



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
CAMPUS IZTACALA

OSÍCULOS COLUMNARES DE CRINOIDEOS
PÉRMICOS (ASSELIANO-SAKMARIANO) DE LA
REGIÓN DE CHICOMUSELO, CHIAPAS, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

P R E S E N T A

HUITRÓN VARGAS GILBERTO

DIRECTOR DE TESIS:
DR. MIGUEL ANGEL TORRES MARTÍNEZ

Septiembre, 2022





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.

A todas las personas cuya única opción es “ser los primeros”...

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Le agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por brindarme lo necesario para formarme como profesionista y como la persona que ahora soy.

A mi tutor Miguel Ángel Torres Martínez por ser la persona que, a pesar de la distancia y las condiciones, confió en mi y logró ser la guía en la realización de este proyecto. La ciencia necesita más gente como usted.

Igualmente agradezco a los miembros de mi comité tutorial, la M. en C. María del Rosario Fernández Barajas, la M. en C. Vania Villanueva Sousa, el Dr. Josep Anton Moreno Bedmar y al Dr. Oscar González León por aceptar formar parte de esto, así como los comentarios brindados para lograr enriquecer aun más este trabajo.

Al Dr. Rafael Villanueva Olea y al M. en C. José Roberto Ovando Figueroa por su ayuda en la realización de los moldes de caucho-silicón, así como la obtención del material fotográfico de las muestras, respectivamente.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi madre:

Por tu apoyo y amor incondicional, tus cuidados, tu paciencia, tu forma de ser y tus enseñanzas que fueron herramientas que me permitieron superarme día a día hasta lograr ser la persona que soy. Hiciste un buen trabajo y también estoy orgulloso de ti. Te amo.

A mis hermanas, Fernanda, Emilia y Florencia, por esos buenos y malos momentos que hicieron rectificar hasta dónde y cómo quería llegar. Las quiero.

A mi compañero de vida, Oscar, por tu paciencia y tu forma de ser, que me han ayudado a convertirme en la persona que miras a diario y de la que estas orgulloso. Por tu forma de actuar, desde el amor y por tu incondicionalidad. Siempre tuyo, siempre mío; siempre nuestros. Te amo. ** corazón coreano con los dedos **

A Rodrigo y Mariana, íntimos amigos que han estado presentes en aquellos buenos y malos momentos... y en todos mis cumpleaños. Los amo.

A Pau Pau (como el jugueto) por ser esa amiga incondicional y llenar mi vida de risas y amor. Afortunado de quedarme dormido en aquella clase de Ecología y coincidir en el Caribe. Te amo, bichota.

A mis amigos: Julio, Lupe, Beto, Victoria, Ana Karen, Lili, Manu, Florenz, Nefté, Liz, Montse y Arlette por todos esos momentos en los que me devolvían el sentido de las cosas en cada altibajo de la vida. Los quiero mucho y agradezco haber conincido.

ÍNDICE

RESUMEN	7
INTRODUCCIÓN.....	8
OBJETIVOS	9
<i>Generales</i>	9
<i>Particulares</i>	9
ANTECEDENTES	10
GENERALIDADES DEL GRUPO.....	13
MORFOLOGÍA DE LOS OSÍCULOS COLUMNARES DE CRINOIDEOS	16
ÁREA DE ESTUDIO	19
<i>Localidad estudiada</i>	19
<i>Estratigrafía General</i>	20
MATERIALES Y MÉTODO	22
<i>Trabajo de gabinete</i>	22
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	22
DISCUSIÓN	34
<i>Paleoambiente</i>	34
<i>Estratigrafía</i>	35
<i>Paleobiogeografía</i>	37
CONCLUSIONES	38
REFERENCIAS	40
LÁMINAS	45

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Título	Página
1	Esquema general de la morfología de crinoideo.	15
2	Características morfológicas de un osículo columnar de crinoideo.	17
3	Características morfológicas de un tallo heteromórfico de crinoideo.	18
4	Ubicación geográfica de la localidad estudiada	19
5	Columna estratigráfica del Paleozoico de la región de Chicomuselo, Chiapas, México.	21
6	Alcances estratigráficos reportados para los parataxones descritos.	36

RESUMEN

Se describe una nueva asociación, compuesta por 13 morfoespecies de osículos columnares de crinoideos pertenecientes a 8 géneros diferentes. La biota está compuesta por *Cylindrocauliscus fiski*, *Cyclocaudex plenus*, *Cyclocaudex costatus*, ?*Cyclocaudex* sp., *Preptopremnum rugosum*, *Preptopremnum laeve*, *Heterosteichus jeffordsi*, ?*Heterosteichus* sp., *Cycloscapus laevis*, *Cyclocaudiculus regularis*, *Nothrosterigma merum*, ?*Nothrosterigma* sp. y *Cyclogrupera minor*. Estos taxa se encontraron en rocas de la Formación Grupera, perteneciente a la sucesión del Carbonífero-Pérmico que aflora en la región de Chicomuselo, Chiapas, al sureste del territorio mexicano. Del material descrito, se destaca el primer registro de *P. rugosum* y *N. merum* para el Cisuraliano de Norteamérica, enfatizando de este último el primer reporte para México. Mientras que se detectó la primera ocurrencia de *H. jeffordsi* y *C. plenus* para el Pérmico a nivel global. Pese a la controversia sobre la utilidad de los osículos de crinoideos como fósiles índice, por sus amplios alcances estratigráficos, fue posible denotar que los rangos de los taxones descritos, en conjunto, señalan una edad del Asseliano-Sakmario (Cisuraliano temprano), sugerida previamente para la Formación. El hallazgo de los osículos, asociados a otros invertebrados marinos como briozoos y braquiópodos, el tipo de conservación y las características litológicas de las rocas portadoras permitieron establecer que el paleoambiente de depósito se relacionaba con facies de aguas someras de alta energía, bien iluminadas y un aporte constante de terrígenos. Respecto a la paleobiogeografía, se observa que la distribución de los crinoideos estuvo relacionada con la historia geológica de la región, la cual fue influenciada por los cambios oceánicos y continentales ocurridos a raíz de la formación del supercontinente Pangea a finales del Pensilvánico. Los eventos transgresivos y regresivos acaecidos durante el Pérmico temprano modificaron la distribución de las comunidades de invertebrados marinos, favoreciendo el surgimiento de regionalizaciones taxonómicas, genéricas y específicas. La afinidad de las faunas bentónicas de México con las de los Estados Unidos pudo haber estado asociada al surgimiento de la denominada Paleoprovincia biótica Grandiana, la cual se desarrolló durante el Pérmico temprano-medio en parte de los Estados Unidos, México, Guatemala y Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La paleontología en México ha estado presente, de manera informal, desde la época prehispánica. No es hasta el siglo XIX, cuando se comienza a ejercer de manera formal entre la comunidad científica. Este gran paso se da en 1888, con la creación del Instituto Geológico Nacional; su posterior incorporación a la Universidad Nacional Autónoma de México en 1929 (creando el Instituto de Geología) y, finalmente, al creciente interés de los científicos nacionales pero, sobre todo, de los extranjeros (Gío y Rodríguez, 2003).

Décadas más tarde, un gran número de científicos nacionales se sumaron a esta gran disciplina en busca de nueva información que les fuera útil para los procesos de exploración de petróleo. De este gran interés, inicia la época moderna de la paleontología mexicana. Además, con el desarrollo de nuevos métodos, técnicas y con el apoyo a la investigación para realizar estudios paleontológicos, el estudio del registro fósil tomó auge entre las nuevas generaciones (Carreño y Montellano-Ballesteros, 2005).

Nuestro país, desde una perspectiva biológica, es un parteaguas en los diferentes procesos biogeográficos que atañen a los diversos taxa a través del tiempo. Por ello, tiene una gran riqueza en flora y fauna fósil que motiva a los científicos a estudiar y comprender su historia (Carreño y Montellano-Ballesteros, 2005). Particularmente hablando, el estado de Chiapas representa una de las entidades de nuestro país con mayor riqueza biológica y paleontológica (Carbot-Chanona *et al.*, 2011).

Chiapas es un estado con un amplio potencial para el desarrollo de investigaciones paleontológicas debido a la gran abundancia del material fósil en las rocas sedimentarias. Los estudios van desde la descripción de taxa ya descritos hasta el descubrimiento de nuevos grupos, incluso a nivel de familia (Carbot-Chanona *et al.*, 2011). La importancia de este estado, radica en que las localidades presentes en él son importantes, geológicamente hablando por el tipo de rocas portadoras de fósiles (Gutiérrez-Gil, 1956). Además, la mayoría de las unidades sedimentarias no han sido estudiadas.

Es pertinente mencionar que este tipo de rocas contiene información paleontológica relevante puesto que, en estas unidades litológicas se encuentra una gran porción de los afloramientos del Carbonífero-Pérmico de México (Gutiérrez-Gil, 1956). Particularmente hablando, la Formación Grupera, dentro de la región de Chicomuselo, pertenece a una de las tres unidades litoestratigráficas del Pérmico chiapaneco que posee material fósil de

invertebrados marinos (Torres-Martínez *et al.*, 2017). A pesar de encontrarse en una zona geológica favorecida, han sido escasos los estudios de fauna fósil que se han desarrollado en esta Formación.

Dentro de la fauna de invertebrados fósiles marinos reportada para Chicomuselo, se encuentran organismos como: fusulínidos, corales, braquiópodos, foraminíferos, bivalvos, briozoos, gasterópodos y crinoideos (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006). Este último grupo, es de especial interés debido a la gran variedad y abundancia de piezas desarticuladas de crinoideos encontradas, lo que indica que fue uno de los grupos más diversos de las comunidades marinas durante el Paleozoico (Torres-Martínez *et al.*, 2020). Actualmente, sólo se tiene registro de un trabajo realizado con osículos columnares de crinoideos pérmicos (Torres-Martínez *et al.*, 2020) para la Formación Grupera, en Chicomuselo, Chiapas.

Debido a la carencia de trabajos, anteriormente explicada, el presente trabajo pretende proporcionar mayor información sobre los osículos columnares de crinoideos fósiles del Pérmico localizados en la Formación Grupera de la región de Chicomuselo, Chiapas. Además de brindar una caracterización sobre las implicaciones paleoambientales y paleobiológicas del grupo; el estudio aportará material identificado a la colección paleontológica del Instituto de Geología, UNAM.

OBJETIVOS

General

1. Describir los osículos columnares de crinoideos de la Formación Grupera de Chicomuselo, Chiapas, México; caracterizando sus implicaciones paleobiológicas y paleoambientales.

Particulares

1. Describir los osículos columnares de crinoideos de la Formación Grupera de la región de Chicomuselo, Chiapas, México.
2. Caracterizar el paleoambiente mediante rasgos paleontológicos y litológicos de las rocas portadoras de los osículos columnares.
3. Correlacionar estratigráficamente y paleobiogeográficamente los taxones de la región de Chicomuselo con los de otras regiones de Chiapas y el mundo.

ANTECEDENTES

En la región de Chicomuselo está presente la sucesión del Carbonífero-Pérmico mejor preservada del país, la cual está constituida por las formaciones Santa Rosa, Grupera, Caliza La Vainilla y Paso Hondo, las cuales tienen correlación estratigráfica con las unidades paleozoicas de Guatemala y Honduras (Kling, 1960). Los primeros estudios geológicos de esta parte de América central fueron realizados por Dollfus y Montserrat (1868), quienes describieron las rocas paleozoicas y realizaron un detallado mapa geológico del área. Más tarde, Sapper realizó numerosas expediciones por América central donde, además de realizar la caracterización geológica de diferentes zonas geográficas, llevó a cabo diversos estudios sobre la fauna fósil. Uno de los primeros trabajos de Sapper (1896) se realizó en el sureste de Chiapas, en el cual reportó la ocurrencia de fósiles de distintos grupos taxonómicos como fusulínidos, braquiópodos, gasterópodos, crinoideos y corales, encontrados en las comunidades de La Nueva, Las Tres Cruces, Palo Amarillo, San Vicente y Chicomuselo.

