

144
lej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CONSIDERACIONES PALEOAMBIENTALES Y
MORFOLÓGICAS DE LAS COLONIAS DE
BRIOZOARIOS PENNSILVÁNICOS DE LA
FORMACIÓN IXTALTEPEC EN LA REGIÓN DE
NOCHIXTLÁN, OAXACA.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :

JORGE ARNULFO ORTIZ LOZANO



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: FRANCISCO SOLÍS TOVAR

FACULTAD DE CIENCIAS
SECRETARÍA

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Consideraciones paleoambientales y morfológicas de las colonias de briozoarios pensilvánicos de la Formación Ixtaltepec en la región de Nochixtlán, Oaxaca" realizado por Jorge Arnulfo Ortiz Lozano

con número de cuenta 8624067-7 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis	M. en C. Francisco Sour Tovar
Propietario	
Propietario	Dr. Francisco Javier Vega Vera
Propietario	Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso
Suplente	M. en C. Dora Azucena Herroz Zamorano
Suplente	Biol. Jena Rosado Matos

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

COORDINACIÓN GENERAL
DE BIOLÓGICA

A Mis Padres

Al Babas, Nazghul y Morgana.

A todos los habitantes de la Tierra Media.

*"A través de Rhoan por los pantanos y los prados donde crecen las hierbas largas
el Viento del Oeste se pasea y recorre los muros.
¿Que noticias del Oeste, oh viento errante me traes esta noche?...
De las bocas del Mar viene el Viento del Sur, de las piedras y de las dunas;
trae el quehido de las gaviotas, y a las puertas se lamenta.
¿Que noticias del Sur, oh viento que suspiras, me traes en la noche?...
De las puertas de los Reyes viene el Viento del Norte, y pasa por las cascadas tumultuosas: y
claro y frío alrededor de la torre llama el corno sonoro.
¿Que noticias del Norte, oh poderoso Viento, hoy me traes?"*

J.R.R. Tolkien.

Agradecimientos:

Deseo agradecer al M. en C. Francisco Sour Tovar, el haber aceptado dirigir este trabajo, así mismo a la Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso; a la M. en C. Azucena Herroz Zamorano; al Dr. Francisco Javier Vega Vera y a la Biol. Jena Rosado Matos, por aceptar ser sinodales, por sus comentarios y sugerencias, para mejorar el manuscrito.

Al Biol. Hector Hernandez "El Negro", por su valiosa ayuda en la toma del material fotográfico; a Marcela Landa Silva, por su apoyo en la elaboración de algunas de las figuras.

A mis padres, por su apoyo incondicional en todo momento.

A los compañeros del Museo de Paleontología: Pedro, Chucho, Luis e Itzia, por su compañía y amistad.

A Adriana Estrada "La Prima", por su apoyo e impulso para la culminación del trabajo.

A todos los que colaboraron en este trabajo directa e indirectamente.

Indice

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Objetivos.....	3
Antecedentes.....	3
Área de estudio.....	4
Estratigrafía del área.....	6
Paleogeografía del área.....	8
Metodología	9
Morfología funcional de las colonias de briozoarios.....	16
Resultados y Discusión.....	22
Consideraciones paleoambientales de los briozoarios de Ixtaltepec.....	23
Conclusiones	35
Referencias	36

Resumen

La Formación Ixtaltepec se caracteriza en su base por una serie de estratos calcáreos y en su parte media y superior por rocas principalmente arcillosas; este conjunto de rocas se ha asignado al Pensilvánico Medio por su fauna de braquiópodos.

El presente trabajo se enfocó al análisis de las diferentes formas coloniales de briozoarios, uno de los grupos más abundantes en esta formación. Tomando en cuenta la nomenclatura propuesta por McKinney y Jackson, se determinó que se presentan tres formas con diferentes patrones de distribución estratigráfica asociadas cada una de ellas, en proporciones variables, a otros invertebrados y a cierto tipo de sedimento.

Las colonias de tipo encostrado fueron abundantes en los estratos calcáreos y están asociadas a corales y braquiópodos formadores de arrecife. Estas colonias poseen características que les permiten soportar altos niveles de energía. Dentro de los estratos arcillosos, la morfología colonial dominante es de tipo unilaminar erecta, que es típica de ambientes de baja energía, y asociadas a crinoideos, trilobites, gasterópodos, bivalvos excavadores y braquiópodos epifaunales. En los dos tipos de estratos se presentan, además, colonias de tipo multiserial erecto, las cuales se han reportado para ambientes que varían de baja a alta energía.

Al no encontrarse dentro de la secuencia ningún hiato, se empleó la ley de correlación de facies, propuesta por Johannes Walter para realizar una reconstrucción paleoambiental en la que se propone la existencia de una antigua zona arrecifal en donde la base de la columna, con estratos calcáreos, se caracteriza como una zona de alta energía, equivalente al macizo arrecifal, rodeado de zonas periarrecifales, de energía moderada o baja y representadas por los estratos arcillosos. Los cambios verticales que se aprecian pueden ser asociados al cambio en la profundidad que sufrió el ambiente de depósito, a través del tiempo.

Introducción

De todos los organismos marinos, los que se ven más afectados por las condiciones ambientales son los que tienen hábitos bentónicos sésiles debido, principalmente, a que una vez adheridos al sustrato, no pueden desplazarse a otro sitio más favorable. La mayoría de los organismos sésiles crecen en colonias, lo que les permite tolerar algunas condiciones adversas del ambiente, como son: la capacidad de modificar el tipo de crecimiento de la colonia, la especialización de los organismos que componen a la misma y la creación de estructuras adecuadas para la defensa y limpieza de la colonia. Estas estrategias son adoptadas por varios organismos coloniales como los corales, esponjas, briozoarios, etc.

Los briozoarios o ectoproctos están considerados como organismos modulares que viven en colonias que presentan distintos grados de integración y que varían ampliamente en las formas marinas, desde formas de estenolemados paleozoicos, con zooides monomórficos aparentemente independientes, hasta formas con una integración muy alta, como la que se presenta en algunos queilostomados recientes de vida libre, con un comportamiento corporal complejo de la colonia (Tavener-Smith, 1969; Cook, 1979; Jackson, 1979; McKinney y Jackson, 1991).

Las colonias de briozoarios tienen un crecimiento de tipo asexual consistente en la agregación de nuevos zooides en las paredes del zooide primario. Si la colonia está expuesta a condiciones ambientales tales como corrientes muy fuertes, la adición de nuevos zooides se ve altamente afectada al igual que la morfología colonial resultante; en este caso, los nuevos zooides se van agregando con un crecimiento horizontal originando colonias de formas encostradas. Cuando las corrientes son más débiles, los zooides se pueden ir agregando de manera vertical dando origen a colonias de tipo erecto.

Otro factor que puede modificar el patrón de crecimiento colonial es la disponibilidad del alimento ya que, en colonias de briozoarios recientes, se ha demostrado que la cantidad de alimento y las corrientes creadas por los zooides se ven reflejadas no solamente en el tamaño de la colonia sino también en su morfología (Jebram, 1979; Best y Thorpe, 1983, 1986; McKinney y Jackson, 1991).

Objetivos:

El presente trabajo, tiene por objetivos describir la morfología colonial de los briozoarios pensilvánicos colectados en Santiago Ixtaltepec, relacionarla con las condiciones paleoecológicas en las cuales pudieron haberse desarrollado y con ello establecer las características del paleoambiente de depósito para cada una de las unidades de muestreo establecidas en el presente trabajo.

Antecedentes:

Los trabajos reportados para la Formación Ixtaltepec en el área de Santiago Ixtaltepec, en la región de Nochixtlán son varios; la mayoría de ellos han tenido una implicación sistemática y muy pocos han sido realmente enfocados a la paleoecología de la zona.

Pantoja-Alor (1970) describe originalmente la Formación Ixtaltepec, reconociendo que las rocas que la conforman son de origen marino, asignándoles una edad del Pensilvánico temprano-medio por el hallazgo de *Anthracospirifer occidius* (braquiópodo espiríferido). A partir de esta publicación otros trabajos que han sido publicados son de carácter básicamente sistemático y en ellos se describe la fauna de trilobites (Morón y Perilliat, 1988), braquiópodos estromenidos (Sour-Tovar y Quiroz Barroso, 1989), la fauna completa de braquiópodos (Sour-Tovar, 1994), y de bivalvos (Quiroz-Barroso, 1995); en particular estos dos últimos trabajos establecen una edad de Morroviano-Desmoinesiano para las rocas portadoras de la fauna. Además de estos trabajos existe el de Rodríguez-Benítez (1983) quien realiza un estudio palinoestratigráfico de las formaciones Tifú, Santiago e Ixtaltepec, reportando la presencia de acritarcas en la zona.

Para esta misma formación se ha reportado el hallazgo de ofiuroideos, conularidos, crinoideos y gasterópodos no descritos formalmente (Quiroz Barroso, 1995) y también existe el reporte de una fructificación de pteridosperma (Silva-Pineda, 1970).

Algunos de los trabajos que se han efectuado en la Formación Ixtaltepec, analizan ciertas condiciones paleoecológicas de las asociaciones fósiles. Entre ellos se encuentran los realizados por:

Sour-Tovar *et al* (1982) quienes analizan la fauna de la Formación Ixtaltepec y asocian las comunidades fósiles a un ambiente de tipo arrecifal en la parte inferior de la formación y que transicionalmente pasa a una región periarrecifal.

Morales-Soto (1984) describe las comunidades fósiles de la Formación Ixtaltepec, indicando que estas se desarrollaron bajo condiciones de plataforma continental externa, en aguas bien iluminadas, con profundidades entre los 50 y 200 metros, y con muy poca variación en la energía mecánica; en su trabajo reporta varias especies de invertebrados.

Sour-Tovar (1994) y Quiroz-Barroso (1995), mencionan que las asociaciones fósiles de la Formación Ixtaltepec son coherentes ambientalmente, asociando a los organismos a un ambiente de tipo arrecifal y periarrecifal.

Área de estudio

La Formación Ixtaltepec aflora en diversas localidades que se ubican aproximadamente entre los 17° 35' latitud Norte y los 97° 07' longitud Oeste. Todas se encuentran en el Municipio de Nochixtlán, al NW de la ciudad de Oaxaca (Figura 1).

La sección tipo, propuesta por Pantoja-Alor (1970) se encuentra en el Arroyo Las Pulgas, aproximadamente a 600 metros al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec. Alrededor de este poblado se encuentran otros afloramientos importantes, como son el que se ubica en los terrenos circundantes al cementerio local y los que se encuentran a todo lo largo del camino que une La Cumbre Ixtaltepec con Santiago Ixtaltepec. El trayecto de este camino es interceptado por varios arroyos, incluidos el de Las Pulgas y el de Los Sauces; en la mayoría de ellos afloran secuencias estratigráficas muy semejantes de la Formación Ixtaltepec. Al sureste de Ixtaltepec, en la vereda del poblado de San Pedro Cántaros hacia el arroyo Totoyac, se han descubierto recientemente nuevos afloramientos de esta Formación con algunos estratos muy fosilíferos. En el Arroyo Tiuno, cercano al poblado de Yododeñe, se observa la cima de la Formación con algunas capas de lutita fosilífera (Sour-Tovar, 1994; Quiroz-Barroso, 1995).



