



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ANÁLISIS SISTEMÁTICO DE LOS CORALES RUGOSOS DE
LA FORMACIÓN IXTALTEPEC, CARBONÍFERO DEL
MUNICIPIO DE NOCHIXTLÁN, OAXACA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

MANET ESTEFANÍA PEÑA SALINAS



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. FRANCISCO SOUR TOVAR
2014**



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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Peña
Salinas
Manet Estefanía
55 15 62 78
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
304567979

2. Datos del tutor

Dr.
Francisco
Sour
Tovar

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Hannes
Löser

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Juan Francisco
Sánchez
Beristain

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Leonora
Martín
Medrano

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Daniel
Navarro
Santillán

7. Datos del trabajo escrito

Análisis sistemático de los corales rugosos de la Formación Ixtaltepec,
Carbonífero del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca
66 p
2014

Con admiración para mis maestros:

Adriana Bravo, Antígona Segura y Oswaldo Núñez

AGRADECIMIENTOS

Al **Dr. Francisco Sour** por la dirección de este proyecto y por brindarme las facilidades para realizarlo.

A mis sinodales: **Dr. Hannes Löser**, **Dr. Francisco Sánchez**, **M. en C. Leonora Martín** y **M. en C. Daniel Navarro** por el tiempo dedicado a la revisión detallada de este trabajo y por sus atinados comentarios que ayudaron a enriquecerlo y mejorarlo.

A la **Dra. Sara Quiroz** por su valiosa ayuda en el trabajo de campo, a **M. en C. Leonora Martín** por el trabajo realizado en el laboratorio para la elaboración de los duplicados y a **M. en C. Daniel Navarro** por toda su asesoría para la elaboración de este trabajo.

Al **Dr. Sergio Rodríguez** por su ayuda y por el material bibliográfico proporcionado.

A todo el personal del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias UNAM.

El trabajo de campo y laboratorio se cubrieron gracias al apoyo económico de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM a través de los proyectos **PAPIIT IN21371** y **PAPIIT IN215013**.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

La culminación de esta etapa en mi vida no hubiera sido posible de no ser gracias a todas las personas que me acompañaron y me brindaron su apoyo durante este trayecto. Aprovecho este espacio para dedicarles unas palabras:

A la **Universidad Nacional Autónoma de México** por ser la gran institución que es. Gracias por todas las oportunidades que me permitieron crecer a nivel profesional y personal; no tengo palabras para describir la emoción y el orgullo que siento de formar parte de esta gran comunidad universitaria.

A mi familia por su esfuerzo para ayudarme a cumplir esta meta. A mis padres **Carolina Salinas** y **Federico Peña** por sus valiosas enseñanzas y por ser mi ejemplo a seguir. A **Yair Peña** por ser un gran hermano. A mis abuelos **Guadalupe Cervantes** y **Octavio Peña** por su apoyo y amor incondicional. Todos ustedes son mi principal motor para seguir adelante.

A **Phabiola Ramírez**, **Lucia Sánchez**, **Vicky Velázquez** y **Kenya Villarreal** por su gran amistad, por crecer a mi lado, por sus palabras y por todos los maravillosos y divertidos momentos que hemos compartido juntas.

A **Laura Paulina Velasco** porque seguimos contando años en nuestra amistad, gracias por nuestras eternas pláticas, por ser mi cómplice, por escucharme y estar conmigo siempre. A **Aura Ontiveros** por su infinito apoyo y porque seguimos siendo esas amigas de Área II.

A **Andrea J. García** por ser la mejor amiga que alguien pudiera tener; gracias por ser mi confidente, por las risas, por los sueños compartidos, por las noches con estrellas fugaces y por todas las aventuras que hemos tenido. A **Mónica I. Jaimes** por tu carisma y porque formaste parte importante de mis anécdotas durante mi estancia en la Facultad de Ciencias. A **Paola Andrade** por las tardes con café para compartir nuestros dilemas y por esta bonita amistad que sigue creciendo.

A **Jorge Armando Romo** por compartir conmigo el gusto por la ciencia, la Astrobiología, la divulgación, por ser un amigo leal y por el millón de razones que tenemos para ser gemelos. Te admiro mucho.

A mis queridos amigos del Museo de Paleontología. A **Paola Flores** por ser una amiga sincera e incondicional (sin duda mi vida no sería la misma sin ti), **Rafael Villanueva, Isabel Ocaña, Miguel Guerrero, Sergio González y Omar Regalado** por todas nuestras paleoaventuras y por el inolvidable XII Congreso de Paleontología.

A mis amigos **Ro Linx Granados y Edgar Díaz** por la increíble etapa que vivimos juntos. A **Oswaldo Núñez** por ser un profesor muy apasionado y por estar siempre pendiente de mis pasos. A **Ramón Bacre, Isaac Guzmán y Ricardo Granados** por todos sus consejos y por echarme porras en mi camino astrobiológico.

A **Adriana Bravo** por todas las enseñanzas, experiencias y momentos que compartimos en La Canica pero sobre todo gracias por creer en mí y alentarme a cumplir mis sueños. A la **DGDC UNAM** por ayudarme a ser una mejor divulgadora de la ciencia.

A mis maestros del **Taller de Paleobiología de Invertebrados**. A **Francisco Sour** por su paciencia y comprensión, a **Sara Quiroz** por su apoyo incondicional. A **Miguel Ángel Torres, Daniel Navarro, Leonora Martín, Itzia Nieto, Francisco Sánchez y Pedro García** por toda su ayuda y por haberme introducido al extraordinario mundo de los fósiles.

A **Nibiru – Sociedad Astronómica** por ser uno de los sucesos más significativos en esta etapa. Estaré infinitamente agradecida y orgullosa de ser parte de ustedes, gracias por fomentar mi pasión por el cosmos y por la divulgación. A mis amigos **Mario De Leo y Manuel García** por los incontables momentos de alegría y porque ustedes fueron mis verdaderos maestros de Astronomía.

A la **Sociedad Mexicana de Astrobiología, AC.** por la increíble oportunidad de trabajar con ustedes. A **Antígona Segura** por el inmenso apoyo brindado durante mi carrera universitaria y **Hugo Beraldi** por toda su asesoría y consejos para mis proyectos.

Finalmente, a todas las personas que no mencioné pero que se han cruzado en mi camino porque de cada uno de ellos llevo un pedacito en mi corazón.

¡Gracias!

**ANÁLISIS SISTEMÁTICO DE LOS CORALES RUGOSOS DE LA
FORMACIÓN IXTALTEPEC, CARBONÍFERO DEL MUNICIPIO
DE NOCHIXTLÁN, OAXACA**

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. OBJETIVOS	3
2.1 Objetivo General	3
2.2 Objetivos Particulares.....	3
3. GENERALIDADES DEL PHYLUM CNIDARIA	3
3.1 Subclase Rugosa	6
3.2 Distribución Temporal de la Subclase Rugosa	9
3.3 Cnidarios Fósiles de México	12
4. ARRECIFES	14
4.1 Generalidades	14
4.2 Historia de los Principales Grupos Formadores de Arrecifes	16
4.3 Arrecifes Carboníferos.....	20
5. ÁREA DE ESTUDIO	21
5.1 Antecedentes	21
5.2 Ubicación.....	23
5.3 Marco Estratigráfico	23
6. MATERIAL Y MÉTODO.....	27
6.1 Trabajo de Campo.....	27
6.2 Trabajo de Gabinete y Laboratorio.....	27
7. RESULTADOS.....	29
7.1 Paleontología Sistemática.....	29
8. DISCUSIÓN.....	39
8.1 Implicaciones Bioestratigráficas.....	39

8.2 Implicaciones Paleobiogeográficas.....	40
8.3 Implicaciones Paleoambientales.....	42
9. CONCLUSIONES.....	44
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	45
11. LÁMINAS.....	61
APÉNDICE	64

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Polimorfía en cnidarios.....	5
Figura 2. Formas solitarias de los corales rugosos.....	7
Figura 3. Exoesqueleto de los corales rugosos	7
Figura 4. Tipos de septos e inserción septal general de los corales rugosos	8
Figura 5. Elementos esqueléticos de los corales rugosos	9
Figura 6. Principales taxa constructores de arrecifes durante el Fanerozoico	15
Figura 7. Ubicación geográfica del área de estudio.....	23
Figura 8. Columna estratigráfica de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca	26
Figura 9. Mapa paleogeográfico para el Misisípico.....	41
Figura 10. Familia Hapsiphyllidae (Lámina)	61
Figura 11. Familia Pentaphyllidae (Lámina)	62
Figura 12. Familia Lophophyllidae (Lámina)	63

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Medidas de los ejemplares <i>Canadiphyllum</i> sp. estudiados.....	33
Tabla 2. Medidas de los ejemplares <i>Lophocarinophyllum?</i> estudiados.....	36
Tabla 3. Distribución geográfica y temporal de los géneros presentes en la Formación Ixtaltepec	40

RESUMEN

Se reportan y se describen cinco formas de corales rugosos presentes en rocas misisípicas de la Formación Ixtaltepec en sus afloramientos de la región de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca: *Allotropiophyllum* sp. y *Canadiphyllum* sp. de la Familia Hapsiphyllidae; *Tachylasma* sp. de la Familia Pentaphyllidae y *Stereostylus?* y *Lophocarinophyllum?* de la Familia Lophophyllidae. La presencia de los géneros *Allotropiophyllum*, *Canadiphyllum*, *Tachylasma* y *Stereostylus* es acorde con la edad Misisípica propuesta en estudios previos para la base de la Formación Ixtaltepec en los niveles estratigráficos API-1 y API-2. De confirmarse la determinación de *Lophocarinophyllum?*, reportado previamente para el Pensilvánico de Japón, el alcance estratigráfico del género deberá ampliarse hasta el Carbonífero inferior. Los géneros que se describen se han encontrado en diversas localidades carbonífero-permianas del Hemisferio Norte pero la presencia de *Canadiphyllum* apoya la existencia de una mayor afinidad entre las faunas carboníferas de Santiago Ixtaltepec con las faunas contemporáneas que han sido reportadas para la región del Mid-Continent (centro-este de Estados Unidos). Los corales hapsifílidos y pentafílidos se presentan en un nivel estratigráfico API-1, compuesto por caliza y arenisca calcárea, que se depositó en un ambiente somero, cercano a la costa, probablemente con aguas cálidas y energía de moderada a alta. Se reconoce la presencia de biohermas de corales lofofílidos que se desarrollaron sobre depósitos arcillosos y su presencia permite inferir el depósito de los estratos portadores, dentro del nivel API-2, bajo condiciones de baja energía, ligeramente profundo, bajas o moderadas tasas de sedimentación de terrígenos finos y bajas temperaturas.

El presente trabajo representa el primer estudio sistemático de corales rugosos para el Carbonífero de México y todos los géneros que se describen se reportan por primera vez para el territorio mexicano.

1. INTRODUCCIÓN

Los corales rugosos son organismos exclusivamente sésiles que formaron parte de la fauna bentónica y que se caracterizaron por poseer un exoesqueleto de calcita; surgieron durante el Ordovícico Medio y se extinguieron a finales del Pérmico. Gracias a sus hábitos solitarios y coloniales se convirtieron en uno de los principales grupos formadores de arrecifes durante la Era Paleozoica.

Los reportes de corales rugosos en rocas paleozoicas en su gran mayoría son para localidades del Hemisferio Norte, principalmente en regiones de España, Polonia, Rusia, China, Canadá y Estados Unidos, pero también existen referencias sobre hallazgos para el Ordovícico (p.e. Webby, 1992) y Silúrico (p.e. Strusz y Garratt, 1999) de Oceanía. En México los trabajos que se han realizado enfocados al estudio de corales rugosos son escasos (ver la sección “Cnidarios Fósiles de México”), en su mayoría únicamente reportan la presencia de algunos grupos y carecen de información taxonómica precisa. Este trabajo representa la primera descripción formal de corales rugosos pertenecientes a una región del Paleozoico Inferior de México. El hallazgo y análisis de los corales rugosos permitirá ampliar el conocimiento que se tiene sobre las faunas marinas que se desarrollaron en la región del sureste de México, corroborar las implicaciones bioestratigráficas y paleobiogeográficas establecidas para la región de Santiago Ixtaltepec y afinar los rasgos paleoambientales que prevalecieron durante el Carbonífero en México.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo General

- Contribuir al conocimiento de los corales paleozoicos presentes en México.

2.2 Objetivos Particulares

- Realizar el estudio sistemático de los corales rugosos presentes en los afloramientos de la Formación Ixtaltepec en la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.
- Analizar las implicaciones bioestratigráficas, paleobiogeográficas, paleoambientales y paleoecológicas de la fauna de corales rugosos estudiada.

3. GENERALIDADES DEL PHYLUM CNIDARIA

El Phylum Cnidaria es un grupo de invertebrados cuyo registro fósil abarca del Ediacareense hasta el presente. Tradicionalmente se dividió en tres clases: Hydrozoa, Scyphozoa y Anthozoa (Hill, 1956) pero en trabajos recientes se han propuesto nuevas clasificaciones; por ejemplo Collins (2002) y Marques y Collins (2004) proponen que el filo se compone de los subphyla Anthozoa y Medusozoa; el primero representa al grupo basal y el segundo agrupa a las clases Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa y Staurozoa. En general, los cnidarios son animales multicelulares acuáticos, solitarios o coloniales. Su cuerpo está organizado alrededor de un eje oral-aboral, en planos de simetría radial o radiobilateral y está formado por dos capas de células, ectodermo y endodermo, separadas por una tercera capa viscosa llamada mesoglea. Estos organismos se caracterizan por poseer una cavidad gastrovascular dividida en compartimentos verticales, mesenterios, con una sola abertura que funciona como boca y ano, rodeada por un número variable de tentáculos que son extensiones de la pared del cuerpo;

además presentan una red nerviosa, fibras musculares y producen células con funciones urticantes y adhesivas llamadas cnidoblastos que están provistas de un dispositivo que se proyecta (nematocisto) (Braga et al., 2009). No presentan sistema respiratorio, excretor o circulatorio (Hill, 1956).

Los cnidarios constituyen un grupo muy diverso en cuanto a formas, coloraciones y tamaños. Estos organismos presentan el fenómeno de polimorfismo, expresando, en este caso, dos distintas formas o fases (Figura 1): la polipoide, a partir del cual se deriva la segunda, la medusoide (Hill, 1956).

El pólipo es sésil, de forma cilíndrica, consiste en un disco basal anclado al sustrato, una muralla corporal que rodea la cavidad gastrovascular y un disco oral rodeado por los tentáculos. El pólipo se reproduce principalmente de forma asexual (Hill, 1956). Pueden ser solitarios o coloniales, se fijan a un sustrato por medio de un esqueleto interno o externo de naturaleza quitinosa o calcárea que les brinda soporte (Braga et al., 2009); pero de manera general, la forma y naturaleza de este esqueleto varía dependiendo de cada grupo de cnidario.

La forma medusoide es un animal libre nadador con forma de copa invertida, la boca se sitúa en el extremo de una proyección tubular que se extiende por el cuerpo; presenta tentáculos marginales y no posee ningún esqueleto de soporte. Su reproducción sexual da como resultado la formación de una larva ciliada (plánula) que se desarrolla en un tipo de pólipo y posteriormente en una medusa (Figura 1) (Hill, 1956).

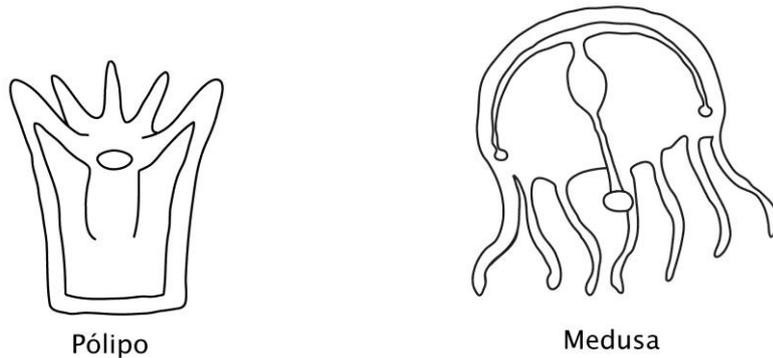


Figura 1. Polimorfía en cnidarios; el pólipo es sésil y la medusa representa la forma de vida libre (Modificado de Segura Puertas y Rodríguez-Martínez, 2007)

La mayoría de los cnidarios son exclusivamente marinos y están distribuidos en los océanos de todas las latitudes, desde los trópicos hasta los polos, además se les encuentra en varias profundidades, sin embargo son más abundantes en las zonas cercanas al continente. Existen algunas especies que habitan en ambientes salobres y dulceacuícolas.

