



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

---

---

POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

**“Bioestratigrafía y análisis ecoestratigráfico de la Formación  
Santiago (Jurásico Superior-Oxfordiano) en el centro de  
México: Implicaciones paleoecológicas y paleobiogeográficas”**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
(DOCTOR EN CIENCIAS DE LA TIERRA)

PRESENTA

**M en C. ROSARIO ISABEL LÓPEZ PALOMINO**

TUTOR

DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ (INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM)

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

DR. FEDERICO OLÓRIZ SAEZ (UNIVERSIDAD DE GRANADA, ESPAÑA)

DR. GUSTAVO MURILLO MUÑETÓN (INSTITUTO MEXICANO DEL PETRÓLEO)

DR. RICARDO BARRAGÁN MANZO (INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM)



MÉXICO, D.F., ENERO 2013



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

RESUMEN .....	9
ABSTRACT .....	10
1.1. Interés y Objetivos (Introducción).....	11
1.2. Antecedentes.....	12
1.2.1. Estudios sobre el Jurásico Superior de México.....	12
1.2.1.1. Sistemáticos-Paleontológicos y Bioestratigráficos.....	12
1.2.1.2. Paleoecológicos y Ecoestratigráficos .....	14
1.2.1.3. Paleogeográficos y Paleobiogeográficos.....	14
1.3. Justificación .....	16
CAPÍTULO 2. MATERIAL Y MÉTODO .....	16
2.1. Trabajo de campo .....	16
2.1.1. Toma de datos litoestratigráficos y de muestras de mano para láminas delgadas.....	17
2.1.2. Toma de datos paleontológicos y espectros faunísticos .....	17
2.1.3. Toma de datos tafonómicos en el campo .....	19
2.2. Trabajo de gabinete .....	19
2.2.1. Estudio sistemático-paleontológico.....	20
2.2.2. Estudio petrográfico.....	21
2.2.3. Toma de datos tafonómicos en el laboratorio. ....	21
2.3. Material fósil.....	22
CAPÍTULO 3. MARCO GEOLÓGICO REGIONAL .....	23
3.1. Localización geográfica.....	23
3.2. Localización geológica .....	24
3.3. Consideraciones estratigráficas .....	25
3.3.1. Formación Tepexic .....	25
3.3.2. Formación Santiago .....	26
3.4. Evolución de la Cuenca del Golfo de México .....	27
CAPÍTULO 4. PERFILES SELECCIONADOS .....	29

4.1. Litoestratigrafía .....	29
4.1.1. Sección Tenango (TEN-1) .....	29
4.1.2. Sección La Mesa-El Pescado (LM-EP) .....	30
4.2. Microfacies y Litofacies .....	33
4.2.1 Microfacies .....	33
4.2. Litofacies.....	38
4.2.1 Grainstone de cortoides.....	39
4.2.2. Packstone de cortoides .....	39
4.2.3. Mudstone.....	40
4.2.4. Cuarzoarenita.....	41
4.2.5. Wackestone de braquiópodos .....	42
4.2.6. Dolomía .....	42
4.2.7. Packstone de intraclastos .....	43
4.2.8. Wackestone-Packstone de radiolarios.....	43
CAPÍTULO 5. PALEOECOLOGÍA DE MACROINVERTEBRADOS MARINOS.....	44
5.1. Paleoecología y Paleobiología de ammonites .....	45
5.2. Paleoecología de organismos bentónicos. ....	52
5.3. Bases conceptuales de Ecoestratigrafía y Tafonomía.....	54
CAPÍTULO 6. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	62
6.1. Taxonomía de ammonites.....	62
Phyllum Mollusca LINNÉ, 1754 .....	62
Clase Cephalopoda CUVIER, 1798.....	62
Orden Ammonoidea ZITTEL, 1884.....	62
Suborden Ammonitina HYATT, 1889.....	62
Familia Phylloceratidae ZITTEL, 1884.....	62
Subfamilia Phylloceratinae ZITTEL, 1884.....	62
Género <i>Phylloceras</i> SUESS, 1865 .....	62

<i>Phylloceras</i> sp.....	62
Superfamilia Haploceratoidea ZITTEL, 1884 .....	63
Familia Opleriidae DOUVILLÉ, 1890 .....	63
Subfamilia Glochiceratinae HYATT, 1900.....	63
Género <i>Ochetoceras</i> HAUG, 1885 .....	63
Subgénero <i>Cubaochetoceras</i> SÁNCHEZ-ROIG, 1951 .....	63
<i>Ochetoceras (Cubaochetoceras) mexicanum</i> (BURCKHARDT, 1912) .....	63
<i>Ochetoceras (Cubaochetoceras)</i> spp. ....	66
Género <i>Caracolicerias</i> HILLEBRANDT <i>et al.</i> , 2000.....	67
<i>Caracolicerias aff. dunkeri</i> STEINMANN, 1881 .....	67
Familia Perisphinctidae STEINMANN <i>en</i> STEINMANN y DODERLEIN, 1890 .....	70
Género <i>Perisphinctes</i> WAAGEN, 1869 .....	70
Subgénero <i>Otosphinctes</i> BUCKMAN (1926) .....	70
<i>Perisphinctes (Otosphinctes)</i> sp.....	70
Subgénero <i>Dichotomosphinctes</i> BUCKMAN, 1926 .....	72
<i>Perisphinctes (Dichotomosphinctes)</i> sp.....	72
Subgénero <i>Cubasphinctes</i> JUDOLEY Y FURRAZOLA-BERMÚDEZ, 1968.....	74
<i>Perisphinctes (Cubasphinctes)</i> sp. cf. <i>cubanensis</i> O'CONNELL, 1920.....	74
<i>Perisphinctes (Cubasphinctes)</i> sp. ....	77
Género <i>Vinalesphinctes</i> SPATH, 1931 .....	78
<i>Vinalesphinctes tenangensis</i> LÓPEZ-PALOMINO, VILLASEÑOR Y OLÓRIZ, 2006 .....	78
Subfamilia Passendorferiinae MELÉNDEZ, 1989 .....	80
Género <i>Neumannia</i> GLOWNIAK, 2002 .....	80
<i>Neumannia</i> sp. cf. <i>cyrilli</i> NEUMANN, 1907 .....	80
Género <i>Passendorferia</i> BROCHWICZ-LEWINSKI, 1973.....	85
Subgénero <i>Passendorferia</i> BROCHWICZ-LEWINSKI, 1973 .....	85
<i>Passendorferia (Passendorferia)</i> sp. gr. <i>tenuis</i> ENAY, 1966 - <i>uptonioides</i> ENAY, 1966..	85

Género <i>Sequeirosia</i> MELÉNDEZ, 1989.....	87
Subgénero <i>Gemellarites</i> MELÉNDEZ, 1989.....	87
<i>Sequeirosia (Gemellarites) sp. cf. trichoplocoides</i> (BURCKHARDT, 1912).....	87
<i>Sequeirosia sp.</i> .....	89
Familia Ataxioceratidae BUCKMAN, 1921 .....	90
Subfamilia Ataxioceratinae BUCKMAN, 1921 .....	90
Género <i>Subnebrodites</i> SPATH, 1925.....	90
<i>Subnebrodites sp.</i> .....	90
Familia Aspidoceratidae ZITTEL, 1895.....	92
Subfamilia Euaspidoceratinae SPATH, 1931 .....	92
Género <i>Euaspidoceras</i> SPATH, 1931 .....	92
<i>Euaspidoceras (Euaspidoceras) sp. cf. oconnellae</i> (SÁNCHEZ-ROIG, 1920) .....	92
<i>Euaspidoceras (Euaspidoceras) spp.</i> .....	94
Género <i>Physodoceras</i> HYATT, 1900 .....	95
<i>Physodoceras sp. cf. wolffi</i> (NEUMAYR, 1873) .....	95
CAPÍTULO 7. BIOESTRATIGRAFÍA .....	97
7.1. Introducción a la bioestratigrafía del Oxfordiano .....	97
7.2. El Oxfordiano en México .....	99
7.2.1. Oxfordiano medio, Zonas <i>plicatilis-transversarium</i> .....	99
7.2.2. Oxfordiano tardío, Zona <i>bifurcatus</i> .....	100
7.2.3. Oxfordiano tardío, Zona <i>bimammatum</i> .....	100
7.3. Asociaciones de ammonites reconocidas en los perfiles estudiados.....	101
7.3.1. Asociaciones de ammonites del Perfil Tenango 1 (TEN-1) .....	101
7.3.2. Asociaciones de ammonites del Perfil La Mesa-El Pescado (LM-EP).....	101
7.4. Propuesta bioestratigráfica para el Oxfordiano de la región estudiada en el centro-este de México. ....	102
7.4.1. Biohorizonte de <i>Gregoryceras</i> .....	104

7.4.2. Biohorizonte de <i>Neumannia</i> o <i>Gemmellarites</i> .....	105
7.4.3. Biohorizonte de <i>Vinalesphinctes-Cubasphinctes-Subdiscosphinctes</i> .....	106
7.4.4. Biohorizonte <i>Euaspidoceras oconnellae</i> .....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
7.4.5. Biohorizonte de <i>Physodoceras-Subnebrodites</i> .....	108
7.5. Correlación bioestratigráfica de las secciones TEN-1, LM-EP y TAM-1 .....	108
<b>CAPÍTULO 8. ASOCIACIONES Y TAFONOMIA DE MACROINVERTEBRADOS .....</b>	<b>111</b>
8.1. Composición faunística general .....	111
8.2. Características tafonómicas generales.....	111
8.3. Caracteres Tafonómicos por perfil estudiado .....	112
8.3.1. Asociaciones faunísticas .....	112
8.3.2. Fragmentación.....	112
8.3.3. Tamaño .....	112
8.3.4. Posición en el estrato .....	113
8.3.5. Estado diagenético (preservación de la concha) y corrosión .....	114
8.3.6. Desarticulación .....	114
8.4. Perfil La Mesa-El Pescado (LM-EP).....	114
8.4.1. Asociaciones faunísticas .....	114
8.4.2. Fragmentación.....	115
8.4.3. Tamaño .....	117
8.4.4. Posición en el estrato .....	117
8.4.5. Estado diagenético (preservación de la concha) y corrosión .....	117
8.4.6. Desarticulación .....	117
8.5. Tafofacies .....	119
8.6. Distribución temporal de los rasgos tafonómicos y las tafofacies .....	121
<b>CAPÍTULO 9. DISCUSIONES .....</b>	<b>122</b>
9.1 Asociaciones faunísticas.....	123
9.2. Parámetros Paleoecológicos.....	127

9.2.1. Tasa de sedimentación/tiempo de exposición .....	127
9.2.2. Energía del medio y transporte <i>post-mortem</i> .....	129
9.3. Interpretación ecoestratigráfica por edad. ....	131
9.3.1. Formación Tepexic (Calloviano medio?).....	132
9.3.2. Formación Santiago (Oxfordiano medio-Oxfordiano tardío).....	133
9.4. Consideraciones paleobiogeográficas.....	135
CAPÍTULO 10. CONCLUSIONES .....	138
10.1. Sistemáticas.....	138
10.3. Tafonómicas .....	138
10.4. Ecoestratigráficas y paleoambientales .....	139
10.5. Paleobiogeográficas.....	140
BIBLIOGRAFÍA .....	140
ÍNDICE DE FIGURAS	
Figura 1. Diagrama de un ammonite mostrando los parámetros mensurables. ....	22
Figura 2. Localización geográfica y geología regional del área de estudio. ....	24
Figura 3. Sección Tenango (TEN-1).....	32
Figura 4. Sección La Mesa-El Pescado (LM-EP).....	33
Figura 5. Distribución estratigráfica de biofacies, microfacies e interpretación paleoambiental del perfil TEN-1. ....	36
Figura 6. Distribución estratigráfica de biofacies, microfacies e interpretación paleoambiental del perfil LM-EP.....	37
Figura 7. Zonas de Facies (FZ) de un modelo de plataforma carbonatada.....	44
Figura 8. Distribución estratigráfica de la fauna en la Sección Tenango (TEN-1).I.....	103
Figura 9. Distribución estratigráfica de la fauna en la Sección La Mesa-El Pescado (LM-EP).....	104
Figura 10. Distribución estratigráfica de la fauna en la Sección Tamán (TAM-1)I.....	1037
Figura 11. Correlación estratigráfica de las secciones estudiadas.....	109
Figura 12. Variables tafonómicas e interpretación de tafofacies del perfil TEN-1.....	1316
Figura 13. Variables tafonómicas e interpretación de tafofacies del perfil LM-EP .....	1318



Figura 14. Análisis de frecuencia de tamaños para los grupos bentónicos. ....	131
Figura 15. Distribución estratigráfica de algunas características estudiadas (Tafofacies/rasgos tafonómicos) para el Oxfordiano.....	131

#### ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Formato de captura de espectros faunísticos y rasgos tafonómicos .....	1319
Cuadro 2. Características tafonómicas e implicaciones paleobiológicas.....	6131
Cuadro 3. Correlación para el Oxfordiano medio-superior .....	84
Cuadro 4. Cuadro de correlación para el Oxfordiano medio-superior de México .....	110
Cuadro 5. Valoración de los rasgos tafonómicos en las tafofacies identificadas.....	131

#### ÍNDICE DE LÁMINAS

Lámina 1 .....	163
Lámina 2 .....	165
Lámina 3 .....	167
Lámina 4 .....	169
Lámina 5 .....	171
Lámina 6 .....	173
Lámina 7 .....	175
Lámina 8 .....	177

#### ANEXOS

Anexo 1. Fotografías de los afloramientos estudiados .....	177
Anexo 2. Fotografías de las microfacies de las formaciones Tepexic y Santiago .....	177
Anexo 3. Disco compacto con base de datos tafonómicos.	

## AGRADECIMIENTOS

Me gustaría que estas líneas sirvieran para expresar mi más profundo y sincero agradecimiento a todas aquellas personas que con su ayuda han colaborado en la realización del presente trabajo, en especial a la Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez, directora de esta investigación, por la orientación, el seguimiento y la supervisión continúa de la misma, pero sobre todo por la motivación y el apoyo recibido a lo largo de estos años.

Especial reconocimiento merece el interés mostrado por mi trabajo y las atinadas sugerencias recibidas de los sinodales, los doctores Sara Alicia Quiroz Barroso, Ricardo Barragán Manzo, Carlos González León y Miguel Téllez Duarte. Agradeciendo además el apoyo del Dr. Barragán para la realización del estudio petrográfico y análisis de microfacies.

Al Dr. Federico Olóriz Saez por los conocimientos compartidos y las asesorías tanto de campo como metodológicas.

A la Dra. Maria del Carmen Perrilliat Montoya, por su disposición en las facilidades que me otorgó para el uso de la valiosa colección de ammonites del Museo de Paleontología del Instituto de Geología.

También quiero dar las gracias a los señores Marco Arguez y Rene Villaseñor por su colaboración en el trabajo de campo; así como a mis amigas y compañeras maestras Iriliana López Caballero y Margarita Ramírez Garza por su desinteresada colaboración en el trabajo de campo y de laboratorio.

Un agradecimiento muy especial merece la comprensión, paciencia y el ánimo recibidos de mi familia y amigos.

A todos ellos, muchas gracias.

## RESUMEN

Este estudio aporta nuevos datos sobre la bioestratigrafía de la fauna de ammonites del Oxfordiano marino de México, así como información tafonómica de las asociaciones fósiles registradas en dos perfiles pertenecientes a la Formación Santiago, aflorantes en la región de Chapulhuacán entre los poblados de Tenango y Amixco Hidalgo.

Se colectaron y estudiaron 3052 macroinvertebrados fósiles que incluyen ammonites, braquiópodos y bivalvos. De la fauna de ammonites se identificaron 6 especies y 3 géneros nuevos para México, además de otra fauna previamente reportada para otras regiones del país. La propuesta biozonal, incluyendo el perfil aflorante en la región de Tamán (López-Palomino, 2002), abre la posibilidad de correlaciones regionales. Asimismo, se reconocieron cuatro biohorizontes faunísticos que incluyen: el Biohorizonte con *Neumannia* o *Gemmellarites* de la Zona *transversarium* del Oxfordiano medio, el Biohorizonte de *Vinalesphinctes-Cubasphinctes-Subdiscosphinctes* de la parte baja de Zona *bifurcatus*, el Biohorizonte de *Euaspidoceras oconnellae* de la parte media-alta de Zona *bifurcatus*, y el Biohorizonte de *Physodoceras-Subnebrodites* de la Zona *bimammatum* del Oxfordiano tardío.

Se establece que la edad de la Formación Santiago en el centro-este de México es de Oxfordiano medio (Zona *plicatilis*, Subzona *antecedens*) a Oxfordiano tardío (Zona *bimammatum*).

Del estudio tafonómico se identificaron dos tafofacies: la tafofacies I, reconocida en la parte baja de ambos perfiles estudiados y corresponde a la Zona *transversarium* y parte baja de la Zona *bifurcatus*, y está caracterizada por el predominio de fósiles de tamaño menor a 30 mm, en posición concordante, índice de corrosión y grado de desarticulación alto, y fragmentación media. La tafofacies II, se registró tanto en las rocas correspondientes a la zonas *bifurcatus/bimammatum* como a las de la parte alta de Zona *bimammatum*?. Ésta se caracteriza por la predominancia de ejemplares de tamaño menor a 30 mm, posición de los restos en el estrato quasi-horizontal y corrosión casi al 100 %, desarticulación alta y fragmentación media (mayor a la tafofacies I).

Se interpreta que las asociaciones fósiles registradas son alóctonas o para-autóctonas, y por ello se propone que las rocas de la Formación Santiago estudiadas se depositaron en

un ambiente entre margen de plataforma y talud, con una profundidad de 200 a 300 m, con tasa de sedimentación de baja a media.

Paleobiogeográficamente se confirma la influencia tethysiana en las faunas oxfordianas de la región. Se aportan datos que corroboran la existencia del Corredor Hispánico que comunicó el Tethys occidental con el Pacífico oriental.

## ABSTRACT

This study provides new data about the biostratigraphy of the Oxfordian ammonite fauna from Mexico. Information about fossil assemblages recorded is also presented. The 3052 fossils macroinvertebrates (ammonites, brachiopods and pelecypods) studied were collected from two outcrops in the region of Chapulhucán between Tenango and Amixco towns in the state of Hidalgo.

The taxonomic interpretation of ammonites allowed the identification of 6 species, and 3 new genera from Mexico, and other previously reported ammonites for other regions in the country, were also identified. The proposed biozonal interpretation also included the biostratigraphic information obtained from the Taman profile, all this information opens the possibility of regional correlations. Four biohorizons were interpreted; for the middle Oxfordian, *transversarium* Zone, the biohorizon *Neumannia* or *Gemmellarites*; to the late Oxfordian, lower *bifurcatus* Zone, the biohorizon *Cubasphinctes-Subdiscosphinctes-Vinalesphinctes*, to the upper-middle part of *bifurcatus* Zone, the biohorizon *Euaspidoceras oconnellae*, and to *bimammatum* Zone, the biohorizon *Physodoceras-Subnebrodites*.

The age proposed for the Santiago Formation in central-eastern Mexico is middle Oxfordian (*plicatilis* Zone, *antecedens* Subzone)-late Oxfordian (*bimammatum* Zone).

The taphonomic study allowed the recognition of two taphofacies, the taphofacies I recognized in the lower part of the studied outcrops, which corresponds to *transversarium* Zone and lower *bifurcatus* Zone, is characterized by the dominance of fossil specimens smaller than 30 mm in size, high proportion of specimens with quasi-horizontal orientation, high corrosion and disarticulation values, and middle fragmentation. The taphofacies II, recorded in the corresponding rocks to the contact between *bifurcatus/bimammatum*

zones, and in the upper part of *bimammatum* Zone?, is characterized by the predominance of specimens smaller than 30 mm in size, with almost in the totality of the specimens in a quazi-horizontal bed position and corrasion nearly 100%, high disarticulation and middle fragmentation (higher than taphofacies I).

The fossil assemblages are interpreted as allochthonous or para-autochthonous, and therefore it is proposed that the Santiago Formation rocks studied were deposited in an environment of shelf margin and slope, with a depth of 200 to 300 m, with a low to medium sedimentation rate.

The Tethyan influence on Oxfordian faunas from Mexico is corroborated. New faunistic data confirm the existence of the Hispanic Corridor in middle Oxfordian times.

## CAPÍTULO 1. GENERALIDADES

### 1.1. Interés y Objetivos (Introducción)

Las rocas marinas del Jurásico Superior en México han sido estudiadas principalmente desde el punto de vista paleontológico y bioestratigráfico, siendo escasos o casi nulos los estudios de carácter ecoestratigráfico y paleoecológico. El presente trabajo comprende el estudio detallado de la Formación Santiago del Oxfordiano en el centro-este de México y se basa primordialmente en el análisis de la fauna de ammonites por su gran importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica, así como en el estudio de las asociaciones faunísticas registradas, que incluyen ammonites, braquiópodos y bivalvos, que en conjunto constituyen una herramienta esencial para interpretaciones paleoecológicas y paleoambientales.

Los objetivos planteados son: 1) proporcionar nuevos datos paleontológicos para el Oxfordiano de México, 2) registrar la distribución estratigráfica de la fauna de ammonites en las secciones seleccionadas, con la finalidad de constituir, en la medida de lo posible, una biozonación formal para el Oxfordiano del área, y con ello realizar correlaciones regionales y globales. 3) realizar un análisis tafónomico detallado de las asociaciones de macroinvertebrados fósiles, que permitan determinar los procesos bioestratinómicos y fósildiagnéticos a los que estuvieron sujetos los restos. 4) aplicar el método

ecoestratigráfico, para interpretar el significado paleoecológico de las asociaciones faunísticas identificadas en el área estudiada. Y 5) aportar nuevos datos paleobiogeográficos que contribuyan a nivel regional en la interpretación del desarrollo evolutivo de la Cuenca del Golfo de México y a nivel global a la reconstrucción paleogeográfica del mar de Tethys.

## 1.2. Antecedentes

### 1.2.1. Estudios sobre el Jurásico Superior de México

#### 1.2.1.1. Sistemáticos-Paleontológicos y Bioestratigráficos

De manera general se ha considerado el estudio realizado por Castillo y Aguilera (1895) como el primer trabajo formal donde se menciona fauna del Jurásico Superior de México, aun cuando este estudio es de carácter descriptivo, constituye los cimientos de la paleontología de ammonites en México.

Investigaciones posteriores realizadas sobre rocas marinas del Jurásico Superior en México fueron enfocadas principalmente en aspectos sistemáticos-paleontológicos basados en ammonites; estos estudios son de suma importancia dado que sentaron las bases de la bioestratigrafía de este periodo en México; además de aportar importantes datos geológicos-paleontológicos. Los más sobresalientes fueron realizados por Burckhardt (1906a, b, 1912, 1919-21, 1930), y a la fecha son una herramienta invaluable debido a las precisiones sistemáticas y bioestratigráficas en ellos planteadas.

Posteriormente, Imlay (1936, 1937, 1938, 1939, 1943, 1945, 1952, 1953) también con enfoque sistemático-paleontológico y basado en ammonites, realizó estudios bioestratigráficos, proponiendo correlaciones regionales utilizando como base el estándar bioestratigráfico europeo del momento.

Después de estos trabajos hubo una pausa en el estudio de la fauna de ammonites del Jurásico Superior de México, reiniciándose en los 60's cuando Cantú-Chapa realizó una serie de investigaciones sobre la bioestratigrafía de ammonites del Jurásico Superior y/o el límite Jurásico -Cretácico (Cantú-Chapa, 1963, 1969, 1971, 1979, 1980, 1984). El autor hace propuestas biozonales basado en ammonites, sin embargo, en todos ellos destaca la falta de precisión estratigráfica, aunque tuvieron importancia para la exploración petrolera.

Recientemente, este autor (Cantú-Chapa, 2001, 2006, 2009a, b) continúa publicando datos sobre fauna de ammonites, aunque el carácter taxonómico- sistemático y la bioestratigráfica siguen careciendo de rigor estratigráfico, por lo que la información tiene poco valor para las interpretaciones y correlaciones.

Adicionalmente, otros investigadores llevaron a cabo estudios, cuya mayor relevancia radica en dar a conocer nuevas especies y localidades, ampliando así el conocimiento sobre las rocas marinas del Jurásico Superior y su distribución en México, los estudios que destacan son los de Verma y Westermann (1973), Ledezma (1981), Buitrón (1984), González-Arreola y Carrillo-Martínez (1986), Aranda *et al.* (1987), Silva (1987), Carrasco-Ramírez (1987), Contreras *et al.* (1988), Callomon (1992) y Adatte *et al.* (1991-1992, 1992, 1994a, b). Estos trabajos, han proporcionado información cronoestratigráfica basada en ammonites, que ha sido considerada para estudios de carácter estratigráfico-sedimentológico y tectónico-sedimentario como los realizados por Araujo-Mendieta y Casar-González (1987), Araujo-Mendieta y Estavillo-González (1987), respectivamente.

Recientemente, un grupo de investigación del Instituto de Geología (UNAM) en colaboración con la Universidad de Granada (España), ha realizado estudios bioestratigráficos detallados del Jurásico Superior en el noroeste y centro-este de México (Olóriz *et al.*, 1990, 1992, 1993a, 1996a, 1998, 1999b, 2003, 2008; Villaseñor, 1991; Olóriz y Villaseñor, 2006; Villaseñor y Olóriz, 2009, 2010; Villaseñor *et al.*, 2000a, b, 2002, 2003, 2004, 2005, 2011, 2012), éstos se fundamentan en la precisión estratigráfica de los muestreos y, al estar basados en las asociaciones faunísticas de ammonites y otros invertebrados, constituyen datos de gran valor para la realización de correlaciones bioestratigráficas locales, regionales e incluso de carácter global. En particular para el Oxfordiano resaltan los trabajos realizados por Myczynski *et al.* (1998), Olóriz *et al.* (1990, 2008, 2010), López-Palomino (2002), López-Palomino *et al.* (2006), Villaseñor *et al.* (2002, 2004, 2005). Cabe destacar que recientemente Villaseñor *et al.* (2012) realizaron una actualización y puesta al día sobre las interpretaciones bioestratigráficas y correlaciones para el Jurásico Superior de México, donde destacan nuevos aportes para el Oxfordiano.

### 1.2.1.2. Paleoecológicos y Ecoestratigráficos

Como se mencionó, las investigaciones de carácter paleoecológico sobre el Jurásico Superior de México son escasas, y la mayoría se han realizado en afloramientos del noreste de la República, principalmente para rocas de edad kimmeridgiana y tithoniana. Destacan los trabajos de Schumann (1985, 1988a, 1988b), Olóriz *et al.* (1988), Michalzik y Schumann (1994) y De la Mora *et al.* (1999, 2000). En cuanto a aspectos ecoestratigráficos, los únicos trabajos para México son los de Olóriz (1987, 1992), Villaseñor (1991), Olóriz *et al.* (1993a, 1997, 2003). En los trabajos de 1987 y 1992 Olóriz propone la aplicación de un modelo de interpretación eco-evolutiva para las plataformas marinas del Jurásico y sienta las bases para interpretaciones de carácter paleobiogeográfico. En 1993a Olóriz y colaboradores, con base en el estudio tafonómico del material fósil y de las asociaciones faunísticas registradas, realizan interpretaciones sobre la evolución eco-sedimentaria del área de Cuencamé, Durango. En 1997 y 2003, también considerando las asociaciones de ammonites y megabentos y sus características de tamaño, rasgos tafonómicos de los fósiles y tipo de litofacies, analizan los factores que controlaron su conservación, así como la energía del ambiente de depósito y la profundidad de la plataforma.

### 1.2.1.3. Paleogeográficos y Paleobiogeográficos

A raíz del desarrollo de estudios bioestratigráficos detallados con estricto control estratigráfico, se genera información confiable que abre las posibilidades para la realización de estudios donde se involucran interpretaciones biogeográficas y paleogeográficas. En particular, existen algunas publicaciones donde se ha interpretado la distribución paleogeográfica de asociaciones de ammonites oxfordianos en México, en estas se han contemplado varias hipótesis: 1) se han relacionado con la Provincia Caribeña (Cariou, 1973; Myczynski y Meléndez, 1990); 2) se interpreta que durante el Oxfordiano medio la parte noroeste de la cuenca Proto-Caribeña probablemente estuvo conectada con la parte oriental de México, y que existió una conexión con la fauna de la Provincia Andina (Myczynski, 1994). Por otra parte, Meléndez y Myczynski (1994) basados en el registro del género *Vinalesphinctes* en Chile y Cuba, señalan la existencia de conexiones biogeográficas entre estas áreas vía el Corredor Hispánico y mencionan la



posibilidad de un origen pacífico de este género; sin embargo, esta hipótesis necesita más datos para poder ser corroborada.

De mayor importancia para los fines de esta investigación es el trabajo realizado por López-Palomino *et al.* (2006), donde destacan el valor del género *Vinalesphinctes* para las correlaciones biostratigráficas en el Jurásico Superior (Oxfordiano) de América y, la dinámica paleobiogeográfica. Los autores mencionan que la distribución geográfica restringida a Cuba, Chile y México, le confiere a este género un carácter endémico para las Américas, lo que significaría que durante el Oxfordiano estas áreas se encontraban próximas, representando un ambiente marino epicontinental, discontinuo y conectado tanto con el Tethys occidental como con el Pacífico oriental. Asimismo, mencionan que la presencia de especies diferentes en México con respecto a las cubanas, concuerda con las interpretaciones hechas por Myczynski *et al.* (1998, p. 201) sobre el aumento del endemismo en fauna de ammonites durante el Cron *bifurcatus*. Por su parte, Parent *et al.* (2006) agregan que la presencia de *Subvinalesphinctes*, *Vinalesphinctes* y *Cubasphinctes* durante el Oxfordiano medio (parte inferior de Zona *plicatilis*) a Oxfordiano tardío (parte inferior de Zona *bifurcatus*), en Cuba, parte de México, Chile y Argentina y su probable origen a partir de la nueva especie *Subvinalesphinctes pseudokranaus*, indicaría afinidades biogeográficas principalmente tethysianas y tethysiano-caribeñas.

Por otro lado, el registro del género *Gregoryceras* para México, además de ser de gran importancia bioestratigráfica, ha permitido realizar interpretaciones de carácter paleobiogeográfico y paleoambiental para el Oxfordiano marino mexicano (Cron *transversarium*), cuyos depósitos fueron situados bajo el contexto de una plataforma epicontinental, relacionada a pulsos transgresivos en el área; dicha interpretación se basa principalmente en los rasgos morfológicos y ontogenético de los ejemplares. Este hallazgo refuerza la presencia de perisphinctidos de origen tethysiano en México durante el Oxfordiano (Villaseñor *et al.*, 2004).

Finalmente, Olóriz *et al.* (2008, 2010) concuerdan con la importancia del registro del género *Gregoryceras* en México y agregan que dicho registro provee un rango paleobiogeográfico continuo del género en las Américas y que la presencia de *Gregoryceras*, aunada a los perisphinctidos previamente registrados en México, corrobora

un origen tethysiano para la asociación de ammonites, al menos durante el Oxfordiano. Asimismo, mencionan que la presencia de dichos perisphinctidos es producto de eventos vicariantes producidos por procesos de inundación y subsecuente aislamiento de asociaciones de ammonites durante el Oxfordiano medio en áreas de México-Caribe y Chile.

### 1.3. Justificación

Aun cuando los depósitos del Jurásico Superior y particularmente los del Oxfordiano de México representan el referente material de un periodo de tiempo de gran importancia para la interpretación de la evolución de la Cuenca del Golfo de México, estos han sido poco estudiados. Se han realizado estudios que tratan de interpretar el origen y evolución de la cuenca, sin embargo, la mayoría son de carácter geológico muy general, y el análisis detallado de la paleobiota se ha dejado a un lado. Por ello, en esta investigación se presentará la posibilidad de ubicar cronoestratigráficamente los depósitos oxfordianos correspondientes a la Formación Santiago, y se contribuirá de manera sustancial a la interpretación de la fase inicial de la formación de la cuenca, fase en la que se cree se estableció más certeramente la conexión con el Tethys.

## CAPÍTULO 2. MATERIAL Y MÉTODO

La primera etapa y primordial para este trabajo de investigación fue la búsqueda y recopilación bibliográfica sobre el área de estudio donde aflora la Formación Santiago, siendo de gran importancia la revisión y análisis de la carta geológica del área, Hoja de Tamazunchale escala 1:100,000 (Suter, 1990) para un reconocimiento general de la geología de la zona, poniendo atención principalmente a los afloramientos de rocas jurásicas marinas, con el fin de seleccionar área de interés potencial para la siguiente fase de esta investigación.

### 2.1. Trabajo de campo

Inicialmente con la finalidad de ubicar los afloramientos oxfordianos de la Formación Santiago, se realizaron una serie de salidas de prospección al área comprendida en la parte norte del estado de Hidalgo y sur de San Luis Potosí. Se visitaron las áreas de

Molango, Tajo de Tetzintla, Pisaflores, Tenango, el camino de La Mesa a El Pescado y Puerto de las Campanas en Hidalgo. Asimismo, dentro del estado de San Luis Potosí se recorrieron algunos lugares cercanos al Río Moctezuma, en las cercanías del poblado de Tamán. Después de analizar las características de afloramiento, se seleccionó el área de estudio que está comprendida en el Estado de Hidalgo, donde se muestrearon y midieron dos secciones estratigráficas, una en las cercanías del poblado de Tenango y otra en el camino entre los poblados de La Mesa y El Pescado, cerca de Amixco, las cuales se denominaron TEN-1 y LM-EP, respectivamente. Los afloramientos fueron georeferenciados mediante un geoposicionador satelital (GPS) marca Garmin.

#### 2.1.1. Toma de datos litoestratigráficos y de muestras de mano para láminas delgadas.

En campañas de campo posteriores se realizó el levantamiento de las secciones estratigráficas, elaborando el esquema representativo en papel milimétrico, se tomó especial atención a los rasgos litológicos, estructuras primarias, relaciones de contacto y rasgos paleontológicos. Las medidas de las secciones fueron hechas con flexómetro (espesores) y brújula Brunton (rumbo y echado de las capas). Asimismo, se realizó la recolecta de muestras de mano para la elaboración de láminas delgadas utilizadas en el estudio petrográfico; todas las muestras fueron tomadas en función de los cambios litológicos, cada una fue numerada, orientada (base y cima) y ubicada en la columna estratigráfica, de tal forma que se tuviera un estricto control estratigráfico. En casos donde el espesor del estrato excedía los 30 cm se tomaron dos o tres muestras correspondientes a la parte baja, media y alta.

En cada uno de los niveles muestreados, si las características litológicas y de afloramiento lo permitían, se pintaron números en una secuencia ascendente para su futura identificación.

#### 2.1.2. Toma de datos paleontológicos y espectros faunísticos

El método utilizado para la elaboración de espectros faunísticos fue el propuesto por Ziegler (1967) que ha sido ampliamente usado por diversos investigadores. El término Espectro Faunístico ha sido definido por Cecca (1992) como una “fotografía cumulativa” en espacio y tiempo. El espacio refleja el hundimiento de conchas de organismos que vivieron en diferentes niveles de la columna de agua y conchas flotantes, el tiempo está

reflejado en la tasa de sedimentación; además, provee una medida de los cambios ecológicos en la estructura de asociaciones faunísticas a lo largo de gradientes ambientales, como cambios en la batimetría (Cecca, 2002); asimismo, permite valorar la importancia relativa de un gremio dentro de una comunidad y provee las características tróficas que son desconocidas. Cabe mencionar que el valor de este dato depende en gran medida de la conservación de las comunidades fósiles. Por otro lado, es importante mencionar que el análisis tafonómico preliminar de la fauna es indispensable. La construcción de espectros faunísticos constituye una de las herramientas primordiales que nos permite estudiar algunos aspectos de la biodiversidad, particularmente la composición de una asociación fósil y la abundancia relativa de la misma (Cecca, 2002).

De manera general la metodología utilizada varía muy poco de autor a autor, consiste en un muestreo sistemático estrato a estrato, registrando el tipo de fósil y su abundancia en cada nivel (Olóriz *et al.*, 1993a, 1994b, 1995a; Rodríguez-Tovar, 1993; Marques *et al.*, 1993; Caracuel, 1996; Reolid, 2005a). Es importante trabajar con un tamaño de muestra estandarizado (peso, volumen, superficie del estrato, o número mínimo de especímenes), comunmente se toma como tamaño de muestra mínimo 50 ejemplares por nivel, ya que se ha observado que este número es estadísticamente significativo (Roger, 1980; Olóriz *et al.*, 1994b); en este estudio, dadas las características litológicas y la escasez general de fauna fósil, se tomó como tamaño de muestra un volumen similar de roca por nivel estratigráfico (aproximadamente 250 cm<sup>3</sup>). Con los datos obtenidos se elaboró una base de datos en un formato de tabla en Excel (Cuadro 1), la cual después fue utilizada para diseñar gráficas tipo pastel de los espectros por nivel y/o por conjunto de estratos, así como para la interpretación tafonómica.

Nivel	Espesor cm	Grupo fósil	Posición en el estrato	Total	Orientación			Desarticulación		Concha				Tamaño			Fragmentación			Corrosión			Epib.	Def.	Desac.	
					CON	VER	INC	2 VAL	1 VAL	SC	GB	GM	GA	P	M	G	FB	FM	FA	CB	CM	CA				
		Ammonites	B																							
			M																							
			A																							
		Bivalvos	B																							
			M																							
			A																							
		Braquiópodos	B																							
			M																							
			A																							
		Ammonites	B																							
			M																							
			A																							
		Bivalvos	B																							
			M																							
			A																							
		Braquiópodos	B																							
			M																							
			A																							
		Ammonites	B																							
			M																							
			A																							
		Bivalvos	B																							
			M																							
			A																							
		Braquiópodos	B																							
			M																							
			A																							

Cuadro 1. Formato de captura de espectros faunísticos y rasgos tafonómicos en campo y laboratorio. Posición dentro del estrato (B =baja, M =media, A =alta), CON=concordante, VER=vertical, INC=Inclinada. VAL=valva. SC=sin concha, GB= grado bajo, GM=grado medio, GA= grado alto. P=pequeño, M=mediano, G=grande. FB=fragmentación baja, FM=fragmentación media, FA=fragmentación alta. Epib=epibiontes. CB=corrosión baja, CM=corrosión media, CA=corrosión alta. Def. Deformación. Desac=Desacopolamiento.

### 2.1.3. Toma de datos tafonómicos en el campo

La toma de los datos tafonómicos en el campo (Cuadro 1), se realizó llevando un muestreo muy detallado y cuidadoso, estrato por estrato, anotándose de cada ejemplar fósil: grupo taxonómico, posición en el espesor del estrato, orientación (concordante, vertical, inclinada, respecto a la horizontalidad), fragmentación (baja/media/alta), discriminándose también si ésta no era producto del método de extracción. Después de la limpieza y preparación de los fósiles en el laboratorio se obtuvieron datos tafonómicos adicionales (explicados en el Capítulo 5.3).

### 2. 2. Trabajo de gabinete

Los materiales, muestras rocosas de mano y fósiles recolectados, fueron limpiados y catalogados según procedimientos estándar. Inicialmente se limpió con agua, para remover el exceso de sedimento deleznable. En los casos donde el sedimento era más compacto, se utilizó un percutor de aire marca Chicago Pneumatic. En ocasiones, cuando el sedimento excedente era calcáreo, se sometieron a un lavado ligero con ácido

clorhídrico (10%). En algunos casos también se utilizó ácido para la preparación de la línea de sutura en ammonites.

Una vez limpio y con el fin de mantener el estricto control estratigráfico de campo, todo el material fue catalogado. Se le aplicó una peca con pintura de aceite blanca y se rotuló con las siglas del respectivo perfil (TEN-1, LM-EP), así como el nivel de procedencia y el número de ejemplar. A algunos de los ejemplares, que son parte de un artículo ya publicado (López-Palomino *et al.*, 2006), se les asignó las sigla IGM y el número de catálogo de ingreso a la Colección Paleontológica Nacional, colección resguardada en el Museo María del Carmen Perrilliat del Instituto de Geología, UNAM.

De manera simultánea a estos procesos se realizaron otras etapas del trabajo, como la recopilación exhaustiva de la bibliografía paleontológica y estratigráfica del Oxfordiano.

El reconocimiento taxonómico de la fauna de ammonites, la ubicación estratigráfica de la fauna en los esquemas de los perfiles para diferenciar asociaciones de importancia bioestratigráfica, la interpretación de los datos obtenidos y la discusión de los mismos fue una de las últimas y más interesantes fases de la investigación.

Asimismo, se elaboraron las figuras, cuadros y láminas que sirvieron para ilustrar esta tesis.

### 2.2.1. Estudio sistemático-paleontológico

Se utilizó la metodología clásica para estudios paleontológicos sistemáticos, donde se incluyen: análisis externos de la morfología de la concha, y criterios estadísticos basados en caracteres mensurables. Las observaciones detalladas se realizaron con un microscopio estereoscópico marca Olympus con cámara de luz clara, así como una lupa (10X) Zeiss. Los parámetros se midieron en ejemplares no fragmentados y/o completos con un vernier de 120 mm (Figura 1).

En las descripciones de los ejemplares se utilizaron las siguientes abreviaturas:

- D     diámetro máximo (mm)
- Dfr   diámetro del fragmocono (mm)
- O     diámetro umbilical (mm)
- E     espesor de la espira (mm)

- H altura de la espira (mm)
- O/D grado de involución (%)
- E/D anchura de la espira en relación con el diámetro considerado (%).
- H/D grado de recubrimiento a un diámetro determinado (%).
- Ce número de costillas externas por vuelta.
- Ce/2 número de costillas externas en media vuelta.
- Ce/4 número de costillas externas en un cuarto de vuelta.
- Ci número de costillas internas por vuelta.
- Ci/2 número de costillas internas en media vuelta.
- Ci/4 número de costillas internas en un cuarto de vuelta.

Se analizó la morfología y se describieron las características estructurales y ornamentales de las conchas. En algunos casos, se presentan reflexiones sobre la posible filogenia, basándose en el análisis de la línea de sutura. Posteriormente, se reconocieron semejanzas y diferencias con otros ejemplares afines, para finalmente identificarlos. Además, se incluyen datos sobre la distribución geográfica y bioestratigráfica del taxón y por último la edad de la fauna identificada (ver apartado 6.1. Taxonomía de ammonites).

#### 2.2.2. Estudio petrográfico

Para el estudio petrográfico se efectuó inicialmente la elaboración de las láminas delgadas, la cual se realizó en el taller de laminación del Instituto de Geología, UNAM. El estudio petrográfico y análisis de microfacies se realizó en el laboratorio de microscopios Francisco Fabregat de la misma institución, utilizando un microscopio petrográfico con cámara fotográfica, con la cual se tomaron las fotomicrografías que representan los rasgos petrológicos más importantes de cada una de las muestras analizadas.

#### 2.2.3. Toma de datos tafonómicos en el laboratorio.

Una vez que el material paleontológico se encontró libre de sedimentos se tomaron los datos tafonómicos observables, registrándolos en el Cuadro 1. Para el caso del tamaño se utilizó un vernier de 120 mm. Para observar algunas de las características de conservación (corrasión) se utilizó una lupa Hasting 10X e inclusive para el caso de organismos muy pequeños un microscopio estereoscópico marca Olympus. Se cuantificó la fragmentación, articulación, corrasión, etc. (ver Apartado 5.3).

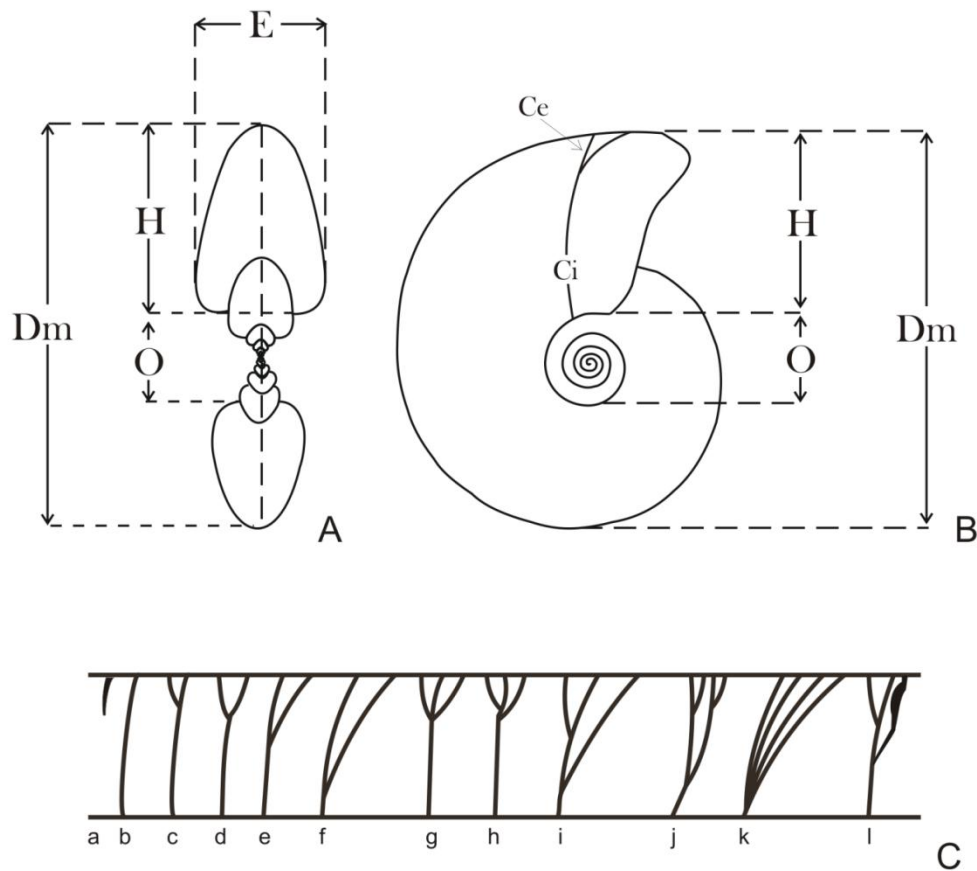


Figura 1. Diagrama de un ammonite mostrando los parámetros mensurables. A) Vista de la sección de la vuelta. B) Vista Lateral. Dm=Diámetro máximo, O=Ombligo, H=Altura de la vuelta, E=espesor de la vuelta, Ci=Costillas internas, Ce=Costillas externas. C) Tipos de Costulación: a) residual, b) simple, c-f) bifurcada a diferente nivel del flanco, g) trifurcada, h) poligirada, i) subpoliplocoide incompleta, j) subpoliplocoide, k) fasciculada, l) parabólica.

### 2.3. Material fósil

El material fósil está representado principalmente por ammonites, bivalvos y braquiópodos, de los que se estudiaron un total de 3052 ejemplares, incluidos fragmentos. Los ammonites están representados por aproximadamente 347 ejemplares, cuyo grado de conservación no es muy bueno. Predominan los moldes externos, generalmente fragmoconos; las impresiones frecuentemente se encuentran deformadas; sólo en casos excepcionales se cuenta con una muy buena conservación, encontrándose la cámara habitacional e incluso con peristoma. En algunos niveles el material está conformado sólo



por fragmentos, lo que imposibilitó una determinación específica fiable, determinándolos sólo a nivel genérico.

El grupo más representativo es el de los braquiópodos, presentando alrededor de 2500 ejemplares con diferentes grados de conservación. Por último, el grupo de los bivalvos constituye el grupo menos abundante con sólo 200 ejemplares aproximadamente. Desde el punto de vista taxonómico, en el caso de los braquiópodos sólo se reconocieron a nivel de grupo (terebratúlidos y rinconélidos); mientras que en el caso de bivalvos sólo se presentó como grupo morfológico documentándolo como bivalvos.

### CAPÍTULO 3. MARCO GEOLÓGICO REGIONAL

#### 3.1. Localización geográfica

El área de estudio se encuentra ubicada en el Centro-Este de México, al norte del estado de Hidalgo, las dos secciones estratigráficas estudiadas, denominadas Sección TEN-1 y Sección LM-EP, se localizan en la parte más sur de la zona de estudio. Además, para las interpretaciones bioestratigráficas se incluye la sección TAM-1, previamente analizada por la autora en lo que constituyó la tesis de maestría y está ubicada en el sur del estado de San Luis Potosí (López-Palomino, 2002). El área completa de estudio se ubica en las coordenadas 21° 07' y 21°14' N y 98°50' y 98°54'08" W (Figura 2).

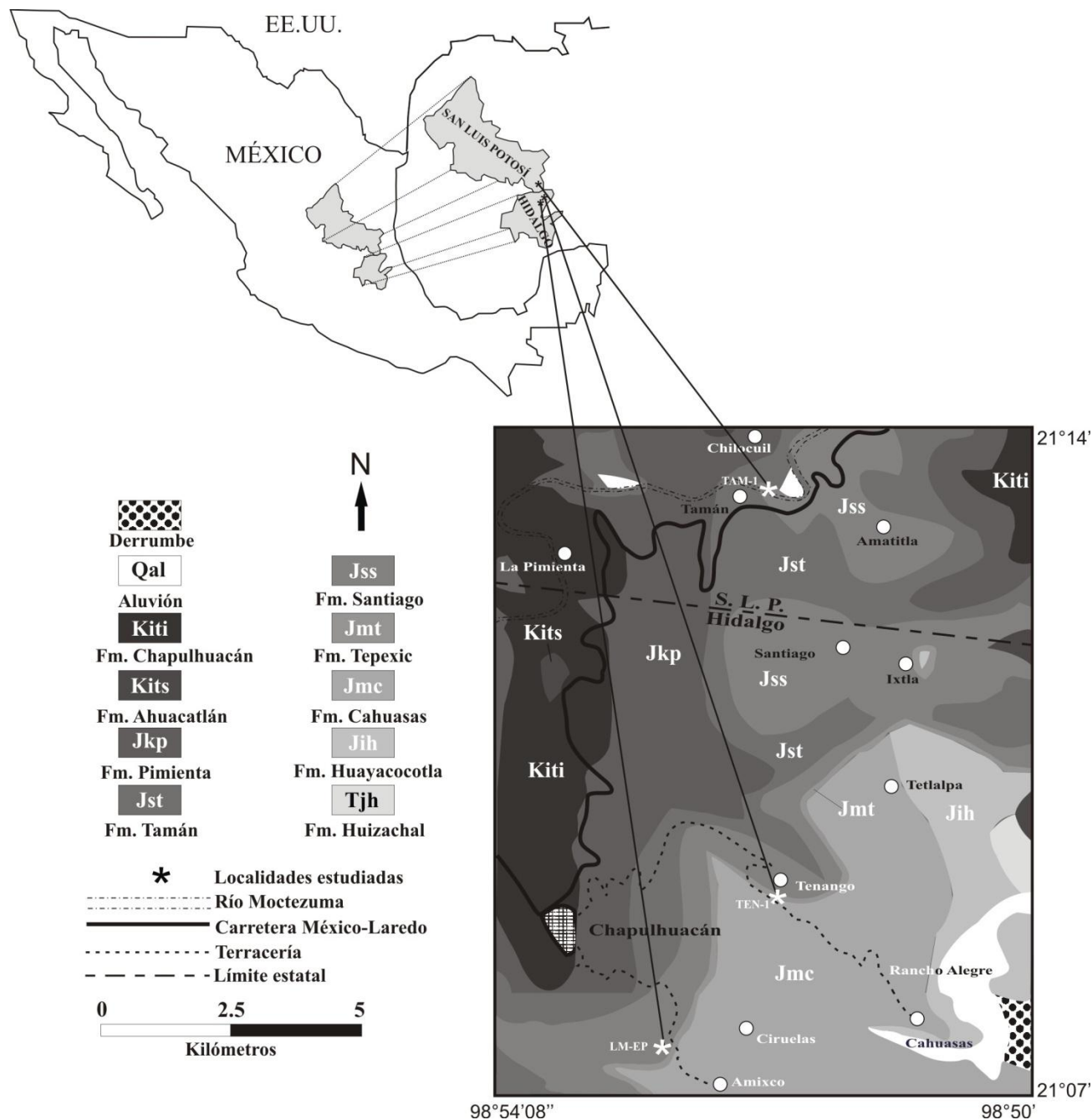


Figura 2. Localización geográfica y geología regional del área de estudio, cartografía 1:100,000 (modificada de Suter, 1990).

### 3.2. Localización geológica

El área estudiada se localiza en la provincia fisiográfica Sierra Madre Oriental, la cual tiene una orientación NNW-SSE, alcanzando alturas en el área desde 2,000 hasta 3,000 m.s.n.m. Suter (1990) realizó el levantamiento geológico del área correspondiente a la

Carta Geológica de Tamazunchale, escala 1:100,000, que cubre parte de la Sierra Madre Oriental, donde se ubica la región aquí estudiada (Figura 2). Los sitios de muestreo se encuentran ubicados dentro de la provincia geológica Cinturón de Pliegues y Cabalgaduras de la Sierra Madre Oriental, que de acuerdo con Suter (1990) y Ortega-Gutiérrez *et al.* (1992) se formó por compresión debido a la Deformación Laramídica de la Orogénia Cordillerana.

