



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

CRINOIDEOS DEL CARBONÍFERO DE  
LA REGIÓN DE NOCHIXTLÁN, OAXACA

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

RAFAEL VILLANUEVA OLEA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO SOUR TOVAR

COMITÉ TUTOR: DRA. BLANCA ESTELA BUITRÓN SÁNCHEZ  
DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 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  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/596/11

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 **26 de septiembre de 2011** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del (la) alumno (a) **VILLANUEVA OLEA RAFAEL** con número de cuenta **404099949** con la tesis titulada "**Crinoideos del Carbonífero de la región de Nochixtlán, Oaxaca**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. FRANCISCO SOUR TOVAR**:

Presidente: DRA. ANA LUISA CARREÑO  
Vocal: DR. FRANCISCO ALONSO SOLÍS MARÍN  
Secretario: DRA. BLANCA ESTELA BUITRÓN SÁNCHEZ  
Suplente: DRA. MARÍA ANA FERNÁNDEZ ÁLAMO  
Suplente: DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO

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

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de octubre de 2011

Dr. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



# AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por brindarme la oportunidad de cursar los estudios de posgrado en el área de Ciencias Biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante mis estudios de maestría.

Este proyecto fue financiado parcialmente por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico a través de los proyectos PAPIIT IN 209308 y PAPIIT IN 213710-3

A los miembros del comité tutorial

Dr. Francisco Sour Tovar  
Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez  
Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso

por la guía y asesoría brindadas que permitieron la conclusión de mis estudios de posgrado.

## AGRADECIMIENTOS

A los miembros del sínodo, Doctores que revisaron el trabajo de tesis y participaron en el examen de grado; se les reconoce sinceramente todas sus observaciones y correcciones que mejoraron sustancialmente el trabajo original.

A la M. en C. Leonora Martín Medrano por los moldes en caucho-silicón que permitieron la observación de detalles difíciles de apreciar en los ejemplares originales, así como por los esquemas de crinoideos ilustrados en la presente tesis.

Al M. en C. Daniel Navarro Santillán su asistencia técnica en el trabajo de campo y gabinete.

Al Biól. Héctor Hernández por la toma de las fotografías presentadas en las láminas de este trabajo.

A los doctores William I. Ausich y Gary D. Webster por el acervo bibliográfico brindado que sirvió para realizar el trabajo sistemático.

A los compañeros del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias que ayudaron en la colecta de ejemplares fósiles de crinoideos: Karla Castillo, Miguel Ángel Torres, Ana Escalante, Paola Flores, Manet Peña, Miguel Guerrero, Isabel Hernández y Daniel Navarro.

## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi madre, Ma. Guadalupe Olea Jaimes por su amor y cariño incondicionales, su total apoyo en todo momento, el cual fue indispensable para salir adelante en todo momento.

A mi abuela, Ma. Isabel Jaimes de Olea por sus oraciones, su preocupación e impulso durante este tiempo.

A Lorenzo Ortiz, gracias por ser parte de mi familia y su paciencia en todo momento.

A mis hermanos Moises y Kenya Pérez Olea, no hay forma que pida mejores hermanos que ustedes, son unos ángeles bajados del cielo.

A mis animalitos preciosos: Paris, el Pingo (†), el Manchas y Camila Francesca, una mascota te pone siempre de buenas y hace que trabajes con más gusto.

A Héctor Olvera Juárez, por haber sido mi compañero de siempre, aquél que me apoyó y con el que compartí los mejores momentos de mi vida, te quiero mucho.

A mis amigos incondicionales: Mónica Terán, Xóchitl Guerrero, Yamile Romero, Namibia Arenas, Antonio Sánchez, Ángel, Roberto, Marthita, Elizabeth, por estar conmigo algunas o muchas veces, pero siempre alegrándome la vida con su presencia. Más recientemente, a Juanito Briones, por sus interminables pláticas y por su forma tan hermosa de ser, eres muy especial.

A mis super compas del museo: Paola Flores, Manet Peña, Miguel Guerrero, Isabel Hernández, Itzia Nieto, Daniel Navarro, Leonora Martín y Omar Rafael, gracias, su compañía hizo la estancia en el museo verdaderamente placentera, los quiero chicos.

## ÍNDICE

1. RESUMEN	3
2. ABSTRACT	4
3. INTRODUCCIÓN	5
4. GENERALIDADES DE CRINOIDEOS	7
4. 1. Morfología	7
4. 2. Fisiología y Ecología	12
4. 3. Distribución temporal	15
5. ÁREA DE ESTUDIO	16
6. MARCO ESTRATIGRÁFICO	18
7. OBJETIVOS	22
7. 1. General	22
7. 2. Específicos	22
8. HIPÓTESIS	22
9. METODOLOGÍA	22
10. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	24
10. 1. Descripción de cálices	24
10. 2. Descripción de placas columnares	41
11. DISCUSIÓN	53
11. 1. Relevancia del trabajo	53
11. 2. Consideraciones bioestratigráficas	53
11. 3. Paleobiogeografía	57
11. 4. Consideraciones tafonómicas y paleoambientales	60
12. CONCLUSIONES	63
13. REFERENCIAS	65
14. LÁMINAS	77

## ÍNDICE DE FIGURAS

No.	Título	Página
1	Esquema general de la morfología de un crinoideo pedunculado.	8
2	Detalles de las placas columnares de crinoideos.	9
3	Corte longitudinal de una parte del tallo mostrando el canal axial y sus componentes.	10
4	Detalles morfológicos de una pluricolumna heteromórfica.	11
5	Alcances estratigráficos, en el Paleozoico y Triásico, de la Clase Crinoidea, Orden Cladida y Suborden Poteriocrinina de acuerdo a la clasificación de Moore y Teichert, 1978.	16
6	Ubicación de las localidades del Carbonífero de Santiago Ixtaltepec, municipio de Nochixtlán, Oaxaca.	17
7	Afloramientos del Arroyo Las Pulgas con crinoideos de la Formación Ixtaltepec.	18
8	Columna estratigráfica de la Formación Ixtaltepec.	19
9	Distribución estratigráfica de los taxa y parataxa de crinoideos en la Formación Ixtaltepec.	54
10	Alcances temporales reportados previamente de los taxa y parataxa descritos en este trabajo.	56
11	Mapa de distribución en el Misisípico de los diferentes taxa y parataxa de la Formación Ixtaltepec.	57
12	Mapa de distribución en el Pensilvánico de los diferentes taxa y parataxa de la Formación Ixtaltepec.	58

## ÍNDICE DE LÁMINAS

1	<i>Ekteinocrinus</i> sp. e <i>Hydriocrinus</i> sp.	78
2	<i>Hydriocrinus</i> sp., género indeterminado 1, <i>Cosmetocrinus</i> sp. y <i>Contocrinus</i> cf. <i>C. kingi</i> .	80
3	<i>Pentagonomischus</i> cf. <i>P. plebeius</i> , <i>Lomalegnum</i> cf. <i>L. hormidium</i> , <i>Axilinucrinus angustus</i> , ? <i>Graphosterigma</i> sp. y <i>Cylindrocauliscus fiski</i> .	82
4	<i>Cylindrocauliscus fiski</i> , <i>Cyphostelechus</i> cf. <i>C. claudus</i> , <i>Cyclocaudex typicus</i> , género indeterminado 2 y <i>Cyclocion distinctus</i> .	84

## 1. RESUMEN

Se describen 14 morfotipos de crinoideos encontrados en la Formación Ixtaltepec: nueve de placas columnares, que se clasifican siguiendo la propuesta parataxonómica de Moore y Jeffords (1968) y cinco de cálices basados en la clasificación taxonómica tradicional. Los parataxones de placas columnares son *Pentagonomischus* cf. *P. plebeius*, *Lomalegnum* cf. *L. hormidium*, *Axilinocrinus angustus*, ?*Graphosterigma* sp., *Cylindrocauliscus fiski*, *Cyphostelechus* cf. *C. claudus*, *Cyclocaudex typicus*, *Cyclocion distinctus* y un parataxon indeterminado. Las especies de crinoideos que se describen son *Ekteinocrinus* sp., *Hydriocrinus* sp., *Cosmetocrinus* sp., *Contocrinus* cf. *C. kingi* y una quinta especie que se asigna a un género indeterminado y que representa un nuevo taxón.

Los parataxa *Axilinocrinus angustus*, ?*Graphosterigma* sp., *Cyphostelechus* cf. *C. claudus*, *Cyclocion distinctus* y los géneros *Ekteinocrinus*, *Hydriocrinus*, *Cosmetocrinus* y *Contocrinus* son registrados por primera vez para México.

Los crinoideos de los niveles inferiores de la Formación Ixtaltepec y su asociación con braquiópodos considerados índice permiten determinar que dichos niveles son del Misisípico Medio-Superior (probablemente Merameciano-Chesteriano). La edad pensilvánica inferior-media (Morrowano-Desmoinesiano) previamente sugerida para toda la Formación Ixtaltepec sólo se confirma en los niveles medios y superiores de la unidad. El análisis de la distribución en la Formación Ixtaltepec de los taxa y parataxa estudiados señala que *Cyclocion distinctus*, reportado previamente para el Misisípico Superior de Estados Unidos, amplía su alcance estratigráfico hasta el Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano), mientras que *Cylindrocauliscus fiski*, anteriormente reportada sólo para el Pensilvánico, amplía su rango estratigráfico hasta el Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano). Por otra parte, *Cyclocaudex typicus*, reportada para el Pensilvánico y Pérmico, de igual manera amplía su rango estratigráfico al Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano). Los taxa *Cosmetocrinus*, *Lomalegnum* y *Graphosterigma* que han sido reportados para rocas misisípicas de diferentes localidades, confirman la edad Misisípica para los niveles inferiores de la formación. *Ekteinocrinus*, *Hydriocrinus*, *Contocrinus* y *Cyphostelechus* confirman la edad Pensilvánica para los niveles superiores de la Formación Ixtaltepec en los que se han hallado.

El análisis de los patrones de distribución paleobiogeográfica de las especies descritas, confirma la existencia de una mayor afinidad entre las faunas carboníferas que han sido reportadas para la región del MidContinent (centro-este de Estados Unidos), norte, este y sureste de México.

El hallazgo de ejemplares de crinoideos parcialmente articulados, en los que se conservan cálices parcialmente completos, pluricolumnas y brazos, señala que las tasas de sedimentación en el paleoambiente fueron relativamente altas, por lo menos estacionalmente, provocando un enterramiento rápido que favoreció la preservación.

## 2. ABSTRACT

Nine morphotypes of crinoid columnar plates and five species of crinoids from Ixtaltepec Formation are described. The parataxa of columnar plates are *Pentagonomischus* cf. *P. plebeius*, *Lomalegnum* cf. *L. hormidium*, *Axilinuocrinus angustus*, *?Graphosterigma* sp., *Cylindrocauliscus fiski*, *Cyphosteichus* cf. *C. claudus*, *Cyclocaudex typicus*, *Cyclocion distinctus* and one indeterminate parataxa. The species of crinoids that are described are *Ekteinocrinus* sp., *Hydriocrinus* sp., *Cosmetocrinus* sp. and *Contocrinus* cf. *C. kingi*; one additional species is assigned to an indeterminate genus that represents a new taxa.

The parataxa *Axilinuocrinus angustus*, *?Graphosterigma* sp., *Cyphosteichus* cf. *C. claudus*, *Cyclocion distinctus* and the genera *Ekteinocrinus*, *Hydriocrinus*, *Cosmetocrinus* and *Contocrinus* are registered for the first time for Mexico.

The crinoids of the lowest levels of the Ixtaltepec Formation and their association with brachiopods considered index fossils permit determine that such levels are of Mississippian age (probably Meramecian-Chesterian). The Pennsylvanian age (Morrowan-Desmoinesian) previously suggested for all the formation is only confirmed in the middle and upper levels of the unit. The analyses of the distribution in the Ixtaltepec Formation of taxa and parataxa studied indicate that *Cyclocion distinctus*, previously reported for the Upper Mississippian of the United States, extend its stratigraphic range until the Lower-Middle Pennsylvanian (Morrowan-Desmoinesian), while *Cylindrocauliscus fiski*, formerly reported only for the Pennsylvanian, extend its stratigraphic range until the Mississippian (Meramecian-Chesterian). *Cosmetocrinus*, *Lomalegnum* and *Graphosterigma*, reported in Mississippian strata from different localities, confirm the Mississippian age for the lowest levels of the formation. *Ekteinocrinus*, *Hydriocrinus*, *Contocrinus* and *Cyphosteichus* confirm the Pennsylvanian age for the upper levels of the Ixtaltepec Formation where they have been found.

The analysis of the distribution patterns of the described species, confirm the existence of a major affinity between the Carboniferous faunas reported for the MidContinent region (center-east of United States), north, east, and southeast of Mexico.

The discovery of crinoid specimens partially articulated, with nearly complete calyces, pluricolumnals and arms indicate that the sedimentation rates in the paleoenvironment were relatively high, at least seasonally; causing a fast burial that favored the preservation.

### 3. INTRODUCCIÓN

Los estudios que se han realizado en el país sobre crinoideos del Paleozoico son muy pocos y están basados en la determinación taxonómica de las partes disociadas de los tallos (las placas columnares), que son los fósiles de crinoideos que mejor se preservan.

El primer reporte sobre crinoideos en México fue publicado por Buitrón-Sánchez (1977) con una descripción de dos géneros del Pensilvánico. En 1987, Buitrón-Sánchez y cols. describen algunos crinoideos del Pensilvánico del Anticlinorio de Huayococotla en el estado de Hidalgo, con la determinación de especies de cinco géneros. En 1993, Buitrón-Sánchez y Solís-Marín publican un artículo donde se enlistan las especies de equinodermos fósiles y recientes referidas para el país hasta ese momento.

En el trabajo sobre la fauna de crinoideos de la Sierra Agua Verde, en Sonora (Buitrón-Sánchez *et al*, 2007a), se hace la determinación de varios géneros encontrados en encrinidas del Moscoviano (Pensilvánico Medio). Asimismo, en el Cañón de la Peregrina, Tamaulipas (Buitrón-Sánchez *et al*, 1998) se describe una fauna de crinoideos compuesta de tres géneros.

En la Formación Patlanoaya, en el estado de Puebla se hace la descripción de trece especies de crinoideos (Esquivel-Macías, 1996), así como reconstrucciones paleoambientales del sitio con base en los fósiles estudiados. Además, figuran los trabajos de Esquivel-Macías y cols. (2000, 2004) sobre crinoideos del sur de México. En el primero se enlista a los diferentes taxones estudiados previamente correspondientes al Misisípico, Pensilvánico y Pérmico de México, y se reporta la aparición de una pluricolumna con una forma circular y un lumen tetralobulado, aunque en ese estudio no fue identificada. El segundo es una ampliación al listado de los crinoideos de México publicados hasta ese momento con nuevas especies procedentes de las Formaciones Patlanoaya, Olinalá/Los Arcos y del Monte.

En un estudio en Cerros Los Monos del Pérmico de Caborca, Sonora (Buitrón-Sánchez *et al*, 2007b), se hace la descripción de cinco especies del Pérmico Medio. Otros trabajos provienen de la Formación Patlanoaya en Puebla (Velasco de León y Buitrón-Sánchez, 1992) con abundantes fragmentos de crinoideos y pluricolumnas. El trabajo publicado por Villaseñor-Martínez y cols. (1987), tiene como finalidad conocer la bioestratigrafía de las rocas del área de San Salvador Patlanoaya, pero dentro de las rocas estudiadas se encontraron varios invertebrados fósiles, principalmente braquiópodos, pelecípodos, cefalópodos y crinoideos.

Finalmente, una revisión de las publicaciones sobre los distintos fósiles de placas columnares encontrados es hecha por Buitrón y cols. en 2008. Ahí se exponen los diferentes morfogéneros que se han descubierto en localidades fosilíferas del Misisípico y Pensilvánico de todo el país y en otras partes del mundo.

Algunos de los trabajos más importantes sobre crinoideos del Paleozoico fuera de México han sido publicados en Europa y Norteamérica.

Entre los trabajos publicados en Europa figuran los de Gluchowski, que describe 16 taxa del Fameniano de las Montañas Holy Cross, en Polonia y 14 taxa del Devónico-Carbonífero para el norte de Devon, Inglaterra (Gluchowski, 2002; Gluchowski y Racki, 2005, respectivamente), ambos casos usando la taxonomía basada en las partes disociadas del tallo.

En Norteamérica, el principal trabajo parataxonómico publicado sobre placas columnares de crinoideos, es el de Moore y Jeffords (1968), donde se enlistan subclases y órdenes conocidos dentro de la taxonomía tradicional, pero cuando las placas columnares no tienen un cáliz asociado se manejan como parataxones.

Uno de los primeros trabajos en publicarse sobre el área de Santiago Ixtaltepec fue el de Robison y Pantoja-Alor (1968) en el cual se hace una revisión de todo el marco estratigráfico de la región, desde las rocas del Complejo Oaxaqueño, de edad precámbrica, hasta las más jóvenes que afloran en la zona, de edad pérmica.

Para la Formación Tiñú, la más antigua de la región, se tiene el trabajo de Sour-Tovar (1990) con una descripción de las diferentes comunidades cámbrico-ordovícicas de la formación.

En el caso de la formación Santiago, unidad informal de edad misisípica, Navarro-Santillán y cols. (2002), describen la fauna de braquiópodos espiriféridos y espiriferínidos y se discute la posición estratigráfica de la formación con respecto a la Formación Ixtaltepec. Para esta unidad también está el trabajo de Quiroz y cols. (2000), sobre la ocurrencia de una especie de rostroconcho.

Con respecto a la Formación Ixtaltepec también se tienen varios artículos publicados, como los de Quiroz y Perrilliat (1997, 1998), donde se describe la fauna de bivalvos; Sour-Tovar y Martínez-Chacón (2004) realizan la descripción de dos especies de braquiópodos chonétidos y Torres-Martínez y cols. (2008) describen dos géneros de braquiópodos espiriféridos.

Además se han presentado diversos trabajos en los que se menciona la presencia de diferentes grupos de invertebrados carboníferos: invertebrados del Viseano de la formación Santiago (Castillo-Espinoza *et al.*, 2010), braquiópodos y crinoideos del Misisípico Inferior-Medio de Santiago Ixtaltepec (Castillo-Espinoza y Sour-Tovar, 2011), conuláridos y gasterópodos del Misisípico de Nochixtlán (Escalante-Ruiz y Quiroz-Barroso, 2011a y b), braquiópodos productidos del Carbonífero de Santiago Ixtaltepec (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2011) y crinoideos de la

Formación Ixtaltepec (Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2011).

#### **4. GENERALIDADES DE CRINOIDEOS**

##### **4. 1. Morfología**

Antes de empezar a definir los crinoideos, es importante señalar algunas características del phylum Echinodermata al cual pertenecen. Los equinodermos se definen por poseer un esqueleto compuesto de carbonato de calcio (calcita), un sistema vascular acuífero que permite al equinodermo realizar funciones tan importantes como la alimentación y la locomoción, y una simetría radial pentámera; además, todos los equinodermos actuales están restringidos al ambiente marino (Pawson, 2007).

Los crinoideos, mejor conocidos como lirios de mar, constituyen una clase de equinodermos, y son los representantes vivos más antiguos de este grupo, con un endoesqueleto formado de numerosas placas de calcita magnesiana, unidas mediante suturas rígidas o flexibles (Domínguez *et al*, 2009). Se caracterizan por tener una corona, formada por la copa o cáliz, que es el cuerpo central donde se encuentran las vísceras, y los brazos, que salen del cáliz en la parte superior y se dirigen hacia arriba (Fig. 1). Algunas formas pueden presentar un pedúnculo, que nace de la parte inferior del cáliz y termina en las estructuras de anclaje al sustrato. Los ambulacros, un rasgo que distingue a los equinodermos, los presentan en la cara oral y se extienden hacia los brazos, que pueden contener pínulas. Los surcos ambulacrales se encuentran abiertos, y el cáliz se encuentra revestido de placas esqueléticas articuladas que dan protección a la masa visceral del individuo. No presenta un madreporito externo y la boca y el ano se localizan en la superficie oral. Hay alrededor de 625 especies vivas (Brusca y Brusca, 2002), y hasta 1968, se habían reportado 1000 géneros y 6500 especies fósiles (Moore y Jeffords, 1968).

La copa o cáliz se compone de una serie de placas de las cuales se originan los radios y son llamadas radiales (Fig. 1). Por debajo de este anillo de placas radiales se encuentra, en una posición interr radial, el anillo de placas basales (Fig. 1), que descansa directamente sobre el tallo, en cuyo caso la copa es llamada monocíclica, por poseer sólo un anillo por debajo del anillo de placas radiales. Existen otras copas donde hay un anillo extra de placas por debajo de las basales, llamado anillo de placas infrabasales, y se localizan en una posición perradial, alternándose con las placas basales, y en comunicación directa con las radiales (Fig. 1). Este anillo infrabasal, que en la mayoría de los casos se compone de cinco placas del mismo tamaño, corresponde al anillo proximal en las copas dicíclicas y está en contacto directo con la placa columnar más proximal del tallo o columna. En el caso de las copas dicíclicas, el número de placas basales es casi siempre cinco, en tanto que en las copas monocíclicas, el número primario es cinco, pero se puede observar una fuerte tendencia a

una fusión de placas, con lo que puede haber cuatro, tres, dos o incluso una sola placa (Moore y Teichert, 1978).

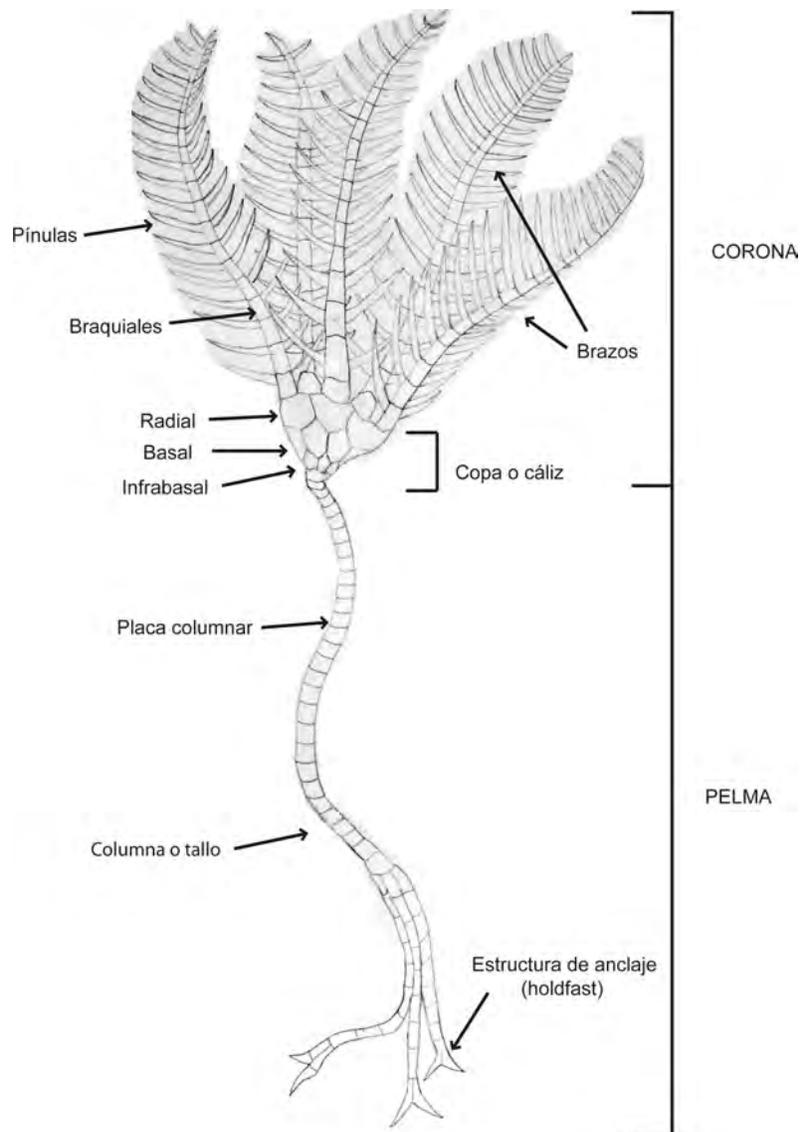


Figura 1. Esquema general de la morfología de un crinoideo pedunculado.

Además de estos elementos, la copa puede presentar una mayor cantidad de placas u osículos en su superficie. De esta manera, en muchos crinoideos, los osículos proximales de los brazos se encuentran firmemente adheridos como placas braquiales fijas en el cáliz. Éstas, a su vez, se encuentran lateralmente junto a placas localizadas entre los radios y entre las ramas de los radios y son llamadas interbraquiales. Asimismo, de las braquiales pueden surgir osículos más delgados llamados osículos pinulares que recubren las pínulas de los brazos de algunos crinoideos (Fig. 1). También, suelen presentar placas extras, llamadas anales, y se ubican en el interrradio posterior



Además de las estructuras de anclaje y las placas columnares, la columna presenta unos apéndices dirigidos lateralmente, llamados cirros, que son casi idénticos a los tallos de los cuales se desprenden. De hecho, cada cirro se compone de una serie de placas cirrales que son equivalentes a las placas columnares del tallo y presentan un canal axial que es la extensión del canal axial que corre por la columna. La parte cercana al tallo es más gruesa y conforme se aleja de éste, va disminuyendo en diámetro (Moore y Jeffords, 1968).

Las superficies articulares de cada placa columnar y de los cirros se unen a través de ligamentos fibrosos que permiten una cierta movilidad, aunque muy poca flexión. La superficie articular que une a ambas placas puede ser de varios tipos. Entre las más comunes están la articulación de tipo sinostial, que presenta una superficie plana y lisa; la simpléctica con un arreglo entrelazado de las crénulas de ambas placas, con la culmina de una placa encajando en la crenela de la placa inferior; en la sizígica, la unión se da entre la culmina de una placa con la culmina de la placa siguiente, dejando huecos en las áreas correspondientes a las crenelas de ambas placas que son ocupados por ligamento (Moore *et al.*, 1968).

El interior del canal axial generalmente presenta perfiles longitudinales rectos, con pasajes que carecen de expansiones o constricciones. Sin embargo, hay canales axiales que presentan mayor complejidad, pudiéndose encontrar una serie de expansiones en cada placa conocidas como spatia (singular, spatium), y en una posición intercolumnar, constricciones llamadas claustros (Moore *et al.*, 1968) (fig. 3). Estas estructuras se logran ver cuando se realiza un corte longitudinal de la columna.

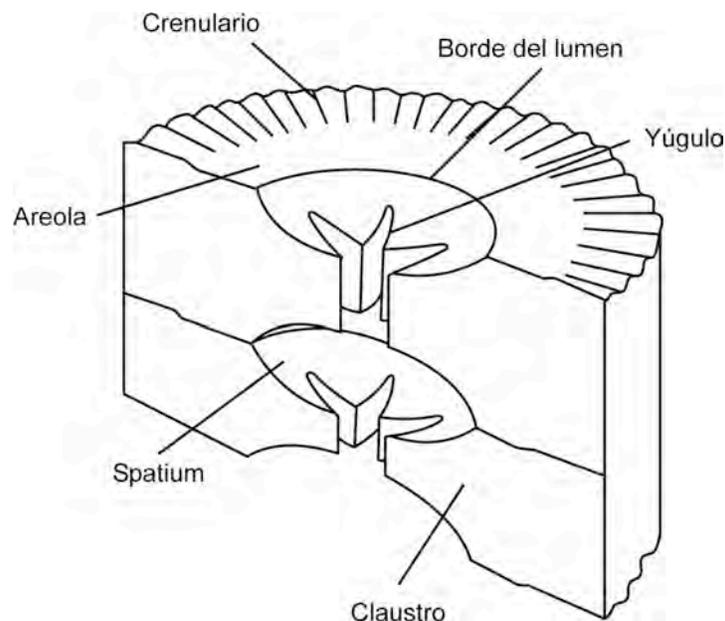


Figura 3. Corte longitudinal de una parte del tallo mostrando el canal axial y sus componentes (Modificado de Moore *et al.*, 1968).

Cuando se encuentra un crinoideo en el campo, rara vez se lo halla completamente articulado, por lo que es muy común observar partes muy fragmentadas del tallo. Estos fragmentos pueden ser de dos o más placas y la asociación de dos o más de estas placas se conoce como pluricolumnal. En este sentido, se pueden distinguir dos tipos de pluricolumnales: las homeomórficas y las heteromórficas. Las primeras tienen placas columnares idénticas (tanto en diámetro como en altura), en tanto que las otras presentan placas con diferencias notables: las placas más grandes y prominentes se diferencian como nodales, y las placas más chicas, como internodales (figura 4). Generalmente cada nodal se distingue por contener uno o más cirros, y en ejemplares fósiles, debido a la facilidad de desprendimiento del cirro, la evidencia de que alguna vez estuvo el cirro ahí es por la preservación de sus cicatrices de adhesión al tallo (figura 4). De esta manera, un nodal puede ser distinguido en un fósil por la presencia de cicatrices cirrales en su perfil longitudinal en cuyo caso recibe el nombre de cirrinodal. No obstante, no todos los nodales presentan cicatrices cirrales; estos tipos de nodales son llamados nudinodales (Moore *et al.*, 1968).

Los internodales se conforman de una serie de placas que pueden ser del mismo tamaño, o bien, pueden diferir en tamaño o altura, como resultado del orden en el que se introducen en la columna. De esta manera, se pueden reconocer los internodales de primer orden (priminternodales); los de segundo orden, que son de menor tamaño y localizados arriba y debajo de los de primer orden (secundinternodales); los de tercer orden, aún más pequeños que los de segundo orden y localizados por arriba y por debajo de éstos (tercinternodales), y así sucesivamente. Todos los internodales forman un internodo, y un nodal más un internodo forma una noditaxis (figura 4) (Moore *et al.*, 1968).

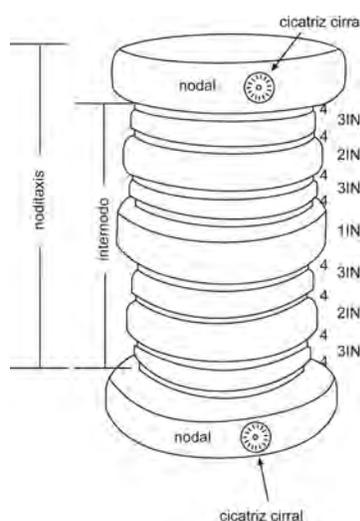


Figura 4. Detalles morfológicos de una pluricolumna heteromórfica donde se muestra el patrón de nodales que la componen; 1IN: priminternodal, 2IN: secundinternodal, 3IN: tercinternodal, 4IN: tetrinternodal (Modificado de Moore *et al.*, 1968).

## 4. 2. Fisiología y Ecología

En los crinoideos actuales se pueden distinguir varios rasgos sobre la fisiología que en organismos fósiles es imposible conocer y que sólo pueden ser inferidos a través de la morfología (morfología funcional). Sobre la respiración, no se han encontrado órganos respiratorios especiales, pero los pies ambulacrales, como en el resto de los equinodermos, la pared corporal, y en menor medida, el tracto digestivo, son estructuras que proveen superficies en las que se puede llevar a cabo el intercambio gaseoso. La transmisión del oxígeno a los órganos internos se efectúa por los fluidos celómicos periviscerales que permanecen moviéndose gracias a los flagelos de las células celómicas endoteliales; no tienen una circulación vascular efectiva y carecen de pigmentos respiratorios como la hemoglobina (Moore y Teichert, 1978).

En el aparato braquial se encuentran los surcos alimentarios, tapizados por un epitelio provisto de células sensitivas con cilios que vibran, y de células secretoras que garantizan el transporte del alimento hacia la boca. El tubo digestivo describe una o varias espiras y desemboca en el ano (Domínguez, *et al.*, 2009).

En cuanto a la excreción, los crinoideos carecen de órganos excretores bien definidos, pero unas estructuras conocidas como sáculos y cuerpos cafés, que se encuentran en el tracto digestivo, parecen cumplir las funciones excretoras. Asimismo, los celomocitos, que pueden transportar nutrientes desde el fluido celómico, se piensa que pueden, a su vez eliminar los desechos metabólicos (Moore y Teichert, 1978).

Los crinoideos pedunculados casi siempre se mantienen fijos al sustrato en una posición erecta, de tal manera que la boca está dirigida hacia arriba; no obstante, en estudios con crinoideos pedunculados actuales, se ha logrado observar que tienen la capacidad de arrastrarse en el fondo (Baumiller, 2008). Este movimiento se da gracias a los tejidos conectivos distribuidos entre las placas, que realizan una función mecánica diversa y permiten la flexión de los brazos, indispensable para el movimiento por arrastre. Finalmente, la naturaleza de estos tejidos permite a los crinoideos actuales el desprendimiento de partes de su cuerpo, así como poder mantener su postura (Baumiller, 2008). Los que carecen de pedúnculo y pueden desplazarse fácilmente de un sitio a otro, como los comatúlidos, normalmente se adhieren al sustrato con cirros que se originan de la base de la copa, y quedarán ahí hasta que las condiciones dejen de ser favorables (deficiencia en oxígeno, iluminación intensa y cambios en la temperatura). Cuando las condiciones cambien, el crinoideo comenzará a moverse, ya sea arrastrándose ocupando sus brazos, o incluso nadando por cortas distancias hasta encontrar hábitats más ventajosos, como por ejemplo sitios con condiciones de flujo favorables y con una calidad y cantidad superior de nutrientes (Moore y Teichert, 1978; Baumiller, 2008).

La habilidad de cortar partes de su cuerpo (autotomía) responde a factores ambientales

como aumento en la temperatura y deficiencia en oxígeno y, en cierto grado, son capaces de regenerar las partes perdidas (Moore y Teichert, 1978); de acuerdo a Oji (2001), esta capacidad se desarrolló en función de la presión ejercida por los depredadores. Según lo señala este mismo autor, la regeneración de brazos no fue tan frecuente en los crinoideos paleozoicos como lo es en los crinoideos actuales y el hecho de encontrar poca evidencia de regeneración de brazos en crinoideos fósiles se debe a que varios de sus depredadores (como peces óseos y crustáceos decápodos) se han diversificado recientemente, a finales del Mesozoico. De esta manera, los crinoideos que existieron en tiempos anteriores (durante el Paleozoico y casi todo el Mesozoico) tenían pocos depredadores, así que los fenómenos de autotomía y regeneración no eran una estrategia de supervivencia claramente establecida.

Respecto al hábitat, los crinoideos habitaban en medios marinos, y era poco plausible que habitaran ambientes con bajos niveles de oxígeno, ya que no son tan tolerantes a una concentración baja de este elemento. No obstante, esto no ha limitado su ocupación en una amplia variedad de nichos ecológicos (Ausich y Simms, 1999). Los crinoideos que viven en zonas muy someras son sensibles a la luz, por lo que sus actividades de alimentación las realizan durante la noche. Los que viven en zonas más profundas aparentemente se alimentan continuamente (Moore y Teichert, 1978).

Su alimentación se basa en la filtración de partículas en suspensión, de esta manera, es fácil encontrarlos en corrientes de agua, y es notable su ausencia en ambientes muy tranquilos en el fondo oceánico. Los crinoideos actuales se alimentan de dinoflagelados, diatomeas, radiolarios, foraminíferos, pequeños crustáceos y larvas de otros organismos (Moore y Teichert, 1978). Los comatúlidos presentan una forma peculiar de alimentación, en la que atrapan las partículas nutritivas con los pies ambulacrales encontrados a nivel de las pínulas. Estos pies se curvan para dirigir el alimento hacia los surcos ambulacrales. Una vez ahí, el alimento se transfiere por estos surcos hacia la cavidad oral por corrientes ciliares que lo impulsan (Moore y Teichert, 1978).

Los crinoideos no parecen ser tan tolerantes a condiciones bajas de salinidad, por el hecho de no encontrarlos en aguas salobres o dulces. Por otra parte, las formas pedunculadas no toleran sustratos suaves arenosos o lodosos y sólo algunos comatúlidos se sabe que pueden llegar a desarrollarse en estos sitios, extendiendo lo más posible los órganos de anclaje para evitar hundirse en el fondo suave (Moore y Teichert, 1978). Muchos viven en sustratos firmes tales como fondos rocosos o conchas.

Los crinoideos pueden vivir en una amplia gama de temperaturas, desde las cálidas aguas tropicales de litorales, hasta los mares polares y las frías aguas de profundidades mayores. En general, los comatúlidos multibraquiados actuales prefieren las aguas someras más cálidas de zonas

tropicales y subtropicales, en tanto que las formas con diez brazos o cinco viven en aguas frías en zonas polares o abisales. Asimismo, en las formas tropicales cálidas se tiende a tener un esqueleto con más carbonato de magnesio y brazos más cortos, en tanto que en las formas de aguas frías, el esqueleto contiene menos carbonato de magnesio y los brazos son más largos. Sobre la tolerancia a cambios extremos de temperatura, probablemente se incluyen tipos tanto euritéricos como estenotéricos (Moore y Teichert, 1978), es decir, los que soportan un mayor rango de temperaturas y los que toleran un rango más estrecho, respectivamente.

El hallazgo de crinoideos fósiles asociados con otros grupos supone que presentaban relaciones sinecológicas importantes. Se han interpretado relaciones de comensalismo entre crinoideos y gasterópodos platicerátidos, y con organismos que se alimentaban de partículas en suspensión, tales como briozoarios, corales, bivalvos y ofiuroides. Esto se deduce debido a que se han encontrado crinoideos con hoyos o vesículas en el tegmen y el tallo (Ausich y Simms, 1999). Este comportamiento supondría una ventaja para los grupos que se alimentan de partículas en suspensión, ya que al subirse sobre los brazos o el tallo del crinoideo podían alcanzar un mayor nivel en la columna de agua, lo que finalmente les permitía alcanzar el alimento que no llegaba al fondo oceánico. Además de estos organismos, se cree que muchas de las heridas encontradas en los fósiles de crinoideos pudieron haberse originado por poliquetos parásitos (Ausich y Simms, 1999).

Los crinoideos se pueden clasificar como buscadores de corrientes o reófilos o como organismos que evitan las corrientes, o reófobos. Los reófilos probablemente emplearon un modo de alimentación llamado filtración braquial en forma de abanico; en esta postura, los brazos y las pínulas se despliegan para formar un abanico de filtración braquial, con el lado aboral hacia la corriente de agua. De esta manera, el organismo se alimenta filtrando plancton desde la corriente de agua horizontal y empleando una red de mucus formada por los tubos de alimentación erectos para interceptar partículas de alimentación detríticas y planctónicas. Los reófobos probablemente emplearon un modo de alimentación conocido como de tazón colector, con los brazos extendidos horizontalmente, y el alimento siendo recolectado desde la materia planctónica y detrítica establecida. Este tipo de alimentación se pudo haber desarrollado más en crinoideos con brazos no divididos ni pinulados (ej. gasterocómidos y pisocrínidos). Muchos inadunados no pinulados y flexibilia pudieron haber empleado un modo de alimentación basado en la red mucosa, pero de manera limitada. En cambio, crinoideos pinulados como los camerados, inadunados avanzados y articulados habrían podido usar una filtración braquial en forma de abanico (Moore y Teichert, 1978).

La mayoría de las ocurrencias fósiles de crinoideos casi completos evidencia tendencias a hacer agrupaciones y vivir uno cerca del otro. Se conoce muy bien que los crinoideos actuales

pueden concurrir en agregaciones muy grandes de hasta diez mil individuos, si las condiciones ecológicas son las óptimas. En organismos fósiles, estas agrupaciones podían ser de especies diferentes, o bien, monoespecíficas (Moore y Teichert, 1978). La ventaja en el caso de las agrupaciones monoespecíficas residía en que, al tener fertilización externa, la cercanía evitaría una dispersión grande de gametos, asegurando una mayor fertilización de huevos. Algunos crinoideos también solían ser habitantes de zonas arrecifales exclusivamente, aunque hay otros que podían encontrarse tanto en áreas arrecifales como fuera de ellas (Moore y Teichert, 1978).

Durante el Paleozoico Inferior a Medio, los crinoideos debieron haber competido con otros equinodermos como los cistoideos y los blastoideos por los mejores sitios para vivir. Se ha hablado que pudo haber existido una partición de microhábitats entre cistoideos y crinoideos pero no se ha comprobado (Moore y Teichert, 1978). No obstante, desde un inicio, los crinoideos comenzaron a ser más numerosos y los hábitats de los blastoideos y cistoideos comenzaron a restringirse, aunque Crinoidea debió haber tenido la capacidad de ocupar nuevos hábitats que sus parientes más cercanos no pudieron explotar; quizás esa capacidad se basa en que los crinoideos pudieron desarrollar tallos más largos que sus parientes equinodermos pedunculados, con tallos de apenas unos centímetros de altura, evitando la competencia con habitantes bentónicos.

El registro fósil no dice mucho sobre depredadores potenciales de este grupo, salvo la sugerencia de que tiburones bradiodontes o hibodontes del Paleozoico pudieron haber consumido las coronas de los crinoideos (Laudon, 1957). No obstante, se sabe que durante el Cenozoico el número de depredadores como los crustáceos decápodos y peces óseos aumentó y se diversificó (Oji, 2001).

Los crinoideos no presentan una reproducción asexual aparente y sólo se conoce la sexual. Las gónadas se alojan en pínulas especializadas que se interpretan como órganos de almacenamiento. Cuando están en temporada reproductiva, varios organismos se agrupan y liberan sus gametos al mismo tiempo; los machos lo hacen primero, lo que probablemente estimula la liberación de los huevos por parte de las hembras (Moore y Teichert, 1978).

### **4. 3. Distribución temporal**

Los crinoideos aparecen en el registro fósil a partir del Ordovícico Inferior y durante el Paleozoico Superior, específicamente en el Misisípico, alcanzaron su mayor diversidad genérica (Kammer y Ausich, 2006). La extinción del Pérmico-Triásico redujo considerablemente su diversidad y sólo una subclase (Articulata) continuó desarrollándose a lo largo del Mesozoico y Cenozoico. De acuerdo a Ausich (1999), el origen de los crinoideos pudo ser a partir de un ancestro rombífero y *Aethocrinus*, encontrado en el Tremadociano Tardío-Arenigiano de Francia, es el

crinoideo reconocido más antiguo. Otro estudio (Guensburg y Sprinkle, 2001) propone que los crinoideos se originaron como un grupo independiente durante el Cámbrico Medio-Tardío, a partir de un ancestro edrioasteroide.

En particular, la subclase Cladida es vista como el linaje ancestral, derivado de Aethocrinea, con un origen durante el Arenigiano (Ordovícico Temprano) (Ausich, 1998) y llegando algunos géneros incluso hasta el Triásico (Moore y Teichert, 1978). Entre los cládidos, los miembros del suborden Poteriocrinina (de acuerdo a la clasificación de Moore y Teichert, 1978) presentan un rango en edad que va del Devónico Temprano hasta finales del Pérmico, encontrándose excepcionalmente algunos géneros durante el Triásico. En la Figura 5 se muestra la distribución estratigráfica de la Clase Crinoidea, del Orden Cladida y del Suborden Poteriocrinina durante el Paleozoico y Triásico.

TAXON	CÁMBRICO			ORDOVÍCICO			SILÚRICO			DEVÓNICO			CARBONÍFERO			PÉRMICO			TRIÁSICO			
	I	M	S	I	M	S	I	M	S	I	M	S	I	M	S	I	M	S	I	M	S	
CLASE CRINOIDEA		■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
ORDEN CLADIDA				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		■		
SUBORDEN POTERIOCRININA										■	■	■	■	■	■	■	■	■		■		

Figura 5. Alcances estratigráficos, en el Paleozoico y Triásico, de la Clase Crinoidea, Orden Cladida y Suborden Poteriocrinina de acuerdo a la clasificación de Moore y Teichert, 1978.

## 5. ÁREA DE ESTUDIO

Las rocas del Paleozoico de donde proviene el material de crinoideos del presente estudio están ubicadas muy cerca de la población de Santiago Ixtaltepec, aproximadamente a 16 km al noreste del poblado de Asunción Nochixtlán, Oaxaca, en el sureste de la Región Mixteca (Figura 6) entre las coordenadas 17° 31' - 17° 34' N y 97° 06' - 97° 07' O, a una altitud aproximada de 2300 msnm. El área está comunicada por un camino de terracería que va del pueblo de Asunción Nochixtlán hasta Santiago Ixtaltepec. Asunción Nochixtlán es enlazada vía terrestre por la carretera federal 135D que la comunica con las ciudades de Oaxaca, al sur, y Puebla al norte.

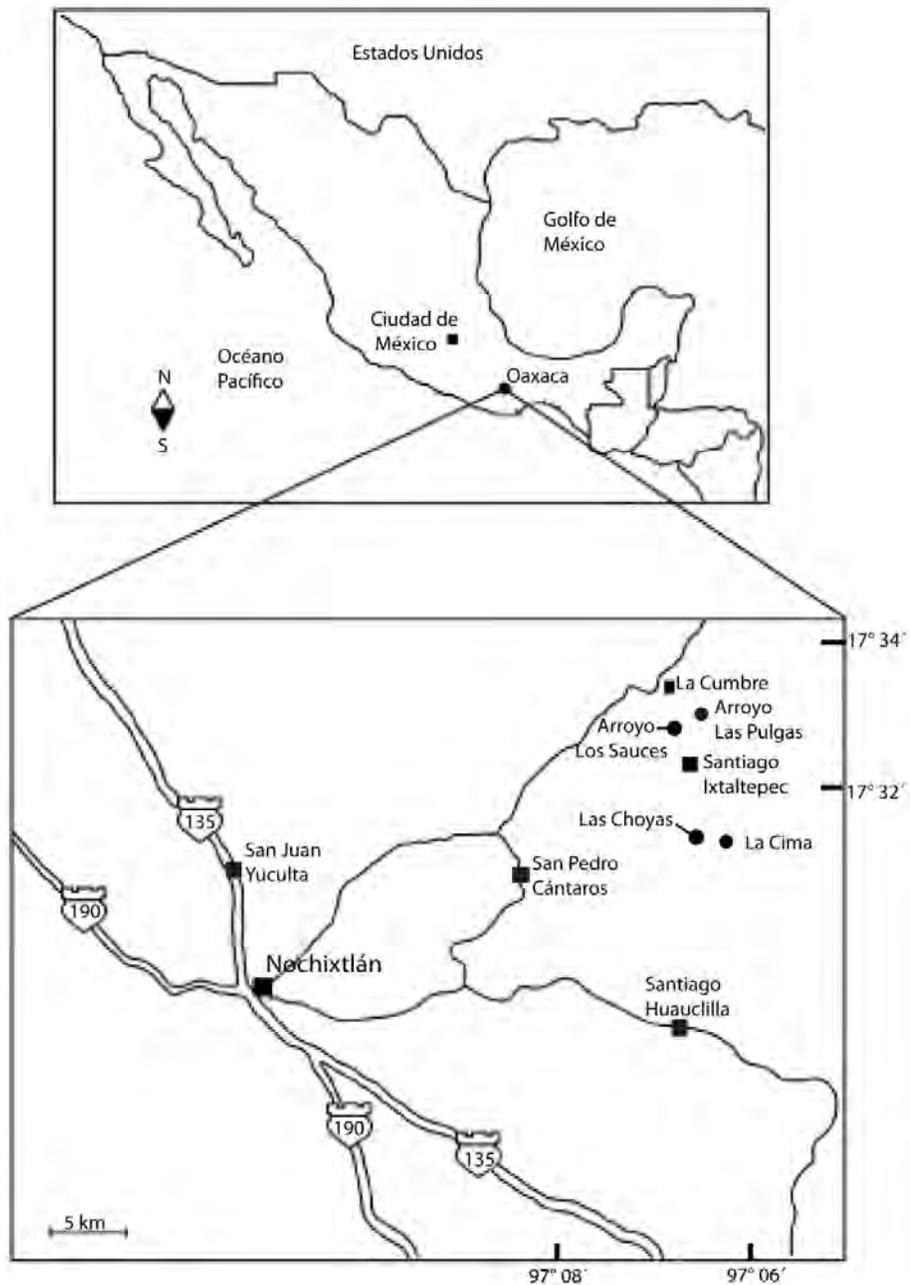


Figura 6. Ubicación de las localidades del Carbonífero de Santiago Ixtaltepec, municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Los círculos en el mapa inferior señalan las localidades en que se han realizado recolectas de crinoideos; el material de estudio se recolectó en el Arroyo de Las Pulgas, el Arroyo de Los Sauces y en Las Choyas.

Las localidades fosilíferas pertenecientes a la Formación Ixtaltepec incluyen el Arroyo de Las Pulgas, ubicado 500 m al norte de Santiago Ixtaltepec (Figura 7), en las coordenadas 17° 33' 10'' N y 97° 06' 48'' W; el Arroyo de Los Sauces, hacia el suroeste del Arroyo de Las Pulgas, en las coordenadas 17° 33' 06'' N y 97° 06' 49'' W; y Las Choyas, hacia el sur de Santiago Ixtaltepec, en las coordenadas 17° 31' 37'' N y 97° 06' 51'' W.



Figura 7. Imágenes de algunos afloramientos del Arroyo de Las Pulgas donde se han encontrado crinoideos en la Formación Ixtaltepec. En a) se muestra el contacto entre los niveles API-1 (estratos de calcarenita) y API-2 (estratos lutíficos) correspondientes al Misisípico; en b) se muestran rocas arcillosas pertenecientes al nivel API-8 del Pensilvánico.

## 6. MARCO ESTRATIGRÁFICO

En el área de Santiago Ixtaltepec aflora un paquete de rocas correspondiente a formaciones del Paleozoico Inferior y Superior y del Pérmico-Jurásico (figura 8). Las rocas que afloran en el área de Santiago Ixtaltepec, descansan sobre un basamento metamórfico de edad Precámbrica, pertenecientes al Complejo Oaxaqueño compuesto de esquisto, gneiss, granito gnéisico, aplita, pegmatita y roca verde (Fries *et al*, 1962). Solari y cols. (2003) han descrito al Complejo Oaxaqueño como una serie de tres unidades estructurales con edades de 900 a 1100 millones de años, que en común presentan paragneises y orthogneises como rocas más comunes pero que varían en composición y espesores. En el área de Santiago Ixtaltepec, sobre este basamento, en una inconformidad angular, descansan sedimentos del Cámbrico-Ordovícico correspondientes a la Formación Tiñú (figura 8). Esta formación se subdivide en un Miembro Inferior Calcáreo, con dominancia de caliza y con intercalaciones de lutita, arenisca y limolita y un Miembro Superior Lutífico que se caracteriza por la dominancia de lutita pero presentando lentes de conglomerado calcáreo, arenisca y limolita calcárea (Pantoja-Alor y Robison, 1967; Robison y Pantoja-Alor 1968; Pantoja-Alor, 1970).

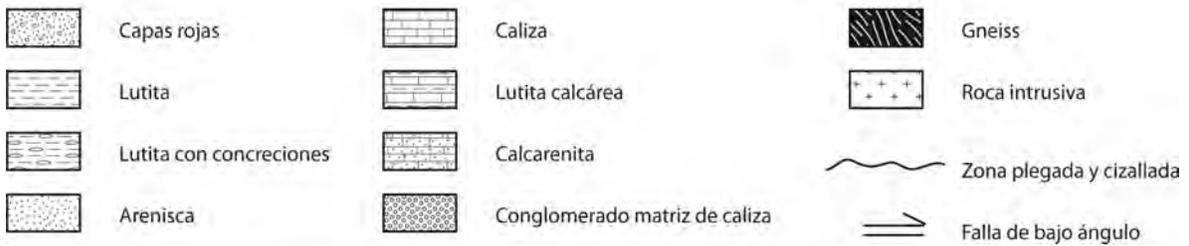
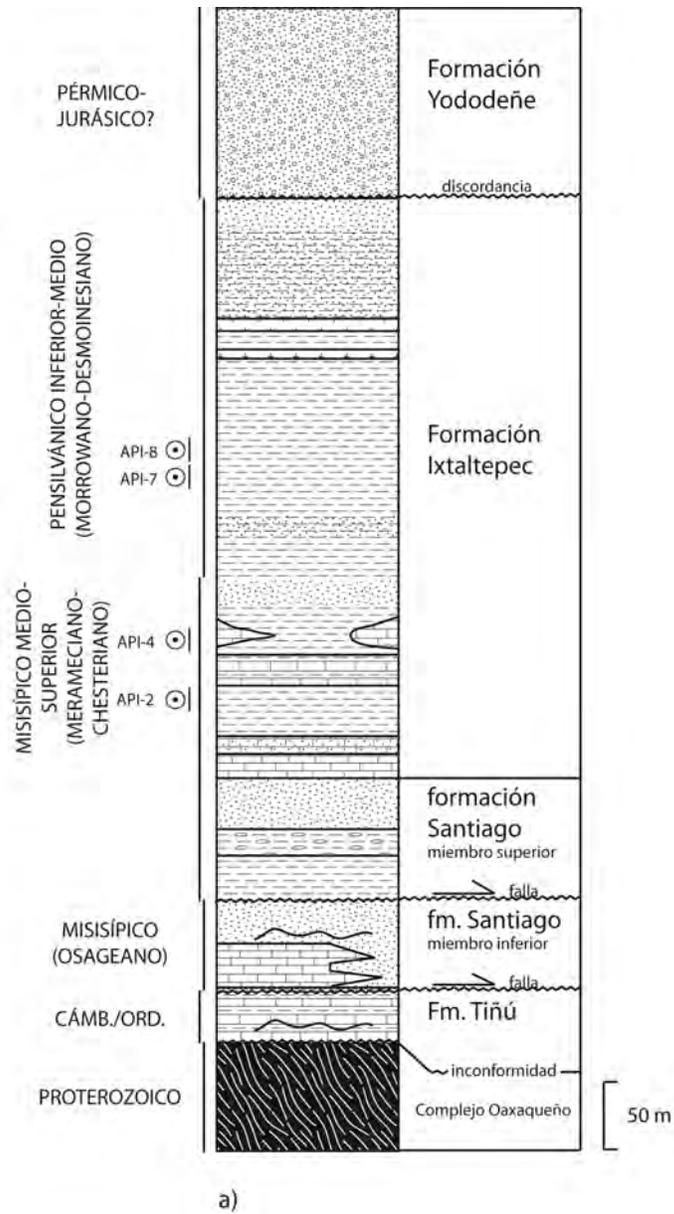


Figura 8. Columna estratigráfica de la Formación Ixtaltepec. a) representa la sección del Arroyo de Las Pulgas, localizada a 500 m al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec; API-2, API-4, API-7 y API-8 son los niveles fosilíferos en que se recolectó el material de estudio b) representa la sección de la localidad del Arroyo de Los Sauces donde ASI-2 es el nivel de origen de parte del material estudiado (Modificado de Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998 y Navarro-santillán *et al.*, 2002).

Sobreyaciendo a las rocas cámbrico-ordovícicas, también en inconformidad, se encuentra la formación Santiago (unidad informal) de edad Misisípica (figura 8) que, de acuerdo a Pantoja-Alor (1970) en su descripción original, posee un espesor de 192 m en su localidad tipo del Arroyo de Las Pulgas; esta formación fue dividida en dos miembros: el miembro inferior que inicia con un conglomerado fino de cuarzo cementado por caliza amarilla ligeramente arcillosa; le sigue una caliza amarillenta con bandas de 5-20 cm de fragmentos finos de cuarzo y pasa a una caliza gris clara con abundantes braquiópodos, esponjas y corales, que en su parte superior cambia a caliza arenosa de estratificación delgada amarilla con intercalaciones delgadas de lutita limosa y marga con abundantes moldes de braquiópodos, bivalvos, tallos de crinoideos e impresiones de briozoarios y corales. Quiroz-Barroso y cols. (2000) reportaron para esta unidad el rostroconcho *Pseudomulceodens* que señala una edad osageana (Misisípico Inferior) para las rocas portadoras, edad que Navarro-Santillán y colaboradores (2002) confirman al describir para la misma unidad diversos braquiópodos y encontrar la asociación *Lamellosathyris lamellosus-Torynifer pseudolineatus*, típicamente osageana. Estos autores midieron un espesor de 157 metros para la sección tipo de la unidad, espesor que es el que se considera en este trabajo.

El miembro superior es terrígeno e inicia con una lutita en bancos gruesos, de colores abigarrados con intercalaciones de arenisca calcárea, amarillenta, de grano fino y con intercalaciones de capas delgadas de marga limolítica; hacia la parte media se presenta una arenisca poco calcárea y amarillenta que presenta cuarzo, feldespato y mica en una matriz arcillosa (subgrauvaca cuarzosa); la parte superior está formada por lutita abigarrada en bancos gruesos con intercalaciones de arenisca calcárea que en algunas partes contienen conchas de braquiópodos, moldes de moluscos y tallos de crinoideos. En los últimos años se inició el estudio de afloramientos de este miembro en el cerro Inutoto y en sus alrededores, en donde se presenta una sucesión de rocas similar a la de la sección tipo del Arroyo de las Pulgas pero, en donde a diferencia de ésta, en diversos niveles de lutita abundan concreciones que llegan a contener diversas especies de conuláridos, braquiópodos, gasterópodos, bivalvos, nautiloideos, amonoideos, crinoideos y otros invertebrados marinos. Los estudios de esta fauna (Castillo-Espinoza, 2008; Castillo-Espinoza *et al.*, 2010; Escalante-Ruiz, 2011) indican claramente una edad del Misisípico Temprano-Medio.

Las rocas de la formación Santiago pasan transicionalmente a los clásticos suprayacentes de la Formación Ixtaltepec, que en el Arroyo de Las Pulgas tiene un espesor de cerca de 400 m. Inicia con limolita, arenisca calcárea de grano fino y capas delgadas de calcarenita ligeramente arcillosa que pasan a bancos gruesos de lutita abigarrada ligeramente arenosa con intercalaciones de arenisca de grano fino; inmediatamente encima se encuentran una limolita y una arenisca de grano fino,

micácea y finalmente bancos gruesos de lutita arenosa delimitados por estratos de arenisca de grano fino y limolita. La Formación Ixtaltepec presenta una abundante fauna representada por corales solitarios, briozoarios, braquiópodos (Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1989, Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004, Torres-Martínez *et al.*, 2008), gasterópodos, bivalvos (Quiroz-Barroso y Perilliat, 1997 y 1998), trilobites (Morón-Ríos y Perrilliat, 1988), crinoideos y otros invertebrados, así como restos vegetales. De la fauna estudiada se ha logrado definir que los estratos de la parte media y superior de la Formación Ixtaltepec son del Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) y estudios en proceso han detectado la presencia de braquiópodos, como *Inflatia* y *Sinuatella*, que indican que los estratos basales de la misma unidad son del Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano).

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

El material estudiado proviene de diferentes localidades donde aflora la Formación Ixtaltepec. La primera de ellas es “el Arroyo de Las Pulgas”, donde se han realizado recolectas en estratos de lutita de los niveles estratigráficos nominados como API-2 y API-4, del Merameciano-Chesteriano, y API-7 y API-8 del Morrowano-Desmoinesiano. La segunda localidad es “el Arroyo de Los Sauces”, donde se recolectó en el nivel ASI-2, el cual se correlaciona con los niveles API-7 y API-8. La tercera localidad, llamada “Las Choyas”, está compuesta por un pequeño afloramiento, que se correlaciona por su contenido fósil con los niveles API-2 y API-4 de la sección del Arroyo de las Pulgas. Este afloramiento está casi cubierto en su totalidad por vegetación, lo que no permite medir una sección adecuada.

En la región se ha determinado que se trataba de un ambiente sedimentario marino, de aguas poco profundas bajo condiciones de alta energía, esto con base en el estudio de acritarcas (Rodríguez, 1983). Por su parte Malpica, en 1978, estipula que las condiciones de sedimentación pueden ser el reflejo de un depósito en una superficie nerítica o al margen tal vez de una cuenca.

El análisis de minerales ferromagnesianos indica que las condiciones en la parte basal de la formación eran reductoras pero en el resto de la formación se infieren condiciones oxidantes (Morales-Soto, 1984). El mismo autor indica que las comunidades encontradas en la formación se depositaron *in situ* debido al alto grado de desarrollo de las partes esqueléticas, su baja alteración anterior al enterramiento, y a la falta de evidencia de un ambiente sometido a corrientes. Por otra parte, el análisis de los sedimentos indica que los organismos encontrados en la formación se depositaron en un ambiente de plataforma continental externa, con aguas bien iluminadas,

oxigenadas, de salinidad normal, templadas, de una profundidad de 50-200 m y con poca variación en la energía mecánica (Morales-Soto, 1984).

## **7. OBJETIVOS**

### **7.1. General**

- Contribuir al conocimiento del registro fósil de crinoideos paleozoicos de México a través del estudio sistemático de la fauna de crinoideos carboníferos de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.

### **7.2. Específicos**

- Realizar la determinación o identificación y descripción de los crinoideos presentes en la Formación Ixtaltepec en sus afloramientos de la región de Santiago Ixtaltepec.
- Analizar las implicaciones bioestratigráficas, paleobiogeográficas y paleoambientales de los crinoideos de la Formación Ixtaltepec.

## **8. HIPÓTESIS**

Los crinoideos asociados a la Formación Ixtaltepec representan taxa no estudiados previamente en México. Su estudio sistemático permitirá establecer la diversidad taxonómica presente en las localidades de estudio, aportar nuevos datos que enriquezcan los análisis de las condiciones paleoambientales bajo las que se desarrolló la comunidad asociada a la Formación Ixtaltepec y generar información taxonómica nueva de utilidad en el análisis paleobiogeográfico de las faunas del Paleozoico de México.

## **9. METODOLOGÍA**

- Se realizaron cuatro salidas a la región de Nochixtlán durante las cuales se realizaron recolectas de diversos ejemplares de crinoideos, la mayoría consistentes en placas columnares y algunos cálices con brazos articulados. Este material se encontró preservado autigénicamente con detalles de la superficie de las facetas articulares de las placas columnares, de los perfiles longitudinales y noditaxis de pluricolumnas y del arreglo de las placas tecales y braquiales en cálices y brazos. Ocasionalmente, se logró encontrar placas columnares permineralizadas, así como una corona permineralizada parcialmente completa.
- El material fue etiquetado y registrado en la libreta de entrada del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

- Se analizó el material recolectado en las salidas de campo mencionadas, así como el recolectado en el periodo de los años 1982 a 2010 por personal académico y estudiantes del Museo de Paleontología.
- El material fue limpiado con pinceles suaves, así como con aire a presión para eliminar el exceso de sedimento. Los ejemplares parcialmente rotos fueron tratados con acetato de celulosa para evitar su separación.
- Se realizaron observaciones en microscopios estereoscópicos Carl Zeiss Stemi DV4 para observar las estructuras a detalle y hacer las mediciones correspondientes. Estas mediciones incluyeron la longitud (o altura) y el ancho de la corona, la copa, las placas braquiales y las placas tecales, así como el diámetro del lumen, del crenulario, de la areola y de la faceta en el caso de las placas columnares. Para una mejor comparación se calcularon una serie de índices que señalan la relación morfométrica entre el diámetro de cada una de las estructuras (lumen, crenulario, areola y perilumen) de las placas columnares con el diámetro total de la faceta.
- Se hicieron moldes de caucho-silicón a partir de los ejemplares conservados como moldes en bajo relieve que permitieron la mejor observación de detalles que en el fósil original son difíciles de ver.
- Los duplicados en caucho-silicón y los ejemplares originales, conservados en moldes o perm mineralizados, fueron fotografiados a aumentos variables de acuerdo a su tamaño. Para ello, se siguió la técnica de recubrimiento con cloruro de amonio con el fin de contrastar el ejemplar y destacar las diferentes estructuras. Las fotografías fueron tomadas con una cámara analógica Nikon F3 con una lente Micro de 50 mm. Las ampliaciones más utilizadas fueron 1x, 1.5x y 2x para cálices; 1x, 2x y 3x para pluricolumnas, y 4x y 5x para placas columnares.
- La descripción y clasificación del material se realizó siguiendo los criterios propuestos por Moore y Jeffords (1968), en el caso de las placas columnares; para cálices articulados la descripción y clasificación se basó principalmente en los lineamientos que marca el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Moore y Teichert, 1978).
- Finalmente, al material seleccionado para el trabajo sistemático se le asignó un número de catálogo y fue depositado en la colección del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias cuyo acrónimo es FCMP.

## 10. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

En esta sección se muestran las descripciones y determinaciones de los taxones y parataxones que se encuentran en la Formación Ixtaltepec. En la primera parte se encuentran las descripciones de los cálices clasificados de acuerdo a la taxonomía tradicional basada en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Moore y Teichert, 1978) y en el segundo punto de este apartado se presentan las descripciones de las placas columnares clasificadas de acuerdo a la propuesta parataxonómica de Moore y Jeffords (1968).

### 10. 1. Descripción de cálices

El material estudiado correspondiente a los cálices, está registrado con el número de entrada del Museo, cuyo formato es 00 / 000; los primeros dos dígitos indican el año en que el material fue recolectado y los siguientes tres dígitos, el orden en la lista de la libreta de entrada del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias. Adicionalmente, en algunas rocas se presenta más de un ejemplar, por lo que la roca está registrada con el formato previamente establecido y para diferenciar cada uno de los ejemplares de crinoideos contenidos en la roca, se le dio a cada uno de ellos una letra del alfabeto (formato 00 / 000a).

Subclase Cladida Moore y Laudon, 1943

Orden Dendrocrinida Bather, 1899

Superfamilia Incierta

Familia Bridgerocrinidae Webster y Lane, 2007

Género *Ekteinocrinus* Webster y Lane, 2007

Especie tipo. *Ekteinocrinus battleshipensis* Webster y Lane, 2007, del Pérmico de Nevada.

DIAGNOSIS. Corona cilíndrica y elongada; copa mediana en forma de tazón con una base plana; diez brazos; ramificación isótoma; braquiales ligeramente cuneadas con una cresta angular media proximalmente, llegando a ser redondeada distalmente; sólo una primibraquial axilar y elongada; tallo redondeado y heteromórfico.

*Ekteinocrinus* sp.

Lámina 1 (a-o)

DESCRIPCIÓN. Corona cilíndrica y elongada; copa cónica con la base plana. Ramificación isótoma con brazos que se bifurcan una vez en la primibraquial 1. Cinco brazos preservados en una

cara. Radiales y basales prominentes con suturas claras e impresas. Anillo infrabasal sólo visible en uno de los ejemplares donde se observan las puntas distales de las placas infrabasales. Anillo basal que no muestra en perfil las partes proximales de las basales; la forma de las basales es difícil de determinar pero aparentemente es hexagonal o heptagonal; las basales son de menor tamaño que las radiales, son convexas transversal y longitudinalmente, tan largas como anchas, en aparente contacto con la columna o bien con las puntas de las placas infrabasales. Las radiales son grandes, más anchas que largas, convexas transversalmente y ligeramente cóncavas longitudinalmente. Facetas articulares radiales ocupando la superficie entera de las radiales, con suturas abiertas que separan las radiales de las primibraquiales. Presenta tres placas anales en arreglo normal en el lado posterior; la primianal, de mayor tamaño que el resto de las placas anales, descansa sobre el costado derecho de la basal CD y en su extremo más proximal, sobre la basal BC; la secundianal se encuentra por arriba y a la izquierda de la primianal en contacto con la basal CD en un área muy pequeña; hasta más de la mitad de la placa terciinal, llega a sobresalir de la cima radial ubicándose justo encima de la primianal. Braquiales elongadas, de rectangulares a ligeramente cuneadas, convexas transversalmente y ligeramente cóncavas longitudinalmente con una cresta media recta que corre longitudinalmente; sólo se presenta una primibraquial por radio, es axilar y con forma parecida a un reloj de arena; la primibraquial A es la más larga con una base muy ancha, del ancho de la radial subyacente, adelgazándose a la mitad de la altura y ensanchándose levemente en la parte superior para formar los hombros donde descansan las secundibraquiales; la primibraquial B es la más corta de todas las primibraquiales, con una longitud poco más de la mitad de la longitud de la primibraquial A. Las secundibraquiales son elongadas, algunas con una pínula que se origina en la parte distal a los lados de las placas. El tallo se encuentra mal preservado.

TABLA 1. Medidas de las estructuras de *Ekteinocrinus* sp. a partir de los ejemplares 09/685 y 09/686, que corresponden a un molde y un contramolde. En la tabla se incluye el valor máximo medido de la estructura y se indica en qué ejemplar fue medida la estructura.

<b>Estructura</b>	<b>Medida (mm)</b>
<b>Longitud de la corona<sup>a</sup></b>	20
<b>Ancho de la corona<sup>a</sup></b>	9.04
<b>Longitud de la copa<sup>a</sup></b>	2.67
<b>Ancho de la copa<sup>a</sup></b>	7.16
<b>Longitud basal AB<sup>*,a</sup></b>	1.27
<b>Ancho basal AB<sup>a</sup></b>	2.32

TABLA 1 (Continuación). Medidas de las estructuras de *Ekteinocrinus* sp. a partir de los ejemplares 09/685 y 09/686, que corresponden a un molde y un contramolde. En la tabla se incluye el valor máximo medido de la estructura y se indica en qué ejemplar fue medida la estructura.

<b>Longitud radial A<sup>a</sup></b>	<b>1.72</b>
<b>Ancho radial A<sup>a</sup></b>	3.00
<b>Longitud primibraquial A<sup>a</sup></b>	4.02
<b>Ancho primibraquial A<sup>a</sup></b>	2.67
<b>Longitud primibraquial B<sup>a</sup></b>	2.3
<b>Ancho primibraquial B<sup>a</sup></b>	2.97
<b>Longitud primibraquial C<sup>*,a</sup></b>	3.3
<b>Longitud primibraquial D<sup>*,b</sup></b>	3.24
<b>Ancho primibraquial D<sup>b</sup></b>	3.08
<b>Longitud primibraquial E<sup>*,a</sup></b>	2.84
<b>Longitud primianal<sup>b</sup></b>	1.56
<b>Ancho primianal<sup>b</sup></b>	1.33
<b>Longitud secundianal<sup>b</sup></b>	1.27
<b>Ancho secundianal<sup>b</sup></b>	1.16
<b>Longitud tercianal<sup>b</sup></b>	1.18
<b>Ancho tercianal<sup>b</sup></b>	1.2

\* Medida establecida a partir de placas incompletas o mal preservadas.

<sup>a</sup> Medida tomada del ejemplar 09/685a.

<sup>b</sup> Medida tomada del ejemplar 09/686a.

DISCUSIÓN. Los ejemplares de Ixtaltepec se parecen a los del género *Trautscholdicrinus* del Carbonífero Superior de Moscú (Moore y Teichert, 1978) por una bifurcación en la primera primibraquial, la cual es de forma de reloj de arena y alta; no obstante se diferencian en que ésta en *Trautscholdicrinus* es ligeramente más ancha y las secundibraquiales, aunque son ligeramente cuneadas, no son tan largas ni tan delgadas. Por otra parte, en *Permiocrinus* del Pensilvánico Superior de Indonesia (Moore y Teichert, 1978) las braquiales son rectangulares y la copa es muy baja con respecto a la de *Ekteinocrinus* sp. El ejemplar mexicano se distingue de *Lanecrinus*, del Carbonífero de Estados Unidos (Kammer y Ausich, 1993; Ausich *et al.*, 2000) por sus braquiales que son de forma rectangular y aproximadamente del mismo tamaño, en *Lanecrinus* las braquiales son muy cuneadas, dándole a los brazos una forma de zig-zag. Una mayor semejanza se encontró con *Bridgerocrinus* del Devónico Superior-Misisípico Inferior de Estados Unidos (Moore y

Teichert, 1978) por presentar muchas de las características observadas en el ejemplar de Ixtaltepec. Las diferencias más notables entre *Ekteinocrinus* sp. y *Bridgerocrinus* son que en este último es posible ver el anillo infrabasal en una vista de perfil y, por lo tanto, es visible el contacto entre la columna y el anillo infrabasal; además presenta braquiales con pínulas más largas y algunas ramificaciones se dan en la primibraquial 2 o 3.

Los especímenes de Oaxaca difieren del resto de los géneros de la familia Bridgerocrinidae por la copa en forma de tazón de tamaño medio, mientras que en *Ekteinocrinus* sp., ésta es de baja altura.

La principal diferencia encontrada entre los ejemplares de Oaxaca y la especie tipo *Ekteinocrinus battleshipensis* del sur de Nevada es el arreglo de las placas anales, donde la última especie presenta la subcondición menoplax 5 (Webster y Lane, 2007) caracterizada por la ocurrencia de tres placas anales en la copa, con la primianal en contacto con la basal CD (Webster y Maples, 2006), mientras que la especie de Ixtaltepec despliega una subcondición menoplax 4 con la primianal en contacto tanto con la basal CD como con la BC. Además, la sutura abierta entre radiales y braquiales es mucho mayor en la especie de Oaxaca.

Estas diferencias son suficientes para asegurar que el material estudiado pertenece a una especie distinta a la especie tipo *E. battleshipensis* Webster y Lane, 2007 hallada en la Formación Bird Spring del sur de Nevada, EU.

PROCEDENCIA. Los especímenes descritos provienen del nivel API-8, correspondiente al Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) en su sección del Arroyo de Las Pulgas, Formación Ixtaltepec.

DISTRIBUCIÓN. El género *Ekteinocrinus* es reportado para el Pérmico (Wolfcampiano) del estado de Nevada (Webster y Lane 2007).

MATERIAL DESCRITO. Tres ejemplares en rocas con números de entrada 09/685 (molde) y 09/686 (contramolde).

Orden Poteriocrinida Jaekel, 1918

Superfamilia Scytalocrinoidea Moore y Laudon, 1943

Familia Scytalocrinidae Moore y Laudon, 1943

Género *Hydriocrinus* Trautschold, 1867

Especie tipo. *Hydriocrinus pusillus* Trautschold, 1867, del Moscoviano de Rusia.

DIAGNOSIS. Un scytalocrínido con una copa cónica, infrabasales prominentes visibles en perfil, con braquiales fuertemente cuneadas y diez brazos que se bifurcan en la primera primibraquial, columna transversalmente pentagonal.

*Hydriocrinus* sp.

Lámina 1 (p), lámina 2 (a-d)

DESCRIPCIÓN. Corona larga y estrecha. Copa cónica de tamaño medio; la relación ancho/largo de la copa es de 1.5. Brazos delgados con ramificación en la primibraquial 1; por arriba de las primibraquiales no hay evidencia de nuevas bifurcaciones. Cinco infrabasales prominentes, pentagonales, visibles de perfil, casi tan altas como las radiales, más altas que anchas, rectas longitudinalmente y ligeramente convexas transversalmente, con sus bases planas delineando el contorno de la columna. Las basales grandes, hexagonales, más altas que las radiales, más altas que anchas, rectas longitudinalmente y ligeramente convexas transversalmente. Las radiales son grandes, más anchas que altas, convexas longitudinal y transversalmente. Facetas articulares radiales plenarias con un margen externo muy estrecho. La sutura es abierta entre la radial y la primibraquial, excepto en el radio D. Sólo un pequeño fragmento conservado de placa anal X, cuya mitad superior se extiende por encima de la cima radial. Primibraquial 1 de forma pentagonal y axilar. Secundibraquiales delgadas, cuneadas, más largas que anchas y las más largas encontrándose en la parte proximal, siendo más pequeñas en la parte distal. Pínulas no conservadas. Columna heteromórfica, de forma pentagonal transversalmente.

TABLA 2. Medidas de las estructuras de *Hydriocrinus* sp. correspondientes al ejemplar 10/418.

<b>Estructura</b>	<b>Medida (mm)</b>
<b>Longitud de la corona</b>	33.91
<b>Ancho de la corona</b>	19.4
<b>Longitud de la copa</b>	10.45
<b>Ancho de la copa</b>	16.05
<b>Longitud infrabasal E</b>	3.49
<b>Ancho infrabasal E</b>	2.8
<b>Longitud basal DE</b>	6.26
<b>Ancho basal DE</b>	5.42
<b>Longitud radial E</b>	4.03
<b>Ancho radial E</b>	5.84
<b>Longitud primibraquial E*</b>	4.28
<b>Ancho primibraquial E</b>	5.07
<b>Longitud secundibraquial 2 (brazo D)</b>	2.74
<b>Ancho secundibraquial 2 (brazo D)</b>	2.19

\* Medición aproximada debida a la mala preservación

DISCUSIÓN. En general, la preservación de las primibraquiales es buena excepto en los radios B y D en los que es difícil determinar la forma pentagonal. La primibraquial D tiene una forma aparentemente cuadrangular, lo que podría fácilmente confundirse como un radio átomo; sin embargo, se considera que el lado izquierdo de la primibraquial D, así como el brazo izquierdo que nace de esta placa no se conservaron sobre el sedimento. El fragmento que se observa de la anal X presenta una posición elevada con respecto a la radial C, pero esta misma radial también se encuentra en una posición elevada con respecto a la radial B, e incluso, la radial D se encuentra fuera de su posición, lo que indica claramente que, al momento de caer en el sedimento, el cáliz sufrió un deslizamiento que impidió el acomodo normal de las placas de la copa. Esto impide determinar si en realidad la anal X en su posición normal sobresalía de la cima radial (como se puede ver en el espécimen estudiado) o si estaba al nivel de la cima radial, como es característico en las diferentes especies del género *Hydriocrinus*.

El ejemplar encontrado en rocas de la Formación Ixtaltepec se asemeja al género *Gilmocrinus* del Carbonífero Inferior de Estados Unidos y Gran Bretaña (Moore y Teichert, 1978) pero la especie descrita presenta una ramificación en la primibraquial 1, mientras que en *Gilmocrinus* usualmente no hay ramificaciones. Se asemeja al género *Melbacrinus* del Pensilvánico Superior de Estados Unidos (Moore y Teichert, 1978) pero las primibraquiales en *Melbacrinus* son muy elongadas. Por la forma de la copa y el hecho de ser la primibraquial 1 axilar, se compara con *Cosmetocrinus* del Misisípico de Estados Unidos (Moore y Teichert, 1978), pero este género presenta una o dos bifurcaciones adicionales y en el espécimen estudiado no hay evidencia de más bifurcaciones por encima de la primibraquial. Se han encontrado algunas diferencias entre el espécimen de Ixtaltepec con las especies reportadas de *Hypselocrinus* del Misisípico de Estados Unidos (Moore y Teichert, 1978), como son suturas abiertas entre radiales y braquiales, una copa más ancha y una columna pentagonal, rasgos presentes en el ejemplar de Oaxaca.

El morfotipo estudiado se comparó con la descripción de la especie tipo del género *Hydriocrinus pusillus* del Moscoviano de Rusia (Trautschold, 1867) pero esta última especie tiene una copa mucho más elongada y el ancho es proporcionalmente menor.

Además de la especie tipo, otras especies incluidas dentro del género son: *Poteriocrinus barumensis* Whidborne, 1898; *Mariocrinus? mundus* Whidborne, 1898; *Scaphiocrinus? plumifer* Whidborne, 1898; *Hydriocrinus ratingensis* Schmidt, 1930; *Hydriocrinus? rosei* Moore y Plummer, 1938; *Scaphiocrinus salebrosus* Whidborne, 1898; *Poteriocrinus tensus* Whidborne, 1898; *Scaphiocrinus transciscus* Whidborne, 1898; *Hydriocrinus lorraineae* Strimple y Watkins, 1969; *Hydriocrinus turbinatus* Strimple, 1971; *Hydriocrinus acehillensis* Pabian y Strimple, 1985.

Las especies *Poteriocrinus barumensis*, *Mariocrinus? mundus*, *Scaphiocrinus? plummifer*, *Scaphiocrinus? salebrosus*, *Poteriocrinus tensus* y *Scaphiocrinus transcisus* del Carbonífero Inferior de Inglaterra (Whidborne, 1898), fueron asignadas por Schmidt (1930) al género *Hydriocrinus*, pero, de acuerdo a Strimple y Watkins (1969), estas especies no pertenecen al género o no exhiben las características propias de la especie tipo. Además, presentan características, como la forma de la columna, de la copa, de las placas tecales y de las braquiales, que difieren fuertemente de la especie hallada en la región de Santiago Ixtaltepec.

Por presentar una copa más baja, el espécimen de Ixtaltepec fue comparado con *Hydriocrinus turbinatus* de la Formación Wann del Missouriano (Pensilvánico) de Oklahoma (Strimple, 1971), sin embargo, el primero tiene primibraquiales de poca altura, en tanto que *H. turbinatus* presenta primibraquiales elongadas. *H. lorraineae* del Desmoinesiano de Texas (Strimple y Watkins, 1969) tiene primibraquiales de menor altura, similares a las primibraquiales del morfotipo, pero la forma de la copa es más parecida a la de *H. pusillus*, es decir, es más elongada y angosta. *H.? rosei* de la Caliza Brentwood del Morrowano de Oklahoma (Moore y Plummer, 1938) posee una copa de forma muy parecida al espécimen estudiado pero la ocurrencia de una superficie finamente ornamentada indica que se trata de especies diferentes. En *Hydriocrinus acehillensis*, de la Lutita Stull del Pensilvánico Tardío de Nebraska (Pabian y Strimple, 1985) la copa es más alta y no se abre demasiado en la parte distal, por lo que presenta una forma de un cono muy delgado; además la columna es subpentagonal en sección transversal.

Las diferencias encontradas entre el material descrito y las especies previamente conocidas permiten establecer que el espécimen de la región de Ixtaltepec representa una nueva especie del género *Hydriocrinus*.

**PROCEDENCIA.** El ejemplar procede del nivel API-7? de la Formación Ixtaltepec, sección tipo del Arroyo de Las Pulgas. Durante la recolecta del material no se ubicó con exactitud el nivel de origen pero se asigna tentativamente al nivel API-7 del Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) por haber sido recolectado en el Arroyo de Las Pulgas y por las similitudes de la roca (tipo de clastos, color y color de intemperismo) en que se encuentra con las del nivel señalado.

**DISTRIBUCIÓN.** El género se encuentra distribuido en diversas localidades del Pensilvánico de Oklahoma, Texas y Nebraska, en Estados Unidos (Strimple, 1971; Moore y Plummer, 1938; Strimple y Watkins, 1969; Pabian y Strimple, 1985) y en el Moscoviano de Rusia (Trautschold, 1867).

**MATERIAL DESCRITO.** Ejemplar que consta de molde y contramolde con número de entrada 10/418.

Familia Scytalocrinidae Moore y Laudon, 1943

Género indeterminado 1

Lámina 2 (e-f)

DESCRIPCIÓN. Scytalocrínido dicíclico con una corona de altura media, expandida hacia arriba; copa cónica, baja, de base convexa, sin braquiales fijas ni interradales, ligeramente más ancha que alta, con una razón ancho/largo de 1.18. Cuatro brazos visibles, firmes, redondeados, con apariencia de columna homeomórfica. Cinco infrabasales pentagonales visibles de perfil, que se curvan hacia arriba, ocupan menos del 25% de la altura de la copa y son igual de anchas que altas. Cinco basales, más altas que anchas, hexagonales. Radiales grandes, pentagonales, con una altura de aproximadamente el 40% de la altura de la copa, ligeramente más anchas que altas. Facetas articulares no visibles con suturas entre radiales y primibraquiales no abiertas. Primibraquiales grandes y pentagonales, de ancho y altura similares a la radial subyacente; aparentemente cada radio con una sola primibraquial, que es axilar, aunque debido a la mala conservación de algunos brazos y de una primibraquial es difícil asegurar esta condición en todos los radios. Secundibraquiales más anchas que altas y las braquiales proximales más altas que las distales. Las pínulas conservadas en uno de los lados de un brazo, de corta longitud y muy delgadas. Columna no preservada.

TABLA 3. Medidas de las estructuras del ejemplar 10/416.

<b>Estructura</b>	<b>Medida (mm)</b>
<b>Longitud de la corona *</b>	53.68
<b>Ancho de la corona</b>	49.84
<b>Longitud de la copa</b>	10.25
<b>Ancho de la copa</b>	14.2
<b>Longitud infrabasal</b>	2.7
<b>Ancho infrabasal</b>	2.39
<b>Longitud basal</b>	4.66

TABLA 3 (continuación). Medidas de las estructuras del ejemplar 10/416.

<b>Ancho basal</b>	<b>3.83</b>
<b>Longitud radial</b>	5
<b>Ancho radial</b>	5.42
<b>Longitud primibraquial (primaxil)</b>	4.06
<b>Ancho primibraquial (primaxil)</b>	5.57
<b>Longitud secundibraquial 2</b>	1.7
<b>Ancho secundibraquial 2</b>	2.8

\* Medida establecida desde la base de la corona hasta la punta del brazo más alto

DISCUSIÓN. El ejemplar de Santiago Ixtaltepec se asigna a la Familia Scytalocrinidae por la forma de la copa, de las placas que la forman y por tener dos brazos derivados de una sola división isótomica sobre la primibraquial. La copa del espécimen semeja a las copas de los géneros de la familia Blothrocrinidae que se distingue por presentar brazos con numerosas ramificaciones. Aunque la preservación de la copa es muy buena, la mala preservación o la ausencia total de algunos brazos hacen difícil reconocer el número de primibraquiales por radio así como el número de ramificaciones. Otros géneros de la familia Scytalocrinidae carecen de ramificaciones por encima de las primibraquiales; de ellos el material de Oaxaca se distingue de *Phacelocrinus* del Carbonífero Inferior de Estados Unidos (Kirk, 1940; Moore y Teichert, 1978) porque en el ejemplar, las braquiales no son cuneadas y la copa es cónica. A su vez, el ejemplar de Oaxaca es diferente a *Morrowcrinus* del Morrowano de Estados Unidos (Moore y Teichert, 1978) quien no presenta la corona con brazos expandidos y posee primibraquiales de menor altura. *Ophiurocrinus* del Carbonífero de Rusia y Gran Bretaña (Moore y Teichert, 1978), a diferencia del material en estudio, presenta braquiales cortas que varían en altura, siendo de bajas a muy bajas. Por otra parte, *Melbacrinus* del Pensilvánico Superior de Estados Unidos (Moore y Teichert, 1978) posee primibraquiales demasiado elongadas. *Hydrocrinus* del Pensilvánico de Estados Unidos y Rusia (Moore y Teichert, 1978) tiene una copa más elevada y primibraquiales menos anchas y cuneadas. Con *Hypselocrinus* del Misisípico Inferior de Estados Unidos (Moore y Teichert, 1978), el ejemplar de Oaxaca comparte la forma de la copa y las infrabasales prominentes visibles en vista lateral, pero *Hypselocrinus* se distingue por la presencia de braquiales fuertemente cuneadas y brazos más angostos. La forma general de los brazos y el tamaño de las braquiales permiten compararlo con algunas especies de *Scytalocrinus*; no obstante, este género se caracteriza por una copa en forma de

tazón o cónica truncada, así como un arreglo de los brazos en posición más encerrada. Las diferencias que se encuentran entre el ejemplar oaxaqueño y los géneros reconocidos de la familia Scytalocrinidae indican que se trata de un género diferente.

PROCEDENCIA. El ejemplar analizado proviene de una lutita gris oscura del nivel API-2 correspondiente al Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano) del Arroyo de Las Pulgas, Formación Ixtaltepec, Oaxaca.

MATERIAL DESCRITO. Ejemplar con número de entrada 10/416.

Familia Aphelecrinidae Strimple, 1967

Género *Cosmetocrinus* Kirk, 1941

Especie tipo. *C. gracilis* Kirk, 1941, del Misisípico de Indiana.

DIAGNOSIS. Cládido de corona larga y delgada, con la copa en forma de cono; dos a tres bifurcaciones por radio; infrabasales visibles en perfil; braquiales de cuneadas a subcuneadas; primibraquial 1 axilar.

*Cosmetocrinus* sp.

Lámina 2 (g-i)

DESCRIPCIÓN. Corona alta y angosta; copa cónica de tamaño medio. Ramificación isotómica con tres bifurcaciones: la primera ocurre en la primibraquial 1; la segunda, en las secundibraquiales 7 u 8 y la tercera, en las tertibraquiales 8 o 9. Diez brazos preservados, uniseriados, en posición encerrada, en contacto cercano lateral; se observan tres radios con tres ramificaciones en cada uno de ellos, de esta observación se infiere, si el patrón de ramificación es constante, que el número total de brazos es de 40. Anillo infrabasal visible en perfil, ocupando poco menos de la cuarta parte de la altura de la copa; dos infrabasales visibles, tan anchas como altas. Anillo basal ocupando poco menos de la mitad de la altura de la copa; basales hexagonales más altas que anchas. Placas radiales de forma pentagonal, más anchas que altas y de menor altura que las basales. Suturas entre radiales y primibraquiales abiertas. Placas braquiales de corto tamaño, aparentemente sin pínulas en sus costados; primibraquiales pentagonales, igual de anchas que altas y de tamaño semejante al de las radiales; secundibraquiales de menor tamaño, la mayoría de forma rectangular, aunque algunas

ligeramente cuneadas, con una pínula en el extremo distal de cada placa; tertibraquiales pequeñas de forma cuadrangular a ligeramente subcuneada. La conservación de la columna es pobre pero la presencia de una esquina en sección transversal permite inferir una forma pentagonal en sección transversal.

TABLA 4. Medidas de las estructuras de *Cosmetocrinus* sp. correspondientes al ejemplar 10/417.

<b>Estructura</b>	<b>Medida (mm)</b>
<b>Longitud de la corona</b>	44.6
<b>Ancho de la corona</b>	13.84
<b>Longitud de la copa</b>	7.2
<b>Ancho de la copa</b>	9.08
<b>Longitud infrabasal</b>	2.25
<b>Ancho infrabasal</b>	2.08
<b>Longitud basal</b>	3.73
<b>Ancho basal</b>	2.85
<b>Longitud radial</b>	2.53
<b>Ancho radial</b>	3.48
<b>Longitud primibraquial</b>	3.2
<b>Ancho primibraquial</b>	3.49
<b>Longitud máxima secundibraquial 5</b>	1.15
<b>Ancho secundibraquial 5</b>	1.68

DISCUSIÓN. Sólo se tiene la impresión de un cáliz; no se han preservado detalles del arreglo de las placas anales, del tubo anal, ni tampoco del patrón de ramificación de todos los radios; esto hace imposible conocer la orientación del ejemplar. No obstante, la cantidad de rasgos fosilizados en este ejemplar permite asignarlo con seguridad al género *Cosmetocrinus*.

El género engloba a especies que presentan braquiales rectangulares a ligeramente cuneadas, como en el ejemplar de Ixtaltepec. Se encontraron rasgos morfológicos compartidos con *Aphelecrinus* del Misisípico de Estados Unidos y Gran Bretaña (Moore y Teichert, 1978; Kirk 1944) pero este género sólo presenta dos dicotomías de los brazos, en lugar de las tres observadas en el ejemplar. Se encuentran semejanzas con el género *Ulrichicrinus* del Misisípico-Pensilvánico Inferior de Estados Unidos (Moore y Teichert, 1978) pero en éste el número máximo de divisiones por radio es de dos. El género *Pelecocrinus* de Iowa (Kirk, 1941), igualmente tiene una sola primibraquial por radio, excepto en un radio donde tiene dos y el número de ramificaciones es de tres, pero la principal

diferencia radica en que *Pelecocrinus* exhibe una corona abierta debido a los espacios entre cada ramificación.

En el género *Paracosmetocrinus* del Misisípico de Estados Unidos (Moore y Teichert, 1978), la primera bifurcación ocurre por encima de la primibraquial 1 en el radio A. En cambio en *Cosmetocrinus*, todos los radios se bifurcan en la primibraquial 1. Aunque en el ejemplar oaxaqueño no se puede saber dónde se encuentra el radio A, sí se sabe que está entre uno de los tres preservados debido a que el lado conservado es el anterior, y todos ellos se bifurcan en la primibraquial 1.

En el caso del espécimen de *Cosmetocrinus* sp. de la Formación Banff, Alberta (Kinderhookiano), reportado por Laudon y colaboradores (1952), las placas braquiales son más rectangulares que en cualquier otra especie del género. Dichos autores hacen notar esta diferencia y argumentan que quizás su ejemplar se trate de alguna especie ancestral del stock perteneciente a *Cosmetocrinus* donde la mayor parte de las especies se caracterizan por braquiales fuertemente cuneadas. En este sentido, la especie de Ixtaltepec tendría la característica del ejemplar de Laudon y cols. (1952) de braquiales rectangulares que es considerada como primitiva y que se observa en inadunados del Devónico; el ejemplar reportado por Laudon y cols. tiene braquiales más elongadas y sólo se bifurca una vez más por encima de la primibraquial.

Kirk, en 1941, propuso el género *Cosmetocrinus* y en él incluyó a varias especies anteriormente descritas y nombradas: *Poteriocrinus crawfordsvillensis* Miller y Gurley, 1890; *Poteriocrinus crineus* Hall, 1863; *Scaphiocrinus delicatus* Meek y Worthen, 1869; *Scaphiocrinus elegantulus* Wachsmuth y Springer, 1889; *Poteriocrinus indianensis* Meek y Worthen, 1865; *Poteriocrinites (Scaphiocrinus) nanus* Meek y Worthen, 1869 y *Poteriocrinus richfieldensis* Worthen, 1882.

*Cosmetocrinus* sp. de la Formación Ixtaltepec se diferencia de la especie tipo *Cosmetocrinus gracilis*, del Misisípico de Indiana (Kirk, 1941), la cual presenta las braquiales fuertemente cuneadas. Por otra parte, *C. crawfordsvillensis* (Kirk, 1941) descrita como *Poteriocrinus crawfordsvillensis* por Miller y Gurley (1890) del grupo Keokuk de Crawfordsville, Indiana, no se divide más veces por encima de la primibraquial y presenta el radio A átomo, en tanto que el ejemplar descrito sí presenta más divisiones y ninguno de sus radios es átomo. Morfológicamente, la forma de la corona y de la copa son idénticas entre *C. richfieldensis* (Kirk 1941), descrita como *Poteriocrinus richfieldensis* por Worthen (1882, 1883), del grupo Kinderhook, cerca de Richfield, Ohio y el ejemplar de Ixtaltepec pero en éste se puede notar una tercera división de los brazos, mientras que en *Cosmetocrinus richfieldensis* sólo hay dos; por otra parte, *C. richfieldensis* presenta las primibraquiales de los radios posteriores dos veces más largas que anchas; las primibraquiales posteriores en el morfotipo no se han conservado pero las de la cara anterior son relativamente

bajas, aproximadamente iguales en largo y ancho. *C. elegantulus* (Kirk, 1941) descrita como *Scaphiocrinus elegantulus* por Wachsmuth y Springer (1889) del Misisípico Inferior de la Formación Hampton, Iowa y *C. meeki* (Kirk, 1941) descrita por Meek y Worthen (1869) como *Scaphiocrinus nanus* para el Carbonífero Inferior del grupo Burlington, Iowa se diferencian por presentar las primibraquiales elongadas y con sólo una bifurcación por encima de las primibraquiales. En *Cosmetocrinus delicatus* (Kirk, 1941) descrita como *Scaphiocrinus delicatus* por Meek y Worthen (1869) del Carbonífero Inferior en Burlington, Iowa, las infrabasales no son completamente visibles y las facetas articulares radiales no ocupan completamente el ancho de las radiales; además, aparentemente, sólo se bifurcan una vez por encima de las primibraquiales. En el caso de *Cosmetocrinus crineus* (Kirk, 1941) nombrada como *Poteriocrinus crineus* por Hall (1863) del grupo Waverly de Ohio (Hall, 1863) y de la Formación Cuyahoga (Misisípico Temprano) en Ohio (Kammer, 2009), las primibraquiales son más cortas que las radiales, y los brazos se bifurcan desde la décima hasta la doceava placa secundibraquial, mientras que en el morfotipo oaxaqueño esta ramificación se da en la séptima u octava secundibraquial. En *Cosmetocrinus indianensis* (Kirk, 1941) descrita por Meek y Worthen (1865) como *Poteriocrinus indianensis* del Carbonífero de Keokuk, Indiana, las radiales son relativamente más bajas y las secundibraquiales fuertemente cuneadas. Las primibraquiales en *Cosmetocrinus parvus* de la Formación Hongguleleng del Devónico Tardío de China (Lane *et al.*, 1997) son muy largas y se adelgazan a media altura; de igual manera, las secundibraquiales y tertibraquiales son muy largas y estrechas.

Las características propias del ejemplar de Santiago Ixtaltepec indican la posibilidad de que se trate de una especie no descrita previamente. Sin embargo, el sólo contar con un ejemplar en el que solamente se observa una faceta, evita poder observar la morfología completa del taxón y realizar con detalle comparaciones más fidedignas que permitan postular una nueva especie.

**PROCEDENCIA.** Nivel API-2? de la Formación Ixtaltepec, sección tipo Arroyo de Las Pulgas. Durante la recolecta del ejemplar no se ubicó con exactitud el nivel de origen; se asigna tentativamente al nivel API-2 del Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano) por haber sido colectado en el Arroyo de Las Pulgas y por las similitudes de la roca (tipo de clastos, color y color de intemperismo) en que se encuentra con las del nivel señalado.

**DISTRIBUCIÓN.** El género *Cosmetocrinus* se ha hallado en rocas del Devónico Tardío de China (Lane *et al.*, 1997) y en diferentes localidades en los estados de Ohio, Iowa e Indiana del Carbonífero Inferior (Misisípico) de Estados Unidos (Hall, 1863; Meek y Worthen, 1869; Worthen, 1883; Wachsmuth y Springer, 1889; Kirk, 1941, entre otros.).

**MATERIAL DESCRITO.** Ejemplar con número de entrada 10/417.

Superfamilia Erisocrinoidea Wachsmuth y Springer, 1886

Familia Graphiocrinidae Wachsmuth y Springer, 1886

Género *Contocrinus* Knapp, 1969

Especie tipo *Graphiocrinus stantonensis* Strimple, 1939, del Pensilvánico de Kansas.

DIAGNOSIS. Corona cilíndrica y delgada con una copa en forma de tazón; diez brazos; basales relativamente grandes; facetas radiales plenarias; una sola placa anal de pequeño tamaño.

*Contocrinus* cf. *C. kingi* (Moore y Plummer, 1940)

Lámina 2 (j-l)

DESCRIPCIÓN. Corona cilíndrica y elongada. Copa baja, en forma de tazón y con una base cóncava. Brazos delgados, en contacto cercano unos con otros. Una sola ramificación en la primibraquial 1. Mala impresión de la copa, anillo de placas infrabasales no visible en vista de perfil, seguramente confinado a la concavidad basal. Cinco placas basales, no visibles de un lado, aunque visibles de la cara contraria, pero mal preservadas, algunas de forma pentagonal, aunque algunas podrían ser hexagonales, con los extremos proximales curvándose hacia el interior de la base cóncava y el resto formando la base plana de la copa. Placas radiales grandes, más anchas que largas; en la cara donde no son claramente visibles las basales, las radiales se observan con las partes proximales curvándose hacia la concavidad; del lado contrario, las radiales se ven en una posición mucho más elevada, no curvándose; de apariencia hinchada o abultada, fuertemente convexas longitudinalmente y ligeramente convexas transversalmente. Facetas articulares radiales ocupan por completo el ancho de la placa. La sutura entre las primibraquiales y las radiales es abierta y permite observar fácilmente la parte más externa de las facetas articulares radiales. Primibraquiales 1 axilares, variando ligeramente de tamaño según el radio, pero anchas en la base, adelgazándose en su parte media y ensanchándose ligeramente en la porción distal donde se forman los espacios donde descansan las secundibraquiales. Secundibraquiales cuadrangulares, siendo más largas en la parte proximal y más cortas en las partes más distales. Pínulas, saco anal y columna no preservados. Ornamentación irregular y poco clara en algunas basales, radiales y primibraquiales.

TABLA 5. Medidas en mm de *Contocrinus* sp., ejemplar 09/701.

<b>Estructura</b>	<b>Medida (mm)</b>
<b>Longitud (incompleta) de la corona</b>	27.46
<b>Ancho de la corona</b>	11.81
<b>Longitud de la copa</b>	3.12
<b>Ancho de la copa</b>	11.29
<b>Longitud basal*</b>	3.3
<b>Ancho basal</b>	3
<b>Longitud radial</b>	2.78
<b>Ancho radial</b>	5.35
<b>Longitud primibraquial</b>	3.61
<b>Ancho primibraquial</b>	4.65
<b>Longitud secundibraquial</b>	1.62
<b>Ancho secundibraquial</b>	2.26

\* Longitud máxima medida pero se presume un valor ligeramente mayor.

DISCUSIÓN. El ejemplar se comparó con *Trautscholdicrinus* del Carbonífero Superior de Moscú (Moore y Teichert, 1978) puesto que comparte la forma cilíndrica de la corona y la copa extendida, pero difiere de este género al presentar las braquiales ligeramente cuadrangulares y no cuneadas. *Contocrinus* cf. *C. kingi* es similar a *Apographiocrinus* del Pensilvánico Inferior-Pérmico Inferior de Estados Unidos y del Pérmico Superior de Rusia e Indonesia (Moore y Teichert, 1978) en cuanto a la forma general de la copa y brazos; a pesar de esto, la forma subcilíndrica de la corona en *Apographiocrinus*, la ocurrencia de proyecciones de la superficie externa de las radiales en las áreas interbraquiales, así como primibraquiales menos anchas que las radiales, permiten reconocerlos como dos géneros distintos. La mayor semejanza se encontró con *Graphiocrinus* del Carbonífero Inferior de Europa (Moore y Teichert, 1978) del cual sólo se diferencia por el tamaño de las primibraquiales con respecto a las radiales, que en *Graphiocrinus* son mucho más largas que el largo de las radiales, mientras que en el ejemplar de Ixtaltepec las primibraquiales son menos largas.

El hecho de que por una de las caras sean las radiales las que lleguen a la base de la copa, y por el otro lado, sean las basales las que alcancen esta posición se debe a la compactación que sufrió el ejemplar en el proceso de fosilización y sugiere una deformación de una de las caras, la cual quedó en una posición mucho más elevada que la otra. Por otro lado, se presume que la longitud de la copa haya sido subestimada por la deformación, siendo posible que sea de mayor altura, similar a las

medidas de otras especies del género. Las infrabasales no son visibles pero se presume se encuentren totalmente en el interior de la concavidad formando el sitio donde se une la columna. Aunque no se encuentra preservada toda la longitud de los brazos, no se observan evidencias de futuras ramificaciones por encima de la primibraquial 1.

El género *Contocrinus* fue nombrado por Knapp en 1969, y en él agrupó varias especies de *Graphiocrinus*. Entre ellas figuran *G. stantonensis* Strimple, 1939; ?*G. bridgeportensis* Strimple, 1951; *G. deflectus* Strimple, 1962; *G. lineatus* Strimple, 1963b y *G. kingi* Moore y Plummer, 1940.

La especie *Graphiocrinus? kansasensis* del Pérmico de Kansas (Strimple, 1963a) se diferencia del ejemplar hallado en rocas de la Formación Ixtaltepec porque las placas infrabasales son visibles en vista lateral. En otras especies del género como *Contocrinus coupi* de la Caliza LaSalle del Pensilvánico Tardío de Illinois (Strimple y Moore, 1971), las infrabasales pueden ser distinguidas desde una vista basal en una posición horizontal como un disco en forma de estrella. En otras especies, como en *C. stantonensis* Knapp, 1969, descrita como *Graphiocrinus stantonensis* por Strimple (1939) del Pensilvánico de Kansas, *Contocrinus bridgeportensis* Knapp 1969, descrita como ?*Graphiocrinus bridgeportensis* por Strimple (1951) del Pensilvánico del Lago Bridgeport, Texas y en *Contocrinus invaginatus* del Virgiliano de Estados Unidos (Pabian y Strimple, 1980) este disco también se encuentra en una posición horizontal, y es en forma pentagonal rodeando la cicatriz deprimida donde se inserta la columna.

En el caso de *C. deflectus* Knapp, 1969, descrita por Strimple, en 1962, como *Graphiocrinus deflectus* del Pensilvánico de Oklahoma, las infrabasales también son visibles en una posición horizontal, extendiéndose un poco alrededor del perímetro de la cicatriz columnar y sus basales forman parte importante de las paredes laterales de la copa. Las basales en *Contocrinus andamanensis* del Pérmico Temprano de Tailandia (Webster y Jell, 1993) son visiblemente más grandes, siendo ligeramente más anchas que largas; en el ejemplar estudiado, las basales son claramente más largas que anchas. Además, las primibraquiales son más largas y más angostas en la parte media que las que presenta el ejemplar estudiado. Igualmente, *C. scopulus* del Pérmico Temprano del sur de Nevada (Lane y Webster, 1966) presenta unas primibraquiales muy elongadas y las basales forman parte importante de las paredes de la copa. En el caso de *Graphiocrinus delicatulus* de la Caliza Brownville del Virgiliano de Oklahoma (Moore 1939), la altura de la copa es semejante a la de la especie estudiada (3.1 en *G. delicatulus* contra 3.12 en *Contocrinus cf. C. kingi*), pero la anchura es sólo de 7.5, mucho menor al ancho del ejemplar de Oaxaca (11.3). Las primibraquiales en *Contocrinus lineatus* Knapp, 1969, descrita por Strimple (1963b) como *Graphiocrinus lineatus* de la Formación Wann (Missouriano, Pensilvánico) de Oklahoma son °excesivamente largas, lo que contrasta con las primibraquiales en *Contocrinus cf. C. kingi* las

cuales son de corto tamaño.

A diferencia de las demás especies, el material aquí descrito se asemeja más a *C. kingi* Knapp, 1969, descrita por Moore y Plummer (1940) como *Graphiocrinus kingi*, del Pensilvánico Medio de Texas, por la forma abultada de las radiales, las basales apenas visibles en perfil y las infrabasales completamente ocultas en la concavidad. Además, los brazos están en un contacto cercano lateral, bifurcándose en la primibraquial 1. No obstante, en el morfotipo, las secundibraquiales son más delgadas que en cualquier especie publicada de *Contocrinus*. Aunada a esta diferencia, la no conservación del lado posterior donde se encuentran la placa anal y la basal subyacente, impiden la determinación a nivel específico y por ello no se asigna con certeza la especie.

PROCEDENCIA. El ejemplar proviene del nivel API-8 correspondiente al Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) de la Formación Ixtaltepec, sección tipo del Arroyo de Las Pulgas.

DISTRIBUCIÓN. La especie *Contocrinus kingi* se ha encontrado en rocas del Pensilvánico Medio de Texas (Moore y Plummer, 1940). El género se encuentra distribuido en rocas del Pensilvánico (Desmoinesiano-Virgiliano) hasta el Pérmico (Wolfcampiano) de Estados Unidos (Pabian y Rushlau, 2002) y Tailandia (Webster y Jell, 1993).

MATERIAL DESCRITO. Ejemplar con número de entrada 09/701.

## 10. 2. Descripción de placas columnares

El material estudiado de placas columnares se encuentra depositado en las colecciones del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias cuyo acrónimo es FCMP; parte de dicho material se describe en Villanueva-Olea y cols. (en prensa) y forma parte de la colección de tipos: los ejemplares no considerados tipo en esa publicación se han registrado con números de entrada siguiendo el mismo formato utilizado para cálices (año de colecta/número de ejemplar). En los casos donde una roca presenta más de un ejemplar cada uno de los especímenes conservó el número de catálogo de la roca donde se encontraba y se le agregó una letra del alfabeto para diferenciarlo del resto de los ejemplares de la misma muestra.

Subclase y Orden Inciertos Moore y Jeffords, 1968

Grupo Pentameri Moore y Jeffords, 1968

Familia Pentacauliscidae Moore y Jeffords, 1968

Género *Pentagonomischus* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Pentagonomischus plebeius* Moore y Jeffords, 1968, del Misisípico Superior de Illinois.

DIAGNOSIS. Tallo pentagonal, heteromórfico; noditaxis de cuatro columnales; nodales cirríferos y no cirríferos, moderadamente más anchos y más altos que los priminternodales; lados de los columnales finamente granulados; nodales e internodales más altos con una cresta angulosa finamente denticulada o con solo un borde redondeado; nodales cirríferos presentan de una a tres pequeñas cicatrices cirrales en la epifaceta; canal axial con un claustro delgado a la mitad de la altura de los columnales y bordeado por un yúgulo pequeño y estelado; lumen grande y circular; areola ancha y lisa, ligeramente cóncava, que se extiende hacia el borde del lumen; crenulario con crenulas cortas y fuertes dirigidas hacia el interior del margen.

*Pentagonomischus* cf. *Pentagonomischus plebeius* Moore y Jeffords, 1968

Lámina 3 (a-c)

DESCRIPCIÓN. Perfil longitudinal de la placa redondeado; placa de forma pentagonal; faceta articular pentagonal; canal axial con claustro delgado; yúgulo de tamaño medio y estelado en el interior del lumen; lumen de contorno irregular, de un ancho ligeramente mayor al del yúgulo;

areola lisa y subpentagonal; crenulario con crénulas cortas y gruesas; cúlmenes ligeramente más cortos que las crenelas.

Tallo asociado heteromórfico; noditaxis de ocho placas en la parte proximal, de 16 en la parte media y de 32 en la parte distal; nodales más anchos y más altos con respecto a los internodales; internodales de primer orden más anchos y altos que los de segundo orden; los de segundo orden, más anchos y altos que los de tercer orden, y así sucesivamente; lados de nodales muy redondeados y convexos, con epifacetas anchas y redondeadas, en algunos casos simulando una cresta poco conspicua a la mitad de la altura de los internodales; nodales sin cicatrices cirrales aparentes; suturas crenuladas.

DISCUSIÓN. El material de *Pentagonomischus* cf. *Pentagonomischus plebeius* de la Formación Ixtaltepec se distingue de *Asteromischus stellatus* del Chesteriano de Illinois (Moore y Jeffords, 1968), la cual presenta placas de forma estelada, una epifaceta con un patrón pinado y el canal axial subpentagonal, más que estelado.

Se diferencia de *Pentaridica* del Pensilvánico Medio-Superior de Estados Unidos (Moore y Jeffords, 1968), que tiene el canal axial generalmente circular, crénulas más largas, una areola de pentagonal a estelada, de cóncava a hundida hacia el lumen y una epifaceta más reducida o ausente. Difiere de *Pentagonostaurus* (Moore y Jeffords, 1968) que posee crénulas más gruesas y en menor número que la especie de Ixtaltepec y un lumen circular y sin yúgulo visible.

Moore y Jeffords (1968) describen a *Pentagonomischus plebeius?* separado de *P. plebeius*, debido a que el primero aparece con un lumen fuertemente estelado y limitado por un aro circular. No obstante, los mismos autores indican que estos rasgos son diferencias menores del ejemplar tipo. El material oaxaqueño es comparable a *P. plebeius?* por lo que su determinación queda conferida a *P. plebeius*.

PROCEDENCIA. El material descrito fue encontrado en el Arroyo Las Pulgas (API-8), Formación Ixtaltepec y en el Arroyo de Los Sauces (ASI-2) de la misma Formación. Ambos niveles se asignan al Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano).

DISTRIBUCIÓN. *Pentagonomischus plebeius* se ha reportado para el Misisípico Superior (Chesteriano) de Illinois (Moore y Jeffords, 1968) y para el Tournaisiano-Namuriano de Polonia (Gluchowski, 1981). En México el género *Pentagonomischus* se ha encontrado en rocas del Misisípico Inferior de San Salvador Patlanoaya, Puebla (Villaseñor-Martínez *et al.*, 1987).

MATERIAL DESCRITO. Ejemplares FCMP 762 (una placa) y FCMP 763 (dos placas).

Grupo Cyclici Moore y Jeffords, 1968  
Familia Cyclomischidae Moore y Jeffords, 1968  
Género *Lomalegnum* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Lomalegnum hormidium* Moore y Jeffords, 1968, del Osageano (Misisípico Inferior) de Iowa.

DIAGNOSIS. Tallo heteromórfico de apariencia homeomórfica, con columnales de alturas variables y cicatrices cirrales; lados de columnales rectos, granulados y caracterizados especialmente por la apariencia bordada de las suturas, producto de un ligero alargamiento periférico de las terminaciones de los cúlmenes; suturas finamente crenuladas.

*Lomalegnum* cf. *Lomalegnum hormidium* Moore y Jeffords, 1968

Lámina 3 (d-g)

DESCRIPCIÓN. Columna aparentemente homeomórfica en la que la presencia de nodales e internodales evidencia su carácter heteromórfico; noditaxis mínima de cuatro columnales; lados de columnales rectos y lisos; nodales ligeramente más altos que los internodales; nodales e internodales del mismo diámetro y nodales con dos cicatrices cirrales en polos opuestos; faceta articular circular con un lumen circular grande, rodeado de un crenulario amplio que abarca la mitad del tamaño de la faceta; crénulas delgadas, rectas, en su gran mayoría sin bifurcaciones y con crenelas de ancho similar al de los cúlmenes; en algunos ejemplares, el lumen aparenta estar rodeado por un perilumen muy delgado que lo separa del crenulario; suturas crenuladas. Medidas (en mm) e índices del ejemplar FCMP 767.

Diámetro de la faceta (F), 5.36 mm; diámetro del lumen (L) 2.7; índice diámetro del lumen/diámetro de la faceta X 100 (Li), 50.4; diámetro del crenulario (C), 2.66; índice diámetro del crenulario/diámetro de la faceta X 100 (Ci), 49.6.

DISCUSIÓN. Se comparó el material de *Lomalegnum* cf. *Lomalegnum hormidium* de la región de Santiago Ixtaltepec con *L. hormidium* (Moore y Jeffords, 1968) de Iowa, EUA, que se diferencia porque la especie de Iowa presenta un perfil longitudinal granuloso, crénulas más delgadas y en su mayoría bifurcadas, el valor del índice Li ligeramente menor y el valor del índice Ci ligeramente mayor. También se comparó con *Rhysocamax* del Misisípico Inferior de Iowa (Moore y Jeffords, 1968); sin embargo, *Rhysocamax* tiene placas pequeñas de poca altura, lados de columnales redondeados longitudinalmente o con quillas, el índice Li de la especie tipo (*R. cristata*) es menor,

mientras que el índice Ci en la misma especie es mayor. Debido a esto, el material de Oaxaca se confiere a *L. hormidium* por presentar un mayor número de características diagnósticas que con *Rhysocamax*.

PROCEDENCIA. Los ejemplares descritos fueron hallados en los niveles estratigráficos API-2 y API-4 del Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano) de la Formación Ixtaltepec en la sección del Arroyo de Las Pulgas.

DISTRIBUCIÓN. *L. hormidium* se ha reportado para el Osageano (Misisípico Inferior) de la Caliza Burlington, Iowa, EU (Moore y Jeffords, 1968) y para el Misisípico Inferior de la Formación Patlanoaya de Puebla, México (Villaseñor-Martínez, *et al.*, 1987; Esquivel-Macías, 1996).

MATERIAL DESCRITO. Ejemplares FCMP 764 (tres fragmentos de tallo), FCMP 765 (dos placas), FCMP 766 (dos placas) y FCMP 767 (una placa), FCMP 768 (dos placas) FCMP 769 (una placa), FCMP 770 (una placa).

#### Género *Axilinucrinus* Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2011

Especie tipo *Axilinucrinus angustus* Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2011

DIAGNOSIS. Cyclomischidae con un canal axial ornamentado con una serie de líneas, que lo recorren a lo largo y con un crenulario angosto.

#### *Axilinucrinus angustus* Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2011

##### Lámina 3 (h-k)

DESCRIPCIÓN. Lados de los columnales rectos y lisos; faceta circular con un lumen circular grande, ocupando más de la mitad del diámetro de la faceta; crenulario delgado con crénulas rectas que en pocos ejemplares se bifurcan en la parte media del crenulario; cúlmenes tan anchos como las crenelas; paredes del canal axial con una serie de líneas que corren desde el borde del lumen hasta su interior. Medidas (en mm) e índices del ejemplar FCMP 767: F, 4.9; L, 3.39, Li, 68.5; C, 1.56, Ci, 31.5.

DISCUSIÓN. El género identificado se ha colocado dentro de la familia Cyclomischidae por la presencia de un lumen circular grande y por carecer de una areola y perilumen. El crenulario en el ejemplar aquí descrito es angosto; por el contrario en los morfogéneros descritos previamente para

la familia Cyclomischidae, es amplio. *Lomalegnum* del Misisípico Inferior de Iowa (Moore y Jeffords, 1968) es el morfogénero más parecido al nuevo taxón pero el índice del lumen (Li) es menor y no presenta las características diagnósticas del nuevo morfogénero.

PROCEDENCIA. Los especímenes se recolectaron en capas de lutita de los niveles API-2 y API-4 correspondientes al Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano) de la Formación Ixtaltepec en su sección del Arroyo de Las Pulgas.

MATERIAL DESCRITO. Se revisaron los ejemplares con números de catálogo: FCMP 771 (cuatro placas), FCMP 767 (cinco placas), 772 (una placa) y 773 (un tallo y una placa).

### Género *Graphosterigma* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Graphosterigma scriptum* Moore y Jeffords, 1968, del Misisípico Inferior de Kentucky.

DIAGNOSIS. Tallo heteromórfico, llegando a aparentar ser homeomórfico, moderadamente robusto; columnales casi idénticos en altura, con una ligera quilla, a manera de cresta arrugada o finamente tuberculada, ubicada a la mitad de la placa; faceta articular típica de la familia; crenulario ancho que rodea a un lumen grande y circular.

#### ?*Graphosterigma* sp.

##### Lámina 3 (l-m)

DESCRIPCIÓN. Perfil longitudinal de la placa convexo, con una quilla poco conspicua a la mitad de la placa; faceta articular de contorno circular, crenulario grande, con crénulas delgadas y rectas que se hundan hacia la luz del lumen; límite entre el lumen y el crenulario poco definido debido a la mala preservación, lumen con apariencia circular, muy amplio ocupando alrededor de tres cuartas partes del diámetro de la faceta; sin areola; suturas crenuladas. Medidas (en mm) e índices del ejemplar FCMP 774.

Diámetro de la placa (K), 15.18; F, 14.32; diámetro de la faceta/diámetro de la placa X 100 (Fi), 94.3; diámetro de la epifaceta (E), 0.86; diámetro de la epifaceta/diámetro de la placa X 100 (Ei), 5.7; L, 10.55; Li, 73.7; C, 3.77; Ci, 26.3.

DISCUSIÓN. El crenulario es de un diámetro mayor, pero es visiblemente muy corto debido a que éste se hunde hacia el interior de la placa, posiblemente producto de una mala preservación. Se

compararon las distintas placas de este morfotipo con el género *Rhysocamax* del Misisípico Inferior de Iowa (Moore y Jeffords, 1968) que se distingue por sus columnales muy delgadas. El material de Ixtaltepec se distingue de *Lomalegnum hormidium* del Misisípico Inferior de Iowa (Moore y Jeffords, 1968) que no tiene quillas en su perfil longitudinal y posee un lumen de menor tamaño. El material oaxaqueño se asigna con duda a *Graphosterigma* dada la condición hundida del crenulario, que no se presenta dentro de ninguna especie de este género, y que da la apariencia de un crenulario mucho muy reducido en diámetro.

PROCEDENCIA. El ejemplar descrito proviene de la localidad Las Choyas del Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano), ladera oeste del Cerro de Inutoto, correspondiente a la base de la Formación Ixtaltepec.

DISTRIBUCIÓN. *G. scriptum* se ha referido para el Misisípico Inferior de Kentucky (Moore y Jeffords, 1968); *G. syntheses*, para el Misisípico Inferior (Osageano) de la Lutita New Providence, Grupo Borden en Kentucky (Moore y Jeffords, 1968); en tanto, *G. grammodes* se reporta para el Misisípico Inferior (Osageano) de la Formación Edwardsville, Grupo Borden en Indiana (Moore y Jeffords, 1968).

MATERIAL DESCRITO. Ejemplar FCMP 774 (una placa que consta de molde y contramolde).

#### Género *Cylindrocauliscus* (Moore y Jeffords, 1968)

Especie tipo *Cylindrocauliscus fiski* (Moore y Jeffords, 1968), del Desmoinesiano (Pensilvánico Medio) de Kansas.

DIAGNOSIS. Tallo heteromórfico, de tamaño medio; noditaxis de 4 columnales; perfil longitudinal ligeramente convexo, faceta articular circular, lumen circular rodeado por un delgado perilumen y un crenulario amplio; crénulas levemente gruesas, rectas, aunque algunas bifurcadas.

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

Lámina 3 (n) y lámina 4 (a-b)

DESCRIPCIÓN. Lados de los columnales lisos y rectos; faceta articular circular; lumen circular de mediano a chico; perilumen angosto; crenulario de tamaño grande, con un promedio de 30 crénulas, rectas y gruesas, hasta el doble de anchas en el borde de la placa que a la altura del borde del lumen;

cúlmenes ligeramente más anchos que las crenelas. Medidas en mm del ejemplar FCMP 775: F, 3.63; L, 0.88; P, 0.36; C, 2.39. Índices de las estructuras: Li, 24.2; Pi, 9.9; Ci, 65.9.

DISCUSIÓN. El morfotipo se diferencia de formas del género *Heterostelechus* del Pensilvánico Superior al Pérmico Inferior de Texas (Moore y Jeffords, 1968), que tienen una areola de mayor diámetro y por presentar una progradación hacia un tracto elevado alrededor del lumen circular; de *Cycloscapus laevis* del Pensilvánico Medio de Texas (Moore y Jeffords, 1968) que presenta una areola cóncava y en forma de tazón; de *Preptopremnum* del Pensilvánico Medio – Superior de Texas (Moore y Jeffords, 1968), que en su areola presenta irregularidades granulosas o vermiculadas; de *Cyclocaudex insaturatus* del Pensilvánico Medio de Kansas (Moore y Jeffords, 1968), que presenta una noditaxis de 2 columnales y crénulas muy delgadas y casi todas bifurcadas. Se confiere tentativamente a *Cylindrocauliscus fiski* del Pensilvánico Medio de Texas (Moore y Jeffords, 1968) dado que los ejemplares de Oaxaca se caracterizan por la presencia de crénulas rectas a diferencia de *C. fiski* que tiene varias crénulas bifurcadas y el lumen es más bien grande.

PROCEDENCIA. Los ejemplares analizados provienen de los niveles API-2, API-4 del Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano), API-7 y API-8 del Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) de la sección del Arroyo Las Pulgas, y del nivel ASI-2 del Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) de la sección del Arroyo de Los Sauces, ambas correspondientes a la Formación Ixtaltepec.

DISTRIBUCIÓN. *C. fiski* se ha reportado en la Lutita Mingus, Grupo Strawn, del Desmoinesiano (Pensilvánico Medio) de Texas (Moore y Jeffords, 1968). Además, se ha reportado su presencia en los estados de Kansas, Ohio y Colorado (Simon y Geizer, 1976; Buitrón-Sánchez *et al.*, 2008). En México, *C. fiski* se reporta en el Pensilvánico de varias localidades: para la Formación Del Monte en Calnali, Hidalgo (Buitrón-Sánchez, *et al.*, 1987), en la Formación Del Monte en el Cañón de La Peregrina, Tamaulipas (Buitrón-Sánchez, *et al.*, 1998), en Pemuxco, Hidalgo (López-Lara, 2002; Buitrón-Sánchez *et al.*, 2008) y en Cerros Las Mesteñas, Sonora (Buitrón-Sánchez *et al.*, 2008). Buitrón (1977) asignó con cierta duda los crinoideos encontrados en la Formación Santa Rosa Inferior (Pensilvánico), en Chiapas, a esta especie.

MATERIAL DESCRITO. Ejemplares FCMP 775 (una placa), FCMP 776 (una placa), FCMP 777 (una placa), FCMP 783 (una placa).

## Género *Cyphostelechus* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Cyphostelechus claudus* Moore y Jeffords, 1968, del Desmoinesiano (Pensilvánico Medio) de Texas.

DIAGNOSIS. Tallo heteromórfico con diferencias sutiles entre las placas que le da una apariencia homeomórfica; noditaxis aparente de cuatro columnales; costados columnales ligeramente convexos y de superficie lisa; nodales sin cirros en su perfil longitudinal; faceta articular con un lumen grande y circular; crenulario en su parte externa con crénulas rectas, igualmente dispuestas en el plano de la faceta, en su parte interna con continuación de las crénulas curvándose abruptamente hacia abajo desde el plano facetar hacia dentro del lumen; suturas de finamente crenuladas a indentadas.

### *Cyphostelechus* cf. *Cyphostelechus claudus* Moore y Jeffords, 1968

#### Lámina 4 (c-d)

DESCRIPCIÓN. Tallo en apariencia homeomórfico en el que ligeras variaciones en la altura de las placas indica su carácter heteromórfico; columnales bajas, sin cirros; lados de columnales lisos; no hay conservación de la faceta articular completa, pero una pequeña fracción indica crénulas delgadas, en su mayoría rectas y excepcionalmente bifurcadas; cúlmenes igual de anchos que las crenelas; suturas de indentadas a ligeramente crenuladas.

DISCUSIÓN. El tallo presenta un surco que corre a lo largo de su parte media y atraviesa toda su longitud. De acuerdo a la discusión de la especie original, esto es una condición que se repite en varios ejemplares por el colapso del tallo debido al gran tamaño del canal axial. La no conservación de una faceta completa no permite la asignación con certeza del ejemplar de Ixtaltepec a *Cyphostelechus claudus* del Desmoinesiano de Texas (Moore y Jeffords, 1968), pero la condición colapsada es evidente en el perfil longitudinal del tallo; esta condición sólo se ha reportado en este género monoespecífico.

PROCEDENCIA. Los ejemplares provienen de los niveles API-7 y API-8 correspondientes al Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) de la Formación Ixtaltepec en su sección del Arroyo de las Pulgas.

DISTRIBUCIÓN. *Cyphostelechus claudus* sólo se ha reportado para el Pensilvánico Medio (Desmoinesiano) de la Lutita Mingus, Grupo Strawn en Texas (Moore y Jeffords, 1968).

MATERIAL DESCRITO. Ejemplares FCMP 785 (un tallo), FCMP 786 (un tallo), FCMP 787 (un tallo), FCMP 788 (un tallo).

#### Género *Cyclocaudex* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo *Cyclocaudex typicus* Moore y Jeffords, 1968, del Pensilvánico Superior de Texas.

DIAGNOSIS. Tallo heteromórfico; lados rectos a ligeramente convexos; nodales comúnmente con cicatrices cirrales, no más anchos que los internodales pero ligeramente más altos; faceta articular con un lumen pequeño a grande y de circular a subpentagonal; areola con un índice aproximadamente igual; crenulario amplio con crénulas rectas y largas.

#### *Cyclocaudex typicus* (Moore y Jeffords, 1968)

##### Lámina 4 (e-i)

DESCRIPCIÓN. Perfil longitudinal de recto a convexo, tallo heteromórfico con internodales hasta de tercer orden; nodales con cicatrices cirrales e igual de anchos que los internodales; faceta articular circular; lumen de tamaño medio a moderadamente grande, de forma circular a ligeramente pentagonal; areola estrecha, lisa y en algunos casos ligeramente granulada; crenulario ancho, con crénulas de tamaño medio, gruesas, rectas y en ocasiones bifurcadas; cúlmenes igual de anchos que las crenelas; suturas crenuladas.

DISCUSIÓN. *Cyclocaudex plenus* del grupo Cisco del Pensilvánico Superior de Texas (Moore y Jeffords, 1968), se diferencia de *C. typicus* por que el primero presenta un lumen muy pequeño y suturas no crenuladas. *Cyclocaudex insaturatus* de la Formación Cabaniss del Pensilvánico Medio de Kansas (Moore y Jeffords, 1968) se distingue del material estudiado, principalmente por carecer de areola, presentar un mayor número de crénulas, cúlmenes más largos y un solo internodal en su noditaxis. *Cyclocaudex jucundus* (Moore y Jeffords, 1968) a diferencia de *C. typicus*, tiene una areola más ancha y deprimida. La especie *Cyclocaudex costatus* de la Formación Graham del

Pensilvánico de Texas (Moore y Jeffords, 1968) presenta un lumen bordeado de un perilumen y un menor número de crénulas.

PROCEDENCIA. Los especímenes provienen de los niveles API-2, API-4 correspondientes al Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano); API-7 y API-8, del Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) en su sección del Arroyo de las Pulgas y del nivel ASI-2 del Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) en su sección del Arroyo de Los Sauces, ambas en la Formación Ixtaltepec.

DISTRIBUCIÓN. El género *Cyclocaudex* es reportado para el Devónico de la Formación Ponta Grossa en Brasil (Scheffler y Sequeira-Fernandes, 2007); para el Tournaisiano (Misisípico) de Polonia (Gluchowski, 1981) y para el Misisípico Inferior de Kentucky (Moore y Jeffords, 1968). En Estados Unidos, *Cyclocaudex* se encuentra reportado para la Formación Minturn del Pensilvánico Medio, en Colorado (Webster y Houck, 1998); para el Pensilvánico de Texas y Kansas (Moore y Jeffords, 1968). Buitrón-Sánchez y cols. (2008) indican que el género se ha descrito para el Pensilvánico de San Salvador Patlanoaya, Puebla; en Sierra Agua Verde, Cerros El Tule y Las Mesteñas, en Sonora; en la Formación Del Monte de Calnali, Hidalgo y La Peregrina, Tamaulipas; en Pemuxco, Hidalgo y en la Formación Olinalá, en Guerrero.

La especie *Cyclocaudex typicus* se ha registrado para la Caliza Belknap del Pensilvánico Superior de Texas (Moore y Jeffords, 1968), también para la Formación Patlanoaya del Pensilvánico Superior de Puebla, México (Villaseñor-Martínez, *et al.*, 1987; Esquivel-Macías, 1996) y para el Wordiano Temprano – Medio de la Formación La Cruz en Ihualtepec, Oaxaca (Vachard *et al.*, 1997).

MATERIAL DESCRITO. Ejemplares 94/461 (tres tallos y cinco placas), 04/871 (una placa), 08/143 (una placa), 09/233 (una placa), 09/243 (una placa).

#### Género indeterminado 2

##### Lámina 4 (j)

DESCRIPCIÓN. Perfil longitudinal liso y recto; faceta circular; lumen circular de tamaño mediano rodeado de un crenulario ancho con crenelas ligeramente más anchas que los cúlmenes; sobre el crenulario corren líneas circulares, paralelas y siguiendo el contorno del lumen. No hay areola ni perilumen y las crénulas se deprimen hacia el contorno del lumen.

Medidas (en mm) e índices del ejemplar FCMP 797: F, 5.27; L, 2.01; Li, 38.1; C, 3.26; Ci, 61.9.

DISCUSIÓN. La descripción se basa en un solo ejemplar que se asigna a la familia Cyclomischidae por la ocurrencia de un lumen circular con un crenulario ancho y por carecer de una areola y perilumen. Por lo mismo, se lo relaciona a *Lomalegnum* del Misisípico Inferior de Iowa, Estados Unidos (Moore y Jeffords, 1968) y del Misisípico Inferior de Puebla, México (Villaseñor-Martínez, *et al.*, 1987; Esquivel-Macías, 1996), pero el hecho de poseer las líneas descritas sobre el crenulario no permite asegurar su asignación a este género. También presenta similitud con *Axilinucrius*, descrito en este trabajo, pero se diferencia en que este morfotipo presenta un lumen más pequeño y carece de la ornamentación en el crenulario que caracteriza a *Axilinucrius*.

PROCEDENCIA. El ejemplar proviene del nivel API-4 del Arroyo Las Pulgas, Formación Ixtaltepec, correspondiente al Misisípico Medio-Superior (Merameciano-Chesteriano).

MATERIAL DESCRITO. Ejemplar FCMP 797 (una placa).

Familia Floricyclidae Moore y Jeffords, 1968

Género *Cyclocion* Moore y Jeffords, 1968

Especie tipo. *Cyclocion distinctus* Moore y Jeffords, 1968, del Chesteriano (Misisípico Superior) de Illinois.

DIAGNOSIS. Lados de columnales levemente convexos, de lisos a granulosos, con tendencia a desarrollar una cresta apenas visible a la mitad de la altura de los columnales en perfil longitudinal; facetas articulares con lumen estelado grande, areola lisa y ancha, crenulario muy delgado; suturas crenuladas.

*Cyclocion distinctus* Moore y Jeffords, 1968

Lámina 4 (k-n)

DESCRIPCIÓN. Lados de los columnales lisos con perfil recto a convexo; nodales con cicatriz cirral y más altos que los internodales; internodales de primer orden más altos que los internodales de segundo orden; faceta articular circular; lumen grande que ocupa más de la mitad del diámetro total de la faceta, floriforme, rodeado por una areola lisa de gran tamaño; crenulario muy reducido en diámetro, con crénulas cortas, gruesas y rectas y crenelas de ancho similar al de los cúlmenes; suturas crenuladas. Medidas (en mm) e índices del ejemplar FCMP 790:

F, 4.73; L, 2.08; Li, 44; A, 1.81; Ai, 38.2; C, 0.84; Ci, 17.8.

**DISCUSIÓN.** Los ejemplares de Oaxaca asignados a *Cyclocion distinctus* se distinguen de la forma tipo descrita para Illinois, Estados Unidos (Moore y Jeffords, 1968) por carecer de un perilumen visible; se considera que esta diferencia no es suficiente para hacer una distinción específica. *C. distinctus* se separa de *Floricyclus* del Misisípico Inferior - Pensilvánico Superior de Estados Unidos (Moore y Jeffords, 1968), que presenta un lumen con puntos delgados entre los rayos petaloides y una areola delgada. *C. distinctus* se diferencia de *Cyclocrista* del Pensilvánico Superior – Pérmico Inferior de Texas (Moore y Jeffords, 1968), que presenta el crenulario separado de la areola por un declive, la areola algo cóncava o levantada semejando un perilumen amplio y por el lumen que puede ser de circular a quinquelobulado.

**PROCEDENCIA.** El material procede del nivel API-7 del Arroyo Las Pulgas y nivel ASI-2 del Arroyo Los Sauces, correspondientes al Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) de la Formación Ixtaltepec.

**DISTRIBUCIÓN.** *Cyclocion* sp. se ha reportado para el Fameniano Tardío de Kazakhstan Central (Sisova, 1988) y para el Fameniano de las Montañas Holy Cross en Polonia (Gluchowski, 2002). *C. distinctus* se ha encontrado en capas del Chesteriano (Misisípico Superior) de la Formación Paint Creek en Illinois (Moore y Jeffords, 1968).

**MATERIAL DESCRITO.** Ejemplares FCMP 790 (dos placas), FCMP 799 (una placa), FCMP 800 (una placa) y FCMP 801 (una placa).

## 11. DISCUSIÓN

### 11. 1. Relevancia del trabajo

Previamente a este trabajo, para México la mayor parte de los registros de crinoideos fósiles se referían a placas columnares disociadas, de edades principalmente carboníferas y pérmicas, y sólo existe el reporte de Strimple (1971) en el que a partir de un cáliz se describe a *Parspaniocrinus beinerti* para el Pérmico de Coahuila. En este contexto, el reporte de por lo menos cuatro géneros de crinoideos para el Carbonífero de México representa información original y de importancia que permite establecer con más detalle los patrones de distribución temporal y espacial de los taxa estudiados. Esta información también enriquece el conocimiento de la diversidad de invertebrados fósiles presente en el territorio de México y aporta datos sobre las paleocomunidades marinas que se desarrollaron durante el Paleozoico.

### 11. 2. Consideraciones bioestratigráficas

Como ya se expuso anteriormente, la Formación Ixtaltepec originalmente fue asignada al Pensilvánico Inferior-Medio por la presencia del braquiópodo *Anthracospirifer occiduus*, especie que recientemente se ha reportado en rocas misisípicas (Butts, 2007) perdiendo su valor como índice del Pensilvánico; Sour-Tovar y Martínez-Chacón (2004) y Torres-Martínez y cols. (2008) reportaron para las unidades superiores de la Formación Ixtaltepec (API-5 – API-8) diversos géneros de braquiópodos exclusivamente pensilvánicos (Morrowano-Desmoinesiano) y recientemente en los niveles inferiores de la Formación Ixtaltepec, en particular en los niveles API-2 y API-4, se han encontrado braquiópodos de los géneros *Inflatia* y *Sinuatella* que indican una edad de Misisípico Medio-Tardío (Merameciano-Chesteriano) (Torres-Martínez, com. pers.). También se mencionó que en el miembro superior de la formación Santiago, en niveles de lutita, se han encontrado concreciones con diversos cefalópodos, conuláridos y otros invertebrados de edad Merameciana-Chesteriana (Castillo-Espinoza, 2008; Castillo-Espinoza *et al.*, 2010; Escalante-Ruiz, 2011). Esto ha llevado a la conclusión de que tanto el miembro superior de la formación Santiago, como la parte inferior de la Formación Ixtaltepec, en particular los niveles fosilíferos API-2 y API-4 son de edad Misisípica, posiblemente Merameciano-Chesteriano y sólo a partir del nivel API-5 de la Formación Ixtaltepec se tienen rocas pensilvánicas.

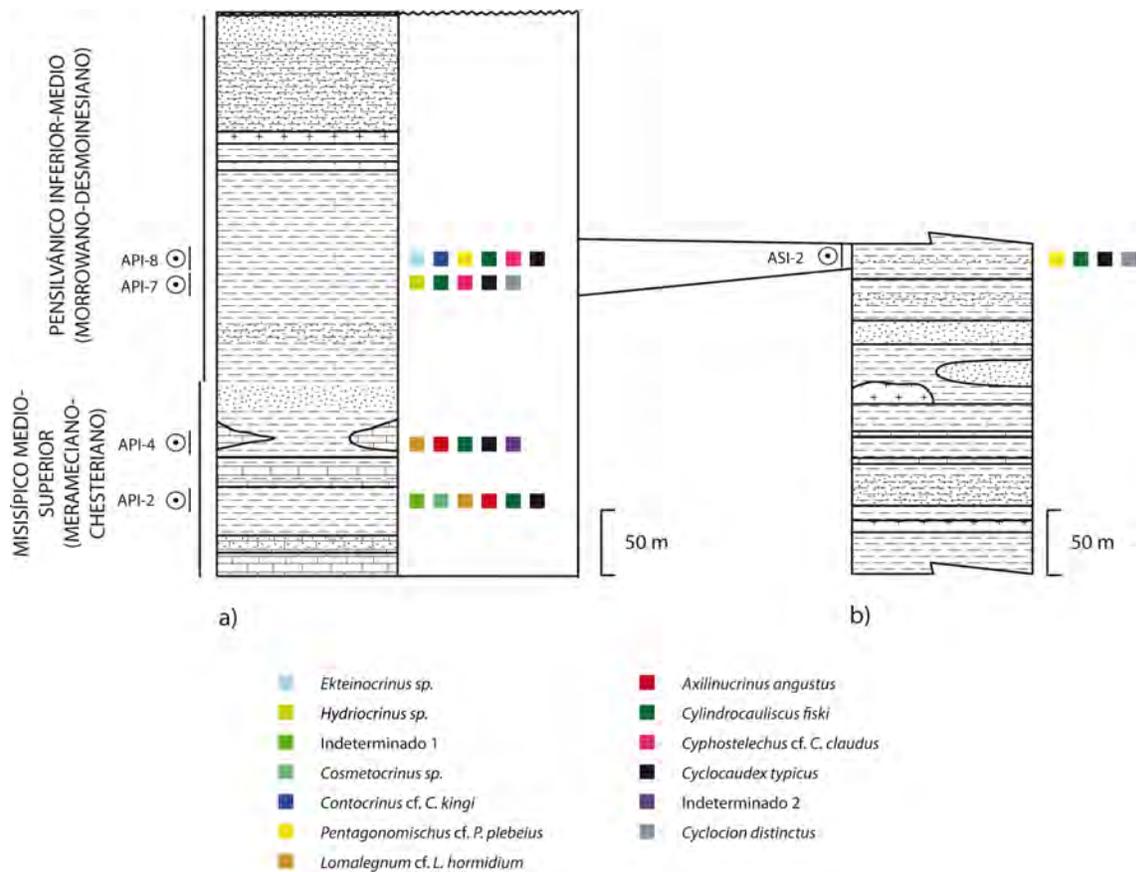


Figura 9. Distribución estratigráfica de los taxa y parataxa de crinoideos en la Formación Ixtaltepec. a) Columna estratigráfica del afloramiento del Arroyo de Las Pulgas y b) columna estratigráfica de la sección que aflora en el Arroyo de Los Sauces.

En este contexto, resalta el hallazgo de los paragéneros de crinoideos *Lomalegnum* cf. *L. hormidium*, en los niveles API-2 y API-4 de la Formación Ixtaltepec (Figura 9) y de *Graphosterigma* sp., en la localidad de Las Choyas, unidades portadoras de *Inflatia* y *Sinuatella*. Previamente los paragéneros mencionados han sido referidos para el Osageano de Iowa (Moore y Jeffords, 1968) y Misisípico Inferior de Puebla (Villaseñor-Martínez, *et al.*, 1987; Esquivel-Macías, 1996), en el caso de *L. hormidium*, y para el Misisípico Inferior de Estados Unidos (Moore y Jeffords, 1968), en el caso de *Graphosterigma*; ésta información implica, de confirmarse las determinaciones taxonómicas, que los dos parataxa ampliarían su alcance estratigráfico del Osageano al Merameciano-Chesteriano. Por otro lado, *Cyclocion distinctus* y la especie del género *Pentagonomischus* que se describe se han recolectado en los niveles superiores de la Formación Ixtaltepec (API-7 y API-8, respectivamente) y en el nivel equivalente por su contenido fósil de la localidad del Arroyo de Los Sauces (ASI-2). *Cyclocion distinctus* se había reportado previamente sólo para rocas del Chesteriano (Misisípico Medio-Superior) de Illinois (Moore y Jeffords, 1968), por lo que su presencia en el Pensilvánico de Oaxaca amplía su alcance estratigráfico. Por otra parte, el género *Pentagonomischus* sólo se había reportado para el Misisípico de diferentes

localidades, con lo cual se extiende su alcance estratigráfico hasta el Pensilvánico Inferior-Medio. En contraparte, *Cylindrocauliscus fiski* ha sido hallada en rocas del Pensilvánico Medio de Texas (Moore y Jeffords, 1968), y en varias localidades del Pensilvánico de México (Buitrón-Sánchez, *et al.*, 1987; Buitrón-Sánchez, *et al.*, 1998; López-Lara, 2002; Buitrón-Sánchez, *et al.*, 2008). En Ixtaltepec se localiza en todos los niveles donde se ha reportado la presencia de crinoideos (Figura 9), y ello implica que su edad abarca por lo menos desde el Merameciano-Chesteriano (Misisípico Medio-Superior) hasta el Desmoinesiano (Pensilvánico Medio). *Cyphostelechus* cf. *C. claudus* se ha recolectado en las unidades API-7 y API-8 (Figura 9) que, como ya se mencionó, se asignan al Pensilvánico y su presencia en estas unidades concuerda con su reporte previo para el Pensilvánico Medio (Desmoinesiano) de Texas (Moore y Jeffords, 1968). *Cyclocaudex typicus* previamente se ha reportado para el Pensilvánico Superior de Texas (Moore y Jeffords, 1968), para el Pensilvánico Superior de Puebla (Villaseñor-Martínez *et al.*, 1987; Esquivel-Macías, 1996) y para el Wordiano Temprano-Medio (Pérmico Medio) de Ihtaltepec, Oaxaca (Vachard, *et al.*, 1997), en Santiago Ixtaltepec se encuentra, al igual que *Cylindrocauliscus fiski*, en todos los niveles donde hay crinoideos, desde la base hasta la parte superior de la formación (Figura 9), con lo que amplía el alcance estratigráfico hasta el Misisípico Medio-Superior.

En la figura 10 se observan los alcances estratigráficos de los géneros y especies y de los parataxones que se describen en este trabajo y que han sido reportados con anterioridad. Se puede ver que no existe una concordancia total entre las edades de los taxa que se describen en este trabajo (Fig. 9) y las edades de los taxa previamente reportados en otros sitios (fig. 10). Esto, en gran medida, se explica porque el registro de crinoideos carboníferos es relativamente escaso y la mayoría de los taxa conocidos solo se han encontrado en una o muy pocas localidades alrededor del mundo. Ello implica que su distribución temporal y geográfica no ha sido establecida con certeza y que es probable que esos mismos taxa se lleguen a ubicar en edades diferentes en otras regiones del mundo. También hay que señalar el hecho de que por tratarse de parataxonomía, los trabajos descriptivos de placas columnares son más escasos que los trabajos que describen ejemplares constituidos por cálices.

Los taxa descritos para Santiago Ixtaltepec con base en individuos articulados de crinoideos, presentan una distribución estratigráfica más restringida en comparación con la distribución estratigráfica que se observa para la mayoría de los parataxones descritos, sesgo que también es producto de la pobreza del registro fósil de cálices en el área. El género *Ekteinocrinus* que sólo se ha referido al Pérmico (Wolfcampiano) de Nevada (Webster y Lane, 2007), en Ixtaltepec se encuentra en el nivel API-8 correspondiente al Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano); con ello se amplía el rango estratigráfico del género. Por su parte,

*Hydriocrinus* se ha encontrado en el Pensilvánico de diversas localidades, por lo que su presencia en el nivel API-7 (Pensilvánico Inferior-Medio) de la Formación Ixtaltepec concuerda con los reportes previos. El género *Cosmetocrinus* se ha reportado para diversas localidades del Misisípico (p.e. Hall, 1863; Kirk, 1941; Wachsmuth y Springer, 1889) y en Ixtaltepec también fue encontrado en las rocas misisípicas (nivel API-2 de la base de la Formación Ixtaltepec). Finalmente, *Contocrinus kingi* se conoce para el Pensilvánico Medio de Texas (Moore y Plummer, 1940) y en Oaxaca también se encontró en estratos correspondientes al Pensilvánico (nivel API-8). De la información de este párrafo resalta que, a diferencia de lo que ocurre con los parataxa analizados, los géneros de crinoideos de la Formación Ixtaltepec, a excepción de *Ekteinocrinus*, se encuentran en niveles de edades equivalentes a los de las localidades en que han sido reportados previamente; tratándose de partes disociadas, las placas que han recibido diferentes nominaciones taxonómicas pueden ser estructuras morfológicamente diferentes que se presenten en un mismo individuo e incluso es posible que un mismo tipo de placa se presente en dos o más taxa diferentes; esto implica y puede explicar que sea posible encontrar placas con la misma morfología en muy diversos niveles estratigráficos: esta condición es la que determina que las placas de crinoideos disociadas no se puedan considerar buenos índices estratigráficos.

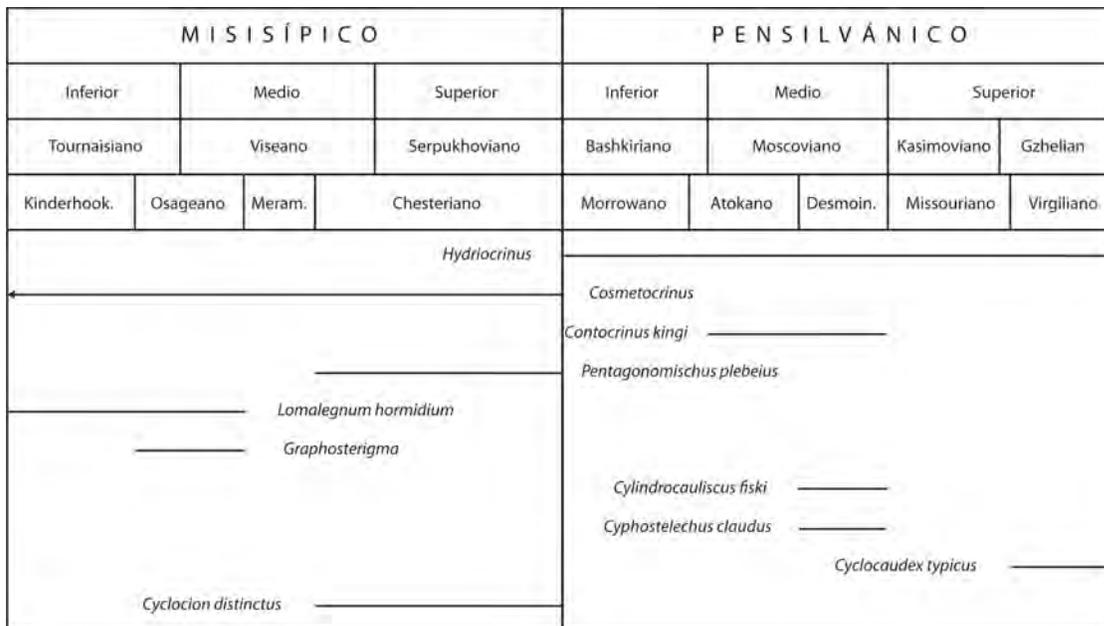


Figura 10. Alcances temporales reportados previamente de los taxa y parataxa descritos en este trabajo. *Hydriocrinus*, *Cosmetocrinus* y *Contocrinus kingi* son taxa descritos con base en individuos articulados; *Pentagonomischus plebeius*, *Lomalegnum hormidium*, *Graphosterigma*, *Cylindrocauliscus fiski*, *Cyphosteichus claudus*, *Cyclocaudex typicus* y *Cyclocion distinctus* son parataxa descritos a partir de placas columnares disociadas. En el esquema no se incluye la distribución en el Carbonífero de Ixtaltepec (este estudio). Las fuentes bibliográficas están referidas en el capítulo de Sistemática, en la sección Distribución que se incluye en la descripción de cada taxón o parataxón (Modificado de Gradstein *et al.*, 2004).

### 11. 3. Paleobiogeografía

Junto con el sesgo que se encuentra al analizar la distribución temporal de los diferentes morfotipos de placas columnares se presenta uno muy marcado en la escasa información que existe sobre la distribución paleobiogeográfica de los distintos parataxones. Pese a ello, es notable ver que prácticamente todos los taxones encontrados en la Formación Ixtaltepec de Oaxaca se han encontrado en varias localidades misisípicas o pensilvánicas de la región del Midcontinent de Estados Unidos y en otras localidades del Paleozoico Superior de México (figs. 11 y 12); este patrón apoya la idea propuesta previamente en varios trabajos (p. ej. Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1996; Sour-Tovar *et al.*, 1996; Quiroz-Barroso y Perilliat, 1997, 1998) que postula que durante el Carbonífero, el sur de México formó parte de un cuerpo oceánico epicontinental que se extendió desde lo que actualmente es la región centro-este de Estados Unidos (el Midcontinent) a lo largo del noreste de México y llegando en extensión hasta el sureste del país. De los taxones que sólo se presentan en México y Norteamérica se encuentran el género *Ekteinocrinus* y la especie *Contocrinus kingi* y los parataxones *Lomalegnum hormidium*, *Axilinucrinus angustus*, *Graphosterigma*, *Cylindrocauliscus fiski*, *Cyphostelechus claudus*, *Cyclocaudex typicus* y *Cyclocion distinctus* (Figuras 11 y 12).

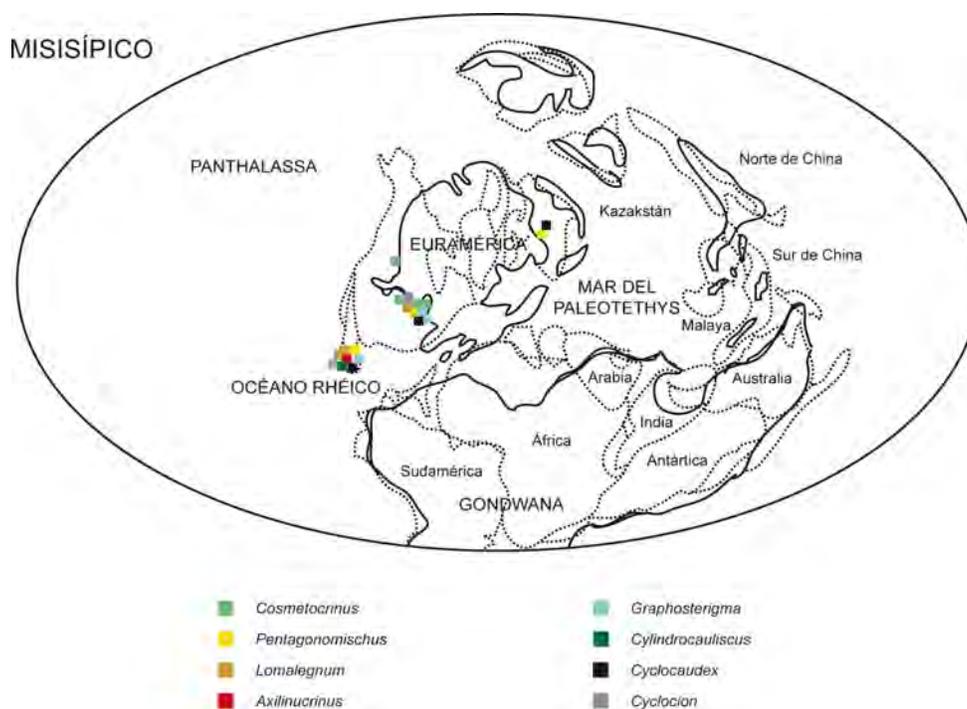


Figura 11. Mapa de distribución en el Misisípico de los diferentes taxa y parataxa encontrados en la Formación Ixtaltepec; las líneas continuas representan la distribución de los continentes durante el Misisípico, mientras que las líneas punteadas muestran la distribución actual (Mapa base tomado de Scotese, 2001).

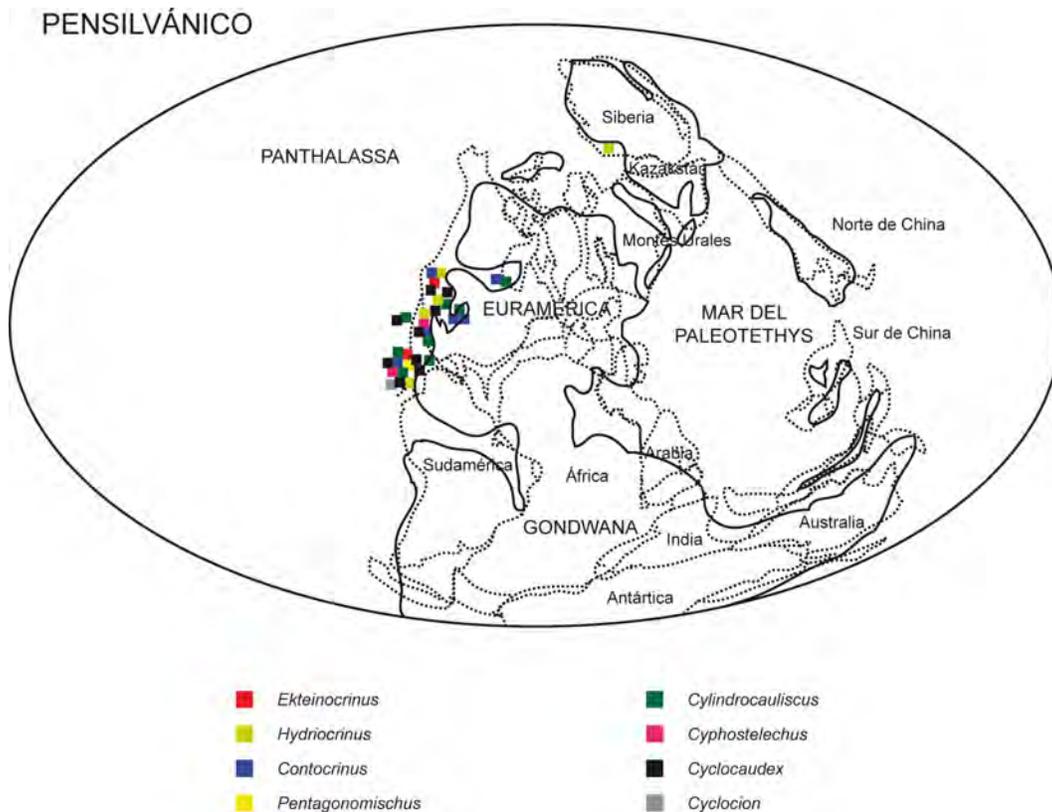


Figura 12. Mapa de distribución en el Pensilvánico de los diferentes taxa y parataxa encontrados en la Formación Ixtaltepec; las líneas continuas representan la distribución de los continentes durante el Misisípico, mientras que las líneas punteadas muestran la distribución actual (Mapa base tomado de Scotese, 2001).

El género *Cosmetocrinus*, además de encontrarse en Norteamérica, se menciona en el Devónico Superior de China (Lane *et al.*, 1997), siendo éste su registro más antiguo. Igualmente, *Contocrinus*, además de encontrarse en el Pensilvánico de Norteamérica, también se conoce en rocas del Pérmico de Tailandia (Webster y Jell, 1993). *Cyclocaudex* se conoce para el Devónico de Brasil (Scheffler y Sequeira-Fernandes, 2007), mientras que en México y Norteamérica la mayoría de los registros son para el Pensilvánico de distintas localidades y sólo existen tres para el Misisípico, incluyendo el de Santiago Ixtaltepec.

El paragénero *Cyclocion* muestra un posible origen en Europa Central, ya que se ha hallado en rocas del Fameniano (Devónico Superior) de Kazakstán (Sisova, 1988) y Polonia (Gluchowski, 2002); en Estados Unidos se reporta para el Chesteriano (Misisípico Superior) de Illinois y su presencia en rocas pensilvánicas de la Formación Ixtaltepec representa su registro más reciente.

El género *Hydriocrinus* es casi exclusivo de Norteamérica pero la especie tipo es del Moscoviano (Pensilvánico Medio) de Rusia (Trautschold, 1867). *Pentagonomischus plebeius*, además de encontrarse en el Misisípico de Norteamérica (Moore y Jeffords, 1968), también está

reportada para el Misisípico de Polonia (Gluchowski, 1981).

Analizando los patrones descritos, resalta la presencia de algunos de los taxa reportados para el Carbonífero de Ixtaltepec en rocas más antiguas de Asia, Europa o Sudamérica. Estas afinidades se pueden explicar, primero, en el caso de los taxa cuyos registros más antiguos se tienen en Asia o Europa, por la existencia, durante el Devónico-Misisípico, del mar del Paleo Tethys que sirvió como vía de dispersión entre las biotas que se encuentran en Europa y Asia (localidades devónicas de Polonia y Kazajstán) y las del MidContinent y México. El mismo papel jugó el Océano Rhéico al comunicar el Midcontinent y México con cuerpos oceánicos que existieron sobre la actual Sudamérica.

A finales del Misisípico, estas conexiones oceánicas comenzaron a cerrarse por la unión de los continentes de Gondwana y Euramérica (Norteamérica y Europa) (Smith Jr. y Read, 2000). Durante el Pensilvánico ambas masas continentales estaban ya unidas lo que provocó una interrupción en la conexión oceánica entre las regiones orientales ecuatoriales con las occidentales del MidContinent y México. Eso explicaría el hecho de encontrar una afinidad muy baja entre las faunas pensilvánicas de ambos hemisferios.

Sin embargo, el reporte de *Hydriocrinus* para el Pensilvánico de Rusia y de Norteamérica indica que para ese periodo todavía existía una conexión entre las faunas de ambos hemisferios. La explicación más probable para este patrón de distribución es que, una vez que se cerró la conexión marina ecuatorial que representó el Paleo Tethys, cuando se unió Gondwana con Euramérica, las corrientes oceánicas que circulaban de este-oeste a través del Paleo Tethys y el Océano Rhéico tuvieron que cambiar de dirección hacia el norte y hacia el sur (Smith Jr. y Read, 2000). De esta manera, durante el Pensilvánico, las corrientes dirigidas hacia el norte tuvieron que pasar a través de los mares pertenecientes a los actuales territorios de Kazajstán y Rusia girando hacia el este rodeando el norte de lo que en ese momento ya era Pangea (Euramérica) para finalmente tornarse hacia el sur y alcanzar el mar epicontinental del área del Midcontinent en Estados Unidos.

*Contocrinus*, otro de los crinoideos que se describe para la Formación Ixtaltepec, también ha sido referido para el Pérmico de Tailandia y el Pensilvánico-Pérmico de Norteamérica. En este caso en particular, la teoría de la desviación de las corrientes marinas hacia el norte pasando por Kazajstán y rodeando el norte de lo que en ese momento ya era Pangea resulta más difícil de sostener debido a que los registros más antiguos de *Contocrinus* se tienen en Norteamérica. La ruta de migración espacio-temporal de los miembros de este género debió haber sido a través de corrientes oceánicas que atravesaran la Panthalassa desde el Midcontinent y llegaran al hemisferio oriental alcanzando la región de lo que actualmente es Tailandia. El problema con esta teoría es la enorme distancia que habrían tenido que recorrer los miembros de este género a través de la

Panthalassa para alcanzar el otro lado del planeta lo que implica una serie de cambios en los ambientes en los cuales este género se distribuía en el Midcontinent. Otra explicación, que es la más convincente para el que suscribe, es que la especie de *Contocrinus* hallada en Tailandia no tenga relación filogenética con las especies reportadas en Norteamérica y que la asignación générica sea errónea.

Si se analizan las capacidades de dispersión de los crinoideos es claro que les es muy complicado desplazarse de un lugar o de un ambiente a otro y se ha visto que tienden a no hacerlo a menos que las condiciones ecológicas en el sitio donde residen dejen de ser satisfactorias, con lo cual son capaces de moverse activamente nadando o arrastrándose mientras son adultos (Moore y Teichert, 1978) o flotando en su estado larvario. Físicamente, los crinoideos no pedunculados tienen una mayor vagilidad que la que tienen los crinoideos pedunculados (Moore y Teichert, 1978), por lo que no se espera que estos últimos tuvieran una gran capacidad de dispersión, y el factor determinante en la distribución es, más bien, el tipo de hábitat al cual cada grupo está adaptado. Moore y Teichert (1978) indican que algunos órdenes como los millericrínidos, bourgueticrínidos y cyrtocrínidos tienen una distribución cosmopolita debido a que sus hábitats de aguas profundas son menos variables que los de otros grupos, como los isocrínidos o comatúlidos, cuyos hábitats son de aguas poco profundas, con restricciones ecológicas más evidentes, lo que limita fuertemente una distribución cosmopolita. En el caso de los géneros encontrados en la Formación Ixtaltepec, la mayoría de ellos se restringen a varias localidades del MidContinent y sólo algunos casos se encuentran distribuidos más allá de esta región (Figs. 11 y 12). Esto quiere decir que los crinoideos encontrados en la Formación Ixtaltepec son claramente de hábitos ecológicos muy restringidos (como los isocrínidos y comatúlidos), y esto se puede constatar porque las capas portadoras indican que éstos vivieron en un ambiente de plataforma, de aguas poco profundas, cercano a un prodelta. Estos ambientes tienen restricciones ecológicas evidentes así que se espera que cualquier crinoideo que viviera allí, habría tenido hábitats muy particulares y una distribución geográfica limitada a esos hábitats.

#### **11. 4. Consideraciones tafonómicas y paleoambientales**

Los crinoideos encontrados en la Formación Ixtaltepec constan, sobre todo, de impresiones de los cálices, brazos, tallos y placas columnares individuales o como pluricolumnas, y algunos de estos fósiles se han conservado como ejemplares permineralizados, sobre todo en la base de la formación (API-2 y API-4), todos con grados muy variables de desarticulación. Especialmente, los crinoideos resultan ser un indicador tafonómico muy sensible debido a que su esqueleto, compuesto

de placas calcáreas débilmente unidas, tiende a disociarse pocos días después de la muerte, aún cuando la energía en el sistema sea relativamente baja, y la desarticulación diferencial puede ser correlacionada con el tiempo de exposición y grado de transporte previos al enterramiento final (Meyer *et al.*, 1989). Para que no se presentara la disociación de los componentes esqueléticos en muchos grupos de crinoideos, el enterramiento debió haber sido rápido; en tales condiciones sería fácil encontrar organismos completos. Una tasa intermedia de enterramiento daría como resultado la preservación de especímenes desarticulados *in situ* y de cálices parcialmente preservados (Meyer *et al.*, 1989). El hecho de encontrar una gran cantidad de placas columnares desarticuladas, aún mayor que la de pluricolumnas y de cálices, en general sugiere que las tasas de enterramiento en las unidades donde se encontraron los crinoideos, no llegaron a ser demasiado altas como para permitir una excelente preservación de ejemplares completos y articulados. También, este nivel de desarticulación podría hacer pensar que los organismos llegaron a sufrir un transporte importante desde el lugar de muerte hasta el sitio de enterramiento. No obstante, Morales-Soto (1984) sugiere que la desarticulación por sí misma, no es indicativa de transporte, sino que depende más de las propiedades intrínsecas de articulación de los organismos; asimismo, recalca que no se encontraron evidencias de transporte en los organismos presentes en la formación. De igual manera, en los crinoideos de Ixtaltepec tampoco hay evidencias de abrasión o desgaste debidos a transporte por lo que aquí se apoya la idea de Morales-Soto que los organismos fueron enterrados *in situ* o muy cerca del lugar de muerte.

Comparada con otras localidades de Norteamérica, la región de Santiago Ixtaltepec presenta una preservación muy baja de cálices y todos ellos pertenecientes a la Subclase Cladida. Esto probablemente refleje que, en efecto, en la región se encontraban crinoideos pertenecientes sólo a esta subclase debido a que las condiciones ecológicas favorecieron su establecimiento, o bien, que las condiciones tafonómicas dieron como consecuencia que hubiera una preservación diferencial que permitió la fosilización de cálices de esta subclase. No obstante, se sabe que a diferencia de los cládidos, los miembros de la subclase Camerata presentan una mejor preservación debido a que sus cálices están más rígidamente contruidos, lo que evita su desarticulación en condiciones de enterramiento gradual (Meyer *et al.*, 1989; Ausich, 2001), mientras que los cládidos presentan cálices con placas menos firmemente unidas por lo que fácilmente tienden a desarticularse. Todo hace pensar que la primera opción es la más creíble, aunque quizás falte más trabajo de campo que permita encontrar una mayor diversidad de cálices incluyendo representantes de otras subclases.

Debido a sus características sedimentológicas y a la distribución estratigráfica de las comunidades fósiles, se considera que la Formación Ixtaltepec representa un amplio rango de ambientes sedimentarios que incluyen prodelta, arrecife, laguna periarrecifal y subambientes

neríticos con grandes aportes de terrígenos (Torres-Martínez *et al.*, 2008). La ocurrencia de crinoideos se asocia a un ambiente de depósito de aguas marinas con sustratos firmes donde los crinoideos podían adherirse a fondos rocosos, corales, braquiópodos, algas calcáreas, etc. En particular, el género *Contocrinus*, presente en el nivel API-8 conformado por lutita gris oscura, se ha caracterizado como índice de un ambiente de “offshore” sobre la plataforma continental (Pabian y Rushlau, 2002).

Dado el hábito gregario de los crinoideos, así como a la cantidad de fósiles encontrados en el área y su grado de desarticulación, se puede inferir que el área era un mar de aguas poco profundas, con una gran cantidad de individuos viviendo juntos, donde la tasa de sedimentación era baja dando la oportunidad de una desarticulación casi total de los organismos una vez muertos. En ciertos momentos, las tasas de sedimentación pudieron llegar a ser más altas, lo que permitió que se pudieran conservar algunos cálices y brazos articulados. A pesar de esto, si se compara el material de Ixtaltepec con el de varias localidades de Norteamérica, donde se pueden encontrar grandes cantidades de crinoideos completos, desde el tallo con las estructuras de anclaje hasta los brazos con sus pínulas, se puede deducir que en Ixtaltepec rara vez ocurrió algún evento catastrófico que pudiese haber preservado en esas condiciones a los organismos.

En un estudio realizado en el Carbonífero Inferior de Irlanda (Ausich y Sevastopulo, 1994) se observa que los cládidos no se han conservado en las facies más someras debido a que, si bien la tasa de eventos catastróficos en el sitio era alta e indicaba una mayor probabilidad de preservación de organismos completos, la turbulencia generada por estos eventos provocaba la exhumación y desarticulación de los organismos, lo que daba como consecuencia que sólo se conservaran cálices de camerados resistentes a la desarticulación, y haciendo poco probable que grupos como los cládidos o flexibles (con cálices débilmente unidos) pudiesen conservarse completos. De esta manera, las facies de rampa media, donde los eventos de enterramiento son frecuentes pero no con suficiente energía para resuspender el sedimento previamente acumulado, tienen la mejor preservación de crinoideos, incluyendo cládidos, flexibles y camerados. Con esta base, es posible considerar que los niveles estratigráficos de la Formación Ixtaltepec donde se encontraron cálices articulados representan una facies semejante a la ilustrada por Ausich y Sevastopulo (1994), propia de una plataforma con una profundidad media, pero donde además, como ya se indicó anteriormente, las tasas de sedimentación eran relativamente bajas con incrementos esporádicos que fueron los que permitieron la preservación.

A pesar de las interpretaciones generadas en este trabajo, estas aproximaciones son insuficientes para armar un esquema completo sobre las condiciones precisas de los distintos ambientes de depósito en cada uno de los niveles de la formación, puesto que no se ha incluido el

estudio del resto de la fauna ni se han hecho estudios de los sedimentos. Sin embargo, la información generada a partir del estudio de los crinoideos servirá como antecedente para futuros trabajos donde se analicen de manera más precisa los diferentes ambientes que constituyeron esos depósitos.

## 12. CONCLUSIONES

Las descripciones y determinaciones realizadas en este trabajo de tesis implican una valiosa contribución al conocimiento del registro fósil de crinoideos carboníferos de México; por un lado, se genera nueva información taxonómica representada por el hallazgo de taxones no descritos anteriormente en ninguna localidad conocida en el país. Esta información es importante porque permite ampliar el conocimiento sobre la fauna y analizar sus implicaciones bioestratigráficas, tafonómicas y paleobiogeográficas.

En particular, este trabajo señala que hasta el presente, la utilidad estratigráfica de las placas columnares de crinoideos es escasa pero, dado que son elementos abundantes en muchos afloramientos paleozoicos, pueden llegar a constituir una herramienta de importancia conforme se aumente la información existente sobre sus patrones morfológicos y su distribución temporal y espacial.

En particular, en este trabajo el estudio de los géneros determinados a partir de cálices permite apoyar el hecho de que los niveles más basales de la Formación Ixtaltepec (API-2 y API-4) son de edad Misisípica, mientras que los niveles superiores (API-7 y API-8) corresponden al Pensilvánico.

El análisis de los patrones de distribución paleobiogeográfica de los taxa que conforman la fauna estudiada demuestra la existencia de una afinidad principalmente entre las faunas de la región de Santiago Ixtaltepec y las de varias localidades paleozoicas de México y de la región del centro-este de Norteamérica. Menor afinidad se encuentra con algunas localidades paleozoicas de China, Tailandia, Kazajstán y Polonia, lo cual se explica por la configuración geográfica que en el Carbonífero existió con la posición de mares y continentes que favorecieron una comunicación a través de las corrientes marinas entre las regiones mencionadas. Cuando los grupos, además de distribuirse de manera diferencial en el espacio, se distribuyen en diferentes tiempos, la explicación más plausible fue que hubo una migración espacio-temporal; esta explicación es apoyada por la distribución observada en espacio y tiempo de los géneros que se reportan para Oaxaca.

El análisis tafonómico y paleoambiental que se realiza, a pesar de no hacerse con profundidad y detalle, permite establecer que los crinoideos encontrados en la Formación Ixtaltepec no sufrieron

mucho transporte y que fueron depositados en condiciones dominantes de baja sedimentación con algunos pulsos en los que la sedimentación fue mayor y permitió la conservación de pluricolumnas y cálices articulados con brazos. El análisis, en cuanto a composición taxonómica, de las diferentes comunidades en que se encuentran asociados los crinoideos señala que en la Formación Ixtaltepec se presentan depósitos de una variedad de ambientes de depósitos, desde un prodelta, cercano a la costa, hasta ambientes arrecifales, lagunas arrecifales y ambientes neríticos, más alejados de ésta.

### 13. REFERENCIAS

- AUSICH, W. I. 1998. Phylogeny of Arenig to Caradoc crinoids (Phylum Echinodermata) and suprageneric classification of the Crinoidea. The University of Kansas Paleontological Contributions, new series (9): 1-36.
- AUSICH, W. I. 1999. Origin of crinoids *in* M. D. Candia Carnevali y F. Bonasoro (eds.), Echinoderm Research 1998: 237-242.
- AUSICH, W. I. 2001. Echinoderm taphonomy *in* M. Jangoux and J. M. Lawrence (eds.). Echinoderm studies, 6: 171-227.
- AUSICH, W. I. AND G. D. SEVASTOPULO. 1994. Taphonomy of Lower Carboniferous crinoids from the Hook Head Formation, Ireland. *Lethaia*, 27: 245-256.
- AUSICH, W. I., AND M. J. SIMMS. 1999. Ecology and ecological interactions *in* Hess, H., W. I. Ausich, C. E. Brett, and M. J. Simms (eds.). Fossil Crinoids, Cambridge University Press, 275 pp.
- AUSICH, W. I., A. GOLDSTEIN, R. YATES. 2000. Crinoids from the Muldraugh Member of the Borden Formation in north-central Kentucky (Echinodermata, Lower Mississippian). *Journal of Paleontology*, 74(6): 1072-1082.
- BAUMILLER, T. K. 2008. Crinoid ecological morphology. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 36: 221-249.
- BATHER, F. A. 1899. A phylogenetic classification of the Pelmatozoa. *British Association for the Advancement of Science* (1898): 916-923.
- BRUSCA, R. C., AND G. J. BRUSCA. 2002. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc., Publishers, 2nd Edition, USA, 936 pp.
- BITRÓN-SÁNCHEZ, B. E. 1977. Invertebrados (Crinoidea y Bivalvia) del Pensilvánico de Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México, *Revista del Instituto de Geología*, 1(2): 144-150.

BITRÓN-SÁNCHEZ, B. E. Y F. A. SOLÍS MARÍN. 1993. La biodiversidad en los equinodermos fósiles y recientes de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 44: 209-231.

BITRÓN-SÁNCHEZ, B. E., J. PATIÑO, A. MORENO. 1987. Crinoideos del Paleozoico Tardío de Calnali, Hidalgo. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1: 125-136.

BITRÓN-SÁNCHEZ, B. E., J. ARELLANO-GIL, L. A. FLORES DE DIOS. 1998. Crinoideos del Pensilvánico del Cañón de la Peregrina, Estado de Tamaulipas, México *en* *Memorias de la Primera Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra*, Facultad de Ciencias UNAM, México DF, México, Alanis S, L. Ferrari y A. F. Nieto (eds.), 55 pp.

BITRÓN-SÁNCHEZ, B. E., C. GÓMEZ-ESPINOSA, AND E. ALMAZÁN-VÁZQUEZ, D. VACHARD. 2007a. A late Atokan regional encrinite (early Moscovian, Middle Pennsylvanian) in the Sierra Agua Verde, Sonora state, NW Mexico. *Paleozoic and Bioaccumulations: Climatic and Evolutionary Controls*. Geological Society of London, Special Publications, 201-209.

BITRÓN-SÁNCHEZ, B. E., E. ALMAZÁN-VÁZQUEZ, AND D. VACHARD. 2007b. Middle Permian crinoids (Echinodermata, Crinoidea) from Cerros Los Monos, Caborca, Sonora, Mexico and paleogeographic considerations. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(3): 344-353.

BITRÓN-SÁNCHEZ, B. E., C. GÓMEZ-ESPINOSA, E. ALMAZÁN-VÁZQUEZ, D. VACHARD, A. LAGUARDA-FIGUERAS AND F. SOLÍS-MARÍN. 2008. A review of the crinoid columnals (Echinodermata-Crinoidea) from the Carboniferous of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(3): 1-12.

BUTTS, S. H. 2007. Silicified Carboniferous (Chesterian) Brachiopoda of Arco Hills Formation, Idaho. *Journal of Paleontology*, 81(1): 48-63.

CASTILLO-ESPINOZA, K. M. 2008. Cefalópodos de la Formación Santiago, Misisípico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Licenciatura, 52 pp.

CASTILLO-ESPINOZA, K. M. Y F. SOUR-TOVAR. 2011. Braquiópodos y crinoideos del Misisípico Inferior/Medio de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca (resumen), *en* XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla, México, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla: 44.

CASTILLO-ESPINOZA, K. M., A. R. ESCALANTE-RUIZ, S. A. QUIROZ-BARROSO, F. SOUR-TOVAR Y D. NAVARRO SANTILLÁN. 2010. Nuevos invertebrados del Viséano (Mississippiano), Formación Santiago, Oaxaca, sudeste de México (resumen) *en* X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata, Argentina, Universidad Nacional de La Plata, Museo de La Plata: 145.

DOMÍNGUEZ P., J. LE MENN, M. MARTÍ-MUS Y M. PAZ-VILLALBA. 2009. Equinodermos *en* Martínez-Chacón M y P. Rivas (eds.), *Paleontología de Invertebrados*, 524 pp.

ESCALANTE RUIZ, A. R. 2011. Conuláridos y gasterópodos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática), 86 pp.

ESCALANTE-RUIZ, A. R Y S. A. QUIROZ-BARROSO. 2011a. Primer registro de conuláridos para el Misisípico de Nochixtlán, Oaxaca (resumen), *en* XII Congreso Nacional de Paleontología. Puebla, México, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla: 53.

ESCALANTE-RUIZ, A. R. Y S. A. QUIROZ-BARROSO. 2011b. Taxonomía y diversidad de gasterópodos del Misisípico de Nochixtlán, Oaxaca (resumen), *en* XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla, México, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla: 54.

ESQUIVEL-MACÍAS, C. 1996. Invertebrados del Paleozoico Tardío de las regiones de Olinalá, Gro. y Patlanoaya, Pue: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Maestría en Ciencias (Biología), 82 pp.

ESQUIVEL-MACÍAS, C., W. I. AUSICH, B. E. BUITRÓN-SÁNCHEZ, A. FLORES DE DIOS. 2000. Pennsylvanian and Mississippian pluricolumnal assemblages (Class Crinoidea) from southern Mexico and a new occurrence of a column with a tetralobate lumen. *Journal of Paleontology*, 74(6): 1187-1190.

ESQUIVEL-MACÍAS, C., F. SOLÍS-MARÍN Y B. E. BUITRÓN SÁNCHEZ. 2004. Nuevos registros de placas columnares de crinoideos (Echinodermata, Crinoidea) del Paleozoico Superior

de México, algunas implicaciones paleobiogeográficas y paleoambientales. *Coloquios de Paleontología*, 54: 15-23.

FLORES DE DIOS, A., D. VACHARD Y B. E. BUITRÓN-SÁNCHEZ. 2000. La cubierta sedimentaria Pérmica Superior (Formaciones Olinalá, Ihualtepec y Yododeñe) de los terrenos Mixteco y Zapoteco, *en* 2a. Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Puerto Vallarta, Jalisco, México, Unión Geofísica Mexicana, GEOS 20: 324-325.

FRIES C., E. SCHMITTER, P.E. DAMONY, D. E. LIVINGSTONE. 1962. Rocas Precámbricas de edad Grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el Sur de México. *Boletín del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 64: 45-53.

GLUCHOWSKI, E. 1981. Paleozoic crinoid columnals and pluricolumnals from Poland. *Zeszyty Naukowe Akademii Gorniczo-Hutniczej. Geologia*, 7: 29-57.

GLUCHOWSKI, E. 2002. Crinoids from the Fammenian of the Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Paleontologica Polonica*, 47(2): 319-328.

GLUCHOWSKI, E., AND G. RACKI. 2005. Disarticulated crinoid stems from the Devonian and Carboniferous of north Devon, England. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 55(3): 161-172.

GRADSTEIN, F., J. OGG, AND A. SMITH. 2004. *A geologic time scale*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne, 589 pp.

GUENSBURG, T. E., AND J. SPRINKLE. 2001. Earliest crinoids: new evidence for the origin of the dominant Paleozoic echinoderms. *Geology*, 29: 131-134.

HALL, J. 1863. Preliminary notice of some species of Crinoidea from the Waverly sandstone series of Summit County, Ohio, supposed to be of the age of the Chemung group of New York: 1-11. "Printed in advance, from the 17th Report on the New York State Cabinet, James Hall. Albany published November 11, 1863."

JAEKEL, O. 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Paleont. Zeitschr.*, 3: 1-128.

KAMMER, T. W. 2009. Cladid crinoids from the Early Mississippian Cuyahoga Formation of Ohio, Session No. 172-3, Booth # 93, Department of Geology and Geography, West Virginia University, P.O. Box 6300, Morgantown, WV 26506-6300, [tkammer@wvu.edu](mailto:tkammer@wvu.edu).

KAMMER T. W. AND W. I. AUSICH. 1993. Advanced cladid crinoids from the Middle Mississippian of the east-central United States: intermediate-grade calyces. *Journal of Paleontology*, 67(4): 614-639.

KAMMER, T. W. AND W. I. AUSICH. 2006. The “Age of Crinoids”: a Mississippian biodiversity spike coincident with widespread carbonate ramps. *Palaios*, 21: 238-248.

KIRK, E. 1940. Seven new genera of Carboniferous Crinoidea Inadunata. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 30(8): 321-334.

KIRK, E. 1941. Four new genera of Mississippian Crinoidea Inadunata. *Journal of Paleontology* 15(1): 82-88.

KIRK, E. 1944. *Aphelecrinus*, a new inadunate crinoid genus from the upper Mississippian, *American Journal of Science*, 242(1): 190-203.

KNAPP, W. D. 1969. Declinida, a new order of Late Paleozoic inadunate crinoids. *Journal of Paleontology*, 43(2): 340-391.

LANE, N. G., AND G. D. WEBSTER. 1966. New Permian crinoid fauna from the southern Nevada. *University of California Publications in Geological Sciences*, 63: 1-86.

LANE, N. G., J. A. WATERS, AND C. G. MAPLES. 1997. Echinoderm faunas of the Hongguleleng Formation, Late Devonian (Famennian), Xinjiang-Uygur Autonomous Region, People’s Republic of China, *The Paleontological Society, Memoir 47, Suppl. 2*, 71: 1-43.