Los miembros de la Clase Anthozoa se distinguen por carecer de una fase medusoide por lo que únicamente presentan una forma polipoide que durante su ontogenia presenta diferentes planos de simetría corporal y que en el estado adulto llegan a desarrollar ejes de simetría muy variables como tetrámeros, hexámeros, octámeros, entre otros. Los organismos de esta clase son exclusivamente marinos, pueden ser solitarios o coloniales y algunos grupos desarrollan un esqueleto que desempeña diversas funciones como por ejemplo fijación al sustrato, soporte y protección. De acuerdo a las diferencias que se presentan en el tipo y la disposición de los mesenterios (simetría) y en el tipo y número de tentáculos, los antozoos se han dividido tradicionalmente (p.e. Dunn, 1982) en tres Subclases, Ceriantipatharia, Alcyonaria u Octocorallia y Zoantharia o Hexacorallia. Estos mismos grupos han sido manejados por otros autores como Clases dentro de la Superclase

Antozoa (p.e. Braga et al., 2009); de acuerdo a tales clasificaciones, los corales rugosos se han considerado como una Clase o un Orden de zoantarios. En el presente trabajo, de acuerdo a la propuesta de Hill (1981) el material descrito se ubica en la Subclase Rugosa, dentro de la Clase Anthozoa.

3.1 Subclase Rugosa

Los corales de la Subclase Rugosa son el grupo más variado, dominando sobre corales tabulados, de zoantarios que existió durante la Era Paleozoica. Estos corales, cuando son solitarios, forman un exoesqueleto calcáreo con forma de cono invertido, el cual presenta al interior septos radiales y longitudinales con un arreglo tetramérico, pueden ser desde redondeados hasta aplanados y su grosor dependerá de su profundidad (Hill, 1981; Braga et al., 2009). Los pólipos pueden ser solitarios (polípero) o pueden dividirse para formar colonias, los políperos se unen a veces unos con otros mediante estructuras intercoralíticas formando de esta manera los corales compuestos (corallum) (Hill, 1981). Dependiendo del ángulo del ápice y de características como la forma del crecimiento, en corales solitarios se pueden distinguir las formas: ceratoide (menor de 30°), trocoide (entre 30° y 45°), turbinado (entre 45° y 70°), cupolado (próximo a 90°), patelado (expandidos en un ángulo de 120°), discoidal (próximo a 180°), cilíndrico (diámetro uniforme), escolecoide (vermiforme), calceoloide (ápice con forma de zapatilla) y piramidal (lados aplanados y angulosos) (Figura 2). Las formas compuestas pueden ser fasciculadas o masivas. Las formas fasciculadas de acuerdo a la integración de las ramas, ya sea paralela o en distintas direcciones, pueden ser faceloides o dendroides respectivamente (Braga et al., 2009). Los corales masivos están en contacto formando polígonos y están incluidos en una holoteca rugosa que puede presentar anillos de crecimiento (Hill, 1981).

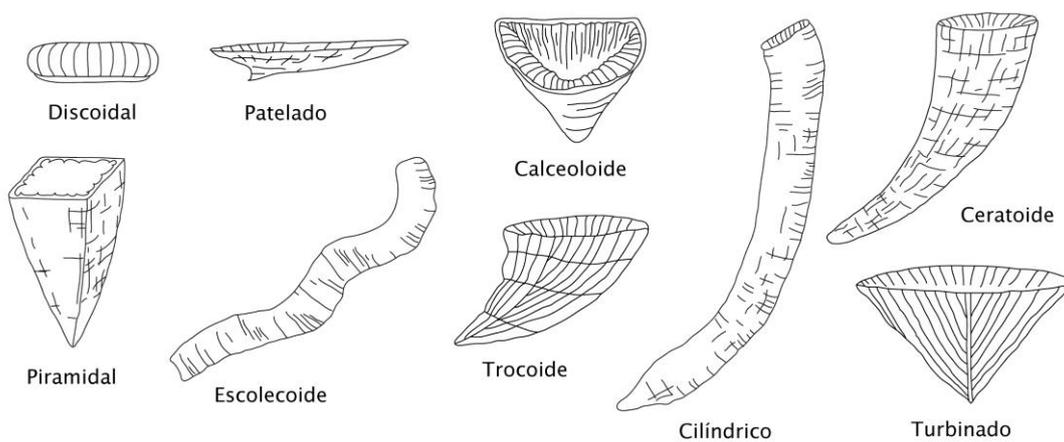


Figura 2. Formas solitarias de los corales rugosos
(Modificado de Hill, 1981).

El exoesqueleto de los corales rugosos (Figura 3) consiste de una lámina basal que corresponde al sustrato donde se fija la larva y que secreta la plataforma calcárea. Presenta una superficie transversal distal llamada cáliz; El cáliz muestra una diferenciación entre sus partes internas y externas. La región externa, plana o ligeramente abultada, constituye la plataforma calcinal y la región central muestra una depresión calcinal donde a veces destaca una prominencia central. En las formas piramidal y calceoloide, el cáliz se presenta cerrado por un opérculo (Braga et al., 2009).

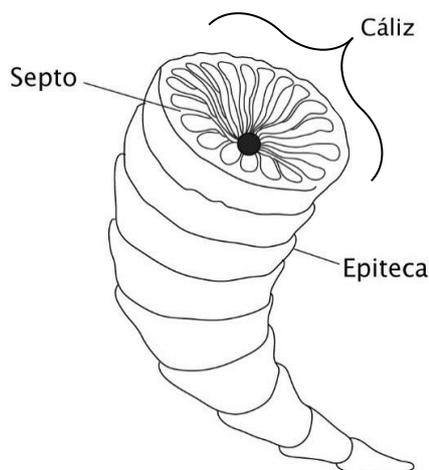


Figura 3. Exoesqueleto de los corales rugosos
(Modificado de Braga et al., 2009).

Hacia el interior del lumen, el espacio interior de la estructura tubular, se presentan tabiques verticales radiales que se diferencian en septos mayores o menores, crecen en sentido ascendente por encima de la lámina basal y se originan entre cada par de mesenterios. La estructura de los septos se conforma por trabéculas, fibras calcáreas radiales que se apilan verticalmente; en los corales rugosos la fusión entre trabéculas es total, dando origen a septos laminares sin perforaciones. En ocasiones los extremos internos de los septos pueden extenderse hasta unirse en el eje del polípero o de la coralita y junto con los elementos transversales formar una estructura axial o columnela; también cada uno puede doblarse hacia su vecino hasta fusionarse y formar un tubo interno que se denomina “aulos”. En la superficie de los septos pueden presentarse carenas (Braga et al., 2009).

El orden de aparición de los septos es muy característico de los corales rugosos. La inserción inicial de los septos ocurre en el ápice del coral con un protosepto conformado por un septo cardinal y un septo antípoda, ubicados en un mismo eje de manera opuesta; y dos septos alares (Figura 4). Los espacios interseptales se les conoce como fósulas que es donde continúa la inserción serial de pares de metaseptos y septos menores, dispuestos de manera radial (Hill, 1981).

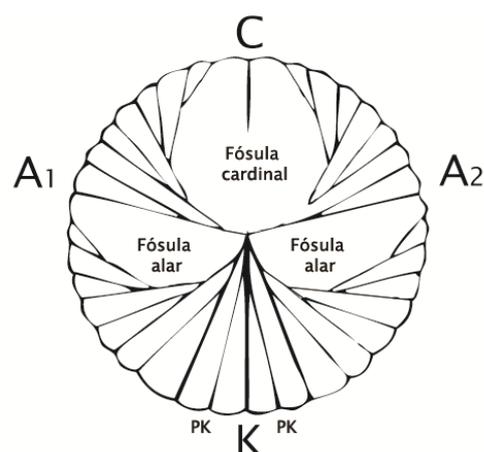


Figura 4. Tipos de septos e inserción septal en corales rugosos (vista transversal) K: septo antípoda, PK: septos periantípodas, A1-2: septos alares, C: septo cardinal (Modificado de Hill, 1981).

En la periferia del lumen del exoesqueleto rugoso se distingue el marginario con estructuras globosas llamadas disepimentos que rellenan los espacios interseptales (Figura 5). En la región central se encuentra el tabulario, espacio donde aparecen las tábulas, las cuales son láminas que representan sucesivos asientos del pólipo en distintos momentos de su crecimiento, la forma de éstas puede ser cóncava o convexa. En ocasiones, la muralla externa está formada por septos fusionados lateralmente formando una estereozona periférica.

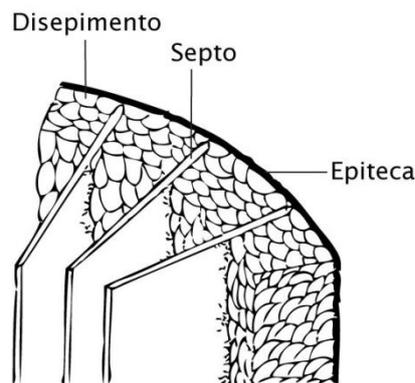


Figura 5. Elementos esqueléticos de los corales rugosos
(Modificado de Braga et al., 2009).

A lo largo del crecimiento del coral, el pólipo sobrepasa ligeramente el borde superior del cáliz y segrega sobre la muralla externa una delgada capa provista o no de anillos de crecimiento que se llama epiteca y que muestra una textura distinta al resto de la muralla por su alto contenido de fibras (Braga et al., 2009).

3.2 Distribución Temporal de la Subclase Rugosa

El registro geológico de los corales rugosos se extiende del Ordovícico Medio al Pérmico. Representan un clado monofilético, cuyo probable origen se debió a la adquisición de un exoesqueleto por parte de un pólipo solitario (Braga et al., 2009).

Las características de gran importancia taxonómica que aparecieron o desaparecieron en las familias y géneros a través del tiempo son: las

estructuras axiales, la elongación o disminución de los septos, la disposición de las trabéculas, los disepimentos, los tipos de marginario y la naturaleza solitaria o compuesta del coral (Hill, 1981).

La aparición de los corales rugosos está registrada a mediados del Ordovícico en una localidad de Irán con *Lambelasma?* sp., que es considerado como el coral rugoso más antiguo (Baars et al., 2013). En Norteamérica se registró, para la misma época, una fauna de corales pequeños y solitarios correspondientes al Orden Stauriida que inmediatamente se distribuyeron alrededor de todo el mundo. Los géneros cosmopolitas que aparecieron fueron *Favistina*, *Crenulites*, *Palaeophyllum*, *Streptelasma*, *Helicelasma* y *Grewingkia*, éstos se encuentran en Norte América, Europa, Asia y el este de Australia. En Mongolia apareció *Protozaphrentis*, el primer representante del Suborden Metriophyllina. También aparecieron las primeras formas de corales rugosos con disepimentos (Hill, 1981). Sin embargo, más del 50% de los géneros de corales rugosos desaparecieron debido a las extinciones que se dieron en las últimas etapas del Ordovícico (Jianqiang y Xinyi, 1997).

El Silúrico Inferior se caracterizó por ser un período activo en la formación de arrecifes y en la evolución de nuevas formas de corales rugosos (Braga et al., 2009). Aparecieron géneros para las familias Pycnostylidae, Streptelasmataidae, Kodonophyllidae, Mucophyllidae, Entelophyllidae, Arachnophyllidae, Ketophyllidae, Endophyllidae, Lykophyllidae, Ptychophyllidae, Palaeocyclidae, Holmophyllidae y Goniophyllidae. La fauna de corales rugosos sin disepimentos, en particular la perteneciente al Suborden Streptelasmatina, dominaba sobre las formas de corales con disepimentos (Hill, 1981). A mediados del Silúrico la riqueza comenzó a decrecer debido a la disminución del nivel del mar por la orogenia caledónica, los corales rugosos sin disepimentos del Suborden Streptelasmatina desaparecieron. No obstante, ocurrió una radiación de nuevas familias y géneros, entre ellas

Acervulariidae, Expressophyllidae, Spongophyllidae, Ptenophyllidae y Laccophyllidae; también proliferaron los corales del Orden Cystiphyllida.

Durante el Devónico, hubo una alta cantidad de endemismos, apareciendo de esta manera las familias Eridophyllidae y Zaphrentidae. Conforme la transgresión marina devónica prosiguió, las cuencas se inundaron y ocurrió una explosión en las familias donde la diversidad de los corales rugosos llegó a su punto máximo en la historia de la subclase (Hill, 1981) y fue la época de máximo crecimiento de arrecifes en la historia de la Tierra (Scrutton, 1990). A finales del Devónico (Frasniano-Fammeniano), los corales rugosos, al igual muchos otros grupos de invertebrados marinos, fueron afectados por una gran pérdida de diversidad asociada a un evento glacial (Bambach et al., 2004; Brezinski et al., 2009).

La fauna del Carbonífero se caracterizó por la aparición de nuevos subórdenes con formas disepimentadas: Caniniina, Aulophyllina, Lithostrotionina y Lonsdaleiina. También continuaron formas pequeñas sin disepimentos, las familias que ahora dominaban eran Hapsiphyllidae y Zaphrentoididae (Hill, 1981). Básicamente, los corales rugosos alcanzaron cierta diversidad y participaron en algunas bioconstrucciones sin llegar a construir grandes arrecifes.

En el Pérmico, las faunas estaban dominadas por la Familia Waagenophyllidae, entre los rugosos disepimentados, y las familias Plerophyllidae, Polycoeliidae y Lophophyllidae entre las formas pequeñas, solitarias y no disepimentadas (Hill, 1981). Finalmente, todas las formas de corales rugosos desaparecieron durante la gran extinción pérmica (Braga et al., 2009).

3.3 Cnidarios Fósiles de México

México posee registro de una amplia diversidad de géneros pertenecientes al grupo de los cnidarios; destaca notablemente la Clase Anthozoa, la cual está representada en casi todo el Fanerozoico pero mayoritariamente durante el Mesozoico. Hydrozoa, otra clase del Phylum Cnidaria, también está presente pero en menor abundancia.

Los registros más antiguos corresponden a corales tabulados (*Favositidae* indet.) y corales rugosos en la región de Tamaulipas asignada al Silúrico Tardío (Boucot et al., 1997).

Corales rugosos han sido reportados para el Carbonífero de los estados de Puebla (Villaseñor-Martínez et al., 1987; El Albani et al., 2005) y Sonora, en particular para este estado se tiene el registro del mayor número de géneros misisípicos que representan a los subórdenes Aulophyllina, Caniniina, Columnariina, Metriophyllina, Plerophyllina y Stereolasmatina (Easton et al., 1958). Para Sonora también existe el registro de corales tabulados de los géneros *Pleurodyctium*, *Chaetetes* (género actualmente considerado porífero, Okulitch, 1936), *Syringopora* (González-León, 1986) y *Michelinia* (Buitrón-Sánchez et al., 2007). Villaseñor-Martínez et al. (1987) realizaron la descripción de la bioestratigrafía de San Salvador Patlanoaya, estado de Puebla y refieren la presencia de *Neozaphrentis* sp., en rocas del Misisípico Inferior y de *Lophophyllidium* sp., en rocas del Pensilvánico. Para el estado de Chihuahua, Bridges (1964) reportó la presencia, en rocas pensilvánicas y pérmicas, de corales rugosos que asignó tentativamente al género *Ivanovia*. En Oaxaca se reporta la presencia de conuláridos en estratos misisípicos (Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Escalante-Ruiz et al., en prensa). Corales rugosos pérmicos se han reportado para Chiapas (Mülleried y Furnish, 1941; Reyes de Castillo, 1976), Sonora (Cooper et al., 1953), Chihuahua (Stevens, 1995) y en Guerrero se reportó la presencia del conulárido *Paraconularia* (González-Arreola et al., 1994).

Las rocas mesozoicas contienen una importante fracción del registro de corales escleractinios que se ha hecho para México y sobresalen las referencias para localidades de Sonora (Baron-Szabo et al., 2006; Löser y Minor, 2007), San Luis Potosí (Schafhauser, 2003), Chihuahua (Reyer de Castillo, 1974), Puebla (Löser, 2006; Löser et al., 2013), Oaxaca (Reyer de Castillo, 1983) y Chiapas (Filkorn et al., 2005; Löser, 2012). El 80% de los géneros de corales escleractinios reportados en México corresponden al Cretácico (Filkorn, 2003). La Clase Hydrozoa está representada únicamente por *Heterastridium sp.* en la región de Sonora asignada al período Triásico (Stanley y González-León, 1997).