### 3.3. Consideraciones estratigráficas

En la región de estudio afloran rocas sedimentarias que corresponden a las formaciones Cahuastas, Tepexic (Jurásico Medio), Santiago, Tamán, Pimienta (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano) y Chapulhuacán (Cretácico Temprano). A pesar de que este estudio se enfocó al estudio de la Formación Santiago (Oxfordiano), se consideró conveniente realizar un muestreo para análisis de facies de la Formación Tepexic debido a que en los dos afloramientos del estado de Hidalgo, esta se encuentra subyaciendo a la Formación Santiago; asimismo, su contacto se presenta como un cambio litológico muy interesante que puede ser de gran utilidad en la interpretación ecoestratigráfica y paleoecológica de la región. A continuación se presentan las descripciones originales de las formaciones estudiadas, y los datos obtenidos en este trabajo se presentan en el apartado 4.1 Litoestratigrafía.

#### 3.3.1. Formación Tepexic

Esta formación fue propuesta inicialmente por Erben (1956) con el nombre de calcarenita Tepexic; posteriormente, Bonet y Carrillo-Bravo (1961) proponen formalmente utilizar el nombre de Formación Tepexic en lugar de calcarenita Tepexic, argumentando su litología heterogénea. Según Cantú-Chapa (1971) la Formación Tepexic está constituida por calcarenita café oscura, en capas de 60 a 100 cm, la cual alterna con lutita gris oscura en capas de 5 a 10 cm de espesor; biolitita de color gris oscuro en capas de 5 a 20 cm de espesor con *Liogryphaea nebrascensis*; calcarenita de color negra de textura fina en capas de 5 a 10 cm de espesor y estratificación ondulante alternando con lutita calcárea negra con *Neuquenicerias neogaeum* y *Liogryphaea nebrascensis*; calcarenita de color negra en estratos de 30 a 60 cm que alterna con capas de lutita gris oscura de 10 a 20 cm de espesor con *Neuquenicerias neogaeum*. Erben (1956) menciona que esta unidad

sobreyace en concordancia con la formación Huizachal y subyace concordantemente a la Formación Tamán. Sin embargo, Cantú-Chapa (1971) menciona que el límite inferior de la Formación Tepexic es discordante con la Formación Cahuasas, mientras que el límite superior es transicional y concordante con la Formación Santiago.

### 3.3.2. Formación Santiago

Esta unidad litoestratigráfica fue propuesta en forma inédita por Reyes (1964) como miembro de la Formación Tamán, a la cual denominó “Lutita Santiago” y propuso como localidad tipo al afloramiento que se ubica en la ladera oeste del Río Moctezuma (Tamán, San Luis Potosí), cerca de la desembocadura del Arroyo Santiago, describiéndola como un cuerpo de “lutitas calcáreas de color gris oscuro hasta de 40 cm de espesor, que intemperiza a café pardo o café rojizo, y presentan un clivaje diagonal a los planos de estratificación que a veces dan lugar a apreciaciones erróneas en la medición de los datos estructurales, y que además poseen nódulos calcáreos intercalados”. Posteriormente, Cantú-Chapa (1969) eleva su rango a formación, argumentando las marcadas diferencias de litofacies, biofacies y de edad con respecto a la Formación Tamán, propone el cambio de nombre a Formación Santiago y le asigna una edad que va del Jurásico Medio (Calloviano medio) al Jurásico Tardío (Oxfordiano tardío). Cantú-Chapa (1969) señala que se distribuye en el subsuelo del área de Soledad-Miquetla, Veracruz y en superficie, se encuentra distribuida en San Luis Potosí (Tamán), Hidalgo (Molango, Pisaflores, Huehuetla y Tenango) y Puebla (Río San Marcos, Río Tezcapa, Ometepetl y carretera Huauchinango-Villa Juárez). También menciona que el espesor medido en los diferentes afloramientos varía de 105 a 186 m; mientras que en subsuelo puede variar de 155 a 306 m. El límite inferior es transicional y concordante con la Formación Tepexic, excepto en el subsuelo del área de Soledad-Miquetla, donde sobreyace a la Formación Palo Blanco; mientras que en Tamán (San Luis Potosí), Pisaflores (Hidalgo) y Río Tezcapa (Puebla) este límite no aflora. Por otra parte, el límite superior es transicional y concordante con la Formación Tamán, excepto en Molango (Hidalgo) donde subyace discordantemente a la Formación Chipoco.

### 3.4. Evolución de la Cuenca del Golfo de México

El origen de la Cuenca del Golfo de México comenzó en el Triásico Tardío con el rompimiento de Pangea en el margen sur de la actual placa norteamericana y continuó durante el Jurásico Temprano y Medio.

De manera general, la evolución de la apertura del Golfo de México estuvo regida por dos fases principales: la primera caracterizada por una deformación tensional que ocurrió durante el Triásico Tardío y fin de Jurásico Medio, formándose un complejo sistema de grabens, que controlaba los procesos sedimentarios activos en ese tiempo; es decir la formación de secuencias de lechos rojos no marinos y rocas volcánicas asociadas y por otro lado la acumulación de extensos depósitos de sal. Estos depósitos son los primeros indicios que se tienen sobre la invasión de agua de mar a la actual Cuenca del Golfo de México y, probablemente, corresponden a la parte terminal del Jurásico Medio o bien a la parte inicial del Jurásico Tardío (Salvador, 1987); se ha interpretado que se depositaron en cuerpos muy grandes y someros de agua hipersalina con comunicación limitada o en cuencas cercanas y estrechamente relacionadas (Humphris, 1978; Salvador, 1987, 1991a, b) o como depósitos en las partes internas de rampas evaporíticas de pendiente muy suave (Götte y Michalzik, 1992). Aunado a estos depósitos evaporíticos ocurrió un evento de subsidencia, lo cual mantenía las condiciones de agua somera necesarias para la formación de estos depósitos (Salvador, 1991b).

Se considera que la extensión regional de la corteza sobre la región donde podría haber comenzado la formación de la Cuenca del Golfo de México, debió ser posterior a la formación de los depósitos de sal; por otro lado, la formación de una corteza ampliamente extendida y adelgazada como resultado de la subsidencia sustancial, ocasionó condiciones de aguas profundas sobre la región, lo que provocaría la finalización de los depósitos de sal. Por tal motivo, se asume que la mayor parte de la extensión de la corteza tuvo lugar casi al final o poco después de la formación de sal, durante el Calloviano tardío y Oxfordiano temprano. La fuerza de tensión ejercida sobre la corteza continental y el desplazamiento resultante del bloque de Yucatán continuó hasta que la

corteza transicional atenuada fue adelgazada hasta un espesor crítico, resultando en el emplazamiento de la corteza oceánica y la expansión del piso oceánico (Salvador, 1991b). Durante la segunda fase, del Triásico Tardío a la parte temprana del Jurásico Tardío, cesa la deformación tensional y prevalece un periodo de estabilidad tectónica. Sin embargo, persiste la subsidencia, principalmente en la parte central de la cuenca. Cuando la formación de los depósitos de sal terminó por el emplazamiento de la corteza oceánica, se inició una amplia y prolongada transgresión marina, que se prolongó hasta la parte temprana del Cretácico Temprano, con periodos menores de regresión o aumento en el nivel del mar. Durante la estabilidad tectónica que caracterizó el Jurásico Tardío, la subsidencia de la parte central de la Cuenca del Golfo de México fue bordeada por extensas rampas y plataformas estables, en las que se depositó la secuencia predominantemente marina del Jurásico Superior, con el aporte inicialmente pobre de sedimentos clásticos gruesos principalmente del norte y noroeste, y abundantes durante la parte terminal del Jurásico Tardío por la presencia de ríos importantes desembocando hacia la cuenca. Hacia su centro la sección jurásica progresivamente se torna más profunda. Los sedimentos terrígenos clásticos inician su depósito en el Oxfordiano temprano a medio a lo largo de las regiones noreste de la cuenca, suministrados por corrientes que fluían del interior continental de Norteamérica y del sur de las Montañas Apalaches. El clima era árido y los sedimentos acarreados por los ríos se acumularon en abanicos aluviales y complejos deltaicos y subsecuentemente redistribuidos por el viento; en la región noreste, la parte superior de estos sedimentos fue retrabajada y redepositada como una unidad delgada de arenisca marina de aguas someras, mientras que en el norte y noroeste de la cuenca, el mar transgresivo depositó una sección generalmente delgada de material de grano grueso sobre una superficie irregularmente erosionada. Cuando la transgresión del Jurásico Tardío progresó sobre las rampas someras y plataformas que rodeaban al incipiente Golfo de México, el aporte de sedimentos clásticos terrígenos gruesos parece haber disminuido y las areniscas basales y depósitos gruesos fueron cubiertos por mudstones carbonatados del Oxfordiano medio y calizas micríticas de la parte inferior de las formaciones Smackover, Zuloaga y sus secuencias estratigráficas equivalentes, reflejando un ambiente de depósito de baja energía y circulación restringida (Salvador, 1991b). Para el Oxfordiano la Cuenca del Proto-Golfo de México aún no tenía

comunicación con el recientemente abierto Océano Atlántico Norte; sin embargo, la comunicación con el Océano Pacífico a través del centro y quizá noroeste de México estaba establecida, como lo indican las secuencias sedimentarias y afinidades faunísticas (ammonites). La profundidad de la parte central de la cuenca no se ha podido establecer, debido a que las rocas de esta edad representan ambientes de depósito que corresponderían a los márgenes de la cuenca (Salvador, 1991a).

La tendencia hacia condiciones de aguas más someras iniciada durante el Oxfordiano tardío continuó durante el Kimmeridgiano, ya que la sección kimmeridgiana inferior parece reflejar en toda la cuenca un ambiente de depósito marino más somero que el de la sección oxfordiana; sin embargo, después de un corto periodo de tiempo de somerización y regresión del mar, la transgresión del Jurásico Tardío continuó durante el Kimmeridgiano. La mayor conexión entre el Golfo de México y el Atlántico se estableció hasta después del periodo de condiciones marinas restringidas que caracterizó el Kimmeridgiano temprano (Salvador, 1991a).

Sin embargo, como lo señalan Olóriz *et al.* (2003) existe un consenso sobre la relación de la evolución geológica de México con la apertura central del Atlántico Norte. Estos autores hacen una propuesta de interpretación geodinámica en términos de secuencias tectono-eustáticas de tercer y segundo orden, para las unidades litoestratigráficas del Jurásico Superior, incluida la parte norte-centro de México, y reconocen eventos eustáticos significativos que permiten la identificación de una acción combinada entre el Atlántico y Tethys durante la evolución geológica de la Cuenca del Golfo de México.

## CAPÍTULO 4. PERFILES SELECCIONADOS

### 4.1. Litoestratigrafía

#### 4.1.1. Sección Tenango (TEN-1)

La sección TEN-1 se ubica entre las coordenadas 21° 09' 51" y 21°09' 56" N y 98° 52' 40" y 98° 52' 43" W, en las cercanías del pequeño poblado de Tenango, a 7.6 km de Chapulhuacán, en el camino de terracería que comunica a este poblado con el de Hacienda Cahuwasas (Figura 2).

En esta localidad afloran rocas del Jurásico Medio (formaciones Cahuastas y Tepexic), Jurásico Superior (formaciones Santiago, Tamán, Pimienta) y probablemente del Cretácico Inferior; para fines de este estudio sólo se midieron y levantaron las secciones estratigráficas de las formaciones Tepexic y Santiago (Figura 3A).

La Formación Tepexic, tiene un espesor aproximado de 30 m y está constituida principalmente por estratos potentes de caliza arcillosa, gran cantidad de bioclastos predominantemente gasterópodos, bivalvos y braquiópodos (Anexo 1, Figuras A-B); asimismo, existen horizontes de menor espesor de biohermas ricos en ostreídos (Anexo 1, Figura C). En el área, no se reconocieron las intercalaciones lutíticas con ammonites mencionadas por Cantú-Chapa (1971).

La Formación Santiago sobreyace a la Formación Tepexic en contacto concordantemente abrupto, marcado en la base de la Formación Santiago por un delgado horizonte conglomerático de 5 cm de espesor (nivel 18), constituido principalmente de granos de cuarzo y conchas de ostreídos (Anexo 1, Figura D). Tiene 42 m de espesor, y su base está constituida por 2 m de caliza gris con intercalaciones de limolita gris, cuyos espesores varían de 10 a 45 cm (Anexo 1, Figura E). Inmediatamente encima se encuentran aproximadamente 6.5 m de caliza arcillosa con interlechos limolíticos de 5 a 45 cm de espesor y algunos estratos de arenisca (Anexo 1, Figuras F-G). Posteriormente existen 5 m de limolita tableada de 10 a 18 cm de espesor con algunos estratos de caliza gris (Anexo 1, Figuras H-I) Finalmente, se presentan 29.5 m representados por caliza gris con espesores que varían entre 10 a 70 cm con interlechos delgados de limolita gris de 5 a 10 cm de espesor (Anexo 1, Figuras J-L). Esta sección está ligeramente deformada, observándose algunos cambios en la orientación de las capas y pliegues que hacen que la sección se repita localmente; sin embargo, no repercuten de manera significativa en el espesor real de esta sección (Figura 3B).

#### 4.1.2. Sección La Mesa-El Pescado (LM-EP)

La sección LM-EP se ubica entre las coordenadas 21° 13' 35" y 21° 13' 48" N y 98° 52' 34" y 98° 52' 48" W, se localiza aproximadamente a 3 km al noreste de Chapulhuacán en un camino que comunica los poblados La Mesa y El Pescado (Figura 2).



Al igual que en el área donde se ubica la sección TEN-1, en esta área también afloran rocas del Jurásico Medio-Cretácico Inferior. La columna estratigráfica de la sección LM-EP abarca las formaciones Tepexic y Santiago (Figura 4A). En la base de la sección estratigráfica afloran 12 m de caliza masiva de la Formación Tepexic (Anexo 1, Figura M), con características litológicas y texturales semejantes a la sección TEN-1 y similarmente la cima se separa en contacto concordante abrupto de la Formación Santiago por un nivel conglomerático de aproximadamente 5 cm (nivel 18, Anexo 1, Figura N). La Formación Santiago en esta localidad presenta un espesor de sólo 17 m en cuya base se encuentran aproximadamente 3 m de caliza gris en estratos que varían de 20 a 52 cm de espesor (Anexo 1, Figura O). Inmediatamente se observan una sucesión de intercalaciones de caliza gris y caliza limolítica con espesores que varían de 11 a 50 cm y en menor cantidad delgados interlechos limolíticos de 5 a 14 cm de espesor (Anexo 1, Figuras P-Q). El último estrato aflorante (nivel 70) presenta concreciones calcáreas con diámetros entre 5-10 cm aproximadamente (Anexo 1, Figura R).

En algunas porciones de la sección se encuentran áreas cubiertas de vegetación y/o aluvión, lo que dificultó el muestreo; sin embargo, fue posible realizar el levantamiento de las secciones siguiendo su continuidad y realizar el muestreo paleontológico y tafonómico satisfactoriamente (Figura 4B).

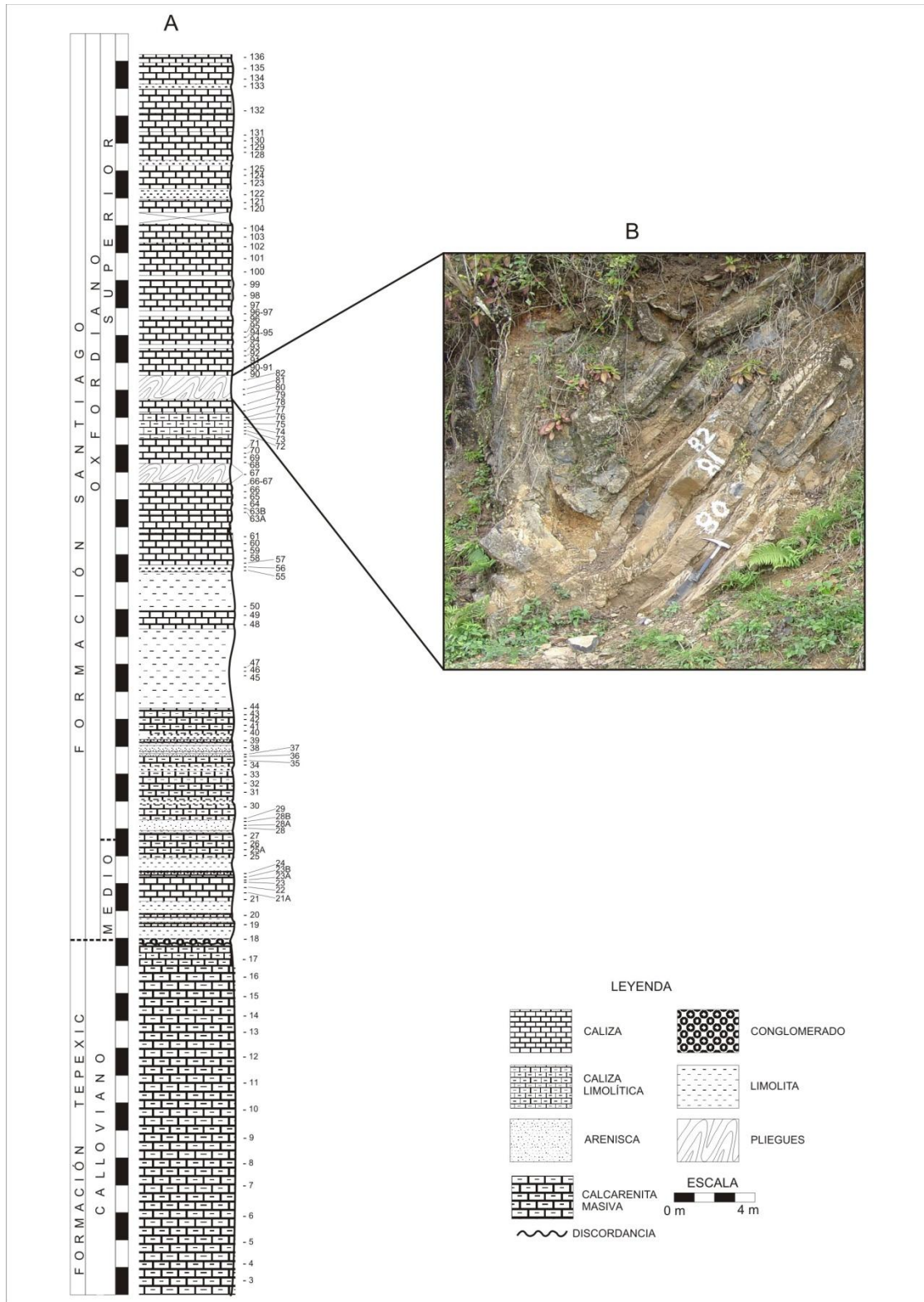


Figura 3. Sección Tenango (TEN-1) A: Columna litoestratigráfica; números a la derecha indican niveles de muestreo. B: Detalle mostrando pliegues en la parte media-alta de la sección.

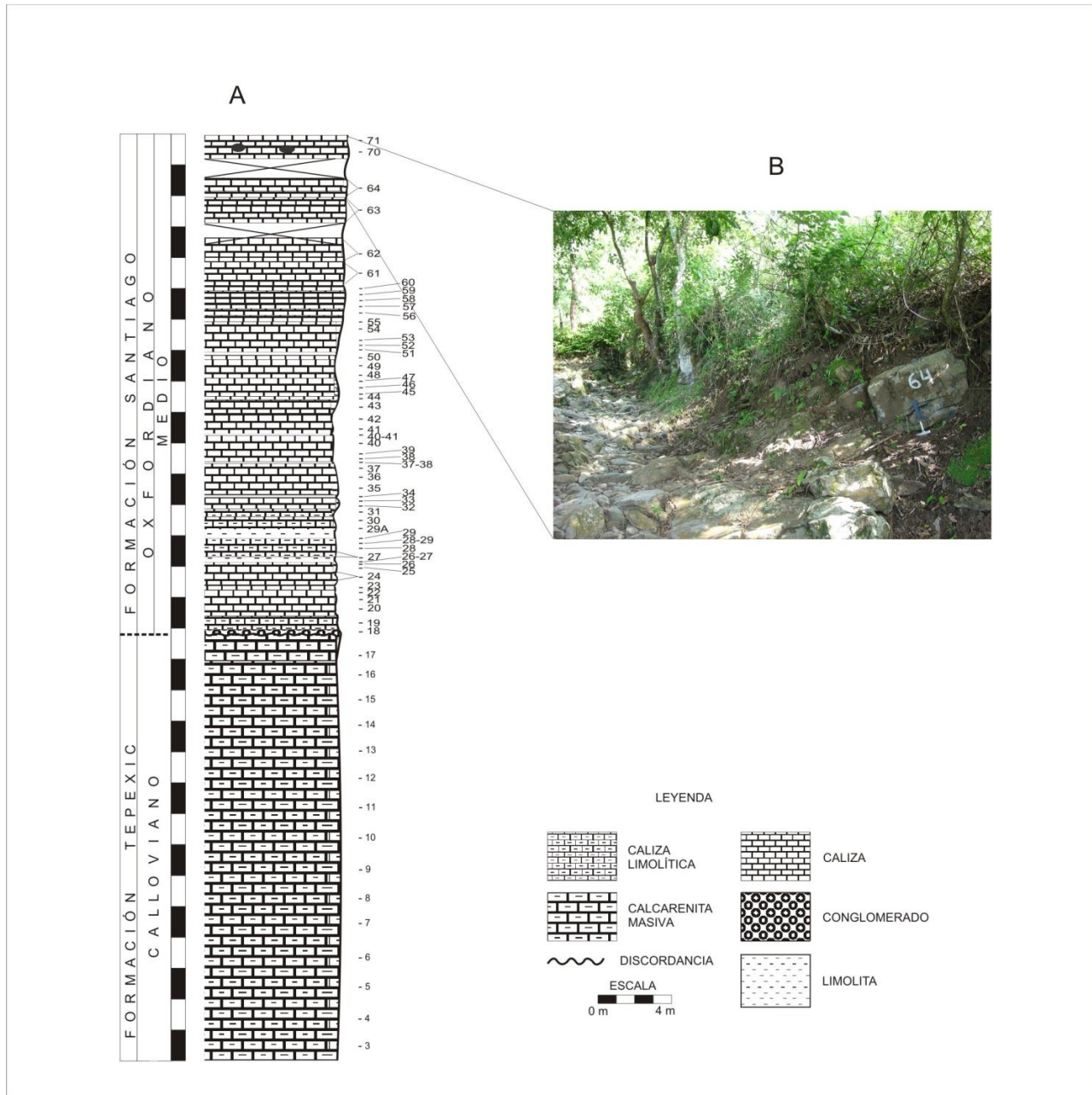


Figura 4. Sección La Mesa-El Pescado (LM-EP) A: Columna litoestratigráfica; números a la derecha indican niveles de muestreo. B: Nivel con nódulos calcáreos en la parte alta de la sección.

## 4.2. Microfacies y Litofacies

### 4.2.1 Microfacies

En este trabajo las rocas terrígenas se clasificaron con base en la descripción del tamaño, forma y tipo de partícula, así como en el porcentaje de matriz y/o cemento. Los parámetros granulométricos tomados en cuenta fueron forma y redondez (Pettijohn *et al.*, 1973).

Por su parte, las rocas carbonatadas pueden ser subdivididas según: a) Composición química y mineralógica; por ejemplo las clasificaciones de Chilingar (1960), Pettijohn (1957) o Fuchtbauer (1959); y b) Características de la fábrica, relación matriz/cemento y partículas o granos; como las clasificaciones de Dunham (1962), Plumley *et al.* (1962), Leighton y Pendexter (1962).

Casi todos los sistemas de clasificación están basados en características de las rocas carbonatadas en secciones delgadas y muestras de mano, tales como matriz, cemento y partículas.

En relación a las rocas carbonatadas se utilizó el sistema de clasificación de Dunham (1962), dentro del cual, los criterios utilizados fueron el porcentaje relativo de granos y de matriz (presencia o no de micrita) y su disposición (fábrica). Esta clasificación no hace referencia al tamaño de los granos ni al tipo de estos; sin embargo, Embry y Klován (1971), añadieron varios términos adicionales a la clasificación de Dunham (1962), tanto para indicar tamaño de grano (floatstone y rudstone) como el tipo de crecimiento orgánico para el caso de los boundstones (bafflestone, bindstone y framestone). Las ventajas de esta clasificación son su fácil utilización en el campo, y que los nombres usados dependen de la textura depositacional de la roca, por lo que tienen connotaciones en cuanto a indicación de energía en el medio sedimentario.

De manera general los criterios petrográficos fueron: textura (tamaño, selección, redondeamiento, etc); fábrica (empaquetamiento, orientación, imbricación, relaciones grano/matriz) y estructuras (tipos de partículas: ooides, intraclastos, etc.). Para la clasificación de granos revestidos se utilizó la clasificación de Flügel (2004); asimismo, se diferenciaron tipos de cementos (micrita, esparita), y procesos diagenéticos (dolomitización, procesos neomórficos, etc.).

El estudio de las microfacies permite comprender los procesos y ambientes en que un sedimento se deposita, de tal forma que se pueden hacer interpretaciones acerca de los sistemas de depósito de una secuencia dada, basándonos principalmente en su contenido aloquímico/ortoquímico y su fábrica textural.

El modelo de facies más utilizado, que propone hipótesis sobre su distribución en las plataformas y rampas, es el de Wilson (1975), que menciona que las plataformas

carbonatadas son sistemas dinámicos que cambian a través del tiempo y del espacio. Los distintos tipos de plataformas presentan diversas características en litofacies y microfacies que pueden agruparse en tipos de microfacies estándar “SMF” (por sus siglas en inglés) y su distribución en Zonas de Facies “FZ” (por sus siglas en inglés).

Tipos de Microfacies Estándar. Son categorías virtuales para reunir microfacies con criterios idénticos simples, cualitativos ó semi-cuantitativos y de fácil reconocimiento. Los principales criterios para la diferenciación de estas microfacies son: tipos de grano, frecuencia de granos y asociación de granos; tipo de matriz, fábrica depositacional, grupos fósiles (Flügel, 2004).

Zonas de Facies. Son cinturones diferenciados de acuerdo a cambios de los criterios sedimentológicos y biológicos a través de un transecto abstracto desde la plataforma-talud-cuenca (Flügel, 2004). El modelo de facies estándar de Wilson (1975), modificado por Flügel (2004), resulta de una combinación de efectos de la pendiente, edad, energía del agua y clima, en donde las características del depósito también son afectadas por el aporte de clásticos. Y en base a ello se definen 10 zonas de facies en un perfil de plataforma con un margen y pendiente ligera.

En los perfiles seleccionados se estudian las rocas correspondientes a las formaciones Tepexic y Santiago. Como ya se señaló, la importancia de estudiar la petrología de la Formación Tepexic aún cuando es de edad Calloviana, se debe a que en los dos afloramientos (TEN-1 y LM-EP) se observa claramente su contacto superior con la Formación Santiago; y además por representar un cambio sedimentológico muy interesante para la interpretación ecoestratigráfica y paleoecológica que se presentará más adelante.

El total de láminas analizadas fue de 215 de la sección TEN-1 y 132 de la sección LM-EP; todas ellas adecuadamente orientadas. En los casos donde el nivel presentó un gran espesor se realizaron láminas delgadas de la base, parte media y cima del estrato.

En las Figuras 5 y 6 se representa sinópticamente las litofacies, biofacies, microfacies e interpretación paleoambiental de los perfiles estudiados. A continuación se mencionarán detalladamente las características de las distintas microfacies reconocidas para ambos perfiles.

	Biofacies	Microfacies	Paleoambiente
FORMACIÓN TEPEXIC CALLOVIANO	Radiolario recristalizados	Wackestone-Packstone de radiolarios	FZ 3 (Pie de talud)
		Packstone de intraclastos	FZ 4 (Talud)
		Dolomía	
		Cuarzoarenita	FZ 3 (Pie de talud)
	Braquiópodos recristalizados	Wackestone de braquiópodos	FZ 2 (Plataforma profunda)
		Cuarzoarenita	FZ 3 (Pie de talud)
	Braquiópodos recristalizados	Wackestone de braquiópodos	FZ 2 (Plataforma profunda)
	Ammonites, braquiópodos y radiolarios recristalizados	Mudstone	FZ 3 (Pie de talud)
Gasterópodos, briozoarios algas filamentosas y foraminíferos tipo miliólido.	Packstone de cortoides	FZ 4 (Talud)	
Braquiópodos, Gasterópodos, algas filamentosas, crinoideos y radiolias.	Grainstone con cortoides	FZ 5 (Margen de plataforma)	

Figura 5. Distribución estratigráfica de las biofacies, microfacies e interpretación paleoambiental del perfil TEN-1.

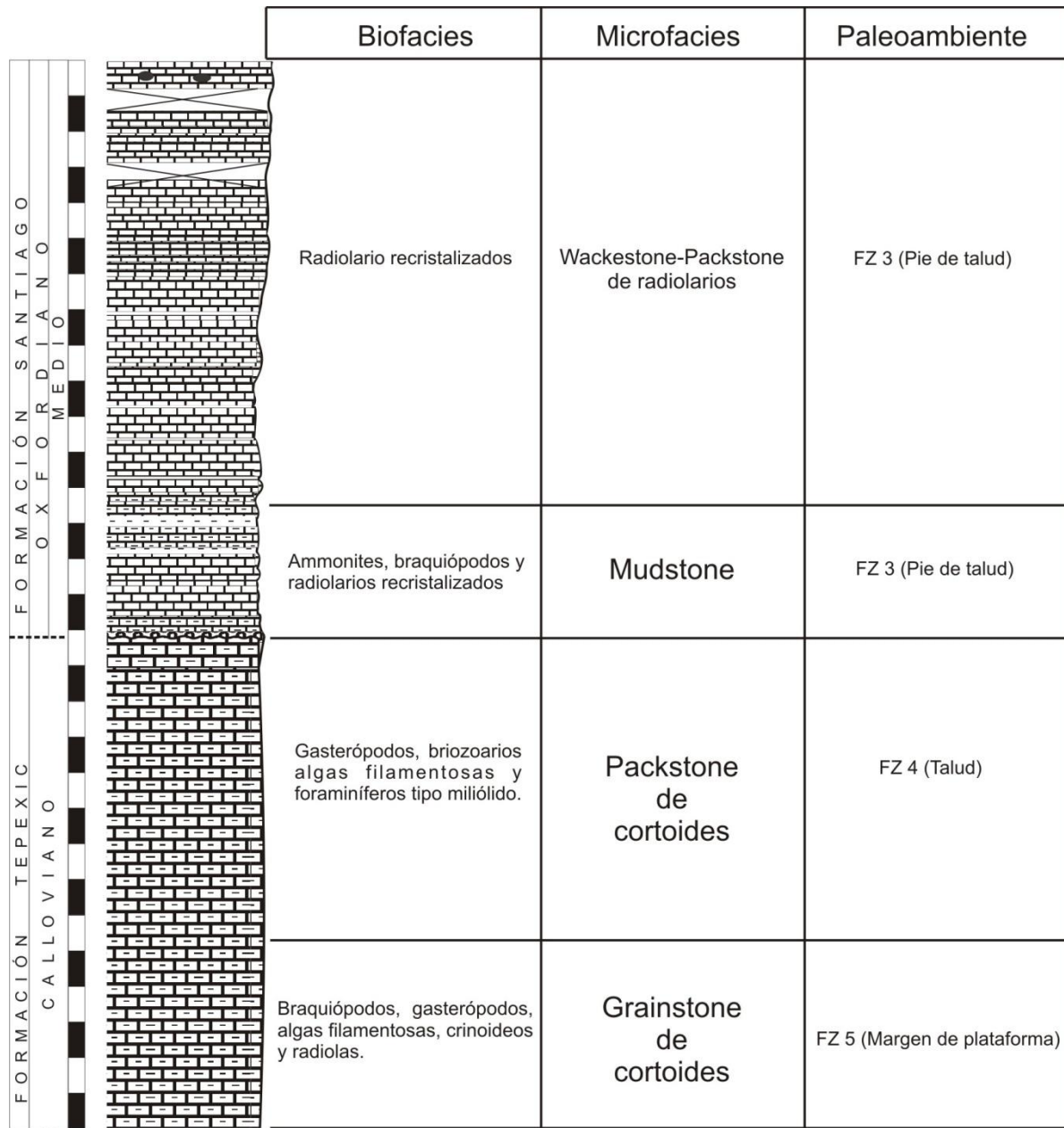


Figura 6. Distribución estratigráfica de las biofacies, microfacies e interpretación paleoambiental del perfil LM-EP.

**Texturas.** De manera general, la Formación Tepexic está caracterizada por texturas grainstone con alto contenido de granos revestidos tipo cortoides, donde el contenido biogénico está constituido por gasterópodos, radiolas, fragmentos de algas filamentosas, braquiópodos y crinoideos (Anexo 2, Figuras A-D); así como, por packstone de cortoides fosilífero cuyo contenido aloquímico está representado por gasterópodos, radiolas,

briozoarios, fragmentos de algas y foraminíferos (del tipo miliólidos), además se observan granos revestidos, principalmente cortoides (Anexo 2, Figuras E-G).

Por otro lado, la Formación Santiago es texturalmente más heterogénea, ya que está representada por mudstone con escasos bioclastos totalmente recristalizados, los cuales podrían tratarse de radiolarios; wackestone, cuyo contenido biogénico es principalmente braquiópodos recristalizados; packstone de intraclastos, y wackestone-packstone de radiolarios recristalizados. Asimismo, se observan algunos horizontes de arenisca y dolomía (Anexo 2, Figuras H-P).

**Elementos.** Para el estudio de microfacies se analizó el contenido aloquímico y ortoquímico de cada una de las láminas, reconociéndose paquetes de rocas con características texturales semejantes en ambas formaciones.

El contenido ortoquímico presente fue micrita y esparita y en algunas muestras se presentó matriz compuesta tanto de micrita como de esparita en diferentes proporciones.

Dentro del contenido aloquímico se encontraron componentes no esqueléticos y esqueléticos. Los componentes no esqueléticos son más abundantes en las facies correspondientes a la parte basal de la Formación Tepexic; estos componentes están representados por granos revestidos del tipo cortoides formados a partir de un núcleo de bioclasto y en menor abundancia ooides. Entre los componentes esqueléticos más abundantes se encuentran los gasterópodos, braquiópodos, radiolas, fragmentos de algas filamentosas y crinoideos. Otro de los componentes reconocidos son los clastos principalmente de cuarzo mono y policristalino anguloso, del tamaño de arenas.

#### 4.2. Litofacies

El análisis microscópico de las láminas delgadas permitió reconocer 10 litofacies. En la sección TEN-1 se presentaron las 10 facies. Para la Formación Tepexic: grainstone con cortoides, packstone de gasterópodos y para la Formación Santiago: mudstone, cuarzoarenita, wackestone de braquiópodos, dolomía, mudstone fosilífero, wackestone de radiolarios, mudstone de radiolarios, packstone de radiolarios. En la sección LM-EP, sólo se diferenciaron 5 facies, para la Formación Tepexic: grainstone con cortoides, packstone de gasterópodos y para la Formación Santiago: mudstone, wackestone de radiolarios y packstone de radiolarios.



#### 4.2.1 Grainstone de cortoides

Esta facies se observa en las secciones TEN-1 (niveles 3-7) y LM-EP (niveles 6-8), en ambos casos se presentan en estratos potentes de hasta 120 cm de espesor.

Corresponden a la parte basal de la Formación Tepexic, la cual en esta área se encuentra en contacto concordante con la Formación Cahuasas.

Descripción petrográfica: La caliza muestra un radio aloquímico/ortoquímico de 85/15. Los aloquímicos están representados principalmente por granos revestidos del tipo cortoides (Anexo 2, Figura A) formados a partir de núcleos de los diferentes bioclastos (Anexo 2, Figura B); asimismo, se observan en menor porcentaje ooides y pellets. El contenido biogénico son gasterópodos, radiolas, fragmentos de algas filamentosas, braquiópodos y crinoideos (Anexo 2, Figura C). También se observan cantidades pequeñas (< 1 %) de granos de cuarzo mono y policristalino angulosos. Los granos esqueléticos se presentan completos y fragmentados. La fábrica textural está soportada por granos, con cemento micrítico, ortoesparita inter e intragranular; ésta última dentro de los cortoides. Se observan procesos de dolomitización del tipo textural planar-S, así como también microfracturas rellenas de dolomita barroca.

Este paquete de rocas es asignado a la SMF 11, grainstone de bioclastos revestidos (*Coated bioclastic grainstone*). Se caracteriza por la presencia de bioclastos revestidos, exhibiendo envolturas micríticas o bien estar totalmente micritizadas; asimismo, puede contener intraclastos redondeados, peloides y algunos ooides. Este tipo de microfacies ocurre en la FZ 6 (margen de plataforma) (Figura 7) con salinidad marina normal, constante acción de la ola, en/o arriba de la base de la ola o entre la base de la ola ó la base de la ola de tormenta. Cabe mencionar, que el revestimiento debido a la micritización por organismos microperforadores ocurre preferencialmente en ambientes muy someros.

#### 4.2.2. Packstone de cortoides con abundantes gasterópodos

Esta facies se presenta en la sección TEN-1 (niveles 8-17) y en la sección LM-EP (niveles 9-17), en ambos afloramientos están representadas por estratos potentes que varían entre 100 y 150 cm. Los niveles TEN-1 8 a 17 y LM-EP 9 a 17 constituyen la parte alta de la Formación Tepexic. Los niveles 24-25 corresponden a la Formación Santiago.

Descripción petrográfica: Las muestras están constituidas en un 20% por calcita microcristalina con algunos parches neomórficos, mientras que el contenido aloquímico comprende aproximadamente a un 80% y está representado por gasterópodos, radiolas, briozoarios, fragmentos de algas y foraminíferos del tipo miliólidos (Anexo 2, Figura D-E); así como por granos revestidos, principalmente cortoides (Anexo 2, Figura F). Es relevante la presencia de material terrígeno, principalmente cuarzo mono y policristalino, muy anguloso. Los granos esqueléticos se presentan completos y fragmentados, la fábrica textural es soportada por granos. Se pueden observar cemento micrítico principalmente alrededor de los bioclastos, microesparita y ortoesparita intragranular. En todas las muestras se observan microfracturas rellenas de calcita (Anexo 2, Figura G).

Este paquete de rocas es asignado a la SMF 4, *Microbrecha, Packstone bio y litoclástico o rudstone*. Se caracteriza por brechas de grano fino, escombros y turbiditas que consisten de granos de varios orígenes, los granos están comúnmente erosionados y redondeados, y pueden consistir tanto de bioclastos derivados localmente o de material importado de aguas someras y litoclastos previamente cementados. Los granos pueden ser polimícticos en origen ó de composición uniforme. Ocurre principalmente en FZ 1 (Cuenca), FZ 3 (pie de talud) y FZ 4 (Talud) (Figura 7). En este caso en particular se atribuye a la FZ 4, debido a las características de los sedimentos, predominantemente material de plataforma retrabajado, muy fosilífera, donde la biota está representada predominantemente de organismos bentónicos de aguas someras redepositadas, así como presencia de algunos terrígenos.

#### 4.2.3. Mudstone

Esta facies se presenta en la sección TEN-1 (niveles 19-23) y en la sección LM-EP (niveles 19-30) y en ambos casos corresponde a la parte basal aflorante de la Formación Santiago; esta facies está representada por estratos que varían de 18 a 70 cm de espesor; sobreyace a un horizonte conglomerático (nivel 18), el cual está constituido principalmente por cuarzo.

Descripción petrográfica: La caliza está constituida por calcita microcristalina con escasos parches neomórficos con un radio aloquímico/ortoquímico de 5/95. Los bioclastos presentes están totalmente recristalizados, por lo que es difícil su asignación a un grupo

orgánico dado; sin embargo, algunos podrían tratarse de radiolarios (Anexo 2, Figura H). Se observan cantidades pequeñas (< 1%) de cuarzo mono y policristalino, muy anguloso. La fábrica textural esta soportada por lodo, y el cemento presente es microesparita, producto de procesos neomórficos. Se observan microfracturas rellenas de dolomita barroca.

Este paquete de rocas es asignado a la SMF 3, *Mudstone pelágico y Wackestone con abundantes microfósiles pelágicos*. Se caracteriza por presentar matriz micrítica con microfósiles pelágicos (foraminíferos, radiolarios, tintínidos) o macrofósiles. Ocurren en FZ 1 (Cuenca) y FZ 3 (Pie de talud) (Figura 7). En este caso en particular se atribuye a la FZ 3, debido al tipo de litofacies (mudstone) y la mezcla de organismos pelágicos (radiolarios) con bentónicos redepositados (braquiópodos).

#### 4.2.4. Cuarzoarenita

Esta facies se encuentra representada por estratos delgados de aproximadamente 12-30 cm de espesor y se observa en la sección TEN-1 (niveles 28, 37-38). El nivel 28 presenta mayor porcentaje de material terrígeno.

Descripción petrográfica: Las muestras comprenden el 25% de matriz micrítica y 75% de aloquímicos, constituidos en su totalidad por terrígenos. Esta facies exhibe textura clástica de grano mediano a grueso de aproximadamente 200-500  $\mu\text{m}$  de diámetro, pobremente clasificada, constituida por granos muy angulosos. Los detritos están constituidos principalmente de cuarzo mono y policristalino, feldespatos (microclina y ortoclasa) y algunos fragmentos de calcedonia (Anexo 2, Figura I). La fábrica textural está soportada por granos y se observa cemento del tipo microesparita.

Este paquete de rocas es asignado a la SMF 4, *Microbrecha, Packstone bio y litoclástico o rudstone*. Se caracteriza por brechas de grano fino, escombros y turbiditas que consisten de granos de varios orígenes, los granos están comúnmente erosionados y redondeados, y pueden consistir tanto de bioclastos derivados localmente o de material importado de aguas someras y litoclastos previamente cementados. Los granos pueden ser polimícticos en origen o de composición uniforme. Ocurre principalmente en FZ 1 (Cuenca) y FZ 3 (pie de talud) (Figura 7). En este caso en particular se atribuye a la FZ 3, debido a las

características de los sedimentos, predominantemente material terrígeno pobremente clasificado.

#### 4.2.5. Wackestone de braquiópodos

Esta facies se observa únicamente en la sección TEN-1 (24-27, 29-36). Está representada por estratos con espesores aproximados de 30-35 cm. El nivel 36 de la sección presenta nódulos calcáreos de aproximadamente 15-20 cm de diámetro, con fauna de ammonites bien conservada.

Descripción petrográfica: Caliza constituida por una matriz de calcita microcristalina, el radio aloquímico/ortoquímico es 40/60. Contenido biogénico totalmente recristalizado, está constituido principalmente por braquiópodos (Anexo 2, Figura J). La fábrica textural está soportada por lodo, donde el cemento presente es microesparita, producto de procesos neomórficos. Se observan microfracturas rellenas de dolomita barroca (Anexo 2, Figura K).

Este paquete de rocas es asignado a la SMF 10, *packstone bioclástico ó wackestone con granos esqueletales erosionados*. Se caracteriza por bioclastos erosionados depositados dentro de una matriz de grano fino. Puede formar packstone y wackestone y algunas veces grainstone de grano fino. Las partículas dominantes han sido transportadas de ambientes de alta energía a ambientes de baja energía. Ocurren principalmente en plataforma profunda (FZ 2) y en plataforma interior de mar abierto (FZ 7) (Figura 7). Se asigna a la FZ 2, caracterizada por caliza altamente fosilífera, principalmente braquiópodos en estado fragmentario.

#### 4.2.6. Dolomía

Esta facies se presenta sólo en la sección TEN-1, nivel 45, cuyo espesor es de 20 cm.

Descripción petrográfica: El porcentaje de dolomita es de 90-100 % contra 10-0 % de calcita. La muestra está constituida de dolomita barroca, de origen secundario; sin embargo, no es posible determinar la composición original de la roca. No presenta material biogénico. El tipo de textura observable es Textura Planar-S y No Planar, con cristales subeuhedrales y anhedrales. El tipo de mosaicos presentes es xenotípico e hipidiotípico (Anexo 2, Figura L).

Debido a la presencia de dolomita barroca, se propone un ambiente diagenético por sepultamiento (*sensu* Flügel, 2004). Asimismo, se reconoce dolomita enrejada. Este tipo de dolomitización se lleva a cabo en profundidades donde la temperatura es alta, lo cual disminuye los obstáculos cinéticos y ocasiona que se precipite la dolomita. En este tipo de diagenesis, el principal mecanismo que gobierna es la compactación de los sedimentos y por consecuencia la expulsión de fluidos ricos en  $Mg^{2+}$  de agua intersticial durante la transformación de minerales arcillosos (conversión de smectita a illita) con un incremento en la profundidad y temperaturas elevadas.

#### 4.2.7. Packstone de intraclastos

Esta facies se observa en la sección TEN-1 (niveles 48 y 49) con espesores de 35 cm.

Descripción petrográfica: La caliza muestra un radio aloquímico/ortoquímico de 80/20. Los aloquímicos están representados principalmente por intraclastos de micrita y escasos litoclastos de cuarzo mono y policristalino (Anexo 2, Figura M). La fábrica textural está grano soportada y se observa cemento del tipo microesparita.

Este paquete de rocas es asignado a la SMF 4, *Microbrecha, Packstone bio y litoclástico o rudstone*. Se caracteriza por brechas de grano fino, escombros y turbiditas que consisten de granos de varios orígenes, los granos están comúnmente erosionados y redondeados, y pueden consistir tanto de bioclastos derivados localmente o de material importado de aguas someras y litoclastos previamente cementados. Los granos pueden ser polimícticos en origen ó de composición uniforme. Ocurre principalmente en FZ 1 (Cuenca), FZ 3 (pie de talud) y FZ 4 (Talud) (Figura 7). Se atribuye a la FZ 4, debido a las características de los sedimentos, predominantemente material de plataforma retrabajado, muy fosilífera, donde la biota esta representada predominantemente de organismos bentónicos de aguas someras redepositadas, así como presencia de algunos terrígenos.

#### 4.2.8. Wackestone-packstone de radiolarios

Esta facies se encuentra presente tanto en la sección TEN-1 (niveles 57, 58, 60, 63A, 63B, 66, 67D, 69, 71-73, 74A-79A, 80-82, 90A-93C, 94A-102) como en la sección LM-EP (niveles 31-70). Los espesores varían entre 25-32 cm. Se presentan delgados interlechos limolíticos entre estos niveles.

Descripción petrográfica: Caliza constituida por calcita microcristalina. El radio aloquímico/ortoquímico es 60/40-70/30. El contenido biogénico está constituido por radiolarios totalmente recristalizados (Anexo 2, Figura N-P). La fábrica textural esta soportada por lodo y los tipos de cemento observable son microesparita y ortoesparita intragranular. Se presentan microfracturas rellenas de dolomita barroca (Anexo 2, Figura N-O).

Este paquete de rocas es asignado a la SMF 3, *mudstone lime-pelágico y wackestone con abundantes microfósiles pelágicos*. Se caracteriza por presentar matriz micritica con microfósiles pelágicos (foraminíferos, radiolarios, calpionélidos) o macrofósiles. Ocurren en FZ 1-B (Cuenca) y FZ 3 (Pie de talud) (Figura 7). En este caso en particular se atribuye a la FZ 3, debido al tipo de litofacies (wackestone) y predominancia de organismos pelágicos (radiolarios).

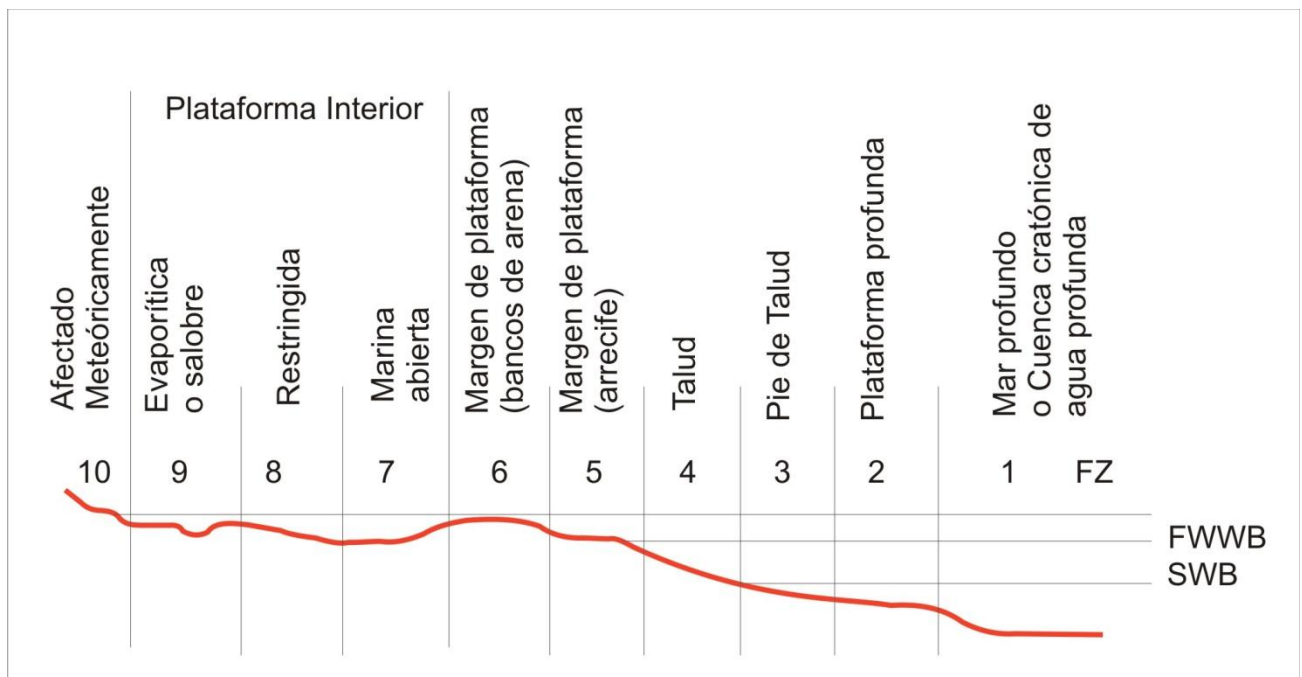


Figura 7. Zonas de Facies (FZ) de un modelo de plataforma carbonatada. FWWB (base de la ola normal), SWB (base de la ola durante tormenta) Adaptada de Flügel (2004).

## CAPÍTULO 5. PALEOECOLOGÍA DE MACROINVERTEBRADOS MARINOS

La base para interpretar la ecología antigua es el uniformitarismo taxonómico; es decir, la interpretación de asociaciones fósiles tomando como referencia las comunidades

modernas. Estas asociaciones de fósiles conservadas en una unidad de roca dada, no necesariamente reflejan la naturaleza de la comunidad original, ya que algunos de sus constituyentes pudieron ser transportados de hábitats completamente diferentes.

Uno de los objetivos de la paleoecología es el de reconocer la respuesta que tienen los organismos a una serie de factores externos, los cuales influyen directamente en la distribución y diversidad de los organismos vivos. Estos factores tienen gran valor en la interpretación paleoecológica y análisis paleoambiental. Los estudios paleoecológicos abarcan aspectos tan diversos como la dinámica de poblaciones, la relación depredador-presa, o el interpretar cómo afectan los cambios del medio ambiente en la evolución de las especies, y a la aparición de nuevos tipos de ecosistemas. Un gran número de estudios paleoecológicos se realizan sobre paleoecosistemas marinos y para ello se utiliza el ecosistema marino actual como modelo para interpretar los sedimentos y faunas marinas antiguos.

Dentro de los grupos fósiles más utilizados en estudios paleoecológicos marinos, excluyendo los microfósiles, están los braquiópodos, bivalvos y ammonites.

### 5.1. Paleoecología y Paleobiología de ammonites

Aún cuando los ammonoideos se encuentran entre los más famosos y comunes invertebrados fósiles en el Paleozoico y Mesozoico, se conoce poco acerca de la ecología de estos organismos (Klug y Korn, 2004). Su concha poseía una cámara habitacional (donde se alojaba el organismo) y un fragmocono camerado lleno de gas para mantener una flotabilidad neutral; existe consenso de que poseían un hiponoma para propulsión (Jacobs y Chamberlain, 1996).

Los ammonites además de ser excelentes fósiles índice, últimamente se les ha considerado como una herramienta importante para estudios paleoecológicos y por consecuencia como indicadores paleoambientales.

Debido a la creencia de que todos los ammonoideos fueron extremadamente lentos, y por lo tanto incapaces de perseguir presas en la columna de agua, se ha asumido que en su mayoría vivieron cerca del piso oceánico epicontinental y que fueron nectobentónicos o bentopelágicos. Sin embargo, nueva información propone que aparentemente parecen haber sido mayormente pelágicos, ya sea nadadores o migrantes verticales. Asimismo, la

suposición de que estos organismos fueron eurihalinos ha ido cambiando, ya que existen evidencias de que algunos de ellos probablemente vivieron en aguas hiperhalinas y subhalinas (Westermann, 1996).

