchonellida, Athyridida y Terebratulida, y microcónquidos del orden Microconchida recolectados en rocas calcáreas de la Formación Paso Hondo del Pérmico de la región de Chicomuselo, Chiapas. Además del trabajo sistemático se estudiará la relación paleoecológica que tuvieron los microcónquidos como esclerobiontes de braquiópodos dentro de un paleoambiente específico. Asimismo se analizarán las implicaciones estratigráficas y paleobiogeográficas de la asociación fósil.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 General**

Describir a los braquiópodos y los microcónquidos esclerobiontes asociados a estos, los cuales fueron recolectados en la Formación Paso Hondo del Pérmico Temprano de Chicomuselo, Chiapas; analizando la estratigrafía, paleoambiente de depósito y las relaciones paleoecológicas entre ambos grupos de lofoforados.

### **2.2 Particulares**

- Realizar la descripción taxonómica de los braquiópodos (atíridos, rinconélidos y terebratúlidos) y sus microcónquidos esclerobiontes depositados en rocas de la Formación Paso Hondo de Chicomuselo.
- Analizar el paleoambiente de depósito y las relaciones paleoecológicas que hubieron entre ambos grupos de lofoforados.
- Realizar la correlación estratigráfica y paleobiogeográfica de los especímenes reportados con faunas coetáneas de otras regiones.

### 3. ANTECEDENTES

#### 3.1 Sucesión Carbonífero-Pérmica de Chicomuselo

La sucesión paleozoica del área de Chicomuselo, Chiapas, está conformada por las formaciones Santa Rosa, Grupera, La Vainilla y Paso Hondo, siendo una de las regiones más extensas donde afloran rocas del Carbonífero-Pérmico en México. Los estudios realizados en estas unidades han sido escasos, siendo el primero el de Sapper (1896), en el cual describió una serie de rocas metamórficas y carbonatadas del Paleozoico superior en los alrededores de la Nueva Tres Cruces, reportando fauna de invertebrados fósiles como *Productus semireticulatus?*, *Pleurotomaria* sp.? y otros braquiópodos y gasterópodos no identificados. Posteriormente, en 1899 el mismo Sapper dividió las rocas en una secuencia de lutitas carbonatadas y calizas interestratificadas a la que denominó Santa Rosa. Más tarde, esta secuencia de rocas fue re-estudiada por Böse en 1905, en su trabajo de la Geología de Chiapas y Tabasco. En 1944, Thompson y Miller le asignaron el nombre y dataron a las tres formaciones pérmicas que afloran en Chiapas mediante el uso de fusulínidos. En 1956, Gutiérrez-Gil hizo una revisión sobre la fisiografía y estratigrafía del Estado de Chiapas, mientras que Thompson (1956) en su estudio sobre las rocas paleozoicas de México corroboró la presencia de una gran variedad de invertebrados fósiles como crinoideos, tetracorales, braquiópodos espiriféridos y ammonoideos, desde la Frontera de Guatemala hasta el oeste de Chicomuselo. Para 1966, Bohnenberg agrupó todas las rocas clásticas y calizas interestratificadas de la región, incluyendo la Caliza Chochal de Guatemala y Belice y la Formación Todos Santos; sin embargo, Hernández-García (1973) fue quien posteriormente describió las características litológicas y paleontológicas de las cuatro unidades paleozoicas, estableciendo una nueva sección tipo para la Formación Paso Hondo. Clemons y Bukart (1971) establecieron el nombre de Grupo Santa Rosa para las rocas paleozoicas de Guatemala y Belice.

### **3.2 Formación Santa Rosa**

La Formación Santa Rosa conforma el inicio del registro estratigráfico del Paleozoico de Chiapas. Dollfus y Monserrat (1868) definieron el término de “División Santa Rosa” para la secuencia sedimentaria de areniscas, calizas y conglomerados de Guatemala. Posteriormente, Hinojosa (1964) dividió la unidad en Pizarras Santa Rosa Inferior y Pizarras Santa Rosa Superior; términos que modificaría Hernández-García (1973) para determinar a la Formación Santa Rosa Inferior y Formación Santa Rosa Superior. Para 1977a, Buitrón reportó una asociación faunística de crinoideos de las especies *Cylindrocausliscus fisky?* y *Lamprosterigma mirificum*, además de los pelecípodos *Aviculopecten* sp. y *Palaeolima* sp.; siendo el primer estudio sobre crinoideos del Paleozoico de México, el cual contribuyó a determinar la clasificación estratigráfica de las rocas metamórficas y metasedimentarias de la región. En cuanto a la determinación estratigráfica y litológica de la Formación, el último estudio realizado fue en 2009, donde Weber y colaboradores propusieron que existe correlación de los estratos permocarboníferos de Chiapas con el Grupo Santa Rosa de Guatemala.

### **3.3 Formación Grupera**

La Formación Grupera constituye a las rocas paleozoicas que marcan el inicio del Pérmico (Asseliano-Sakmario), con registros de especies de corales fósiles (Reyer de Castillo, 1976), así como braquiópodos y corales del Pérmico de la Región de Monte Redondo, Chiapas (Vilchis-Ortega, 1979).

### **3.4 Formación Paso Hondo**

La unidad litoestratigráfica más joven que conforma esta sucesión corresponde a la Formación Paso Hondo, en la cual se han obtenido los registros más completos de invertebrados fósiles del Pérmico de la región de Chicomuselo. En 1941, Müllerried y colaboradores describieron los ammonoideos *Perrinites hilli* y *Peritrochia mullerriedi* procedentes de una caliza del nor-noreste de Cushu, camino a San José Montenegro, los

cuáles se correlacionaban con taxones del Cisuraliano tardío de Texas. Posteriormente, Thompson y Miller (1944) correlacionaron diversos taxones de fusulínidos con los reportados para el Pérmico temprano de Texas y Nuevo México, lo que permitió señalar por primera vez la relación biótica que hubo entre la región de Chicomuselo y el sur de los Estados Unidos a finales del Paleozoico. Hinojosa (1964) registró la presencia de numerosos invertebrados caracterizados por moldes de crinoideos, braquiópodos y abundantes especies de fusulínidos. Asimismo, se reportó para México la presencia de *Bellerophon (Bellerophon) crassus*, un gasterópodo que se encontró asociado con fusulínidos, ostrácodos, corales, braquiópodos, crinoideos y restos de plantas (Buitrón, 1977b). Posteriormente, Torres-Martínez y colaboradores (2016) realizaron un estudio en la Sección Barrio Allende que permitió la correlación de la Formación Paso Hondo con localidades leonardianas (Cisuraliano tardío) de Texas y Nuevo México; la presencia de cinco especies de braquiópodos de los órdenes Productida, Athyridida, Spiriferida y Spiriferinida corroboró la información proporcionada anteriormente por fusulínidos y cefalópodos. Un año después (2017b), los mismos autores describieron el género y especie *Kukulkanus spinosus* del Cisuraliano tardío; y Cortés-Mendoza (2017) realizó el análisis de microfacies y paleoambientes de dos secciones estratigráficas del Pérmico inferior (Leonardiano) del área de Chicomuselo, Chiapas. Finalmente, Torres-Martínez y colaboradores (2017a) estudiaron una sección de la Formación Paso Hondo, donde registraron mediante el análisis de microfacies una tendencia general de cambios paleoambientales hacia el aumento del nivel del mar, relacionado posiblemente al evento de Transgresión del Pérmico Temprano.

#### 4. RELACIÓN DE BRAQUIÓPODOS Y MICROCÓNQUIDOS EN EL PALEOZOICO

La asociación de braquiópodos y microcónquidos ya se había reportado previamente para ambientes carbonatados del Paleozoico a nivel global, sin embargo los únicos estudios son los reportados a continuación.

Para el Devónico tardío se registró la relación de las especies *Palaeoconchus* sp. y *Palaeoconchus variabilis* con braquiópodos de los órdenes Spiriferida, Rhynchonellida, Atrypida y Productida. Este reporte se ubica durante el intervalo de recuperación inicial del Fameniense, en depósitos del Campo Central del Devónico de Rusia (Zatoń y Krawczyński, 2011).

En la Formación Cedar Valley (Devónico Medio) de Iowa, Estados Unidos se reportaron esclerobiontes de la especie *Microconchus* sp. incrustantes dos en braquiópodos del orden Atrypida (Webb y Schneider, 2013). Igualmente, para la Formación Waterways (Givetiano tardío) de la Cuenca Sedimentaria del Oeste de Canadá, al noreste de Alberta y en las formaciones Twin Falls y Hay River (Frasniano) reportaron la presencia de individuos del género *Microconchus* adosados a braquiópodos de los órdenes Atrypida, Orthida, Spiriferida y Strophomenida (Barclay et al., 2013).

Finalmente, se tiene el registro de un único ejemplar de microcónquido del Silúrico, correspondiente a *Palaeoconchus wilsoni*, incrustado en una concha de braquiópodo proveniente de la región de Östergarn en Gotland, Suecia (Zatoń et al., 2016b).



## 5. GENERALIDADES DE BRAQUIÓPODOS

Los braquiópodos son animales celomados con simetría bilateral, durante su desarrollo embrionario el blastoporo da origen al ano y posteriormente a la boca y poseen un órgano complejo llamado lofóforo que cumple con las funciones alimentarias y respiratorias (Barnes y Ruppert, 1996). Se encuentran conformados por un cuerpo blando y un exoesqueleto que conforma las partes duras del animal y las cuales son las que se preservan en el registro fósil. El cuerpo se halla protegido o resguardado por una concha compuesta de dos valvas bilateralmente simétricas (respecto a un plano sagital) pero de tamaño, forma y ornamentación diferente. La valva más grande es la ventral, mientras que la más pequeña corresponde a la dorsal. La composición de la concha en los subphyla Craniiformea y Rhynchonelliformea es de carbonato de calcio, compuesta de tres capas diferentes, el periostraco (capa más externa o calcárea), la capa primaria (formada por calcita) y la capa secundaria (fibras calcáreas). Por el contrario, las conchas de los representantes del subphylum Linguliformea están compuestas de fosfato de calcio, con excepción de una familia que la presenta de carbonato de calcio, y pueden presentar algunos elementos orgánicos, como la quitina y diferentes proteínas (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

La zona donde se ubica el cuerpo dentro de la concha es la parte posterior, denominada cavidad celómica; en esta se almacenan los órganos (digestivo, excretor y reproductivo) y los sistemas musculares. Mientras tanto en la zona anterior, la pared del cuerpo se prolonga en la superficie interior de ambas valvas produciendo dos capas que conformaran la cavidad del manto, la cual estará totalmente separada de la cavidad celómica. En esta cavidad únicamente se encuentra alojado el lofóforo (Williams y Brunton, 1997). Dentro de los elementos anatómicos internos principales se encuentran el pedicelo, el lofóforo, el sistema digestivo, el sistema excretor, los órganos reproductivos y los músculos (Figura 1). El pedicelo corresponde al órgano que permite sujetar a los braquiópodos en el sustrato. El lofóforo es un órgano de forma circular o puede ser de herradura provisto de tentáculos ciliados que rodean a la boca. Al ser filtradores, este órgano crea corrientes inhalantes (entrada de partículas) y exhalantes (liberación de desechos) que logran la alimentación y además la entrada de oxígeno al organismo para llevar a cabo su respiración. El canal

alimenticio recorre el eje branquial hasta la boca que se localiza en la pared anterior del cuerpo, posteriormente se continúa en el esófago y finalmente en el estómago.

En cuanto al sistema excretor, este consta de un par de nefridios o en otro caso específico puede tratarse de dos pares (Barnes y Ruppert, 1996). Casi todos los braquiópodos son dioicos, se dan pocos casos de hermafroditismo para algunas especies y la mayoría tienen dos pares de gónadas. El sistema muscular consta de tres tipos de músculos que se encargan de llevar a cabo el movimiento de la valva braquial: el diductor que ocurre en la valva ventral y permite que se produzca la apertura de la concha, el aductor que se encuentra en la parte posterior de la valva dorsal y permite el cierre de la valva y los ajustadores que son los encargados de controlar el pedicelo.

