



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

**ESTUDIO ICNOLÓGICO Y TAFONÓMICO DE LA FORMACIÓN
IXTALTEPEC, CARBONÍFERO DE NOCHIXTLÁN, OAXACA.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARÍA ISABEL HERNÁNDEZ OCAÑA

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

COMITÉ TUTOR: DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

**ESTUDIO ICNOLÓGICO Y TAFONÓMICO DE LA FORMACIÓN
IXTALTEPEC, CARBONÍFERO DE NOCHIXTLÁN, OAXACA.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARÍA ISABEL HERNÁNDEZ OCAÑA

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

COMITÉ TUTOR: DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2016



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/063/16

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **30 de noviembre de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del (la) alumno (a) **HERNÁNDEZ OCAÑA MARÍA ISABEL** con número de cuenta **304045936** con la tesis titulada "**ESTUDIO ICNOLÓGICO Y TAFONÓMICO DE LA FORMACIÓN IXTALTEPEC, CARBONÍFERO DE NOCHIXTLÁN, OAXACA**", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO**:

Presidente: DR. FRANCISCO SOUR TOVAR
Vocal: DRA. BLANCA ESTELA BUITRÓN SÁNCHEZ
Secretario: DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA
Suplente: DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ
Suplente: DR. RICARDO BARRAGÁN MANZO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 04 de febrero de 2016

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo brindado durante la realización de mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada con el número 545699.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo económico brindado a través del proyecto PAPIIT IN215013-2, que permitió llevar a cabo el trabajo de campo.

Al comité tutorial:

Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso

Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez

Dr. Francisco Javier Vega Vera

... por su tiempo, dedicación y consejos durante la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del jurado:

Dr. Francisco Sour Tovar

Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez

Dr. Francisco Javier Vega Vera

Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez

Dr. Ricardo Barragán Manzo

Por sus consejos, aportaciones, comentarios y sugerencias acertadas que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al Dr. Francisco Sour Tovar, por su apoyo en el trabajo de campo y las facilidades que me otorgo durante mi estancia en el Museo de Paleontología.

A la Dra. Teresa Pi I Puig, responsable del Laboratorio de Difracción de Rayos X del Instituto de Geología UNAM, por la realización del análisis de Difracción de Rayos X.

Al M. en C. Daniel Navarro Santillán, por su ayuda brindada en el trabajo de campo, en la elaboración de moldes, su asistencia técnica en el laboratorio y su valiosa ayuda en la obtención de material bibliográfico.

Al Biól. Sergio González Mora, por su ayuda brindada en el trabajo de campo, en la obtención de material bibliográfico, en la corrección de estilo y sus preciosos comentarios en la elaboración de este trabajo.

Al Biól. Héctor Hernández Campos por el trabajo fotográfico.

A la M. en C. Karla María Castillo Espinosa, por su ayuda en el campo.

A la Dra. Consuelo Sendino, curadora del Museo de Historia Natural de Londres, por su ayuda en la obtención de material bibliográfico en el campo de la icnología.

A las autoridades de Santiago Ixtaltepec por facilitar el trabajo de campo.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por ser una excelente institución y por brindarme la oportunidad de pertenecer a ella.

A los profesores de los Posgrados en Ciencias de la Tierra y Ciencias del Mar y Limnología, por formarme durante mis estudios de maestría.

A la Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso por todo su apoyo brindado en mis estudios de maestría, por su enorme dedicación, tiempo y sobre todo formarme en el ámbito de la paleontología, por ser una persona increíble y un ejemplo a seguir. Sarita, sin ti esta tesis no sería lo mismo.

Al Dr. Francisco Sour Tovar por ser una excelente persona, por su ayuda en todo momento en mis estudios de maestría, por abrirme una más las puertas del Museo de Paleontología. Muchas gracias.

A todo el personal del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, por su compañía y por permitirme formar parte de este equipo de trabajo.

A mi amigo Sergio González Mora, no tengo palabras para agradecerte tanto, has sido el mejor compañero de trabajo, gracias por compartir conocimientos, consejos y por tu apoyo moral en todo momento y por ser el mejor amigo.

A mis amigos de la Facultad de Ciencias, María Aguilar, Berenice González, Alfredo Florián, Gabriela Carapia. Aunque ya casi no nos vemos, el poco tiempo que compartimos siempre es de lo mejor.

A mi querido Felipe, por compartir conmigo esta etapa de mi vida. Mil gracias por todo.

A mis padres por mi guía en esta vida y en este mundo, sin ellos no sería lo que soy. A mis hermanas por ser unas verdaderas amigas. A ustedes por apoyarme en todo momento.

GRACIAS

ÍNDICE

RESUMEN	4
ABSTRACT	5
1. Introducción	7
2. Hipótesis	7
3. Objetivos	8
3.1. Objetivos generales.....	8
3.2. Objetivos particulares.....	8
4. Antecedentes	8
4.1. Estudios previos en el área de Santiago-Ixtaltepec.....	8
4.2. Marco conceptual de Icnología.....	10
4.2.1. Características básicas de los icnofósiles.....	11
4.2.2. Clasificaciones de los icnofósiles.....	13
4.2.3. Paleoambiente e icnofacies.....	16
4.3. Marco conceptual de la Tafonomía.....	22
4.3.1. Grados tafonómicos.....	22
4.3.2. Concentraciones fósiles.....	23
4.3.3. Tiempo promediado (<i>Time-averaging</i>).....	24
4.3.4. Tafofacies.....	25
5. Área de estudio	25
5.1. Ubicación.....	25
5.2. Marco estratigráfico.....	26
6. Metodología	29
6.1. Trabajo de campo.....	29
6.2. Trabajo de gabinete.....	31
6.2.1. Análisis Icnológico.....	31
6.2.2. Análisis Tafonómico.....	31

6.2.3. Análisis de Difracción de Rayos X (DRX).....	32
7. Resultados	33
7.1. Icnotaxonomía.....	33
Icnogénero <i>Cochlichnus</i>	34
<i>Cochlichnus anguineus</i>	34
<i>Cochlichnus</i> isp.....	36
Icnogénero <i>Gordia</i>	36
? <i>Gordia</i> isp.....	37
Icnogénero <i>Lockeia</i>	38
<i>Lockeia siliquaria</i>	38
<i>Lockeia</i> isp.....	40
Icnogénero <i>Planolites</i>	41
<i>Planolites</i> isp.....	41
Icnogénero <i>Protovirgularia</i>	43
<i>Protovirgularia</i> isp.....	43
Icnogénero <i>Rhizocorallium</i>	45
<i>Rhizocorallium commune</i>	45
? <i>Rhizocorallium</i> isp.....	47
7.2. Tafonomía de la Formación Ixtaltepec.....	48
7.3. Análisis de Difracción de Rayos X (DRX).....	57
8. Discusión	60
8.1. Implicaciones paleoambientales relacionadas con el análisis icnológico de la unidad API-4.....	60
8.2. Implicaciones paleoambientales relacionadas con el análisis tafonómico.....	64
9. Conclusiones	67
10. Bibliografía	69
11. Láminas	98

FIGURAS

Figura 1. Esquema ilustrativo de las principales icnofacies de invertebrados.....	21
Figura 2. Localización geográfica de la localidad de estudio en el Arroyo de las Pulgas, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca.....	26
Figura 3. Columna estratigráfica de la Región Santiago Ixtaltepec.....	27
Figura 4. Vista parcial de la Formación Ixtaltepec en su sección tipo Arroyo de las Pulgas.....	29
Figura 5. Ubicación de los icnofósiles en la unidad API-4.....	33
Figura 6. Ubicación de los niveles con registro de fósiles corporales en las unidades estudiadas (API-1 a API-5).....	49
Figura 7. Diagrama de DRX, de las muestras analizadas.....	58
Figura 8. Representación de la icnoasociación 1.....	62
Figura 9. Representación de la icnoasociación 2.....	62
Figura 10. Representación de la icnoasociación 3.....	63
Figura 11. Representación hipotética de los ambientes de depósito en la Formación Ixtaltepec y representación de los grupos invertebrados que han sido referidos en dicha formación.....	66

TABLAS

Tabla 1. Clasificación de Icnofacies y las condiciones paleoambientales en las que se forman cada una de ellas.....	18
Tabla 2. Atributos tafonómicos en la Unidad API-1 de la Formación Ixtaltepec.....	50
Tabla 3. Atributos tafonómicos en la Unidad API-2 de la Formación Ixtaltepec.....	52
Tabla 4. Atributos tafonómicos en la Unidad API-3 de la Formación Ixtaltepec.....	53
Tabla 5. Atributos tafonómicos en la Unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec.....	54
Tabla 6. Atributos tafonómicos en la Unidad API-5 de la Formación Ixtaltepec.....	57
Tabla 7. Resultados de las fases minerales.....	59

RESUMEN

En el área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca, se localiza una de las sucesiones de rocas paleozoicas más completas de México. En particular el Carbonífero está representado por las formaciones Santiago (Osageano-Merameciano) e Ixtaltepec (Chesteriano-Deismonesiano). La Formación Ixtaltepec se ha dividido en 8 unidades (API-1 a API-8) que se caracterizan por el tipo de asociaciones fósiles que contienen y en las que se llegan a encontrar, en diversas proporciones, corales, trilobites, bivalvos, gasterópodos, braquiópodos, briozoos, ofiuroides, crinoideos y restos de plantas. La parte inferior de la formación, donde se incluyen las unidades API-1, API-2 y API-3, presenta diversos taxa que señalan una edad Misisípica Tardía (Chesteriano) para las rocas portadoras; mientras que los niveles superiores, incluyendo la unidad API-5 y posteriores, portan diversos taxa que indican una edad Pensilvánica (Morrowano-Desmoinesiano).

La unidad API-4 está compuesta principalmente de estratos arenosos y arcillosos, en algunos de los estratos lutíticos se observa una bioturbación moderada de donde provienen nueve icnoespecies estudiadas: *Cochlichnus anguineus*, *Cochlichnus* isp., *Lockeia siliquaria*, *Lockeia* isp., *Planolites* isp., *Protovirgularia* isp., *Rhizocorallium commune* y trazas tentativamente asignables a los icnogéneros *Gordia* y *Rhizocorallium*. Las icnoespecies *Lockeia siliquaria* y *Lockeia* isp. son formas muy abundantes y se asocian como posibles productores a bivalvos infaunales con hábitos detritívoros y excavadores de los géneros *Nuculopsis*, *Palaeoneilo*, *Paleyoldia* o *Phestia*, que han sido referidos previamente para esta unidad. La presencia de escasos restos fósiles de plantas terrestres en algunos estratos permite establecer la cercanía del continente, indica el origen de los terrígenos y junto con el análisis de las estructuras sedimentarias asociadas al registro icnológico, permite interpretar para la unidad API-4 un paleoambiente de depósito de planicie de marea, muy somero, de baja energía, con una afluencia de sedimentos principalmente limosos en una alternancia de eventos de depósito marino–marginales.

El análisis tafonómico de la parte inferior y media de la Formación Ixtaltepec, corrobora que en la Formación Ixtaltepec están representados varios ambientes de depósito (prodelta, arrecife, laguna periarrecifal y sub-ambientes neríticos con gran aporte de terrígenos).

La parte inferior de la Formación está relacionada con ambientes marinos someros; las icnoespecies presentes en la parte inferior y media de la unidad API-4 indican una somerización del ambiente, mientras que en la parte superior de la misma unidad hay una nueva profundización evidenciada por la presencia de organismos netamente marinos.

ABSTRACT

One of the most complete successions of paleozoic rocks in Mexico is located at the Santiago-Ixtaltepec area, Oaxaca State. In this succession, Carboniferous rocks are part of the Santiago (Osagean-Meramecian) and Ixtaltepec (Chesterian-Desmoinesian) Formations. Ixtaltepec Formation has been divided into eight units (API-1 to API-8) characterized by fossil associations of corals, trilobites, bivalves, gastropods, brachiopods, bryozoans, ophiuroids, crinoids and plant fragments, with different proportions. The lower units of the Ixtaltepec Formation (API-1, API-2, API-3) contain species of Late Mississippian age (Chesterian), while for the upper units, species are of Pennsylvanian age (Morrowan-Desmoinesian).

API-4 unit is composed of sandstone and shale, some of the shaly strata show moderate bioturbation. The present study describes nine ichnospecies collected in this unit: *Cochlichnus anguineus*, *Cochlichnus* isp., *Lockeia siliquaria*, *Lockeia* isp., *Planolites* isp., *Protovirgularia* isp., *Rhizocorallium commune*, and other traces, tentatively assignable to ?*Gordia* isp. and ?*Rhizocorallium* isp., which are grouped into three associations. *Lockeia siliquaria* and *Lockeia* isp. are very abundant and they may have been produced by shallow burrowers, deposit-feeding bivalves such as *Nuculopsis*, *Palaeoneilo*, *Paleyoldia* or *Phestia*, which have been previously reported for this unit. These ichnoassociations, the interference ripples and flaser bedding associated to the ichnological record, as well as the plant fragments present in some strata, lead to the conclusion that unit API-4 corresponds to an ancient tidal flat, with low energy and the influx of mainly silty sediments alternated with marginal-marine deposits, allowing the colonization by organisms and the preservation of trace fossils.

Taphonomic analysis of API-1 to API-5 units, confirms that several depositional environments (prodelta, peri-reef lagoon, and neritic sub-environments with a lot of input terrigenous) are represented at Ixtaltepec Formation. The type of trace fossils found only at API-4 unit indicates a progressive shallowing of the basing, followed by the deposition of entirely marine sediments.

1. Introducción

En el área de Nochixtlán, Oaxaca, aflora una sucesión de depósitos marinos del Carbonífero. Estas rocas han sido estudiadas intensamente desde su descubrimiento por Pantoja-Alor (*in* Pantoja-Alor y Robison, 1967) hasta la actualidad, arrojando una gran cantidad de datos de carácter sistemático, estratigráfico y geológico que ha permitido realizar interpretaciones paleoambientales, paleobiogeográficas y paleoecológicas (Pantoja-Alor, 1970; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1989; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997, 1998; Quiroz-Barroso *et al.*, 2000; Navarro-Santillán *et al.*, 2002; Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004; Villanueva-Olea, 2011; González-Mora, 2013; Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2014; Torres-Martínez, 2014, entre otros).

Para completar la información paleontológica y paleobiológica del área se ha planteado la necesidad de realizar el análisis icnológico de los fósiles traza que se presentan en la unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec, los cuales no han sido estudiados anteriormente, y también realizar el estudio tafonómico que permita comprender el origen y las características de las asociaciones fósiles presentes en esta unidad y en las unidades inferiores e inmediatamente superior a la misma, con el fin de contribuir con las interpretaciones paleosinecológicas, paleoambientales y temporales de los ecosistemas que se desarrollaron en el área durante el límite Misisípico-Pensilvánico.

2. Hipótesis

En trabajos anteriores se ha considerado que en la Formación Ixtaltepec están representados varios ambientes sedimentarios: prodelta, arrecifal, periarrecifal y neríticos con aporte de terrígenos y que esta variedad de ambientes se ve reflejada en la diversidad de fósiles que se presentan: conuláridos, corales solitarios, trilobites, bivalvos, gasterópodos, braquiópodos, briozoos, ofiuroides, crinoideos y escasos restos de plantas. El estudio de los icnofósiles y el análisis tafonómico de la parte inferior y media de la Formación

Ixtaltepec ayudará a comprender el origen de estas asociaciones, así como las implicaciones paleoecológicas que permitan corroborar esta diversidad paleoambiental.

3. Objetivos

3.1. Objetivos generales:

- Contribuir al conocimiento del registro fósil del Paleozoico superior de México.
- Profundizar en el conocimiento de la diversidad de invertebrados que vivieron en los mares que cubrieron el territorio de México en el Paleozoico superior, así como en el origen de las asociaciones fósiles.

3.2. Objetivos particulares:

- Realizar el estudio icnológico de la unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec.
- Realizar el estudio tafonómico de la parte basal y media de la Formación Ixtaltepec.
- Analizar las implicaciones paleoecológicas y paleoambientales del registro fósil en la Formación Ixtaltepec.

4. Antecedentes

4.1. Estudios previos en el área de Santiago Ixtaltepec

En el área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca, afloran rocas del Paleozoico inferior y superior que fueron referidas por Pantoja-Alor y Robison (1967), y descritas por Pantoja-Alor en 1970. Esta sucesión de rocas descansa sobre el Complejo Oaxaqueño, el cual está formado por rocas metamórficas precámbricas de una edad entre 900 y 1100 millones de años (Fries

et al., 1962; Solari *et al.*, 2003). Basándose en su composición litológica, estratigráfica y su contenido paleontológico, las rocas del Paleozoico del área de Santiago Ixtaltepec se dividen en 4 formaciones: La Formación Tiñú, que es la más antigua, con rocas del Cámbrico-Ordovícico, por encima de ésta descansa una sucesión de rocas del Carbonífero pertenecientes a las formaciones Santiago e Ixtaltepec, que están cubiertas por rocas de la Formación Yododeñe de edad permo-jurásica (Pantoja-Alor, 1970).

Desde sus primeras descripciones, la Formación Tiñú ha sido reconocida por tener una rica fauna en trilobites (Robison y Pantoja-Alor, 1968; Flower, 1968; Pantoja-Alor, 1970; Buitrón-Sánchez y Rivera, 1984; Barbro, 2008), conodontos (Landing *et al.*, 2007); moluscos (Yochelson, 1968 y Flower, 1968), equinodermos, braquiópodos, esponjas y ostrácodos (Pantoja-Alor y Robison, 1967). Sour-Tovar y Buitrón-Sánchez (1987) describen los graptolitos dendroideos, fauna que es analizada nuevamente por Landing *et al.* (2007); Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1991) refieren la presencia del icnogénero *Arthophycus*; Landing *et al.*, (2010) describen y revisan a la fauna de briozoos, posteriormente Taylor *et al.*, (2013) analizan nuevamente esta fauna y la consideran como octocorales. Se han realizado trabajos de tipo paleoambiental como el de Rodríguez-Benítez (1983), en el que se efectuó un estudio palinoestratigráfico de las formaciones Tiñú, Santiago e Ixtaltepec; Armella y Cabaleri (1984) estudiaron las microfacies de la transgresión tremadociana y Sour-Tovar (1990) describió las comunidades cámbrico-ordovícicas de la formación, así como sus implicaciones paleoambientales y paleogeográficas. También se han realizado estudios sobre geoquímica (Murphy *et al.*, 2005) y análisis de litofacies (Landing *et al.*, 2007).

La formación Santiago (unidad informal por homonimia) del Misisípico Inferior, ha sido ampliamente estudiada y se han realizado trabajos en los que se describe su fauna: icnofósiles (Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1991); bivalvos (Quiroz-Barroso 1995), braquiópodos (Navarro-Santillán, 1997; Navarro-Santillán *et al.*, 2002), rostroconchos (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000), también se presentan abundantes cefalópodos, crinoideos (Castillo-Espinoza, 2008, 2013; Castillo-Espinoza *et al.*, 2010) gasterópodos, conuláridos (Escalante-Ruiz, 2011; Escalante-Ruiz *et al.*, 2014) y otros invertebrados cuya edad oscila

entre el Osageano y el Chesteriano? (Misisípico Inferior – Medio. Navarro-Santillán y colaboradores (2002) proponen una redefinición de la posición estratigráfica de esta formación a partir de la descripción formal de braquiópodos esperiféridos que señalan una edad del Osageano para los estratos basales de la unidad.