Posteriormente, Müllerried y colaboradores (1941) reportaron dos especies de ammonoideos: *Perrinites hilli* y *Kargalites mullerriedi* (= *Peritrochia mullerriedi*), al estudiar las calizas del este-sureste de Chicomuselo, en el paraje de Cushú, cerca de Frontera Comalapa, estableciendo una edad pérmica para la región. Años después, en 1944, Thompson y Miller realizaron una expedición a las localidades de La Vainilla, Chicomuselo, Comalapa y Paso Hondo, llevando a la obtención de diferentes muestras de fusulínidos, además de muestras de corales, briozoos, braquiópodos, pelecípodos y gasterópodos fósiles. Cabe destacar que estos autores fueron los que nombraron y dataron a las formaciones Grupera, La Vainilla y Paso Hondo. Para 1956, Gutiérrez-Gil realizó un bosquejo geológico del sureste de Chiapas, enfatizando en las rocas Carbonífero-Pérmicas de la región, además de destacar la riqueza paleontológica de las mismas. Kling (1960), estudió los fusulínidos de la Caliza Chochal en Chiantla y Purulhá, Guatemala, los cuales pudieron ser correlacionados con las biotas de las formaciones Santa Rosa y Paso Hondo de Chiapas.

En la década de los setenta, se tiene registro de cuatro trabajos para la región en cuestión. El primero de ellos, realizado por Reyer de Castillo en 1976, donde realizó la descripción de dos especies de corales rugosos: *Lophophyllidium kayseri major* y *Lophophyllidium zaphrentoidea*. Otros dos fueron desarrollados por Buitrón-Sánchez (1977a, 1977b) en los cuales, respectivamente, se describió una especie de gasterópodo del

género *Bellerophon* y se realizó el primer estudio taxonómico de crinoideos y bivalvos del Pensilvánico. El último trabajo lo realizó Vilchis-Ortega (1979) con la descripción de diferentes especies pérmicas de braquiópodos y corales de una localidad de Monte Redondo.

Más adelante, en 2004, Vachard y colaboradores, realizaron un estudio donde describen la bioestratigrafía de cada piso del Pérmico medio-superior de México y Guatemala, incluyendo las unidades de Chiapas. Años después, Torres-Martínez y colaboradores (2016) estudiaron diferentes especies de braquiópodos fósiles de la Formación Paso Hondo, siendo dos de ellas: *Dyoros (Lissosia) maya* y *Hustedia shumardi*, descritas como nuevas especies; adicionalmente determinaron por primera vez las implicaciones paleobiogeográficas de los braquiópodos de la zona con la Paleoprovincia biótica Grandiana. Un año después, Torres-Martínez y colaboradores (2017), desarrollaron un estudio de microfacies de una sucesión de rocas carbonatadas del Pérmico inferior (Cisuraliano tardío) de la Formación Paso Hondo, reportando la presencia de diferentes paleoambientes deposicionales de una rampa homoclinal, relacionados con la transgresión marina del Artinskiano-Kunguriano. También, Cortés-Mendoza (2017) realizó un análisis de microfacies de dos secciones estratigráficas de la formación Paso Hondo (Pérmico inferior), relacionando los diferentes paleoambientes deposicionales a una rampa carbonatada de tipo homoclinal.

En 2018, Torres-Martínez y colaboradores describieron por primera vez al braquiópodo *Kukulkanus spinosus*, género y especie nuevos de la tribu Buxtoniini, encontrado en rocas del Cisuraliano tardío (Kunguriano) de la región de Chicomuselo. Adicionalmente, se determinó que dicho braquiópodo habitó un ambiente de aguas abiertas de baja energía dentro de la rampa carbonatada. En el mismo año, González-Mora y colaboradores (2018) registraron por primera vez para México a la especie *Hederella carbonaria*, un esclerobionte de braquiópodos roadianos (Guadalupiano inferior) de la Formación Paso Hondo, siendo el reporte más joven del taxón a nivel global. También, Heredia-Jiménez (2018) describió cinco especies de braquiópodos y una especie de microcónquido reportando primeros registros para el país de la Formación Paso Hondo. Este estudio permitió sugerir que estos invertebrados marinos tuvieron una asociación de tipo comensalista, siendo el primer reporte de su tipo a nivel global para el Paleozoico tardío del país. Cabe destacar que se realizó el análisis de microfacies de la localidad, las cuales sugieren un ambiente deposicional sobre una rampa carbonatada de tipo homoclinal.

Para 2019, Torres-Martínez y colaboradores publicaron un estudio donde se describieron once especies de braquiópodos roadianos de la región de Chicomuselo, reportando una nueva especie y diversos primeros registros para el país. Con la información se realizó una modificación a la edad de la Formación Paso Hondo, extendiéndose desde el Artinskiano (Cisuraliano tardío) hasta el Roadiano (Guadalupiano temprano). En ese mismo año, Martín-Aguilar (2019) desarrolló un estudio paleoecológico de los invertebrados esclerobiontes de braquiópodos pérmicos de la región de Chicomuselo.

Después, Heredia-Jiménez y colaboradores (2020), describieron a *Microconchus maya*, una nueva especie de microcónquido, el cual se encontró como esclerobionte de braquiópodos del Roadiano de la localidad de Monte Redondo; además determinaron las implicaciones ecológicas de la asociación de estos organismos. Cabe destacar que este registro representó el primer microcónquido Pérmico del género *Microconchus* a nivel global. Asimismo, Torres-Martínez y colaboradores (2020) realizaron el primer trabajo sobre osículos columnares de crinoideos pérmicos de la región de Chicomuselo, Chiapas. En este trabajo se enlistaron once parataxones, habiendo dos morfogéneros y morfoespecies nuevas. Adicional a la descripción, se detalla que los ejemplares se depositaron en un ambiente marino somero, en condiciones de buena oxigenación, alta productividad y buena iluminación.

Finalmente, Torres-Martínez y colaboradores (2021), describieron la asociación epibiontica de hederelloideos, microcónquidos, briozoos y bases (holdfast) de crinoideos en conchas de braquiópodos pertenecientes a los órdenes Athyridida y Rhynchonellida durante en Rodiano (Guadalupiano temprano), destacando la similitud con asociaciones anteriormente registradas para el Fameniano (Devónico tardío), siendo ésta la más joven de su tipo en ser descrita para edades pérmicas. Las implicaciones paleoecológicas proponen que los briozoos eran los esclerobiontes más abundantes, mientras que los crinoideos eran poco comunes. Asimismo, se sugiere una interacción viva entre el hospedero y los epibiontes al no encontrar organismos sobre las comisuras y forámenes de los braquiópodos fósiles. El ambiente deposicional indica un medio de aguas abiertas en una rampa carbonatada homoclinal en la región de Chicomuselo.

GENERALIDADES DEL GRUPO

El *phylum* Echinodermata agrupa organismos marinos con simetría radial pentámera secundaria, un endoesqueleto compuesto por placas u osículos de calcita y un sistema vascular acuífero o sistema ambulacral, único para este taxón. Crinoidea es una de las cinco clases que conforman el filo (Solis y Laguarda, 2007).

Los crinoideos, también conocidos como '*lirios de mar*', '*estrellas con plumas*' o '*canastas de mar*' son los invertebrados marinos más primitivos que se conocen de los equinodermos. Se distribuyen en todos los océanos del mundo, ocupando diferentes ambientes marinos, desde zonas poco profundas hasta los fondos abisales (Zamora, 2018; Solis y Laguarda, 2007).

Actualmente, se han descrito alrededor de 700 especies de crinoideos vivientes en todo el mundo, clasificados en cuatro órdenes: Isocrinida, Hyocrinida, Comatulida y Cyrtocrinida. El registro fósil de este grupo data del Ordovícico Inferior, con un auge de diversidad en el Carbonífero. A la fecha, se han descrito alrededor de 6000 especies fósiles (Hess y Ausich, 1999; Zamora, 2018).

La clase Crinoidea posee una amplia diversidad morfológica, sin embargo, responde a un mismo plan corporal caracterizado por un cuerpo central o cáliz, constituido por placas de calcita magnesiana dispuestas en ciclos; éste sostiene al abanico de brazos que conforman la corona. En algunos casos, estos organismos exhiben un conjunto de placas columnares apiladas, las cuales conforman el pedúnculo que en su parte más distal al cáliz presenta una estructura de fijación al sustrato (Figura 1) (Hess *et al.*, 1999; Villanueva-Olea, 2011; Zamora, 2018).

En cuanto a la anatomía interna de los crinoideos, se puede decir que el cáliz posee todos los órganos suaves. Entre ellos, destaca el anillo situado alrededor del esófago, ya que está implicado en diferentes sistemas: el sistema vascular acuífero, hemal, nervioso y reproductor. El anillo periesofágico contiene ramificaciones que van hacia los brazos, pínulas y el pedúnculo, para poder llevar a cabo las funciones de los diferentes sistemas (Hess *et al.*, 1999; Solis y Laguarda, 2007). Referente al sistema nervioso, el anillo periesofágico se extiende ampliamente por el cuerpo para formar un plexo que le permita responder al tacto, a sustancias químicas, corrientes de agua y a la luz (Solis y Laguarda, 2007).

El tracto digestivo de estos invertebrados marinos corresponde a un tubo corto que comienza en la boca y termina en el ano, ambos se localizan en la región aboral del cáliz. De manera intermedia a estas dos partes, se encuentra el esófago, seguido del intestino (donde se lleva a cabo la digestión) y finalmente el recto (Hess *et al.*, 1999; Solis y Laguarda, 2007).

La dieta de los crinoideos consiste de plancton, larvas o pequeños crustáceos (Villanueva-Olea, 2011). Estos son capturados por los brazos y las pínulas y son transportados por acción ciliar a través del surco alimentario hasta la boca. El sistema hemal transporta los nutrientes (Solis y Laguarda, 2007).

Se reporta que esta clase carece de órganos especializados para la liberación de los desechos nitrogenados. De tal manera que esta actividad se lleva a cabo por la piel a través de los surcos ambulacrales. De igual forma, el intercambio gaseoso se realiza por el tegumento, caracterizado por ser delgado y ciliado (Solis y Laguarda, 2007).

Los crinoideos son organismos dioicos, sin dimorfismo sexual evidente y no presentan gónadas como tal, sino unas proyecciones peritoneales denominadas *conductos genitales*. En etapa de reproducción, los conductos genitales producen una gran cantidad de gametos que son liberados al agua. La fecundación es de tipo externa y presentan larva de tipo doliolaria. Este proceso ocurre durante la noche y los crinoideos adoptan posturas especiales para la expulsión de los gametos (Hess *et al.*, 1999; Solis y Laguarda, 2007).

La historia evolutiva de los crinoideos es un tema todavía en debate. Aún con la fragmentación y el sesgo del registro fósil de los crinoideos, se ha podido dilucidar parte de su historia evolutiva, sin embargo, existen dos posturas con respecto al origen del grupo: la primera, con el ejemplar *Echmatocrinus brachiatus* el cual es considerado uno de los organismos más antiguos con afinidades crinoideas más consisas; la segunda, con *Aethocrinus moorei* cuyo hallazgo logró establecer una subclase y un orden nuevo. Por las características morfológicas que este último presenta, se le considera como el ejemplar más primitivo conocido para la clase crinoidea, datado para el Ordovicio Inferior (Simms, 1999).

A lo largo de la historia evolutiva de los crinoideos ocurrieron diversos eventos de diversificación y extinción de las especies. A finales del Ordovícico, se presentó un periodo donde las poblaciones de crinoideos disminuyeron considerablemente a raíz de los efectos de un episodio glacial (Brenchley, 1989 en Simms, 1999). Posteriormente en el Silúrico y Devónico hubo una radiación de especies donde proliferaron los camerados monobátridos,

flexibílicos y cládidos. Sin embargo, las poblaciones diezmaron a causa de la extinción del Devónico Tardío (Frasniano-Famenniano) (Simms, 1999).

El apogeo de la diversidad de crinoideos se alcanzó durante el Carbonífero-Pérmico que, incluso, rebasó la totalidad de equinodermos combinados, dominando los miembros del orden Cladida, en sus formas más avanzadas. Sin embargo, el registro fósil de finales del Pérmico es reducido. El momento que arrasó con la mayoría de la diversidad de crinoideos fue la extinción del Pérmico-Triásico. Este evento, ocasionó la pérdida de cuatro de las cinco subclases, sobreviviendo solo los Articulata (Simms, 1999).