En los cefalópodos actuales con concha externa (nautiloideos), se han observado migraciones anuales de cientos o miles de kilómetros y se da el caso de que mueren en hábitats diferentes y en ocasiones distantes del lugar en el cual pasaron la mayor parte de su vida. En el caso de los ammonoideos son asumidas migraciones más limitadas, debidas principalmente al cambio de fases de crecimiento. Por ejemplo, hay evidencias de agrupaciones de restos de ammonitelas (fase embrionaria) que han sido encontradas asociadas a lugares de desove; aunque, las evidencias sugieren que muchas, sino es que todas, son acumulaciones post-mortem (Westermann, 1996). Sin embargo, Olóriz *et al.* (1996b) en un estudio tafonómico en el sur de la Península Ibérica y Sierra Norte de Mallorca, España, llegan a la conclusión de que sus ejemplares de ammonites no soportaron una deriva necroplanctónica y que la flotabilidad post-mortem no es significativa, por lo que las conchas se hundieron rápidamente; dicha inmersión la relacionaron al tamaño de las conchas, la ornamentación fuerte, reforzamiento interno (complejidad septal) y a la ausencia de epibiontes; asimismo, agregan que en un ambiente epiocéanico tropical-subtropical de baja energía, sin fluctuaciones importantes en la salinidad y temperatura, las conchas tienden a hundirse, aunque no descartan la posibilidad de cierto grado de redistribución provocado por corrientes submarinas propias del ambiente. Finalmente, consideran que únicamente la presencia/ausencia de epibiontes y aptychus podrían constituir criterios útiles para la evaluación de la deriva *post-mortem*.

Para interpretar los hábitats de ammonoideos es necesaria la integración de datos estratigráficos, tafonómicos, ontogenéticos (Ward y Westermann, 1985) y el análisis de toda la información disponible sobre las estructuras externas e internas del organismo. Asimismo, el estudio de los hábitats de los cefalópodos recientes permite estimar los parámetros del hábitat de los ammonoideos, un ejemplo interesante se puede encontrar en la propuesta de interpretación en términos de metapoblaciones (Olóriz y Villaseñor, 2010).



Los estudios realizados sobre paleoecología de ammonioideos mencionan que los parámetros más importantes utilizados para determinar hábitats y hábitos de vida de este grupo fósil son: la **forma de la concha**, la cual tiene relación con la orientación y estabilidad hidrostática. Por ejemplo: formas planispirales, con sección de la vuelta circular, probablemente vivieron en aguas profundas y tuvieron migraciones verticales; por otro lado, formas platiconas y oxiconas se cree que fueron mucho más móviles (Westermann, 1990). Olóriz *et al.* (1997) mencionan que la estructura de la concha también puede determinar el comportamiento postmortem y relacionan la menor flotabilidad de haploceratidos e *Hybonoticeras* y la mayor flotabilidad de aspidoceratidos, phylloceratidos y perisphinctidos más grandes con los cambios en los patrones de corriente que reflejan eventos de inundación y cambios en las condiciones depositacionales. Otro de los parámetros importante es el **tamaño de la concha**, por ejemplo, en los trabajos realizados por Batt (1989) y Donovan (1987) se menciona que muchos ammonioideos de gran tamaño han sido encontrados en calizas de aguas someras y especialmente en facies de areniscas cercanas a la línea de costa de mares epicontinentales; mientras que formas más pequeñas se extendieron a hábitats mucho más profundos. Hay sin embargo, evidencias tafonómicas que explican que la presencia de una mayor cantidad de ammonites de gran tamaño cerca de la línea de costa, probablemente esté relacionada a transporte *post-mortem* (Chamberlain *et al.*, 1981).

La **ornamentación de la concha** y sus funciones han sido muy utilizadas para argumentar funciones de protección contra depredadores, camuflaje, hidrodinamismo, etc. (Kennedy y Cobban, 1976 *en* Bucher *et al.*, 1996; Chamberlain y Westermann, 1976; Ward y Westermann, 1985). Asimismo, se ha discutido que los cambios de ornamentación durante los diferentes estados ontogenéticos implican cambios de hábitos y hábitats. Esta ornamentación de la concha aporta datos sobre los posibles depredadores, ya que la ornamentación muy ostentosa podría disuadirlos. Ejemplos con aumento en la ornamentación de la cámara habitacional son encontrados en muchos perisphinctidos de aguas someras. Chamberlain y Westermann (1976) han mostrado que el coeficiente de arrastre decrece conforme aumenta la ornamentación, decrece el hidrodinamismo y potencialmente aumenta la eficiencia natatoria de conchas comprimidas. Kemper y Wiedenroth (1987 *en* Bucher *et al.*, 1996) han analizado tendencias de la ornamentación

en ammonoideos cretácicos de localidades del Tethys y en algunas boreales del norte de Alemania y encontraron que algunas de ellas están relacionadas a la temperatura, por ejemplo, formas de aguas cálidas tienden a ser isocostadas, comprimidas y espinosas; formas de agua fría desarrollan ornamentación varicostada con costillas gruesas, sin espinas en los ancyloceratidos y costillas espinosas en los neocomitidos.

Por otro lado, el **dimorfismo sexual** de la concha, en tamaño y modificación de cámara habitacional, implica nichos diferentes. Esto podría significar hábitats nectobentónicos basados en fuentes alimenticias bentónicas. Las diferencias dimórficas más grandes son mostradas por muchos grupos, principalmente perisfíntidos, para los cuales se ha inferido un hábitat nectobentónico de aguas someras. En casi todos los casos, la macroconcha fue obviamente más móvil, no sólo debido a su tamaño más grande, sino también por su forma usualmente más hidrodinámica (Westermann, 1996). Por su parte la orientación de la **apertura** con respecto al sustrato en ammonoideos normalmente enrollados, implica adaptaciones a la alimentación. Esto ha sido recientemente calculado para muchos ammonoideos carboníferos y usado como el criterio principal para diferenciar entre taxa bentónicos (nectobentónico) y pelágicos (Saunders y Shapiro, 1986; Swan y Saunders, 1987).

Como se mencionó anteriormente, los ammonoideos es uno de los grupos mejor estudiados; sin embargo, algunos aspectos de su morfología funcional permanecen desconocidos, y uno de ellos es sin lugar a dudas el mecanismo biológico de los septos y por ende la complejidad sutural (Pérez-Claros, 2005). Inicialmente la complejidad sutural en ammonoideos fue matemáticamente caracterizada, utilizando parámetros simples, tales como índices de complejidad sutural; los cuales fueron introducidos por Westermann (1975), Ward (1980) y Saunders (1995). Bajo este esquema, el grado de complicación sutural había sido tradicionalmente tomado como un indicador batimétrico de hábitat, soportado por la vieja hipótesis de que los septos protegen el fragmocono contra la implosión por la presión del agua. Las suposiciones de la profundidad del agua del hábitat atribuidas a la complicación sutural, ha sido también asociada con espaciamientos suturales muy angostos, por lo que el espesor inter e intrasutural son de suma importancia en las interpretaciones batimétricas (Westermann, 1975; Ward y Westermann, 1985; Hewitt y Westermann, 1997). Metodología más moderna como la geometría fractal ha sido

utilizada por diferentes autores (García-Ruíz *et al.*, 1990; Boyajian y Lutz, 1992; Lutz y Boyajian 1995; Olóriz y Palmqvist, 1995; Olóriz *et al.*, 1999a, 2002a; Pérez-Claros *et al.*, 2002, 2007) para conocer la funcionalidad de los septos/suturas; los nuevos estudios relacionaron la complejidad sutural con la estructura de la concha, concluyendo que la complejidad sutural es más dependiente de la geometría de la concha que de la batimetría (Olóriz *et al.*, 2002a) y dentro de esta geometría, la altura de la vuelta es el factor más estrechamente ligado a la complejidad sutural (Olóriz *et al.*, 2002a; Pérez-Claros *et al.*, 2007). Cabe mencionar que la altura de la vuelta ha sido relacionada a su vez con procesos fisiológicos asociados con demandas energéticas del metabolismo del organismo (Pérez-Claros, 2005). Por otro lado, Lewy (2002) menciona que se han encontrado ammonites bien conservados con suturas de complejidad variable en plataformas carbonatadas someras, de tal forma que considera que la variabilidad en la forma e intensidad de los pliegues de los márgenes septales de los ammonoideos no se relaciona con la adaptación de estos a la profundidad. Por otra parte señala que existe una resistencia contra la fuerza de arrastre adoral que es producida entre el cuerpo de el ammonoideo predador y la concha flotante, la complejidad de la sutura refleja la fuerza de conexión entre el cuerpo y la concha y esto lo relaciona con la agresividad de los ammonoideos, aunque agrega que su evolución puede haber excedido su necesidad funcional.

Dentro de las funciones que se le han atribuido recientemente a los **aptychus** (Morton y Nixon, 1987), están el de dar rigidez a la parte de afuera del aparato bucal, incrementando su habilidad para apretar cantidades grandes de agua a través de un filtro para alimentación microfaga. Otra función atribuida es que los aptychus “pesados” podrían ser movidos hacia delante durante la alimentación para cambiar el centro de gravedad de los organismos y de la orientación de la apertura. Por último, se menciona que pueden también haber protegido el aparato bucal durante forrajeo bentónico, presumiblemente funcionando como una tapa semicerrada (opérculo). La presencia de estas estructuras, las cuales son muy frágiles, nos permite hacer interpretaciones sobre la energía del ambiente y la tasa de sedimentación.

La presencia de **lesiones** en las conchas ha sido interpretada como debidas a la posible colisión con sustratos duros en aguas someras o bien por depredación. Algunos estudios

realizados sobre scaphitidos maastrichtianos, reportan que lesiones subletales son más frecuentes en las macroconchas más grandes y más ornamentadas, mientras que las microconchas pequeñas, casi lisas, son menos afectadas. Estos datos sugieren que las formas más ornamentadas y más grandes vivieron en aguas más someras y/o cercanas al sustrato. Asimismo, Klompmaker *et al.* (2009) interpretan que la presencia de lesiones en conchas de ammonoideos puede tener diferentes causas; entre las que mencionan: a) daños por organismo infaunales/perforadores, b) colisión mientras flotan, c) implosión, d) daños mientras ruedan, e) daños por sedimento de carga, f) daño por transporte (junto con el sedimento), g) retrabajo, y h) daño por compactación en la interfase agua-sedimento. La interpretación de posibles depredadores está basada principalmente en los tipos de marcas encontradas en las conchas de ammonoideos; dentro de estos depredadores se encuentran los Mosasauros (Kauffman y Kesling, 1960 *en* Klompmaker *et al.*, 2009; Kase *et al.*, 1994, 1995; Tsujita y Westermann, 2001), cuyo ataque dejaba marcas en forma de agujeros en ambos lados de la concha (Kauffman y Kesling, 1960 *en* Klompmaker *et al.*, 2009); sin embargo, Hua y Buffetaut (1997 *en* Klompmaker *et al.*, 2009) mencionan que cocodrilos marinos podrían haber producido ese mismo tipo de daño. Por otro lado, los tiburones (Mapes y Hansen, 1984; Mapes y Chaffin, 2003 *en* Klompmaker *et al.*, 2009) y cangrejos nadadores (Fraaye, 1996) han sido también considerados dentro de los principales depredadores de ammonoideos. Otra evidencia que ha permitido determinar los posibles depredadores de los ammonoideos es el contenido estomacal (fragmentos de cocha, aptychus, etc.) encontrado en algunos organismos; tal es el caso de Plesiosaurios (Massare, 1987; Sato y Tanabe, 1998), incluso se han encontrado restos de aptychus dentro del contenido estomacal de ammonites adultos (Jäger y Fraaye, 1997).

**Desarrollos anormales**, especialmente asimetría de la sutura septal y posición del sifón, ocurren en ammonoideos de aguas someras, presumiblemente debido a que los requerimientos mecánicos relacionados a presión del agua fueron menos rígidos. Sin embargo, las causas y significado ecológico de dichas anomalías son desconocidas o poco conocidas (Hengsbach, 1979, 1986; Larson, 2007).

El conocimiento de los datos paleoecológicos anteriores ha permitido determinar algunos de los aspectos paleobiológicos de los ammonoideos. A continuación se hace una breve mención de los aspectos más importantes de la biología de este grupo fósil.

La tasa de crecimiento absoluto en ammonoideos depende de factores endo y exógenos tales como espesor de la concha, presión y temperatura del ambiente hidrostático, disponibilidad de alimento, tasa de alimentación, diámetro de la concha, entre otros. Por ejemplo, si hay un incremento en la profundidad del agua, la tasa de crecimiento es más lenta; si hay un incremento en el espesor de la concha, se requiere de secreción adicional de carbonato, decrece la temperatura y la disponibilidad de alimento retrasa el metabolismo (Westermann, 1996). La longevidad de los ammonoideos varió dependiendo del tamaño y de su modo de vida. Para ammonoideos pequeños, (< 50 mm de diámetro) de aguas someras fue de 1 a 2 años; de 5 a 10 años para la mayoría de los ammonoideos epipelágicos y neríticos e incluso de 50 a 100 años el organismos de gran talla (*Lytoceras*).

Algunos estudios basados en tejidos blandos y duros, así como también una cantidad excepcional de epizoos (sujetos a animales vivos) han soportado la hipótesis de que los ammonoideos fueron flotadores en todos sus estados ontogenéticos. Sin embargo, hay excepciones en las que se pone en duda esta hipótesis, ya que hay evidencias de que muchos ammonoideos mesozoicos tienen densidades más altas que el agua de mar. El conocimiento de los hábitos alimenticios de los organismos antiguos es de difícil determinación, pero el registro fósil puede decirnos parte de la historia. En algunos casos, los restos de un animal pueden ser encontrados en la boca, garganta o estomago de otros organismos. Así pues, a través del estudio de las cadenas alimenticias, marcas de mordidas y heridas en los restos esqueléticos es posible inferir las estrategias alimenticias de los organismos.

Al igual que la tasa de crecimiento, las estrategias de alimentación dependen en gran medida de su modo de vida, así como también del estado ontogenético. Se pueden mencionar tres estrategias principales: 1) alimentación visual emboscando a presas móviles por medio de tentáculos propulsores, esta estrategia ha sido rechazada para ammonoideos muy jóvenes, ya que ellos probablemente carecían de tentáculos; 2) alimentación visual en presas esencialmente inmóviles por medio de brazos, tentáculos no propulsores ó membranas; tales presas podrían haber incluido ammonoideos y microorganismos pseudoplanctónicos, por ejemplo ostrácodos, y microgasterópodos en masas algales; 3) alimentación táctil o quimiosensorial por “pseudobuscadores” de

partículas orgánicas flotando en todas las profundidades. Esta estrategia podría haberles permitido vivir en la zona afótica, con más de 30-50 m de profundidad en aguas epipelágicas y neríticas, así como también debajo de los 240 m (aguas mesopelágicas) en el océano. Para reconstruir los hábitos alimenticios de los organismos, es de crucial importancia el conocimiento del contenido estomacal. En el caso de los ammonoideos, son pocos los especímenes en los cuales se ha podido determinar este contenido (Lehmann y Wertschat, 1973 *en* Westermann, 1996; Lehmann, 1975, 1976, 1985 todos *en* Westermann, 1996). Dentro de las presas más comunes encontradas en estos hallazgos están los ostrácodos, ammonoideos jóvenes o muy pequeños y crinoideos. Hay otras evidencias que asumen que se alimentaban de pequeños crustáceos bentónicos, moluscos y equinodermos (Lebrun, 1996 *en* Westermann, 1996). La mayoría de los ammonoideos pertenecieron a la cadena alimenticia pelágica. En el caso de taxa muy pequeños, estados neánicos y juveniles de taxa más grandes, probablemente se alimentaban directamente en el microplancton, tal vez en la noche con migraciones verticales pequeñas o en el límite inferior de la zona fótica. Por su parte, Lehmann (1975 *en* Klompaker *et al.*, 2009) menciona que dado el tipo de aparato bucal de los ammonoideos podrían haber comido exclusivamente organismos bentónicos y/o animales que nadaban lentos, moribundos o muertos; de tal forma que el hábito alimenticio microfago es el más probable para la mayoría de los ammonoideos.

## 5.2. Paleoecología de organismos bentónicos.

Los organismos bentónicos son de gran importancia en los estudios paleoecológicos, dado que viven en el fondo oceánico. En este ambiente están enterrados en el lodo oceánico, sujetos al fondo o se apoyan y descansan en él para su alimentación, su reproducción, defensa, etc. De tal forma que son de gran utilidad para determinar autoctonías y aloctonías.

Dentro de los organismos bentónicos más abundantes encontrados en este estudio están los braquiópodos, los bivalvos fueron registrados pero en mucho menor proporción. En general estos organismos fósiles son particularmente útiles para análisis paleoecológicos debido a su gran abundancia en rocas fanerozoicas de casi todas las edades, a su presencia en diferentes facies sedimentarias, a su evidente susceptibilidad a diferencias en las condiciones ambientales, y a sus características esqueléticas y finalmente al

registro considerablemente bueno de representativos en la actualidad (Ager, 1967, Cox, 1969). En resumen, los braquiópodos y los bivalvos al ser organismos marinos bentónicos son extremadamente sensibles a los factores ambientales y por lo tanto útiles para análisis paleoecológicos.

Los braquiópodos se alimentan principalmente de diatomeas, radiolarios, foraminíferos y también de arcillas y arenas. Los braquiópodos articulados, que en general viven enterrados verticalmente en la arena, donde pueden ocultarse mediante la contracción del pedúnculo (Meléndez, 1970), se encuentran localizados, principalmente, donde el agua tiene menos de 18 metros de profundidad, aunque algunas especies se han encontrado viviendo a más de 100 metros (Richardson, 1986). Estos organismos comúnmente, prefieren aguas tranquilas y claras, entre 27-150 m, con objetos que faciliten la adherencia al fondo y que la salinidad sea estable. Algunas especies son intolerantes a la sedimentación y exposición de la acción de las olas; sin embargo, pueden ser tolerantes a las fluctuaciones de turbidez y temperatura del agua (Rudwick, 1962 *en* Ager, 1967).

Por su parte, los bivalvos, son organismos acuáticos, muy importantes en la vida marina, y por la forma en la que se alimentan y su hábito de vida, pueden vivir a diferentes profundidades en el sustrato oceánico aun siendo duro y ello le confiere una gran capacidad de lugares donde vivir. Los bivalvos son más abundantes en la zona sublitoral, pero han sido muestreados de mares muy profundos. Los bivalvos marinos pueden ser tolerantes a salinidades bajas y vivir en estuarios (Cox, 1969).

En la literatura existen abundantísimos trabajos que versan sobre la tafonomía y paleoecología de los bivalvos. Algunos de ellos inclusive a nivel de especie permiten interpretaciones del tipo de vida, su ecología y paleoambiente en el que habitaron (Fürsich, 2012).

Un ejemplo muy particular de la importancia de los braquiópodos para estudios paleoecológicos es el realizado por Reolid (2005b), quien estudió asociaciones del Oxfordiano medio de la zona Prebética, el autor hizo un análisis de la composición y rasgos tafonómicos de este grupo, concluyendo que se puede observar una estrecha relación entre la composición taxonómica de las asociaciones de braquiópodos, el gradiente proximal-distal de la plataforma y el tipo de litofacies. Asimismo, Reolid (*op. cit.*) señala que algunos géneros de braquiópodos se encuentran limitados casi exclusivamente

a determinadas litofacies, por ejemplo, *Nucleata* y *Lacunosella* se registran preferentemente en el grupo de litofacies grumosas que constituyen la sedimentación más intraclástica y de tamaño de grano más grueso, correspondientes a las áreas más distales de la plataforma. Agrega que los sectores comparativamente más proximales presentan áreas con predominio del grupo de litofacies espongiolíticas donde los braquiópodos son más abundantes y diversos, siendo mayoritarios *Monticlarella* y *Placothyris*, y áreas con predominio de la litofacies de ritmita margoso-calcárea donde los braquiópodos y otros organismos bentónicos sésiles aparecen en relación con pequeñas bioconstrucciones. Por último, menciona que los factores que influyeron en la composición taxonómica y distribución de las asociaciones de macroinvertebrados bentónicos, y concretamente en las asociaciones de braquiópodos, son el tipo de sustrato, la energía del medio, la tasa de sedimentación y la disponibilidad de nutrientes en suspensión.

### 5.3. Bases conceptuales de Ecoestratigrafía y Tafonomía.

Las comunidades fósiles son reconocidas con base en sus especies; las cuales a su vez fueron gobernadas por parámetros tales como tipo de sedimento, salinidad, profundidad del agua y biota asociada (Waterhouse, 1976) de ahí su importancia en la interpretación de ambientes de depósito.

El término de Ecoestratigrafía (Estratigrafía de ecosistemas) fue introducido por Martinsson (1973) para referirse a la estratigrafía de los ecosistemas, bajo este concepto el autor involucró la correlación de ecosistemas fósiles y su arreglo en un marco geocronológico. La ecoestratigrafía está basada en la existencia de interacciones generalizadas entre los organismos y las condiciones ecosedimentarias en las cuales se desarrollaron y posteriormente fueron sepultados; de tal forma que la ecoestratigrafía podría interpretar fluctuaciones persistentes dentro de las poblaciones y/o comunidades. En consecuencia la gran aportación del análisis ecoestratigráfico es la capacidad de integrar datos de diferentes disciplinas para caracterizar la evolución paleoambiental en términos bióticos y abióticos. Finalmente, este análisis también provee un marco para la interpretación de fenómenos ecoevolutivos. El concepto de ecoestratigrafía involucra datos tafonómicos, ecológicos, biogeográficos y evolutivos, trata de combinarlos con la información obtenida sobre los patrones de sedimentación y geocronología de las rocas,



con la finalidad de reconocer bioeventos a través del tiempo geológico (Olóriz *et al.*, 1994b). Se basa en el estudio de las comunidades o subcomunidades, las cuales fueron gobernadas por diferentes parámetros, como tipo de sedimento, salinidad, profundidad del agua, clima, cambios oceanográficos, cambios eustáticos, características físico-químicas de las masas de agua y biota asociada; lo que les confiere atributos ecoevolutivos, además de ser entidades con un carácter espacio-temporal específico. El método ecoestratigráfico está basado en la aceptación de que el grupo de fósiles colectados en cualquier intervalo de tiempo no ocurre en forma casual; esta asociación fósil nunca ocurre de manera homogénea o uniforme, son un grupo de ocurrencias no repetitiva en las cuales las localidades fósiles proveen una mezcla única (Boucot, 1986). Este método se aplica por medio de un estudio detallado capa a capa de sucesiones, tomando en cuenta aspectos litológicos y paleoecológicos (Olóriz *et al.*, 1994b). Bajo este contexto, uno de los problemas fundamentales a resolver en un estudio paleoecológico es determinar si una acumulación de restos fosilizados observados representa una biocenosis antigua o un agregado de formas las cuales no vivieron juntas, es decir una tanatocenosis. Para ello es necesario, por un lado, el conocimiento de los aspectos ecológicos de los grupos de animales encontrados y por otro lado la evaluación del grado de influencia ejercida por un ambiente en la producción de una acumulación dada de restos orgánicos. Todo ello con base en los fundamentos teóricos de la tafonomía, y en el estudio de los sedimentos.

En relación a la tafonomía, de forma muy sintética se puede definir como la ciencia que estudia la formación de los yacimientos fósiles, es decir, estudia los procesos que acontecen a los organismos desde su muerte hasta su hallazgo como fósiles. En la primera fase, la muerte, la cual es el primer proceso que ocurre antes que la fosilización tenga lugar, se trata de explicar las causas de la muerte (edad avanzada, infección, infestación parasitaria, depredación o bien a través de condiciones físicas, químicas y biológicas del medio ambiente). La segunda fase se refiere al pre-sepultamiento donde involucra los procesos que tuvieron lugar mientras los organismos estuvieron al descubierto. Nos puede dar información sobre la existencia de algún tipo de transporte antes del enterramiento, sobre la presencia de epibiontes, etc. Esta parte de la tafonomía algunas veces es referida como biostratinomía. Por último, durante el post-sepultamiento los organismos pueden estar sujetos a diversos procesos creados por el ambiente físico y

químico de los sedimentos; tal es el caso de la diagénesis, lo cual nos da información muy valiosa, ya que todos los fenómenos que han afectado al fósil habrán afectado también a la roca que los contiene y viceversa.

Por otra parte, el estudio de los sedimentos es de suma importancia en los análisis paleoecológicos para determinar la presencia de biocenosis y tanatocenosis, ya que la conservación de biocenosis es favorecida en sedimentos de grano fino depositados en aguas quietas, pero no en sedimentos más gruesos, incluso bajo condiciones favorables podemos encontrar algunos restos orgánicos en su posición de vida. Ejemplos de estos son conocidos entre bivalvos, y algunos grupos de braquiópodos articulados sepultados en arcillas, margas, calizas y otras rocas de grano fino.

Para evaluar los aspectos antes mencionados, es preciso considerar criterios que proporcionen la información necesaria para las interpretaciones. Los criterios tafonómicos considerados indispensables son los siguientes:

**a) Fragmentación**, definida por la presencia en fragmentos de un resto fósil (Lámina 8, Figura 1-2), debido a la ruptura del esqueleto por fracturamiento, no por desarticulación. El grado de fragmentación de los restos esqueléticos es un buen indicador de energía, debido a que es el resultado de la acción de olas, corrientes, mareas, vientos, o depredadores. Se puede distinguir entre el grado y el índice de fragmentación. Para el primero, por lo general se establecen tres niveles de fragmentación: alto grado de fragmentación (GFA), definido como la existencia de un fragmento que es muy poco representativo del espécimen completo, con forma y dimensiones muy diferentes a éste. Un bajo grado de fragmentación (GFB) significa que la fragmentación no afecta significativamente la forma y el tamaño original del espécimen y que los restos están fundamentalmente completos. El grado medio de fragmentación (GFM) es la condición intermedia entre estos dos extremos. Olóriz *et al.* (2002b) propusieron para evaluar el grado de fragmentación de una asociación fósil, un índice de fragmentación (IF), el cual describe el grado de fragmentación entre un grupo de individuos, este es calculado como el valor medio obtenido de la suma de los productos del número de individuos (n) que presentan diferentes grados de fragmentación X100 (casos GFA), X 50 (casos GFM), X1

(casos GFB) y dividido por el número total de individuos (N), incluyendo aquellos que no presentaron fragmentación.

$$IF = \frac{[(nGFAX100) + (nGFMX50) + (nGFBX1)]}{N}$$

El límite del índice varía entre 0 y 100 y puede ser expresado como un porcentaje.

**b) Tamaño**, este es un rasgo variable ya que depende del grupo taxonómico, así como del estado ontogenético de los organismos; de tal forma que después de la muerte, un organismo se comporta como una partícula sedimentaria y es movido y seleccionado con respecto a la capacidad de transporte del medio (corrientes, olas o mareas), por lo que la selección por tamaño también puede ser considerado como un buen indicador de la energía del medio. De acuerdo con Fagerstrom (1964), la interacción de los factores que determinan si una concha se moverá o no, no ha sido estudiada con detalle; sin embargo, menciona que algunos estudios indican que esto se ve influenciado por las propiedades hidrodinámicas de la concha, la velocidad de corrientes y la naturaleza del sustrato; de esta forma interpretan que durante el transporte de los restos, las corrientes tienden a clasificar los tamaños de las conchas. Además de los factores antes mencionados, también interactúan otros factores como la distancia de transporte (Craig y Hallam, 1963 *en* Fagerstrom, 1964), la competencia y la eficiencia de clasificación de las corrientes, y el tiempo durante el cual las corrientes operaron (Fagerstrom, 1964).

**c) Posición dentro del estrato de los diferentes restos fósiles**, luego de la muerte los restos esqueléticos pueden ser transportados y orientados de acuerdo a sus propiedades hidrodinámicas. Los elementos conservados tienden a adquirir la posición mecánicamente más estable y, cuando están sometidos a la acción de un régimen turbulento, las direcciones preferentes de la corriente influyen en la orientación e inclinación preferencial de los elementos movidos (Fernández-López, 2000). En este caso en particular, el estudio de este rasgo tafonómico se enfocó a la inclinación preferencial de las conchas. La estabilidad mecánica de los elementos conservados que tienen inclinación máxima, es decir posición vertical, puede ser autónoma o forzada. Por ejemplo, la concha de ammonites en posición vertical son más frecuentes en las facies de lutita, que en

mudstone, lo cual puede ser indicativo de la mayor viscosidad y menor cohesión de los sustratos que permiten el enterramiento inmediato de los restos al caer al fondo marino. En otros casos, durante el enterramiento en ambientes de alta tasa de sedimentación o de alta turbidez, algunos restos quedan atrapados en posición más o menos inclinada. Por otro lado, podemos encontrar restos fósiles verticales de manera autónoma; es decir, fósiles en posición de vida, como en el caso de los organismos bentónicos (infaunales), lo anterior puede indicar enterramiento rápido, sustrato firme o muerte *in situ*. En el caso de organismos epifaunales o infaunales retrabajados, las partes duras tienden a orientarse con su eje mayor paralelo a corrientes unidireccionales en ambientes dominados por corrientes y perpendiculares a las olas en fondos dominados por oleaje, sin embargo dadas las características litológicas y de afloramiento en el caso aquí estudiado este parámetro no fue evaluado. El grado de orientación está relacionado tanto a la energía del ambiente como a la densidad y forma de los elementos esqueléticos. Para el estudio de este rasgo tafonómico la posición dentro del estrato se toma con respecto a la superficie de estratificación y se diferencian tres tipos: paralela o concordante (Lámina 8, Figura 3-4), vertical e inclinada.

**d) Estado diagenético (preservación de la concha)**, está determinado principalmente por la presencia o ausencia de concha original, y la conservación de ésta se rige por su composición original, por ejemplo especímenes con conchas aragoníticas (ammonoideos, gasterópodos y algunos bivalvos) por lo general pierden la concha original, en algunos casos se puede conservar por adición de nuevos componentes minerales (cementación) o por sustitución de los minerales existentes en ellos (neomorfismo o reemplazamiento, p. e. calcita neomórfica). Por otro lado, especímenes con conchas originales calcíticas altas (equinoideos, crinoideos y aptychus) o bajas (braquiópodos, ostreídos y belemnoides) en magnesio, pueden presentar conchas neomórficas (Fernández-López, 2000; Olóriz *et al.*, 2002b). La conservación de concha original es muy frecuente en belemnoides, braquiópodos y erizos de mar, baja en bivalvos y ocasionalmente en ammonoideos

**e) Desarticulación**, este proceso ocurre en organismos en los cuales las partes mineralizadas comprenden varias piezas articuladas (bivalvos, braquiópodos y equinodermos) y donde la actividad biológica (bacterias) juega un papel muy importante, ya que destruye las partes blandas que mantienen unidas a las diferentes piezas del

organismo, lo que provoca que estas se desarticulen y en algunos casos se dispersen; caso contrario, es cuando se encuentran los ejemplares articulados (Lámina 8, Figura 5). La desarticulación en esqueletos constituidos por dos valvas, de manera general ocurre rápidamente, usualmente a pocas semanas o menos en ambientes marinos, bajo condiciones aeróbicas (Schäfer, 1972 en Brett y Baird, 1986). Los esqueletos constituidos de varios elementos se desarticulan rápidamente después de la muerte del organismo; en el caso particular de bivalvos, la desarticulación se ve aumentada por la tendencia de las valvas a abrirse cuando el ligamento se contrae al dejar de funcionar. Una vez que comienza el decaimiento, la acción de las corrientes y olas ayuda al proceso de desarticulación, lo mismo que la acción de carroñeros y bioturbadores. De acuerdo con Martin-Kaye (1951) la desarticulación puede jugar un papel importante en el transporte de organismos bivalvos; tal es el caso de algunas especies de bivalvos, donde la relación de valvas derechas vs. izquierdas de *Pitar dione* encontradas, varía a razón de 4:1; situación similar sucede con la especie *Arca incongrua*; mientras que las valvas derecha e izquierda de *Tivela mactroides* fueron encontradas en igual abundancia; el autor lo relaciona a la simetría de las conchas, la cual en esta última especie presenta una simetría opuesta.

**f) Desacoplamiento**, se refiere a la disgregación en moldes internos de los ammonoideos, en relación a la localización de septos y sobrelapamientos de vueltas. La concha (paredes y septos) puede disolverse y producir zonas de cohesión mínima según la localización del septo y entre la región ventral y dorsal de vueltas diferentes. Este rasgo es encontrado más frecuentemente cuando las conchas son más altamente evolutas y cuando los septos son más simples (Lámina 8, Figura 6-7).

**g) Deformación fósil**, los restos se pueden encontrar deformados respecto a su geometría original, debido a patologías o más frecuentemente por la carga litostática durante la fosildiagénesis o por tectonismo, relacionada con la dirección en que actúan los esfuerzos. Se observa principalmente en moldes internos de ammonoideos y está relacionada a la sedimentación durante la diagénesis temprana. Esta deformación se ve reflejada en algunos casos como “alargamiento” de los ejemplares (Lámina 8, Figura 8).

**h) Epibiontes e incrustación**, la colonización es frecuente en conchas y moldes, donde los organismos colonizantes son principalmente serpúlidos, foraminíferos incrustantes, y

en menor grado briozoarios, balánidos y ostreídos pequeños (Lámina 8, Figura 9). El sobrecrecimiento de superficies esqueléticas duras por otros organismos es un fenómeno común llamado encostramiento, este fenómeno, además de indicar la exposición del esqueleto por encima de la interfase sedimento-agua, la incrustación también puede especificar el ambiente, ya que diferentes biotas ocurren en diferentes ambientes.

**i) Corrosión**, este factor describe la degradación general de la superficie esquelética debido a la combinación variable de abrasión, bioerosión y disolución (Lámina 8, Figuras 10-12). Este amplio término es usado porque los tres procesos por si solos son difíciles de distinguir cuando los fósiles están desgastados (Brett y Baird, 1986). La toma de estos datos involucra dos aspectos: el grado y el índice de corrosión. Olóriz *et al.* (2002b) proponen diferentes niveles: Grado de Corrosión Alto (GCA) cuando la proporción de material deteriorado excedió el 60 %; Grado de Corrosión Medio (GCM) del 10 – 60 % de deterioro, y Grado de Corrosión Bajo (GCB) menos del 10 % de deterioro. Asimismo, estos autores proponen un índice de Corrosión (IC) el cual expresa el grado de corrosión de un grupo de muestras, se calcula como el valor promedio obtenido por la suma de los productos del número de muestras (n) que presentan diferentes grados de corrosión X100 (GCA casos) X 50 (GCM casos) X 1 (GCB casos) y el valor resultante dividido por el número total de muestras consideradas (N), incluyendo aquellas que no presentan signos de corrosión, de tal forma que se expresa así:

$$IC = \frac{[(nGCA \times 100) + (nGCM \times 50) + (nGCB \times 1)]}{N}$$

Todos los rasgos tafonómicos antes mencionados, son utilizados para obtener información muy valiosa referente a la respuesta que tuvieron las biotas o sus restos al medio ambiente. Para poder realizar los análisis tafonómicos de las asociaciones fósiles, es muy importante el conocimiento sistemático y ecológico de la biota encontrada y de las comunidades a las que pertenecieron. En el Cuadro 2, se expresa la información que se puede obtener del estudio de las características tafonómicas y la interpretación que se puede dar de ello.

<b>Datos de Campo</b>	<b>Características</b>	<b>Aspectos Paleontológicos/interpretaciones</b>
Abundancia y diversidad (espectros)	Se registran todos los organismos encontrados: cantidad – grupos	*Permite establecer asociaciones faunísticas-interpretaciones paleoecológicas y rutas de migración.
Estado de conservación	*Procesos de fosilización *Procesos de sedimentación	*Autoctonía – Aloctonía (buen estado de conservación). *Tasa de sedimentación. *Tamaño de grano. *Conservación de la concha original.
Posición en el estrato:  Paralela, Vertical Inclinada	Ammonites (paralela):  *Posición de muerte  Pelecípodos y braquiópodos (vertical):  *Posición de vida	Ammonites *Características del sustrato. vertical ó inclinada: mudstone (aumento en la viscosidad disminución en la cohesión de los sustratos).  *Tasa de sedimentación: mayor sedimentación – inclinada. *Autoctonía.
Tamaño	Varía con el grupo taxonómico y con el desarrollo ontogenético	*Autoctonía y Aloctonía. *A mayor tamaño - mayor flotabilidad – disminuye el hundimiento - en corrientes. *A menor tamaño – menor flotabilidad – mayor hundimiento.
Fragmentación	Ruptura del esqueleto debido a fracturamiento “fracturación mecánica”	*Energía del medio ambiente. *Tamaño del grano. *Transporte.
Desarticulación	Organismos en los cuales las partes mineralizadas comprenden varias piezas articuladas	*Tasa de sedimentación: Ej: rápida tasa de sedimentación – enterramiento rápido – anoxia – evita la biodegradación.
Epibiontes e incrustación	Crecimiento de un organismo que vive encima de otro Ej: serpúlidos, foraminíferos, briozoarios, balánidos y ostreídos pequeños.	Paleoambiente: Ej: Serpúlidos sobre ammonites en un flanco (muerto) *Tasa de sedimentación baja que permite la colonización.
Desacoplamiento	Disgregación en moldes internos de los ammonoideos en relación a la localización de los septos.	*Disolución del septo. *Suturas más simples – batimetría. *Composición química del agua.
Deformación fósil	Se da principalmente en moldes internos de ammonoideos.	*Procesos diagenéticos: Ej: compactación – aumento en la tasa de sedimentación, carga litostática.
Marcas de Depredación	*Relaciones interespecíficas: Ej: Depredador – Presa.	Cadenas alimenticias.
Corrasión	Degradación general (Abrasión, bioerosión, disolución) de la superficie esquelética:	*Abrasión – energía mecánica del ambiente. *Bioerosión – tasa de sedimentación. *Disolución – composición mineralógica.

Cuadro 2. Características tafonómicas e implicaciones paleobiológicas (datos tomados de Olóriz *et al.*, 2002b).

## CAPÍTULO 6. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

### 6.1. Taxonomía de ammonites

Sólo se realizó la taxonomía de ammonites, porque es el grupo fósil que nos permite las interpretaciones bioestratigráficas precisas, los otros grupos taxonómicos únicamente se consideraron en las interpretaciones tafonómicas para indicar la presencia de organismos bentónicos.

Phyllum Mollusca LINNÉ, 1754

Clase Cephalopoda CUVIER, 1798

Orden Ammonoidea ZITTEL, 1884

Suborden Ammonitina HYATT, 1889

Familia Phylloceratidae ZITTEL, 1884

Subfamilia Phylloceratinae ZITTEL, 1884

Género *Phylloceras* SUESS, 1865

*Phylloceras* sp.

(Lámina 1, Figuras 1-3)

**Material:** El material disponible comprende un ejemplar (TEN 44-1) en mal estado de conservación con diámetro aproximado de 144 mm. Presenta rasgos suturales en toda la superficie de la concha por lo que corresponde al fragmocono.

**Descripción:** Forma discoidal comprimida y enrollamiento involuto. Sección de la vuelta ovalada alta y crecimiento rápido en la altura de la vuelta, máximo espesor cerca del primer tercio del flanco. Flancos ligeramente convexos, región umbilical pequeña y región ventral estrecha y redondeada. El ejemplar se encuentra muy intemperizado por lo que no es posible observar algún tipo de ornamentación.

**Afinidades y discusión:** Aun cuando es difícil su asignación específica, el ejemplar presenta características morfológicas semejantes a los integrantes de este género, por ejemplo, los rasgos suturales aun cuando no son muy claros, presentan el primer lóbulo



lateral típico de *Phylloceras*, lo que permite asignarlo a este género.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (Nivel 44).

**Distribución geográfica:** Este género tiene una amplia distribución geográfica. En el Jurásico se ha reconocido en Argentina, Austria, Canadá, Cuba, España, Estados Unidos, Federación Rusa, Hungría, India, Inglaterra, Iran, Italia, Madagascar, México, Nueva Zelanda, Turquía.

**Edad:** El género *Phylloceras* tiene un rango estratigráfico amplio, registrándose desde el Jurásico Inferior (Sinemuriano) al Cretácico Inferior (Valanginiano) (Arkell *et al.*, 1957). Aquí, se asigna al Oxfordiano Tardío (posiblemente parte alta de Zona *bifurcatus*) por encontrarse por arriba del registro de *Vinalesphinctes* y junto con los ejemplares de *Passendorferia* (*P.*) sp. gr. *tenuis-uptonioides*.

Superfamilia Haploceratoidea ZITTEL, 1884

Familia Oppeliidae DOUVILLÉ, 1890

Subfamilia Glochiceratinae HYATT, 1900

(= Ochetoceratinae SPATH, 1928)

Género *Ochetoceras* HAUG, 1885

Subgénero *Cubaochetoceras* SÁNCHEZ-ROIG, 1951

*Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) *mexicanum* (BURCKHARDT, 1912)

(Lámina 1, Figuras 4-7, 9)

### **Sinonimia:**

1912 *Ochetoceras mexicanum* BURCKHARDT (p. 7, lám. 1, figs. 8-12).

non 1920 *Ochetoceras mexicanum* BURCKHARDT; O'Connell (p. 686, lám. 38, figs. 1-3).

? 1940 *Ochetoceras mexicanum* BURCKHARDT; Jaworski (p. 90).

1991 *Ochetoceras* (*Ochetoceras*) *mexicanum* (BURCKHARDT); Gygi y Hillebrandt (p. 149, lám. 1, fig.3).

2002 *Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) sp. cf. *mexicanum* (BURCKHARDT); López-Palomino (p. 31, lám. 2, figs. 9-10); Olóriz *et al.*, 2008, figs. 5w-af).

**Material:** El material disponible comprende 12 ejemplares, los cuales corresponden a individuos de tamaño mediano. Dos de ellos (TEN 36-11 y TEN 36-13) conservan rasgos suturales; el primero se trata sólo de media vuelta y los rasgos suturales se observan en la parte inicial; debido a la conservación no es posible medir con exactitud el diámetro del fragmocono; pudiéndose inferir por el grado de involución un aproximado de 35 mm; el resto corresponde a cámara habitacional. Por otro lado, el ejemplar 36-10 en la parte final de la última vuelta conservada presenta restos de septos, lo que indica que a un diámetro de 93.8 mm todavía es fragmocono. El resto del material corresponde a fragmentos indistintos de vuelta.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/D	E/H
TEN 33-1	54.1	11	0.20	28	0.51	12*	0.20*	0.42
	38.6	9.8	0.25	20	0.51	-	-	-
TEN 36-10	93.8	10.6*	0.11*	53.8	0.57	24.4	0.26	0.45
TEN 36-11	58.5*	7	0.11*	34	0.58	-	-	-

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** Formas de diámetro variado, pudiendo alcanzar hasta más de 100 mm. Conchas discoidales, aplanadas con enrollamiento involuto, la relación O/D varía con el tamaño, siendo menor a mayores diámetros. La sección de la vuelta es ovalada alta, con espesor máximo cerca de la mitad de los flancos, los cuales son ligeramente aplanados convergiendo en ambos extremos. La región umbilical es pequeña y profunda, con muralla umbilical alta que va creciendo con el desarrollo, ligeramente inclinada y borde umbilical redondeado. La región ventral aguda (tricarínada) provista de una quilla media, prominente, limitada lateralmente por surcos provisto de estrías finas, resultando en dos quillas laterales menos desarrolladas. Los flancos presentan un surco lateral poco pronunciado ubicado ligeramente debajo de la mitad del flanco, el cual se va desvaneciendo con el crecimiento de la concha.

La ornamentación está constituida por costillas en forma de hoz, que inicialmente se dirigen hacia adelante y posteriormente hacia atrás en forma cóncava; este cambio de dirección provoca que se forme un pequeño arco convexo en el surco lateral. En vueltas medias las costillas son ligeramente más fuertes y se van desvaneciendo y haciendo más

anchas, principalmente en la parte interna del flanco hasta que en la vuelta externa (conservada) la parte interna del flanco es casi lisa y en la parte externa las costillas son apenas perceptibles. La superficie de la concha está cubierta con estrías finas que siguen el mismo recorrido que las costillas.

**Afinidades y discusión:** Aun cuando el material está constituido en su mayoría por fragmentos de vuelta, es posible vislumbrar cierta variabilidad en el tamaño; sin embargo, por las características morfológicas (patrón de costulación, forma de la región ventral, etc.) y dimensiones, es claro que corresponden a la misma especie.

La región ventral provista de una quilla central prominente y dos quillas laterales ligeramente menos marcadas, es característica típica del subgénero *Cubaochetoceras*. Con relación a las especies de este subgénero la especie *pedroanum* presenta el canal lateral más amplio y las costillas son más fuertes y anchas; *submexicanum* presenta mayor densidad de costulación, costillas más fuertes y marcadas, tanto en la parte interna como externa del flanco.

Con base en todos los rasgos distintivos se asigna a la especie *mexicanum* con la cual comparten características. Se excluye de la sinonimia al ejemplar de O'Connell (1920) asimilable a la especie *mexicanum*, debido a que este presenta costulación más fuerte en todo el desarrollo ontogenético, un canal más amplio y profundo y el grado de involución es menor ( $O/D = 0.55-0.56$ ). Con respecto a los ejemplares del área de San Luis Potosí (López-Palomino, 2002; Olóriz *et al.*, 2008); estos presentan diámetros menores ( $D_m = 23-24$  mm, aproximadamente); confirmándose la variabilidad de esta especie en México. Debido a esto, no fue posible la comparación de los parámetros dimensionales a mismos diámetros entre los ejemplares de San Luis Potosí y los aquí estudiados; sin embargo, el patrón de costulación, sección de la vuelta y región ventral, en ambas poblaciones son muy similares, de tal forma que se asignan a la especie *mexicanum*.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (niveles 33, 36 y 44).

**Distribución geográfica:** Chile: Norte de la Cordillera Domeyko; ?Cuba: Provincia de Pinar del Río; México: San Pedro del Gallo, Durango; Tamán, San Luis Potosí y Tenango, Hidalgo.

**Edad:** Inicialmente esta especie fue registrada para el Oxfordiano tardío (Burckhardt,

1912; Gygi y Hillebrandt, 1991; Callomon, 1992). Posteriormente, Myczynski *et al.* (1998) en su revisión del Oxfordiano de América mencionan la posibilidad de un rango estratigráfico más amplio. El registro más reciente en México (López-Palomino, 2002; Olóriz *et al.*, 2008) corresponde al Oxfordiano medio, Zona *plicatilis* (Subzona *antecedens*). A los ejemplares de los niveles 33 y 36, se les asigna una edad de Oxfordiano tardío (Zona *bifurcatus p.p.*) por encontrarse entre los registros de *Vinalesphinctes*; mientras que el procedente del nivel 44, podría corresponder a la parte alta de Zona *bifurcatus*. Con este registro se ratifica un rango estratigráfico amplio de esta especie, por lo menos durante el Oxfordiano medio-tardío de México.

*Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) spp.

(Lámina 1, Figura 8)

**Material:** 3 ejemplares, dos de ellos recristalizados y el otro (TEN 19-1) aun cuando no está recristalizado presenta mal estado de conservación.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/D	E/H
TEN 19-1	22.9	7.2	0.31	10.6	0.46	-	-	-
	18.7	6.7	0.35	7	0.37	-	-	-

**Descripción:** Conchas discoidales, aplanadas con enrollamiento involuto. Región umbilical pequeña. El ejemplar 19-1 presenta costillas no muy finas y densas, cóncavas en la parte externa del flanco, dado el estado de conservación no se observa el nacimiento de estas costillas, ni su recorrido por la parte interna del flanco. En el ejemplar TEN 34-1 se observa parte de la región ventral, la cual está provista de una quilla central y de una quilla lateral ligeramente menos prominente, por lo que se infiere que la región ventral es tricarinada.

**Afinidades y discusión:** Desafortunadamente el estado de conservación y la escasez de material no permiten hacer mayores discusiones. Se asigna al género *Ochetoceras*, subgénero *Cubaochetoceras* debido a la presencia de región ventral tricarinada, rasgo que permite discernir entre el subgénero *Ochetoceras* (con región ventral provista de una quilla

central y dos hombros laterales) y el subgénero *Cubaochetoceras* (con región ventral tricarínada) (según Wierzbowski, 1976; Olóriz *et al.*, 2008). Dado el grado de conservación se considera conveniente dejar abierta la asignación específica.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (niveles 19 y 34).

**Distribución geográfica:** El género *Ochetoceras* se distribuye geográficamente en Cuba, USA, Europa, Chile y México. Mientras que el subgénero *Cubaochetoceras* se encuentra restringido a Cuba (Sierra de los Organos, Sierra del Rosario), Norte de Chile y México (San Pedro del Gallo, Durango; Tamán, San Luis Potosí y Tenango, Hidalgo).

**Edad:** Wierzbowski (1976) menciona que *Cubaochetoceras* en América (Cuba, Chile y México) se distribuye dentro del Oxfordiano; para Chile esta edad ha sido corroborada por Gygi y Hillebrandt (1991). En el caso de México *Cubaochetoceras* se ha registrado dentro del Oxfordiano medio-tardío (López-Palomino, 2002; Villaseñor *et al.*, 2002; Olóriz *et al.*, 2008). Al ejemplar procedente del nivel 34 se asigna una edad de Oxfordiano tardío (Zona *bifurcatus p.p.*) por encontrarse entre los registros de *Vinalesphinctes*; mientras que el del nivel 19, se puede inferir una edad más antigua que Subzona *antecedens* por encontrarse por debajo de los registros de *Kranaosphinctes* y *Dichotomosphinctes*.

Superfamilia Perisphinctoidea STEINMANN *en* STEINMANN y DODERLEIN, 1890

? Familia Perisphinctidae STEINMANN *en* STEINMANN y DODERLEIN, 1890

Género *Caracolicerias* HILLEBRANDT *et al.*, 2000

*Caracolicerias aff. dunkeri* STEINMANN, 1881

(Lámina 2, Figuras 1-6, 10)

**Sinonimia:**

1881 *Cosmoceras dunkeri* Steinmann (p. 1828, lám. 12, fig. 9).

2000 *Caracolicerias dunkeri* (Steinmann); Hillebrandt *et al.* (p. 69, lám. 1, figs. 1-5; lám. 2, figs. 1-5; lám. 3, fig. 1).

**Material:** 40 ejemplares. Tres conservan varias espiras, uno de ellos (TEN 36-8) con rasgos suturales, vueltas internas y medias recristalizadas, lo que permite delimitar el fragmocono y la cámara habitacional, esta última ocupa casi la última vuelta conservada.

El resto del material está constituido por fragmentos de vueltas internas, medias y/o externas.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/H	E/D	Ci	Ci/2
TEN 36-1	117	46	0.39	45	0.38	36*	0.8	0.30	37	17*
	90	37*	0.41	31	0.34	29*	0.93	0.32	36	20
TEN 36-8	55	26	0.47	15	0.27	26.5*	1.7	0.48	-	19
	48	23	0.47	14	0.29	21.5	1.5	0.44	-	18*
TEN 36-9	88	39.5	1044	28	0.31	30	1.07	0.34	-	19

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** Concha evoluta con sección de la vuelta que varía dependiendo del desarrollo ontogenético; pudiéndose presentar subcircular en vueltas internas y medias, cambiando a subcuadrática; asimismo, en el ejemplar (TEN 36-8) la sección es ovalada baja con su máximo espesor cerca de la mitad del flanco. Flancos estrechos y redondeados, región umbilical amplia con muralla umbilical excavada y borde umbilical poco perceptible. Región ventral muy amplia y ligeramente redondeada, se observa una tenue línea que interrumpe ligeramente la costulación, la cual conforme avanza en el desarrollo se va perdiendo.

En vueltas internas/medias la ornamentación está constituida por costillas primarias que inician en el borde umbilical y algunas en la muralla umbilical, prorsirradiadas, finas, agudas, con espacios intercostales amplios. En vueltas internas no se observa claramente si existe algún tipo de división de las costillas, mientras que en fragmentos correspondientes a vueltas medias se presentan costillas bifurcadas con división simétrica, trifurcadas cuyos puntos de división varían entre un poco arriba de la mitad y el último tercio del flanco; asimismo, se observan poligiradas, las cuales inicialmente se bifurcan cerca de la mitad del flanco y posteriormente la costilla secundaria anterior se vuelve a dividir un poco más arriba; se presentan algunas costillas residuales ligadas a las bifurcadas. En vueltas externas prevalecen las costillas trifurcadas, observándose también bifurcadas, en ambos casos el punto de división está situado en el último tercio del flanco; en menor proporción se presentan algunas residuales. Las costillas primarias presentan en su nacimiento un ligero arco cóncavo. Las secundarias son ligeramente más finas y tenues que las primarias y los espacios intercostales son progresivamente más amplios.

Las constricciones son amplias, profundas en vueltas medias y ligeramente menos profundas en vueltas externas, bordeadas por costillas prominentes. El ejemplar TEN 36-1 presenta estrías en la superficie de la concha.

**Afinidades y discusiones:** El análisis de la ornamentación y los caracteres mensurables permiten asignarlos al género *Caracoliceras*; cabe mencionar que este género sólo ha sido registrado en Chile por Hillebrandt *et al.* (2000). Dentro de las características principales que dan la pauta para la asignación a nivel genérico es la variabilidad de la sección de la vuelta en los diferentes estadios (deprimida-subredondeada a subcuadrática). Otro aspecto importante es el patrón de costulación, caracterizado por costillas simples, bifurcadas, trifurcadas y poligiradas; así como el desvanecimiento de las costillas secundarias en vueltas externas.