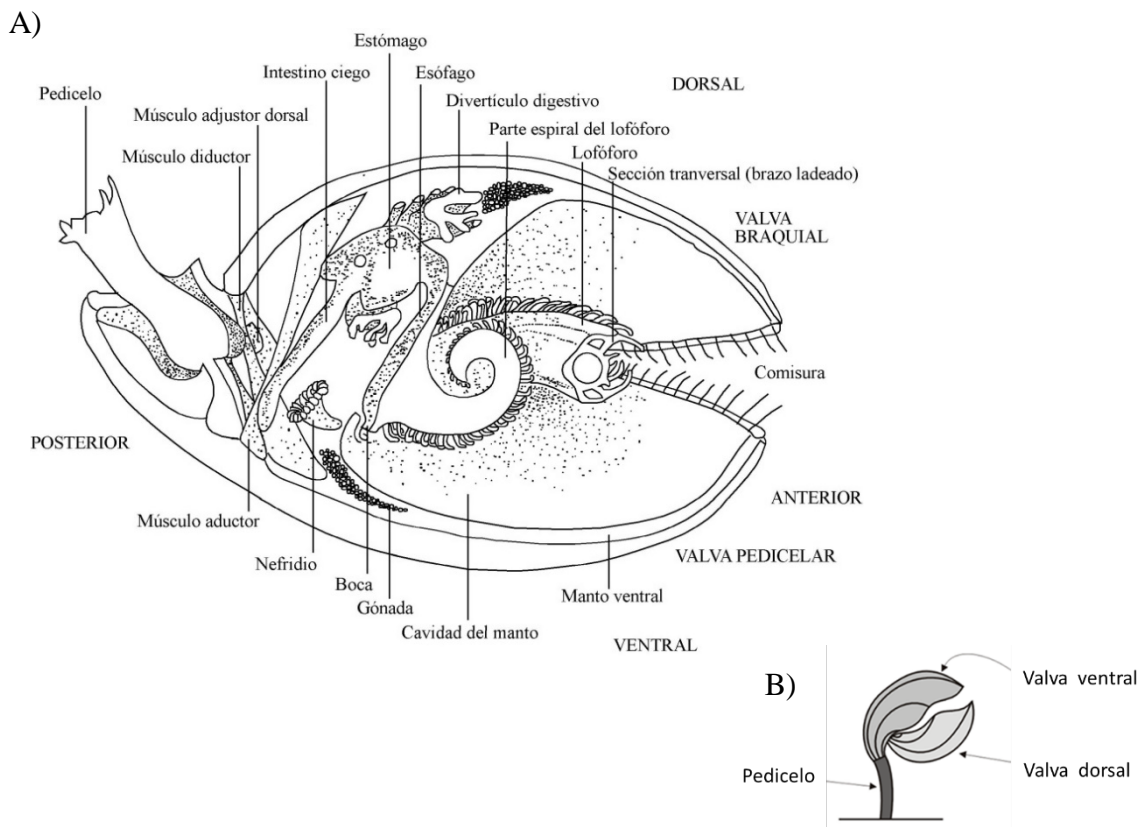


Figura 1. A) Esquema de los principales órganos de un braquiópodo (Modificado de Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). B) Representación de un braquiópodo en posición de vida.

## 6. GENERALIDADES DE MICROCÓNQUIDOS

Los microcónquidos son animales de origen incierto que se han relacionado con los lofoforados, los cuales se caracterizan por poseer un esqueleto externo compuesto por un pequeño tubo en espiral de carbonato de calcio (Taylor et al., 2010; Zatoń y Vinn, 2011), donde uno de sus lados presenta un bulbo correspondiente a la protoconcha (zona de sujeción), mientras que en el extremo contrario se encuentra la apertura del tubo (Figura 2). Dependiendo de la longitud del tubo y del contacto entre las dos partes antes mencionadas pueden desarrollar un ombligo abierto o cerrado. Generalmente se dividen en dos tipos, dependiendo del tipo de enrollamiento del tubo: planoespiral y helicoidal. La superficie externa del tubo puede llegar a presentar ornamentaciones distintas como: crestas, septos, costillas, estrías, tubérculos, nódulos o una combinación de ellas, dependiendo de la especie. La estructura interna de tubo es microlaminar y puede llegar a presentar puntuación interna en forma de poros pequeños o grandes; estos a su vez pueden atravesar la estructura externa, llegando a observarse en la superficie del tubo, o también pueden mostrar una pseudopuntuación que consta de poros distribuidos sólo en la parte interna de la pared del tubo (Zatoń y Vinn, 2011).

En este contexto, los gusanos formadores de estructuras tubulares como del tipo *Spirorbis* presentan una región inicial abierta, por lo que no se presenta un bulbo de sujeción; además su tubo se caracteriza por la presencia de varias orientaciones de forma prismática y sólo en algunos casos llega a presentar alveolos, que en comparación con los poros de los microcónquidos son más grandes y se encuentran restringidos en dos filas laterales de una parte del tubo (Rzhavsky, 1994; Zatoń y Vinn, 2011). A pesar de que ambos grupos presentan los tubos calcáreos enrollados en forma de espiral y son capaces de adherirse en forma de agregados a superficies duras, las diferencias morfológicas y estructurales de su esqueleto son caracteres importantes que los separan en dos clados diferentes.

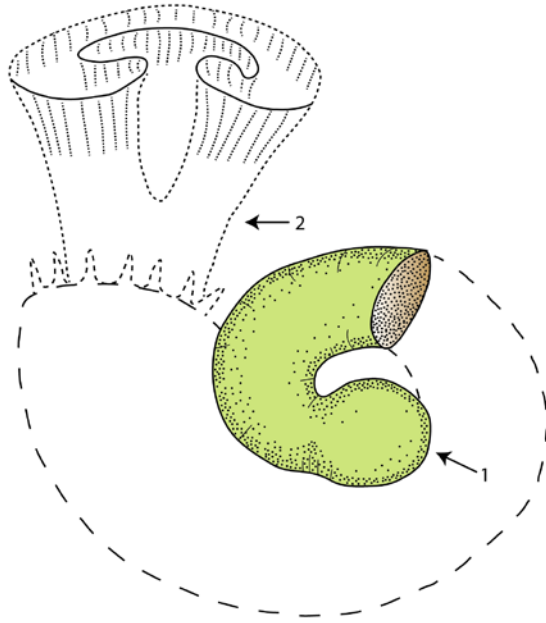


Figura 2. Representación del tubo juvenil en microcóncidos del género *Microconchus*. Las flechas muestran: 1) Protoconcha tipo bulbo y 2) Lofóforo (Modificado de Zatoń y Vinn, 2011).

## 7. AREA DE ESTUDIO

### 7.1 Ubicación

La Formación Paso Hondo, en su sección tipo, aflora en los alrededores del Río Comalapa, cerca de la población de Comalapa, en la región de sureste del Estado de Chiapas (Hernández-García, 1973; Buitrón, 1977b). La localidad estudiada, perteneciente a esta formación, aflora al noreste del poblado de Monte Redondo, Municipio de Frontera Comalapa, Chiapas, específicamente entre los cerros Ishcanal y Manguito. La zona de estudio se ubica entre las coordenadas 15°39' a 15°38' N y 92°02' a 92°01' O (Figura 3).

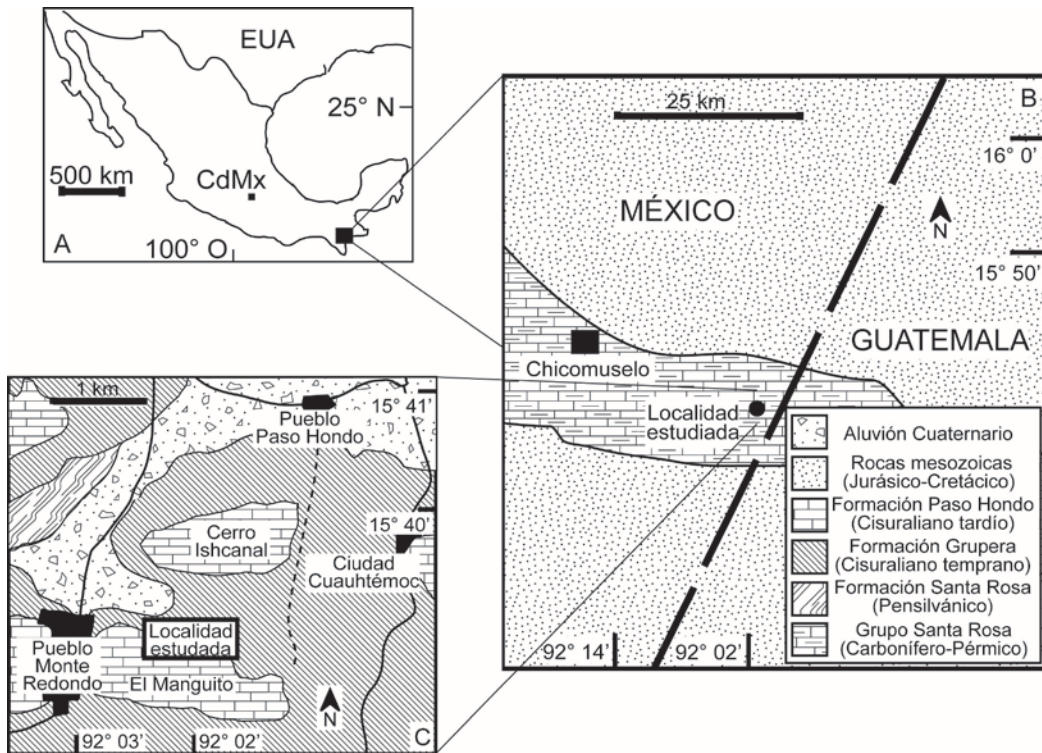


Figura 3. A) Mapa de México. B) Mapa de la región de Chicomuselo donde se encuentra la localidad estudiada. C) Ubicación geográfica de la localidad de la Formación Paso Hondo donde fueron colectados los braquiópodos portadores de microcónquidos estudiados.

## 7.2 Estratigrafía General

Aflorando al sureste del Estado de Chiapas, en la región de Chicomuselo, se encuentra una de las sucesiones paleozoicas más extensas de México, la cual se compone de la Formación Santa Rosa del Misisípico Tardío-Pensilvánico Temprano (Weber et al., 2006, 2009), la Formación Grupera del Cisuraliano temprano (Asseliano-Sakmariano) (Hernández-García, 1973), la Caliza La Vainilla del Cisuraliano medio (Sakmariano-Artinskiano) (Thompson y Miller, 1944; Gutierrez-Gil, 1956) y la Formación Paso Hondo del Cisuraliano tardío (Artinskiano-Kunguriano) (Thompson y Miller, 1944).

La sucesión comienza con la Formación Santa Rosa la cual es una secuencia de 3000 m compuesta de conglomerados gruesos de cuarzos, arenisca y lutita arcillosa. En la parte más baja se observan pizarras de color gris oscuro a negras, estratificadas en capas muy

delgadas y con metamorfismo muy avanzado, las cuales se van intercalando hacia la parte posterior con areniscas ferruginosas parcialmente metamorfizadas, pedernal blanco y gravillas de cuarzo; conforme ascienden los estratos las pizarras muestran una estratificación mal definida (Gutiérrez-Gil, 1956).

Sobreyaciendo discordantemente a la Formación Santa Rosa se encuentra la Formación Grupera de 400 m de espesor, descrita como una secuencia de caliza, caliza dolomitizada, lutita y arenisca, con algunas variaciones a metalutita y metarenisca (Motolinia-García et al., 2004). Hacia la parte media y superior, en aproximadamente 117m se presentan estratos bien definidos, que muestran una alternancia de lutita, arenisca y caliza (Gutiérrez-Gil, 1956).

Posteriormente, descansando sobre la Formación Grupera ocurre la Caliza La Vainilla conformada de una serie de calizas de color oscuro, duras y cristalinas que afloran en el cerro Grupera, al norte de Chicomuselo, Chiapas (Hinojosa, 1964). Aunque esta unidad es considerada como formal, trabajos como el de Hernández-García (1973) hacen suponer que podría tratarse de los niveles basales de la Formación Paso Hondo.

Finalmente, la Formación Paso Hondo sobreyace a las otras unidades litoestratigráficas. Ésta se compone de aproximadamente 600 m de calizas duras y cristalinas de color gris oscuro generalmente masivas y poco estratificadas. Las calizas con facies de mudstone, wackestone, packstone y grainstone son de color gris oscuro-negro y café grisáceo muy fosilíferas con nódulos y estratos irregulares de pedernal negro e intercalaciones delgadas de lutitas hacia la base. La estratificación de las calizas es gruesa y masiva, y en ocasiones se presentan parcialmente dolomitizadas o recristalizadas (Hernández-García, 1973) (Figura 4).

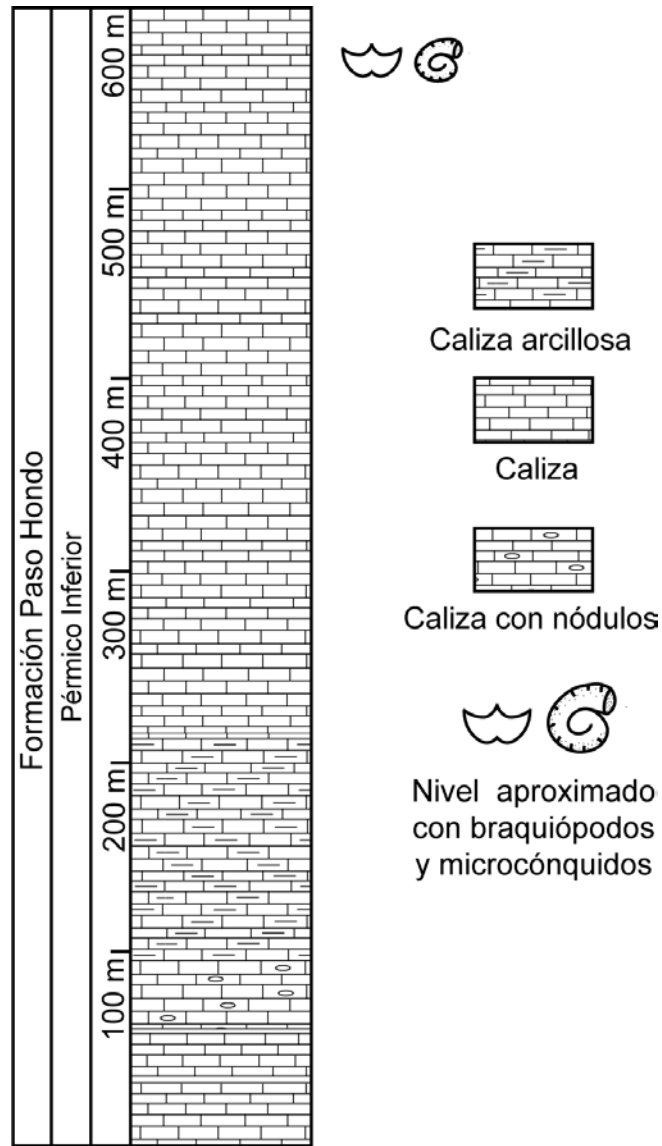


Figura 4. Columna estratigráfica general de la Formación Paso Hondo (Pérmico Inferior), donde se ubica la posición estratigráfica aproximada de los braquiópodos portadores de microcónquidos aquí estudiados.

## **8. METODO**

Se observaron 63 ejemplares de braquiópodos, 49 del orden Rhynchonellida, 13 del orden Athyridida y un espécimen del orden Terebratulida. Por otro lado, se estudiaron 15 ejemplares de microcónquidos: ocho tubos calcáreos y siete icnitas de adhesión. El presente estudio se planteó para llevarse a cabo en dos partes principales: trabajo de campo y trabajo de gabinete.

### **8.1 Trabajo de campo**

Se realizó una salida de campo en el mes de abril de 2018, consistente de 5 días, a la región de Chicomuselo, Chiapas. Esto con la finalidad de tomar los datos de campo (litología y puntos geográficos) y recolectar ejemplares fósiles y muestras de roca para tener rangos de comparación mayor. Cabe resaltar que ya se contaba previamente con diversos ejemplares de braquiópodos portadores de microcónquidos de la Formación Paso Hondo.

### **8.2 Trabajo de Gabinete**

Al material se le realizó el proceso curatorial correspondiente, el cual consistió en la limpieza con baño ultrasónico de los ejemplares a estudiar para retirar el sedimento y así poder identificar con mayor claridad las características diagnósticas de ambos grupos de lofoforados. Posteriormente, en un microscopio estereoscópico se observaron los especímenes de braquiópodos y microcónquidos esclerobiontes para realizar la descripción sistemática respectiva. Para facilitar la observación de los braquiópodos portadores, se tomaron fotografías con cámara convencional de diferentes perfiles de las conchas.

En el caso de los microcónquidos, debido a su reducido tamaño, se obtuvieron fotografías mediante microscopio electrónico en el Laboratorio de Microscopía Electrónica y Microanálisis del Instituto de Geología, UNAM y en el Laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Biología, UNAM. Además, para la observación de ciertas características internas de la pared del tubo de la concha se elaboraron *peels* en acetato en el



Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, los cuáles fueron observados y fotografiados mediante microscopio petrográfico.

Para el análisis paleoambiental se realizaron láminas delgadas de las rocas calcáreas portadores de fósiles con la finalidad de observar los componentes aloquímicos y ortoquímicos. Con esto se procedió a realizar el análisis de microfacies correspondiente, utilizando un microscopio petrográfico del Laboratorio Francisco J. Fabregat del Instituto de Geología, UNAM. Para establecer las condiciones de depósito se siguieron los lineamientos de la clasificación de rocas carbonatadas de Dunham (1962). Posteriormente se elaboró la interpretación paleoambiental de acuerdo a la propuesta de Tipos de Microfacies de Rampa (RMF), considerando el modelo de rampa homoclinal *sensu* Flügel (2010).

Se estableció la ubicación particular de los microcónquidos esclerobiontes sobre las conchas de los braquiópodos, analizando las interacciones paleoecológicas que pudieron presentarse entre ambos grupos de lofoforados durante el Pérmico Temprano mediante el uso de bibliografía relacionada.

Por otro lado, para poder llevar a cabo la correlación estratigráfica y paleobiogeográfica de la biota estudiada con faunas de localidades coetáneas se hizo una revisión exhaustiva de literatura especializada, lo que permitió afinar la edad de las rocas portadoras de fósiles e identificar la relación de la biota con otras regiones geográficas.

## 9. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Los ejemplares que se describen se encuentran depositados en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. El material está catalogado con el prefijo IGM (Instituto Geológico de México) y su número correspondiente. Estos números son informales y son válidos únicamente para este trabajo. La terminología utilizada para los braquiópodos el orden Rhynchonellida es la propuesta por Savage et al. (2002), mientras que para el orden Athyridida se utilizó la de Álvarez y Jia-Yu (2002) y para el orden Terebratulida la de Lee et al. (2006); mientras que para el orden Microconchida la descripción se basó en la propuesta de Zatoń y Olempska (2016a).

Phylum Brachiopoda Duméril, 1805

Subphylum Rhynchonelliformea Williams, Carlson, Brunton, Holmer y Popov, 1996

Clase Rhynchonellata Williams, Carlson, Brunton, Holmer y Popov, 1996

Orden Rhynchonellida Kuhn, 1949

Superfamilia Wellerelloidea Licharew, 1956

Familia Wellerilidae Licharew, 1956

Subfamilia Wellerellinae Licharew, 1956

Género *Wellerella* Dunbar y Condra, 1932

Especie tipo: *Wellerella tetrahedra* Dunbar y Condra, 1932. Missouri y Nebraska, Estados Unidos y México. Moscoviano.

***Wellerella lemasi* Cooper, 1953 (en Cooper et al., 1953)**

Figura 5A-D

Sinonimia

*Wellerella lemasi* Cooper, 1953 (en Cooper et al., 1953), p. 51, 52, lám. 16D, figs. 28-54.

**Descripción.** Concha grande biconvexa, línea externa subtriangular, con extremidades antero laterales redondeadas. Comisura anterior uniplicada y serrada. Cinco costillas sobre

los flancos. El ejemplar más grande mide aproximadamente 19 mm de largo y 21 mm de ancho. Pliegue dorsal aplanado, bajo, sobresale por encima de los flancos, comenzando a 9 mm anterior a la punta, ornamentado con tres costillas muy agudas, originadas a la mitad del largo total, las cuáles se extienden hasta el margen anterior. El surco ventral se origina a la mitad del largo total de la valva, con flancos convexos y escarpados, la ornamentación consiste de dos costillas con crestas romas que inician aproximadamente a 8 mm de la punta, formando una lengua trapezoidal baja en el borde anterior. Valva ventral convexa, principalmente en la región anterior, siendo posteriormente ligeramente aplanado en perfil lateral. Flancos ligeramente escarpados. Umbo amplio y giboso. Punta ligeramente subrecta en un ángulo aproximado de 80° a 90°, con un foramen alargado submesotírido. Valva dorsal convexa en perfil lateral, forma semicircular en perfil anterior. Flancos con pendientes sutilmente escarpadas. La región del umbo es aplanada y presenta un surco medio poco profundo.

**Material examinado.** Siete ejemplares articulados (IGM 001-007). También se cuenta con material fragmentario de otros ejemplares que representan ambas valvas.

**Ocurrencia.** Todos los especímenes descritos fueron colectados en calizas arcillosas de la localidad de Monte Redondo, Formación Paso Hondo, sureste de Chiapas, México.

**Discusión.** Los especímenes de Chiapas presentan las características diagnósticas descritas para *Wellerella lemasi* de la Formación Monos (Guadalupiano) del Antimonio, Sonora, México (Cooper et al., 1953), tal como su concha biconvexa subtriangular, comisura anterior uniplicada y serrada, cinco costillas en los flancos, punta ventral ligeramente subrecta con foramen alargado submesotírido, tres costillas en el pliegue y un surco poco profundo en la región del umbo dorsal. No obstante, el material de la Formación Paso Hondo presenta un pliegue sin costillas deprimidas, un rasgo que ha sido señalado como poco común para esta especie (Cooper et al., 1953, p. 51, 52).

Género *Tautosia* Cooper y Grant, 1969

Especie tipo: *Tautosia fastigiata*, Cooper y Grant, 1969. Texas, Estados Unidos. Artinskiano-Kunguriano.

***Tautosia transenna* Cooper y Grant, 1976a**

Figura 5E-K

Sinonimia

*Wellerella?* sp. Stehli, 1955, p. 73, figs. 37-39.

*Tautosia transenna* Cooper y Grant, 1976a, p. 1984, 1985, lám. 527, figs. 1-31; lám. 553, figs. 41-44.

**Descripción.** Concha biconvexa, línea externa subpentagonal. Comisura anterior uniplicada y serrada, con numerosas líneas de crecimiento paralelas a esta. El ejemplar más grande mide aproximadamente 18 mm de largo y 19.8 mm de ancho. Pliegue dorsal bajo, comenzando 7 mm anterior a la punta, ornamentado con tres costillas agudas, originadas a la mitad del largo total que se extienden hasta el margen anterior. Los flancos dorsales presentan cuatro costillas bajas de crestas romas. El surco ventral se origina 9 mm anterior a la punta, con flancos convexos y escarpados, su ornamentación consiste de dos costillas con crestas romas que inician aproximadamente a 6 mm de la punta, formándose una lengua trapezoidal baja hacia la parte anterior. Valva ventral muy convexa en la región anterior, ligeramente plana hacia la parte posterior en perfil lateral. Flancos ligeramente escarpados. Umbo giboso. Punta erecta y aguda, con un ángulo aproximado de 80° a 90°, con un foramen alargado submesotírido. Valva dorsal convexa en perfil lateral, forma semicircular en perfil anterior. Flancos con pendientes sutilmente escarpadas. Región del umbo aplanada.

**Material examinado.** Seis ejemplares articulados (IGM 008-013). También se cuenta con ejemplares fragmentados que representan ambas valvas.

**Ocurrencia.** Todos los especímenes descritos fueron colectados en calizas arcillosas de la localidad de Monte Redondo, Formación Paso Hondo, sureste de Chiapas, México.

**Discusión.** *Wellerella lemasi* y *Tautosia transenna* de la Formación Paso Hondo, representan dos especies, que por sus características morfológicas externas pueden ser confundidas entre ellas; sin embargo presentan ciertas diferencias importantes que permiten realizar una identificación taxonómica confiable. *Tautosia transenna* difiere de *W. lemasi* en su mayor convexidad, distancia de origen del pliegue y surco con respecto a la punta, presencia de numerosas líneas de crecimiento en la región anterior, paralelas a la comisura, presencia de una punta recta y ausencia de un pequeño surco posterior en la valva dorsal. Este representa el primer reporte del género *Tautosia* para México. La especie *T. transenna* sólo se había registrado para diferentes localidades del Roadiano-Wordiano (Guadalupiano) de Texas (Cooper y Grant, 1976a).

Orden Athyridida Boucot, Johnson y Staton, 1964

Suborden Athyrididina Boucot, Johnson y Staton, 1964

Superfamilia Athyridoidea Davidson, 1881

Familia Athyrididae Davidson, 1881

Subfamilia Spirigerellinae Grunt, 1965

Género *Composita* Brown, 1849

Especie tipo: *Spirifer ambiguus* Sowerby, 1822. Derbyshire, Inglaterra. Viseano.

***Composita cf. enormis* Cooper y Grant, 1976a**

Figura 5L-P, 6A-C

Sinonimia

*Composita emarginata affinis* King, 1931, p. 128, lám.43, figs. 12-17.

*Composita emarginata affinis* King; Cloud, 1944, p. 65, lám.18, figs. 20-22.

*Composita enormis* Cooper y Grant, 1976a, p. 2153, 2154, lám. 656, figs. 21-51.

**Descripción.** Concha grande, línea externa subovada, alargada, perfil moderadamente biconvexo. Comisura uniplicada a parasurcada, con un reborde anterolateral. El ejemplar más grande mide aproximadamente 21 mm de largo y 17.5 mm de ancho. Pliegue dorsal bajo en la parte anterior que sobresale por encima de los flancos, comienza de 9 a 11 mm anterior a la punta. El surco ventral es evidente en la región anterior, originándose a 7 mm de la punta, volviéndose más amplio hacia la comisura. Valva ventral convexa, presentando su mayor gibosidad hacia la región posterior. Umbo ancho y muy convexo. Punta corta y subrecta, con un foramen pequeño, ovado, anteriormente abierto. Valva dorsal convexa, más gibosa en su región posterior. Umbo cubierto por la valva ventral. La ornamentación de ambas valvas consiste de líneas de crecimiento, más numerosas hacia la comisura.

**Material examinado.** Seis ejemplares articulados (IGM 014-019). Además de un fragmento de valva ventral.

**Ocurrencia.** Todos los especímenes descritos fueron colectados en calizas arcillosas de la localidad de Monte Redondo, Formación Paso Hondo, sureste de Chiapas, México.

**Discusión.** Los ejemplares de *Composita* cf. *enormis* de la Formación Paso Hondo coinciden con las características diagnósticas mencionadas por Cooper y Grant (1976a) para la especie, tal como una concha biconvexa, principalmente en la región posterior, subovada en línea externa, comisura uniplicada a parasurcada con un reborde anterolateral, pliegue bajo y punta corta. Sin embargo, la falta de caracteres internos no permite realizar una asignación fehaciente. *Composita enormis* se ha reportado para el Guadalupiano (Pérmico Medio) de Coahuila en México (Cloud, 1944) y Texas en los Estados Unidos (Cooper y Grant, 1976a).

### ***Composita hapsida* Stehli y Grant, 1970**

Figura 6D-H

Sinonimia

*Composita hapsida* Stehli y Grant, 1970 p. 33, 34, lám. 12, figs. 22-43.

**Descripción.** Concha de tamaño grande, biconvexa, línea externa subovada-cardiforme, ligeramente alargada, el ancho máximo se encuentra anterior a la mitad del largo total. Comisura anterior parasurcada. El ejemplar más grande mide aproximadamente 24 mm de largo y 19 mm de ancho. Pliegue dorsal alto, formando una cresta prominente anterior a la mitad del largo total. Surco poco notorio en la región posterior, haciéndose amplio y profundo hacia la comisura, donde se forma una lengua con apariencia de “V”; el surco comienza aproximadamente a 10 mm de la punta. Valva ventral convexa, con su mayor gibosidad a la mitad del largo total. Umbo ancho, globoso, dorsalmente recurvado. Punta subrecta, foramen pequeño, ovalado, anteriormente abierto. Valva dorsal convexa, similar a la valva opuesta. Ambas valvas presentan ligeras líneas de crecimiento, estrechamente cercanas.

**Material examinado.** Tres ejemplares articulados (IGM 020-022).

**Ocurrencia.** Todos los especímenes descritos fueron colectados en calizas arcillosas de la localidad de Monte Redondo, Formación Paso Hondo, sureste de Chiapas, México.

**Discusión.** Los ejemplares de Chiapas pertenecientes a la Formación Paso Hondo presentan rasgos representativos de individuos adultos de la especie *Composita hapsida*, de acuerdo a la descripción realizada por Stehli y Grant para los especímenes de la Formación Chochal (Kunguriano) de Huehuetenango, Guatemala (1970, p. 33,34). La forma subovada-cardiforme en línea externa, el pliegue anteriormente prominente, el surco anterior profundo y amplio formando una lengua con apariencia de “V” y el umbo globoso, dorsalmente curvo son características morfológicas que permiten corroborar la asignación específica. *Composita hapsida* difiere de *C. enormis* en la forma subovada-cardiforme, la ausencia de un reborde anterolateral en la comisura, una lengua con apariencia de “V” en la región anterior por el alargamiento del surco y en la presencia de un pliegue dorsal alto.

Orden Terebratulida Waagen, 1883  
Suborden Terebratulidina Waagen, 1883  
Superfamilia Cryptonelloidea Thomson, 1926  
Familia Cryptonellidae Thomson, 1926  
Subfamilia Cryptonellinae Thomson, 1926  
Género *Texarina* Cooper y Grant, 1970

Especie tipo: *Texasia oblongata* Cooper y Grant, 1969 Texas, Estados Unidos, Venezuela, ?Europa. Wordiano.

***Texarina cf. solita* Cooper y Grant, 1976b**

Figura 6I-J

Sinonimia

*Texarina solita* Cooper y Grant, 1976b p.2835-2836, lám.774, figs. 57-63.

**Descripción.** Concha lisa con valvas desiguales en convexidad y profundidad, línea externa subpentagonal alargada, margen anterior truncado, el ancho máximo se encuentra posterior a la mitad del largo total. Comisura anterior ligeramente sulcificada. El ejemplar mide aproximadamente 10 mm de largo y 7 mm de ancho. Valva ventral convexa en perfil anterior, mostrando mayor convexidad hacia la región umbonal. Sutilmente cóncava en perfil anterior. Flancos ligeramente redondeados. Surco estrecho y poco profundo, originado en la punta, volviéndose más amplio hacia la comisura, con una línea media deprimida. Punta subrecta. Foramen ovalado y alargado. Valva dorsal con mayor profundidad que la valva ventral, ligeramente convexa en perfil lateral. Se presenta una elevación a lo largo de toda la valva, formando una cresta con flancos escarpados, presentando una menor elevación en la región de la comisura. La ornamentación consiste en líneas de crecimiento estrechas, ligeramente visibles en los márgenes de la comisura anterior de ambas valvas.

**Material examinado.** Un ejemplar articulado (IGM 023)



**Ocurrencia.** El material descrito fue colectado en caliza arcillosa de la localidad de Monte Redondo, Formación Paso Hondo, sureste de Chiapas, México.

**Discusión.** El ejemplar de la Formación Paso Hondo se asemeja con los ejemplares descritos por Cooper y Grant (1976b) de *Texarina solita*. El material reportado presenta ciertas características diagnosticas de la especie, tales como una forma de la concha subpentagonal alargada, superficie lisa, margen anterior truncado, ancho máximo posterior a la mitad de las valvas, comisura anterior débilmente sulcificada, valva ventral convexa en perfil lateral con lados redondeados, surco poco profundo con una línea media deprimida, punta subrecta y una valva dorsal con una cresta media y flancos escarpados. Debido a la falta de caracteres internos y más ejemplares de comparación no fue posible realizar una asignación fehaciente.

Phylum incertae sedis

Clase Tentaculita? Bouček, 1964

Orden Microconchida Weedon, 1991

Familia Microconchidae Zaton y Olempska, 2016a.

Género *Microconchus* Murchison, 1839

Especie tipo: *Microconchus carbonarius* Murchison, 1839 Inglaterra. Carbonífero Superior.

***Microconchus* sp.**

Figura 7A-I

**Descripción.** Tubo planiespiralmente enrollado en dirección dextral, adherido por toda su longitud, excepto en la parte terminal. Los ejemplares presentan un diámetro aproximado de 1.4 a 3 mm. El origen del tubo, correspondiente a la protoconcha, presenta forma bulbosa. El ancho, generalmente es similar a partir de la protoconcha hasta la apertura, presentando un perfil elíptico. Con un margen umbilical redondeado y abierto. Apertura oval. La superficie externa del tubo está ornamentada con estrías onduladas, próximas, presentando entre ellas un acomodo paralelo; las estrías están dispuestas de forma

transversal al eje longitudinal y se ubican en el lado interno de la espiral de la concha. La pared del tubo está compuesta de una microestructura laminar con puntuación circular espaciada de diferente diámetro. En corte transversal ésta presenta numerosas líneas paralelas muy finas, las cuales conforman toda la estructura interna de la pared del tubo.

**Material examinado.** Siete ejemplares completos (IGM 024-030) y siete impresiones externas (IGM 031-038).

**Ocurrencia.** Todos los especímenes descritos fueron colectados en calizas arcillosas de la localidad de Monte Redondo, Formación Paso Hondo, sureste de Chiapas, México.

**Discusión.** Los ejemplares de *Microconchus* sp. de la Formación Paso Hondo presentan las características diagnósticas propuestas por Murchison (1839) para el género, tales como un tubo planiespiralmente enrollado, estrías en la parte exterior del tubo y puntuación notablemente grande que penetra la estructura microlaminar, presentándose como poros circulares en el exterior del tubo. *Microconchus* sp. presenta diferencias significativas en relación a las demás especies descritas previamente para el género. *Microconchus aberrans* del Triásico Medio de Wedeltalbrücke, Alemania (Vinn, 2010), difiere de la especie descrita en la presencia de un tubo espiralizado de manera helicoidal, fuerte estriación perpendicular al eje longitudinal, diferente arreglo en las deflexiones de la microestructura de la concha y presencia de una pseudopuntuación. *Microconchus carbonarius* de la Formación Joggins del Pensilvánico de Nueva Escocia, Canadá (Zatoñ et al., 2014a), difiere de *Microconchus* sp. en la presencia de costillas transversales que rodean la circunferencia externa, las cuáles son atravesadas por estrías longitudinales onduladas. *Microconchus histonensis* de la Formación Hinton del Misisípico de Virginia, Estados Unidos (Zatoñ y Peck, 2013a), es disimilar de la especie descrita por la presencia de líneas de crecimiento, líneas transversales gruesas, tubérculos y nódulos en la superficie externa del tubo, además de su apertura redondeada a semiredondeada. *Microconchus utahensis* de la Formación Virgin del Pensilvánico de Utah, Estados Unidos (Zatoñ et al., 2013b), es diferente por el tubo adherido en toda su longitud, con crestas transversales ampliamente espaciadas, líneas de crecimiento finas y un ombligo estrecho. *Microconchus valvatus* del

Triásico Medio de Muschelkalk, Alemania (Zatoń et al., 2014b), es distinto de *Microconchus* sp. por sus costillas transversales, líneas de crecimiento y un ombligo que ocasionalmente puede estar cubierto por la apertura terminal. *Microconchus vinni* del Devónico Medio de las montañas Holy Cross, Polonia (Zatoń y Krawczyński, 2011), es diferente por la presencia de crestas transversales, estrías longitudinales y una apertura terminal más elevada. Esta es la primera ocurrencia del género en México.

## 10. DISCUSIÓN

### 10.1 Paleoecología

La relación que existió entre los braquiópodos y los microcónquidos incrustantes durante el Paleozoico tardío ha sido documentada de manera intermitente por diferentes autores (Zatoń y Krawczyński, 2011; Barclay et al., 2013; Zatoń et al., 2016b), debido a que su registro fósil en relación directa de hospedero-huésped ha resultado ser escaso a nivel global. El estudio de los braquiópodos y sus microcónquidos esclerobiontes depositados en las rocas de la Formación Paso Hondo (Pérmico Temprano) de la región de Chicomuselo, Chiapas, ha permitido identificar como es que se relacionaban ambos grupos a finales del Paleozoico. El material estudiado ofrece lo que se ha denominado por Webb y Schneider (2013) como una preservación directa de interacciones *in situ* entre el hospedero y los incrustantes. Durante el Paleozoico tardío las comunidades bentónicas estaban compuestas por diferentes invertebrados marinos, siendo los braquiópodos uno de los grupos más representativos. Estos animales se distinguen, en general, por la presencia de una valva ventral y una dorsal, un pedicelo y un lofóforo para llevar a cabo sus funciones alimenticias y respiratorias. Además de estos rasgos, en los órdenes Athyridida, Rhynchonellida y Terebratulida (aquí reportados) comúnmente se puede distinguir la presencia de un surco en la valva ventral, un pliegue en la valva dorsal y un braquidio de tipo espiralado en atíridos y rinconélidos o en forma de lazo en terebratúlidos (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

Por otro lado, los microcónquidos han sido un grupo escasamente reportado para el Paleozoico tardío, los cuales por décadas fueron confundidos con gusanos poliquetos del género *Spirorbis* (Zatón y Vinn, 2011). En realidad, se ha sugerido que estos invertebrados pertenecieron al grupo de los lofoforados, ya que presentaban algunos rasgos similares a los que se pueden observar en los phyla Brachiopoda y Bryozoa. La composición calcítica de los tubos, la microestructura microlaminar con pseudopuntuación (Figura 8) la cual en algunos grupos se expresa en forma de poros en la parte externa del tubo, y la similitud que existe entre la protoconcha de los microcónquidos con el protoecio de las colonias de briozoos de la clase Stenolaemata son algunas de las características que han permitido relacionar a estos animales con los lofoforados. Sin embargo, por la forma de crecimiento

del tubo es que se han relacionado filogenéticamente con el phylum Phoronida (Zatón y Vinn, 2011).

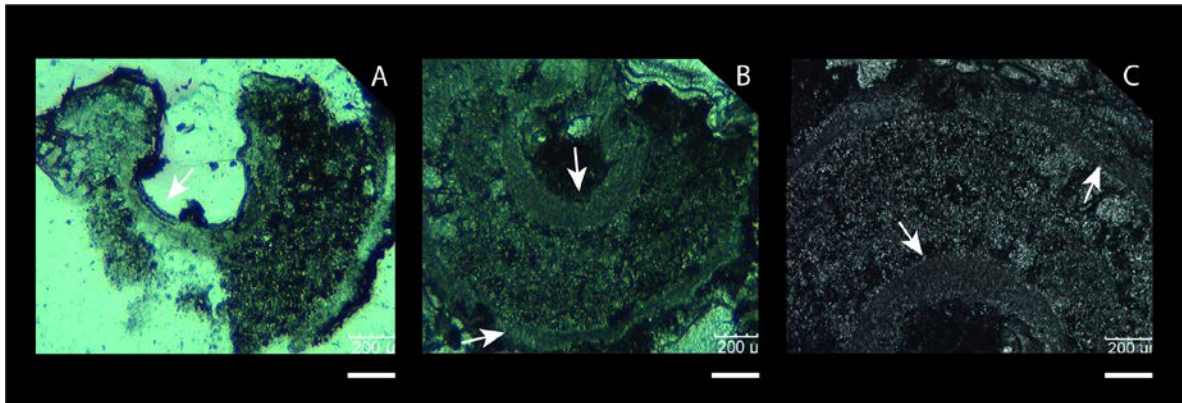


Figura 8. Peels de los microcónquidos estudiados donde se puede observar la puntuación de la concha del microcónquido. Escala = 0.2 mm.