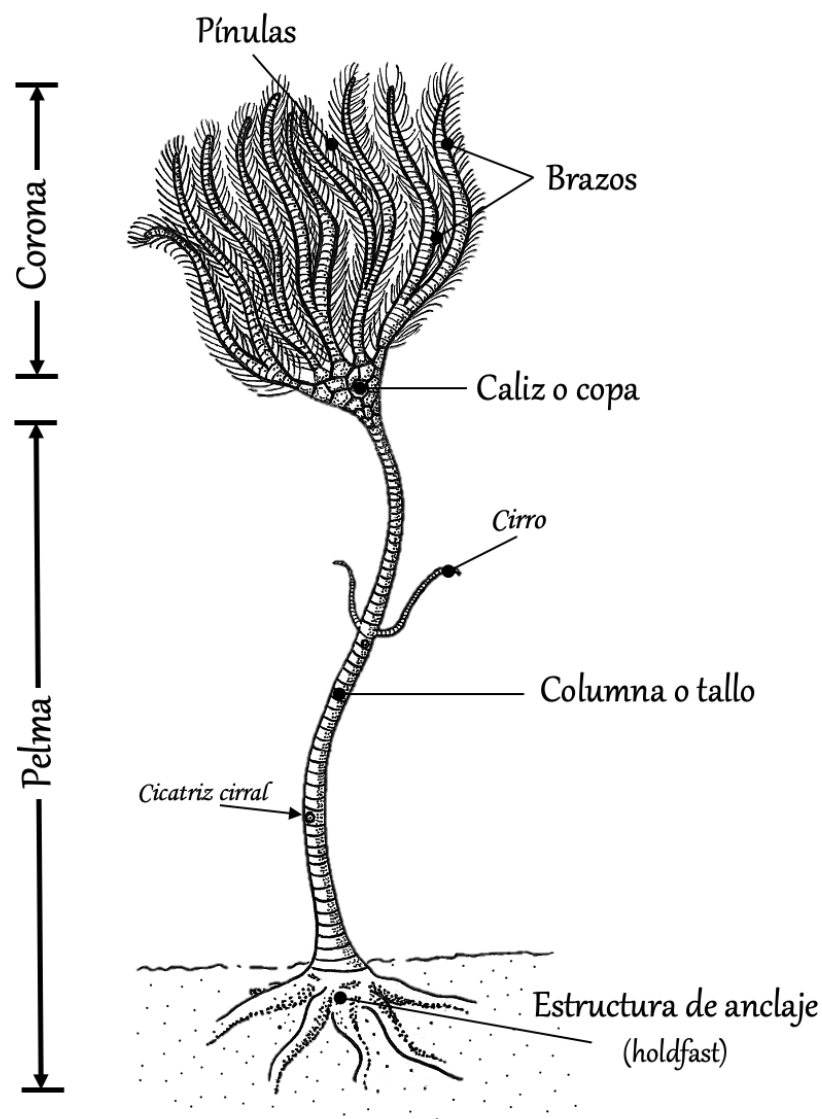


Figura 1. Esquema general de la morfología de un crinoideo pedunculado.

MORFOLOGÍA DE LOS OSÍCULOS COLUMNARES DE CRINOIDEOS

Los osículos columnares constituyen las piezas dissociables del tallo de los crinoideos. Estas placas se disponen apiladas, unas sobre otras, y presentan características morfológicas indispensables para la identificación de géneros y especies de crinoideos fósiles.

Cada osículo presenta dos *facetas articulares* o *articulum* (*articula* en plural), las cuales corresponden a la cara o la superficie de la placa que hace contacto con otra cara del osículo adyacente (Figura 2). Dentro de esta estructura está presente una perforación al centro denominada *lumen*, que en conjunto con las demás placas forman la *cavidad tubular* o *canal axial* por donde pasan las extensiones del sistema nervioso y el celoma para comunicar el cáliz con la pelma. También, cada placa presenta una superficie externa que pueden formar perfiles rectos, curvos o angulados, denominado *latus* (Figura 2) (Moore *et al.*, 1968; Villanueva-Olea, 2011).

A la porción de la faceta articular que no contempla al lumen, se denomina *zygum*. Este se puede dividir en dos: la *areola*, la cual es una zona generalmente lisa o granular junto al lumen, que puede presentarse hundido o elevado y, en ciertos casos, puede estar ausente; el *crenulario* corresponde al conjunto de surcos (*crenelle*) y crestas (*culmina*) posicionados radialmente (Figura 2). A la combinación de un surco (*crenela*) y una cresta (*culmen*), se le denomina *crénula* (Figura 2a y 2b) (Moore *et al.*, 1968; Villanueva-Olea, 2011).

A lo largo de la columna, puede haber estructuras denominadas *cirros*, las cuales se disponen horizontalmente al tallo y poseen una morfología similar a éste. Estas estructuras se anclan a los osículos por la base y, al dissociarse, dejan una cicatriz visible en la superficie exterior de la placa (*latus*), llamada *cicatriz del cirro* o *cicatriz cirral* (Figura 2) (Moore *et al.*, 1968; Villanueva-Olea, 2011).

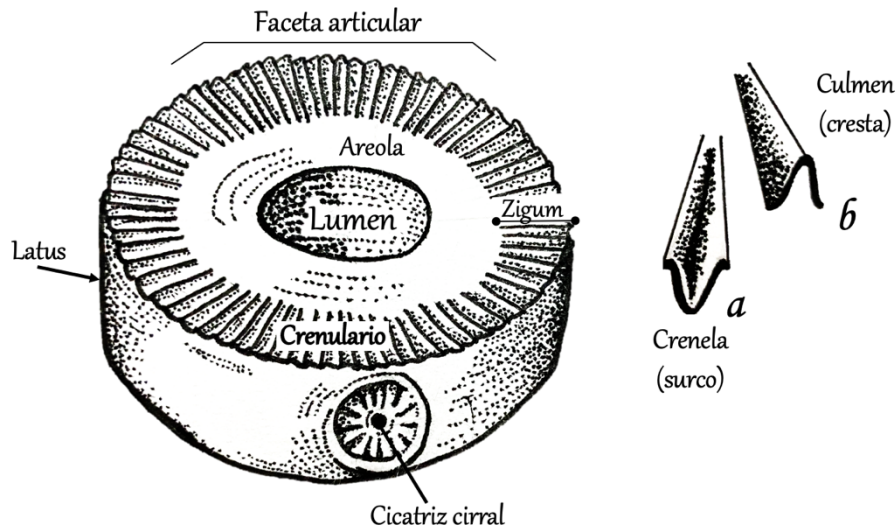


Figura 2. Características morfológicas de un osículo columnar de crinoideo (modificado de Moore *et al.*, 1968).

Los osículos de los tallos de crinoideos fósiles se encuentran disociados en campo donde es común encontrarlos solitarios o bien, asociados. Cuando se presentan dos o más placas unidas se le denomina *pluricolumnales* y existen dos tipos: las *homeomórficas* que posee osículos morfológicamente idénticos y las *heteromórficas*, donde sus placas son diferentes entre sí (Figura 3) (Villanueva-Olea, 2011).

En tallos heteromórficos, pueden distinguirse claramente dos tipos de osículos: *nodales* e *internodales*. Los primeros son aquellos que tienen mayores proporciones y, generalmente, presentan una o varias cicatrices cirrales. Cuando presentan estas marcas son denominados *cirrinodal*; si carece de ellas, se nombran *nudinodal*. Las segundas corresponden a una serie de osículos con características similares entre sí (semejantes a tallos homeomórficos), o pueden diferir ligeramente en cuanto a proporción como resultado del orden de introducción a la columna (Figura 3) (Moore *et al.*, 1968).

Es importante distinguir los tipos de osículos dentro del internodal para establecer el orden de introducción; los de primer orden o *priminternodal*, segundo orden o *secundinternodal*, tercer orden o *tercinternodal* y así sucesivamente. A la combinación de un nodal y un internodal, se denomina *noditaxis* (Figura 3) (Moore *et al.*, 1968).

Otro aspecto importante a considerar de los osículos es la manera en la que se ensambla uno respecto a otro. Esta unión se da a través de las superficies de las facetas articulares y pueden ser de varios tipos: *sinostiosial*, entre superficies planas y lisas (Figura

3a); *simpléctica*, disposición entrelazada de los cúlmenes (Figura 3b) y la *sizígica*, contacto entre la cúlmina de las facetas opuestas, con la depresión de la *crenelle* ocupadas por el ligamento, (apariciencia de cuentas finas) (Figura 3c), solo por mencionar las más comunes. (Villanueva-Olea, 2011).

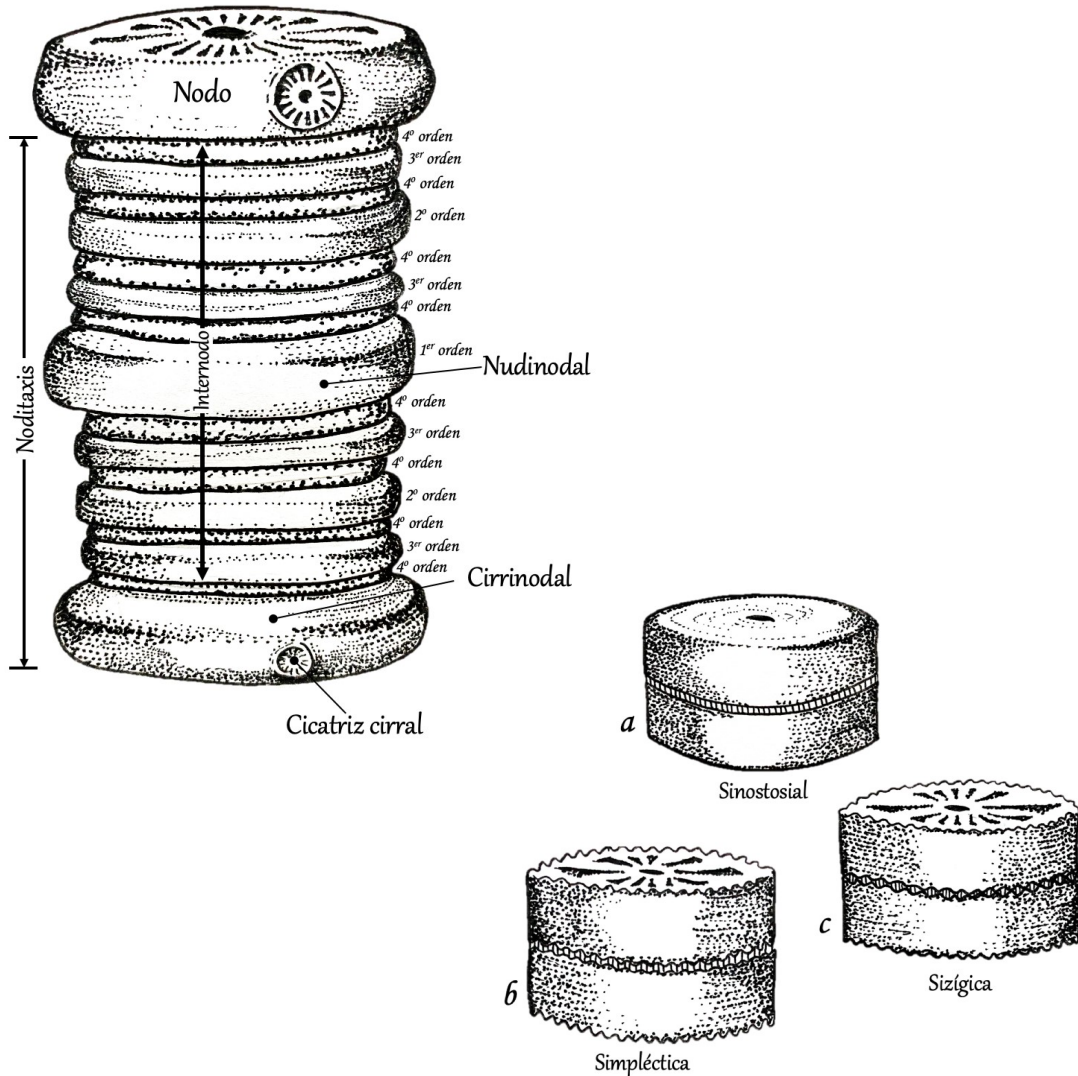


Figura 3. Características morfológicas de un tallo heteromórfico de crinoideo:
A. Unión de tipo sinostosial. B. Unión de tipo simpléctica. C. Unión de tipo sizígica.
(Modificado de Moore *et al.*, 1968).

ÁREA DE ESTUDIO

Localidad estudiada

La zona de estudio donde fue recolectado el material se encuentra en la región de Chicomuselo, Chiapas, al sureste del territorio mexicano. La localidad trabajada aflora en cercanía al camino que une los poblados de Paso Hondo y Frontera Comalapa, en dirección este-oeste, específicamente entre las coordenadas $15^{\circ} 41' 10''$ N y $92^{\circ} 03' 15''$ W (Figura 4).