Se realizó la comparación con las especies *Caracoliceras dunkeri*, *C. cf. dunkeri* y *C. sp. A.* y de manera general se asemeja más a los asignados a *C. dunkeri* y *C. cf. dunkeri* en el patrón y densidad de costulación; mientras que *Caracoliceras sp. A.* son marcadamente más densicostados. Cabe mencionar que los ejemplares de Tenango con respecto a los de Hillebrandt *et al.* (2000) presentan una sección de la vuelta más comprimida a diámetros comparables; marcadamente más ancha que alta en vueltas internas - vueltas medias (alcanzando valores E/H hasta de 1.7 a Dm= 55 mm); mientras que en vueltas externas la diferencia es menos marcada.

Por otra parte, Parent *et al.* (2006) discuten las afinidades de su *Perisphinctes (Kraenaosphinctes) aff. promiscuus* Bukowski con las vueltas internas de *Caracoliceras dunkeri*, tal vez por ser perisphinctidos; sin embargo, en la discusión no mencionan ninguna similitud, lo que hace inadecuada tal comparación.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (niveles 34, 35 y 36).

**Distribución geográfica:** Norte de Chile: área de Caracoles, Cerritos Bayos; México: Tenango, Hidalgo.

**Edad:** Hillebrandt *et al.* (2000), han registrado a *Caracoliceras dunkeri* para la Zona *dunkeri* (= Oxfordiano inferior, Zona *cordatum*, Subzona *cordatum* - ?Oxfordiano medio, Zona *plicatilis*, Subzona *vertebrale*). En este trabajo los ejemplares se encontraron asociados al registro de *Vinalesphinctes* y por debajo del nivel con *Passendorferia*, de tal

forma que la edad asignada es de Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*. A pesar de que en Chile el registro de esta especie es más antiguo, las asociaciones encontradas en México permiten con cierta seguridad la asignación a la edad antes mencionada. Por otro lado, Hillebrandt *et al.* (2000) mencionan que debido a la falta de fósiles índice y a la pobre conservación de la fauna de ammonites chilenos es difícil la correlación entre las capas chilenas con el estándar bioestratigráfico europeo durante el Oxfordiano; asimismo, agregan que debido a la escases de ammonites y sin conocimiento exacto del límite zonal, la distribución estratigráfica de la Zona *dunkeri* puede ser sólo asumida.

Familia Perisphinctidae STEINMANN *en* STEINMANN y DODERLEIN, 1890

Género *Perisphinctes* WAAGEN, 1869

Subgénero *Otosphinctes* BUCKMAN (1926)

*Perisphinctes (Otosphinctes) sp.*

(Lámina 2, Figuras 7-9)

**Material:** Consta de 4 impresiones, deformadas ligeramente alargadas.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/H	Ci/2	Ci
LM-EP 47-1	49*	23	0.46*	13	0.26*	-	-	16	-
	26*	11.5	0.44*	9	0.33*	-	-	15	28
LM-EP 48-3	29*	13*	0.44*	9	0.33*	-	-	15	30
LM-EP 61-1	47*	22	0.46*	12	0.25*	-	-	16	-

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** Corresponde a formas con concha serpenticonca, enrollamiento evolutivo y flancos ligeramente aplanados.

La ornamentación en vueltas internas y vueltas medias comprende costillas finas, moderadamente densas. En su inicio, se dirigen hacia atrás formando un ligero arco en el borde umbilical, para después finalizar su recorrido de manera prorsirradiada y algunas ligeramente flexuosas. En una parte de la concha no se conserva la vuelta precedente, lo



que permite observar el tipo de costulación; así pues, se observan algunas costillas simples y otras que se dividen en dos ramas, aproximadamente en el tercio externo.

En vueltas externas, donde se conserva la mitad anterior de la vuelta, las costillas son mucho más fuertes, espaciadas y casi radiales, presentando en la parte lateroventral un ligero engrosamiento; al inicio de esta parte de la vuelta, se observa una o dos costillas bifurcadas en el último tercio del flanco y el resto de las costillas permanecen simples, observándose algunas residuales. En las cercanías del final de la concha, estas costillas se van haciendo más prominentes, fuertes y ligeramente menos espaciadas que al inicio. Dado el estado de conservación, no es muy clara la presencia de las constricciones; sin embargo, se observan ligeras depresiones más amplias y profundas que los espacios intercostales.

**Afinidades y discusiones:** Los caracteres morfológicos anteriormente descritos, tales como el enrollamiento evolutivo, ombligo amplio, el patrón de ornamentación, las dimensiones, conducen a incluirlos dentro del subgénero *Otosphinctes* BUCKMAN (1926). Aún cuando el estatus específico permanece abierto, se realizó la comparación con algunas especies pertenecientes a este subgénero. Con respecto a la especie *paturattensis* es muy semejante el patrón de costulación; sin embargo, difieren en el grado de enrollamiento, siendo los representantes de esta especie ligeramente menos evolutos; con mayor número de costillas y constricciones bien marcadas (ver Olóriz *et al.*, 2008). La especie a la cual se asemeja más es *montfalconensis* principalmente en el patrón de costulación y número de costillas, pero presenta una relación O/D ligeramente mayor. Finalmente se hizo la comparación con la especie *laisinensis*; sin embargo, ésta al igual que *paturattensis* es más costulada.

**Distribución estratigráfica:** Sección LM-EP (niveles 47, 48, 61).

**Distribución geográfica:** Especies de este subgénero han sido registradas en España: Provincia Teruel, Ariño, Pozuel; Provincia Guadalajara, Anquela del Pedregal. En México el registro de este subgénero es relativamente reciente, en Tamán, San Luis Potosí, donde se reconoce un ejemplar asignado al grupo *paturattensis*.

**Edad:** Meléndez (1989) señala al subgénero *Otosphinctes* para el Oxfordiano inferior y preferentemente Oxfordiano medio, dentro del cual el registro más alto es para la Zona

*transversarium*. En México se tiene registro del subgénero dentro del Oxfordiano medio, Zona *plicatilis* (Subzona *antecedens*) a posiblemente la parte más inferior de la Zona *transversarium* (López-Palomino, 2002; Olóriz *et al.*, 2008). Tomando en cuenta que los ejemplares de los niveles 47 y 48 se encontraron coexistiendo con *Gemmellarites*, cuyo registro más antiguo es Subzona *antecedens* y el registro más reciente del subgénero *Otosphinctes* es Zona *transversarium*, en este trabajo se asigna una edad comprendida entre estas dos biozonas.

Subgénero *Dichotomosphinctes* BUCKMAN, 1926

*Perisphinctes (Dichotomosphinctes) sp.*

(Lámina 3, Figura 1)

**Material:** un fragmento correspondiente a fragmocono (TEN 25A-1).

**Descripción:** El único ejemplar disponible corresponde a un fragmento de vuelta con diámetro máximo aproximado de 61.5 mm. El estado de conservación y fragmentación del ejemplar no permite hacer una descripción más detallada, sin embargo se puede deducir que se trata de una concha con enrollamiento evolutivo y crecimiento lento de la vuelta, sección de la vuelta ovalada y flancos ligeramente redondeados. La región umbilical es amplia y somera con muralla umbilical pequeña e inclinada y borde umbilical redondeado. Región ventral arqueada.

Dado el estado fragmentario no es observable la ornamentación en vueltas internas. En el fragmento de vuelta conservado se presentan costillas finas, poco agudas y ligeramente espaciadas. En su inicio las costillas primarias describen un pequeño arco en el borde umbilical y atraviesan el flanco prorsirradialmente, algunas de ellas permanecen simples, mientras que otras se bifurcan simétricamente cerca del último tercio del flanco. En algunos casos la bifurcación no es clara, aparentando tratarse de una costilla simple y una residual. Las costillas secundarias son ligeramente más agudas y finas que las primarias.

**Afinidades y discusión:** A pesar del estado de conservación el patrón de costulación permite asignarlo al género *Perisphinctes*, subgénero *Dichotomosphinctes*. Myczynski *et al.* (1998), en su revisión del Oxfordiano en las Américas realizan para México una

separación en dos grupos del subgénero *Dichotomosphinctes*. Por una lado, los *Dichotomosphinctes* bajos caracterizados por formas altamente evolutas, con estructuras parabólicas y con costillas predominantemente bifurcadas, y con algunas simples y/o residuales que incluye a *lagunitasensis*, cf. *rota*, *durangensis*, cf. *elisabethaeformis*, *promiscus* y cf. *plicatilis*; y por el otro lado los *Dichotomosphinctes* altos caracterizados por enrollamiento más cerrado, costillas más densas y más finas, presencia de constricciones y ausencia de estructuras parabólicas, incluye a *trichoplocoides* (= *Gemmellarites*), *wartaeformis*, cf. *chlorolithicus* y cf. *alterneplicatus*. Siguiendo esta separación, el ejemplar aquí estudiado se aproximaría al grupo de los *Dichotomosphinctes* altos. Con base en lo anterior este ejemplar se comparó con los incluidos en este grupo. En el caso de los ejemplares estudiados por Burckhardt (1912) con los asignados a la especie *wartaeformis* (lámina 5, figs. 1-4, 6) siendo muy similares; mientras que cfr. *plicatilis* (lámina 4, figs. 1, 5, 10) y aff. *plicatilis* (lámina 4, figs. 2-4) presentan el punto de división más alto (último cuarto del flanco). Con respecto a los registrados por López-Palomino (2002) *chlorolithicus*, son más densicostados; el asignado a *Dichotomosphinctes* sp. por Cantú-Chapa (1984) presenta costulación casi radial, más densicostado y el punto de bifurcación es más alto.

La inclusión de los *Dichotomosphinctes* mexicanos dentro del género *Cubasphinctes* propuesta por Parent *et al.* (2006) es desestimada ya que estos *Dichotomosphinctes* no presentan la costulación complicada de *Cubasphinctes* y la presencia de costillas complejas en las especies mexicanas siempre está asociada a las constricciones.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (nivel 25A).

**Distribución geográfica:** España: Cordillera Ibérica (Provincia de Zaragoza y Teruel); Francia: Jura Frances; USA: Louisiana; Irán; Norte de África; Cuba: Provincia de Pinar del Río; México: Tamán, San Luis Potosí, Tenango, Hidalgo, San Pedro del Gallo, Durango.

**Edad:** Según la acepción de Meléndez (1989), el subgénero *Dichotomosphinctes* se desarrolla en el Oxfordiano medio, desde la parte inferior de la Zona *antecedens*, Subzona *paturattensis-rotoides* hasta la parte basal del Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*, base de la Subzona *stenocycloides* en toda la Plataforma Meridional Europea. Por otro lado, Glowniak (2002) y Glowniak y Wierzbowski (2007) registran al subgénero

*Dichotomosphinctes* en la Zona *transversarium*, Subzona *buckmani* (=Subzona *wartae-schilli*). Para México, en la interpretación que Myczynski *et al.* (1998) dan a sus dos asociaciones, reconocen que la asociación baja tiene una edad de Zona *plicatilis* (subzonas *vertebrale* y parte baja de *antecedens*) y la asociación alta de *Dichotomosphinctes* la edad es Zona *plicatilis* (parte alta de la Subzona *antecedens*) a Zona *transversarium* (Subzona *wartae*). Posteriormente, López-Palomino (2002) registró a este subgénero para el Oxfordiano medio, Zonas *plicatilis-transversarium*. Más tarde, reinterpretado como Zona *plicatilis*, Subzona *antecedens* (Olóriz *et al.*, 2008). En este trabajo se le asigna la edad correspondiente a la de los *Dichotomosphinctes* altos; es decir, Zona *plicatilis* a Zona *transversarium p.p.*

Subgénero *Cubaspinctes* JUDOLEY Y FURRAZOLA-BERMÚDEZ, 1968

*Perispinctes* (*Cubaspinctes*) sp. cf. *cubanensis* O'CONNELL, 1920

(Lámina 3, Figuras 2-4)

#### **Sinonimia:**

1920 *Perispinctes cubanensis* O'Connell (p. 648-660, lám. 34, fig. 1-2).

1940 *Perispinctes* (*Planites*) *cubanensis* O'Connell; Jaworski (p. 99-104, non lám. 3, figs. 3-4).

1968 *Perispinctes* (*Orthospinctes*) *cubensis* O'Connell; Judoley y Furrázola-Bermúdez (Text-fig. 10).

1968 *Perispinctes* (*Arispinctes*) *humboldtii*; Judoley y Furrázola-Bermúdez (p. 78-79, lám 18-20).

1968 *Perispinctes* (*Arispinctes*) *guanensis angustiumbilicatus*; Judoley y Furrázola-Bermúdez (p. 86-87).

1976 *Perispinctes* (*Cubaspinctes*) *cubanensis* O'Connell; Wierzbowski (p. 198-202, Text-figs. 13, 15; lám. 4, figs. 1-2, 4-6).

non 1976 *Perispinctes* (*Cubaspinctes*) *cubanensis* O'Connell; Wierzbowski (p. 198-202, lám. 4, fig. 3).

non 2006 *Cubaspinctes cubanensis* (O'Connell); Parent *et al.* (p. 45, fig. 41A-B).

**Material:** Dos ejemplares ligeramente deformados (alargados) e intemperizado.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/H	Ci/2	Ci
TEN 34-2	101	38	0.37	32	0.32	34	1.06	20*	40*
	83.5	32	0.38	27*	0.32	28	1.03	21	37-38
	60	24	0.40	21*	0.35	-	-	22	42-43

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** La concha presenta enrollamiento evolutivo con sección de la vuelta subredondeada, ligeramente más ancha que alta, con flancos ligeramente aplanados. La región umbilical amplia, profunda, con muralla umbilical alta, casi vertical y borde umbilical redondeado.

La ornamentación en vueltas internas y medias presenta costillas prorsirradiadas, finas, agudas, ligeramente espaciadas, dichas costillas inician en la muralla umbilical; debido al recubrimiento de la vuelta posterior no se observa si las costillas permanecen simples o si se dividen. Conforme se avanza en la ontogenia las costillas se vuelven progresivamente más espaciadas y menos prominentes. En la última vuelta conservada la costulación muestra un debilitamiento en la parte superior del flanco, mientras que en la región periumbilical se observan ligeros reforzamientos como remanentes de las costillas primarias. Las costillas secundarias son finas ligeramente menos agudas que las primarias y se observan sólo en parte de la concha cerca del primer cuarto de la última vuelta, debido a que estas son bien marcadas, se infiere que permanecen en todo el desarrollo aunque en la parte final no se observan debido a la conservación.

Constricciones un poco más amplias que el espacio intercostal, profundas en vueltas internas y medias, mientras que en la vuelta más externa son menos marcadas.

**Afinidades y discusiones:** De acuerdo a la propuesta de separación de grupos realizada por Wierzbowski (1976); el grupo *Perisphinctes (Cubasphinctes) jaworskii* se caracteriza por costillas densamente espaciadas en vueltas internas y más espaciadas en vueltas medias y parte inicial de la vuelta más externa; asimismo, el número de costillas secundarias por primaria usualmente es alto, superior a 3.0-5.0, e incluye las especies *jaworskii*, *petrosus*, *poeyi*, *vignalensis*, *cubanensis*, *intermedius*, *rutteni* y *guziki*. El grupo *Perisphinctes (Cubasphinctes) albeari*, lo caracteriza por presentar número similar de

costillas en vueltas internas y vueltas medias y parte inicial de la última vuelta y una relación secundaria/primaria que varía entre 2.5-3.5, en este grupo incluye las especies *albeari*, *guanensis* y *planatus*. La especie más próxima a los ejemplares aquí estudiados es *cubanensis*, las semejanzas radican principalmente en el grado de involución, el resto de las especies son ligeramente más evolutas; asimismo, la densidad de costulación es similar. Por todo lo anterior, se considera perteneciente al grupo *jaworskii*. Cabe mencionar que el ejemplar 2379 (lám. 4, fig. 3) ilustrado por Wierzbowski (1976) presenta menor número de costillas y es más evoluta, por lo que se excluye en la sinonimia. En México se ha registrado un ejemplar asignado a la especie *jaworskii* por López-Palomino (2002, lám. 5, fig. 1); el cual presentan costillas más gruesas y ligeramente más espaciadas.

El ejemplar asignado a la especie *cubanensis* por Parent *et al.* (2006) presenta costulación menos densa en vueltas internas y externas y mucho menos secundarias y como el mismo autor lo menciona su ejemplar es más próximo al ilustrado por Wierzbowski (1976, lám. 4, fig. 3) mismo que se excluye en la sinonimia por considerarse fuera de la morfología común de la especie *cubanensis*.

En párrafos anteriores se mencionó que se desestima la propuesta de Parent *et al.* (2006) de incluir algunos *Dichotomosphinctes* mexicanos en el género *Cubasphinctes*.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (nivel 34).

**Distribución geográfica:** Representantes de este subgénero han sido registrados en Cuba: Provincia del Pinar del Río, Sierra de los Órganos; Argentina, Neuquén; México: Tamán, San Luis Potosí, Tenango, Hidalgo.

**Edad:** Wierzbowski (1976) asigna, sin mayor precisión, a *Cubasphinctes* al Oxfordiano tardío. Myczynski *et al.* (1998) reinterpretan esta fauna, y le asignan una edad de Oxfordiano tardío (Zona *bifurcatus*) por encontrarse asociada a ammonites del género *Vinalesphinctes*. López-Palomino (2002) reconoció en México esta misma asociación, asignándole una edad similar a la propuesta por Myczynski *et al.* (1998). Parent *et al.* (2006) ubica esta especie como parte de la fauna de su Biozona *Passendorferia* de edad Oxfordiano medio (Zona *transversarium*) a probable Oxfordiano tardío (parte inferior de Zona *bifurcatus*). Con base en lo anterior se le asigna una edad de Oxfordiano tardío

(Zona *bifurcatus*) ya que está asociado con representantes del género *Vinalesphinctes* (López-Palomino *et al.*, 2006).

*Perisphinctes (Cubasphinctes) sp.*

(Lámina 3, Figuras 5-6)

**Material:** 11 ejemplares en estado fragmentario.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/D	E/H	Ci	Ci/2
TEN-1 32-1	73.5	31	0.42	25	0.34	-	-	-	-	-
TEN-1 34-1	48	18	0.37	17.8	0.37	-	-	-	-	18

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** Concha serpenticonca con enrollamiento semi-involuto, la sección de la vuelta inicialmente subredondeada y posteriormente subcuadrada. Los flancos aplanados o ligeramente convexos, región umbilical moderadamente amplia con muralla umbilical pequeña poco inclinada con borde umbilical redondeado. La región ventral redondeada.

Las costillas en vueltas internas inician en la muralla umbilical y forman un ligero arco cóncavo en el borde umbilical; atraviesan el flanco, dirigidas hacia delante, son finas, densas y agudas. Se observan simples, bifurcadas y algunas residuales que en algunos casos junto con una bifurcada se observan como falsas trifurcaciones. En vueltas medias las costillas se vuelven más espaciadas, simples, bifurcadas, trifurcadas y las residuales se vuelven más comunes. Las costillas atraviesan la región ventral sin interrupción.

Presentan constricciones profundas y moderadamente más amplias que los espacios intercostales y siguen el mismo recorrido que las costillas.

**Afinidades y discusión:** Los ejemplares aquí estudiados presentan las características morfológicas típicas del subgénero *Cubasphinctes*; sin embargo, dado su estado de conservación es difícil asignarlo a una especie en particular, por lo que se considera adecuado mantener abierta su asignación específica. Cabe mencionar que estos son más densicostados que los asignados en este mismo trabajo a *Cubasphinctes cf. cubanensis*.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (niveles 31, 32, 34 y 35).

**Distribución geográfica:** El género se distribuye en Cuba: Pinar del Río; Argentina: Neuquén; México: Tamán, S. L. P., Tenango, Hidalgo.

**Edad:** Debido a que se encuentran en asociación con *Perisphinctes (Cubasphinctes)* sp. cf. *cubanensis*, se les asigna la misma edad.

Género *Vinalesphinctes* SPATH, 1931

*Vinalesphinctes tenangensis* LÓPEZ-PALOMINO, VILLASEÑOR Y OLÓRIZ, 2006

(Lámina 3, Figuras 7-8; Lámina 4, Figuras 1-2)

**Material:** Dos ejemplares, uno incompleto, y otro con parte de la cámara habitacional.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	Dfr	Dd	O	O/D	H	H/D	E	E/H	Ci	Ci/2
IGM 6035	116	105.2	75?	48	0.41	38	0.33	41*	1.07	20	10
	99	-	-	40.5	0.41	36.8	0.37	39.2	1.06	-	11
	86	-	-	35.9	0.42	32.5	0.38	33.8	1.04	-	
IGM 6036	114.5	-	91*	54	0.47	33.5	0.29	40*	1.19	-	11

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** La concha es semievoluta ( $O/D=0.42$ ), platicona-ancha, con flancos aplanados y sección de la vuelta ovalada-ancha, con máximo espesor próximo al borde umbilical y amplia región ventral. La región umbilical es amplia, con muralla umbilical alta y casi vertical; el borde umbilical es redondeado.

Debido al recubrimiento del ombligo por sedimento, y a la más que previsible ausencia de conservación de vueltas precedentes, la ornamentación en vueltas internas y medias no se puede describir. La última vuelta conservada corresponde al final del fragmocono (se observa la última sutura, figura 10f en López-Palomino *et al.*, 2006) y parte de la cámara habitacional, que se prolonga casi a una vuelta completa en la que se observan fragmentos de concha recristalizada. La ornamentación, tanto en la parte del fragmocono observable, como en la cámara habitacional está constituida por suaves ondulaciones proversas, simples, reforzadas en la región periumbilical (costillas bulliformes cortas). En su recorrido por el flanco, casi todas las ondulaciones se desvanecen hasta desaparecer



en torno a la mitad del flanco, lo que resulta en la apariencia lisa de la parte externa del flanco y de la región ventral. Esta región es excepcionalmente atravesada por relieves que igualmente se inician en la región periumbilical y coinciden con el borde adoral de constricciones ligeramente arqueadas, profundas y amplias. La sutura está constituida por sillas amplias divididas asimétricamente en dos ramas; la silla ventral no se observa, la primera silla lateral presenta más angosta la rama más próxima a la región ventral; el lóbulo ventral no se observa completo por lo que no es posible conocer su profundidad; el primer lóbulo lateral es amplio, profundo y termina en una rama trilobulada; el segundo lóbulo lateral es más corto y angosto que el primero; los lóbulos y sillas auxiliares están ligeramente inclinados.

**Afinidades y discusión:** Desafortunadamente, no se pueden observar las características ornamentales de las vueltas internas, lo que impide una interpretación más concluyente. Sin embargo, este ejemplar presenta un debilitamiento de la ornamentación desde el fragmocono, por lo que se incluye en el grupo *roigi*. Se diferencia de las especies cubanas incluidas en este grupo, por ser más involuto, con sección de la vuelta más ancha, la región ventral muy amplia, muralla umbilical más alta y vertical y el reforzamiento más fuerte de las costillas en la región periumbilical. Dentro de los ejemplares cubanos morfológicamente próximos están *V. niger* (Judoley y Furrázola-Bermúdez, 1968, lám. 53), *V. roigi* (Judoley y Furrázola-Bermúdez, 1968, lám. 54, lám. 61, fig. 2), *V. gr. sagrai* (Judoley y Furrázola-Bermúdez, 1968, lám. 59) y *V. gr. imlayi* (Wierzbowski, 1976, lám. 1, fig. 5). Estas “especies” presentan constricciones semejantes en cuanto a recorrido y profundidad, pero en *niger* sólo se observan en vueltas internas; a diámetros iguales *roigi* tiene un número mayor (7 por vuelta); *sagrai* presenta las constricciones más radiales. En cuanto a la costulación, las formas cubanas no presentan las costillas periumbilicales tan marcadas. Otra de las “especies” cubanas que podría considerarse próxima es *parvicostatus* (JF-99, Judoley y Furrázola-Bermúdez, p. 106 lám. 60, fig. 1a-c, lám. 61, fig. 1), de la cual contamos con un molde; sin embargo, la concha es más grande, más evoluta, de volumen relativo menor, la sección de la vuelta subrectangular y la costulación en vueltas externas es más espaciada y tal vez más reforzada. Aunque Judoley y Furrázola-Bermúdez (1968, p. 106) mencionan la presencia de constricciones no tan marcadas en *parvicostatus*, estas no son apreciables en el molde.

Por otro lado, Gygi y Hillebrandt (1991) reconocieron la presencia de *Vinalesphinctes* cf. *subroigi* en la Cordillera Domeyko (Chile), pero no proporcionaron los parámetros de la concha ni otros caracteres mensurables. Se han obtenido las dimensiones de diámetro, ombligo y altura directamente del ejemplar figurado por Gygi y Hillebrandt (1991, pl. 6, fig. 2), reconociendo que, al igual que los cubanos, muestra espiras más evolutas y bajas, costulación reforzada en la región periumbilical en la última vuelta y número de costillas similar a lo largo de la ontogenia.

Aunque sólo se cuenta con dos ejemplares, en los cuales no se observan las vueltas internas, la diferencia en cuanto a estructura de la concha representa una clara discontinuidad fenotípica respecto a los figurados hasta este momento. Sobre esta base, y como interpretación preliminar, se propone la nueva morfoespecie *tenangensis*.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (niveles 27 y 36).

**Distribución geográfica:** Cuba: Pinar del Río; Chile: Cordillera Domeyko; México: Tamán, S. L. P., Tenango, Hidalgo.

**Edad:** El rango estratigráfico de *Vinalesphinctes* inicialmente fue poco preciso, aunque siempre dentro del Oxfordiano. En Cuba fueron asignados a la parte baja del Oxfordiano tardío (Judoley y Furrázola-Bermúdez, 1968), Oxfordiano (Wierzbowski, 1976), Oxfordiano medio (Myczynski, 1976; Kutek *et al.*, 1976). Por otro lado, en Chile fueron asignados a la parte temprana de la Zona *bifurcatus* (Gygi y Hillebrandt, 1991). Finalmente, Myczynski *et al.* (1998) reinterpretan la edad de la asociación *Vinalesphinctes*, *Cubasphinctes*, y “*Discosphinctes*” (= *Subdiscosphinctes*), reportada en Cuba como parte terminal de la Zona *transversarium* a basal de Zona *bifurcatus* y con base en ello le asignan esta misma edad a los ejemplares chilenos. López-Palomino (2002) y López-Palomino *et al.* (2006) le asignaron a este género en México una edad de Zona *bifurcatus* sin mayor precisión. Sobre la base de todo lo anterior se consideran para esta especie una edad de Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*.

Subfamilia Passendorferiinae MELÉNDEZ, 1989

Género *Neumannia* GLOWNIAK, 2002

*Neumannia* sp. cf. *cyrilli* NEUMANN, 1907

(Lámina 4, Figura 3-5; Lámina 5, Figuras 1-2)

**Sinonimia:**

1907 *Perisphinctes cyrilli* NEUMANN (p. 39, pl. 4:12 a, lectotipo).

1966 *Perisphinctes (Kranaosphinctes) cyrilli* NEUMANN; Enay (p. 433, text-fig. 124, pl. 18, figs. 2 a-b).

1982 *Kranaosphinctes cf. cyrilli* (NEUMANN); Meléndez *et al.* (p. 176, pl. 3).

1989 *Kranaosphinctes cyrilli* (NEUMANN); Meléndez (p. 219, text-fig. 44, pl. 22, figs. 1 a-b).

2002 *Neumannia cyrilli* (NEUMANN); Glowniak (p. 356, text-figs 29-30, pl. 9, fig. 3).

2007 *Neumannia cf. cyrilli* (NEUMANN); Glowniak y Wierzbowski (p. 102, fig. 60. tab. 37).

**Material:** 18 ejemplares correspondientes a fragmentos de gran tamaño en mal estado de conservación: 7 (nivel 21A), 7 (nivel 22), 3 (nivel 25), 1 (nivel 26).

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/D	E/H	Ci/2	Ci
TEN-1 22-1	245	142	0.57	56	0.22	-	-	-	24*	-
	150*	82	0.54	37	0.24	-	-	-	24-25*	-

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** A pesar del mal estado de conservación es posible observar en algunos casos rasgos suturales en la parte final de la última vuelta conservada, lo que permite inferir que la mayoría de estos fragmentos corresponden a fragmoconos.

Presentan concha serpenticonca con enrollamiento evolutivo, la sección de la vuelta es subredondeada a redondeada en los primeros estadios y flancos redondeados; en vueltas más externas la sección de la vuelta parece ser subcuadrada. La región umbilical es amplia y somera con muralla umbilical pequeña e inclinada, con borde umbilical redondeado. Región ventral redondeada.

En vueltas internas la ornamentación está constituida por costillas prorsirradiadas, ligeramente gruesas, agudas y densas, las cuales en su inicio describen un leve arco convexo sobre el borde umbilical; debido al estado de conservación y/o el recubrimiento

de la vuelta precedente no es posible observar si las costillas permanecen simples o se dividen. En vueltas medias y externas las costillas se van haciendo más espaciadas y ligeramente más engrosadas.

En vueltas internas y medias, no es posible observar con claridad el tipo de ornamentación que menciona Glowniak (2002); mientras que el ejemplar TEN 21-1 presenta el tipo 1b que describe ésta autora, caracterizado por costillas bifurcadas intercaladas con una costilla residual, esto se observa a diámetros superiores a 160 mm. Aún cuando el ejemplar antes mencionado es un fragmento de vuelta, es posible inferir que su diámetro es superior al diámetro señalado. Las costillas bifurcadas presentan punto de división muy alto alrededor del último cuarto del flanco; las costillas atraviesan la región ventral sin interrupción. En algunas ocasiones se observan espacios intercostales más amplios que podrían ser constricciones.

**Afinidades y discusión:** Debido al estado de conservación existe dificultad en la determinación genérica; no obstante, hay caracteres compartidos con el género *Neumannia*, por ejemplo la sección de la vuelta subredondeada en todo el estado de desarrollo, la presencia de costillas bifurcadas y simples.

En el género *Neumannia*, Glowniak (2002) agrupa ejemplares de afinidad mediterránea que Meléndez (1989) englobó en el grupo *cyrilli-methodii* del género *Kranaosphinctes*. Por otra parte, Glowniak (2002) excluye a los *Kranaosphinctes* indio-etíopes y, restringe el término *Kranaosphinctes* para los de afinidad inglesa (grupo *kranus-decurrens-trifidus*). La autora, menciona que las macroconchas de *Neumannia* difiere de las de *Kranaosphinctes* por la ausencia de estructuras parabólicas, presencia ocasional de costillas simples, costillas delgadas a moderadamente delgadas, costillas primarias en cámara habitacional acentuadas en el margen lateroventral, y la sección de la vuelta usualmente circular en fragmoconos.

Al realizarse la comparación con las especies incluidas en este género, se concluye que los ejemplares aquí estudiados, presentan caracteres morfológicos afines a la especie *cyrilli*, tal es el caso de la costulación moderadamente gruesa, la variación de la sección de la vuelta de subredondeada a subcuadrada; sin embargo, dado el estado de conservación se asignan tentativamente y no sin reservas a la especie *Neumannia* cf. *cyrilli*.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (niveles 21A, 22, 25 y 26).

**Distribución geográfica:** El género ha sido registrado en Francia; España y Polonia. En México, éste representa el primer registro en Tenango, Hidalgo.

**Edad:** Meléndez (1989) registra esta especie en la Zona *antecedens*, Subzona *buckmani* ó quizá parte inferior de la Zona *transversarium*, Subzona *wartae* (ver Cuadro 3). Por su parte, Glowniak (2002) le asigna una edad de Oxfordiano medio, Zona *plicatilis* (Subzona *arkelli*) a la Zona *transversarium* (parte inferior de la Subzona *buckmani*) (ver Cuadro 3). Recientemente, Glowniak y Wierzbowski (2007) mencionan que el rango de la especie va desde el biohorizonte *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) *antecedens* en la Zona *transversarium* (Subzona *buckmani*) a los niveles estratigráficos más altos del Oxfordiano medio.

Tomando en cuenta el rango estratigráfico de esta especie y que dentro del registro de estos ejemplares (nivel 25) se encontró un ejemplar asignado a *Dichotomosphinctes* cuya edad asignada es parte alta de Zona *plicatilis* a parte basal de Zona *transversarium*; en este trabajo se asigna una edad de Oxfordiano medio, Zona *plicatilis* (posiblemente Subzona *antecedens*) a Zona *transversarium* (posiblemente Subzona *wartae*).



Género *Passendorferia* BROCHWICZ-LEWINSKI, 1973

Subgénero *Passendorferia* BROCHWICZ-LEWINSKI, 1973

*Passendorferia* (*Passendorferia*) sp. gr. *tenuis* ENAY, 1966 - *uptonioides* ENAY, 1966

(Lámina 5, Figuras 3-8)

**Sinonimia:** Para una sinonimia detallada de las especies ver Meléndez (1989, p. 134 y 143).

**Material:** Once ejemplares, ocho corresponden a fragmentos de vuelta y los otros tres un poco más completos, de los cuales el ejemplar TEN-1 44-6 con un diámetro de 200 mm aproximadamente, corresponde a fragmocono.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/D	E/H	Ci/2	Ci
TEN-1 44-3	135	70	0.51	32	0.23	31*	0.22	.96	26*	52*
	102.5	50	0.48	29	0.28	-	-	-	24*	-
	78.4	-	-	22.3	0.28	20.5*	0.26*	0.91*		
TEN-1 44-4	60*	-	-	20.6	0.34*	19	0.31*	0.92		

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** Concha serpenticonca, con enrollamiento evolutivo. Debido al estado de conservación no se observan las vueltas internas. En la transición entre vueltas internas y medias se observa una sección de la vuelta ovalada y conforme avanza el crecimiento se va haciendo progresivamente subredondeada; por consiguiente los flancos presentan una transformación de redondeados a ligeramente aplanados. Región ventral en forma de arco. La región umbilical amplia y somera con muralla umbilical alta, casi vertical y lisa; borde umbilical redondeado.

Las costillas inician en el borde umbilical y atraviesan el flanco rectas en vueltas internas y medias; y dirigidas ligeramente hacia delante, finas, no muy densas en vueltas externas, donde además se van espaciando y engrosando progresivamente. Costillas simples y bifurcadas con punto de división alto sobre el flanco, esta división es simétrica y en algunos casos la costilla secundaria posterior es ligeramente prorsirradiada formando un arco convexo en la región ventral. Hacia el final de la última vuelta conservada se observa una costilla bifurcada junto con una residual, dando la impresión de una falsa trifurcación.

Todas las costillas atraviesan la región ventral sin interrupción. Presentan constricciones oblicuas, amplias y ligeramente profundas.

**Afinidades y discusión:** Todos los rasgos descritos anteriormente permiten la asignación al género *Passendorferia*, subgénero *Passendorferia*.

Siguiendo la diferenciación de grupos hecha por Meléndez (1989): grupo *teresiformis-ziegleri-torcalense*, el cual está caracterizado por formas de mayor tamaño y marcadamente más evolutas y grupo *tenuis-uptonioides* de menor tamaño y menor grado de involución, después de realizar una comparación de la ornamentación y parámetros dimensionales de las especies incluidas dentro de estos dos grupos, se considera que el material aquí estudiado cabría dentro del segundo grupo. Con respecto a las especies *teresiformis* y *torcalense*, los ejemplares mexicanos son menos evolutos y el grado de involución es más lento, con excepción del ejemplar de Sequeiros (1977) el cual muestra un grado de involución similar. Por otro lado, presentan una sección de la vuelta más subredondeada que las especies antes mencionadas; en los cuales es ovalada, excepto el ejemplar 2502 de Meléndez asignado a *teresiformis* (Meléndez, 1989); cuya sección de la vuelta (a un diámetro de 130 mm) es casi redondeada. Con relación a las especies incluidas dentro del grupo *tenuis-uptonioides*, se asemeja más a la especie *uptonioides* en la estructura general de las costillas, el punto de división; el cual se da en el último tercio del flanco y la densidad de costulación; sin embargo, difieren en su sección de la vuelta más redondeada y su concha ligeramente más evoluta.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (nivel 44).

**Distribución geográfica:** Meléndez (1989) menciona que los representantes de este subgénero se encuentran distribuidos en la Provincia Mesogea y Submesogea (= Plataforma Meridional Europea). Se han registrado especies de este subgénero en España: Cordillera Ibérica, Francia: Jura Francés; Polonia, Rumania, Bulgaria, Sicilia, Norte de África, Turquía; México: Tamán, San Luis Potosí, Tenango, Hidalgo.

**Edad:** Según Brochwicz-Lewinski (1973) el subgénero *Passendorferia* se distribuye en el Oxfordiano medio, Zona *plicatilis*-Oxfordiano tardío, Zona *bimammatum*. Según Meléndez (1989) en el Oxfordiano temprano, parte inferior de la Zona *cordatum* (Subzona *claromontanus*), hasta Oxfordiano tardío, parte superior de la Zona *bimammatum*. En



México, López-Palomino (2002) y Olóriz *et al.* (2008) registraron ejemplares atribuibles a este subgénero en la Zona *bimammatum*. Meléndez (1989) menciona que representantes de este subgénero se encuentran distribuidos a lo largo del Oxfordiano; particularmente, la especie *tenuis* en niveles atribuibles a la parte superior de la Zona *antecedens* ó parte inferior de la Zona *transversarium* (Subzona *wartae*) y la especie *uptonioides* en la Zona *bifurcatus* (Subzona *grossouvrei*). Tomando en cuenta el registro más alto de *uptonioides* (Meléndez, 1989) y que en este trabajo los ejemplares se encontraron arriba del registro de *Vinalesphinctes*; se asigna una edad de Oxfordiano tardío (posiblemente parte alta de Zona *bifurcatus*).

Género *Sequeirosia* MELÉNDEZ, 1989

Subgénero *Gemellarites* MELÉNDEZ, 1989

*Sequeirosia (Gemmellarites) sp. cf. trichoplocoides* (BURCKHARDT, 1912)

(Lámina 6, Figuras 1-6)

**Sinonimia:**

1912 *Perisphinctes trichoplocoides* BURCKHARDT (p. 29, lám. 5, figs. 11- 14)

1939 *Prosoosphinctes trichoplocoides* BURCKHARDT; Imlay (tab. 10)

2002 *Sequeirosia (Gemmellarites) trichoplocoides* BURCKHARDT; López-Palomino (p. 51, lám. 3, 7)

**Material:** 14 ejemplares, 4 de ellos con conservación de varias espiras; el resto corresponden a fragmentos de vuelta. La mayoría de ellos son impresiones y en algunos se observa parcialmente el relieve en los flancos. Asimismo, algunos presentan deformación reflejada en el alargamiento del ejemplar (53-1), lo cual obviamente repercute en los parámetros dimensionales (ver Tabla de parámetros mensurables).

## Dimensiones:

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/H	Ci/2	Ci
LM-EP 24-1	60*	28*	0.46	-	-	-	-	-	-
	50.5*	21	0.41	-	-	-	-	19*	41
LM-EP 28-2	62*	28	0.45	19.5	0.31	-	-	21*	45*
	55	24	0.43	17	0.30	-	-	21-22*	-
LM-EP 52A-1	65*	27*	0.41*	22.5*	0.34*	-	-	20*	-
LM-EP 52B-1	56*	24	0.42*	20*	0.35*	-	-	-	-
	42*	18	0.42*	15*	0.35*	-	-	25	-
LM-EP 51-1	47*	19.5	0.41*	16*	0.35*	-	-	21	42*
	33	13	0.39	11.5	0.34*	-	-	21	-
LM-EP 53-1	88	36	0.40*	31	0.35	-	-	-	-
	64	24	0.37	23	0.35*	-	-	21	43*

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** Concha con enrollamiento semievoluto, en la mayoría no es posible observar claramente la sección de la vuelta; sin embargo, en algunos fragmentos es posible inferir una sección de la vuelta de ovalada a subcuadrática con flancos ligeramente aplanados. Región umbilical amplia.

La ornamentación comprende en vueltas internas y medias costillas agudas, finas, numerosas; inician en la muralla umbilical, mostrando un reforzamiento en el borde umbilical y recorren el flanco de manera prorsiradial. Dichas costillas inicialmente se presentan simples y se bifurcan en el último tercio del flanco ó ligeramente más abajo, existen costillas residuales. Conforme avanza el desarrollo ontogenético las costillas se vuelven progresivamente más espaciadas; además se observa cierta complicación en el patrón de costulación asociada con la presencia de constricciones. Dichas constricciones se observan ligeramente amplias y profundas; tal es el caso en el ejemplar LM-EP 24-1, el cual en la parte final de la última vuelta conservada presenta una constricción poco profunda y ligeramente más amplia que los espacios intercostales.

**Afinidades y discusión:** El desarrollo evolutivo, ombligo amplio y el patrón de costulación, hacen a estos ejemplares semejantes a los asignados al subgénero *Gemmellarites*.

Se realizó la comparación con algunas especies asignadas a este subgénero, en particular con *Sequeirosia (Gemmellarites) trichoplocus* y *S. (G.) sp. nov.* A de Meléndez (1989) y se vislumbró que presentan similitud con la especie *trichoplocus* en el número de costillas (al

menos por media vuelta); aunque a diámetros similares son más evolutos. En cuanto a la fauna mexicana *S. (G.) trichoplocoides* (= *Dichotomosphinctes trichoplocoides* en Burckhardt, 1912) comparten características morfológicas y dimensionales, por lo que fueron asignados a esta especie.

**Distribución estratigráfica:** Sección LM-EP (niveles 24, 28, 29, 33, 35, 48, 49, 50, 51, 52A, 52B, 53, 55).

**Distribución geográfica:** Meléndez (1989) menciona que el subgénero *Gemmellarites* ha sido registrado en las Provincias Mesogea y Submesogea (Plataforma Meridional Europea), Sicilia, Jura Francés y sureste de Francia, Europa central, España (Cordillera Ibérica y Cordilleras Béticas). En México la especie *trichoplocoides* se registró en San Pedro del Gallo, Durango, y en Tamán, San Luis Potosí.

**Edad:** Este género ha sido asignado por Meléndez (1989) para el Oxfordiano medio (Zona *antecedens*) al Oxfordiano tardío (Zona *bifurcatus*). Tomando en cuenta que el registro más antiguo de este subgénero es Oxfordiano medio (Zona *antecedens*) y que en un nivel por arriba (nivel 61) del último registro de estos ejemplares se reconoció a *Otosphinctes*; cuyo registro más alto es para del Oxfordiano medio (Zona *transversarium*), la edad asignada se ubica en un rango estratigráfico entre el Oxfordiano medio (Zona *plicatilis*, Subzona *antecedens*-Zona *transversarium*).

*Sequeirosia* sp.

(Lámina 6, Figura 7)

**Material:** Un ejemplar correspondiente a una impresión con cierto grado de deformación (ligeramente alargado).

**Descripción:** Concha serpenticonca, evoluta y ombligo amplio. Debido a la conservación y/o recubrimiento en vueltas internas-vueltas medias, no se observa claramente el patrón de costulación, mientras que en vueltas externas se pueden presentar costillas simples y bifurcadas a partir del último tercio del flanco, las costillas son finas, densas y prorsirradiadas; siendo ligeramente menos densas en la vuelta más externa conservada. Casi al final de la concha se observa un espacio intercostal ligeramente más amplio y profundo; el cual podría corresponder a una constricción.

**Afinidades y discusiones:** El desarrollo evolutivo, ombligo amplio y el aspecto general de la costulación son rasgos que permiten asignarlos al género *Sequeirosia* MELÉNDEZ; sin embargo, dado el estado de conservación la asignación subgenérica y específica queda abierta en espera de más material.

Los ejemplares en estudio se compararon con algunas especies de los subgéneros *Sequeirosia* y *Gemellarites*; desafortunadamente el estado de conservación y lo escaso del material, no permiten hacer una comparación detallada. De manera general, es semejante a los que Meléndez (1989, lámina 14, figs. 2-5; lámina 15, figs. 3-4) asigna a la especie *trichoplocus*, tanto por las costillas finas, densas, como la presencia de costillas simples y bifurcadas en el último tercio del flanco.

**Distribución estratigráfica:** Sección LM-EP (nivel 52A).

**Distribución geográfica:** El género *Sequeirosia* se ha registrado en España en las Provincias Mesogea y Submesogea y en México en la región Tuape-Cucurpe, Sonora.

**Edad:** Meléndez (1989) registra especies de este género desde el Oxfordiano medio, Zona *antecedens* al Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*. En México Villaseñor *et al.* (2005) registran un ejemplar para el Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*. Tomando en cuenta el registro más antiguo de este género (Oxfordiano medio, Zona *antecedens*) y que se encuentra entre los registros de *Otosphinctes* cuya última presencia es en el Oxfordiano medio (Zona *transversarium*), la edad asignada es en un rango dentro del Oxfordiano medio (Zona *plicatilis*, Subzona *antecedens*-Zona *transversarium*).

Familia Ataxioceratidae BUCKMAN, 1921

Subfamilia Ataxioceratinae BUCKMAN, 1921

Género *Subnebrodites* SPATH, 1925

*Subnebrodites* sp.

(Lámina 7, Figuras 1-2)

**Material:** Constituido por 13 ejemplares correspondientes a impresiones, algunas de ellas presentan mal estado de conservación. Algunos (TEN-1 60-1, TEN-1 62-1 y TEN-1 79-1) están ligeramente deformados (alargados).

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	Ci	Ci/2
TEN-1 59-1	57*	28	0.49	17	0.29	-	-
	47	21	0.44	13	0.27	-	15
TEN-1 79-1	57	29*	0.50	*17	0.29	32*	16-17
	51	26	0.50	*14	0.27	31*	15*
	42	21	0.50	*11.5	0.27	30*	15
TEN-1 60-1	40.8	19.5	0.47	11.5	0.28	32	17
TEN-1 61-1	47	23	0.48	13	0.27	30-31	16

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** Conchas serpenticonas, con enrollamiento evolutivo. Región umbilical amplia, con borde y muralla umbilical imperceptibles por la conservación.

En general, debido a la conservación y/o recubrimiento de las vueltas, tanto en vueltas internas como medias no es posible reconocer claramente el tipo de costillas presentes; sin embargo, en uno (TEN-1 59-1) se puede distinguir la presencia de costillas simples y bifurcadas cuyos puntos de división se da un poco arriba de la mitad del flanco. Asimismo, se observan algunas costillas residuales. En la vuelta externa la ornamentación comprende costillas fuertes, ligeramente prorsirradiadas, el espacio intercostal se vuelve progresivamente más amplio, siendo en vueltas internas ligeramente más densicostadas. En algunos ejemplares se observan constricciones ligeramente profundas y un poco más amplias que el espacio intercostal.

**Afinidades y discusiones:** A pesar de su estado de conservación, es posible asignarlos al género *Subnebrodites*, principalmente por su patrón ornamental; el cual involucra costulación simple, bifurcada y residual. Cabe mencionar que se ha discutido sobre las afinidades morfológicas de las subfamilias Ataxioceratinae y Passendorferiinae (Pérez-Urresti *et al.*, 1996) y de manera particular las semejanzas del género *Subnebrodites* (Ataxioceratinae) con representantes del género *Geyssantia* (Passendorferiinae). Fue Meléndez (1989) quien reconoció similitud entre el ejemplar determinado como *Geyssantia* sp. nov. A, y ciertas formas de *Subnebrodites* alemanes figurados por Nitzopoulos (1973

en Meléndez, 1989); asimismo, Caracuel y Olóriz (1997) discuten las afinidades morfológicas de su material con algunos *Subnebrodites* registrados por Schairer (1989), pertenecientes a los grupos *planula*, *laxevolutum* e incluso *schroederi* principalmente por su aspecto “idoceroide”. En el caso particular de los ejemplares aquí estudiados presentan también características compartidas entre estos géneros; principalmente en el patrón de costulación; sin embargo, no se presenta en vueltas internas la discontinuidad medio-ventral interrumpiendo las costillas, característica del género *Geysstantia*.

Dentro de las especies del género *Subnebrodites*, las mayores semejanzas son con las especies *planula* y *laxevolutum*. Difieren de *laxevolutum* por la presencia de constricciones que aunque en nuestros ejemplares no son tan evidentes, es posible diferenciarlas de los espacios intercostales. Por otro lado, presentan costulación menos fina y densa, más semejante a *planula*. Debido al poco material y su mal estado de conservación, es probable que estos pertenezcan al género *Subnebrodites*, posibilitando que trabajos de campo posteriores permitan dar certidumbre a esta asignación.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (niveles 57, 59, 60, 61, 62, 63B, 66, 77, 79, 81, 82, 101).

**Distribución geográfica:** España: Cordilleras Béticas; Irán; Alemania: Franconia, Bavaria; Bulgaria; Estados Unidos: Cotton Valley; México: Tenango, Hidalgo.

**Edad:** Myczynski *et al.* (1998) interpretaron una edad de Oxfordiano tardío, Zona *bimammatum*-parte baja de la Zona *planula* a la asociación con *Praeataxioceras*, *Euaspidoceras* y *Subnebrodites* o *Enayites* en los depósitos del sur de Estados Unidos. Aquí se asigna una edad de Oxfordiano tardío, Zona *bimammatum* sin mayor precisión, por encontrarse asociado con *Physodoceras*; aunque, no se descarta un alcance más alto pudiendo llegar hasta la parte baja de la Zona *planula*.

Familia Aspidoceratidae ZITTEL, 1895

Subfamilia Euaspidoceratinae SPATH, 1931

Género *Euaspidoceras* SPATH, 1931

*Euaspidoceras* (*Euaspidoceras*) sp. cf. *oconnellae* (SÁNCHEZ-ROIG, 1920)

(Lámina 7, Figuras 3-5)

**Sinonimia:**

1920 *Aspidoceras o'connellae* SÁNCHEZ-ROIG (p. 30, lám. 13, figs. 1, 1a).

1951 *Euaspidoceras o'connellae* (SÁNCHEZ-ROIG); Sánchez-Roig (p. 70, lám. 8, fig. 3; lám. 11; lám. 12, figs. 1-3; lám. 13, figs. 1-2)

1968 *Euaspidoceras o'connellae* (SANCHEZ-ROIG); Judoley y Furrázola-Bermúdez (p. 114, lám. 71, figs. 2 a-c)

1976 *Euaspidoceras (Euaspidoceras) oconnellae* (SÁNCHEZ-ROIG); Wierzbowski (p. 234, lám. 8, fig. 11).

2002 *Euaspidoceras (Euaspidoceras) oconnellae* (SÁNCHEZ-ROIG); López-Palomino (p. 103, lám. 7, fig. 1).

**Material:** Un ejemplar correspondiente a fragmocono, al final de la concha presenta rasgos suturales en la región ventral y está ligeramente deformado.

**Descripción:** Concha evoluta con sección de la vuelta subcuadrada, flancos aplanados y región ventral de ligeramente redondeada a aplanada. Región umbilical amplia.

La ornamentación está constituida por dos hileras de tubérculos espinosos; una de ellas localizada en el borde periumbilical y la otra en el borde lateroventral, estos últimos más prominentes. Costillas simples, gruesas que inician en el tubérculo periumbilical y atraviesan el flanco rectas hasta unirse con el tubérculo lateroventral donde detienen su crecimiento. Región ventral lisa.

**Afinidades y discusiones:** El ejemplar presenta los rasgos típicos del género y subgénero *Euaspidoceras* y al compararse con los ejemplares cubanos y mexicanos de especies asignadas a este subgénero se concluye que la especie cubana *oconnellae*, es con la que comparte mayor semejanza, principalmente en la sección de la vuelta, número de tubérculos por vuelta, flancos aplanados y región ventral ligeramente redondeada. Cabe mencionar que Myzycynski y Brochwicz-Lewinski (1980) señalan que la especie *oconnellae* es muy similar a la especie europea *hypselum*, especialmente el ejemplar figurado por Quenstedt; asimismo, agregan que la fauna cubana de las formaciones Jagua y Francisco son muy similares a las especies europeas, especialmente aquellas de la parte baja de la Zona *bimmamatum* y posiblemente la cima de la Zona *bifurcatus*. También

dentro de las especies pertenecientes a este subgénero con características similares se puede mencionar las especies *vignalenses* e *imlayi*; sin embargo, estas presentan mayor número de tubérculos por vuelta; e *imlayi* presenta la hilera de tubérculos periumbilicales en posición ligeramente más baja. El resto de las especies presentan diferencias más marcadas, principalmente región ventral más amplia y/o más redondeada y flancos convexos (no tan aplanados), así como tubérculos más prominentes.

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (nivel 44).

**Distribución geográfica:** Cuba: Provincia del Pinar del Río; México: Tamán, San Luis Potosí, Tenango, Hidalgo.

**Edad:** Wierzbowski (1976) registra esta especie en el miembro Jagua Vieja al cual le asigna una edad oxfordiana, sin mayor precisión; este miembro fue posteriormente asignado al Oxfordiano medio, Zona *transversarium* a la parte basal de la Zona *bifurcatus* (Myczynski, 1976). En México, López-Palomino (2002) reconoce un ejemplar de esta especie y le asigna una edad de parte inferior de Zona *bimammatum*. Este género presenta un amplio rango estratigráfico, y por ello la edad asignada toma en cuenta su registro por arriba de *Vinalesphinctes* y su coexistencia con *Passendorferia*; es decir Oxfordiano tardío (posiblemente parte alta de Zona *bifurcatus*).

*Euaspidoceras (Euaspidoceras) spp.*

**Material:** Cinco fragmentos de vuelta de gran tamaño, en mal estado de conservación.

**Descripción:** Los ejemplares corresponden a fragmentos de vuelta y debido a que se encuentra en mal estado de conservación no es posible realizar una descripción más detallada. Se observan los flancos ligeramente redondeados resultando en una sección ovalada. Presentan dos hileras de tubérculos, una en posición periumbilical y otra lateroventral; estos últimos ligeramente más prominentes y anchos.

