



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

CONULÁRIDOS Y GASTERÓPODOS
DEL CARBONÍFERO DE
NOCHIXTLÁN, OAXACA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

ANA ROBERTA ESCALANTE RUIZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso

COMITÉ TUTOR: Dr. Francisco Javier Vega Vera
Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/0178/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 17 de enero de 2011 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA) del (la) alumno (a) ESCALANTE RUIZ ANA ROBERTA con número de cuenta 98012145 con la tesis titulada "Conuláridos y Gasterópodos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca", realizada bajo la dirección del (la) DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CARMEN PERRILLIAT MONTOYA
Vocal: DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ
Secretario: DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO
Suplente: DR. FRANCISCO SOUR TOVAR
Suplente: DRA. M.A. ANA FERNÁNDEZ ÁLAMO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 24 de marzo de 2011

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJ/FMASR/ rmm

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por haberme permitido realizar mi proyecto de Maestría y completar mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante el proyecto de Maestría, con número de becario 249536.

A los proyectos PAPIIT 209308 y PAPIIT 213710 “Invertebrados del Carbonífero de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca” por el apoyo económico para las salidas al campo, la elaboración del material fotográfico y la asistencia a congresos.

Al comité tutorial:

Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso

Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez

Dr. Francisco Javier Vega Vera

Por sus múltiples sugerencias y apoyo que me brindaron para realizar este trabajo.

A los miembros del jurado:

Dra. María Ana Fernández Álamo

Dra. María del Carmen Perrilliat Montoya

Dr. Francisco Sour Tovar

Por sus acertados comentarios y valiosas sugerencias.

Al Dr. Heyo van Iten de la Universidad de Hanover y al Dr. Barry S. Kues de la Universidad de Nuevo México por todas sus correcciones y observaciones hechas a las descripciones del material fósil.

Al Biólogo Héctor Hernández por la toma de fotografías que aparecen en esta tesis. Una vez más hiciste un trabajo magnífico con los fósiles. Muchas gracias.

Al M. en C. Daniel Navarro Santillán por su ayuda en el campo, la extracción de material fósil, el apoyo técnico para catalogar el material y la ayuda para conseguir el material bibliográfico. A la M. en C. Leonora Martín Medrano por los cortes de roca y por la dirección técnica en la elaboración de los vaciados de silicón que son parte fundamental de este trabajo.

A la M. en C. Mayumi Cabrera Hernández del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Facultad de Ingeniería por la elaboración de láminas delgadas y el análisis de las mismas.

Al Biólogo Luis Chavez por revisar la redacción del texto y hacer las sugerencias para la corrección del estilo, así como por la revisión del texto en inglés.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Una vez más, a la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme continuar con este proyecto, por haber hecho de mi una mejor persona y una mejor universitaria.

A la Facultad de Ciencias, por permitirme el uso de sus instalaciones y acogerme en esta nueva etapa. Asimismo, al Museo de Paleontología porque en él se encuentran grandes investigadores con una impresionante calidad humana, misma que me ha hecho crecer como científica y como persona.

Agradezco de una manera muy especial y con mucho cariño a la Dra. Sara Quiroz, por tanta paciencia, las grandes enseñanzas, los regaños oportunos y la confianza que ha tenido en mí desde la licenciatura. Agradezco de manera infinita todas las atenciones dentro y fuera del museo. Gracias por ser una persona admirable y un gran ejemplo a seguir.

A los Doctores Ana Bertha Villaseñor Martínez y Francisco Javier Vega Vera, por todos sus comentarios, sugerencias y correcciones que me hicieron mejorar este trabajo no sólo al final, sino durante todo el proceso del proyecto de investigación. Gracias por el apoyo durante cuatro semestres en los que les causé tantos dolores de cabeza.

A las Doctoras María del Carmen Perrilliat Montoya y María Ana Fernández Álamo, por formar parte del jurado revisor y por los comentarios hechos a este trabajo. Gracias por enriquecer esta tesis.

Al Dr. Francisco Sour Tovar por su valiosa ayuda en el campo, las asesorías y las grandes enseñanzas. Gracias por los apoyos otorgados para asistir al “VII Congreso Latinoamericano de Paleontología” en La Plata, Argentina y al “XII Congreso Nacional de Paleontología” en Puebla por medio de los proyectos PAPIIT 209308 y PAPIIT 213710. Muchas gracias por ser un excelente mentor.

A Lilia Espinoza, Lilia Jiménez y Armando Rodríguez de la Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas por su destacada labor para facilitarnos las cosas a los estudiantes. Muchas gracias por su amabilidad y por la atención que nos brindan.

A la Bióloga Karla Castillo por su ayuda en el campo para obtener los fósiles, para levantar la columna estratigráfica, para realizar los vaciados de silicón, las fotografías de campo y por ser una excelente compañera de trabajo. Y porque es una gran amiga, una persona que sabe escuchar y que sabe reír, porque además de compartir el trabajo hemos compartido el estrés y el “desestrés” que implica la bendita Maestría. Los buenos y malos ratos en el campo, los congresos, las crepas y el café, las clases, las salidas a escondidas y todos esos buenos momentos que hemos compartido han sido muy significativos. Muchas gracias Karlita, sin ti este trabajo simplemente no sería lo mismo.

A mi amiga de casi toda la vida (aunque más de 10 años es una vida...), Jazmín Samario, por estar en los mejores y peores momentos, porque a pesar de todo tenemos el placer de seguir festejando cada logro, porque las risas nadie nos las quita y porque espero que pronto me haga tía. Te quiero mucho chaparra.

A May y Anaid, que aunque estén a la distancia siempre las tengo presentes. Gracias por compartirme un poco de ustedes. Las extraño y las quiero.

A Lizbeth y Erika, por darme el gusto de conocer gente tan especial como ustedes. Gracias a ambas por todo lo compartido.

A mis amiguitos: Ángela Arango, Carlos Ochoa y Elihú Catalán porque han estado ahí para disfrutar cualquier momento. Son lo mejor que hay para olvidar el estrés y los malos ratos. Carlos, gracias por tu amistad que es invaluable, por el apoyo y por tu fanatismo hacia la paleo.

Quiero agradecer a dos personas muy especiales que aparecieron durante el transcurso de la maestría: Karla Quiroz e Ivette Martignon, porque son unas amigas increíbles, divertidas, que desbordan carisma y con una perspectiva de la vida que a veces me hacía reír, pero otras tantas me hacía entrar en razón. Les agradezco de corazón todas las charlas y los consejos, las tardes compartidas y el apoyo para que este trabajo quedara terminado de una vez por todas. Aunque no lo crean, ya son una parte muy importante de mi vida. ¡Las adoro!

A mi familia. Por ser como es, aunque a veces no los entienda por completo.

A las familias Samario Román, Rodríguez Samario, Martignon López, Soto Portas, De la Vega Ayala y Sour Quiroz por su amabilidad, cordialidad, sencillez y por recibirme con los brazos abiertos en su casa.

A toda la banda-la bandita-la bandera: Lau, Ulises, Jaz, Martino, Marisol, Oto, Mariana, Perla y Jethro; por hacer que la fiesta dure toda la noche y más, por los cumpleaños pozoleros, por amanecer en lugares desconocidos, por reírnos de nosotros mismos, por las caras hinchadas y los partidos América-Pumas que tanto disfrutamos, aunque sigo sin entender el concepto de "fuera de lugar". Los fines de semana siempre tienen un significado diferente. Gracias a todos.

A las de la Secu, los de la Prepa, los Inges y los Arquís por tanto rock 'n roll. Paz.

A toda la gente que he conocido en el transcurrir de los años, simplemente muchas gracias por existir y cruzarse en mi camino porque de una manera u otra todos han hecho de mí la persona que soy al día de hoy.

Gracias Infinitas...

El camino se hace paso a paso.
Piensa en dar perfectamente cada paso
y no pienses en el camino.
Alejandro Jodorowsky.

ÍNDICE GENERAL

| | |
|--|----|
| Resumen | 1 |
| Abstract | 2 |
| Introducción | 3 |
| Justificación | 3 |
| Objetivos | 4 |
| General | 4 |
| Particulares | 4 |
| Antecedentes | 4 |
| Conuláridos | 4 |
| Evolución del grupo | 4 |
| Registro fósil de conuláridos para el Paleozoico | 5 |
| Registro fósil de conuláridos para el Paleozoico Superior de México | 5 |
| Morfología del grupo | 6 |
| Gasterópodos | 8 |
| Evolución del grupo | 8 |
| Registro fósil de gasterópodos para el Paleozoico | 9 |
| Registro fósil de gasterópodos para el Paleozoico Superior de México | 9 |
| Morfología del grupo | 9 |
| Área de estudio | 11 |
| Ubicación geográfica | 11 |
| Estudios previos | 12 |
| Marco Geológico | 14 |
| Estratigrafía general del área | 14 |
| Localidades de estudio | 17 |
| Arroyo de las Pulgas | 17 |
| La Curva | 18 |
| La Cima | 20 |
| Los Zapotales | 20 |
| Metodología | 23 |
| Resultados | 23 |
| Paleontología Sistemática | 23 |
| Conuláridos | 25 |
| Gasterópodos | 30 |
| Discusión | 43 |
| Consideraciones Sistemáticas | 43 |
| Consideraciones Estratigráficas | 43 |
| Consideraciones Paleobiogeográficas | 45 |
| Consideraciones Ambientales | 49 |
| Conclusiones | 53 |
| Referencias Bibliográficas | 54 |
| Láminas | 73 |
| Anexos | |
| Anexo 1. Análisis petrográfico de concreciones | 84 |

Índice de Figuras

| | | |
|--------|---|---|
| Figura | | |
| 1 | Morfología general de un conulárido. | 7 |
| 2 | Interpretación del modo de vida de los conuláridos. | 7 |

| | | |
|----|---|----|
| 3 | Algunas características de la concha de los gasterópodos. | 11 |
| 4 | Ubicación geográfica del área de estudio. | 12 |
| 5 | Estratigrafía general del área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. | 16 |
| 6 | Columna estratigráfica de la Localidad Arroyo de las Pulgas. | 17 |
| 7 | Fotografía de la Localidad Arroyo de las Pulgas. | 18 |
| 8 | Columna estratigráfica de la Localidad La Curva. | 19 |
| 9 | Fotografía de la Localidad La Curva. | 20 |
| 10 | Columna estratigráfica de la Localidad La Cima. | 21 |
| 11 | Fotografía de la Localidad La Cima. | 21 |
| 12 | Columna estratigráfica de la Localidad Los Zapotales. | 22 |
| 13 | Fotografía de la Localidad Los Zapotales. | 22 |
| 14 | Alcances estratigráficos de las especies descritas para la formación Santiago. En el trabajo de Castillo-Espinoza (2008) se describen cefalópodos, en el de Navarro-Santillán <i>et al.</i> (2002) se describen braquiópodos y en el de Quiroz-Barroso <i>et al.</i> (2000) se describe una especie de moluscos de la Clase Rostroconchia. Las líneas sólidas representan los ejemplares determinados a nivel de especie y las líneas punteadas representan a los ejemplares que fueron determinados a nivel genérico y a nivel de <i>cf.</i> | 44 |
| 15 | Correlación litoestratigráfica de las cuatro localidades de la formación Santiago. | 45 |
| 16 | Mapa con la reconstrucción paleobiogeográfica durante el Carbonífero Temprano. | 46 |
| 17 | Ubicación de los 18 reinos propuestos por Bambach (1990). | 48 |
| 18 | Distribución paleobiogeográfica de géneros cosmopolitas de este estudio. | 48 |
| 19 | Distribución paleobiogeográfica de especies identificadas en este estudio. | 49 |
| 20 | Propuesta de la conformación ambiental para los miembros de la formación Santiago. | 51 |

Índice de Tablas

| | | |
|---|--|----|
| 1 | Dimensiones de <i>Paraconularia chesterensis</i> (Worthe, 1883) | 27 |
| 2 | Dimensiones de <i>Paraconularia cf. P. subulata</i> (Hall, 1858) | 28 |
| 3 | Dimensiones de <i>Retispira exilis</i> (de Koninck, 1883) | 32 |
| 4 | Dimensiones de <i>Mourlonia venusta</i> Gordon y Yochelson, 1987 | 37 |
| 5 | Dimensiones de <i>Glabrocingulum (Glabrocingulum) cf. G. (G.) parvanodum</i> Jeffery, Hoare, Mapes y Brown, 1994 | 39 |
| 6 | Dimensiones de género nuevo aff. <i>Ananias</i> | 40 |

RESUMEN

Se reporta la presencia de tres especies de conuláridos y diez de gasterópodos, lo que constituye el registro más abundante de estos grupos conocido hasta el momento para el Carbonífero Superior del sur de México. La fauna de conuláridos está conformada por las especies *Conularia* cf. *C. subcarbonaria*, *Paraconularia chesterensis* y *Paraconularia* cf. *P. subulata*; los gasterópodos descritos son: *Euphemites* sp., *Retispira exilis*, *Retispira* cf. *R. tenuilineata*, *Euomphalus* sp., *Treospira (Angyomphalus)* aff. *T. (A.) desultoria*, *Mourlonia venusta*, *Glabrocingulum (Glabrocingulum)* cf. *G. (G.) parvanodum*, *Peruvispira* sp., ?*Amaurotoma* sp. y un género nuevo afín a *Ananias*.

De acuerdo con la distribución estratigráfica de estas especies, se corrobora la edad de Misisípico Temprano (Osageano) del miembro inferior de la formación Santiago y también se apoya la idea de que al menos una parte del miembro superior pertenece al Misisípico Medio-Tardío (Viseano=Merameciano-Chesteriano).

Esta fauna reafirma la similitud que existe entre las faunas carboníferas de México con las que se encuentran en la parte centro-oeste de Estados Unidos de Norteamérica y que es conocida como la región del Mid-Continent.

En el miembro inferior de la formación Santiago, la roca calcárea y la fauna asociada son características de un ambiente arrecifal. En el miembro superior, las características litológicas, así como la fragmentación y desarticulación de gran parte de los restos, indican que los fósiles correspondieron a organismos de diferentes comunidades que se depositaron en la parte externa de la plataforma; la naturaleza del sedimento (fino y de color oscuro) y la presencia de rastros de pirita en las concreciones, así como la ausencia de organismos infaunales en esta asociación, indican que el depósito final ocurrió en aguas anóxicas.

ABSTRACT

Three species of conulariids and ten species of gastropods are reported; this is the most abundant record of these groups found until now for the Upper Carboniferous in southern Mexico. The species of conulariids are: *Conularia* cf. *C. subcarbonaria*, *Paraconularia chesterensis* and *Paraconularia* cf. *P. subulata*; the gastropods described here are: *Euphemites* sp., *Retispira exilis*, *Retispira* cf. *R. tenuilineata*, *Euomphalus* sp., *Trepospira (Angyomphalus)* aff. *T. (A.) desultoria*, *Mourlonia venusta*, *Glabrocingulum (Glabrocingulum)* cf. *G. (G.) parvanodum*, *Peruvispira* sp., *?Amaurotoma* sp. and a new genus aff. *Ananias*.

According to stratigraphic distribution of these species, the Early Mississippian (Osagean) age of the lower member of Santiago formation is confirmed; there is also enough evidence to support the idea of a Middle-Late Mississippian (Visean=Meramecian-Chesterian) age for at least part of the upper member.

The presence of these species confirms the resemblance between Mexican Carboniferous faunas and the ones from the West-Central area of the United States of America, also known as the Mid-Continent region.

The calcareous rock and its associated fauna from the lower member of Santiago formation, are typical of a reef environment. In the upper member, lithologic features and fragmentation and disarticulation of organic remains, point out that the fossil record corresponds to remains of organisms that belonged to different communities, that were deposited in the external part of the platform; the nature of sediments (fine and dark in colour) and the presence of pyrite traces, besides the absence of infaunal remains in this association, indicates that final deposition occurred in an anoxic water environment.

INTRODUCCIÓN

En el área de Nochixtlán, Oaxaca, aflora una secuencia de rocas que incluyen depósitos marinos del Paleozoico Inferior y Superior. Desde su descubrimiento, en 1965, se han realizado varios estudios de los fósiles contenidos en ellas (Pantoja-Alor, 1970; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1989; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997, 1998; Quiroz-Barroso *et al.*, 2000; Navarro-Santillán *et al.*, 2002; Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004, entre otros).

Las rocas del Carbonífero están representadas por las formaciones Santiago e Ixtaltepec, de edades Misisípico (Osageano) y Pensilvánico (Morrowano-Desmoinesiano) respectivamente, con restos fósiles de esponjas, conuláridos, corales, bivalvos, gasterópodos, cefalópodos, briozoarios y braquiópodos, que representan parte de comunidades arrecifales y periarrecifales. La fauna estudiada previamente presenta similitudes con la parte centro-este de los Estados Unidos, por lo que se ha planteado que durante el Carbonífero, la provincia del Mid-Continent pudo haberse extendido hacia el sur hasta lo que actualmente es la región de Oaxaca (Sour-Tovar, 1994; Quiroz-Barroso, 1995; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Navarro-Santillán *et al.*, 2002).

Como parte del proyecto del Paleozoico de México que se realiza en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, se han muestreado diversas secciones entre los poblados de La Cumbre e Ixtaltepec durante diferentes temporadas de trabajo de campo. Esto y la aplicación de técnicas adecuadas que incluyen el moldeo en silicón para la obtención de positivos, ha permitido contar actualmente con ejemplares de conuláridos y gasterópodos, dos grupos que han sido poco estudiados por presentar un registro escaso y mal preservado y cuya referencia permanece a nivel de mención (Quiroz-Barroso, 1995; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997; Buitrón *et al.*, 2000).

JUSTIFICACIÓN

El estudio sistemático de los conuláridos y los gasterópodos del Carbonífero de Nochixtlán permitirá profundizar en el conocimiento de la diversidad de invertebrados que vivieron en los mares que cubrieron el territorio de México durante ese tiempo. Con ello se espera contribuir con información sistemática, paleobiológica, bioestratigráfica y biogeográfica de relevancia en el análisis de las faunas del Paleozoico de México.

OBJETIVOS

General:

- Contribuir al conocimiento del registro fósil del Paleozoico Superior de México

Particulares:

- Realizar el estudio sistemático (identificación y descripción) de los conuláridos y gasterópodos carboníferos de la región de Santiago Ixtaltepec.
- Analizar sus implicaciones estratigráficas, paleobiogeográficas y ambientales.

ANTECEDENTES

CONULÁRIDOS

Los Conuláridos comprenden un grupo de invertebrados marinos con un registro fósil que se extiende desde el Ediacareense (Vendiano) (Ivanstov y Fedonkin, 2002; van Iten *et al.*, 2005) hasta el Triásico Superior (Waterhouse, 1979). Se han encontrado en todo tipo de depósitos marinos siliclásticos o carbonatados de diversas partes del mundo (Babcock y Feldmann, 1984). La simetría tetrámera de cuatro paredes es una característica fundamental de este grupo de cnidarios y varios autores han interpretado que fueron pólipos o medusas, pero existe evidencia que demuestra que fueron organismos sésiles, al menos durante las primeras etapas de su desarrollo.

Evolución del grupo

Con base en comparaciones de la anatomía, morfogénesis y paleoautoecología de cnidarios existentes, muchos investigadores han concluido que los conuláridos fueron cnidarios de la Clase Scyphozoa o que estuvieron cercanamente emparentados con ellos (*e. g.* Kiderlen, 1937; Moore y Harrington, 1956; Werner, 1973; Bischoff, 1978; von Salvini-Plawen, 1978; Bouillon, 1981; van Iten, 1991a; van Iten, 1992a, b; Jerre, 1994; Wade, 1994; Bergström, 1995; McKinney *et al.*, 1995; van Iten *et al.*, 1996, 2000; Hughes *et al.*, 2000; Nielsen, 2001; Collins, 2002). La hipótesis de la afinidad con la Clase Scyphozoa no ha sido universalmente aceptada, oponentes de esta hipótesis ofrecen una idea alternativa basada en similitudes homólogas que pueden ser demostradas y que sólo son compartidas por los conuláridos y organismos que están fuera del grupo de los cnidarios, representando un phylum extinto, probablemente tripoblástico (Kozłowski, 1968; Steul, 1984; Babcock, 1991; Babcock y Feldmann, 1986a; Brood, 1995).

van Iten y colaboradores (2006a) proponen una nueva hipótesis en la cual los conuláridos son considerados el grupo hermano del orden Coronatae. Esta hipótesis implica diferencias en la secuencia de la evolución de algunos caracteres dentro de los cnidarios, específicamente, el peridermo que cubre completamente a los pólipos en los conuláridos y en los coronados parece derivar de los Scyphozoa. La estrobilación es una sinapomorfía que une a los conuláridos con los órdenes Coronatae, Rhizostomeae y Semaestomeae. Lo anterior apoya la interpretación controversial de un conulárido excepcionalmente conservado que muestra potencialmente que estos animales producían brazos por estrobilación (van Iten, 1989, 1991a).

Registro fósil de conuláridos para el Paleozoico

Los conuláridos son fósiles característicos de rocas marinas paleozoicas y abundantes en el Dominio Malvinocáfrico (*sensu* Ritcher y Ritcher, 1942; e.g. Clarke, 1913; Kozłowski, 1913, 1923; Babcock *et al.*, 1987), siendo extremadamente abundantes en el Devónico de Bolivia (Babcock *et al.*, 1987, Leme *et al.*, 2006). Otras concentraciones importantes de América del Sur están en Argentina (Thomas, 1905; Mariñelarena, 1970; Leme *et al.*, 2003; Sabattini y Hlebzsevitch, 2004, 2005), Brasil (Simões *et al.*, 2000; Simões *et al.*, 2003; Leme *et al.*, 2004), Perú (Steinmann, 1930), Paraguay (Babcock *et al.*, 1990) y Uruguay (Méndez-Alzola y Sprechmann, 1973). Para América del Norte se han reportado en Estados Unidos de América (Driscoll, 1963; Babcock y Feldmann, 1986a; Fraunfelter y Jennings, 1988; van Iten y Cox, 1992; van Iten *et al.*, 1996; Hughes *et al.*, 2000; Weldon y Shi, 2003; van Iten *et al.*, 2005; van Iten *et al.*, 2006a) y México (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006). También existen reportes para Europa (Steul, 1984; Jerre, 1994; Brood, 1995; McKinney *et al.*, 1995; van Iten *et al.*, 2005), África (Babcock *et al.*, 1995; van Iten *et al.*, 2008) y Asia (Ivanstov y Fedonkin, 2002).

Registro fósil de conuláridos del Paleozoico Superior de México

La presencia de conuláridos ha sido reportada para el Miembro Superior de la Formación Monillas del Misisípico Tardío-Pensilvánico Temprano, en el área de Minas Plomosas-Placer de Guadalupe, Chihuahua (Bridges, 1964). El género *Paraconularia* ha sido reportado para el Pérmico Medio de la Formación Los Arcos/Olinalá en Guerrero (González-Arreola *et al.*, 1994) y para el Pensilvánico de la Formación Ixtaltepec en Oaxaca (Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997; Buitrón *et al.*, 2000, Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006).

Morfología del grupo

La simetría tetrámera de cuatro caras es una característica fundamental de este grupo y una generalización tentativa de los caracteres fue propuesta por Babcock y Feldmann en 1986a. Estos autores definen caracteres externos principalmente, muchos de ellos cuantitativos, tales como espaciamiento relativo de las costillas o cordones, ángulo basal, espaciamiento entre nodos y espinas y ángulo de los cordones. Sin embargo, algunos de los caracteres morfométricos pueden variar de acuerdo con el modo de preservación, lo que puede alterar los resultados y, por lo tanto, conducimos a determinaciones erróneas de géneros o especies (Leme, 2002; Rodrigues, 2002).

El *exoesqueleto* de los conuláridos es quitino-fosfático y generalmente posee cuatro caras, es simétrico bilateralmente y con una forma piramidal alargada. Sin embargo, este perfil puede ser modificado por el desarrollo de una o más constricciones exoesqueléticas. El *exoesqueleto* generalmente alcanza dimensiones de 2 a 10 cm en longitud, pero algunos organismos pueden alcanzar un tamaño de 20 cm (Fletcher, 1938; Lamont, 1946; Sinclair, 1948; Babcock y Feldmann, 1986a). En casi todos los casos, el exoesqueleto de los conuláridos diverge gradual y uniformemente desde un extremo basal hacia una abertura final. El *extremo basal* puede estar cerrado por un apéndice morfológico o por una pared apical (Figura 1A).

La *abertura* es el orificio que se encuentra al final del exoesqueleto. Esta región ha sido sujeta a muchas especulaciones ya que al parecer posee un “doblez” o “ala” que cerraba parcial o completamente la región apertural (Etheridge, 1901; Laseron, 1912; Richter y Richter, 1930; Reed, 1933; Kowalski, 1935; Kiderlen, 1937; Sinclair, 1948; Moore y Harrington, 1956; Branisa, 1965). Las dos caras que tienen un ángulo basal igual entre sí pero un poco menor a las otras dos caras se denominan *caras menores* y las otras son las *caras mayores*.

Las *costillas o cordones* se encuentran embebidos en el integumento y son estructuras de soporte que atraviesan cada cara transversalmente (Babcock y Feldmann, 1986a); se componen de fosfato de calcio y son subcirculares en sección transversal. Cada una de estas costillas se prolonga hasta unirse en un *surco medio*. Una costilla puede componerse de numerosas *espinas* que se proyectan de manera adapertural o adapicalmente; la función de la espina probablemente era darle un mejor soporte al integumento (Babcock y Feldmann, 1986a). De acuerdo con la disposición de las costillas en la línea media, se conocen cuatro tipos de articulación básica de arcos: gótico, circular curvo, gótico curvo y circular angulado (Figura 1B).

El *surco medio* se prolonga longitudinalmente a la mitad de cada cara. Esta línea puede ser una estructura elevada o un surco. Cuando el surco se encuentra en la esquina del organismo se denomina *carina*.

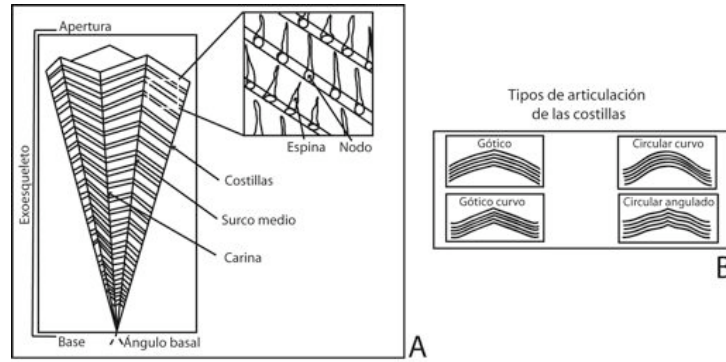


Fig. 1. Morfología general de un conulárido (Modificado de Leme *et al.*, 2004). **A.** Características principales del cuerpo de un conulárido. **B.** Tipos de articulación de las costillas en la línea media.

De acuerdo con la morfología funcional e inferencias filogenéticas sobre el grupo, los conuláridos han sido interpretados como invertebrados planctónicos o pseudoplanctónicos (Babcock, 1991; van Iten, 1991a,b). Otros autores proponen un modo de vida bentónico sésil, habiendo citado hallazgos que indicarían que los conuláridos fueron organismos epifaunales que habrían pasado, al menos una parte de sus vidas, fijos por el ápice al fondo del mar o a esqueletos de otros invertebrados (Sabattini y Hiebszevitsch, 2004, 2005; Rodrigues *et al.*, 2006). Esta forma de vida, así como la presencia de conuláridos creciendo con calcisponjas, sería para van Iten (1991a) una evidencia adicional a la relación de este grupo con ciertos Scyphozoa Coronatidae que muestran el mismo tipo de relación con poríferos actuales, así como con los pólipos de los Scyphozoa, que son organismos sésiles que viven fijos en un sustrato que puede ser el fondo marino o esqueletos de otros organismos (Brusca y Brusca, 2003). Varios autores proponen modelos de fijación al sustrato por medio de ápices, y la mejor evidencia es proporcionada por Sabattini y Hiebszevitsch (2005) ya que muestran el ápice de un conulárido unido al tallo de un crinoideo (Figura 2B). En publicaciones posteriores, autores como Rodrigues *et al.* (2006) concuerdan con este modelo (Figura 2A).