Los ejemplares fósiles consisten principalmente en piezas desarticuladas y rodadas de tallos y bases (*holdfast*) de crinoideos de diferentes tallas, asociadas a braquiópodos rinconélidos, briozoos fenestrados y cistoporados, así como posibles corales rugosos. Estas muestras se depositaron en areniscas calcáreas de grano fino y lutitas de coloraciones verdes, naranjas y negras, pertenecientes a la Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano).

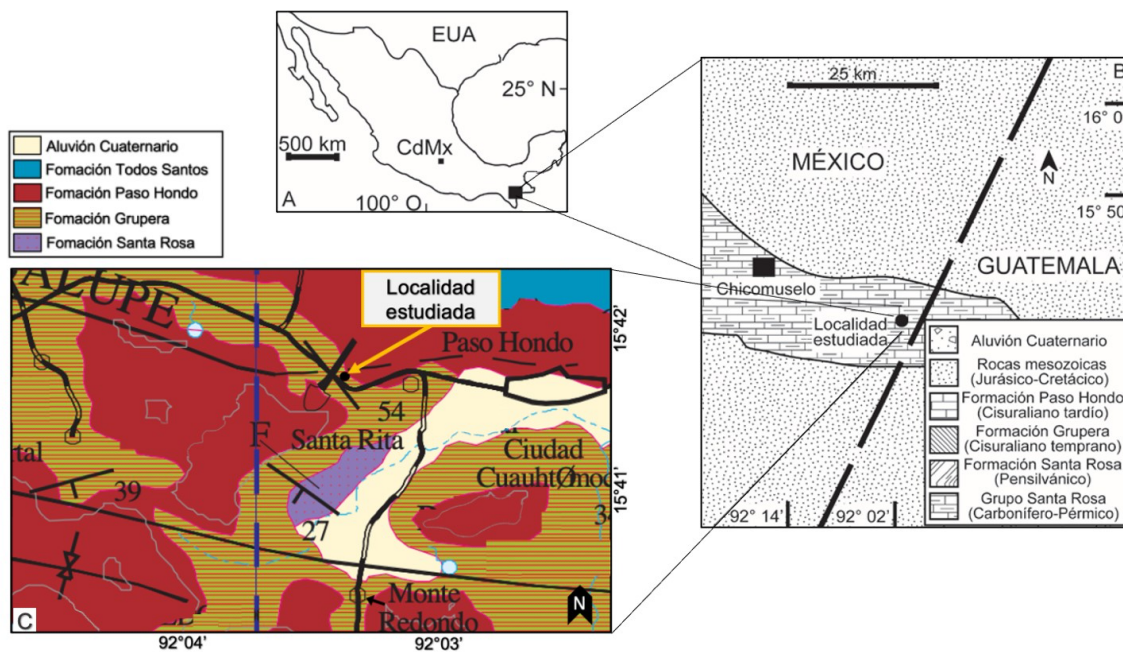


Figura 4. Ubicaci3n geogr3fica de la localidad estudiada. A) Mapa de M3xico. B) Mapa de la regi3n de Chicomuselo, Chiapas. C) Ubicaci3n geogr3fica de la localidad estudiada de la Formaci3n Grupera. Modificado de Heredia-Jim3nez (2018).

Estratigrafía general

En la parte sureste del territorio mexicano, dentro del estado chiapaneco, se encuentran los afloramientos del Paleozoico mejor preservados de la región. Estos contienen una de las sucesiones de rocas del Carbonífero-Pérmico más extensas de todo el país, la cual integra las formaciones: Santa Rosa (Misisípico Superior-Pensilvánico Medio), Grupera (Asseliano-Sakmario), La Vainilla (Sakmario-Artinskiano) y Paso Hondo (Artinskiano-Roadiano) (Gutiérrez-Gil, 1956; Torres-Martínez *et al.*, 2020) (Figura 5).

La sucesión inicia con la Formación Santa Rosa, la cual fue reportada por Dollfus y Montserrat en 1868, registrando 3000 m de rocas como conglomerados de cuarzos, areniscas y lutitas arcillosas con alternancia de calizas (Heredia-Jiménez *et al.*, 2020). Esta unidad aflora ampliamente en Chicomuselo, distinguiéndose por la presencia de pizarras oscuras, con estratificación delgada y un grado de metamorfización elevado. Por encima se observan areniscas ferruginosas con coloración amarillo a café, parcialmente metamorfizadas, seguidas de pizarras negras de grosor delgado, con vetillas de pedernal blanco; además de estratos de areniscas ferruginosas con gravillas de cuarzo, parcialmente metamorfizadas. Los niveles superiores se componen de areniscas gris oscuro, con un alto grado de metamorfismo y mala estratificación (Gutiérrez-Gil, 1956).

Descansando discordantemente sobre la Formación Santa Rosa se encuentra la Formación Grupera, nombrada por Thompson y Miller (1944). Esta unidad consiste en su base de 400 m de lutitas silicificadas alternadas con calizas mal estratificadas. Hacia la parte media y superior, están presentes lutitas, areniscas y calizas en estratos bien definidos. Cabe señalar que aproximadamente 110 m de calizas oscuras carecen de material fósil (Gutiérrez-Gil, 1956; Torres-Martínez *et al.*, 2017).

Sobre la Formación Grupera, sobreyace la Caliza La Vainilla, compuesta de aproximadamente 90 m de calizas fosilíferas color gris oscuro, bien estratificadas. Algunos autores consideran a esta unidad como el basamento de la Formación Paso Hondo, ya que sólo aflora en el Cerro Grupera, al norte de Chicomuselo (Gutiérrez-Gil, 1956; Hinojosa, 1964 en Heredia-Jiménez *et al.*, 2020; Torres-Martínez *et al.*, 2017). La sucesión pérmica finaliza con la Formación Paso Hondo, denominada así por Thompson y Miller en 1944. Esta unidad litoestratigráfica consiste de aproximadamente 600 m de calizas gris oscuro, masivas, con mala estratificación, presencia de nódulos y vetillas de pedernal negro (Gutiérrez-Gil, 1956). Destaca la presencia de intercalaciones de lutitas silicificadas en la

base de los estratos, además de que es la formación con más abundancia de fósiles, en comparación con las anteriores (Heredia-Jiménez *et al.*, 2020).

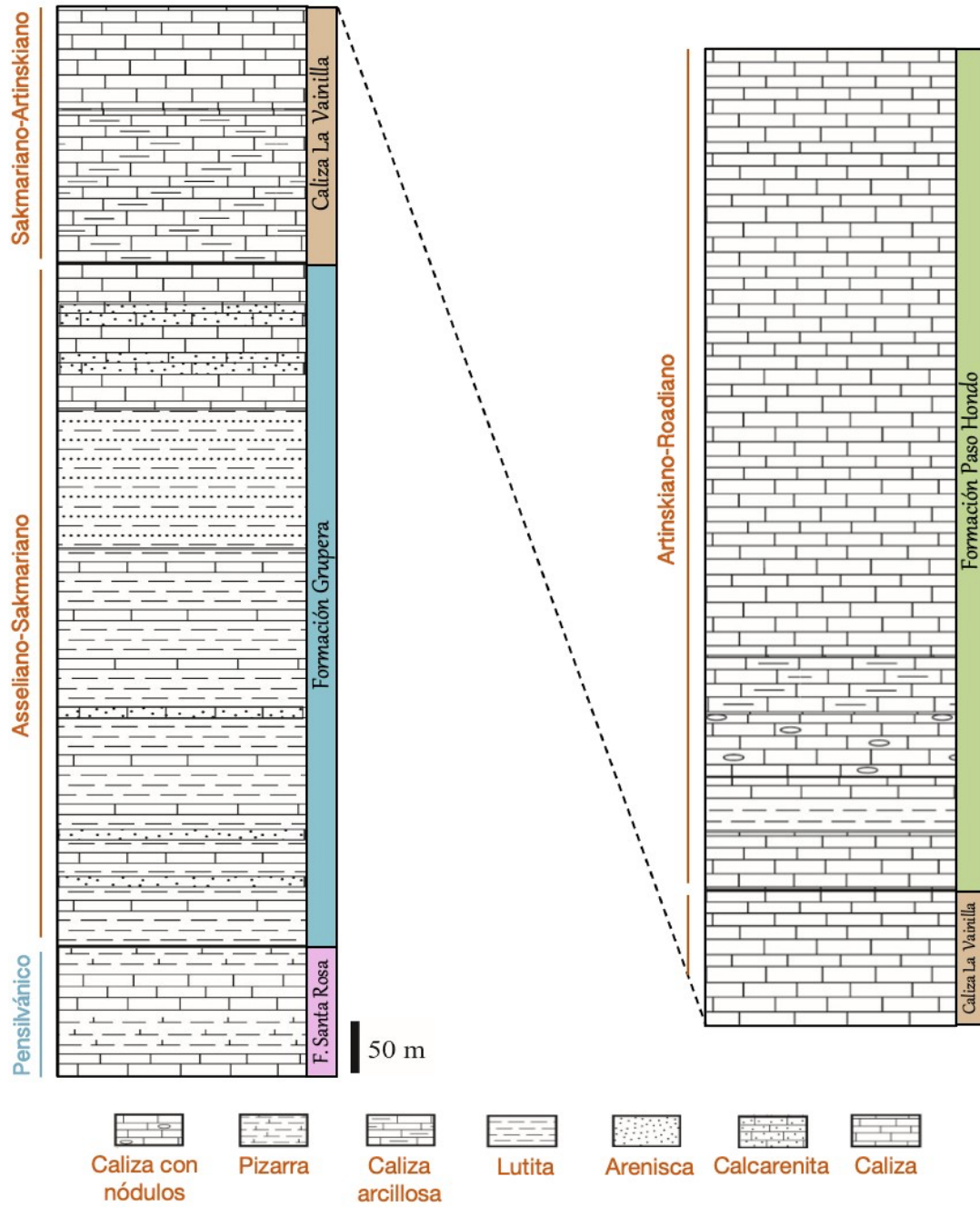


Figura 5. Columna estratigráfica del Paleozoico de la región de Chicomuselo, Chiapas, México.

MATERIALES Y MÉTODO

Trabajo de gabinete

El material de trabajo fue sometido a un proceso de limpieza. Este se realizó con pinceles de cerdas suaves y aire a presión para retirar todo el exceso de sedimento. Los ejemplares fraccionados fueron tratados con acetato de celulosa para evitar la pérdida de material.

La observación detallada de los ejemplares se realizó mediante microscopio estereoscópico y se obtuvieron datos morfométricos. Las mediciones estuvieron constituidas por: el diámetro del lumen, crenulario, areola y de la faceta de cada osículo columnar. De estas medidas, se obtuvieron índices que permitan llevar a cabo una mejor comparación de la relación morfométrica entre el diámetro de cada una de las estructuras (lumen, crenulario, areola y perilumen) de los osículos con el diámetro total de la faceta.

Posteriormente, se realizaron moldes de caucho-silicón de las muestras originales, en bajo relieve, para permitir la observación detallada de la microestructura. Se obtuvo el registro fotográfico de cada muestra (molde de caucho-silicón y original) por medio de una cámara analógica con aumentos variables, usando un lente macro. El aumento dependió del tamaño de la muestra. El registro fotográfico se realizó siguiendo la técnica de recubrimiento con cloruro de amonio con la finalidad de contrastar las estructuras morfológicas de interés de cada fósil.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Los ejemplares que se describen se encuentran depositados en las instalaciones del Instituto de Geología de la UNAM. El material está catalogado numéricamente para su manejo y clasificación, pero cabe destacar que estos números son informales y son válidos sólo para este trabajo. Las descripciones de los osículos columnares están basadas en la propuesta parataxonómica de Moore y Jeffords (1968).

Clase Crinoidea Miller, 1821 (en Moore y Jeffords, 1968)

[Grupo Cycylici] Moore y Jeffords, 1968

Familia Cyclomischidae Moore y Jeffords, 1968

Género *Cylindrocauliscus* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Cylindrocauliscus fiski* Moore y Jeffords, 1968. Pensilvánico Medio. Texas, Estados Unidos.

***Cylindrocauliscus fiski* Moore y Jeffords, 1968**

Lámina 1, Figura A

Descripción: Columnas de perfil ligeramente convexo y liso, faceta circular con crenulario más ancho que la areola, cúlmenes bifurcados y rectos, más anchos que las crenelas; areola chica y lisa; lumen mediano.