**Afinidades y discusiones:** Su estado de conservación no permite hacer una asignación específica; sin embargo, por el tipo de costulación y la presencia de las dos hileras de tubérculos, así como también por las estrías de la concha, se asigna al subgénero *Euaspidoceras* SPATH, 1931.



**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (nivel 44).

**Distribución geográfica:** El subgénero *Euaspidoceras* se distribuye en N. África, Kenia, Tanganica, Madagascar, Sinai-Siria-Donetz-Caucaso, Persia-Cutch-Indonesia, Cuba, Chile, México: Tamán, San Luis Potosí, Tenengo, Hidalgo.

**Edad:** Según Arkell *et al.* (1957) el subgénero *Euaspidoceras* se distribuye en el Jurásico Medio, Calloviano tardío al Jurásico Tardío, Oxfordiano tardío. En este trabajo, se le asigna la edad de Oxfordiano tardío (posiblemente parte alta de Zona *bifurcatus*) tomando en cuenta el registro de *Vinalesphinctes* en niveles inferiores y a su coexistencia con *Passendorferia*.

Género *Physodoceras* HYATT, 1900

*Physodoceras* sp. cf. *wolfi* (NEUMAYR, 1873)

(Lámina 7, Figuras 6-7)

**Sinonimia:**

1873 *Aspidoceras wolfi* Neumayr (p. 195, lám. 38, figs. 5 ab).

1874 *Aspidoceras insulanum* Gemmellaro (p. 123, lám. 14, fig. 4).

1879 *Aspidoceras circumspinosum* Oppel; Fontannes (p. 97, lám. 13, figs. 5a, b).

1887 *Ammonites inflatus macrocephalus* Quenstedt (p. 1022, lám. 116, fig. 20).

1887 *Ammonites inflatus* Quenstedt (p. 1035, lám. 118, fig. 10).

1906b *Aspidoceras contemporaneum* Favre, Burckhardt (p. 32, lám. 5, figs. 1-4).

1978 *Physodoceras acanthicum wolfi* (Neumayr); Olóriz (p. 305, lám. 22, fig. 3).

1978 *Physodoceras insulanum* (Gemmellaro); Olóriz (p. 255, lám. 22, fig. 3).

1978 *Physodoceras contemporaneum* (Favre); Olóriz (p. 257, lám. 22, figs. 5a, b).

1985 *Physodoceras wolfi* (Neumayr); Checa (p. 134, lám. 24, figs. 5, 6; lám. 25, figs. 1-4).

**Material:** Cinco ejemplares. El ejemplar 66-1 corresponde a fragmocono.

**Dimensiones:**

Ejemplar	Dm	O	O/D	H	H/D	E	E/H
TEN-1 66-1	35	10*	0.28	15	0.	18	1.2

\* Medidas aproximadas.

**Descripción:** Conchas con enrollamiento semi-involuto. La sección de la vuelta de redondeada a subtrapezoidal baja, con máximo espesor cerca de la mitad del flanco, los cuales son redondeados. La región umbilical es poco profunda con muralla umbilical alta y convexa, esto último hace que el borde umbilical sea poco apreciable. La región ventral amplia y redondeada.

El único rasgo ornamental comprende una hilera de tubérculos espiniformes en la región periumbilical, los cuales se dirigen hacia el interior del ombligo, el espacio intertubercular es ligeramente excavado. En el ejemplar TEN-1 102A-1 se observan aproximadamente de 5 a 6 tubérculos por media vuelta.

**Afinidades y discusiones:** El aspecto general y sobre todo la presencia de la hilera periumbilical de tubérculos, permiten situarlos dentro del género *Physodoceras*.

La revisión morfológica, así como de datos mensurables de las especies situadas dentro de *Physodoceras*, permite atribuirlos en la especie *wolffi*, aunque con cierta reserva dado el estado de fragmentación y de conservación de los ejemplares. Por otro lado, al igual que *wolffi*, las especies *altenense* e *insulanum* presentan relaciones E/H más o menos similares a estos, aunque con variaciones menores.

Se diferencian del resto de las especies incluidas dentro de *Physodoceras* por su desarrollo más involuto. En cuanto al crecimiento de la vuelta, la mayoría de las especies varía ampliamente en sus diferentes estados ontogenéticos; sin embargo, es posible mencionar que algunas especies son claramente más globosas (*aveillinum*, *circumspinosum*).

**Distribución estratigráfica:** Sección TEN-1 (niveles 63, 66, 98 y 102A).

**Distribución geográfica:** Europa: Transilvania, Sicilia, Suiza, Suabia, Túnez, España; México.

**Edad:** Checa (1985) asignó al género *Physodoceras* para el Oxfordiano tardío (base de la Zona *bimammatum*) al Kimmeridgiano temprano (Zona *divisum*); mientras que la especie *wolffi* la asigna al Oxfordiano tardío (Zona *bimammatum*)-Kimmeridgiano temprano (parte superior, Zona de *strombecki*). Tomando en cuenta lo anterior, se les asigna una edad de

Oxfordiano tardío (*Zona bimammatum p.p.*). Esta edad se ve reforzada por el registro en niveles inferiores del género *Vinalesphinctes* asignado a *Zona bifurcatus*.

## CAPÍTULO 7. BIOESTRATIGRAFÍA

### 7.1. Introducción a la bioestratigrafía del Oxfordiano

A finales del siglo pasado, Callomon (1992) fue uno de los primeros autores que realiza una propuesta biozonal para el Jurásico de México, la cual esta basada en datos bibliográficos (p. e. Burckhardt, 1906a, b, 1912, 1919-21, 1930; Imlay, 1936, 1937, 1938, 1939, 1943, 1945, 1952, 1953; Cantú-Chapa, 1963, 1969, 1971, 1979, 1980, 1984), y presenta un análisis de los registros de ammonites. Particularmente para el Oxfordiano propone tres horizontes faunísticos que caracterizan las rocas tanto del Oxfordiano medio como del tardío. Los horizontes pertenecientes al Oxfordiano medio, son el denominado horizonte M2 *Perisphinctes durangensis*, cuya edad propuesta es *Zona plicatilis* (no extrema base); y el horizonte M3 *Perisphinctes elizabethaformis* que pertenece a la *Zona transversarium* (no la parte alta); para el Oxfordiano tardío propone el horizonte M4 *Ochetoceras mexicanum* de edad *Zona bimammatum*.

Otra de las propuestas para el Oxfordiano de México, basada en datos de campo y bibliográficos, donde se analizan y correlacionan los registros de ammonites con otras partes del mundo (Cuba, Chile y Estados Unidos), es la de Myczynski *et al.* (1998). En dicho trabajo, se reconoce que las asociaciones más antiguas para el Oxfordiano mexicano están caracterizadas por especies del género *Dichotomosphinctes*, diferenciados en dos grupos: el de *Dichotomosphinctes* inferiores, constituido por las especies *lagunitasensis*, cf. *rota*, *durangensis*, cf. *elizabethaformis*, *promiscus* y cf. *plicatilis*, que se relaciona con las asociaciones europeas de las zonas *vertebrale-antecedens* y, el grupo de *Dichotomosphinctes* superiores, distinguido por las especies *trichoplocoides*, *wartaformis*, cf. *chloroliticus* y cf. *alterneplicatus*; formas que dadas sus características morfológicas han sido relacionadas a especies europeas de las zonas *antecedens* y *transversarium* basal. En discontinuidad, con los grupos anteriores, los autores relacionan el registro de *Praeataxioceras (Discosphinctes) virgulatus* del área de la Huasteca y los “*Perisphinctes*” *virgulatus* asociados a *Metahaploceras neohispanicum*,

*Ochetoceras canaliculatum*, *O. mexicanum* y *O. pedroanum* del área de San Pedro del Gallo, como registros pertenecientes a la Zona *bimammatum* y posiblemente parte de la Zona *planula*.

Las propuestas biozonales más recientes son las realizadas por López-Palomino (2002), más tarde utilizada parcialmente por Olóriz *et al.* (2008) y Villaseñor *et al.* (2012). Éstas re presentan el registro más completo para el Oxfordiano de México. En particular, las propuesta del 2002 y 2008 se basaron en el estudio de una sección aflorante en la ladera del Río Moctezuma, Tamán, San Luis Potosí; la propuesta del 2000 fue la mas general y se establecieron cinco asociaciones faunísticas para un rango estratigráfico que va del Oxfordiano medio (Zona *plicatilis*, Subzona *antecedens*) al Oxfordiano tardío (Zona *bimammatum*, probable Subzona *hypselum*). Cabe mencionar, que debido a que solo se estudió una sección, la autora consideró conveniente hacer una propuesta biozonal no formal para el Oxfordiano, misma que se resume a continuación:

- i) Para el Oxfordiano medio reconoce tres asociaciones, la asociación *Gregoryceras-Dichotomosphinctes* (TAM1-OXF1) para la Zona *plicatilis*, Subzona *antecedens*; la asociación *Gemmellarites* (TAM1-OXF2) para la parte alta de la Zona *plicatilis* a probablemente base de Zona *transversarium*; la asociación *cfr. Larcheria-Cubasphinctes* (TAM-1OXF3) para la parte alta de la Zona *transversarium*.
- ii) Para el Oxfordiano tardío registra la asociación de *Vinalesphinctes* (TAM1-OXF4) para la Zona *bifurcatus* sin mayor precisión y finalmente la asociación *Praeataxioceras-Euaspidoceras* (TAM1-OXF5) para la Zona *bimammatum*.

Asimismo, el trabajo de Villaseñor *et al.* (2012) modifica las propuestas biocronoestratigráficas realizadas hasta el momento y reconocen que la correlación se puede hacer a varios niveles, es decir hay horizontes faunísticos locales, regionales e interregionales para México y en base a ello establecen las posibilidades de correlación (ver figuras 2-4 de estos autores).

Los registros faunísticos y el análisis bioestratigráfico, que aquí se presentan, pretenden profundizar en el conocimiento de la distribución bioestratigráfica de la fauna de

ammonites de la Formación Santiago y de una manera u otra ampliar la más reciente propuesta biozonal para el Oxfordiano de México.

## 7.2. El Oxfordiano en México

### 7.2.1. Oxfordiano medio, Zonas *plicatilis-transversarium*

Como fue mencionado anteriormente, en la interpretación realizada por Myczynski *et al.* (1998), se reconocieron dos asociaciones de *Dichotomosphinctes* caracterizando las zonas *plicatilis* y *transversarium*; asimismo, se menciona que en México estas rocas constituyen las más antiguas dentro del Oxfordiano mexicano. Esta interpretación fue corroborada por nuevos datos de campo registrados por López-Palomino (2002), Villaseñor *et al.* (2004) y Olóriz *et al.* (2008), quienes reconocieron especies asignadas a este subgénero en el centro-este de México, asociados con fauna de gran importancia bioestratigráfica como es el caso del género *Gregoryceras*.

Cabe aclarar que la edad de Oxfordiano tardío interpretada para algunas especies del género *Dichotomosphinctes* asignada por Cantú-Chapa (1969, 1971, 1984) y Contreras *et al.* (1988); ya había sido analizada y reinterpretada como del Oxfordiano medio, zonas *plicatilis-transversarium* por Callomon (1992) y Myczynski *et al.* (1998), aunque con ciertas diferencias entre estos autores.

Recientemente, Cantú-Chapa (2001, 2009a) reporta para pozos de la Plataforma de Campeche el registro de *Ochetoceras* y *Discosphinctes*, primero como de edad Oxfordiana tardía (Cantú-Chapa, 2001) y después (Cantú-Chapa, 2009a) como parte superior del Oxfordiano medio, también se mencionó que representantes de *Ochetoceras* y *Glochiceras* son elementos significativos para reconocer la base del Oxfordiano medio, desafortunadamente el autor no ofreció ningún tipo de argumento respecto a estas conclusiones.

Recientemente, Olóriz *et al.* (2010) dan a conocer el registro de abundante fauna del género *Gregoryceras* para rocas aflorantes en el sur del estado de Veracruz, y con ello se confirma la presencia del Oxfordiano Medio (Zonas *plicatilis* a *transversarium* p.p.) en México.

Por su parte, Villaseñor *et al.* (2012) mencionan un conjunto faunístico más diverso para esta edad, y localmente dentro del rango de *Gregoryceras* reconocen a *Neocampylites delmontanus* y *Mirosphinctes*, y a perisfíntidos relacionados con los géneros *Antilloceras?*, *Cubasphinctes* y “*Subdiscosphinctes*”, formas que les permiten la diferenciación del Oxfordiano medio.

#### 7.2.2. Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*

El reconocimiento y caracterización de faunas correspondientes a la Zona *bifurcatus* en México es infrecuente, de hecho Myczynski *et al.* (1998) mencionan que la ausencia de ammonites característicos de esta zona en México puede ser debida a: 1) un muestreo poco detallado, 2) a condiciones desfavorables para la vida y/o conservación de estos organismos. Cabe señalar que López-Palomino (2002) y López-Palomino *et al.* (2006), aportan datos faunísticos y bioestratigráficos que confirman la primera aseveración de estos autores, ya que al realizar muestreos detallados, recolectaron faunas representadas por el género *Vinalesphinctes* y *Subdiscosphinctes* lo que les permitió el registro de rocas pertenecientes a esta edad en el centro-este de México (secciones TAM-1 y TEN-1). Asimismo, Villaseñor *et al.* (2005), identifican ejemplares de los géneros *Sequeirosia* y *Perisphinctes* (*Dichotomoceras*) para afloramientos de Sonora, a los cuales les asignan una edad de Zona *bifurcatus*.

#### 7.2.3. Oxfordiano tardío, Zona *bimammatum*

Dentro de toda la fauna registrada por los diferentes autores para la Zona *bimammatum* en México, el registro de la especie *Discosphinctes virgulatus* constituye el de mayor importancia para correlaciones del Oxfordiano tardío, ya que como señalan Myczynski *et al.* (1998), el resto de la fauna asociada ha sido reinterpretada para otras zonas; o bien se ha confirmado que tienen un alcance estratigráfico más amplio; tal es el caso de los géneros *Ochetoceras* y *Euaspidoceras*. La presencia de *D. virgulatus* ha sido registrada para México desde 1912 por Burckhardt y corroborada por autores subsecuentes (Imlay, 1939; Cantú-Chapa, 1969, 1971, 1984; Contreras *et al.*, 1988).

Villaseñor *et al.* (2012) reestudian el material de la parte alta del perfil Taman 1, y plantean que ejemplares previamente asignados a *Praetaxioceras*, en realidad corresponden a una nueva especie del género “*Subdiscosphinctes*”. Esto cambia la edad propuesta

anteriormente para la parte alta del perfil TAM-1, de manera que se plantea que sólo esta representado el Oxfordiano tardío (Zona *bifurcatus*) y no la zona *bimammatum* como se propuso por López-Palomino (2002).

### 7.3. Asociaciones de ammonites reconocidas en los perfiles estudiados

A pesar de que la abundancia relativa de ammonites en las secciones estratigráficas estudiadas es baja, la identificación de géneros y/o especies características, aunado al estricto control estratigráfico, permitió el reconocimiento de la distribución bioestratigráfica de la fauna y su más certera interpretación biocronoestratigráfica, al menos a nivel local.

Las asociaciones faunísticas reconocidas en los tres perfiles estudiados, se muestran en las Figuras 8, 9 y 10.

#### 7.3.1. Asociaciones de ammonites del Perfil Tenango 1 (TEN-1)

Del perfil TEN-1, se han reconocido cuatro asociaciones faunísticas, caracterizadas por diversas especies y/o géneros de ammonites, estas asociaciones presentan cierta discontinuidad estratigráfica y se describen a continuación (Figura 8):

La primera asociación está caracterizada por *Neumannia* sp. cf. *cyrilli*, diversas especies de *Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) spp. y *Perisphinctes* (*Dichotomoceras*) sp.

Estratigráficamente por arriba se reconoció la segunda asociación caracterizada por *Vinalesphinctes* (*Vinalesphinctes*) *tenangensis*, *Perisphinctes* (*Cubasphinctes*) sp. cf. *cubanensis*, *Perisphinctes* (*Cubasphinctes*) sp., *Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) *mexicanum*, *Ochetoceras* (*C.*) spp., así como el registro de *Caracolicerias* aff. *dunkeri*, cabe señalar que este género sólo ha sido reportado para el Oxfordiano medio basal de Chile. La tercera asociación esta caracterizada por *Passendorferia* (*Passendorferia*) sp. gr. *tenuis-uptonioides*, *Euaspidoceras* (*Euaspidoceras*) sp. cf. *oconnellae*, *Euaspidoceras* (*Euaspidoceras*) spp., *Phylloceras* sp., *Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) *mexicanum*. Finalmente se reconoció la cuarta asociación de *Physodoceras* cf. *wolffi* y *Subnebrodites* sp. (ver Figura 8).

#### 7.3.2. Asociaciones de ammonites del Perfil La Mesa-El Pescado (LM-EP)

En este perfil, la única asociación faunística reconocida está representada por *Sequeirosia* (*Gemmellarites*) sp., *Sequeirosia* sp. y *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) sp. (ver Figura 9).

#### 7.4. Propuesta bioestratigráfica para el Oxfordiano de la región estudiada en el centro-este de México.

Los datos y análisis bioestratigráfico son parte fundamental de esta investigación, dada la importancia de ubicar temporalmente el material fósil. Debido a que aún no existe una propuesta bioestratigráfica formal para el Oxfordiano de México, se toma como base para la correlación el estándar bioestratigráfico europeo (Cariou *et al.*, 1991, Cariou y Hantzpergue, 1997) y la más reciente propuesta biocronoestratigráfica para el Oxfordiano de América (Myczynski *et al.*, 1998) y en especial para México la de Villaseñor *et al.* (2012).

En este análisis se incluyen los datos obtenidos por la autora en su tesis de maestría (actualmente revisados y publicados por Olóriz *et al.*, 2008 y Villaseñor *et al.*, 2012), ya que es información complementaria para la región (Figura 10).

Se proponen 5 horizontes faunísticos (biohorizontes) cuyo carácter puede ser local, regional dentro de México, o más amplio, según sea la distribución paleobiogeográfica del género y/ o especie que se evalúa, estos biohorizontes caracterizan las rocas del Oxfordiano medio al Oxfordiano tardío.

Para el Oxfordiano medio, se establecen **el biohorizonte de *Gregoryceras*** y el **biohorizonte de *Neumannia* o *Gemmellarites***; mientras que para el Oxfordiano tardío se establece el **biohorizonte de *Vinalesphinctes-Cubasphinctes-Subdiscosphinctes***, el **biohorizonte de *Euaspidoceras*** y el **biohorizonte de *Physodoceras-Subnebrodites*** (Tabla 3).



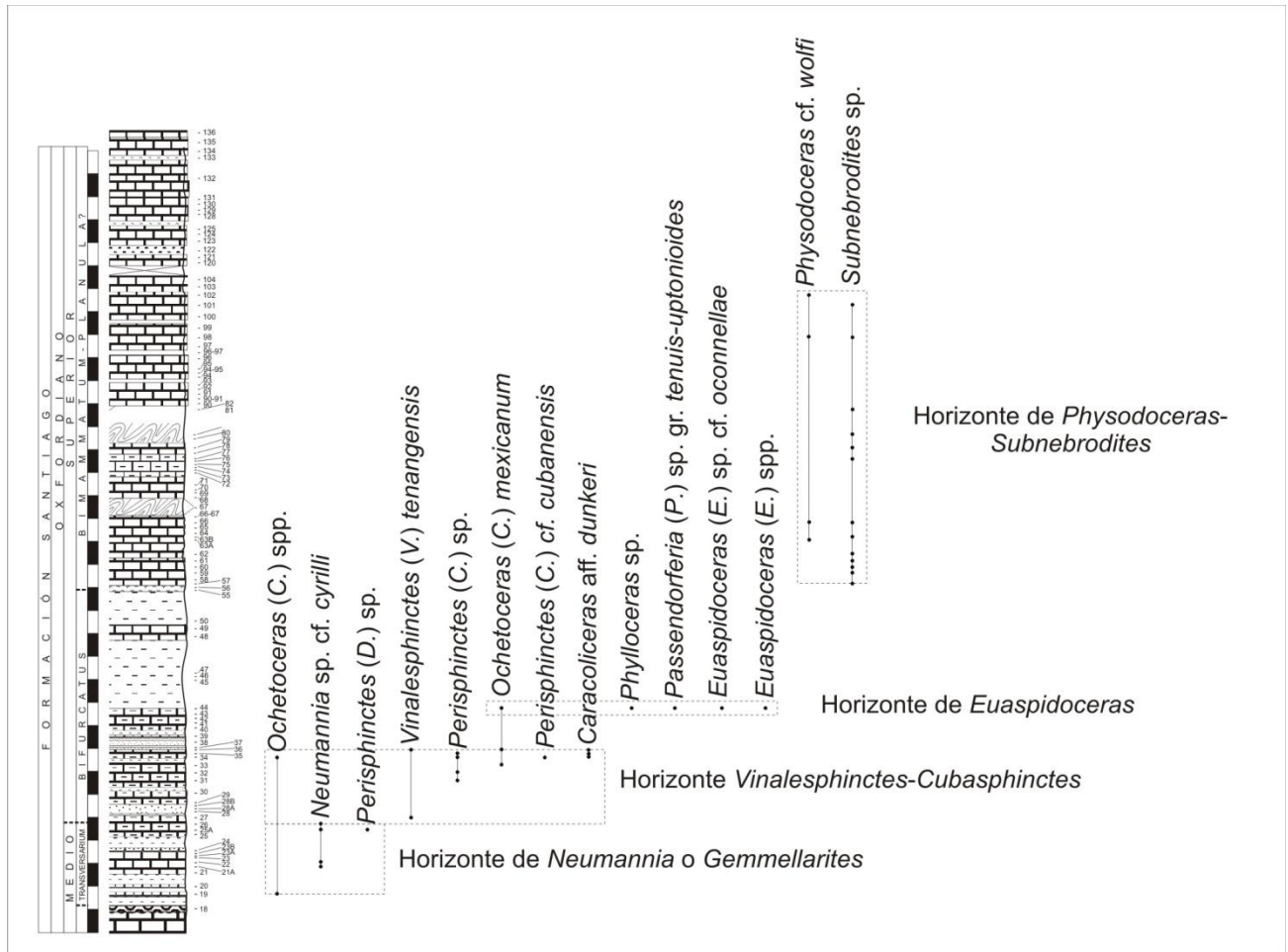


Figura 8. Distribución estratigráfica de la fauna en la Sección Tenango (TEN-1). Rectángulos con líneas discontinuas indican los diferentes biohorizontes reconocidos a lo largo del perfil.

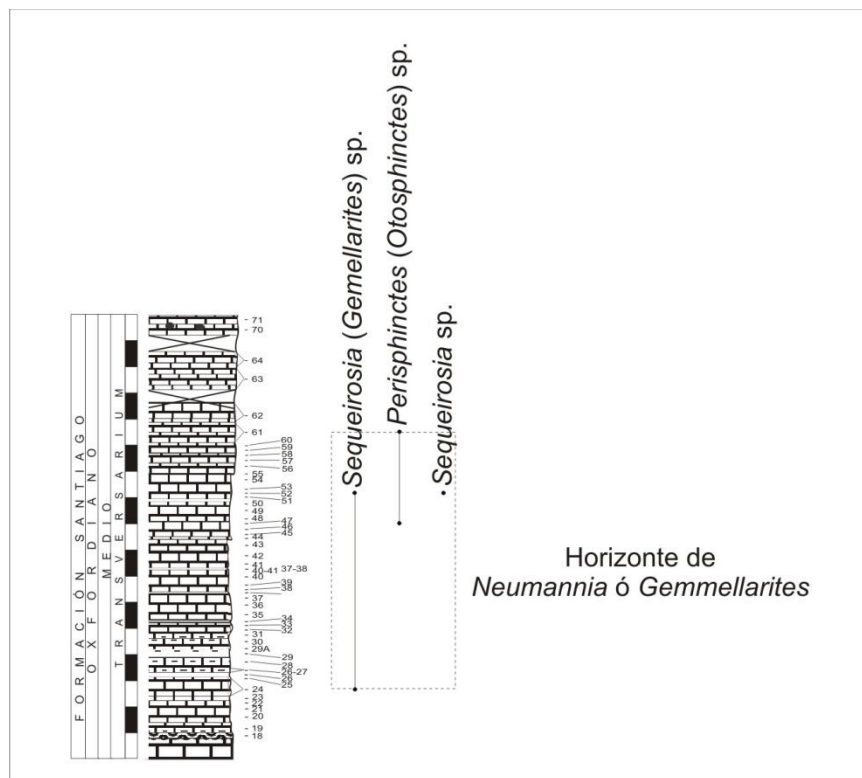


Figura 9. Distribución estratigráfica de la fauna en la Sección La Mesa-El Pescado (LM-EP). Rectángulo con línea discontinua indica el biohorizonte reconocido en el perfil.

#### 7.4.1. Biohorizonte de *Gregoryceras*

Aunque de manera particular, en los dos perfiles estudiados no se reconocieron rocas conteniendo el fósil que caracteriza este biohorizonte, debe señalarse que en la región de Tamán (SLP), zona geográficamente muy cercana a la estudiada aquí; se reconocieron a *Gregoryceras* sp. gr. *chongi-riazi-transversarium* y *Gregoryceras* sp. asociadas con *Ochetoceras* (*Ochetoceras*) sp., *Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) *burckhardti*, *O. (C.)* sp. cf. *mexicanum*, *O. (C.)* sp. cf. *pedroanum*, *Passendorferiinae* gen. y sp. indet. (= *Passendorferia* (*P.*) sp.), *Mirosphinctes* sp., *Perisphinctes* (*P.*) sp., *P. (Dichotomosphinctes)* *durangensis*, *P. (D.)* sp. gr. *chloroolithicus*, *P. (D.)* sp. gr. *plicatilis*, “*Discosphinctes*” sp. gr. *acandai* (= *Subdiscosphinctes* sp.), y *Euaspidoceras* sp. (ver López-Palomino, 2002; Villaseñor *et al.*, 2004; Olóriz *et al.*, 2008). Considerando esta propuesta, así como los registros más recientes de Olóriz *et al.* (2010). Este biohorizonte caracterizado por *Gregoryceras*, tiene un carácter regional que posibilita las correlaciones

a nivel local y regional dentro de México e inter-regional amplio, como ya fue señalado con anterioridad (Villaseñor *et al.*, 2012).

Este biohorizonte sería el equivalente a la biozona TAM-1 OXF1 de López-Palomino (2002). Dentro de la asociación reconocida, el género *Gregoryceras* es el registro más importante bioestratigráficamente hablando; sirviendo como base para la edad asignada a estas rocas dentro de la Zona *plicatilis* (Subzona *antecedens*).

#### 7.4.2. Biohorizonte de *Neumannia* o *Gemmellarites*

Está caracterizado por la presencia de ejemplares asignados a *Neumannia* sp. cf. *cyrilli*.

Cabe señalar que Glowniak (2002) le asigna a esta especie una edad de Oxfordiano medio, Zona *plicatilis* (Subzona *arkelli*) a la Zona *transversarium* (parte inferior de la Subzona *buckmani*) (ver Cuadro 3). Recientemente, Glowniak y Wierzbowski (2007) mencionan que el rango de la especie va desde el biohorizonte *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) *antecedens* en la Zona *transversarium* (Subzona *buckmani*) hasta los niveles estratigráficos más altos del Oxfordiano Medio.

Además, en este biohorizonte se han registrado *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) sp. (perfil TEN-1), *Sequeirosia* (*Gemmellarites*) sp., *Sequeirosia* sp. y *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) sp. (perfil LM-EP), y como fue mencionado anteriormente, el subgénero *Dichotomosphinctes* en México fue interpretado como de una edad oxfordiana, del medio (Burckhardt, 1912 y 1930) al tardío (Imlay, 1939; Cantú-Chapa, 1969, 1971, 1984; Contreras *et al.*, 1988), pero en las interpretaciones más recientes (Callomon, 1992; Myczynski *et al.*, 1998; López-Palomino, 2002; Olóriz *et al.*, 2008) se ha considerado que el registro de *Dichotomosphinctes* se restringe al Oxfordiano medio, Zonas *plicatilis-transversarium*.

Además, la especie *Sequeirosia* (*Gemmellarites*) *trichoplocoides* [= *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) *trichoplocoides*], forma parte de la asociación superior de *Dichotomosphinctes* reconocida por Myczynski *et al.* (1998) de edad Zona *plicatilis* (parte superior de Subzona *antecedens*) a Zona *transversarium* (Subzona *wartae*); mientras que *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) sp. cf. *patturatensis*, es un ejemplar muy próximo a las formas europeas de la Zona *plicatilis* (Subzona *antecedens*).

Por todo lo anterior, se propone que la edad del **biohorizonte de Neumannia o Gemmellarites** es de Zona *plicatilis* (parte alta de la Subzona *antecedens*) a un intervalo indefinido de la Zona *transversarium*. Interpretación que está en congruencia con el hecho de que el equivalente a ésta asociación en el perfil TAM-1 se encuentra en un nivel inmediato superior al registro del **biohorizonte de Gregoryceras** (=TAM-1 OXF1 *Gregoryceras* y *Dichotomosphinctes sensu* López-Palomino 2002) cuya edad ya fue mencionada en párrafos anteriores y, por otro lado se encuentra por debajo del registro de *Vinalesphinctes*, tanto en el perfil TAM-1, como TEN-1.

#### 7.4.3. Biohorizonte de *Vinalesphinctes-Cubasphinctes-Subdiscosphinctes*

López-Palomino (2002) propuso la asociación de *Vinalesphinctes* para el perfil TAM-1, posteriormente también fue reconocida en el perfil TEN-1 (López-Palomino *et al.*, 2006). Para estos autores esta asociación está caracterizada por las especies *Vinalesphinctes* (*Vinalesphinctes*) *tamanensis*, *Vinalesphinctes* (*Vinalesphinctes*) *tenangensis*, *Perisphinctes* (*Cubasphinctes*) *jaworskii*, *Perisphinctes* (*Cubasphinctes*) sp. cf. *cubanensis*, *Perisphinctes* (*Cubasphinctes*) sp., *Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) *mexicanum*, *Campyllites* (*Neoprionoceras*) sp., *Subdiscosphinctes* (*Subdiscosphinctes*) sp. cf. *caribbeanus*, *Subdiscosphinctes* (S.) sp., *Euaspidoceras* (*Euaspidoceras*) sp.

La edad asignada por los autores antes señalados para esta asociación en México es de Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus pp.* Dicha edad está basada en la presencia de los géneros *Vinalesphinctes*, *Subdiscosphinctes* y *Cubasphinctes* cuya asociación en Cuba ha sido registrada para la Zona *bifurcatus* y que ha sido evaluada por Myczynski *et al.* (1998).

Respecto a la biozona TAM1-OXF3 propuesta por López-Palomino (2002), caracterizada por cfr. *Larcheria* y *Cubasphinctes*, los nuevos datos (López-Palomino *et al.*, 2006 y Villaseñor *et al.*, 2012) permiten la reinterpretación del alcance del género *Cubasphinctes*, siendo más amplio del que se reconoce para Cuba como fue reinterpretado por Myczynski *et al.* (1998). Es importante señalar que los registros de cfr. *Larcheria* mencionados por López-Palomino (2002), deben ser reevaluados cuando se cuente con material mejor conservado.

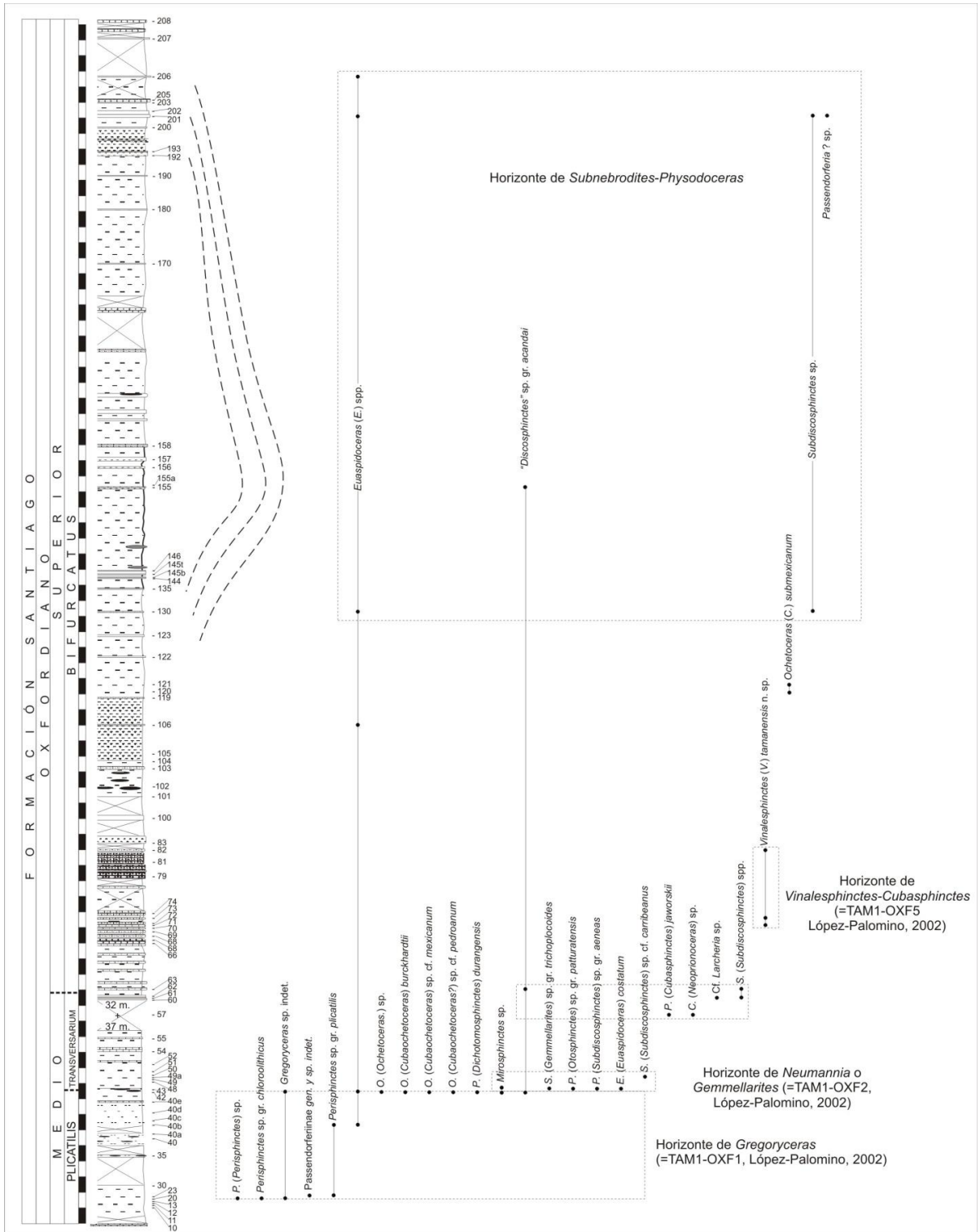


Figura 10. Distribución estratigráfica de la fauna en la Sección Tamán (TAM-1). Modificado de López-Palomino (2002), con base en los datos de López-Palomino *et al.* (2006), Olóriz *et al.* (2008) y Villaseñor *et al.* (2012). Rectángulos con líneas discontinuas indican los diferentes biohorizontes reconocidos a lo largo del perfil.

#### 7.4.4. Biohorizonte *Euaspidoceras oconnellae*

Este biohorizonte se reconoce claramente en el Perfil Tenango y como previamente fue señalado por Villaseñor *et al.* (2012) se trata de un registro claro por arriba de los registros de *Vinalesphinctes* y su edad puede ser interpretada como Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*.

#### 7.4.5. Biohorizonte de *Physodoceras-Subnebrodites*

Esta propuesta de biohorizonte debe tomarse con reserva hasta contar con más y mejor material, ya sea que se recolecte en la zona o que se registre en otras regiones. Como su nombre lo indica se encuentra caracterizado por las especies *Subnebrodites* sp. y *Physodoceras* cf. *wolffi*, cuyos géneros se han reconocido para el Oxfordiano tardío, Zona *bimammatum*, pudiendo alcanzar parte de la Zona *planula* de Estados Unidos, Chile y México (Myczynski *et al.*, 1998). En particular la especie *Physodoceras wolffi* tiene un alcance estratigráfico de Oxfordiano tardío (Zona *bimammatum*) al Kimmeridgiano temprano (parte superior, Zona de *strombecki*) (Checa, 1985). Es importante mencionar que Myczynski *et al.* (1998) interpretaron una edad de Oxfordiano tardío, Zona *bimammatum*-parte baja de la Zona *planula* a la asociación con *Praeataxioceras*, *Euaspidoceras* y *Subnebrodites* o *Enayites* en los depósitos del sur de Estados Unidos. Con base en lo anterior, la edad que se asigna a este biohorizonte con cierta reserva es de Oxfordiano tardío, Zona *bimammatum* a posiblemente Zona *planula*.

#### 7.5. Correlación bioestratigráfica de las secciones TEN-1, LM-EP y TAM-1

De manera general, cabe mencionar que se han reconocido rocas del Oxfordiano medio al Oxfordiano tardío; sin embargo, los registros de los biohorizontes propuestos, no se han podido constatar en los tres perfiles analizados. Por ello la correlación regional es en cierta manera limitada. La fauna registrada en los tres perfiles permite determinar que la Formación Santiago en el centro-este de México es de edad Oxfordiano medio (Zona *plicatilis*) al Oxfordiano tardío (Zona *bifurcatus*) y probablemente Zona *bimammatum-planula*?. En la Figura 11 se muestra la propuesta de correlación de los perfiles estudiados, donde se aprecia claramente, que hasta el momento, el perfil más completo es el perfil TAM-1, y en el perfil LM-EP sólo se pudieron reconocer rocas el Oxfordiano medio

(zonas *plicatilis-transversarium*), ya que la parte alta está mal expuesta y por ello el muestreo no se pudo realizar adecuadamente.

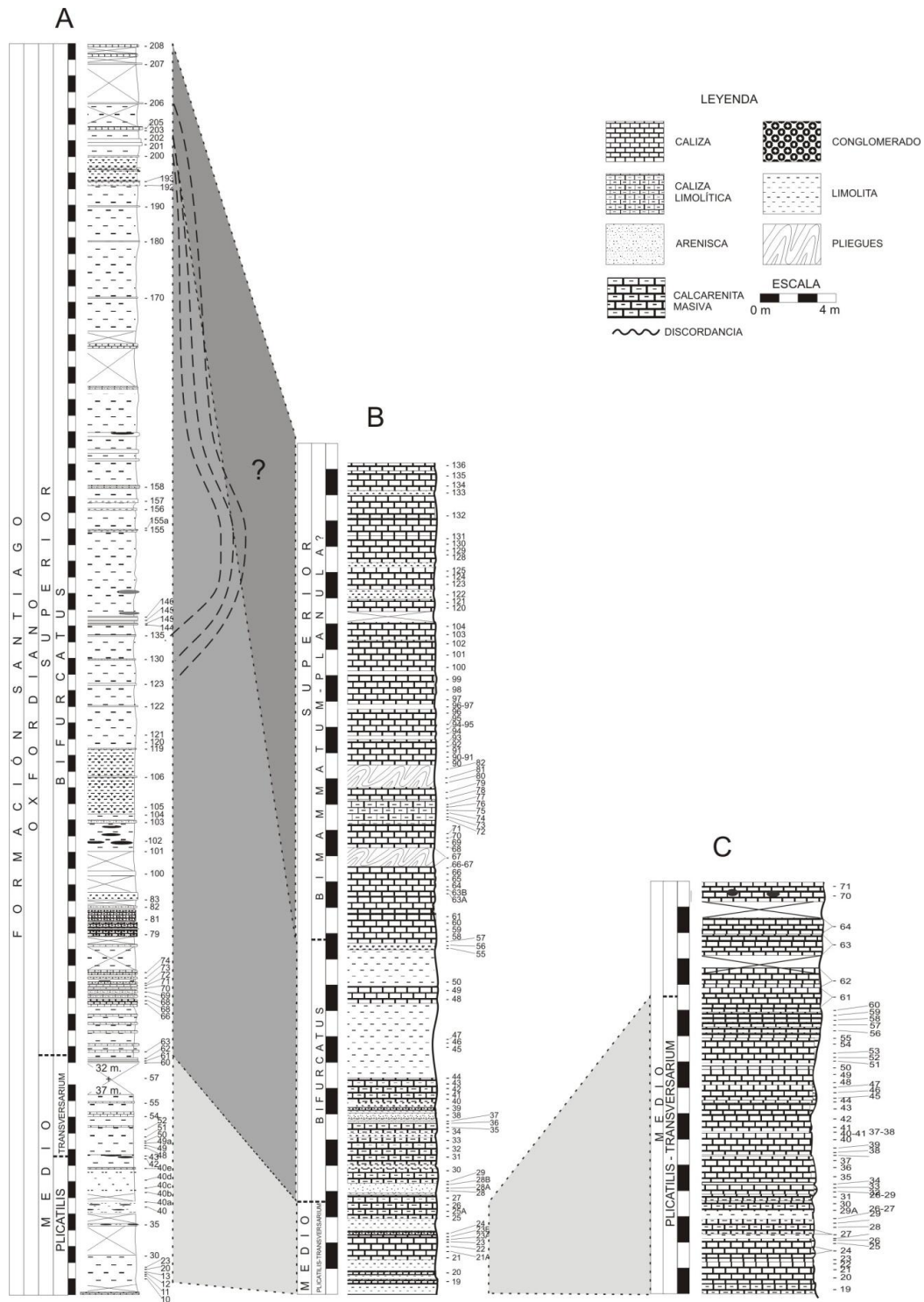


Figura 11. Correlación estratigráfica de las secciones estudiadas, A) Perfil TAM-1, B) Perfil TEN-1, C) Perfil LM-EP.

		PROVINCIAS MEDITERRANEA Y SUBMEDITERRANEA		MEXICO																	
		ZONAS	SUBZONAS	Burckhardt (1930)	Cantú-Chapa (1969, 1971, 1984)	Rangin (1977)	Olóriz et al. (1990)	Callomon (1992)	Myczynski et al. (1998) Sierra Madre North-E   East	López-Palomino (2002)	Villaseñor et al. (2002, 2004)	López-Palomino et al. (2006)	Olóriz et al. (2008)	Cantú-Chapa (2001, 2009a)	Olóriz et al. (2010)	Villaseñor et al. (2012)	ESTE TRABAJO				
OXFORDIANO	SUPERIOR	PLANULIA	Galar																		
			Planula																		
		BIMAMMATUM	Hauffianum	"Couches à Ochotoceras" Ochetoceras canaliculatum, O. mexicanum	Perisphinctes (Discosphinctes) virgulatus, Dichotomosphinctes aff. elisabethaeformis, Ochetoceras pedroanum, O. aff. mexicanus, Campyulites (Neoprioceras) mexicanum, Euspidoceras sp.	Perisphinctes (Discosphinctes) cf. caribeus, P. (Dichotomosphinctes) cf. lagunitasensis, P. (Dichotomosphinctes) cf. plicatilis	Orthosphinctes (Praestarioceras)	M4 Ochetoceras mexicanum		Mh   Pr-Och   Eu	TAM1-0XF5 Praestarioceras-Euspidoceras									?	
			Bimammatum																		
			Berrense																		
	BIFURCATUS	Grossouvrei																			
		Stenocycloides																			
	MEDIO	TRANSVERSARIUM	Rotoides	"Couches à Perisphinctes d., gr. plicatilis" Perisphinctes durangensis, P. lagunitasensis, P. cf. rota, P. cf. plicatilis, P. chloroolithicus, P. trichoplocoides, P. elisabethaeformis, P. cf. alternaplicatus, Neumyria cressicoosta, N. pichleriformis																	
			Schilli																		
			Luciaeformis																		
Parandieri																					
PLICATILIS		Antecedens																			
	Vertebrale																				

Cuadro 4. Cuadro de correlación para el Oxfordiano medio-superior de México. Propuestas de autores principales han sido reinterpretadas; la de Callomon esta como originalmente fue propuesta con adecuaciones menores. La discontinuidad en las asociaciones de ammonites se representan: (rallado horizontal para rango bioestratigráfico no preciso) . El estándar Europeo ligeramente adaptado de Cariou y Hantzpergue (1997).



A nivel interregional no se han identificado los fósiles índice de la biozonas propuestas en el estándar bioestratigráfico europeo y menos aún los de las subzonas, no obstante dados otros registros comunes con faunas europeas, estadounidenses, cubanas y/o chilenas, se amplian las posibilidades de correlación bioestratigráfica a escala mundial lo que apoyará interpretaciones paleobiogeográficas futuras (Cuadro 4).

## CAPÍTULO 8. ASOCIACIONES Y TAFONOMIA DE MACROINVERTEBRADOS

### 8.1. Composición faunística general

De los dos perfiles estudiados, se analizó un total de 3052 ejemplares y fragmentos, de los cuales 347 fueron ammonites, 2166 braquiópodos y 539 bivalvos (ver espectros en Figuras 12 y 13). Los ammonites constituyen el 11.3% de las asociaciones fósiles, y el restante 88.7% organismos bentónicos como braquiópodos (71.3%), y bivalvos (17.7%). En los ammonoideos se reconocieron 4 grupos: perisphinctidos (92.7%), haploceratidos (4%), euaspidoceratidos (3%) y otros grupos con representación fortuita (0.3%). No se registraron otro tipo de macroinvertebrados o vertebrados.

### 8.2. Características tafonómicas generales

La abundancia de restos fósiles por volumen de roca (250 cm<sup>3</sup>) en los perfiles analizados es baja; sin embargo, existen algunos niveles estratigráficos cuya relación abundancia/volumen de roca es muy alta (p.e. Niveles 34, 36, 44 del Perfil TEN-1). El grado de conservación varía según el grupo taxonómico; en ammonites es en general mala, y la forma de fosilización está representada por impresiones y escasos moldes internos y externos de carcasas mayoritariamente fragmentadas; la preservación de la concha es muy baja y cuando se presenta es neomórfica. Dentro de los organismos bentónicos, la conservación es buena en braquiópodos aunque generalmente se encuentran desarticulados, pero poco fragmentados, con alto porcentaje de conservación de la concha, y los bivalvos no presentan concha conservada, están predominantemente desarticulados y la fragmentación en este caso es alta.

El tamaño dominante de los restos fósiles esta en un rango menor a 30 mm, los tamaños mayores por regla son ammonites. La posición predominante dentro del estrato es la

concordante; sin embargo, en braquiópodos hay un porcentaje bajo de restos en posición inclinada. No hay presencia de epibiontes macroscópicos ni de microorganismos incrustantes.

### 8.3. Caracteres Tafonómicos por perfil estudiado

#### Perfil Tenango (TEN-1) (Figura 12)

##### 8.3.1. Asociaciones faunísticas

El perfil TEN-1 presentó la mayor abundancia y diversidad en contenido fósil, esta compuesto de ammonites y organismos bentónicos (braquiópodos y bivalvos). Se registró un total de 2749 ejemplares y/o fragmentos, de los cuales 328 son ammonites, 1940 braquiópodos y 481 bivalvos (ver Figura 12), los organismos bentónicos representan el 88% (70.5% braquiópodos y 17.5% bivalvos) de la asociación; mientras que los ammonites constituyen únicamente el 12%. La composición de las asociaciones varía poco en sentido estratigráfico, hay variaciones principalmente en las relaciones ammonites / bivalvos, es decir cuando aumenta el número de ammonites disminuyen o no se registran bivalvos. Los braquiópodos mantienen una proporción aproximadamente constante (ver diagramas de pay en Figura 12).

##### 8.3.2. Fragmentación

La fragmentación registrada en los restos es variable, y por ello el índice de fragmentación va desde un 3% hasta un 85%, siendo más frecuente el valor de 50% en promedio (Figura 12 B). En la parte baja del perfil (niveles 19 al 25A) el valor promedio es 57%, disminuyendo claramente hasta un 16% (niveles 26 al 32), para elevarse al 59% (niveles 33-36) y posteriormente presentar un aumento aproximadamente constante hasta un 72% (con algún nivel muy bajo del 3%), y después mantenerse en un valor de 57% en promedio en toda la parte alta del perfil. Respecto a la litofacies, no se reconoce una relación entre esta y el índice de fragmentación, ya que las variaciones semejantes del índice de fragmentación se presentan en litologías diferentes.

##### 8.3.3. Tamaño

El estudio del tamaño de los organismos se realizó teniendo en cuenta únicamente a los ejemplares más completos y las mediciones se realizaron utilizando los criterios

determinados para cada grupo (diámetro máximo- ammonites; altura de la concha-bivalvos y braquiópodos).

En la Figuras 12C se muestran los valores por estrato de este parámetro y se puede llegar a la generalización de que predominan los organismos de menor tamaño, es decir < 30 mm, este rango está representado por el 87.79% de los organismos analizados y lo constituye el 87% de organismos bentónicos y algunos ammonites (0.79%); el 12.21% restante es sólo de ammonites, la mayoría de los cuales esta en el rango de tamaño entre 30-99 mm, siendo únicamente 6 ejemplares mayores a 100 mm y uno con 240 mm. No se reconoce una distribución estratigráfica preferencial de tamaños, con respecto a las litofacies determinadas.

#### 8.3.4. Posición en el estrato

Tomando en cuenta la posición de los ejemplares con respecto a la horizontalidad de los estratos, se diferenciaron tres tipos, concordante (entre 0°-10°), inclinado (11°-79°) y vertical (80°-90°). De acuerdo con el grupo taxonómico se reconocen diferencias en la posición, por ejemplo, la mayoría de los ejemplares de ammonites fueron encontrados en posición concordante (97.9%) y sólo el 2.1% en posición inclinada; no se encontraron ammonites en posición vertical (Figura 12D).

En el caso de los organismos bentónicos se presentó una mayor variabilidad reflejada en un 78.6% en posición concordante, 16% en posición inclinada y únicamente 5.52% en posición vertical.

Con respecto a las litofacies, se observa que cuando hay variabilidad en éstas [calizas (mudstone-wackestone), calcarenitas y limolitas], por ejemplo en la parte baja del perfil (Figura 12), la variación de las orientaciones es evidente; es decir, se presenta relativamente mayor porcentaje de organismos verticales (6.4%) e inclinados (17.6 %), no obstante la orientación concordante siempre predomina. Lo anterior podría deberse a una variación en el régimen sedimentario, o a las condiciones de fondo (relativamente mayor, viscosidad y cohesión). Caso contrario, en la parte alta del perfil, de litología es poco variable [caliza (wackestone)] presenta restos fósiles en posición concordante; sin embargo, este tipo de relación no puede interpretarse como concluyente dada la baja cantidad de ejemplares encontrados en estos niveles superiores.

### 8.3.5. Estado diagenético (preservación de la concha) y corrosión

La conservación de la concha no es común, pero cuando está presente, mayoritariamente, es en organismos bentónicos; mientras que en los ammonites casi no se conserva y cuando se preserva es neomórfica. La presencia de concha en bentónicos está representada sólo por el 16.2%, con las siguientes distribuciones en cuanto al grado de conservación: baja 8.29%, media 4.7% y alta 3.25%. Al evaluar la corrosión, se observan variaciones a lo largo del perfil, siendo muy baja (es decir, buena conservación de los niveles 19 al 36), media a alta de los niveles 37 al 59 y nuevamente baja en el resto del perfil, con algunas fluctuaciones (Figura 12E). Cabe mencionar que no se observó diferenciación en porcentaje de conservación de concha entre braquiópodos rinconélidos y terebratúlidos. Asimismo, es importante hacer notar que en el nivel 36 la mayoría de los organismo (braquiópodos y ammonites) se encuentran totalmente recristalizados.

### 8.3.6. Desarticulación

El grado de desarticulación fue alto (77.7%), el 60.7% representa a los braquiópodos y el 17% a bivalvos y fue relativamente homogéneo en toda la sección (Figura 12F); en la parte baja (niveles 19-27) el grado de desarticulación fue mayor al 50% (variando desde el 53.8% al 100%); excepto el nivel 25, donde se presentó una desarticulación del 32%. En niveles posteriores (28-39) la desarticulación es menor al 50% (entre un 35.3% y 48.9%), para después aumentar, manteniéndose alta en el resto de la sucesión estratigráfica (rango de 53.3% al 100%). Nuevamente es previsible que estos últimos valores no sean completamente reales dado el escaso número de registros obtenidos (ver diagramas de pay en Figura 12 donde se incluye en el círculo interno el número de ejemplares analizado. Ver también Apéndice de datos tafonómicos en el disco compacto anexo).

## 8.4. Perfil La Mesa-El Pescado (LM-EP)

### 8.4.1. Asociaciones faunísticas

El perfil LM-EP es muy pobre tanto en abundancia como en diversidad fósil. También está constituido por ammonites y organismos bentónicos (braquiópodos y bivalvos). Se registró un total de 305 ejemplares y/o fragmentos, de los cuales sólo 19 son ammonites, 226 braquiópodos y 60 bivalvos (ver Figura 13A). Como se puede observar, al igual que en el perfil TEN-1, predominan los organismos bentónicos, representados por el 93.7% (74.6%

braquiópodos y 19.1% bivalvos); mientras que los ammonites constituyen únicamente el 6.3%.

#### 8.4.2. Fragmentación

La fragmentación registrada en los restos es variable en todo el perfil, el índice de fragmentación fluctúa de un 15% hasta el 100%. Como se puede observar en la Figura 13B, la mayor variabilidad se presenta en la parte baja del perfil (niveles 19 al 35), donde el índice de fragmentación va del 15% hasta el 85%, presentándose más frecuentemente valores muy cercanos al 50%; en el resto del perfil (excepto en el nivel 59, donde el valor del índice de fragmentación es de 34%), todos los demás valores son igual o mayor al 50%, alcanzando en su mayoría el 100%. Aparentemente no existe una relación entre el índice de fragmentación y las litofacies, por ejemplo en la parte baja del perfil TEN-1 se observan niveles de mudstone y wackestone de braquiópodos con índice de fragmentación similares entre 50-80 % aproximadamente (Figura 12B). Lo único que se puede inferir es una relación entre índices de fragmentación relativamente más bajos en la litofacies mudstone y los valores más altos se presentan en litofacies de wackestone/packstone.

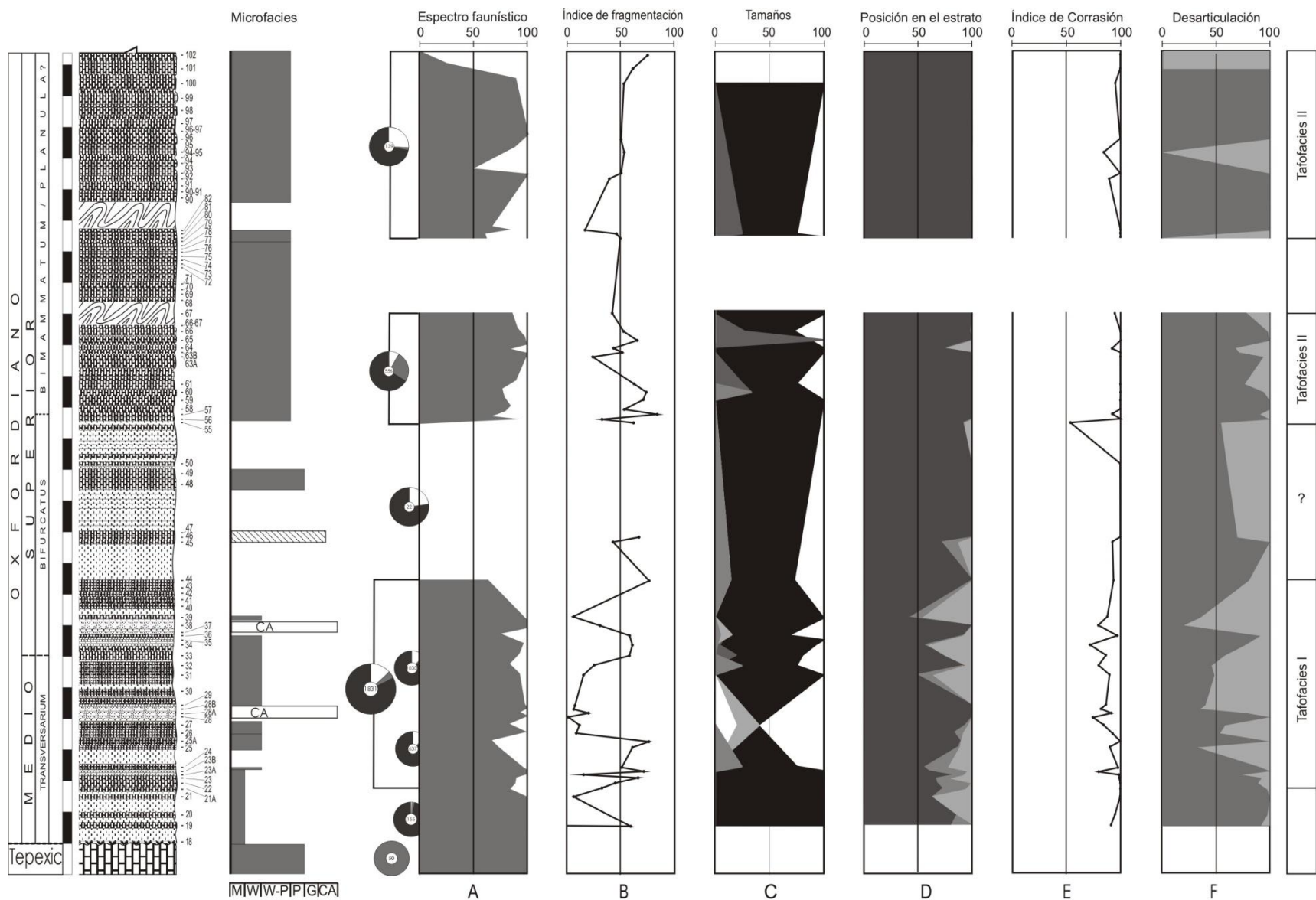


Figura 12. Variables tafonómicas (en porcentaje) e interpretación de tafofacies del Perfil TEN-1. Microfacies (M-mudstone, W-wackestone, P-packstone, G-grainstone, CA-calcareenita. Diagramas de pay (espectros faunísticos diferenciados, gris oscuro braquiópodos, gris medio pelecípodos, blanco ammonites). A. Espectro faunístico general (gris oscuro-bentónicos, blanco-ammonites); B. Índice de Fragmentación. C. Tamaño en mm (negro-<30, gris oscuro-30-59, gris medio-60-89, gris claro-90-119, blanco >120). D. Posición en el estrato (gris oscuro-concordante, gris medio-vertical, gris claro-inclinado). E. Índice de Corrosión. F. Desarticulación (gris oscuro-1 valva, gris claro-2 valvas).

#### 8.4.3. Tamaño

Predominan los organismos de menor tamaño, es decir < 30 mm, este rango está representado principalmente por organismos bentónicos (93.7 %); mientras que los ammonites (6.3 %) constituyen los ejemplares mayores a 30 mm, llegando a presentarse el diámetro mayor de 88 mm. No se reconoce una distribución estratigráfica preferencial de tamaños con respecto a las litofacies reconocidas (Figura 13C).

#### 8.4.4. Posición en el estrato

De manera general, la posición de los restos predominante es la concordante. Los ammonites casi siempre fueron encontrados en posición concordante. En el caso de los organismos bentónicos se presentó una mayor variabilidad, reflejada en un 87.4% en posición concordante, 4.9% posición inclinada y 7.7% en posición vertical. La mayor variabilidad se observa en la parte baja del perfil, presentándose los tres tipos de orientación (organismos verticales 6.4% e inclinados 17.6 %), y la orientación concordante sigue predominando. En el resto del perfil se presentan los ejemplares en orientación concordante (ver Figura 13D).

Cabe mencionar, que en la parte baja del perfil, donde se presenta la variabilidad mencionada anteriormente, corresponde a la litofacies mudstone; mientras que la parte alta con total predominancia de orientación concordante corresponde a litofacies wackestone/packstone.

#### 8.4.5. Estado diagenético (preservación de la concha) y corrosión

Como se mencionó, la conservación de la concha no es común, pero si está presente es en organismos bentónicos; aunque generalmente muy baja y por lo tanto el índice de corrosión fue elevado (70-100%). El comportamiento del índice de corrosión es homogéneo a lo largo de todo el perfil (Figura 13E).

#### 8.4.6. Desarticulación

El grado de desarticulación fue alto (96%), el 76% representado por los braquiópodos y el 20% por bivalvos (Figura 13F). En la parte baja del perfil (niveles 19-28), la desarticulación es variable, presentándose algunos ejemplares con ambas valvas; en el resto del perfil

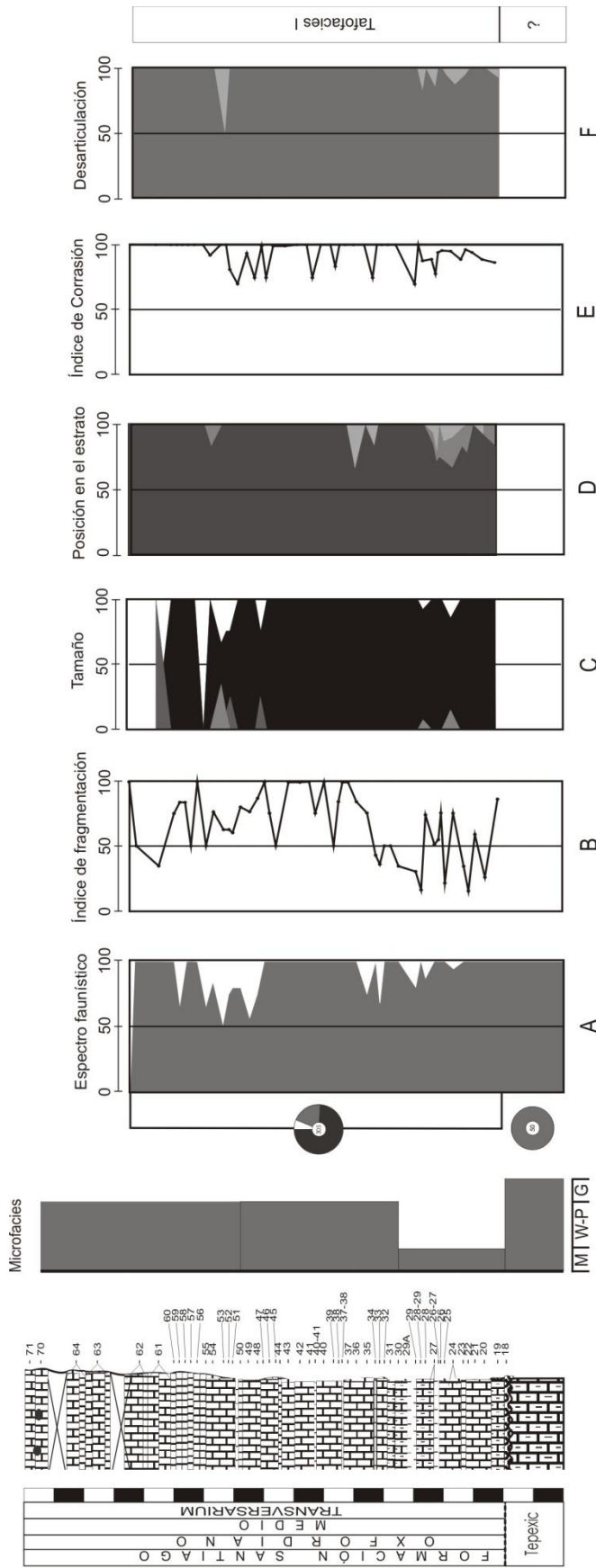


Figura 13. Variables tafonómicas (en por ciento) e interpretación de tafofacies del Perfil LM-EP. Microfacies (M-mudstone, W-wackestone, P-packstone, G-grainstone. Diagramas de pay (espectros faunísticos diferenciados, gris oscuro braquiópodos, gris medio braquiópodos, blanco amonites). A. Espectro faunístico general (gris oscuro-bentónicos, blanco-amonites); B. Índice de Fragmentación; C. Tamaño en mm (negro-< 30, gris oscuro-30-59, gris medio-60-89); D. Posición en el estrato (gris oscuro-concordante, gris medio-vertical, gris claro-inclinado); E. Índice de Corrosión; F. Desarticulación (gris oscuro-1 valva, gris claro-2 valvas).



casi todos los organismos se observaron desarticulados, excepto en el nivel 52, pero este dato no es significativo ya que sólo se registraron 2 ejemplares.

### 8.5. Tafofacies

Los conjuntos de rocas sedimentarias caracterizados por una, y a veces única, combinación de características conservacionales pueden ser designados como facies tafonómicas o tafofacies (Speyer y Brett, 1986). Para la interpretación y discusión de las tafofacies hay tres criterios importantes a tomar en cuenta y son: tasa de sedimentación, oxigenación del medio sedimentario y energía del ambiente generador de cada tafofacies (Brett y Baird, 1986). Por ello es claro que para establecer tafofacies es necesario relacionar las litofacies diferenciadas y los rasgos tafonómicos analizados en las asociaciones de macroinvertebrados fósiles registradas.

En este estudio, el análisis de los datos ha permitido establecer 2 tafofacies principales (Cuadro 5).

#### Tafofacies I

Esta tafofacies se reconoce en ambos perfiles TEN-1 y LM-EP, está constituida por litofacies de mudstone, wackestone de braquiópodos y presenta los siguientes rasgos tafonómicos:

- 1.- Tamaño: Predominan los ejemplares fósiles de menor tamaño < a 30 mm con un 92.9%; el resto de los ejemplares se distribuyen de manera más o menos homogénea entre rangos de tamaño de 31-60 con un 3.1%, 61-90 con 1.7% y >91 mm 2.3%.
- 2.- Posición en el estrato: El 80.8 % de los ejemplares se presentaron en posición concordante.
- 3.- Corrosión: El valor del índice de corrosión (IC) fue alto (88.6).
- 4.- Fragmentación: índice de fragmentación (IF) con valor de 47.1%.
- 5.- Desarticulación: En braquiópodos y/o bivalvos fue de 84.9%.
- 6.- Desacoplamiento: En ammonites fue escaso, se presentó únicamente en 7 ejemplares, todos ellos proveniente del nivel estratigráfico 44.

7.- Deformación: escasa y observable únicamente en ammonites; o al menos en ellos se encuentra mejor evidenciada.

Rasgos Tafonómicos		Tafofacies I	Tafofacies II
Presencia de concha		Baja	Muy baja
Tamaño (mm)	< 30	92.9%	79.6%
	31-60	3.1%	18.8%
	61-90	1.7%	15.5%
	> 91	2.3%	0%
Posición concordante		80.8%	98.8%
Indice de "corrasion"		88.6	96
Indice de Fragmentación		47.12	52.8
Desarticulación		84.9%	88.6%
Epibiontes e incrustación		Escaso	No
Desacoplamiento		Escaso	No
Deformación fósil		Escasa	Escasa

Cuadro 5. Variables tafonómicas asociadas a la discriminación de las tafofacies. Los datos se estimaron considerando el total de especímenes e incluyendo todos los grupos taxonómicos.

8.-La presencia de concha en los ejemplares es baja y únicamente presente en organismos bentónicos (braquiópodos); la concha en ammonites está en forma neomórfica.

9.-Es notable la gran abundancia de ejemplares por volumen de roca en esta parte del perfil TEN-1, aunque hay diferencias entre los perfiles, y esto pudo estar determinado por mala exposición de los estratos del perfil LM-EP.

#### Tafofacies II

Esta tafofacies se identifica en el perfil TEN-1, en dos sectores estratigráficamente diferentes del perfil, coincidentes con una litofacies de wackestone de radiolarios. Está caracterizada por los siguientes rasgos tafonómicos:

- 1.- Tamaño: Predomina el tamaño menor a 30 mm (79 %), el resto de los ejemplares se distribuye entre los rangos 31-60 mm (18.8 %) y 61-90 mm (15.5 %); y no se presentan ejemplares mayores a 91 mm.
- 2.- Posición en el estrato: Concordante en casi su totalidad, representada por el 98.8 % de los ejemplares.
- 3.- Corrasión: IC alto, representado por un valor de 96.
- 4.- Fragmentación: Media, donde el valor del IF fue de 52.8%.
- 5.- Desarticulación: El grado de desarticulación es alto, esta representado por el 88.6% de los organismos bentónicos.
- 6.- Desacoplamiento: No se presentó desacoplamiento.
- 7.- Deformación: Escasa, evidenciada únicamente en 3 ammonites.

La presencia de concha en los ejemplares es muy baja, presente sólo en braquiópodos. La abundancia de ejemplares con respecto al volumen de roca en esta tafofacies es baja en comparación a la tafofacies I.

#### 8.6. Distribución temporal de los rasgos tafonómicos y las tafofacies

Como ya se presentó en el Capítulo de Bioestratigrafía, la correlación de los perfiles estudiados es parcial (Figura 11), ya que sólo hay correspondencia biocronoestratigráfica

a nivel de la Zona *transversarium* y por ello el reconocimiento temporal de las tafofacies se particulariza para cada sección estudiada, según sea el caso.

La tafofacies I se reconoce en la parte baja del perfil TEN-1 y en el perfil LM-EP, que en edad corresponde a la Zona *transversarium* y parte baja de la Zona *bifurcatus* (Figuras 12 y 13). En el Perfil TEN-1 le continúa verticalmente la tafofacies II, que inicia en el contacto propuesto entre la zonas *bifurcatus/bimammatum*; dicha tafofacies se repite en la parte alta del perfil (parte alta de Zona *bimammatum*?). Estos dos paquetes de roca correspondientes a la Tafofacies II, están separados por un conjunto de estratos sin registro tafonómico (muy bajo registro de material fósil), y por ello sin reconocimiento de una tafofacies determinada (Figura 12).

## CAPÍTULO 9. DISCUSIONES

La metodología utilizada en el trabajo de campo, aunado al estudio sistemático y tafonómico de la fauna y el análisis de la información, permitió hacer interpretaciones de importancia paleontológica y bioestratigráfica para el Oxfordiano del centro-este de México, mismas que se dan a conocer en el apartado de la Paleontología Sistemática. Asimismo, como se mencionó con anterioridad este trabajo constituye uno de los pioneros sobre tafonomía de macroinvertebrados del Oxfordiano. Cabe señalar, que los resultados obtenidos no pretenden ser definitivos, pero sientan un precedente importante para la realización de estudios subsecuentes. La siguiente discusión se centrara en los aspectos ecoestratigráficos y paleogeográficos.

El análisis ecoestratigráfico aplicado proporciona una interpretación de la evolución de las asociaciones registradas de macroinvertebrados, en términos ecológicos y depositacionales, relacionados a la dinámica ambiental (ecoespacio, gradiente proximal-distal o distancia relativa de la costa, tiempo de exposición, energía del ambiente, tasa y velocidad de sedimentación). En este tipo de análisis, los aspectos bioestratigráficos del registro fósil son de primera importancia por el control estratigráfico de la composición de las asociaciones fósiles; además, es clave importantísima la consideración de los aspectos tafonómicos y sedimentológicos, que permiten interpretar los factores que determinaron el

registro reconocido en un paquete de roca determinado y los posibles factores ecológicos que caracterizaron el medio (Olóriz *et al.*, 1995b).

Lo anterior en el entendido de que los cambios en los diferentes parámetros ambientales (temperatura, oxigenación, salinidad, nutrientes, etc.) que rigen un determinado hábitat, afectan directamente en la organización de las comunidades y sus variaciones temporales y espaciales.

Por otro lado, no hay que perder de vista que los procesos que toman lugar en un ambiente depositacional están relacionados al tipo de conservación que afecta a los diferentes grupos de organismos. En resumen, el resultado de los procesos de fosilización es una consecuencia directa de las condiciones ambientales en las cuales los organismos fueron originalmente acumulados.

El análisis ecoestratigráfico se realizó sobre los 3052 macroinvertebrados fósiles.

Desafortunadamente, de los dos perfiles estudiados, solo la parte basal fue correlacionable (*Zona transversarium*), de tal forma que los datos aquí obtenidos limitan considerablemente las interpretaciones ecoestratigráficas que se desprenden del análisis de los datos y se consideran interpretaciones susceptibles de posteriores modificaciones, en la medida que se realicen este tipo de estudios en otras áreas. No obstante, se presentan datos de gran valor, ya que están realizados con estricto control estratigráfico y con base en la metodología correcta sobre estudios tafonómicos, lo que le confiere confiabilidad y gran importancia como estudio pionero para el Oxfordiano de México.

### 9.1 Asociaciones faunísticas

El análisis del espectro faunístico de cada asociación registrada, en particular la relación entre ammonites y bentónicos tiene especial interés para interpretar la evolución del ecoespacio (contracción/expansión) y el gradiente proximal/distal (Olóriz *et al.*, 1991, 1993b, 1994a, 1995b, 1996b; Olóriz, 2000). La composición de las asociaciones de los ammonites permite interpretaciones en ese mismo sentido, mientras que la complejidad de las asociaciones de organismos bentónicos debe ser interpretada teniendo en cuenta otros aspectos como el grado de consolidación del fondo, el aporte de sedimento y la disponibilidad de nutrientes (Reolid, 2005a).

El análisis de las asociaciones de macroinvertebrados del Oxfordiano del área de estudio se realizó tanto a nivel general, relacionando ammonoideos/bentónicos, como a nivel particular, es decir, analizando la composición interna de las asociaciones de los ammonites a nivel de familias y los organismos bentónicos separando grupos de braquiópodos (terebratúlidos y rinconélidos) y bivalvos. En el caso de los ammonoideos, como se hizo referencia en el apartado 8.1, el espectro faunístico general está representado por: perisphinctidos (92.7%), haploceratidos (4%), euaspidoceratidos (3%) y otros grupos con representación fortuita (0.3%). Para el caso de organismos bentónicos se diferenciaron entre bivalvos (17.7%) y braquiópodos (71.3%). Para fines paleoecológicos es de mayor interés el registro de los espectros faunísticos por niveles estratigráficos y más aún por paquetes de rocas (Figuras 12 y 13), que aunado a los datos tafonómicos, permite un mayor conocimiento del comportamiento de las asociaciones faunísticas y su ambiente, tanto en el tiempo como en espacio. En las figuras 12 y 13 se mostraron los espectros generales y particulares por paquetes de rocas y se puede observar que las asociaciones, en su conjunto, están claramente dominadas por organismos bentónicos (braquiópodos y bivalvos), aclarando que en el perfil TEN-1 es más evidente este predominio.

No existe una clara relación entre las variaciones de las asociaciones de macroinvertebrados con las litofacies, pero es evidente que en espesores donde las litofacies son variables [p. e. parte baja del perfil (TEN-1) correspondiente a la Tafofacies I], se observó una variación porcentual significativa en relación a los bentónicos, con respecto a la parte alta del perfil, que es litológicamente más homogénea y corresponde a la Tafofacies II.

Aun cuando los espectros faunísticos están dominados claramente por organismos bentónicos, lo que nos podrían indicar condiciones ambientales someras, es importante tomar en cuenta las características tafonómicas del material, aunado a las morfologías y modos de vida propias de los organismos bentónicos. Por ejemplo una característica particular de algunos de los grupos de braquiópodos bentónicos, es que se fijan al sustrato por medio de un pedúnculo, o pueden vivir apoyados en el sustrato y ello les confiere una relación muy estrecha con el sustrato. En el caso de los braquiópodos terebratúlidos y rinconélidos se considera que su posición de vida es vertical o quasi vertical con respecto

a la horizontalidad, fijados por el pedúnculo al sustrato, por lo que en caso de haber sido enterrados *in situ*, esta sería la posición esperada. Sin embargo, dado que la mayoría de los ejemplares fueron encontrados en posición concordante, se interpreta que la variación respecto al hábito de vida, aunado al valor del índice de fragmentación por arriba del 47%, son indicativos de cierto grado de transporte de las conchas.

Por otra parte, y contrariamente a esto, la presencia de un porcentaje alto de conchas articuladas, podrían indicar (además de tiempo de exposición menor), poco transporte, pero este mayor porcentaje de articulación se observó en braquiópodos y no en bivalvos, los cuales son susceptibles a una rápida desarticulación. Los braquiópodos pertenecen al grupo articulata y presentan una charnela que une fuertemente las dos valvas, y les confiere resistencia a la desarticulación. La alta resistencia a la desarticulación de los braquiópodos se ve evidenciada en algunos estudios, como lo muestra Reolid (2005a), donde sus valores promedios de desarticulación varió entre 100% en equinodermos, 89% en bivalvos y el 12 % en braquiópodos. Por otro lado, Newton (1986) menciona que una alta frecuencia de desarticulación en bivalvos (>99%) en fauna de Spring Creek indica transporte postmortem y/o retrabajo de las conchas.

El análisis de frecuencia de tamaños en una asociación fósil para determinar la selección, tasas de crecimiento y mortalidad, tiene la limitante del efecto que tuvieron los procesos tafonómicos sobre la asociación de muerte y por lo tanto los datos que se obtienen podrían tener un sesgo importante (Cummins *et al.*, 1986; Tomašových, 2004).

En la Figura 14 se muestra la distribución de tallas para los grupos bentónicos registrados en ambos perfiles estudiados (braquiópodos y bivalvos, Figuras 14A ,B, respectivamente), así como por edades (Figuras 14C y D) para ambos grupos. En el análisis global, se observa una frecuencia de tamaños unimodal en equilibrio, con un sesgo positivo (Figuras 14 A,B, C y D) que aunque no es muy significativo puede interpretarse en términos tafonómicos como la pérdida, en la asociación fósil, de los especímenes de mayor tamaño (adultos?) y que aunado con los datos de desarticulación y fragmentación, puede interpretarse como un transporte selectivo de las formas más pequeñas; de esta manera se apoyaría aún más la interpretación de que las asociaciones registradas son alóctonas o para-autóctonas, lo cual es más notable cuando el análisis se efectúa por edad, es decir

cuando se analiza la frecuencia de tamaños para los crones *transversarium* y *bifurcatus* (Figura 14 C y D, respectivamente).

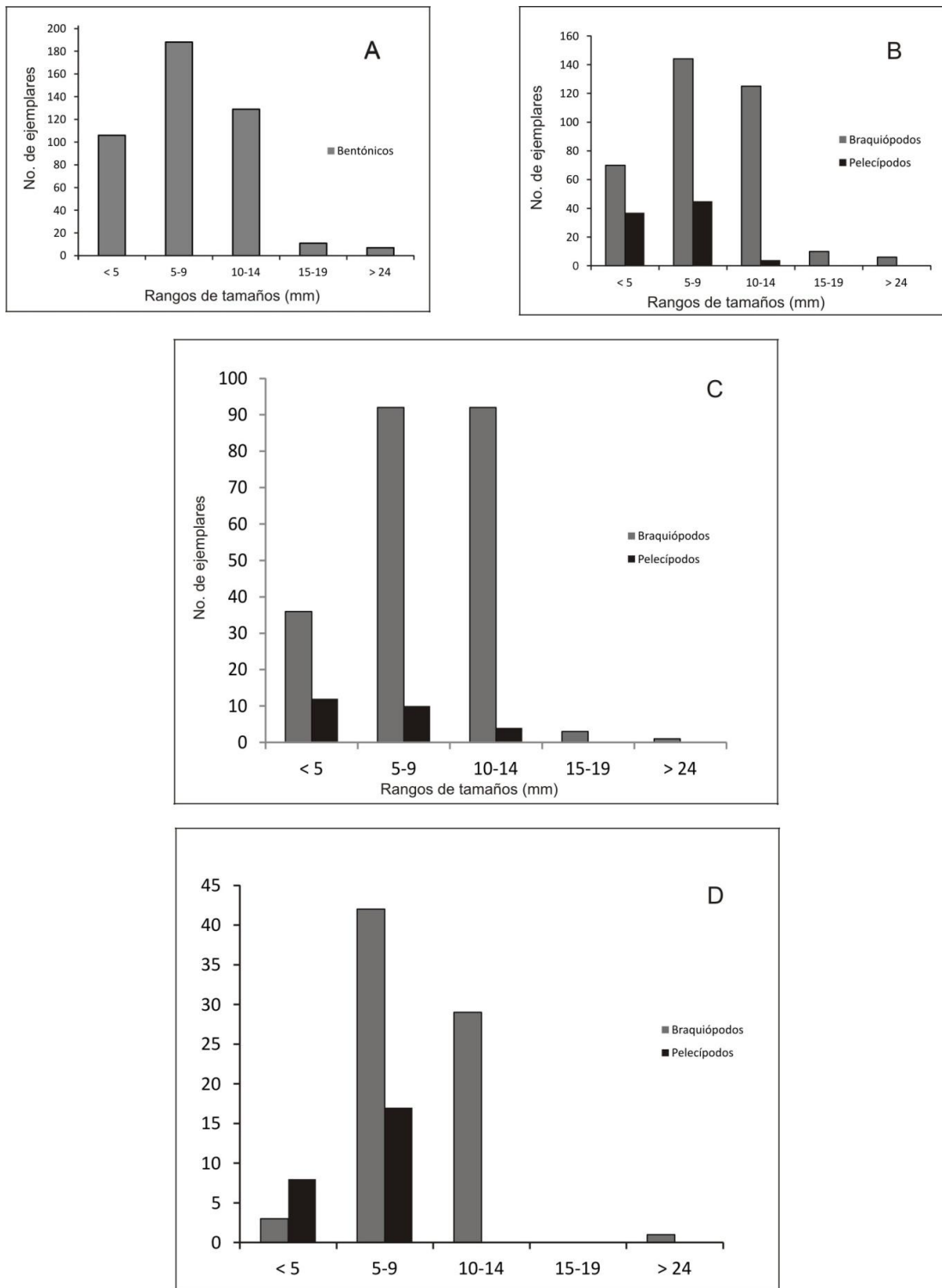


Figura 14. Análisis de frecuencia de tamaños para los grupos bentónicos (braquiópodos y bivalvos) registrados en los perfiles estudiados.



En base a todo lo anterior puede interpretarse que las asociaciones fósiles registradas son alóctonas (*sensu* Fernández-López, 1984) o para-autóctonas (*sensu* Newton, 1986), es decir hubo cierto transporte desde su lugar de origen, lo que matiza la interpretación respecto a la profundidad, aspecto que se discutirá más adelante.

## 9.2. Parámetros Paleoecológicos

### 9.2.1. Tasa de sedimentación/tiempo de exposición

El tiempo de exposición de los restos y por ende la tasa de sedimentación puede ser inferida a través del análisis de algunos de los rasgos tafonómicos que aquí se estudiaron. Por ejemplo, la probabilidad de relleno sedimentario de las conchas es inversamente proporcional a la tasa de sedimentación; el relleno sedimentario en conchas de ammonites está relacionado con ambientes de baja sedimentación y por lo tanto con mayor tiempo de exposición (Reolid, 2005a), lo anterior en el entendido de que para que se lleve a cabo el relleno sedimentario se requiere que las partes blandas del organismo hayan sido eliminadas, y que exista cierta actividad de energía en el medio circundante que permita la introducción de las partículas sedimentarias a las cavidades de las conchas. Caso contrario ocurre cuando la tasa de sedimentación es alta, lo cual produce un enterramiento relativamente rápido evitando que se biodegraden las partes blandas, cuando esto sucede, los materiales que constituyen la matriz sedimentaria se puede consolidar por cementación y/o compactación durante la diagenesis temprana, posteriormente puede ocurrir la biodegradación de las partes blandas del organismo originándose una cavidad que mantendrá el volumen y forma del molde externo, siempre y cuando la matriz este suficientemente consolidada, dicha cavidad puede ser rellenada más tarde por cementación y dar lugar a una pseudomorfosis. El cemento que forma estas pseudomorfosis puede ser carbonático, silíceo, ferruginoso o fosfático, entre otros. Otro factor importante es la escasas de epibiontes, lo cual claramente esta relacionado a poco tiempo de exposición de los restos, ya que un enterramiento rápido dificulta e incluso impide la colonización. Tomando en cuenta lo anterior, se interpreta una tasa de sedimentación entre media a alta para la Tafofacies I y por lo tanto se consideraría que el enterramiento fue relativamente rápido, ya que la mayoría de las conchas de ammonites

presentes en estas tafofacies presentan rellenos por cementación de cavidades. Otro aspecto importante de mencionar es que la acumulación de conchas en esta tafofacies fue de manera general continua, aun cuando en algunas partes de la secuencia (niveles 36 y 44) se observa un aumento considerable en la abundancia de ejemplares, estos no podrían considerarse acumulaciones episódicas en el sentido de Kidwell (1991).

Por su parte, la Tafofacies II, se caracteriza por baja abundancia de ammonites; presentando conchas con relleno sedimentario y esparítico.

Uno de los rasgos tafonómicos que permite hacer interpretaciones relacionadas al tiempo de exposición es el índice de corrosión; bajo índice de corrosión indica menor tiempo de exposición. En nuestro caso en particular, en las dos tafofacies reconocidas se registraron índices de corrosión altos, (relativamente menor en la Tafofacies I), que indica baja tasa de sedimentación o una relaboración tafonómica (Fernández-López, 2000).

Cabe anotar que la presencia de epibiontes puede interpretarse como mayor tiempo de exposición de los restos y una menor tasa de sedimentación (Kidwell, 1985, 1986).

Aunque algunas impresiones de ammonites presentan incrustación de epibiontes, no es posible inferir a partir de esto el tiempo de exposición/tasa de sedimentación, ya que no fue viable determinar si la colonización fue en vida o post-mortem, debido a que los fósiles no están conservados en volumen y no se puede saber si la colonización fue en ambos flancos, lo que podría indicar colonización en vida, en caso de ser en un solo flanco se podría establecer que la colonización fue después de la muerte en un tiempo más o menos prolongado de exposición sin enterramiento.

Es importante mencionar que otro rasgo tafonómico observado en la Tafofacies I, fue la alta desarticulación, lo cual se podría interpretar como mayor tiempo de exposición, aclarando que este rasgo tafonómico no sólo depende del enterramiento (rápido/lento) si no también está influenciado por la energía del medio, por lo que no es aconsejable una interpretación en función exclusivamente del tiempo de exposición (Reolid, 2005a).

Con todos los parámetros analizados, espectros faunísticos, corrosión, epibiontes, articulación, se considera que la tasa de sedimentación pudo ser de media (tafofacies I) a baja (tafofacies II).

### 9.2.2. Energía del medio y transporte *post-mortem*.

Uno de los rasgos tafonómicos más útiles en la determinación de la energía del medio es la fragmentación. El mayor grado de fragmentación de los restos es usualmente una buena herramienta que indica un nivel de energía alto y/o transporte, resultado de la acción de olas, corrientes, mareas (Aguirre-Urreta, 2004). Aunque el índice de fragmentación, como se mencionó anteriormente, también depende del tiempo de exposición (Parsons y Brett, 1991; Reolid, 2005a). En las dos tafofacies interpretadas, la fragmentación indicaría energía media a alta, ya que los índices de fragmentación (IF) promedio tuvieron valores entre 52.9% y 56.5%.

Como se mencionó, la presencia de epibiontes permite evaluar la energía del ambiente; de acuerdo con Meldahl y Flessa (1990 *en* Reolid, 2005a) y Parson y Brett (1991) la presencia de epibiontes y encostramientos se favorece en ambientes de baja energía; mientras que en ambientes de alta energía las conchas muestran menor incidencia de incrustación, posiblemente debido a la incapacidad de los organismos de incrustarse en conchas que están constantemente en movimiento (Parson y Brett, 1991). Como se expresó anteriormente (apartado 8.4.1) en la Tafofacies I del perfil LM-EP, se presentaron epibiontes, pero como corresponden a impresiones, no es posible determinar si la colonización se realizó en vida o después de la muerte de los ammonites, y sería difícil considerar este rasgo para interpretar un ambiente de baja energía.

Otros aspectos a considerar para interpretar si hubo o no transporte *post-mortem* es la escases de *aptychus* y la presencia o ausencia de conchas con cámaras de habitación o estructuras finas bien conservadas. Según lo estudiado por Olóriz *et al.* (1991, 1996b, 1997), el registro de *aptychus* y conchas completas es indicativo de depósito *in situ* o de un muy bajo transporte *post-mortem*. Aunque como señala Reolid (2005a) la ausencia de ammonites con cámara habitacional también puede responder a la fragmentación por resedimentación. En las tafofacies aquí interpretadas, no se registraron *aptychus* y la mayoría de los ejemplares corresponden a fragmoconos o a conchas con sólo una pequeña porción de cámara habitacional conservada, con lo que se concluye que los restos de conchas pudieron ser transportadas mayor tiempo o sometidas a energía más o menos alta.

En el caso particular de los ammonites, no hay que olvidar el factor flotabilidad, por su concha camerada. De acuerdo con Chamberlain *et al.* (1981) la flotabilidad en ammonoideos obedece a numerosos parámetros directamente relacionados con la arquitectura de la concha (número de cámaras en el fragmocono, grosor de la concha, tipo de ornamentación, longitud de la cámara habitacional, permeabilidad de sifón, etc.) y con la profundidad de la columna de agua a la que se produjo la muerte del organismo. También, Olóriz *et al.* (1996b, p. 280, fig. 5), relacionan la ornamentación, forma y tamaño de la concha con la capacidad de flotabilidad de las carcasas. Considerando los tipos de conchas propuestos por estos autores, los grupos morfológicos reconocidos en este trabajo fueron los phylloceratidos y haploceratidos, con concha lisa y comprimidas, el de los aspidoceratidos con ornamentación fuerte y presencia de tubérculos, y con mayor proporción los perisphinctidos con cámara habitacional larga, ornamentación fuerte y densa costulación; que según los autores antes mencionados, corresponden a conchas propensas a rápido hundimiento en la columna de agua, además si se considera el tamaño relativamente pequeño de las mismas, estas al morir el organismo debieron llenarse rápidamente de agua y hundirse.

En fin, el análisis conjunto de todas las características antes mencionadas permite inferir que las carcasas de ammonites, aunque pertenecen a grupos que se considera que vivieron en profundidades someras (~100 a 200 m) y pudieron hundirse rápidamente según lo expresado por diversos autores, debieron verse afectadas por cierto transporte post-mortem debido a la energía del ambiente de fondo, lo que determinó el depósito como restos fragmentados y conchas sin cámara de habitación, así como el no registro de aptychus.

Considerando tanto ammonites como bentónicos y todos sus rasgos tafonómicos, así como la interpretación de las microfacies, se llega a la conclusión de que la Tafofacies I fue menos energética que las Tafofacies II. Que las asociaciones registradas son parautoctonas-alóctonas con un transporte relativamente cercano al lugar de vida, con enterramiento lento a medio.

### 9.3. Interpretación ecoestratigráfica por edad.

A continuación se tratará de proporcionar una interpretación ecoestratigráfica a nivel de biozonas, lo más precisa posible considerando los datos bióticos y abióticos con los que se cuenta (Figura 15).

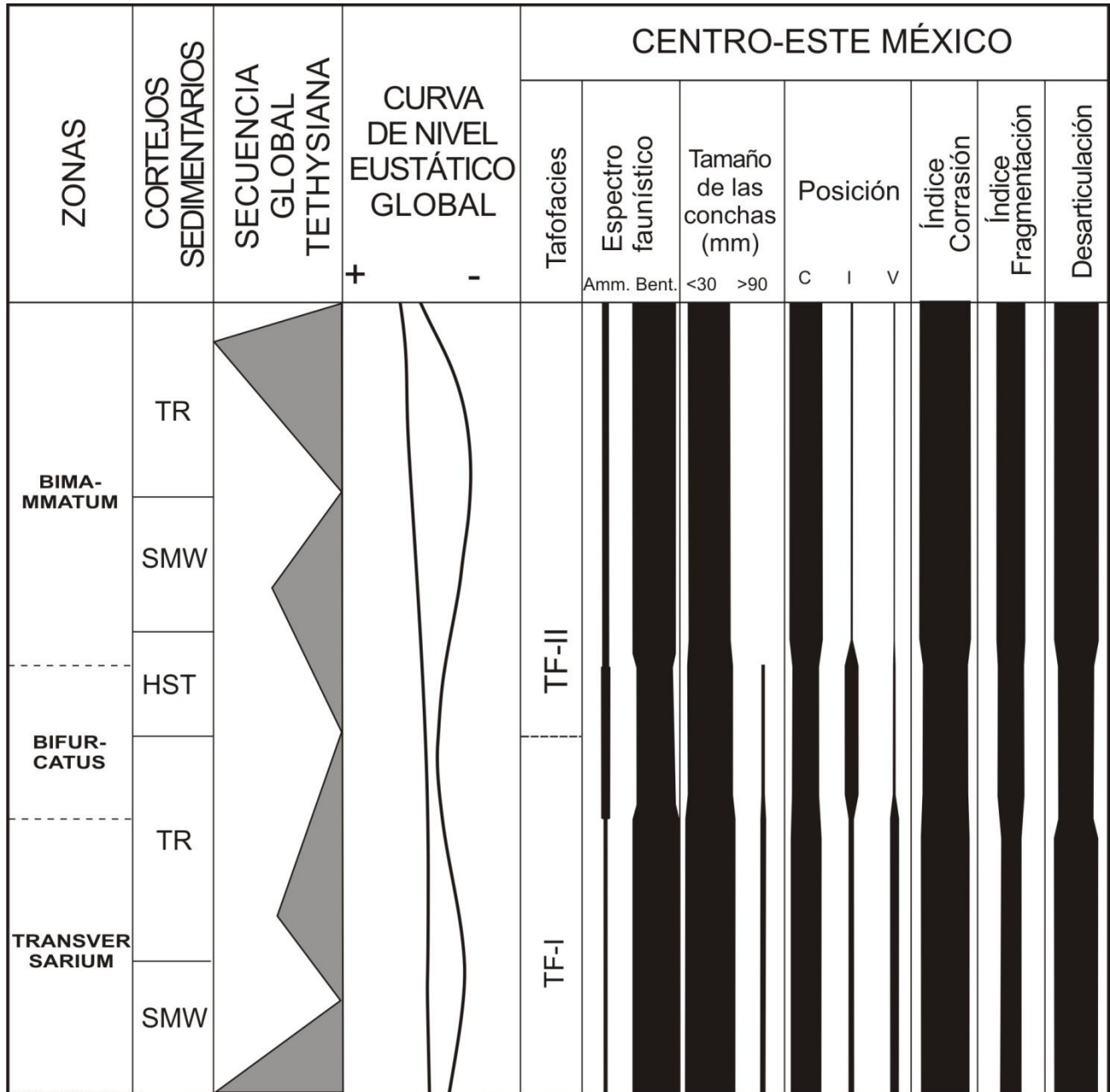


Figura 15. Distribución estratigráfica de algunas características estudiadas (Tafofacies/rasgos tafonómicos) con respecto a los intervalos estratigráficos diferenciados, los cortejos sedimentarios (*system tracts*) y la curva eustática de Haq *et al.* (1987, 1988). TR=*Transgressive deposits* (depósitos transgresivos), SMW=*Shelf Margin Wedge* (margen de plataforma), HST=*Highstand deposits* (depósitos de alto nivel), TF-1=Tafofacies I, TF-II=Tafofacies II, C=concordante, I=inclinada, V=vertical.

### 9.3.1. Formación Tepexic (Calloviano medio?)

Como se mencionó en el apartado 3.3, aun cuando el objetivo de este estudio está concentrado en la Formación Santiago, se realizó el análisis de facies de la Formación Tepexic.

La base de esta unidad está representada por una microfacies de grainstone de cortoides, ésta se correlaciona con la microfacies estándar 11 (SMF 11). La presencia de granos revestidos, generalmente ha sido considerada como indicadores de ambientes marinos someros cálidos, que varían alrededor de pocas decenas de metros de profundidad. Por otro lado, la presencia de grainstone con alto contenido de cortoides asociados a bioclastos redondeados se forman en áreas de constante acción del oleaje, en o arriba de la base de la ola, esto ocurre en ambientes de borde de plataformas carbonatadas (winnowed platform edge sands); así como en bancos de arena de rampa interna (current-washed sand shoals). Por lo anterior, se interpreta para la base de la Formación Tepexic aflorante en el área, un ambiente somero de alta energía, lo anterior además apoyado por la presencia de conchas de moluscos, principalmente bivalvos en estado fragmentario.

La cima de esta unidad, está representada por microfacies de packstone de cortoides que se correlaciona con la microfacies estándar 4 (SMF 4), caracterizada por bioclastos que pudieron ser derivados localmente o de material importado de aguas someras. En este caso en particular el contenido paleontológico está caracterizado por gasterópodos, radiolas, briozoarios, fragmentos de algas y foraminíferos del tipo milíolidos; así como también por granos revestidos, principalmente cortoides. De manera general, los grupos fósiles antes mencionadas están asociados principalmente a ambiente de poca profundidad; sin embargo, el estado fragmentario de dichos restos, así como la mezcla de organismos y otros aloquímicos (cortoides, ooides) de diferentes ambientes, indican que fueron transportados.

De manera general se interpreta que la Formación Tepexic, representa un ambiente somero energético que va profundizándose de manera paulatina. Esto se infiere por el cambio estratigráfico de microfacies (grainstone de cortoides a packstone de cortoides) y además por la presencia a techo de la formación de una superficie endurecida (hardground) que indicaría claramente un fenómeno transgresivo.

### 9.3.2. Formación Santiago (Oxfordiano medio-Oxfordiano tardío)

En el Oxfordiano medio (*Zona transversarium*), las asociaciones faunísticas están predominantemente representadas por organismos bentónicos vs ammonites (Figura 15). Entre estos últimos, dominan los representantes de la familia Perisphinctidae, grupo tradicionalmente interpretado como formas de vida de aguas relativamente someras (Ziegler, 1967 *en* Olóriz *et al.*, 1996b; Westermann, 1990), habitando ambientes epicontinentales (Westermann, 1990). Por su parte, Olóriz *et al.* (1996b) consideró a este grupo como habitante de aguas superiores, tanto en plataformas como en áreas epioceánicas, presumiblemente nectobentónicas o bentónicas errantes e incluso alcanzando ambientes muy proximales (onshore).

Con respecto a los organismos bentónicos estos están predominantemente representados por braquiópodos (rinconélidos y terebratúlidos), la mayoría de los cuales también han sido asociados con ambientes someros con elevados gradientes energéticos y sometidos a la acción del oleaje y las corrientes de fondo, así como a periódicas tormentas. Estos organismos son característicos de barras submareales y canales, en zonas de factoría donde la intervención de los agentes hidrodinámicos ocasionaría la acumulación de bioclastos (Mayoral-Alfaro y Rodríguez-Vidal, 1994; Rico-García *et al.*, 2006, 2008; Rico-García, 2007). En el caso particular del área estudiada, las microfacies reconocidas (mudstone-wackestone de radiolarios), se correlacionan con la microfacies estándar 3 (SMF 3), representada por ambientes más profundos, en un ambiente de depósito de plataforma profunda a cuenca (*sensu* Flügel, 2004). Lo anterior podría indicarnos cierta aloctonía de los organismos bentónicos.

Como se mencionó, a nivel de rasgos tafonómicos en los paquetes de roca asignados a esta edad (Oxfordiano medio), el índice de corrosión alto, indica un tiempo de exposición largo, y por lo tanto tasa de sedimentación baja, esto último es coherente con el alto porcentaje de desarticulación de las conchas de los organismos bentónicos, las cuales se vieron sometidas a la acción de los microorganismos, destruyéndose las partes blandas. En el caso del índice de fragmentación (IF), además de tener relación con el tiempo de exposición, este está fuertemente influenciado por la energía del medio, por lo que considerando el bajo índice aquí registrado, se puede interpretar como un ambiente de energía baja a media (Figura 15).

Para el Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*, se incrementa considerablemente el porcentaje de organismos bentónicos (braquiópodos) y de ammonites, pero siguen siendo mucho más abundantes los bentónicos. Asimismo, hay un incremento en la diversidad de los ammonites. Aun cuando siguen apareciendo formas del grupo de los perisphinctidos, predominan formas haploceratidas y euaspidoceratidas. Estos grupos de acuerdo con Ward y Westermann (1985 en Olóriz *et al.*, 1996b) y Batt (1989 en Olóriz *et al.*, 1996b) presentan estructura de la concha y patrones suturales que indican ambientes relativamente someros más que profundos, aunque según Westermann (1990) podrían ocupar también profundidades intermedias (50-250 m), por su parte Cecca (1992 en Olóriz *et al.*, 1996b) interpreta profundidades mayores, de 200-400 m, basándose principalmente en los haploceratidos; sin embargo, Olóriz *et al.* (1996b) menciona que los datos de Cecca (1992) conducen a creer que los haploceratidos podrían vivir en ambientes aún más someros que los interpretados por el autor.

Las microfacies interpretadas para esta edad (wackestone de braquiópodos y mudstone fosilífero), se correlacionan con las microfacies estándar 10 y 3 (SMF 10 y SMF 3), respectivamente, se puede interpretar un ambiente ligeramente menos profundo que el paquete de rocas que representa el Oxfordiano medio. Esta última interpretación se ve reforzada con la presencia de algunos niveles terrígenos, los cuales indican cierta influencia continental y probable proximidad a la línea de costa.

Por otro lado, la variación en la sedimentación y energía del medio, con respecto al Oxfordiano medio, es mínima, indicada por cambios mínimos en los rasgos tafonómicos. Posiblemente un poco más de energía, revelada por el aumento en el índice de fragmentación, tiempo de exposición menor, reflejado tanto en el ligero decremento del índice de corrosión, como en el porcentaje de desarticulación, que ya se analizó en párrafos anteriores (Figura 15).

Por último, en la Zona *bimammatum* se presenta un decremento considerable tanto en la abundancia como en la diversidad de organismos. Los ammonites están representados únicamente por los géneros *Physodoceras* (Grupo de los aspidoceratidos) y *Subnebrodites* (grupo de los perisphinctidos), siendo éste último el más abundante (ver interpretación para Zona *transversarium*).



La microfacies que caracteriza a esta zona es wackestone de radiolarios que representa a la microfacies estándar 3 (SMF 3), igual que el paquete de roca de las zona - *transversarium*; por lo que su profundidad es interpretada de la misma manera.

Las diferencias entre este paquete de roca y el asignado a Zona *transversarium* radican principalmente en los rasgos tafonómicos. Aumenta el índice de corrosión y el porcentaje de desarticulación, por lo tanto se interpreta mayor tiempo de exposición; asimismo, se incrementa el índice de fragmentación, evidenciando un aumento de energía del medio con respecto a la Zona *transversarium* (Figura 15).

En resumen, como se puede apreciar en la Figura 15, las variaciones estratigráficas del comportamiento de las asociaciones registradas, sus rasgos tafonómicos, y las microfacies, son concordantes con la tendencia transgresiva interpretada y se corresponden claramente con la curva eustática global propuesta por Haq *et al.* (1987, 1988) para este tiempo. Asimismo detalles respecto a la secuencia de cortejos sedimentarios reconocidos para esta edad, son difíciles de analizar dada la imposibilidad de calibrar con más precisión biocronoestratigráfica y por no contar con evidencias sedimentarias más claras.

#### 9.4. Consideraciones paleobiogeográficas.

Esta ampliamente documentado la existencia de una comunicación marina entre áreas de Tethys oriental y occidental y el Pacífico durante el Triásico Tardío al Jurásico Tardío, por el llamado Corredor Hispánico (Damborenea, 2000 y citas allí; Arias, 2007, 2009; Stevens, 2007, entre otros). En particular durante el Oxfordiano medio y tardío existen registros de faunas con afinidades tethysianas, pero también caribeñas/pacíficas. Un caso reportado de clara afinidad Tethysiana, es el del género *Gregoryceras* el cual es ampliamente reconocido como relevante para las correlaciones a nivel global. En particular en América Gygi y Hillebrandt (1991) para Chile, Young y Olóriz (1993) para el sureste de Estados Unidos y Villaseñor *et al.* (2002, 2004) para México, reportaron la existencia de formas con morfologías semejantes a las tethysianas durante el cron *plicatilis* del Oxfordiano medio. Su presencia, aunada a la de otros perisfintidos corrobora un origen tethysiano para la asociación de ammonites de esta edad, y también confirma la existencia de una amplia transgresión en estas áreas.

Por otra parte, para edades más jóvenes (crones *transversarium*, *bifurcatus* y *bimammatum*) también existen registros de faunas con clara afinidad tethysiana; pero además hay registros cuyas afinidades apuntan hacia la región caribeña.

Con la investigación realizada se plantea que durante el cron *transverarium* se estableció un amplia comunicación, esto demostrado por representantes del género *Passenderforia*, cuyo origen ha sido establecido para la margen sur de Tethys, y después ampliamente distribuido a través de todo el Tethys (Meléndez *et al.*, 2009). Así mismo, los géneros *Neumannia*, *Sequeirosia* (*Gemmellarites*), *Perisphinctes* (*Otosphinctes*), entre otros, evidencian claramente afinidades tethysianas, principalmente con la Provincia Mediterránea, para este tiempo.

Por su parte, para el cron *bifurcatus* la presencia de géneros como *Vinalesphinctes*, *Perisphinctes* (*Cubasphinctes*) y *Subdiscosphinctes* le confieren a México cierta afinidad paleogeográfica con Chile y Cuba. Como parte de esta tesis se publicó un artículo en el que se plantean algunas consideraciones sobre el significado paleobiogeográfico del registro del género *Vinalesphinctes* en México, Cuba y Chile (López-Palomino *et al.*, 2006) llegando a la conclusión de que tomando en cuenta las interpretaciones paleogeográficas para el Oxfordiano de la región caribeña realizadas por Mann (1999) y Marton y Buffler (1999), la presencia de esta fauna, en las regiones señaladas, se explica, por la existencia de una conexión tanto con el Tethys occidental como con el Pacífico oriental. De manera particular, el registro de *Vinalesphinctes* con una distribución biocronoestratigráfica incluida en el cron *bifurcatus* y paleobiogeográficamente restringido, le confiere a este género un indudable carácter endémico.

Los registros de los géneros *Cubasphinctes*, *Subdiscosphinctes*, además del nuevo registro en México del género *Caracolicerias*, el que previamente sólo se había reconocido para el Oxfordiano medio basal de Chile, fortalece la interpretación anterior.

Todo lo anterior refuerza la interpretación de Myczynski (1994) respecto a que durante el Oxfordiano medio la parte noroeste de la cuenca proto-Caribeña probablemente estuvo conectada con la parte oriental de México y una posible conexión con la fauna de la Provincia Andina.