LAUDON, L. R. 1957. Crinoids, *in* H. S. Ladd (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology*, Geological Society of America, Mem. 67, v. 2: 961-971.

LAUDON, L. R., J. M. PARKS, AND A. C. SPRENG. 1952. Mississippian crinoid fauna from the Banff Formation, Sunwapta Pass, Alberta. *Journal of Paleontology*, 26: 544-575.

LÓPEZ-LARA, O. 2002. Crinoideos (Echinodermata-Crinoidea) del Paleozoico Tardío de la región de Pemuxco, Hidalgo: Consideraciones estratigráficas y paleogeográficas: México, DF, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis Profesional, 80 pp.

MALPICA, C. R. 1978. Estudio bioestratigráfico del Paleozoico del área de Tomellín, Oaxaca. *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*. Subdirección de Tecnología de Exploración. Proyecto C-1054.

MEEK, F. B. AND A. H. WORTHEN. 1865. Descriptions of new Crinoidea, yc., from the Carboniferous rocks of Illinois and some of the adjoining States. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 17: 155-166.

MEEK, F. B. AND A. H. WORTHEN. 1869. Descriptions of new Carboniferous fossils from the Western States. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*: 137-172.

MEYER, D. L., W. I. AUSICH AND R. E. TERRY. 1989. Comparative taphonomy of echinoderms in carbonate facies: Fort Payne Formation (Lower Mississippian) of Kentucky and Tennessee. *Palaaios*, 4: 533-552.

MILLER, S. A. AND W. F. E. GURLEY. 1890. Description of some new genera and species of Echinodermata from the Coal Measures and Subcarboniferous rocks of Indiana, Missouri and Iowa. *The Journal of the Cincinnati Society of Natural History*, 13: 3-25.

MOORE, R. C. 1939. New crinoids from Upper Pennsylvanian and Lower Permian rocks of Oklahoma, Kansas, and Nebraska. *Journal of the Scientific Laboratories of Denison University*, 34: 171-279.

MOORE, R. C., AND R. M. JEFFORDS. 1968. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns. *University of Kansas Paleontological Contributions, Echinodermata, Article 9*: 1-86.

MOORE, R. C., AND L. R. LAUDON. 1943. Evolution and classification of Paleozoic crinoids. Geological Society of America, Special Paper 46: 1-153.

MOORE, R. C., AND F. B. PLUMMER. 1938. Upper Carboniferous crinoids from the Morrow subseries of Arkansas, Oklahoma and Texas. Bulletin of the Scientific Laboratories of Denison University (1937), 32: 209-313.

MOORE, R. C., AND F. B. PLUMMER. 1940. Crinoids from the Upper Carboniferous and Permian strata in Texas. University of Texas Publication 3945: 1-468.

MOORE, R. C., AND C. TEICHERT (eds.). 1978. Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. T, Echinodermata 2(1). Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence, 401 pp.

MOORE, R. C., R. M. JEFFORDS, AND T. H. MILLER. 1968. Morphological features of crinoids columns. University of Kansas Paleontological Contributions, Echinodermata, Article 8: 1-30.

MORALES-SOTO, S. 1984. Estudio paleoecológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis profesional, 53 pp.

MORÓN-RÍOS, A. Y M. C. PERRILLIAT. 1988. Una especie nueva del género *Griffithides* Portlock (Arthropoda, Trilobita) del Paleozoico Superior de Oaxaca. Revista del Instituto de Geología, UNAM, 7: 67-70.

NAVARRO-SANTILLÁN, D., F. SOUR-TOVAR, E. CENTENO-GARCÍA. 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonic implications. Journal of South America Earth Sciences, 15: 327-336.

OJI, T. 2001. Fossil record of echinoderm regeneration with special regard to crinoids. Microscopy Research and Technique, 55: 397-402.

PABIAN R. K. AND W. J. RUSHLAU. 2002. Taphonomic analysis and systematic descriptions of some Late Pennsylvanian and Early Permian crinoids from Southeastern Nebraska, Eastern Kansas and Southwestern Iowa. Geological Survey, Paper 20: 1-45.

PABIAN R. K. AND H. L. STRIMPLE. 1980, Some Late Pennsylvanian (Virgilian) crinoids from southeastern Nebraska and southwestern Iowa. Proceedings of the Iowa Academy of Sciences, 87(1): 1-19.

PABIAN, R. K. AND H. L. STRIMPLE. 1985. Classification, paleoecology, and biostratigraphy of crinoids from the Stull shale (Late Pennsylvanian) of Nebraska, Kansas, and Iowa. University of Nebraska State Museum Bulletin, 11(1): 1-81.

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

PANTOJA-ALOR, J., AND R. A. ROBISON. 1967. Palaeozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico. Science, 17: 1033-1035.

PAWSON, D. L. 2007. Phylum Echinodermata, in Zhang, Z. Q. and W. A. Shear (eds.), Linnaeus Tercentenary: Progress in Vertebrate Taxonomy. Zootaxa, 1668: 1-766.

QUIROZ-BARROSO, S. A., AND M. C. PERRILLIAT. 1997. Pennsylvanian Nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. Journal of Paleontology 71(3): 400-407.

QUIROZ-BARROSO, S. A., AND M. C. PERRILLIAT. 1998. Pennsylvanian Bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. Journal of Paleontology, 72(6): 1011-1024.

QUIROZ-BARROSO, S. A., AND F. SOUR-TOVAR. 1996. Paleogeographical implications of Pennsylvanian brachiopods and bivalves from Ixtaltepec Formation, Oaxaca, southeast Mexico in VI North American Paleontological Convention Abstracts Book, Washington D. C., U. S. A. Smithsonian Institution-Paleontological Society, 316.

QUIROZ-BARROSO, S. A., J. POJETA JR., F. SOUR-TOVAR, AND S. MORALES-SOTO. 2000. *Pseudomulceodens*: a Mississippian rostroconch from Mexico. Journal of Paleontology, 74(6): 1184-1186.

ROBISON, R. A., AND J. PANTOJA-ALOR. 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42: 767, 800.

RODRÍGUEZ, B. J. L. 1983. Estudio palinoestratigráfico de las formaciones Tiñú, Santiago e Ixtaltepec de la región de Nochixtlán, Oaxaca: ESIA, IPN, Tesis Profesional.

SCHEFFLER, S. M. E. E A. C. SEQUEIRA-FERNANDES. 2007. Crinoidea da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Bacia do Paraná), Brasil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65(1): 83-98.

SCHMIDT, W. E. 1930. Die echinodermen des deutschen unterkarbons. *Abhandl. der Preuß. Geol. Landesanstalt, Neue Folge, Heft 122*: 31-92.

SCOTSE, C. R. 2001. Atlas of Earth History, Volume 1, Paleogeography, PALEOMAP Project, Arlington, Texas, 52 pp.

SIMON, P. R. AND H. N. GEIZER. 1976. A pluricolumnal assemblage from the Ames Limestone in Eastern Ohio. *The Compass of Sigma Gamma Epsilon*, 53: 85-106.

SISOVA, E. N. 1988. Late Famennian crinoids of the Central Kazakhstan [in Russian]. *Ežegodnik Vsesojuznogo Paleontologičeskogo Obscestva*, 31: 146–158.

SMITH JR., L. B., AND J. F. READ. 2000. Rapid onset of late Paleozoic glaciations on Gondwana: Evidence from Upper Mississippian strata of the Midcontinent, United States. *Geology*, 28: 279-282.

SOLARI, L. A., J. D. KEPPIE, F. ORTEGA-GUTIÉRREZ, K. L. CAMERON, R. LÓPEZ AND W. E. HAMES. 2003. 990 and 1100 Ma Grenvillian tectonothermal events in the northern Oaxacan Complex, southern Mexico: roots of an orogen, *Tectonophysics*, 365: 257-282.

SOUR-TOVAR, F. 1990. Comunidades Cámbrico-Ordovícicas de la Formación Tiñú, en el área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Implicaciones paleoambientales y paleogeográficas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 3(1): 7-23.

SOUR-TOVAR, F. Y M. L. MARTÍNEZ-CHACÓN. 2004. Braquiópodos chonetoideos del Carbonífero de México. *Revista Española de Paleontología*, 19(2): 125-138.

SOUR-TOVAR, F. Y S. A. QUIROZ-BARROSO. 1989. Braquiópodos (Strophomenida) pensilvánicos de la Formación Ixtaltepec. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2: 5-17.

SOUR-TOVAR, F., S. A. QUIROZ-BARROSO, AND D. NAVARRO SANTILLÁN. 1996. Carboniferous invertebrates from Oaxaca, MidContinent paleogeographical extensión. 1996 Geological Society of America Annual Meeting. Denver Colorado. Abstracts with Programs: A-365.

STRIMPLE, H. L. 1939. A group of Pennsylvanian crinoids from the vicinity of Bartlesville, Oklahoma. *Bulletins of American Paleontology*, 24(87): 1-26.

STRIMPLE, H. L. 1951. New Carboniferous crinoids. *Journal of Paleontology*, 25: 669-676.

STRIMPLE, H. L. 1962. Crinoids from the Oologah Formation. *Oklahoma Geological Survey, Circ. 60*: 1-75.

STRIMPLE, H. L. 1963a. Phylum Echinodermata Class Crinoidea, *in* Mudge and Yochelson, *Stratigraphy and Paleontology of the uppermost Pennsylvanian and lowermost Permian rocks in Kansas*. U. S. Geological Survey Professional Paper 323: 67-73.

STRIMPLE, H. L. 1963b. A new species of *Graphiocrinus*. *Oklahoma Geology Notes*, 23: 191-194.

STRIMPLE, H. L. 1967. Aphelecrinidae, a new family of inadunate crinoids. *Oklahoma Geology Notes*, 27(4): 81-85.

STRIMPLE, H. L. 1971. The occurrence of *Hydriocrinus* in Oklahoma and Russia. *The University of Kansas Paleontological Contributions, Paper 56, Part. 3*: 16-18.

STRIMPLE, H. L. AND R. C. MOORE. 1971. Crinoids of the LaSalle Limestone (Pennsylvanian) of Illinois. *University of Kansas Paleontological Contributions, Art. 55, Echinodermata 11*: 1-48.

STRIMPLE, H. L., AND W. T. WATKINS. 1969. Carboniferous crinoids of Texas with stratigraphic implications. *Paleontographica Americana*, 6(40): 141-275.

TORRES-MARTÍNEZ, M. A. Y F. SOUR-TOVAR. 2011. Braquiópodos producidos del Carbonífero de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca (resumen) *en XII Congreso Nacional de Paleontología*, Puebla, México, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla: 137.

TORRES-MARTÍNEZ, M. A., F. SOUR-TOVAR, A. PÉREZ-HUERTA. 2008. Neospiriferinid brachiopods (Spiriferida, Trigonotretidae) from Ixtaltepec Formation, Pennsylvanian of Oaxaca State, Southern Mexico. *Fossils and Strata*, 54: 157-166.

TRAUTSCHOLD, H. 1867. Einige Crinoideen des jüngeren Berkalks von Moskau. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 40(3): 1-49.

VACHARD, D., A. FLORES DE DIOS ET B. E. BUITRÓN-SÁNCHEZ. 1997. Sur une nouvelle localité à fusulines du Wordien (Permien Supérieur) du Mexique: Conséquences paléogéographiques. *Geobios*, 30(3): 361-370.

VELASCO DE LEÓN, P. Y B. E. BUITRÓN-SÁNCHEZ. 1992. Algunos crinoideos (Echinodermata-Crinoidea) del Misisípico-Pensilvánico de San Salvador Patlanoaya, estado de Puebla. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 5: 71-81.

VILLANUEVA-OLEA, R. Y F. SOUR-TOVAR. 2011. Crinoideos de la Formación Ixtaltepec, Carbonífero de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca (resumen) *en XII Congreso Nacional de Paleontología*, Puebla, México, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla: 145.

VILLANUEVA-OLEA, R., K. M. CASTILLO-ESPINOZA, F. SOUR-TOVAR, S. A. QUIROZ-BARROSO Y B. E. BUITRÓN-SÁNCHEZ. 2011. Placas columnares de crinoideos del Carbonífero de la Región de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca; consideraciones estratigráficas y paleobiogeográficas. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 63(3), en prensa.

VILLASEÑOR-MARTÍNEZ, A. B., A. M. MARTÍNEZ-CORTÉS Y B. CONTRERAS Y MONTERO. 1987. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior de San Salvador Patlanoaya, Puebla, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1: 396-417.

WACHSMUTH, C. AND F. SPRINGER. 1886. Revision of the Palaeocrinoidea. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, Part. III, Section II: 64-226.

WACHSMUTH, C. AND F. SPRINGER *in* MILLER, S. A. 1889. North American geology and paleontology for the use of amateurs, students and scientists: 1-664, Cincinnati, Ohio.

WEBSTER, G. D. AND K. J. HOUCK. 1998. Middle Pennsylvanian, late Atokan–early Desmoinesian echinoderms from an intermontane basin, the Central Colorado trough. *Journal of Paleontology*, 72: 1054–1072.

WEBSTER, G. D. AND JELL, P. A. 1993. Early Permian inadunate crinoids from Thailand. *Memoirs of the Queensland Museum*, 33(1): 349-359.

WEBSTER, G. D. AND N. G. LANE. 2007. New Permian crinoids from the Battleship Wash Patch Reef in southern Nevada. *Journal of Paleontology*, 81(5): 951-965.

WEBSTER G. D. AND C. G. MAPLES. 2006. Cladid crinoid (Echinodermata) anal conditions: A terminology problem and proposed solution. *Palaeontology*, 49(1): 187-212.

WHIDBORNE, G. F. 1898. A monograph of the Devonian fauna of the south of England. The fauna of the Marwood and Pilton Beds. *Palaeontographical Society*, 3(2): 179-236.

WORTHEN, A. H. 1882. Descriptions of fifty-four new species of crinoids from the Lower Carboniferous limestones and Coal Measures of Illinois and Iowa. *Bulletin of the Illinois State Museum of Natural History*, 1(1): 3-38.

WORTHEN, A. H. 1883. Description of fossil invertebrates. *Illinois Geological Survey*, 7(Pt. 2, Sec. 2): 265-338.

# LÁMINAS

## Lámina 1

(a-o). *Ekteinocrinus* sp., vista lateral; la barra de escala equivale a 5 mm.

(a-c). Ejemplar 09/685a, vista anterior. a: ejemplar original, b y c: positivos en caucho-silicón.

(d-e). Ejemplar 09/686a, vista posterior. d y e: positivos en caucho silicón. El ejemplar es la contraparte de 09/685a.

(f-h). Ejemplar 09/685b, vista anterior. f: ejemplar original, g y h: positivos en caucho-silicón.

(i-j). Ejemplar 09/686b, vista anterior. i y j: positivos en caucho-silicón. El ejemplar es la contraparte de 09/685b.

(k-m). Ejemplar 09/685c, vista anterior. k: ejemplar original, l y m: positivos en caucho-silicón.

(n-o). Ejemplar 09/686c. n: ejemplar original, o: positivos en caucho-silicón. El ejemplar es la contraparte de 09/685c.

(p). *Hydriocrinus* sp. Ejemplar 10/418, ejemplar original en vista lateral; la barra de escala representa 10 mm.

Lámina 1



## Lámina 2

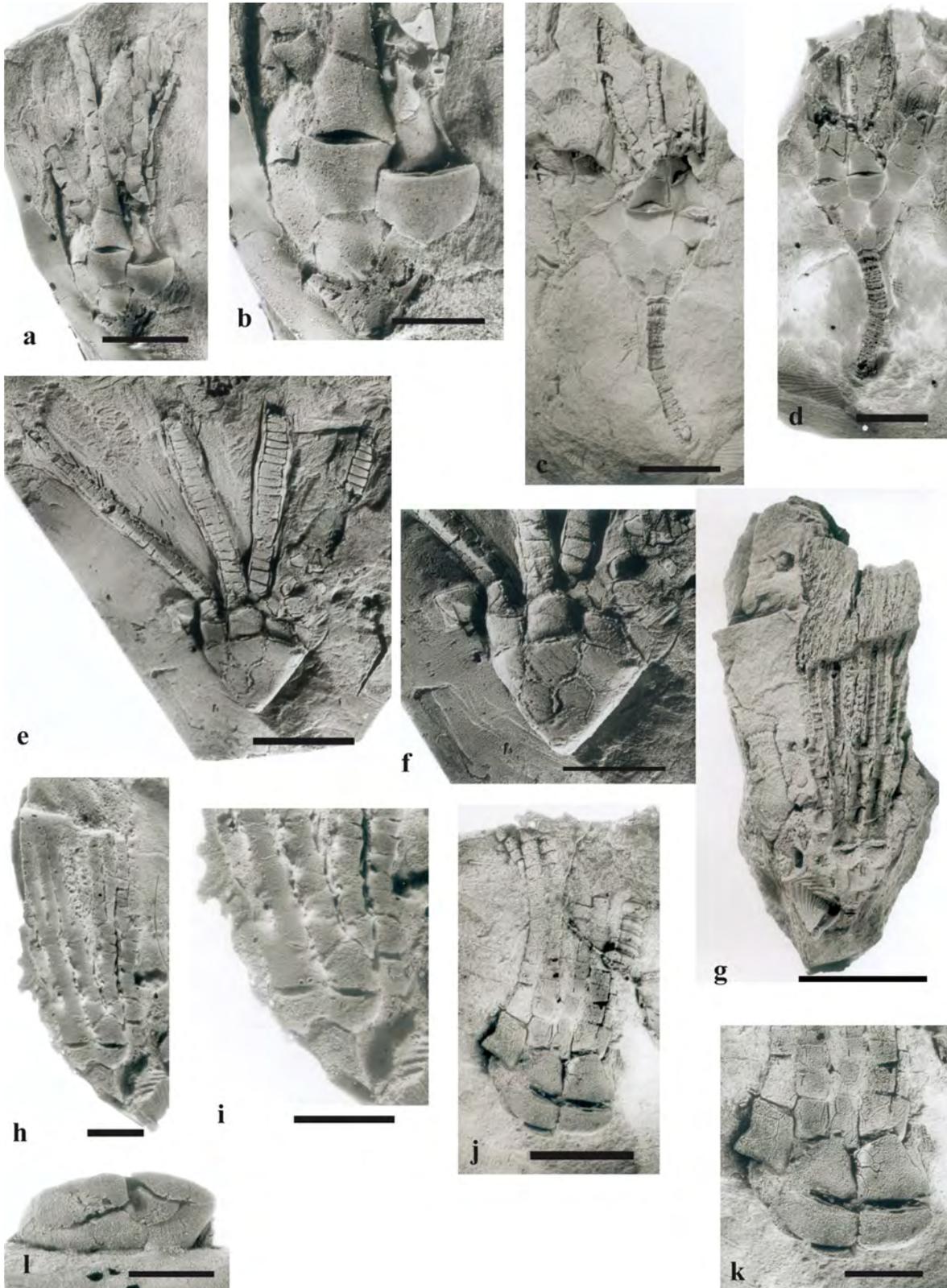
(a-d). *Hydriocrinus* sp. Ejemplar 10/418, vista lateral. a y b: positivos en caucho-silicón. c: ejemplar original (contraparte del espécimen ilustrado en la figura 12p) en vista anterior, d: positivo en caucho-silicón; la barra de escala equivale a 5 mm en b y 10 mm en a, c y d.

(e-f). Género indeterminado 1, vista lateral anterior. Ejemplar 10/416, vista lateral. La barra de escala representa 15 mm en a y 10 mm en b.

(g-i). *Cosmetocrinus* sp. Ejemplar 10/417, vista lateral anterior. g: ejemplar original, h e i: positivos en caucho-silicón. La barra de escala representa 15 mm en g y 5 mm en h e i.

(j-l). *Contocrinus* cf. *C. kingi*. Ejemplar 09/701, positivo en caucho-silicón. j y k: vista lateral anterior donde se aprecian los brazos y las placas radiales de la copa; l: vista basal donde se observa la base de la copa formada por las basales. Barra de escala: j, 10 mm; k, 5 mm y l, 15 mm.

Lámina 2



### Lámina 3

(a-c). *Pentagonomischus* cf. *P. plebeius*. a: ejemplar FCMP 763a; b: ejemplar FCMP 763b; c: ejemplar FCMP 763c. La barra de escala en a y b representa 2 mm; en c, 5 mm. En a y b se muestran las placas columnares, mientras que en c se muestra el cáliz y el tallo de la morfoespecie.

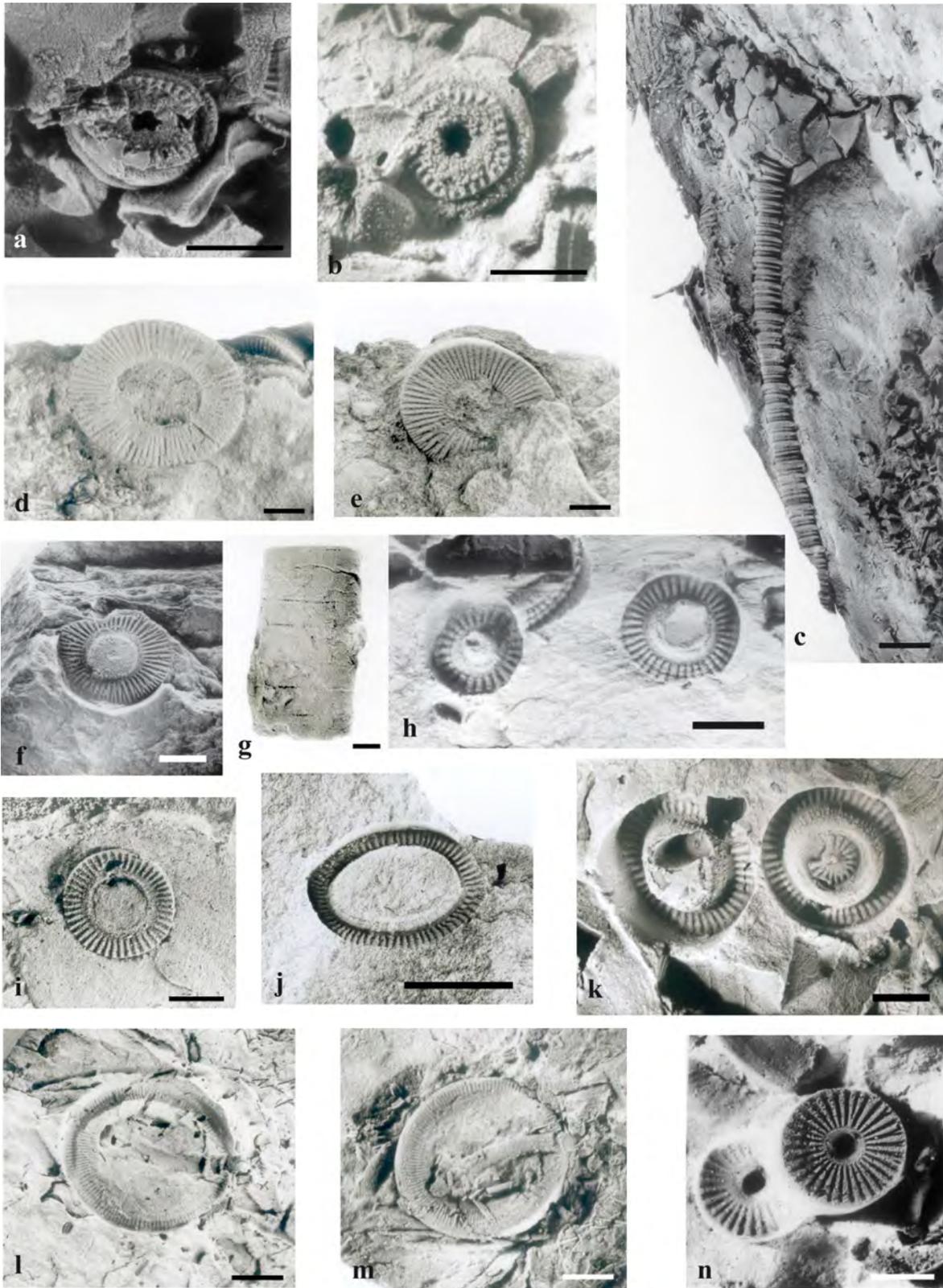
(d-g). *Lomalegnum* cf. *L. hormidium*. d: ejemplar FCMP 769; e: ejemplar FCMP 770; f: ejemplar 10/121; g: ejemplar FCMP 764a. Escala 2 mm.

(h-k). *Axilinucrinus angustus*. h: ejemplar FCMP 767b (izquierda) y FCMP 767c (derecha); i: ejemplar FCMP 772; j: ejemplar 10/104 k: ejemplar FCMP 767d (izquierda) y FCMP 767e (derecha). Escala: h, i, k, 2 mm; j, 5 mm.

(l-m). ?*Graphosterigma* sp. l: ejemplar FCMP 774 (ejemplar original) y m: ejemplar FCMP 774 (positivo en caucho-silicón). Escala 5 mm.

(n). *Cylindrocauliscus fiski*. Ejemplar FCMP 775. Escala 2 mm.

Lámina 3



#### Lámina 4

(a-b). *Cylindrocauliscus fiski*. a: ejemplar FCMP 784; b: ejemplar FCMP 777. Escala 2 mm.

(c-d). *Cyphostelechus* cf. *C. claudus*. Ejemplar FCMP 785 que consta del ejemplar original (c) y del positivo en caucho-silicón (d). Escala 2 mm.

(e-i). *Cyclocaudex typicus*. e: ejemplar FCMP 789a; f: ejemplar 94/435; g: ejemplar FCMP 790b; h: ejemplares FCMP 789a (derecha) y FCMP 789b (izquierda); i: ejemplar FCMP 793. Escala: e, f, g, i, 2 mm; h, 5 mm.

(j). Género indeterminado 2. Ejemplar FCMP 797. Escala 2 mm.

(k-n). *Cyclocion distinctus*. k: ejemplar FCMP 790e; l: ejemplar FCMP 801; m: ejemplar FCMP 799 (molde en la roca); n: ejemplar FCMP 799 (positivo en silicón). Escala 2 mm.

Lámina 4