Figura 1. Localización geográfica del área de estudio. La línea continúa en el recuadro indica la ubicación de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Estratigrafía del área

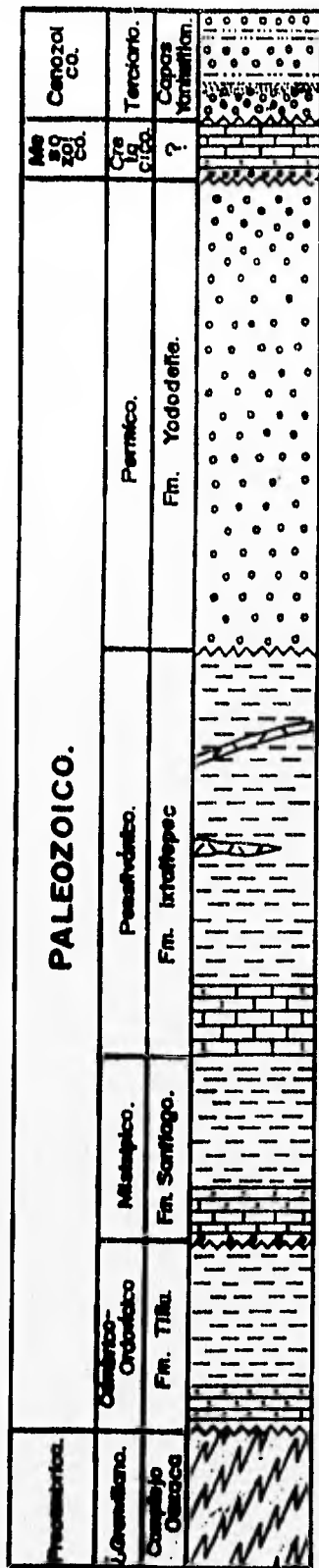
Pantoja-Alor en 1970 describe originalmente la estratigrafía de la zona, indicando que la región de Nochixtlán está cubierta principalmente por clásticos continentales y rocas ígneas del Terciario, sedimentos marinos del Cretácico y escasos afloramientos de rocas paleozoicas que descansan sobre rocas metamórficas precámbricas (Figura 2).

Dentro de los sedimentos paleozoicos, Pantoja-Alor denomina cuatro formaciones, tomando como base las características litológicas, estratigráficas y paleontológicas.

A los sedimentos del paleozoico más antiguos los agrupó en la Formación Tiñu dividida en dos miembros, uno inferior calcáreo y uno superior lutítico, asignándoles una edad de Cámbrico Superior-Ordovícico Inferior (Tremadociano) por la presencia de los trilobites *Saukia globosa*, *Asaphellus communis*, *A. aspinus* y *Peltocare norvergicum* (Robison y Pantoja-Alor, 1968). Posteriormente, Sour-Tovar y Buitrón (1987) con el hallazgo del graptolito *Dictyonema flabelliforme*, determinaron una edad del Ordovícico Inferior para el miembro superior. En discordancia angular, esta formación descansa sobre rocas metamórficas precámbricas.

A los sedimentos del Paleozoico Superior, Pantoja-Alor (1970) las ha dividido en tres formaciones: la Formación Santiago de edad misisípica, comprende una serie de clásticos de origen marino consistentes de caliza, arenisca, limolita y lutita que sobreyacen, con discordancia angular, a los clásticos de la Formación Tiñu y transicionalmente pasan (de acuerdo a Pantoja-Alor, 1970) a los clásticos suprayacentes de la Formación Ixtaltepec, asignada al Pensilvánico medio y que se compone por lutita, limolita y arenisca, con intercalaciones de lentes de caliza. Esta formación a su vez, está cubierta discordantemente por los conglomerados de la Formación Yododeñe de posible edad pérmica.

La localidad tipo de la Formación Ixtaltepec, que aflora en el Arroyo Las Pulgas mide 430 metros, de acuerdo a Sour-Tovar (1994) y Quiroz-Barroso (1995); dentro de los primeros 100 metros se ha observado una alternancia de arenisca, calcarenita, caliza y lutita ligeramente pizarrosa, rocas en las que predomina el color gris; Los siguientes 330 metros están constituidos fundamentalmente por lutita de diversos colores como el verde, el café y el gris azulado y con intercalaciones de arenisca y limolita; a los 140 metros de la base de la formación, se presentan capas de lutita intercaladas con arenisca en las que se han encontrado ondulitas; aproximadamente



LEYENDA.

-  Lutita.
-  Limolita.
-  Arenisca.
-  Conglomerado.
-  Caliza.
-  Gneis.
-  Intrusivo.

m.
100
10

Figura 2. Columna estratigráfica general de la región de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca (Tomada de Quiroz-Barroso, 1995).

a los 390 metros sobre la base y cerca de la cima aparece una serie de dique-estratos. Aproximadamente a 300 metros al norte de Santiago Ixtaltepec se encuentra el Arroyo Los Sauces, en el cual también aflora la Formación Ixtaltepec en una sección equivalente en sus medidas y características litológicas a la del Arroyo de las Pulgas. Los mismos autores señalan que, dado que la Formación Santiago ha sido asignada al Misisípico temprano, existe una discordancia, que abarca todo el Misisípico medio-superior, entre ambas formaciones carboníferas y que no ha sido detectada en el campo.

Sobre los estratos paleozoicos descritos, se encuentran, en notable discordancia angular, los conglomerados basales de la secuencia mesozoica y terciaria de la región (Pantoja-Alor, 1970)

Paleogeografía del área

Los estudios geológico-paleontológicos que se han realizado hasta el presente en diversos afloramientos premesozoicos, han aportado algunas ideas sobre las posibles características paleogeográficas del territorio mexicano durante los diferentes periodos de la Era Paleozoica. Robison y Pantoja-Alor (1968), señalan que la fauna de trilobites de las rocas cámbrico-ordovícicas de la región de Nochixtlán, Oaxaca, presentan gran afinidad con faunas de Norteamérica, Sudamérica, Europa y Australia; Sour-Tovar (1990), al analizar el conjunto de taxa de la misma localidad, encuentra una mayor afinidad con faunas Norteamericanas; Buitrón (1992), menciona que los graptolitos tremadocianos de Oaxaca presentan afinidades con Canadá y Estados Unidos, norte de Argentina, noroeste de Europa y Australia. De este conjunto de datos se establece que la región de Oaxaca, durante el Cámbrico-Ordovícico se encontraba en una zona geográfica de latitudes tropicales a través de la cual se pudieron dar intercambios faunísticos entre las diversas regiones que se mencionan.

Por otro lado, se ha encontrado que las faunas carboníferas que se han estudiado en Oaxaca, presentan una mayor similitud faunística con asociaciones fósiles de diversas localidades del centro-este de Norteamérica. Esta similitud demuestra que, para este periodo, la región del sureste de México ya se encuentra en contacto con las zonas de depósito que abarcó la llamada paleoprovincia del "Mid-Continent". De tal manera, es posible sugerir que los depósitos marinos de Oaxaca se dieron en una extensión del océano que cubrió la mayor parte de lo que actualmente forma la región centro-este de Norteamérica (Sour-Tovar, 1994; Quiroz-Barroso, 1995).

Tomando en cuenta los datos paleontológicos y basándose en diversos estudios tectónicos y estratigráficos, Ortega-Gutiérrez *et al.*, (1995) han propuesto la existencia de un microcontinente, o retazo litosférico, denominado Oaxaquia, cuya posición durante el Paleozoico Inferior aún es incierta, que migra durante la mayor parte del Paleozoico Inferior-Medio y que se fusiona con Norteamérica durante el Carbonífero-Pérmico, iniciándose este proceso posiblemente en tiempos premisisípicos.

La figura 3 representa una reconstrucción de la Tierra para el Carbonífero Superior y en ella es posible observar la posible ubicación geográfica de los afloramientos pensilvánicos de Oaxaca.

Metodología

a) Trabajo de Campo

Para la realización de las colectas en la Formación Ixtaltepec, en su sección tipo del Arroyo Las Pulgas y con el fin de establecer la distribución estratigráfica de los organismos estudiados, se tomó como base la sección elaborada por Pantoja-Alor en 1970, se establecieron ocho unidades de muestreo en el Arroyo Las Pulgas, elegidas por su abundancia fosilífera y se les ubicó con precisión dentro de la columna; también se utilizó material colectado en el Arroyo Los Sauces. Las claves usadas para señalar las unidades de colecta hacen referencia a la localidad de trabajo (AP= Arroyo Las Pulgas; AS= Arroyo Los Sauces), a la Formación (I= Ixtaltepec), la unidad estratigráfica (1-8); cada una de estas unidades representa un nivel estratigráfico medido a partir de la base de la columna de la Formación Ixtaltepec. Estas claves son las utilizadas por el personal del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM (Figura 4).

API-1 Arenisca calcárea de color gris claro, intercalada con capas delgadas de caliza y lutita. Se ubica en la base de la columna.

API-2 Lutita lustrosa intercalada con calizas masivas. A 70 m de la base de la columna.