Para el Cenozoico de igual manera predominan los reportes de corales escleractinios en yacimientos de Baja California, Chiapas y Quintana Roo; siendo los géneros de las familias Faviidae y Agariciidae los más representados (Frost y Langenheim, 1974; Squires y Demetron, 1992; Jordán-Dahlgren, 1997). Trabajos recientes demuestran que el registro fósil de cnidarios cenozoicos es abundante y diverso para el país (López-Pérez, 2005, 2012).

4. ARRECIFES

4.1 Generalidades

Los arrecifes son considerados rasgos geomorfológicos contruidos por organismos marinos epibentónicos, su génesis es debida a la precipitación y acumulación de carbonatos de calcio provenientes, directa o indirectamente, de la actividad biológica (Wood, 1998). Algunos autores utilizan el término arrecife para referirse a estructuras que se reconocen como arrecifes ecológicos y para los que no tenían una estructura orgánica reconocible (West, 1988). Por excelencia, los arrecifes son los primeros ecosistemas que surgieron en la Tierra, han estado presentes por más de 3 500 millones de años y junto con ellos, a partir del inicio del Fanerozoico, una gran variedad de organismos han sido partícipes en el desarrollo de bioconstrucciones y comunidades diversas en estructura y composición.

Los continuos aportes de carbonato de calcio, provenientes de la agregación de estos organismos sésiles y su producción in situ, permiten el crecimiento del arrecife sobre el suelo marino. Como estructuras topográficas sustanciales, los arrecifes protegen a la costa de la erosión y ayudan a crear albergues (Wood, 1998); las cavidades proveen un espacio para habitar, comida y protección para las especies que lleguen a establecerse (Mae Bonem, 1977). Estos factores permiten que el arrecife se convierta en un ecosistema donde una gran variedad de especies puedan interactuar entre ellas y su ambiente (Wood, 1998). Los arrecifes y los sedimentos de carbonato asociados son reservorios de carbono orgánico y son reguladores del CO₂ atmosférico por lo tanto tienen influencia en las fluctuaciones climáticas, del nivel del mar y en la química del agua marina (Wood, 1998). La distribución global de los arrecifes ha variado considerablemente a través del tiempo, tanto en la naturaleza de los principales constructores como en el tipo de medio en que se han desarrollado; influenciada principalmente por los cambios en el nivel del mar, por los gradientes latitudinales de temperatura -

saturación de carbonato de calcio, condiciones químicas del agua marina y por las demandas tróficas de los organismos (Wood, 2001). Los efectos de estos fenómenos determinan que los arrecifes sean excelentes indicadores de cambios climáticos (Wood, 1998).

En un contexto paleobiológico, el registro fósil ha permitido reconocer a los diferentes organismos que han sido parte de las comunidades arrecifales a lo largo del tiempo geológico (Figura 6) y el significado de los ecosistemas arrecifales reside en el hecho de que han generado y mantenido una proporción importante de la biodiversidad marina a través de la historia de la vida en la Tierra (Wood, 1998).

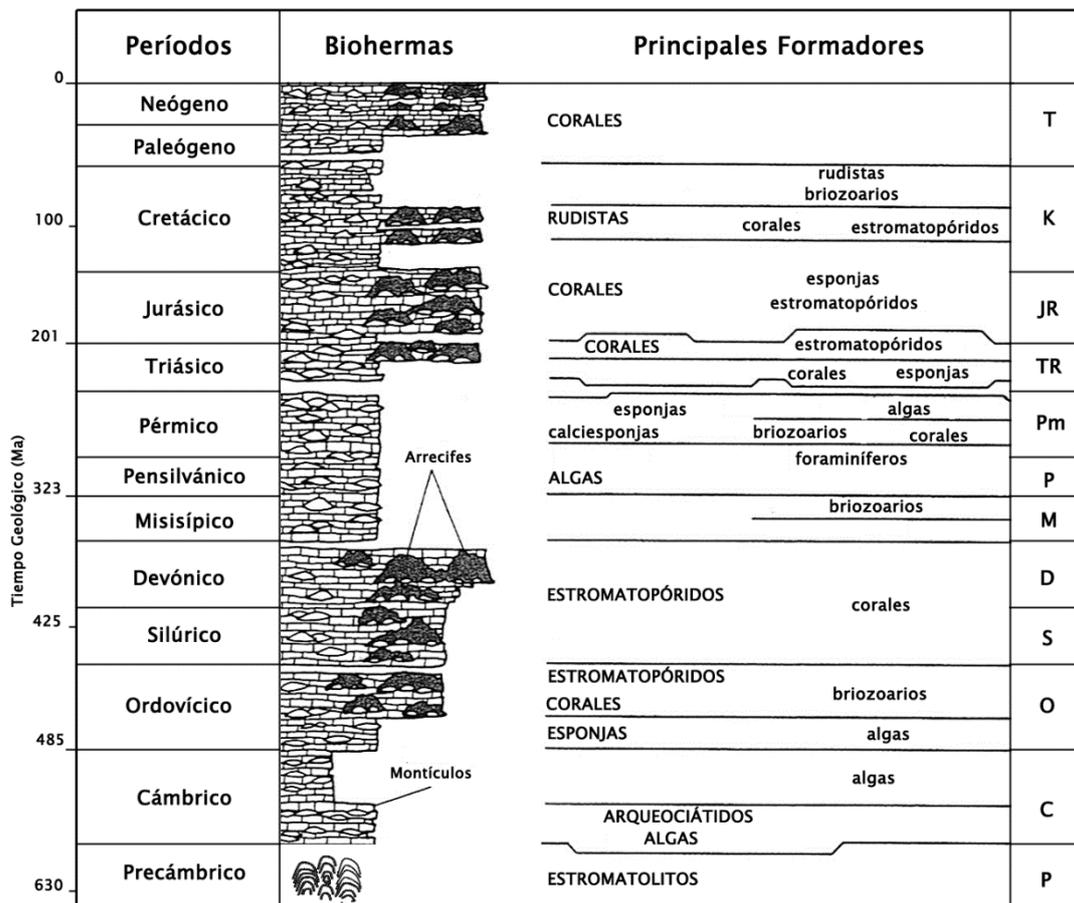


Figura 6. Principales taxa constructores de arrecifes durante el Fanerozoico (Modificado de Prothero y Schwab, 2004).

4.2 Historia de los Principales Grupos Formadores de Arrecifes

Los arrecifes más antiguos que se conocen se encuentran en el Precámbrico y corresponden a un conjunto de depósitos organosedimentarios formados por la interacción de comunidades fotosintéticas microbianas bentónicas y procesos de cementación de sedimentos en aguas hipersalinas o salobres; se les conoce como microbiolitas o estromatolitos (Wood, 1998). Durante el Proterozoico, los estromatolitos se diferenciaron en comunidades arrecifales tan pronto otros microbios comenzaron a asociarse a ellos (Wood, 1998). Habitaron sitios de condiciones someras profundas e incluso ambientes evaporíticos (Scrutton, 1990). Llegaron a formar barreras topográficas sustanciales que separaban cuencas profundas de lagunas someras. El declive de los estromatolitos ocurrió después de las glaciaciones del Precámbrico Tardío (675 - 570 Ma) (Corsetti et al., 2006) y a lo largo del Fanerozoico es notable su expansión después de grandes eventos de extinción (Scrutton, 1990).

Los primeros arrecifes construidos por metazoarios aparecieron al inicio del Cámbrico. Los arqueociátidos fueron los primeros organismos con esqueleto que formaban parches colonizadores en el suelo marino; cuando el relieve persistía en el tiempo formaban biohermas (Scrutton, 1990). Las comunidades asociadas a los arqueociátidos incluyen a cianobacterias y trombolitos (depósitos organo-sedimentarios sin estructura laminar que se desarrollan por actividad bacteriana). Estas comunidades tuvieron una distribución cosmopolita (Wood, 1998) y no existe una evidencia contundente que indique interacciones de bioerosión por herbivoría o perforación (Scrutton, 1990).

Los arrecifes de arqueociátidos y cianobacterias se volvieron más diversos y complejos ecológicamente debido a la aparición de otros organismos sésiles calcáreos como los radiociátidos (esponjas receptaculítidas), los coralomorfos (organismos calcáreos parecidos morfológicamente a corales), corales tabulados y esponjas estromatopóridas que llegaron a asociarse, se ha inferido que estos

metazoarios eran suspensívoros o filtradores que competían por un sustrato (Wood, 1998).

A mediados del Cámbrico, los arrecifes de arqueociátidos desaparecieron. Al no existir organismos esqueléticos adecuados para la formación de arrecifes, el nicho fue retomado por los estromatolitos, los cuales fueron muy abundantes hasta el Ordovícico Temprano en que sufren un declive que coincide con la explosión de gasterópodos herbívoros (Scrutton, 1990); lo que sugiere que posiblemente los gasterópodos se alimentaron de los microbios que daban lugar a la formación de las estructuras arrecifales.

En el Ordovícico Temprano hubo una gran expansión de la vida marina bentónica. Surgieron biohermas construídos por esponjas del Orden Lithistida. La fauna asociada a estas construcciones incluye equinodermos, trilobites, braquiópodos, crinoideos, briozoarios, gasterópodos y cefalópodos (Scrutton, 1990). En el Ordovícico Medio los principales constructores de arrecifes eran los briozoarios que llegaron a formar grandes bioconstrucciones (Webby, 1984). Las faunas asociadas incluyen crinoideos, braquiópodos, algas verde azules, algas rojas y esponjas (Scrutton, 1990). Hacia finales del Ordovícico los corales tabulados y rugosos y los estromatopóridos se diversificaron y empezaron a dominar las estructuras arrecifales (Kiesling, 2001) formando parches arrecifales, biohermas y en algunos casos bioestromas extensos. Las esponjas dominaban en aguas más profundas (Scrutton, 1990).

Las construcciones del Silúrico fueron las precursoras de un desarrollo espectacular en los arrecifes del Devónico, donde se representa la cumbre de la diversificación de los ecosistemas arrecifales. Los principales constructores eran metazoarios capaces de segregar carbonato de calcio, entre éstos destacan los estromatopóridos, los corales tabulados y los corales rugosos (Scrutton, 1990). Durante este tiempo se formaron armazones rígidos similares a los arrecifes de coral

actuales incluso se pueden distinguir diferentes tipos de arrecifes: de margen, barrera y atolón (Scrutton, 1990). A finales del Devónico estos ecosistemas de agua somera colapsaron y las comunidades de invertebrados formadores de arrecife ven reducida su diversidad (Braga et al., 2009).

Durante el Carbonífero, aunque hubo crecimientos locales de arrecifes, los organismos con esqueletos aptos para la construcción de arrecifes y para el restablecimiento de las comunidades bentónicas fueron escasos (Scrutton, 1990). Los arrecifes fueron esencialmente construidos por microbios, algas calcáreas y chatétidos (poríferos con un esqueleto basal calcáreo), junto a crinoideos, briozoarios, braquiópodos, corales rugosos y tabulados y esponjas calcáreas, como constructores secundarios (Braga et al., 2009).

El Pérmico se caracterizó por la presencia de arrecifes construidos por briozoarios frondosos, braquiópodos y esponjas. Los arrecifes de este período presentan una configuración caracterizada por diferentes zonas: un frente o talud, una cresta, una planicie y una laguna arrecifal posterior. Creándose de esta manera una roca arrecifal resistente al oleaje a lo largo de la plataforma (Wood, 1998). En la extinción en masa del final del Pérmico desaparecieron todos los grupos de corales rugosos y corales tabulados, además se perdieron las bioconstrucciones.

Aparentemente, los arrecifes paleozoicos se desarrollaron en ausencia de fotosíntesis y la biodiversidad se refugió en comunidades crípticas. La construcción de arrecifes por organismos frágiles fue posible gracias a la ausencia de bioerosión y debido a las rápidas tasas de litificación que resultaron tanto de la actividad microbiana como de los procesos inorgánicos de cementación (Wood, 2001).

Después de la extinción del Pérmico, no existe registro geológico de arrecifes por un período de unos 10 millones de años (Wood, 1998). Ya durante el Mesozoico, en el Triásico, reaparecen los arrecifes y éstos

fueron construidos principalmente por algas y esponjas calcáreas, además aparecieron los corales escleractinios como constructores menores. En el Jurásico, fueron notorias las construcciones de aguas profundas formadas por esponjas silíceas. En el Cretácico los rudistas fueron los principales constituyentes de arrecifes aunque también destacaron los corales, algas y estromatopóridos. Con la extinción al final del Cretácico, desaparecieron los rudistas. A lo largo del Cenozoico los arrecifes fueron esencialmente similares a los actuales, con predominio de corales escleractinios y algas rojas, composición que se observa desde la base del Mesozoico.

En los mares actuales hay también arrecifes formados por otros grupos de organismos; algas, gusanos (serpúlidos), briozoarios, bivalvos (sobre todo ostreídos), gasterópodos e incluso corales sin zooxantelas forman estructuras en muy diversas condiciones de temperatura, profundidad y niveles de nutrientes (Braga et al., 2009).

Las microbiolitas modernas crecen principalmente en ambientes donde no existen competidores potenciales por el sustrato y donde las condiciones oceanográficas favorecen los procesos químicos para la precipitación de carbonatos (Wood, 2001).

Además de la evolución biótica, la formación de un arrecife está determinada por otras variables ambientales como luz, salinidad y temperatura, condiciones ambientales que han variado constantemente en el tiempo y en el espacio (Riding, 2002).

4.3 Arrecifes Carboníferos

El Carbonífero fue un intervalo crítico en la historia de los arrecifes, sucede al evento de extinción en el Devónico donde ocurrió el mayor declive de especies formadoras de arrecifes.

Durante esta era surgieron bioconstrucciones características, similares a un arrecife, denominadas *reef mud mounds* referidas también con el término “montículos tipo *Waulsortian*” (Webb, 1998). Las facies *Waulsortian* son únicas entre las construcciones calcáreas; son depósitos sedimentarios en forma de banco o montículo que presentan principalmente una matriz con textura lodosa (Somerville, 2003), consisten en 50% de carbonatos (Dorschel et al., 2007), pocos bioclastos, que difícilmente pueden llegar a constituir el 20% del volumen pero que forman un relieve posicional (Riding, 2002). Estos montículos, aparentemente requieren de una baja tasa de sedimentación para prosperar (Lasemi et al., 2005). Se pueden distinguir esencialmente dos tipos de *reef mud mounds*: aquellos con una estructura orgánica reconocible y aquellos sin una estructura orgánica reconocible (West, 1988). Entre las biotas que conformaron estas estructuras se encuentran los crinoideos, briozoarios, braquiópodos, corales rugosos, algas, foraminíferos y espículas de esponjas (Webb, 1998; Somerville, 2003). En estos montículos se desarrollaron cavidades características denominadas “estromatactis” (Somerville, 2003) localizadas en el núcleo de la bioconstrucción y que presentan una forma elongada, con techos curvados o irregulares, bases planas y rellenas con cementos de calcita fibrosa y sedimentos; existe una discusión en la literatura sobre el origen de éstas cavidades, por un lado se piensa que son el resultado de la pérdida de agua de los fangos calcáreos, su erosión y su cementación (Monty et al., 1995; Jackson, 1997) y por otro se cree que son originadas por la descomposición de cuerpos blandos de organismos que daban soporte al montículo (Aubrecht et al., 2002). De acuerdo a Somerville (2003), los arrecifes tipo *mud mounds* se desarrollaron en aguas relativamente profundas (150 - 300 m) en ambientes afóticos de

baja energía y alcanzaron su máximo desarrollo en el Misisípico cuando los corales rugosos coloniales se convirtieron en los principales constructores de estos arrecifes (Webb, 1998).

Los *reef mud mounds* han sido reportados en secciones carboníferas de Irlanda (Somerville, 2003), Bélgica (De Mol et al., 2007), España (Riding, 2002), Inglaterra (West, 1988), y Norteamérica (Lasemi et al., 2005). Un ejemplo pensilvánico (Morrowano) se reconoce en Oklahoma, en estratos de caliza y lutita, donde se tiene un bioherma con esponjas, bivalvos, braquiópodos, corales tabulados, corales rugosos y briozoarios como fauna asociada (Mae Bonem, 1977).