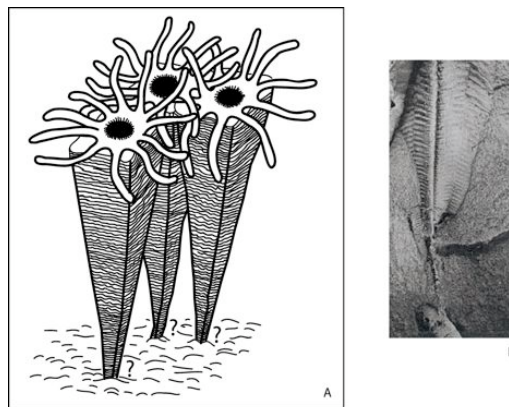


Fig. 2. Interpretación del modo de vida de los conuláridos. **A.** Hipótesis propuesta por Rodrigues *et al.* (2006) en la cual no se conocía qué estructura mantenía a los conuláridos unidos al sustrato (Tomado de Rodrigues *et al.*, 2006). **B.** Conulárido unido al tallo de un crinoideo (Sabattini y Hiebszevitsch, 2005).

GASTERÓPODOS

La clase Gastropoda está compuesta por los organismos más diversos y abundantes dentro del phylum Mollusca. Los gasterópodos integran casi 70,000 especies vivas de hábitos terrestres, dulceacuícolas y marinos, muy adaptables ante el amplio rango de condiciones ambientales en las cuales se encuentran (Brusca y Brusca, 2003), debido a la plasticidad de su cuerpo y sus sistemas de órganos. Este grupo constituye, junto con los bivalvos, la mayor parte de las faunas de moluscos actuales y han sido importantes representantes de la fauna marina desde el Cámbrico. De hábitos predominantemente acuáticos, son los únicos representantes del phylum que invadieron el ambiente terrestre. En el registro fósil, la evidencia de las partes blandas es escasa, por lo que las descripciones de estos organismos se basan en la estructura de la concha.

Evolución del grupo

El origen de los gasterópodos no se ha podido determinar todavía con exactitud. Desafortunadamente se conocen poco las formas correspondientes a moluscos univalvos del Cámbrico Inferior, siendo difícil discernir cuáles deben considerarse auténticos gasterópodos y cuáles pertenecen a otros grupos primitivos. Incluso no está tampoco claro que los gasterópodos pertenezcan a una única radiación evolutiva, y que la torsión y el enrollamiento asimétrico de la concha no hayan aparecido independientemente en linajes distintos, al menos inicialmente. Los distintos autores coinciden en considerar que la aparición de formas genuinas de gasterópodos se produjo, por lo menos, en el Cámbrico medio.

Puesto que la torsión y asimetría no son consecuencia la una de la otra ni son necesarias la una para la otra, se han desarrollado dos teorías contrarias para explicar la aparición de los gasterópodos. La teoría tradicional propone su aparición a partir de monoplacóforos de concha planispiral, por enrollamiento helicoidal asimétrico y aparición subsiguiente de la torsión, como respuesta anatómica funcionalmente adaptativa a este enrollamiento. La teoría alternativa propone como punto de partida de los gasterópodos la aparición súbita de la torsión como una mutación en el estado larvario; la asimetría se habría desarrollado posteriormente como una adaptación para facilitar la protección de la masa visceral.

La diversidad de los gasterópodos ha ido en aumento a lo largo del tiempo geológico. Son pocas las familias reconocidas para el Cámbrico, pero este número se ve aumentado durante el Ordovício y el Silúrico. En el Devónico se observa cierta renovación; desaparecen totalmente algunos de los grupos más primitivos y algunas familias de otros grupos existentes, pero esto se ve compensado por la aparición de nuevas formas, con lo cual el número total varía poco. El

tránsito entre el Pérmico y el Triásico conlleva un cambio profundo en las faunas de gasterópodos. Muchas familias se extinguen y muchas otras las sustituyen, pero aparecen por primera vez muchas de las formas que caracterizarán las faunas más modernas (Gili y Martinell, 2009).

Registro fósil de gasterópodos para el Paleozoico

Los gasterópodos son de los organismos más diversos y abundantes que han existido. El registro fósil permite reconocer que los gasterópodos ancestrales fueron marinos y las formas continentales (dulceacuícolas y terrestres) aparecieron hasta el Carbonífero Tardío, de la misma manera, el registro fósil ha permitido ubicar a los gasterópodos en todos los continentes. Concentraciones importantes se presentan en Norte América (Batten, 1958, 1989; Boucot y Yochelson, 1966; Easton, 1962; Elias, 1958; Gordon y Yochelson, 1975, 1983, 1987; Hoare, 2004; Jeffery *et al.*, 1994; Knight, 1945a, 1945b; Mackenzie y Yochelson, 1975, 1983; Rollins, 1979; Sadlick y Nielsen, 1963; Yochelson, 1962, 1969), Sudamérica (Lech y Milana, 2006; Pagani y Sabattini, 2002), Europa (Amler y Heidelberger, 2003; Licharew, 1941) y Asia (Batten, 1972, 1985; Pan, 1997; Pan y Erwin, 2002).

Registro fósil de gasterópodos del Paleozoico Superior de México

Los gasterópodos están presentes en todas las faunas paleozoicas del país, sin embargo, su preservación no permite la identificación a nivel de especie en todos los casos. La mayor diversidad de gasterópodos se ha reportado para rocas del Pérmico de Sonora (Blodgett *et al.*, 2002; González-León, 1986; Knight *in* Cooper *et al.*, 1965). En el Pensilvánico Inferior-Medio de Chiapas, Guerrero y Oaxaca se encuentran los géneros *Bellerophon*, *Babylonites* y *Anomphalus*, respectivamente (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006); para rocas del Pensilvánico Superior se ha registrado la presencia del género *Meekospira* en Puebla (Villaseñor-Martínez *et al.*, 1987).

Morfología general del grupo

El *cuerpo* de los gasterópodos es asimétrico con una cabeza diferenciada, la cual presenta ojos y tentáculos y está más o menos fusionada con el pie. La *rádula*, órgano raspador, también está presente. El cerebro y los nervios pleurales están diferenciados; y los órganos del complejo palial están re-orientados como resultado de la torsión de la concha, la cual puede observarse en algunas especies como un episodio de la ontogenia temprana, y en otras se ha inferido que se originó en formas ancestrales (Moore, 1964).

La *concha* (si está presente) es una sola (univalva), calcárea, apicalmente cerrada, endogástrica cuando está en espiral y no está dividida en cámaras regulares (Figura 3). La concha se origina como producto de la secreción del epitelio superficial del manto. El carbonato de calcio, el cual es el principal componente, se precipita en forma de aragonita y calcita (García-Cubas *et al.*, 1994).

La concha generalmente es un cono enroscado helicoidalmente con crecimiento espiral, perpendicular al *eje* del cuerpo, mismo que se refleja en incremento en el diámetro de las vueltas. A la última vuelta del cuerpo, generalmente más grande, se le conoce como *vuelta corporal o última vuelta*. Todas las vueltas anteriores a la habitación componen la *espira*. La unión o contacto entre dos vueltas forma la *sutura*, que puede ser desde lisa o ligeramente marcada, hasta acanalada o crenulada. La fusión de las vueltas en el interior origina una estructura llamada *columela*, que sigue la dirección de eje de la concha. Cuando la columela se extiende hacia delante forma un tubo o canal que se denomina *canal sifonal*.

La superficie externa de las vueltas puede ser lisa o estar ornamentada con costillas, cordones, estrías, espinas, nódulos, tubérculos y liras, entre otras. Existen dos *tipos de ornamentaciones básicas*: la escultura radial, con elementos dispuestos paralelamente al eje de la concha, de sutura a sutura; y la escultura espiral, que es perpendicular a la anterior (Moore, 1964).

La *abertura* de la concha corresponde al orificio situado al final de la vuelta corporal, por medio del cual el organismo extiende su cuerpo al exterior. Está delimitada en su contorno por el *peristoma*, en el cual externamente se distingue un borde, *labio externo o labro*, formado por la prolongación más alargada de la concha; opuesto a él, sobre la pared interna de la abertura hay un *labio interno o labium* (García-Cubas *et al.*, 1994).

El *ombbligo* es la depresión o hendidura de la concha, cercana a la columela, originada por la fusión incompleta de las vueltas en el final anterior o basal. En algunos casos el ombbligo está cubierto por un depósito calcáreo, denominado *callo umbilical*. El *opérculo* es una placa córnea o calcárea adherida firmemente a la parte dorsal del pie; cuando el organismo se retrae, la abertura queda cubierta como un mecanismo de protección (Figura 3).

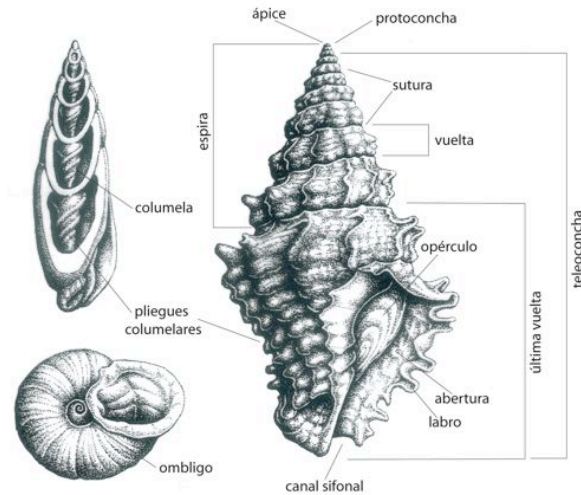


Fig. 3. Algunas características de la concha de los gasterópodos (Modificado de de Gili y Martinell, 2009).

El registro fósil permite reconocer que los gasterópodos ancestrales fueron marinos y las formas continentales (dulceacuícolas y terrestres) no aparecieron hasta el Carbonífero superior. Las formas capaces de nadar solo se conocen desde el Cretácico. En cuanto a su nutrición, inicialmente eran herbívoros; los filtradores han sido descritos para el Ordovícico, y las especies depredadoras y con rádula perforante del Cretácico. Las formas más sofisticadas de depredación, con un solo diente radular venenoso, no aparecen hasta el Eoceno (Gili y Martinell, 2009).

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación Geográfica

El área de estudio se localiza a 16 km al noreste de Nochixtlán, Oaxaca, y se encuentra entre las inmediaciones del poblado La Cumbre y el Cerro Inutoto. Las localidades en las cuales se recolectó el material descrito en este trabajo, se ubican dentro de las coordenadas 17° 31' y 17° 33' latitud Norte y 97° 06' y 97° 07' longitud Oeste (Figura 4).



Fig. 4. Ubicación geográfica del área de estudio.

Estudios previos

Las unidades estratigráficas paleozoicas del área de Santiago Ixtaltepec fueron primeramente establecidas por Pantoja-Alor y Robison (1967) y posteriormente descritas por Pantoja-Alor (1970). En estos trabajos Pantoja-Alor designa tres formaciones principales para el área: Tiñú con rocas del Cámbrico-Ordovícico, Santiago con rocas misisípicas e Ixtaltepec con rocas pensilvánicas. Asimismo, se menciona una secuencia de conglomerado atribuida a una edad permo-jurásica, nominada como Formación Yododeño. Posteriormente, se han realizado diversos trabajos sobre la estratigrafía de estas unidades y sobre la taxonomía, paleoecología y paleobiogeografía de sus fósiles.

En 1970 se registran 4 trabajos para la Formación Tiñú: Robison y Pantoja-Alor describen una fauna de 21 géneros y 28 especies de trilobites, Yochelson describe una nueva especie de gasterópodo (*Eobucania mexicana*); Flower describe tres especies de cefalópodos y Clark estudia los conodontos (*in* Pantoja-Alor, 1970). Sour-Tovar *et al.* (1982), mencionan la presencia de graptolitos dendroideos en esta formación. Armella y Cabaleri (1984) estudiaron las microfacies y biofacies del afloramiento del Río de las Salinas; Buitrón y Rivera (1984) describen a los braquiópodos inarticulados que se encuentran en estos estratos.

Posteriormente, Rivera y Buitrón (1986) proponen la existencia del límite Cámbrico-Ordovícico en la zona con base en el género *Dictyonema* y Sour-Tovar y Buitrón (1987) confirman la edad y la existencia de este límite con la descripción de seis especies de graptolitos dendroideos.

Sour-Tovar (1990) lleva a cabo el estudio paleoecológico de la Formación Tiñú en su afloramiento de Santiago Ixtaltepec, describiendo tres biocenosis y una tanatocenosis. Además,

el mismo autor, en 1991 realizó un trabajo junto con Quiroz-Barroso en el que describen icnofósiles pertenecientes al género *Arthophycus* para la misma formación.

Respecto a la formación Santiago, los trabajos han sido escasos debido a la conservación de los fósiles que contienen sus estratos, sin embargo, la fauna que se ha descrito pertenece a una edad Misisípica de acuerdo a los braquiópodos de los géneros *Kitakamithyris* y *Rotaia* estudiados por Cooper (*in* Pantoja-Alor, 1970). Otros trabajos se refieren al estudio de braquiópodos espiriféridos (Navarro-Santillán, 1997), bivalvos del género *?Streblochondria* (Quiroz-Barroso, 1995), moluscos de la Clase Rostroconchia del género *Pseudomulceodens* (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000) y cefalópodos (Castillo-Espinoza, 2008); así como un análisis de aspectos estratigráficos y tectónicos con base en la descripción de los braquiópodos del Misisípico Inferior (Osageano) (Navarro-Santillán *et al.*, 2002) en el que se propone una redefinición de las unidades litoestratigráficas del Paleozoico Superior.

Por otra parte, la Formación Ixtaltepec ha sido objeto de numerosos trabajos debido a la buena conservación de la fauna que ahí se encuentra, entre ellos destaca el realizado por Cooper en 1966 (*in* Pantoja-Alor, 1970) en donde se le asigna una edad pensilvánica temprana-media a las rocas de la formación basado en la presencia de los braquiópodos *Linoproductus*, *Anthracospirifer occidus* y *Reticulatia*. Más tarde, Morales-Soto (1984) realiza un estudio de las asociaciones fósiles. En 1989, Sour-Tovar y Quiroz-Barroso describen seis especies de braquiópodos estrofoménidos; Sour-Tovar (1994) describe las especies de braquiópodos que habían encontrado hasta ese momento en el Pensilvánico de Nochixtlán, y se reporta la existencia de un ofiuroido que es considerado como posible representante de un nuevo género y especie (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995). Ortiz-Lozano (1996) analiza la morfología funcional de las colonias de briozoarios; Sour-Tovar *et al.* (1997) describen las implicaciones estratigráficas de los invertebrados de la región de Nochixtlán, y Quiroz-Barroso (1995) y Quiroz-Barroso y Perrilliat (1997, 1998) estudian los bivalvos y analizan los aspectos paleoecológicos y las implicaciones estratigráficas y biogeográficas de dichos organismos. Los braquiópodos de diferentes familias también han sido objeto de diversos estudios debido a la excelente conservación que presentan, pues generalmente se conservan moldes externos, moldes internos y moldes compuestos (Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004; Torres-Martínez, 2005; Torres-Martínez *et al.*, 2008).

Además, existen trabajos que incluyen a las tres formaciones: Tiñú, Santiago e Ixtaltepec como es el de Rodríguez-Benítez (1983) que trata del análisis bioestratigráfico de los acritarcas (grupo artificial de microfósiles marinos).

MARCO GEOLÓGICO

Estratigrafía general del área

La región de Santiago Ixtaltepec se caracteriza por presentar una de las sucesiones estratigráficas paleozoicas más completas de México (Sour-Tovar, *et al.*, 2005) y por la abundancia de paleofauna que contienen sus rocas (Sour-Tovar y Buitrón, 1987). Dichas rocas descansan sobre el llamado Complejo Oaxaqueño de edad precámbrica, compuesto por gneiss, esquisto y pegmatita de aproximadamente 1200 a 1000 millones de años (Fries *et al.*, 1962). El Complejo Oaxaqueño es litológicamente similar a las rocas de las regiones del Novillo (Tamaulipas) y Huiznopala (Hidalgo) y en conjunto forman el fragmento de corteza de origen Gondwánico denominado Oaxaquia, que se extiende hacia la parte Sur-Central del país (Ortega *et al.*, 1995).

El Paleozoico Inferior está representado por la Formación Tiñú de edad Cámbrico-Ordovícica cuyo espesor aproximado es de 200 m. Está dividida en dos miembros: el Inferior constituido por lutita y arenisca calcárea que presentan colores grisáceos y que alternan con calcarenita y caliza de color negro, y el Superior caracterizado por lutita y limolita calcárea de colores claros que forman bancos de hasta tres metros de espesor intercalados por estratos delgados de calcarenita gris. Los miembros de la formación se encuentran separados por una capa rojiza de óxido de hierro. La localidad tipo aflora aproximadamente a 18 km al sureste de Nochixtlán, en el camino que une a la carretera México-Oaxaca con Santa María Tiñú. Se ha descrito como fauna asociada: trilobites (Robison y Pantoja-Alor, 1968; Sour-Tovar, 1990), graptolitos (Sour-Tovar *et al.*, 1982; Sour-Tovar y Buitrón, 1987), gasterópodos (Yochelson, 1968), cefalópodos (Flower, 1968), braquiópodos inarticulados (Buitrón y Rivera, 1984) y briozoarios (Landing *et al.*, 2010). Además, se han realizado estudios sobre geoquímica (Murphy *et al.*, 2005) y estratigrafía (Landing *et al.*, 2007).

Sobre la Formación Tiñú descansa, en clara discordancia angular, la formación Santiago del Misisípico Inferior (Osageano) (Sour-Tovar, 1990, Quiroz-Barroso *et al.*, 2000, Navarro-Santillán, 2002). Esta formación fue descrita por Pantoja-Alor (1970) como: “las rocas misisípicas que comprenden una serie de sedimentos de origen marino, consistentes de caliza, arenisca, limolita y lutita y que sobreyacen, con discordancia angular, a los clásticos del miembro superior lutítico de la Formación Tiñú y pasan transicionalmente a los clásticos suprayacentes de la Formación Ixtaltepec”. En 1970 Pantoja-Alor propone el término de Santiago para las rocas clásticas de origen marino que afloran en las cercanías de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. En su sección tipo, en el Arroyo de las Pulgas, esta unidad tiene un espesor de 192 m (Pantoja-Alor, 1970). Por sus características litológicas, Pantoja-Alor (1970) dividió esta unidad en dos

miembros: Miembro Inferior Calcáreo que inicia con 1 o 2 m de conglomerado fino de cuarzo cementado por caliza amarilla ligeramente arcillosa; le sigue una caliza amarillenta con bandas de 5 a 20 cm de fragmentos finos de cuarzo que se presentan rítmicamente en los estratos y dan a la roca un aspecto rugoso; transicionalmente se pasa a una caliza franca de color gris claro de estratificación gruesa con abundantes braquiópodos, esponjas y corales, que en su parte superior cambia a caliza arenosa de estratificación delgada de color amarillento, que contiene intercalaciones delgadas de lutita limolítica y marga con abundantes moldes de braquiópodos, tallos de crinoideos e impresiones de briozoarios y corales. El Miembro Superior Lutítico, de 90 m de espesor, se encuentra constituido en la base por una lutita abigarrada en bancos gruesos, limitados por intercalaciones de arenisca amarillenta calcárea de grano fino con intercalaciones de finas capas de marga limolítica; en la parte media se encuentra una arenisca poco calcárea, amarillenta la cual presenta cuarzo, feldespato y mica en una matriz arcillosa (subgrauvaca cuarzosa); la parte superior está formada por lutita abigarrada en bancos gruesos con intercalación de arenisca calcárea que sigue lateralmente y en pocos metros, algunas de estas capas contienen conchas de braquiópodos, moldes de moluscos y tallos de crinoideos.

El estado nomenclatural actual de la formación Santiago no es formal, ya que presenta homonimia con otras formaciones del centro-este de México, como la Formación Santiago que aflora en el estado de San Luis Potosí y que es de edad Jurásica (Cantú-Chapa, 1969).

Navarro-Santillán *et al.* (2002) realizaron un estudio de la unidad y proponen que la formación Santiago comprenda únicamente la porción calcárea y que la porción lutítica (miembro superior) pase a formar parte de la Formación Ixtaltepec. Debido al hallazgo de localidades en las que aflora parte de la lutita con una diversidad importante de fósiles de aparente edad misisípica, en este estudio se sigue la propuesta estratigráfica de Pantoja-Alor (1970).

La Formación Ixtaltepec, de edad pensilvánica, se encuentra en contacto discordante sobre la formación Santiago y se divide en un miembro inferior y otro superior, que en conjunto poseen un espesor de cerca de 600 m. Está compuesta por intercalaciones de caliza, arenisca y lutita, calcarenita y limolita. A lo largo de esta unidad se encuentran abundantes invertebrados pensilvánicos que indican un ambiente marino de aguas poco profundas. Esta unidad fue propuesta por Pantoja-Alor (1970) para una secuencia de clásticos marinos con fauna del Pensilvánico, consistente de lutita, limolita y arenisca con intercalaciones de lentes de caliza. En el Arroyo de las Pulgas los primeros 100 m están constituidos de limolita, arenisca calcárea de grano fino y capas delgadas de calcarenita ligeramente arcillosa. Los siguientes 80 m son bancos gruesos-masivos de lutita abigarrada, ligeramente arenosa con intercalaciones de arenisca de grano fino (subgrauvacas cuarzosas); esta última con granos bien clasificados y matriz arcillo-

calcárea. Inmediatamente encima se encuentran aproximadamente 170 m de limolita y arenisca de grano fino, micácea; finalmente, se encuentran 175 m de bancos gruesos a masivos de lutita arenosa delimitados por estratos de arenisca de grano fino y limolita. Descripciones posteriores (Sour-Tovar, 1994; Ortiz-Lozano, 1996; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997) varían ligeramente de la descripción original.

La secuencia paleozoica termina con la Formación Yododeñe compuesta por un conglomerado, con clastos de caliza con fusulínidos (Flores de Dios *et al.*, 2000), lo que indica una posible edad del Pérmico Superior al Jurásico Inferior. Sobre esta formación se encuentran rocas calcáreas del Cretácico (Pantoja-Alor, 1970) (Figura 5).

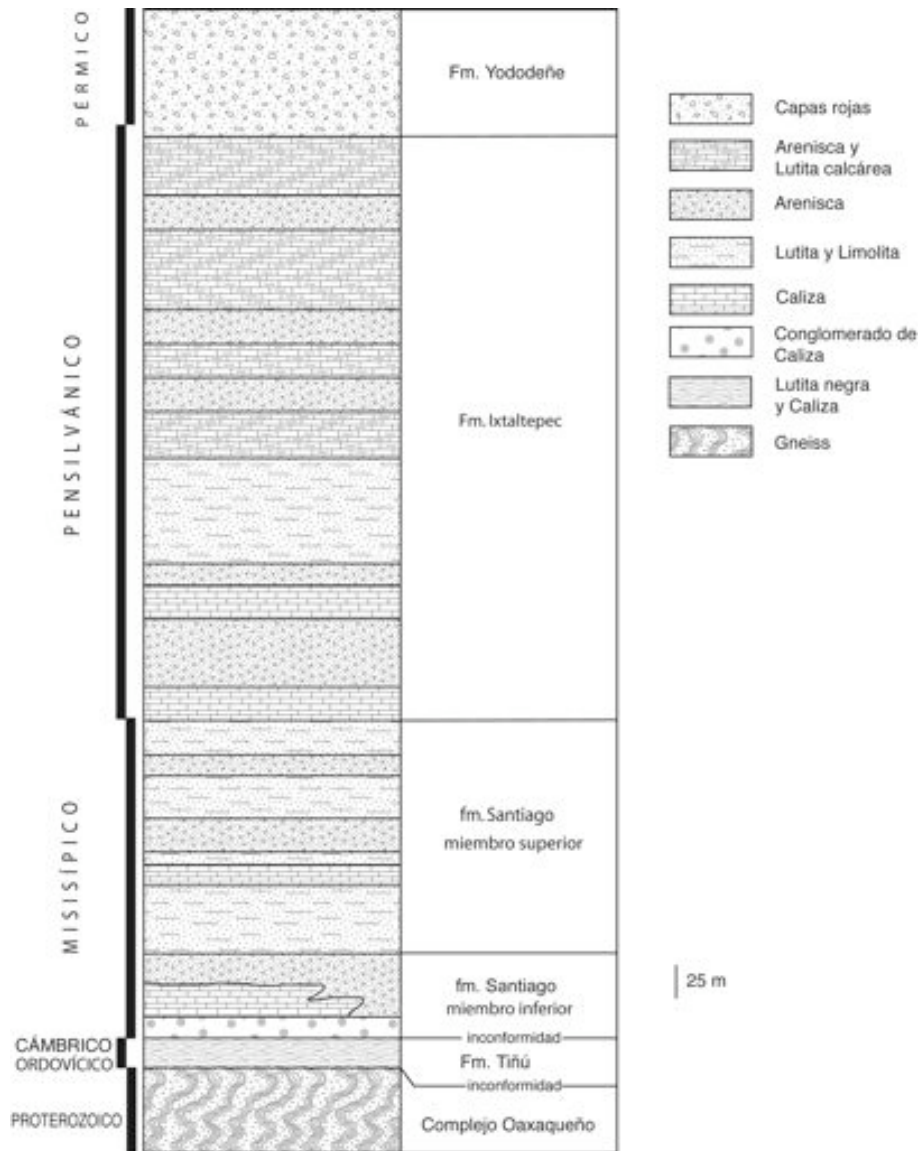


Fig. 5. Estratigrafía general del área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. De acuerdo a Pantoja-Alor (*In* Navarro-Santillán, *et al.*, 2002).

Localidades de Estudio

Localidad Arroyo de las Pulgas: Se encuentra a 200 m al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec, en las coordenadas 17° 33.101' N y 97° 06.517' W. En esta localidad fue medida la sección tipo de la formación Santiago en dirección SE-NW (Pantoja-Alor, 1970), bordeando el Arroyo de las Pulgas (Figura 4). Navarro-Santillán y colaboradores (2000) estimaron su espesor total en 157 m, en lugar de los 192 m propuestos originalmente (Pantoja-Alor, 1970). Los primeros 67 m pertenecen al miembro inferior calcáreo y los restantes 90 m corresponden al miembro superior lutítico. En esta sección se encontraron conuláridos y gasterópodos en la calcarenita del miembro inferior (nivel APS-2), ya que la lutita con concreciones del miembro superior es poco fosilífera y no se encontraron representantes de estos grupos (Figuras 6 y 7).

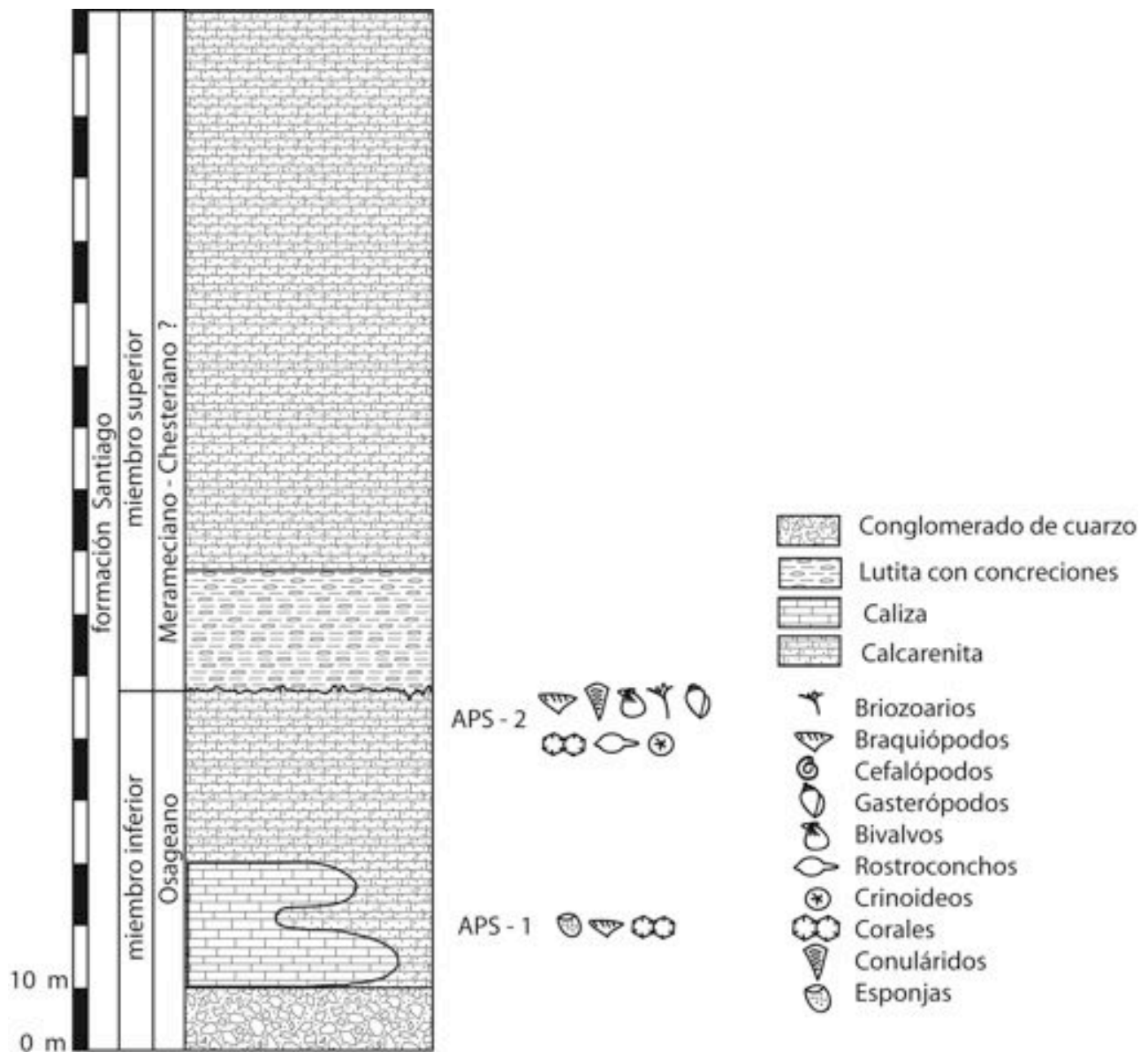


Fig. 6. Columna estratigráfica de la localidad Arroyo de las Pulgas. Modificada de Quiroz-Barroso, 1995.