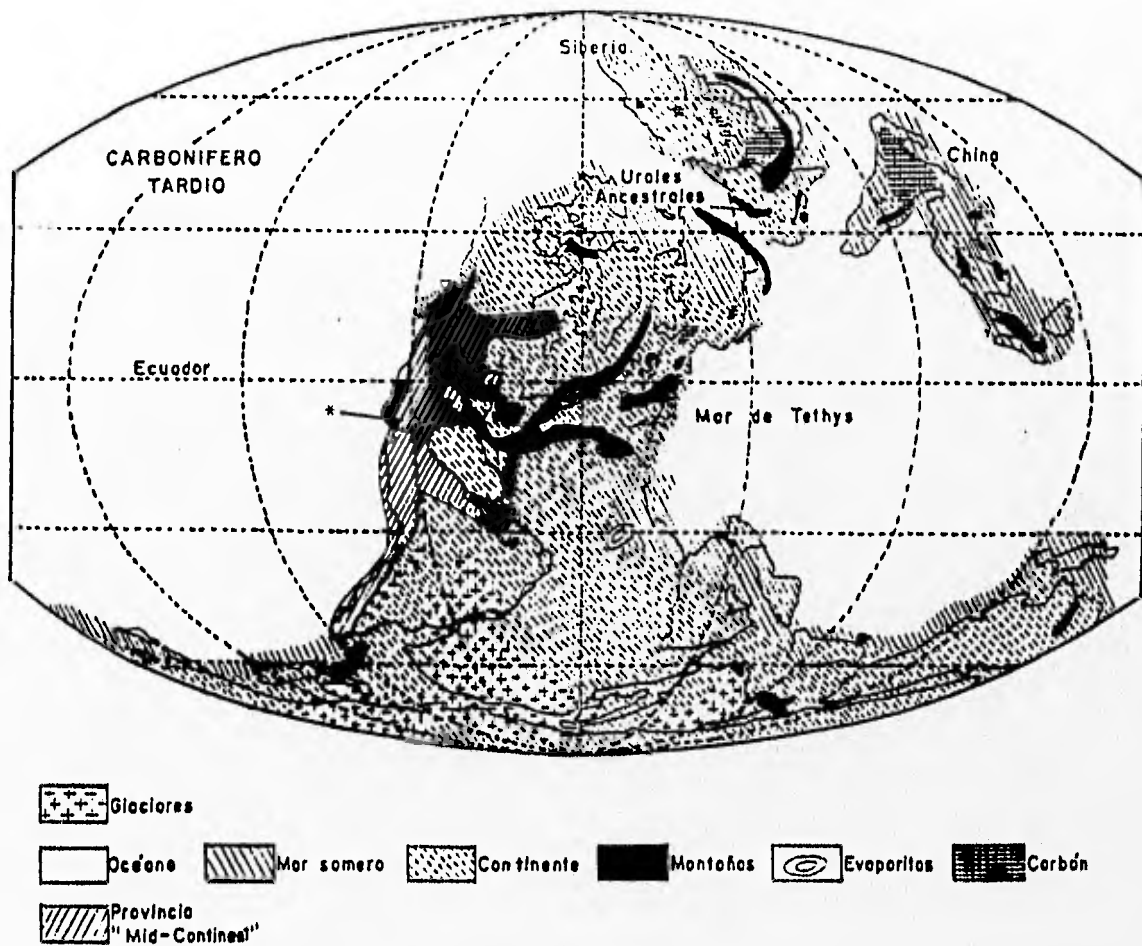


Figura 3. Mapa paleogeográfico del carbonífero tardío (Pensilvánico). El asterisco indica el área de estudio (Tomado de Quiroz-Barroso, 1995).

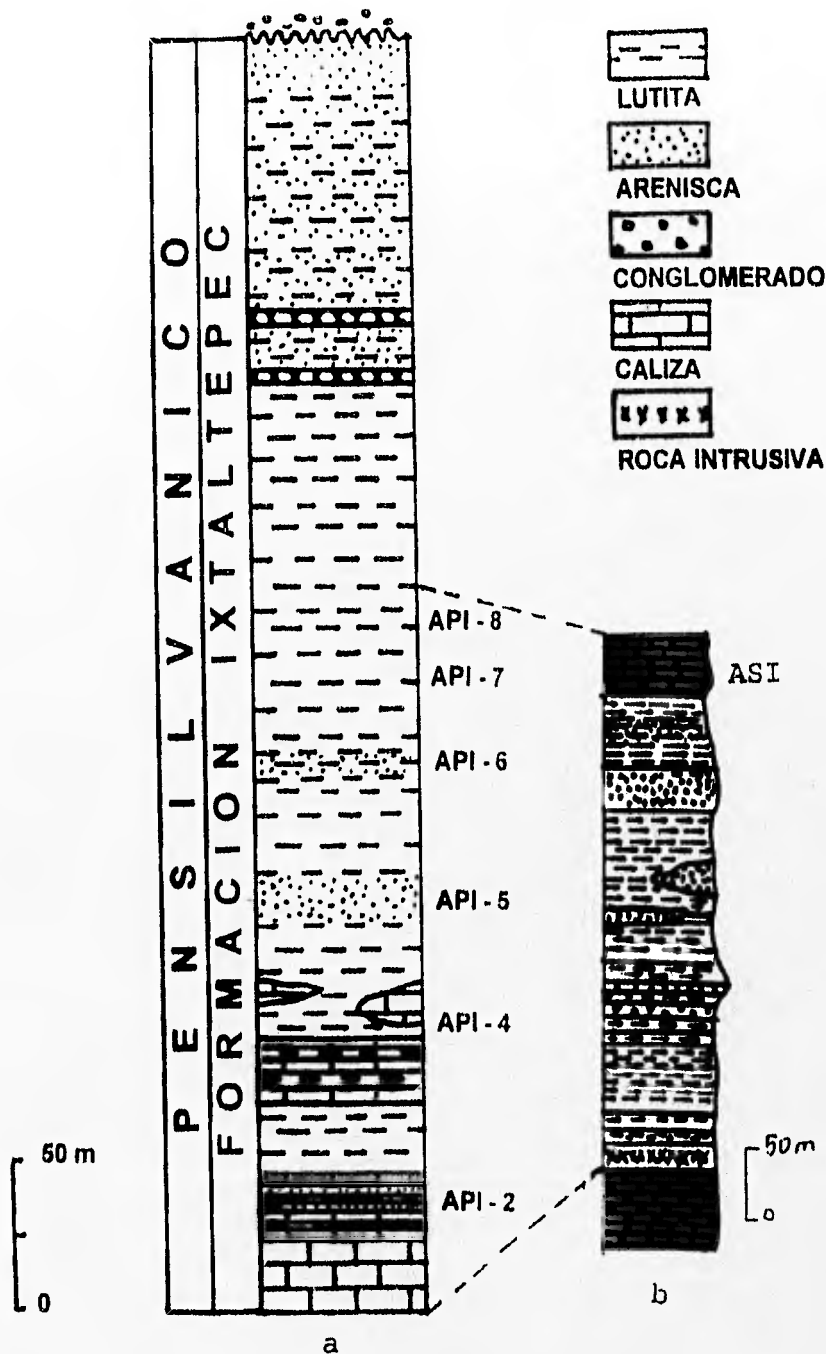


Figura 4. Columna estratigráfica de la Sección Tipo de la Formación Ixtaltepec. a Arroyo Las Pulgas; b Arroyo Los Sauces. (tomada de Quiroz-Barroso, 1995).

- API-3** Lutita lustrosa intercalada, no fosilífera.
A 75-80 m de la base de la columna.
- API-4** Lutita de color gris oscuro, a la intemperie café amarillento, con lentes y concreciones calcáreas. A 90 m de la base de la columna.
- API-5** Arenisca calcárea gris, intercalada con lutita café oscuro, que presenta ondulitas sinuosas en fase y festoneadas desfasadas. A 140 m de la base de la columna.
- API-6** Lutita de color café oscuro y amarillo, intercalada con arenisca calcárea verde olivo que intemperiza a café claro. A 180 m de la base de la columna.
- API-7** Lutita gris oscuro que intemperiza a café. Algunos estratos presentan laminación cruzada. A 210 m de la base de la columna.
- API-8** Lutita gris oscuro que intemperiza a ocre amarillento, muy deleznable. A 230 m de la base de la columna.
- ASI** Lutita deleznable gris oscuro que intemperiza a café y amarillo entre los 210 y 230 metros de la base de la columna.

- API-3** Lutita lustrosa intercalada, no fosilífera.
A 75-80 m de la base de la columna.
- API-4** Lutita de color gris oscuro, a la intemperie café amarillento, con lentes y concreciones calcáreas. A 90 m de la base de la columna.
- API-5** Arenisca calcárea gris, intercalada con lutita café oscuro, que presenta ondulitas sinuosas en fase y festoneadas desfasadas. A 140 m de la base de la columna.
- API-6** Lutita de color café oscuro y amarillo, intercalada con arenisca calcárea verde olivo que intemperiza a café claro. A 180 m de la base de la columna.
- API-7** Lutita gris oscuro que intemperiza a café. Algunos estratos presentan laminación cruzada. A 210 m de la base de la columna.
- API-8** Lutita gris oscuro que intemperiza a ocre amarillento, muy deleznable. A 230 m de la base de la columna.
- ASI** Lutita deleznable gris oscuro que intemperiza a café y amarillo entre los 210 y 230 metros de la base de la columna.

Para este trabajo se realizaron 3 salidas a la zona de estudio. En la primera de ellas se hizo un recorrido general del área, se reconocieron las distintas formaciones que afloran en la región, los contactos entre las mismas y se ubicaron las unidades de muestreo en el Arroyo de las Pulgas. Se realizó la colecta de material en cada una de las unidades y en los estratos intermedios. También se llevó a cabo un recorrido y colectas en los arroyos adyacentes.

En las siguientes dos salidas se realizaron colectas específicamente en las unidades de muestreo sobre el Arroyo de las Pulgas, tratando de detectar el tipo de colonias de briozoarios existentes en cada una de ellas, el tipo de fauna asociada y analizando las características sedimentológicas de la secuencia.

b) Trabajo de gabinete.

Con el fin de detectar los tipos de morfología colonial presentes en la Formación Ixtaltepec, se revisaron los ejemplares de briozoarios colectados durante las tres salidas de campo, así como el material ya existente en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Una vez que se determinaron los tipos de morfología colonial, se procedió a nominarlos de acuerdo a la nomenclatura propuesta por McKinney y Jackson (1991). Las colonias quedaron englobadas en dos categorías: colonias de crecimiento encostrado y colonias de crecimiento erecto. Para las encostradas se empleó el nombre de Multiserial Encostrado (Figura 5a y Lámina I). Para el caso de las colonias erectas, se emplearon Multiserial Erecto (Figura 5b y lámina I) y Unilaminar Erecto (Figura 6 y Lámina II).

Se procedió al análisis de las condiciones ecológicas en las que cada tipo de colonia se puede desarrollar; a su vez, se analizaron los datos obtenidos en el campo como son las características sedimentológicas de los estratos portadores, la distribución estratigráfica de cada morfología y el tipo de fauna acompañante. Todo ello con el fin de establecer las condiciones ambientales de cada una de las unidades de muestreo.

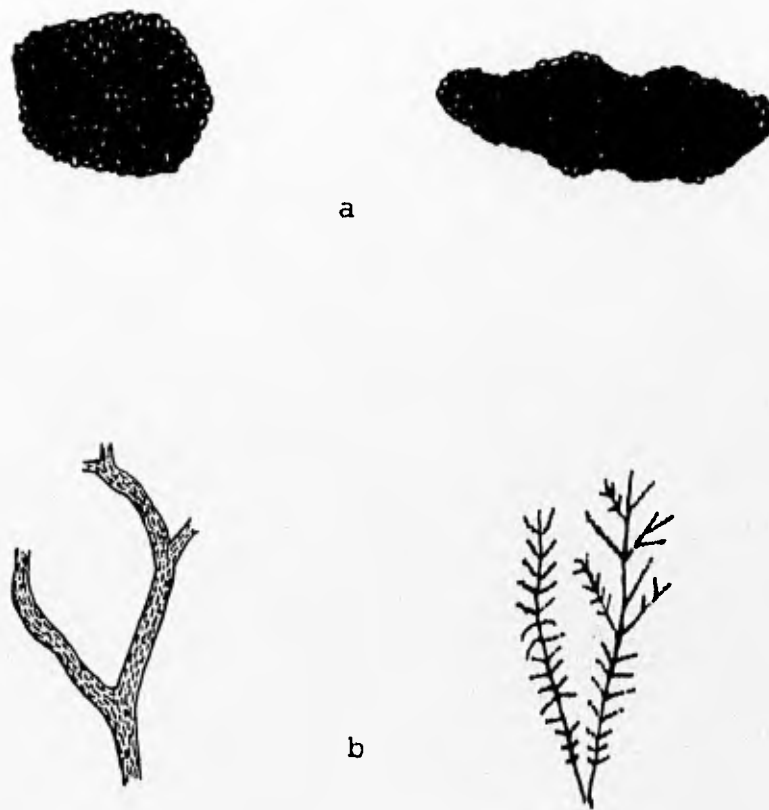


Figura 5. a. Colonias de tipo multiserial encostrado. Los zooides se encuentran acomodados sin orden particular dentro de la colonia, creciendo sobre el sustrato. b. colonias de tipo multiserial erecto. Los zooides crecen en un eje, el cual se ramifica en varios puntos. La colonia desarrolla las ramas fuera del sustrato.