Material: Un espécimen (001).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: *Cyclocaudex plenus* (Moore y Jeffords, 1968) de la Formación Thrifty del Pensilvánico Medio de Texas, se diferencia de *C. fiski* en su lumen, ya que éste posee uno más pequeño, con areola más estrecha y presencia de un perilumen; además, los cúlmenes son más numerosos y finos. *Mooreanteris perforatus* (Moore y Jeffords, 1968) procedente de la Formación Thrifty se diferencia de *C. fiski* por presentar un lumen más pequeño, ausencia de areola; crenulario más ancho y presentar fenestras a lo largo del perfil longitudinal de cada osículo.

Distribución: *Cylindrocauliscus fiski* ha sido reportada para el Carbonífero-Pérmico de México, en las formaciones: Santiago e Ixtaltepec (Oaxaca), Santa Rosa (Chiapas), Patlanoaya (Puebla), Del Monte (Tamaulipas) y Guacamaya y Tuzancoa (Hidalgo); así como en Sierra Las Mesteñas y Cerros el Tule (Sonora). Para el Carbonífero de Estados Unidos, se ha registrado para los estados de Kansas, Ohio, Colorado y Texas (Villanueva-Olea, 2011; Escobedo-Aguilar, 2022).

Género *Cyclocaudex* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Cyclocaudex typicus* Moore y Jeffords, 1968. Pensilvánico Tardío. Texas, Estados Unidos.

***Cyclocaudex plenus* Moore y Jeffords, 1968**

Lámina 1, Figura B

Descripción: Placas columnares de perfil liso y ligeramente convexo, faceta articular circular con crenulario muy ancho, con cúlmenes largos, delgados y bifurcados, presenta culmen interculmenar, crenelas más amplias que cúlmenes; areola estrecha y lisa; con lumen pequeño y circular.

Material: Un espécimen (002).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: El ejemplar posee los caracteres diagnósticos pertenecientes a la especie *Cyclocaudex plenus* reportada por Moore y Jeffords (1968) para la localidad Paw de Texas. *Cyclocaudex juncundus* (Moore y Jeffords, 1968), de la misma localidad, se diferencia de *C. plenus* en el ancho del crenulario, cuyos cúlmenes son simples, con areola más ancha y hundida y perilumen visible. La altura del osículo es similar, sin embargo, las suturas crenulares están mayormente marcadas en *C. juncundus*. La especie *Mooreanteris perforatus* (Moore y Jeffords, 1968), proveniente de la Formación Thrifty de Texas, tiene similitud con la morfología de la faceta, pero esta difiere de *C. plenus* al presentar los cúlmenes ligeramente más anchos, areola ausente y presencia de fenestras en la parte media del latus.

Distribución: *Cyclocaudex plenus* ha sido reportada para el Pérmico de México, en las formaciones Grupera (Chiapas) y Tuzancoa (Hidalgo); así como para el Carbonífero de Estados Unidos en Lutita Wayly y Caliza Gunsight, Blanch Ranch, Caliza Chaffin, y Caliza Belknap (Texas) (Escobedo-Aguilar, 2022).

***Cyclocaudex costatus* Moore y Jeffords, 1968**

Lámina 1, Figuras C, D

Descripción: Osículos de perfil longitudinal recto y liso; facetas articulares circulares con crenulario más ancho que areola, de cúlmenes gruesos con interculmen; areola corta lisa; lumen chico con perilumen bien definido.

Material: Un espécimen (003).

Ocurrencia: Formación Gruperá (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: La morfoespecie representante de *Cyclocaudex costatus* presenta los caracteres diagnósticos propuestos por Moore y Jeffords (1968), pudiendo diferenciarla de *Cyclocaudex typicus* (Moore y Jeffords, 1968) del grupo Cisco de Texas, la cual tiene cúlmenes más anchos, gruesos y bifurcados y por carecer de una areola ligeramente más pequeña, cuya forma puede ser circular a subpentagonal. *Cyclocaudex juncundus* (Moore y Jeffords, 1968) del grupo Cisco, Texas, dista de *C. costatus* por presentar cúlmenes menos anchos y más comúnmente bifurcados; así como una areola más grande y notoriamente hundida.

Distribución: La especie *Cyclocaudex costatus* se reporta en rocas del Carbonífero-Pérmico de México en formaciones y/o localidades como: Cerros El Tule y Los Monos (Sonora), Del Monte (Tamaulipas e Hidalgo), Olinalá (Guerrero) y Guacamaya (Hidalgo). Sólo se tiene un registro para el Carbonífero de Estados Unidos en la localidad de South Bend, Texas (Escobedo-Aguilar, 2022).

?*Cyclocaudex* sp.

Lámina 1, Figura E

Descripción: Osículo de perfil longitudinal liso y recto; faceta circular con crenulario amplio, con cúlmenes rectos y finos, crenela más ancha que culmina; areola pequeña; lumen diminuto, aparentemente circular.

Material: Un espécimen (004).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: El morfotipo descrito concuerda con la descripción realizada por Moore y Jeffords (1968), para el género *Cyclocaudex*. Debido a la mala conservación y fragmentación del material no se pudo asignar a un nivel específico preciso. El ejemplar es disimilar a especies como *Cyclocaudex plenus* o *C. juncundus* (Moore y Jeffords, 1968) del Pensilvaniano Tardío de Texas, por la menor altura que presenta el osículo.

Distribución: El género *Cyclocaudex* se reporta para las formaciones y/o localidades siguientes: Santiago e Ixtaltepec (Oaxaca), Patlanoaya (Puebla), La Joya, Las Mesteñas, Cerros El Tule y Los Monos (Sonora), Del Monte (Tamaulipas), Guacamaya, Tuzancoa y Del Monte (Hidalgo), Olinalá (Guerrero), Las Delicias (Coahuila) y Grupera (Chiapas), todas del Carbonífero o Pérmico de México. También se reporta para rocas del Carbonífero de Estados Unidos, en las unidades estratigráficas como: Lutita Nueva Providencia (Kentucky), Caliza Gunsight, Rancho Blach, Caliza Chaffin, Caliza Belknap, Bend South, Formación Cabaniss en Texas (Escobedo-Aguilar, 2022).

Familia Leptocarphiidae Moore y Jeffords, 1968

Género *Preptopremnum* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Preptopremnum rugosum* Moore y Jeffords, 1968. Pensilvánico Tardío. Texas, Estados Unidos.

***Preptopremnum rugosum* Moore y Jeffords, 1968**

Lámina 1, Figuras F, G

Descripción: Osículos de perfil longitudinal notoriamente convexo y rugoso, cuyas suturas crenulares están bien definidas; facetas articulares circulares con crenulario corto de cúlmenes delgados de similar ancho que las cúlminas; areola amplia y elevada; lumen mediano con presencia de perilumen continuo con la areola.

Material: Un espécimen (005).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: *Preptopremnum laeve* (Moore y Jeffords, 1968) de la localidad Pak de Texas, presenta semejanza con *P. rugosum*, aunque se diferencia de ésta al presentar un perfil longitudinal menos convexo y menos granuloso; lumen ligeramente más pequeño y un crenulario más corto.

Distribución: La distribución de *Preptopremnum rugosum* abarca el Carbonífero-Pérmico de México, donde ha sido reportado en las formaciones: La Joya, Las Mesteñas, Cerros El Tule y Los Monos (Sonora); así como en Las Delicias (Coahuila). Los registros en Estados Unidos abarcan unidades litoestratigráficas como: la lutita Wayly, Caliza Gunsight y Caliza Chaffin (Texas) datadas para el Carbonífero (Escobedo-Aguilar, 2022).

***Preptopremnum laeve* Moore y Jeffords, 1968**

Lámina 1, Figuras H, I

Descripción: Osículos columnares de perfil ligeramente convexo y liso, faceta de forma circular con crenulario corto con cúlmenes más anchos que las cúlminas; areola amplia, ligeramente hundida; lumen mediano con presencia de perilumen bien definido.

Material: Dos especímenes (006-007).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: El morfotipo posee los caracteres diagnósticos descritos por Moore y Jeffords (1968) para el espécimen de la Caliza Mingus de Texas. El ejemplar difiere de *Preptopremnum rugosum*, ya que este último presenta un lumen de mayor tamaño, el crenulario es ligeramente más grande cuyos cúlmenes son más estrechos, teniendo similar

ancho que las cúlminas. Aunque ambos taxones poseen perilumen, el de *P. rugosum* difiere de *P. laeve* debido a que éste se observa continuo con la areola elevada.

Distribución: *Preptopremnum laeve* se distribuye en el Carbonífero-Pérmico de México, donde ha sido reportado en las localidades: La Joya y Cerros El Tule (Sonora); Sierra Las Pintas (Baja California); así como en las formaciones Las Delicias (Coahuila) y Grupera (Chiapas). Esta especie sólo se reporta para el Carbonífero de Caliza Mingus, Texas, Estados Unidos (Escobedo-Aguilar, 2022).

Género *Heterosteichus* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Heterosteichus texanus* Moore y Jeffords, 1968. Pensilvánico Tardío. Texas, Estados Unidos.

Heterosteichus jeffordsi Miller, 1968 (en Moore y Jeffords, 1968)

Lámina 2, Figuras A-D

Descripción: Tallo de perfil longitudinal recto y liso, facetas circulares con crenulario mediano donde el culmen y crenela tienen el mismo ancho; areola elevada y estrecha; lumen mediano subcircular a subpentagonal.

Material: Siete especímenes (008-014).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: *Heterosteichus jeffordsi* difiere claramente de *Heterosteichus keithi* (Miller, 1968) de la lutita Wayly, Texas, en el perfil longitudinal ya que *H. keithi* se caracteriza por tener las suturas crenulares más marcadas y el perfil de cada osículo es principalmente convexo; además de denotar una apariencia rugosa. *Heterosteichus texanus* (Moore y Jeffords, 1968) de la lutita Wayly de Texas, se diferencia de *H. jeffordsi* por presentar una areola hundida, formando un perilumen; además de presentar bifurcaciones al final de algunos cúlmenes y ostentar un lumen de menor anchura.

Distribución: En México, *Heterosteichus jeffordsi* solo se ha reportado para el Pérmico, en la Formación Gruperá de Chiapas. Para el Carbonífero de Estados Unidos, solo se ha encontrado en la lutita Wayly de Texas (Escobedo-Aguilar, 2022).

?*Heterosteichus* sp.

Lámina 2, Figuras E, F

Descripción: Osículo de perfil longitudinal recto y liso; faceta articular circular con crenulario mediano de cúlmenes rectos, aparentemente del mismo grosor que la crenela; areola no distinguible; lumen aparentemente circular, de mediano a grande.

Material: Un espécimen (015).

Ocurrencia: Formación Gruperá (Asseliano-Sakmariáno), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: El espécimen no cuenta con rasgos suficientes para asignarlo a un nivel taxonómico más preciso a causa del mal estado de conservación. El ejemplar no se pudo asociar con *H. jeffordsi* (Miller, 1968) del Pensilvaniano Tardío de Texas por la ausencia visible de la areola elevada; al igual que tampoco se pudo relacionar con *H. texanus* (Moore y Jeffords, 1968) del Pensilvánico Tardío de Texas, por la pobre conservación del culmen y areola.

Distribución: El género *Heterosteichus* se ha reportado en diferentes regiones y unidades del Carbonífero y Pérmico de México: Patlanoaya (Puebla), La Joya, Las Mesteñas, El Tule y Los Monos (Sonora), Del Monte y Guacamaya (Hidalgo), Sierra las Pintas (Baja California), Las Delicias (Coahuila) y Gruperá (Chiapas). Para Norteamérica, el género ha sido registrado sólo en el CarboníferoPérmico del estado de Texas en unidades como: Lutita Wayly, Caliza Gunsight, Caliza Belknap, Lutita Waldrip, Formación Pueblo y Grupo Wichita (Escobedo-Aguilar, 2022).

Género *Cycloscapus* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Cycloscapus laevis* Moore y Jeffords, 1968. Pensilvánico Medio. Texas, Estados Unidos.

***Cycloscapus laevis* Moore y Jeffords, 1968**

Lámina 2, Figuras G, H

Descripción: Osículos de perfil longitudinal ligeramente convexo y liso, faceta articular circular con crenulario de cúlmenes rectos de tamaño similar, areola cóncava hundida y lumen circular.

Material: Tres especímenes (016-018).