Fig. 7. Fotografía de la localidad Arroyo de las Pulgas. En primer plano se observa la calcarenita, las líneas punteadas indican la el plano de estratificación.

Localidad La Curva: Se ubica aproximadamente a 800 m al sureste del poblado de Santiago Ixtaltepec, en las coordenadas $17^{\circ} 32.052' N$ y $97^{\circ} 06.669' W$. Esta localidad fue descubierta recientemente y se encuentra una sucesión de rocas de la formación Santiago. La sección se midió en dirección E-W y tiene un espesor total de 159.5 m (Figura 4). Está constituida por un conglomerado fino de cuarzo, al cual le siguen estratos de caliza gris con braquiópodos, esponjas y corales con un espesor aproximado de 3 m. Los siguientes 5 m se componen de arenisca de color crema claro sin contenido fosilífero. Le sigue una calcarenita gris verdosa de 13 m que intemperiza a color café-naranja-rojizo; en el primer metro y en los últimos metros se encontraron briozoarios y braquiópodos espiriféridos, rinconélidos y conétidos. Por encima se presentan, en discordancia angular, 2 m de lutita pizarrosa de color gris oscuro que intemperiza en astillas finas y no es fosilífera. Siguen 14 m de lutita pizarrosa de color gris claro que intemperiza a negro, intercalada con arenisca que intemperiza a tonos rojizos en capas delgadas de menos de 1 cm de espesor, no fosilífera. Le sigue una capa delgada de calcarenita de color crema de 45 cm de espesor que contiene crinoideos, briozoarios y braquiópodos similares a los que se encuentran en la base de la secuencia. Los siguientes 10 m son de una lutita pizarrosa de color gris que intemperiza a tonos café-gris oscuro, sin fósiles. Los 37 m siguientes se componen de una lutita gris verdosa muy astillosa (Cu-5) que intemperiza a tonos cafés con concreciones que varían en diámetro de 1 a 40 cm; la primera mitad de esta lutita presenta fósiles de bivalvos, gasterópodos,

cefalópodos, braquiópodos, crinoideos y conuláridos incluidos en las concreciones y fuera de ellas. Los últimos 74 m se componen de una arenisca estratificada de color gris claro y no es fosilífera (Figuras 8 y 9).

Los gasterópodos y conuláridos estudiados de esta sección provienen del nivel Cu-5. Las rocas de este nivel también se encuentran en otras dos localidades (La Cima y Los Zapotales) con fósiles muy abundantes y mejor conservados.

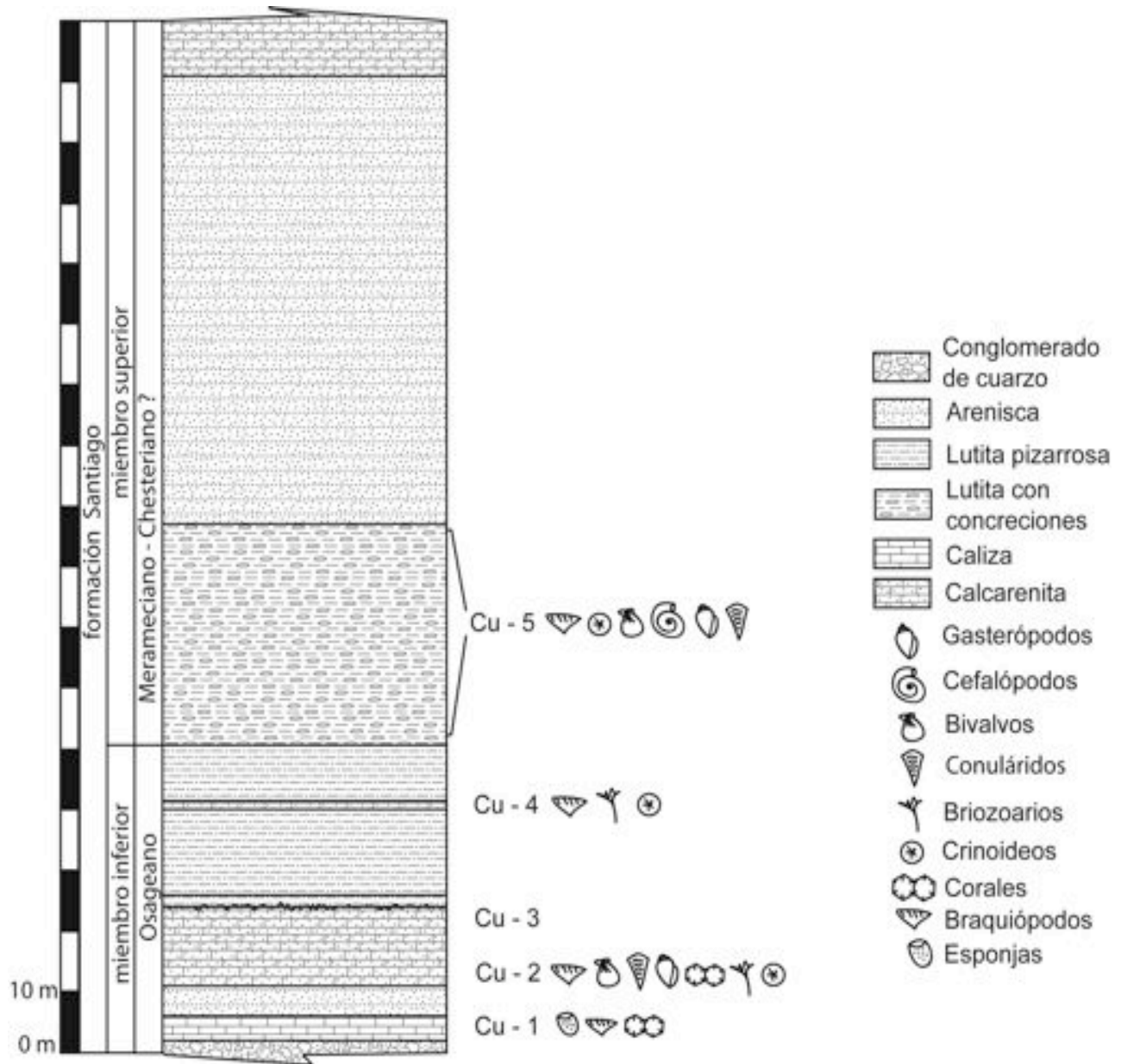


Fig. 8. Columna estratigráfica de la localidad La Curva. Elaborada por Sour-Tovar, Quiroz-Barroso, Castillo-Espinoza y Escalante-Ruiz



Fig. 9. Fotografía de la localidad La Curva. Las líneas punteadas indican el plano de estratificación.

Localidad La Cima: se ubica en las coordenadas $17^{\circ} 31.674' N$ y $97^{\circ} 06.517' W$. Litológicamente se constituye por una lutita de color gris verdoso y en la parte superior se aprecia una arenisca de color crema. Las capas de lutita (Ci-1) se correlaciona con el nivel Cu-5 de la localidad La Curva y en ellas se encontraron abundantes concreciones con fósiles de conuláridos, gasterópodos, cefalópodos, braquiópodos y crinoideos (Figuras 10 y 11).

Localidad Los Zapotales: se encuentra en las coordenadas $17^{\circ} 31.380' N$ y $97^{\circ} 06.734' W$. En esta localidad aflora una lutita de color gris verdoso y rojizo (Za-1) con abundantes concreciones que corresponde al nivel Cu-5 de la localidad La Curva. Los grupos que se encontraron en estas rocas son conuláridos, crinoideos, gasterópodos, cefalópodos y braquiópodos (Figuras 12 y 13).

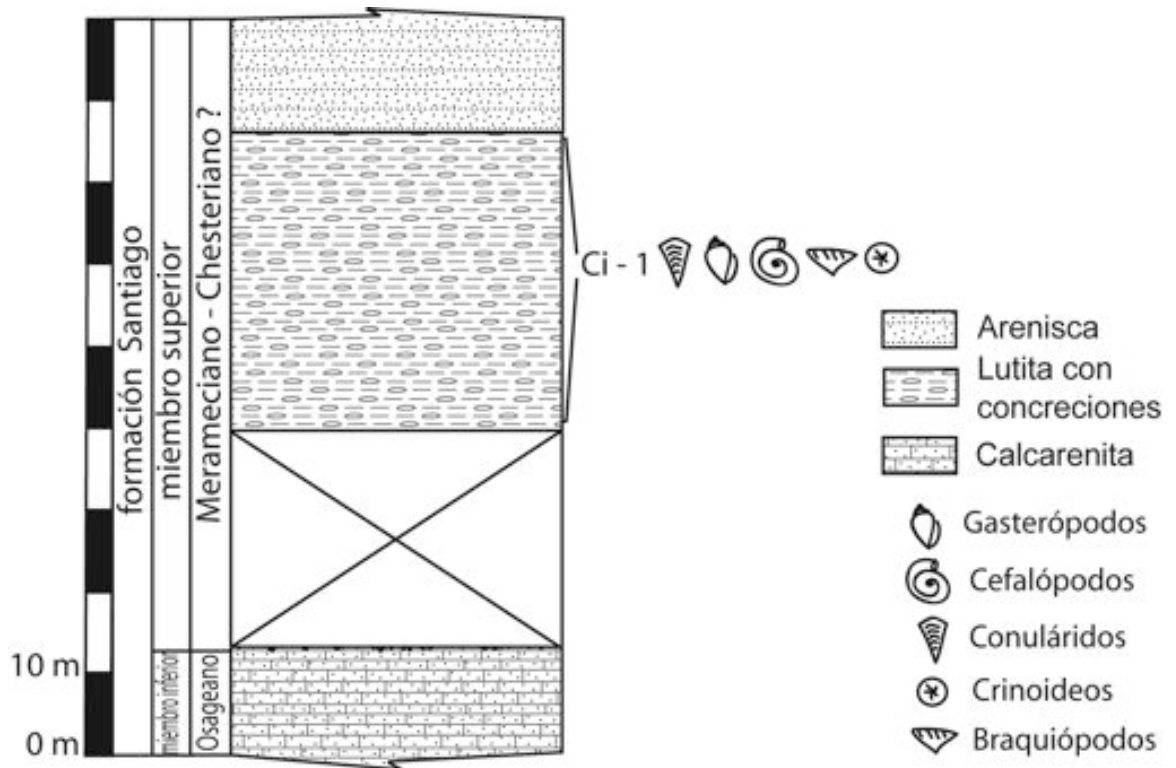


Fig. 10. Columna estratigráfica de la localidad La Cima.



Fig. 11. Fotografía de la localidad La Cima.

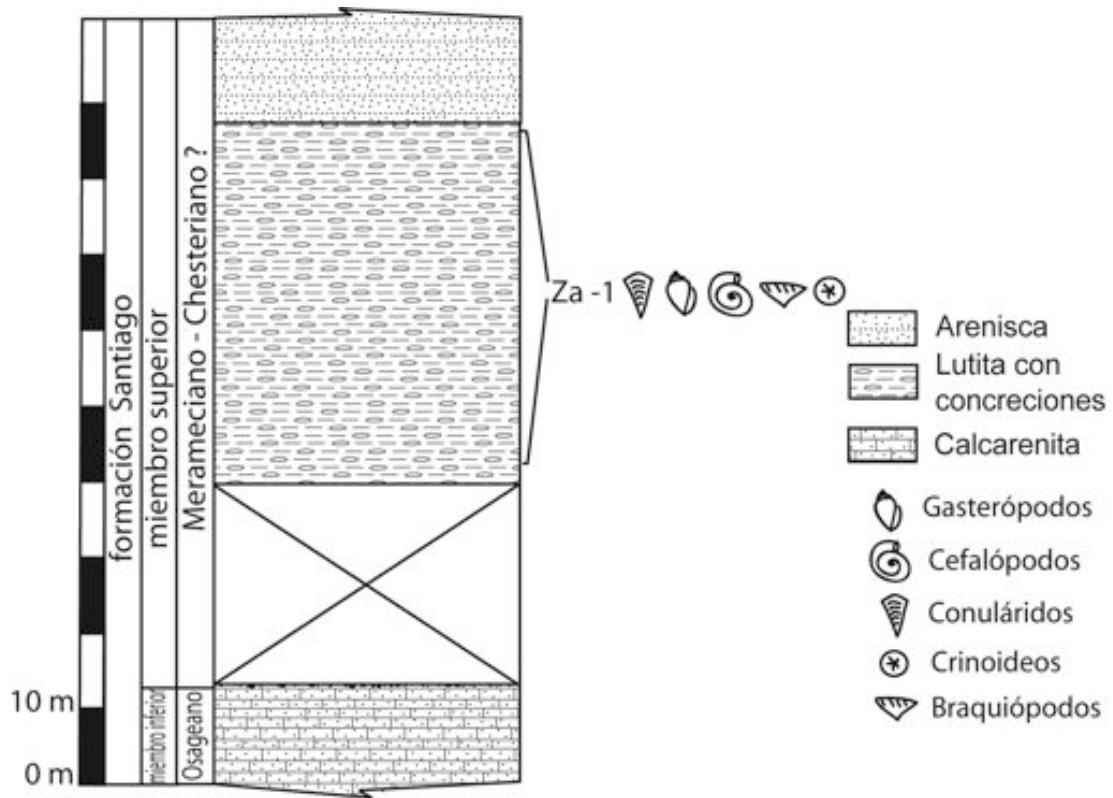


Fig. 12. Columna estratigráfica de la localidad Los Zapotales.



Fig. 13. Fotografía de la localidad Los Zapotales.

METODOLOGÍA

Para realizar el presente estudio se revisaron 70 ejemplares de conuláridos y 34 ejemplares de gasterópodos, correspondientes a las cuatro localidades antes mencionadas. El material fue recolectado en diversas campañas de campo, efectuadas entre los años 1983 y 2009. Los datos del material tales como número de entrada, grupo biológico, colector, fecha de colecta, localidad, formación, edad y observaciones generales quedaron asentados en la libreta de entradas del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM. La limpieza de los ejemplares se llevó a cabo con agujas de disección, cepillos y pinceles de cerdas suaves, debido a que la composición de varios ejemplares es sensible a los ácidos e inclusive al agua y su uso podría destruirlos. El uso de aglutinantes (acetato de celulosa) quedó restringido únicamente a los ejemplares muy frágiles y a aquellos que presentaban algunas ornamentaciones preservadas finamente.

Durante las campañas de campo se midieron las secciones, se recolectó material fósil y se tomaron muestras de las concreciones y de la matriz que las rodea para realizar un análisis mineralógico con el fin de comparar su composición mineralógica. Dicho análisis se realizó en el Departamento de Geología de la Facultad de Ingeniería, UNAM. Los resultados del análisis se encuentran en el Anexo I.

Se realizaron 60 vaciados en caucho-silicón: de 18 moldes de gasterópodos y 12 de conuláridos, ya que se trata de moldes externos dentro de la matriz de roca. Estos vaciados permiten una mejor apreciación de la morfología externa del ejemplar y también facilitan la toma de fotografías de los mismos.

Los fósiles se fotografiaron con lentillas de acercamiento para tener una mejor apreciación del detalle de algunas estructuras. Los ejemplares fueron polveados previamente con cloruro de amonio y las imágenes se procesaron mediante los programas Adobe Photoshop CS y Adobe Illustrator CS.

RESULTADOS

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

De acuerdo con Leme *et al.* (2004), algunos caracteres cuantitativos de los conuláridos pueden verse afectados por factores tafonómicos. Por esta razón, en este trabajo se siguen las recomendaciones de Rodrigues (2002) y Leme (2002), y se realizan descripciones con base en un número grande de ejemplares que en su mayoría están bien conservados y completos o casi completos.

La clasificación de los conuláridos seguida en este trabajo es la que utiliza Leme *et al.* (2004). Los términos morfológicos que se aplican son los utilizados por Sinclair (1940, 1942, 1948, 1952), Moore y Harrington (1956), Bischoff (1978), van Iten (1991a,b), van Iten *et al.* (1996) y Leme *et al.* (2004).

En el caso de los gasterópodos, se tomaron ciertas reservas ya que desde la década de 1980, la clasificación de los gasterópodos ha estado sujeta a extensos debates. Las revisiones más grandes basadas en la información obtenida por la anatomía tradicional y las características de la concha han sido reevaluadas mediante análisis cladísticos para identificar los cambios que han tenido lugar en la historia evolutiva del grupo y que han derivado en esquemas filogenéticos (Wagner, 2001; Wagner y Erwin, 2006). Las clasificaciones cladísticas y las tradicionales se están evaluando conjuntamente mediante datos obtenidos molecularmente; pero dada la antigüedad de los gasterópodos como grupo, es de esperar que muchos de los cambios morfológicos han ocurrido más de una vez a lo largo de la historia del grupo.

“Dentro de la clasificación de la clase Gastropoda, los taxa superiores actualmente se encuentran en estado de flujo” (Tracey *et al.*, 1993, p. 131), y “dado el estado de fusión de las filogenias de gasterópodos ... cualquier clasificación propuesta ahora podría resultar anticuada rápidamente” (Ponder y Lindberg, 1997, p. 213, Bouchet y Rocroi, 2005). Esta es la consecuencia de muchos estudios que se han hecho en los últimos veinte años sobre filogenias de gasterópodos y sus relaciones entre los grupos mayores que comprenden a los Gastropoda. Como resultado de estos estudios, la clasificación de niveles mayores en los gasterópodos como la que se usa en el *Treatise of Invertebrate Paleontology* (Knight *et al.*, 1960) está siendo modificada considerablemente y autores como Kues y Batten (2001) reconocen que algunos grupos considerados en niveles mayores de clasificación que se incluyen dentro de los Archaeogastropoda pueden ser artificiales, con poco significado evolutivo o filogenético, por lo que no es posible utilizar formalmente un esquema de clasificación de niveles mayores.

Dada la complejidad para establecer una clasificación que pueda ser utilizada actualmente, el siguiente análisis taxonómico de los gasterópodos se basa en artículos que tratan sobre la sistemática, paleoecología y paleobiogeografía, lo cual permitió definir las características principales que se utilizan en la descripción de cada uno de los géneros y de las especies estudiadas.

Todo el material referido en este trabajo se encuentra depositado en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, con el acrónimo (FCMP).

CONULÁRIDOS

Phylum **CNIDARIA** Hatscheck, 1888

Subphylum **MEDUSOZOA** Peterson, 1979

Clase **SCYPHOZOA** Goette, 1887

Subclase **CONULATAE** Collins, *et al.*, 2001

Familia **CONULARIIDAE** Walcott, 1886

Género **CONULARIA** Sowerby, 1821

Especie tipo: *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821, del Silúrico de Inglaterra, por designación original.

Diagnosis enmendada del género. Conuláridos con costillas opuestas en la región de la línea media, generalmente continuas en el surco de la cara, donde se hacen curvas ligeramente en dirección de la abertura; articulación de tipo gótico o circular angulado; interespacios generalmente atravesados por espinas que no se alinean longitudinalmente; nodos presentes (modificado de Leme *et al.*, 2004).

Conularia* cf. *C. subcarbonaria (Meek y Worthen, 1865)

Lám. 1, Fig. a – c.

Diagnosis. Conuláridos con la articulación de las costillas de tipo circular angulado; costillas continuas en la línea media.

Descripción. Fragmento de conulárido con cuatro caras. Articulación de las costillas de tipo circular angulado, uniforme; presenta 16 costillas continuas por centímetro que se continúan a lo largo de la línea media. Línea media sencilla, sin espaciado marcado o carina. Surco de la esquina presente.

Material y Preservación. Molde externo de un ejemplar.

Dimensiones. FCMP 01/352: Longitud mayor: 37 mm; 13 costillas/cm.

Discusión. El ejemplar estudiado se asigna tentativamente a la especie *Conularia subcarbonaria* (Meek y Worthen, 1865), ya que sólo se tiene un fragmento de la región apertural y la articulación de las costillas va en esa dirección. A pesar de que el tipo de articulación circular angulado se encuentra en pocas especies del género *Conularia* (Sowerby, 1821), algunas especies tienen otro tipo de articulación de las costillas (generalmente gótico) en la parte basal del exoesqueleto, por esta razón se deja abierta la asignación específica ya que no se cuenta con la parte antes señalada. *Conularia subcarbonaria* (Meek y Worthen, 1865) es similar a *C. elegantula* (Meek, 1871) y *C. quichua* (Ulrich, 1890) por el tipo de articulación de las costillas, sin embargo, es diferente a *C. elegantula* (Meek, 1871) porque ésta tiene costillas de apariencia ondulada, y *C.*

quichua (Ulrich, 1890) presenta articulación de tipo gótico en la parte basal, además, algunos organismos de esta especie presentan cinco caras verdaderas en lugar de cuatro (Leme *et al.*, 2004).

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidad La Cima (nivel Ci-1).

Edad y Distribución. Esta especie se ha reportado para la Formación Cedar Valley del Devónico de Iowa; las rocas del Misisípico de Pike County (Kinderhookiano), la Formación Keokuk (Osageano) y la Formación Menard (Chesteriano) de Illinois; la Formación Harrodsburg (Osageano), el Grupo Borden (Osageano), la Formación St. Louis (Merameciano) y la Formación Salem (Merameciano) de Indiana; la Formación Carthage (Merameciano) de Missouri (*in* Babcock and Feldmann, 1986a); y la Formación Talak (Misisípico, Viseano) de Nigeria (van Iten *et al.*, 2008).

Género **PARACONULARIA** Sinclair, 1940

Especie tipo: *Conularia inaequicostata* de Koninck, 1883. Designación subsecuente por Sinclair (1940) del Carbonífero de Bélgica.

Diagnosis del género. Costillas transversales moderadamente marcadas, ligeramente tuberculadas, abruptamente unidas adaperturalmente en sus terminaciones de las esquinas de los surcos; las costillas tienen una deflexión ligera a lo largo de la línea media.

Paraconularia chesterensis (Worthen, 1883)

Lám. 1, Fig. d – l.

Conularia chesterensis Worthen, 1883 p. 325; Miller, 1889, p. 390; Worthen, 1890, p. 143, lám. 11, fig. 9a,b; Miller, 1897, p. 765; Weller, 1898 p. 189; Kent, 1982, p. 27.

Paraconularia chesterensis (Worthen) Sinclair, 1948, p. 201-202; Babcock and Feldmann, 1986b, p. 422-423, figs. 17.7, 17.8, 22.4-22.7, 23.1-23.4, 23.7, 24.1, 24.3, 32.5.

Paraconularia newberryi (Winchell) *sensu* Driscoll, 1963, lám. 2, figs. 6-9.

Paraconularia crawfordsvillensis (Owen) *sensu* Lane, 1973 p. 93-95, lám. 8; fig. 1, lám. 9, fig. 1-2.

Diagnosis. Conuláridos con exoesqueleto de hasta 20 cm en longitud. Articulación de las costillas de tipo circular angulado exclusivamente, curvo cerca de la línea media. Espinas muy pequeñas o ausentes.

Descripción. Fragmentos pequeños con cuatro caras; línea media presente a lo largo de cada cara; surcos laterales más profundos que en la línea media. Las costillas pueden ser continuas o alternarse en la línea media. Surco lateral presente, con alternancia de costillas. Presenta de 8 a

16 costillas por centímetro, con articulación de tipo circular a lo largo de la teca. Nodos y espinas no conservados.

Material y Preservación. Diez fragmentos de moldes externos y cinco fragmentos de vaciados.

Dimensiones. El rango longitudinal es de 1 a 5 cm y el número de costillas es de 8 a 12 por centímetro.

Tabla 1. Dimensiones de *Paraconularia chesterensis* (Worthen, 1883).

| EJEMPLAR FCMP | LONGITUD (CM) | NÚMERO DE COSTILLAS |
|---------------|---------------|---------------------|
| 01/353 | 3.12 | 10 |
| 04/786 | 2.59 | 12 |
| 04/787 | 3.09 | 16 |
| 04/788 | 4.22 | 12 |
| 04/789 | 1.80 | 10 |
| 06/988 | 2.10 | 10 |
| 06/990 | 3.43 | 13 |
| 06/992 | 2.30 | 16 |
| 06/1007 | 1.0 | 8 |
| 07/085 | 3.41 | 14 |
| 07/130 | 5.1 | 12 |
| 07/169 | 3.32 | 10 |
| 07/175 | 2.76 | 12 |
| 08/145 | 4.55 | 10 |
| 08/166 | 4.21 | 10 |

Discusión. *Paraconularia chesterensis* (Worthen, 1883) es similar a *P. missourensis* (Swallow, 1860) en tener la articulación de las costillas de tipo curvo, sin embargo, *P. missourensis* (Swallow, 1860) tiene las costillas fuertemente curvas y también muestra un patrón de alternancia muy marcado. Las costillas de *P. chesterensis* (Worthen, 1883) están curvas ligeramente y el perfil del organismo puede mostrar un patrón de pirámide truncada (Babcock y Feldmann, 1986b). Si bien los ejemplares de la formación Santiago carecen de nodos y espinas, de acuerdo con Babcock y Feldmann (1986b) los ejemplares que muestran espinas son muy pocos y cuando las presentan éstas sólo se encuentran en la región apertural.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidades La Curva (nivel Cu-5), La Cima (nivel Ci-1) y Los Zapotales (nivel Za-1).

Edad y Distribución. Esta especie ha sido reportada para el Misisípico Superior del “Keyes site” (Chesteriano) de Alabama; la Lutita Chester (Chesteriano), la Lutita Burlington (Osageano), la Formación St. Louis (Merameciano), la Lutita Renault (Chesteriano), la Lutita Glen Dean (Chesteriano), y la Lutita Menard (Chesteriano) de Illinois; la Formación Borden (Osageano), la Formación Locust Point (?Osageano), la Lutita Somerset (Chesteriano), la Formación Harrodsburg (Merameciano), la Formación Carwood (Chesteriano), la Lutita Spergen

(Merameciano), la Formación Tar Springs (Chesteriano), y la Lutita Glen Dean (Chesteriano) de Indiana; la Lutita Keokuk (Osageano) de Iowa; la Formación Pennington (Chesteriano), la Lutita Salem (Merameciano), la Lutita Glen Dean (Chesteriano), y la Formación Chester (Chesteriano) de Kentucky; la Lutita Keokuk (Osageano) de Missouri; el Chesteriano de Nevada (formación desconocida); y la Formación Pennington (Chesteriano) de Tennessee (Babcock and Feldmann, 1986b).

***Paraconularia* cf. *P. subulata* (Hall, 1858)**

Lám. 1, Figs. m – r; Lám. 2, Figs. a – t; Lám. 3, Figs. a – i.

Diagnosis. Conuláridos con exoesqueleto de hasta 17 cm de longitud. Articulación de las costillas de tipo arco gótico en la región apertural y de tipo circular curvo cerca del extremo apical. Espinas ausentes, nodos inconspicuos de 2-3/mm.

Descripción. Organismos con cuatro caras. Línea media ligeramente marcada. Articulación de las costillas de tipo gótico, y en algunos ejemplares de tipo circular curvo cerca del extremo apical. Las costillas pueden ser continuas o alternarse en la línea media. Surco lateral presente, marcado; con alternancia de las costillas. Presenta de 5 a 18 costillas por centímetro. Nodos presentes, de 2 a 3 por milímetro. Espinas ausentes.

Material y Preservación. Cincuenta y cinco ejemplares: trece vaciados completos y cuarenta y dos fragmentos de moldes externos.

Dimensiones. El rango longitudinal es de 1 a 9 centímetros y el número de costillas es de 12 a 24 por centímetro.

Tabla 2. Dimensiones de *Paraconularia* cf. *P. subulata* (Hall, 1858).

| EJEMPLAR FCMP | LONGITUD (CM) | NÚMERO DE COSTILLAS |
|---------------|---------------|---------------------|
| 01/306 | 3.59 | 14 |
| 01/311 | 3.22 | 11 |
| 01/349 | 3.29 | 10 |
| 01/351 | 2.50 | 11 |
| 01/354 | 2.60 | 12 |
| 01/358 | 3.98 | 14 |
| 01/363 | 2.00 | 9 |
| 01/368 | 2.60 | 12 |
| 04/791 | 3.55 | 10 |
| 06/1004 | 4.43 | 12 |
| 06/1005 | 2.19 | 15 |
| 06/1006 | 2.50 | 12 |
| 06/1034 | 3.21 | 14 |
| 06/1036 | 4.55 | 12 |
| 06/1050 | 4.96 | 12 |
| 06/1078 | 3.20 | 11 |
| 06/985 | 1.77 | 14 |

| | | |
|--------|------|----|
| 06/986 | 4.9 | 10 |
| 06/987 | 1.49 | 11 |
| 06/989 | 4.46 | 12 |
| 06/991 | 4.19 | 12 |
| 06/992 | 3.12 | 14 |
| 06/994 | 2.00 | 10 |
| 06/995 | 2.60 | 12 |
| 07/080 | 1.00 | 8 |
| 07/081 | 1.34 | 12 |
| 07/084 | 4.86 | 10 |
| 07/089 | 0.60 | 5 |
| 07/096 | 6.41 | 10 |
| 07/102 | 1.80 | 12 |
| 07/108 | 0.86 | 10 |
| 07/132 | 2.49 | 10 |
| 07/136 | 7.56 | 5 |
| 07/140 | 0.89 | 11 |
| 07/141 | 3.56 | 11 |
| 07/147 | 4.50 | 8 |
| 07/150 | 4.00 | 9 |
| 07/171 | 3.10 | 12 |
| 07/172 | 2.21 | 11 |
| 07/173 | 2.88 | 10 |
| 07/174 | 1.91 | 14 |
| 07/177 | 3.6 | 8 |
| 07/185 | 2.53 | 10 |
| 07/193 | 4.83 | 18 |
| 08/082 | 1.76 | 8 |
| 08/083 | 3.76 | 14 |
| 08/084 | 2.65 | 7 |
| 08/093 | 7.32 | 12 |
| 08/094 | 3.00 | 14 |
| 08/096 | 3.10 | 10 |
| 08/146 | 2.29 | 10 |
| 08/165 | 2.58 | 7 |
| 08/167 | 2.88 | 10 |
| 08/168 | 3.76 | 17 |
| 08/169 | 2.53 | 13 |

Discusión. El número de especies y la variación dentro del género *Paraconularia* Sinclair, 1940 son grandes. El número de costillas, nodos y espinas son caracteres diagnósticos para cada especie (Babcock y Feldmann, 1986b). Los ejemplares de la formación Santiago presentan un número variable de costillas/cm. En los ejemplares más grandes la articulación de tipo circular curvo aparece cerca de la región apical, pero no puede distinguirse en ejemplares más pequeños o en fragmentos. *Paraconularia* cf. *P. subulata* (Hall, 1858) es similar a *P. blairi* (Miller y Gurley, 1893) en la articulación de las costillas, pero difiere porque *P. blairi* (Miller y Gurley, 1893) carece

de nodos y porque presenta de 20-35 costillas por centímetro. *P. oklahomaensis* Babcock y Feldmann, 1986b difiere de *P. subulata* (Hall, 1858) porque presenta de 12-24 costillas por centímetro, a pesar de que el tipo de articulación de las costillas es el mismo.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidades Arroyo de las Pulgas (nivel APS-2); la Curva (nivel Cu-5); La Cima (nivel Ci-1) y Los Zapotales (nivel Za-1).

Edad y Distribución. Esta especie se ha encontrado en la Formación Saint Louis (Merameciano) de Illinois; la Formación New Providence (Osageano) de Indiana; el Grupo Borden (Osageano) de Kentucky; la Formación Heath (Chesteriano) de Montana; la Formación Cuyahoga (Kinderhookiano) de Ohio (Babcock y Feldmann, 1986b); y la Formación Fort Payne (Osageano) de Tennessee (Ford y Frederick, 2008).

GASTERÓPODOS

Phylum **MOLLUSCA** Linnaeus, 1758

Clase **GASTROPODA** Cuvier, 1797

Superfamilia **BELLEROPHONTOIDEA** M'Coy, 1851

Familia **SINUITIDAE** Dall, 1913

Subfamilia **EUPHEMITINAE** Knight, 1956

Género **EUPHEMITES** Warthin, 1930

Especie tipo: *Bellerophon urii* Fleming, 1828; designación subsecuente Waagen, 1880; del Carbonífero Inferior de Escocia.

Diagnosis del género. Numerosos cordones espirales (aproximadamente 10) más o menos fuertes en la inductura parietal, que se alejan conforme aumentan las vueltas, y continuas con la inductura por el exterior un poco más de la mitad de la vuelta; cordones similares en la coinductura donde esta capa está presente; pústulas perinducturales aparecen en algunas especies.

***Euphemites* sp.**

Lám. 4, Figs. a – d.

Descripción. Concha pequeña, globosa involuta; perfil de la concha muy redondeado; selenizona no observable; superficie de la concha con 30 liras espirales muy finas, equidistantes, ligeramente elevadas; interespacios de 1.5 veces el ancho de cada lira espiral; apertura arqueada, más ancha que alta; ombligo pequeño, ligeramente deprimido.

Material y Preservación. Molde externo e interno de un ejemplar.

Dimensiones. FCMP 07/165: Altura: 4.9 mm; ancho apertural: 9.7 mm.

Discusión. Este ejemplar no se asigna formalmente a una especie debido a que no posee la última vuelta y, a pesar de que entra en el rango de número de liras de *Euphemites konincki* (Weir, 1931), la designación de las especies del género *Euphemites* se basan en la morfología de la concha original. El ejemplar es relativamente grande, con 30 liras finas que se continúan hacia un ombligo ligeramente deprimido. *E. multiliratus* Sturgeon, 1964 del Pensilvánico de Ohio es la especie más similar debido al número de liras, sin embargo, la concha es más comprimida, las liras son más anchas y los interespacios son más angostos. Otras especies similares del Pensilvánico son *E. blaneyanus* (McChesney, 1859) y *E. vittatus* (McChesney, 1859), pero estas especies presentan nodos, pústulas o liras más cortas en los flancos y cerca del ombligo; *E. enodis* Sturgeon, 1964 tiene de 12 a 18 liras anchas separadas por surcos muy cóncavos y *E. nodocarinatus* (Hall, 1858) es de tamaño más grande que las especies anteriores. Especies del Misisípico como *E. incarinatus* Easton, 1943 presenta más de 40 liras finas; *E. sacajawensis* Branson, 1937 tiene de 22 a 28 liras ligeramente elevadas; *E. chesterensis* Jeffery *et al.*, 1994 tiene de 19 a 22 liras y la selenizona forma un puente redondeado; *E. whirligigi* Jeffery *et al.*, 1994 tiene de 22 a 24 liras espirales más 3 liras sobre la selenizona, siendo las últimas más elevadas; *E. nevadensis* Gordon y Yochelson, 1983 tiene 20 liras un poco más abiertas y deprimidas; y *E. urei* (Fleming, 1828) tiene 22 liras y la selenizona en forma de V. La especie de la formación Santiago se caracteriza principalmente por el número de liras, sin embargo, es importante aclarar que para el género y todas las especies descritas la variación morfológica es muy amplia. Por esta razón, con un solo ejemplar y debido al estado de conservación no es posible confirmar una especie, pero tampoco se descarta que a pesar de las limitantes este organismo sea representante de una nueva especie.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidad La Cima (nivel Ci-1).

Edad y Distribución. El género *Euphemites* se encuentra en rocas del Misisípico Inferior al Pérmico y tiene una distribución cosmopolita (Moore, 1964).

Familia **BELLEROPHONTIDAE** M'Coy, 1851

Subfamilia **KNIGHTITINAE** Knight, 1956

Género **RETISPIRA** Knight, 1945

Especie tipo: *Retispira bellireticulata* Knight, 1945, del Pérmico Medio de Texas, por designación original.

Diagnosis del género. Labios laterales de la abertura expandidos moderadamente o no del todo; canales incurrentes inconspicuos; inductura parietal comúnmente angosta; ornamentación colabral que va de líneas de crecimiento delgadas a cordones y ondulaciones.

Retispira exilis (de Koninck, 1883)

Lám. 4, Figs. e – g.

Bucania exilis de Koninck, 1883, p. 151, lám. 43, figs. 35-38.

Bucanopsis exilis (de Koninck). Weir, 1931, p. 818, lám. 8, figs. 1-7, 11, 23.

Knightites (Retispira) exilis (de Koninck). Batten, 1966, p. 10-11, lám. 1, figs. 10-12, texto-fig. 1a.

Retispira exilis (de Koninck). Rollins, 1975, p. 11-12, fig. 4 A-C.

Diagnosis. Belerofontáceos de tamaño medio, con el perfil de la concha dorsalmente redondeado; cordones espirales y colabrales sobre la espira. Selenizona con fuerte lúnula, de plana a ligeramente cóncava. Abertura no inflada.

Descripción. Concha pequeña, globosa, involuta, perfil de la vuelta muy redondeado dorsalmente; ornamentación compuesta por numerosas liras espirales y colabrales que forman un patrón reticulado fino. Líneas de crecimiento continuas que atraviesan la selenizona. Selenizona angosta, de plana a ligeramente cóncava, con lúnula fuertemente marcada; con cordones espirales que la atraviesan. Ombligo ancho, muy abierto. No se observa la abertura debido a la conservación.

Material y Preservación. Molde externo de un ejemplar; vaciado de un ejemplar.

Dimensiones (en milímetros).

Tabla 3. Dimensiones de *Retispira exilis* (de Koninck, 1883).

| EJEMPLAR FCMP | ALTURA | ANCHO MAYOR | ANCHO SELENIZONA | DIÁMETRO UMBILICAL |
|------------------|--------|----------------|---------------------|-----------------------|
| 97/890 | 4.9 | 1.2 | 1.5 | 1.9 |
| 07/165 | 4.2 | 7.8 | 1.2 | ---- |

Discusión. El material de la formación Santiago se asignó a la especie *Retispira exilis* (de Koninck, 1883) por presentar un patrón reticulado en la superficie de la concha. *R. textilis* (Hall, 1858) presenta líneas de crecimiento y ornamentación colabral que en la intersección con las liras espirales forman nodos. *R. nolani* Gordon y Yochelson, 1983 tiene pocos elementos espirales y son más uniformes en tamaño y más prominentes. *R. cincta* Gordon y Yochelson, 1987 muestra una mayor similitud con esta especie como la lúnula sobre la selenizona pero en *R. cincta* Gordon y Yochelson, 1987 la lúnula es más marcada y la selenizona puede llegar a ser convexa y con liras longitudinales; además la ornamentación colabral es más fina y los interespacios son más angostos en *R. exilis* (de Koninck, 1883).

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidades Arroyo de las Pulgas (nivel APS-2) y La Cima (Ci-1).

Edad y Distribución. Se ha reportado para la Formación Wassonville (Kinderhookiano) de Iowa (Rollins, 1975), la Formación Hotwells (Viseano) de Inglaterra (Weir, 1931) y la Formación Tsingyuan (Serpukhoviano) de China (de Koninck, 1883; Pan, 1997).

***Retispira* cf. *R. tenuilineata* (Gurley, 1884)**

Lám. 4, Figs. h, i.

Diagnosis. Belerofontáceos de talla media, perfil de la concha redondeado; ombligo circular, profundo; ornamentación espiral y colabral fina; selenizona amplia y convexa.

Descripción. Concha pequeña, globosa, involuta; perfil de la concha muy redondeado; selenizona amplia, elevada, el ancho se amplía conforme la concha crece. Ombligo cerrado y ligeramente deprimido. Ornamentación de la concha con 22 liras espirales finas, los interespacios son 1.5 veces el ancho de una lira espiral. Abertura no observable debido a la conservación.

Material y Preservación. Un molde externo.

Dimensiones. FCMP 07/165: Altura: 4.2 mm; Ancho mayor; 7.8 mm; Ancho de la selenizona: 1.2 mm.

Discusión. En las descripciones originales, los ejemplares de *Retispira tenuilineata* (Gurley, 1884) muestran un patrón en forma de red muy fino debido a la ornamentación colabral y espiral y un ombligo abierto y profundo. Sin embargo, Kues y Batten (2001) señalan que algunos especímenes muestran una variabilidad considerable en la elevación de la selenizona, la superficie de ornamentación y el ombligo. La selenizona es ligeramente convexa y está al ras del resto de la concha; pero una minoría de los especímenes puede desarrollar una selenizona diferenciada y ligeramente deprimida. La elevación de la selenizona puede cambiar relativamente con el crecimiento del organismo, sin embargo, la selenizona convexa y al ras de la concha se conserva en las primeras vueltas. La ornamentación de la concha se compone básicamente de liras colabrales. El ombligo es circular, relativamente profundo y relativamente grande, pero varía de estar completamente abierto a parcialmente cubierto por el labio lateral. Ejemplares que muestran una variación morfológica amplia han sido incluidos en la especie *Retispira tenuilineata* (Gurley, 1884). Por un lado se encuentran los ejemplares con liras espirales muy finas sin liras colabrales o patrón reticulado, tal como se presenta en la especie tipo. Por otra parte, hay ejemplares con liras colabrales con liras espirales que forman un patrón reticulado simétrico (Kues y Batten, 2001). La variabilidad morfológica que presenta *R. tenuilineata* (Gurley, 1884) es muy amplia. Rollins (1975) menciona la presencia de esta especie para rocas del Misisípico de Iowa, sin embargo, este ejemplar difiere significativamente de los ejemplares pensilvánicos por tener el ombligo casi cubierto por los labios laterales y la apertura sobresalida por lo que estos

ejemplares son considerados una especie diferente. Sin embargo, la variabilidad que presenta esta especie en diferentes Formaciones de diferentes pisos dentro del Pensilvánico indica que los ejemplares estudiados por Rollins (1975) pueden ubicarse dentro de esta especie, ya que la ornamentación que presentan sigue el mismo patrón.

Por ejemplo, los especímenes que se han encontrado en el Desmoinesiano de Estados Unidos han sido descritos con ambos tipos de ornamentación, reticulado y no reticulado, (p. ej., Girty, 1915; Hoare, 1961; Sturgeon, 1964), mientras que para el Missouriano-Virgiliano los representantes de este morfotipo son muy parecidos al ejemplar tipo del Pensilvánico Tardío porque no presentan las liras colabres ni el patrón reticulado (p. ej., Sayre, 1930; Mudge y Yochelson, 1962). Algunos ejemplares del Virgiliano de Nuevo México no presentan liras colabres y otros presentan la ornamentación reticulada (Kues, 1996). Existen colecciones muy grandes del Pérmico Temprano de la Formación Laborcita en Nuevo México que tienen ejemplares muy parecidos al ejemplar tipo (Kues, 1991) y muestran una variación considerable en la morfología de la selenizona.

Debido a la amplia variación que muestra la especie, se esperaría que el nombre de *R. tenuilineata* se restringiera a ciertas formas similares a la especie tipo que presentan liras espirales finas solamente, y que los ejemplares del Desmoinesiano con liras colabres bien desarrolladas y un patrón reticulado se ubicaran en una especie diferente. Sin embargo, las recomendaciones de Girty (1915) y Sturgeon (1964) sugieren interpretar a los ejemplares con mucha variabilidad dentro de la especie. La variabilidad temporal mostrada por formas tempranas reticuladas y formas viejas no reticuladas no va más allá de la variabilidad que muestran los ejemplares de la Formación Flechado (Kues y Batten, 2001).

Especies a las que se asemeja son *R. textiliformis* (Gurley, 1883) en la forma, pero tiene las liras colabres más marcadas y más espaciadas, y *R. bellireticulata* Knight, 1945a tiene ornamentación en forma de red y con menos liras espirales y colabres, además de una lúnula muy prominente sobre la selenizona.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidad La Cima (nivel Ci-1).

Edad y Distribución. Esta especie es característica de rocas del Pensilvánico y se ha reportado para la Formación Flechado (Pensilvánico Medio) de Nuevo México (Kues y Batten, 2001); la Formación Amsden (Arnsbergiano) de Wyoming (Gordon y Yochelson, 1975); la Formación Allegheny (Desmoinesiano) de Ohio (Sturgeon, 1964); la Formación Beattie (Asseliano) de Kansas (Mudge y Yochelson, 1962) y existe un reporte para la Formación Wassonville del Misisípico (Kinderhookiano) de Iowa (Rollins, 1975).

Superfamilia **EUOMPHALOIDEA** de Koninck, 1881

Familia **EUOMPHALIDAE** de Koninck, 1881

Género **EUOMPHALUS** Sowerby, 1814

Especie tipo: *Euomphalus pentangulatus* Sowerby, 1814, del Carbonífero Inferior de Inglaterra, por designación original.

Diagnos del género. Subdiscoidal, con la espira deprimida a ligeramente elevada, vueltas con canal que sostiene una angulación en el borde superior externo; suturas generalmente profundas; base ampliamente fanerónfala; superficie inferior de las vueltas de redondeadas a angulares; ornamentación compuesta comúnmente por líneas de crecimiento finas y cordones espirales delgados; algunas especies con una hilera de nodos en la angulación inferior o en la superior e inferior.

El género *Euomphalus* muestra una gran diversidad de especies, mismas que han sido descritas para un alcance estratigráfico amplio. Hacer la revisión y comparación entre todas las especies que han sido reportadas para rocas paleozoicas sería el objetivo de un estudio más extenso y que sólo abarcara este género.

***Euomphalus* sp.**

Lám. 4, Fig. j.

Descripción. Parte basal de una concha grande, discoidal, con crecimiento simétrico y poco espirada. Ornamentación compuesta por líneas de crecimiento equidistantes en toda la espira, las líneas de crecimiento son ortoclinas y se hacen ligeramente prosoclinas en la última vuelta; no forman senos ni otras estructuras como canales o nodos. Suturas profundas, bien diferenciadas.

Material y Preservación. Molde externo de un ejemplar.

Dimensiones. FCMP 01/304: Ancho: 12.5 mm.

Discusión. De las especies referidas para este género *Euomphalus subplanus* (Hall, 1852) es la más parecida y puede distinguirse de otras especies del mismo género por la carencia de nodos, de una carina elevada y pronunciada en el hombro de la concha y serraciones en el hombro. Sin embargo, al poseer sólo la parte de la base del organismo no es posible asegurar que se trate de esta especie.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidad La Cima (nivel Ci-1).

Edad y Distribución. Este género es cosmopolita y se encuentra en rocas del Silúrico hasta el Pérmico Medio (Moore, 1964).

Superfamilia **PLEUROTOMARIOIDEA** Swainson, 1840

Familia **RAPHISTOMATIDAE** Koken, 1896

Subfamilia **LIOSPIRINAE** Knight, 1956

Género **TREPOSPIRA** Ulrich y Scofield, 1897

Especie tipo: *Pleurotomaria sphaerulata* Conrad, 1842, del Silúrico Inferior de Minnesota

Diagnosis del género. Concha similar a la de *Liospira* excepto por una hilera de nodos justo por debajo de la sutura superior y por la variación en detalles; selenizona completamente en el costado superior de la periferia.

Subgénero **ANGYOMPHALUS** Cossmann, 1916

Especie tipo: *Euomphalus radians* de Koninck, 1843, del Carbonífero Inferior de Bélgica.

Diagnosis del subgénero. Nodos subsuturales alargados radialmente; ombligo parcialmente abierto, rodeado por un funículo circunumbilical angosto.

Treospira (Angyomphalus) aff. T. (A.) desultoria Jeffery, Hoare, Mapes y Brown, 1994

Lám. 4, Figs. k – m.

Diagnosis. Pleurotomariaceos fanerónfalos extremadamente deprimidos, lenticulares; concha suave, pulida, ocasionalmente con puentes subsuturales.

Descripción. Concha grande, poco espirada, las primeras vueltas son más redondas e infladas que las últimas. Superficie sin ornamentación, con una lira radial adyacente a la sutura fuertemente desarrollada que empieza en la tercera vuelta y se desvanece rápidamente. Posee un funículo delgado cerca del ombligo. El ombligo no puede observarse directamente debido a la conservación, el molde interno es aparentemente fanerónfalo.

Material y Preservación. Molde externo e interno de un ejemplar.

Dimensiones. FCMP 97/1907: Ancho: 19 mm; Altura (molde interno): 5.1 mm

Discusión. El ejemplar de la formación Santiago es diferente a *Treospira (Angyomphalus) discus* Girty 1910 porque tiene la superficie superior de la concha casi plana, la sutura está deprimida y no presenta ornamentación. *T. (A.) penelenticulata* Rollins, 1975 presenta más vueltas y son más gruesas, tiene el funículo más desarrollado y ornamentación colabral. *T. (A.) regularis* Gordon y Yochelson, 1987 tiene una forma más redondeada y la periferia también es muy redondeada. *T. (A.) desultoria* Jeffery *et al.*, 1994 puede carecer de liras subsuturales finas y aunque es el caso en el ejemplar mexicano, la periferia en el ejemplar de Jeffery es más angular y no tan redondeada como en el ejemplar de la formación Santiago.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidad Arroyo de las Pulgas (nivel APS-2).

Edad y Distribución. Esta especie se ha reportado para rocas del Serpukhoviano en la parte norte-central de Arkansas (Jeffery *et al.*, 1994).

Familia **EOTOMARIIDAE** Wenz, 1938

Subfamilia **EOTOMARIINAE** Wenz, 1938

Género **MOURLONIA** de Koninck, 1883

Especie tipo: *Helix carinata* Sowerby, 1812, del Carbonífero Inferior de Inglaterra, por designación original.

Diagnosis del género. Pleurotomariaceos de tamaño medio a grande, subglobosos, con forma turbiforme y con selenizona en la periferia; uno de los bordes de la selenizona o ambos pueden estar ligeramente elevados. Ornamentación de la concha compuesta por liras espirales y colabrales.

Mourlonia venusta Gordon y Yochelson, 1987

Lám. 4, Figs. n – s.

Mourlonia venusta Gordon y Yochelson, 1987. p. 52, lám. 4; figs. 28-30.

Diagnosis. Pleurotomariaceos globosos con ornamentación reticulada en etapas juveniles y maduras del crecimiento pero se vuelven más discretas en la madurez.

Descripción. Concha grande, globosa, de espira baja, de 2 a 3 vueltas; sutura profunda. Ornamentación compuesta por liras espirales con nodos muy pequeños, los nodos no son producto de la intersección con liras colabrales o líneas de crecimiento. Liras espirales gruesas, las liras subsecuentes son más anchas que la anterior. Selenizona amplia, casi plana, sin ornamentación; delineada por dos liras inconspicuas. Abertura circular; fanerónfalo.

Material y Preservación. Ocho vaciados y siete moldes internos incompletos.

Dimensiones (en milímetros).

Tabla 4. Dimensiones de *Mourlonia venusta* Gordon y Yochelson, 1987.

| EJEMPLAR FCMP | ALTURA | ANCHO | NO. DE VUELTAS | ANCHO SELENIZONA | ANCHO APERTURAL |
|------------------|--------|-------|-------------------|---------------------|--------------------|
| s/n | 26.8 | 31 | 3 | 0.1 | 19 |
| 07/071 | 14 | 24.9 | 1 | ----- | ----- |
| 07/075 | 8.1 | 18 | 1 | ----- | 0.58 |
| 07/076 | 12.5 | 22.5 | 2 | ----- | 10 |
| 07/077 | ----- | 19 | 1 | ----- | ----- |
| 07/079 | ----- | 18 | 1 | ----- | ----- |
| 08/148 | 10 | 15 | 2 | ----- | ----- |
| 08/172 | 5 | 16 | 2 | ----- | ----- |

Discusión. *Mourlonia venusta* Gordon y Yochelson, 1987 se distingue de la mayoría de las especies del género por presentar liras espirales bien desarrolladas en las primeras vueltas. *M. textiliger* (Meek, 1871) también presenta las liras bien desarrolladas pero tiene la espira más alta y tiene una apariencia más cónica. La misma ornamentación también se presenta en *M. carinata* (Sowerby, 1812) pero la ornamentación colabral también es fuerte y la forma de la concha es menos globosa que en *M. venusta* Gordon y Yochelson, 1987.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidad Los Zapotales (nivel Za-1).

Edad y Distribución. Se ha reportado para la Formación Chainman (Merameciano) de Utah (Gordon y Yochelson, 1987).

Género **GLABROCIINGULUM** Thomas, 1940

Especie tipo: *Glabrocingulum beggi* Thomas, 1940, del Carbonífero Inferior (Misisípico Superior) de Escocia.

Diagnosis del género. Turbiniforme, la espira varía de gradada a cónica; cordones espirales transversos y conspicuos con nodos en las intersecciones, ornamentación más prominente cerca de la sutura y en la base.

Subgénero **GLABROCIINGULUM** Thomas, 1940

Especie tipo: *Glabrocingulum (Glabrocingulum) beggi* Thomas, 1940, del Carbonífero Inferior (Misisípico Superior) de Escocia

Diagnosis del subgénero. Espira cónica pequeña, ligeramente gradada; muchas especies con funículo en el ombligo.

Glabrocingulum (Glabrocingulum) cf. G. (G.) parvanodum Jeffery, Hoare, Mapes y Brown,
1994

Lám. 4, Figs. t – ad.

Diagnosis. Pleurotomariaceos de espira baja, con la superficie superior de la vuelta ligeramente convexa; selenizona ligeramente inclinada hacia arriba; liras transversales y espirales marcadas que forman nodos en su unión, que recorren toda la superficie.

Descripción. Concha grande, troquiforme, poco espirada, superficie superior de la concha ligeramente redondeada; selenizona amplia, ligeramente cóncava, rodeada por dos flancos, sin lúnula y/o líneas de crecimiento. Superficie inferior de la vuelta redondeada. Ornamentación compuesta de 3 a 10 liras espirales con nodos bien diferenciados. En la base, la ornamentación

consta de 5 a 15 liras espirales también con nodos. Base anónfala, con una depresión umbilical muy ligera; callo umbilical que cubre parcialmente al ombligo.

Material y Preservación. Moldes externos de seis ejemplares.

Dimensiones (en milímetros).

Tabla 5. Dimensiones de *Glabrocingulum (G.) parvanodum* Jeffery, Hoare, Mapes y Brown, 1994.

| EJEMPLAR FCMP | ALTURA | ANCHO | No. DE VUELTAS | ÁNGULO PLEURAL | ANCHO SELENIZONA |
|---------------|--------|-------|----------------|----------------|------------------|
| 06/1038 | ---- | ---- | ---- | ---- | 12 |
| 06/1040 | 67 | 61 | 3 | 90° | 4 |
| 06/1042 | ---- | 46 | 2 | ---- | ---- |
| 06/1081 | 22 | 21 | 3 | 87° | 10 |
| 08/054 | 80 | 12 | 3 | 90° | ---- |
| 08/147 | 21 | 17 | 4 | 87° | 16 |

Discusión. Esta especie difiere de *Glabrocingulum (Glabrocingulum) quadrigatum* Sadlick y Nielsen, 1963 por tener una espira más pequeña, nodos más finos y liras espaciadas más cercanamente. *G. (G.) granulorum* Gordon y Yochelson, 1987 es muy parecida a *G. (G.) parvanodum* Jeffery, Hoare, Mapes y Brown, 1994 porque tiene una ornamentación muy fina pero sólo presenta 5 liras espirales en etapas juveniles y 10 en etapas maduras. *G. (G.) confusionense* y *G. (G.) hosei* Gordon y Yochelson, 1987 tienen las espiras más grandes. *G. (G.) binodosum* Sadlick y Nielsen, 1963 se caracteriza por tener dos hileras de nodos más grandes por debajo de la sutura que los que se presentan en toda la superficie. *G. (G.) coronulum* Jefferey, Hoare, Mapes y Brown, 1994 posee unas liras espirales más marcadas cercanas a la sutura, *G. (G.) parasolum* Jefferey, Hoare, Mapes y Brown, 1994 tiene la superficie superior más convexa y también posee dos hileras de nodos, pero más pequeños que los de *G. (G.) binodosum*. *G. (G.) chesterensis* Thein y Nitecki, 1974 tiene todas las superficies superiores convexas. *G. (G.) staelliformis* (Hyde, 1953) tiene la selenizona más inconspicua y liras espirales más delgadas y en menor número. *G. (G.) minutum* Rollins, 1975 se caracteriza por tener un tamaño muy pequeño y ornamentación colabral dominante. *G. (G.) coronatum* Chronic, 1952 tiene una hilera de nodos muy prominente por debajo de la sutura.