Figura 6. Colonias de tipo unilaminar erecto. Los zooides se acomodan en hileras de hasta 8 zooides. Presentan crecimiento vertical.

Morfología funcional de las colonias de briozoarios

Dentro de los ambientes marinos, se reconocen dos tipos de hábitos de vida que presentan los organismos, el planctónico y el bentónico. En este último se reconocen varios tipos que podemos englobar en dos formas fundamentales, los de vida libre y los sésiles. Los organismos sésiles están más expuestos a las condiciones ambientales, debido a que carecen de una locomoción activa que los ha llevado a desarrollar una serie de adaptaciones a este tipo de hábito de vida.

Algunos invertebrados sésiles, como corales o briozoarios, generalmente crecen en colonias que se desarrollan a partir de un zooide o pólipo formado a partir de una larva que se adhiere al sustrato y se multiplica asexualmente. Las formas coloniales se llegan a encontrar en diversos ambientes y se ha observado que mientras aumenta la estabilidad del medio, muchas veces con el aumento de la profundidad, su cantidad aumenta (Jackson y Huges, 1985). Sin embargo, muchas colonias se ven sujetas a cambios microambientales durante su ontogenia dando como resultado que se presenten uno o más patrones de crecimiento dentro de una misma colonia. Esta respuesta está limitada a formas con gran plasticidad fenotípica y que en general ocupan ambientes con condiciones inestables.

El hecho de que los zoides o pólipos que forman una colonia posean el mismo material genético, ha permitido que sean considerados como clones (Coates y Jackson, 1985) en los que el tipo de crecimiento y la morfología que se alcanza está determinado genéticamente, pudiendo manifestarse ontogenética, astogenética o polimórficamente. Cualquiera que sea el caso, en la mayoría de las ocasiones las colonias poseen una plasticidad morfológica moldeada por las condiciones ambientales, entre las que se encuentran, el rango de sedimentación, la turbulencia, el tipo de sustrato, la salinidad, el tipo y dirección de las corrientes, la temperatura, orientación e intensidad luminosa, la presión, la concentración de nutrientes y las respuestas a la depredación o a la competencia por espacio con otros organismos (Newell, 1952; Schopf, 1969; 1976; Buss, 1979; Jackson, 1979; Ross, 1979; Okamura, 1984). Las variaciones morfológicas se pueden presentar en una o más regiones de una colonia o en zoides esparcidos (Boardman y Cheetham, 1973). En

general, los zooides adyacentes presentan el mismo tipo de desarrollo ontogenético y tienen una misma respuesta al medio ambiente externo (Utgard, 1973).

En el caso específico de los briozoarios recientes, tenemos que casi todos son epifaunales y viven adheridos al sustrato en ambientes en donde el flujo de mareas, las corrientes unidireccionales y la acción del oleaje son fenómenos regulares pero que a su vez se caracterizan por ser sitios de baja turbidez. En estos ambientes los briozoarios han desarrollado estrategias adaptativas a diversas funciones; por ejemplo:

- Para resistir las condiciones adversas del medio han logrado una integración colonial que permite la especialización de los zooides en labores de alimentación, reproducción o limpieza (Banta, 1979).
- Utilizando las corrientes en zonas de alta energía o de reflujos, han alcanzado la capacidad de reproducirse y dispersarse por fragmentación de las colonias (Mckinney, 1983; Jackson y Huges, 1985).

La integración colonial puede ser difícil de observar, ya que no siempre se refleja morfológicamente. Sin embargo, es notable el hecho de que ciertos zooides desempeñan la función particular de crear corrientes de agua que favorecen la alimentación, la limpieza de la colonia y la dispersión de los gametos y larvas; estas corrientes pueden verse afectadas por la morfología colonial (Winston, *in* Okamura, 1984). Para ser creadas las corrientes, los zooides especializados contraen y expanden su lofóforo sincrónicamente, signo de la integración colonial (Cook, 1979; Cook *in* Taylor, 1979b; Taylor, 1979b; Mckinney, 1986). Esta integración, normalmente es acompañada de una serie de cambios en la morfología colonial, produciendo formas más complejas y dando ventajas competitivas sobre otros organismos (Lidgard, 1985).

La velocidad del flujo hídrico puede afectar las corrientes de agua, y con ello, la alimentación de los briozoarios, ya que a mayor velocidad del flujo, es más difícil para ellos obtener el alimento, aunque éste sea muy abundante.

Los corales y los briozoarios, han adoptado una capacidad de dispersión por medio de la fragmentación de las colonias asociada a una reproducción de tipo asexual. Este proceso se lleva a cabo en ambientes en los cuales la fuerza del oleaje o el flujo de agua rompen colonias y transportan fragmentos que, al ser depositados en sitios favorables, se desarrollan en nuevas colonias. Este tipo de dispersión resulta una ventaja sobre otros organismos sésiles al ser más rápido que el que se establece durante la reproducción sexual (Blake, 1976; Mckinney, 1983)

En grupos de briozoarios queilostomados recientes, se han relacionado directamente las variaciones morfológicas con las condiciones ambientales. En 1937, Stach (*in* Cheetham, 1971) sugiere que los queilostomados pueden ser divididos en dos grupos con base en la variabilidad de su morfología colonial. El primero comprende especies que tienen formas de nula o muy poca plasticidad y que producen un solo tipo de morfología colonial a pesar del ambiente en el cual se desarrollen. El segundo grupo comprende especies con gran plasticidad, sumamente competitivas y que producen diferentes tipos de morfologías coloniales dependiendo de las condiciones imperantes en el sitio en que se encuentran. Podríamos considerar que los briozoarios paleozoicos ciclostromados y trepostomados, tuvieron el mismo rango de variabilidad morfológica que los organismos recientes, que las tolerancias al medio debieron ser semejantes y que las formas de crecimiento respondieron de la misma manera a las influencias del medio (Cuffey, 1967; Blake, 1980).

Para los distintos tipos de morfología colonial, varios autores han tratado de establecer una nomenclatura adecuada que englobe los distintos patrones de crecimiento. Una de las clasificaciones nominales más recientes, es la que trabajan Mckinney y Jackson (1991) y que postula la existencia de dos tipos fundamentales con una serie de variantes que engloban prácticamente todos los patrones de crecimiento. Estos tipos son: a) las colonias encostradas, las cuales son divididas en: uniseriales, biseriales, multiseriales y multiseriales masivas, y b) las colonias erectas, que son divididas en unilaminares, bilaminares y multiseriales. De estos tipos, para el área de Santiago Ixtaltepec se encontraron tres morfologías coloniales: multiserial encostrado, multiserial erecto y unilaminar erecto.

a) En las colonias encostradas todos los zooides están fijos directamente al sustrato en el que se desarrollan, por lo tanto, el tamaño de la colonia está directamente relacionado con la disponibilidad de espacio, tipo de sustrato, o superficie de incrustación; este tipo de colonias crecen virtualmente en dos dimensiones y dependen prácticamente de las corrientes de agua o del movimiento del agua circundante para obtener su alimento. A pesar de poder producir corrientes de alimentación (Winston, 1979), en general son muy vulnerables a la sedimentación. En este tipo las variantes que se postulan son:

- Las colonias de tipo uniserial encostrado, compuestas de hileras de un sólo zooides que crecen siguiendo una línea y en donde se presenta una calcificación del esqueleto muy pobre. Por las características del crecimiento de este tipo de colonias, se han asociado a una estrategia de tipo r (especies oportunistas), ya que crecen rápidamente. Cuando estas colonias sufren un daño por cualquier agente externo, como son la compresión, la abrasión o una combinación de éstas (Best y Winston, 1984), su recuperación puede ser muy lenta, liberando espacio para otro tipo de organismos que pueden llegar a desplazarlas (Kauffman, 1973; Taylor, 1979a).

- Las colonias de tipo biserial encostrado están compuestas por hileras de dos zooides que crecen siguiendo una línea, y presentan las mismas características esqueléticas que las uniseriales.

- En las colonias con crecimiento multiserial encostrado los zooides crecen de manera horizontal y no presentan un arreglo específico debido a que se adicionan en cualquier sitio del margen de la colonia partiendo del zooides primario. Al tener un crecimiento lento y por lo tanto un mayor depósito de material esquelético, presentan una mayor tolerancia a los factores externos. Se ha podido observar que este tipo de colonias puede tolerar mejor el estrés mecánico producido por las fuerzas hidráulicas (Riden y Cowen, 1972), y en caso de que se presenten daños en alguna parte de la colonia, pueden regenerarse muy rápido por la acción de los zooides que rodean el área. Esta característica ha permitido que sean asociadas a estrategias k (especies equilibradas) (Kauffman, 1973; Taylor, 1979a). Este tipo de colonias se encuentran en áreas con regímenes de energía de moderada a alta, siempre y cuando no se tenga un transporte activo o resedimentación del sustrato.

- Las colonias de tipo multiserial masivo se componen, al igual que las de tipo multiserial encostrado, de una gran cantidad de zooides sin arreglo específico en la colonia, pero en este caso los zooides llegan a crecer unos sobre otros y presentan las mismas características esqueléticas que las del tipo multiserial encostradas.

b) Las colonias erectas se caracterizan por un desarrollo en tres dimensiones, en donde sólo la base se encuentra sobre el sustrato, erigiéndose sobre el mismo y desarrollando diversos tipos de ramificación (Blake, 1980). Esta morfología les permite ser menos afectadas por el espacio o por la sedimentación y lograr que la colonia aumente su área de exposición al agua circundante y por lo tanto al alimento. En ellas, el tamaño, la forma y el tipo de ramificaciones esta determinado por el arreglo que presentan los zooides, la fuerza estructural del exoesqueleto y por la energía del medio (Cheetham, 1971).