Finalmente para en cron *bimammatum* (Oxfordiano tardío) resalta la presencia de *Physodoceras* y *Subnebrodites*, faunas claramente de influencia tethysiana, que confirman

la existencia hasta esta edad de la conexión referida desde el Oxfordiano medio, la cual se mantuvo durante todo el Oxfordiano corroborado por la presencia de géneros típicamente considerados de origen tethysiano (*Passendorferia*, *Ochetoceras* y *Euaspidoceras*) registrados a lo largo de toda la sucesión estratigráfica.

Además, como menciona Carrasco-Ramírez (2003), desde el Calloviano la presencia de faunas andinas y mediterráneas en la región del Terreno Mixteco, evidencia un pasaje al Pacífico Oriental de las faunas que vinieron del Mediterráneo, mediante el llamado Corredor Hispánico.

Respecto al momento durante el Oxfordiano en el cual se estableció la comunicación con la fauna del Tethys vía el Corredor Hispánico, los resultados obtenidos indican que fue durante el Oxfordiano medio, particularmente en el cron *plicatilis* y continuó, tal vez de manera intermitente hasta el Cretácico. No hay evidencias de faunas marinas del Oxfordiano temprano y el registro de la parte alta del Oxfordiano tardío aún no se ha podido determinar con precisión.

Por último, la influencia de representantes de origen tethysiano durante toda la secuencia y la presencia de fauna caribeña, principalmente en el cron *bifurcatus* se explicaría por tres posibilidades: 1) un deficiente muestreo en rocas de estas edades, 2) condiciones paleogeográficas que pudieron actuar como barreras que impidieron el libre intercambio faunístico y, 3) condiciones paleoecológicas particulares en la región caribeña que ocasionaron evolución *in situ* y le confieren a esta región características particulares de provincia paleobiogeográfica. La interpretación de Olóriz (1987), respecto a que las plataformas mexicanas debieron actuar como área de inmigración y posteriormente evolución *in situ*, más que como centro de inmigración y posterior migración de las faunas de ammonites hacia otras áreas más distantes, como Europa, y Pacífico occidental, se pone en manifiesto por el endemismo a nivel genérico y específico que se reconoce en este trabajo.

## CAPÍTULO 10. CONCLUSIONES

### 10.1. Sistemáticas

Se registran por primera vez para México ejemplares de los géneros *Caracoliceras*, *Neumannia* y *Physodoceras*.

Se reconocen los siguientes géneros y especies: *Phylloceras* sp., *Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) *mexicanum* (BURCKHARDT, 1912), *Ochetoceras* (*Cubaochetoceras*) spp., *Caracoliceras* aff. *dunkeri* STEINMANN, 1881, *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) sp., *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) sp., *Perisphinctes* (*Cubasphinctes*) sp. cf. *cubanensis* O'CONNELL, 1920, *Perisphinctes* (*Cubasphinctes*) sp., *Vinalesphinctes* *tenangensis* LÓPEZ-PALOMINO, VILLASEÑOR Y OLÓRIZ, 2006, *Neumannia* sp. cf. *cyrilli* NEUMANN, 1907, *Passendorferia* (*Passendorferia*) sp. gr. *tenuis* ENAY, 1966 - *uptonioides* ENAY, 1966, *Sequeirosia* (*Gemmellarites*) sp. cf. *trichoplocoides* (BURCKHARDT, 1912), *Sequeirosia* sp., *Euaspidoceras* (*Euaspidoceras*) sp. cf. *oconnellae* (SÁNCHEZ-ROIG, 1920), *Subnebrodites* sp., *Physodoceras* sp. cf. *wolffi* (NEUMAYR, 1873).

### 10.2. Bioestratigráficas

En el perfil TEN-1, se reconocieron cuatro biohorizontes faunísticos, caracterizados por diversas especies y/o géneros de ammonites. Biohorizonte con *Neumannia* o *Gemmellarites* para el Oxfordiano medio, Zona *transversarium*. Biohorizonte de *Vinalesphinctes*-*Cubasphinctes*-*Subdiscosphinctes* para el Oxfordiano tardío, parte baja de Zona *bifurcatus*. Biohorizonte de *Euaspidoceras* *oconnellae* para el Oxfordiano tardío, parte media-alta de Zona *bifurcatus*. Finalmente, aunque con reservas se reconoció el Biohorizonte de *Physodoceras*-*Subnebrodites* del Oxfordiano tardío, Zona *bimammatum*.

En el perfil LM-EP, se reconoce fauna representada por *Sequeirosia* (*Gemmellarites*) sp., *Sequeirosia* sp. y *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) sp. y se considera correlacionable con el Biohorizonte de *Neumannia* o *Gemmellarites* del perfil TEN-1 del Oxfordiano medio, Zona *transversarium*.

### 10.3. Tafonómicas

La determinación de aloctonía/autoctonía se basó principalmente en el análisis del componente bentónico, dada su interacción directa con el sustrato, en comparación con la

mayor independencia que presentan los ammonoideos y su posible deriva "*post-mortem*". El análisis de los rasgos tafonómicos estudiados permitió reconocer que las asociaciones fósiles registradas fueron redepositadas. Lo anterior se evidenció por un valor del índice de fragmentación por arriba del 50 % en los organismos bentónicos, así como el alto porcentaje de desarticulación (> 80 %). Otro dato importante que implica transporte es la tendencia casi total a la concordancia de los restos con respecto a la horizontalidad de los estratos.

#### 10.4. Ecoestratigráficas y paleoambientales

Para el caso de la Formación Tepexic, con base en el análisis de microfacies, se interpreta un ambiente somero de alta energía, posiblemente de margen de plataforma. Se caracteriza por encontrarse fuertemente influenciada por corrientes de marea, baja diversidad de infauna, comúnmente con bivalvos y gasterópodos grandes, así como algunos foraminíferos y algas.

Se concluye que la Formación Santiago en el área de estudio podría corresponder a un ambiente entre margen de plataforma entre 200 a 300 m y talud, con fauna bentónica principalmente redepositada de ambientes someros, inclusive algunos organismos bentónicos y planctónicos de aguas profundas.

El reconocimiento de una secuencia que refleja cierta profundización hacia la cima de la formación, permite identificar un evento transgresivo que inicia posiblemente en el Calloviano, se interrumpe en el Oxfordiano temprano y se continúa durante el Oxfordiano medio y tardío. Lo anterior se dedujo principalmente por las microfacies reconocidas en la parte superior de la Formación Tepexic, donde la presencia de granos no esqueletales, como granos revestidos, tienden a ser más comunes en Sistemas Transgresivos, debido a que su crecimiento es ocasionado por corrientes de marea y acción de las olas. Por otro lado, también se evidencia por la presencia de intraclastos, diversos granos esqueletales como foraminíferos bentónicos, moluscos, equinodermos, y algas en la parte superior de la Formación Tepexic.

Además la fauna (bentónicos y ammonites) y las microfacies de la Formación Santiago son claramente evidencias de aguas más profundas.

## 10.5. Paleobiogeográficas.

El registro de géneros y/o especies que han sido reportadas en otras regiones como Cuba, Chile y Europa evidencia claramente la conexión de estas áreas durante el Oxfordiano medio a tardío y apoyaría la existencia del llamado Corredor Hispánico en este tiempo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adatte, T., Stinnesbeck, W., Remane, J., 1994b, The Jurassic-Cretaceous boundary in Northeastern Mexico, Confrontation and correlations by microfacies, clay minerals mineralogy, calpionellids and ammonites: *Geobios, Mémoire special* 17, 37-56.
- Adatte, T., Stinnesbeck, W., Hubberten, H., Remane, J., 1991-1992, Correlaciones multiestratigráficas en el límite Jurásico-Cretácico en el Noreste de México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 51(1-2), 23-51.
- Adatte, T., Stinnesbeck, W., Hubberten, H., Remane, J., 1992, The Jurassic-Cretaceous boundary in Northeastern and Central Mexico – A multistratigraphical Approach, *in* VIII Congreso Latinoamericano de Geología, Salamanca, España: Tomo 4, 23-29.
- Adatte, T., Stinnesbeck, W., Hubberten, H., Remane, J., 1994a, Nuevos datos sobre el límite Jurásico-Cretácico en el Noreste y en el Centro de México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 52(1 y 2), 11-14.
- Ager, D.V., 1967, Braquiopod Palaeocology: *Earth-Science Reviews*, 3, 157-179.
- Aguirre-Urreta, B., 2004, Indices Tafonómicos en Analisis de Biofacies (en línea): Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Consulta: febrero de 2010, <http://www.gl.fcen.uba.ar/investigacion/labos/bioestratigrafia/indices.pdf>
- Aranda-García, M., Gómez-Luna, M.E., Contreras-Montero, B., 1987, El Jurásico Superior (Kimeridgiano-Titoniano) en el área, de Santa María del Oro, Durango, México: *Revista Mexicana de Paleontología*, 1, 75-87.
- Araujo-Mendieta, J., Casar-González, R., 1987, Estratigrafía y sedimentología del Jurásico Superior en la Cuenca de Chihuahua, norte de México: *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 19(1), 6-29.

- Araujo-Mendieta, J.A., Estavillo-González, C.F., 1987, Evolución tectónica sedimentaria del Jurásico Superior y Cretácico Inferior en el NE de Sonora, México: *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 19(3), 4-67.
- Arias, C., 2007, Pliensbachian-Toarcian ostracod biogeography in NW Europe: evidence for water mass structure evolution: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251, 398-421.
- Arias, C., 2009, Extinction pattern of marine Ostracoda across the Pliensbachian-Toarcian boundary in the Cordillera Ibérica, NE Spain: Causes and consequences: *Geobios*, 42, 1-15.
- Arkell, W.J., Kummel, B., Wright, C.W., 1957, Mesozoic ammonoidea, *in* Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Mollusca L, part 4: Geological Society of America and University of Kansas Press*, 490.
- Batt, R.J., 1989, Ammonite shell morphotype distributions in the western interior Greenhorn Sea and some paleoecological implications: *Palaios*, 4, 32-42.
- Bonet, M.F., Carrillo-Bravo, J., 1961, Sobre la llamada Formación Paltotecoya: *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 13(7-8), 259-268.
- Boucot, A., 1986, Ecostratigraphic criteria for evaluating the magnitude, character and duration of bioevents, *in* Walliser, O.H. (ed.): *Global Bio-events*, Springer Verlag. *Lec. Not Earth Sci.*, 8, 25-45.
- Boyajian, G.E., Lutz, T., 1992, Evolution of biological complexity and its relation to taxonomic longevity in the Ammonoidea: *Geology*, 20(11), 983-986.
- Brett, C.E., Baird, G.C., 1986, Comparative Taphonomy: A key to Paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation: *Palaios*, 1, 207-227.
- Brochwicz-Lewinski, W., 1973, Some remarks on the origin of the subfamily Idoceratinae SPATH, 1934 (Perisphinctidae, Ammonoidea): *Acta Paleontologica Polonica*, 18(3), 299-320.
- Bucher, H., Landman, N.H., Klofak, S.M., Guex, J., 1996, Mode and rate of growth in ammonoids: *in* Landman, N.H., Tanabe, K., Davis, R.A. (eds.), *Ammonoid Paleobiology Topics in Geobiology 13: New York, Springer*, 407-461.
- Buckman, S.S., 1909-1930, *Yorkshire Type Ammonites*, 1-2; *Type ammonites*, 3-7, Published by the author; London and Thame, 790 p.

- Buitrón, B.E., 1984, Late Jurassic bivalves and gastropods from northern Zacatecas, Mexico, and their biogeographic significance: *in* Westermann, G.E.G. (ed.), Jurassic-Cretaceous biochronology and paleogeography of North America: Geological Association of Canada, Special Paper, 27, 89-98.
- Burckhardt, C., 1906a, Geologie de la Sierra de Mazapil et Santa Rosa: X Congreso Geológico Internacional, Guía de Excursiones, 26, México.
- Burckhardt, C., 1906b, La faune jurassique de Mazapil avec un appendice sur les fossiles du Crétacique inférieur: Boletín del Instituto Geológico de México, 23, 216 p.
- Burckhardt, C., 1912, Faunes Jurassiques et Cretaciques de San Pedro del Gallo, Durango: Boletín del Instituto Geológico de México, 29, 264 p.
- Burckhardt, C., 1919-21, Faunas Jurásicas de Symón y faunas Cretácicas de Zumpango del Río: Boletín del Instituto Geológico de México, 33, 135 p.
- Burckhardt, C., 1930, Étude syntétique sur le Mésozoïque mexicain: Mémoires de la Société Paléontologique Suisse, 40, 280 p.
- Callomon, J.H., 1992, Upper Jurassic, especially of Mexico *en* Westermann G.E.G. (Ed.), The Jurassic of the Circum-Pacific, Cambridge Univ. Press, Part IV: Biochronology, 12. Ammonite zones of the Circum-Pacific region (Hillebrandt, A., Smith, P., Westermann, G.E.G., Callomon, J.H.), 261-273.
- Cantú-Chapa, A., 1963, Etude biostratigraphique des ammonites du Centre et de l'Est du Mexique (Jurassique supérieur et Crétacé): Memoire de la Societe geologique France, 99(42), 102 p.
- Cantú-Chapa, A., 1969, Estratigrafía del Jurásico Medio-Superior del subsuelo de Poza Rica, Ver. (Área de Soledad-Miqueta): Revista del Instituto Mexicano del Petróleo, 1(1), 3-9.
- Cantú-Chapa, A., 1971, La serie Huasteca (Jurásico Medio-Superior) del Centro-Este de México: Revista del Instituto Mexicano del Petróleo, 3(2), 17-40.
- Cantú-Chapa, A., 1979, Bioestratigrafía de la Serie Huasteca (Jurásico Medio y Superior) en el subsuelo de Poza Rica, Veracruz: Revista del Instituto Mexicano del Petróleo, 11(2), 14-24.
- Cantú-Chapa, A., 1980, El límite Jurásico-Cretácico en México, en I Congreso Latinoamericano de Paleontología: Buenos Aires, Argentina, Tomo V, 177-184.



- Cantú-Chapa, A., 1984, El Jurásico Superior de Tamán, San Luis Potosí, Este de México *en* Perrilliat, M.C. (ed.), Memoria Tercer Congreso Latinoamericano de Paleontología: México, D.F., Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 207-215.
- Cantú-Chapa, A., 2001, Mexico as the western margin of Pangea based on biogeographic evidence from the Permian to the Lower Jurassic: *in* Bartolini, C., Bubbler, R.T., Cantú-Chapa, A. (eds.), The western Gulf of Mexico Basin: Tectonics, sedimentary basins, and petroleum systems: America Association of Petroleum Geologist Memoir, 75, 1-27.
- Cantú-Chapa, A., 2006, New Upper Tithonian (Jurassic) ammonites from the Chinameca Formation in southern Veracruz, eastern Mexico: *Journal of Paleontology*, 80(2), 294-308.
- Cantú-Chapa, A., 2009a, Upper Jurassic stratigraphy (Oxfordian and Kimmeridgian) in petroleum wells of Campeche Shelf, Gulf of Mexico, *in* Bartolini, C., Román-Ramos, J.R. (eds.), Petroleum systems in the southern Gulf of Mexico: America Association of Petroleum Geologist Memoir, 90, 79-91.
- Cantú-Chapa, A., 2009b, Some Perisphinctid ammonites of the Tithonian (Jurassic) from Eastern Mexico – Systematic considerations: *PetroQuiMex, Revista de la Industria Petrolera*, 2-20.
- Caracuel, J.E., 1996, Asociaciones de megainvertebrados, evolución ecosedimentaria e interpretaciones ecoestratigráficas en umbrales epiocéánicos del Tethys occidental (Jurásico Superior): Granada, España, Universidad de Granada, tesis doctoral, 474 p.
- Caracuel, J.E., Olóriz, F., 1997, Registro de Geysantia (Ammonitina, Passendorferiinae) en el oxfordiense superior de la Sierra Norte de Mallorca: *Geogaceta*, 21, 59-61.
- Cariou, E., 1973, Ammonites of the Callovian and Oxfordian *in* Hallam, A. (ed.), *Atlas of Paleobiogeography*: Amsterdam, Elsevier, 287-295.
- Cariou, E., Hantzpergue, P. (eds.), 1997, Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. Groupe Français Étude Jurassique: *Bulletin du Centre de Recherches Elf Exploration-Production Mémoire*, 17. 422 p.

- Cariou, E., Meléndez, G., Branger, P., 1991, Definition d'une échelle biochronologique fine pour une zone d'ammonite de l'Oxfordien moyen: zone a transversarium (Province subméditerranéenne): *Compte Rendu de l'Academie des Sciences, Paris*, 313 (H), 703-708.
- Carrasco-Ramírez, R.S., 1987, Biostratigraphy (Ammonites) of the Cerra Pozo Serna, Sonora, Mexico: *Departamento de geologia, Universidad de Sonora*, 4 (1,2), 57-64.
- Carrasco-Ramírez, R.S., 2003, Los ammonites del Caloviano de la región Mixteca, Oaxaca, México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 56(1), 42-55.
- Castillo, A., Aguilera, J.G., 1895, Fauna fósil de la Sierra de Catorce, San Luis Potosí: *Boletín de la Comisión Geológica de México*, 1, 1-55.
- Cecca, F., 1992, Ammonite habitats in the Early Tithonian of Western Tethys: *Lethaia*, 25(3), 257-267.
- Cecca, F., 2002, *Palaeobiogeography of Marine Fossil Invertebrates; Concepts and Methods*: London, Taylor & Francis, 273 p.
- Chamberlain, J.A., Jr., Westermann, G.E.G., 1976, Hydrodynamic properties of cephalopod shell ornament: *Paleobiology*, 2(4), 316-331.
- Chamberlain, J.A., Jr., Ward, P.D., Weaver, J.S., 1981, Postmortem ascent of Nautilus shells: implications for cephalopod paleobiogeography: *Paleobiology*, 7(1), 494-509.
- Checa, A., 1985, Los Aspidoceratiformes en Europa (Ammonitina, Familia Aspidoceratidae: Subfamilias Aspidoceratinae y Physodoceratinae): Granada España, Universidad de Granada, Facultad de Ciencias, tesis doctoral, 413 p.
- Chilingar, G.V., 1960, Notes on classification of carbonate rocks on basis of chemical composition: *Journal of Sedimentary Research*, 30(1), 157-158.
- Contreras, B., Martínez-Cortés, A., Gómez-Luna, M.E., 1988, Bioestratigrafía y sedimentología del Jurásico Superior en San Pedro del Gallo, Durango, México: *Boletín del Instituto Mexicano del Petróleo*, 20(3), 5-27.
- Cox, L.R., 1969, General features of bivalvia, *in* Moore, R. (ed.), *Treatise on invertebrate paleontology Part N, Mollusca 6 Bivalvia*. University of Kansas, USA, N2-N129.
- Cummins, H., Powell, E.N., Stanton, R. J r., Staff, G., 1986, The size-frequency distribution in palaeoecology: effects of taphonomic processes during formation of molluscan death assemblages in Texas bays: *Journal of Paleontology*, 29(3), 495-518.

- Cuvier, G., 1798, *Tableau Elémentaire de L'Histoire Naturelle des Animaux*: Paris, Baudouin, 710 p.
- Damborenea, S.E., 2000, Hispanic Corridor: its evolution and the biogeography of bivalve molluscs, *in* Hall, R.L., Smith, P.L. (eds.), *Advances in Jurassic Research: Switzerland Trans Tech Publications*, 369-380.
- De la Mora, A., Olóriz, F., González-Arreola, C., Villaseñor, A.B., 1999, Using bivalve assemblages for reconstruction of depositional conditions in fine-grained deposits from the Upper Jurassic of Mexico (resumen), EPA Work-shop, Lisboa, European Palaeontological association, 137-141.
- De la Mora, A., Olóriz, F., González-Arreola, C., 2000, 'Autochthonous' bivalve assemblages and palaeoecologic interpretation in the Upper Jurassic–Lowermost Cretaceous La Caja Formation from the Cañón de San Matías (Zacatecas, México): *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science*, 331(11), 741-747.
- Donovan, S.K., 1987, Functional morphology of an unusual pelmatozoan column from the Ashgill Boda Limestone, Sweden: *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, 109, 255-257.
- Douvillé, H., 1890, Sur la classification des Cératites de la Craie: *Bulletin de la Société Géologique de France (serie 3)*, 18, 275-292.
- Dunham, R.J., 1962, Classification of Carbonate Rocks According to Depositional Texture *in* Ham, W.E. (ed.), *Classification of Carbonate Rocks: American Association of Petroleum Geologists, Memoir 1*, 108-121.
- Embry, A.F., Klovan, J.E., 1971, A Late Devonian reef tract on Northeastern Banks Island, NWT: *Canadian Petroleum Geology Bulletin*, 19, 730-781.
- Enay, R., 1966, L'Oxfordien dans la moitié sud du Jura Français. 1. Etude Stratigraphique. 2. Etude Paléontologique. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 8, 624 p.
- Erben, H.K., 1956, El Jurásico Medio y el Calloviano de México: *en XX Congreso Geológico Internacional Monografía*, 140 p.
- Fagerstrom, J.A., 1964, Fossils communities in paleoecology: their recognition and significance: *Geological Society of America Bulletin*, 75(12), 1197-1216.

- Fernández-López, S., 1984, Nuevas perspectivas de la tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas: *Estudios Geológicos*, 40, 215-224.
- Fernández-López, S., 2000, Temas de tafonomía: Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, 167 p.
- Flügel, E., 2004, *Microfacies of Carbonate rocks: analysis, interpretation and application*: New York, Springer Berlin Heidelberg, 976 p.
- Fontannes, F., 1879, Description des ammonites dès calcaires du Château de Crussol, Ardèche (zones à *Oppelia tenuilobata* et *Waagenia beckeri*): Georg, Lyon; Savy, Paris, 123 p.
- Fraaye, R.H.B., 1996, Late Cretaceous swimming crabs: radiation, migration, competition, and extinction: *Acta Geologica Polonica*, 46, 269-278.
- Fuchtbauer, H., 1959, Zur Nomenklatur der Sedimentgesteine. *Erdöl und Kohle*, 12, 605-613.
- Fürsich, F.T., Werner, W., Delvene, G., García-Ramos, J.C., Bermúdez-Rochas, D.B., Piñuela, L., 2012, Taphonomy and palaeoecology of high-stress benthic associations from the Upper Jurassic of Asturias, northern Spain: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 356-360, 1-18
- García-Ruiz, J.M., Checa, A., Rivas, P., 1990, On the origin of ammonoid sutures: *Paleobiology*, 16(3), 349-354.
- Gemmellaro, G.G., 1874, *Sopra alcune faune giurese e liasiche délia Sicilia*. Palermo, 434 p.
- Glowniak, E., 2002, The ammonites of the family Perisphinctidae from the *plicatilis* Zone (lower Middle Oxfordian) of the Polish Jura Chain (Central Poland); their taxonomy, phylogeny and biostratigraphy: *Acta Geologica Polonica*, 52(3), 307-364.
- Glowniak, E., Wierzbowski, A., 2007, Taxonomical revision of the perisphinctid ammonites of the Upper Jurassic (*Plicatilis* to *Planula* zones) described by Józef Siemiradzki (1891) from the Kraków Upland: *Volumina Jurassica*, 5, 31-137.
- González-Arreola, C., Carrillo-Martínez, M., 1986, Amonitas del Jurásico Superior (Titoniano superior) y Cretácico inferior (Hauteriviano-Barremiano) del área de San Joaquín Vizarrón, estado de Querétaro: *Revista del Instituto de Geología*, 6(2), 171-177.

- Götte, D., Michalzik, D., 1992, Stratigraphic relations and facies sequences of an Upper Jurassic evaporitic ramp in the Sierra Madre Oriental (Mexico): Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil1 (6), 1445-1466.
- Gygi, R.A., Hillebrandt, A., 1991, Ammonites (mainly *Gregoryceras*) of the Oxfordian (Late Jurassic) in northern Chile and time correlation with Europe: Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 113, 135-185.
- Haq, B.U., Hardenbol, J., Vail, P.R., 1987, Chronology of fluctuating sea level since the Triassic: Science, 235, 1156-1167.
- Haq, B.U., Hardenbol, J., Vail, P.R., 1988, Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change en Wilgus, C.K., Hasting, B.S., Kendall, C.G.St.C., Posamentier, H.W., Ross, C.A., Van wagoner, J.C. (eds.), Sea-level changes-An integrated approach: Society of Economic Paleontologist and Mineralogist Special, 42, 71-108.
- Haug, E., 1885, Beiträge zu einer Monographie der Ammonitengattung Harpoceras: Neues Jahrbuch für Mineralogie Geologie und Paläeontologie, Beilage-Band, 3, 585-722.
- Hengsbach, R., 1979, Zur kenntnis der asymmetrie der ammoniten-lobenlinie: Zoologische Beiträge, 25, 107-162.
- Hengsbach, R., 1986, Ontogenetisches Auftreten und Entwicklung der Suture-Asymmetrie bei einigen Psilocerataceae (Ammonoidea; Jura): Senckenbergiana Lethaia, 67, 323-330.
- Hewitt, R.A., Westermann, G.E.G., 1997, Mechanical significance of ammonoid septa with complex sutures: Lethaia, 20(3), 205-212.
- Hillebrandt, A., Kossler, A., Gröeschke, M., 2000, *Caracoliceras* a new Oxfordian (Upper Jurassic) ammonite genus from northern Chile: Revue de Paléontologie, volume special 8, 65-81.
- Humphris, C.C., 1978, Salt movement on continental slope, northern Gulf of Mexico, in Bouma, A.H., Moore, G.T., Coleman, J.M. (eds.), Framework, facies and oil-trapping characteristics of the upper continental margin: American Association of Petroleum Geologists Studies in Geology 7, 69-85.
- Hyatt, A., 1889, Genesis of the Arietidae: Smithsonian Contributions to Knowledge, 673, 238 p.

- Hyatt, A., 1900, Cephalopoda: in Zittel-Eastman "Text Book of Palaeontology", 1, 502-604.
- Imlay, R.W., 1936, Evolution of the Coahuila Peninsula, Mexico; Part 4, Geology of the western part of the Sierra de Parras: Geological Society of America Bulletin, 47(7), 1091-1152.
- Imlay, R.W., 1937, Geology of the middle part of the Sierra de Parras, Coahuila, Mexico: Geological Society of America Bulletin, 48(5), 567-630.
- Imlay, R.W., 1938, Studies o the Mexican Geosyncline: Bulletin of the Geological Society of America, 49(11), 1651-1694.
- Imlay, R.W., 1939, Upper Jurassic ammonites from Mexico: Geological Society of America Bulletin, 50(1), 1-78.
- Imlay, R.W., 1943, Upper Jurassic Ammonites from the Placer de Guadalupe district, Chihuahua, Mexico: Journal of Paleontology, 17(5), 527-543.
- Imlay, R.W., 1945, Jurassic fossils from Southern States, no. 2: Journal of Paleontology, 19(3), 253-276.
- Imlay, R.W., 1952, Correlation of the Jurassic formations of the North America, exclusive of Canada: Geological Society of America Bulletin, 63(9), 953-992.
- Imlay, R.W., 1953, Las formaciones jurásicas de México: Boletín de la Sociedad Geológica de México, 16(1), 1-65.
- Jacobs, D.K., Chamberlain, J.A., 1996, Buoyancy and hydrodynamics in ammonoids *in* Landman, N.H., Tanabe, K., Davis, R.A. (eds.), Ammonoid Paleobiology Topics in Geobiology 13: New York, Springer, 169-223.
- Jäger, M., Fraaye, R., 1997, The diet of the Early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum*: Palaeontology, 40, 557-574.
- Jaworski, E., 1940, Oxford-Ammoniten von Cuba: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläeontologie, 83(1), 87-137.
- Judoley, C.M., Furrázola-Bermúdez, G., 1968, Estratigrafía y fauna de Jurásico de Cuba: La Habana, Instituto Cubano de Recursos Minerales, 126 p.
- Kase, T., Shigeta, Y., Futakami, M., 1994, Limpet home depressions in Cretaceous ammonites: Lethaia, 27(1), 49-58.
- Kase, T., Shigeta, Y., Futakami, M., 1995, Limpet pits on ammonoids living in surface waters: reply: Lethaia, 28(4), 315-316.

- Kidwell, S.M., 1985, Paleobiological and sedimentological implications of fossil concentrations: *Nature*, 318, 457-460.
- Kidwell, S.M., 1986, Models for fossil concentrations: paleobiologic implications: *Paleobiology*, 12(1), 6-24.
- Kidwell, S.M., 1991, The stratigraphy of shell concentrations *in* Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy, releasing the data locked in the fossils record: Topics in Geobiology*, Plenum Press, New York, 211-290.
- Klomp maker, A.A., Waljaard, N.A., Fraaije, R.H.B., 2009, Ventral bite marks in Mesozoic ammonoids: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280(1-2), 245-257.
- Klug, C., Korn, D., 2004, The Origin of ammonoid locomotion: *Acta Paleontologica Polonica*, 49(2), 235-242.
- Kutek, J., Pszczolkowski, A., Wierzbowski, A., 1976, The Francisco Formation and an Oxfordian ammonite faunule from the Artemisa Formation, Sierra del Rosario, western Cuba: *Acta Geologica Polonica*, 26(2), 299-319.
- Larson, N.L., 2007, Deformities in the Late Callovian (Late Middle Jurassic) Ammonite Fauna from Saratov, Russia *in* Landman N.H., Davis, R.A., Mapes, R.H. (eds.), *Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives*, Springer, 344-374.
- Ledezma, O., 1981, Hoja Camacho 13R-1 (12) Estados de Durango y Zacatecas: Univesidada Nacional Autónoma de México, Instituto de geología, carta geológica de México serie 1:100 000, mapa y texto, México.
- Leighton, M.W., Pendexter, C., 1962, Carbonate Rock Types, in *Classification of Carbonate Rocks, Memoir 1*, *in* Ham, W.E. (ed.): American Association of Petroleum Geologists, 33-61.
- Lewy, Z., 2002, The fuction of the ammonite fluted septal margins: *Journal of Paleontology*, 76(1), 63-69.
- Linné, C., 1754, *Systeme natural du regne animal: par clases, familles ou ordres, genres et especes avec une notice de tous les animaux: Les noms grecs, latins and vulgaries, que les natureliftes leur ont donnes/carolus Linnaeus: Paris, J.B. Bauche, 999 p.*

- López-Palomino, I., 2002, Análisis bioestratigráfico basado en fauna de Ammonites del Oxfordiano (Jurásico Superior) en la región de Tamán, San Luis Potosí: México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, tesis de maestría, 146 p.
- López-Palomino, I., Villaseñor, A.B., Olóriz, F., 2006, Primer registro del género *Vinalesphinctes* (Ammonitina) en el Oxfordiano de México: Significación bioestratigráfica y consideraciones paleobiogeográficas en el Jurásico superior de América: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23(2), 162-183.
- Lutz, T.M., Boyajian, G.E., 1995, Fractal geometry of ammonoid sutures: *Paleobiology*, 21(3), 329-342.
- Mapes, R.H., Hansen, M.C., 1984, Pennsylvanian shark–cephalopod predation; a case study: *Lethaia*, 17(3), 175-183.
- Marques, B., Olóriz, F., Caetano, P.S., Rodríguez-Tovar, F.J., 1993, Relative sea-level fluctuations and ecostratigraphy; application to Middle/Upper Oxfordian fossil assemblages of east-central Alentejo, Portugal: *Acta Geologica Polonica*, 43(3-4), 289-298.
- Martin-Kaye, P., 1951, Sorting of lamellibranch valves on beaches in Trinidad, B.W.I.: *Geological Magazine*, 88, 432-434.
- Martinsson, A., 1973, Ecostratigraphy: *Lethaia*, 6(4), 441-443.
- Mann, P., 1999, Caribbean sedimentary basins: Classification and tectonic setting from Jurassic to Present, *in* Mann, P. (ed.), *Caribbean Basins*: Amsterdam, Elsevier, 1-31.
- Marton, G.L., Buffler, R.T., 1999, Jurassic-Early Cretaceous tectono-paleogeographic evolution of the southeastern Gulf of Mexico Basin, *in* Mann, P. (ed.), *Caribbean Basins*: Amsterdam, Elsevier, 63-91.
- Massare, J.A., 1987, Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7, 121-137.
- Mayoral-Alfaro, E.J., Rodríguez-Vidal, J., 1994, Aspectos morfosedimentarios de la transgresión pliocenica en Almayate (Málaga): *Geogaceta*, 16, 110-113.
- Meléndez, B., 1970, *Paleontología*, Tomo I - Parte general e Invertebrados, Edgard Paraninfo, Madrid, 714 p.



- Meléndez, G., 1989, El Oxfordiense en el sector central de la Cordillera Iberica (Provincias de Zaragoza y Teruel): Zaragoza, España, Instituto Fernando El Católico, Instituto de Estudios Teruelenses, tesis doctoral, 418 p.
- Meléndez, G., Myczynski, R., 1994, On the origin and biogeographic, spread of *Vinalesphinctes* SPATH, 1931, and related Oxfordian, Perisphinctids from Chile and Cuba: Madrid, España, Sociedad, Española de Paleontología, Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología, 135-137.
- Meléndez, G., Sequeiros, L., Brochwicz-Lewinski, W., 1982, Lower Oxfordian in the Iberian Chain, Spain. (II): Ammonite fauna. Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences; Série des Sciences de la Terre, 30(3-4), 173-181.
- Meléndez, G., Atrops, F., Bello, J., Brochwicz-Lewinski, W., D'Arpa, C., Fözy, I., Pérez-Urresti, I., Ramajo, J., Sequeiros, L., 2009, The Oxfordian ammonite genus *Passendorferia* Brochwicz-Lewinski and the Tethyan subfamily Passendorferiinae Meléndez: origin and palaeobiogeography : Volumina Jurassica, 7, 113-134.
- Michalzik, D., Schumann, D., 1994, Lithofacies relations and paleoecology of a Late Jurassic to Early Cretaceous fan delta to shelf depositional system in the Sierra Madre Oriental of North-east Mexico: Sedimentology, 41(3), 463-477.
- Morton, N., Nixon, M., 1987, Size and function of ammonite aptychi in comparison with buccal masses of modern cephalopods: Lethaia, 20(3), 231-238.
- Myczynski, R., 1976, A new ammonite fauna from the Oxfordian of the Pinar del Río Province, western Cuba: Acta Geologica Polonica, 26(2), 261-297.
- Myczynski, R., 1994, Caribbean ammonite assemblages from Upper Jurassic-Lower Cretaceous sequences of Cuba: Studia Geologica Polonica, 105, 91-108.
- Myczynski, R., Brochwicz-Lewinski, W., 1980, Cuban Oxfordian Aspidoceratids: their relation to the European ones and their stratigraphic values: Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, (Sciences de la Terre), 28(4), 325-330.
- Myczynski, R., Meléndez, G., 1990, On the current state of progress of the studies on Oxfordian ammonites from Western Cuba: Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, 2, 185-189.
- Myczynski, R., Olóriz, F., Villaseñor, A.B., 1998, Revised biostratigraphy and correlations of the middle-upper Oxfordian in the Americas (Southern USA, Mexico, Cuba and

- Northern Chile): Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 207(2), 185-206.
- Neumann, R., 1907, Beiträge zur Kenntniss der Kreideformation in Mittel-Peru: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 24, 69-132.
- Neumayr, M., 1873, Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*: Abh. K. K. Geol. Reichsanstalt, 6, 141-257.
- Newton, C.R., 1986, Late Triassic bivalves of the Martin Bridge limestone, Hells Canyon, Oregon: Taphonomy, Paleoecology, Paleozoogeography, in Vallier, T.L., Brooks, H.C. (eds.), Geology of the Blue Mountains Region of Oregon, Idaho, and Washington, Geologic Implications of Paleozoic and Mesozoic paleontology and biostratigraphy, Blue Mountains Province, Oregon and Idaho: United State Geological Survey Professional Paper 1435, 7-17.
- O'Connell, M., 1920, The Jurassic ammonite fauna of Cuba: Bulletin of the American Museum of Natural History, 42(16), 643-692.
- Olóriz, F., 1978, Kimmeridgiense-Tithónico inferior en el Sector Central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética) Paleontología, Bioestratigrafía: Granada, España, Universidad de Granada, Facultad de Ciencias, tesis doctoral, 758 p.
- Olóriz, F., 1987, El significado biogeográfico de las plataformas mexicanas en el Jurásico Superior. Consideraciones sobre un modelo eco-evolutivo: Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 1(1), 219-247.
- Olóriz, F., 1992, North-central and eastern Mexico, in Westermann, G.E.G. (ed.), The Jurassic of the Circum-Pacific, part 3: Regional geology and stratigraphy, Mesoamerica, Cambridge University Press, 93-121.
- Olóriz, F., 2000, Time-averaging and long-term paleoecology in macroinvertebrate fossil assemblages with ammonite (Upper Jurassic): Review Paleobiologie, 8, 123-140.
- Olóriz, F., Palmqvist, P., 1995, Sutural complexity and bathymetry in ammonites: fact or artifact?: Lethaia, 28(2), 167-170.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., 2006, *Ceratosphinctes* (Ammonitina, Kimmeridgian) in Mexico: from rare but typical inhabitant of west-tethyan epiocceanic and epicontinental water to a geographically widespread ammonite genus: Geobios, 39(2), 255-266.

- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., 2010, Ammonite biogeography: From descriptive to dynamic, ecological interpretations, *in* Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T., Hirano, H. (eds.), *Cephalopods Present and Past*, Tokai University Press, Tokyo, 253-265.
- Olóriz, F., Caracuel, J.E., Rodríguez-Tovar, F.J., 1995b, Using ecostratigraphic trends in sequence stratigraphy *en* Haq, B.U. (ed.), *Sequence stratigraphy and depositional response to eustatic, tectonic and climatic forcing*: Kluwer Academic Publisher, 59-85.
- Olóriz, F., Marques, B., Rodríguez-Tovar, F.J., 1991, Eustatism and faunal associations. Examples from the South Iberian Margin during the Late Jurassic (Oxfordian-Kimmeridgian): *Eclogae Geologicae Helveticae*, 84(1), 83-106.
- Olóriz, F., Palmqvist, P. Pérez-Claros, J.A., 1999a, Recent advances in morphometric approaches to covariation of shell features and the complexity of suture lines in Late Jurassic ammonites, with reference to the major environments colonized *in* Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J. (eds): *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*, Plenum Press, New York, 273-293.
- Olóriz, F., P. Palmqvist, J.A. Pérez-Claros, 2002a, Morphostructural constraints and phylogenetic overprint on sutural frilling in Late Jurassic ammonites: *Lethaia*, 35(2), 158-168.
- Olóriz, F., Reolid, M., Rodríguez-Tovar, F.J., 2002b, Fossil assemblages, lithofacies and taphofacies for interpreting depositional dynamics in epicontinental Oxfordian (Prebetic Zone, Betic Cordillera, southern Spain): *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 185(1-2), 53-75.
- Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J., Caracuel, J.E., 1994b, Faunal assemblages, ecostratigraphy and high resolution sequence stratigraphy, *en* Johnson, S.D. (ed.), *High Resolution Sequence Stratigraphy: Innovation. & Application.*, Liverpool, 198-203.
- Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J., Marques, B., 1994a, Macroinvertebrates assemblages and ecostratigraphic structuration within a highstand system tract. An example from the Lower Kimmeridgian in Southern Iberia: *Geobios*, M.S. 17, 605-614.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., González-Arreola, C., 1997, Factors controlling Upper Jurassic ammonite assemblages in North-Central Mexico: *Lethaia*, 30(4), 337-351.

- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., González-Arreola, C., 1998, Re-evaluation of *Procraspedites* Spath, 1930 (Ammonitina) from the Upper Kimmeridgian of Mexico: *Bulletin de la Société géologique de France*, 169(2), 243-254.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., González-Arreola, C., 2003, Major lithostratigraphic units in land-outcrops of north-central Mexico and the subsurface along the northern rim of the Gulf of Mexico Basin (Upper Jurassic lowermost Cretaceous): a proposal for correlation of tectono-eustatic sequences: *Journal of South American Earth Sciences*, 16, 119-142.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., Grajales-Nishimura, M., 2010, New finding of genus *Gregoryceras* SPATH 1924 (Ammonitina) from SE Mexico, Veracruz. Nuevo hallazgo del género *Gregoryceras* SPATH 1924 (Ammonitina) en el SE de México, Veracruz: *in* Ruíz-Omeñaca, L.I., Piñuela, L., García-Ramos, J.C. (eds.). *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España*. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), 112-114.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., López-Palomino, I., 2008, Middle Oxfordian ammonite biostratigraphy of the Lower Santiago Formation at Tamán, San Luis Potosí, Mexico—with notes on Mexico-Caribbean ochetoceratins: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 25(2), 261-283.
- Olóriz, F., Caracuel, J.E., Marques, B., Rodríguez-Tovar, F.J., 1995a, Asociaciones de tintinnoides en facies ammonítico rosso de la Sierra Norte (Mallorca): *Revista Española de Paleontología*, N8 Homenaje al Dr. Guillermo Colom, 77-93.
- Olóriz, F., López, A., Villaseñor, A.B., González, C., 1988, Análisis isotópicos y consideraciones paleoecológicas en el Jurásico Superior de México (Fm. La casita, Cuencamé, Durango). *Datos preliminares: Congreso Geológico de España, Comunicaciones*, 1, 144-148.
- Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J., Marques, B., Caracuel, J.E., 1993b, Ecostratigraphy and sequence stratigraphy in high frequency sea level fluctuations: examples from Jurassic macroinvertebrate assemblages: *Palaeogeographic, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 101(1-2), 131-145.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., González-Arreola, C., Westermann, G.E.G., 1996a, Interpreting updated ammonite biostratigraphy, *in* Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J. (Eds.), *The Upper Jurassic–Lowermost Cretaceous in the Alamos area, Sierra de Catorce, San*

- Luis Potosi (North-Central Mexico), IV International Symposium Cephalopods-Present and Past, Granada, Abstracts Volume, 134-136.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., González, C., Westermann, G.E.G., 1990, Problems of litho-correlation in the Mexico-Caribbean area and the significance of upper Oxfordian "*Discosphinctes*": Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, 2, 191-204.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., González-Arreola, C., Westermann, G.E.G., 1992, Significant ammonites and calpionellids for correlations within the Upper Jurassic-Lowermost Cretaceous in the southern margin of the North-American Plate: *in* Gayet, M., Racheboeuf, P. (Coords.). Paléontologie et Stratigraphie d'Amérique Latine, Table Ronde Européenne, Lyon, Resume's, p. 38.
- Olóriz, F., Villaseñor, A.B., González-Arreola, C., Westermann, G.E.G., 1999b, Ammonite biostratigraphy and correlations in the Latest Jurassic–Earliest Cretaceous La Caja Formation of North-Central Mexico (Sierra de Catorce, San Luis Potosí) *in* Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J. (Eds.), *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*: Plenum Press, London, 463-492.
- Olóriz, F., Lara, L., De La Mora, A., Villaseñor, A.B., González-Arreola, C., 1993a, The Kimmeridgian/Tithonian boundary in the "Barranquito del Alacrán" section at Cuencame (Durango, Mexico); its biostratigraphy and ecostratigraphic interpretation: *Acta Geologica Polonica*, 43(3-4), 273-288.
- Olóriz, F., Caracuel, J.E., Ruíz-Heras, J.J., Rodríguez-Tovar, F.J., Marques, B., 1996b, Ecostratigraphic approaches, sequence stratigraphy proposals and block tectonics: examples from epiocenic swell areas in south and east Iberia: *Palaeogeographic, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 121(3-4), 273-295.
- Ortega-Gutiérrez, F., Mitre-Salazar, L.M., Roldán-Quintana, J., Aranda-Gómez, J.J., Morán-Zenteno, D., Alaniz-Álvarez, S.A., Nieto-Samaniego, A.F., 1992, Texto explicativo de la quinta edición de la carta geológica de la república mexicana Escala 1:2,000,000: Universidad Nacional Autónoma de México, 1 mapa con texto.
- Parent, H., Schweigert, G., Meléndez, G., 2006, Oxfordian perisphinctid ammonite from Chacay Melehé, Argentina: *Paläontologische Zeitschrift*, 80(4), 307-324.

- Parson, K., Brett, C., 1991, Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage preservation, *en* Donovan, S.K. (ed.), *The processes of fossilization*: Belhaven Press, 23-65.
- Pérez-Claros, J.A., 2005, Allometric and fractal exponents indicate a connection between metabolism and complex septa in ammonites: *Paleobiology*, 31(2), 221-232.
- Pérez-Claros, J.A., Olóriz, F., Palmqvist, P., 2007, Sutural complexity in Late Jurassic ammonites and its relationship with phragmocone size and shape: a multidimensional approach using fractal analysis: *Lethaia*, 40(3), 235-272.
- Pérez-Claros, J.A., Palmqvist, P., Olóriz, F., 2002, First and second order levels of suture complexity in ammonites: a new methodological approach using fractal analysis: *Mathematical Geology*, 34(3), 323-343.
- Pérez-Urresti, I., Bello-Villalba, J., Meléndez, G., 1996, La subfamilia Ataxioceratinae (Ammonoidea) en el Oxfordiense Superior de la Provincia Submediterránea: origen y evolución: *Geogaceta*, 20(1), 246-249.
- Pettijohn, F.J., 1957, *Sedimentary rocks*: New York, Harper Brother, 731 p.
- Pettijohn, F.J., Potter, P.E., Siever, R., 1973, *Sand and Sandstone*: New York, USA, Springer-Verlag, 618 p.
- Plumley, W. J., Risley, G.A., Graves, R.W., Kaley, M.E., 1962, Energy index for limestone interpretation and classification *in* Ham, W.E. (ed.), *Classification of carbonate rocks: A symposium*, American Association of Petroleum Geologist, Memoir 1, 85-107.
- Quenstedt, F.A., 1887-1888, *Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. 3. Band. Der Weisse Jura*, Schweizerbart, Stuttgart, 816-1140.
- Rangin, C., 1977, Sobre la presencia del Jurásico Superior con amonites en Sonora septentrional: *Revista del Instituto de Geología*, 1(1), 1-4.
- Reolid, M., 2005a, *Dinámica eco-sedimentaria durante el Oxfordiense Medio-Kimmeridgiense Temprano en la Zona Prebética: Interpretación Ecoestratigráfica y secuencial*: Granada, España, Universidad de Granada, Facultad de Ciencias, tesis doctoral, 253 p.
- Reolid, M., 2005b, *Asociaciones de braquiópodos del Oxfordiense medio-Kimmeridgiense inferior de la Zona Prebética (Sureste de España): Relación con las litofacies y el*

gradiente proximal-distal de la plataforma: *Revista Española de Paleontología*, 20(1), 21-36.

Reyes, E., 1964, El Jurásico Superior del Área de Tamán, S. L. P.: *Petróleos Mexicanos, Informe Geológico*, 508, 36 p. (inédito).

Richardson, J.R., 1986, Braquiópodos. *Investigación y Ciencia: Edición Española de Scientific American*, 122, 76-82.

Rico-García, A., 2007, El Neógeno superior marino en Vejer de la Frontera (Cádiz, SO España) y su evolución regresiva: *Geogaceta*, 42, 115-118.

Rico-García, A., Aguirre, J., González-Delgado, J.A., 2008, Taphonomy and taphofacies models of the Pliocene deposits of Vejer de la Frontera (Cádiz, SW Spain): *Geobios*, 41(4), 543-558.

Rico-García, A., Cárdenas Carretero, J., González Delgado, J.A., Civis, J., 2006, Estudio paleontológico preliminar del Tortonense superior de "Las Pajanosas" (Sevilla, Cuenca del Guadalquivir): *Geogaceta*, 39, 143-146.

Rodríguez-Tovar, F.J., 1993, Evolución sedimentaria y ecostratigráfica en plataformas epicontinentales del Margen Sudibérico durante el Kimmeridgiense inferior: Granada, España, Universidad de Granada, Facultad de Ciencias, tesis doctoral, 377 p.

Roger, J., 1980, *Paleoecología: Paraninfo*, Madrid, 203 p.

Salvador, A., 1987, Late Triassic-Jurassic paleogeography and origin of Gulf of Mexico Basin: *American association of Petroleum Geologists Bulletin*, 71(4), 419-451.

Salvador, A., 1991a, Triassic-Jurassic *in* Salvador, A. (ed.), *The Gulf of Mexico Basin: Boulder, Colorado, Geological Society of America, The Geology of North America*, v. J, Capítulo 8, 131-180.

Salvador, A., 1991b, Origen and development of the Gulf of Mexico basin *in* Salvador, A. (ed.), *The Gulf of Mexico Basin: Boulder, Colorado, Geological Society of America, The Geology of North America*, v. J, Capitulo 14, 389-444.

Sánchez-Roig, M., 1920, La fauna Jurásica de Viñales: La Habana, Cuba, Secretaría Agrícola Comercial del Trabajo: *Boletín Especial*, 1-61.

Sánchez-Roig, M., 1951, La fauna Jurásica de Viñales. La Habana, Cuba: *Anales de la Academia de Ciencias Médicas, Físicas y Naturales de la Habana*, 89, 46-94.

Sato, T., Tanabe, K., 1998, Cretaceous plesiosaurs ate ammonites: *Nature*, 394, 629-630.

- Saunders, W.B., 1995, The ammonoid suture problem: relationships between shell and septum thickness and suture complexity in Paleozoic ammonoids: *Paleobiology*, 21(3), 343-355.
- Saunders, W.B., Shapiro, E.A., 1986, Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics: *Paleobiology*, 12(1), 64-79.
- Schairer, G., 1989, Die Cephalopodenfauna der Schwammkalke von Biburg (Oberoxford, Südliche Frankenalb): *Idoceratinae (Ammonitina): Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen, A.*, 15, 97-138.
- Schumann, D., 1985, Environment and post-mortem history of upper Jurassic ammonites in Nuevo Leon, NE Mexico, *in* Wiedmann, J., Kulman, J. (Eds.): *Cephalopods Present and Past*, 731-736.
- Schumann, D., 1988a, Observaciones paleoecológicas en secuencias del Kimmeridgiano/Tithoniano (Formación La Casita) de Nuevo León, noreste de México: *Actas de la Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Nuevo León*, 3, 43-59.
- Schumann, D., 1988b, Environment and post-mortem history of Upper Jurassic ammonites in Nuevo Leon, NE Mexico, *in* Wiedmann, J., Kullmann, J. (eds.): *Cephalopods-Present and Past*, Schweizerbart'sche, Stuttgart, 731-736.
- Silva, G., 1987, Ammonoideos del área de Moctezuma-Salinas, estados de San Luis Potosí y Zacatecas: *Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1, 347-363.
- Sequeiros, L., 1977, Oxfordian ammonite genus *Passendorferia* BOCHWICZ-LEWINSKI, 1973, from Malaga (Subbetic zone, Spain): *Acta Geologica Polonica*, 27(3), 357-368.
- Spath, L.F., 1925, Ammonites and aptychy (from Somaliland): *Monograph of The Geology Department of the Hunterian Museum of University of Glasgow*, 1, 11-164.
- Spath, L.F., 1927-1933, Revision of the Jurassic cephalopod faunas of Kachh (Cutch). *Memoirs of the Geological Survey of India: Paleontologia Indica, New Series 9, Memoirs 2(1-6)*, 945 p.
- Speyer, S.E., Brett, C.E., 1986, Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies: *Palaios*, 1, 312-327.



- Steinmann, G., 1881, Zur Kenntnis der Jura und Kreide Formation von Caracoles (Bolivia): Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Paläontologie, Stuttgart tomo 1, 239-301.
- Steinmann, G., Doderlein, L., 1890, Elemente der Paläontologie, 5, 848 p.
- Stevens, G.R., 2007, The ammonite genus *Harpoceras* (Early Jurassic) in New Zealand, New Zealand: Journal of Geology and Geophysics, 50(4), 377-386.
- Suess, E., 1865, Über Ammoniten. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien: Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, 52(1), 71-89.
- Suter, M., 1990, Geología de la hoja de Tamazunchale, Estado de Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, escala 1:100,000: México, D.F., Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, informe y mapa, 55 p.
- Swan, R.H., Saunders, W.B., 1987, Function and shape in Late Paleozoic (mid-Carboniferous) ammonoids: Paleobiology, 13(3), 297-311.
- Tomašových, A., 2004, Postmortem durability and population dynamics affecting the fidelity of brachiopod size-frequency distributions: Palaios, 19(5), 477-496.
- Tsujita, C.J., Westermann, G.E.G., 2001, Were limpets or mosasaurs responsible for the perforations in the ammonite *Placentoceras*? Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 169(3-4), 245-270.
- Verma, H., Westermann, G.E.G., 1973, The Tithonian (Jurassic) ammonite fauna and stratigraphy of Sierra Catorce, San Luis Potosí, Mexico: Bulletin of American Paleontology, 63(277), 107-320.
- Villaseñor, A.B., 1991, Aportaciones a la bioestratigrafía, basada en fauna de ammonites, de la sucesión del Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Tithoniano) del área de Mazapil, Zacatecas, México: México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis doctoral, 156 p.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., 2009, Caribbean Lower Tithonian ammonites from central-east Mexico: Geobios, 42, 117-132.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., 2010, Biomarkers for a Widespread Tethyan Flooding on Mexican Shelves during the Early Tithonian, in Yusheng, Z., Jingeng, S., Xiaoqiao, W., Yanhong, P., Yongdong, W. (eds.), Earth Science Frontiers: Short papers for the 8th International Congress on the Jurassic System, Special Issue, 17, 294-296.

- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., González-Arreola, C., 2000a, Recent advances in Upper Jurassic (Kimmeridgian-Tithonian) ammonite biostratigraphy of north-central Mexico based on recently collected ammonite assemblages: *Geo Research Forum*, 6, 249-262.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., González-Arreola, C., 2000b, Registro del género *Hybonoticeras* (Ammonoidea) en el Jurásico Superior de la Formación Tamán en la región de Mazatepec, Puebla: *Geos*, 20(3), p. 300.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., González-Arreola, C., 2003, First record of the genus *Simocoscoceras* SPATH, 1925, Ammonitina, in Mexico, Biostratigraphic and paleobiogeographic interpretation: *Geologiska Föreningens I Stockholm Förhandlingar*, GFF, 125, 49-56.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., González-Arreola, C., 2011, Lower Tithonian microconchiate simoceratins from eastern Mexico: Taxonomy, biostratigraphy, and paleobiogeography: *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(1), 133-158.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., López-Palomino, I., 2002, The finding of the ammonite genus *Gregoryceras* (Ammonitina) from Mexico, *in* Martire, L. (ed.), 6th International Symposium on the Jurassic System, Palermo, Abstracts, p. 191.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., López-Palomino, I., 2004, Inner whorls of *Gregoryceras* (Ammonitina, Peltoceratinae) as the first occurrence of the genus in Mexico: *Rivista Italiana di Paleontología e Stratigrafia*, 110(1), 249-254.
- Villaseñor, A.B., González-León, C., Lawton, T.F., Aberhan, M., 2005, Upper Jurassic ammonites and bivalves from the Cucurpe Formation, Sonora (Mexico): *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22(1), 65-87.
- Villaseñor, A.B., Olóriz, F., López-Palomino, I., López-Caballero, I., 2012, Updated ammonite biostratigraphy from Upper Jurassic deposits in Mexico: *Revue de Paléobiologie*, Genève, Vol. Especial 11, 249-267.
- Waagen, W., 1869, Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*: *Geographisch Paläontologie Beiträge*, Band 2, Helf 2, 181-256.
- Ward, P.D., 1980, Comparative Shell shape distributions in Jurassic-Cretaceous ammonites and Jurassic-Tertiary nautilids: *Paleobiology*, 6(1), 32-43.

- Ward, P.D., Westermann, G.E.G., 1985, Cephalopod paleoecology *in* Broadhead, T.W. (ed.), Mollusk, Notes for Short Course: University of Tennessee, Department of Geological Sciences, Studies in Geology, 131, 215-229.
- Waterhouse, J.B., 1976, The significance of ecostratigraphy and need for biostratigraphic hierarchy in stratigraphic nomenclature: *Lethaia*, 9(3), 317-325.
- Westermann, G.E.G., 1975, A model for origin, function and fabrication of fluted cephalopod septa: *Paläontol. Z.*, 49, 235-253.
- Westermann, G.E.G., 1990, New developments in ecology of Jurassic-Cretaceous ammonoids *in* Pallini, G., Cecca, F., Cresta, S., Santantonio, M. (Eds.), *Fossili, Evoluzione, Ambiente: Atti II Convegno Internazionale*, Pergola, 87, 459-478.
- Westermann, G.E.G., 1996, Ammonoid Life and Habitat *in* Landman, N.H., Tanabe, K., Davis, R.A. (eds.), *Ammonoid Paleobiology Topics in Geobiology 16*: New York, Springer, 607-707.
- Wierzbowski, A., 1976, Oxfordian ammonites of the Pinar del Rio province (Western Cuba); their revision and stratigraphical significance: *Acta Geologica Polonica*, 26(2), 137-260.
- Wilson, J.L., 1975, Carbonate facies in geologic history, New York, Springer-Verlag, 471 p.
- Young, K., Olóriz, F., 1993, Ammonites from the Smackover Limestone, Cotton Valley Field, Webster Parish, Louisiana, U.S.A, *in* Elmi, S., Mangold, Ch., Alméras, Y. (eds.), 3ème Symposium International Céphalopodes Actuels et Fossiles (Symposium F. Roman): *Geobios Mémoire Spécial*, 15, 401-409.
- Ziegler, B., 1967, Ammoniten ökologie am Beispiel des Oberjura: *Geologie Rundschau*, 56, 439-464.
- Zittel, K.A., 1884, Cephalopoda, *in* Zittel, K.A.: *Handbuch der Palaeontologie*. Oldenbourg. Munich and Leipzig, 329-522.
- Zittel, K.A., 1895, *Grundzüge der Palaeontologie*: Oldenbourg. Munich and Leipzig, 971 p.

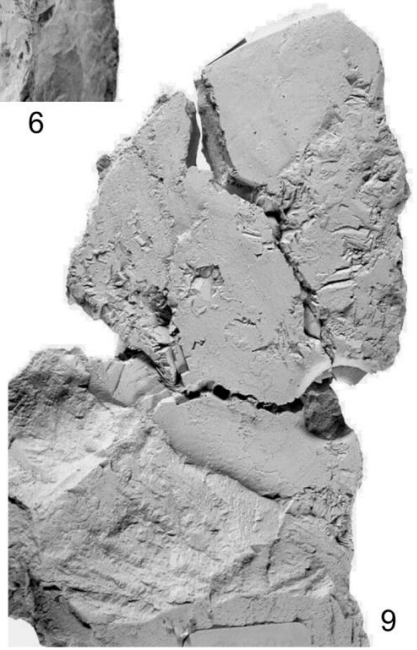
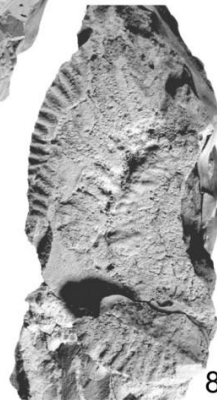
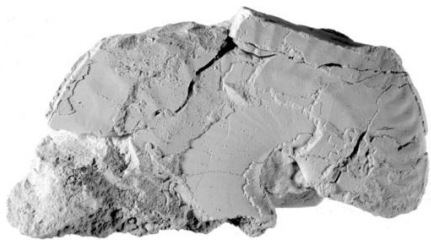
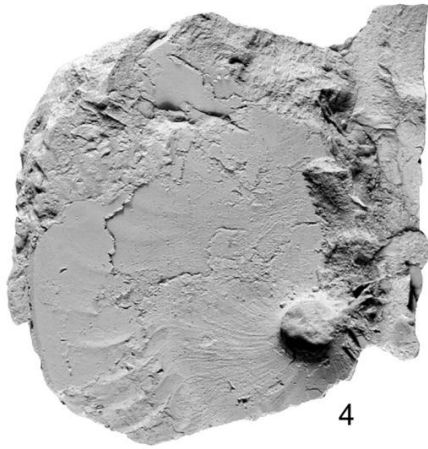
## LÁMINAS

## Lámina 1

Figuras 1-3 *Phylloceras* sp. Ejemplar 44-1: 1 Vista lateral; 2-3 vista de la sección de la vuelta y de la región ventral en diferentes porciones de la concha. Perfil TEN-1, Nivel 44. Oxfordiano tardío (posiblemente parte alta de Zona *bifurcatus*), p 62.

Figuras 4-7, 9 *Ochetoceras (Cubaochetoceras) mexicanum* (BURCKHARDT). Ejemplar 36-12: 4 vista lateral izquierda mostrando el canal medio en el flanco; Ejemplar 36-10: 5 sección de la vuelta; 6 vista ventral tricarínada; 9 vista lateral izquierda; Ejemplar 36-11: 7 vista lateral derecha mostrando la costulación en forma de hoz. Perfil TEN-1, Nivel 36. Oxfordiano tardío (Zona *bifurcatus p.p.*), p 63.

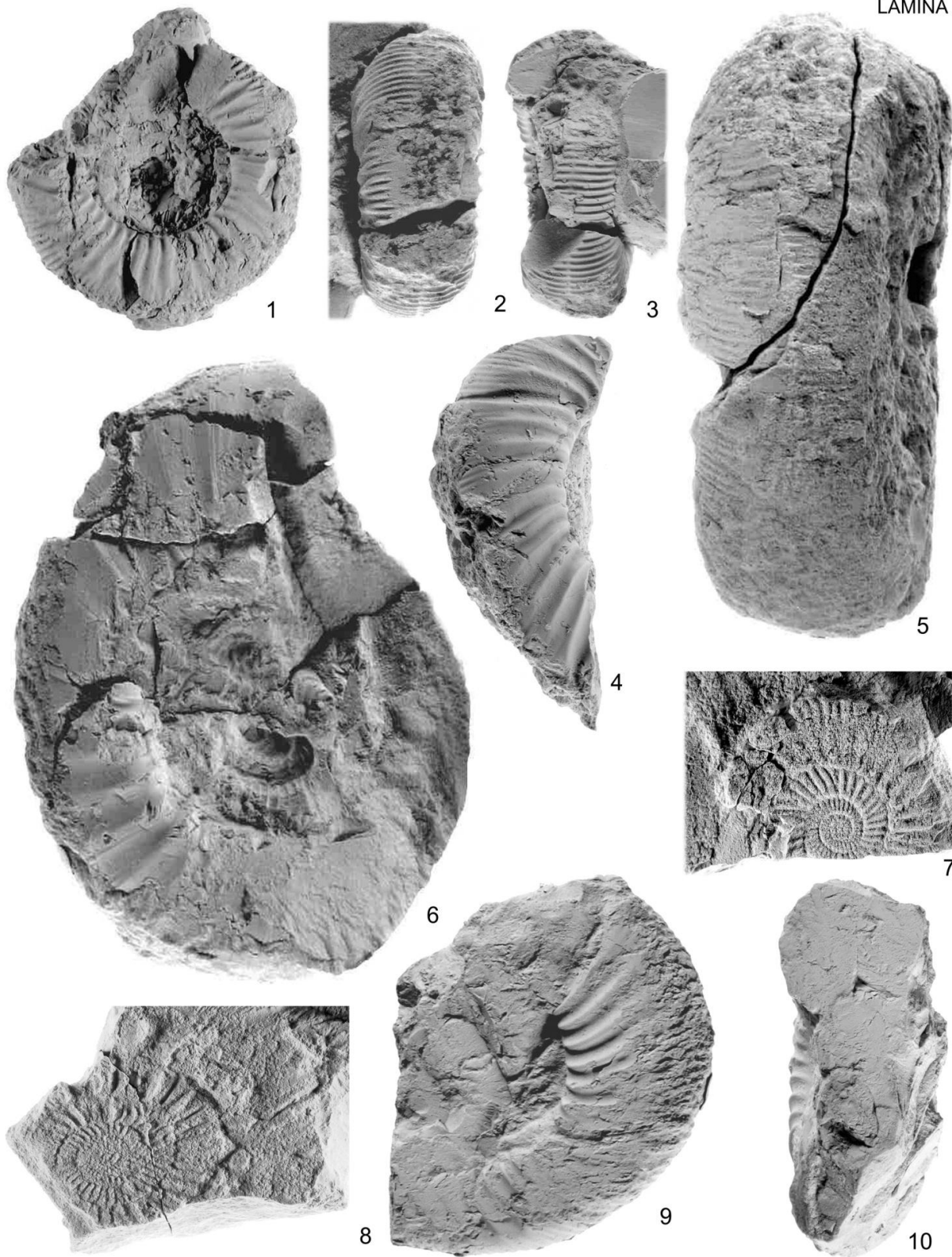
Figura 8 *Ochetoceras (Cubaochetoceras)* sp. Ejemplar 19-1: 8 vista lateral izquierda mostrando costulación fuerte. Perfil TEN-1, Nivel 19. Oxfordiano medio (posiblemente más antiguo que Subzona *antecedens*), p 66.



## Lámina 2

Figuras 1-6, 10 *Caracolicerias* aff. *dunkeri* STEINMANN, 1881. Ejemplar 36-8: 1 vista lateral izquierda; 2 vista de la región ventral amplia, mostrando una línea media que interrumpe el recorrido de las costillas; 3 vista de la sección de la vuelta; Ejemplar 36-7: 4 fragmento de flanco, mostrando fuerte constricción; Ejemplar 36-1: 5 vista de la región ventral amplia; 6 vista lateral izquierda mostrando parte final de la concha conservada con estrias; Ejemplar 36-9: 10 vista de la sección de la vuelta mostrando dos espiras. Perfil TEN-1, Nivel 36. Oxfordiano tardío (*Zona bifurcatus?*), p 67.

Figuras 7-9 *Perisphinctes* (*Otosphinctes*) sp. Ejemplar 47-1: 7 vista lateral derecha Perfil LM-EP, Nivel 47; Ejemplar 48-3: 8 vista lateral derecha, Perfil LM-EP, Nivel 48; Ejemplar 61-1: 9 vista lateral derecha, Perfil LM-EP, Nivel 61. Oxfordiano medio, *Zona plicatilis* (Subzona *antecedens*) a posiblemente la parte más inferior de la *Zona transversarium*, p 70.





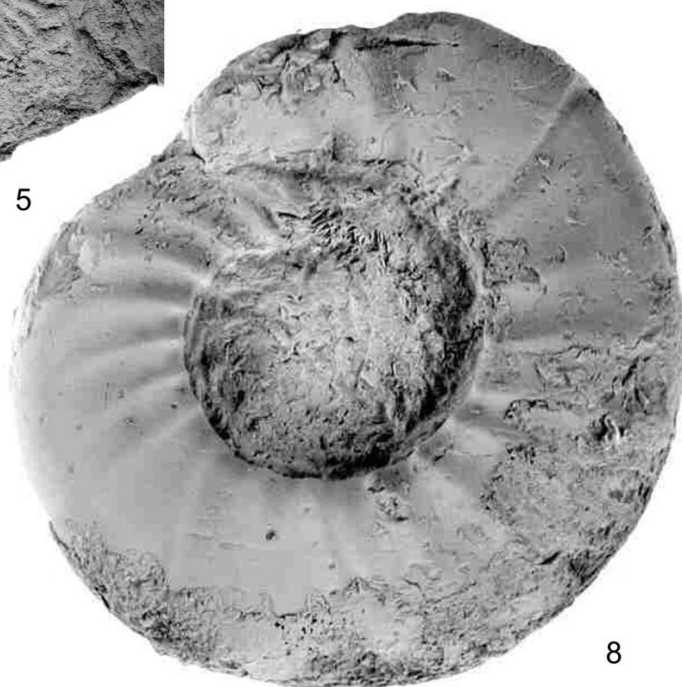
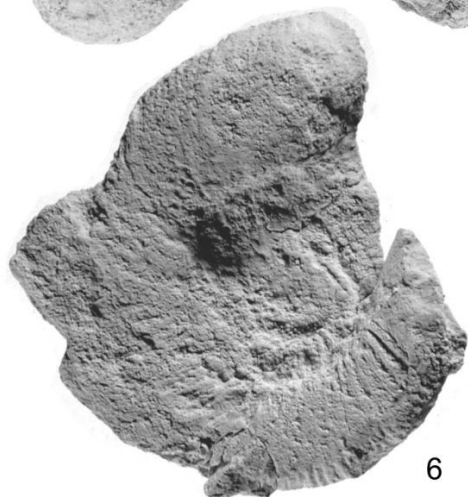
### Lámina 3

Figura 1 *Perisphinctes (Dichotomosphinctes)* sp. Ejemplar 25A-1: 1 Fragmento de vista lateral izquierda, Perfil TEN-1, Nivel 25a. Oxfordiano medio, Zona *plicatilis* a Zona *transversarium* p.p., p 72.

Figuras 2-4 *Perisphinctes (Cubasphinctes)* sp. cf. *cubanensis* (O'CONNELL, 1920). Ejemplar 34-2: 2 vista lateral derecha; 3 vista de la sección de la vuelta; 4 vista de la región ventral, Perfil TEN-1, Nivel 34. Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*, p 74.

Figuras 5-6 *Perisphinctes (Cubasphinctes)* sp. Ejemplar 34-1: 5 vista lateral derecha; 6 vista lateral izquierda, Perfil TEN-1, Nivel 34. Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*, p 77.

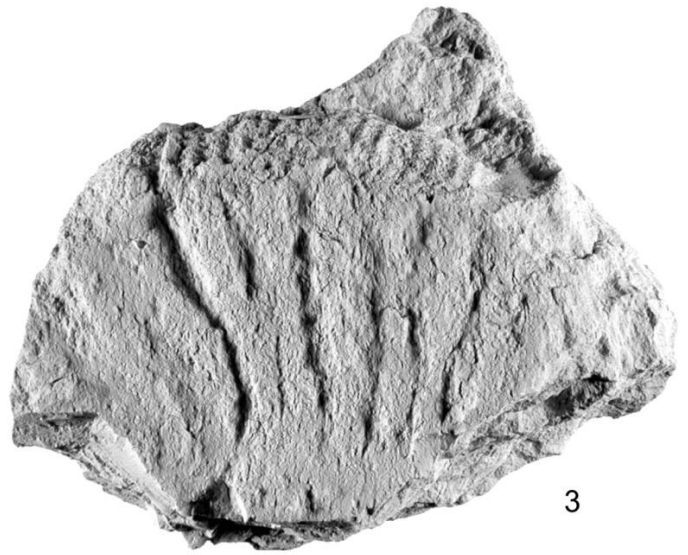
Figuras 7-8 *Vinalesphinctes tenangensis* LÓPEZ-PALOMINO, VILLASEÑOR Y OLÓRIZ, 2006. Ejemplar IGM 6175 (holotipo): 7 Línea de última sutura conservada a un diámetro de 77 mm; 8 vista lateral derecha, mostrando constricciones amplias y poco excavadas en la cámara habitacional, Perfil TEN-1, Nivel 36. Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*, p 78.



#### Lámina 4

Figuras 1-2 *Vinalesphinctes tenangensis* LÓPEZ-PALOMINO, VILLASEÑOR Y OLÓRIZ, 2006. Ejemplar IGM 6175 (holotipo): 1 vista de la región ventral lisa y atravesada por las constricciones; 2 vista ligeramente oblicua de la sección de la espira mostrando los engrosamientos periumbilicales de la ornamentación, Perfil TEN-1, Nivel 36. Oxfordiano tardío, Zona *bifurcatus*, p 78.

Figuras 3-5 *Neumannia* sp. cf. *cyrilli* NEUMANN, 1907. Ejemplar 22-2: 3 fragmento de flanco mostrando la ornamentación Ib (Glowniak, 2002); Ejemplar 22-1: 4 vista de la región ventral, ligeramente oblicua, observándose parte del relieve de la fuerte costulación primaria; 5 vista lateral izquierda (0.75 X), Perfil TEN-1, Nivel 22. Oxfordiano medio, Zona *plicatilis* (posiblemente Subzona *antecedens*) a Zona *transversarium* (posiblemente Subzona *wartae*), p 81.



## Lámina 5

Figuras 1-2 *Neumannia* sp. cf. *cyrilli* NEUMANN, 1907. Ejemplar 22-3: 1 fragmento en vista lateral izquierda mostrando vueltas internas-medias; 2 vista de la sección de la vuelta (0.75 X), Perfil TEN-1, Nivel 22. Oxfordiano medio, Zona *plicatilis* (posiblemente Subzona *antecedens*) a Zona *transversarium* (posiblemente Subzona *wartae*), p 81.

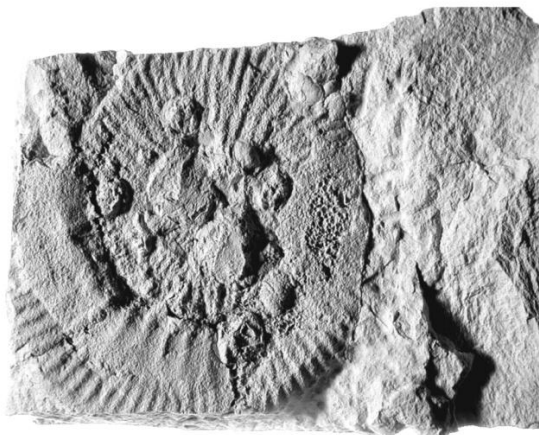
Figuras 3-8 *Passendorferia* (*Passendorferia*) sp. cf. gr. *tenuis-uptonioides* ENAY, 1966. Ejemplar 44-5: 3 vista de la sección de la vuelta, mostrando parte de septos en ambas espiras; 4 vista lateral; Ejemplar 44-6: 5 vista de la sección de la vuelta; 8 vista lateral izquierda, la flecha indica presencia de septos (0.75 X); Ejemplar 44-3: 6 vista de la sección de la vuelta y parte de la región ventral, ligeramente oblicua mostrando parte de las costillas primarias fuertes y costillas secundarias más débiles; 7 vista lateral izquierda mostrando vueltas internas-medias, Perfil TEN-1, Nivel 44. Oxfordiano tardío (posiblemente parte alta de Zona *bifurcatus*), p 85.



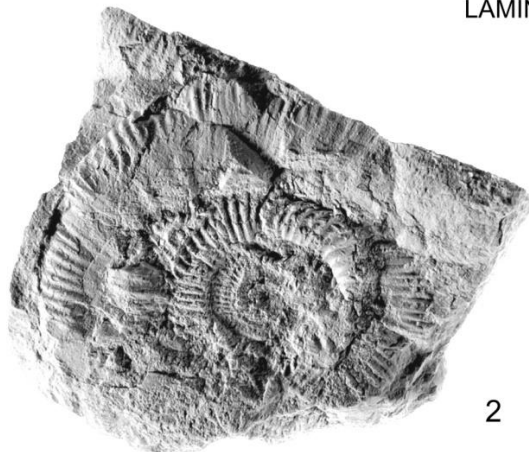
## Lámina 6

Figuras 1-6 *Sequeirosia (Gemmellarites) sp. cf. trichoplocoides* Ejemplar 24-1: 1 vista lateral izquierda mostrando incrustación de braquiópodos, Perfil LM-EP, nivel 24; Ejemplar 28-2: 2 vista lateral izquierda, Perfil LM-EP, nivel 28; Ejemplar 52A-1: 3 vista lateral izquierda, Perfil LM-EP, nivel 52A; Ejemplar 52B-1: 4 vista lateral izquierda, Perfil LM-EP, nivel 52B; Ejemplar 51-1: 5 vista lateral izquierda, Perfil LM-EP, nivel 51; Ejemplar 53-1: 6 vista lateral derecha, Perfil LM-EP, Nivel 53. Oxfordiano medio (Zona *plicatilis*, Subzona *antecedens*-Zona *transversarium*), p 87.

Figura 7 *Sequeirosia sp.* Ejemplar 52A-2: 7 Vista lateral izquierda, Perfil LM-EP, Nivel 52A. Oxfordiano medio (Zona *plicatilis*, Subzona *antecedens*-Zona *transversarium*), p 89.



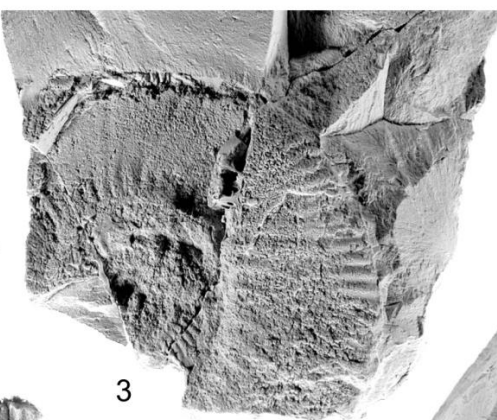
1



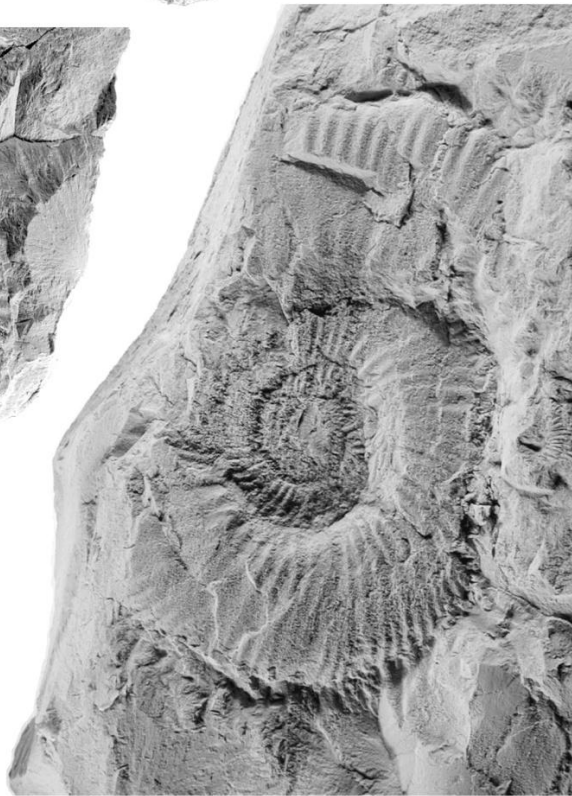
2



3



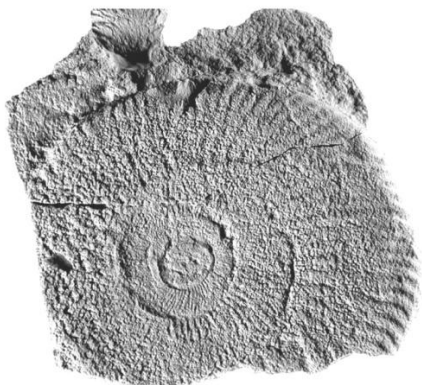
4



5



6



7



## Lámina 7

Figuras 1-2 *Subnebrodites* sp. Ejemplar 59-1: 1 vista lateral izquierda, Perfil TEN-1 Nivel 59; Ejemplar 79-1: 2 vista lateral derecha, Perfil TEN-1 Nivel 79. Oxfordiano tardío, Zonas *bimammatum-planula?*, p 91.

Figura 3-5 *Euaspidoceras* (*Euaspidoceras*) sp. cf. *oconnellae* SÁNCHEZ-ROIG, 1920. Ejemplar 44-7: 3 vista lateral izquierda; 4 vista de la región ventral mostrando los tubérculos lateroventrales; 5 Línea de sutura de la región ventral a diferentes diámetros (ver figura 5), Perfil TEN-1, Nivel 44. Oxfordiano tardío (posiblemente parte alta de Zona *bifurcatus*), p 93.

Figuras 6-7 *Physodoceras* cf. *wolffi* NEUMAYR, 1873. Ejemplar 66-1: 6 vista oblicua mostrando parte de la región ventral y espina periumbilical dirigida hacia la región umbilical; 7 acercamiento de la espina periumbilical (2X), Perfil TEN-1, Nivel 66. Oxfordiano tardío (Zona *Bimmamatum p.p.*), p 95.



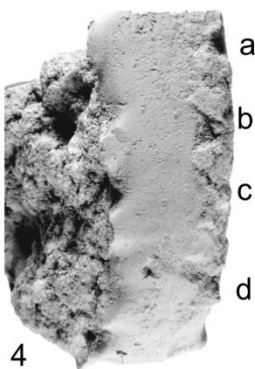
1



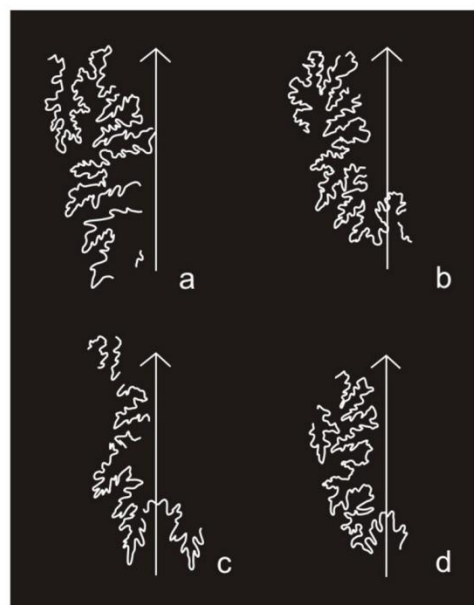
2



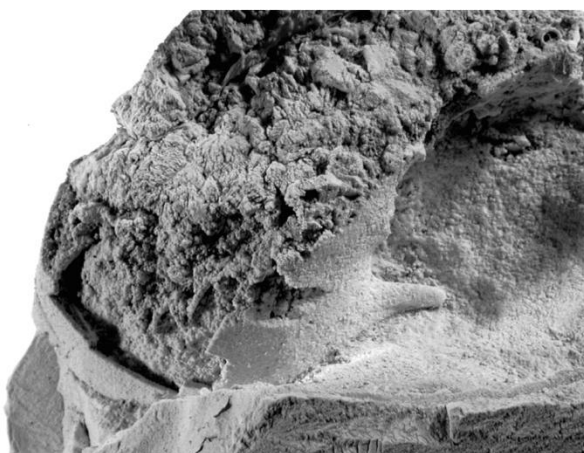
3



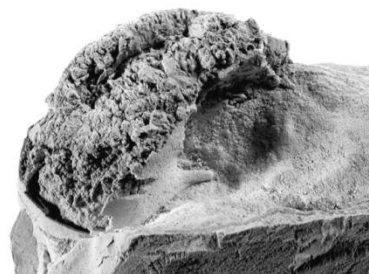
a  
b  
c  
d



5



6



7

## Lámina 8

Figuras 1-2 Fragmentación: 1) Ejemplar de ammonite con alto grado de fragmentación, observándose únicamente un fragmento de espira; 2) Ejemplar de braquiópodo (terebratúlido) con bajo grado de fragmentación.

Figuras 3-4 Orientación en el estrato: 3) Nivel calcáreo con ejemplares de ammonites dispuestos de manera concordante, pluma (escala) indica la estratificación; 4) Acercamiento de figura 3, donde se observa ammonite en posición concordante.

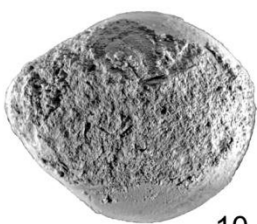
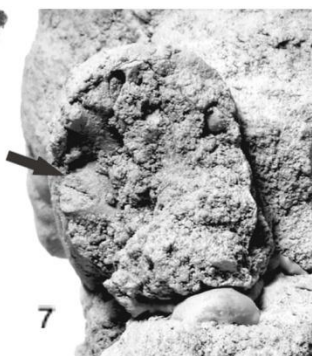
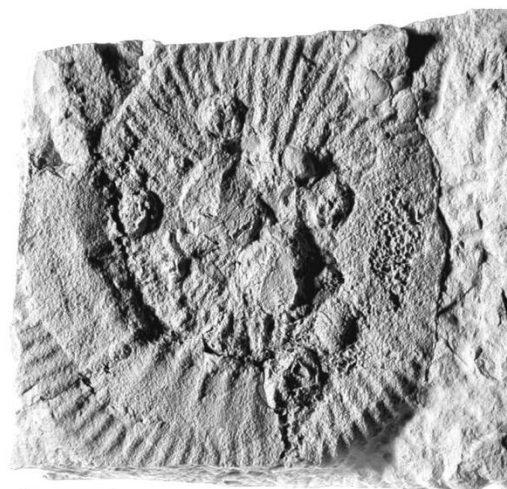
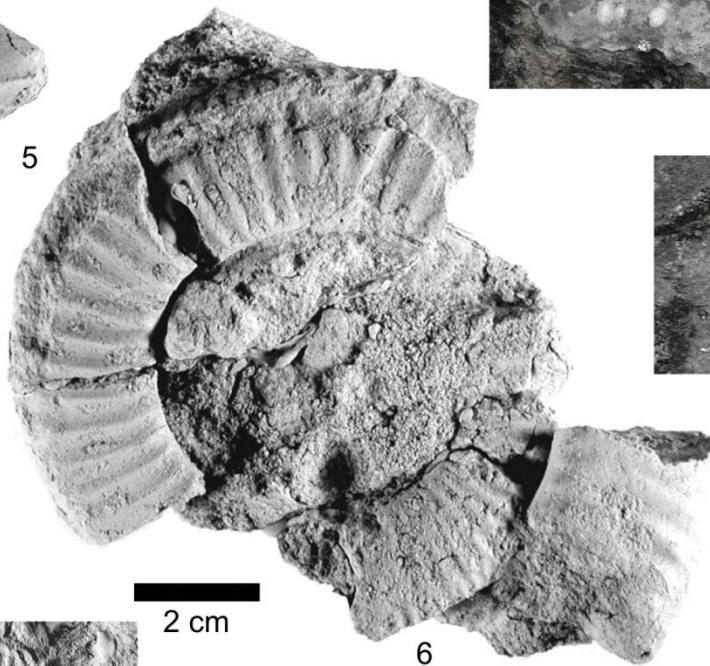
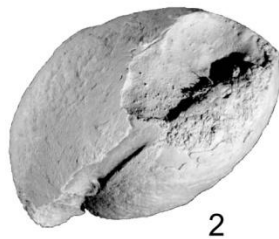
Figura 5 Articulación: Molde de terebratúlido mostrando valvas articuladas.

Figuras 6-7 Desacoplamiento en molde externo de fragmocono incompleto de *Passendorferia* (*Passendorferia*) sp. cf. gr. *tenuis-uptonioides*; 6) vista lateral izquierda mostrando varios puntos de desacoplamiento; 7) acercamiento de sección de la vuelta de la última vuelta conservada, mostrando parte del septo (flecha).

Figura 8 Deformación por carga litostática, evidenciada por alargamiento de *Sequeirosia* (*Gemmellarites*) sp. cf. *trichoplocoides*.

Figura 9 Epibiontes: Presencia de epibiontes en el flanco lateral izquierdo de *Sequeirosia* (*Gemmellarites*) sp. cf. *trichoplocoides*.

Figuras 10-12 Corrosión: 10) Corrosión (retrabajo) en un ejemplar de terebratúlido; 11 y 12) Corrosión a nivel concha en un rinconélido.



## ANEXO 1

### FOTOGRAFÍAS SECCIÓN TEN-1

#### **A-C Formación Tepexic:**

A-B) Estratos potentes de caliza de la parte basal de la Formación Tepexic.

C) Horizonte calcáreo rico en ostreídos y con carácter biostrómic.

D-E) Nivel conglomerático (nivel 18) que separa a la Formación Tepexic de la Formación Santiago constituido principalmente de clastos de cuarzo.

#### **F-L Formación Santiago:**

F) Caliza gris con intercalaciones de limolita gris de la parte basal de la Formación Santiago.

G) Caliza arcillosa con interlechos limolíticos y algunos estratos de arenisca.

H-I) Limolita tableada de 10 a 18 cm de espesor con algunos estratos de caliza gris.

J-L) Caliza gris con interlechos delgados de limolita gris; K) Nivel calcáreo con cortes de ammonites (*Physodoceras*).

### FOTOGRAFÍAS SECCIÓN LM-EP

#### **M-N Formación Tepexic:**

M) Estratos calcáreos masivos, con ostreídos.

N) Nivel conglomerático que divide las formaciones Tepexic y Santiago.

#### **O-R Formación Santiago:**

O) Niveles calcáreos de la base de la Formación Santiago.

P-Q) Caliza gris y caliza limolítica con espesores que varían entre 20-40 cm y en menor cantidad delgados interlechos limolíticos.

R) Parte alta de la Formación Santiago, nivel con concreciones calcáreas.



A



B



C



D



E



F



G



H



I



J



K



L



M



N



O



P



Q



R



## ANEXO 2

### FOTOMICROGRAFÍAS DE LA FORMACIÓN TEPEXIC

**A-C Grainstone de cortoides:** A) granos revestidos tipo cortoides (nivel 3, TEN-1); B) Gasterópodo recristalizado, en la esquina inferior derecha se observan granos de cuarzo mono y policristalino angulosos, así como líneas estilolíticas en varios campos de la muestra (nivel 5, TEN-1); C) Contenido biogénico caracterizado por gasterópodos, radiolas, fragmentos de algas filamentosas, braquiópodos y crinoides y se observa un foraminífero del tipo milíolido en el centro de un gasterópodo (nivel 6, TEN-1).

**D-G Packstone de cortoides con abundantes gasterópodos:** D) Gasterópodos, radiolas y braquiópodos (nivel 17, TEN-1). E) Gasterópodos, radiolas, briozoarios, fragmentos de algas y (nivel 15, TEN-1); F) Cortoides (nivel 17, TEN-1); G) Muestras donde se observan microfracturas rellenas de calcita, así como gasterópodos (nivel 17, TEN-1).

### FOTOMICROGRAFÍAS DE LA FORMACIÓN SANTIAGO

**H Mudstone:** H) Muestra escasos restos biogénicos recristalizados (nivel 22, TEN-1);

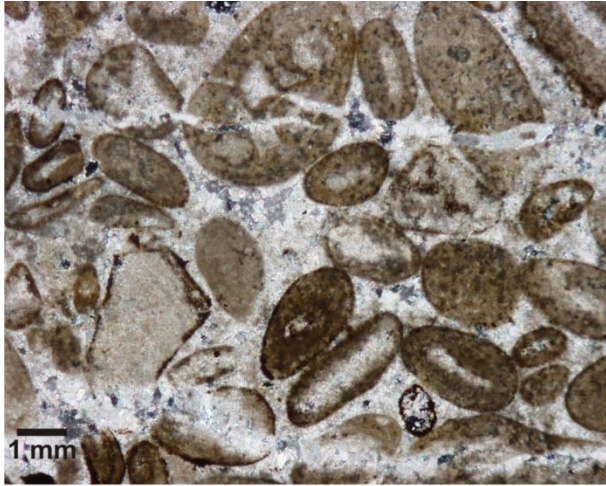
**I Cuarzoarenita:** I) Constituida por cuarzo mono y policristalino, feldespatos (microclina y ortoclasa) y algunos fragmentos de calcedonia (nivel 28, TEN-1);

**J-K Wackestone de braquiópodos:** J) Contenido biogénico recristalizado constituido por braquiópodos y escasos radiolarios (nivel 32, TEN-1); K) Microfracturas rellenas de dolomita barroca (nivel 35, TEN-1).

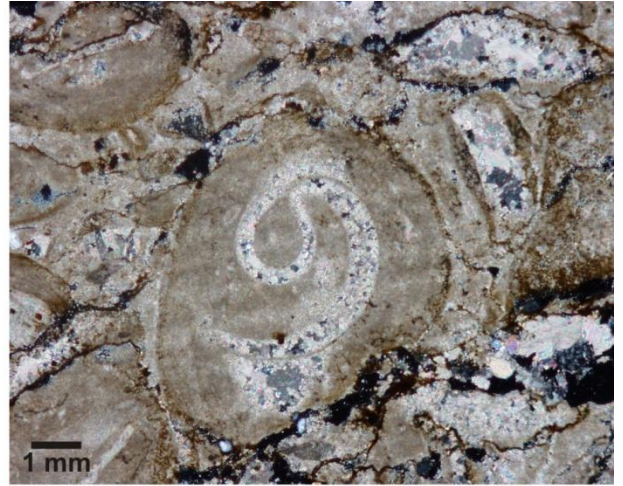
**L) Dolomía** (nivel 45, TEN-1).

**M) Packstone de intraclastos,** se observa cemento tipo microesparita, intraclastos de micrita y algunos litoclastos de cuarzo (nivel 48, TEN-1).

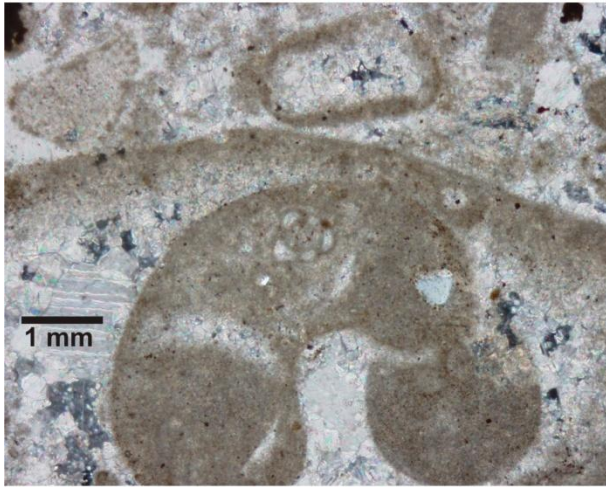
**N-P) Wackestone-Packstone de radiolarios,** N-O) Radiolarios totalmente recristalizados; presencia de microfracturas rellenas de calcita (nivel 67, TEN-1 y nivel 69, TEN-1, respectivamente); P) Radiolarios recristalizados (nivel 70, LM-EP).



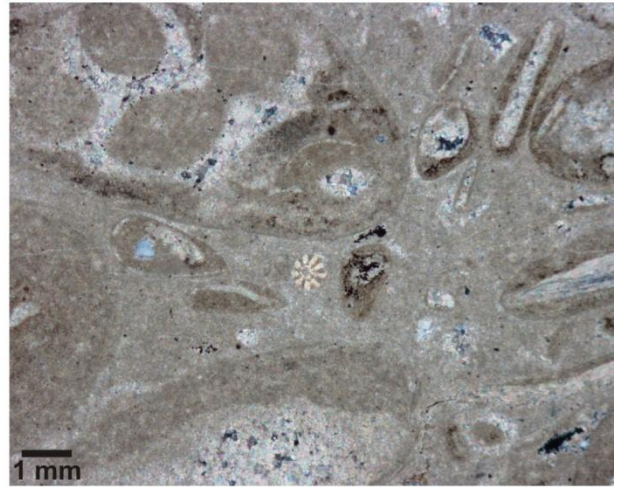
A



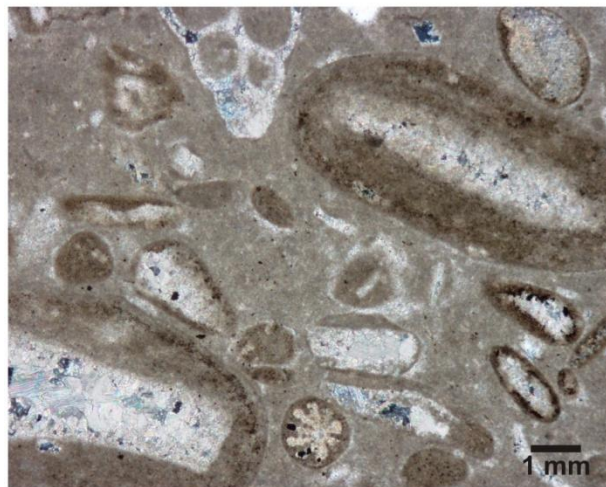
B



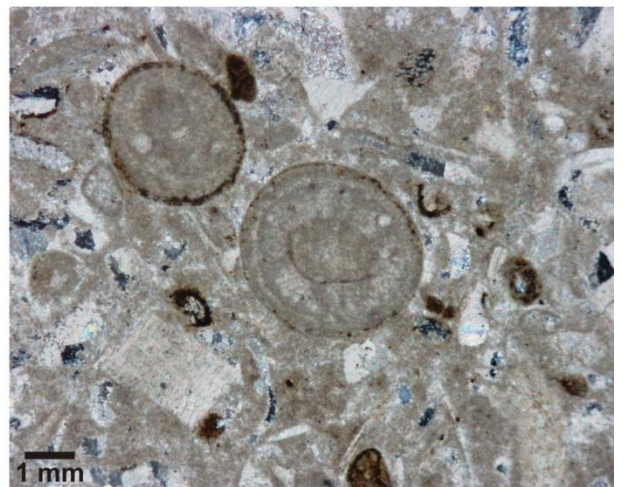
C



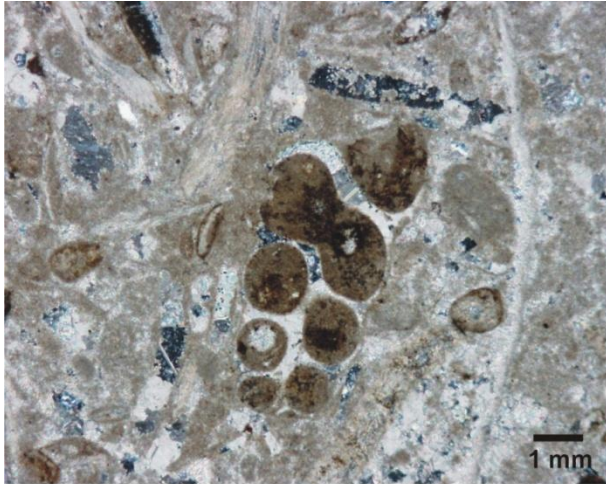
D



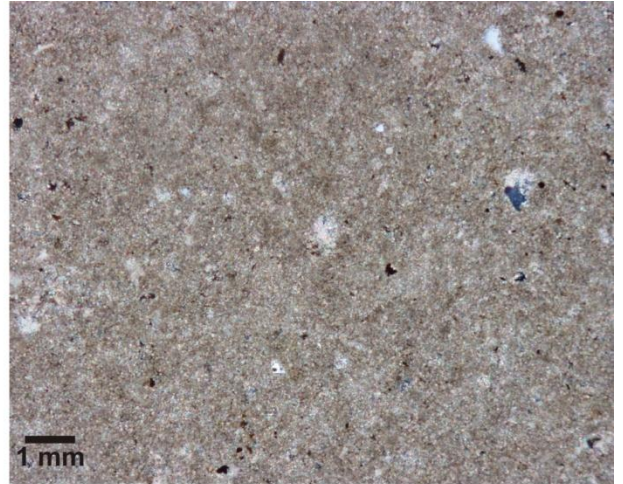
E



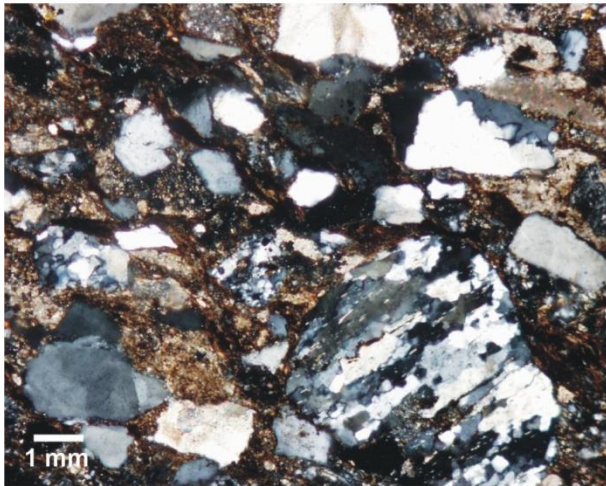
F



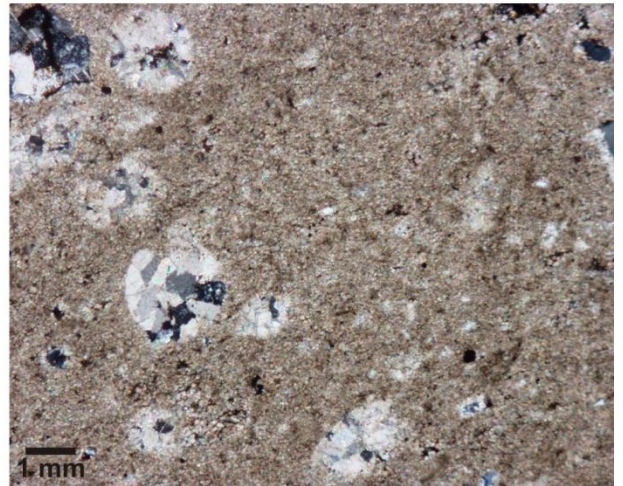
G



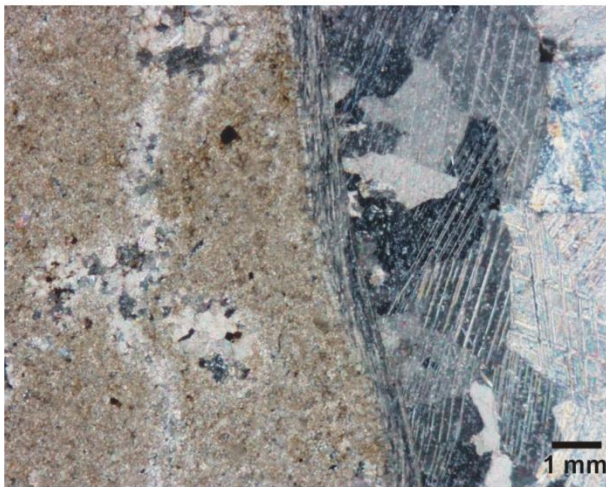
H



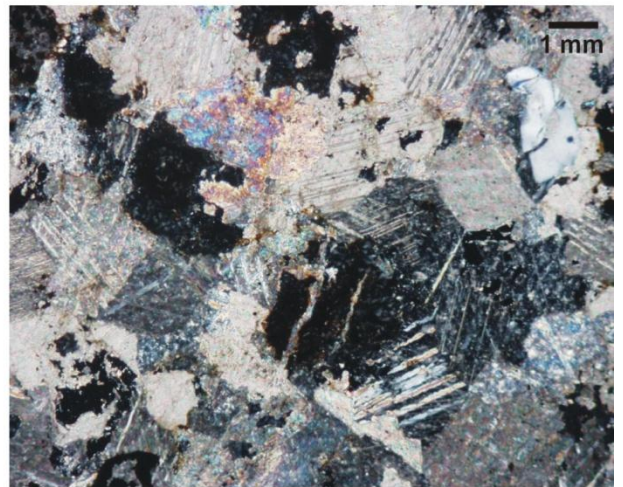
I



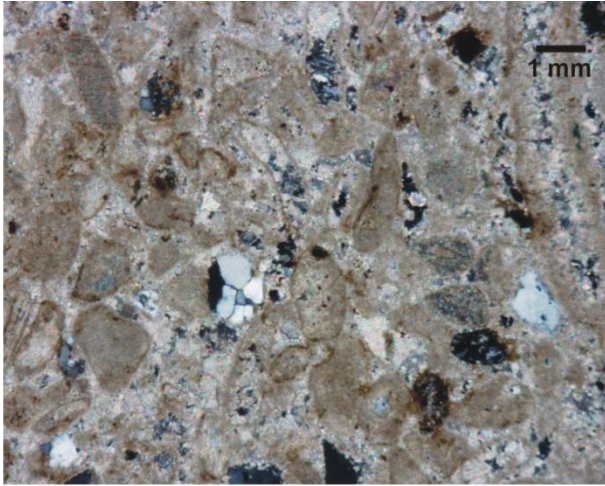
J



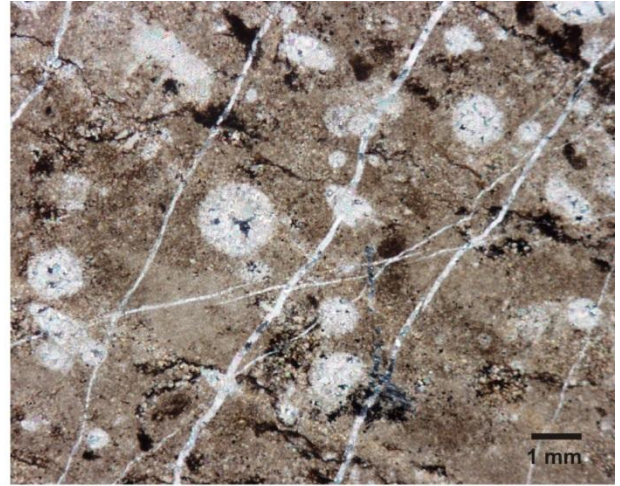
K



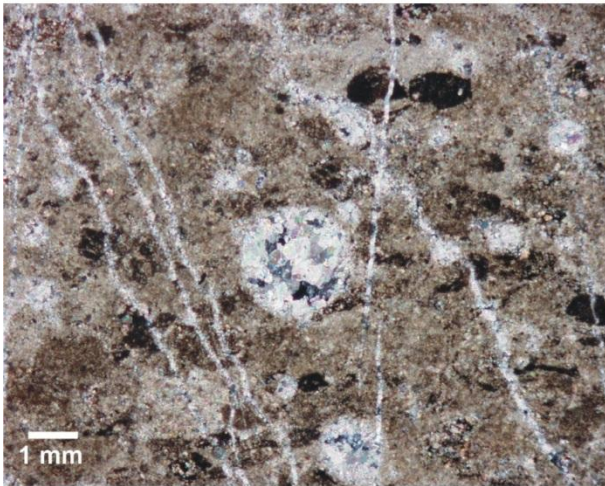
L



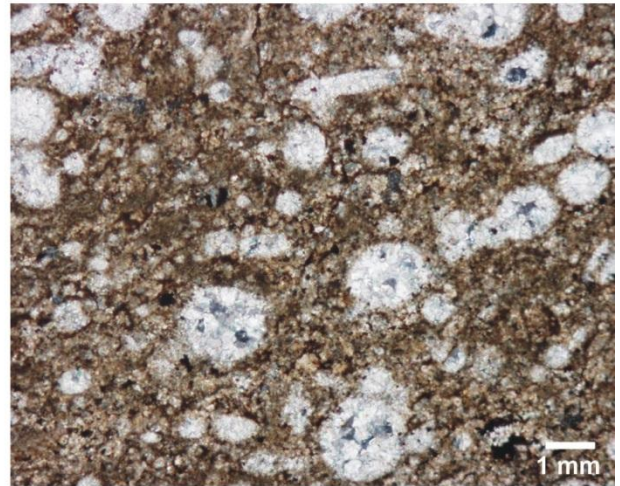
M



N



O



P