Para el mismo periodo, en menor proporción, se han reportado arrecifes que no son del tipo *reef mud mounds*, que pueden ser llamados como arrecifes “verdaderos”, y que consisten en una estructura micro y macrofaunal (Lasemi et al., 2005), construidos por corales, algas y briozoarios, pero son generalmente raros en ésta época. Estos arrecifes verdaderos de agua somera son elementos comunes en sucesiones del Osageano y Chesteriano; ejemplo de ellos han sido reportados para Europa (Lasemi et al., 2005) y Australia (Aretz y Webb, 2007).

5. ÁREA DE ESTUDIO

5.1 Antecedentes

Las localidades paleozoicas de la región Santiago Ixtaltepec fueron descubiertas por un grupo de investigadores bajo la dirección de Jerjes Pantoja - Alor en 1964 quien realizó en 1967 la descripción formal de la sucesión paleozoica y la dividió en cuatro formaciones de acuerdo a sus características litológicas y paleontológicas. Posteriormente, varios autores han desarrollado diversos proyectos de investigación sobre las faunas fósiles que se han encontrado en la región.

Por ejemplo, para la Formación Tiñú se ha reportado la presencia de trilobites (Robison y Pantoja-Alor, 1968), gasterópodos (Yochelson,

1968), cefalópodos (Flower, 1968), braquiópodos inarticulados (Buitrón y Rivera, 1984) y graptolitos dendroideos (Sour-Tovar y Buitrón, 1987). Armella y Cabaleri (1984) estudiaron la paleoecología y las microfacies de la transgresión tremadociana en esta formación y Sour-Tovar (1990) describe las implicaciones paleoambientales y paleogeográficas de las comunidades del Cámbrico - Ordovícico.

Para la formación Santiago, unidad informal por homonimia, existe el trabajo de Navarro-Santillán et al. (2002) quienes describieron una fauna de braquiópodos espiriféridos y espiriferínidos, analizaron los aspectos biostratigráficos, paleogeográficos y tectónicos de la formación y propusieron una nueva división litoestratigráfica para las unidades del Carbonífero inferior de la región. Para esta unidad también están, por ejemplo, los estudios sobre la ocurrencia de rostroconchos (Quiroz-Barroso et al., 2000), invertebrados del Viseano (Misisípico Medio) (Castillo-Espinoza et al., 2010), cefalópodos (Castillo-Espinoza, 2008) y gasterópodos (Escalante-Ruiz, 2011).

Sobre la Formación Ixtaltepec se han realizado numerosos trabajos sobre su fauna fósil. Morales-Soto (1984) realizó un estudio paleoecológico donde describió a las comunidades fósiles presentes. Dentro de los grupos de invertebrados reportados se encuentran braquiópodos estrofoménidos (Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1989), bivalvos (Quiroz-Barroso, 1995), briozoarios (Ortiz-Lozano, 1996; González-Mora, 2013) bivalvos nuculoideos (Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997), braquiópodos chonétidos (Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004), braquiópodos neospiriferínidos (Torres-Martínez, 2005), braquiópodos productidos (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012) y crinoideos (Villanueva-Olea et al., 2011; Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2014).

5.2 Ubicación

El área de estudio se encuentra en la región centro-septentrional del Estado de Oaxaca, en el municipio de Nochixtlán. Los afloramientos en los que se recolectó el material estudiado se encuentran aproximadamente a 500 metros al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec, entre los 17° 30' y 17° 35' latitud Norte y entre los 97° 05' y 97° 10' longitud Oeste, a una altura aproximada de 2339 metros sobre el nivel del mar (Figura 7). El área se caracteriza por encontrarse en una región montañosa que forma parte de la Sierra Madre del Sur.

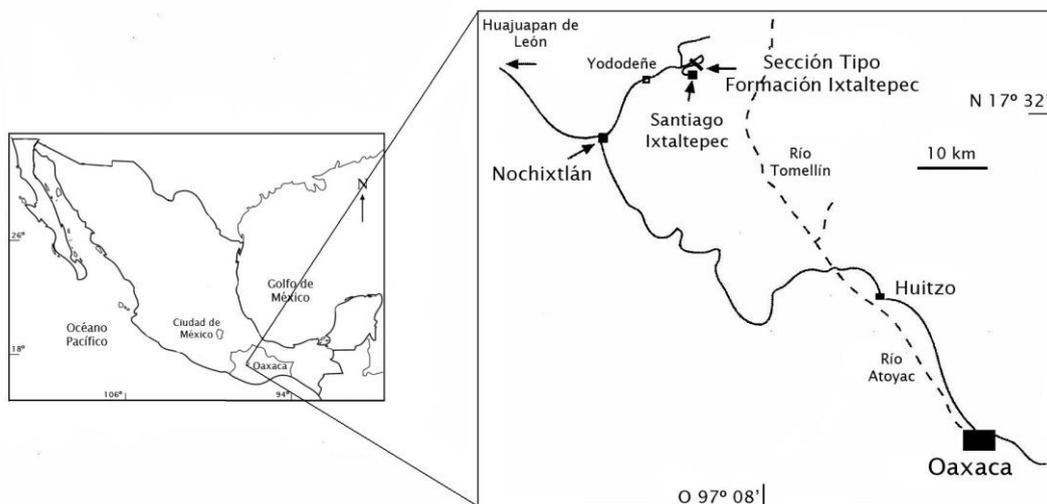


Figura 7. Ubicación geográfica del área de estudio

5.3 Marco Estratigráfico

Las rocas paleozoicas que afloran en la región de Santiago Ixtaltepec presentan edades que incluyen al Cámbrico-Ordovícico y diferentes series del Carbonífero. Descansan discordantemente sobre un basamento metamórfico, el Complejo Oaxaqueño, conformado por gneiss, granito gnéisico, esquisto, aplita y pegmatita del Proterozoico Superior con edades de 900 a 1100 millones de años (Fries et al., 1962; Solari et al., 2003). La secuencia de rocas paleozoicas, con un espesor total de 800 metros, fue dividida en cuatro formaciones por Pantoja-

Alor en 1970. La Formación Tiñú, que se encuentra en inconformidad angular con el complejo metamórfico, representa la base de la secuencia paleozoica y está dividida en dos miembros, un Miembro Inferior Calcáreo, compuesto por caliza e intercalaciones de lutita y un Miembro Superior Lutítico. Presenta registros fosilíferos de trilobites (Robison y Pantoja-Alor, 1968), gasterópodos (Yochelson, 1968), cefalópodos (Flower, 1968) braquiópodos linguliformes (Streng et al., 2011), briozoarios (Landing et al., 2010) y graptolitos (Sour-Tovar y Buitrón, 1987; Sour-Tovar, 1990). La edad cámbrico-ordovícica de esta unidad se estableció principalmente por los taxa de trilobites y graptolitos que contiene.

Suprayaciendo a la Formación Tiñú se encuentra, en discordancia angular, la formación Santiago (unidad informal) que de acuerdo a Pantoja-Alor (1970) en su sección tipo tiene un espesor de 165 metros. Esta unidad posee dos miembros: el miembro inferior de edad osageana (Misisípico Inferior) (Quiroz-Barroso et al., 2000; Navarro-Santillán et al., 2002), conformado por intercalaciones de lutita y margas y el miembro superior, de edad merameciana (Misisípico Medio) (Castillo-Espinoza et al., 2010), compuesto por lutita con intercalaciones de arenisca calcárea amarillenta de grano fino.

La sucesión carbonífera pasa transicionalmente a los clastos de la Formación Ixtaltepec que en su sección tipo, en el Arroyo de las Pulgas, presenta un espesor aproximado de 430 metros. La base comienza con una secuencia de limolita, lutita y arenisca calcárea de grano fino, continúa con capas delgadas de calcarenita que pasa a bancos gruesos de lutita ligeramente arenosa con intercalaciones de arenisca de grano fino que termina con lutita arenosa y estratos de arenisca de grano fino y limolita. Para el análisis paleontológico de la Formación Ixtaltepec se han marcado ocho niveles litoestratigráficos, compuestos por uno o más estratos que se distinguen por su contenido fosilífero, y que han sido denominados API-1a API-8 (Figura 8); los niveles de API-1 a API-4 han sido asignados al Misisípico Superior (Chesteriano) y los niveles de API-5

a API-8 al Pensilvánico Inferior-Medio (Morrowano-Desmoinesiano) (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012).

La secuencia paleozoica concluye con la Formación Yododeñe, de posible edad pérmico-jurásica (Pantoja-Alor, 1970), compuesta por un conglomerado de clastos calcáreos. Sobre ésta formación se encuentran rocas calcáreas del Cretácico (Pantoja-Alor, 1970; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997; Navarro-Santillán et al., 2002).

El material estudiado en el presente trabajo proviene de la localidad "Arroyo de Las Pulgas" donde aflora la sección tipo de la Formación Ixtaltepec. Las colectas se realizaron en estratos arenisco-calcáreos y arcillosos de los niveles estratigráficos denominados como API-1 y API-2 asignados al Chesteriano (Misisípico) (Figura 8).

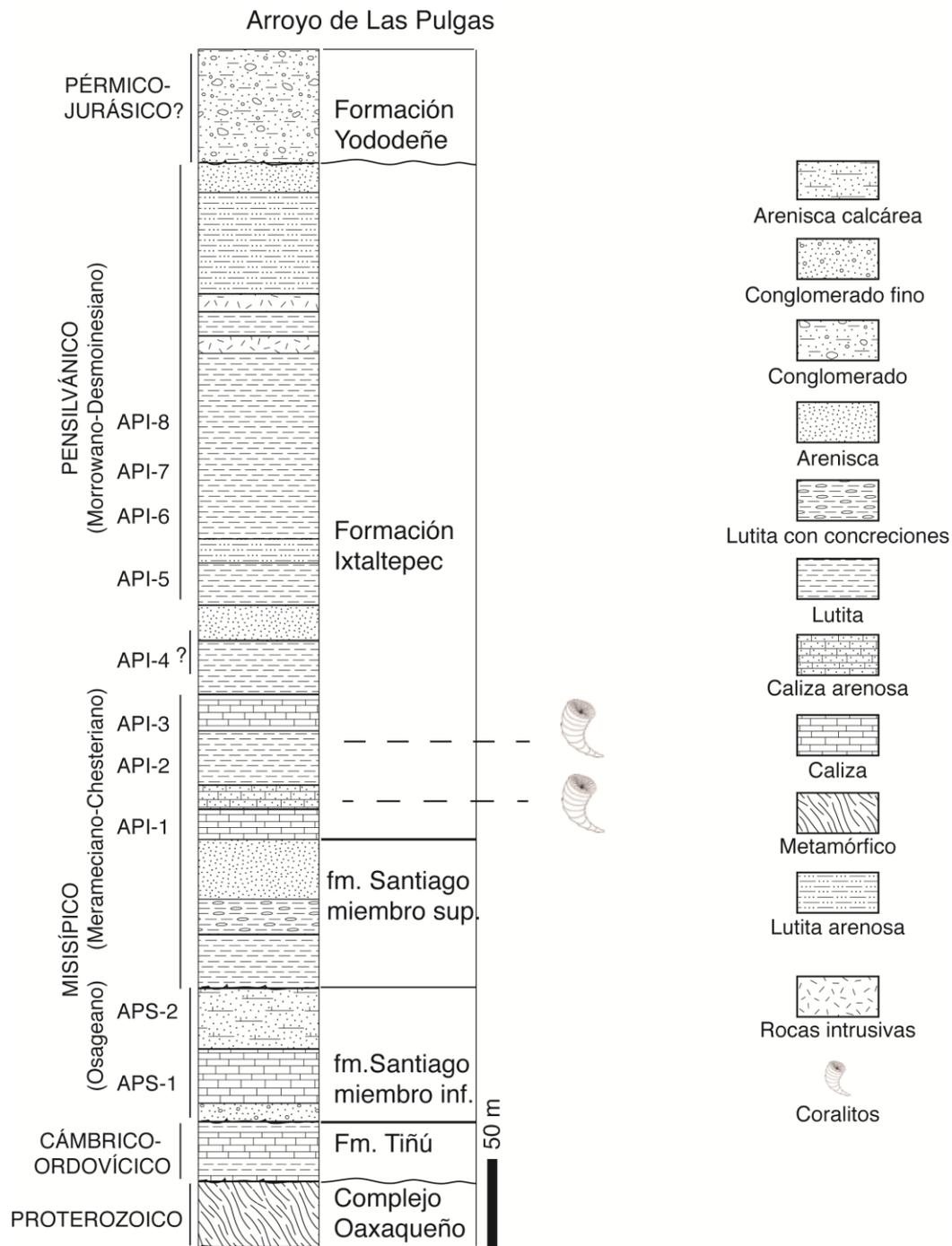


Figura 8. Columna estratigráfica de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Los espesores correspondientes a la sucesión carbonífera, formaciones Santiago e Ixtaltepec, son los que se han medido en la sección tipo de ambas unidades sobre el Arroyo de la Pulgas, 500 metros al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec: El límite Misisípico-Pensilvánico no se ha establecido con certeza pero debe encontrarse dentro de la unidad API-4 (modificado de Villanueva-Olea et al., 2011).

6. MATERIAL Y MÉTODO

El presente estudio se desarrolló a través de tres distintas etapas: trabajo de campo, trabajo de gabinete y laboratorio, y análisis sistemático.

6.1 Trabajo de Campo

Se realizaron cuatro salidas de campo, la primera en septiembre del 2009 con la finalidad de reconocer las unidades litoestratigráficas que conforman la secuencia paleozoica e identificar las distintas comunidades fósiles asociadas a la región de Nochixtlán, Oaxaca. La segunda salida se realizó en abril del 2010 donde se colectaron ejemplares de corales rugosos en diversos niveles de la Formación Ixtaltepec. La tercera salida al campo en noviembre del 2010 consistió en reconocer a los corales localizados en las calcarenitas de la base de la columna estratigráfica (niveles API-1 y API-2). En la cuarta y última salida al campo en noviembre 2011 se extrajeron algunos ejemplares de diversos niveles estratigráficos y se obtuvieron diversos datos de campo, como fauna asociada, tipo de litología, rasgos sedimentológicos y tafonómicos.

6.2 Trabajo de Gabinete y Laboratorio

El material colectado fue registrado con un número de entrada en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

De un total de 72 ejemplares, se seleccionaron especímenes completos y preservados por permineralización; se les fotografió, con una cámara Canon PowerShot A620, se obtuvieron distintos ángulos (vistas frontales y vistas transversales) del exoesqueleto del coral para contar con un registro de la morfología externa del fósil.

Posteriormente, se elaboraron duplicados en resina de cada ejemplar con la finalidad de preservar un testigo de la morfología externa del coralito.

Se prepararon los ejemplares para la elaboración de acetatos de celulosa (*peels*) en el laboratorio. A cada ejemplar se le realizaron cortes transversales cada 2 mm desde la base del coral con la finalidad de obtener impresiones en acetato de celulosa de cada corte. Este proceso consistió en colocar sobre la superficie de un vidrio grueso carburo de silicio, un abrasivo, de diferente tamaño de grano (240, 400 y 600) y agua destilada. Se comienza a frotar la superficie del coral rugoso con el abrasivo de mayor tamaño (240), se enjuagó con agua destilada, se continuó con el abrasivo de siguiente tamaño (400), se vuelve a enjuagar y se finaliza con el abrasivo de menor tamaño (600) para obtener una superficie lisa y uniforme. Posteriormente, la superficie recién pulida del coral se sumerge en ácido clorhídrico (HCl) al 10% durante 13 segundos, se deja secar, se le añade unas gotas de acetona y rápidamente se le adhiere una lámina de acetato sobre la superficie húmeda. Cuando se seca, se retira el acetato de la superficie del coral rugoso obteniendo una impresión de las estructuras del fósil.

La realización de esta técnica es análoga a realizar un corte muy fino de unas cuantas micras que nos permite observar la morfología de los septos y su disposición, además de otras estructuras internas que presenta el coralito a lo largo del esqueleto.

Finalmente, el material colectado, las fotografías y los acetatos fueron estudiados, analizados y comparados con la literatura existente para corales rugosos. La preservación del material estudiado solo permitió la obtención de los acetatos que se incluyen en las figuras 10, 11 y 12.

7. RESULTADOS

El material descrito se encuentra depositado en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM cuyo acrónimo es FCMP; las siglas con que se mencionan indican su número de registro.

7.1 Paleontología Sistemática

La clasificación de los ejemplares sigue la propuesta del Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Suplemento 1 (Hill, 1981). En el apéndice se detallan las diagnosis de los niveles taxonómicos supragenéricos.