Las variantes morfológicas postuladas para este tipo de crecimiento son:

- Las colonias con crecimiento tipo unilaminar erecto, que se caracterizan por presentar un crecimiento de tipo vertical o casi vertical, en láminas delgadas. En ellas los zooides se agrupan en hileras de 2 a 12 zooides. las ramas se encuentran unidas en varios puntos a manera de red y pueden ser rectas o presentar una ligera rotación helicoidal. Esta morfología colonial se presenta en otros grupos de invertebrados coloniales filtradores como gorgonáceos, hidrozoarios y graptolitos. Este tipo de crecimiento ayuda a que el área de filtración sea mayor que el área del sustrato al cual están fijos los organismos. En el caso de los briozoarios carboníferos, este tipo de colonias debieron de haber podido filtrar una gran cantidad de agua, creando corrientes que pasaron a través de las uniones existentes entre las ramas, favoreciendo así el movimiento de las aguas circundantes y creando una mejor corriente de alimentación (Mckinney, 1977). En algunos casos, sobre todo en ambientes de aguas quietas o zonas protegidas, muchas colonias unilaminares presentan una continuidad en la bifurcación y en los ángulos de sus ramas, lo que origina un crecimiento de tipo espiralado (Mckinney, 1979; 1980). En la actualidad, este tipo de colonias se encuentra en ambientes marinos de someros a profundos, con gradientes de energía de baja a moderada (Simonsen y Cuffey, 1980). Sin embargo se piensa que las formas existentes para el Misisípico Superior fueron capaces de soportar rangos mayores de energía y turbulencia

(Tavener-Smith, 1969; McKinney y Gault, 1980), gracias a la presencia de nanozooides modificados para la limpieza de la colonia, tanto de sedimento como de las larvas de otros organismos, característica que también se presenta en colonias de tipo multiserial erecto actuales (Brancroft, 1986).

- El siguiente grupo nominal comprende las colonias de tipo bilaminar erecto, que se caracterizan por tener el crecimiento en forma de lámina, al igual que las unilaminares erectas, pero en este tipo de colonias, los zooides están unidos por las paredes frontales, quedando las aberturas de cada zooide hacia una cara de la lámina.

- El último grupo abarca a las colonias de tipo multiserial erecto, las cuales se caracterizan por un crecimiento vertical donde los zooides están dispuestos en el perímetro del eje de la rama, presentando las aberturas zooidales en todas direcciones. En este tipo de colonias, las ramas crecen independientes unas de otras, y presentan bifurcaciones en varios puntos.

Independientemente de la morfología particular que presenten las colonias, el crecimiento erecto envuelve cuatro procesos fundamentales: 1) elongación de las ramas en los extremos distales; 2) engrosamiento de las ramas; 3) multiplicación de las ramas y 4) endurecimiento de las ramas por la deposición de material esquelético en las partes frontales externas de los zooides (Cheetham y Thomsen, 1981). Estos procesos implican un mayor esfuerzo energético para el desarrollo arquitectónico y esquelético de soporte de la misma (Coates y Jackson, 1985). En briozoarios recientes con este tipo de crecimiento, se ha observado que la deposición de las capas de carbonatos se hace en láminas que difunden a lo largo de la colonia la presión ejercida por el medio, brindándole a la colonia mayor resistencia a los efectos mecánicos del medio, proceso que se ve también favorecido por los tipos de ramificación y los ángulos que se presentan entre ellas (Boardman y Cheetham, 1969; 1973; Cheetham, 1971, 1986; Hinds, 1975; Cheetham y Thomsen, 1981; Cheetham y Hayec, 1983).

Resultados y Discusión

En el presente trabajo no se realizó la descripción sistemática del grupo, dado que para analizar taxonómicamente a briozoarios fósiles se requieren organismos conservados por permineralización o duripáticamente que permitan obtener cortes del zooecio y observarlos al microscopio. Cuando se encuentran sólo moldes de estos organismos, el sedimento pocas veces llega a reproducir las estructuras internas como son: los diafragmas, septos, capas de depositación de carbonato, etc., que son diagnósticos para el reconocimiento de especies, géneros y familias. Los briozoarios de la Formación Ixtaltepec se encuentran preservados como moldes imperfectos en lutitas, que no permiten la observación de esas estructuras.

Con las características macroscópicas observables en los fósiles y considerando la edad de los afloramientos de la Formación Ixtaltepec, posiblemente están representadas varias familias, que de acuerdo con la clasificación de Moore (1953) pueden ser:

Clase Gymnolaemata Allman, 1856

Orden Cyclostomata Busk, 1852

Suborden Tubuliporina Milne-Edwards, 1838

Familia Diastoporidae Gregory, 1899

Suborden Ceramoporoidea Bassler, 1913

Familia Fistuliporidae Ulrich, 1882

Hexagonellidae Crockford, 1947

Goniocladidae Nikiforova, 1938

Orden Trepostomata Ulrich, 1882

Suborden Amalgamata Ulrich & Bassler, 1904

Familia Stenoporidae Waagen & Wentzel, 1886

Orden Cryptostomata Vine, 1883

Familia Fenestellidae King, 1850

Acanthocladidae Zittel, 1880

Rhabdomesidae Vine, 1883

Las colonias de tipo unilaminar erecto se asociaron a organismos pertenecientes a la familia Fenestellidae, por presentar zooides cortos, a manera de sacos redondeados y el zooecio formando expansiones reticuladas con ramas rígidas unidas lateralmente por pequeñas barras espaciadas regularmente.

Las colonias de tipo multiserial encostrado y erecto pueden ser asociadas a las familias: Diastoporidae, Fistuliporidae, Hexagonellidae, Goniocladidae, Stenoporidae, Acanthocladidae o Rhabdomesidae, familias que tienen varias formas de crecimiento, zooides tubulares con aperturas circulares o semicirculares; las especies ramificadas varían en el número de zooides que componen la rama.

Consideraciones paleoambientales de los briozoarios en Ixtaltepec

Tomando en cuenta las características sedimentológicas, los tipos de colonias de briozoarios (Tabla I) y el tipo de asociación biótica (Tabla II), se presentan las siguientes consideraciones:

La unidad API-2 está formada por calcarenita de grano fino. Se han encontrado, en orden de abundancia, colonias de briozoarios de tipo multiserial encostrado, multiserial erecto y unilaminar erecto (Tabla I) asociados a corales rugosos, braquiópodos articulados de formas redondeadas y conchas resistentes, fragmentos de tallos de crinoideos, escasos gasterópodos y bivalvos de hábitos epifaunales (Tabla II).

Asociaciones semejantes han sido descritas para localidades de Inglaterra (McKerrow, 1978). En ellas, uno de los problemas que se han presentado es la manera de interpretar el grado de turbulencia del paleoambiente, dado que las formas orgánicas son muy semejantes, pero presentándose en diferentes proporciones. En el caso de la API-2, la mayor abundancia de briozoarios con formas coloniales masivas (multiserial encostrado y multiserial erecto) indican que el ambiente estaba sujeto a rangos de energía elevada, pero a su vez la presencia de las tres formas permite inferir que la turbidez del medio era baja. Las colonias de briozoarios de tipo multiserial

Colonia Tipo	API 2	API 4	API 5	API 6	API 7	API 8	ASI
Multiserial Encostrado	3	1	1	0	2	2	2
Multiserial Erecto	3	2	2	1	2	2	3
Unilaminar Erecto	1	3	2	1	3	3	3

Tabla I. Distribución de las morfologías coloniales de los briozoarios colectados en los diferentes estratos de la Formación Ixtaltepec; 0: ausencia; 1: poco abundante; 2: abundante; 3 muy abundante.

Organismos	API 2	API 4	API 5	API 6	API 7	API 8	ASI
Briozoarios	*	*	*	*	*	*	*
Braquiópodos	*	*	*	*	*	*	*
Bivalvos	*	*	*	*	*	*	*
Crinoideos	*	*	*	*	*	*	*
Trilobites			*		*	*	*
Gasterópodos	*	*	*	*	*	*	*
Coral	*		*		*		
Conularido	*						
Ofiuroides					*		

Tabla II. Relación de organismos colectados en cada uno de los estratos de la Formación Ixtaltepec.

encontrado, que son las más abundantes en esta unidad, pueden tolerar estos ambientes, a diferencia de las colonias de tipo unilaminar erectas, las cuales son las menos abundantes. Los restos que se encuentran o son muy pequeños o están muy fragmentados. Las colonias de tipo multiserial erecto están presentes en esta unidad, ya que tienen la capacidad de tolerar ambientes que varían de baja a alta energía. Blake (1976), Mckimney (1983) y Jackson y Huges (1985) postulan que las colonias de tipo multiserial erecto habitan ambientes de alta energía ya que esto les permite dispersarse mejor por fragmentación; en los ejemplares colectados, encontramos que se modifica el patrón de crecimiento en varios fragmentos de las colonias de tipo multiserial erecto a lo largo de la rama, asociando esto a cambios en las condiciones ambientales como lo postula Blake (*op cit*). En conclusión, en esta unidad la fauna asociada nos refleja una comunidad que se desarrolló en un ambiente con características arrecifales, con buena iluminación, clima cálido, energía de moderada a alta y baja turbidez (Figura 7).

En la unidad API-4, conformada por lutita, se colectaron los tres tipos de colonias (Tabla I), predominando las de tipo unilaminar erecto sobre los otros tipos de colonias. En esta unidad encontramos como fauna asociada braquiópodos, los cuales presentan conchas planas, no cementadas al sustrato, bivalvos con hábitos de vida excavadores libres, alimentadores de depósito y de suspensión, así como epifaunales alimentadores de suspensión; también encontramos abundantes fragmentos de tallos de crinoideos y gasterópodos (Tabla II).

Considerando que los sedimentos de granos finos se depositan en lugares de aguas tranquilas (Raup y Stanley, 1978), la presencia de colonias bien desarrolladas de tipo unilaminar erecto (más de 4 cm), de tipo multiserial encostrado, no muy abundantes pero bien desarrolladas (más de 3 cm) y el tener muy pocas colonias de tipo multiserial erecto, junto con las características de la fauna acompañante, son indicios de un ambiente de baja energía (Figura 8).

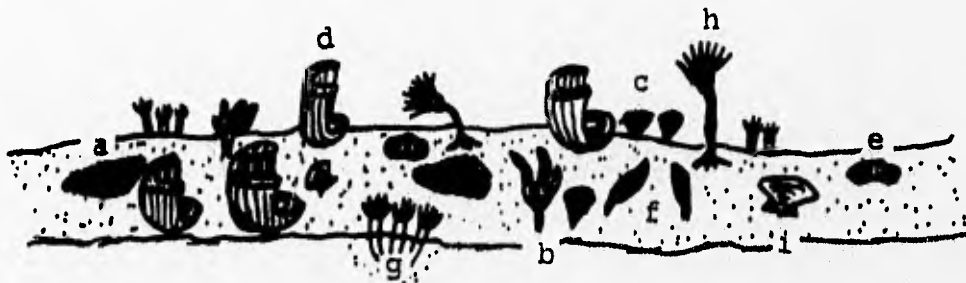


Figura 7. Comunidad fósil de la unidad API-2. a) Briozoario encostrado; b) Briozoario multiseriado erecto; c) Briozoario unilaminar erecto; d), e), f) Braquiópodos; g) Coral; h) Crinoideo; i) Bivalvo. Los dibujos no están a escala.

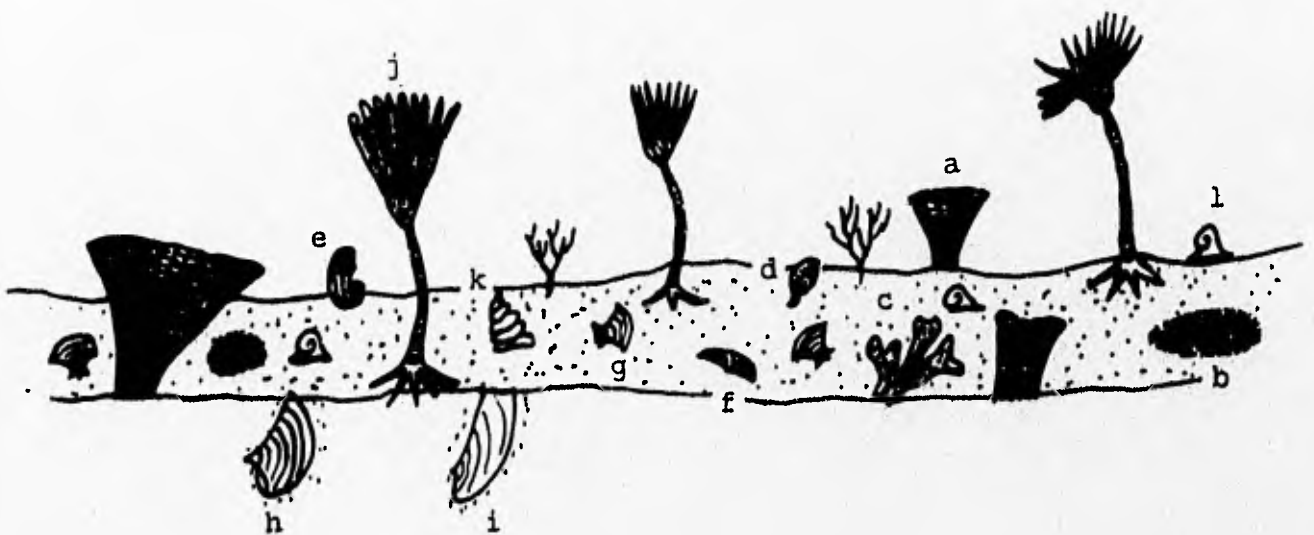


Figura 8. Comunidad fósil de la unidad API-4. a) Briozoario unilaminar erecto; b) Briozoario multiserial encostrado; c) Briozoario multiserial erecto; d), e), f) Braquiópodos; g), h), i) Bivalvos; j) Crinoideo; k), l) Gasterópodos. Los dibujos no están a escala

La API-5 esta constituida por estratos de arenisca intercalados con lutita; en la arenisca encontramos ondulitas sinuosas en fase y festoneadas desfasadas. Dentro de estratos mas gruesos de lutita encontramos los fósiles y tenemos los tres tipos de morfologías coloniales de los briozoarios (Tabla I) Las colonias de tipo multiserial erecto y encostrado se presentan muy escasas. Las colonias de tipo unilaminar erecto a pesar de ser pocas, se presentan en algunos estratos bien desarrolladas y de gran tamaño. La fauna acompañante en esta unidad (Tabla II). la comprenden braquiópodos con conchas redondeadas y no cementados al sustrato, bivalvos, tallos y cálices de crinoideos, trilobites y escasos corales. En los estratos con ondulitas se presentan icnofósiles (rastros de invertebrados). Toda esta información indica que en esta unidad prácticamente había muy poco movimiento de agua. Al tener estratos en donde encontramos las colonias de briozoarios bien preservadas, alternando con estratos en los cuales existen colonias muy fragmentadas y asociadas con gran cantidad de restos de otros organismos, indicando ligera aloctonia, nos hace suponer que esta unidad representa una zona cercana a facies arrecifales, con aguas someras bien iluminadas, en donde las comunidades se establecieron en parches, separadas entre sí por zonas de baja densidad de organismos. Las zonas de parches están representadas por los estratos con gran abundancia de restos orgánicos y las zonas intermedias por los estratos no fosilíferos o con material con signo de ligero transporte (Figura 9).

Dentro de la unidad API-6 en la base tenemos una arenisca bandeada, pasando a estratos arcillosos intercalados con estratos gruesos de arenisca, para terminar la secuencia de la unidad en una lutita fosilífera. Los briozoarios que se colectaron en esta unidad se localizaron en la parte superior de la misma y encontramos solamente colonias mal preservadas y fragmentadas, de tipo multiserial erecto y unilaminar erecto (Tabla I), en arenisca y lutita. En esta unidad encontramos (Tabla II) bivalvos, con hábitos de vida infaunal y epifaunal, así como braquiópodos con características que les permiten tolerar, más que los briozoarios, ambientes de mayor turbidez y agitación. Los crinoideos y los gasterópodos aparecen en los estratos en los cuales se encuentran los briozoarios.

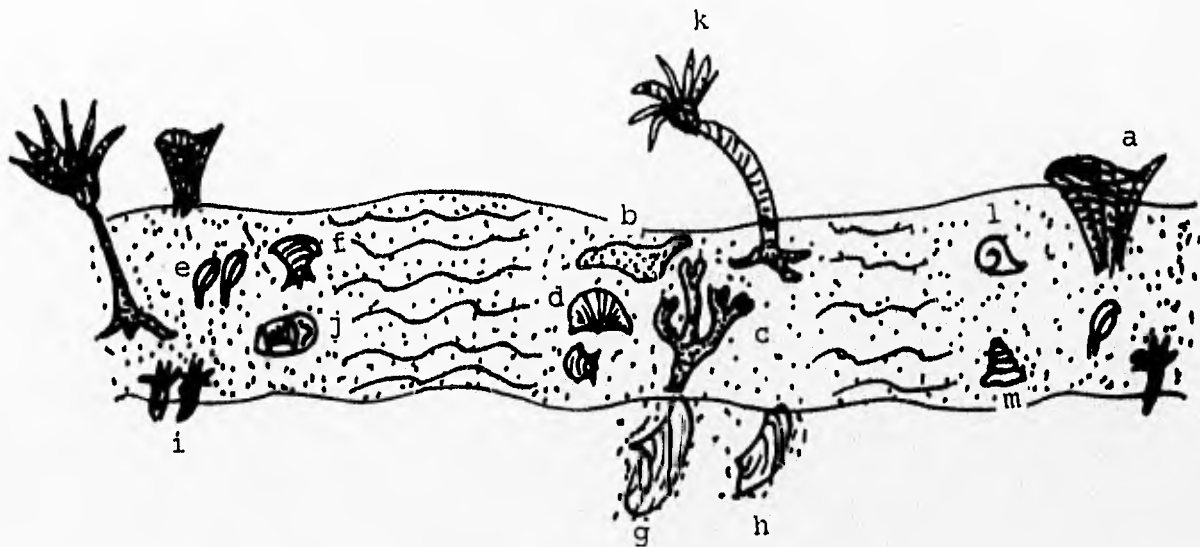


Figura 9. Comunidad fósil de la unidad API-5. a) Briozoario unilaminar erecto; b) Briozoario multiserial encostrado; c) Briozoario multiserial erecto; d), e) Braquiópodos; f), g), h) Bivalvos; i) Coral; j) Trilobite; k) Crinoideo; l), m) Gasterópodos. Los dibujos no están a escala.

Por las características sedimentológicas, se puede observar que esta unidad representa un ambiente en el que la energía presentaba variaciones drásticas durante la depositación, lo cual puede relacionarse con variaciones en la profundidad o por descargas ocasionales de material terrígeno. El tener colonias de briozoarios muy fragmentadas, es otra evidencia de que la unidad estuvo sometida a una alta energía, y el no encontrar colonias de tipo multiserial encostrado, nos indica también que existía arrastre de material, el cual no es tolerado por este tipo de colonias. La fauna dominante en esta unidad está constituida por braquiópodos y bivalvos, los cuales pueden tolerar el arrastre de material y una energía mayor, por lo que podemos suponer que esta unidad representa una zona con energía variable (Figura 10).

La unidad API-7 está constituida por una lutita muy deleznable no fosilífera que cambia a una arenisca de grano fino que en la parte superior presenta laminación cruzada, cambiando a una lutita fosilífera. En este caso, los fósiles se encuentran muy dispersos, y encontramos los tres tipos de morfología colonial de los briozoarios (Tabla I), dominando las colonias de tipo unilaminar erecto. Dentro de la fauna asociada (Tabla II), en esta unidad tenemos la presencia de braquiópodos, bivalvos, crinoideos, trilobites, gasterópodos, corales y un ofiuroideo.

Por las características sedimentológicas de la unidad, cambio de granulometría y estratificación cruzada, se puede suponer que se dieron cambios en la energía del medio durante el depósito. En la parte superior de la unidad, dentro de la lutita fosilífera, podemos inferir que las comunidades se encontraban muy dispersas, posiblemente por la cantidad de alimento disponible o por el desarrollo de asociaciones en parches, de manera semejante a como ocurre en la unidad API-5 (Figura 11).

La API-8 esta constituida por lutita muy fosilífera, en la cual tenemos representadas las tres morfologías coloniales de briozoarios (Tabla I). En esta unidad, predominan claramente las colonias de tipo unilaminar erecto, teniendo ejemplares que superan los 8 cm, los cuales no se encuentran fragmentados. Las colonias de tipo multiserial erecto y encostrado son muy escasas. La fauna acompañante (Tabla II), está representada por braquiópodos, bivalvos, crinoideos, trilobites y gasterópodos. En esta unidad, los braquiópodos, crinoideos y trilobites son más abundantes que en las otras unidades.

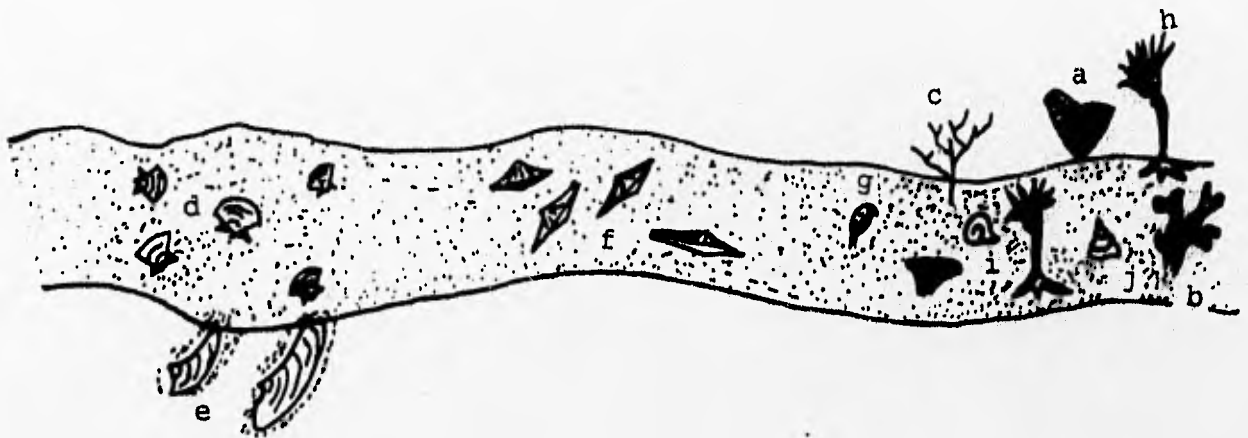


Figura 10. Comunidad fósil de la unidad API-6. a) Briozoario unilaminar erecto; b), c) Briozoario multiserial erecto; d), e) Bivalvos; f), g) Braquiópodos; h) Crinoideo; i), j) Gasterópodos. Los dibujos no están a escala.

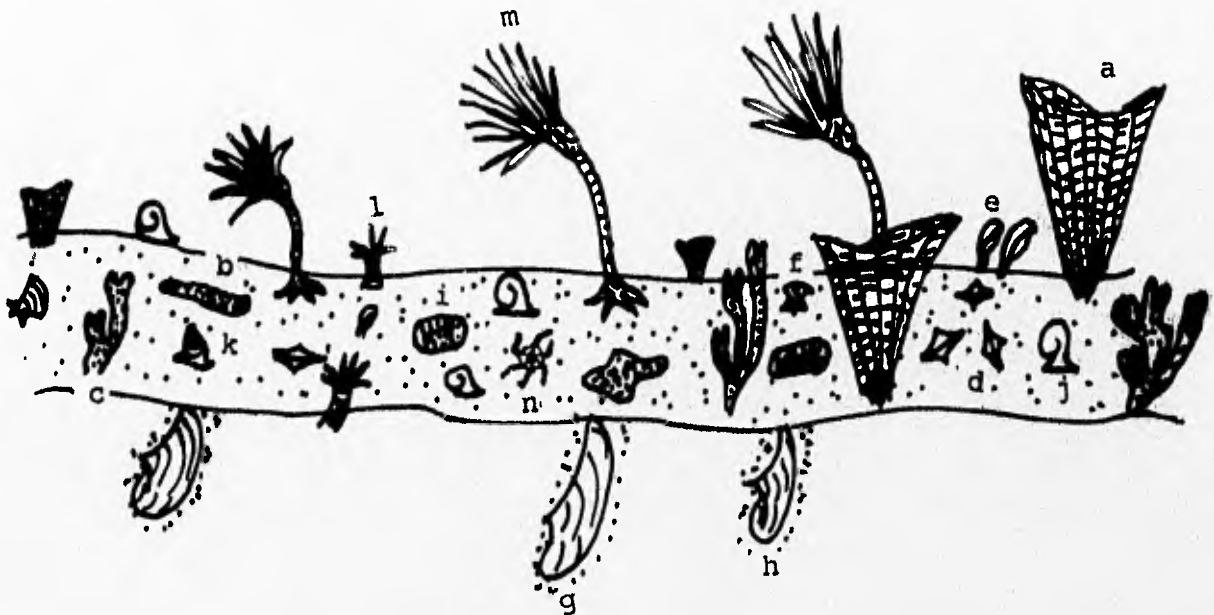


Figura 11. Comunidad fósil de la unidad API-7, API-8 y ASI. a) Briozoario unilaminar erecto; b) Briozoario multiserial encostrado; c) Briozoario multiserial erecto; d), e) Braquiópodos; f), g), h) Bivalvos; i) Trilobite; j), k) Gasterópodos; l) Coral; m) Crinoideo; n) Ofiuroides. Los dibujos no están a escala.

Considerando que la unidad está conformada por lutita y que los organismos que predominan son característicos de aguas quietas, podemos inferir que el ambiente en esta unidad es de aguas con poco movimiento, bien iluminadas y con una gran cantidad de alimento en el fondo (Figura 11).

En el arroyo Los Sauces (ASI), encontramos una serie de estratos lutíticos muy fosilíferos, dentro de los cuales se colectaron los tres tipos de morfologías coloniales de briozoarios (Tabla I). En estos estratos, con diferentes proporciones, las colonias que predominan son las de tipo unilaminar erecto y multiserial erecto. La fauna acompañante está compuesta por braquiópodos, bivalvos, crinoideos, trilobites y gasterópodos. Siendo semejante la litología y la fauna presente a la de la unidad API-8, se establecen características similares (Figura 11).

El análisis de la secuencia de las unidades de muestreo arriba detalladas, indica coherencia ambiental entre ellas, que no se presentan hiatus temporales relevantes y que existe una continuidad sedimentaria. Tomando como base principal estos hechos, y aplicando la Ley de Correlación de Facies propuesta por Johannes Walter (*in* Gignoux, 1955), la cual dice que: "En una serie sedimentaria sencilla, las variaciones de las facies (horizontal) que se observan cerca de un punto dado, reproduce en general las variaciones de las facies de los estratos que siguen verticalmente del punto; o más brevemente: las facies varían de manera análoga vertical y horizontalmente", se puede establecer que los diferentes niveles stratigráficos de la Formación Ixtaltepec se depositaron en facies asociadas a un ambiente arrecifal, en donde encontramos que la base de la columna (Unidad API-2) representa el bioherma arrecifal y los estratos que le siguen facies periarrecifales, con características lagunares, en donde la parte central podría representarse con la unidad API-5, las zonas de desarrollo de parches con las unidades API-4 y API-7, las zonas exteriores al arrecife sujetas a variaciones en el tipo y tasa de depósito por la API-6, y las zonas relacionadas al sotavento por las unidades API-8 y ASI. Desafortunadamente, en estos afloramientos no se encuentran indicios de cercanía de costa, a excepción de la fructificación de pteridosperma que reporta Silva-Pineda (1970), que nos refiera el tipo de arrecife en el cual nos encontramos (Figura 12).

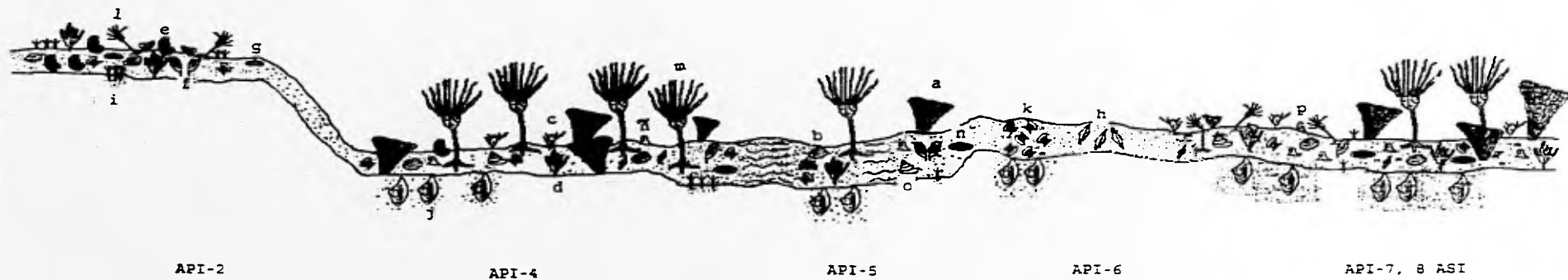


Figura 12. Reconstrucción paleoecológica de la Formación Ixtaltepec.
 a) Briozoario unilaminar erecto; b) Briozoario multiserial
 encostrado; c), d) Briozoario multiserial erecto; e), f)
 g), h) Braquiópodos; i) Coral; j), k) Bivalvos; l), m)
 Crinoideos; n) Trilobite; ñ), o), p) Gasterópodos.

Conclusiones:

- En el área de Santiago Ixtaltepec se cuenta con una gran cantidad de fósiles de briozoarios. Tomando en cuenta la nomenclatura propuesta por McKinney y Jackson (1991), se ha determinado que se presentan tres formas: colonias de tipo multiserial encostrado; colonias multiseriales erectas y colonias de tipo unilaminar erectas.

- En los estratos calcáreos (Unidad API-2) se encontró dominancia de colonias de tipo encostrado y están asociadas a corales y braquiópodos formadores de arrecife. Estas colonias poseen características que les permiten soportar altos niveles de energía. Colonias de tipo multiserial erecto, también se presentan en esta unidad y se explica su presencia dada su capacidad para soportar niveles de energía de alta a moderada.

- Dentro de los estratos arcillosos (Unidades API-4-8 y ASI), las morfologías coloniales dominantes son de tipo multiserial y unilaminar erecta. Las formas encontradas están asociadas a crinoideos, trilobites, gasterópodos, bivalvos excavadores y braquiópodos epifaunales. De estas formas, las colonias unilaminar erecto, indican ambientes de baja energía.

- El análisis del patrón de distribución de las colonias de briozoarios y la fauna asociada a cada una de ellas en la Formación Ixtaltepec, permite establecer que las comunidades propuestas se desarrollaron en ambientes de tipo arrecifal (Unidad API-2) y periarrecifales (Unidades API-4-8 y ASI), bajo condiciones de buena iluminación, poca profundidad, temperaturas cálidas, y poca turbidez. Al no encontrarse dentro de la secuencia ningún hiato, utilizando la ley de correlación de facies propuesta por Johannes Walter, se propone la existencia de una antigua zona arrecifal en donde la base de la columna, con estratos calcáreos, se caracteriza como una zona de alta energía, equivalente al macizo arrecifal, rodeado de zonas periarrecifales, de energía moderada o baja y representadas por los estratos arcillosos. Los cambios verticales que se aprecian, pueden ser asociados al cambio en la profundidad que sufrió el ambiente de depósito, a través del tiempo.

Referencias

- Banta, W. C. 1979. Evolution of avicularia in cheilostome Bryozoa. In R.S. Boardman, A.H. Cheetham & W.A. Oliver.(eds). *Animal Colonies*. Downen, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Penn. p 295-303..
- Best, M.A.1986. Effects of food particle concentration on feeding current velocity in six species of marine Bryozoa. *Marine Biology*. 93: 371-375.
- Best, M.A. & J.P. Thorpe. 1983. Effects of particle concentration on clearance rate and feeding current velocity in marine bryozoan *Flustrellidra hispida*. *Marine Biology*. 77: 85-92.
- Best, M.A. & J.E. Winston. 1984. Skeletal strength of encrusting cheilostome bryozoans. *Biological bulletin*. 167: 390-409.
- Blake, D.B. 1976. Functional morphology and taxonomy of branch dimorphism in the Paleozoic bryozoan genus *Rhabdomeson*. *Lethaia*. 9: 169-78.
- .1980. Homeomorphy in Paleozoic bryozoans: a search for explanations. *Paleobiology*. 6: 451-465.
- Boardman, R. S. and A. H. Cheetham. 1969. Skeletal Growth, Intracolony Variation, and Evolution in Bryozoa: A Review. *Journal of Paleontology*. 43: 205- 243.
- Boardman, R. S. & A. H. Cheetham. 1973. Degrees of colony dominance in stenolaemate and gymmolaemate Bryozoa. In , R. S. Boardman, A. H. Cheetham & W. A. Oliver Jr. (eds). *Animal Colonies*. Hutchinson & Ross. Stroudsburg, Downen. p 121-220.
- Brancroft, A.J. 1986. Secondary nanozoecia in some Upper Palaeozoic fenestrate Bryozoa. *Palaeontology*. 29: 207-212.
- Buitron, S. B.E. 1992. Las rocas sedimentarias del Paleozóico Inferior de México. in J.G. Gutierrez, J. Saavedra & I. Rábano (eds) *Paleozóico Inferior de Ibero-América*. Universidad de Extremadura. p 193-201
- Buss, L. W. 1979. Habitat selection, directional growth and spatial refuges: why colonial animals have more hiding places. In G. Larwood & B. R. Rosen (eds), *Biology and systematics of colonial organisms*. Academic Press. London p 459-497.
- Cheetham, A. H. 1971. Functional morphology and biofacies distribution of cheilostome Bryozoa in the Danian Stage (Paleocene) of Southern Scandinavia. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. 6: 1-87.
- .1986. Branching, biomechanics and bryozoan evolution. *Proceedings of the Royal Society, London. Series B* 228: 157-171.