Actualmente se están llevando a cabo trabajos de tipo tafonómico de los grupos fósiles antes mencionados, así como trabajos icnológicos en donde se pretende describir las trazas de bioturbación en el sedimento.

La Formación Ixtaltepec presenta una gran abundancia y riqueza de especies fósiles. Dentro de los principales grupos estudiados se encuentran: trilobites (Morón y Perilliat, 1988); bivalvos (Quiroz-Barroso, 1995; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997, 1998), braquiópodos (Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1989; Sour-Tovar, 1994; Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004; Torres-Martínez, 2005, 2014; Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012; Torres-Martínez *et al.*, 2008); corales solitarios (Peña-Salinas, 2014); briozoos (Ortiz-Lozano, 1996; González-Mora, 2013; González-Mora y Sour-Tovar, 2014); ofiuroideos (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995); crinoideos (Villanueva-Olea, 2011; Villanueva-Olea *et al.*, 2011; Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2014) y una fructificación de pteridosperma (Silva-Pineda, 1970). También se han realizado estudios de carácter paleoecológico (Morales-Soto, 1984) y paleoambiental, mediante el análisis de briozoos (Ortiz-Lozano, 1996). Con base en el estudio de los braquiópodos productidos realizado por Torres-Martínez y Sour-Tovar (2012), se amplía el alcance estratigráfico para la formación, que abarca desde el Merameciano (Misisípico Medio) hasta el Desmoinesiano (Pensilvánico Medio).

4.2. Marco conceptual de Icnología

La icnología comprende dos campos principales: neoicnología, el estudio de los rastros modernos, y paleoicnología, que estudia las huellas de actividad orgánica dejadas en sedimentos e incluyen aquellas que reflejan cualquier comportamiento de organismos en el pasado (Verde y Perea, 2008). De acuerdo a lo anterior, los icnofósiles o fósiles traza son estructuras sedimentarias biogénicas, producto de la actividad y comportamiento de los organismos, que se han preservando en el registro estratigráfico. Ejemplos comunes de

éstos son: pistas, conjuntos de varias pistas, trazas de locomoción, trazas de reposo, trazas de alimentación, madrigueras, perforaciones y pisadas o icnitas.

Los primeros trabajos autoecológicos de icnología son del paleontólogo alemán Seilacher (1967a). A partir de estos trabajos los fósiles traza se han reconocido por su doble naturaleza: tanto como objetos biológicos, como sedimentológicos (Pemberton *et al.*, 2000) por lo que, como disciplina, la icnología resulta ser muy importante para la paleontología y la geología sedimentaria. Los icnofósiles son indicadores de ambientes sedimentarios particulares, ya que comúnmente están reducidos a facies muy restringidas, por otra parte, no sufren un desplazamiento *post-mortem*, ya que casi siempre se encuentran *in situ*, lo que evidencia conductas que ocurrieron en el lugar donde fueron hallados. Existen factores ambientales que pueden ser revelados por los icnofósiles como la salinidad del medio, los niveles de oxígeno, la energía, la interacción con otros organismos y el suministro de alimento. Además, la icnología puede aportar información paleobiológica a detalle; algunas trazas fósiles registran casi fotográficamente la anatomía del organismo productor, llegando a dar pistas certeras acerca del clado involucrado (Buatois y Mángano, 2008).

4.2.1. Características básicas de los icnofósiles

Según Seilacher (1967a), los fósiles traza representan evidencias de comportamiento. Su análisis revela valiosa información sobre la anatomía y la etología de su productor (modo de vida, mecanismos de locomoción). Las características básicas de los fósiles traza se resumen a continuación:

- Un mismo organismo puede producir más de un icnotaxón, ya que diferentes conductas pueden ser atribuidas a un solo animal. Por lo tanto, un solo organismo puede ser responsable de la producción de varios icnogéneros o icnoespecies.
- El mismo icnotaxón se puede producir por más de un organismo, revelando la convergencia del comportamiento. En algunas ocasiones, no es posible establecer una relación de un productor con el icnotaxón.

- Varios organismos pueden producir una traza. Una sola traza puede reflejar el comportamiento de más de un productor, que se generaron más o menos al mismo tiempo o en eventos sucesivos de bioturbación.
- Los fósiles traza reflejan comúnmente la actividad de faunas de cuerpo blando que rara vez se conservan, las cuales contribuyen sustancialmente a la biomasa de una comunidad.
- Los fósiles traza son conservados comúnmente en rocas que no contienen fósiles corporales. La diagénesis, en algunos casos, lleva a la destrucción de los cuerpos fósiles, que son recubiertos por algún tipo de secreción que actúa como foco de precipitación mineral. Esta característica está relacionada con los organismos de cuerpo blando, los cuales tienen muy pocas posibilidades de preservación.
- La misma estructura biogénica puede conservarse diferencialmente en diversos sustratos. La naturaleza del sustrato es esencial para determinar la viabilidad y la eficacia del método de excavación, e influye fuertemente en la morfología resultante de los fósiles traza. La misma técnica de excavación, bajo distintas condiciones o posición en el sustrato, puede dar lugar a estructuras que aparentemente tienen poco en común.
- Comúnmente, los fósiles traza tienen alcances estratigráficos amplios. Esto no significa que los organismos productores sean los mismos, en realidad es la actividad de diferentes organismos que participaron en la producción de un mismo icnotaxón. Esta característica revela la convergencia del comportamiento, y está directamente relacionada con el principio que indica que un solo icnotaxón puede ser producido por muchos animales diferentes.
- Los fósiles traza comúnmente tienen relación con espectros ambientales estrechos, por lo que se considera que las asociaciones de icnofósiles son el reflejo de determinados parámetros ambientales y de ambientes sedimentarios.

- Los fósiles traza raramente sufren transporte. Representan el registro *in situ* de la actividad biogénica. Casi invariablemente, no han sufrido desplazamiento secundario y tienen un vínculo más íntimo con el sustrato que los alberga. Esta característica es uno de los puntos fuertes de los fósiles traza en reconstrucciones paleoambientales y paleoecológicas.

4.2.2. Clasificaciones de los icnofósiles

La falta de un sistema uniforme para la clasificación de los fósiles traza dificulta el estudio integrado de sus características sedimentológicas, ambientales y morfológicas, entre otras. En los últimos años se han desarrollado diferentes clasificaciones con el fin de definir el origen de los fósiles traza:

- Clasificación preservacional: Se basa en la relación entre los fósiles traza y el sustrato. Dos facetas principales de la preservación se pueden distinguir, la toponomía y los procesos de alteración físicos y químicos (Frey y Pemberton, 1985). La toponomía comprende la descripción y la clasificación de las estructuras biogénicas con respecto a su preservación y ocurrencia (se refiere al modo de la estructura dentro del estrato), incluyéndose también los procesos tafonómicos (Buatois y Mángano, 2011). Seilacher (1964) clasificó como (1) **semirrelieves**, refiriéndose a aquellas trazas presentes en interfaces litológicas, conservadas tridimensionalmente; (2) **relieves completos**, estructuras preservadas dentro de las capas; relieve de límite, trazas preservadas en contactos entre capas; (3) **hiporrelieves**, se encuentran en la base del estrato, pueden ser cóncavas o convexas; epirrelieves, se encuentran en la cima del estrato, son tanto cóncavas como convexas. Martinsson (1970), propone otro esquema en donde incluye cuatro categorías: (1) **epichnia**, se produce cuando las estructuras se conservan en el tope del estrato, presentándose como surcos o como crestas; (2) **hipichnia**, cuando las trazas se conservan en la base del estrato, distinguiéndose también crestas o surcos; (3) **endichnia**, estructuras preservadas dentro del estrato; y (4) **exichnia**, trazas que

se preservan fuera del cuerpo principal del material moldeado, sin contacto original firme con él o a lo largo de sus superficies laterales.

- Clasificación taxonómica: La taxonomía formal de los fósiles traza es la icnotaxonomía, que ha adoptado el sistema binomial y se maneja de la misma forma que en la paleontología sistemática, básicamente siguiendo el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) de 1985, sin embargo, se utilizan los términos icnogéneros (igen.) e icnoespecies (isp.) para dejar en claro que se trata de un fósil traza y no de un cuerpo fósil (*in* Buatois y Mángano, 2011). La clasificación de los fósiles traza es morfo-etológica y no tiene como objetivo la identificación de los organismos que originaron las estructuras. esta razón, la icnotaxonomía se basa en la morfología de trazas como expresión de un determinado comportamiento, independientemente del organismo productor (Bromley, 1996). La base actual para la clasificación sistemática y taxonómica es la del *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part W, publicado por Hantzschel (1975), en donde enlista a los icnogéneros alfabéticamente (Knaust, 2012). Por otra la basándose en la clasificación icnotaxonomica, Bromley en 1996 introdujo el concepto de icnotaxobase con el objetivo de aclarar qué caracteres morfológicos deben ser considerados importantes para clasificar taxonómicamente una traza fósil. Una icnotaxobase es una característica morfológica individual y suficientemente distintiva, que muestra variabilidad significativa (Buatois *et al.*, 2002). Las icnotaxobases son funciones del comportamiento, que proveen directa o indirectamente información etológica a distintas escalas. Entre las icnotaxobases más importantes encontramos a la (a) la morfología general, (b) el tipo de pared, el tipo de bifurcación, (c) la naturaleza del relleno y la presencia de *spreite*
- Clasificación etológica: es utilizada ampliamente; en ella los icnofósiles son agrupados en categorías de acuerdo al comportamiento inferido que generó la traza: desplazamiento, alimentación, reproducción, etc. Este esquema es de gran utilidad en análisis de tipo paleoecológico y paleambiental, ya que la caracterización etológica de una asociación es relevante para establecer la estructura de una

paleocomunidad (Buatois y Mángano, 2008). Fue propuesta por Seilacher (1953), pero ha sido desarrollada y modificada continuamente hasta la actualidad. En principio Seilacher reconoció cinco tipos básicos de comportamiento:

Domichnia: Grupo de trazas producidas por el comportamiento de construcción de una morada permanente. Suelen ser relieves completos de formas cilíndricas, rectas, casi siempre perpendiculares a la estratificación, a veces en forma de U o ramificadas (ej.: *Arenicolites*, *Skolithos*)

Cubichnia: Producidas por organismos vágiles, que temporalmente excavan formando pequeñas depresiones, buscando reposo reproducen en mayor o menor medida el tamaño y la morfología lateroventral de sus productores (ej.: *Asteriacites*, *Rusophycus*).

Repichnia: Grupo de pistas con comportamiento de locomoción, producidas por organismos bentónicos. Son estructuras en semirrelieve: epi, negativas o hipo, positivas (ej. *Cruziana*, *Diplichnites*)

Pasichnia: Grupo de pistas de alimentación (*pastoreo*) producidas por organismos micrófagos, vágiles, en o cerca de la interfase agua/sedimento. Su modo de conservación es regularmente en semirrelieves, cuyos trazados altamente son regulares de tipo meandriforme, espiralados, simples o curvos (ej.: *Gordia*, *Mermia*).

Fodinichnia: Grupo de trazas de alimentación producidas por organismos infaunales y semisésiles. Este comportamiento produce pistas de relieve completo, casi siempre subparalelas a la estratificación (aunque también pueden ser verticales o inclinadas), producen formas muy variadas, que van desde madrigueras simples a sistemas ramificados, estructuras radiales o tubos en forma de U (ej.: *Phycodes*, *Planolites*).

Otras categorías que se han propuesto en los últimos años son: **Fugichnia**, estructuras de escape (Frey *et al.*, 1984); **Agrichnia**, sistemas de cultivo y trampas (Ekdale *et al.*, 1984); **Praedichnia**, trazas de perforación (Ekdale, 1985); **Equilibrichnia**, trazas de equilibrio

(Bromley, 1996); **Calichnia**, trazas de nidificación (Genise y Brown, 1994); **Aedifichnia**, trazas de edificación (Bown y Ratcliffe, 1988); **Xylichnia**, estructuras de perforaciones de madera (Genise, 1995) como una subcategoría de Fodinichnia y Fixichnia, estructuras de fijación a sustratos duros (Gibert *et al.*, 2004).

Otras clasificaciones se basan en la preservación y en las características paleoambientales, como la clasificación basada en un enfoque interpretativo (Ekdale *et al.*, 1984).

4.2.3 Paleoambiente e icnofacies

El concepto de icnofacies fue desarrollado por Seilacher en la década de 1950-1960. Se basó en los parámetros que controlan la distribución de las trazas fósiles y cómo cambia con el aumento de la profundidad del agua (Pemberton *et al.*, 1992). Seilacher (1967b) definió originalmente ocho icnofacies marinas, asignando su nombre de acuerdo a un icnogénero representativo: *Scoyenia*, *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos*, *Nereites* y *Glussifungites*; señalando la existencia de asociaciones recurrentes de trazas fósiles con carácter universal, que están relacionadas con determinados paleoambientes y particularmente con aspectos batimétricos, sin embargo Seilacher (1978) advierte que el modelo de icnofacies es generalista y que debe ser aplicado con precaución a casos particulares (Gibert y Martinell, 1998). El desarrollo de la icnología, hizo necesaria una mayor resolución de los casos particulares y por tanto las icnofacies recurrentes sirven como un marco conceptual para colocar las asociaciones icnológicas locales (Gibert y Martinell, 1998).

A partir de las icnofacies, los fósiles traza pueden ser analizados e interpretados desde un contexto paleoambiental (Krapovickas, 2010). Una icnofacies está relacionada a determinadas condiciones deposicionales o parámetros ambientales y no así a ambientes o subambientes particulares. Frey y Pemberton (1984) ejemplifican cómo el modelo de icnofacies es más abstracto que un modelo litofacial determinado. Por ejemplo, la icnofacies de *Skolithos* indica las mismas condiciones a lo largo de playas, barras en punta estuarinas, frentes deltaicos, o inclusive abanicos arenosos marinos profundos. Desde el punto de vista del organismo, estos ambientes son más o menos equivalentes en términos

de parámetros ambientales: energía moderada a alta, sustratos móviles sujetos a abrupta erosión o depositación, partículas orgánicas mantenidas en suspensión (Krapovickas, 2010).

El término de icnofacies ha sido utilizado a dos niveles distintos (Bromley, 1996; Gibert y Martinell, 1998), diferenciando entre icnofacies locales e icnofacies arquetípicas o seilacherianas:

- Icnofacies locales: hace referencia al registro fósil de una icnocenosis en un determinado lugar o unidad estratigráfica y son nombradas a partir del icnofósil más característico.
- Icnofacies arquetípicas o seilacherianas: Son asociaciones arquetípicas que se repiten en el tiempo geológico cuando las condiciones paleoambientales son recurrentes, en esta definición hay dos conceptos fundamentales. El primero hace referencia al carácter recurrente de estas asociaciones (Frey y Pemberton, 1984). Esto está estrechamente ligado a que numerosos patrones de comportamiento se han establecido desde finales del Proterozoico o principios de Fanerozoico y han sufrido relativamente pocos cambios hasta el presente (Frey y Seilacher, 1980). Cada icnofacies es denominada con un icnogénero típico, y su definición se basa en una serie de características diagnósticas y no en la presencia del icnogénero común (Buatois y Mángano, 2008). Puede no estar presente el icnogénero que da nombre a la icnofacies arquetípica.

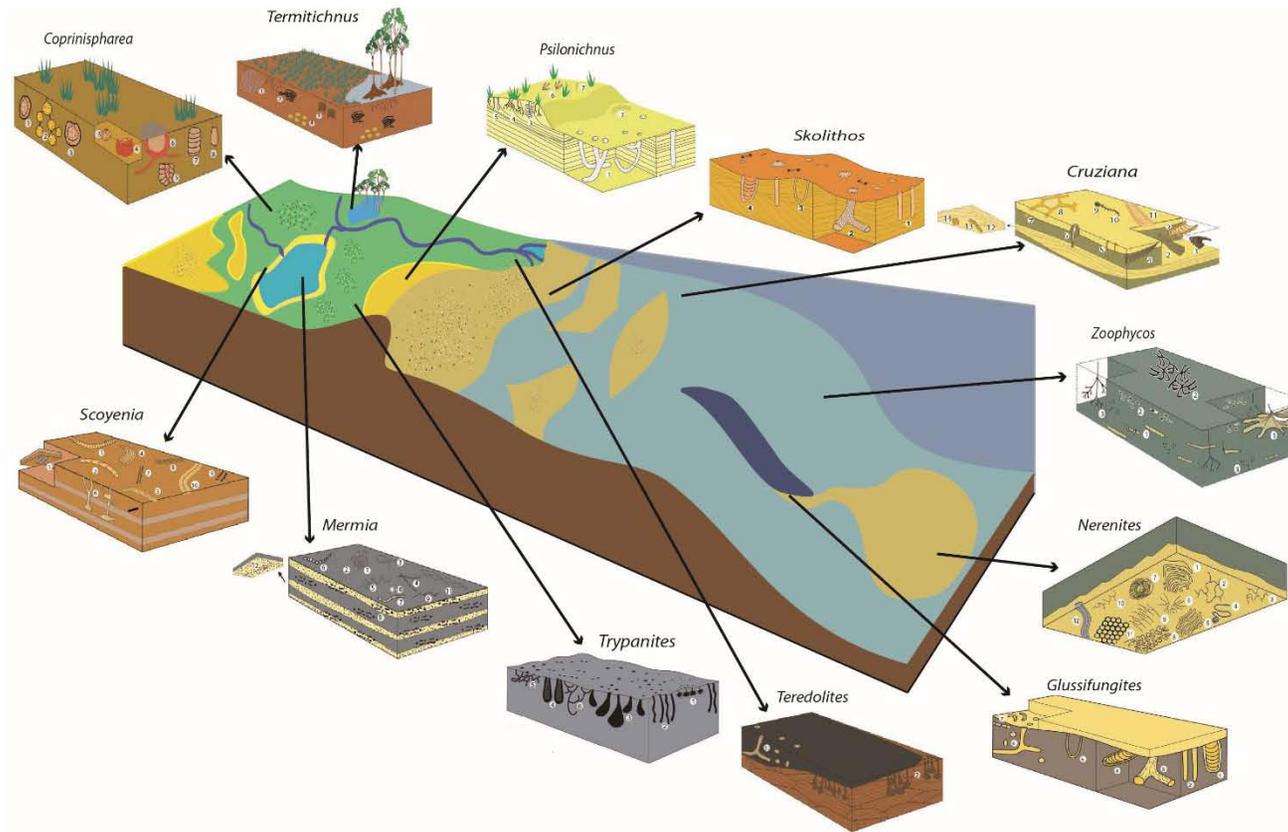
El análisis de icnofacies involucra el estudio de todas las características relevantes de las asociaciones de trazas fósiles como la preservación, la etología y el grupo trófico, más que la realización de un listado icnoespecífico (Krapovickas, 2010). Las principales icnofacies se resumen en la Tabla 1 y Figura 1.

Tabla 1. Clasificación de Icnofacies y las condiciones paleoambientales en las que se forman cada una de ellas.

ICNOFACIES	CONDICIONES PALEOAMBIENTALES
ICNOFACIES MARINAS DE SUSTRATO BLANDO	
Psilonichnus (Frey y Permberton, 1987)	Ambientes marginales marinos en condiciones supralitorales, incluyendo zonas de backshore, dunas litorales y llanuras supramareales. Los elementos más comunes son madrigueras de habitación de cangrejos, que pueden estar asociadas a madrigueras y rastros de insectos y vertebrados.
Skolitos (Seilacher, 1964)	Corresponde a medios deposicionales de energía hidrodinámica elevada, habitualmente con fenómenos erosivos frecuentes. Esta icnofacies es típica de ambientes arenosos, como zonas litorales y sublitorales de playas, barras arenosas o frentes deltaicos, aunque son típicamente de ambientes marinos someros (Frey <i>et al.</i> , 1990).
Arenicolites (Bromley y Asgaard, 1991)	Se compone de asociaciones de trazas fósiles con baja diversidad y dominadas por madrigueras verticales de organismos suspensívoros que aparecen asociadas a niveles arenosos, resultado de una depositación episódica.
Cruziana (Seilacher, 1964)	Fue originalmente definida para plataforma somera, entre el nivel de oleaje normal y el nivel de oleaje de tormenta, pero se ha reconocido en ambientes someros de energía baja a moderada como lagunas costeras y estuarios.
Zoophycos (Seilacher, 1964)	Caracterizada por depósitos de grano fino, en general completamente bioturbado. Corresponde a medios de elevada estabilidad, baja energía y baja tasa de sedimentación. Este tipo de icnofacies aparece en un amplio intervalo de profundidad. Dominan las estructuras de locomoción y alimentación, las trazas suelen ser horizontales o ligeramente inclinadas.

Nereites (Seilacher, 1964)	Se constituye por <i>Pasichnia</i> y <i>Agrichnia</i> , aparece en la base de niveles turbidíficos. Los ambientes en donde se puede desarrollar son de aguas mayormente tranquilas pero oxigenadas, batiales o abisales.
ICNOFACIES MARINAS EN SUSTRATO FIRME	
Glossifungites (Seilacher, 1967b; Pemberton y Frey, 1985)	Caracterizada por establecerse en sustratos firmes pero no litificados y está compuesta por trazas de habitación que generalmente muestran marcas de excavaciones en sus paredes conservadas, debido al carácter firme del sustrato. Esta icnofacies generalmente se encuentra en medios intermareales a submareales (Pemberton y Frey, 1985), pero no tiene ninguna restricción batimétrica y ha sido descrita en depósitos batiales.
ICNOFACIES MARINAS EN SUSTRATO DURO	
Trypanites (Frey y Seilacher, 1980)	Se compone de tubos cilíndricos de organismos suspensívoros y también incluye raspaduras y mordeduras de organismos sobre el sustrato. Se usa para caracterizar sustratos duros y rocosos con perforaciones de algunos organismos como esponjas, bivalvos y gusanos. La diversidad es baja y en general, las perforaciones son producidas por litófagos, en cavidades perpendiculares al sustrato. Se utiliza para el registro del Paleozoico (Gibert y Martinell, 1998).
Entobia (Bromley y Asgaard, 1993)	Se caracteriza por perforaciones de habitación profunda, las estructuras más superficiales son en general eliminadas por erosión. Esta icnofacies, se caracteriza por desarrollarse en costas rocosas, y posiblemente se puede extender a otros medios como arrecifes (Perry, 1996) o hardgrounds de agua someras.
Gnatichnus (Bromley y Asgaard, 1993)	Icnofacies caracterizada por el dominio de estructuras superficiales, tales como pasichnia, marcas de incrustación y estructuras de habitación subsuperficiales. Esta icnofacies representa cortos episodios de perforación, seguidos de rápido enterramiento, en general en medios

	tranquilos.
ICNOFACIES MARINAS EN SUSTRATO VEGETAL	
Teredolites (Bromley <i>et al.</i>, 1984)	Se designa a asociaciones de trazas fósiles en troncos y fragmentos de madera en ambientes marinos someros y litorales.
ICNOFACIES CONTINENTALES	
Termitichnus (Smith <i>et al.</i>, 1993)	Corresponde a ambientes terrestres (no subacuáticos) e incluye asociaciones dominadas por galerías de habitación asociadas a estructuras de alimentación, constituida por trazas de vertebrados, invertebrados y plantas. Esta icnofacies puede caracterizar paleosuelos, llanuras aluviales desecadas, barras fluviales abandonadas, llanuras costeras y áreas marginales de campos de dunas (Buatois y Mángano, 1995).
Scoyenia (Buatois y Mángano, 1995, 1998)	ICnofacies que corresponde a ambientes húmedos con periodos subacuáticos y subaéreos, como llanuras de inundación, lagos efímeros y lacustres o áreas marginales de lagos. Las asociaciones son poco diversas y están dominadas por estructuras horizontales meniscadas.
Mermia (Buatois y Mángano, 1995, 1998)	Corresponde a medios continentales permanentemente subacuáticos (ambientes lacustres). Los productores de estas trazas son muy variados, incluyendo principalmente nemátodos, anélidos, artrópodos, moluscos y peces, las asociaciones pueden presentar una diversidad moderada o alta.
Coprinisphaera (Genise <i>et al.</i>, 2000)	Asociación de trazas fósiles en paleosuelos: representativa de ambientes dominados por vegetación herbácea e involucrando una amplia variedad de climas: climas secos y fríos, hasta húmedos y templados. Esta icnofacies comprende una mezcla de estructuras de invertebrados, vertebrados y plantas (Krapovickas, 2010).



Iconofacies Coprinispharea	Iconofacies Termitichnus	Iconofacies Psilonichnus	Iconofacies Skolithos	Iconofacies Cruziana	Iconofacies Zoophycos	Iconofacies Nerenites	Iconofacies Gloussifungites	Iconofacies Teredolites	Iconofacies Trypanites	Iconofacies Mermia	Iconofacies Scoyenia
1. Palmiraichnus	1. Termitichnus	1. Psilonichnus	1. Skolithos	1. Arthropycus	1. Zoophycos	1. Nerenites	1. Diplocraterion	1. Teredolites	1. Entobia	1. Mermia	1. Taenidium
2. Attaichnus	2. Krausichnus	2. Coenobichnus	2. Ophiomorpha	2. Phycodes	2. Phycosiphon	2. Megagraption	2. Skolithos	2. Thalassinoides	2. Trypanites	2. Cochlichnus	2. Beaconites
3. Coprinispharea	3. Fleaglellius	3. Cellicalichnus	3. Arenicolites	3. Rhizocorallium	3. Chondrites	3. Protopaleodictyon	3. Spongeliomorpha		3. Gastrochaenolites	3. Gordia	3. Scoyenia
4. Rosellichnus	4. Vondrichnus	4. Trazas de raíces	4. Diplocraterion	4. Teichichnus		4. Spirophycus	4. Rhizocorallium		4. Caulostrepis	4. Helminthoidichnites	4. Fuersichnus
5. Uruguay		5. Macanopsis		5. Arenicolites		5. Helminthorhaphe	5. Arenicolites		5. Maendropolydora	5. Helminthopsis	5. Rusophycus
6. Tacuruichnus		6. Trazas de vertebrados		6. Rosselia		6. Glockeirchnus	6. Thalassinoides		6. Conchotrema	6. Tuberculichnis	6. Camborygma
7. Eatonichnus		7. Pistas y trazas de artrópodos		7. Bergaueria		7. Spirorhaphe	7. Fuersichnus			7. Palaeophycus	7. Diplichnites
8. Celliforma				8. Thalassinoides		8. Cosmorhaphe				8. Planolites	8. Mirandaichnium
				9. Lockeia		9. Urohelminthoida				9. Treptichnus	9. Umfolozia
				10. Protovirgularia		10. Desmograption				10. Circulichnis	10. Cruziana
				11. Curvolithus		11. Paleodictyon				11. Undichnia	
				12. Dimorphichnus		12. Scolicia				12. Vagorichnus	
				13. Cruziana							
				14. Rusophycus							

Figura 1. Esquema ilustrativo de las principales icnofacies de invertebrados. Las icnofacies individuales indican las condiciones y el ambiente de depósito (Modificado de Buatois y Mángano, 2011)

4.3. Marco conceptual de la Tafonomía

El término tafonomía fue introducido por Efremov en 1940 para nominar al estudio de la incorporación de restos, señales o productos de organismos, de la biósfera a la litósfera. Posteriormente en 1985, Behrensmeyer y Kidwell, redefinen este concepto, como el estudio en los procesos de fosilización y cómo estos afectan al registro fósil. La tafonomía ha presentado un crecimiento muy significativo tanto en sus alcances como en sus objetivos (Behrensmeyer *et al.*, 2000). Dentro de ellos se destaca la interpretación paleoambiental de las asociaciones fósiles con abundante contenido fosilífero (Lazo, 2006). Los procesos tafonómicos se desarrollan en dos etapas (Brett y Baird, 1986): Bioestratinómica, que comienza con la muerte de los organismos hasta su sepultamiento final; Fósil-diagénesis, que incluye a todos los procesos que ocurren después del enterramiento de los restos orgánicos. La calidad de la preservación está fuertemente determinada por los procesos bioestratinómicos y por la diagénesis temprana, y estos a su vez están ligados a las características del ambiente.

4.3.1. Grados tafonómicos

Los estudios tafonómicos nos permiten analizar la historia y procedencia de los diferentes elementos de una asociación fósil, para ello hay que tener en cuenta todos los parámetros observables posibles tales como la reorientación, desarticulación, fragmentación, bioerosión y desgaste (Brett y Baird, 1986). Otros elementos que se pueden tomar en cuenta son las características litológicas, la posición y orientación de los organismos en el estrato y la asociación con otros organismos.

Reorientación: Es el grado en que diversos elementos esqueléticos se reorientan y se transportan, está relacionado tanto con la energía del ambiente, la densidad y la forma de los elementos esqueléticos. Un enterramiento *in situ* indica que los restos están en posición de vida y hubo un enterramiento rápido, sin sufrir transporte o reorientación.

Desarticulación: Es la desintegración de las articulaciones que unen a los elementos esqueléticos. Este proceso puede ocurrir rápidamente después de la muerte de un organismo. Los elementos que se encuentran articulados generalmente indican un enterramiento *in situ*, sin embargo, el grado de desarticulación no es necesariamente proporcional a la energía mecánica del medio (Fernández-López, 2000).

Fragmentación: Es un proceso que generalmente se presenta después de la muerte de los organismos. En esqueletos frágiles las fracturas suelen ser comunes y se puede inferir peculiaridades sobre los hábitos de vida de los organismos y de su sepultamiento, mientras que en esqueletos resistentes a las fracturas, éstas pueden indicar un retrabajo constante y prolongado por la acción de la energía del ambiente. La fragmentación de las partes esqueléticas también puede producirse por organismos depredadores y

Desgaste por abrasión: Combinación de abrasión mecánica (AM) y corrosión biogeoquímica (CBG). Se refiere al desgaste de materiales sólidos, abrasivos, transporte por agua, viento y otros agentes en movimiento, produciendo en muchos casos la pérdida de ornamentación de los organismos.

Selección de tamaños y formas: Están representados los elementos de un determinado tamaño dentro de la variabilidad propia de cada especie (p.ej. los más pequeños o los más grandes). La selección de tamaños y formas puede ser el resultado de transporte y la energía del medio, tomándose en cuenta el tamaño más frecuente.

4.3.2. Concentraciones fósiles

Una concentración fósil es definida como un registro abundante de fósiles, independientemente de la composición taxonómica, el estado de preservación, o el grado de modificación *post mortem* (Fürsich, 1990). Las concentraciones se pueden catalogar dependiendo de diferentes características, Kidwell *et al.* (1986) proponen una clasificación descriptiva en donde las concentraciones fósiles pueden ser descritas en diferentes formas de acuerdo a su composición taxonómica, biofabrica (grado de empaquetamiento),

geometría y la estructura interna del depósito. La composición taxonómica depende fuertemente de la ecología y de los taxones que estén representados (organismos monotípicos y politépicos, monoespecíficos, y poliespecíficos): la biofábrica se refiere al arreglo en tres dimensiones de los componentes esqueléticos, incluyendo la orientación, el grado de empaquetamiento, el tamaño y la forma; la geometría y la estructura interna (simple o compleja), considerando que variaciones laterales y verticales en la composición taxonómica.

Otro tipo de clasificación es la clasificación genética (Kidwell *et al.*, 1986), en donde las concentraciones fósiles se clasifican basándose principalmente en los procesos que la originaron: **biogénica**, originada por los hábitos de vida de los organismos y puede ser intrínseca o extrínseca, formando asociaciones autóctonas o bien parautóctonas o alóctonas, respectivamente; **sedimentológica**, originada por procesos hidrodinámicos, en los cuales los restos orgánicos se comportan como partículas sedimentarias; como resultado los organismos pueden sufrir selección de tamaños, reorientación y/o mezcla de diferentes organismos provenientes de distintos ambientes; **diagenética**, se origina por procesos post-enterramiento continuos que producen un aumento en la concentración de esqueletos, como la compactación y la disolución.

4.3.3. Tiempo promediado (*Time-averaging*)

En el tiempo promediado se clasifican a los conjuntos fósiles en relación a la magnitud del tiempo durante la cual se formaron (Kidwell y Bosence, 1991; Flessa *et al.*, 1993; Kidwell, 1998; Flessa, 2001). **Census**, se caracteriza por tener poco o nada de tiempo promediado y ofrece la mayor resolución posible de la comunidad; refleja una mezcla temporal de días o años y en general es producto típicamente de la muerte súbita debido a un enterramiento rápido, o mortalidad en masa; se reconocen por una alta proporción de ejemplares articulados y muchos de ellos en posición de vida. **Dentro del hábitat**, se caracteriza por reflejar generaciones de organismos con o sin un cambio ambiental respectivamente y su mezcla temporal es mayor a la de una asociación *census*; el tiempo promedio estimado va desde unos años hasta unos pocos miles de años; posee modificaciones tafonómicamente significativas debido a la respuesta que tiene la comunidad a los cambios ambientales, pero

sin registrar evidencias de organismos de diferentes ambientes y/o tiempos. **Condensado ambientalmente**, se caracteriza por ser comunidades que se mezclan en períodos de cambios físicos significativos en el ambiente y en el lugar de la concentración. Estas asociaciones derivan de dos o más comunidades sucesivas y reflejan la sobreposición tafonómica de dos o más ambientes; el tiempo promedio para su formación es de miles de años a decenas de miles de años. **Condensado bioestratigráficamente**, la concentración se compone de taxones de diferentes biozonas que se mezclan y que se producen en intervalos muy largos, de cientos de miles a millones de años.

4.3.4. Tafofacies

La tafonomía también nos permite hacer interpretaciones de tipo paleambiental. Combinando datos tafonómicos, sedimentológicos y estratigráficos es posible subdividir a los ambientes actuales y antiguos en tafofacies o facies tafonómicas (Speyer y Brett, 1986). Las tafofacies o facies tafonómicas son un conjunto de rocas sedimentarias caracterizadas por los rasgos de preservación del contenido fósil. El estudio de las tafofacies refleja información acerca de las características ambientales, permitiendo así las reconstrucciones paleoambientales y su relación con las facies. Su estudio permite reconocer algunos parámetros que influyen en la preservación del registro fósil, como la frecuencia relativa de los episodios de tormenta y otros disturbios, tasas relativas de la sedimentación de fondo, la energía ambiental (incluyendo la intensidad y dirección de las corrientes), la geoquímica y el nivel de oxigenación de la columna de agua y el sedimento (Brett y Speyer, 1990).

5. Área de estudio

5.1. Ubicación

Los afloramientos estudiados se localizan aproximadamente a 16 km al noreste del poblado de Asunción Nochixtlán, Oaxaca, en el sureste de la Región Mixteca, en las coordenadas 17°32'33" N y 97°07'20" O, a una altitud aproximada de 2300 msnm. El área se comunica

por un camino de terracería que va al pueblo de Asunción Nochixtlán hasta el poblado de Santiago Ixtaltepec (Figura 2).

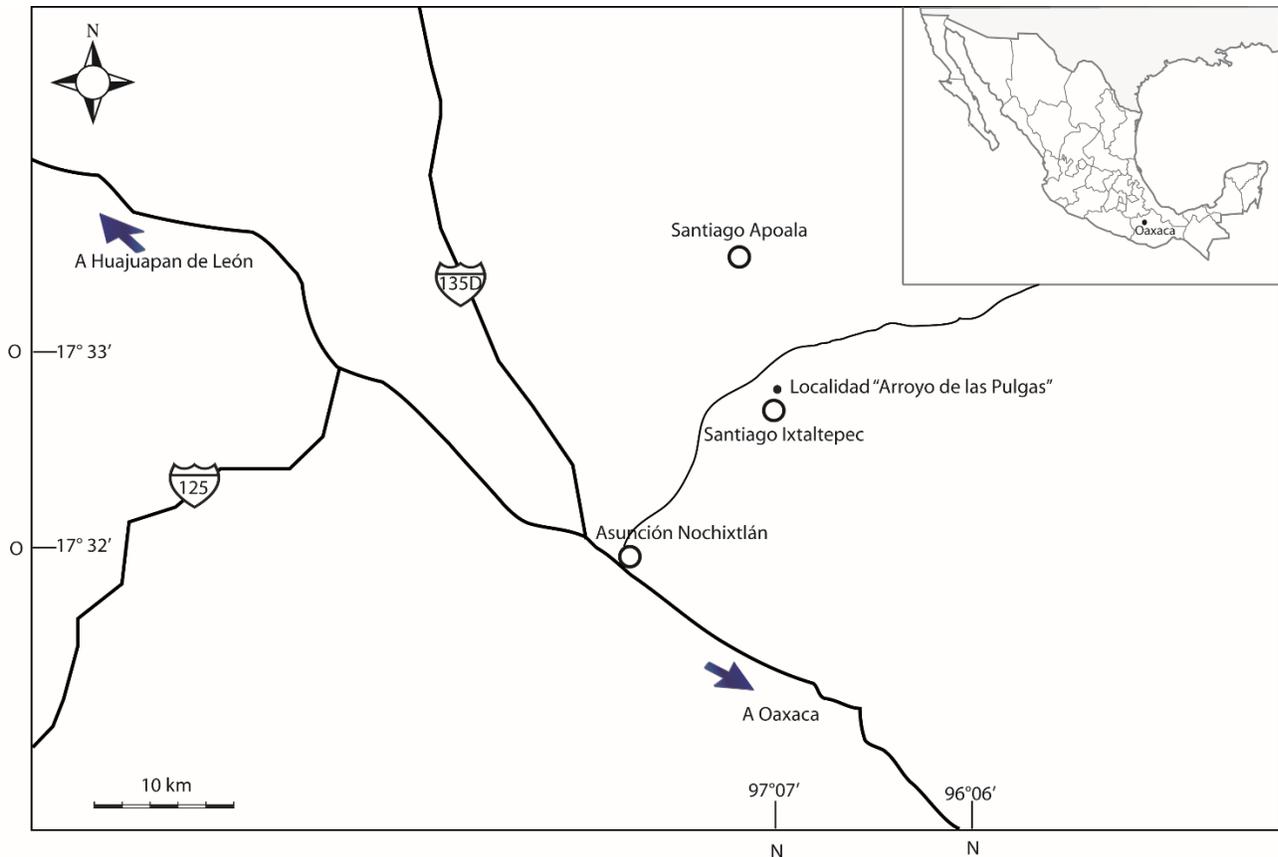


Figura 2. Localización geográfica de la localidad de estudio en el Arroyo de las Pulgas, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca.

5.2. Marco estratigráfico

Las rocas que afloran en el área de Santiago Ixtaltepec se encuentran descansando sobre el denominado Complejo Oaxaqueño de edad precámbrica, compuesto de rocas de tipo pegmatita, esquisto, paragneis y ortogneis, con edades de 900 a 1,100 Ma (Fries *et al.*, 1962; Solari *et al.*, 2003) (Figura 3).

Sobre el complejo precámbrico descansan, en inconformidad, sedimentos del Cámbrico-Ordovícico correspondientes a la Formación Tiñú. Esta formación ha sido dividida en dos miembros: Miembro Yudachica (Furongiano) compuesto principalmente por calizas y abundantes trilobites, y el Miembro Río Salinas (Tremadociano), dominado por rocas

lutíticas (Landing *et al.*, 2007). La Formación Tiñu fue considerada con una edad del Cámbrico-Ordovícico (Robison y Pantoja-Alor, 1968; Sour-Tovar, 1990; Sour-Tovar y Buitrón-Sánchez, 1987; Keppie *et al.*, 2003).

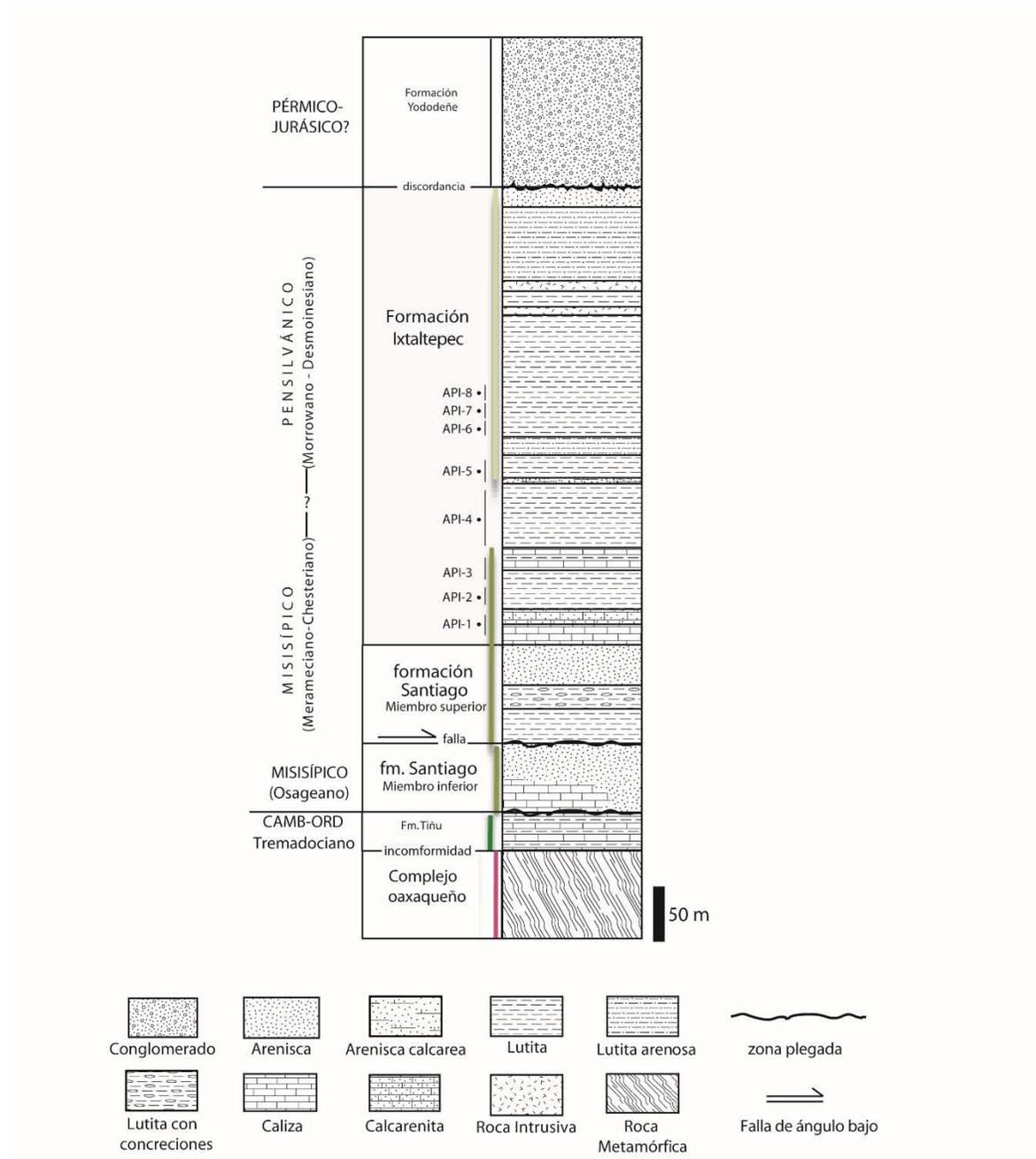


Figura 3. Columna estratigráfica de la Región Santiago Ixtaltepec (Modificada de Torres-Martínez, 2014).
Los intervalos temporales están representados a color.

Sobreyaciendo a las rocas cámbrico-ordovícicas, en incorformidad, se encuentra la formación Santiago del Misisípico Inferior (Osageano), que posee un espesor aproximado de 165 m y fue dividida en dos miembros. El miembro inferior se caracteriza principalmente por la presencia de rocas calcáreas, mientras que el superior está dominado por lutita, con intercalaciones de limolita, arenisca y caliza. Algunos estudios señalan que las rocas del miembro inferior son de edad osageana (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000; Navarro-Santillán *et al.*, 2002), mientras que la fauna de cefalópodos que se ha encontrado en el miembro superior señalan una edad del Merameciano (Castillo-Espinoza *et al.*, 2010).

La Formación Ixtaltepec fue asignada por Pantoja-Alor (1970) al Pensilvánico, basándose en la presencia del braquiópodo *Anthracospirifer occiduus*, sin embargo, de la distribución estratigráfica de este braquiópodo se ha ampliado y abarca desde el Merameciano (Misisípico Medio) hasta el Desmoinesiano (Pensilvánico Medio) (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012). De acuerdo a Pantoja-Alor (1970), la Formación Ixtaltepec sobreyace transicionalmente a las rocas misisípicas de la formación Santiago, y subyace al conglomerado de la Formación Yododeñe. Tiene un espesor aproximado de 430 metros, su base se compone de limolita seguida de intercalaciones de lutita y arenisca, sobre las que descansan capas gruesas de lutita alternadas con capas delgadas de arenisca; finalmente se encuentra lutita arenosa delimitada por estratos de arenisca de grano fino y limolita, con material intrusivo intercalado con lutita arenosa (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012). En la formación se han considerado ocho unidades estratigráficas, caracterizadas por su contenido fósil y denominadas como API-1 a API-8 (el acrónimo API significa Arroyo de las Pulgas, Ixtaltepec), mismos que se han utilizado para el análisis paleontológico de la formación desde los primeros trabajos (Figura 4). En otra de las localidades de la formación, el Arroyo de Los Sauces, se han determinado las unidades ASI-1 y ASI-2, ya que presentan una sucesión incompleta de éstas y se distinguen por tener poco contenido fosilífero (Ortiz-Lozano, 1996; Quiroz-Barroso y Perrillat, 1997 y 1998).

Sobreyaciendo discordantemente a la Formación Ixtaltepec, se encuentra la Formación Yododeñe, definida originalmente por Pantoja-Alor (1970) como una sucesión de conglomerados gruesos con intercalaciones de arenisca y limolita del Permico-Jurásico. Esta formación se constituye principalmente de guijarros y guijas de rocas metamórficas y

sedimentarias incluidos en una matriz de lodo, así como lutita y arenisca de color rojo. Sobre esta formación se observan rocas calcáreas de edad cretácica (Pantoja-Alor, 1970).



Figura 4. Vista parcial de la Formación Ixtaltepec en su sección tipo Arroyo de las Pulgas.

6. Metodología

6.1. Trabajo de campo

Se hicieron tres visitas al área de estudio, la primera se realizó en noviembre de 2013 y en ella se reconoció el afloramiento a estudiar y se midió una sección, así mismo se comenzaron a ubicar los estratos portadores de icnofósiles en la unidad API-4, se recolectó material fósil para su posterior identificación y se realizó una bitácora fotográfica del material que no se pudo recolectar. En la unidad API-4 se reconocieron 13 niveles que contienen icnofósiles ó fósiles corporales (Figura 5).

La segunda salida se realizó en septiembre de 2014. Se corroboraron los datos de campo de la salida anterior y se comenzaron a ubicar los afloramientos para analizar las cuestiones

tafonomías en las unidades API-2, API-4 y base de la unidad API-5, de la Formación Ixtaltepec.

La tercera salida se realizó en abril de 2015 para completar la toma de datos tafonómicos, corroborar los datos de la salida anterior y obtener información de las unidades API-1 y API-3.

Durante las dos últimas salidas a campo se utilizó un formato de campo para anotar los siguientes atributos datos tafonómicos que fueron modificados a partir de Brandt (1989): reorientación, desarticulación, fragmentación, desgaste y disolución, deformación de los bioclastos, selección de tamaños y formas, y asociación con otros organismos, en los cuales, además, se registraron datos litológicos tales como el color en fresco de intemperismo, el espesor y las estructuras sedimentarias que estuvieran representadas, con estos datos se complementó la información para elaborar de la columna estratigráfica en la Unidad 4.

Así mismo, se obtuvieron los datos tafonómicos, tomando en cuenta a toda la asociación fósil presente en las unidades inferiores y superiores inmediatas a la unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec.

Los atributos anteriores se estimaron de acuerdo a la siguiente proporción:

- Muy baja < 25%
- Baja 25-50%
- Alta 50-75%
- Muy alta > 75%

Para los datos que no se pudieron registrar en el campo, se recolectaron muestras de campo y también se realizó una bitácora fotográfica para su posterior análisis en el laboratorio. Cuando fue imposible coleccionar las muestras, se elaboraron moldes de silicón.

6.2. Trabajo de gabinete

El trabajo de gabinete consistió en identificar y describir a los icnofósiles y posteriormente en analizar los datos tafonómicos y litológicos con el fin de conjuntar la información tanto de campo como de gabinete y realizar una interpretación paleambiental de la unidad API-4.

6.2.1. Análisis icnológico

Para identificar a los icnofósiles se utilizó la literatura especializada de cada icnogénero e icnoespecie reconocidos, y en cuanto a su contexto taxonómico se siguió la clasificación propuesta por Hantzschel (1975); además se identificaron y describieron a los icnofósiles de acuerdo a sus icnotaxobases. Estas icnotaxobases nos reflejan las principales características morfológicas de los icnofósiles. Otros datos que se tomaron en cuenta fueron la abundancia relativa y la diversidad relativa de los mismos.

6.2.2. Análisis tafonómico

Con los datos de los atributos tafonómicos tomados en campo, se estableció una evaluación de la calidad de preservación de los restos:

- Buena preservación sin alteración.
- Buena preservación con mínima alteración.
- Mala preservación con alteración.
- Pobre preservación con alta alteración.

Para realizar el análisis tafonómico, la descripción, la naturaleza y el origen de las concentraciones fósiles, cuando se trataba de ellas, se analizó la composición taxonómica (concentraciones monotípicas o politípicas) y la clasificación bioestratigráfica (acumulaciones biogénicas, acumulaciones sedimentológicas, acumulaciones diagenéticas o acumulaciones de un origen mixto), siguiendo el modelo de Kidwell *et al.* (1986).

También se analizaron otros componentes de las concentraciones como la biofábrica (empaquetamiento de los bioclastos), la geometría y la estructura interna (simple o compleja), cuando fue posible observarlas.

6.2.3. Análisis de difracción de Rayos X (DRX)

Se realizó un análisis de difracción de rayos X mediante el método de polvos, en un equipo de Difractómetro EMPYREAN, con el fin de conocer la composición mineral de las rocas terrígenas que contienen el registro icnológico, este es un estudio eficiente para la identificación de minerales individuales o mezclados. No es un método analítico químico, pero permite indirectamente estimar la composición de la muestra analizada con una buena aproximación del contenido en elementos minerales mayoritarios (Melgarejo *et al.*, 2010). El análisis se llevó a cabo en el laboratorio de Difracción de Rayos X del Instituto de Geología de la UNAM.

El método de polvos consiste en pulverizar las muestras mediante trituración en un mortero de ágata, y posteriormente tamizarlas a un tamaño de partícula inferior a 40 micras (Bella y Céspedes, 1995).

El procedimiento de las muestras analizadas se describe a continuación:

- Se realizó un análisis de difracción de rayos X (DRX) a tres muestras seleccionadas en diferentes niveles de la Unidad 4 en la Formación Ixtaltepec. Este análisis consiste en la identificación de la composición mineral de la roca a partir de la lectura de un difractograma (Richiano, 2012).
- Las muestras se pulverizaron y homogeneizaron mediante un mortero de ágata y se analizaron utilizando un portamuestras de aluminio (fracciones no orientadas) en el intervalo angular 2θ de 4° a 70° y velocidades de $2^\circ/\text{minuto}$.
- Posteriormente las muestras se examinaron en un Difractómetro EMPYREAN equipado con filtro de Ni y tubo de cobre de foco fino. Los resultados de las muestras se obtuvieron mediante difractogramas que arrojó el difractómetro, para su posterior análisis.

7. Resultados

7.1. Icnotaxonomía

Los ejemplares se encuentran depositados en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México y están catalogados con las siglas FCMP y los números correspondientes al año de colecta y número de ingreso al Museo. Su ubicación dentro de la unidad API-4 se ilustra en la figura 5.

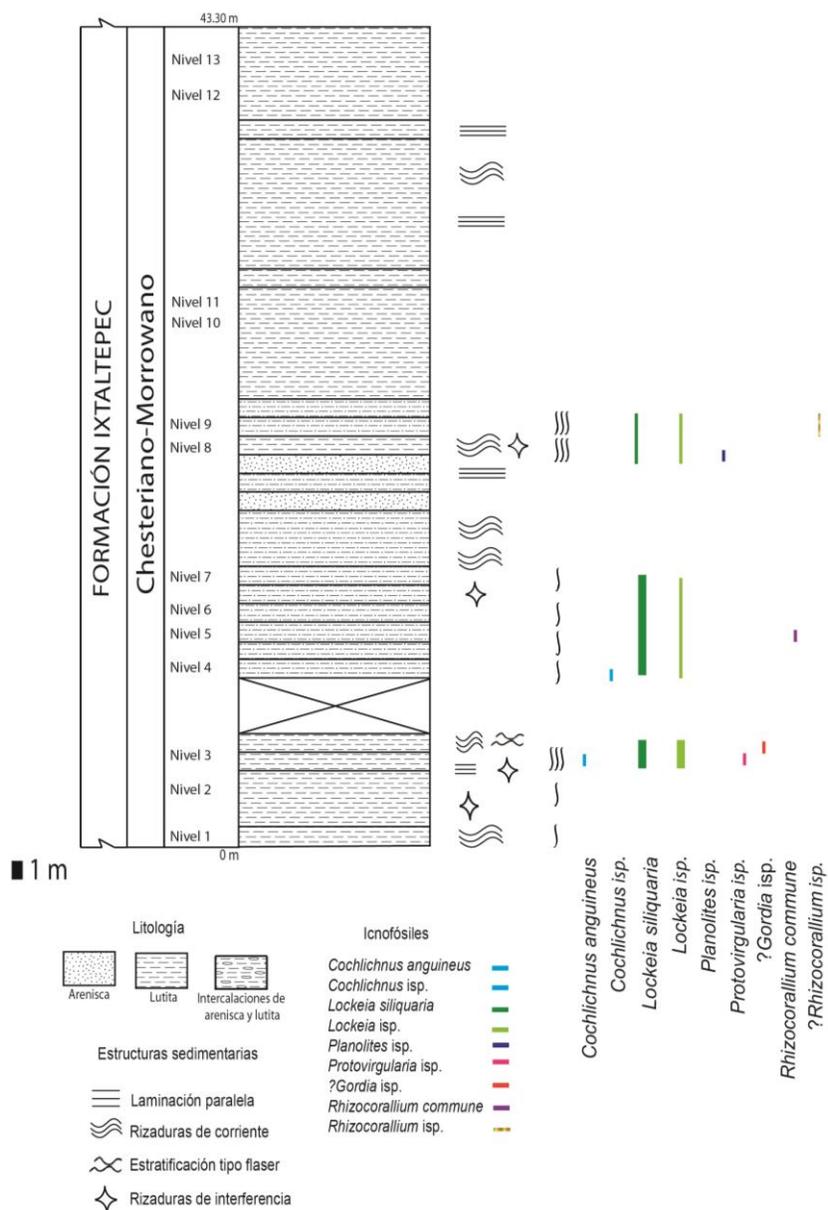


Figura 5. Ubicación de los icnofósiles en la unidad API-4.

Los taxones se describen de acuerdo a sus icnotaxobases, en el sentido de Bromley (1996) y de Knaust (2012).

ICNOGÉNERO *Cochlichnus* Hitchcock, 1858

ICNOESPECIE TIPO. *Cochlichnus anguineus* Hitchcock, 1958, Jurásico, Valle de Connecticut, E.U.

DIAGNOSIS. Excavaciones de interfase o pistas continuas y regularmente serpenteadas, que se asemejan a una onda sinuosa o a una espiral completa. La onda que presenta puede disminuir gradualmente de amplitud (enmendada por Keighley y Pickerill, 1997).

Cochlichnus anguineus Hitchcock, 1858

(Lámina 1, figura A)

SINONIMIA. Para una revisión completa, ver Stanley y Pickerill (1998).

DIAGNOSIS. La misma del icnogénero.

MATERIAL ANALIZADO. Un ejemplar, FCMP 14/173.

DESCRIPCIÓN. Traza sinuosa y curvada que se adelgaza al final de las curvas; paredes con un margen ligeramente hundido. La longitud de la traza es de aproximadamente 4 cm; la amplitud de las curvas es de 1 cm de ancho. Se conserva en hiporrelieve.

DISCUSIÓN. El icnogénero *Cochlichnus* se ha encontrado asociado a los icnogéneros *Planolites*, *Lockeia*, *Protovirgularia*, *Helminthodichnites* (Gluszek, 1995; Buatois *et al.*, 1997; Balistieri *et al.*, 2002; Buatois y Mángano, 2007), algunos de los cuales se encuentran en las mismas capas en dónde se encontró a este ejemplar en la Unidad 4 de la Formación Ixtaltepec.

En el ejemplar único, la traza es ondulada y se conserva en lutita de color gris verdoso, sobre ondulitas. Este ejemplar se asigna a *Cochlichnus anguineus*, ya que la forma que presentan la ondulación de las curvas y su extensa amplitud, de aproximadamente 1 cm, es similar a la reportada por Stanley y Pickerill (1998). Desde la descripción original de *Cochlichnus*, se han considerado nuevas especies, sin embargo, la mayoría de las nuevas descripciones se consideran como sinonimias, ya que sólo se basan en el modo de preservación, o si representan madrigueras o senderos (Keighley y Pickerill, 1997). El icnogénero *Cochlichnus* se ha descrito como formas sinuosas y vermiformes que constituyen un ejemplo típico de movimiento ondulado (Seilacher, 2007). Estas formas, según su etología, se han considerado en algunos casos como repichnia (Buatois *et al.*, 1997), aunque también se han reportado que se pueden considerar como pasichnia (Buatois y Mángano, 1995, 2004; Pazos *et al.*, 2007). Como posible productor de este icnogénero, se ha asociado a organismos vermiformes, nemátodos ó larvas de insectos (Tasch, 1968; Gluszek, 1995; Metz, 1987). Igualmente, la icnoespecie *C. anguineus* se ha relacionado con nemátodos y anélidos (Moussa, 1970; Metz, 1992) o con larvas de insectos (Hakes, 1976).

Distribución. El icnogénero se ha registrado desde el Precámbrico tardío hasta el Holoceno (Fillion y Pickerill, 1990, Buatois *et al.*, 1997). Para el Carbonífero se tienen registros en República Checa (Turek *et al.*, 2008), Polonia (Gluszek, 1995), Argentina (Buatois y Mángano, 1993; Pazos, 2002) y Canadá (Keighley y Pickerril, 2003).

La icnoespecie se ha referido para el Carbonífero de Norteamérica (Smith *et al.*, 2011), Brasil (Balistieri y Netto, 2002; Netto *et al.*, 2009), Canadá (Keighley y Pickerill, 1997), Argentina (Buatois y Mángano, 1993; Pazos *et al.*, 2007), e Inglaterra (Eagar *et al.*, 1985).

Ambiente. El icnogénero se ha relacionado con ambientes marinos y no marinos (Keighley y Pickerill, 1997): ambientes marinos poco profundos y sistemas fluviales (Buatois y Mángano, 2007), ambientes glaciolacustres (Uchman *et al.*, 2009); llanuras de inundación (Turek *et al.*, 2008), depósitos fluviales (Gluszek, 1995), ambientes lacustres y planicies deltaicas (Buatois y Mángano, 1993; Zavala *et al.*, 1993; Pazos, 2002). Para ambientes continentales, o ambientes de transición, se ha asociado a la icnofacies Mermia en depósitos de lagos tubidíticos glaciares del Carbonífero en Argentina (Buatois y Mángano,

1993) y en ambientes glaciolacustres del Pleistoceno en Lituania (Uchman *et al.*, 2009), en donde las trazas que dominan son subhorizontales y el sedimento por lo general fue suave, lo que permitió el movimiento del organismo productor. También se tienen registros de la presencia de este icnogénero en facies del Cámbrico inferior en Polonia, asociándose a la icnofacies Cruziana, en donde los fósiles traza se encuentran en la zona litoral (Orlowski, 1989).

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 3 de API-4 (a 4.5 m de la base en la unidad API-4). Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

Cochlichnus isp.
(Lámina 1, figura B.2)

Material analizado. Un ejemplar, FCMP 12/128.

Descripción. Traza simple y curvada, de 2.5 cm de longitud, la amplitud de cada curva es de aproximadamente 5 mm. La traza se conserva en epirrelieve.

Discusión. *Cochlichnus* isp., es una traza sinuosa y se asigna como isp. por el tamaño tan pequeño con respecto a la especie *C. anguineus* y por tratarse de un epirrelieve.

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 4 API-4 (a 9 m de la base en la unidad API-4). Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

Icnogénero *Gordia* Emmons, 1844

Icnoespecie tipo. *Gordia marina* Emmons, 1844 Cámbrico superior, Taconic System Nueva York E.U

Diagnosis. Senderos no ramificados, predominantemente horizontales, o madrigueras serpenteadas regularmente con bucles (*loops*), con una marcada tendencia a entrecruzarse;

sin estructuras de relleno (diagnosis enmendada por Pickerill y Peel 1991; Stanley y Pickerill, 1998).

?*Gordia* isp.

(Lámina 2, figuras A-C)

Material analizado. Tres ejemplares: FCMP 14/176, FCMP 14/174 y FCMP 14/175

Descripción. Trazas que asemejan meandros, muy angostas. Una característica muy distintiva es que se entrecruzan, formando bucles. Tienen un diámetro de 10 mm aproximadamente, el cual es complicado de medir por la preservación de las trazas. Preservadas en hiporrelieves sobre el plano de estratificación.

Discusión. Estas trazas se asignan con duda al icnogénero de *Gordia*, ya que una característica distintiva del icnogénero es el entrecruzamiento de la traza, lo que se puede observar unicamente en una traza de la Formación Ixtaltepec. *Helminthopsis* es una traza relativamente simple, representando un sendero irregular y sinuoso sin ramificaciones, pero sin el entrecruzamiento (Han y Pickerill, 1995). Otro icnogénero comparable con *Gordia* es *Helminthoidichnites*, estas son trazas pequeñas y horizontales, rectas o curvadas, pero con la diferencia de que son raramente circulares y en algunos casos pueden sobrelaparse con otras trazas (Buatois *et al.*, 1998).

Distribución. Se tienen registros de *Gordia* desde el Ediacariano hasta el Holoceno (Fillion y Pickerill, 1990; Donovan *et al.*, 2009). Para el Carbonífero, el icnogénero se ha referido para Canadá (Pickerill, 1990), Argentina (Buatois y Mángano, 1995; Pazos *et al.*, 2007) y Estados Unidos (Buatois *et al.*, 1998). El icnogénero se ha asociado a la icnofacies Mermia (Buatois y Mángano, 1995; Uchman, 1998). Según su clasificación etológica se asigna como pasichnia (Pazos *et al.*, 2007).

Ambiente. Se ha registrado en ambientes marinos y no marinos (Pickerill *et al.*, 1984), en ambientes lacustres (Pickerill, 1987; Buatois y Mángano, 1990; Aceñaloza y Buatois, 1991) y en ambientes glaciolacustres (Uchman *et al.*, 2008).

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 3, unidad API-4 (a 4.5 m de la base en la unidad API-4). Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

Ichnogénero *Lockeia* James 1879

Sinonimia. (= *Pelecypodichnus* Seilacher 1953)

Ichnoespecie tipo. *Lockeia siliquaria* James 1879, Ordovícico Superior, Ohio, E.U.

Diagnosis. Traza con simetría bilateral, alargada, con forma de almendra, forma de corazón, forma de mancuerna o rara vez triangular, con el margen liso; predominantemente preservado en formas aisladas o en montículos alineados en hiporrelieves; segmentos individuales distintos comúnmente con una cresta mediana. Pueden estar presentes formas onduladas (enmendado por Schlirf *et al.*, 2001).

Lockeia siliquaria James 1879

(Lámina 3, figura A)

Sinonimia. Para una revisión completa, ver Schlirf *et al.*, (2001).

Diagnosis. Estructuras delgadas, de alargadas a anchas, generalmente con un alto relieve, en forma de almendra, crestas lisas, fuertemente arqueadas en las terminaciones casi obtusas; ocasionalmente se presentan *spreiten* verticales (Enmendado por Schlirf, *et al.*, 2001).

Material analizado. FCMP 12/128, FCMP 13/182, FCMP 13/190, abundante en la unidad API-4.

Descripción. Formas ovaladas a formas circulares ligeramente elongadas, con las paredes lisas y sin ornamentación visible. Las terminaciones son ligeramente obtusas y en un extremo presentan una ligera cresta. Las trazas están conservadas en hiporrelieves, en posición horizontal al plano de estratificación, sin una dirección definida. El largo mayor es de 1 cm, con 5 mm de ancho.

Discusión. El icnogénero *Lockeia* ha sido objeto de diversas interpretaciones, describiéndose especies que, dada su preservación, han sido reconsideradas como formas intermedias (Schlirf *et al.*, 2001). Para poder distinguir a las icnoespecies se utilizan características tales como la forma típica ovalada o de almendra, la terminación de las puntas, el tamaño y su preservación. El material descrito para la Formación Ixtaltepec se asigna a *Lockeia siliquaria*, ya que las formas son pequeñas y ovaladas, alargadas y lisas en sus paredes, y en algunos casos forman pequeños grupos. Estructuras similares han sido reportadas por Mángano *et al.* (1998) para el Carbonífero superior del Este de Kansas, en donde se reconoce que *L. siliquaria* no está conectada con otras trazas, pero sí puede estar conectada por medio de ejes en epirrelieves, patrón que también muestran las formas estudiadas. Otra forma similar a *Lockeia siliquaria*, es *Lockeia amigdaloides* (Seilacher, 1953), de la que únicamente difiere en sus dimensiones, concluyéndose que sólo es una variante de *L. siliquaria*. Por otra parte, se puede comparar a *L. siliquaria* con *Lockeia ornata* (Bandel, 1967), sin embargo, esta última presenta una cresta media longitudinal, en algunos casos tiene la impresión de las comisuras de las valvas, y está conectada a trazas en forma de chevrón, consideradas estructuras de locomoción (Repchnia) (Mángano *et al.*, 1998).

La icnoespecie está ampliamente distribuida en el Fanerozoico, y ha sido interpretada como una traza realizada por bivalvos en sustratos suaves (Seilacher y Seilacher, 1994; Mángano *et al.*, 1998). Según su clasificación etológica se asigna a cubichnia, pues representa estructuras de reposo (Osgood, 1970; Hantzschel, 1975), y se ha asociado a la icnofacies de Cruziana (MacEarchern *et al.*, 2007; Paranjape, *et al.*, 2013) y la icnofacies de Ppsilonichnus (Frey y Pemberton, 1987; Marshall, 2003; Nesbitt y Campbell, 2006). Dentro de la localidad API-4, se ha registrado la presencia de bivalvos de los géneros *Phestia*, *Nuculopsis*, *Paleyoldia* (Quiroz-Barroso, 1995; Quiroz-Barroso y Perrillat, 1997), mismas que han sido relacionados como posibles productores de *Lockeia* (Mángano *et al.*, 1998), por lo que podría inferirse que las trazas asignadas al icnogénero *Lockeia* pudieron haber sido realizadas por esos bivalvos.

Distribución. El icnogénero *Lockeia* y la icnoespecie *Lockeia siliquaria* son cosmopolitas y se han referido para rocas del Cámbrico tardío y Ordovícico inferior hasta el Pleistoceno

(Fillion y Pickerill, 1990; Pemberton y Jones, 1988). Para el Carbonífero, el icnogénero ha sido referido en Polonia (Muszer y Uglik, 2013), Argentina (Alonso-Muruaga *et al.*, 2013), Brasil (Balistieri *et al.*, 2002), Inglaterra (Kane, 2010), Mediterráneo (Ekdale y Bromley, 2001), Estados Unidos (Mángano y Buatois, 2004; Mángano *et al.*, 1998; Greb y Chesnut, 1994; Rindsberg, 1994; Maples y Suttner, 1990), Reino Unido (Hardy y Broadhurst, 1978) y Korea (Misisípico) (Kim *et al.*, 1992).

Ambiente. Se ha reportado que el icnogénero se presenta en ambientes marinos poco profundos (Seilacher, 1953; Osgood, 1970; Fillion y Pickerill, 1990; Kim, 1994), ambientes marino-marginales (Bandel, 1967; Hakes, 1977; Wright y Benton, 1987; Rindsberg, 1994; Mángano y Buatois, 1997), facies marinas profundas (Crimes *et al.*, 1981; Yang *et al.*, 1982), ambientes continentales (Bromley y Asgaard, 1979; Gluszek, 1995; Kane, 2010) y en ambientes de planicie de marea (Hakes, 1985; Rindsberg, 1994; Mángano *et al.*, 1998, 2002). Para la icnoespecie se tienen registros en ambientes marinos poco profundos, ambientes transicionales como deltas (Archer y Maples, 1984); planicies de marea (Miller, 1984); y también en ambientes continentales como llanuras aluviales (Pienkowski y Niedzwiedzki, 2009).

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 3 (a 4 y 6 metros de la base en la unidad API-4), nivel 4 (a 9 metros en la base de la unidad API-4), niveles 5, 6 y 7 (a 10, 12, y 15 metros de la base en la unidad API-4, respectivamente), nivel 8 (a 21 metros en la base de la unidad API-4), nivel 9 (a 22 metros de la base en la unidad API-4), en la Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

Lockeia isp.

(Lámina 1, figura B.2; lámina 3, figura B)

Material analizado. FCMP 13/221, abundante en la unidad API-4.

Descripción. Trazas con formas ovaladas y con una ligera cresta longitudinal. Las puntas presentan un ángulo muy agudo y las paredes, dada su preservación, son irregulares, tienen

un patrón definido en donde se observa que las trazas están conectadas unas con otras. Las medidas que poseen van de 2.5 cm de largo a 1 mm de ancho. Se encuentran conservadas tanto en epirrelieves como hiporrelieves, en posición horizontal al plano de estratificación.

Discusión. Difiere de *Lockeia siliquaria* por ser formas más grandes, y a pesar de representar trazas de descanso o cubichnia, están relacionadas con una estructura de movimiento o desplazamiento, muy similares a las que asignaron Seilacher y Seilacher (1994) como *Lockeia serialis*, aunque *L. serialis* se considera como *nomen oblitum* (Schlirf *et al.*, 2001).

Esta traza que se describe puede también asignarse con duda a *Lockeia siliquaria*, debido a que, como se explicó anteriormente, las icnoespecies del género *Lockeia* se han considerado como formas intermedias.

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 3 (a 4 y 6 metros de la base en la unidad API-4), nivel 4 (a 9 metros en la base de la unidad API-4), niveles 5, 6 y 7 (a 10, 12, y 15 metros de la base en la unidad API-4, respectivamente), nivel 8 (a 21 metros en la base de la unidad API-4), nivel 9 (a 22 metros de la base en la unidad API-4), en la Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

ICNOGÉNERO *Planolites* Nicholson, 1873

ICNOESPECIE TIPO. *Planolites beverleyensis* Billings, 1862.

Diagnosis. Tubos cilíndricos de diámetro constante a lo largo de un mismo ejemplar, de paredes lisas, con diferente grado de curvatura o rectos, no ramificados y dispuestos en cualquier posición en el espacio (Pemberton y Frey, 1982).

Planolites isp.
(Lámina 4, figura A)

Material analizado. Un ejemplar, FCMP 13/225.

Descripción. Trazas de tubos cilíndricos y entrecruzados, sin ramificaciones. Las paredes de las trazas presentan una ornamentación irregular, se encuentran formando estructuras de excavación que van perforando el sustrato y se conservan en hiporrelieves negativos. Los tubos tienen una longitud de 1 a 5 cm y un ancho de 1 cm. El sedimento que rellena las trazas es diferente al que las contiene. La pared no está conservada.

Discusión. Debido a que el material no presenta una buena preservación, sólo se ha asignado a nivel de icnogénero. Estas trazas se pueden diferenciar de *Planolites mountains* (Richter, 1937) que es una estructura más pequeña y las trazas son más curvadas, generalmente sin estructuras de revestimiento, otra icnoespecie comparable es *Planolites beverleyensis* (Billings, 1862) porque esta última presenta estructuras más continuas (Fillion y Pickerill, 1990). Las descripciones que se han realizado acerca de este icnogénero refieren que se debe a la actividad de un organismo detritívoro que excava irregularmente en un sustrato, por lo común arenoso o fangoso, en busca de nutrientes (García-Ramos, 1984). Varios autores han evaluado la taxonomía de *Planolites* (Pemberton y Frey, 1982; Fillion y Pickerill 1990; Keighley y Pickerill, 1995) en donde algunos mencionan que morfológicamente es similar al icnogénero *Palaeophycus*, llegando a la conclusión que *Planolites* representa una estructura de alimentación sin forro que se rellenó activamente y que el relleno es diferente al sustrato que contiene a la traza, mientras *Palaeophycus* representa una excavación que fue forrada de una pared con un rayado paralelo, tal como lo señala Hantzschel (1975). Las trazas fósiles del icnogénero *Planolites* tienen pocas características morfológicas distintivas y se ha aplicado a una gran variedad de estructuras comparables. Este icnogénero, según su etología, se puede asignar a fodichnia, trazas que reflejan comportamientos de búsqueda de alimento, o a domicchnia, trazas de domicilio, o pueden indicar otro tipo de comportamiento superpuesto (Seilacher, 2007).

Distribución. El icnogénero tiene una amplia distribución, reportándose desde el Proterozoico hasta el Holoceno (Gibson, 1989; Hantzschel, 1975; Hofmann *et al.*, 2011). Para el Carbonífero se tienen registros en: Argentina (Carbonífero tardío) (Desjardins *et al.*, 2010); Canadá (Carbonífero temprano) (Angulo y Buatois, 2012); Estados Unidos

(Misisípico) (Fillmore *et al.*, 2012); Polonia (Misisípico) (Muszer y Uglík, 2013); Republica Checa (Carbonífero superior) (Mikulás y Martínek, 2006).

Ambiente. Se ha asignado a una variedad de ambientes: depósitos deltaicos dominados por mareas (Carmona *et al.*, 2008), ambientes continentales (Gillette *et al.*, 2003; Buatois y Mángano, 2011), ambientes marinos de aguas someras (Pemberton y Frey, 1982). Se ha asociado a la icnofacies Cruziana (Carmona *et al.*, 2008, Buatois y Mángano, 2011; Angulo y Buatois, 2012), pero también se ha asociado a icnofacies continentales como Mermia y Scoyenia (Gillette *et al.*, 2003)

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 8, API-4 (a 20.5 m de la base en la unidad API-4). Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

ICNOGÉNERO *Protovirgularia* M'COY 1850

Sinonimia. Ver Seilacher y Seilacher, 1994.

ICNOESPECIE TIPO. *Protovirgularia dichotoma* M'COY, 1850. Silúrico inferior, Southern Uplands, Escocia.

Diagnosis. *Protovirgularia* es caracterizado por pequeñas trazas en forma de quilla, compuesto por una línea media y apéndices laterales en forma de cuña alternándose en ambos lados.

Protovirgularia isp.

(Lámina 4, figura B)

Material analizado. Un ejemplar, FCMP 12/126.

Descripción. Estructura en forma de espiga o chevrón en hiporrelieves tenues, las líneas que dan lugar a la forma de chevron se disponen en V y presenta un ligero eje en medio de

la estructura. El largo es de 1.5 cm, el ancho máximo es de 4 mm, esto es debido a que las líneas van reduciendo su tamaño.

Discusión. La traza descrita para la Formación Ixtaltepec se preserva en hiporrelieve positivo y negativo, se encuentra dentro del sustrato y muestra similitudes con la icnoespecie *Protovirgularia dichotoma* (McCoy, 1850), pero la forma en chevrón no está muy marcada debido posiblemente a los procesos tafonómicos a los que las trazas están expuestas, lo que impide asignarla icnoespecíficamente; además se encuentra aislada y no asociada al icnogénero *Lockeia* como generalmente se ha referido.

El icnogénero *Protovirgularia* ha sido referido y discutido por diversos autores, previamente ha sido reconocido como un octocoral, como algas marinas (McCoy 1850), como graptolito (Richter, 1853), o como una estructura hecha por cangrejos (Gümbel, 1879) y artrópodos (Richter, 1941; Volk, 1961), en 1975 Hantzschel considera a *Protovirgularia* como un icnofósil. En diversos trabajos se ha demostrado que el icnogénero *Protovirgularia* y su forma es resultado de la actividad del pie bífido de bivalvos protobranquios con hábitos excavadores y rastros en sustratos suaves (Seilacher y Seilacher, 1994; Gibert y Doménech, 2008), y también se ha interpretado que *Protovirgularia* es una traza posiblemente realizada por bivalvos nuculoideos (Gibert y Doménech, 2008). De acuerdo con su etología se clasifica como repichnia, en donde las trazas se generan por el desplazamiento y dan lugar a grupos de formas alineadas y en chevron o espiga. El icnogénero *Protovirgularia* posee diferentes formas de preservación, dependiendo de la consistencia del sustrato en donde se desarrolle la estructura (Carmona *et al.*, 2010). Carmona y colaboradores (2010), hicieron una revisión de *Protovirgularia* encontrada en diferentes sustratos en donde reconocieron 5 morfotipos, de acuerdo con estos autores la traza aquí descrita tiene una similitud morfológica con el morfotipo 5.

Distribución. El icnogénero se encuentra distribuido ampliamente desde el Ordovícico hasta el Holoceno (Osgood, 1970; Seilacher y Seilacher, 1994). Para el Carbonífero se tienen registros en Polonia (Muszer y Uglík, 2013), Argentina (Alonso-Muruaga *et al.*, 2013), Estados Unidos (Lucas y Lerner, 2005), Mediterráneo (Ekdale y Bromley, 2001) y Brasil (Balistieri *et al.*, 2002; Lima *et al.*, 2015).

Ambiente. El icnogénero se ha reportado para facies marino marginales (Bandel, 1967; Osgood, 1970; Hallam, 1970), en ambientes de planicie de marea (Bandel, 1967; Mángano y Buatois, 1997; Mángano *et al.*, 2002) y ambientes transicionales como deltas (Carmona *et al.*, 2010). Este tipo de traza se ha asociado a la icnofacies Cruziana (Netto, 1992).

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 3 API-4 (a 4.5 m de la base en la unidad API-4). Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

ICNOGÉNERO *Rhizocorallium* Zenker, 1836

ICNOESPECIE tipo. *Rhizocorallium jenense* Zenker, 1836. Triásico Inferior-Medio (“*Rhizocorallium-Dolomit*” actualmente parte del Buntsandstein superior o Formación Röt) de Thuringia, Alemania.

Diagnosis. Traza de madriguera horizontal a oblicua, spreiten en forma de U (enmendado por Knaust, 2013).

Rhizocorallium commune Schmid, 1876

(Lámina 5, figuras A y B)

Sinonimia. Ver Knaust, 2013

Diagnosis. Excavaciones no ramificadas o raramente ramificadas, con orientación preferentemente subhorizontal. Las excavaciones son alargadas, en forma de línea, rectas o sinuosas, y pueden tener estrías longitudinales subparalelas en la pared. Comúnmente están asociadas con pellets fecales (*Coprulos* isp.), que pueden estar dentro del *spreiten* y de los tubos (enmendado por Knaust, 2013).

Material analizado. Un ejemplar en campo y uno recolectado 15/224.

Descripción. Traza en forma cilíndrica y linear en posición horizontal, con presencia de un ligero revestimiento y sin ramificaciones, la forma de spreiten se encuentra ligeramente espaciado y presenta líneas horizontales o segmentos con un sedimento arenoso, donde se observa un movimiento protusivo. Su longitud es de 10 cm aproximadamente y tiene un ancho de 2.5 cm aproximadamente. Se conserva en relieve completo.

Discusión. Se han reconocido dos especies del icnogénero *Rhizocorallium*, considerando como diferencias la forma en que se conservan en el plano de estratificación; *Rhizocorallium jenense* (Zenker, 1836) y *Rhizocorallium commune* (Schmid, 1876). Las trazas encontradas en la Formación Ixtaltepec se asignan a *Rhizocorallium commune*, ya que se encuentran en posición horizontal, común en la icnoespecie y el revestimiento típico alrededor de la traza. Una característica distinguible de la icnoespecie es la presencia de pellets fecales, no observados en la traza descrita, debido posiblemente a la mala preservación del material estudiado. Un icnogénero similar a las trazas descritas es *Beaconites*, pero este icnogénero se caracteriza por su orientación en el sustrato (horizontal), la forma de los surcos o estrías y su forma de U alargada, además de carecer de un revestimiento tubular típico de *Rhizocorallium*.

Rhizocorallium es un icnofósil que se ha asociado a estructuras que representan la actividad combinada de locomoción y alimentación (Fodichnia), ya que el organismo se va alimentando a medida que se desplaza y los surcos que presentan pueden ser realizados mientras el organismo se va desplazando sobre el sustrato. Se ha interpretado a una gran variedad de posibles productores: anélidos (Reis, 1910; Richter, 1927; Schmidt, 1928; Heller, 1930; Hecker, 1965); larvas de insectos (Seilacher, 1955); crustáceos por la presencia de “scratches” (Seilacher, 1986; Rodríguez-Tovar y Pérez-Valera, 2008).

Distribución. La icnoespecie se ha referido desde el Cámbrico temprano hasta el Holoceno (Knaust, 2013). Para el Carbonífero se ha referido en: Estados Unidos (Rindsberg, 1994; Greb y Chesnut, 1996; Maples y Suttner, 1990; Archer y Maples, 1984; Hakes, 1976; Archer, 1984, Rodríguez y Gustshick, 1970; Miller, 1984; Mángano *et al.*, 2002), Argentina (Desjardins, *et al.*, 2010), India (Bhattacharya y Bhattacharya, 2007;

Chakraborty y Bharttacharya, 2005), China (Xia *et al.*, 1993), Alemania (Amler y Bertling, 2010), Polonia (Gluszek, 1998) e Inglaterra (Eagar *et al.*, 1985).

Ambiente. La icnoespecie se ha asociado a registros en ambientes marino-marginales de aguas poco profundas como planicies de marea y estuarios (Hakes, 1976; Miller, 1984; Eagar *et al.*, 1985; Greb y Chesnut, 1996; Mángano *et al.*, 2002) ambientes costeros (Desjardins *et al.*, 2010), también en ambientes de plataforma profunda (Amler y Bertling, 2010) y en ambientes glaciolacustres (Chakraborty y Bharttacharya, 2005). Es un constituyente de la icnofacies Cruziana (Seilacher, 1955; Knaust, 2013), caracterizada por trazas de alimentación predominantemente horizontales en sustratos suaves, aunque su distribución puede estar influenciada por condiciones ambientales específicas (como el tipo de sustrato, energía, oxígeno, nutrientes y salinidad) y por lo tanto su morfología y el tamaño pueden variar (Knaust, 2013).

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 9 API-4 (a 22 m de la base en la unidad API-4). Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

?Rhizocorallium isp.

(Lámina 6, figuras A y B)

Material analizado. Dos ejemplares: FCMP 13/213 y FCMP 13/223.

Descripción. Trazas en forma de U con un spreiten con estrías o surcos bien definidos y una ligera imbricación, sin presencia de un revestimiento. Posee 10 surcos que miden de 2 a 3 mm de ancho cada uno. Se conservan en epirrelieves positivos, siguiendo el plano de estratificación.

Discusión. Los ejemplares examinados se asignan con duda al icnogénero *Rhizocorallium*, ya que, a comparación con las trazas descritas anteriormente, estas no presentan el típico revestimiento alrededor de las estructuras, y sus *spreiten* son muy diferentes y menos espaciados, aparentemente encimados unos sobre otro, estos se encuentran preservados en

epirelieves y sobresalen sobre el sustrato. El estado de preservación no permite hacer otro tipo de precisión, sin embargo, las estrías o surcos bien definidos podrían ser parte de un patrón del icnogénero *Protovirgularia*, ya que en al menos dos de las líneas transversales se observa una forma de chevron (ver lámina 6.A).

Localidad. Arroyo de las Pulgas, nivel 6 API-4 (a 12.5m de la base en la unidad API-4). Formación Ixtaltepec, Chesteriano-Morrowano.

7.2. Tafonomía de la Formación Ixtaltepec

El registro fósil observado se presenta en diferentes niveles y consiste en acumulaciones y en verdaderas concentraciones (Figura 6).

Unidad API-1

Consiste principalmente en caliza con intercalaciones de arenisca de grano fino (Lámina 7, figura A). Se reconocieron tres niveles en su parte superior, cuya fa una está constituida por abundantes braquiópodos y en menor grado por corales solitarios y briozoos, todos ellos preservados mediante permineralizaciones pero con características tafonómicas distintas (Tabla 2).

Nivel 1. Caliza arenosa de 40 cm de espesor de color azul grisáceo, con venillas de recristalización, que se divide en estratos de 10 a 15 cm. Presenta estratificación cruzada y ondulítica. El registro fósil consiste en braquiópodos rinconeliformes y corales solitarios aislados, presentan una buena preservación con mínima alteración, sin selección de tamaños y formas (Lámina 7, figura B).

Nivel 2. Caliza masiva de 40 cm de espesor, de color gris oscuro que intemperiza a gris claro, con estratificación y venillas de recristalización. La fauna en este nivel está compuesta por braquiópodos con las valvas generalmente articuladas, corales solitarios y

colonias de briozoos (Lámina 7, figura C). La calidad de preservación es buena y no presenta alteración

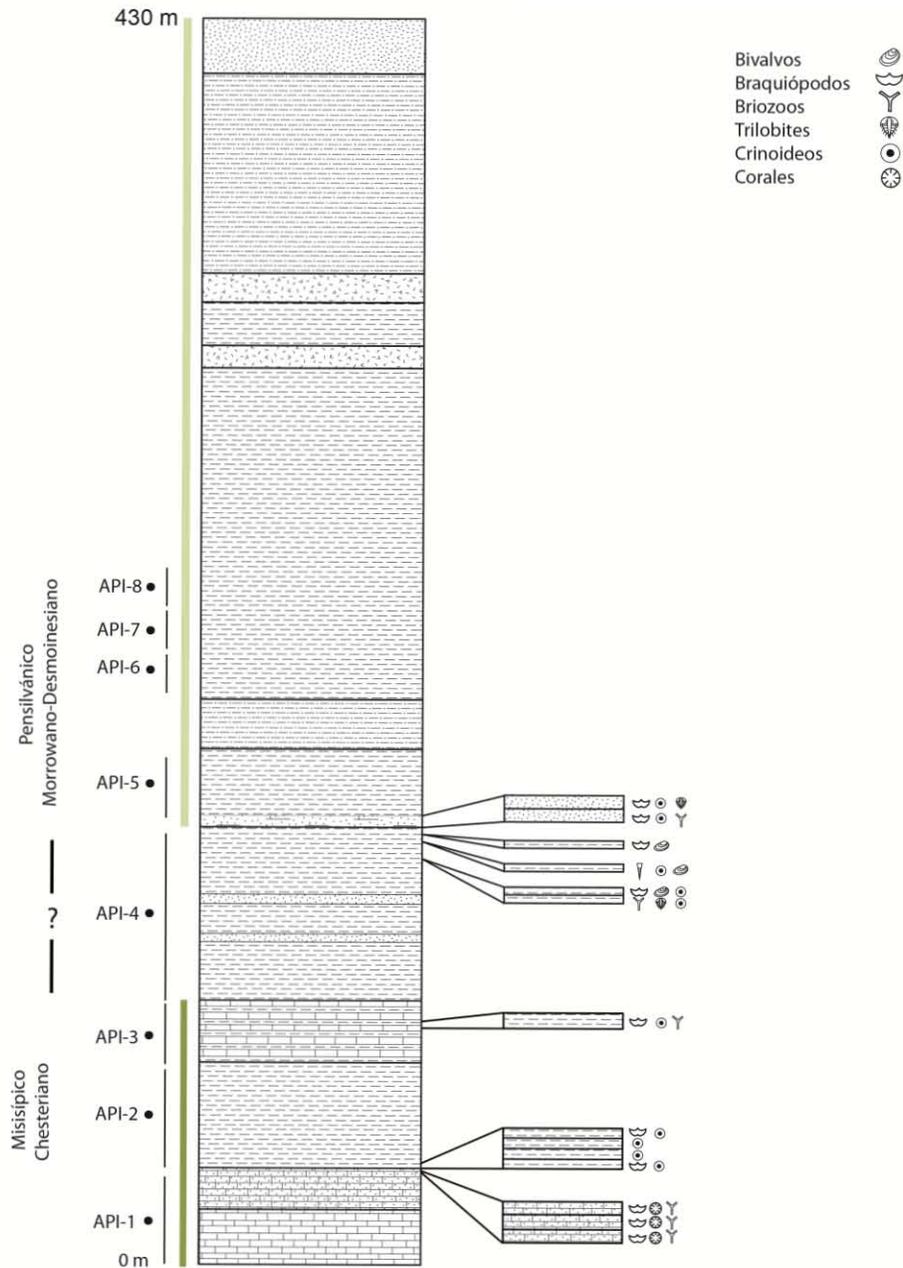


Figura 6. Ubicación de los niveles con registro de fósiles corporales en las unidades estudiadas (API-1 a API-5). Los intervalos temporales están representados a color.

Nivel 3. Caliza color gris oscuro que intemperiza a gris claro, con 15 cm de espesor. Se compone de braquiópodos, briozoos, y corales solitarios que no presentan reorientación, desarticulación y/o fragmentación (Lamina 7, figura D y E). La calidad de preservación es buena, y no presenta alteración.

Tabla 2. Atributos tafonómicos en la Unidad API-1 de la Formación Ixtaltepec.

	Nivel 1	Nivel 2	Nivel 3
Reorientación	25-50%	<25%	<25%
Desarticulación	25-50%	<25%	<25%
Fragmentación	25-50%	<25%	<25%
Desgaste/Disolución	No	No	No
Deformación	No	No	No
Selección de tamaños y formas	No	No	No
Tamaño de los bioclastos	1 a 2 cm	1 a 3 cm	1 a 3 cm
Organismos asociados	braquiópodos, corales solitarios	braquiópodos, corales solitarios, briozoos	braquiópodos, corales solitarios, briozoos

Consideraciones tafonómicas

Las asociaciones de fósiles presentes en la unidad API-1 pueden considerarse como politípicas por la presencia mayoritaria de braquiópodos y en menor proporción corales solitarios y briozoos. El grado de preservación de los organismos y la falta de evidencias de transporte indican que se depositaron *in situ*, por lo tanto, es parte de una comunidad. En una vista lateral, estas concentraciones según su geometría y la clasificación de Kidwell y colaboradores (1986), se pueden clasificar como “beds”, en donde los niveles analizados exhiben un espesor variable y discreto. Según su biofábrica, en sección transversal, se puede clasificar como concordante.

Unidad API-2

Se identificaron cuatro niveles con concentraciones, constituidos en su mayoría por placas de crinoideos y en menor proporción por braquiópodos (Lámina 8, figura A). En los niveles

1, 2 y 3, la litología se compone de lutita color gris oscuro que intemperiza a color verde olivo, presentando concentraciones de placas de crinoideos de aproximadamente 1 a 3 mm, reorientadas en pequeños grupos. No hay evidencias de fragmentación, transporte, desgaste o deformación (Tabla 3).

Nivel 1. Lutita de color gris oscuro que intemperiza a color verde olivo, con acumulaciones de pequeñas placas de crinoideos, preservándose sólo moldes desarticulados, sin evidencias de fragmentación o desgaste, en algunos hallamos deformación (posiblemente a causa de procesos fósil-diagenéticos). Las placas de crinoideos se encuentran asociadas a braquiópodos rinconeliformes (Lámina 8, figura B). La calidad de preservación es buena con mínima alteración.

Nivel 2. Lutita de color gris oscuro que intemperiza a color verde olivo, el tamaño de los bioclastos (placas de crinoideos) es más grande, y los atributos tafonómicos que presentan tiene características similares al nivel 1 (Lámina 8, figura C). La calidad de los restos es de buena preservación con mínima alteración.

Nivel 3. Lutita de color gris oscuro que intemperiza a color verde olivo, las concentraciones de crinoideos presentan organismos de mayor tamaño, con algunas placas articuladas y permineralizadas. A diferencia de los niveles anteriores, los braquiópodos son más abundantes (Lámina 8, figura D). La calidad de preservación es buena con mínima alteración.

Nivel 4. Capas de caliza color gris oscuro que intemperiza a color gris claro. La asociación de organismos consiste en braquiópodos permineralizados tanto con bajo como alto grado de alteración, algunos se encuentran en posición cóncava; también se presentan placas de crinoideos permineralizadas y moldes de las mismas. Los atributos tafonómicos de estas concentraciones son: un bajo grado de reorientación, alta desarticulación, sin evidencias de fragmentación en los crinoideos; una alta fragmentación en forma de detritus, desgaste, disolución y deformación en los braquiópodos (Lámina 8, figura E). La calidad de preservación es buena con alteración.

Tabla 3. Atributos tafonómicos en la Unidad API-2 de la Formación Ixtaltepec.

	Nivel 1	Nivel 2	Nivel 3	Nivel 4
Reorientación	75%	75%	75%	75%
Desarticulación	75%	75%	75%	75%
Fragmentación	No	No	No	Sí
Desgaste/Disolución	No	No	No	No
Deformación	No	No	No	No
Selección de tamaños y formas	No	No	No	No
Tamaño de los bioclastos	1 mm	1-3 mm	3 mm	5mm a 1 cm
Organismos asociados	braquiópodos	crinoideos	braquiópodos y crinoideos	braquiópodos, crinoideos

Consideraciones tafonómicas

Las concentraciones de la unidad AP1-2 se interpretan como monotípicas, dado que están constituidas principalmente por crinoideos y en menor proporción por braquiópodos, las evidencias tafonómicas indican que es una concentración parautóctona, a pesar de la desarticulación que presentan los crinoideos, lo cual puede indicar un cierto grado de transporte, siendo un indicador tafonómico muy sensible, debido a que el esqueleto de los crinoideos está compuesto de placas calcáreas débilmente unidas, lo que propicia que se desarticulen muy fácilmente, unos pocos días después de su muerte, aunque la energía del ambiente sea relativamente baja (Meyer *et al.*, 1989). Con respecto a su biofábrica no se puede establecer una clasificación de acuerdo a los parámetros propuestos por Kidwell y colaboradores en 1986, pero sí se puede hablar de una geometría, ya que los clastos se presentan en lentes que abarcan de unos pocos milímetros a centímetros.

Unidad API-3

La unidad API-3 está compuesta de lutita de tonos abigarrados. La concentración que se analizó se encuentra en un solo nivel, en la parte media de esta unidad (Lámina 9, figura A). Se presentan braquiópodos, briozoos, bivalvos y crinoideos (Quiroz-Barroso y Perrillat, 1997, 1998; Villanueva-Olea, 2011) sin evidencia de reorientación; los braquiópodos tienen una baja desarticulación; sin fragmentación, desgaste o disolución en el resto de los

bioclastos. No hay selección de tamaños y formas en los braquiópodos, reportándose tallas grandes como pequeñas y con espinas de anclaje (Torres-Martínez, 2014), (Lámina 9, figura B). La calidad de preservación es buena y no presenta alteración (Tabla 4).

Tabla 4. Atributos tafonómicos de la Unidad API-3 de la Formación Ixtaltepec.

	Nivel 1
Reorientación	25%
Desarticulación	25%
Fragmentación	No
Desgaste/Disolución	No
Deformación	No
Selección de tamaños y formas	No
Tamaño de los bioclastos	Variable
Organismos asociados	Braquiópodos, briozoos, bivalvos y crinoideos.

Consideraciones tafonómicas

Esta concentración se puede considerar como politípica y depositada *in situ*, ya que los organismos no muestran evidencias de transporte o arrastre, por ejemplo, los braquiópodos que exhiben espinas de anclaje bien conservadas. Tanto el tipo de biofábrica como la geometría son atributos que no se pudieron observar, dadas las condiciones del material.

Unidad API-4

Está constituida por lutita de color gris oscuro. El registro fósil que se presenta en esta unidad no se puede considerar como concentraciones, ya que es escaso, encontrándose restringido a la parte superior, en los niveles 10, 11, 12 y 13 (Lámina 10, figura A). Cada nivel presenta diferencias notables entre una acumulación y otra, por lo que se hacen consideraciones para cada caso (Tabla 5).

Tabla 5. Atributos tafonómicos de la unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec.

	Nivel 10 y 11			Nivel 12	Nivel 13
Reorientación	>75%	>75%	>75%	>25%	>75%
Desarticulación	75%	75%	75%	<25%	75%
Fragmentación	No	<50%	No	No	50%
Desgaste/Disolución	No se observa	No se observa	No se observa	No	<75%
Deformación	No se observa	No se observa	No se observa	No	Si
Selección de tamaños y formas	No	No	No	No	No
Tamaño de los bioclastos	5mm	5 a 2 mm	1 cm a 5 mm	Variable	Variable
Organismos asociados	briozoos, trilobites, crinoideos	braquiópodos, crinoideos, bivalvos	braquiópodos, bivalvos, crinoideos	hiolítidos, crinoideos, bivalvos	bivalvos, braquiópodos

Niveles 10 y 11 (a 36 y 37 metros de la base de la unidad API-4). Litológicamente se componen de arenisca fina de color café. Las acumulaciones de organismos se encuentran muy aglutinadas en forma de lentes, hallando en éstos braquiópodos, crinoideos, briozoos y trilobites con desarticulación y fragmentación (50-75%), la selección de tamaños de los bioclastos es de 2 a 5 mm. Hay una alternancia de estratos, por debajo de estas acumulaciones se hallan moldes de bivalvos y braquiópodos y por encima colonias de briozoos (Lámina 10, figura B). Las acumulaciones de estos niveles se pueden diferenciar como sigue:

a) Braquiópodos y briozoos. Es una acumulación en donde se observa que los organismos están desarticulados, fragmentados y reorientados. Se conservan pigidios de trilobites y algunos fragmentos de briozoos (Lámina 10, figura C).

b) Braquiópodos y crinoideos. Los atributos tafonómicos son poco apreciables, ya que sólo se conservaron moldes y se observan en un plano transversal, al hacer un corte lateral, por la mala preservación del material, estos atributos se pierden (Lámina 10, figura D).

c) Bivalvos. Se presentan como lentes y formando un canal con presencia de desarticulación y reorientación, no se observan evidencias de fragmentación, desgaste, disolución o selección de tamaños y formas (Lámina 10, figuras E y D). La calidad de preservación en las tres acumulaciones es mala y presenta alteración.

Consideraciones tafonómicas

Es una acumulación politípica, por el modo de conservación de los organismos se puede apreciar que fueron transportados fuera de su lugar de origen, tratándose de una acumulación *ex situ* y alóctona de origen sedimentológico. En cuanto a la biofábrica se puede clasificar como “stacking”, y la geometría se presenta en lentes. Se observan estas acumulaciones en tres niveles, interpretándose que fueron depositadas de manera episódica.

Nivel 12 (a 40 metros de la base de la unidad API-4). Litológicamente compuesto de lutita color gris que intemperiza a verde olivo, es una acumulación de organismos con bivalvos, hiolítidos y crinoideos, estos últimos están articulados y se conserva el cáliz. Los organismos se encuentran aislados. No se observan evidencias de desarticulación, reorientación, fragmentación, desgaste o deformación y se conservan en moldes. La calidad de preservación es buena y sin alteración.

Consideraciones tafonómicas

Se trata de una acumulación incipiente politípica y por la posición en que se encontraron la mayoría de los organismos se puede interpretar que se trata de una concentración *in situ* y autóctona, de origen biogénico, que no sufrió transporte previo. Hay presencia de hiolítidos (Lámina 11, figura A). En este nivel se encontró la presencia de bivalvos de los géneros *Ectogrammysia* (Lámina 11, figura B) *Phestia* bien conservado (Lámina 11, figura C), otros bivalvos con las dos valvas preservadas del género *Septimyalina* (Lámina 11, figura D). Los hiolítidos se encontraron bien preservados y sin evidencias que muestren algún transporte previo a su depositación. En cuanto a los crinoideos, se encontraron ejemplares completos bien preservados y con tamaños muy pequeños, aunque solo se tratan de moldes.

Nivel 13 (a 42 metros de la base de la unidad API-4). Litológicamente compuesto de lutita color gris que intemperiza a verde olivo, la concentración se conforma de braquiópodos productivos mal conservados, con bivalvos pectínidos, y pequeñas placas de crinoideos. Los braquiópodos y presentan una alta desarticulación, sin evidencias de fragmentación, selección de tamaños y formas, pero si con evidencias de deformación y disolución en algunas partes de las conchas, observándose fragmentos de otros organismos que no se reconocen (Lámina 11, figura E). La calidad de preservación es mala con presencia de alteración.

Consideraciones tafonómicas

Se trata de una concentración politípica, alóctona y de origen sedimentológico, esto por los rasgos tafonómicos que presentan los bioclastos. En unidades superiores se encuentran verdaderas comunidades de los organismos que con anterioridad se han mencionado y que posiblemente por eventos de transporte fueron depositados en la parte superior de la unidad API-4.

Unidad API-5

Lutita interperizada de color verdoso. El material analizado se restringe a la parte basal de la unidad API-5 de la Formación Ixtaltepec (Lámina 12, figura A), litológicamente se compone de arenisca y lutita arenosa con presencia de ondulitas (Tabla 6).

Nivel 1. Se trata de una concentración de braquiópodos con reorientación, desarticulación y sin presentar signos de fragmentación, desgaste, disolución o deformación de los clastos, el tamaño de los bioclastos es de 10 mm aproximadamente (Lámina 12, figura B). La calidad de preservación es buena y no presentan alteración.

Nivel 2. Se trata de una concentración de braquiópodos bien conservados, sin evidencias de reorientación, fragmentación, desgaste, disolución o deformación de los clastos,

encontrándose pigidios de trilobites y placas de crinoideos (Lamina 12, figuras C y D). La calidad de preservación es buena y no presentan alteración.

Tabla 6. Atributos tafonómicos de la Unidad API-5 de la Formación Ixtaltepec.

	Nivel 1	Nivel 2
Reorientación	25%	25%
Desarticulación	25%	25%
Fragmentación	No	No
Desgaste/Disolución	No	No
Deformación	No	No
Selección de tamaños y formas	No	No
Tamaño de los bioclastos	10 mm	20 mm
Organismos asociados	braquiópodos	braquiópodos, trilobites, crinoideos

Consideraciones tafonómicas

Por las características tafonómicas que presentan los organismos, se puede inferir que se depositaron *in situ* y se trata de comunidades de origen biogénico. La biofábrica de los clastos no fue posible observarla en un plano transversal, pero en una vista de planta se pudo observar su geometría tratándose de “beds” bien desarrollados.

7.3. Análisis de difracción de Rayos X (DRX)

Se analizaron tres muestras provenientes de la unidad API-4, las cuales se eligieron de la parte inferior, media y superior de la unidad. Los resultados de la roca total que arrojó el difractómetro para las muestras son los siguientes:

- Muestra UA-1 217 (parte inferior de la unidad)
- Muestra UA-1 M21 (parte media de la unidad)
- Muestra UA-1 13-249 (parte superior de la unidad).

En general, las muestras se caracterizan por el predominio de cuarzo (SiO₂), con picos en la parte de las arcillas. Los contenidos de arcillas que se encuentran presentes en la muestra

son del grupo mica-illita, esmécita, clorita o vermiculita. Entre los feldespatos se registró plagioclasa intermedia (Figura 7 y Tabla 7).

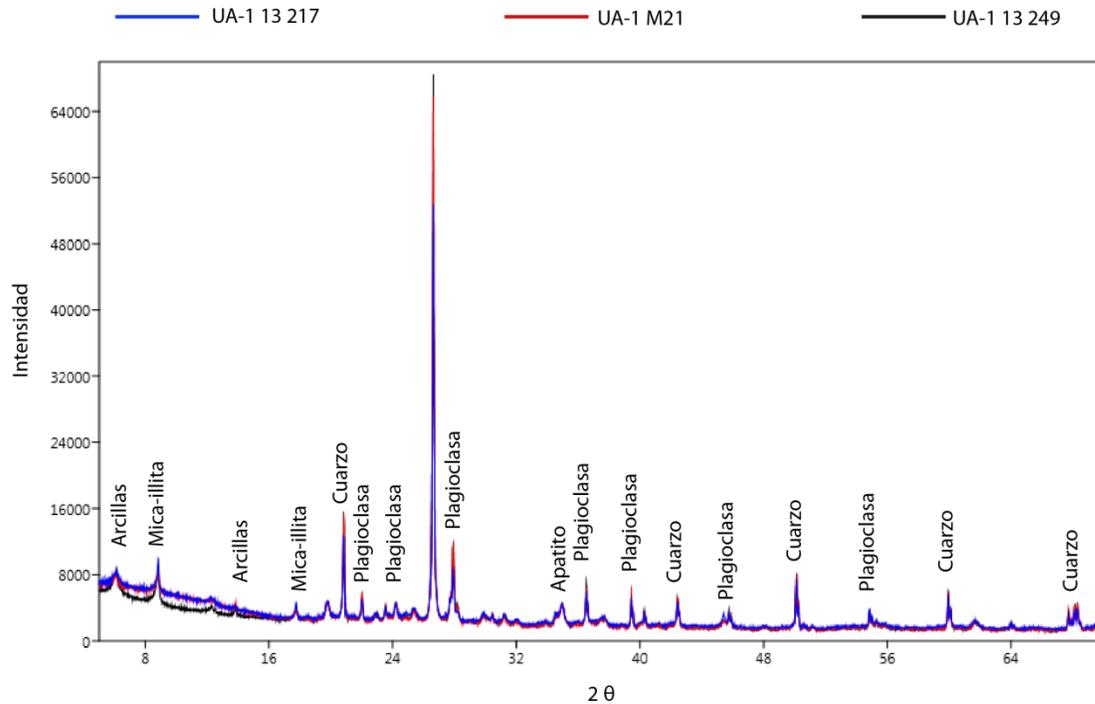


Figura 7. Diagramas de DRX, de las muestras analizadas donde se observa con claridad el predominio de cuarzo acompañado por arcillas y plagioclasas, en donde la intensidad es la difracción y 2θ es el ángulo de difracción.

De acuerdo a lo anterior, las muestras analizadas de la unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec se componen de arcillas con alto contenido de cuarzo, plagioclasas y filosilicatos de distinta naturaleza, presentando una alta similitud mineralógica. Según estas características, se puede nombrar a la roca como una lutita con cuarzo filosilicatos de origen detrítico.

Tabla 7. Resultados de las fases minerales identificadas en las muestras analizadas.

Muestra	Clave	Fases identificadas	Ficha PDF	Semi Cuantitativo
1	UA-1 13 217	Cuarzo: SiO ₂	46-1045	50
		Feldespato de tipo plagioclasa intermedia: CaNa(AlSi) ₂ Si ₂ O ₈	33-311	26
		Filosilicatos a ~ 10Å (probablemente del grupo de la mica-ilita)		24F
		Filosilicatos a ~ 1Å (esmectita, clorita o vermiculita)		
2	UA-1 M21	Cuarzo: SiO ₂	46-1045	64
		Feldespato de tipo plagioclasa intermedia: CaNa(AlSi) ₂ Si ₂ O ₈	33-311	30
		Filosilicatos a ~ 10Å (probablemente del grupo de la mica-ilita)		6F
		Filosilicatos a ~ 14Å (esmectita, clorita o vermiculita)		
3	UA-3 13 249	Cuarzo: SiO ₂	46-1045	60
		Feldespato de tipo plagioclasa intermedia: CaNa(AlSi) ₂ Si ₂ O ₈	33-311	33
		Filosilicatos a ~ 10Å (probablemente del grupo de la mica-ilita)		7F
		Filosilicatos a ~ 14Å (esmectita, clorita o vermiculita)		

8. Discusión

8.1. Implicaciones paleoambientales relacionadas con el análisis icnológico de la Unidad API-4

Las icnofacies reflejan las condiciones ambientales que existían durante la formación y la fosilización de las trazas fósiles, por lo que resultan muy útiles para determinar la batimetría en un ambiente de depósito (Seilacher, 1967b) debido a que, en términos generales, se repiten en el tiempo geológico cuando las condiciones paleoambientales son recurrentes (Frey y Pemberton, 1984). Sin embargo, no siempre es fácil atribuir una traza fósil a una icnofacies particular, ya que se deben considerar todos los datos posibles tanto sedimentológicos como de los icnogéneros más representativos, debido a que la gama ambiental de algunas trazas fósiles puede cambiar a través del tiempo, por ejemplo, la migración de las trazas en ambientes marinos someros a ambientes profundos (Crimes y Fedonkin, 1994). Además, el reconocimiento de una icnofacies puede resultar difícil debido a las influencias de diversos factores físicos sobre la formación y la fosilización de trazas fósiles (Frey *et al.*, 1990), por ejemplo, cuando la tasa de sedimentación es baja, los rastros de edades más antiguas pueden ser borrados más tarde por la bioturbación reciente (Abbassi, 2007). Las trazas fósiles que se identificaron en la unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec tienen algunos elementos de las icnofacies *Cruziana* (*Lockeia*, *Protovirgularia*, *Rhizocorallium*) y de la icnofacies *Mermia* (*Cochlichnus*, *Gordia*, *Planolites*) como puede observarse en la Figura 1, pero no se pueden asignar con seguridad a ninguna de éstas, ya que la diversidad es baja y no están representados la mayoría de los icnogéneros que caracterizan a estas icnofacies (*Cruziana* y *Mermia*, respectivamente). Por otra parte, la icnofacies *Cruziana* se caracteriza principalmente por desarrollarse en una plataforma somera, entre el nivel de oleaje normal y el nivel de oleaje de tormenta, pero también se ha reconocido en ambientes someros de energía baja a moderada como lagunas costeras y estuarios (Seilacher, 1964), mientras que la icnofacies *Mermia* corresponde a medios continentales permanentemente subacuáticos (ambientes lacustres).

En cuanto a la litología se puede resaltar, sobre todo en la parte inferior y media de la unidad API-4, la presencia de estructuras sedimentarias predominantemente de ondulitas de

interferencia con icnofósiles (Lámina 13, figuras C, D, E) y estratificación de tipo flaser (Lámina 13, figura E). Estas estructuras se han referido usualmente para ambientes de planicies de marea que son sistemas geológicamente efímeros que dependen de las fluctuaciones en el nivel del mar relacionadas con las mareas y en los que suceden eventos cíclicos de erosión, de depósito y recolonización (Reise, 1985).

El registro icnológico en la Formación Ixtaltepec es similar a las icnofaunas relacionadas a ambientes someros, que se distinguen por tener una baja icnodiversidad, formas típicamente encontradas en ambientes marinos, dominio de trazas epifaunales en lugar de trazas infaunales, estructuras simples producidas por generalistas tróficos, mezcla de trazas verticales y horizontales, abundancia de algunos icnotaxa y presencia de galerías mono específicas que se han reconocido en las icnofacies de Cruziana y Skolithos (Mángano y Buatois, 2004).

Etologicamente la icnofauna que se encuentra en la unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec, consiste de trazas de alimentación y pastoreo (pasichnia), de locomoción (repichnia), de descanso (cubichnia) y de alimentación (fodinichnia). Como posibles productores se asocian a nemátodos (*Cochlichnus* y *Gordia*), bivalvos (*Lockeia* y *Protovirgularia*) y a organismos vermiformes (*Planolites* y *Rhizocorallium*).

Las icnoespecies reconocidas se encuentran distribuidas en tres icnoasociaciones:

ICNOASOCIACIÓN 1. Se presenta en la parte inferior de la unidad API-4 (niveles 2 y 3) y representa la parte más diversa, se compone de *Cochlichnus anguineus*, *Lockeia siliquaria*, *Lockeia* isp. *Gordia* isp. y *Protovirgularia* isp., asociadas e intercaladas con capas finas de ondulitas de interferencia, compuestas litológicamente de lutita, lo que indica que el ambiente de depósito fue somero de poca profundidad y con una baja tasa de sedimentación, estas condiciones dieron lugar a la colonización de las trazas fósiles.

El sustrato en este nivel juega un papel muy importante en cuanto a la presencia de los icnogéneros, por ejemplo, en el caso de *Protovirgularia*, para que pueda darse un buen desplazamiento del organismo productor, se necesita un sustrato suave, ya que mediante el

mecanismo de “push and pull”, es como dejan esas trazas en forma de chevrón o espiga (Figura 8).

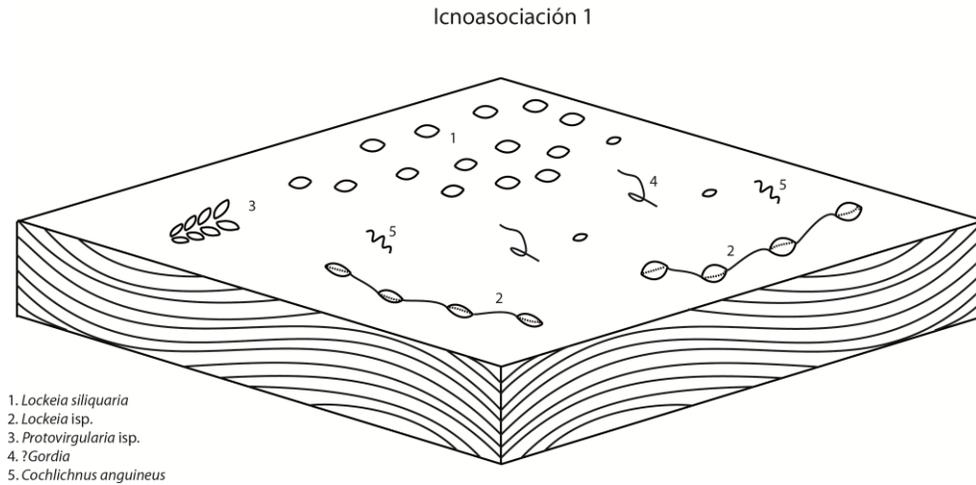


Figura 8. Representación de la icnoasociación 1.

Icnoasociación 2. Se presenta en la parte media de la unidad API-4 (niveles 4 a 7) y es diversa y abundante en icnogéneros. Los icnogéneros representados son *Lockeia siliquaria*, *Lockeia* isp., *Planolites* isp., *Rhizocorallium commune* y ?*Rhizocorallium* isp. Hay una alternancia de lutita y arenisca, lo que dio lugar a la distribución de los icnogéneros en diferentes niveles (Figura 9).

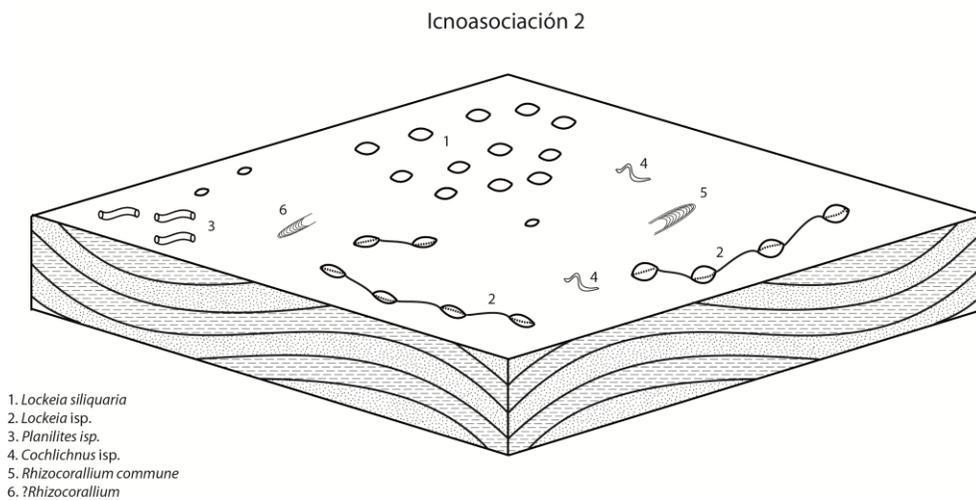


Figura 9. Representación de la icnoasociación 2.

Icnosociación 3. Se presenta en la parte media-superior de la unidad API-4 (niveles 8 y 9) y está representada por dos icnogéneros: *Lockeia siliquaria* y en menor abundancia *Lockeia* isp. La composición litológica, es principalmente lutita con intercalaciones de ondulitas, indica que la energía y la tasa de sedimentación fueron bajas, permitiendo el desarrollo de las trazas fósiles (Figura 10).

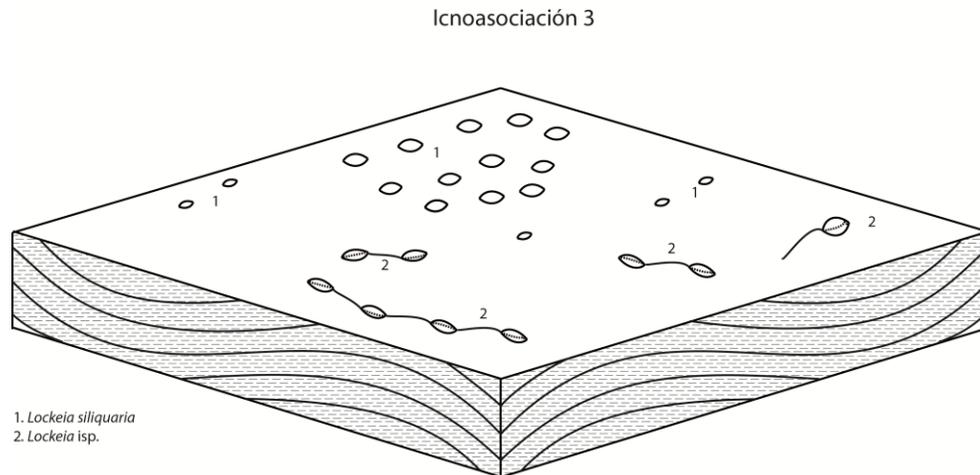


Figura 10. Representación de la icnosociación 3.

En los niveles 1 al 5 de la unidad API-4, la intercalación de estratos de icnofósiles y ondulitas de interferencia, indicarían condiciones oscilantes ó de estrés ambiental. Este patrón de distribución de los estratos se ha apreciado en otras localidades con la presencia de trazas de locomoción de bivalvos (*Lockeia* isp.) que se asocian a condiciones de depósito de planicies de marea como en el Miembro Stull Shale del Carbonífero superior de Kansas (Mángano *et al.*, 1998). Las planicies de marea estuarinas salobres o los sistemas de bahía son caracterizados por una baja icnodiversidad marina, aunque en áreas de agua dulce dentro de los estuarios pueden presentar una alta icnodiversidad producida por fauna continental (Pemberton y Wightman; 1992, Mángano *et al.*, 1998), que no está presente en la unidad API-4.

8.2. Implicaciones paleoambientales relacionadas con el análisis tafonómico

Las características tafonómicas analizadas y los modelos utilizados para cada unidad de la parte inferior y media de la Formación Ixtaltepec, indican que hay diferencias en las concentraciones y acumulaciones de los fósiles.

En estudios previos de la Formación Ixtaltepec, para los niveles API-1 y API-2 que se componen principalmente de caliza y calcarenita, se ha referido la presencia de corales rugosos, braquiópodos, briozoos y crinoideos (Sour-Tovar, 1994; Villanueva-Olea *et al.*, 2011), sugiriendo que las condiciones en las que se dio el depósito fue en un ambiente somero, de aguas claras, con un sustrato arenoso y con precipitaciones de carbonatos, alta productividad, un nivel energético medio y un aporte de terrígenos moderado (Peña-Salinas, 2014; Torres-Martínez, 2014). Las muestras observadas y sus características tafonómicas (concentraciones *in situ* y parautóctonas) nos indican que la parte superior de la unidad API-1 y la parte inferior de la API-2 se hallaban en la plataforma exterior, en condiciones someras. Además, recientemente se ha reportado la presencia de algas calcáreas, foraminíferos y gasterópodos (González-Mora, 2014), resaltando las condiciones someras y la influencia arrecifal; el resto de la unidad API-2 muestra una mayor profundidad, indicada por la presencia de placas de crinoideos suspendidas en una matriz de calcilita.

En la unidad API-3, se ha referido la presencia de briozoos, bivalvos y crinoideos (Quiroz Barroso y Perrilliat, 1997, 1998; Villanueva-Olea, 2012). Torres-Martínez en 2014, menciona un ambiente de depósito fondo lodoso, baja energía y alta productividad, con un aporte continuo de terrígenos, principalmente de arcillas, de acuerdo a las asociaciones faunísticas que se encuentran se ha relacionando al depósito con un ambiente de prodelta.

En la unidad API-4, las estructuras sedimentarias (ondulitas) asociadas a capas con contenido icnológico, son típicas de una planicie de marea. La baja diversidad parece indicar condiciones de estuario salobre o bahía, con aportes esporádicos de restos de plantas. En niveles superiores están presentes fósiles corporales de crinoideos pequeños, fragmentos de trilobites, y hiolítidos. Estos últimos son referidos por vez primera para el Carbonífero de México y su presencia en estas capas es importante, ya que se trata de

organismos marinos solitarios, epibentónicos, detritívoros no especializados y prácticamente sésiles, que ocupaban medios de energía baja (Martinell *et al.*, 2009) disaeróbicos y que comúnmente se encuentran asociados con bivalvos, crinoideos y braquiópodos; en el nivel 12 están asociados a bivalvos nuculoideos y a crinoideos, todos ellos son de tallas pequeñas, lo cual puede indicar estrés ambiental por fluctuaciones en la oxigenación, debidas a condiciones disaeróbicas y a un cambio batimétrico en el ambiente, como se ha referido para algunas localidades del Carbonífero superior, incluyendo el Mid-continent de Estados Unidos (Boardman *et al.*, 1984; Kammer *et al.*, 1986).

En las unidades API-5 y superiores se presentan géneros de briozoos y de braquiópodos productidos que son abundantes en aguas someras, por lo que se ha considerado que su depósito ocurrió en un ambiente de tipo periarrecifal de baja energía, con fondo lodoso, bien iluminado y de aguas cálidas, de plataforma externa.

Esto concuerda con las primeras descripciones ambientales, en donde Pantoja-Alor (1970), menciona que durante el Misisípico se inicia una transgresión marina, relacionada con depósitos arrecifales (unidad API-1), también menciona que la abundancia de sedimentos arcillosos con intercalaciones de arenisca en la Formación Ixtaltepec es un indicio de un hundimiento paulatino de la cuenca, con periodos de máximo acarreo de materiales o cambios en la línea de costa. La unidad API-4 indica una etapa de somerización cuya evidencia son los icnofósiles y la presencia de plantas fósiles, asociados a ondulitas de interferencia y estratificación tipo flaser.

Por otra parte, la mayoría de los icnofósiles estudiados proveen información de la existencia de organismos que por ser de cuerpo blando no han dejado un registro corporal, lo que provee información adicional para el conocimiento de la diversidad biológica que existió en el área de estudio durante el Carbonífero tardío (Figura 11).

Ambientes de depósito en la Formación Ixtaltepec

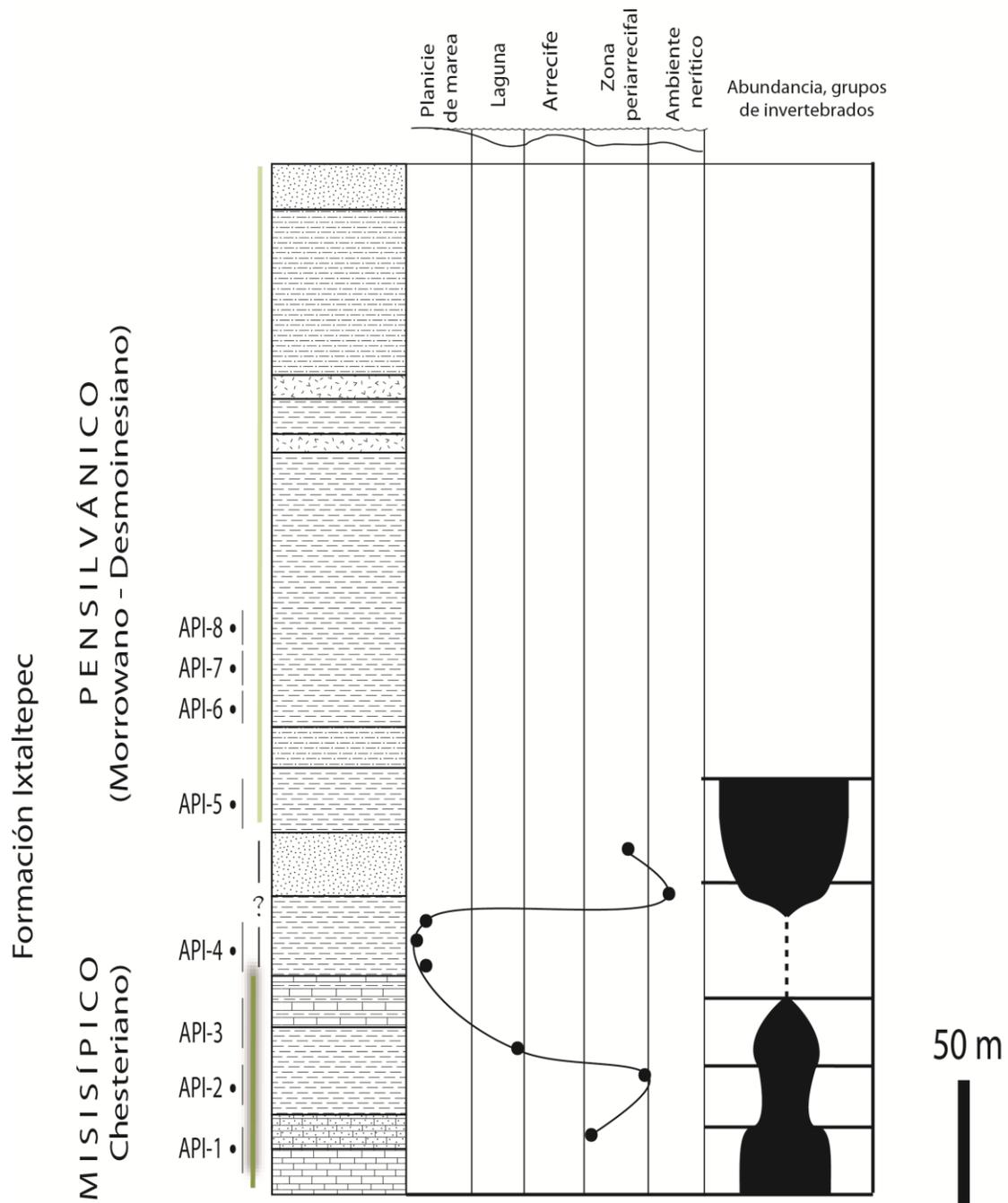


Figura 11. Representación hipotética de los ambientes de depósito en la Formación Ixtaltepec y representación de la abundancia de grupos de invertebrados que han sido referidos en dicha formación.

9. Conclusiones

De acuerdo con la hipótesis planteada en las que se considera a la Formación Ixtaltepec como una representación de varios ambientes sedimentarios (prodelta, arrecife, periarrecifal y subambientes neríticos con gran aporte de terrígenos), se puede concluir que el análisis icnológico y tafonómico nos dan evidencias de esta diversidad ambiental.

El estado de preservación de los icnofósiles en la unidad API-4 no permitió una descripción completa, dificultando su asignación y en algunos casos sólo llegando a nivel de icnogénero.

Se reconocieron tres icnoasociaciones, con elementos de las icnofacies Cruziana y Mermia, no pudiéndose asignar con certeza a una de ellas por la ausencia de los icnogéneros tipo. No obstante, lo anterior, el registro de los icnofósiles en la unidad API-4 de la Formación Ixtaltepec tiene un valor paleoambiental importante, ya que documentan aspectos relacionados con parámetros físicos y es evidencia de una fauna anteriormente registrada para la parte inferior de la unidad y otra que no ha dejado fósiles corporales (nemátodos y otros organismos vermiformes).

La icnodiversidad en general es baja, con abundancia moderada y en ella están representadas varias etologías: trazas de alimentación y pastoreo (pasichnia), de locomoción (repichnia), de descanso (cubichnia) y de alimentación (fodinichnia). Los posibles productores se asocian a nemátodos (*Cochlichnus* y *Gordia*), bivalvos (*Lockeia* y *Protovirgularia*), organismos vermiformes (*Planolites* y *Rhizocorallium*). Con estas características se concluye que se trata de una icnofauna que se desarrolló en un ambiente somero asociado a una planicie de marea.

El análisis tafonómico permitió ver la diferencia en cuanto a la existencia de los fósiles corporales y los icnofósiles, estos últimos presentes en la parte inferior y media de la unidad API-4 que indica una somerización del ambiente. También se observó que en la

parte superior de la misma unidad hay una nueva profundización de la cuenca, por la presencia de organismos netamente marinos.

Las estructuras sedimentarias y el registro de los icnofósiles, podrían indicar que hubo eventos alternos de depósito de sedimentos y de colonización de los organismos.

El análisis de Difracción de Rayos X (DRX), ayudó a conocer la naturaleza mineralógica de las rocas en la unidad API-4, siendo los principales componentes cuarzo, contenidos de arcillas del grupo mica-illita, esméctita, clorita o vermiculita y feldespatos de tipo plagioclasas intermedias. Para profundizar en este tipo de análisis se propone realizar un análisis extra de DRX de los componentes de las arcillas, para conocer sus porcentajes y así poder dar una interpretación paleoambiental precisa.

Sumado al registro icnológico y tafonómico de la Formación Ixtaltepec, se reporta por primera vez para el Carbonífero superior del área de Nochixtlán la presencia de hiolítidos, grupo que representa en algunos casos condiciones disaeróbicas.

10. Bibliografía

- Abbassi, N. 2007. Shallow marine trace fossils from Upper Devonian sediments of the Kuh-E Zard, Zefreh area, Central Iran. *Iranian Journal of Science and Technology (Sciences)*, 31(1): 23-33.
- Aceñaloza, F.G., Buatois, L.A. 1991. Trazas fósiles del Paleozoico superior continental argentino. *Ameghiniana*, 28:89-108.
- Alonso-Muruaga, P.J., Buatois, L.A., Limarino, C.O. 2013. Ichnology of the Late Carboniferous Hoyada Verde Formation of western Argentina: exploring postglacial shallow-marine ecosystems of Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 369:228–238.
- Amler, M.R.W., Bertling, M. 2010. Kleine Spur-große Bedeutung: ein neues Spurenfossil aus den Posidonienschiefern von Laisa. *Hessen Archäologie*, 2010: 11–14.
- Angulo, S., Buatois, L.A. 2012. Ichnology of a Late Devonian–Early Carboniferous low-energy seaway: The Bakken Formation of subsurface Saskatchewan, Canada: Assessing paleoenvironmental controls and biotic responses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 315–316: 46-60.
- Archer, A.W. 1984. Preservational control of trace-fossil assemblages: Middle Mississippian carbonates of south-central Indiana. *Journal of Paleontology*, 58: 285-297.
- Archer, A.W., Maples, C.G. 1984, Trace-fossil distribution across a marine-to-nonmarine gradient in the Pennsylvanian of southwestern Indiana: *Journal of Paleontology*, 58:448-466.

- 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, México: 42-51.
- Balistieri, P. Netto, R.G. 2002. A Glossifungites suite in deposits of the Itararé Group (Upper Carboniferous-Lower Permian of Paraná Basin) at Mafra region, North of Santa Catarina State, Brazil. Ichnotaxonomy, and paleoecological and stratigraphical constraints. *Acta Geologica Leopoldensia*, 55:91-106.
- Balistieri, P.R.M.N., Netto, R.G., Lavina, E.L.C. 2002, Ichnofauna from the Upper Carboniferous-Lower Permian rhythmites from Mafra, Santa Catarina State, Brazil: Ichnotaxonomy: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 4:13–26.
- