

121
zej

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

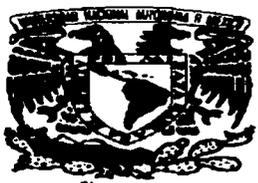
BRAQUIOPODOS ESPIRIFERIDOS DE LA
FORMACION SANTIAGO. MISISIPICO INFERIOR
EN EL MUNICIPIO DE NOCHIXTLAN. OAXACA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G O

P R E S E N T A :
DANIEL NAVARRO SANTILLAN

DIRECTOR DE TESIS: M. en C. FRANCISCO SOUR TOVAR



UNIVERSIDAD DE ESTUDIOS PROFESIONALES



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



MÉXICO, D.F.

1997

**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
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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:
"Braquiópodos espiriféridos de la Formación Santiago. Misisípico
Inferior en el Municipio de Nochixtlán, Oaxaca".

realizado por Daniel Navarro Santillán

con número de cuenta 8638545-1 , 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	Dra. Gloria Alencaster Ybarra
Propietario	Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso
Suplente	Dr. Francisco Javier Vega Vera
Suplente	M. en C. Pedro García Barrera

FACULTAD DE CIENCIAS

Coordinación Departamental de Biología

**COORDINACION GENERAL
DE BIOLOGIA**

Handwritten signatures:
 1. *[Signature]*
 2. *[Signature]*
 3. *[Signature]*

*"Siempre suspiramos por visiones de belleza,
siempre suspiramos por mundos desconocidos"*

Máximo Gorki

A mi "Mamá Beatriz", con todo el amor y agradecimiento del mundo, por su apoyo y cariño infinitos, sin el cual este proyecto no hubiera sido posible.

A mi Mamá Teresa y a mi Tío Salvador, por todo lo que me han brindado para mi realización.

A Fabiola y Gabriel, con todo mi cariño

A toda mi familia, por hacer de mi una persona más humana.

A mis amigos, por estar siempre a mi lado y compartir mis sueños.

El presente trabajo se realizó en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., bajo la dirección del M. en C. Francisco Sour Tovar. Forma parte del proyecto "Invertebrados Paleozoicos de México".

Agradecimientos

A la Dra. Gloria Alencaster, a la Dra. Sara Alicia Quiroz, al Dr. Francisco Javier Vega, al M. en C. Francisco Sour, y al M. en C. Pedro García, por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo, así como a sus valiosos comentarios.

Una mención muy especial al M. en C. Francisco Sour, por aceptar dirigir este trabajo, por todo el apoyo que brindo para la realización del mismo, por permitirme formar parte del estupendo equipo de trabajo del Museo de Paleontología, por su asesoría académica y por su paciencia infinita

A todos los profesores y compañeros del Museo de Paleontología, por su amistad y por su apoyo durante las salidas al campo.

Al Biólogo Hector Hernández, por su valiosísima ayuda en la obtención del material fotográfico.

A la M. en C. Susana Magallón, por el artículo de Weller (1914), conseguido en Chicago, sin el cual este trabajo no hubiera estado tan completo.

A mis amigos, con quienes he compartido mi pasión por la biología, la paleontología y el cine, entre otras muchas cosas: María Elena Chanéz, Martha G. Rocha, Kenia Valderrama, Magdalena Lopez, Ivonne Sanchez, Erika Trueba, Georgina, Suraya Borrego, Teresa Contreras, Fidel Armendáriz, Jorge Calderón, Jose Manuel Linares, Victor M. Tercero, Oscar Trujillo, Alfonso Montañez, y Emir Rodríguez, mil gracias por su amistad y compañía.

Quiero agradecer de manera muy especial a Mayra Y. Salazar, Itzia E. Nieto, Angelica G. Martínez y Natasha C. Villaseñor, por su apoyo moral e incondicional en la realización de este y otros proyectos.

Indice

Resumen	1
Introducción	2
Objetivos	4
Antecedentes	4
Area de Estudio	
I. Ubicación	6
II. Estratigrafía General	6
III. Estratigrafía de la Formación Santiago	8
Metodología	12
Paleontología Sistemática	13
Discusión	
I. Análisis Tafonómico y Paleoambiente	24
II. Análisis Estratigráfico	25
III. Análisis Paleogeográfico y Paleobiogeográfico	26
Conclusiones	30
Referencias Bibliográficas	31

Resumen

Se describe la fauna de braquiópodos espiriferidos colectada en el Miembro Inferior de la Formación Santiago en la localidad tipo del Arroyo de las Pulgas, Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Las especies descritas pertenecen a la Clase Articulata, Orden Athyridida (*Actinoconchus lamellosus*), Orden Spiriferida (*Torynifer pseudolineatus*) y Orden Spiriferinida (?*Syringothyris* sp. y *Punctospirifer* sp.). El análisis de los ejemplares asignados a ?*Syringothyris* sp. y *Punctospirifer* sp., indica que son especies no descritas previamente.

La asociación entre *Actinoconchus lamellosus* y *Torynifer pseudolineatus* permite, por una parte, establecer una edad del Misisípico Inferior, pisos Kinderhookiano-Merrameciano, para las rocas portadoras, y por otra, una posible conexión geográfica con la Paleoprovincia del "Mid-Continent" del centro y este de los Estados Unidos.

La calcarenita portadora de estos espiriferidos también presenta corales tabulados, briozoarios, braquiópodos estrofoménidos y rinconélidos, bivalvos pterioideos, y crinoideos. Este conjunto faunístico representa una comunidad que se desarrolló en un ambiente de características peri-arrecifales.

Introducción

Los braquiópodos son invertebrados marinos, asegmentados, celomados triploblásticos con un plan corporal oligómero (Rowell y Grant, 1987; Rudwick, 1970). Secretan una concha consistente en dos valvas que encierra a la mayor parte del cuerpo del animal. Esta característica los hace superficialmente semejantes a los moluscos bivalvos, especialmente a las almejas, sin embargo en detalle hay poca similitud. La concha casi siempre muestra una simetría bilateral perfecta en donde el plano corre a través de la línea media de ambas valvas y no como en la mayoría de los moluscos bivalvos, en los que el mismo plano se presenta sobre la línea de la comisura. Otras diferencias muy claras aparecen en la anatomía interna de braquiópodos y pelecípodos, grupos que no están relacionados filogenéticamente.

A pesar de las diferencias morfológicas entre las especies, todos los miembros del Phylum Brachiopoda comparten un plan fisiológico básico que les permite vivir en una gran diversidad de ambientes, desde la línea de costa hasta planicies abisales, desde regiones polares hasta los trópicos, y en diferentes tipos de sustrato marino, rocoso, arenoso o lodoso (Rudwick, 1970; Richardson, 1986). Esta amplia distribución de hábitats es posible debido a que los órganos de respiración, alimentación, digestión, excreción y reproducción (todos encerrados por las dos valvas del braquiópodo), pueden funcionar en casi cualquier ambiente marino (Richardson, 1986).

Se conocen aproximadamente 300 especies actuales de braquiópodos agrupadas en 100 géneros, formando sólo una pequeña proporción de la biota marina total. Excepcionalmente son elementos dominantes de la megafauna, como en algunas regiones del Antártico, y muchos son gregarios, siendo encontrados en grandes concentraciones en un lugar y ausentes en localidades cercanas con ambientes similares (Dodd y Stanton, 1981). Todas las especies conocidas forman parte de la fauna bentónica sésil y la mayoría son epifaunales. Generalmente se encuentran fijos de manera permanente al piso marino o a objetos en él, y solamente durante un breve periodo larval son nadadores libres o son arrastrados por las corrientes hacia nuevas áreas. La mayor parte de su organización funcional puede relacionarse a su modo de vida. Sus órganos de locomoción y sensoriales están muy poco desarrollados. Su defensa contra los depredadores u otras amenazas es completamente pasiva, dado que todo lo que pueden hacer, aparte de ser inconspicuos, es cerrar su concha cuando hay amenaza de peligro. Al igual que otros animales sésiles, se alimentan filtrando las pequeñas partículas alimenticias del agua marina que los rodea. La reproducción generalmente

involucra únicamente la expulsión de las células reproductoras hacia el agua y depende de las oportunidades de fertilización y desarrollo larvario (Rudwick, 1970).

Algunos de los procesos necesarios para la vida del braquiópodo son llevados a cabo por un órgano multifuncional, el lofóforo, el cual está separado de la cavidad del cuerpo por una membrana (el manto). El lofóforo se encarga de las funciones alimenticias, respiratorias y de excreción; también puede servir como bolsa incubatriz y probablemente como órgano almacenador de grasa. Dado que cuando las valvas están cerradas y el pedicelo retraído, los tejidos blandos de los braquiópodos son inaccesibles a depredadores potenciales, excepto para algunos tipos de asteroideos, estos organismos son raramente molestados por otros animales marinos. Otra posible razón por la que no son utilizados como alimento puede ser que sus tejidos blandos no tengan un sabor agradable a los depredadores (Richardson, 1986).

En el registro fósil, los braquiópodos aparecen por primera vez en rocas del Cámbrico Inferior y fueron particularmente abundantes durante la mayor parte de la Era Paleozoica, en la que se reconocen tres periodos (Ordovícico, Devónico y Pérmico) en que su diversificación y variación morfológica fue mayor, llegando a dominar, por su abundancia y diversidad, en las asociaciones con bivalvos, briozoarios, esponjas, ascideas, corales y otros invertebrados sésiles (Rudwick, 1970; McKerrow, 1978; Clarkson, 1986). La extinción mundial que afectó a muchos grupos de organismos a finales del Pérmico, también involucró a los braquiópodos. Aunque el phylum se recobró parcialmente durante el Jurásico, nunca recuperó su dominancia relativa, ni su diversidad anterior (Rowell y Grant, 1987).

Presentando tasas de evolución muy rápidas, hasta el momento se han descrito alrededor de 3100 géneros de braquiópodos fósiles que son sumamente abundantes, fáciles de coleccionar y muchos de ellos con patrones de distribución cosmopolita. Con estos rasgos han probado ser uno de los grupos de invertebrados de mayor utilidad en análisis estratigráficos y paleogeográficos, particularmente para rocas del Paleozoico (Rowell y Grant, 1987).

El estudio de los braquiópodos fósiles en México, a pesar de ser incipiente, ha demostrado que son abundantes en diversas localidades paleozoicas y mesozoicas. Sin embargo, los trabajos sistemáticos son escasos y existe la necesidad de conocer a detalle los contenidos faunísticos de dichas localidades para contar con las bases taxonómicas que permitan establecer correlaciones estratigráficas y paleobiogeográficas confiables.

Objetivos

Dadas estas consideraciones, como parte del proyecto "Invertebrados Paleozoicos de México", que se desarrolla en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., se planteó el desarrollo del presente trabajo, estableciendo como objetivos:

- Llevar a cabo el estudio sistemático de la fauna de braquiópodos espiriféridos que han sido colectados en las rocas misisípicas de la Formación Santiago en el área de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca.
- Analizar las implicaciones estratigráficas, paleogeográficas y paleobiogeográficas de esta fauna.

Antecedentes

A partir de la descripción formal de las unidades litoestratigráficas paleozoicas del área de Nochixtlán, en el Estado de Oaxaca (Pantoja-Alor y Robison, 1967; Pantoja-Alor, 1970) se han llevado a cabo diversos estudios paleontológicos en las rocas de las diferentes formaciones que afloran en esta región.

La Formación Santiago fue asignada al Misisípico por la presencia de los braquiópodos *Kitakamithyris* y *Rotaia*, estudiados por Cooper (in Pantoja-Alor, 1970). Los estudios paleontológicos realizados en esta formación se limitan a la mención de la presencia de icnofósiles del género *Scalartituba* por Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1990, 1991) y del bivalvo *Streblochondria* (Quiroz-Barroso, 1995). Este último estudio también menciona que la asociación fósil, su grado de conservación y las características sedimentológicas de las rocas portadoras, indican la presencia de una comunidad arrecifal similar a las que han sido estudiadas en otras regiones carboníferas del mundo, como la "Brachiopod Calcarenite Community" de Inglaterra, descrita por McKerrow (1978).

La Formación Tiñú, de edad Tremadociana y que se encuentra subyaciendo discordantemente a la Formación Santiago, también fue descrita por Pantoja-Alor y Robison (1967). Sobre la fauna asociada, Clark (in Pantoja-Alor, 1970) estudió los conodontos; Robison y Pantoja-Alor (1968) describieron 21 géneros con 28 especies de trilobites; Yochelson (1968) identificó una nueva especie de gasterópodo (*Eubucania mexicana*); Flower (1968), describió dos especies nuevas de cefalópodos; Sour-Tovar *et al.* (1982a) mencionan la presencia de graptolitos dendroideos en esta formación; Buitrón y Rivera (1984) describieron la fauna de braquiópodos inarticulados; Armella y

Cabaleri (1984) analizaron las microfacies y las biofacies del afloramiento del Río de las Salinas; Rivera y Buitrón (1986), y Sour-Tovar y Buitrón (1987) analizaron la fauna de graptolitos de esta formación y establecen la existencia de un límite Cámbrico-Ordovícico en la región. Sour-Tovar (1987, 1990) llevó a cabo un estudio paleoecológico de la Formación Tiñú en su afloramiento de Santiago Ixtaltepec, describiendo tres biocenosis y una tanatocenosis, asociadas cada una de ellas a diferentes estratos de la Formación Tiñú. Además, Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1991) describieron marcas de forrajeo pertenecientes al género *Arthophycus*.

La Formación Ixtaltepec, que sobreyace a la Formación Santiago, fue considerada de edad pensilvánica temprana-media en base a la presencia de los braquiópodos *Linoproductus*, *Anthracospirifer occidus* y *Reticulatia*, estudiados por Cooper en 1966 (in Pantoja-Alor, 1970). A partir de esa fecha se han realizado diversos estudios paleontológicos en esta formación. Silva-Pineda (1970) reportó un esporangióforo de pteridosperma del género *Whittleseya*; Morón-Ríos y Perrilliat (1988) identificaron una especie nueva de trilobite del género *Griffithides*; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1989) describieron la fauna de braquiópodos estrofoménidos; Sour-Tovar (1994) mencionó la presencia de 13 géneros con 16 especies de braquiópodos, incluyendo dos especies nuevas; Quiroz-Barroso (1995) analizó una fauna de 18 géneros con 26 especies de bivalvos, de entre los cuales se establece a *Palaeonello sinuosus* como una especie nueva; Quiroz-Barroso y Sour-Tovar (1995) reportaron el hallazgo del primer ofiuroides fósil para el Pensilvánico de México; Ortiz-Lozano (1996) analizó las diferentes formas coloniales de briozoarios de esta formación. También Sour-Tovar et al. (1982b) y Morales-Soto (1984) han efectuado estudios enfocados al análisis de las asociaciones fósiles y sus implicaciones ambientales.

Existen trabajos que incluyen a las formaciones Tiñú, Santiago e Ixtaltepec, enfocados a la evaluación geológica, económica y petrolera del área, así como al análisis bioestratigráfico de los acritarcas (Rodríguez-Benítez, 1983) y un estudio estratigráfico (Malpica, 1978).

Area de Estudio

I. Ubicación

La Formación Santiago aflora en diversas localidades ubicadas entre los 17°29' y los 17°34' de latitud norte y los 97°05' y 97°08' de longitud oeste (fig. 1), todas localizadas en el Municipio de Nochixtlán, al noroeste de la Ciudad de Oaxaca, con la cual se comunica por la Carretera Federal 190.

La sección tipo (A-B, de la fig. 1) se encuentra en el Arroyo de Las Pulgas, aproximadamente a 600 m al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec. 300 m al norte del mismo poblado se encuentra el Arroyo de los Sauces, con afloramientos misisípicos y pensilvánicos. Otros afloramientos con material carbonífero se localizan al sur de Santiago Ixtaltepec, aproximadamente a 200 m sobre la vereda que va a Tierra Caliente y al Arroyo Totoyac.

II. Estratigrafía General

Las rocas sedimentarias paleozoicas de las localidades de Tiñú y Santiago Ixtaltepec en la región de Nochixtlán, Oaxaca, fueron descritas originalmente por Pantoja-Alor (1970).

La unidad más antigua y que forma el basamento sobre el que descansa la columna paleozoica de Tiñú y Santiago Ixtaltepec, consiste de esquisto, gneis, granito gnéisico, aplita, pegmatita y roca verde de edad precámbrica. De acuerdo con Fries (*in* Pantoja-Alor, 1970), el metamorfismo de dichas rocas ocurrió en una época que equivale en edad a la Orogenia Grenvilliana del oriente de Canadá, y propone para este evento metamórfico del sur de México, y su actividad ígnea asociada, el nombre de Orogenia Oaxaqueña.

El Paleozoico Inferior está representado por la Formación Tiñú (fig. 2), consistente de una serie de clásticos de origen marino de edad cámbrico-ordovícica, que consta de caliza, lutita, limolita y arenisca de color gris amarillento y abigarrado, que descansa en discordancia angular sobre las rocas metamórficas del zócalo Precámbrico y subyace, discordantemente, a rocas del Paleozoico Superior, del Mesozoico y del Terciario. El grosor de esta formación varía de 23 m a poco más de 200 m (Pantoja-Alor, 1993).

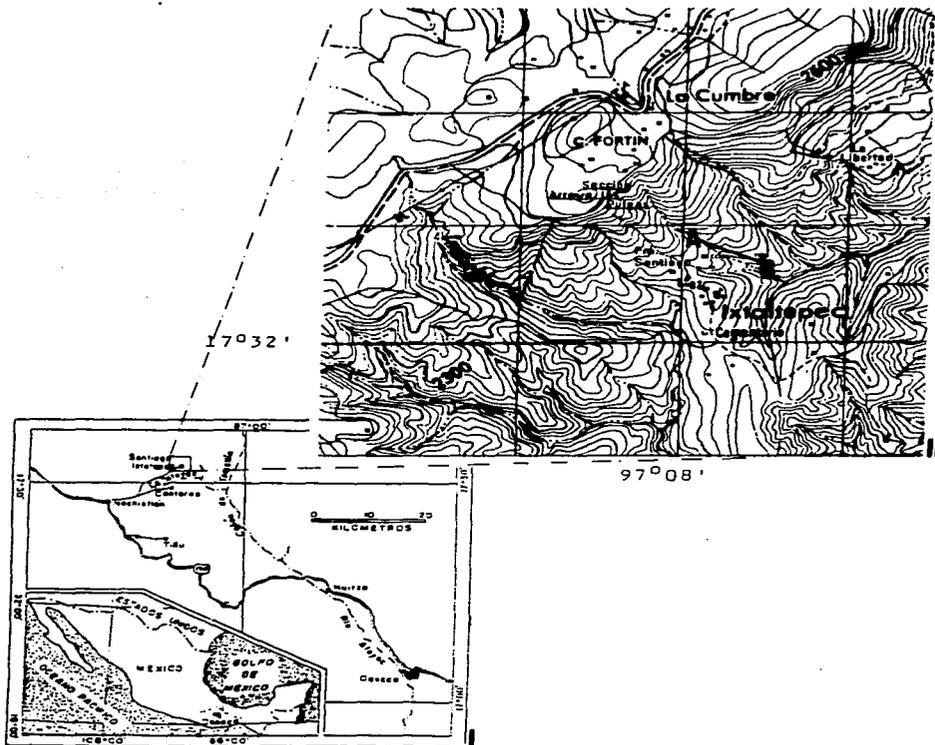


Figura 1.- Ubicación del área de estudio. I. Mapa general. II. Mapa topográfico y localización de la sección tipo (A-B) de la Formación Santiago en el Arroyo de las Pulgas al norte de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca (Basado en Sour-Tovar, 1994).

A los clásticos del Paleozoico Superior (fig. 2) se les ha dividido en tres formaciones: Formación Santiago de edad misisípica, Formación Ixtaltepec de edad pensilvánica y Formación Yododeñe de edad pensilvánica tardía-pérmica temprana (Pantoja-Alor, 1970). Las rocas misisípicas comprenden una serie de clásticos de origen marino, consistentes de caliza, arenisca, limolita y lutita, que sobreyace en discordancia angular a los clásticos de la Formación Tiñú y está cubierta por las rocas marinas de la Formación Ixtaltepec, de edad pensilvánica. Esta última, a su vez, subyace discordantemente a la Formación Yododeñe, que comprende una gruesa secuencia de conglomerado con intercalaciones de arenisca y limolita, y que es cubierta también discordantemente por una serie de conglomerado rojo que ha sido señalada como la base de las secuencias mesozoicas y terciarias de la región. Debido a la ausencia total de fósiles, a la Formación Yododeñe se le asignó una edad pensilvánica tardía-pérmica temprana, en base a su litología, posición estratigráfica y marco tectónico (Pantoja-Alor, 1970).

Hacia el sudeste del área afloran las capas continentales Yanhuítlan (Salas, 1949) del Terciario Superior, constituidas por un conglomerado de caliza y pedernal con intercalaciones de limolita y arenisca roja, mal litificadas, y que cubren discordantemente las secciones del Paleozoico y Mesozoico.

III: Estratigrafía de la Formación Santiago

La Formación Santiago (fig. 3) fue descrita formalmente por Pantoja-Alor (1970) "*como una serie de clásticos de origen marino, consistentes de caliza, arenisca, limolita y lutita que sobreyacen, con discordancia angular, a los clásticos suprayacentes de la Formación Tiñú y que pasan transicionalmente a los clásticos de la Formación Ixtaltepec*". Por sus diferencias litológicas, a la Formación Santiago se le dividió en dos miembros fácilmente identificables, un Miembro Inferior de características calcáreas, que en su parte superior contiene intercalaciones delgadas de lutita y margas, y un Miembro Superior lutítico con intercalaciones de limolita, arenisca y caliza. Posteriormente, Quiroz-Barroso (com. pers., 1996) ha señalado la presencia de una discordancia muy marcada entre la Formación Santiago, del Misisípico Inferior y la Formación Ixtaltepec, del Pensilvánico Inferior-Medio.

Durante el presente trabajo, para la sección tipo de la Formación Santiago, en el Arroyo de las Pulgas, se midió un espesor de 161 m. El Miembro Inferior Calcáreo se inicia con 9 metros de un

conglomerado fino de cuarzo, cementado con carbonatos ligeramente arcillosos y que sobreyace a los estratos arcillosos claramente identificables del Miembro Superior de la Formación Tiñú. A dicho conglomerado le sigue una caliza de color gris claro, microcristalina, con un espesor de cerca de 14 metros y que en su parte superior presenta un banco masivo de braquiópodos y corales. Sobre este estrato se encuentran 44 metros de arenisca calcárea de estratificación delgada, de color amarillo y gris, que intemperiza a rojo, con intercalaciones delgadas de lutita y marga y que contienen abundantes moldes de braquiópodos y bivalvos, tallos de crinoideos e impresiones de briozoarios y corales. En estas capas de arenisca calcárea de la Formación Santiago fueron colectados los ejemplares que se describen en el presente trabajo. El espesor total de este miembro en la sección medida es de aproximadamente 67 m.

El primer tercio del Miembro Superior es una secuencia de lutitas verdosas, que intemperiza en láminas y agujas muy finas, formando bancos gruesos con intercalaciones de arenisca calcárea, amarillenta, de grano fino y en capas delgadas. La parte central de este miembro se caracteriza por una arenisca de grano fino, poco calcárea y amarillenta. El tercio superior de este miembro está formado por una lutita gris-verdosa (abigarrada), en bancos gruesos con intercalaciones de arenisca calcárea de color gris-verdoso que intemperiza a café-rojizo y negro. Diversos estratos de este último tercio presentan icnofósiles pertenecientes al género *Scalartuba* (Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1990, 1991) que pueden ser utilizados para señalar el límite superior de las rocas misisípicas. El espesor total del Miembro Superior en la sección medida es de aproximadamente 94 m tomando como cima a la última capa encontrada con *Scalartuba*.

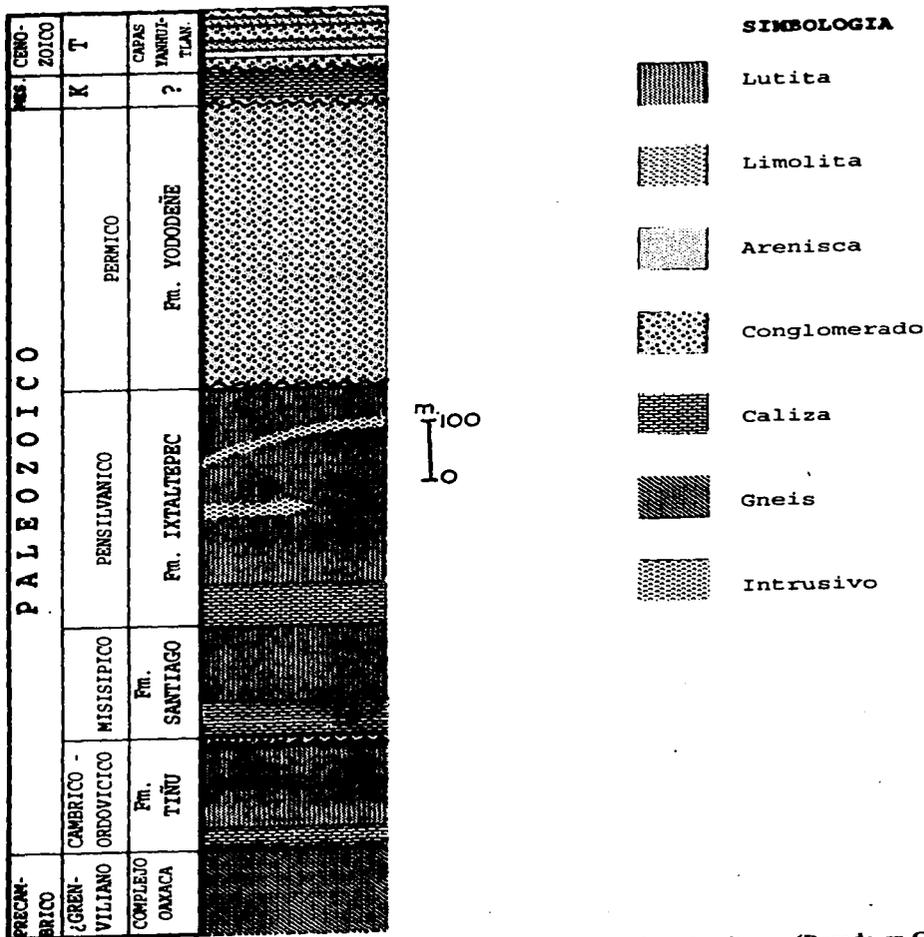


Figura 2.- Columna estratigráfica general del área de Santiago Ixtaltepec (Basada en Quiroz-Barroso, 1995).

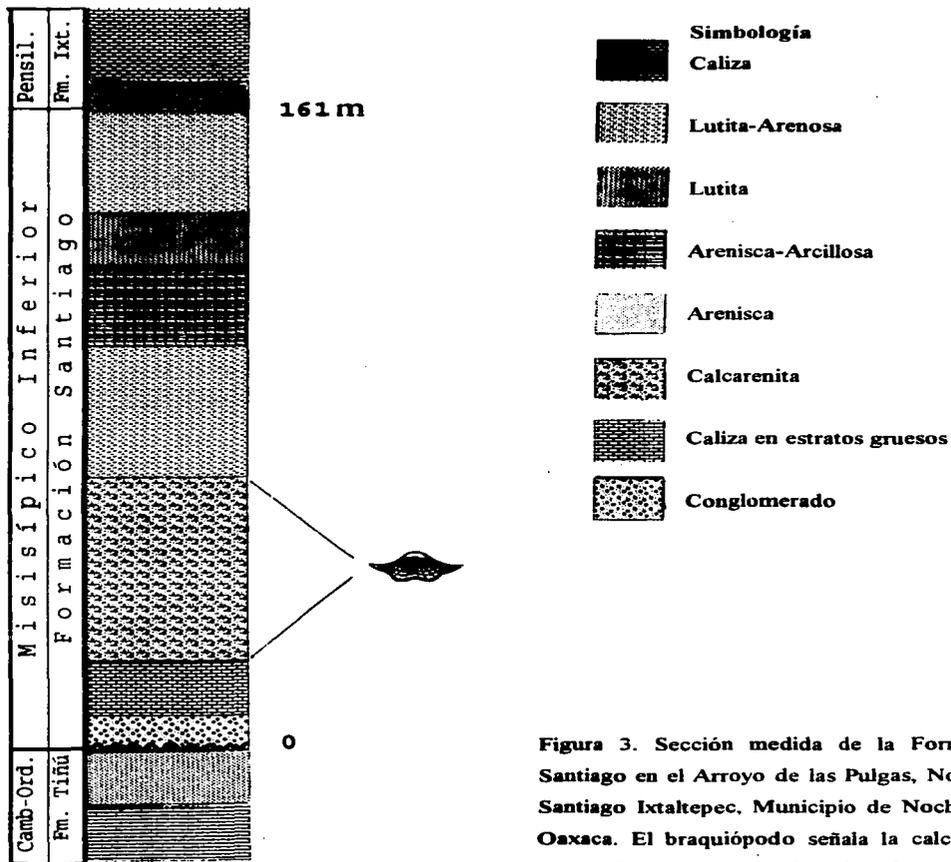


Figura 3. Sección medida de la Formación Santiago en el Arroyo de las Pulgas, Norte de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. El braquiópodo señala la calcarenita en donde se colectaron los ejemplares que se describen en este estudio.

Metodología

La metodología de este estudio constó de tres partes principales: trabajo de campo, de gabinete y el análisis sistemático.

I. Trabajo de Campo

A lo largo de este estudio se realizaron dos salidas al campo: en la primera se colectaron varios ejemplares en la arenisca calcárea de la parte superior del Miembro Inferior Calcáreo de la Formación Santiago en su sección tipo. En la segunda salida, además de lo anterior, se procedió al levantamiento de la columna estratigráfica correspondiente a esta formación (fig. 3), para ubicar con mayor exactitud el estrato en donde se colectaron los ejemplares que abarcan este estudio.

Es importante señalar que parte del material estudiado ya se encontraba en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, el cual fue colectado previamente por los alumnos de la materia de Paleontología, de la carrera de Biología y/o por personal del Museo.

II. Trabajo de Gabinete

El trabajo de gabinete consistió en la limpieza de los ejemplares, aislándolos de la matriz y exponiendo lo mejor posible las estructuras importantes para su diagnosis.

III. Análisis Sistemático

Gran parte del análisis sistemático constó de una meticulosa revisión bibliográfica en las diferentes revistas especializadas, a fin de localizar los géneros a los que pertenecen los especímenes, la búsqueda del mayor número de diagnosis posibles de las especies reportadas hasta el momento para dichos géneros, con la finalidad de poder realizar las comparaciones necesarias y a partir de esto describir, determinar o identificar nuestros ejemplares y tener la capacidad de poder inferir posibles relaciones biogeográficas y/o paleobiogeográficas con otras partes de México y del Mundo.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

El material estudiado se encuentra depositado en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, formando parte de la colección FCMP/E1.

Phylum Brachiopoda Dumeril, 1806

Clase Articulata Huxley, 1869

Orden Athyridida Alvarez y Brunton, 1993

Suborden Athyrididina Boucot, Johnson y Staton, 1964

Superfamilia Athyridoidea Alvarez y Brunton, 1993

Familia Athyrididae Davidson, 1881

Subfamilia Athyridinae Davidson, 1881

Género *Actinoconchus* M'Coy, 1844

Especie tipo.- *Actinoconchus paradoxus* M'Coy, 1844, del Carbonífero de Irlanda.

Actinoconchus lamellosus (Léveillé)

Lámina 1, Figuras 1-5.

Sinonimia:

Spirifer lamellosus Léveillé, 1835, p. 39, figs. 21-23.

Athyris lamellosus (Léveillé) Davidson, 1857, p. 79-80, lám. 16, fig. 1, y lám. 17, fig. 6.

Athyris lamellosa (Léveillé) Davidson, 1859, lám. 16, figs. 1, 1a, 1b.

Athyris (*Actinoconchus*) cf. *lamellosa* (Léveillé) Sibly, 1906, p. 374, lám. XXXII, figs. 1a, 1b.

Actinoconchus cf. *lamellosa* (Léveillé) Minato, 1951, p. 380-381, lám. 1, figs. 6a, 6b.

Actinoconchus lamellosa (Léveillé) Minato, 1952, p. 173, lám. 11, fig. 6.

Actinoconchus llamellosus (Léveillé) Brunton, 1980, p. 225-226, figs. 16 y 17.

Descripción: Concha de tamaño pequeño a medio. Transversalmente subelíptica, moderada y subequalmente convexa, línea charnelar corta; delthyrium abierto; aurículas redondeadas; comisura anterior uniplicada. Las dimensiones máximas en una valva braquial son de 41.1 mm de ancho por 28.5 mm de largo.

Valva pedicelar imperceptiblemente aplanada a lo largo de la línea media en la mitad posterior de la concha, el aplanamiento cambia gradualmente en un surco mesial insignificante, mal definido anteriormente; el margen anterior de esta porción de la concha en ocasiones se dobla hacia la valva opuesta produciendo una extensión lingual mesial de tamaño moderado; el extremo del ápice es pequeño, incurvado, y en contacto cercano con el umbo de la valva braquial. Internamente los dientes charnelares son prominentes, recurvados en su cima, y están soportados por lamelas dentales bastante cortas; entre las lamelas dentales se encuentra una cavidad pedicelar profunda, transversalmente estriada.

Valva braquial ligeramente aplanada anteriormente a lo largo de la línea mesial, el aplanamiento gradualmente se transforma anteriormente en un pliegue mesial somero, que en ocasiones llega a ser bastante prominente cerca del margen anterior. La superficie de ambas valvas está marcada por expansiones lameliformes, concéntricas, paralelas, las cuales a menudo son en gran parte destruidas, conservando únicamente sus bases. Internamente las fosetas dentales son amplias y profundas. La crura es larga y convergente con las lamelas primarias, recurviéndose abruptamente en sus puntos de origen.

Discusión: *Actinoconchus lamellosus* se reconoce fácilmente por el tamaño y forma de su concha, las dimensiones de la línea charnelar (más corta que el ancho mayor de la concha), sus extremidades cardinales redondeadas y, principalmente, por las marcas superficiales en forma de extensiones lamelares, fuertes, subparalelas, concéntricas, separadas de 3 a 5 mm.

La asignación sistemática de los diferentes niveles taxonómicos que incluyen al género *Actinoconchus* ha sido confusa e inestable (Alvarez *et al.*, 1980; Brunton, 1980; Alvarez y Brunton, 1993): Por ejemplo, desde el trabajo de Boucot, Johnson y Staton (1964), para el volumen de braquiópodos del "*Treatise on Invertebrate Paleontology*" (Williams *et al.*, 1965), el nombre de la familia Athyrididae ha sido usualmente asignado a M'Coy, 1844. Sin embargo Alvarez, Brime y Brunton (1980) apuntan que el nombre de la familia "Athyridae" de M'Coy (1844) no cumple con las reglas del "International Code of Zoological Nomenclature", en el Artículo 11, sección e (*in* Alvarez *et al.*, 1980), que establece que el nombre de un grupo-familia cuando es publicado por primera vez, debe basarse en el nombre de un género válido que lo contenga. Aunque M'Coy estableció el nuevo género *Athyris* en 1844, él lo colocó en la familia "Delthyridae", no en la "Athyridae", una familia que permaneció sin el género *Athyris* hasta que lo incluyó Davidson (1881).

Posteriormente, Brunton (1980) diferenció a los géneros *Athyris* y *Actinoconchus*, por la presencia en este último, de una ornamentación que se extiende formando un disco plano radialmente estriado, por la ausencia de un surco, y por la forma más plana de la valva. Así *Athyris* permanece como un género más típico de rocas devónicas que de carboníferas y contiene especies que carecen de las grandes extensiones lamelares típicas de las especies del género *Actinoconchus*.

Dado lo anterior, se comparó a la especie descrita con las especies misisípicas de los géneros *Actinoconchus* y *Athyris*. Sin embargo, si consideramos lo propuesto por Brunton (1980), las especies de *Athyris* que se mencionan en el presente trabajo pueden ser incluidas dentro del género *Actinoconchus*, ya que cumplen con las características mencionadas por este autor.

Actinoconchus lamellosus se comparó con *A. paradoxus*, *A. expansus expansus*, *A. expansus patulus*, *A. oblongus* (= *A. obtusus*) y *A. planosulcatus* (Brunton, 1980), diferenciándose de todas ellas por la forma general de la concha, el mayor tamaño, por la presencia de un surco ventral persistente (a excepción de *A. planosulcatus*) y por la nítida ornamentación lamelar. Brunton (1980) considera a la especie *A. squamosus* como sinónimo de *A. lamellosus*. Las especies del género *Actinoconchus* se conocen a través del Carbonífero Inferior de Norteamérica, Europa, el Este Medio y Asia; al parecer están ausentes en el noroeste de Rusia y Australia. Estas especies no se extienden hasta el Pérmico.

Actinoconchus lamellosus también se comparó con algunas especies del género *Athyris* reportadas para el Misisípico de Norteamérica como son *Athyris angelica* (Caster, 1930), *Athyris bradyensis* (Carter, 1967), *Athyris hannibalensis* y *Athyris (Cleiothyridina) parvirostra* (Weller, 1914), diferenciándose de todas ellas por su gran tamaño. Además, difiere de *Athyris angelica* porque ésta última posee una concha de forma sub-pentagonal y el surco y el pliegue bien definidos; *Athyris (Cleiothyridina) parvirostra* presenta además un contorno de semicircular a subpentagonal y carece de surco y pliegue. Weller (1914) considera a *Athyris hannibalensis* y a *Actinoconchus lamellosus* como formas estrechamente relacionadas y quizás no distintas, ya que la diferencia principal, como se mencionó anteriormente, radica únicamente en el tamaño.

Observaciones: *Actinoconchus lamellosus* se ha reportado en formaciones del Carbonífero Inferior de Francia, Bélgica (Léveillé, 1835), Irlanda (M'Coy, 1844), Inglaterra (Davidson, 1857; Sibly, 1906) y Japón (Minato, 1951, 1952); en Norteamérica para el Misisípico Inferior de Arizona (Girty, 1904), Missouri (in Carter y Carter, 1970; Weller, 1909, 1914; Bridge, 1917; Cooper, 1944),

Illinois (Weller, 1909, 1914), Arkansas (Girty, 1915), Iowa (Weller, 1914), Alabama (Butts, 1926 *in* Carter y Carter, 1970), Pennsylvania, Nueva York (Caster, 1930), Texas (Plummer, 1950), Ohio (Stauffer, 1911; Hyde, 1953; Root *et al.*, 1961), Nuevo México (Gordon, 1907; Armstrong, 1958), Kentucky, Indiana y Wyoming (*in* Carter y Carter, 1970). En Canadá para las Capas Ratcliffe de Saskatchewan (Brindle, 1960 *in* Carter y Carter, 1970), y para la Formación Banff del oeste de Alberta (Warren, 1932 *in* Carter, 1987). Los representantes de este género son óptimos fósiles guía y por ello han sido ampliamente utilizados por los paleontólogos en los estudios de zonación de los Estados Unidos (Dutro *et al.*, 1979).

Para México, la presencia de *A. lamellosus* se ha reportado para la Formación Vicente Guerrero, al norte de Ciudad Victoria (Robertson, 1929; Carrillo-Bravo, 1959) y formas parecidas han sido referidas para la Formación Patlanoaya en el Estado de Puebla (Villaseñor-Martínez *et al.*, 1987).

Material estudiado.- 16 ejemplares: cinco formas juveniles en diferentes estadios de desarrollo; cinco moldes internos de valvas pedicelares (tres fragmentados y dos casi completos); un molde interno de valva braquial, una impresión externa de valva pedicelar y cuatro impresiones externas de valvas braquiales.

Ejemplares: FCMP/E1-767, E1-821a-b, E1-1882, E1-1883a-b, E1-1884, E1-894, E1-1895, E1-1896, E1-1897, E1-1898, E1-1899, E1-1900, E1-1901 y E1-1938.

Orden Spiriferida Waagen, 1883
Suborden Delthyridina Ivanova, 1972
Superfamilia Reticularioidea Waagen, 1883
Familia Elythidae Frederiks, 1924
Subfamilia Toryniferinae Carter, 1994
Género *Torynifer* (Hall)

Especie tipo.- *Spirifer pseudolineatus* Hall, 1858 del Misisípico Inferior de Estados Unidos.

Torynifer pseudolineatus (Hall)

Lámina 1, Figuras 6-9.

Sinonimia:

Spirifer pseudolineatus Hall, 1858, p. 645, lám. 20, fig. 4.

Spirifera pseudolineata Hall, 1883, lám. 36, figs. 28-30.

Reticularia pseudolineatus (Hall) Beede, 1906, p. 1317-1318, lám. 21, fig. 5 y lám. 20, fig. 6-6a.

Reticularia pseudolineata (Hall) Grabau y Shimer, 1909, p.339, fig. 433.

Torynifer pseudolineata (Hall) Cooper, 1944, p. 327, lám. 126, figs. 4-8, 16 y 17.

Torynifer pseudolineatus (Hall) Ivanova, 1959, p. 54, text-fig. 6-Z.

Descripción: Concha de talla superior al tamaño medio, transversalmente subelíptica en contorno con los márgenes laterales simétricamente redondeados. Longitud de la línea charmelar aproximadamente dos tercios la anchura de la concha, extremidades cardinales redondeadas. Valva pedicelar fuertemente convexa, la mayor convexidad posterior a la parte media, la superficie se curva abruptamente desde la región umbonal hasta el margen cardinal; surco mesial mal definido, usualmente somero y de anchura moderada, obsoleto en el ápice del umbo, pero originándose en la región umbonal; extremo del ápice bastante pequeño, punteado, incurvado, proyectándose más allá de la valva opuesta; sus márgenes laterales mal definidos, la superficie se curva en las inclinaciones laterales de la valva con solamente una ligera diferenciación; superficie verticalmente estriada, área cardinal bastante pequeña y arqueada; (los márgenes laterales están usualmente poco definidos, la superficie usualmente rodeada con pocas interrupciones o sin éstas en los márgenes laterales);

delthyrium ampliamente triangular, abierto. Internamente los dientes charnelares están soportados por un par de lamelas dentales fuertes que se extienden aproximadamente un cuarto de la longitud de la valva que va desde el extremo del ápice hasta el margen anterior, divergiendo en un ángulo de entre 30 y 40°. Entre las lamelas dentales se encuentra un largo septo medio que alcanza hasta la mitad de la valva o más allá, teniendo de dos a tres veces la longitud de la lamela dental; el interior además está cubierto por finas costas radiales de 2 a 5 por mm.

Valva braquial menos convexa que la pedicelar, la mayor convexidad cerca o posterior a la parte media, la superficie se curva abruptamente desde la región umbonal y más suavemente hacia los márgenes laterales y anterior, en ocasiones muy ligeramente comprimidos hacia las extremidades cardinales. Pliegue mesial usualmente imperceptible u obsoleto, excepto cerca del margen frontal donde éste es bajo y mal definido, pero en ocasiones más prominente y originándose en la región umbonal; el extremo del ápice es corto, incurvado, la región umbonal se proyecta más allá del margen cardinal; área cardinal estrecha, situada casi en el plano de la valva. Un septo medio de mayor o menor solidez se extiende un tercio o más de la longitud de la valva; a ambos lados del septo se encuentran dos placas crurales fuertes que se unen a éste. Las cicatrices musculares están pobremente definidas; la superficie interna completa está cubierta por finas costas radiales similares a las de la valva opuesta.

La superficie de ambas valvas está marcada por bandas concéntricas de espinas birrameas (formadas por tubos dobles) y oblicuas, arregladas regularmente; las filas sucesivas están imbricadas en arreglo; las bases de las espinas se continúan posteriormente hacia las bandas concéntricas siguientes como una cresta levantada ligeramente, dando a la superficie de la concha, cuando está ligeramente gastada, la apariencia de haber tenido marcas concéntricas y radiales, con las marcas radiales mucho más finas que las primeras. Las costas radiales del interior de la valva son a menudo claramente visibles en especímenes parcialmente exfoliados.

Discusión: El gran tamaño de los ejemplares de *T. pseudolineatus* de Santiago Ixtaltepec, así como la presencia en ellos de costas radiales internas muy conspicuas, permiten diferenciarlos claramente de *T. setigera*, *T. salemensis* (Weller, 1914), *T. montanus* (Shaw, 1962), *T. eufastigium* (Carter, 1987) especies misisípicas descritas para Norteamérica, y de *T. spinosus* (Stainbrook, 1947), del Devónico Superior-Misisípico Inferior de Nuevo México y Arizona. Además, en *T. setigera* y *T.*

eufastigium, el surco y el pliegue mesiales son más profundos y *T. salemensis* aparentemente no posee costillas radiales internas. No existen otras especies de *Torynifer* que sean comparables.

Observaciones.- *T. pseudolineatus* se ha referido para el Misisípico de Indiana (Hall, 1883; Beede, 1906; Cooper, 1944) y Kentucky (Cooper, 1944), para el Misisípico Inferior de Arizona (Girty, 1904), Illinois (Weller, 1914), Iowa (Hall, 1858; Weller, 1914), Missouri (Weller, 1914; Bridge, 1917), Arkansas (Girty, 1915), Ohio (Hyde, 1953; Root *et al.*, 1961), Texas (Phummer, 1950) y Virginia (Butta, 1941 in Carter y Carter, 1970); para el Misisípico Inferior de Canadá en las capas Frobisher-Alida y Tilston de Saskatchewan, (Brindle, 1960 in Carter y Carter, 1970) y la Formación Banff en Alberta (Shimer, 1913; Carter, 1987), y para el Misisípico Inferior de México, en la Formación Vicente Guerrero al norte de Ciudad Victoria, Tamaulipas (Robertson, 1929; Carrillo-Bravo, 1959). Formas del género *Torynifer* han sido referidas para la Formación Patlanoaya en el Estado de Puebla (Villaseñor-Martínez *et al.*, 1987). Por su distribución geográfica y estratigráfica en los Estados Unidos, *T. pseudolineatus* ha sido una especie útil para los estudios de zonación paleontológica de esta región (Dutro *et al.*, 1979).

T. pseudolineatus también se ha reportado para diferentes localidades del Tournaisiano de Rusia (in Carter y Carter, 1970).

Material estudiado.- 27 ejemplares: dos ejemplares completos con ambas valvas articuladas, dos impresiones externas y tres moldes internos de valvas pedicelares; ocho moldes internos de valvas braquiales, once fragmentos de moldes internos de valvas pedicelares y un fragmento de una impresión externa.

Ejemplares: FCMP/E1-263, E1-282, E1-731, E1-743, E1-750, E1-769, E1-780, E1-794, E1-796, E1-838, E1-841, E1-849, E1-864, E1-868, E1-873, E1-1885, E1-1886, E1-1902, E1-1903 E1-1904, E1-1905, E1-1906, E1-1907, E1-1908, E1-1909, E1-1910 y E1-1911.

Orden Spiriferinida Ivanova, 1972
Suborden Spiriferinidina Ivanova, 1972
Superfamilia Syringothyridoidea Frederiks, 1926
Familia Syringothyrididae Frederiks, 1926
Subfamilia Syringothyridinae Frederiks, 1926
Género ?*Syringothyris* Winchell, 1863

Especie tipo: *Syringothyris typa* Winchell, 1863, del Misisípico Inferior de Iowa, Estados Unidos.

?*Syringothyris* sp.

Lámina 2, Figuras 1-6.

Descripción. Concha grande, biconvexa, transversa, impunctuada y con extremidades cardinales angulosas. El ancho máximo se presenta en la línea cardinal y llega a medir hasta 80 mm, mientras que el largo mide 36.5 mm. El pliegue y el surco centrales carecen de pliegues o líneas de crecimiento y sólo presentan microornamentaciones, al igual que el resto de la concha, constituidos por pústulas que semejan un tejido textil. Los costados de las valvas presentan hasta 17 pliegues no ramificados y se interceptan regularmente por lamelas de crecimientos muy tenues y concéntricas.

En la valva pedicelar, el ápice del umbo es ligeramente incurvado; el surco central es somero, se origina cerca del umbo y se ensancha gradualmente hacia el margen anterior. La interárea de esta valva es muy ancha, cóncava, apsaclina y se divide mesialmente por un delthyrium de forma triangular, con una altura hasta dos veces mayor que la base y en el que sólo se observa de manera imperfecta una placa delthyrial. Los costados del delthyrium se prolongan en placas dentales que divergen hacia la parte posterior de la valva, dividiéndola en una zona rostral central y dos cavidades laterales.

La valva braquial presenta un septo medio que alcanza hasta la mitad de la longitud de la valva.

Discusión. El género *Syringothyris* ha sido caracterizado por cuatro rasgos principales (Sass, 1960): la ausencia de ornamentaciones en el surco y pliegue, la microornamentación compuesta por pústulas a manera de tejido, el gran desarrollo de la interárea de la valva pedicelar con un delthyrium

triangular mesial y la presencia del syrinx. De estas estructuras, sólo la presencia del syrinx no fue posible de observar y su ausencia, si se llegara a demostrar, implicaría que el material estudiado debería asignarse al género *Pseudosyrinx*. Sin embargo, se decidió dar la asignación de *Syringothyris* en los fósiles estudiados por la comparación que se ha hecho con ejemplares de braquiópodos misisípicos colectados en el Estado de Tamaulipas, en donde sí se ha podido observar el syrinx y con los que los patrones morfológicos son muy similares, al igual que la asociación con otras especies de braquiópodos. El no poder observar el syrinx en el material estudiado se debe a la pobre preservación del material estudiado, compuesto principalmente por moldes internos imperfectos carentes de la placa o placas subdeletidiales en que se desarrolla tal estructura.

Tomando como base la asignación genérica, el material se ha comparado con 36 especies de *Syringothyris* ya descritas: *S. arctica* (Whitfield, 1908), *S. plena* (Weller, 1909); *S. bushbergensis*, *S. extenuatus*, *S. halli*, *S. newarkensis*, *S. platypleurus*, *S. solidirostris*, *S. typus*, *S. missouri*, *S. textus* (Weller, 1914); *S. hannibalensis* (Weller, 1914; Rodríguez y Gutschick, 1967); *S. subcuspidata* (Weller, 1914; Girty, 1928; Armstrong, 1962); *S. cuspidata* mut. *cuspidata*, *S. cuspidata* mut. *cyrtorhyncha*, *S. cuspidata* mut. *exoleta*, *S. elongata*, *S. principalis* (North, 1920); *S. randalli* (North, 1920; Sass, 1960); *S. bedfordensis*, *S. carteri*, *S. chemungensis*, *S. cf. halli* (Hyde, 1953); *S. herricki*, *S. typus* var. *waverliensis* (Hyde, 1953; Root et al., 1961); *S. jumojiensis*, *S. transversa* (Minato, 1951); *S. kitakamiensis* (Minato, 1952); *S. rhomboidalis*, *S. dushanensis* (Rulin, 1977); *S. pikensis* (Moore, 1928); *S. angulata* (Caster, 1930; Sass, 1960; Carter y Kammer, 1990); *S. keideli* (Keidel y Harrington, 1938); *S. feruglioli* (Amos, 1957); ?*S. bifida* (Campbell, 1961) y *S. irianensis* (Archbold, 1990). Los ejemplares de Oaxaca son diferenciables claramente de la mayoría de estas especies por la forma general de la concha, el número de costillas en cada costado y su relación con el tamaño. La excepción se presenta con formas de *S. transversa*, de las que se distinguen solamente por la relación ancho-largo de la concha, que es menor en *S. transversa*.

Material estudiado.- 31 ejemplares: siete moldes externos, nueve moldes internos y una impresión externa de valvas pedicelares, y dos moldes externos, once moldes internos y una impresión externa de valvas braquiales, todo el material se presenta en diferentes estadios de desarrollo, y la gran mayoría se encuentra incompleto.

Ejemplares: FCMP/E1-289, E1-505, E1-746, E1-749, E1-786, E1-788, E1-798, E1-800, E1-803, E1-804, E1-808, E1-844, E1-857, E1-865, E1-881, E1-1881, E1-1887, E1-1889, E1-1890, E1-

1912, E1-1913, E1-1914, E1-1915, E1-1916, E1-1917, E1-1918, E1-1919, E1-1920, E1-1921, E1-1922 y E1-1923.

Superfamilia Pennospiriferinoidea Dagus, 1972*
Familia Punctospiriferidae Waterhouse, 1975
Género *Punctospirifer* North, 1920

Especie tipo: *Punctospirifer scabricosta* North, 1920 del Viseéense (Carbonífero Inferior) de Inglaterra.

Punctospirifer sp.

Lámina 2, Figuras 7-10.

Descripción: Concha espiriferoide, de tamaño pequeño, aunque grande para el género; claramente biconvexa, con un contorno semicircular; aproximadamente dos veces mas ancha que larga; el ancho máximo se presenta en la línea cardinal; las extremidades cardinales son ligeramente redondeadas y las aurículas son mucronadas. La comisura es sulcada y tanto el surco de la valva ventral como el pliegue de la valva dorsal están bien definidos, moderadamente desarrollados, y redondeados; en los costados de ambas valvas se presentan hasta cinco pliegues y cinco surcos a cada lado del pliegue y surco central. Perpendicularmente a esta ornamentación, y atravesando incluso el pliegue y surco central, se presentan de manera regular un promedio de hasta seis líneas de crecimiento radiales por cada 5 mm, que le dan a la concha una apariencia imbricada; la microornamentación consiste además de espinas y granulaciones.

Las conchas de esta especie alcanzan hasta 40.4 mm de ancho por 19.4 mm de largo en la valva dorsal y 37.3 mm de ancho por 18.9 mm de largo en la valva ventral.

La valva ventral es convexa, presenta una interárea angosta pero bien definida, el extremo del ápice es pequeño y ligeramente curvo. El surco central se origina en el ápice, es somero, redondeado y costelado, estrecho en la región posterior, se ensancha paulatinamente hacia la región anterior y

* In Carter, Johnson, Gourvennec y Hong-Fei, 1994

posee una forma redondeada. Internamente se observa un par de placas dentales ligeramente divergentes; septo medio bien desarrollado, grueso en su base.

La valva dorsal es ligeramente menos convexa que la ventral, el ápice del umbo es pequeño; el pliegue central se origina en el umbo, es estriado, no sobresale al resto de la concha y es redondeado; el septo medio alcanza la mitad de la longitud de la valva.

En la línea cardinal se observa una serie de denticiones formando la charmela, en número de tres por cada milímetro de longitud.

Discusión: *Punctospirifer* sp. se comparó con *P. scabricosta* (North, 1920; Campbell, 1959), *P. subtextus* (Girty, 1915), *P. kentuckyensis* (Dunbar y Condra, 1932; Elias, 1957), *P. transversus* (Elias, 1957; Lane, 1962; Easton, 1962; Sour, 1994), *P. sulcifer*, *P. globosa* (Sanders, 1958), *P. amblys* (Cvancara, 1958), *P. solidirostris* (Weller, 1914; Carter, 1972, 1987), *P. campestris* (Lane, 1962), *P. monroensis* (Carter, 1990), *P. (Reticulariina) spinosa* (Easton, 1962), *P. depressus* (Root et al., 1961), *P. cf. similis* (Hyde, 1953) y *P. acutus* (Carter, 1968), diferenciándose de todas ellas principalmente por su gran tamaño, por el número de cinco costillas a cada lado del surco-pliegue (aunque algunos ejemplares de las especies *P. globosa*, *P. depressus* y *P. (Reticulariina) spinosa* llegan a presentar cinco plicaciones en cada inclinación lateral), y por el menor número de crecimientos lamelares por milímetro; de *P. globosa*, *P. sulcifer* y *P. solidirostris* se diferencia además por la presencia en estas especies de una pequeña plicación en el surco y un pequeño surco en el pliegue.

Material estudiado: 26 ejemplares, nueve impresiones externas y siete moldes internos de valvas pedicelares; seis impresiones externas y tres moldes internos de valvas braquiales, y un ejemplar que presenta la parte posterior de un molde interno con ambas valvas articuladas.

Ejemplares: FCMP/E1-72, E1-301, E1-748, E1-774, E1-784, E1-797, E1-861, E1-897, E1-1891, E1-1892a-b, E1-1893, E1-1924, E1-1925, E1-1926, E1-1927, E1-1928, E1-1929, E1-1930, E1-1931, E1-1932, E1-1933, E1-1934, E1-1935, E1-1936 y E1-1937.

Discusión

I. Análisis Tafonómico y Paleoambiente

La fauna de braquiópodos espiriféridos colectada en los estratos fosilíferos (calcarenita) de la Formación Santiago se encuentra preservada principalmente en forma de impresiones, moldes internos y externos, y en menor proporción, en formas permineralizadas. Siguiendo los criterios señalados por Goldring (1991) para interpretar grados de aloctonía o autoctonía de una comunidad fósil, se pudo establecer que la asociación estudiada está compuesta principalmente por material autóctono, en gran medida sepultado en posición de vida. Entre los rasgos que apoyan esta inferencia se encuentran:

- a) La presencia de diferentes estadios de desarrollo ontogenético de todas las especies estudiadas. Este rasgo indica la ausencia de selección de tamaños o formas por transporte.
- b) La mayor parte del material no muestra fragmentación o desgaste superficial. Cuando las conchas no se encuentran disueltas, es posible observar, como en el caso de los bivalvos presentes, la ornamentación externa que es sumamente delicada (Quiroz-Barroso, 1995). Este rasgo señala un enterramiento rápido que evitó el desgaste superficial por corrientes cargadas de sedimentos, o puede indicar también la falta de transporte.
- c) Otra evidencia deducida a partir de la fauna asociada es la preservación de estructuras orgánicas sumamente frágiles, como colonias completas y ramificadas de briozoarios y esqueletos de crinoideos.

Además, en asociación a los organismos antes mencionados (braquiópodos espiriféridos, bivalvos, briozoarios y crinoideos) también se encuentran algunos corales tabulados, braquiópodos estrofómenidos y rinconélidos, y gasterópodos. La asociación en su conjunto, su grado de conservación, y las características sedimentológicas de la roca portadora, indican el registro de una comunidad que se desarrolló en un ambiente con características peri-arrecifales. McKerrow (1978) describe para Inglaterra una comunidad similar en cuanto a características sedimentológicas y formas biológicas presentes, y menciona que el paleoambiente debió presentar como condiciones dominantes aguas claras, someras y con temperaturas tropicales.

En este ambiente, los braquiópodos espiriféridos en general presentan adaptaciones para vivir en un sustrato blando y evitar hundirse en el mismo, ejemplos son el llamado "zapato de nieve

(snowshoe)" representado por formas de concha plana y amplia que se presenta en *Actinoconchus lamellosus* o la gran interárea ventral de *?Syringothyris* sp.; otro ejemplo es la presencia de espinas que a *Torynifer pseudolineatus* le permitía distribuir más eficientemente el peso del organismo sobre el sustrato. En el caso de *Punctospirifer* sp., su pequeño tamaño, que se interpreta como una adaptación para reducir la fuerza aplicada por el animal por unidad de área (Thayer, 1975). También, en general, los braquiópodos espiriféridos de la Formación Santiago han desarrollado un surco y pliegue como estrategia para separar más eficientemente las corrientes exhalante e inhalantes y evitar la entrada de sedimentos gruesos al interior de la concha (Dodd y Stanton, 1981). Estas adaptaciones hacen pensar que la fauna estudiada ocupó zonas con un sustrato terrígeno rodeando los parches de arrecife.

II. Análisis Estratigráfico

La revisión bibliográfica que se llevó a cabo indica que de las cuatro especies de espiriféridos descritas para la Formación Santiago, en particular *Actinoconchus lamellosus* y *Torynifer pseudolineatus* presentan un alcance estratigráfico restringido a los pisos Kinderhookiano-Merrameciano del Misisípico Inferior, edad que se asigna a las rocas portadoras. Esta edad es compatible a la propuesta por Rodríguez-Benítez (1983), con el hallazgo de la acritarca *Multicplicisphaeridium verrucarum* en rocas de la misma formación. Por lo tanto, la Formación Santiago es correlacionable cronoestratigráficamente con los afloramientos de la Formación Vicente Guerrero, en el área de Ciudad Victoria, Tamaulipas (Carrillo-Bravo, 1959), y con la parte inferior de la Formación Patlanoaya del sureste de Izúcar de Matamoros, Puebla (Villaseñor-Martínez *et al.*, 1987).

La Formación Santiago también puede ser correlacionable bioestratigráficamente con diversas localidades de Estados Unidos, como la Caliza Escabrosa de Arizona (Girty, 1904); la Caliza Keokuk y el Esquisto Residual, unidades del Mississippi Valley de Illinois y Missouri, respectivamente (Weller, 1914); la Caliza Boone de Arkansas (Girty, 1915); la Central Ozark Region de Missouri (Bridge, 1917); las Formaciones Cuyahoga (Root *et al.*, 1961) y Logan (Hyde, 1953; Root *et al.*, 1961) de Ohio; la Formación Chappel de Texas (Plummer, 1950); y la Formación Banff de Alberta, Canadá (Carter, 1987).

III. Análisis Paleogeográfico y Paleobiogeográfico

Para el Misisípico, entre las configuraciones geográficas de la Tierra más aceptadas se encuentra la propuesta por Bambach *et al.* (1980) y descrita por Stanley (1989) (fig. 4). En ella es posible observar la existencia de dos bloques continentales principales, Gondwana, cercano al Polo en el hemisferio sur, y Laurasia en posición más ecuatorial. También se establece la existencia de tres bloques más pequeños, Siberia, cercano al Polo Norte, y Kazakhstania y China al noreste de Laurasia. En este esquema, la posición de las diferentes porciones de la corteza en que se encuentran los afloramientos del Misisípico Inferior de México y que se extienden a través de las porciones norte y centro de México hasta el área de Nochixtlán, aún no es clara y existen diversas ideas. En los modelos paleogeográficos de Bambach *et al.* (1980) y Stewart (1988) se considera que la mayor parte del territorio de México estaba unido con América del Norte durante el Paleozoico Superior y estaba cubierto por mares epicontinentales que se extendían hacia el centro de lo que es actualmente Estados Unidos. Sin embargo el sureste de México se señala como una zona de traslape, desconociéndose su verdadera ubicación (Quiroz-Barroso, 1995).

Con certeza se sabe que para este periodo de tiempo, las principales masas continentales tenían una serie de desplazamientos que provocaban que se acercaran entre sí, proceso que motivó que a principios del Mesozoico se fusionaran para formar la Pangea. Para tiempos premesozoicos las reconstrucciones paleogeográficas y tectónicas son aún discutidas y falta información tectónica, geológica, estratigráfica y paleontológica que permita postular modelos totalmente confiables.

Stewart (1988) postula la existencia, durante la mayor parte del Paleozoico, de uno o más bloques continentales, ubicados en la convergencia de las placas del Sur y Norte de América y señala que estos bloques son producto de un complejo fallamiento ocurrido durante el Precámbrico y el Paleozoico Inferior. Stewart *et al.* (1993) consideran a las rocas del norte de Ciudad Victoria como parte de un bloque microcontinental paleozoico o como un fragmento de un continente paleozoico ajeno a Norteamérica. Ortega-Gutiérrez *et al.* (1995) agrupan a las regiones de Ciudad Victoria, Molango, Oaxaca y La Mixtequita en un solo microcontinente al que denominan "Oaxaquia" y postulan la fusión de este microcontinente a América del Norte como un evento premisisípico o misisípico temprano, idea que se basa en gran medida en el hecho de que recientemente se estableció el tiempo preciso del contacto de los Complejos Metamórficos Acatlán y Oaxaca, ubicándose entre los 380 y 400 millones de años (Yañez *et al.*, 1991).

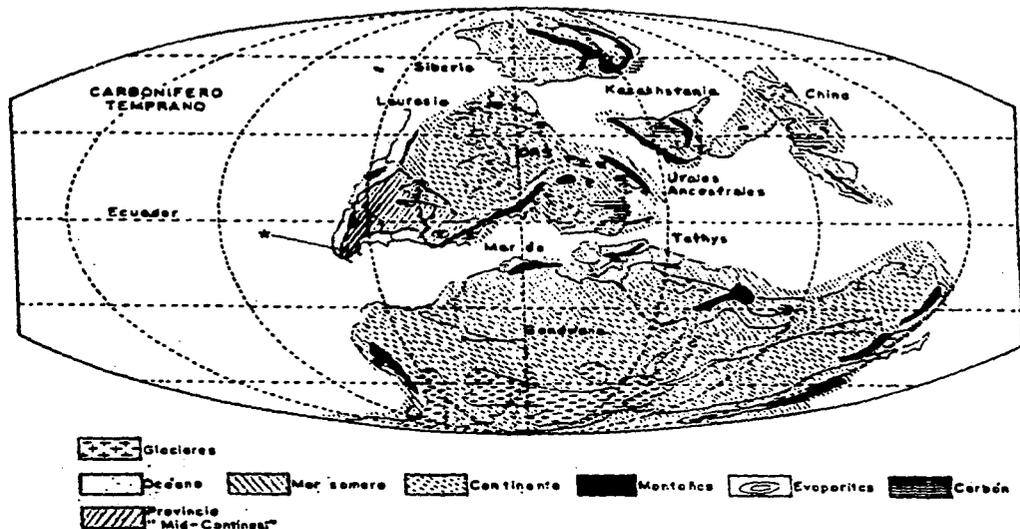


Figura 4. - Mapa paleogeográfico del Carbonífero Temprano (Misisípico). El asterisco indica la ubicación aproximada del área de estudio. (Basado en Quiroz-Barroso, 1995).

El análisis de la fauna de braquiópodos espiriféridos hallados en la Formación Santiago revela la presencia de cuatro especies: *Actinoconchus lamellosus*, *Torynifer pseudolineatus*, *?Syringothyris* sp. y *Punctospirifer* sp.. De esta lista, resalta el hecho de que *A. lamellosus* y *T. pseudolineatus* forman una asociación específica (ocasionalmente con el género *Syringothyris*) que se ha reportado exclusivamente para diversas localidades de Norteamérica: en los Estados Unidos (Arizona, Illinois, Ohio, Missouri, Arkansas y Texas) y Canadá (Alberta) que han sido ubicadas, con excepción de Alberta y Arizona, en la paleoprovincia del "Mid-Continent" (fig. 5). La misma asociación se encuentra en la Formación Vicente Guerrero, en Tamaulipas (Robertson, 1929; Carrillo-Bravo, 1959)

y aparentemente en la Formación Patlanoaya, en Puebla (Villaseñor-Martínez *et al.*, 1987). Estos datos sugieren una continuidad entre el océano que cubrió la región del "Mid-Continent" y la que actualmente forma el sureste de México, conexión que facilitó durante inicios del Misisípico un intercambio faunístico. De manera general, estos datos apoyan la idea propuesta por Ortega *et al* (1995) de que la fusión de la fracción litosférica en que actualmente se encuentran los afloramientos paleozoicos de Nochixtlán, con el resto de Norteamérica, es un evento premisisípico o misisípico temprano.

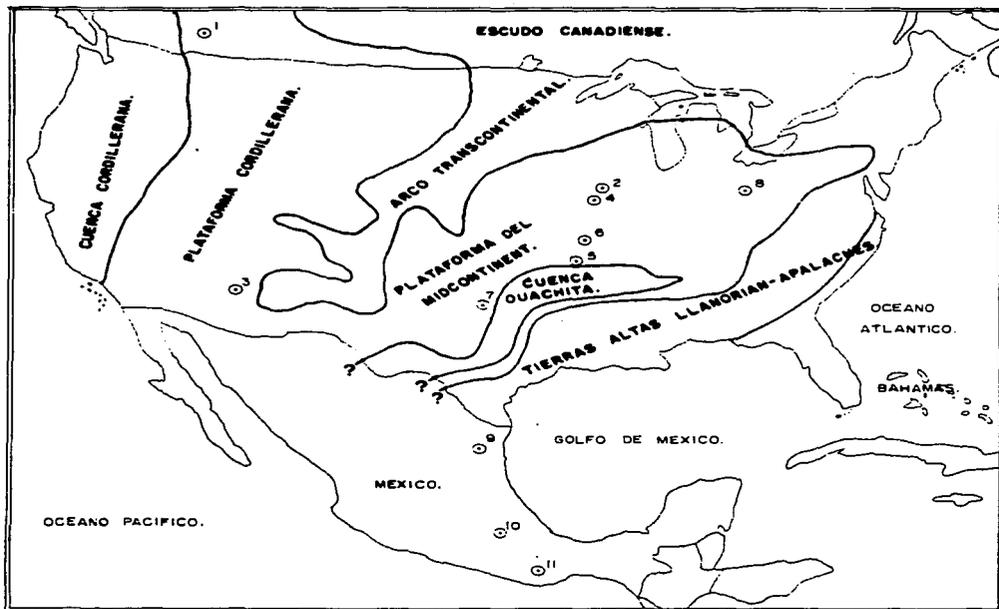


Figura 5.- Mapa parcial de Norteamérica que señala la ubicación de las localidades en donde se ha reportado la asociación de las especies *Actinoconchus lamellosus* y *Torynifer pseudolineatus*. La zonación de los Estados Unidos y el sur de Canadá fue tomada de Dutro *et al.* (1979). Los puntos corresponden a las siguientes localidades:

Canadá

1. Formación Banff, Alberta

Estados Unidos

2. Caliza Keokuk, Illinois

3. Caliza Escabrosa, Arizona

4. Esquisto Residual, Missouri

5. Caliza Boone, Arkansas

6. Central Ozark Region, Missouri

7. Formación Chappel, Texas

8. Formaciones Logan y Cuyahoga, Ohio

México

9. Formación Vicente Guerrero, Tamaulipas

10. Formación Patlanoaya, Puebla*

11. Formación Santiago, Oaxaca

**A. lamellosus* y el género *Torynifer*

Conclusiones

Se describen cuatro especies de braquiópodos espiriferidos de la Clase Articulata colectados en las rocas misísipicas de la Formación Santiago, del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca: *Actinoconchus lamellosus* (Orden Athyridida), *Torynifer pseudolineatus*, (Orden Spiriferida), *?Syringothyris* sp. y *Punctospirifer* sp. (Orden Spiriferinida). Estas dos últimas son consideradas formas nuevas y se describen por primera vez.

La asociación fósil, su grado de conservación y las características sedimentológicas de las rocas portadoras, indican el registro de una comunidad que se desarrolló en un ambiente con características peri-arrecifales (aguas claras, someras y con temperaturas tropicales).

La estrecha asociación específica entre *Actinoconchus lamellosus* y *Torynifer pseudolineatus*, sus cortos alcances estratigráficos, y su distribución geográfica en diversos estados de Norteamérica, pertenecientes a la Paleoprovincia del "Mid-Continent", permiten asignar a las rocas portadoras de la Formación Santiago una edad Kinderhookiana-Merrameciana, y establecer una posible conexión geográfica entre el sureste mexicano y esta paleoprovincia, durante el Misísipico Inferior.

Dicha conexión aún no se contempla en las reconstrucciones paleogeográficas más recientes, por lo que es necesario llevar a cabo un mayor número de trabajos sistemáticos que permitan realizar con más detalle correlaciones estratigráficas y paleogeográficas entre las diversas localidades paleozoicas de México y del resto del Mundo.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALVAREZ, F., C. BRIME and C. H. C. BRUNTON. 1980. The Authorship of the Family Athyrididae (Brachiopoda). *Journal of Paleontology*, vol. 54, no.5, p. 1134-1135.
- ALVAREZ, F. and C. H. C. BRUNTON. 1993. Athyridida versus Athyrida (Brachiopoda). *Journal of Paleontology*, vol. 67, no. 2, p. 310.
- AMOS, A. J. 1957. New syringothyrid brachiopods from Mendoza, Argentina. *Journal of Paleontology*, vol. 31, no. 1, p. 99-104.
- ARCHBOLD, N. W. 1990. Late Paleozoic brachiopod faunas from Irian Jaya, Indonesia. In *Brachiopods Through Time*, Mackinnon, D. I., D. E. Lee and J. D. Campbell (eds.). Proceedings of the 2nd International Brachiopod Congress, University of Otago, Dunedin, New Zealand, A. A. Balkema, Rotterdam, p. 347-353.
- ARMELLA, C. y N. G. CABALERI. 1984. Microfacies y Paleoecología en la Transgresión Tremadociana de la Formación Tifiú, Oaxaca, México. *Memorias del III Congreso Latinoamericano de Paleontología, México*, p. 42-51.
- ARMSTRONG, A. K. 1958. The Mississippian of West-Central New Mexico. *New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources, Memoir 5*, 36 p.
- ARMSTRONG, A. K. 1962. Stratigraphy and Paleontology of the Mississippian System in southwestern New Mexico and adjacent Southeastern Arizona. *New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources, Memoir 8*, 99 p.
- BAMBACH, R. K., CH. R. SCOTese and A. M. ZIEGLER. 1980. Before Pangea: The Geographies of the Paleozoic World. *American Scientist*, vol. 68, no. 1, p. 26-38.
- BEEDE, J. W. 1906. Fauna of the Salem Limestone of Indiana. In Cummings, E. R. and J. W. Beede. *Indiana Department of Geology and Natural Resources, 30th Annual report (for 1905)*, p. 1189-1486.
- BOUCOT, A. J., J. G. JOHNSON and R. D. STATON. 1964. On some Atrypoid, Retzioid, and Athyridoid brachiopoda. *Journal of Paleontology*, vol. 38, no. 5, p. 805-822.

BOUCOT, A. J., J. G. JOHNSON, C. W. PITRAT and R. D. STATON. 1965. Spiriferida In Moore, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. H-2. Brachiopoda.* The Geological Society of America and the University of Kansas Press. 927 p.

BRIDGE, J. 1917. *A study of the faunas of the Residual Mississippian of Phelps County (Central Ozark Region), Missouri.* *Journal of Geology*, vol. 25, no. 6, p. 558-575.

BRUNTON, C. H. C. 1980. *Type specimens of some Upper Palaeozoic Athyridide Brachiopods.* *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, vol. 34, no. 4, p. 219-234.

BUITRON, B. E. y E. RIVERA. 1984. *Lingúlidos (Brachiopoda-Inarticulata) del Ordovícico de Oaxaca, México.* *Memorias del III Congreso Latinoamericano de Paleontología*, p. 54-61.

CAMPBELL, K. S. W. 1959. *The type species of three Upper Palaeozoic punctate spiriferoids.* *Palaeontology*, vol. 1, part 4, p. 351-363.

CAMPBELL, K. S. W. 1961. *Carboniferous fossils from the Kuttung Rocks of New South Wales.* *Palaeontology*, vol. 4, part 3, p. 428-474.

CARRILLO-BRAVO, J. 1959. *Notas sobre el Paleozoico de la región de Ciudad Victoria, Tamaulipas.* *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, vol. 11, p. 1-98.

CARTER, J. L. 1967. *Mississippian brachiopods from the Chappel Limestone of Central Texas.* *Bulletin of American Paleontology*, vol. 53, no. 238, p. 251-450.

CARTER, J. L. 1968. *New genera and species of Early Mississippian brachiopods from the Burlington Limestone.* *Journal of Paleontology*, vol. 42, no. 5, p. 1140-1152.

CARTER, J. L. 1972. *Early Mississippian brachiopods from the Gilmore City Limestone of Iowa.* *Journal of Paleontology*, vol. 46, no. 4, p. 473-491.

CARTER, J. L. 1987. *Lower Carboniferous Brachiopods from the Banff Formation of Western Alberta.* *Geological Survey of Canada, Bulletin 378*, 183 p.

CARTER, J. L. 1990. *New brachiopods (Brachiopoda: Articulata) from the Late Osagean of the Upper Mississippi Valley.* *Annals of Carnegie Museum*, vol. 59, no. 3, p. 219-247.

CARTER, J. L. and R. C. CARTER. 1970. Bibliography and Index of North American Carboniferous brachiopods (1898-1968). Geological Society of America, Memoir 128, 382 p.

CARTER, J. L. and T. W. KAMMER. 1990. Late Devonian and Early Carboniferous Brachiopoda (Brachiopoda, Articulata) from the Price Formation of West Virginia and Adjacent Areas of Pennsylvania and Maryland. Annals of Carnegie Museum, vol. 59, no. 2, p. 77-103.

CARTER, J. L. 1994. Subfamily Toryniferinae, In Carter, J. L., J. G. Johnson, R. Gourvenec and H. Hong-Fei. 1994. A Revised Classification of the Spiriferid Brachiopods. Annals of Carnegie Museum, vol. 63, no. 4, p. 327-374.

CARTER, J. L., J. G. JOHNSON, R. GOURVENEC and H. HONG-FEI. 1994. A Revised Classification of the Spiriferid Brachiopods. Annals of Carnegie Museum, vol. 63, no. 4, p. 327-374.

CASTER, K. E. 1930. Higher fossil faunas of the Upper Allegheny. Bulletin of American Paleontology, vol. 15, no. 58, 321 p.

CLARKSON, E. N. K. 1986. Paleontología de Invertebrados y su Evolución. Paraninfo, Madrid. 357 p.

COOPER, C. L. 1944. Phylum Brachiopoda. In Shimer, H. W. and R. R. Shrock, Index Fossils of North America, p. 277-365.

CVANCARA, A. M. 1958. Invertebrates Fossils from the Lower Carboniferous of New South Wales. Journal of Paleontology, vol. 32, no. 5, p. 846-888.

DAVIDSON, T. 1857. Notes sur les genres *Athyris* (=Spirigera), *Camarophoria*, *Orthisina* et *Straphalosia* des terrains permians d' Anglaterre. Bulletin of Societe Linnecenne de Normandie, no. 2, p. 11-24.

DAVIDSON, T. 1859. A Monograph of the British Fossil Brachiopoda, vol. 2, Part 5, no. 2: The Fossil Brachiopoda-Carboniferous. Palaeontographical Society (London), Monograph, 11, p. 49-80.

DAVIDSON, T. 1881. On genera and species of spiral-bearing brachiopoda, from specimens developed by the Rev. Norman Glass: with notes on the results obtained by Mr. George Maw from extensive washings of the Wenlock and Ludlow Shales of Shropshire. Geological Magazine, vol. 8, no. 1, p. 1-13.

DODD, J. R. and R. J. JR. STANTON. 1981. *Paleoecology, Concepts and Applications.* John Wiley and Sons, New York, 559 p.

DUMERIL, A. M. C. 1806. *Zoologie analytique ou méthode naturelle de classification des animaux.* XXIV + 344 p. Paris.

DUNBAR C. O. and G. E. CONDR. 1932. *Brachiopoda of the Pennsylvanian System in Nebraska.* Nebraska Geological Survey, Bulletin 5, serie 2, 377 p.

DUTRO, J. T. JR., G. JR. MACKENZIE and J. W. HUDDLE. 1979. *Paleontological zonation of the Mississippian System.* In Craig L. C. and C. W Connor, Coordinators, *Paleotectonic Investigations of the Mississippian System in the United States, Part II: Interpretative summary and special features of the Mississippian System in the United States Geological Survey Professional Paper 1010-S,* p. 407-428.

EASTON, W. H. 1962. *Carboniferous Formations and Faunas of Central Montana.* United States Geological Survey, Professional Paper 348, 126 p.

ELIAS, M. K. 1957. *Late Mississippian Fauna from the Redoak Hollow Formation of Southern Oklahoma, part. 2. Brachiopoda.* Journal of Paleontology, vol. 31, no. 3, p. 487-527.

FLOWER, R. H. 1968. *Cephalopods from the Tiñu Formation, Oaxaca State Mexico.* Journal of Paleontology, vol. 43, no. 3, p. 804-809.

FREDERIKS, G. 1924. *Paleontologicheskije etiyudy. 2. O Verkhne-Kamennougol'nykh spiriferidakh Urala.* Izvestiya Geologicheskogo Komiteta, vol. 38, no. 2, p. 295-324.

FREDERIKS, G. 1926. *Tablitsa dlya opredeleniya rodovo semeystva Spiriferidae King.* Akademiya Nauk SSSR, Izvestiya, ser. 6, vol. 20, p. 393-423.

GIRTY, G. H. 1904. *Note on the Carboniferous Fossils.* In Ransome, F. L., *The Geology and Ore deposits of the Bisbee Quadrangle, Arizona,* United States Geological Survey, Professional Paper 21, p. 46-54.

GIRTY, G. H. 1915. *Faunas of the Boone Limestone at St. Joe, Arkansas* United States Geological Survey, Bulletin 598, 50 p.

GIRTY, G. H. 1928. The Fauna of the Middle Boone near Batesville Arkansas. In Mendenhall, W. C., Shorter contributions to general geology, United States Geological Survey, Professional Paper 154-B, p. 73-103.

GOLDRING, R. 1991. Fossils in the Field. Scientific & Technical, England, 219 p.

GORDON, C. H. 1907. Mississippian (Lower Carboniferous) Formations in the Rio Grande Valley, New Mexico. American Journal of Science, 4th Series, vol. 24, p. 58-64.

GRABAU, A. W. and SHIMER, W. H. 1909. North American Index Fossils. Invertebrates, vol. 1. New York. A. G. Seiler, 853 p.

HALL, J. 1858. Palaeontology of Iowa. In Hall, J. and Whitney, J. D. (eds.), Report on the Geological Survey of the State of Iowa; embracing the results of investigations made during portion of the year 1855-1857, vol. 1 (pt. 2), p. 473-724.

HALL, J. 1883. Brachiopoda from the Niagara and Upper Helderberg Groups of Indiana. Indiana Department of Geology and Natural History, 12th Annual Report for 1882, p. 319-375.

HUXLEY, T. H. 1869. An introduction to the classification of animals. John Churchill and Sons, London. 147 p.

HYDE, J. E. 1953. The Mississippian formations of central and southern Ohio. Fisher M. M. (ed.). Geological Survey of Ohio, Bulletin 51, 355 p.

IVANOVA, E. A. 1959. K sistematike i evoliutsiy spiriferid. (The systematics and evolution of Spiriferidae (Brachiopoda)). Palaeontologicheskii Zhurnal, no. 4, p. 47-64.

IVANOVA, E. A. 1972. Osnovnye zakonomernosti evoliutsii spiriferid (Brachiopoda). (Main Features of Spiriferid Evolution (Brachiopoda)). Paleontologicheskii(i) Zhurnal, no. 3, p. 28-42.

KEIDEL, J. and H. J. HARRINGTON. 1938. On the Discovery of Lower Carboniferous Tillites in the Precordillera of San Juan, Western Argentina. Geological Magazine, vol. 75, no.3, p. 103-129.

LANE, B. O. 1962. The fauna of the Ely Group in the Illipah Area of Nevada. Journal of Paleontology, vol. 36, no. 5, p. 888-911.

LEVEILLE, C. 1835. Aperçu géologique de quelques localités tres riches en coquilles sur les frontières de France et the Belgique. Société Géologique de France, Mémoires, 1^{re} ser., vol. 2, p. 29-49.

MALPICA, R. 1978. Estudio estratigráfico del Paleozoico del Area de Tomellín, Oaxaca. Instituto Mexicano del Petróleo, Subdirección de Tecnología de Exploración. Proyecto C-1054, 85 p.

McKERROW, W. S. 1978. The Ecology of Fossils. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 383 p.

M'COY, F. 1844. A synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of Ireland. University Press., Dublin. 207 p.

MINATO, M. 1951. On the Lower Carboniferous Fossils of the Kitakami Massif, Northeast Honsyu, Japan. Hokkaido University, Faculty of Science (Geology and Mineralogy), Journal, Serie IV, vol. VII, no. 4, 355-382 p.

MINATO, M. 1952. A further note on the Lower Carboniferous fossils of the Kitakami Mountainland, Northeast Japan. Hokkaido University, Faculty of Science (Geology and Mineralogy), Journal, Serie IV, vol. VIII, no. 2, 136-174 p.

MOORE, R. C. 1928. Early Mississippian Formations in Missouri. Missouri Bureau of Geology and Mines, Report, vol. XXI, 2^o series, 283 p.

MORALES-SOTO, S. 1984. Estudio Paleoecológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. U.N.A.M., Facultad de Ciencias. Tesis de Licenciatura, 57 p.

MORON-RIOS, A. y M. C. PERRILLIAT. 1988. Una especie nueva del género *Griffithides* Portlock (Arthropoda, Trilobita) del Paleozoico Superior de Oaxaca. Revista del Instituto de Geología, U.N.A.M., vol. 7, no. 1, p. 67-70.

NORTH, F. J. 1920. On *Syringothyris* Winchell and certain Carboniferous Brachiopoda referred to *Spiriferina* d'Orbigny. Geological Society of London, Quaterly Journal, vol. 76, part 2, p. 162-227.

ORTEGA-GUTIERREZ, F., J. RUIZ and E. CENTENO-GARCIA. 1995. Oaxaquia, a Proterozoic microcontinent accreted to North America during the Late Paleozoic. Geology, vol. 23, no. 12, p. 1127-1130.

ORTIZ-LOZANO, J. A. 1996. Consideraciones paleoambientales y morfológicas de las colonias de briozoarios pensilvánicos de la Formación Ixtaltepec en la región de Nochixtlán, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Licenciatura, 40 p.

PANTOJA-ALOR, J. 1970. Rocas sedimentarias paleozoicas de la región centro-septentrional de Oaxaca. Sociedad Geológica Mexicana. Libro Guía de la Excursión México-Oaxaca. p. 67-84.

PANTOJA-ALOR, J. 1993. The Paleozoic Rocks of the Nochixtlán Region State of Oaxaca, *In* Ortega, G. F., E. Centeno G., D. J. Morán Z. y Gómez, A. C. (eds.): Guidebook of Field Trip B. First Circum-Pacific and Circum-Atlantic Terrane Conference. Terrane Geology of Southern Mexico. Universidad Nacional Autónoma de México, p. 83-91.

PANTOJA-ALOR, J., and R. A. ROBISON. 1967. Paleozoic sedimentary rocks in Oaxaca, México. *Science*, vol. 157, no. 3792, p. 1033-1035.

PLUMMER, F. B. 1950. The Carboniferous rocks of the Llano region of Central Texas. University of Texas, Publication no. 4329, 170 p.

QUIROZ-BARROSO, S. A. 1995. Bivalvos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis Doctoral, 86 p.

QUIROZ-BARROSO, S. A. y F. SOUR-TOVAR. 1995. Nuevo registro de Ofiuroideo (Ophiurinae) para el Pensilvánico de América del Norte, proveniente de la Formación Ixtaltepec, Oaxaca. Memoria del V Congreso Nacional de Paleontología (Noviembre), Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, p. 31.

RICHARDSON, J. R. 1986. Brachiopods. *Scientific American*, vol. 259, no. 9, p. 96-102.

RIVERA, E. y B. E. BUITRON. 1986. Establecimiento del Límite Cámbrico-Ordovícico, México (Formación Tiñú) en Ixtaltepec, Estado de Oaxaca, México. Sociedad Geológica Mexicana. VIII Convención Geológica Nacional, resúmenes. p. 84.

ROBERTSON, L. 1929. A New Area of Carboniferous Rocks in Mexico. *Science*, Vol. LXIII, no. 1028, p. 286-287.

ROBISON, R. A. and J. PANTOJA-ALOR. 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlán Region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, vol. 42, no. 3, p. 767-800.

RODRIGUEZ-BENITEZ, J. L. 1983. Estudio Palinoestratigráfico de las Formaciones Paleozoicas Tiñú, Santiago e Ixtaltepec, de la Región de Nochixtlán, Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional, E.S.I.A., Tesis Profesional.

RODRIGUEZ, J. and R. C. GUTSCHICK. 1967. Brachiopods from the Sappington Formation (Devonian-Mississippian) of western Montana. *Journal of Paleontology*, vol. 41, no. 2, p. 364-384.

ROOT, S. I., J. RODRIGUEZ and J. L. FORSYTH. 1961. Geology of Knox County. Geological Survey of Ohio, Bulletin 59, 232 p.

ROWELL, A. J. and R. E. GRANT. 1987. Phylum Brachiopoda /in Fossils Invertebrates. Cheetham, A. H. and A. J. Rowell (eds.). Blackwell Scientific Publications, Boston, p. 445-496.

RUDWICK, M. J. S. 1970. Living and Fossil Brachiopods. Hutchinson University Library, London, 199 p.

RULIN, F. 1977 Discovery of *Syringothyris* from Southern Guizhou and its significance. *Acta Palaeontologica Sinica*, vol. 16, no. 1, p. 53-58.

SALAS, G. P. 1949. Bosquejo geológico de la cuenca sedimentaria de Oaxaca. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, vol. 1, p. 79-156.

SANDERS, J. E. 1958. Brachiopoda and Pelecypoda. /in Easton, W. H., J. E. Sanders, J. B. Knight and A. K. Miller. Mississippian fauna in northwestern Sonora, Mexico. Smithsonian Miscellaneous Collections, vol. 119, no. 3, 87 p.

SASS, D. B. 1960. Some aspects of the paleontology, stratigraphy and sedimentation of the Corry Sandstone of the northwestern Pennsylvania. *Bulletin of American Paleontology*, vol. 41, no. 192, p. 251-381.

SHAW, A. B. 1962. Rhynchonellid brachiopods and a Tornyifer from the Madison Group (Mississippian). *Journal of Paleontology*, vol. 36, no. 4, p. 630-637.

SHIMER, H. W. 1913. Spiriferoids of the Lake Minnewanka section, Alberta. *Bulletin of the Geological Society of America*, vol. 24, p. 233-240.

SIBLY, T. F. 1906. On the Carboniferous Limestone (Avonian) of the Mendip Area (Somerset), with special reference to the palaeontological sequence. Geological Society of London, Quaterly Journal, vol. 62, p. 324-380.

SILVA-PINEDA, A. 1970. Fructificación de Pteridosperma en el Pensilvánico de Oaxaca. Sociedad Geológica Mexicana, Primera Convención Nacional, Resúmenes, p. 85-86.

SOUR-TOVAR, F. 1987. Comunidades Cámbrico-Ordovícicas en el Area de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca (Formación Tiñú). Implicaciones Paleoambientales, Paleogeográficas y Estratigráficas. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Tesis de Licenciatura, 40 p.

SOUR-TOVAR, F. 1990. Comunidades Cámbrico-Ordovícicas de la Formación Tiñú, en el Area de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Implicaciones Paleoambientales y Paleogeográficas. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, vol. 3, no. 1, p. 7-23.

SOUR-TOVAR, F. 1994. Braquiópodos Pensilvánicos del Area de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Tesis de Maestría. 55 p.

SOUR-TOVAR, F., T. M. BARRADAS y G. DURAN. 1982a. Descripción de la Comunidad Tremadociana de la Formación Tiñú (Santiago Ixtaltepec, Oaxaca) y de la primera fauna de graptolitos (Dendroideos) reportada para México. Sociedad Mexicana de Zoología. VI Congreso Nacional de Zoología, Resúmenes.

SOUR-TOVAR, F., M. A. M. CALDERON y F. H. RAMIREZ. 1982b. Comunidades arrecifales de la Formación Ixtaltepec de edad pensilvánica, Oaxaca, México. Sociedad Mexicana de Zoología. VI Congreso Nacional de Zoología, Resúmenes.

SOUR-TOVAR, F. y B. E. BUTTRON. 1987. Los graptolitos del Tremadociano de Ixtaltepec, Oaxaca. Consideraciones sobre el Límite Cámbrico-Ordovícico de la Región. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, vol. 1, no. 1, p. 380-395.

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, vol. 2, no. 1, p. 5-17.

SOUR-TOVAR, F. y S. A. QUIROZ-BARROSO. 1990. Siguiendo la Huella. Icnofósiles de México. Información Científica y Tecnológica, vol. 12, no. 171, p. 27-32.

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

- SOUR-TOVAR, F. y S. A. QUIROZ-BARROSO. 1991. Icnofósiles paleozoicos de Nochistlán, Oaxaca. Memorias del III Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, p. 131.
- STAINBROOK, M. A. 1947. Brachiopoda of the Percha Shale of New Mexico and Arizona. *Journal of Paleontology*, vol. 21, no. 4, p. 297-328.
- STANLEY, S. M. 1989. *Earth and Life Through Time*. W. H. Freeman and Company, New York, 689 p.
- STAUFFER, C. R. 1911. Historical or Areal Geology. In Stauffer, C. R., G. D. Hubbard and J. A. Bownocker, *Geology of the Columbus Quadrangle*. Ohio Geological Survey, serie 4, Bulletin 14, part 1, p. 11-50.
- STEWART, J. H. 1988. Latest Proterozoic and Paleozoic southern margin of North America and the accretion of Mexico. *Geology*, vol. 16, no. 2, p. 186-189.
- STEWART, J. H., R. B. BLODGETT, A. J. BOUCOT, and J. L. CARTER. 1993. Middle Paleozoic exotic terrane near Ciudad Victoria, northeastern Mexico, and the southern margin of Paleozoic North America. In Ortega-Gutiérrez F., Coney, P. J., Centeno-García, E. and Gómez-Caballero, A. *Proceedings of the First Circum-Pacific and Circum-Atlantic Terrane Conference*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. p. 147-149.
- THAYER, C. W. 1975. Morphologic adaptations of benthic invertebrates to soft substrata. *Journal of Marine Research*, vol. 33, no. 2, p. 177-189.
- VILLASEÑOR-MARTINEZ, A. B., C. A. MARTINEZ y M. B. CONTRERAS. 1987. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior de San Salvador Patlanoaya, Puebla, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, vol. 1, p. 390-417.
- WAAGEN, W. H. 1883. Salt Range fossils. I. Productus-Limestone fossils. *Geological Survey of India, Memoirs, Palaeontologia Indica*, serie 13, vol. 1, pt. 4. Brachiopoda: fasc. 2, p. 391-546.
- WATERHOUSE, J. B. 1975. New Permian and Triassic Brachiopod Taxa. *University of Queensland, Department of Geology, Papers*, vol. 7, no. 1, p. 1-23.

WELLER, S. 1909. Kinderhook Faunal Studies. 4. The fauna of the Fern Glen Formation. Geological Society of America, Bulletin, vol. 20, p. 265-332.

WELLER, S. 1914. The Mississippian Brachiopoda of the Mississippi Valley Basin. Geological Survey of Illinois, Monograph 1, 508 p.

WHITFIELD, R. P. 1908. Notes on Carboniferous Fossils and Semifossils Shells, Brought Home by Members of the Peary Expedition of 1905-1906. Bulletin of the American Museum of Natural History, vol. 24, p. 309-322.

WILLIAMS, A., A. J. ROWELL, H. M. MUIR-WOOD, CH. W. PITRAT, H. SCHMIDT, F. G. STEHLI, D. V. AGER, A. D. WRIGHT, G. F. ELLIOT, T. W. AMSDEN, M. J. S. RUDWICK, K. HATAI, G. BIERNAT, D. J. McLAREN, A. J. BOUCOT, J. G. JOHNSON, R. D. STATON, R. E. GRANT and H. M. JOPE. 1965. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda, vols. 1 and 2. R. C. Moore (ed.). The Geological Society of America Inc. and The University of Kansas Press.

WINCHELL, A. 1863. Descriptions of fossils of the Yellow sandstones lying beneath the "Burlington Limestone" at Burlington, Iowa. Academy of Natural Sciences of Philadelphia Proceedings, vol. 15, no. 7, Ser. 2, p. 2-25.

YAÑEZ, P., RUIZ, PATCHETT, J., ORTEGA-GUTIERREZ, F. and GEHRELS, G. 1991. Isotopic studies of the Acatlan Complex, Southern Mexico. Implications for paleozoic North American tectonics. Bulletin of the Geological Society of America, vol. 103, p. 817-828.

YOCHELSON, E. L. 1968. Tremadocian mollusks from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico. Journal of Paleontology, vol. 42, no.3, p. 801-803.

LAMINA 1

Figuras 1-5 *Actinoconchus lamellosus* (Léveillé)

1. Forma juvenil. Ej. FCMP/E1-767 (x 2)
- 2a-b. Valva braquial, a) molde interno y b) impresión externa. Ej. FCMP/E1-821a-b (x 1)
3. Valva braquial, impresión externa. Ej. FCMP/E1-1882 (x 1)
4. Valva pedicelar, molde interno. Ej. FCMP/E1-1883b (x 1)
5. Forma juvenil. Ej. FCMP/E1-1884 (x 1)

Figuras 6-9 *Torynifer pseudolineatus* (Hall)

- 6a-b. Ejemplar completo, a) vista ventral y b) lateral. Ej. FCMP/E1-750 (x 1)
7. Valva braquial, molde interno. Ej. FCMP/E1-873 (x 1)
8. Valva pedicelar, molde interno. Ej. FCMP/E1-1885 (x 1)
9. Valva pedicelar, impresión externa. Ej. FCMP/E1-1886 (x 1)

LAMINA 1



1



2a



2b



3



4



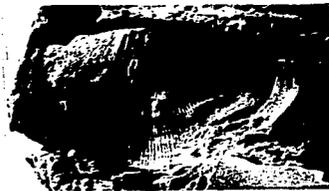
5



6a



6b



7



8



9

LAMINA 2

Figuras 1-6 ?*Syringothyris* sp.

- 1a-b. Valva pedicelar, molde interno, a) vista ventral y b) cardinal. Ej. FCMP/E1-505 (x 1)
- 2a-b. Valva pedicelar, a) vista externa y b) ampliación para observar la ornamentación. Ej. FCMP/E1-289 (a) (x 1), b) (x 2.9)
3. Valva braquial, molde interno. Ej. FCMP/E1-1887 (x 1)
4. Valva pedicelar, molde interno. Ej. FCMP/E1-749 (x 1)
- 5a-b. a) Valva braquial, vista externa. Ej. FCMP/E1-1888 (x 1), b) Valva pedicelar, vista externa. Ej. FCMP/E1-1889 (x 1)
6. Valva pedicelar, molde externo en plastilina. Ej. FCMP/E1-1890 (x 1)

Figuras 7-10 *Punctospirifer* sp.

7. Vista cardinal, molde interno. Ej. FCMP/E1-1891 (x 1)
8. Valva pedicelar, impresión externa. Ej. FCMP/E1-1892a (x 1)
9. Valva pedicelar, molde interno. Ej. FCMP/E1-1893 (x 1)
10. Valva pedicelar, impresión externa. Ej. FCMP/E1-774 (x 2)

LAMINA 2