- Cheetham, A. H. & L. A. C. Hayek. 1983. Geometric consequences of branching growth in aconiform Bryozoa. *Paleobiology*. 9: 240-260.
- Cheetham, A. H. & E. Thomsen. 1981. Functional morphology of arborescent animals: strength and design of cheilostome bryozoan skeletons. *Paleobiology*. 7: 355-383.
- Coates, A. G. & J. B. C. Jackson. 1985. Morphological themes in the evolution of clonal and aconal marine invertebrates. In J. B. C. Jackson, L. W. Buss & R. E. Cook (eds). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press. New Haven. p 67-106.
- Cook, P. L. 1979. Some problems in interpretation of heteromorphy and colony integration. In J. B. C. Jackson, L. W. Buss & R. E. Cook (eds). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press. New Haven. p 193-210.
- Cuffey, R. J. 1967. Bryozoan *Tabulipora carbonaria* in Wreford megacyclothem (Lower Permian) of Kansas. *University of Kansas Paleontological Contributions, Bryozoa, Article 1*. 1-96
- Gignoux, M. 1955. *Stratigraphic geology*. W. H. Freeman Co. 1-15 pp.
- Hinds, R. W. 1975. Growth mode and homeomorphism in cyclostome Bryozoa. *Journal of Palaeontology*. 49: 875-910.
- Jackson, J.B.C. 1979. Morphological Strategies of Sessile Animal. In J. B. C. Jackson, L. W. Buss & R. E. Cook (eds). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press. New Haven. p 499-555
- Jackson, J. B. C. & T. P. Huges. 1985. Adaptive strategies of coral-reef invertebrates. *American Scientist*. 73: 265-274.
- Jebram, D. 1979. Interrelations of nutrition, food uptake, and growth in bryozoans. In: G.P. Larwood & M.B. Abbott (eds.). *Advances in Bryozoology*. Academic Press. London. p 121-140.
- Kaufman, K. W. 1973. The effect of colony morphology on life-history parameters of colonial animals. 221-222. In R. S. Boardman & W. A. Oliver (eds), *Animal Colonies*. Hutchinson and Ross. Dowden, Stroudsburg, Penn. p 221-222.
- Lidgard, S. 1985. Zooid and colony growth in encrusting cheilostome bryozoans. *Palaeontology*. 28: 255-291.
- Mckerrow, W.S. 1978. *The ecology of fossils*. The Mit Press, Cambridge. Massachusetts. p 383.
- McKinney, F. K. 1977. Functional interpretation of lyre-shaped Bryozoa. *Paleobiology*. 3: 90-97.
- . 1979. Some paleoenvironments of the coiled fenestrate bryozoan *Archimedes*. In G. P. Larwood & M. B. Abbott (eds). *Advances in bryozoology*. Academic Press. London. p 321-336.

- . 1980. Erect spiral growth in some living and fossil bryozoans. *Journal of Paleontology*. 54: 597-613.
- . 1983. Asexual colony multiplication by fragmentation: an important mode of genet longevity in the Carboniferous bryozoan *Archimedes*. *Paleobiology*. 9: 35-43.
- . 1986. Historical record of erect bryozoan growth forms. *Proceedings of the royal Society London, Series b* 228: 133-148.
- McKinney, F. K. & H. W. Gault. 1980. Paleoenvironment of Late Mississippian fenestrate bryozoans, eastern United States. *Lethaia*. 13: 127-146.
- McKinney, F. K. & J. B. C. Jackson. 1991. **Bryozoan Evolution**. The University of Chicago Press. 258 pp.
- Moore, R. C. (de). 1953. **Treatise on Invertebrate Paleontology**. Part G. Bryozoa. 253p. Geological Society of America. University of Kansas Press.
- Morales-Soto, S. 1984. **Estudio Paleocológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca**. Tesis Profesional, Fac. de Ciencias UNAM. 57 p.
- Morón, R.A. y M.C. Perrilliat M. 1988. Una especie nueva del género *Griffithides* Portlock (Arthropoda, Trilobita) del Paleozoico Superior de Oaxaca. *Revista del Instituto de Geología, U.N.A.M.* 7: 67-70.
- Newell, N. D. 1952. Periodicity in invertebrate evolution. *Journal of Paleontology*. 26: 371-385.
- Okamura, B. 1984. The effects of ambient flow velocity, colony size, and upstream colonies on the feeding success of Bryozoa. Part I. *Bugula stolonifera* Ryland, an arborescent species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 83: 179-193
- Ortega-Gutierrez, F., J. Ruiz & E. Centeno-García. 1995. Oaxaquia, a Proterozoic microcontinent accreted to North America during the Late Paleozoic. *Geology*. 23(12): 1127-1130.
- Pantoja-Alor, J. 1970. Rocas sedimentarias paleozoicas de la región Centro-Septentrional de Oaxaca. In: L. R. Segura y R. Rodríguez-Torres (eds), *Libro Guía de la excursión México Oaxaca*. Sociedad Geológica Mexicana. p 67-84.
- Quiroz-Barroso, S. A. 1995. **Bivalvos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca**. Tesis de Doctorado. Fac. de Ciencias. UNAM. 86 p.
- Raup, D.M & S.M. Stanley. 1978. **Principles of Paleontology**. W.H. Freeman and Company. 482 p.
- Rider, J. & R. Cowen. 1977. Adaptive architectural trends in encrusting ectoprocts. *Lethaia*. 10: 29-41

Robison, R.A. y Pantoja-Alor 1968 Tremadocian Trilobites from the Nochixtlán Region, Oaxaca Mexico. *Journal of Paleontology*. 42: 767-800.

Rodríguez-Benitez, J. L. 1983. **Estudio Palinoestratigráfico de las Formaciones Paleozóicas Tiñu, Santiago e Ixtaltepec, de la Región de Nocixtlán, Oaxaca.** Tesis Profesional. Instituto Politécnico Nacional. ESIA.

Ross, J.P. 1979. Ectoproct Adaptations. 283-294. In: G.P.Larwood & M.B.Abbott (eds). *Advances in Bryozoology*. Academic Press. London. p 283-294.

Schopf, T. J. M. 1969. Paleoecology of ectoprocts (bryozoans). *Journal of paleontology* 43 234-244.

----.1976. Environmental versus genetic causes of morphologic variability in bryozoan colonies from the deep sea. *Paleobiology*. 2: 156-165.

Silva-Pineda, A.1970. **Fructificación de pteridosperma en el Pensilvánico de Oaxaca.** Sociedad Geológica Mexicana, Primera Convención Nacional, Resúmenes. 85-86 pp.

Simonsen, A. H. & R. J. Cuffey. 1980. Fenestrate, pinnate and associated barnacle borings in the Wreford megacyclothem (Lower Permian) of Kansas, Oklahoma and Nebraska. University of Kansas Paleontological Contributions 101, p 1-38.

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

----. 1994. **Braquiópodos Pensilvánicos del Area de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca.** Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias UNAM. 55 p.

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

Sour-Tovar, F; M.A. Calderón M. y F. Ramírez H. 1982. **Comunidades arrecifales de la Formación Ixtaltepec de edad pensilvánica, Oaxaca México.** VI Congreso Nacional de Zoología. Libro de resúmenes. Paleobiología, resumen 2.

Sour-Tovar, F y S. A. Quiroz-Barroso. 1989. Braquiópodos Pensilvánicos (Strophomenida) de la Formación Ixtaltepec, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*. 2(1): 38-395.

Tavener-Smith, R. 1969. Skeletal structure and growth in the Fenestellidae (Bryozoa). *Paleontology*. 12: 281-309.

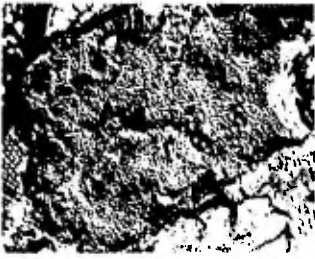
Taylor, P. D. 1979a. Functional significance of contrasting colony form in two Mesozoic encrusting bryozoans. *Palaeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*. 26: 151-158.

----. 1979b. The inference of extrazoidal feeding currents in fossil bryozoan colonies. *Lethaia* 12: 47-56.

Utgard, J. 1973. Mode of colony growth, autozooids, and polymorphism in the bryozoan order Cystoporata. In: *Animal colonies*. R. S. Boardman, A. H. Cheetham & W. A. Oliver, Jr (eds). Hutchinson & Ross. Stroudsburg, Dowden. p 317-360.

Wiston, J. E. 1979. Current-related morphology and behavior in some Pacific coast bryozoans. In: G. P. Larwood & M. B. Abbott (eds). *Advances in bryozoology*. Academic Press. London. p 247-268.

L A M I N A I



1



3



4



2



5



6

L A M I N A I

Figura 1. Ej. FCMP/E₁-1846. Colonia de tipo Multiserial encostrado. X 1.5

Figura 2. Ej. FCMP/E₁-1847. Colonia de tipo Multiserial encostrado. X 1.5

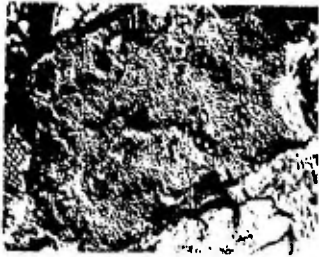
Figura 3. Ej. FCMP/E₁-1848. Colonia de tipo Multiserial erecto. X 1.5

Figura 4. Ej. FCMP/E₁-1849. Colonia de tipo Multiserial erecto. X 1.5

Figura 5. Ej. FCMP/E₁-1850. Colonia de tipo Multiserial erecto. X 1.5

Figura 6. Ej. FCMP/E₁-1851. Colonia de tipo Unilaminar erecto. X 1.5

L A M I N A I



1



3



4



2



6



5

L A M I N A II

Figura 1. Ej. FCMP/E₁-1852. Colonia de tipo Unilaminar erecto. X 1.5

Figura 2. Ej. FCMP/E₁-1853. Colonia de tipo Unilaminar erecto. X 1.5

Figura 3. Ej. FCMP/E₁-1854. Colonia de tipo Unilaminar erecto. X 4

Figura 4. Ej. FCMP/E₁-1855. Colonia de tipo Unilaminar erecto. X 1.5

Figura 5. Ej. FCMP/E₁-1856. Colonia de tipo Unilaminar erecto. X 1.5

L A M I N A I I



1



2



3



4



5