Ocurrencia: Formación Gruperá (Asseliano-Sakmariáno), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: Los representantes de este material coinciden con la morfología establecida para *Cycloscapus laevis* por Moore y Jeffords (1968), de Lutita Mingus, Texas. *Cyclocaudex juncundus* (Moore y Jeffords, 1968) procedente de Lutita Wayly de Texas, difiere de *C. laevis* en la presencia de crénulas más delgadas, no bifurcadas. *Cylindrocaulscus fiski* (Moore y Jeffords, 1968) de Lutita Wayly de Texas, se diferencia de *C. laevis* por presentar un crenulario más ancho y cúlmenes notoriamente bifurcados, además de una areola más pequeña y ligeramente elevada.

Distribución: Esta especie ha sido reportada para el Carbonífero-Pérmico de México en formaciones como: La Joya y Sierra Las Mesteñas (Sonora) y Tuzancoa (Hidalgo); así como en la Lutita Mingus (Texas) del Carbonífero (Escobedo-Aguilar, 2022).

Género *Cyclocaudiculus* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Cyclocaudiculus regularis* Moore y Jeffords, 1968. Pensilvánico Medio. Texas, Estados Unidos.

***Cyclocaudiculus regularis* Moore y Jeffords, 1968**

Lámina 2, Figuras I-M

Descripción: Tallo heteromórfico de perfil longitudinal liso y recto, nudinodal unicirral, faceta articular circular con crenulario bien definido por cúlmenes de lados rectos, más gruesos que la crenela; areola lisa y lumen circular.

Material: 22 especímenes (019-040).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: *Heterostelechus jeffordsi* (Miller, 1968) de la lutita Wayly de Texas, es disimilar de *C. regularis* por la ausencia de la areola elevada y mayor ancho del lumen. *Nothrosterigma merum* (Moore y Jeffords, 1968) de la Formación Thrifty, localidad Paw, Texas, presenta semejanza en el ancho del culmen, pero difiere en el largo de los cúlmenes y lo recto de los bordes de los mismos.

Distribución: *Cyclocaudiculus regularis* (Moore y Jeffords, 1968) se ha reportado para el Carbonífero-Pérmico de México en las formaciones: Las Mesteñas (Sonora), Las Delicias (Coahuila) y Grupera (Chiapas); así como en la Formación Thrifty de Texas, Estados Unidos (Villanueva-Olea *et al.*, 2021; Escobedo-Aguilar, 2022).

Género *Nothrosterigma* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Nothrosterigma merum* Moore y Jeffords, 1968. Pensilvánico Tardío. Texas, Estados Unidos.

***Nothrosterigma merum* Moore y Jeffords, 1968**

Lámina 2, Figuras N, O

Descripción: Osículos columnares de perfil ligeramente convexo y liso, faceta articular circular, crenulario ancho con cúlmenes notoriamente gruesos y rectos, más anchos que las crenelas, areola notoriamente elevada con lumen pequeño.

Material: Dos especímenes (041-042).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: *Heterostelechus jeffordsi* (Miller, 1968) procedente de la lutita de Wayly de Texas, es diferente de *N. merum* por su lumen más ancho, cúlmenes más delgados y más numerosos. *Cyclocaudiculus regularis* (Moore y Jeffords, 1968) de la Caliza Chaffin (Texas) difiere de *N. merum* por la areola lisa y granulosa y un crenulario más corto.

Distribución: *Nothrosterigma merum* ha sido reportada solamente para el Carbonífero en Caliza Chaffin, Texas, Estados Unidos (Escobedo-Aguilar, 2022). Este es el primer reporte de la especie en México.

?*Nothrosterigma* sp.
Lámina 2, Figuras P, Q

Descripción: Osículos de perfil longitudinal ligeramente convexo y liso, faceta articular circular con crenulario corto, cúlmenes rectos y más gruesos que cúlminas; areola angosta ligeramente hundida y lisa, lumen pequeño con perilumen claramente definido.

Material: Un espécimen (043).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: El osículo presenta caracteres semejantes al género *Nothrosterigma* (Moore y Jeffords, 1968) del Pensilvánico Tardío de Texas. A pesar de que no presenta un amplio perilumen (pudiendo asumir la ausencia de areola) y no posee un crenulario más ancho no

fue posible asociar de manera fehaciente el osículo con el morfogénero propuesto, dada la mala conservación y fragmentación.

Distribución: El género *Nothrosterigma* ha sido reportado solamente para el Carbonífero en Caliza Chaffin, Texas, Estados Unidos (Escobedo-Aguilar, 2022).

Género *Cyclogrupera* Torres-Martínez, Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2020

Especie tipo. *Cyclogrupera minor* Torres-Martínez, Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2020. Cisuraliano inferior. Chiapas, México.

***Cyclogrupera minor* Torres-Martínez, Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2020**

Lámina 2, Figuras R, S

Descripción: Osículos columnares de pequeño diámetro con perfil longitudinal ligeramente convexo, faceta articular circular con crenulario corto, de cúlmenes más gruesos que las cúlminas; areola granulosa, ligeramente más ancha que el crenulario; perilumen ligeramente marcado y lumen circular muy pequeño.

Material: Un espécimen (044).

Ocurrencia: Formación Grupera (Asseliano-Sakmariano), Chicomuselo, Chiapas, México.

Discusión: La morfoespecie posee los caracteres diagnósticos propuestos para *Cyclogrupera minor* por Torres-Martínez *et al.* (2020), ocurrida en la región de Chicomuselo, Chiapas. *Cyclocaudiculus regularis* (Moore y Jeffords, 1968) difiere de esta especie al presentar un crenulario más ancho, areola de menor tamaño y un lumen de mayor diámetro. *Heterosteichus jeffordsi* (Miller, 1968) es disimilar de *C. minor* por la presencia de un crenulario más ancho, areola elevada y lumen de mayor tamaño.

Distribución: *Cyclogrupera minor*, ha sido reportada para el Pérmico temprano de México, en la Formación Grupera, en una localidad situada al extremo oeste de la región de Chicomuselo, Chiapas, México.

DISCUSIÓN

El estudio de las placas columnares disociadas de crinoideos en el presente trabajo, representa un importante aporte para el registro fósil de los invertebrados de México. La información reportada, contribuye al conocimiento de los patrones de distribución temporal y espacial, siendo este de vital importancia para dimensionar la diversidad de invertebrados marinos fósiles del Pérmico en el país.

Paleoambiente

Como ya se ha mencionado antes, la Formación Grupera está caracterizada por una litología compuesta de diversas rocas carbonatadas y clásticas, tales como calizas, lutitas y areniscas calcáreas de grano fino. Asimismo, en esta unidad se ha reportado la presencia de diversos grupos marinos como foraminíferos, algas, braquiópodos rinconélidos, briozoos fenestrados y cistoporados, corales rugosos, así como gran número de partes desarticuladas y rodadas de crinoideos (Gutiérrez-Gil, 1956; Torres-Martínez *et al.*, 2017). Estos rasgos litológicos y faunísticos han contribuido a caracterizar algunos de los tipos de ambientes de depósito en el que se desarrollaron distintas comunidades marinas del Cisuraliano temprano (Asseliano-Sakmariano) de Chicomuselo, Chiapas, como se ha hecho con crinoideos o braquiópodos (Hernández-García, 1973; Torres-Martínez *et al.*, 2020).

Dado que los crinoideos fueron sumamente diversos y abundantes a finales del Paleozoico, no solo tuvieron un papel importante en la estructura ecológica de las comunidades sino también fungieron como el principal grupo formador de sedimentos en plataformas carbonatadas poco profundas (Hess y Ausich, 1999). De modo que se ha reportado que las condiciones abióticas necesarias para el desarrollo de los crinoideos contemplaban ambientes marinos de aguas poco profundas, iluminadas, bien oxigenadas; así como altamente productivas y energéticas (Hess y Ausich, 1999; Villanueva-Olea, 2011; Torres-Martínez *et al.*, 2017; Escobedo-Aguilar, 2022). Pudiendo de esta forma, relacionar

las comunidades de crinoideos pérmicos a ambientes periarrecifales, arrecifales y/o a rampas carbonatadas (Escobedo-Aguilar, 2022).

Con respecto a la localidad estudiada, los osículos de crinoideos fueron los elementos más diversos y abundantes, los cuales estaban conservados como moldes autigénicos en areniscas de grano fino a medio. Dichos osículos estaban disociados como elementos individuales, presentándose algunos fragmentados, aunque había un pequeño número de columnares, conformados por 3 a 5 elementos. Estos componentes de crinoideos estaban asociados a fragmentos de otros invertebrados marinos como briozoos y braquiópodos. Dicha desarticulación y fragmentación del material se puede asociar a un transporte activo, señalando que el material provenía de otra región cercana al afloramiento estudiado.

Tomando en cuenta la conservación del material fósil, las características de la fauna asociada y los rasgos sedimentológicos de las rocas portadoras, se puede inferir que el paleoambiente deposicional de la localidad estudiada se relacionaba con facies de aguas someras de alta energía, bien iluminadas y un aporte constante de terrígenos. Esto sugeriría que podría tratarse de un área cercana a la zona litoral, habiendo una alta cantidad de arenas y bioclastos transportados y fragmentados, principalmente por la alta energía del lugar de depósito.

Estratigrafía

La bioestratigrafía juega un papel importante para fundamentar investigaciones en cuanto al conocimiento de proxies fidedignos para la datación de rocas fosilíferas. A través del análisis de fósiles se pueden determinar edades relativas de las muestras, de tal forma que estas prácticas han contribuido a la interpretación la historia geológica y a la elaboración de una escala relativa del tiempo geológico (SGM, 2017a).

Siendo así, la paleontología de invertebrados constituye una importante herramienta que ayuda en la determinación de edades relativas de estratos, a través de los fósiles índice. Estos son organismos extintos que se han encontrado de manera amplia y abundante en diferentes yacimientos que afloran en distintas regiones de la Tierra; además de poseer alcances estratigráficos o rangos de tiempo geológico cortos, confiriéndolos exclusivos de una determinada época de la historia de la Tierra (Moreno-Bedmar *et al.*, 2019; SGM, 2017b). De la amplia diversidad de organismos marinos paleozoicos del pasado, los que han

sido de gran utilidad para la datación son los ammonoideos, fusulínidos, graptolitos, trilobites y braquiópodos (Escobedo-Aguilar, 2022).

Con respecto a los crinoideos (articulados o desarticulados), aún está en discusión su relevancia como fósiles índice del Paleozoico, ya que poseen alcances estratigráficos muy amplios. Por el contrario, son de los grupos de organismos marinos más socorridos para realizar aproximaciones del paleoambiente de depósito, principalmente por las condiciones particulares en las que se desarrollaron (Torres-Martínez *et al.*, 2020; Escobedo-Aguilar, 2022).

Tal problemática se puede observar en los parataxones aquí estudiados (Figura 6), principalmente en *Cylindrocauliscus fiski* reportada desde el Pensilvánico Medio hasta el Cisuraliano tardío; o en *Cyclocaudiculus regularis*, *Preptopremnum rugosum* y *Preptopremnum laeve*, con ocurrencias desde el Pensilvánico hasta el Guadalupiano tardío (Villanueva-Olea *et al.*, 2021; Escobedo-Aguilar, 2022). Por otro lado, los taxones *Preptopremnum rugosum* y *Nothrosterigma merum* habían sido reportados anteriormente para el Carbonífero y Pérmico medio de México; así como para el Carbonífero de Estados Unidos, respectivamente. La ocurrencia de estos taxones en rocas de la Formación Grupera, permitió reconocer la ocurrencia de ambas formas para Pérmico temprano (Cisuraliano) de Norteamérica.

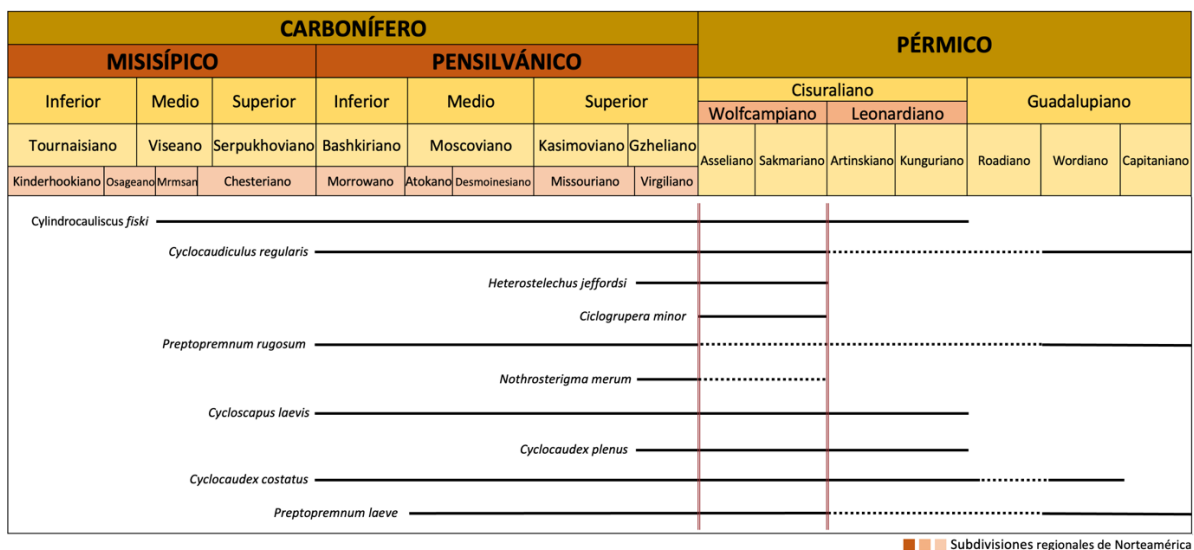


Figura 6. Alcances estratigráficos reportados para los parataxones descritos en este trabajo a partir de los osículos columnares disociados.

Cabe destacar que al conjuntar todos los taxones estudiados los alcances estratigráficos (Figura 6) indican una edad relativa aproximada del Asseliano-Sakmario (Cisuraliano temprano), la cual corresponde con la que se ha establecido previamente para la Formación Gruperá (Thompson y Miller, 1944; Torres-Martínez *et al.*, 2020).

Paleobiogeografía

La mayoría de los morfotipos de crinoideos descritos en este trabajo han sido previamente reportados en otras formaciones de México y algunas localidades de Estados Unidos para el Carbonífero y Pérmico (p.e. Moore y Jeffords, 1968; Buitrón-Sánchez *et al.*, 2007a, 2007b, 2008; Villanueva-Olea *et al.*, 2016, 2021; Torres-Martínez *et al.*, 2020; Escobedo-Aguilar, 2022). Dicha afinidad faunística se ha atribuido a como era la configuración de las masas continentales a finales del Paleozoico.

Durante el Misisípico, el Océano Reico jugaba un papel importante en el desarrollo de las especies marinas alrededor del mundo, el cual se ubicaba entre Laurasia (actualmente América del Norte, Europa y Asia) y Gondwana (actualmente América del sur, África, Antártida, India y Australia). Después, para finales del Misisípico estas dos masas continentales se fueron uniendo, con lo que desapareció el Océano Reico para el Pensilvánico, culminando en la formación del supercontinente denominado Pangea. Esto provocó modificaciones en las direcciones de las corrientes marinas, afectando la distribución de las biotas al este y oeste del supercontinente. Además, se ha registrado que para inicios del Pérmico se produjo el derretimiento del glaciar gondwánico, provocando variaciones batimétricas en el nivel del mar (Torres-Martínez *et al.*, 2016, 2017; Escobedo-Aguilar, 2022).

Esto provocó diferentes eventos transgresivos y regresivos durante el Pérmico temprano (Asseliano-Kunguriano), permitiendo la comunicación oceánica entre diferentes regiones de México y Estados Unidos (Hernández-García, 1973; Torres-Martínez *et al.*, 2017). Esto se puede observar en el registro fósil de los osículos de crinoideos del Pérmico de Norteamérica, los cuales se han encontrado en diferentes localidades y unidades estratigráficas de México: Gruperá (Chiapas), Patlanoaya (Puebla), Del Monte (Tamaulipas), Guacamaya y Tuzancoa (Hidalgo), Las Delicias (Coahuila) y Sierra Las Pintas (Baja California); así como en diferentes localidades de Kansas, Ohio, Colorado, Nuevo México y Texas en los Estados Unidos (Villanueva-Olea *et al.*, 2021; Escobedo-Aguilar, 2022). Así,

los crinoideos pudieron haberse desarrollado y proliferado en el lado oeste del supercontinente en condiciones someras, bien oxigenadas e iluminadas (Escobedo-Aguilar, 2022).

Además, a finales del Paleozoico se observa una acentuada regionalización taxonómica de los crinoideos en México (Escobedo-Aguilar, 2022), destacando en este trabajo la primera ocurrencia del Pérmico de *Heterostelechus jeffordsi* y *Cyclocaudex plenus*, o la presencia de morfoespecies propias del territorio mexicano como *Cyclogrupera minor*. Tal distribución paleobiogeográfica, reportada para el Pérmico, coincide con la que se ha señalado para otros grupos marinos como fusulínidos y braquiópodos, los cuales tuvieron regionalizaciones genéricas y específicas al oeste de Pangea en la denominada paleoprovincia biótica Grandiana (Cisuraliano-Guadalupiano), la cual se extendía por los actuales territorios de Texas y Nuevo México (Estados Unidos), Huehuetenango (Guatemala), Palmarito (Venezuela) y Sonora, Coahuila y Chiapas (México) (Thompson y Miller, 1944; Yancey, 1975; Shen *et al.*, 2013; Torres-Martínez *et al.*, 2016, 2019).

CONCLUSIONES

Se describe una nueva asociación compuesta por 13 morfoespecies de osículos de crinoideos de una localidad de la Formación Grupera del Pérmico inferior (Asseliano-Sakmario) de la región de Chicomuselo, Chiapas, México.

Se reporta por primera vez la ocurrencia de *Nothrosterigma merum* para México. Asimismo, se registra por vez primera la presencia de *Preptopremnum rugosum* y *N. merum* para el Cisuraliano de Norteamérica; al igual que se detecta la primera ocurrencia de *Heterostelechus jeffordsi* y *Cyclocaudex plenus* para el Pérmico a nivel global,

Con base en la conservación del material fósil, las características de la fauna asociada y los rasgos sedimentológicos de las rocas portadoras se determina que los osículos de los crinoideos fueron depositados en un ambiente marino de aguas someras de alta energía, bien iluminadas y un aporte constante de terrígenos, tratándose probablemente de un área cercana a la zona litoral.

Aunque aún está en discusión la relevancia bioestratigráfica de los osículos de crinoideos, se pudo observar que los alcances estratigráficos, en conjunto, de todas las morfoespecies estudiadas indican una edad relativa aproximada del Asseliano-Sakmario (Cisuraliano temprano), correspondiente a la establecida previamente para la Formación Grupera.

La distribución de crinoideos fue afectada durante Carbonífero y Pérmico por la modificación de las diferentes corrientes oceánicas globales, influenciadas principalmente por la formación del supercontinente Pangea. Para el Pérmico, se observa la presencia de una fuerte afinidad taxonómica entre las faunas bentónicas de México y los Estados Unidos, incluyendo a los crinoideos.

REFERENCIAS

- Brenchley, P.J. 1989. The late Ordovician extinction in Donovan, S.K. (ed.). *Mass Extinctions: Processes and evidence*. Belhaven Press. 104-132.
- Buitrón-Sánchez, B.E. 1977a. *Bellerophon (Bellerophon) crassus* Meek y Worthen (Mollusca, Gastropoda) en el Pérmico de Chiapas. *Revista de la Sociedad Geológica Mexicana*, 1(1), 69-73.
- Buitrón-Sánchez, B.E. 1977b. Invertebrados (Crinoidea y Bivalvia) del Pensilvánico de Chiapas. *Revista del Instituto de Geología*, 1, 144-150.
- Buitrón-Sánchez, B.E., Almazán-Vázquez, E. Vachard, D. 2007b. Middle Permian crinoids (Echinodermata, Crinoidea) from Cerros Los Monos, Caborca, Sonora, Mexico and paleogeographic considerations. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(3), 344-353.
- Buitrón-Sánchez, B.E., Gómez-Espinosa, C., Almazán-Vázquez, E. Vachard, D. 2007a. A late Atokan regional encrinite (early late Moscovian, Middle Pennsylvanian) in the Sierra Agua Verde, Sonora state, NW Mexico. *Geological Society London Special Publications*, 275(1), 201-209.
- Buitrón-Sánchez, B.E., Gómez-Espinosa, C., Almazán-Vázquez, E., Vachard, D., Laguarda-Figueras, A., Solís-Marín, F. 2008. A review of the crinoid columnals (Echinodermata-Crinoidea) from the Carboniferous of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 1-12.
- Carbot-Chanona, G., Coutiño, M.A., Vega, F.J. y García Barrera, P. 2011. El registro fósil en Chiapas: 250 millones de años de biodiversidad en Álvarez, N. F. (ed.), *Chiapas: Estudio sobre su riqueza biológica*: Instituto de Biología, UNAM, 35-53.
- Carreño, A.L. y Montellano-Ballesteros, M. 2005. La paleontología mexicana: pasado, presente y futuro: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, tomo LVII(2), 137-147.
- 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, 70 pp.
- Dollfus, A. 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 pp.

- Escobedo-Aguilar, I.A. 2022. Revisión de los crinoideos del Paleozoico Superior de México y sus implicaciones paleoambientales, estratigráficas y paleobiogeográficas. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 1-55.
- Gío, A.R. y Rodríguez, A.Y. 2003. Panorama general de la paleontología mexicana: *Ciencia Ergo Sum*, 10(1), 85-95.
- González-Mora, S., Wyse Jackson, P.N., Torres-Martínez, M.A., Buitrón-Sánchez, B.E., Barragán, R. y Sour-Tovar, F. 2018. *Hederella carbonaria* Condra & Elias, 1944 from the Roadian (middle Permian) of Mexico. *Bulletin of Geosciences*, 93(4), 457-461.
- Gutiérrez-Gil, R. 1956. Bosquejo Geológico del estado de Chiapas, en Maldonado- Koerdell, M. (ed.), Geología del Mesozoico y estratigrafía pérmica del Estado de Chiapas. XX Congreso Geológico Internacional, Excursión C-15, 9-32.
- Heredia-Jiménez, D.P. 2018. Sistemática de braquiópodos y microcónquidos de la formación Paso Hondo, loforados del Pérmico temprano de Chiapas. Implicaciones paleoecológicas y estratigráficas. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, 1-63.
- Heredia-Jiménez, D.P., Vinn, O., Buitrón-Sánchez, B.E. y Torres-Martínez, M.A. 2020. A new middle Permian microconchid from Chiapas, Mexico, and its palaeoecological implications. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 100, 975-983.
- Hernández-García, R. 1973. Paleogeografía del Paleozoico de Chiapas, México: *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 25, 79-134.
- Hess, H. y Ausich, W.I. 1999. Introduction. Fossil crinoids. Cambridge, UK: Cambridge University Press. XIII-XV. Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E. and Simms, M.J. (eds.)1999. Fossil crinoids. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 3-30.
- Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., y Simms, M.J. 1999. Fossil crinoids. Cambridge University Press. 1-290.
- Hinojosa, G.A. 1964. Exploración Geológica del Area Copainalá Ixtapa, Chis. Informe Geológico, Petróleos Mexicanos Zona Sur, (497), 7-18.
- Kling, S.A. 1960. Permian fusulinids from Guatemala. *Journal of Paleontology*, 34(4), 637-655.

- Martín-Aguilar, L. 2019. Paleocología de los invertebrados esclerobiontes de braquiópodos del Pérmico de Chicomuselo, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, 1-80.
- Moore, R.C., Jeffords, R.M. y Miller, T.H. 1968. Morphological features of crinoid columns. *Paleontological Contributions. Echinodermata*, article 8: Kansas, The University of Kansas Publications, 1-30.
- Moore, R.C., y Jeffords, R.M. 1968. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns *Paleontological Contributions, Echinodermata*, Article 9: Kansas, The University of Kansas Publications, 114 pp.
- Moreno-Bedmar, J.A., González-León, O., Quiroz, B.J. y Matamales-Andreu, R. 2019. ¿Cuál es la relevancia de los fósiles? El caso de los amonites cretácicos de la Formación La Peña del Norte de México. *Nuestra Tierra*, 16(32), 7-10.
- Müllerried, F.K.G., Miller, A.K. y Furnish, W.M. 1941. The middle Permian of Chiapas, southernmost Mexico and its fauna. *American Journal of Science*, 239(6), 397-406.
- 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., Perrilliat, M.C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S., y Quiroz-Barroso, S.A. (eds.), *Studies on Mexican Paleontology, Topics on Geobiology*, 24, 133-167.
- Reyeros de Castillo, D.M. 1976. Corales el Pérmico Inferior del Estado de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*, 41, 7-37.
- Sapper, C. 1896. Geology of Chiapas, Tabasco and the Peninsula of Yucatan. *The Journal of Geology*, 4(8), 938-947.
- Servicio Geológico Mexicano. 2017a. Datación de las rocas. Recuperado de <https://www.sgm.gob.mx/Web/MuseoVirtual/Rocas/Datacion-de-las-rocas.html>. Consultado en junio 2022.
- Servicio Geológico Mexicano. 2017b. Los fósiles. Recuperado de <https://www.sgm.gob.mx/Web/MuseoVirtual/Fosiles/Fosiles.html>. Consultado en junio 2022.
- Shen, S.Z., Zhang, H., Shi, G.R., Li, W.Z., Xie, J.F., Mu, L., Fan, J.X., 2013. Early Permian (Cisuralian) global brachiopod palaeobiogeography. *Gondwana Research*, 24, 104-124.

- Simms, M.J. 1999. Systematics, phylogeny and evolutionary history en Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E. and Simms, M.J. (eds.).1999. Fossil crinoids. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 31-40.
- Solis, M.F. y Laguarda, F.A. 2007. Phylum Echinodermata. Niveles de organización en animales. Ciudad de México, México. *Las prensas de Ciencias*. 307-320.
- Thompson, M.L. y Miller, A.K. 1944. The Permian of southernmost Mexico and its fusulinid fauna. *Journal of Paleontology*, 18(6), 481-504.
- 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., Barragán, R., Sour-Tovar, F. y González-Mora, S. 2017. 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., Sour-Tovar, F. y Barragán, R. 2018. *Kukulkanus*, a new genus of Buxtoniini brachiopod from the Artinskian-Kungurian (early Permian) of Mexico. *Alcheringa*, 42(2), 268-275.
- Torres-Martínez, M.A., Heredia-Jiménez, D.P., Sour-Tovar, F., Buitrón-Sánchez, B.E. y Barragán, R. 2019. Permian brachiopods from Chiapas, Mexico: new stratigraphical and paleobiogeographical insights. *Paläontologische Zeitschrift*, 93, 607-624.
- Torres-Martínez, M.A., Villanueva-Olea, R. y Sour-Tovar, F. 2020. Columnar ossicles of Permian crinoids, including two new genera, from the Gruper Formation (Asselian-Sakmarian) of Chiapas, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 72(2), 1-17.
- Torres-Martínez, M.A., Vinn, O. y Martín-Aguilar, L. 2021. Paleoecology of the first Devonian-like sclerobiont association on Permian brachiopods from southeastern Mexico. *Acta Palaeontologica Polonica*, 66(1), 131-141.
- Vachard, D., Flores de Dios, A. y Buitrón-Sánchez, B.E. 2004. Guadalupian and Lopingian (Middle and Late Permian) deposits from Mexico and Guatemala, a review with new data. *Geobios*, 37, 99-115.

- Vilchis-Ortega, M.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.
- Villanueva-Olea, R. 2011. Crinoideos del Carbonífero de la región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 1-90.
- Villanueva-Olea, R., Buitrón-Sánchez, B.E., Palafox-Reyes, J., Piña-Flores, S. 2016. Crinoideos (Echinodermata: Crinoidea) del Pensilvánico de sierra Las Mesteñas, NE de Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(4), 1225-1234.
- Villanueva-Olea, R., Quiroz-Barroso, S.A., Quiroz-Barragán, J., Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F. 2021. Placas columnares de crinoideos de la Formación Las Delicias, Pérmico inferior y medio de Coahuila, México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 73(1), 1-11.
- Yancey, T.E., 1975. Permian marine biotic provinces in North America. *Journal of Paleontology*, 49, 758-766.
- Zamora, S. 2018. Crinoideos fósiles de Aragón. Instituto Minero y geológico de España. Zaragoza, España. 23-46.

LÁMINAS

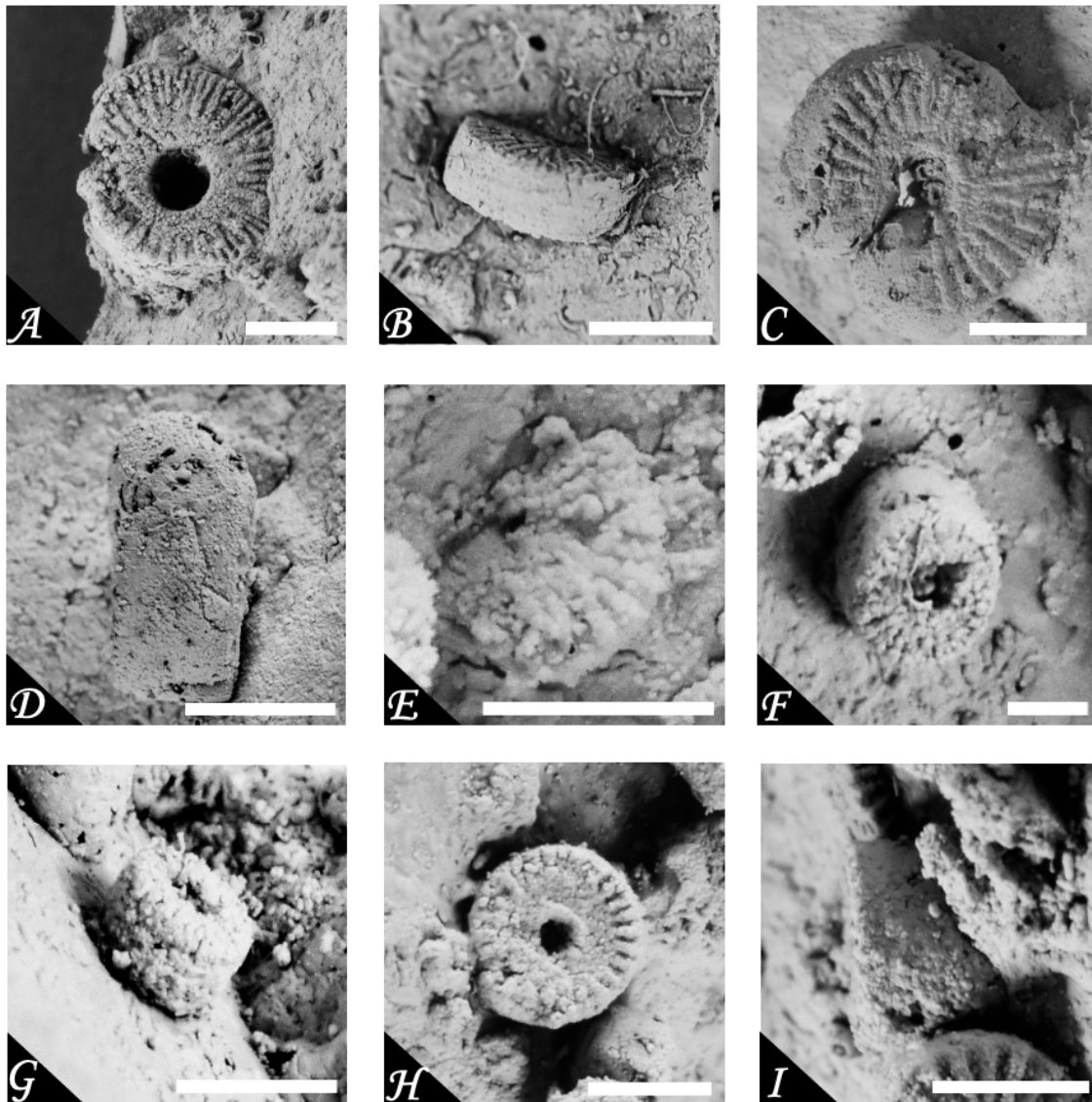


Lámina 1. (A) *Cylindrocauliscus fiski*, 001. (B) *Cyclocaudex plenus*, 002. (C, D) *Cyclocaudex costatus*, 003. (E) ?*Cyclocaudex* sp., 004. (F, G) *Preptopremnum rugosum*, 005. (H, I) *Preptopremnum leave*, 006. Barra de escala = 0.2 mm

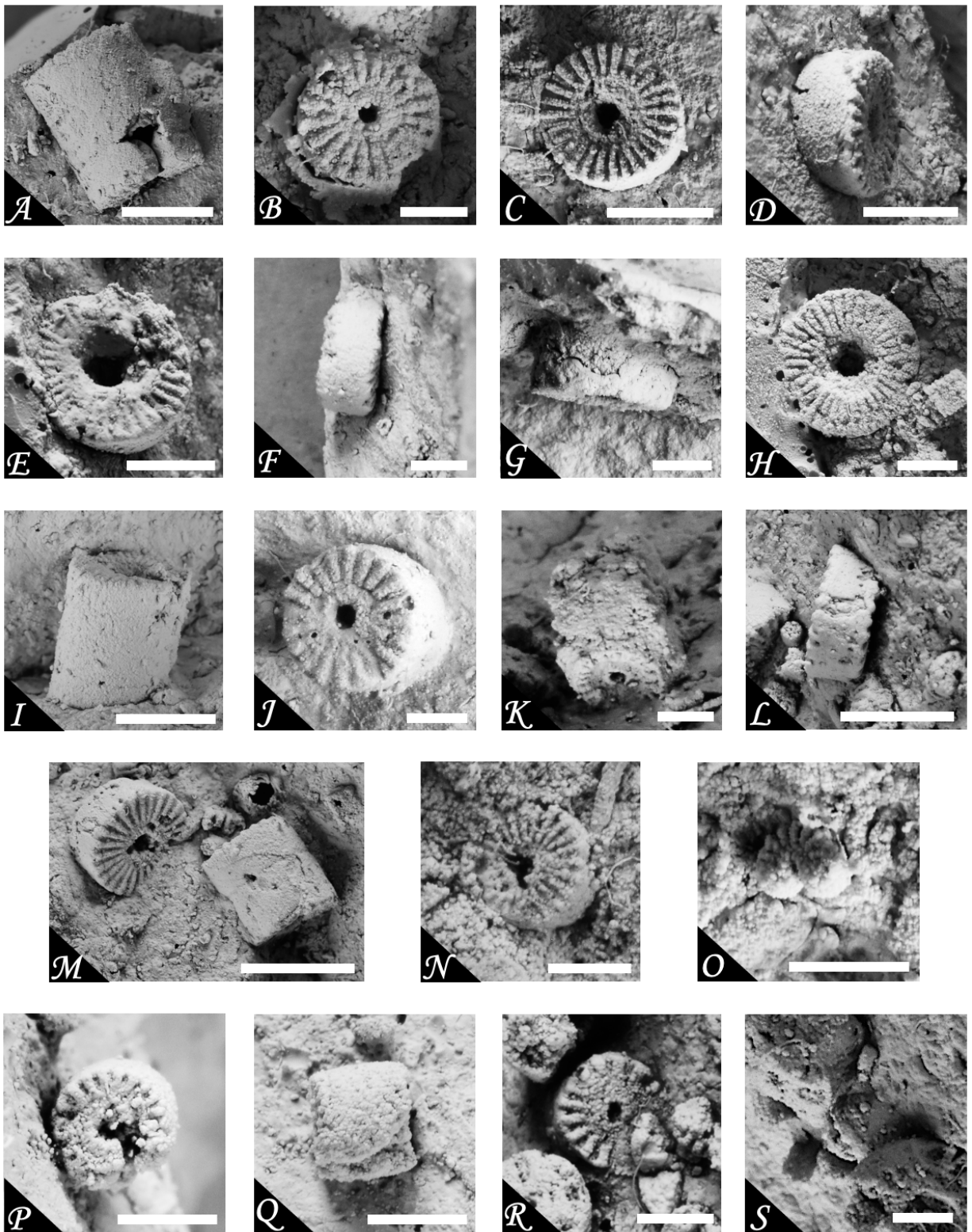


Lámina 2. (A-D) *Heterosteichus jeffordsi*, 008. (E, F) ?*Heterosteichus* sp., 015. (G, H) *Cycloscapus laevis*, 016. (I-M) *Cyclocaudiculus regularis*, 019. (N, O) *Nothrosterigma merum*, 041. (P, Q) ?*Nothrosterigma* sp., 043. (R, S) *Cyclogruperia minor*, 044. Barra de escala = 0.2 mm.