Como se especificó anteriormente, *Microconchus* sp. se encontró incrustado en las valvas de distintos taxones de braquiópodos de los órdenes Athyridida, Rhynchonellida y Terebratulida, mostrando una relación de hospedero y huésped particular dependiendo del grupo de braquiópodos:

- Orden Rhynchonellida

En el caso de *Wellerela lemasi* y *Tautosia transenna* no se observó preferencia de los microcónquidos por alguna de las valvas en particular. Sin embargo, destaca que la mayoría de los especímenes se ubicaron en la región anterior de la concha, cercanos a la comisura anterior, siendo los individuos que se encontraban en esta región los de mayor tamaño. Los ejemplares de tallas pequeñas se hallaron incrustados en ambas especies de braquiópodos, los cuales se ubicaron en regiones posteriores de las valvas (Figura 9A-C).

- Orden Athyridida

Los esclerobiontes encontrados sobre *Composita* cf. *enormis* y *Composita hapsida* también se localizaron en ambas valvas, sin una preferencia aparente. Tal como se observó en los braquiópodos del orden Rhynchonellida, los ejemplares de talla mayor se encontraban

cercanos a la comisura anterior, mientras que los individuos pequeños se ubicaron en la zona posterior de las conchas. Cabe resaltar que la cantidad de microcónquidos observados fue mucho menor a los que se encontraron incrustados sobre braquiópodos rinconélidos (Figura 9D-E).

- Orden Terebratulida

En este caso se observó un espécimen de *Microconchus* sp. huésped en la valva ventral de *Texarina* cf. *solita*, específicamente a la mitad del largo total, pero cercano a la comisura lateral del braquiópodo (Figura 9F).

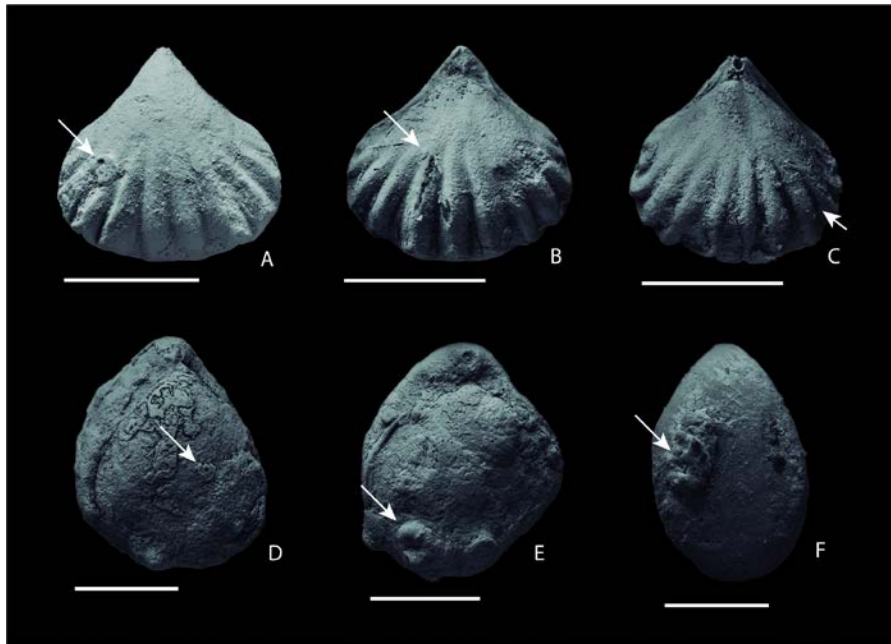


Figura 9. Disposición de *Microconchus* sp. sobre los braquiópodos hospederos: A) Valva ventral y B) valva dorsal de *T. transenna*; C) Valva dorsal de *W. lemasi*; D) Valva dorsal de *C. cf. enormis*; E) Valva dorsal de *C. hapsida*; F) Valva ventral de *T. cf. solita*. Escala = 1cm.

El mecanismo de alimentación que llevan a cabo los braquiópodos consiste en la formación de corrientes inhalantes generadas por el lofóforo, las cuáles ingresan al interior de la cavidad del manto del animal por la región anterior de la concha (órdenes Athyridida y

Rhynchonellida) o de manera lateral (orden Terebratulida), arrastrando consigo el alimento hacia la boca del braquiópodo. El encontrar a los ejemplares de *Microconchus* sp. más grandes a lo largo de la comisura, y especialmente en la región anterior, permite inferir que cuando estos esclerobiontes se colocaron en áreas cercanas a la apertura de la concha de los braquiópodos pudieron aprovechar su mismo proceso de alimentación, ingiriendo grandes cantidades de partículas en suspensión arrastradas por dichas corrientes. Resalta el hecho de que la dirección y diferencia de presión de las corrientes inhalantes, al momento de entrar a la concha del braquiópodo, podrían haber sido favorecidas por la presencia del surco ventral y la profundidad que éste presentaba. Por ejemplo, Shiino y Kuwazuru (2010) identificaron que la profundidad del surco en espiriféridos era determinante para modificar la velocidad y fuerza de las corrientes inhalantes, las cuales resultaban ser mucho más altas en taxones donde el surco tenía una mayor depresión. La presencia de un surco ventral profundo y un braquidio espiralado en los atíridos y rinconélidos aquí estudiados (semejantes a los de espiriféridos) pudo haber favorecido la supervivencia de los microcónquidos incrustados en estos taxones siendo más grandes conforme se ubicaban más cercanos a la comisura anterior. En el caso del microcónquido hallado en el terebratúlido, se observó un patrón similar. Sin embargo, aunque el braquiópodo también presentaba un surco ventral, éste no era determinante para la formación de las corrientes inhalantes, dado que en el orden Terebratulida éstas se forman en los flancos anterolaterales (Brusca et al., 2016), coincidiendo también con la ocurrencia de *Microconchus* sp.

El que los ejemplares de *Microconchus* sp. se encontraran encima de la comisura de sus hospederos, que no se mostraran cubiertos o invadidos por otro grupo de esclerobiontes y que los ejemplares de tallas grandes se encontraran en la región anterior de la concha, sugiere que los braquiópodos y sus esclerobiontes tuvieron una asociación en vida (Zatoń y Krawczyński, 2011). Asimismo, la ausencia de daño en las conchas de los braquiópodos por parte de los microcónquidos demuestra que la relación presente entre ambos grupos de invertebrados pudo haber sido de tipo comensalista, donde los microcónquidos utilizaban las conchas de los braquiópodos como sustrato duro para incrustarse, beneficiándose de su mecanismo de alimentación para sobrevivir y aumentar de tamaño. En este contexto, los braquiópodos no obtenían ningún beneficio de los esclerobiontes, pero tampoco les generaban algún daño durante su ciclo de vida, ya que los microcónquidos se encontraron

en individuos de braquiópodos de diferentes tallas (Zatoń y Krawczyński, 2011); algo que se ha observado en invertebrados actuales con características similares (Sato et al., 2011; Romero et al., 2017). Este tipo de interacción ecológica presente entre braquiópodos y microcónquidos paleozoicos coincide con las que se han reportado previamente para la Formación Cedar Valley del Devónico de Iowa en los Estados Unidos (Webb y Schneider, 2013).

Siendo un grupo tan poco estudiado a nivel global este trabajo contribuye con el conocimiento del orden Microconchida, siendo además el primer reporte de este tipo de interacción dentro del registro fósil del Pérmico de México.

## **10.2 Paleoambiente**

Las rocas carbonatadas de la Formación Paso Hondo se componen principalmente de mudstone, wackestone y packstone, en las cuales se pueden observar diversas características relacionadas con sus ambientes de depósito. En estas rocas se ha reportado con anterioridad la presencia de diferentes aloquímicos biogénicos representados por distintos grupos fósiles, tales como: cianobacterias, algas, foraminíferos (principalmente fusulínidos), corales rugosos, gasterópodos, ostrácodos, briozoos, espinas y fragmentos de braquiópodos, fragmentos de placas de equinodermos, espinas de equinoideos, y calciesferas (Torres-Martínez et al., 2017a).

El material de la localidad estudiada fue preservado como conchas calcificadas articuladas, formando una asociación autóctona con otros invertebrados como corales rugosos, briozoos, hederelloideos, microcónquidos y crinoideos. Estos invertebrados se encontraron depositados en calcarenitas y calizas. Por otro lado, las facies deposicionales de las rocas se relacionaron con un wackestone fosilífero de matriz gris a café claro, con abundantes briozoos, frecuentes placas de crinoideos, algunas espinas y fragmentos de braquiópodos, fragmentos escasos de equinodermos y trazas de ostrácodos. (Figura 6). En general, este tipo de biota es la que se ha considerado como estenohalina de tipo foto-independiente (moluscos, briozoos, crinoideos, braquiópodos), considerada como una de las que dominaban el exterior de las rampas carbonatadas internas a finales del Paleozoico (Pomar, 2001).



La preservación de los fósiles, el tipo de biota y las características sedimentológicas de las rocas estudiadas fue posible relacionar las facies con un ambiente de aguas abiertas, donde las condiciones de oxígeno y salinidad eran uniformes, con una energía baja a media, buena iluminación, abundante aporte de nutrientes y una alta productividad. Este tipo de ambiente coincide con los ambientes deposicionales que se ha propuesto con anterioridad para la región de Chicomuselo, los cuáles se han relacionado con ambientes carbonatados de rampas de tipo homoclinal (Torres-Martínez et al., 2017a).

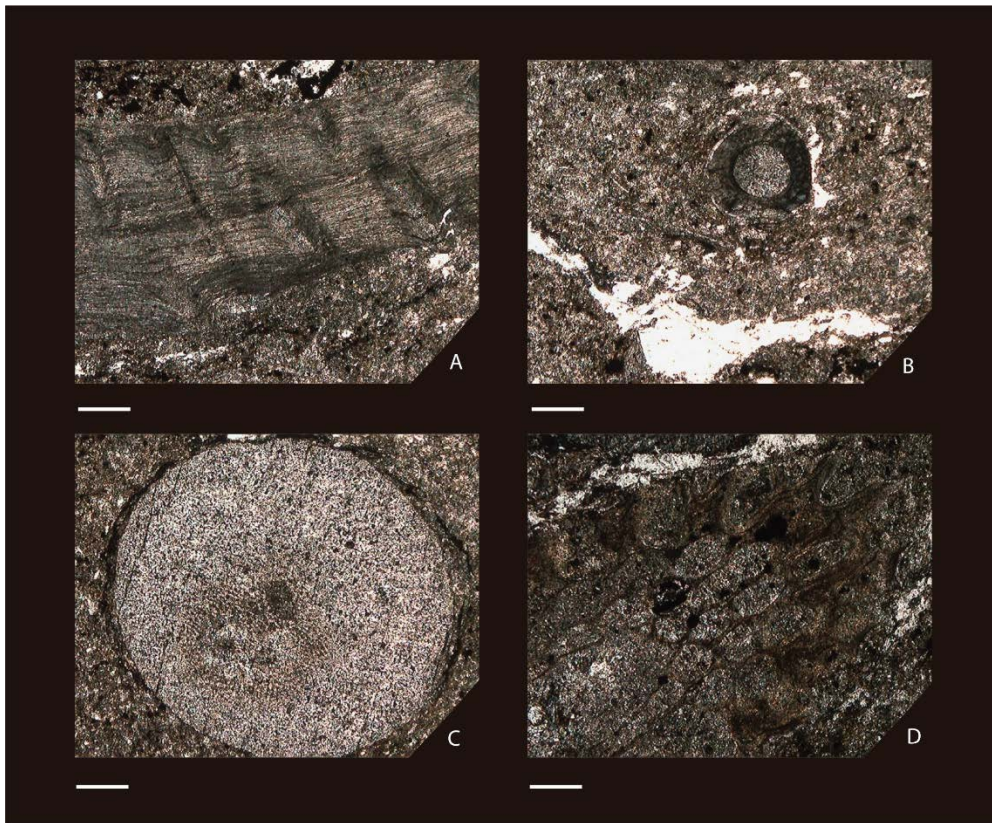


Figura 10. Láminas delgadas de las rocas calcáreas portadores de fósiles. A) Fragmento de concha de braquiópodo, B) espina de braquiópodo productido, C) placa de crinoideo y D) colonia de briozoos. Escala de fotomicrografías = 0.2 mm.

### 10.3 Estratigrafía

La edad de la Formación Paso Hondo fue establecida por Thompson y Miller en 1944 mediante el estudio de diferentes taxones de fusulínidos (*Staffella centralis*, *Schubertella mullerriedi*, *Parafusulina australis* y *Eoveerbekina americana*) y un par de cefalópodos (*Perrinites hilli* y *Peritrochia mullerriedi*) (Müllerried et al., 1941), los cuales fueron correlacionados con biotas de localidades del Artinskiano-Kunguriano (Pérmico Temprano) de Texas y Nuevo México en los Estados Unidos. Posteriormente, el reporte de braquiópodos típicos del Cisuraliano depositados en rocas de la sección Barrio Allende de la Formación Paso Hondo, tal como el subgénero *Dyoros* (*Lissosia*), el género *Paucispinifera*, así como las especies *Hustedia shumardi*, *Spiriferella propria* y *Spiriferellina tricola* han permitido corroborar la datación previamente establecida (Torres-Martínez et al., 2016).

Sin embargo, en el presente trabajo se describen cinco especies de braquiópodos que han sido registrados primordialmente para el Pérmico medio de Norteamérica, tales como: *Wellerella lemasi* del Wordiano (Cooper et al., 1953), *Tautosia transenna* y *Composita enormis* del Roadiano-Wordiano (Cooper y Grant, 1976a), *Composita hapsida* del Kunguriano (Stheli y Grant, 1970) y *Texarina solita* del Roadiano (Cooper y Grant, 1976b) (Figura 7). Este registro sugiere que las rocas de la Formación Paso Hondo donde fueron colectados los braquiópodos portadores de los microcónquidos estudiados se relacionan especialmente con localidades del Guadalupiano (Pérmico Medio) de Norteamérica, en particular con una edad roadiana. El hallazgo previo de taxones de braquiópodos de edades similares como *Costispinifera rugatula* y *Echinosteges tuberculatus* del Roadiano-Wordiano (Girty 1909; Cooper y Grant, 1975) y *Tropidelasma furcillatum* del Roadiano (Cooper y Grant, 1974) asociados a los especímenes estudiados permite sugerir que el depósito de esta fauna se produjo durante el Pérmico Medio (Torres-Martínez et al., 2018). La presencia de especies típicas de las formaciones Cherry Canyon (Miembro Getaway) y Road Canyon en la Formación Paso Hondo permite correlacionar a la localidad estudiada con las unidades descritas para el Roadiano de Texas en los Estados Unidos (Cooper y Grant, 1975, 1976b). Esta información plantea que la edad de dicha unidad podría extenderse desde el Artinskiano (Cisuraliano) hasta el Roadiano (Guadalupiano) (Torres-

Martínez et al., en revisión). Por otro lado, la litología y la biota de la formación también han sido correlacionadas con la Formación Chochal de Guatemala, la cual también presenta estratos datados para el Roadiano en su sección Chixoy (Kling, 1960; Vachard et al., 1996).

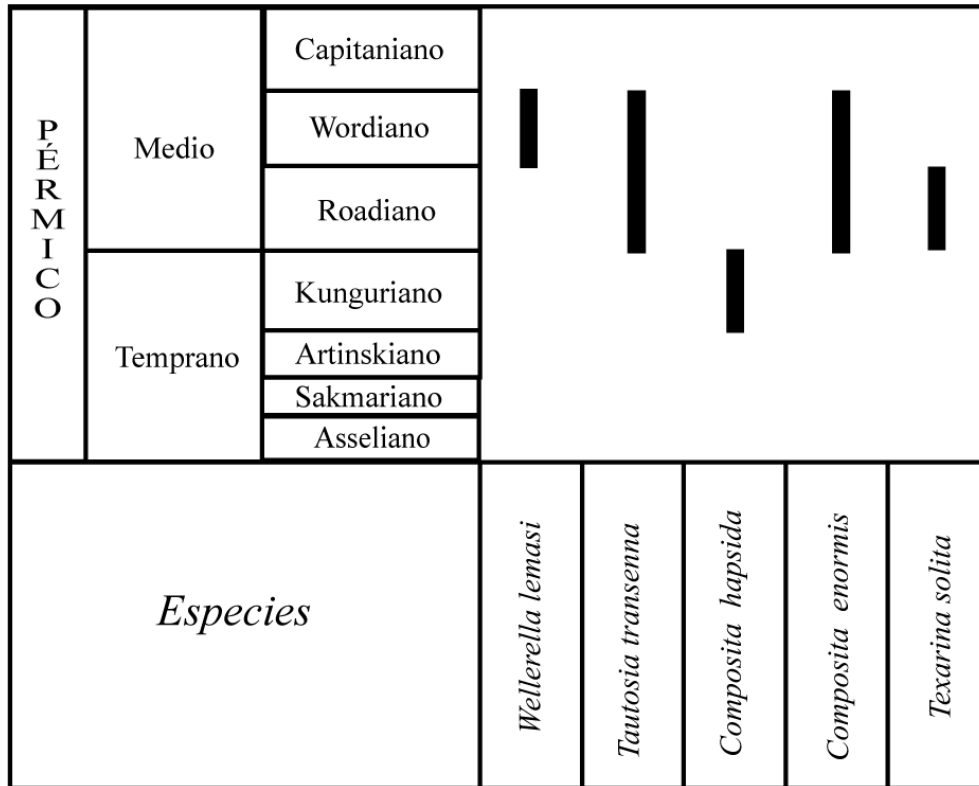


Figura 11. Rangos estratigráficos de las cinco especies de braquiópodos descritos en la región de Chicomuselo de la Formación Paso Hondo, Chiapas.

#### 10.4 Paleobiogeografía

Durante el Carbonífero-Pérmico se produjeron una serie de movimientos continentales que culminaron en la formación del supercontinente Pangea. Al formarse este, se modificaron las corrientes oceánicas, y con esto se alteró la distribución de diversos grupos de invertebrados marinos, siendo en los braquiópodos donde se han observado marcadamente estos cambios paleobiogeográficos (Shen et al., 2009). Con la presencia del supercontinente surgieron un gran número de taxones endémicos hacia ambos lados de Pangea, en donde se formaron diferentes provincias paleobiogeográficas debido a la regionalización de taxones

(Shen et al., 2009; Yancey, 1975). Evidencia de esto es la similitud taxonómica que se observa entre los braquiópodos pérmicos, y en particular del Cisuraliano y Guadalupiano, del sur de los Estados Unidos (Texas y Nuevo México) con las especies de localidades coetáneas de México y Venezuela (Shen et al., 2009), las cuáles han sido consideradas como parte de la denominada Provincia Grandiana (Yancey, 1975).

Previamente, se había planteado que esta provincia estaba caracterizada por biotas tropicales y subtropicales que habitaron únicamente en Texas, Nuevo México y Coahuila (Yancey, 1975; Shen y Shi, 2004; Shen et al., 2013). Sin embargo, el hallazgo de diferentes invertebrados relacionados con la provincia biótica en regiones geográficas distintas plantea una mayor extensión de esta durante el Cisuraliano-Guadalupiano (Pérmico Temprano-Medio) (Figura 12). Tal es el caso de los braquiópodos de Huehuetenango, Guatemala (Stheli y Grant, 1970), los bivalvos *Lyroschizodus orbicularis*, *Euchondria cooperi* y *Leptodesma falcata* (Quiroz-Barroso et al., 2012; Guerrero-Sánchez y Quiroz-Barroso, 2013) y los braquiópodos *Neospirifer amphigyus* y *Spiriferellina tricola* (Sour-Tovar et al., 2005) de Guerrero e Hidalgo, también los braquiópodos *Dyros* (*Lissosia*) *maya*, *Paucispinifera* sp., *Hustedia shumardi*, *Spiriferella propria* y *Spiriferellina tricola* de Chiapas (Torres-Martínez et al., 2016), así como numerosas especies de invertebrados de Sonora (Cooper et al., 1953). Los taxones de braquiópodos aquí descritos también ya se habían reportado para localidades pertenecientes a la provincia Grandiana, teniendo a *Wellerella lemasi* de Sonora, *Tautosia transenna* de Texas, *Composita enormis* de Coahuila y Texas, *Composita hapsida* de Huehuetenango y *Texarina solita* de Texas, corroborando la pertenencia del Pérmico de Chiapas a la misma provincia.

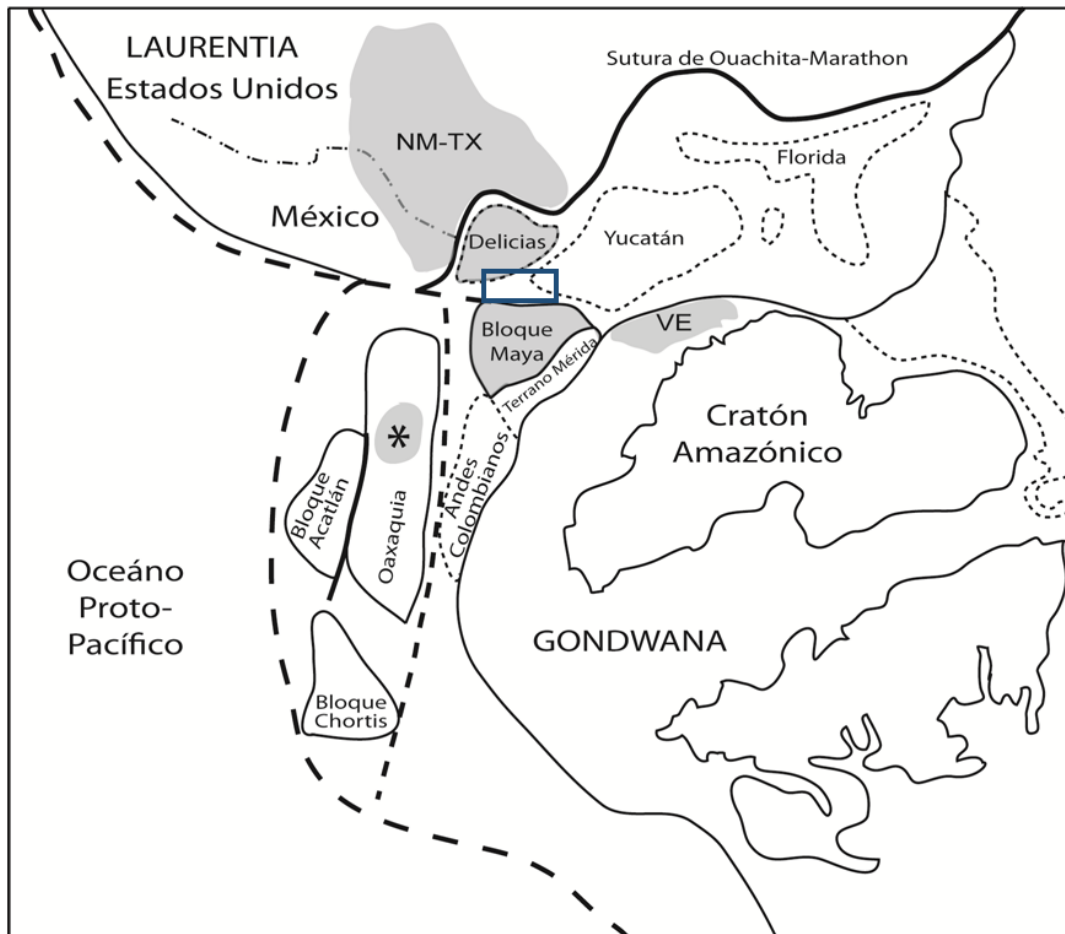


Figura 12. Reconstrucción paleogeográfica de Laurentia y Gondwana durante el Pérmico Temprano-Medio. NM - Nuevo México, TX - Texas, VE - Venezuela. Las zonas resaltadas en color gris representan las áreas donde se han reportado previamente faunas relacionadas a la Provincia Grandiana. El recuadro azul muestra la ubicación aproximada de la región de Chicomuselo, Chiapas (Modificado de Weber et al., 2007 y Torres-Martínez et al., 2016).

## 11. CONCLUSIONES

Se describen taxonómicamente cinco especies de braquiópodos pertenecientes a los órdenes Rhynchonellida (*Wellerella lemasi* y *Tautosia transenna*), Athyridida (*Composita* cf. *enormis* y *Composita hapsida*) y Terebratulida (*Texarina* cf. *solita*), así como una especie de microcónquido (*Microconchus* sp.) de la Formación Paso Hondo (Pérmico inferior-medio) del sureste de Chiapas, México.

Las especies de braquiópodos *Tautosia transenna*, *Composita hapsida* y *Texarina solita* se reportan por primera vez para México.

*Microconchus* sp. representa el primer registro de un microcónquido para el Pérmico de México.

El tipo de conservación de los microcónquidos, junto con su disposición espacial y la presencia de individuos de tallas mayores cercanos a la comisura de los braquiópodos permiten sugerir que ambos grupos de invertebrados tuvieron una asociación en vida de tipo comensalista.

Las características obtenidas mediante el análisis de microfacies permitieron inferir que la asociación fósil estudiada se depositó en un ambiente de aguas abiertas con energía baja a media, con buenas condiciones de oxígeno, alta productividad y buena iluminación, el cual se desarrolló en una rampa carbonatada de tipo homoclinal.

Los braquiópodos portadores de microcónquidos descritos en este trabajo permitieron correlacionar a la localidad estudiada con las formaciones Cherry Canyon (Miembro Getaway) y Road Canyon del Roadiano (Pérmico Medio) de Texas en los Estados Unidos, sugiriendo que la edad de la Formación Paso Hondo se extendería del Artinskiano (Cisuraliano) al Roadiano (Guadalupiano).

La similitud taxonómica de los taxones descritos con los reportados para la denominada provincia biótica Grandiana permite señalar que la región de Chicomuselo, Chiapas formaba parte de esta misma provincia durante el Guadalupiano (Pérmico Medio).

## 12. REFERENCIAS

Álvarez, F. y Jia-yu, R. (2002). Order Rhynchonellida. *In* R. L. Kaesler, ed., Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (Revised). Geological Society of America & Paleontological Institute. Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas, (4), 1475-1583.

Álvarez, F. y Martínez-Chacón, M.L. (2009). Braquiópodos. *In* M.L. Martínez-Chacón y P. Rivas, eds., Paleontología de Invertebrados. Sociedad Española de Paleontología, Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada, Oviedo y Granada, 377-418.

Barclay, K.M., Schneider, C.L. y Leighton, L.R. (2013). Palaeoecology of Devonian sclerobionts and their brachiopod hosts from the Western Canadian Sedimentary Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 383, 79-91.

Barnes, R.D. y Ruppert, E.E. (1996). Zoología de los invertebrados. McGraw-Hill Interamericana. México. 1114.

Bohnenberg, O.H. (1966). Nomenclatura de las capas Santa Rosa en Guatemala: Guatemala, Publicaciones Geológicas del Instituto Centroamericano de Investigación y Tecnología (ICAITI), 1, 47-51.

Böse, E. (1905). Reseña acerca de la Geología de Chiapas y Tabasco. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 20, 116.

Bouček, B. (1964). The Tentaculites of Bohemia. Czechoslovakian Academy of Sciences Prague: *Sciences*. Prague, 125p.

Boucot, A.J., Johnson, J.G. y Staton, R.D. (1964). On some atrypoid, retzioid, and athyridoid Brachiopoda. *Journal of Paleontology*, 38 (5), 805-822.



Brown, T. (1849). Illustrations of the fossil conchology of Great Britain and Ireland, with descriptions and localities of all species. Maclachlan and Stewart, Smith, Elder. Edinburgh and London, 272.

Brusca, R.C., Moore, W. y Shuster, S.M. (2016). Invertebrates Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 1052.

Buitrón, B.E. (1977a). Invertebrados (Crinoidea y Bivalvia) del Pensilvánico de Chiapas. *Revista del Instituto de Geología*, 1 (2), 144-150.

Buitrón, B.E. (1977b). Bellerophon (Bellerophon) crassus Meek y Worthen (Mollusca, Gastropoda) en el Pérmico de Chiapas. *Revista de la Sociedad Geológica Mexicana*, 1 (1), 69-73.

Clemons, R.E. y Bukart, B. (1971). Stratigraphy of northwestern Guatemala. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 32 (2), 143-158.

Cloud, P.E. Jr. (1944). In R.E. King, C. O. Dunbar, P. E. Cloud, Jr., and A. K Miller, Geology and Paleontology of the Permian Area Northwest of Las Delicias, Southwestern Coahuila, Mexico, Part III: Permian Brachiopods. *Geological Society of America Special Papers*, 52, 49- 69, plates 17-19.

Cooper, G.A. y Grant, R.E. (1969). New Permian brachiopods from West Texas. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 1, 1-20.

Cooper, G.A. y Grant, R.E. (1970). New name for brachiopod homonym and citation of types. *Journal of Paleontology*, 44 (3), 579.

Cooper, G.A. y Grant, R.E. (1974). Permian brachiopods of West Texas, II. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 15, 233-793, plate, 24-191.

Cooper, G.A. y Grant, R.E. (1975). Permian brachiopods of west Texas, III. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 19, 795-1298 (part 1, text); 1299-1921, plate, 192-502.

Cooper, G.A. y Grant, R.E. (1976a). Permian Brachiopods from West Texas, IV. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 21, 1923-2607.

Cooper, G.A. y Grant, R.E. (1976b). Permian Brachiopods of west Texas, V. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 24, 2609-3159.

Cooper, G. A., Dunbar, C. O., Duncan, H., Miller, A. K. y Knight, J.B. (1953). Sponges, Brachiopoda, Pelecypoda, and Scaphopoda. Permian fauna at El Antimonio, western Sonora, Mexico. Smithsonian Miscellaneous Collection, 119 (2), 21-80.

Cortés-Mendoza, Y.C. (2017). Análisis de Microfacies y Paleoambientes de dos secciones estratigráficas del Pérmico Inferior (Leonardiano) del área de Chicomuselo, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Superior de Venustiano Carranza, Villa Lázaro Cárdenas, Puebla. 70 p.

Davidson, T. (1881). On genera and species of spiral-bearing Brachiopoda from specimens developed by Rev. Norman Glass: with notes on the results obtained by Mr. George Maw from extensive washing of the Wenlock and Ludlow shales of Shropshire. *Geological Magazine*, (new series, Decade II) 8 (1), 1-13.

Dollfus, Auguste y Montserrat, E. (1868). Voyage géologique dans les Républiques de Guatemala et de Salvador: Paris, Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale, Geologie., 539 p.

Duméril, A.M.C. (1805). Zoologie analytique, ou methode naturelle de classification des animaux, rendue plus facile a l'aide de tableaux synoptiques. Allais, Paris. 344 p.

Dunbar, C.O. y Condra, G.E. (1932). Brachiopoda of the Pennsylvanian System in Nebraska. *Geological Survey of Nebraska Bulletin, Second Series*, 5, 1-377.

Dunham, R.J. (1962). Classification of carbonate rocks according to depositional texture. en: Ham W.E. (ed.). Classification of Carbonate Rocks. *American Association of Petroleum Geologists*, Memoir. 1, 108-121.

Flügel, E. (2010). Microfacies of Carbonate Rocks. Analysis, Interpretation and Application. *Springer-Verlag*, 984p.

Girty, G.H. (1909). The Guadalupian fauna. *United States Geological Survey Professional Paper*, 58, 1-651.

Grunt, T.A. (1965). Athyridida, in The Development and Change of Marine Organisms at the Palaeozoic-Mesozoic Boundary. *Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta*, 108, 237-253.

Guerrero-Sánchez, M. y Quiroz-Barroso, S.A. (2013). Bivalvos guadalupianos (Pérmico medio) de la Formación Olinala, Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65, 533-551.

Gutiérrez-Gil, R. (1956). Bosquejo Geológico del estado de Chiapas, en Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del Estado de Chiapas, XX Congreso Geológico Internacional, libreta guía de la excursión C-15: México, 9-32.

Hernández-García, R. (1973). Paleogeografía del Paleozoico de Chiapas, México, *Boletín de la Asociación de Geólogos Petroleros*, 25 (1-3), 77-134.

Hinojosa. G.A. (1964). "Exploración Geológica del Area Copainalá Ixtapa, Chis." Informe Geológico, PEMEX, Zona Sur, (497), 7-18.

King, P.B. (1931). The Geology of the Glass Mountains, Texas, part 1: Descriptive Geology. *University of Texas Bulletin*, 3038, 167.

Kling, S.A. (1960). Permian fusulinids from Guatemala. *Journal of Paleontology*, 34, 637-655.

Kuhn, O. (1949). Lehrbuch der Paläozoologie. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart, 326 p.

Lee, D.E., Mackinnon, D. I., Smirnova, T.N., Baker, P.G., Yu-Gan, J. y Dong-Li, S. (2006). Order Terebratulida. In R. L. Kaesler, ed., Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (Revised). Geological Society of America & Paleontological Institute. Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas, (5), 1965-2253.

Licharew, B.K. (1956). Nadsemeistvo Rhynchonellacea Gray, 1848. en: Kiparisova L.D., B.P. Markowskii y G.P. Radchenko (eds.). Materialy po paleontologii novye semeistva i rody. Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologicheskii Institut (VSEGEI), Materialy (Paleontologiya), 12 56-61.

Motolinia-García, O., Jiménez-Hernández, A., Jaimez-Fuentes, A. y Pinzón-Salazar, T.C. (2004). Carta Geológico-Minera Huixtla D15-2, estado de Chiapas, escala 1:250,000: Pachuca, Hidalgo, Consejo de Recursos Minerales, Informe, 100 p.

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*, 398-406.

Murchison, R.I. (1839). The Silurian System. London: Murray; 768 new families and genera]. Vsesoiuznyi Nauchno-Issledovatel'skii Geologicheskii Institut (VSEGEI) Materialy, (Paleontologiya) 12, 56-61.

Pomar, L. (2001). Types of carbonate platforms: a genetic approach. *Basin Research*, 13 (3), 313-334.

Quiroz-Barroso, S.A., Sour-Tovar, F. y Centeno-García, E. (2012). Gasterópodos y bivalvos cisularianos (Pérmico inferior) de Otlamalacatla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29, 158-178.

Reyerros de Castillo, D.M. (1976). Corales el Pérmico Inferior del Estado de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*, 41, 1-18.

Romero, I., Schejter, L. y Bremec, C. (2017). Epibiosis y bioerosión en invertebrados bentónicos marinos. Comunidades bentónicas en regiones de interés pesquero de la Argentina. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 109-129.

Rzhavsky, A.V. (1994). On the morphoecology of spirorbid tubes (Polychaeta: Spirorbidae). *Ophelia*, 39, 17-182.

Sapper, K. (1896). Geology of Chiapas, Tabasco and the Peninsula of Yucatan. *The Journal of Geology*, 4 (8), 938-947.

Sapper, K. (1896). Über Gebirgsbau und Boden des nördlichen Mittelamerika: *Petermann's. Geographische Mitteilungen* .Ergänz, 127, 119.

Sato, S., Owada, M., Haga, T., Hong, J., Lützen, J. y Yamashita, H. (2011). Genus-specific commensalism of the galeommatoid bivalve *Koreamya arcuata* (A. Adams, 1856) associated with lingulid brachiopods. *Molluscan Research*, 31 (2), 95-105.

Savage, N. M., Manceñido, M.O., Owen E. F., Carlson S. J., Grant R. E., Dagens A. S. y Sun Dong-Li. (2002). Order Rhynchonellida. In R. L. Kaesler, ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (Revised)*, Geological Society of America & Paleontological Institute. Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas, 4, 1027-1376.

Shen, S.Z., y Shi, G.R. (2004). Capitanian (Late Guadalupian, Permian) global brachiopod paleobiogeography and latitudinal diversity pattern. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 208, 235-262.

Shen, S.Z., Xie, J.F., Zhang, H. y Shi, G.R. (2009). Roadian-Wordian (Guadalupian, middle Permian) global palaeobiogeography of brachiopods. *Global and Planetary Change*, 65, 166-181.

Shen, S.Z., Zhang, H., Shi, G.R., Li, W.Z., Xie, J.F., Mu, L. y Fan, J.X. (2013). Early Permian (Cisuralian) global brachiopod palaeobiogeography. *Gondwana Research*, 24, 104-124.

Shiino, Y. y Kuwazuru, O. (2010). Functional adaptation of spiriferide brachiopod morphology. *Journal of Evolutionary Biology*, 23 (7), 1547-1557.

Sour-Tovar, F., Pérez-Huerta, A., Quiroz-Barroso, S.A. y Centeno-García, E. (2005). Braquiópodos y trilobites del Pérmico Inferior del noroeste del Estado de Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 22, 24-35.

Sowerby, J. (1821-1822). The mineral conchology of Great Britain, v. 4: London, Published by the author, 1-114.

Stehli, F.G. (1955). Notes on Olhaminid Brachiopods. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 45 (3), 69-74, plate 1.

Stehli, F.G. y Grant, R.E. (1970). Permian brachiopods from Huehuetenango, Guatemala. *Journal of Paleontology*, 44 (1), 23-36.

Taylor, P.D, y Vinn, O. (2006). Convergent morphology in small spiral worm tubes ("Spirorbis") and its palaeoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society, London*, 163, 225-228.

Taylor, P.D., Vinn, O. y Wilson, M.A. (2010). Evolution of biomineralisation in “lophophorates”. *Special Papers in Palaeontology*, 84, 317-333.

Thomson, J.A. (1926). A revision of the subfamilies of the Terebratulidae (Brachiopoda). *Annals and Magazine of Natural History*, (series 9) 18 (107), 523-530.

Thompson, M.L, y Miller, A.K. (1944). The Permian of Southernmost Mexico and its Fusulinid Faunas. *Journal of Paleontology*, 18 (6), 481-504.

Thompson, M.L, (1956). Rocas Paleozoicas del Sur de México, en Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del Estado de Chiapas, XX Congreso Geológico Internacional, Excursión C-15, México, 61-68.

Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F. y Barragán, R. (2016). Permian (Leonardian) brachiopods from Paso Hondo Formation, Chiapas, southern Mexico. Paleobiogeographical implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 71, 71-81.

Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar F. y Barragán R. (2017b). *Kukulkanus*, a new genus of buxtoniini brachiopod from the Artinskian-Kungurian (early Permian) of Mexico. *Alcheringa*, 42 (2), 268-275.

Torres-Martínez, M.A., Barragán R., Sour-Tovar F. y González-Mora S. (2017a). Depositional paleoenvironments of the Lower Permian (upper Cisuralian) carbonate succession of Paso Hondo Formation in Chiapas State, southeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 79, 254-263.

Torres-Martínez, M.A., Heredia-Jiménez, D.P., Sour-Tovar, F., Buitrón-Sánchez B.E. y Barragán, R. (2018). Permian brachiopods from Chiapas, Mexico: new stratigraphical and paleobiogeographical insights. *Paläontologische Zeitschrift*. (Aceptado).

Vachard, D., Fourcade, E., Romero, J.E., Mendez, J., Cosillo, A., Alonzo, M., Requena, J., Azema, J. y Cros, P. (1996). Foraminifères et algues du Permien du Guatemala. *Geobios*, 30, 745-784.

Vilchis-Ortega, Ma. E. (1979). Braquiópodos y Corales del Pérmico de la región de Monte Redondo, Estado de Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, 1-32.

Vinn, O. (2010). Shell structure of helically coiled microconchids from the Middle Triassic (Anisian) of Germany. *Palaeontologische Zeitschrift*, 84, 495-499.

Waagen, W.H. (1883). Salt Range Fossils. I. Productus-Limestone Fossils. *Geological Survey of India, Memoirs, Palaeontologia Indica*, (series 13) 4 (2), 391-546.

Webb, A.E. y Schneider, C.L. (2013). Ecology of an encrusting fauna on Desquamatia (Atrypida, Brachiopoda) from Cedar Valley formation (Givetian, Devonian) of Iowa, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 377, 102-109.

Weber, B., Valencia, V.A., Schaaf, P. y Ortega-Gutiérrez, F. (2009). Detrital Zircon ages from the Lower Santa Rosa Formation, Chiapas. Implication on regional Paleozoic stratigraphy. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26 (1), 260-276.

Weber, B., Iriondo, A., Premo, W.R., Hecht, L. y Schaaf, P. (2007). New insights into the history and origin of the southern Maya block, SE Mexico: UePbeSHRIMP zircon geochronology from metamorphic rocks of the Chiapas massif. *Int. Journal Earth Sciences*, 96, 253-269.

Weber, B., Schaaf, P., Valencia, V.A., Iriondo, A. y Ortega-Gutiérrez, F. (2006). Provenance ages of late Paleozoic sandstones (Santa Rosa Formation) from the Maya block, SE Mexico. Implications on the tectonic evolution of western Pangea. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23, 262-276.



Weedon, M.J. (1991). Microstructure and affinity of the enigmatic Devonian tubular fossils. *Trypanopora. Lethaia*, 24, 223-227.

Williams, A. y Brunton, C.H.C. (1997). Morphological and anatomical terms applied to brachiopods. In: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H Brachiopoda, Revised, vol. Introduction. (Ed. R.L. Kaesler). The Geological Society of America, Inc & The University of Kansas, Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas, 423-440.

Williams, A., Carlson, S.J., Brunton, C.H.C., Holmer, L.E., y Popov, L. (1996). A supra-ordinal classification of the Brachiopoda: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B. (351), 1171-1193.

Yancey, T.E. (1975). Permian marine biotic provinces in North America. *Journal Paleontology*, 49, 758-766.

Zatoń, M. y Krawczyński, W. (2011). New Devonian Microconchids (tentaculita) from the Holy Cross Mountains, Poland. *Journal of Paleontology*, 85 (4), 757-769.

Zatoń, M. y Olempska, E. (2016a). A family-level classification of the Order Microconchida (Class Tentaculita) and the description of two new microconchid genera. *Historical Biology*, 1-10.

Zatoń, M., y Peck, R.L. (2013a). Morphology and palaeoecology of new, non-marine microconchid tubeworm from Lower Carboniferous (Upper Mississippian) of West Virginia, Usa. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 83 (1) 37-50.

Zatoń, M. y Vinn, O. (2011). Microconchid sand the rise of modern encrusting communities. *Lethaia*, 44, 5-7.

Zatoń, M., Grey, M. y Vinn, O. (2014a). Microconchid tubeworms (Class Tentaculita) from the Joggins Formation (Pennsylvanian), Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 51, 669-676.

Zatoń, M., Hagdorn, H. y Borszcz, T. (2014b). Microconchids of the species *Microconchus valvatus* (Münster in Goldfuss, 1831) from the Upper Muschelkalk (Middle Triassic) of Germany. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 94 (3), 453-461.

Zatoń, M., Taylor, P.D. y Vinn, O. (2013b). Early Triassic (Spathian) Post-Extinction Microconchids from Western Pangea. *Journal of Paleontology*, 87 (1), 159-165.

Zatoń, M., Vinn, O. y Toom, U. (2016b). A new microconchid species from the Silurian of Baltica. *Estonian Journal of Earth Sciences*, 65 (2), 115.

Figura 5. A-D *Wellerella lemasi* en A: Vista dorsal, B: Vista anterior, IGM 001; C: Vista dorsal, D: Vista ventral, IGM 002; E-K *Tautosia transenna* en E: Vista ventral, F: Vista dorsal IGM 008; G: Vista ventral, H: Vista dorsal, I: Vista anterior, IGM 009; J: Vista ventral, K: Vista dorsal, IGM 010; L-P *Composita* cf. *enormis* en L: Vista ventral, M: Vista dorsal, IGM 014; N: Vista dorsal, O: Vista anterior, P: Vista lateral, IGM 015. Escala = 1cm.

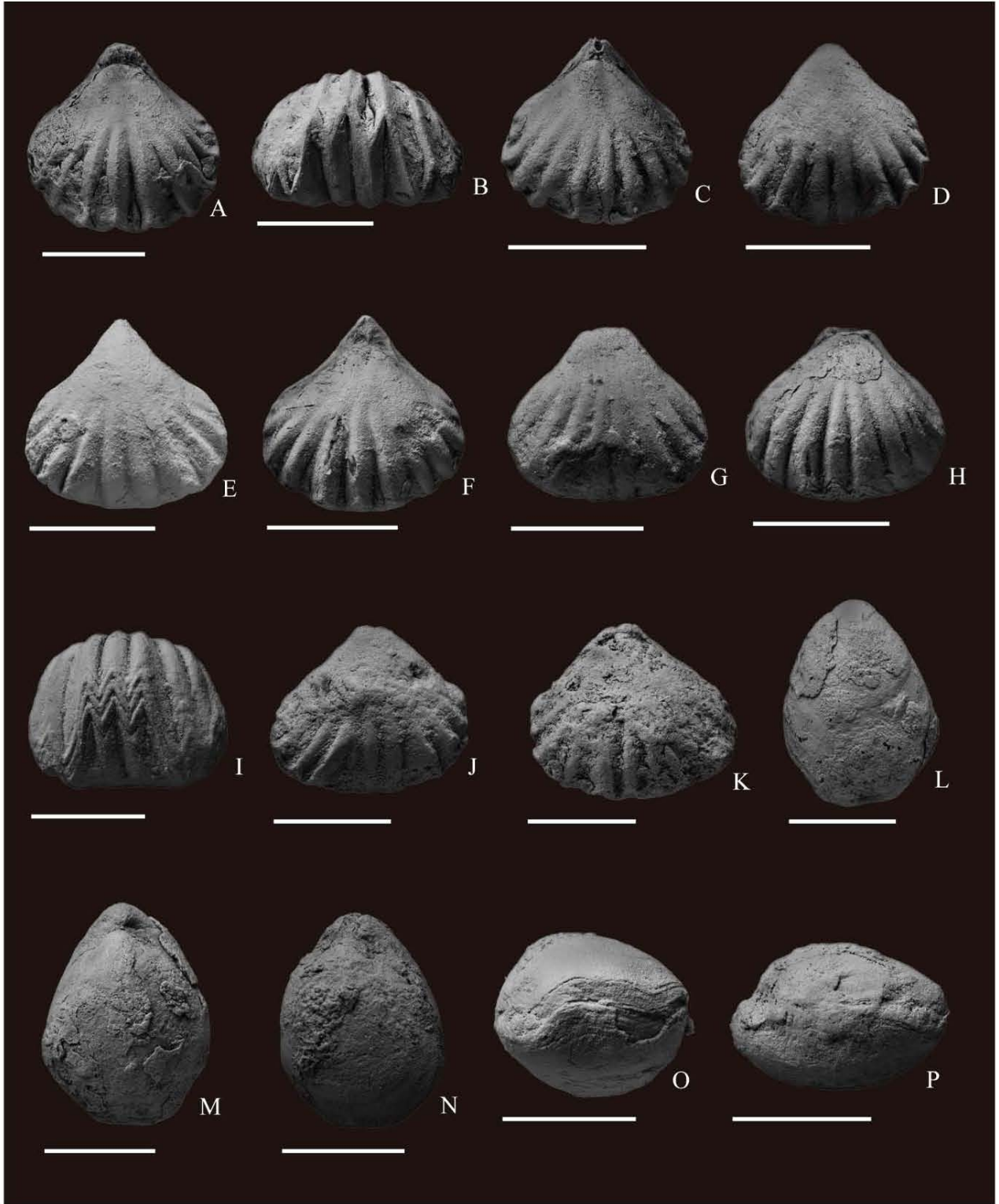


Figura 6.A-C. *Composita* cf. *enormis* en A: Vista ventral, B: Vista dorsal, IGM 016; C: Vista dorsal, IGM 017; D-H *Composita hapsida* en D: Vista ventral, E: Vista dorsal, IGM 020; F: Vista dorsal, G: Vista anterior, H: Vista lateral, IGM 021; I-J *Texarina* cf. *solita* en I: Vista ventral, J: Vista dorsal, IGM 023. Escala 1=cm.

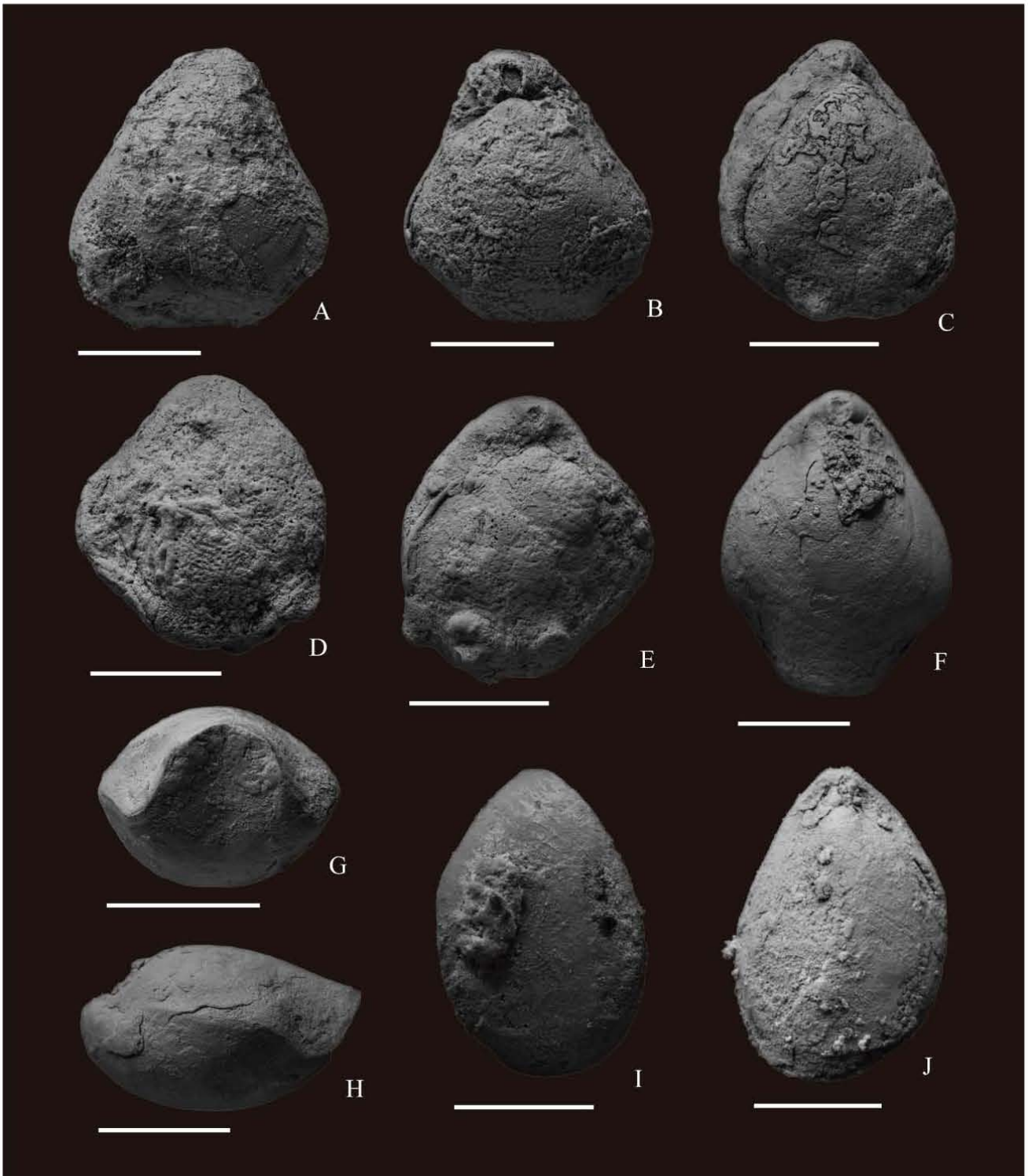


Figura 7. *Microconchus* sp. Ejemplar, IGM 024 en A: Vista superior y ejemplar, IGM 025 en B: Vista superior sobre *Tautosia transenna* (IGM 008). Ejemplar, IGM 026 en C: Vista superior sobre *Composita* cf. *enormis* (IGM 016). Ejemplar, IGM 027 en D: Vista superior sobre *Composita* cf. *enormis* (IGM 017). Ejemplar, IGM 028 en E: Vista superior en *Composita hapsida* (IGM 020).Ejemplar. IGM 029 en F: Vista superior sobre *Texarina* cf. *solita* (IGM 023). Ejemplar, IGM 030 en G: Vista superior sobre *Tautosia transenna* (IGM 010). H-I. Acercamiento de microestructura interna del ejemplar IGM 010 a una escala de: A=0.2mm, B y C=0.5mm,D, E,F,G,=1m,I=0.05.