Subclase Rugosa Milne Edwards y Haime, 1850

Orden Stauriida Verrill, 1865

Suborden Stereolasmatina Hill, 1981

Familia Hapsiphyllidae Grabau, 1928

Subfamilia Hapsiphyllinae Grabau, 1928

Género *Allotropiophyllum* Grabau, 1928

Especie tipo. *Amplexus spinosus* DE Koninck var. *sinensis* Grabau, 1922

Diagnosis.- Coral simple con forma de cuerno, curvado y raramente recto, a veces muy doblado. El exterior con arrugas y líneas de crecimiento, surcos septales y en las especies comunes con espinas huecas irregularmente dispersas. Cáliz moderadamente profundo con lados empinados y una base más o menos aplanada, generalmente se muestran los septos secundarios y terciarios, el septo cardinal inmerso en una fósula más o menos pronunciada, el resto de los septos

primarios no están especialmente diferenciados. La zona central es plana sin septos pero con tábulas rodeadas usualmente por una pared interna formada por la unión de los extremos de los septos, el espacio cardinal puede estar atravesado por uno o más disepimentos. Cuadrantes antípodas altamente acelerados en la especie tipo con septos secundarios de tres o cuatro veces más que en los cuadrantes cardinales. Los septos antípodas secundarios se unen a la pared interior, los cardinales secundarios parcialmente libres y a veces unidos a la pared interior, las condiciones pueden variar. La zona interna cerrada varía en forma semicircular, elongada circular o irregular pero alcanzando la línea del septo cardinal de forma oblicua (Grabau, 1928).

Allotropiophyllum sp.

Figura 10, 1a-1c

Descripción.- Coralito con un cáliz de 14.90 mm de diámetro; contiene septos diferenciados en largos y cortos, en forma alternada y con una disposición radial; no hay una distinción entre los septos mayores y menores; los extremos axiales de los septos del cuadrante antípoda están fusionados formando una pared interna que se alarga hacia el lado cóncavo de la fósula; los metaseptos del cuadrante cardinal son delgados y largos y dan lugar a la formación de la pared interna; estereozona conservada, no hay disepimentos. No es posible identificar tábulas.

Discusión.- El ejemplar descrito se asigna a la Familia Hapsiphyllidae por la ocurrencia de una pared interna elongada que se forma por la fusión de los extremos axiales de los septos del cuadrante antípoda y cardinal y que llega de forma oblicua hacia el septo cardinal, por la no diferenciación entre septos mayores y septos menores y por presentar septos secundarios y terciarios. El ejemplar oaxaqueño presenta similitud con el género *Allophyllum* (Schouppé, 1957), del Pérmico de China (Shen et al., 2003), por la presencia de septos secundarios y terciarios pero se diferencia porque en *Allophyllum* el septo antípoda es

largo y forma una columnela y la fósula se cierra gracias a la fusión de los extremos axiales de los septos mayores; rasgos que no se observan en el material estudiado. No se cuenta con material adecuado para comparar la morfología y las estructuras características que permitan determinar la especie correspondiente.

Ocurrencia.- El ejemplar descrito fue colectado en el nivel AP1-1 de la Formación Ixtaltepec (Chesteriano).

Distribución.- El género ha sido reportado para el Misisípico de Inglaterra (Moore, 1958; Green et al., 1965; Mitchell et al., 1986) y para el Pensilvánico de Egipto (Kora y Mansour, 1991). También se ha referido para el Pérmico de China (Wang y Zhao, 1998; Wang y Sugiyama, 2001).

Material descrito.- FCMP/E1-76.

Género *Canadiphyllum* Sutherland, 1954

Especie tipo. *Canadiphyllum knoxi*, Sutherland, 1954

Diagnosís.- Coral solitario, pequeño, erecto, trocoide; presenta una fósula prominente y larga en el lado cóncavo; septo cardinal muy corto; fósula alar distinguible; los septos del cuadrante cardinal se encuentran pinados hacia la fósula; las tábulas son delgadas y surgen gradualmente desde la periferia; los septos menores son cortos y pueden estar inmersos en la pared; no presenta disepimentos (Sutherland, 1954).

Canadiphyllum sp.

Figura 10, 2-3e

Descripción.- Coralito trocoide de hasta 32.15 mm de longitud; septo cardinal corto; sin diferenciación entre los septos mayores y menores; los septos de los cuadrantes cardinales y antípodas son de forma

amplexoides, se encuentran fusionados en una estereozona y pinados hacia el centro de una fósula que se alarga hacia el lado cóncavo del coral; los septos menores del cuadrante antípoda son largos; se presenta una fósula alar. No presenta diseptos y no se observan tábulas.

Tabla 1. Medidas de los ejemplares de *Canadiphyllum* sp. estudiados.

	Longitud (mm)	Diámetro (mm)
FCMP/E1-62	32.15	7.35
FCMP/E1-65	26.43	7.27
FCMP/E1-68	27.71	11.09

Discusión.- El material que se describe se asigna a la Familia Hapsiphyllidae Grabau, 1928 por la morfología trocoide, la fósula que se extiende hacia el lado cóncavo del coral, el septo cardinal corto, la presencia de una fósula alar, por los septos que se encuentran pinados hacia el centro y que están fusionados en la pared que da lugar a una estereozona y por la ausencia de diseptos. Los corales oaxaqueños asignados a *Canadiphyllum* sp. presentan similitud con tres géneros pertenecientes a la misma Familia Hapsiphyllidae pero se pueden diferenciar por la morfología de los septos; del género *Amplexizaphrentis* (Vaughan, 1906), reportado para el Carbonífero de diversas regiones del mundo y el Pérmico de Groenlandia (Patton, 1958; Flügel, 1973; Guo, 1983; Hoare et al., 1989) en sus estadios juveniles presenta una fósula que se extiende más allá del centro del coral y que desaparece en los estadios maduros del coral; en *Canadiphyllum*, como en los ejemplares oaxaqueños, se observa que la fósula permanece en el estado adulto. El género *Barytichisma* Moore y Jeffords, 1945 reportado en el Carbonífero de Estados Unidos (Webb, 1987) se distingue por coralitos cilíndricos o cónicos, a diferencia de *Canadiphyllum* cuyos coralitos son trocoides; además en *Barytichisma* los septos son

uniformes y no hay una diferencia en su longitud mientras que en material estudiado se observa una diferenciación en la longitud septal; el género *Neozaphrentis* Grove, 1935 referido para Estados Unidos y Canadá, desde el Ordovícico al Carbonífero (Williams, 1943; Stearn, 1956; Conkin, 1957; Patton, 1958) y para el Pérmico de Azerbaiyán (Ruzhentsev y Sarycheva, 1965) se puede diferenciar también de *Canadiphyllum* por no presentar fósula alar. No se logra la determinación específica por la falta de ejemplares permineralizados que permitan realizar cortes a distintos niveles e identificar las estructuras características diagnósticas.

Ocurrencia.- Los ejemplares descritos fueron colectados en el nivel AP1-1 de la Formación Ixtaltepec (Chesteriano).

Distribución.- El género ha sido reportado en el Misisípico de Estados Unidos (Sando, 1993; Sepkoski, 1998).

Material descrito.- FCMP/E1-62, FCMP/E1-65 y FCMP/E1-68.

Suborden Plerophyllina Sokolov, 1960

Familia Pentaphyllidae Schindewolf, 1942

Subfamilia Pentaphyllinae Schindewolf, 1942

Género *Tachylasma* Grabau, 1922

Especie tipo. *Tachylasma cha* Grabau, 1922

Diagnosis.- Forma cónica. El arreglo pinado se demuestra en los surcos septales en el exterior, el septo alar y el primer par antípoda secundario están acelerados, siendo moderadamente más largos gruesos que el resto. El septo antípoda es diferente a los demás, y el septo cardinal

está abortado lo cual es un rasgo característico del género. Varios de los otros septos están adelgazados y ninguno de ellos se extiende al centro pero en caso de hacerlo, no se encuentran tan adelgazados. Se encuentran de 7 a 8 pares de septos secundarios en los cuadrantes antípodas y 5 cinco en los cuadrantes cardinales. Los septos terciarios son muy cortos y se encuentran desarrollados en casi todos los espacios intermedios (Grabau, 1922).

Tachylasma sp.

Figura 11, 1a-1c

Descripción.- Coralito ceratoide; cáliz con un diámetro de 16.64 mm; septo alar largo y ropaloide; metasepto alar ropaloide, más corto que el septo alar; septo cardinal no es conspicuo; el resto de los septos mayores tampoco se distinguen; los septos menores son cortos y delgados y están inmersos en la esterozona; fósula se observa sobre todo el cáliz. No se observan tábulas ni disepimentos.

Discusión.- El material descrito se asigna a la Subfamilia Pentaphyllinae Schindewolf, 1942 por los metaseptos alares que se distinguen por su longitud y forma ropaloide, la ausencia del septo cardinal y porque los septos menores son más delgados y se encuentran inmersos en todo el cáliz. Este género se caracteriza porque los septos permanecen ropaloides en estadios maduros; por el contrario en *Oligophyllum* Pocta, 1902, género parecido reportado en el Silúrico de Estados Unidos (Amsden, 1975) se vuelven amplexoides. Al contar con un solo coralito en el que solo se distinguen algunos septos mayores no es posible comparar los rasgos característicos para determinar la especie.

Ocurrencia.- El ejemplar descrito fue colectado en el nivel AP1-1 de la Formación Ixtaltepec (Chesteriano).

Distribución.- El género ha sido reportado para el Misisípico de Polonia (Weyer, 1977) y para el Pensilvánico de España (Rodríguez y Kullmann,

1999). También para el Pérmico de China, Indonesia y Groenlandia (Gerth, 1922; Flügel, 1973; Wang y Zhao, 1998).

Material descrito.- FCMP/04/832 (número de entrada).

Familia Lophophyllidae Grabau, 1928

Género *Lophocarinophyllum?* Grabau, 1922

Diagnosis.- Coral que desarrolla carinas en los septos mayores y en los lados de la columna axial. Los septos están unidos con la columnela cerca de su ápice pero se acortan en secciones altas del coralito. Las tábulas están espaciadas entre sí y casi horizontales (Grabau, 1922).

Lophocarinophyllum?

Figura 12, 1a-4

Descripción.- Coral solitario, pequeño, de forma ceratoide o trocoide; cuadrante cardinal en lado convexo; el septo antípoda se prolonga hacia el centro de la fósula formando una estructura axial (columnela); septos periantípodas sobresalen en tamaño y longitud; septos alares y septo cardinal cortos y se integran con los metaseptos que están dispuestos de forma radial; septos amplexoides; de 10 a 12 septos en el cuadrante antípoda y de 12, 16 a 20 septos en el cuadrante cardinal; presenta aceleración en el cuadrante cardinal; fósula cardinal presente. No presenta disepimentos.

Discusión.- El material de la Formación Ixtaltepec se asigna tentativamente a la Familia Lophophyllidae por la expansión del septo antípoda hacia el centro del coral que da lugar a la formación de una columnela y porque sus septos mayores se encuentran unidos en la estructura axial en etapas tempranas. Sin embargo hay semejanzas con el género *Lophamplexus* Moore y Jeffords, 1941, reportado en el

Carbonífero y Pérmico de Estados Unidos (Jeffords, 1947; Mudge et al., 1962) por la presencia del septo antípoda que se prolonga hacia una fósula abierta, sin embargo en ese género la columnela no desaparece como ocurre en *Lophocarinophyllum*. Otro de los géneros que presenta el septo antípoda prolongado es *Stereostylus* Jeffords, 1947 reportado para el Carbonífero de China, para el Pensilvánico de Estados Unidos y para el Pérmico de China (Jeffords, 1947; Kullmann y Liao, 1985; Zhu y Zhao, 1992) pero en él se presenta una pseudofósula alar y septos similares, rasgos que no se observan en el material oaxaqueño estudiado.

Tabla 2. Medidas de los ejemplares *Lophocarinophyllum?* estudiados.

	Longitud (mm)	Diámetro (mm)
FCMP/06/111	19.71	30.06
FCMP/10/158	15.56	12.69
FCMP/10/140	---	8.15
FCMP/E1-703	---	15.17

Ocurrencia.- Los ejemplares descritos fueron colectados en el nivel AP1-2 de la Formación Ixtaltepec (Chesteriano).

Distribución.- El género ha sido reportado para el Carbonífero de Japón (Niko et al., 1997) y para el Pérmico de China, Italia y Rusia (Montanaro-Gallitelli, 1954; Il'ina, 1987; Kossovaya et al., 2001; Wang y Sugimaya, 2001).

Material descrito.- FCMP/06/111; FCMP/10/158; FCMP/10/140 (números de entrada) y FCMP/E1-703.

Género *Stereostylus*? Jeffords, 1947

Diagnosis.- La columna axial es moderadamente delgada y lateralmente comprimida; contiene láminas medianas que son continuas con el septo antípoda pero no están presentes de forma radial. La separación de la columnela y el septo antípoda solo ocurre en estadios maduros. Las tábulas son numerosas. Los septos están unidos por el ápice a la columnela, son delgados y ropaloides en secciones más altas. Las formas de los coralitos son comúnmente cónicas y cónico-cilíndricas. Se reconoce una pseudofósula alar en estadios maduros.

Stereostylus?

Figura 12, 5a-5b

Descripción.- Coralito pequeño que presenta un cáliz con un diámetro de 14.15 mm; el septo antípoda se prolonga hacia el centro formando una estructura axial (columnela); cuadrante cardinal en el lado convexo del coralito, los septos son ligeramente ropaloides y se originan en la base de la columnela; no hay diferenciación entre el resto de los septos mayores y menores; se presentan ocho septos en el cuadrante antípoda y 14 septos en el cuadrante cardinal; presenta aceleración en el cuadrante cardinal. No presenta disepimentos.

Discusión.- La descripción se basa en un solo ejemplar que se asigna tentativamente a la Familia Lophophyllidae Grabau, 1928 por la proyección del septo antípoda que da lugar a la formación de la columnela y porque se observa que los septos provienen de la base o ápice de la columnela. En *Lophamplexus* Moore y Jeffords, 1941, género similar morfológicamente y reportado para el Carbonífero y Pérmico de Estados Unidos (Jeffords, 1947; Mudge et al., 1962), el septo antípoda es de forma amplexoide y presenta una fósula profunda mientras que en *Stereostylus* se observa que el septo es ropaloide y no presenta fósula, estos rasgos se observan en el material de Oaxaca.

Ocurrencia.- El ejemplar descrito fue colectado en el nivel AP1-2 de la Formación Ixtaltepec (Chesteriano).

Distribución.- El género ha sido reportado para el Carbonífero de China (Guo, 1983; Kullmann y Liao, 1985), el Pensilvánico de Estados Unidos (Jeffords, 1947; Lintz, 1958; Beus y Lane, 1969) y para el Pérmico de China, Nueva Zelanda y Estados Unidos (Coogan, 1960; Waterhouse, 1968; Lin, 1984; Zhu y Zhao, 1992).

Material descrito.- Ejemplar FCMP/98/801 (número de entrada).

8. DISCUSIÓN

8.1 Implicaciones Bioestratigráficas

Los corales *Allotropiophyllum* sp., *Tachylasma* sp., *Stereostylus* se han registrado en localidades de edades carbonífero-pérmicas de diversas regiones geográficas (Tabla 3), y su hallazgo en las rocas portadoras de la Formación Ixtaltepec es coherente con la edad misisípica (Chesteriano) que ha sido asignada previamente por la presencia de diversos grupos de braquiópodos (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012). El género *Lophocarinothyllum* sólo se conoce para localidades pensilvánicas de Japón (Niko et al., 1997) y pérmicas de China (Wang y Sugimaya, 2001), Italia (Montanaro-Gallitelli, 1954) y Rusia (Kossovaya et al., 2001); de confirmarse la determinación de *Lophocarinothyllum?* y con ello su presencia en los estratos basales de la Formación Ixtaltepec, el alcance estratigráfico del género deberá ampliarse hasta el Misisípico. *Canadiphyllum* sólo se conoce para el Misisípico de Estados Unidos (Sepkoski, 1998) y su presencia en Oaxaca apoya la datación que se tiene de los niveles portadores.

Tabla 3. Distribución geográfica y temporal de los géneros presentes en la Formación Ixtaltepec.

Nivel	Familia	Género	Edad
API-1	Hapsiphyllidae	<i>Allotropiophyllum</i>	Misisípico de Inglaterra Pensilvánico de Egipto Pérmico de China
		<i>Canadiphyllum</i>	Misisípico de Estados Unidos
	Pentaphyllidae	<i>Tachylasma</i>	Misisípico de Polonia Pensilvánico de España Pérmico de China, Indonesia y Groenlandia
API-2	Lophophyllidae	<i>Lophocarinophyllum?</i>	(Pensilvánico) Carbonífero de Japón Pérmico de China, Italia y Rusia
		<i>Stereostylus?</i>	Carbonífero Inferior de China Pensilvánico de Estados Unidos Pérmico de China, Nueva Zelanda y Estados Unidos

8.2 Implicaciones Paleobiogeográficas

En la tabla 3, también es posible observar la distribución paleogeográfica de los corales rugosos presentes en Oaxaca. De ellos *Allotropiophyllum*, *Tachylasma*, *Lophocarinophyllum* y *Stereostylus*, son géneros con una distribución amplia, pero restringidos al hemisferio norte; por el contrario, *Canadiphyllum* sólo es conocido para Norteamérica. El patrón de distribución geográfico se puede explicar al considerar que la mayor parte de los continentes que posteriormente, durante el Pérmico-Triásico, se agruparán en la parte norte de Pangea, en el Misisípico se encuentran en el hemisferio boreal y están interconectados por el Océano Rheico. Este océano se encuentra en

latitudes tropicales y a través de él se pudieron dar eventos de intercambio de biotas marinas (Figura 9). El estudio de otros grupos de invertebrados presentes en los diferentes niveles estratigráficos de la sucesión carbonífera de Santiago Ixtaltepec, ha demostrado que existe una gran similitud con faunas de la región del Mid-continent, centro-este de Estados Unidos; en el esquema geográfico descrito, esta región, durante el Carbonífero se encontraba cubierta por un mar epicontinental que se extendía desde el norte de Estados Unidos hasta el sur de México; los corales descritos representan parte de la fauna que se desarrolló en ese mar epicontinental; *Canadiphyllum* en particular apoya la existencia de una mayor afinidad entre las faunas de Ixtaltepec y las del resto del Mid-Continent.

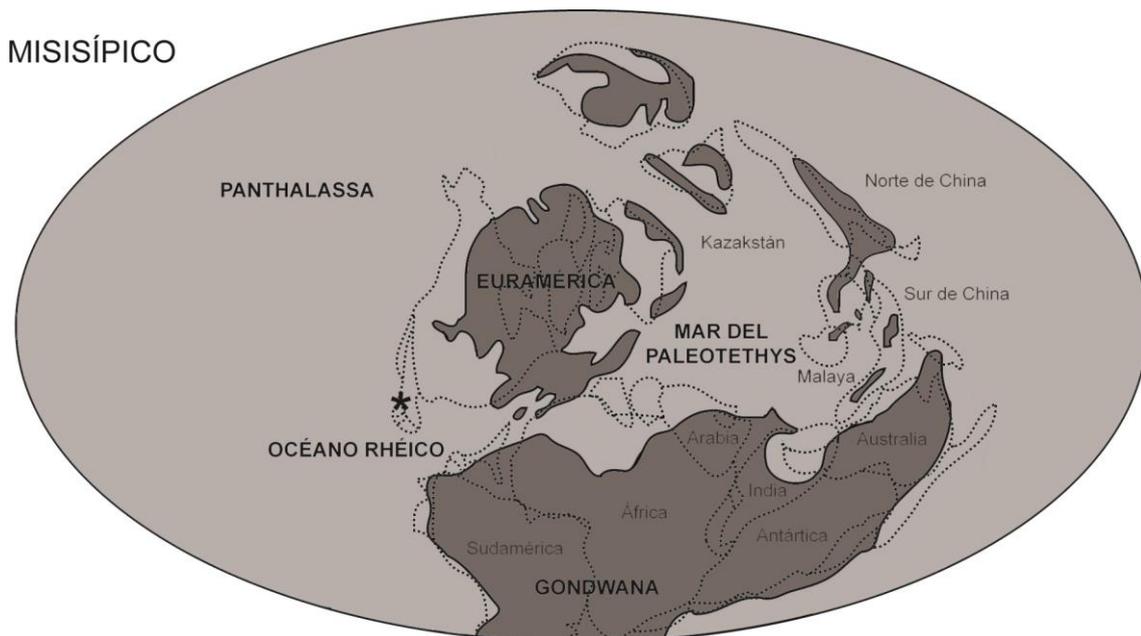


Figura 9. Mapa paleogeográfico para el Misisípico (hace 320 millones de años). Las zonas oscuras representan a los continentes de la época; las líneas punteadas delimitan zonas marinas que corresponden a márgenes de los continentes en la actualidad; el asterisco señala la ubicación en que se depositaron las rocas carboníferas que afloran en la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca (Modificado de Scotese, 2001).

8.3 Implicaciones Paleoambientales

Los estratos que forman el nivel API-1 de la Formación Ixtaltepec, y que han sido asignados al Misisípico (Chesteriano), están compuestos principalmente por caliza e intercalaciones de arenisca de grano fino. Los géneros de corales rugosos asociados a este nivel, de acuerdo al presente estudio, son *Allotropiophyllum* y *Canadiphyllum* de la Familia Hapsiphyllidae y *Tachylasma* de la Familia Pentaphyllidae; son corales con un exoesqueleto duro de morfología trocoide y ceratoide que les permitía afianzarse al sustrato del fondo marino. La fauna acompañante que se ha descrito previamente para este nivel incluye únicamente a braquiópodos de conchas macizas (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012) y briozoarios incrustantes (González-Mora, 2013). Los datos litológicos y la fauna asociada del nivel API-1, base de la Formación Ixtaltepec, permite inferir un ambiente de depósito de aguas marinas bajo condiciones someras, cercano a la costa, con aguas cálidas, buena iluminación, energía de moderada a alta donde se desarrollaron poblaciones de corales hapsifílidos y pentafílidos que, junto con los briozoarios y braquiópodos, llegaron a formar parte de una estructura de tipo arrecifal. Los rasgos paleoambientales descritos para el nivel estratigráfico API-1 de la Formación Ixtaltepec también han sido reconocidos en bioconstrucciones de sucesiones osageanas y chesterianas en Europa y Australia (Lasemi et al., 2005; Aretz y Webb, 2007). A diferencia de los arrecifes “típicos”, en el Carbonífero las biohermas se caracterizan por la acumulación masiva de partes esqueléticas embebidas en una matriz terrígena cementada por carbonatos y, en la mayoría de los casos, se caracterizan por presentar un desarrollo muy pobre de sustratos duros sobre el que se cementen y crezcan los organismos asociados.

El nivel estratigráfico API-2, también de edad misisípica, de la Formación Ixtaltepec está conformado por bancos gruesos de lutita ligeramente arenosa con intercalaciones de arenisca de grano fino. En los estratos arcillosos de este nivel se encontraron asociados corales de la Familia

Lophophyllidae, asignados tentativamente a los géneros *Lophocarinophyllum* y *Stereostylus*. En los mismos estratos se da la presencia de una gran diversidad de invertebrados como braquiópodos con espinas y estructuras delicadas (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012), crinoideos (Villanueva-Olea et al., 2011), cefalópodos (Castillo-Espinoza, 2008), briozoarios (González-Mora, 2013), trilobites (Morón-Ríos y Perrilliat, 1988), gasterópodos y bivalvos (Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998). Este tipo de asociaciones se han reconocido como componentes de los arrecifes tipo *mud mound*, descritos en la sección 4.3 de este trabajo. Asociaciones muy similares se han reportado en regiones de Irlanda (Somerville, 2003), Bélgica (De Mol et al., 2007), España (Riding, 2002), Inglaterra (West, 1988), y Norteamérica (Lasemi et al., 2005). Estos biohermas arcillosos estaban consolidados por carbonatos, llegando a presentar diversos tipos de bioclastos y en todos se reconoce la presencia de la Familia Lophophyllidae con los géneros *Stereostylus* y *Lophocarinophyllum* como componentes comunes. Otras familias de corales rugosos, caracterizados por su pequeño tamaño, solitarios, sin disepimentos, con una morfología simple, poca diversificación, se encuentran en lutitas calcáreas oscuras o estratos delgados de caliza arcillosa y asociados a corales tabulados, braquiópodos y trilobites; se consideran como parte de la fauna de Cyathoxonia, propuesta por Hill en 1981 y caracterizada por Wang et al. (2010) y que tipifica ambientes de condiciones profundas y poco luminosas sobre la plataforma continental. La similitud con estas asociaciones permite postular que durante el depósito de la Unidad API-2 de la Formación Ixtaltepec, los corales descritos como *Stereostylus?* y *Lophocarinophyllum?*, por su naturaleza bentónica, se adherían al fondo arcilloso para su desarrollo y se infiere que al igual que la fauna acompañante habitaron un paleoambiente ubicado a poca distancia de la costa, ligeramente profundo, con poca luz, baja energía, con niveles moderados de oxígeno, bajas o moderadas tasas de sedimentación de terrígenos finos y temperaturas templadas.

9. CONCLUSIONES

El presente trabajo es el primer estudio sistemático de corales rugosos del Carbonífero en México y con él se reporta por primera vez la presencia de las familias Hapsiphyllidae, con los géneros *Allotropiophyllum* y *Canadiphyllum*, Pentaphyllidae, con el género *Tachylasma*, y Lophophyllidae con dos géneros no determinados con certeza.

La determinación de los géneros de corales rugosos descritos no brinda información adicional sobre la edad de los estratos portadores pero es acorde a la edad misisípica (Chesteriano) de los estratos de la base de la Formación Ixtaltepec, niveles estratigráficos API-1 y API-2, que se ha postulado en estudios realizados previamente.

La presencia del género *Canadiphyllum* en la Formación Ixtaltepec apoya la afinidad paleobiogeográfica de las faunas carboníferas de Santiago Ixtaltepec con las de la región del Mid-Continent de Estados Unidos que se ha señalado en trabajos previos. La presencia en regiones de Asia y Europa de los corales determinados para Oaxaca es coherente con la configuración paleogeográfica que se dio durante el Carbonífero, en particular con la existencia del llamado Océano Rheico.

El hallazgo en estratos calcáreos o arenisco-calcáreos del nivel API-1 de la Formación Ixtaltepec de representantes de las familias Hapsiphyllidae y Pentaphyllidae refiere a un paleoambiente arrecifal, tipo *mud mounds*, cercano a la costa, somero, con aguas cálidas y energía de moderada a alta. La presencia de representantes de la familia Lophophyllidae en estratos arcillosos del nivel API-2, se asocia al desarrollo de comunidades bentónicas que se desarrollaron en un paleoambiente más profundo, en comparación al inferido para el nivel API-1, dentro de la plataforma, con poca luz, baja energía y bajas temperaturas.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Amsden, T. W. 1975. Hunton Group (Late Ordovician, Silurian and Early Devonian) in the Anadarko Basin of Oklahoma. Oklahoma Geological Survey Bulletin, 121: 214.

Aretz, M. and Webb, G. E. 2007. Western European and Eastern Australian Mississippian shallow-water reefs: A comparison, in T. E. Wong (ed.), Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy. Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Utrecht, Netherlands: 433-442.

Armella, C. y Cabaleri, N. G. 1984. Microfacies y Paleoecología en la transgresión tremadociana de la Formación Tiñú, Oaxaca, México. Memorias del III Congreso Latinoamericano de Paleontología: 42-51.

Aubrecht, R., Szulc, J., Michalík, J., Schlög, J. and Wagneich, M. 2002. Middle Jurassic Stromatactis Mud-mound in the Pieniny Klippen Belt (Western Carpathians). Facies. 47: 113-126.

Baars, C., Ghobadi, M. and Atwood, R. 2013. The earliest rugose coral. Geological Magazine, 150: 371-380.

Baron-Szabo, R. Schafhauser, A., Götz, S. and Stinnesbeck, W. 2006. Scleractinian corals from the Cardenas Formation (Maastrichtian), San Luis Potosi, Mexico. Journal of Paleontology, 80(6): 1033-1046.

Beus, S. and Lane, N. 1969. Middle Pennsylvanian fossils from Indian Springs, Nevada. Journal of Paleontology, 43(4): 986-1000.

Boucot, A., Blodgett, R. and Stewart, J. 1997. European province Late Silurian brachiopods from the Ciudad Victoria area, Tamaulipas, northeastern Mexico. Geological Society of America Special Paper, 321.

Braga, J. C., Fernández-Martínez, E., García-Bellido, D., Méndez-Bedia, I., Moreno-Eilis, E., Perejón, A. y Rodríguez, S. 2009. Poríferos y Cnidarios, en M. L. Martínez-Chacón y P. Rivas (eds.), Paleontología de

Invertebrados. Ediciones de la Sociedad Española de Paleontología, Instituto Geológico y Minero de España, Universidad de Oviedo, Universidad de Granada: 33-110.

Bridges, L. W. 1964. Geology of the Mina Plomosas-Placer de Guadalupe area, in G. L. Wilde and J. G. Elam (eds.), Geology of Mina Plomosas-Placer de Guadalupe area, Chihuahua, Mexico. West Texas Geological Society, Field Trip Guidebook, Publication 64-50: 50-59.

Buitrón-Sánchez, B. E., Gómez-Espinoza, C., Almazán-Vázquez, E. and Vachard, D. 2007. A Late Atokan regional encrinite (early Late Moscovian, Middle Pennsylvanian) in the Sierra Agua Verde, Sonora state, NW Mexico, in J. J. Álvaro, M. Aretz, F. Boulvain, A. Munnecke, D. Vachard y E. Vennin (eds.), Palaeozoic Reefs and Bioaccumulations: Climatic and Evolutionary Controls. Geological Society London, Special Publications, 275.

Buitrón, B. E. y Rivera, E. 1984. Lingúlidos (Brachiopoda-Inarticulata) del Ordovícico de Oaxaca, México. Memorias del II Congreso Latinoamericano de Paleontología: 54 - 61.

Castillo-Espinoza, K. 2008. Cefalópodos de la Formación Santiago, Misisípico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 64 p.

Castillo-Espinoza, K., Escalante-Ruiz, A., Quiroz-Barroso, S., Sour-Tovar, F. y Navarro-Santillán, D. 2010. Nuevos invertebrados del Viseano (Mississippiano), Formación Santiago, Oaxaca, sudeste de México. X Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata, Resumen: 145.

Collins, A. G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(3): 418-432.

Conkin, J. 1957. Stratigraphy of New Providence Formation (Mississippian) in Jefferson and Bullitt Counties, Kentucky, and fauna of

the Coral Ridge Member. *Bulletins of American Paleontology*, 38(168): 109-157.

Coogan, A. 1960. Stratigraphy and paleontology of the Permian Nosoni and Dekkas Formations (Bollibokka Group). *University of California Publications in Geological Sciences*, 36(5): 243-316.

Cooper, G., Dunbar, C., Duncan, H., Miller, A. and Knight, J. 1953. Permian fauna at El Antimonio, western Sonora, Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 119(2): 1-111.

Corsetti, F. A., Olcott, A. N. and Bakermans, C. 2006. The biotic response to Neoproterozoic snowball earth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232(2-4): 114-130.

De Mol, B., Kozachenko, M., Wheeler, A., Alvares, H., Henriët, J.-P. and Olu-le Roy, K. 2007. Thérèse Mound: a case study of coral bank development in the Belgica Mound Province, Porcupine Seabight. *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)*, 96: 1093-1127.

Dorschel, B., Hebbeln, D., Rüggeberg, A. and Dullo, C. 2007. Carbonate budget of a cold-water coral carbonate mound: Propeller Mound. Porcupine Seabight. *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)*, 96: 73-83.

Dunn, D. 1982. Cnidaria in S. P. Parker (ed.), *Synopsis and Classification of Living Organisms*, Volume 1. McGraw-Hill Book Company, New York: 669-706.

Easton, W. H., Saunders, J. E., Knight, J. B. and Miller, A. K. 1958. A Mississippian fauna in Northwestern Sonora, Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 110: 1 - 87.

El Albani, A., Vachard, D., Fürsich, F., Buitrón, B. and Dios, A. F. 2005. Depositional environment and biofacies characterization of the Upper

Pennsylvanian-Lower Permian deposits of the San Salvador Patlanoaya section (Puebla, Mexico). *Facies*, 50: 629-645.

Escalante-Ruiz, A. 2011. Conuláridos y Gasterópodos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 86 p.

Escalante-Ruiz, A., Quiroz-Barroso, S. y Sour-Tovar, F. En prensa. Conuláridos Misisípicos de Nochixtlán, Oaxaca, México: Sistemática y Consideraciones Estratigráficas y Paleobiogeográficas. *Revista Brasileira de Paleontología*.

Filkorn, H. 2003. The Cretaceous corals of Mexico: occurrences and history of research. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20(1): 52-78.

Filkorn, H., Avendaño, J., Coutiño, J. and Vega, F. 2005. Corals from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Ocozocoautla Formation, Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22(1): 115-128.

Flower, R. H. 1968. Cephalopods from the Tiñu Formation, Oaxaca State, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3): 804 - 810.

Flügel, H. 1973. Rugose Korallen aus dem oberen Perm Ost-Gronlands. *Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, Heft 1: 1-57.

Fries, C., Schmitter, E., Damon, P. E. y Livingstone, D. E. 1962. Rocas Precámbricas de edad Grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el sur de México. *Boletín del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 64: 45 - 63.

Frost, S. and Langenheim Jr. , R. 1974. *Cenozoic Reef Biofacies*. Chicago, Northern Illinois University Press: 1-388.

Gerth, H. 1922. Der palaeontologische Charakter der Anthozoën-fauna des Perm von Timor. *Jaarboek van het Mijnwezen Nederlandsch Oost-Indie*, 49:1-32.

González-Arreola, C., Corona-Esquivel, R. and Villaseñor-Martínez, A. 1994. Permian fauna of the Los Arcos Formation, Municipality of Olinalá, State of Guerrero, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 11(2): 214-221.

González-León, C. 1986. Estratigrafía del Paleozoico de la Sierra del Tule, noreste de Sonora. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología, *Revista*, 6 (2): 117 - 135.

González-Mora, S. 2013. Briozoarios del Orden Fenestrada de la Formación Ixtaltepec, Carbonífero del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 41 p.

Grabau, A. W. 1922. Palaeozoic corals of China: Part 1, Tetrseptata. *Palaeontologia Sinica, Series B*, 2 (1): 1, 1-70.

Grabau, A. W. 1928. Palaeozoic corals of China: Part 1, Tetrseptata. *Palaeontologia Sinica, Series B*, 2 (2): 1-151.

Green, G., Welch, M. and Welch, F. 1965. Geology of the Country around Wells and Cheddar. *Memoirs of the Geological Survey of Great Britain*, 280: 1-225.

Grove, B. 1935. Studies in Paleozoic corals III: A revision of some Mississippian zaphrentids. *American Midland Naturalist*, 16 (3): 337-378.

Guo, S. 1983. Middle and Upper Carboniferous rugose corals from southern Dahinganling (Great Khingan Mountains). *Acta Palaeontologica Sinica*, 22(2): 220-230.

Hill, D. 1956. Rugosa, in R. C. Moore and C. Teichert (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. F. Coelenterata*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence: 233-324.

Hill, D. 1981. Rugosa and Tabulata, in C. Teichert (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. F. Coelenterata, Supplement 1. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence: 1-429.

Hoare, R., Heaney, M. and Mapes, R. 1989. Bivalves (Mollusca) from the Imo Formation (Mississippian, Chesterian) of North-Central Arkansas. *Journal of Paleontology*, 63(5): 582-603.

Il'ina, T. 1987. The morphogenesis and microstructure of the carinae in corals of the genus *Lophocarinophyllum*. *Paleontological Journal*, 21(2): 36-48.

Jackson, J. 1997. Glossary of Geology (fourth edition). American Geological Institute, 769 p.

Jianqiang, Chen and Xinyi, He. 1997. Lower Silurian (Llandovery) rugose coral assemblage zones and their relation with the depositional sequence of Upper Yangtze region, China, in W. Naiwen and J. Remane (eds.), *Stratigraphy: Proceedings of the 30th International Geological Congress, Beijing, China, 4-14 August 1996*. Utrecht, The Netherlands: 85-90.

Jeffords, R. 1947. Pennsylvanian lophophyllidid corals. *University of Kansas Paleontological Contributions, Coelenterata*, 1: 1-84.

Jordán-Dahlgren, E. 1997. A Caribbean coral reef community of the Pleistocene. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, 2: 1681-1686.

Kiessling, W. 2001. Phanerozoic Reef Trends Based on the Paleoreef Database, in G. D. Stanley (ed.), *The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems*. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers: 41-80.

Kora, M. and Mansour, Y. 1991. Late Carboniferous solitary rugose corals from the western side of the Gulf of Suez, Egypt. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 10: 597-616.

Kossovaya , O., Guseva , E., Lukin, A. and Zhuravlev, A. 2001. Middle Artinskian (Early Permian) ecological event: A case study of the Urals and northern Timan. *Proceedings of the Estonian Academy of Science, Geology*, 50: 95-113.

Kullmann, J. and Liao, W. 1985. Cornute solitary corals (Rugosa) from the Lower Carboniferous of South China. *Palaeontographica Abteilung A*, 189(4-6): 125-157.

Landing, E., English, A. and Keppie, J. 2010. Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla-Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology*, 38(6): 547-550.

Lasemi, Z., Norby, R. D., Utgaard, J. E., Ferry, W. R., Cuffey, R. J. and Dever, J. 2005. Mississippian carbonate buildups and development of cool-water-like carbonate platforms in the Illinois Basin, Midcontinent U.S.A. *American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 83: 69-95.

Lin, B. 1984. Lower Permian stratigraphy and coral faunas from both flanks of the Yarlung Zangbo river in central-southern Tibet en Mercier, in J. L. Mercier and G. C. Li (eds.), *Mission Franco-Chinoise au Tibet*: 77-107.

Lintz Jr., J. 1958. The fauna of the Ames and Brush Creek shales of the Conemaugh Formation of western Maryland. *Journal of Paleontology*, 32(1): 97-112.

López-Pérez, R.A. 2005. The Cenozoic hermatypic corals in the eastern Pacific: History of research. *Earth-Science Reviews*, 72: 67-87.

López-Pérez, R.A. 2012. Late Miocene to Pleistocene Reef Corals in the Gulf of California. *Bulletins of American Paleontology*, 383: 1-78.

Löser, H. 2006. Barremian corals from San Antonio Texcala, Puebla, Mexico - A review of the type material of Felix 1891. *Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Boletín del Instituto de Geología*, 114: 1-68.

Löser, H. 2012. Corals from the Maastrichtian Ocozocoautla Formation (Chiapas, Mexico) - a closer look. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(3): 534-550.

Löser, H. and Minor, K. 2007. Palaeobiogeographic aspects of Late Barremian to Late Albian coral faunas from Northern Mexico (Sonora) and the southern USA (Arizona, Texas). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 245(2): 193-218.

Löser H., García-Barrera, P., Mendoza-Rosales, C.C. and Ortega-Hernández, J. 2013. Corals from the Early Cretaceous (Barremian - Early Albian) of Puebla (Mexico) - Introduction and family Stylinidae. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30(2): 385-403.

Mae Bonem, R. 1977. Comparison of cavities and cryptic biota in modern reefs with those developed in Lower Pennsylvanian (Morrowan) bioherms. *Proceeding, Third International Coral Reef Symposium*: 75-80.

Marques, A. C. and Collins, A. G. 2004. Cladistic Analysis of Medusozoa and Cnidarian Evolution. *Invertebrate Biology*, 123(1): 23-42.

Milne-Edwards, H. and Haime, J. 1850. Recherches sur les polypiers. Mémoire 5. Monographie des oculinides. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie, Series 3, 13*, 63-110.

Mitchell, M., Strank, R. E., Thornbury, B. M. and Sevastopulo, G. D. 1986. The distribution of platform conodonts, corals, and foraminifera from the Black Rock Limestone (late Tournaisian and early Viséan) of Tears Point, Gower, south Wales. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 46: 11-14.

Montanaro-Gallitelli, E. 1954. Il Permiano del Sosio e i suoi coralli. *Palaeontographica Italica*, 49: 1-98.

Monty, C.L.V., Bosence, D.W.J., Bridges, P.H. and Pratt, B.R. (eds.), 1995. Carbonate Mud-Mounds, Their Origin and Evolution. *International Association of Sedimentologists, Special Publication*, 23.

Moore, D. 1958. The Yoredale Series of Upper Wensleydale and adjacent parts of North-West Yorkshire. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 31(2): 91-148.

Moore, R. and Jeffords, R. 1941. New Permian corals from Kansas, Oklahoma and Texas. *Kansas Geological Survey Bulletin* 38 (3): 65-120.

Moore, R. C. and Jeffords, R. M. 1945. Description of Lower Pennsylvanian corals from Texas and adjacent states. University of Texas, Publication 4401: 77-208.

Morales-Soto, S. 1984. Estudio paleoecológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 53 p.

Morón-Ríos, A. y Perrilliat, M. 1988. Una nueva especie del género *Griffithides* Portlock (Arthropoda: Trilobita) del Paleozoico superior de Oaxaca. *Revista Mexicana del Instituto de Geología*, 7(1): 67-70.

Mudge, M., Yochelson, E., Douglas, R., Duncan, H., Strimple, H., Gordon, M. and Dunkle, D. 1962. Stratigraphy and Paleontology of the Uppermost Pennsylvanian and Lowermost Permian Rocks in Kansas. *United States Geological Survey Professional Paper*, 323: 1-213.

Mülleried, F. K. and Furnish, W. M. 1941. The Middle Permian of Chiapas, southernmost Mexico and its fauna. *American Journal of Science*, 239: 397-406.

Navarro-Santillán, D., Sour-Tovar, F. and Centeno-García, E. 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 15: 327 - 336.

Niko, S., Yamagiwa, N. and Sugimura, H. 1997. Late Carboniferous Corals from the Oboradani Formation, Fukui Prefecture. *Bulletin of the National Science Museum, Series C (Geology and Paleontology)*, 23(1,2): 35-49.

Okulitch, ITC, V. J. 1936. On the genera Heliolites, Tetradium and Chaetetes. American Journal of Science, 32, 361-379.

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

Pantoja-Alor, J. 1970. Rocas sedimentarias paleozoicas de la región centro-septentrional de Oaxaca. Libro Guía de la Excursión México-Oaxaca: 67 - 84.

Patton, W. 1958. Mississippian succession in South Nahanni River area, Northwest Territories. Jurassic and Carboniferous of Western Canada, Special Volume: 309-326.

Pocock, F. 1902. Anthozoaires et Alcyonaires: in Joachim Barrande, Systeme Silurien du centre de la Boheme, Part 1, 8 (2): 1-347.

Prothero, D. R. and Schwab, F. 2004. Reefs and Buildups, in W. H. Freeman (ed.), Sedimentary Geology: An Introduction to Sedimentary Rocks and Stratigraphy. New York: 250-262.

Quiroz-Barroso, S. A. 1995. Bivalvos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 86 p.

Quiroz-Barroso, S. A. and Perrilliat, M. C. 1997. Pennsylvanian nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. Journal of Paleontology, 71(3): 400 - 407.

Quiroz-Barroso, S. A. and Perrilliat, M. C. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. Journal of Paleontology, 72(6): 1011 - 1024.

Quiroz-Barroso, S. A., Pojeta, J. J., Sour-Tovar, F. y Morales-Soto, S. 2000. *Pseudomulceodens*: A Mississippian rostroconch from Mexico. Journal of Paleontology, 74(6): 1184 - 1186.

Reyerros de Castillo, M. M. 1974. Corales del Jurásico superior de Chihuahua. *Paleontología mexicana*, 40:1-42.

Reyerros de Castillo, M. M. 1976. Corales del Pérmico Inferior del Estado de Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana*, 41: 8-17.

Reyerros de Castillo, M. M. 1983. Corales de algunas formaciones cretácicas del Estado de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana*, 47: 1-67.

Riding, R. 2002. Structure and composition of organic reefs and carbonate mud. *Earth-Science Reviews*, 58: 163-231.

Robison, R. A. and Pantoja-Alor, J. 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlan Region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42: 767-800.

Rodríguez, S. and Kullmann, J. 1999. Rugose corals from the upper member of the Picos de Europa Formation (Moscovian, Cantabrian Mountains, NW Spain). *Palaeontographica Abteilung A*, 252: 23-92.

Ruzhentsev, V. and Sarycheva, T. 1965. The Development and Change of Marine Organisms at the Palaeozoic-Mesozoic Boundary. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta*, 108: 1-431.

Sando, W. 1993. Coralliferous carbonate shelves of Mississippian age, west side of Antler Orogen, central Nevada. *United States Geological Survey Bulletin*, 1988-F: 1-34.

Schafhauser, A., Götz, S., Baron-Szabo, R. and W. Stinnesbeck. 2003. Depositional environment of coral-rudist associations in the Upper Cretaceous Cardenas Formation (central Mexico). *Geologica Croatica*, 56(2): 187-198.

Schindewolf, O. 1942. Zur Kenntnis der Polycoelien und Plerophyllen. *Abhandl Reichsamt Bodenforsch, N. F.*, no. 204: 1-324.

Schouppé, A. 1957. Beiträge zur Paläontologie des Ostindischen Archipels, 22. Zwei Pterocorallia aus dem Perm von Portugiesisch Timor: Neues Jahrb. Geol. Paläont. Abhandl. 104: 359-381.

Scotese, C. 2001. Atlas of Earth History. Volume 1, Paleogeography. PALEOMAP Project, Arlington, Texas.

Scrutton, C. T. 1990. Reefs, in D. Briggs and Crowther (eds.), Palaeobiology: A Synthesis. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 52-56.

Segura Puertas, L. y Rodríguez Martínez, R. 2007. Phylum Cnidaria, en M. A. Fernández-Álamo y G. Rivas (eds.), Niveles de Organización en Animales. Las prensas de Ciencias, México, UNAM, Facultad de Ciencias: 62-82.

Sepkoski Jr., J. 1998. Rates of speciation in the fossil record. Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences, 353(1366): 315-326.

Shen, S., Shi, G. and Archbold, N. 2003. A Wuchiapingian (Late Permian) brachiopod fauna from an exotic block in the Indus-Tsangpo Suture Zone, southern Tibet, and its palaeobiogeographical and tectonic implications. Palaeontology, 46(2): 225-256.

Sokolov, B. 1960. Permian corals of the southeastern parts of the Omolon massif (with general review of plerophylloid Rugosa). Trudy Vsesoyuznogo neftyanogo nauchogeologicheskogo Instituta (VNIGRI), 154: 38-77.

Solari, L., Keppie, J., Ortega-Gutiérrez, F., Cameron, K., Lopez, R. and Hames, W. 2003. 990 and 1100 Ma Grenvillian tectonothermal events in the northern Oaxaca Complex, southern Mexico: roots of an orogen. Tectonophysics, 365: 257-282.

Somerville, I. 2003. Review of Irish Lower Carboniferous (Mississippian) mud-mounds: depositional setting, biota, facies and evolution, in W. M.

Ahr, P. M. Harris, W. A. Morgan and I. D. Somerville (eds.), Permo-Carboniferous Carbonate Platforms and Reefs. Society for Sedimentary Geology Special Publication, 78: 239-252.

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

Sour-Tovar, F. y Buitrón, B. E. 1987. Los Graptolitos del Tremadociano de Ixtaltepec, Oaxaca. Consideraciones sobre el Limite Cámbrico - Ordovícico de la Región. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 1: 380-395.

Sour-Tovar, F. y Martínez-Chacón, M. L. 2004. Braquiópodos chonetoideos del Carbonífero de México. Revista Española de Paleontología, 19(2): 125 - 138.

Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso, S. A. 1989. Braquiópodos pensilvánicos (Strophomenida) de la Formación Ixtaltepec, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 2: 5 - 17.

Squires, R. and Demetron, R. 1992. Paleontology of the Eocene Bateque Formation, Baja California Sur, Mexico. Contributions in Science (Natural History Museum of Los Angeles County), 434: 1-55.

Stanley Jr., G. and González-León, C. 1997. New Late Triassic scleractinian corals from the Antimonio Formation, northwestern Sonora, Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 14: 202-297.

Stearn, C. 1956. Stratigraphy and palaeontology of the Interlake Group and Stonewall Formation of Southern Manitoba. Geological Survey of Canada Memoir, 281: 1-162.

Stevens, C. 1995. New species of the Early Permian period coral *Kleopatrina* from northwest Chihuahua, Mexico. Journal of Paleontology, 69: 1176-1179.

Streng, M., Landing, B. and Keppie, J. 2011. Linguliform brachiopods from the terminal Cambrian and lowest Ordovician of the Oaxaquia microcontinent (Southern Mexico). *Journal of Paleontology*, 85(1): 122-155.

Strusz, D. and Garratt, M. 1999. Australian communities, in A. J. Boucot and J. D. Lawson (eds.), *Paleocommunities: A case study from the Silurian and Lower Devonian*. Cambridge University Press, Cambridge: 177-199.

Sutherland, P. 1954. New genera of Carboniferous tetracorals from western Canada. *Geological Magazine*, 91(5): 361-371.

Torres-Martínez, M. 2005. Braquiópodos de la subfamilia Neospiriferinae (Spiriferida, Trigonotretidae) de la Formación Ixtaltepec, Pensilvánico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 40 p.

Torres-Martínez, M. y Sour-Tovar, F. 2012. Nuevos braquiópodos productidos (Rhynchonelliformea, Strophomenata). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(3): 696-712.

Vaughan, A. 1906. Faunal lists and account of the faunal succession and correlation, in C. A. Matley and Arthur Vaughan (eds.), *The Carboniferous Rocks at Rush (County Dublin)*. Geological Society of London, 62: 295-322.

Verrill, A. 1865. Classification of polyps (Extract condensed from a synopsis of the polypi of the North Pacific Exploring Expedition, under captains Ringgold and Rodgers, U.S.N.). *Proceedings of the Essex Institute*, 4: 145-149.

Villanueva-Olea, R., Castillo-Espinoza, K., Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S. y Buitrón-Sánchez, B. 2011. Placas columnares de crinoides del Carbonífero de la región de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca; consideraciones estratigráficas y

paleobiogeográficas. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 63(3): 429-443.

Villanueva-Olea, R. and Sour-Tovar, F. 2014. A new genus and four new species of cladids (Crinoidea, Cladida) from the Carboniferous of Oaxaca, Southern Mexico. *Journal of Systematic Palaeontology*, ID: 913719 DOI:10.1080/14772019.2014.913719.

Villaseñor-Martínez, A. B., Martínez-Cortés, A. y Contreras-Montero, B. 1987. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior de San Salvador Patlanoaya, Puebla, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1: 396 - 417.

Wang, X. and Sugimaya, T. 2001. Middle Permian rugose corals from Laibin, Guangxi, South China. *Journal of Paleontology*, 75(4): 758-782.

Wang, X., Zhang, Y. and Lin, W. 2010. Carboniferous-Permian rugose coal *Cyathaxonia* faunas in China. *Science China Earth Sciences*, 53: 1864-1872.

Wang, Z. and Zhao, J. 1998. Middle Permian corals from Laibin County, Guangxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 37: 40-66.

Waterhouse, J. 1968. The classification and description of Permian Spiriferida (Brachiopoda) from New Zealand. *Palaeontographica Abteilung A*, 129(1,3): 1-94.

Webb, G. 1987. Late Mississippian thrombolite bioherms from the Pitkin Formation of northern Arkansas. *Geological Society America Bulletin*, 99: 686-698.

Webb, G. E. 1998. Earliest known Carboniferous shallow-water reefs, Gudman Formation (Tn1b), Queensland, Australia: Implications for Late Devonian reef collapse and recovery. *Geology*: 951-954.

Webby, B. 1984. Ordovician reefs and climate: a review, in D. Bruton (ed.), *Aspects of the Ordovician System*. *Palaeontological Contributions from the University of Oslo*, 8: 87-98.

Webby, B. 1992. Ordovician island biotas: New South Wales record and global implications. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales* 125:51-77.

West, R. 1988. Temporal Changes in Carboniferous Reef Mounds Communities. *Palaios*, 3: 152 - 169.

Weyer, D. 1977. Review of the rugose coral faunas of the Lower Namurian Ostrava Formation (Upper Silesian Coal Basin), in V. M. Wagner (ed.), *Symposium on Carboniferous stratigraphy*. Praga: 459-468.

Williams, J. 1943. Stratigraphy and fauna of the Louisiana Limestone of Missouri. *United States Geological Survey Professional Paper*, 203: 1-133.

Wood, R. 1998. The ecological evolution of reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 179 - 206.

Wood, R. 2001. Evolution of reefs, in D. E. Crowther (ed.), *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd, USA: 57-62.

Yochelson, E. L. 1968. Tremadocian mollusk from the Nochixtlan Region, Oaxaca, México. *Journal of Paleontology*, 42(3): 801-803.

Zhu, Z. and Zhao, J. 1992. Late late Carboniferous and earliest Permian rugose corals from Jiangxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 31(6): 657-677.

11. LÁMINAS

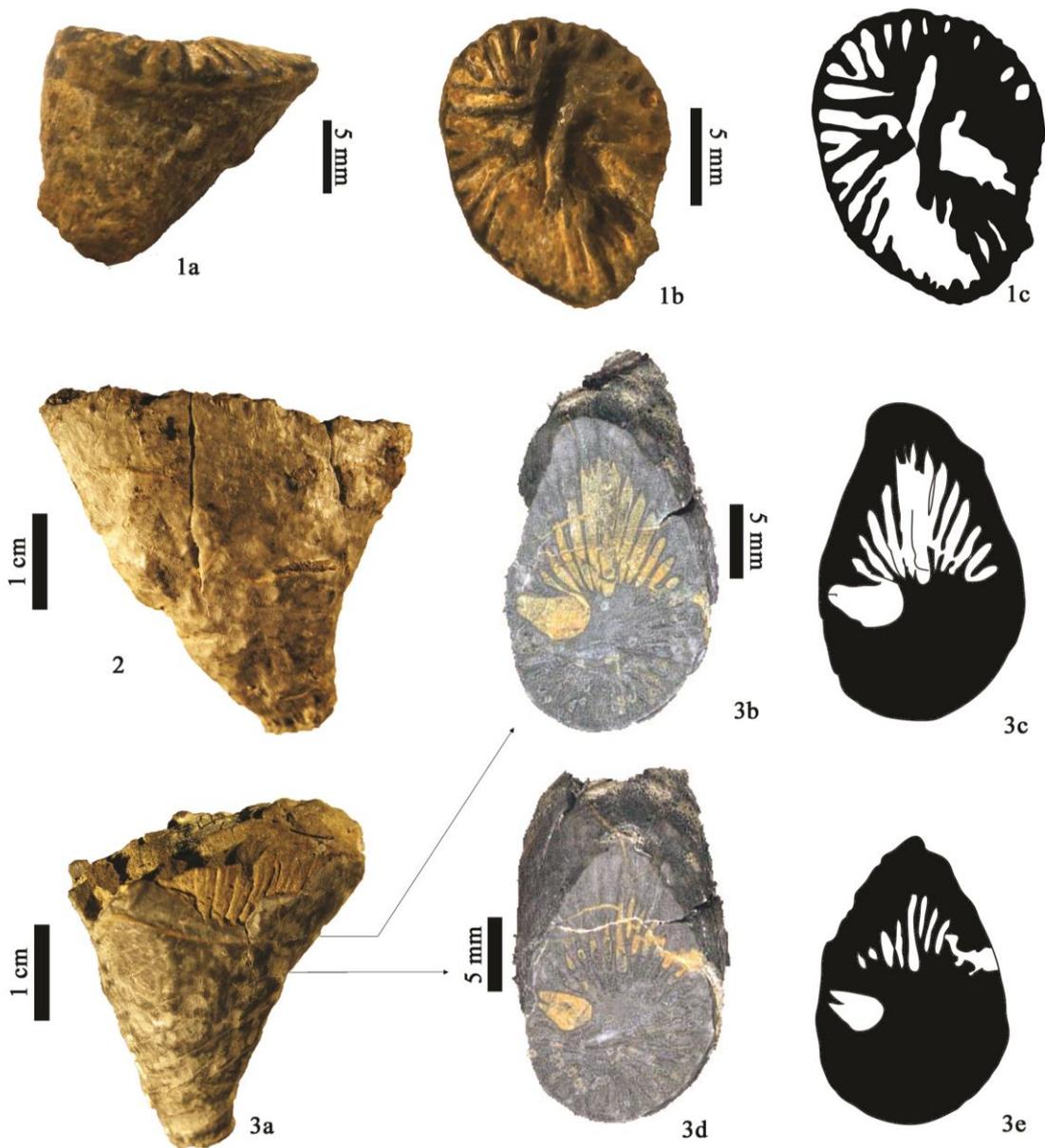


Figura 10. Familia Hapsiphyllidae. 1a-1c, *Allotropiophyllum* sp., ejemplar FCMP/E1-76: 1a, vista externa; 1b, vista transversal; 1c, esquema disposición septal en la zona terminal. 2-3e, *Canadiphyllum* sp., ejemplar FCMP/E1-62: 2, vista externa; ejemplar FCMP/E1-65: 3a, vista externa; 3b, sección transversal en etapa adulta; 3c, esquema disposición septal en etapa adulta; 3d, sección transversal en etapa semiadulta; 3e, esquema disposición septal en etapa semiadulta.



Figura 11. Familia Pentaphyllidae. 1a-1c, *Tachylasma* sp., ejemplar FCMP/04/832: 1a, vista externa; 1b, vista transversal etapa adulta; 1c, esquema disposición septal correspondiente a 1b.

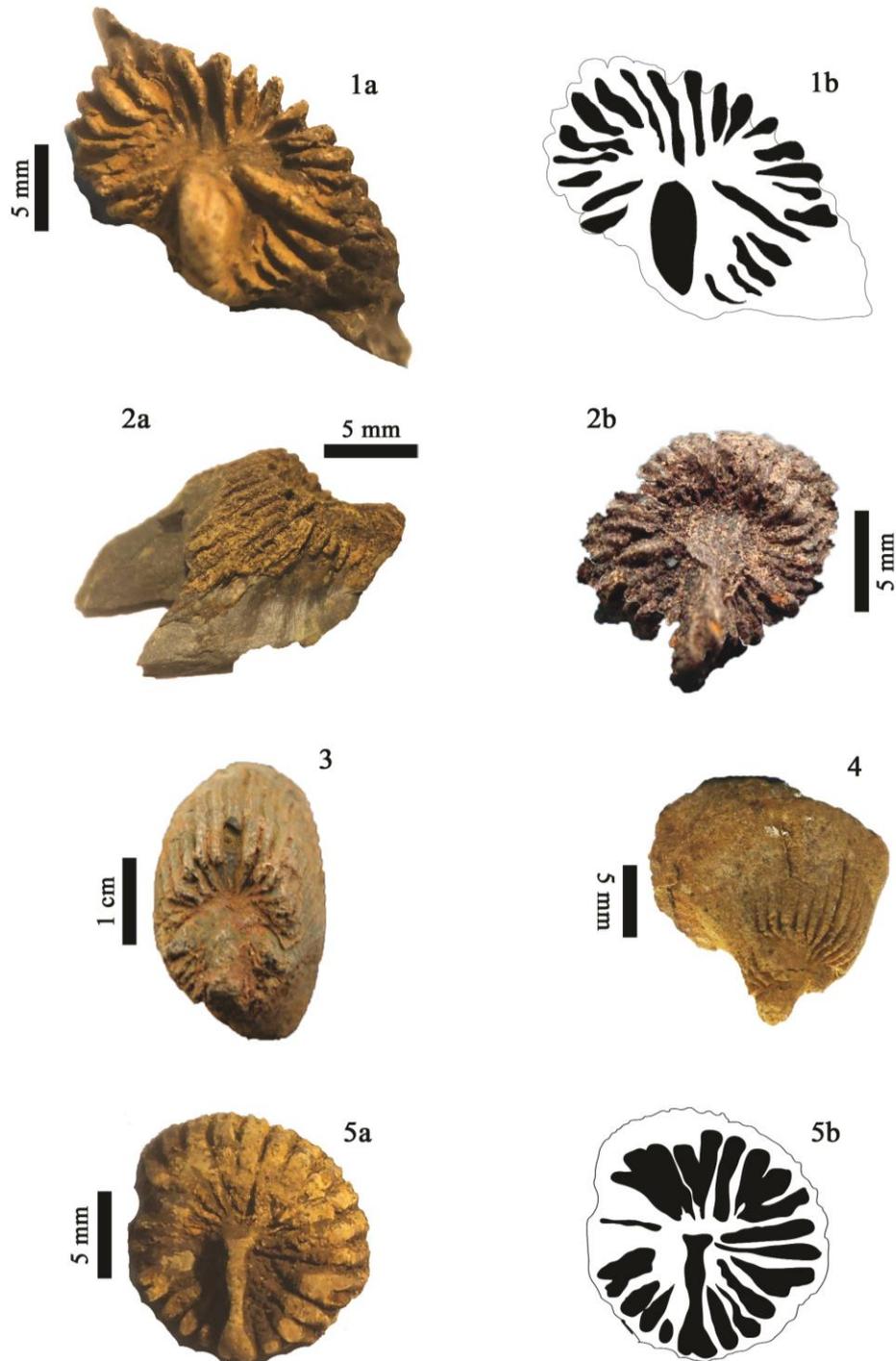


Figura 12. Familia Lophophyllidae. 1a-4, *Lophocarinothylacium?*, moldes internos, ejemplar FCMP/10/140: 1a, vista transversal; 1b, esquema disposición septal; ejemplar FCMP/10/158: 2a, vista lateral; 2b, vista transversal; ejemplar FCMP/06/111: 3, vista transversal; ejemplar FCMP/E1-703: 4, vista externa. 5a-5b, *Stereostylus?*, ejemplar FCMP/98/801, molde interno: 5a, vista transversal; 5b, esquema disposición septal.

APÉNDICE

Diagnosis Supragenéricas de los corales carboníferos presentes en la región de Santiago Ixtaltepec.

Subclase Rugosa Milne-Edwards and Haime, 1850

Orden Stauriida Verrill, 1865

Diagnosis.- Corales solitarios o compuestos; el marginario es una esterozona o un disepimentario; los septos son laminares con trabéculas contiguas; cada lámina puede ser continua de manera longitudinal o amplexoide en el tabulario o loansdeloide en el disepimentario; las tábulas pueden ser completas o incompletas.

Suborden Stereolasmatina Hill, 1981

Diagnosis.- Corales solitarios, pequeños sin disepimentario; septos mayores largos, los extremos axiales no están lobulados y los distales son suaves; trabéculas finas; septos menores cortos; tábulas con inclinación abaxial; septo cardinal corto y septo antípoda largo.

Familia Hapsiphyllidae Grabau, 1928

Diagnosis.- Corales solitarios, pequeños y curvos; fósula en lado cóncavo, expandida adaxialmente a través del centro del coral; el septo cardinal se acorta en estadios maduros; los metaseptos del cuadrante cardinal están pinados hacia la fósula, los extremos axiales pueden fusionarse; el septo antípoda raramente diferenciado por tamaño; los septos menores pueden ser largos; tábulas incompletas, pisos cónicos; sin disepimentos.

Subfamilia Hapsiphyllinae Grabau, 1928

Diagnosis.- Presentan epiteca y los septos mayores no están expuestos.

Suborden Plerophyllina Sokolov, 1960

Diagnosis.- Predominan las formas solitarias; los protoseptos son notablemente más largos que los septos menores y comúnmente son ropaloides; el septo cardinal y/o el antípoda pueden acortarse; los septos menores pueden estar confinados a una pared; las tábulas están inclindas en la región axial; algunos presentan septos menores cortos y disepimentario; en estadios tempranos los septos de los cuadrantes cardinales están pinados con respecto al septo cardinal y a la fósula y los septos del cuadrante antípoda son alargados y no paralelos a los septos alares.

Familia Pentaphyllidae Schindewolf, 1942

Diagnosis.- Corales solitarios, no alargados; presentan cinco protoseptos (cardinal, dos alares y antípoda-lateral) largos, delgados con los extremos axiales libres; septo antípoda rudimentario y metaseptos radiales muy pequeños; septos menores de rudimentarios a cortos; tábulas inclinadas a partir de la región axial; no presentan disepimentos.

Subfamilia Pentaphyllinae Schindewolf, 1942

Diagnosis.- Presentan cinco protoseptos (cardinal, alar, antípoda-lateral); en algunos géneros el septo antípoda-lateral es similar a los metaseptos.

Familia Lophophyllidae Grabau, 1928

Diagnosis.- Corales solitarios; presenta una proyección de una estructura axial que corresponde a la proyección del extremo axial del septo antípoda y que en estadios inmaduros es continuo con el septo cardinal; la estructura axial incluye lamelas y tábulas delgadas; el septo cardinal se acorta en estadios tempranos en una fósula estrecha; en estadios maduros una muesca separa el septo antípoda de la estructura axial; los septos presentan un arreglo más o menos radial en los cuadrantes antípodas, donde la inserción es acelerada; septos delgados y ropaloides; los extremos axiales de los septos son suaves; presenta trabéculas en cortes longitudinales; presencia de tábulas que pueden estar completas o incompletas; no presenta disepimentos.