A pesar de su similitud con la especie *G. (G.) parvanodum* la especie de la formación Santiago se relaciona con ella con duda debido a que los ejemplares son moldes y la ornamentación no está preservada totalmente.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidades La Cima (nivel Ci-1) y Los Zapotales (nivel Za-1).

Edad y Distribución. La especie se ubica en el Serpukhoviano de Arkansas (Jeffery *et al.*, 1994).

Género nuevo aff. ANANIAS Knight, 1945b

Lám. 4, Figs. ae – ai; Lám. 5, Figs a – c.

Diagnosis. Concha grande, globosa, poco espirada, turrelada, de dos a tres vueltas; sutura ligeramente marcada; ornamentación colabral prominente, líneas de crecimiento en forma de cordón, prosoclinas. Superficie superior de la concha de casi plana a cóncava, superficie inferior más globosa, redondeada con ornamentación en forma de cordones. Selenizona ligeramente elevada, delimitada por dos cuerdas finas, se encuentra a la mitad de la vuelta, con lúnula arqueada hacia adelante y muy fina. Base redondeada de la selenizona hacia la región umbilical. Abertura ovalada.

Material y Preservación. Cinco moldes externos.

Dimensiones (en milímetros).

Tabla 6. Dimensiones del género nuevo aff. *Ananias*.

| EJEMPLAR FCMP | ALTURA | ANCHO | NO. DE VUELTAS | ÁNGULO PLEURAL | ANCHO SELENIZONA |
|------------------|--------|-------|-------------------|-------------------|---------------------|
| 97/885 | 73 | 75 | 3 | ---- | 12 |
| 97/891 | 12 | 7 | 3 | ---- | 8 |
| 01/307 | 28 | 23 | 4 | 83° | 13 |
| 08/060 | 7 | 9 | 2 | ---- | 8 |
| 08/097 | 2 | 5 | 3 | ---- | 1 |

Discusión. La Familia Eotomariidae Wenz, 1938 se caracteriza por presentar una concha de turbiforme a troquiforme, con hendidura labral que genera una selenizona cóncava bordeada por liras y que se ubica aproximadamente a la mitad de la vuelta. Los géneros pertenecientes a esta Familia muestran un amplio rango de formas y ornamentaciones, pero conservan las características diagnósticas principales, lo que permite ubicar a los ejemplares de la formación Santiago dentro de esta Familia. Se propone un género nuevo porque al día de hoy no se encuentra registro en la literatura de algún género o especie con la que pueda compararse el ejemplar de la formación Santiago. El género más parecido es *Ananias* Knight, 1945b pero éste presenta ornamentación espiral y colabral prominente.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidades Arroyo de las Pulgas (nivel APS-2) y La Cima (nivel Ci-1).

Edad y Distribución. Estos ejemplares se encuentran en el Misisípico Inferior de Oaxaca.

Subfamilia **NEILSONIINAE** Knight, 1956

Género **PERUVISPIRA** Chronic, 1949

Especie tipo: *Peruvispira delicata* Chronic, 1949, del Pérmico Inferior de Perú

Diagnosia del género. Pleurotomaridos pequeños, turbinados, con una espira moderadamente afilada, selenizona delimitada por una carina prominente, y base anónfala redondeada; sutura impresa y situada debajo de la selenizona a una distancia casi igual al ancho de la selenizona; abertura redondeada; el labio apertural cambia de forma por detrás y debajo de la selenizona en un borde bien definido cerca de $\frac{1}{4}$ de la circunferencia de la vuelta; labio más corto debajo de la selenizona y con forma curva hacia el ombligo; selenizona periférica, cóncava, situada debajo del centro de la vuelta y delimitada por una carina muy marcada. Ornamentación diferente a la carina, varias líneas de crecimiento desarrolladas en la cara superior de la vuelta.

***Peruvispira* sp.**

Lám. 5, Fig. d.

Descripción. Concha pequeña, turbiforme; seis vueltas consistentes, redondeadas; superficie superior de la vuelta de plana a ligeramente convexa, superficie inferior muy redondeada; primeras vueltas redondeadas, lisas, sin ornamentación; sutura bien marcada; selenizona periférica ligeramente cóncava, ornamentada con lúnula cóncava hacia adelante, y bordeada por dos lirias, se ubica casi a la mitad de la vuelta; ornamentación de la concha radial en forma de cordones delgados; abertura y ombligo no observables debido a la conservación.

Material y Preservación. Molde externo de un ejemplar.

Dimensiones. FCMP E1-276: Altura: 16 mm; Ancho: 9 mm; No. de vueltas: 6; Ángulo pleural: 64°; Ancho de la selenizona: 12 mm.

Discusión. El género *Peruvispira* Chronic, 1949 se caracteriza por representar organismos de talla muy pequeña con ornamentación radial bien desarrollada. A pesar de que este género presenta poca variación en la morfología (Batten, 1966) los caracteres que definen a las especies son muy claros (Pan y Erwin, 2002) y esto es lo que permite clasificarlas y reconocer los ejemplares a nivel específico. *P. delicata* Chronic, 1949 tiene las suturas ligeramente impresas y líneas de crecimiento paralelas al labio. *P. sueroi* Sabbattini y Noirat, 1969 tiene cinco vueltas y ornamentación espiral representada solamente por dos carinas que rodean la selenizona. *P. lingshuiensis* Pan, 1985 es más pequeña, tiene una selenizona ancha y una carina espiral muy fina a la mitad de la vuelta. La identificación del ejemplar de la formación Santiago se mantiene a nivel de género ya que presenta seis vueltas, la sutura está bien marcada y la lúnula de la selenizona está muy bien diferenciada.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidad Arroyo de las Pulgas (nivel APS-2).

Edad y Distribución. *Peruvispira* es un género mucho más común en el Pérmico de la Patagonia, el sur de África y Antártida (*in* Batten, 1989). Sin embargo, su registro se extiende

desde el Misisípico (Merameciano) de Norteamérica (Brew y Gordon, 1971) y el Viseano de Europa (Batten, 1966).

Superfamilia **TROCHONEMATOIDEA** Zittel, 1895

Familia **TROCHONEMATIDAE** Zittel, 1895

Género **AMAUROTOMA** Knight, 1945

Especie tipo: *Pleurotomaria subsinuata* Meek y Worthen 1861, por designación original.

Diagnos del género. Turbiniforme, con un ligero sinus en el labio; ornamentación compuesta por cordones espirales y liras colabiales.

? *Amaurotoma* sp.

Lám. 5, Figs. e – h.

Descripción. Concha grande, turbiniforme, muy espirada; sutura ligeramente impresa. Superficie superior de la concha ligeramente cóncava; con una hilera de nodos que se forma debajo de la sutura. Superficie inferior muy redondeada. Líneas de crecimiento y liras colabiales muy finas. Sin selenizona. Abertura no observable; fanerónfalo.

Material y Preservación. Un molde externo.

Dimensiones. FCMP 06/1081: Altura: 35 mm; Ancho: 29 mm; No. de vueltas: 4; Ángulo pleural: 74°.

Discusión. El género *Amaurotoma* Knight, 1945 se caracteriza por su concha turbiniforme, de espira relativamente alta a pesar de presentar un tamaño pequeño y carecer de selenizona. Sin embargo, presenta numerosas liras espirales bien desarrolladas que no son visibles en el ejemplar de la formación Santiago, lo cual puede deberse al estado de preservación.

Ocurrencia. Formación Santiago. Localidad La Cima (nivel Ci-1).

Edad y Distribución. El género se ha referido desde el Misisípico hasta el Pensilvánico de Norteamérica (Moore, 1964).

DISCUSIÓN

CONSIDERACIONES SISTEMÁTICAS

De las trece especies estudiadas, tres fueron determinadas (*Paraconularia chesterensis* (Worthen), *Retispira exilis* (de Koninck) y *Mourlonia venusta* (Gordon y Yochelson)); cuatro se ubicaron a nivel de cf. (*Conularia* cf. *C. subcarbonaria* (Meek y Worthen), *Paraconularia* cf. *P. subulata* (Hall), *Retispira* cf. *R. tenuilineata* (Gurley) y *Glabrocingulum* (*Glabrocingulum*) cf. *G. (G.) parvanodum* (Jeffery, Hoare, Mapes y Brown)), una presenta afinidad con una especie previamente conocida (*Trepospira* (*Angyomphalus*) aff. *T. (A.) desultoria* (Jeffery, Hoare, Mapes y Brown)); tres fueron descritas a nivel de género (*Euphemites* sp., *Euomphalus* sp. y *Peruvispira* sp.); se asigna un género con duda (?*Amaurotoma*) y se propone un género nuevo (gen. nov. aff. *Ananias*).

CONSIDERACIONES ESTRATIGRÁFICAS

Dado que los conuláridos y los gasterópodos tienen una distribución estratigráfica muy amplia, no es posible utilizarlos como fósiles índice y, por lo tanto, tampoco son útiles para afinar edades. No obstante, todos los géneros estudiados son característicos del Paleozoico Tardío, si bien algunos de ellos han sido referidos también para el Paleozoico Temprano.

A nivel de especies, la especie *Paraconularia* cf. *P. subulata* es la más abundante y se presenta en las cuatro localidades estudiadas, lo cual apoya la propuesta original de Pantoja-Alor (1970) en la cual se considera que los dos miembros (inferior y superior) de la formación Santiago son de edad misisípica y no pensilvánica como se ha manejado en estudios posteriores (Navarro-Santillán *et al.*, 2002).

Las especies determinadas y aquellas con las que han sido comparadas se presentan en rocas del Misisípico Inferior (Kinderhookiano) hasta el Misisípico Superior (Chesteriano). En el miembro inferior de la formación Santiago, la presencia de *Paraconularia* cf. *P. subulata* y *Retispira exilis* concuerda con la edad Misisípico Temprano-Medio (Osageano) propuesta en trabajos anteriores con base en braquiópodos (Navarro-Santillán *et al.*, 2002) y moluscos de la Clase Rostroconchia (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000); mientras que el registro más antiguo del género *Peruvispira* corresponde a rocas del Merameciano, por lo que en este trabajo se propone que dicho género tenga un alcance estratigráfico más amplio (Osageano-Pérmico) (Figura 14).

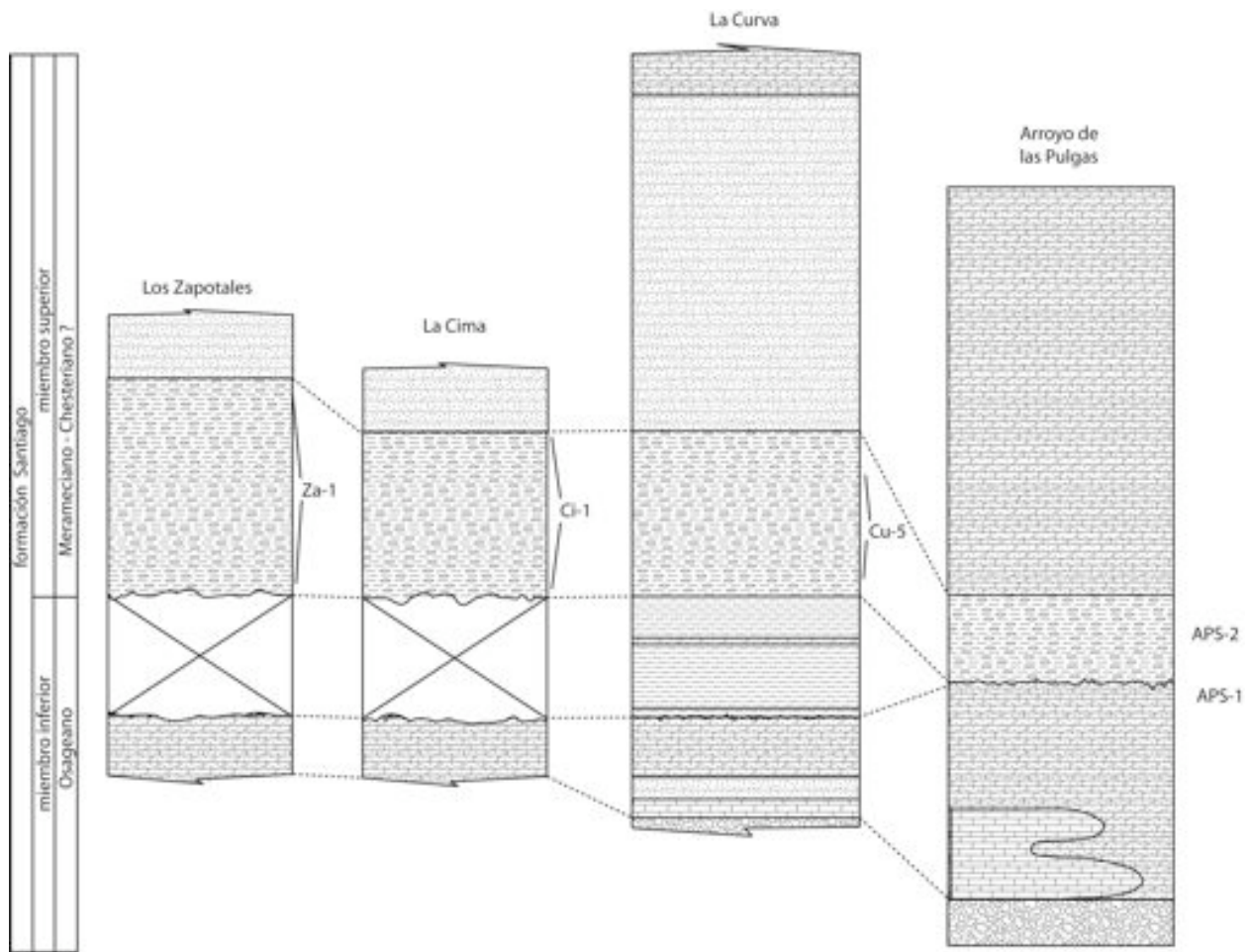


Fig. 15. Correlación litoestratigráfica de las cuatro localidades de la formación Santiago.

CONSIDERACIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

Paleogeografía

A inicios del periodo Carbonífero, el supercontinente Gondwana se encontraba en el hemisferio sur, conservando cuerpos glaciares sobre su superficie, mientras que al norte se encontraba el continente Laurusia (también llamado Euramérica o Continente de las Viejas Areniscas Rojas) formado previamente durante el Devónico como resultado de la colisión entre los cratones Laurentia, Báltica y Avalonia. Aparte de estos dos grandes continentes, existían otros menores: Siberia, Kazakstania y China (Figura 16). En este tiempo, había dos grandes océanos: Panthalassa, el océano global, y Paleo-Tethys, un océano central rodeado por la mayoría de los continentes. Los otros océanos eran más pequeños y fueron disminuyendo en extensión hasta desaparecer: el cierre paulatino del océano Rheico, que separaba Gondwana de Laurusia, culminó hacia el fin del Carbonífero, originando diversos cinturones o cadenas montañosas como

las de Ouachita, los Apalaches del sur y el Herciniano (Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1998).



Fig. 16. Mapa con la reconstrucción paleogeográfica durante el Carbonífero Temprano (Modificado de Bambach, 1990 y Scotese, 1997). Las líneas sólidas representan las porciones terrestres emergidas, mientras que las líneas punteadas muestran las porciones de tierra sumergidas.

Bloque de Oaxaquia

Ortega-Gutiérrez *et al.* (1995) propuso que el basamento Proterozoico de los terrenos de Coahuila y Sierra Madre, junto con los terrenos grenvillianos del sur (terreno Zapoteco, partes de los terrenos Juárez y Maya), pudieron haber evolucionado juntos como grandes porciones del continente al cual llamó Oaxaquia.

La evolución paleogeográfica del bloque de Oaxaquia parece ser muy complejo. El principal evento metamórfico ha sido relacionado con la colisión entre la Amazonia norte y Laurentia noroeste durante el Proterozoico (Cuenca de Grenville) (Keppie y Ortega-Gutiérrez, 1999; Ruiz *et al.* 1999). Muchos de los modelos concuerdan que Oaxaquia permaneció en Gondwana durante el final del Proterozoico Medio (Restrepo-Pace *et al.*, 1994, 1997; Keppie *et al.*, 1996; Keppie y Ortega-Gutiérrez, 1999; Ortega-Gutiérrez *et al.*, 1999). Faunas del Silúrico de unidades sedimentarias ubicadas en el norte de Oaxaquia, son distintivamente diferentes de las faunas comparables en edad en partes adyacentes de Norte América y tienen afinidad con los dominios del Viejo Mundo/Gondwana (Robison y Pantoja-Alor, 1968; Boucot *et al.*, 1997, Stewart *et al.* 1999). Esto sugiere que Oaxaquia ha permanecido alóctona con respecto a Norte América y fue parte de Gondwana al menos hasta el Silúrico (Stewart *et al.*, 1999). Pindell (1985) ha considerado que los terrenos de Coahuila y Sierra Madre (parte del bloque de Oaxaquia) se

separaron de Gondwana antes de que Gondwana colisionara con Laurusia, uniéndose a ella entre el Silúrico y el Carbonífero (Centeno-García, 2005).

Unidades biogeográficas

Diversos autores apoyan la idea de una conexión de estas porciones de continente por medio de mares epicontinentales que se desarrollaron durante ese tiempo, lo cual se ha comprobado por el hallazgo de faunas masivas carboníferas en el Sur y Centro de los Estados Unidos de Norteamérica (Illinois, Ohio, Kentucky, Arkansas y Texas), en lo que se conoce como la fauna del *Mid-Continent* con especies comunes a las de braquiópodos, bivalvos, gasterópodos, briozoarios, corales, crinoideos y otros invertebrados del centro y sur de México, entre las que se encuentran las de la región de Santiago Ixtaltepec (Sour-Tovar, 1994; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1998; Quiroz-Barroso, 1995; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997, 1998; Quiroz-Barroso *et al.*, 2000 y Navarro-Santillán *et al.*, 2002).

Las unidades biogeográficas reconocidas comúnmente en estudios paleontológicos a gran escala se relacionan usualmente a reinos y no a provincias como se reconocen en la zoogeografía actual. Bambach (1990) reconoció una serie de reinos (definido por regiones grandes que muestran diferencias en diversidad con otras áreas y/o menos ligaduras entre áreas en diferentes reinos más que entre áreas de un solo reino) y provincias biogeográficas (estas últimas con un 30% o más de endemismo de géneros de corales rugosos y tabulados, bivalvos, amonites, braquiópodos, briozoarios y crinoideos) del Paleozoico Tardío. Para el Carbonífero Temprano reconoció una serie de cinco reinos y dieciocho provincias (Figura 17), los cuales aumentaron en número hacia el Carbonífero Tardío-Pérmico, por lo que consideró que el Paleozoico Tardío fue un tiempo de incremento de provincialismo en decremento del rango promedio de géneros distribuidos regionalmente. De acuerdo a esta clasificación, el área de estudio corresponde al Reino *Americano*, Provincia *Laurentia Sur*, la cual corresponde a la Provincia *Mid-Continent* de McKerrow y Ziegler (1972).

De acuerdo con el registro fósil mundial de conuláridos y gasterópodos el patrón de distribución que muestran los géneros estudiados de ambos grupos es cosmopolita, ya que se encuentran localizados en más de cuatro reinos. Los principales géneros considerados como cosmopolitas son *Conularia*, *Paraconularia*, *Euphemites*, *Retispira*, *Euomphalus*, *Glabrocingulum* y *Peruvispira* (Figura 18).

El género *Peruvispira* es más característico del hemisferio sur, aunque se han encontrado registros en Estados Unidos en los estados de Nevada, Texas y Alaska por lo que su hallazgo en rocas de Oaxaca confirma la distribución de este género hacia el hemisferio norte.

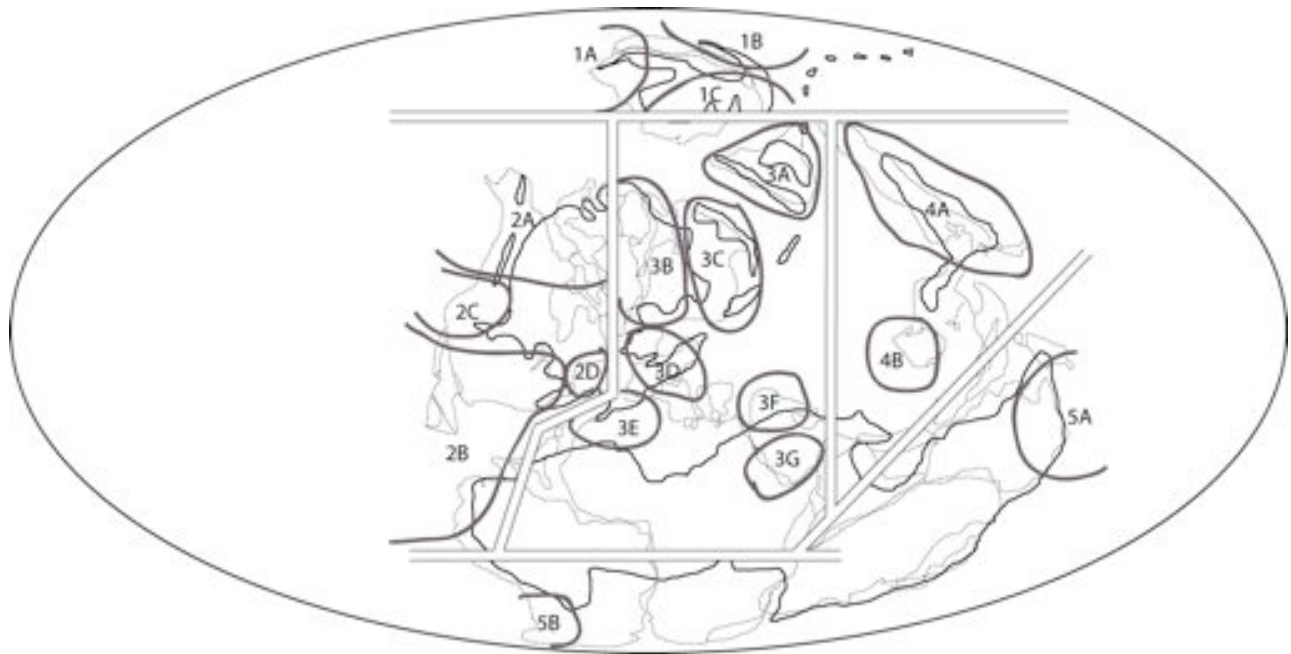


Fig. 17. Ubicación de los 18 reinos propuestos por Bambach (1990). Modificado de Bambach (1990). 1. Reino Siberiano: 1A. USSR Noreste, 1B. Provincia Mongola, 1C. Provincia de la Plataforma Siberiana; 2. Reino Americano: 2A. Laurentia Norte, **2B. Provincia de Laurentia Sur**, 2C. Cordillera, 2D. Canadá Marítima; 3. Reino Europeo: 3A. Provincia de Kazakstania, 3B. Provincia Báltica del Oeste, 3C. Provincia Báltica del Este, 3D. Provincia Alemana Anglo-Norte, 3E. Provincia Iraní, 3F. Afganistán-India; 4. Reino Chino: 4A. Provincia de China del Norte, 4B. Provincia de China del Sur; 5. Reino Austral: 5A. Provincia Australiana del Este, 5B. Sur de Sudamérica. Mapa base modificado de Bambach, 1990 y Scotese, 1997.



Fig. 18. Distribución paleogeográfica de géneros cosmopolitas de este estudio. ■ *Conularia*, ■ *Paraconularia*, ■ *Euphemites*, ■ *Retispira*, ■ *Euomphalus*, ■ *Glabrocingulum* y ■ *Peruvispira*. Mapa base modificado de Bambach, 1990 y Scotese, 1997.

Considerando las especies determinadas para el área de estudio *Paraconularia chesterensis* y *Mourlonia venusta* muestran un patrón más restringido ya que solo han sido referidas para Estados Unidos, mientras que *Retispira exilis* ha sido referida para Estados Unidos, Inglaterra y China (Figura 19).



Fig. 19. Distribución paleogeográfica de especies identificadas en este estudio. ● *Paraconularia chesterensis*, ★ *Retispira exilis* y ■ *Mourlonia venusta*. Mapa base modificado de Bambach, 1990 y Scotese, 1997.

Tomando en cuenta las afinidades faunísticas que presentan los conuláridos y gasterópodos es evidente que la distribución de las familias se da en la parte centro-oeste de Estados Unidos de Norte América. Algunos de los estados en los que se encuentran estos organismos han sido considerados dentro de lo que se conoce como la región del Mid-Continent. El hallazgo de la fauna en la formación Santiago apoya la idea de la continuidad de estos mares epicontinentales hacia la parte sur de México, ya que las familias Bellerophontidae, Euomphalidae y Eotomariidae que se reportaron para dicha formación, también son características de la región del Mid-Continent. A nivel de especie se muestra la misma relación biogeográfica, por lo que la fauna debió haber formado parte de la Provincia biogeográfica de *América del Sur* (*South American*).

CONSIDERACIONES AMBIENTALES

Hábitos de vida de la fauna estudiada

De acuerdo con lo analizado anteriormente, los conuláridos se caracterizan por ser organismos sésiles, epifaunales, con hábitos de alimentación por filtración y reproducción

similares a los de las anémonas y que se encuentran en rocas de diversos ambientes marinos (Sabattini y Hiebszevitsch, 2004, 2005; Rodrigues *et al.*, 2006). En el caso de los gasterópodos, sus hábitos son casi tan diversos como su morfología. Por tal razón, algunos autores han decidido manejar a este grupo a nivel de familia, género e incluso especie para especificar las funciones morfológicas y/o ambientales de este grupo (Harper y Rollins, 1985; Jeffery *et al.*, 1994; Sadlick y Nielsen, 1963). De acuerdo con Gili y Martinell (2009) los gasterópodos pueden hallarse en casi todos los ambientes. La mayoría son especies marinas bentónicas, móviles, aunque algunas viven fijas al fondo. Se encuentran tanto en sustratos blandos como duros, en los que pueden mantenerse en la superficie (epibentónicos) o pueden enterrarse en el sedimento (endobentónicos). Se encuentran desde la zona supralitoral hasta los fondos abisales, en todas las latitudes. Un número reducido de especies es de vida pelágica, y forman parte del plancton o del necton.

Son elementos importantes en los ecosistemas no sólo porque son notables consumidores, sino porque son presa de multitud de depredadores y huéspedes de muchos parásitos. Su alimentación presenta una gran variedad de tipos y maneras en concordancia con su enorme diversidad morfológica y adaptativa. Se considera la alimentación herbívora como la más primitiva. Existen sedimentívoros, detritívoros, planctófagos, carnívoros depredadores de gusanos, de otros moluscos o de peces, y carroñeros. También se conocen parásitos, entre los cuales los más abundantes son ectoparásitos de equinodermos, de cnidarios o de otros moluscos. Estas especies ectoparásitas no presentan, en general, alteraciones importantes de su morfología. Existen pocas especies endoparásitos, que se hallan muy modificadas por este tipo de vida, hasta tal punto que se reconocen como gasterópodos sólo por sus larvas velígeras.

Abundancia relativa

De la fauna estudiada, el género más abundante en la formación Santiago es el conulárido *Paraconularia*, con un total de 69 ejemplares; está presente en todas las localidades y varios organismos están bien conservados dentro de concreciones. El género que le sigue en abundancia es el gasterópodo *Glabrocingulum* (G.) cf. *G. (G.) parvanodum*, aunque solo se encuentran 6 ejemplares en un mismo nivel. El resto de los géneros sólo están representados por uno o dos ejemplares.

Ambientes de depósito

1.- De acuerdo a la naturaleza calcárea y a las asociaciones (esponjas, corales, braquiópodos (Navarro-Santillán, 2002)) que se han descrito para el miembro inferior de la formación Santiago,

la fauna se depositó en un ambiente de aguas someras, cálidas y de baja energía, asociadas a un ambiente arrecifal y peri-arrecifal.

2.- Por el contrario, el miembro superior consiste en lutita en donde se presenta una fauna escasa y poco diversa, incluida generalmente dentro de concreciones, ligada a eventos rápidos de sedimentación, como depositación posterior a tormentas.

La abundancia de conchas de invertebrados dentro de concreciones a pesar de las bajas concentraciones faunísticas en las rocas portadoras, ha sido observada en muchas sucesiones marinas antiguas (Tsujiya, 1995). Muchos autores han interpretado los agrupamientos de fósiles como estructuras pre-diagenéticas formadas antes del crecimiento de las concreciones (p. ej. Waage, 1964; Reeside y Cobban, 1954, 1960; Fürsich, 1982). Los agrupamientos pre-diagenéticos han sido atribuidos a dos causas biológicas: (1) concentración de partes duras por parte de la actividad de depredadores y (2) agrupamientos (clusters) ecológicos. En el contexto de la hipótesis de los depredadores, los agrupamientos de restos orgánicos han sido interpretados como masas fecales (Reeside y Cobban, 1954, 1960; Stokes y Balsley, 1973). En el caso de los agrupamientos ecológicos, los agrupamientos de organismos bentónicos, como los bivalvos, se han interpretado como comunidades gregarias a pequeña escala (Waage, 1964); mientras que los agrupamientos de organismos nectónicos, como los amonites, han sido atribuidos a comportamiento de tipo "enjambre" (Waage, 1968; Matsumoto y Nihongi, 1979). Otros agrupamientos de fósiles pueden deberse a condiciones sedimentológicas que llevan a la acumulación de los restos orgánicos en un área determinada (Kidwell *et al.*, 1986). Cualquiera que haya sido la causa de los agrupamientos, la concentración de restos orgánicos propició la conservación de al menos parte de esta fauna al formarse las concreciones que la englobaron en el medio diagenético (Figura 20).

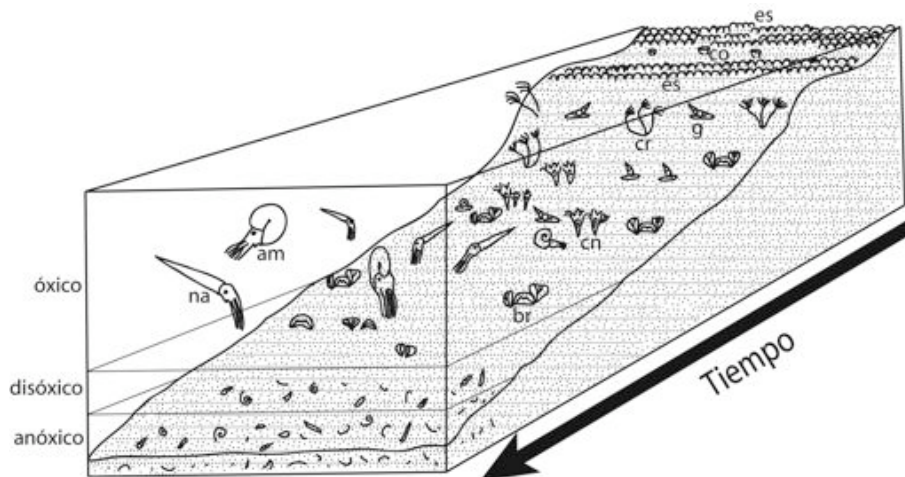


Fig. 20. Propuesta de la conformación ambiental para los miembros de la formación Santiago. **es.** esponjas, **co.** corales, **g.** gasterópodos, **cr.** crinoideos, **cn.** conuláridos, **am.** amonites, **na.** nautiloideos, **br.** braquiópodos. Los cambios ambientales se suceden a través del tiempo en la columna.

En la formación Santiago, las concreciones se encuentran en lutita de color negra que intemperiza a colores rojizos. Estas concreciones son abundantes en el nivel Cu-5.

La naturaleza del sedimento (fino y de color oscuro) y la presencia de rastros de pirita en las concreciones (VER ANEXO I), así como la ausencia de organismos infaunales en esta asociación, indican que el depósito final ocurrió en aguas anóxicas.

CONCLUSIONES

De la revisión taxonómica realizada en este estudio se concluye que:

- La fauna misisípica de conuláridos y gasterópodos de la región de Nochixtlán es la más abundante y diversa que se ha descrito para el Sur de México.
- Los géneros *Conularia*, *Retispira*, *Treospira* (*Angyomphalus*), *Mourlonia*, *Glabrocingulum* (*Glabrocingulum*), *Peruvispira*, *?Amaurotoma* y el gen. nov. aff. *Ananias* se registran por primera vez para México.
- Debido a su distribución estratigráfica tan amplia, los conuláridos y gasterópodos no son considerados buenos fósiles índice. Sin embargo, permiten corroborar la edad de Misisípico Temprano (Osageano) que había sido previamente propuesta en base a moluscos de la Clase Rostroconchia y braquiópodos para el miembro inferior de la formación Santiago e indican, junto con la fauna asociada descrita recientemente por Castillo-Espinoza (2008) y la que se estudia actualmente, una posible edad de Misisípico Medio- Tardío? (Viseano=Merameciano-Chesteriano?) para el miembro superior.
- Los géneros *Conularia*, *Paraconularia*, *Euphemites*, *Retispira*, *Euomphalus*, *Glabrocingulum* y *Peruvispira* son considerados cosmopolitas ya que se encuentran distribuidos en más de cuatro reinos. A nivel de especie, se muestra una gran afinidad con la fauna del Mid-Continent, formando en conjunto parte de la Provincia de Laurentia Sur durante el Misisípico.
- El registro de la fauna de la formación Santiago indica importantes cambios en las condiciones de depósito. El miembro inferior es de naturaleza calcárea y la fauna predominante, constituida por abundantes corales, esponjas y braquiópodos, con bivalvos, conuláridos y gasterópodos como elementos secundarios, es característica de un medio arrecifal. Las asociaciones del miembro superior, con abundantes restos de gasterópodos, conuláridos, cefalópodos, braquiópodos y placas aisladas de crinoideos incluidos en lutita oscura con concreciones que muestran una gran cantidad de materia orgánica y pirita, señalan que el ambiente de depósito fue anóxico y con altas tasas de descomposición orgánica. La fragmentación y desarticulación de los restos orgánicos indican que los fósiles corresponde a organismos de diferentes comunidades que se depositaron en la parte externa de la plataforma.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amler, M. R. W. and Heidelberger, D. 2003. Late Famennian Gastropoda from South West England. *Palaeontology* 46(1): 1151-1211.
- Armella, C. y Cabaleri, N. G. 1984. Microfacies y paleoecología en la transgresión tremadociana de la Formación Tiñu, Oaxaca, Mexico. 3° Congreso Latinoamericano de Paleontología (México), Memoria: 42-53.
- Babcock, L. E. 1991. The enigma of conulariid affinities. In: Simonetta, M. A. and Conway Morris, S. (eds.): The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa. Cambridge University Press. Cambridge. p. 133-143.
- Babcock, L. E. and Feldmann, R. M. 1984. Mysterious fossils. *Earth Science* 37: 16-17.
- Babcock, L. E. and Feldmann, R. M. 1986a. Devonian and Mississippian Conulariids of North America. Part A. General description and *Conularia*. *Annals of Carnegie Museum* v. 55, art. 15: 349-410.
- Babcock, L. E. and Feldmann, R. M. 1986b. Devonian and Mississippian Conulariids of North America. Part B. *Paraconularia*, *Reticulaconularia*, new genus and organisms rejected from Conulariida. *Annals of Carnegie Museum* v. 55, art. 16: 411-479.
- Babcock, L. E., Lang, J. Z. and Yahaya, M. 1995. First carboniferous conulariids from Níger (West Africa). *Journal of African Earth Sciences* 20(1): 1-6.
- Babcock, L. E., Feldmann, R. M., Wilson, M. T. and Suárez-Riglos, M. 1987. Devonian conulariids of Bolivia. *National Geographic Research* 3(2): 210-231.
- Babcock, L. E., Gray, J., Boicot, A. J., Himes, G. T. and Siéguele, P. K. 1990. First Silurian conulariids from Paraguay. *Journal of Paleontology* 64(6): 897-902.
- Bambach, R. K. 1990. Late Paleozoic provinciality in the Marine Realm. In: McKerrow, W. S. and Scotese, C. R. (eds.) Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. *Geological Society Memoir* no. 12, p. 307-323.
- Batten, R. L. 1958. Permian Gastropoda of the Southwestern United States. 2. Pleurotomariacea: Portlockielidae, Phymatopleuridae and Eotomariidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* v. 114, art. 2, pp. 153-246.
- Batten, R.L. 1966. The Lower Carboniferous Gastropod fauna from The Hotwells Limestone of Compton Martin, Somerset. *Palaeontographical Society Monographs* Part I: 1-52.
- Batten, R. L. 1972. Permian Gastropods from Perak, Malaysia. Part 1: Chitons, Bellerophontids, Euomphalids and Pleurotomarians. *Bulletin of the American Museum of Natural History* v. 147, art. 1, pp. 1-44.
- Batten, R. L. 1985. Permian Gastropods from Perak, Malaysia. Part 3: The Murchisoniids, Cerithids, Loxonematids and Subulitids. *American Museum Novitates* no. 2829: 1-40.

- Batten, R. L. 1989. Permian Gastropoda of the Southwestern United States. 7. Pleurotomariacea: Eotomariidae, Lophospiriidae, Gosseletinidae. *American Museum Novitates* no. 2958: 1-64.
- Batten, R. L. 1995. Pennsylvanian (Morrowan) Gastropods from the Magdalena Formation of the Hueco Mountains, Texas. *American Museum Novitates* no. 3122, 46 p., 60 figs.
- Bergström, J. 1995. Conulariid affinities: a discussion. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar* 117: 245-246.
- Bischoff, G. C. O. 1978. Internal structures of conulariid test and their functional significance, with special reference to *Circonulariina* n. suborden (Cnidaria, Scyphozoa). *Senckenbergiana Lethaia* 59: 275-327.
- Blodgett, R. B., Moore, T. E. and Gray, F. 2002. Stratigraphy and Paleontology of Lower Permian rocks north of Cananea, northern Sonora, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 481-495.
- Boucot, A. J. and Yochelson, E. L. 1966. Paleozoic Gastropoda from the Moose River Synclinorium, Northern Maine. *U. S. Geological Survey Professional Paper* 503-A: A1-A20, 3 lám.
- Boucot, A. J., Blodgett, R. B. and Stewart, J. H. 1997. European Province Late Silurian brachiopods from the Ciudad Victoria area, Tamaulipas, Northeastern Mexico. *In: Klapper, G. et al. (eds): Paleozoic sequence stratigraphy, biostratigraphy and biogeography. Studies in honor of J. Grenville (Jess) Johnson. Geological Society of America Special Paper* 321, 273-293.
- Bouchet, P. and Rocroi, J. P. 2005. Classification and Nomenclature of Gastropod Families. *International Journal of Malacology* 47(2-1): 1-397.
- Bouillon, J. 1981. Origine et phylogénèse des cnidaires et des hydrozoaires-hydroméduses. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* 111: 45-56.
- Branisa, L. 1965. Los fósiles guías de Bolivia. *Servicio Geológico de Bolivia, Boletín* 6: 282 p.
- Branson, C. C. 1937. Age and Fauna of the Sacajawea Formation, Mississippian of Wyoming. *Journal of Paleontology* 11(8): 650-660.
- Brew, D. A. and Gordon, M. 1971. Mississippian stratigraphy of the Diamond Peak Area, Eureka County, Nevada. *United States Geological Survey Professional Paper* 661: 1-84.
- Bridges, L. W. 1964. Geology of mina Plomosas-Placer de Guadalupe area, Chihuahua, Mexico. *West Texas Geological Society* 50-64: 50-54.
- Brood, K. 1995. Morphology, structure and systematic of conulariids. *Geologiska Foreningens i Stockholm Forhandlingar* 117: 131-137.
- Brusca, R. C. and Brusca, G. J. 2003. Invertebrates. Sunderland, USA. 2a. Edición, 936 pp.

- Buitrón, B. E. y Rivera, E. 1984. Lingúlidos (Brachiopoda-Inarticulata) del Ordovícico de Oaxaca, México. *Memoria del III Congreso Latinoamericano de Paleontología*: 54-61.
- Buitrón, B. E., Flores de Dios-González, A, and Vachard, D. 2000. Nuevos hallazgos de invertebrados paleozoicos (Scyphozoa-Conulata, Archaeogastropoda-Trochina y Echinodermata-Crinoidea) en la región de Nochixtlán-Ixtaltepec, Oaxaca. 2ª Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra. *GEOS, Boletín Informativo de la Unión Geofísica Mexicana* 20(3), p. 298.
- Buitrón, B. E., Gómez-Espinoza, C., Almazán-Vázquez, E. and Vachard, D. 2007. A late Atokan regional encrinite (early late Moncovian, Middle Pennsylvanian) in the Sierra Agua Verde, Sonora State, NW Mexico. Paleozoic reefs and bioaccumulations; climatic and evolutionary controls. *Geological Society of America Special Publications* 275: 201-209.
- Burke, J. J. 1962. A new euomphalid gastropod from the Conemaugh Formation, Pennsylvanian. *Annals of Carnegie Museum* 36: 123-128.
- Cantú-Chapa, A. 1969. Estratigrafía del Jurásico Medio-Superior del subsuelo de Poza Rica, Veracruz (Área de Soledad-Miquetla). *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo* 1: 3-9.
- Castillo-Espinoza, K. M. 2008. Cefalópodos de la Formación Santiago, Misisípico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 52 pp.
- Centeno-García, E. 2005. Review of Upper Paleozoic and Lower Mesozoic stratigraphy and depositional environments of central and West Mexico: Constrains on terrane analysis and paleogeography. In: Anderson, T. H., Nourse, J. A., McKee, J. W. and Steiner, M. B. (eds.): The Mojave-Sonora megashear hypothesis: Development, assessment and alternatives. Geological Society of America Special Paper 393, p. 233-258.
- Centeno-García, E. and Keppie, J. D. 1999. Latest Paleozoic-Early Mesozoic structures in the central Oaxaca terrane of Southern Mexico: deformation near a triple junction. *Tectonophysics* 301: 231-242.
- Chronic, J. 1949. Invertebrate paleontology (excepting fusulinids and corals). p. 46-173. In: Newell, N. D., Chronic, J. and Roberts, T. G. (eds.): Upper Paleozoic of Perú. Columbia University Service Bureau, New York.
- Chronic, H. 1952. Molluscan fauna of the Permian Kaibab Formation, Walnut Canyon, Arizona. *Geological Society of America Bulletin* 63: 95-193.
- Clarke, J. M. 1913. Fósseis devonianos do Paraná. *Serviço Geológico de Bolivia* 353 p.
- Collins, A. G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and evolution of cnidarian life cycles. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 418-432.
- Collins, A. G., Marques, A. C. and Simões, M. G. 2000. The phylogenetic placement of Conulatae within Cnidaria. *Geological Society of America, Abstracts with Programs* 32 (7): A-443.

- Conrad, T. A. 1842. Observations on the Silurian and Devonian systems of the United States, with descriptions of new organic remains. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 8(2): 228-280.
- Copper, G. A., Dunbar, C. O., Duncan, H., Miller, A. K., and Knight, J. B. 1965. Fauna Pérmica de El Antimonio, oeste de Sonora. *Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología, Boletín* 58: 1-122.
- Corgan, J. X. and Frederick, D. L. 1999. Conularids from the Mississippian of Tennessee. Abstracts of papers presented at the 108th annual meeting. *Journal of the Tennessee Academy of Science* 74(1-2): 26-27.
- Cossmann, M. 1916. *Essais de Paléoconchologie comparée*. 10: 1-292.
- Cuvier, G. 1797. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. 710 pp. Paris
- Dall, A. 1913. Gastropods. In: Eatsman, C. R. (ed.): Text Book of Paleontology. Volume 1. MacMillan & Co. London. 839 pp.
- de Koninck, L. G. 1843. Description des animaux fossiles qui se trouvent dans le terrain carbonifère de Belgique. P. Bertrand, Liège, 241-480.
- de Koninck, L. G. 1881. Faune du Calcaire Carbonifère de la Belgique. Troisième partie, Gastéropodes. *Annales Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Serie Paleontologique* 6: 1-170.
- de Koninck, L. G. 1883. Faune du calcaire Carbonifère de la Belgique. 4e partie, Gastéropodes (suite et fin). *Annales du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Serie Paleontologique* 8: 1-240.
- Dickinson, W. R. and Lawton, T. F. 2001. Carboniferous to Cretaceous assembly and fragmentation of Mexico. *Geological Society of America Bulletin* 113(9): 1142-1160.
- Driscoll, E. G. 1963. *Paraconularia newberryi* (Winchell) and other Lower Mississippian conularids from Michigan, Ohio, Indiana and Iowa. *Contributions from the Museum of Paleontology* 18(3): 33-46.
- Easton, W. H. 1943. The Fauna of the Pitkin Formation of Arkansas. *Journal of Paleontology* 17(2): 125-154.
- Easton, W. H. 1962. Carboniferous Formations and Faunas of Central Montana. *U. S. Geological Survey Professional Paper* 348: 98-101, lám. 13.
- Elias, M. K. 1958. Late Mississippian fauna from the Redoak Hollow Formation of Southern Oklahoma. Part 4: Gastropoda, Scaphopoda, Cephalopoda, Ostracoda, Thoracica and Problemática. *Journal of Paleontology* 32(1): 1-57.
- Etheridge, R. 1901. Aperture of *Conularia*. *Australian Museum Records* 4(1): 52.
- Feldmann, R. M. and Babcock, L. E. 1986. Exceptionally preserved conulariids from Ohio; reinterpretation of their anatomy. *National Geographic Research* 2(4): 464-472.

- Ferrari, S. M. y Sabattini, N. 2008. Nuevos gastrópodos (Eotomariidae y Subulitidae) en las localidades de Piedra Shotel y Cerro La Trampa, Formación Genoa, Pérmico Inferior del Chubut. *Ameghiniana* 45(1): 241-246.
- Fleming, C. L. 1828. *A history of British animals, exhibiting the descriptive characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, Mollusca, and Radiata of the United Kingdom; including the indigenous, extirpated, and extinct kinds, together with periodical and occasional visitants.*
- Fletcher, H. O. 1938. A revision of the Australian Conulariae. *Australian Museum Records* 20: 235-255.
- Flores de Dios, A., Vachard, D. y Buitrón-Sánchez, B. E. 2000. La cubierta sedimentaria Pérmica Superior (Formaciones Olinalá, Ihualtepec y Yododeñe) de los terrenos Mixteco y Zapoteco en 2a. Reunión Nacional de Ciencias e la Tierra, Puerto Vallarta, Jalisco, México: México, D. F., Unión Geofísica Mexicana. *GEOS* 20(3): 324-325.
- Flower, R. H. 1968. Cephalopods from the Tiñú Formation, Oaxaca state, Mexico. *Journal of Paleontology* 42: 804-811.
- Ford, R. C. and Frederick, D. L. 2008. A Conulariid fauna from the Fort Payne Formation, (Mississippian, Osagean) of central Tennessee. *Geological Society of America Meeting Paper* no. 249-8.
- Fraunfelter, G. H. and Jennings, J. R. 1998. An unusual occurrence of conulariids in the Middle Mississippian of eastern Missouri. *Transactions of the Missouri Academy of Science* 22: 51-59.
- Fries, C., Schmitter, E., Damon, P. E. y Livingstone, D. E. 1962. Rocas precámbricas de edad Grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el Sur de México. *Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología, Boletín* 64: 45-53.
- Fryda, J. 2004. Two new gastropod genera (Porcellioidea, Archaeogastropoda) from the Lower Carboniferous of Belgium. *Journal of the Czech Geological Society* 49(1-2): 111-132.
- Fürsich, F. T. 1982. Rhythmic bedding and shell bed formation in the Upper Jurassic of East Greenland. In: Einsele, G. and Seilacher, A. (eds.): Cyclic and Events Stratification. Springer-Verlag, Berlin, p. 208-222.
- García-Cubas, A., Reguero, M. y Jácome, L. 1994. Moluscos Arrecifales de Veracruz, México (Guía de Campo). *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*. 143 pp.
- Gili, C. y Martinell, J. 2009. Clase Gastropoda. In: Martínez-Chacón, Ma. L. y Rivas, P. (eds.): Paleontología de Invertebrados. Sociedad Española de Paleontología, Universidad de Oviedo, España. pp. 271-300.
- Girty, G. H. 1910. The fauna of the Phosphate beds of the Park City Formation. *United States Geological Survey Bulletin* 436: 1-82.
- Girty, G. H. 1915. Fauna of the Wewoka Formation of Oklahoma. *United States Geological Survey Bulletin* 544.

- González-Arreola, C., Villaseñor-Martínez, A. B., and Corona-Esquivel, R. 1994. Permian fauna of the Los Arcos Formation, Municipality of Olinalá, State of Guerrero, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 11: 214-221.
- González-León, C. 1986. Estratigrafía del Paleozoico de la Sierra del Tule, noreste de Sonora. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista* 6: 117-135.
- Gordon, M. Jr. and Yochelson, E. L. 1975. Gastropoda, Cephalopoda and Trilobita of the Amsden Formation (Mississippian and Pennsylvanian) of Wyoming. *U. S. Geological Survey Professional Paper* 848-F: F1-F230, 2 lám.
- Gordon, M. Jr. and Yochelson, E. L. 1983. A gastropod fauna from the *Cravenoceras hesperium* ammonoid zone (Upper Mississippian) in east-central Nevada. *Journal of Paleontology* 57(5): 971-991.
- Gordon, M. Jr. and Yochelson, E. L. 1987. Late Mississippian gastropods of the Chainman Shale, west-central Utah. *U. S. Geological Survey Professional Paper* no. 1368, 112 p.
- Götte, A. 1887. Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*. *Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. Viertes Heft*. Verlag von Leopold Voss, Hamburg und Leipzig, 79 pp
- Gurley, W. F. E. 1883. New Carboniferous fossils. *Gurley Bulletin* 1: 1-9.
- Gurley, W. F. E. 1884. New Carboniferous fossils. *Gurley Bulletin* 2: 1-12.
- Hall, J. 1858. Report on the Geological Survey of the State of Iowa: Embracing the Results of Investigations Made During Portions of the Years 1855, 56 & 57, Pt. 2, Paleontology. *Iowa Geological Survey*, Des Moines, 251 p.
- Harper, J. A. and Rollins, H. B. 1985. Infaunal or semi – infaunal bellerophonid gastropods: analysis of *Euphemites* and functionally related taxa. *Lethaia* 18(1): 21-37.
- Hatscheck, B. 1888. Lehrbuch der Zoologie, eine morphologische Übersicht des Tierreiches zur Einführung in das Stadium dieser Wissenschaft. Gustav Fischer, Jena. 432 pp.
- Hemish, L. A. 1986. Pennsylvanian conulariids from Ofuskee County, Oklahoma. *Oklahoma Geology Notes* 46(6): 202.
- Hoare, R. D. 1961. Desmoinesian Brachiopoda and Mollusca from southwest Missouri. *Missouri University Studies* 36: 1-262.
- Hoare, R. D. 1980. New Pennsylvanian gastropods from Ohio. *Journal of Paleontology* 54(5): 1035-1040.
- Hoare, R. D. 2004. Gastropods and Rostroconchs (Mollusca) from the Maxville Limestone (Upper Mississippian) in Ohio. *Ohio Journal of Sciences* 104(4): 86-92.
- Hoare, R. D., Sturgeon, M. T. and Anderson, J. R. Jr. 1997. Pennsylvanian marine gastropods from the Appalachian Basin. *Journal of Paleontology* 71(6): 1019-1039.

- Hughes, N. C., Gunderson, G. O., and Weedon, M. 2000. Late Cambrian conulariids from Wisconsin and Minnesota. *Journal of Paleontology* 74(5): 828-838.
- Hyde, J. E. 1953. Mississippian formations of central and southern Ohio. *Ohio Division of Geological Survey Bulletin* 51: 1-355.
- Ivanstov, A. Y. and Fedonkin, M. A. 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Paleozoic boundary. *Palaeontology* 45(6): 1219-1229.
- Jeffery, D. L., Hoare, R. D., Mapes, R. H. and Brown, C. J. 1994. Gastropods (Mollusca) from the Imo Formation (Mississippian, Chesterian) of north-central Arkansas. *Journal of Paleontology* 68(1): 58-79.
- Jerre, F. 1994. Anatomy and phylogenetic significance of *Eoconularia oculata*, a conulariid from the Silurian of Gotland. *Lethaia* 27: 97-109.
- Keppie, J. D. and Ortega-Gutierrez, F. 1999. Middle American Precambrian Basement: A missing piece of the reconstituted 1 Ga orogen. In Ramos, V. A. and Keppie, J. D. (eds.): Laurentia-Gondwana connections before Pangea. *Geological Society of America Special Paper* 336, p. 199-210.
- Keppie, J. D., Dostal, J., Murphy, J. B. and Nance, R. D. 1996. Terrane transfer between eastern Laurentia and western Gondwana in the early Paleozoic: Constrains on global reconstructions. In Nance, R. D. and Thompson, M. D. (eds.): Avalonian and related peri-Gondwanan terranes of the circum-North Atlantic. *Geological Society of America Special Paper* 304, p. 369-380.
- Kent, L. S. 1982. Type and figured fossils in the Worthen Collection at the Illinois State Geological Survey. *Illinois State Geological Survey, Circular* 524, 65 pp.
- Kiderlen, H. 1937. Die Conularien. Über Bau and Leben der resten Scyphozoa. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Beilage-Band* 77: 113-169.
- Kidwell, S. M., Fürsich, F. T. and Aigner, T. 1986. Conceptual Framework for the analysis and classification and fossil concentrations. *Palaios* 1: 228-238.
- Knight, J. B. 1945a. Some new genera of the Bellerophontacea. *Journal of Paleontology* 19(4): 333-340.
- Knight, J. B. 1945b. Some new genera of Paleozoic Gastropoda. *Journal of Paleontology* 19(6): 573-587.
- Knight, J. B. 1956. New families of Gastropoda. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 46(2): 41-42.
- Knight, J. B., Cox, L. R., Batten, R. L. and Yochelson, E. L. 1960. Systematic descriptions. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca*. I(1): 169-339.
- Koken, E. 1896. *Die Leitfossilien. Ein Handbuch für den Unterricht und für das Bestimmen von Versteinerungen* 1-848.

- Kozłowski, R. 1913. Fósiles Devoniens de l'Etat de Paraná (Brasil). *Annales de Paleontologie* 8(1/2): 14-19.
- Kozłowski, R. 1923. Fauna Devonienne de Bolivia. *Annales de Paleontologie* 12(1/2): 1-112.
- Kozłowski, R. 1968. Nouvelles observations sur les Conulaires. *Acta Palaeontologica Polonica* 13: 497-535.
- Kowalski, J. 1935. Les Conulaires. Quelques observations sur leur structure anatomique, *Société des sciences naturelles de l'Ouest de France, Bulletin, Série 5*, 5: 281-293.
- Kues, B. S. 1991. Some gastropods from the Lower Wolfcampian (basal Permian) Laborcita Formation, Sacramento Mountains, New Mexico. In: Baker, J. M., Kues, B. S., Austin, G. S. y Lucas S. G. (eds.): Geology of Sierra Blanca, Sacramento and Capitan Ranges, New Mexico. New Mexico Geological Society, Guidebook 42.
- Kues, B. S. 1996. Guide to the Late Pennsylvanian paleontology of the upper Madera Formation, Jemez Springs area, north-central New Mexico. *New Mexico Geological Society Guidebook* 47, p. 169-188.
- Kues, B. S. 2002. New genera and species of Middle Pennsylvanian gastropods from West Texas. *Journal of Paleontology* 76(1): 52-62.
- Kues, B. S. 2004. Marine invertebrate assemblages from the Late Pennsylvanian (Virgilian) Holder Formation, Dry Canyon, Sacramento Mountains, south-central New Mexico. *New Mexico Geology* 26(2): 43- 53.
- Kues, B. S. and Batten, R. L. 2001. Middle Pennsylvanian gastropods from the Flechado Formation, north-central New Mexico. *Paleontological Society, Memoir 54 (Journal of Paleontology vol. 75 no. 1, supplement)*, 95 pp.
- Kues, B. S., Giles, K. A., Mack, G. H. and Lawton, T. F. 2002. A Late Pennsylvanian outer shelf marine fauna from a highstand systems tract, Derry Hills, south-central New Mexico. *New Mexico Geology* 24(4): 121-130.
- Laserson, C. F. 1912. Note on a new type of aperture in *Conularia*. *Journal Society of New South Wales, Journal and Proceedings* 45: 247-249.
- Lamont, A. 1946. Largest British *Conularia*. *Quarry Manager's Journal* 29: 569-570.
- Landing, E., Westrop, J. R. and Keppie, J. D. 2007. Terminal Cambrian and Lowest Ordovician sucession of Mexican West Gondwana: biotas and equence stratigraphy of the Tiñú Formation. *Geological Magazine* 144(6): 909-936.
- Landing, E., English, A. and Keppie, J. D. 2010. Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla. Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology* 38(6): 547-550.
- Lane, N. G. 1973. Paleontology and Paleoecology of the Crawfordsville Fossil Site (Upper Osagian: Indiana). *University of California Press, Berkeley* 141 pp.

- Lech, R. y Milana, J. 2006. Nuevos registros de moluscos carboníferos en la Sierra del Tontal, Precordillera de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 61: 57-62.
- Leme, J. M. 2002. Revisão sistemática dos Conulatae Collins *et al.* 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná, Brasil: implicações paleobiogeográficas e comentários sobre as relações filogenéticas entre os Conulatae. Programa de Pos-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 100 pp.
- Leme, J. M., Simões, M. G. and van Iten, H. 2006. Reinterpretation of *Malvinoconularia cahuanotensis* (Branisa and Vanek) from the Devonian Altiplano and Western Andean Cordillera, Bolivia, South America. *Ameghiniana* 43(2): 285-292.
- Leme, J. M., Rodrigues, S. C., Simões, M. G. and van Iten, H. 2004. Sistemática dos conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7(2): 213-222.
- Leme, J. M., Heredia, S., Rodrigues, S. C., Simões, M. G., Aceñolaza, G. F. and Milana, J. P. 2003. *Telesconularia* gen. nov. from the Lower Ordovician of the Cordillera Oriental of Salta (NW Argentina): the oldest conularia (Cnidaria) from South America. *Revista Española de Micropaleontología* 35(3): 265-273.
- Licharew, B. 1941. On the upper Carboniferous gastropods of Ferghana. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 31(2): 153-154.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna Tria naturae*. Edition 10 reformata. Volume 1, Regnum animale. L. salvii, Holmiae, 824 p.
- Mackenzie, G. Jr. and Yochelson, E. L. 1975. Gastropoda, Cephalopoda and Trilobita of the Amsden Formation (Mississippian and Pennsylvanian) of Wyoming. *U. S. Geological Survey Professional Paper* 848-F: F1-F28, láms. 1, 2.
- Mackenzie, G. Jr. and Yochelson, E. L. 1983. A gastropod fauna from the *Cravenoceras hesperium* ammonoid zone (Upper Mississippian) in East-Central Nevada. *Journal of Paleontology* 57(5): 971-991.
- Mariñelarena, M. P. de. 1970. Algunas especies de *Paraconularia* Sinclair del "Sistema de Tepuel" (Chubut) y sus relaciones con faunas del Hemisferio Austral. *Ameghiniana* 7(2): 139-150.
- Matsumoto, T. and Nihongi, M. 1979. An interesting occurrence of *Polyptychoceras* (Cretaceous heteromorph ammonoid). *Proceedings of the Japan Academy*, series B 55: 115-119.
- Maxwell, W. G. H. 1961. Lower Carboniferous gastropod faunas from Old Cannidah, Queensland. *Palaeontology* 4(1): 59-70, láms. 7-9.
- McChesney, J. H. 1859. Descriptions of new species of fossils of the Paleozoic rocks of the western states. *Chicago Academy of Science Transactions*, 76 p.
- M'Coy, F. 1851. On some new Silurian Mollusca. *Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany and Geology* 77: 45-63.

- McKerrow, W. S. and Ziegler, A. M. 1972. Paleozoic oceans. *Nature Physical Sciences* 240: 92-94.
- McKinney, F. K., Devolvé, J. J. and Sobieraj, J. 1995. *Conularia* sp. from the Pyrénées: further support for scyphozoan affinities of the Conulariida. *Lethaia* 28(3): 229-236.
- Meek, F. B. 1871. Description of new species of invertebrate fossils from the Carboniferous and Devonian rocks from Ohio. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Proceedings for 10871*, pp. 57-93.
- Meek, F. B. and Worthen, A. H. 1861. Description of new Carboniferous fossils from Illinois and other western states. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Proceedings* 12: 447-472.
- Meek, F. B. and Worthen, H. 1865. Contributions to the paleontology of Illinois and other western states. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Proceedings for 1865*, pp. 245-273.
- Méndez-Alzola, R. y Sprechmann, P. G. 1973. Fauna del Devónico Temprano del Uruguay, II. Sobre representantes de *Conularia* y *Mesoconularia* (Conulariidae, Conulariinae). *Revista de Biología del Uruguay* 1(2): 129-138.
- Miller, S. A. 1889. North American geology and palaeontology for the use of amateurs, students and scientist. Cincinnati, 664 p.
- Miller, S. A. 1897. Second Appendix to North American Geology and Paleontology. October 1897. Cincinnati, pp. 719-793.
- Miller, S. A. and Gurley, W. F. E. 1893. Descriptions of some new species of invertebrates from the Paleozoic rocks of Illinois and adjacent states. *Illinois State Museum of Natural History, Bulletin* 3, 81 pp.
- Moore, R. C. 1964 (Ed). Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I. Mollusca 1. Geological Society of America; New York; and University of Kansas: Lawrence Press.
- Moore, R. C. and Harrington, H. J. 1956. Conulata. Pp. F54-F66 *In* Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F. Coelenterata (R. C. Moore, ed.), Geological Society of America; New York; and University of Kansas: Lawrence Press.
- Morales-Soto, S. 1984. Estudio paleoecológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 57 p.
- Mount, J. D. 1973. A new species of *Straparollus* (Archaeogastropoda) from the Mississippian of Nevada. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 72(2): 111-112.
- Mudge, M. R. and Yochelson, E. L. 1962. Stratigraphy and paleontology of the uppermost Pennsylvanian and lowermost Permian rocks in Kansas. *Geological Survey Professional Paper* 323: 1-213.
- Murphy, J. B.; Keppie, J. D.; Barid, J. A. and Nance, R. D. 2005. Geochemistry of the Tremadocian Tifú Formation (Southern Mexico): Provenance in the underlying ~1 Ga

- Oaxacan complex on the southern margin of the Rheic Ocean. *International Geology Review* 47(9): 887-900.
- Navarro-Santillán, D. 1997. Braquiópodos espiriféridos de la Formación Santiago. Misisípico Inferior en el Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 41 p.
- Navarro-Santillán, D., Sour-Tovar, F. and García-Centeno, E. 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 327-336.
- Nielsen, C. 2001. Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla. Oxford University Press: Oxford, 563 pp.
- Nützel, A. 2002. An evaluation of the recently proposed Paleozoic gastropod Subclass Euomphalomorpha. *Palaeontology* 45(2): 259-266.
- Ortega-Gutiérrez, F.; Ruiz, J. and Centeno-García, E. 1995. Oaxaquia, a Proterozoic microcontinent accreted to North America during the late Proterozoic. *Geology* 23(12): 1127-1130.
- Ortega-Gutiérrez, F.; Elías-Herrera, M.; Reyes-Salas, M.; Macías-Romo, C. and López, R. 1999. Late Ordovician-Early Silurian continental collisional orogeny in Southern Mexico and its bearing on Gondwana-Laurentia connections. *Geology* 27(8): 719-722.
- Ortiz-Lozano, J. A. 1996. Consideraciones paleoambientales y morfológicas de las colonias de briozoarios pensilvánicos de la Formación Ixtaltepec en la región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 40 p.
- Pagani, M. A. 1998. Braquiópodos y gasterópodos pérmicos de las formaciones Piedra Azul y Bonete (Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 35(3): 265-270.
- Pagani, M. A. y Sabbatini, N. 2002. Biozonas de moluscos del Paleozoico superior de la Cuenca Tepuel-Genoa (Chubut-Argentina). *Ameghiniana* 39(3): 351-366.
- Pan, H. 1997. Namurian (Lower Carboniferous) gastropod assemblages from Ningxia, China. *Journal of Paleontology* 71(4): 599-609.
- Pan, H. and Erwin, D. H. 2002. Gastropods from the Permian of Guangxi and Yunnan provinces, South China. *Journal of Paleontology* 56: 1-49.
- Pan, H. and Shen, S. 2008. Late Permian (Lopingian) gastropods from the Quburga Formation at the Qubu section in the Mt. Everest (Qomolangma) region, Southern Tibet (Xizang), China. *Journal of Paleontology* 82(5): 1038-1042.
- Pan, Y. T. 1985. Fossil gastropods from the Permian of Sichuan, Guizhou, Yunnan and Guangxi. *Acta Palaeontologica Sinica* 24: 129-37.
- Pantoja-Alor, J. 1970. Rocas sedimentarias de la región centro-septentrional de Oaxaca. Sociedad Geológica Mexicana. Libro-Guía de la Excursión México-Oaxaca, 67-84 p.

- Pantoja-Alor, J. y Robison, R. A. 1967. Paleozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico. *Science* 17: 1033-1035.
- Petersen, K. W. 1979. Development of coloniality in Hydrozoa. *In: Larwood, G. and Rosen, B. R. (eds.): Biology and Systematics of Colonial Organisms*. Academic Press, New York. pp. 105-139.
- Pindell, J. L. 1985. Alleghanian reconstruction and subsequeute evolution of the Gulf of Mexico, Bahamas and proto-Caribbean. *Tectonics* 4: 1-39.
- Pojeta, J. 1987. Phylum Mollusca. *In: Boardman, R. S., Cheetham, A. H. and Rowell, A. J. (eds.): Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publishing, Palo Alto, 713 p.
- Ponder, W. F. and Lindberg, D. R. 1997. Towards a phylogeny of Gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 119: 83-265.
- Quiroz-Barroso, S. A. 1995. Bivalvos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 86 p.
- Quiroz-Barroso, S. A. y Sour-Tovar, F. 1995. Nuevo registro de ofiuroideo (Ophiuridae) para el Pensilvánico de América del Norte, proveniente de la Formación Ixtaltepec, Oaxaca. Memoria del V Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología. México, D. F. p. 31.
- Quiroz-Barroso, S. A. and Sour-Tovar, F. 2006. Fossil record of Upper Paleozoic Marine Invertebrates from Mexico. *In: Vega, F. J., Nyborg, T. G., Perrilliat, M. C., Cevallos-Ferriz, S. and Quiroz-Barroso, S. A. (eds.): Studies on Mexican Paleontology*. Springer. The Netherlands. p 133-167.
- Quiroz-Barroso, S. A. and Perrilliat, M. C. 1997. Pennsylvanian Nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology* 71(3): 400-407.
- Quiroz-Barroso, S. A. and Perrilliat, M. C. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. *Journal of Paleontology* 72(6): 1011-1024.
- Quiroz-Barroso, S. A.; Pojeta Jr., J.; Sour-Tovar, F. and Morales-Soto, S. 2000. *Pseudomulceodens*: a Mississippian Rostroconch from Mexico. *Journal of Paleontology* 74(6): 1184-1186.
- Ramírez-Ramírez, R. C. 1978. Reinterpretación tectónica del Esquisto Granjeno de Ciudad Victoria, Tamaulipas. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista* v. 2, p. 31-36.
- Reed, F. R. C. 1933. Some new Ordovician species of *Conularia* from Girvan. *Geological Magazine* n. s. 70:354-358.
- Renjie, Z. and Daoping, Y. 1993. Stratigraphic and paleobiogeographic summary of carboniferous marine bivalves of China. *Journal of Paleontology* 67(5): 850-856.

- Reeside, J. B. Jr. and Cobban, W. A. 1954. Ammonite accumulations in the Cretaceous Mowry and Aspen Shales. *Science* 119: 255.
- Reeside, J. B. Jr. and Cobban, W. A. 1960. Studies of the Mowry Shale (Cretaceous) and contemporary formations in the United States and Canada. *United States Geological Survey, Professional Paper* no. 335, 121 p.
- Restrepo-Pace, P.; Ruíz, J. and Cosca, M. 1994. Geochronology of basement uplifts in the Colombian Andes and evidence for terrane transfer from NW South America to southern Mexico in mid-Paleozoic time. *Eos (Transactions, American Geophysical Union)* 75(44): 199.
- Restrepo-Pace, P.; Ruiz, J., Gehrels, G. E. and Cosca, M. 1997. Geochronology and Nd isotopic data of Grenvillian-age rocks in the Colombian Andes: New constrains for late Proterozoic-early Paleozoic paleocontinental reconstructions of the Americas. *Earth and Planetary Science Letters* 150(3): 427-441.
- Richter, R. and Richter, E. 1942. Die Trilobiten der Weismer-Schichten am Hohen Ven, mit Bemerkungen über die Malvinocaffrisch Provinz. *Seckenbergische Naturforscher, Gellschafte, Abhandlungen* 25: 156-179.
- Rivera, E. y Buitrón, B. E. 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.
- Robison, R. A. and Pantoja-Alor, J. 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlán region, Oaxaca, México. *Journal of Paleontology* 42: 767-800.
- Rodrigues, S. C. 2002. Tafonomia comparada dos Conulatae Collins *et al.* 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná: implicações paleoautológicas e paleoambientais. Programa de Pós graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 100 pp.
- Rodrigues, S. C., Leme, J. M. and Simões, M. G. 2006. Significado paleobiológico de agrupamentos (coloniais/gregários) de *Conularia quichua* Ulrich, 1980 (Cnidaria), Formação Ponta Grossa, Devoniano (Pragian-Emsiano), Bacia do Paraná, Brasil. *Ameghiniana* 43(2): 273-284.
- Rodrigues, S. C., Simões, M. G. and Leme, J. M. 2003. Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências* 33 (4): 381-390.
- Rodríguez-Benítez, J. L. 1983. Estudio palinoestratigráfico de las Formaciones Paleozoicas Tiñú, Santiago e Ixtaltepec, de la región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis Profesional, ESIA, Instituto Politécnico Nacional. 117 p.
- Rollins, H. B. 1975. Gastropods from the Lower Mississippian Wassonville Limestone in southeastern Iowa. *American Museum Novitates* 2579: 1-35.
- Ruíz, J., Tosal, R. M., Restrepo, P. A. and Murillo-Muñetón, G. 1999. Pb isotope evidence for Colombia-Southern Mexico connections in the Proterozoic. *In* Ramos, V. A. and Keppie, J.

- D. (eds.): Laurentia-Gondwana connections before Pangea. *Geological Society of America Special Paper* 336, p. 199-210.
- Sabattini, N. y Hlebzsevitsh, J. C. 2004. Agrupamientos radiales de conuláridos del Pérmico inferior de la Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 41(3): 399-404.
- Sabattini, N. y Hlebzsevitsh, J. C. 2005. Nueva evidencia sobre el modo de vida de los Conulariida. *Ameghiniana* 42(3): 627-632.
- Sabattini, N. y Noirat, S. 1969. Algunos Gastropoda de las Superfamilias Eumphalacea, Pleurotomariacea y Platyceratacea del Paleozoico Superior de Argentina. *Ameghiniana* 6: 348-361.
- Sadlick, W. and Nielsen, M. F. 1963. Ontogenetic variation of some Middle Carboniferous pleurotomarians gastropods. *Journal of Paleontology* 37(3): 1083-1103.
- Sayre, A. N. 1930. The fauna of the Drum Limestone of Kansas and western Nebraska. *Kansas University, Science Bulletin* 19(2): 73-202.
- Schindel, D. A.; Vermeij, G. J. and Zipser, E. 1982. Frequencies of repaired shell fractures among the Pennsylvanian gastropods of north-central Texas. *Journal of Paleontology* 56(3): 729-740.
- Scotese, C.R., 1997. Continental Drift, 7th edition, PALEOMAP Project, Arlington, Texas, 79 pp.
- Sinclair, G. W. 1940. A discussion of the genus *Metaconularia* with descriptions of new genus. *Transactions of the Royal Society of Canada* 34: 101-121.
- Sinclair, G. W. 1942. A new species of "Conularia" from Gaspé. *Le Naturalist Canadien* 69:158-160.
- Sinclair, G. W. 1948. The Biology of the Conulariida. Unpublished Ph. D. thesis. Mc Grill University, 442 p.
- Sinclair, G. W. 1952. A classification of the Conularida. *Fieldana-Geology* 10: 135-145.
- Simões, M. G.; Mello, L. H. C.; Rodrigues, S. C.; Leme, J. M. and Marques, A. C. 2000. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. *Revista Brasileira de Geociências* 30(4): 757-762.
- Simões, M. G., Rodrigues, S. C., Leme, J. M. and van Iten, H. 2003. Some middle Paleozoic conulariids (Cnidaria) as possible examples of taphonomic artifacts. *Journal of Taphonomy* 1(3): 165-183.
- Sloan, R. E. 1955. The Carboniferous gastropod genus *Glabrocingulum* Thomas. *Fieldana* 10(22): 275- 281.
- Sour-Tovar, F. 1990. Comunidades Cámbrico-Ordovícicas de la Formación Tifú, en el área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Implicaciones paleoambientales y paleogeográficas. *Revista de Sociedad Mexicana de Paleontología* 3 (1): 7-23.

- Sour-Tovar, F. 1994. Braquiópodos Pensilvánicos del área de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 55 p.
- Sour-Tovar, F., y Buitrón, B. E. 1987. Los graptolitos del Tremadociano de Ixtaltepec, Oaxaca. Consideraciones sobre el límite Cámbrico-Ordovícico de la región. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología* 1: 380-395.
- Sour-Tovar, F. y Martínez-Chacón, M. L. 2004. Braquiópodos chonetoideos del Carbonífero de México. *Revista Española de Paleontología* 19(2): 125-138.
- Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso, S. A. 1989. Braquiópodos pensilvánicos (Strophomenida) de la Formación Ixtaltepec, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología* 2: 5-11.
- Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso S. A. 1991. Icnofósiles paleozoicos de Nochixtlán, Oaxaca. *Memorias del III Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología*. 131 p.
- Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso, S. A., 1998. La fauna del Paleozoico. *Ciencias* 52: 40-45.
- Sour-Tovar, F., Barradas, B. M. y Durán, G. C. 1982. Descripción de la primera fauna de graptolitos (Dendroidea) reportada para México, Formación Tiñú (Santiago Ixtaltepec, Oaxaca). VI Congreso Nacional de Zoología, Mazatlán, Sinaloa. Libro de Resúmenes, sin número de páginas.
- Sour-Tovar, F., Pérez-Huerta, A, Quiroz-Barroso, S. A. y Centeno-García, E. 2005. Braquiópodos y trilobite del Pérmico Inferior del Noreste del estado de Hidalgo. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 22(1): 24-35.
- Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S. A., Centeno-García, E., Navarro-Santillán, D. y Ortiz-Lozano, J. A. 1997. Implicaciones estratigráficas de los invertebrados carboníferos del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. II Convención sobre la Evolución Geológica de México y Recursos Asociados. Hidalgo, México. Sin número de páginas.
- Sowerby, J. 1812. The mineral conchology of Great Britain; or colored figures and descriptions of those remains of Testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth. *The mineral conchology of Great Britain* 1(3): 1-32.
- Sowerby, J. 1814. The mineral conchology of Great Britain; or colored figures and descriptions of those remains of Testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth. *The mineral conchology of Great Britain* 1(9/10): 98-178.
- Sowerby, J. 1821. The mineral conchology of Great Britain; or colored figures and descriptions of those remains of Testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth. *The mineral conchology of Great Britain* 3(46): 1-689.
- Steinmann, G. 1930. Geologie von Perú. Carl Winters Universitätsbuchhdlg, Heidelberg, 448 p.
- Steul, H. 1984. Die systematische Stellung der Conularien. *Giessener Geologische Schriften* 37: 1-117.

- Stewart, J. H., Blodgett, R. B., Boicot, A. J., Carter, N. L. and López, R. 1999. Exotic Paleozoic strata of Gondwana province near Ciudad Victoria, Tamaulipas, Mexico. *In* Ramos, V. A. and Keppie, J. D. (eds.): Laurentia-Gondwana connections before Pangea. *Geological Society of America Special Paper* 336: 227-252.
- Stokes, W. L. and Balsley, J. K. 1973. Fossiliferous concretions: possibly evidence of purposeful food gathering. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* v. 57, p. 962.
- Strimple, H. I. 1959. A notation on pennsylvanian Conularia. *Oklahoma Geology Notes* 19 (11): 222.
- Sturgeon, M. T. 1964. Allegheny fossil invertebrates from eastern Ohio – Gastropoda. *Journal of Paleontology* 38(2): 189-225.
- Swainson, W. 1840. A treatise on malacology, or shells and shell-fish. vii-viii: 1-419. London.
- Swallow, G. C. 1860. Descriptions of new fossils from the Carboniferous and Devonian rocks of Missouri. *Academy of Science of Saint Louis, Transactions* 1: 635-660.
- Thein, M. L. and Nitecki, M. H. 1974. Chesterian (Upper Mississippian) Gastropoda of the Illinois basin. *Fieldiana* 34: 238.
- Thomas, I. 1905. Neue Beiträge zur Kenntnis der devonischen Fauna Argentiniens. *Deutsche Geologische Gesellschafts, Zeitschrift* 57: 233-290.
- Thomas, E. G. 1940. Revision of the Scottish Carboniferous Pleurotomariidae. *Transactions of the Geological Society of Glasgow* 20: 30-72.
- Torres-Martínez, M. A. 2005. Braquiópodos de la Subfamilia Neospiriferinae (Spiriferidae, Trigonotretidae) de la Formación Ixtaltepec, Pensilvánico de la región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 39 p.
- Torres-Martínez, M. A.; Sour-Tovar, F. and Pérez-Huerta, A. 2008. Neospiriferinid brachiopods (Spiriferidae, Trigonotretidae) from Ixtaltepec Formation, Pennsylvanian of Oaxaca State, Southern Mexico. *Fossil and Strata* 54: 157-166.
- Tracey, S.; Todd, J. A. and Erwin, D. H. 1993. Mollusca: Gastropoda. p. 131-167. *In*: M. J. Benton (ed.): The fossil record 2. Chapman and Hall, London.
- Tsujita, C. J. 1995. Origin of concretion-hosted shell clusters in the Late Cretaceous Bearpaw Formation, Southern Alberta, Canada. *Palaios* 10: 408-423.
- Ulrich, A. 1890. Paläozoische Versteinerungen aus Bolivien. pp. 5-116. *In* Steinmann, G. (ed.): Beitrag zur Geologie und Paläontologie von Sudamerika. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie and Paläontologie.
- Ulrich, E. O. and Scofield, W.H. 1897. The Lower Silurian Gastropoda of Minnesota. *The Paleontology of Minnesota* 39(2): 813-1081.

- van Iten, H. 1989. Relic conulariid soft parts and their bearing on the problem of conulariid affinities. *Geological Society of America Abstracts with Programs* 21: 876.
- van Iten, H. 1991a. Evolutionary affinities of conulariids. In: Simonetta, M. A. and Conway Morris, S. (eds.): The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa. Cambridge University Press. Cambridge. p. 145-155.
- van Iten, H. 1991b. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. *Palaeontology* 34: 939-954.
- van Iten, H. 1992a. Morphology and phylogenetic significance of the corners and midlines of the conulariid test. *Palaeontology* 35: 335-358.
- van Iten, H. 1992b. Microstructure and growth of the conulariid test: implications for conulariid affinities. *Palaeontology* 35: 359-372.
- van Iten, H. and Cox, R. S. 1992. Evidence of clonal budding in a radial cluster of *Paraconularia crustula* (White) (Pennsylvanian: ?Cnidaria). *Lethaia* 25: 421-426.
- van Iten, H., Fitzke, J. A. and Cox, R. S. 1996. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the north-central USA. *Palaeontology* 39: 1037-1064.
- van Iten, H., Konate, M. and Moussa, Y. 2008. Conulariids of the Upper Talak Formation (Mississippian, Visean) of Northern Niger (West Africa). *Journal of Paleontology* 82(1): 192-196.
- van Iten, H., Zhi-Kang, Z. and Mao-Yan, Z. 2000. Anatomy and systematic of the Devonian conulariids *Changshaconus* Zhu, 1985 and *Reticulaconularia* Babcock & Feldmann, 1986. *Acta Palaeontologica Sinica* 39: 466-475.
- van Iten, H., Vyhlásová, Z., Zhu, M. and Yi, Q. 2005. Widespread occurrence of microscopic pores in conulariids. *Journal of Paleontology* 79(2): 400-407.
- van Iten, H., Leme, J. M., Rodrigues, S. C. and Simões, M. G. 2005. Reinterpretation of a conulariid-like fossil from the Vendian of Russia. *Palaeontology* 48: 619-622.
- van Iten, H., Leme, J. M., Rodrigues, S. C. and Simões, M. G. 2006a. New data on the anatomy of *Conularia milwakeensis* Cleland, 1911 (Middle Devonian, Iowa and Wisconsin). *Journal of Paleontology* 80(2): 392-395.
- van Iten, H., Leme, J. M., Simões, M. G., Marques, A. C. and Collins, A. G. 2006b. Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Ediacaran-Triassic) within Subphylum Medusozoa (Phylum Cnidaria). *Journal of Systematic Paleontology* 4: 109-118.
- Villaseñor-Martínez, A. B., Martínez-Cortés, A. y Contreras y Montero, B. 1987. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior de San Salvador Patlanoaya, Puebla, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología* 1: 390-417.
- von Salvini-Plawen, L. 1978. On the origin and evolution of the lower metazoa. *Zeitschrift für zoologische Cnidaria und evolutionsforschung* 16: 40-88.

- Waage, K. M. 1964. Origin of repeated fossiliferous concretion layers in the Fox Hills Formation. *Kansas Geological Survey Bulletin* 168: 541-563.
- Waage, K. M. 1968. The type Fox Hills Formation, Cretaceous (Maastrichtian), South Dakota, Part 1: Stratigraphy and Paleoenvironments. *Peabody Museum of Natural History, Yale University, Bulletin* v. 25, 175 p.
- Waagen, W. H. 1880. Productus limestone fossils. *Salt Range Fossils, Palaeontologia Indica, Series 13* 1(2): 73-183.
- Wade, M. 1994. Scyphozoa fossiles: Vendimedusae, Cubomedusae, Scyphomedusae, Conulata. Pp. 923-942 in J. Bouillon, C. Carré, D. Carré, A. Franc, J. Goy, M.-L. Hernandez-Nicais, Y. Tifon, D. Van de Vyer and M. Wade (eds.): Traité de Zoologie, Tome III, Fascicule 2 – Cnideries et Ctenaires. Masson: Paris.
- Wagner, P. J. 2001. Gastropod phylogenetics: progress, problems and implications. *Journal of Paleontology* 75(6): 1128-1140.
- Wagner, P. J. and Edwin, D. H. 2006. Patterns of convergence in general shell among Paleozoic Gastropods. *Paleobiology* 32(2): 316-337.
- Walcott, C. D. 1886. Cambrian faunas of North America. *United States Geological Survey, Bulletin*, 30: 72–89.
- Warthin, A. S. 1930. Micropaleontology of the Wetumka, Wewoka, and Holdenville formations. *Oklahoma Geological Survey Bulletin* 53.
- Waterhouse, J. B. 1979. Permian and Triassic conulariid species from New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 9: 475-489.
- Weir, J. 1931. The British and Belgian Carboniferous Bellerophontidae. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 56(31): 767-861.
- Weldon, E. A. and Shi, G. R. 2003. Global distribution of Permian conulariids and paleobiogeographical implications. *Gondwana Research* 6(4):791-802.
- Weller, S. 1898. A bibliographic index of North American Carboniferous invertebrates. *United States Geological Survey, Bulletin* 153, 653 pp.
- Wenz, W. 1938. Handbuch der Paläozoologie; Gastropoda. *Handbuch der Paläozoologie*.
- Werner, B. 1973. New investigations on systematics and evolution of Scyphozoa and the phylum Cnidaria. *Publications of Set Marine Biological Laboratory* 18: 212-217.
- Worthen, A. H. 1883. Description of some new species of fossils shells from the Lower Carboniferous limestones and Coal Measures of Illinois. *Geological Survey of Illinois* 7: 323-326.
- Worthen A. H. 1890. Descriptions of fossil invertebrates. *Geological Survey of Illinois* 8: 69- 154.

- Yañez, P.; Ruíz, J.; Patchett, P. J.; Ortega-Gutierrez, F. and Gehrels, G. 1991. Isotopic Studies of the Acatlán Complex, southern México: Implications for Paleozoic North American Tectonics. *Geological Society of America Bulletin* 103(6): 817-828.
- Yochelson, E. L. 1956. Permian Gastropoda of the Southwestern United States. *Bulletin of the American Museum of Natural History* v. 110 art. 3, p. 173-276, lám. 9-24.
- Yochelson, E. L. 1960. Permian Gastropoda of the Southwestern United States, Pt. 2. *Bulletin American Museum of Natural History*, 119: 205-294.
- Yochelson, E. L. 1962. Gastropods from the Redwall Limestone (Mississippian) in Arizona. *Journal of Paleontology* 36(1): 74-80.
- Yochelson, E. L. 1968. Tremadocian mollusks from the Nochixtlán region, Oaxaca, México. *Journal of Paleontology* 42: 801-810.
- Yochelson, E. L. 1969. Revision of some Girty's invertebrate fossils from the Fayetteville Shale (Mississippian) of Arkansas and Oklahoma. *United States Geological Survey Professional Paper* 606-D, p. 25-39, lám. 5.
- Yochelson, E. L. 1984. Historic and current considerations for revision of Paleozoic gastropod classification. *Journal of Paleontology* 58(1): 259-269.
- Yochelson, E. L. and Dutro, J. T. Jr. 1960. Late Paleozoic Gastropoda from Northern Alaska. *United States Geological Survey Professional Paper* 334-D: 111-147, lám. 12-14.
- Yochelson, E. L. and Schnönlauß, H. P. 1993. Gastropods from the Carboniferous of Nötsch (Carinthia/Austria). *Jb. Geol. B.*: 277-283.
- Zittel, K. A. von. 1895. Grundzüge der Palaeontologie. 1-971.

LÁMINAS

Lámina 1.

Figuras a – c. ***Conularia cf. C. subcarbonaria*** (Meek y Worthen, 1865). a. vista frontal X1; b. vista lateral X1; c. detalle de la articulación de las costillas de tipo circular angulado X3 FCMP 01/352.

Figuras d – l. ***Paraconularia chesterensis*** (Worthen, 1883). d. vista frontal del vaciado, sin el extremo apical X1; e. detalle de la cara, vista del surco de la esquina X3 FCMP 07/175; f. vista frontal X1; g. vista lateral X1 FCMP 04/788; h. vista frontal X1; i. vista lateral X1; j. detalle de la alternancia de la costillas X3 FCMP 08/166; k. fragmento deformado con articulación de tipo circular X1; l. acercamiento del fragmento, las pequeñas líneas que se observan a manera de nodos son producto de la conservación X3 FCMP 01/353.

Figuras m – r. ***Paraconularia cf. P. subulata*** (Hall, 1858). m. concreción con dos organismos X1 FCMP 07/141; n. vista frontal X1; o. detalle del molde, acercamiento de la alternancia de las costillas, p. molde de látex X1 FCMP 01/351; q. vista frontal X1; r. vista lateral X1 FCMP 07/132.

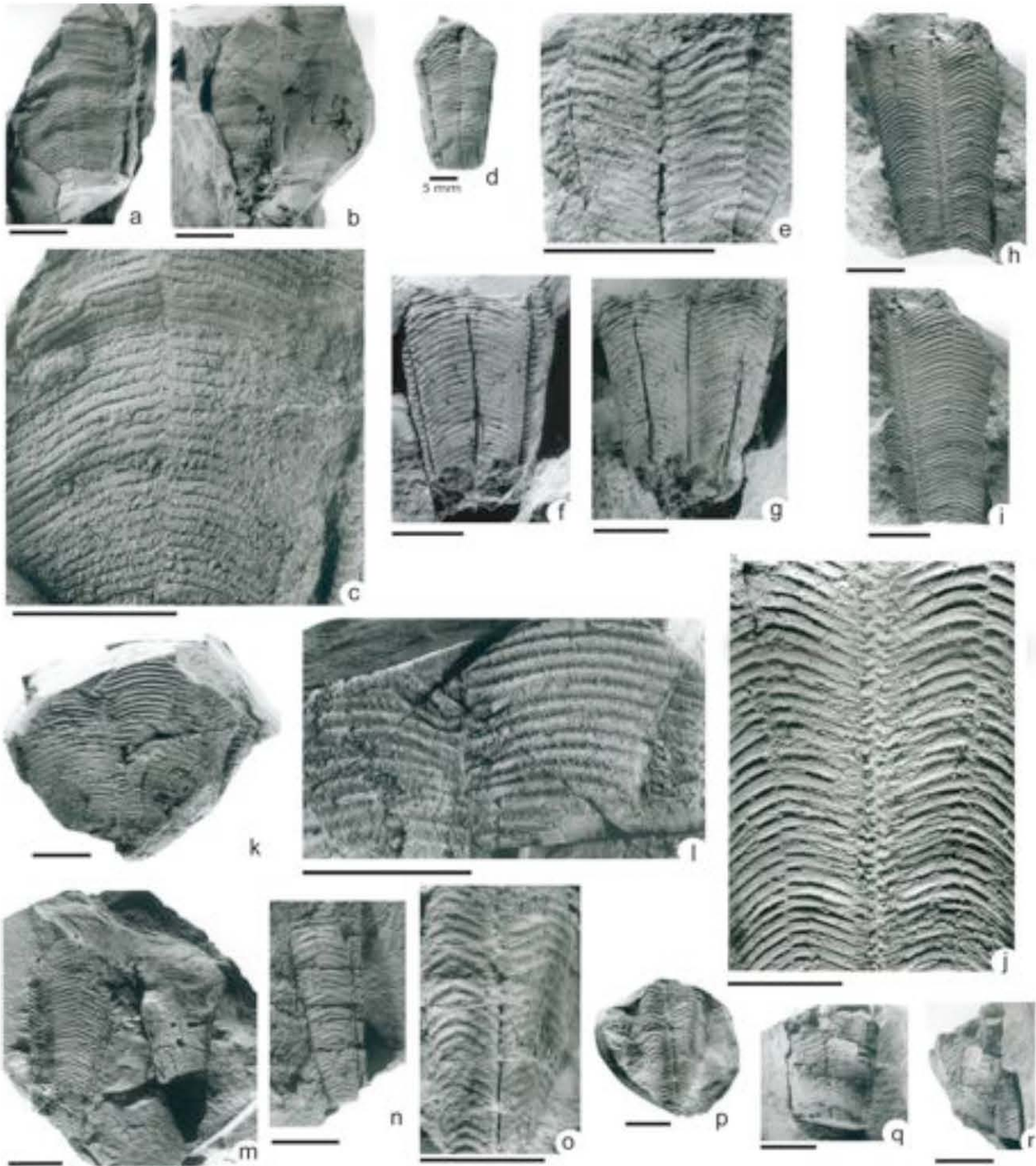


Lámina 2

Figuras a – t. *Paraconularia cf. P. subulata* (Hall, 1858). a. vista frontal X1; b. vista lateral X1 FCMP 06/986; c. concreción con dos ejemplares, vista frontal del ejemplar de mayor tamaño X1; d. vista lateral X1 FCMP 07/174; e. vista lateral X1; f. detalle de la alternancia de las costillas, vaciado de látex X3 FCMP 01/311; g. vista frontal X1; h. vista lateral X1; i. detalle del surco de la esquina X3 FCMP 07/096; j. concreción con dos ejemplares, el organismo más grande está deformado pero puede apreciarse la articulación de las costillas X1; k. contraparte de la concreción con el extremo apical del organismo FCMP 07/136; l. vista frontal de un molde de látex X1; m. alternancia de las costillas X3 FCMP 06/995; n. vista lateral X1; o. vista frontal X1; p. vista lateral X3 FCMP 07/136; q. concreción con cinco ejemplares X1; r. representación gráfica de la posición de los ejemplares X1; s. organismo más pequeño de la concreción X1; t. detalle de los nodos X3.5 FCMP 07/193.

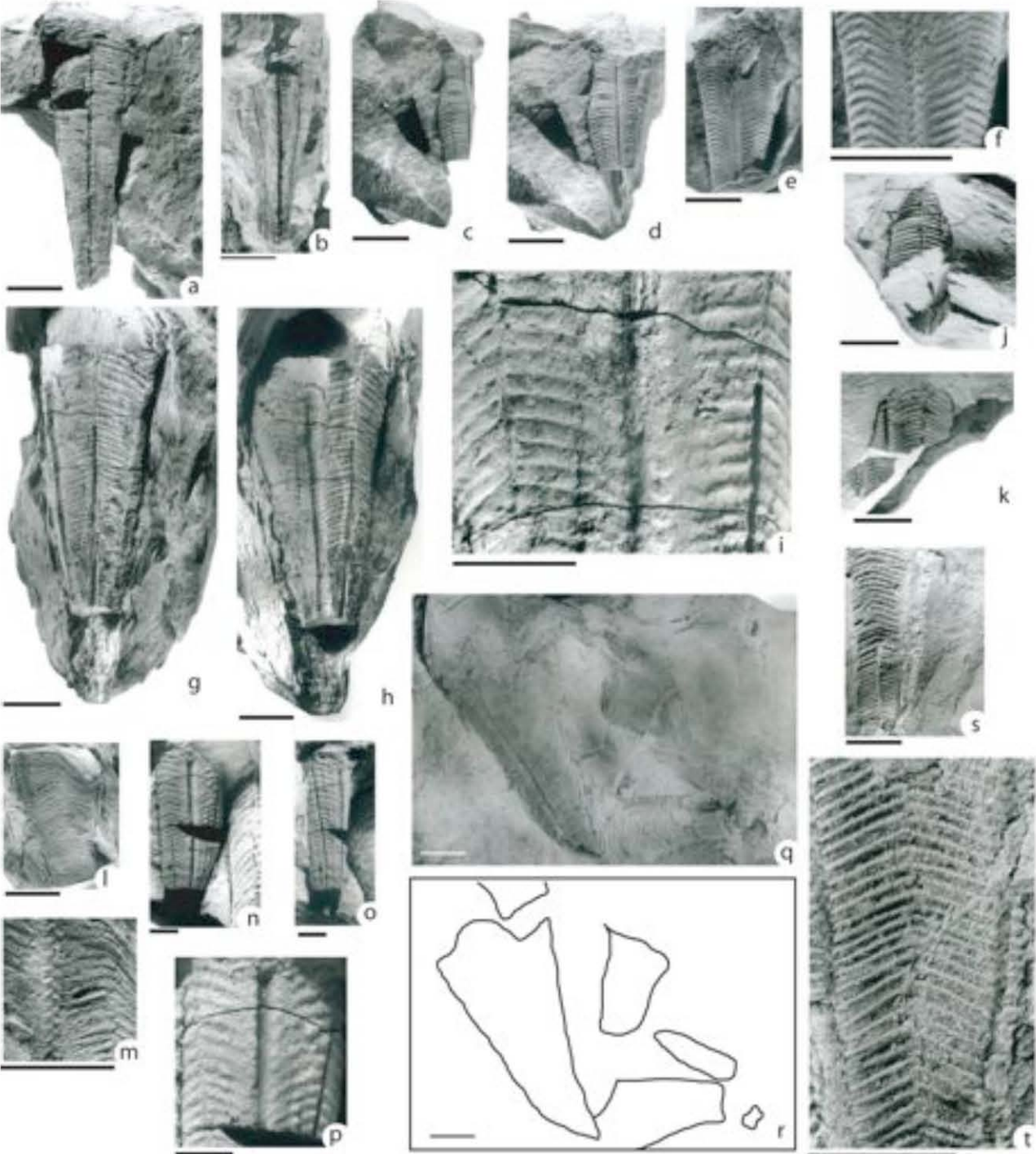


Lámina 3

Figuras a – i. ***Paraconularia cf. P. subulata*** (Hall, 1858). a. ejemplar deformado X1; b. representación gráfica X1; c. contraparte del mismo ejemplar X1; d. representación gráfica X1 FCMP 08/165; e. vista frontal X1; f. vista lateral X1; g. detalle de la vista lateral X3 FCMP 01/306; h. vista frontal de un molde de látex; i. detalle del surco de la esquina X3 FCMP 01/349.

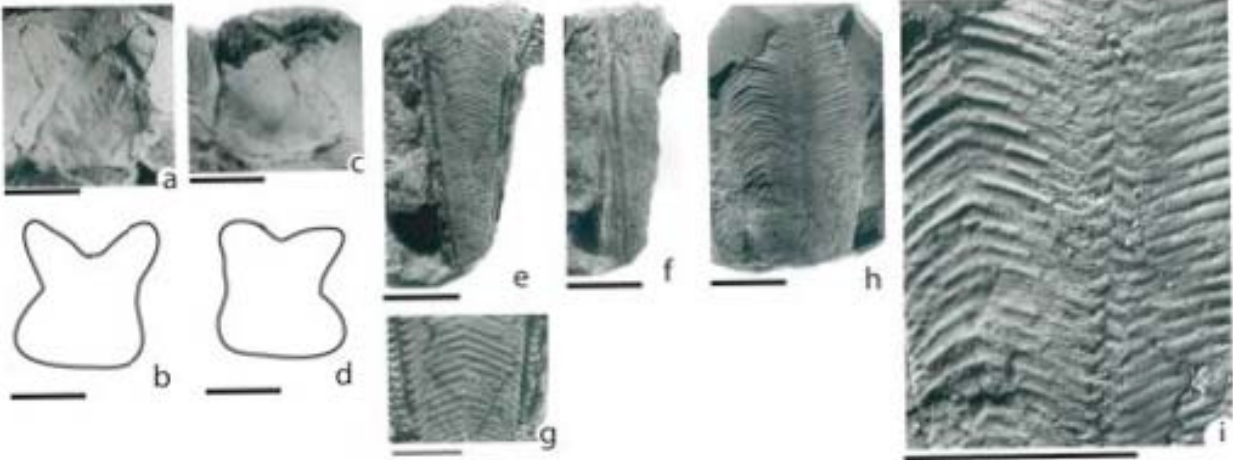


Lámina 4.

Figuras a – d. **Euphemites sp.** a. vista dorsal, molde de látex; b. vista lateral, molde de látex; c. vista apertural del molde interno; d. vista lateral del molde interno. Escala: 5 mm.

Figuras e – g. **Retispira exilis** (de Koninck, 1883). e. vista dorsal; f. vista lateral FCMP 97/890. Ambas fotografías son de moldes de látex. g. vista lateral; molde externo FCMP 08/148. Escala: 5 mm.

Figuras h – i. **Retispira cf. R. tenuilineata** (Gurley, 1884). h. vista dorsal; i. vista lateral. FCMP 07/165. Moldes de látex. Escala: 5 mm.

Figura j. **Euomphalus sp.** vista basal. Molde de látex. FCMP 01/304. Escala : 10 mm.

Figuras k – m. **Trepospira (Angyomphalus) cf. T. (A.) desultoria** (Jeffery, Hoare, Mapes y Brown, 1994). k. vista apical del molde interno; l. vista apertural del molde interno; m. vista apical del molde externo (molde de látex). FCMP 97/1907. Escala: 10 mm.

Figuras n – s. **Mourlonia venusta** (Gordon y Yochelson, 1987). n. vista apertural; o. vista adapertural; p. vista apical. Escala: 10 mm; q. detalle de la ornamentación en la parte basal del ejemplar. Escala: 5 mm. FCMP s/n. r, s. Fragmentos con bioerosión. FCMP 07/077; 07/079. Escala 10 mm. Todos los ejemplares son moldes externos.

Figuras t – ad. **Glabrocingulum (Glabrocingulum) cf. G. (G.) parvanodum** (Jeffery, Hoare, Mapes y Brown, 1994). t. vista apical FCMP 06/1042. Escala: 5 mm; u. vista apertural FCMP 06/1040. Escala: 5 mm; v. vista apical; w. vista apertural FCMP 06/1081. Escala: 10 mm; x. vista apertural X1; y. vista apical X1 FCMP 08/147. Escala: 10 mm; z. vista lateral; aa. vista apical; ab. detalle de la ornamentación FCMP 08/054. Escala: 5 mm; ac. detalle de la ornamentación FCMP 06/1081. Escala: 5 mm; ad. detalle de la ornamentación FCMP 06/1038. Escala: 5 mm. Todos los ejemplares son positivos en moldes de látex.

Figuras ae – ai. **Género nuevo aff. Ananias.** ae. vista apical; af. vista lateral FCMP 97/891. Escala: 5 mm; ag. vista apical FCMP 08/097. Escala: 5 mm; ah. vista lateral; ai. vista apical FCMP 08/060. Escala: 5 mm. Todos los ejemplares son positivos en moldes de látex.

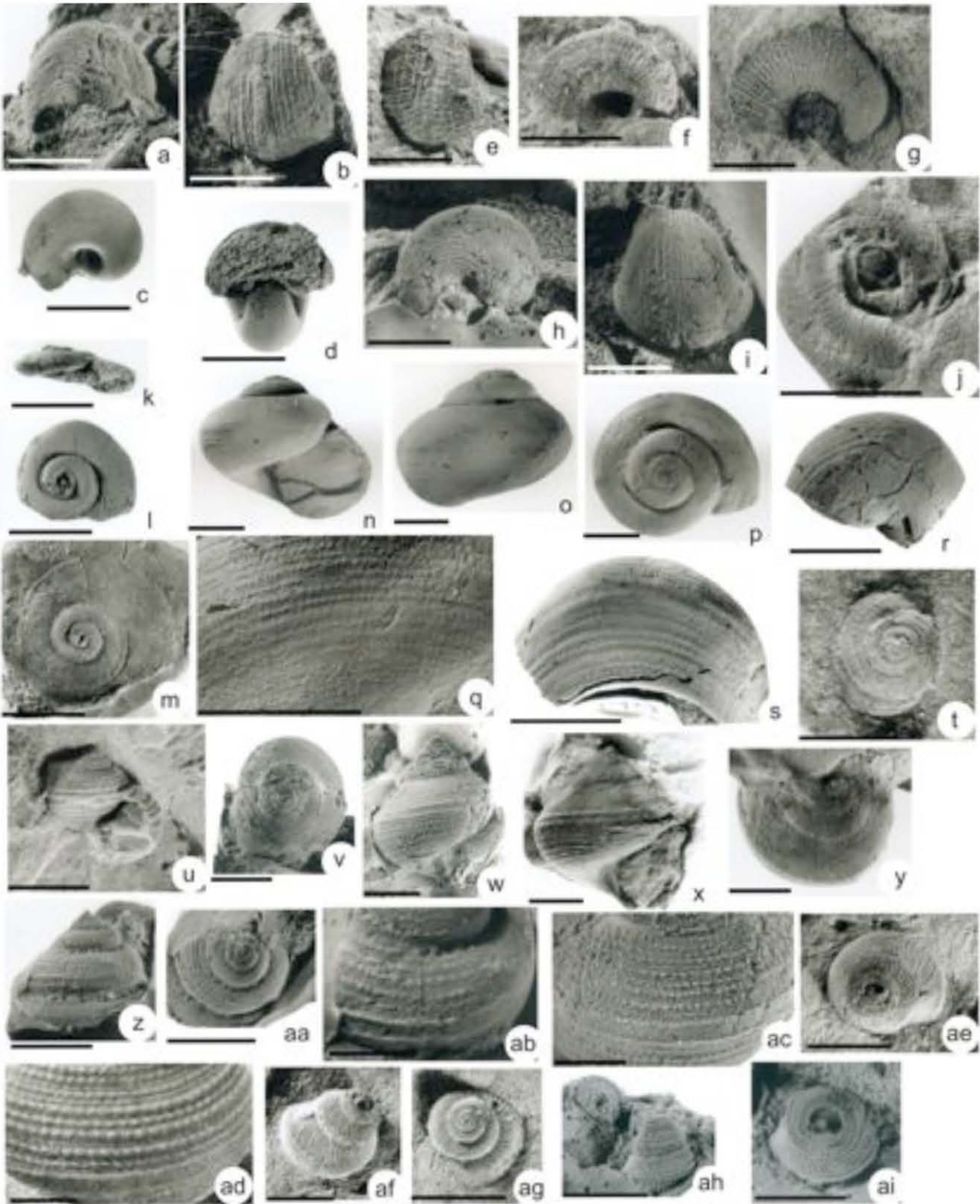


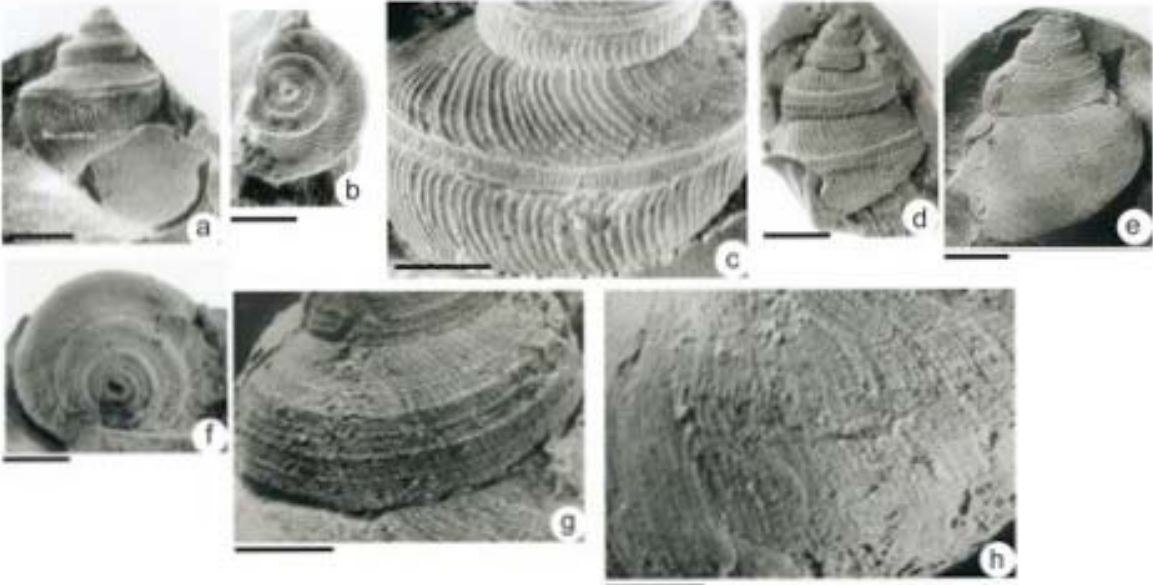
Lámina 5

Figuras a – c. **Género nuevo aff. *Ananias***. a. vista apertural; b. vista apical. Escala: 10 mm; c. detalle de la selenizona y de la ornamentación FCMP 01/307. Escala: 5 mm. Molde de látex.

Figura d. ***Peruvispira* sp.** d. vista lateral FCMP E1-276. Escala: 5 mm. Molde de látex.

Figuras e – h. **?*Amaurotoma***. e. vista adapertural; f. vista apical. Escala: 10 mm; g. detalle de la selenizona; h. detalle de la ornamentación. Escala: 5 mm. FCMP 06/1081. Molde de látex.

LÁMINA 5



ANEXO I

Análisis petrográfico de concreciones.

Elaborado por la M. en C. Mayumi Cabrera, Departamento de Geología, Facultad de Ingeniería, UNAM.

DESCRIPCIÓN Y CARACTERIZACIÓN PETROGRÁFICA DE ROCA Y NÓDULO ASOCIADO

OBJETIVOS

- Realizar un estudio a una muestra de roca de caracterización petrográfica, consistente en identificar las especies minerales que constituyen la muestra.
- Realizar un estudio petrográfico a un nódulo.

MÉTODO DE TRABAJO

Se utilizó la técnica de polarización que consiste en un estudio petrográfico para reconocer las diferentes fases minerales. Para realizar este estudio fue necesario preparar láminas delgadas de la muestra de roca y del nódulo.

El estudio petrográfico consistió de los siguientes pasos:

- a) Descripción megascópica de las muestras en ejemplar de mano observadas al microscopio estereoscópico.
- b) Elaboración de láminas delgadas.
- c) Análisis y descripción de las láminas delgadas empleando el microscopio petrográfico (descripción microscópica). La descripción de forma se obtuvo mediante los términos euedral (la mayoría de las caras del cristal bien definidas), anhedral (cristales amorfos sin caras definidas) y subhedral (cristales con algunas caras definidas).
- d) Toma de fotomicrografías de los campos considerados representativos, utilizando las observaciones con luz paralela, con el objetivo de 10X .

Los resultados del estudio se presentan a continuación.

No. Muestra: Los Zapotales (laminación 1) CONCRECIÓN

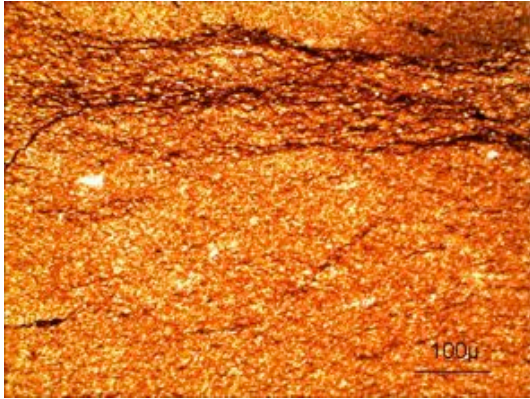
DESCRIPCIÓN DE LA MUESTRA DE MANO:

Roca de color negro grisáceo al fresco y amarillo rojizo al intemperismo de textura epiclástica de grano fino, constituida por minerales arcillosos.

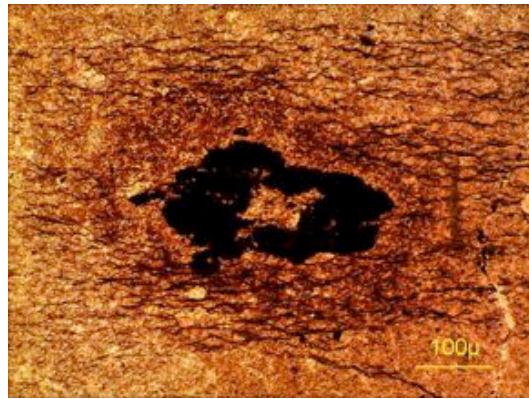
DESCRIPCIÓN MICROSCÓPICA:

Nódulo formado por una textura epiclástica de grano fino, constituida por laminaciones de minerales arcillosos, no identificables por este método, con algunas intercalaciones de limonita y cristales euhedrales de pirita. Se presentan algunos agregados de limonita, vetillas cortando la roca y algunos microorganismos.

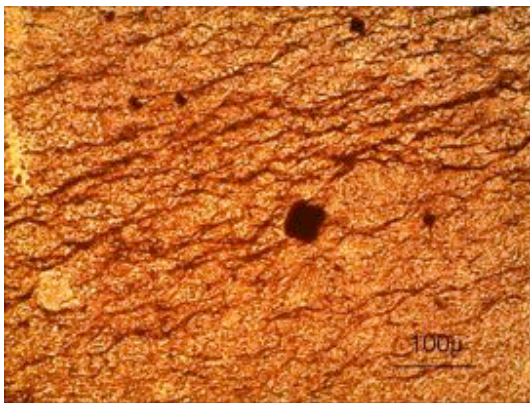
CLASIFICACIÓN : NÓDULO DEL MISMO MATERIAL DE SEDIMENTOS ARCILLOSOS (LUTITA)



Laminaciones de arcillas



Concreción de limonita



Cristal de pirita negro al centro derecha



Microorganismo en la esquina superior derecha

Todas las fotomicrográficas fueron tomadas con luz paralela y el objetivo de 10x.

No. Muestra: Los Zapotales (laminación 2)

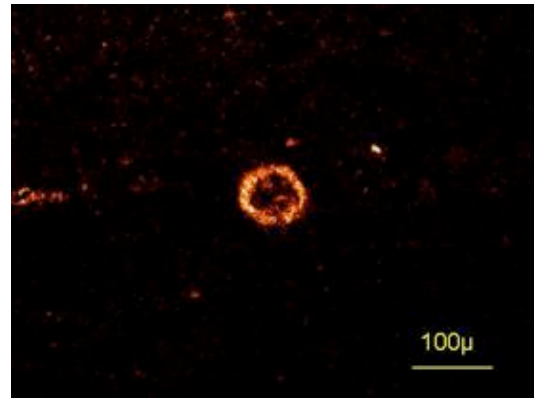
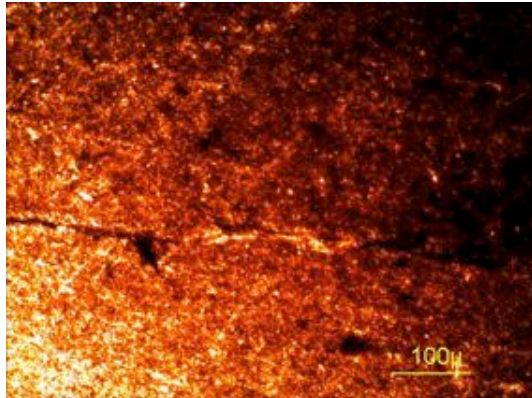
DESCRIPCIÓN DE LA MUESTRA DE MANO:

Roca de color negro grisáceo al fresco y amarillo rojizo al intemperismo de textura epiclástica de grano fino, constituida por minerales arcillosos.

DESCRIPCIÓN MICROSCÓPICA:

Roca formada por laminaciones de arcillas de textura epiclástica de grano fino, los minerales arcillosos no se identificaron en este método, se observa una matriz negrusca debido al contenido de materia orgánica con algunas intercalaciones de limonita y cristales euédrales de pirita. Se presentan algunos agregados de limonita.

CLASIFICACIÓN DE LA ROCA: LUTITA



La toma de fotomicrografías se realizó con luz paralela y el objetivo de 10x, la fotomicrografía de la izquierda muestra la matriz constituida de minerales arcillosos, la de la derecha al centro presenta un microorganismo incluido en la matriz arcillosa y con gran contenido de materia orgánica denotado por su coloración tan oscura.

CONCLUSIONES

- El nódulo y la roca sedimentaria en donde se encuentra incluido son del mismo material, ambos constituidos por minerales arcillosos, con gran contenido de limonita (Fe_2O_3) y materia orgánica.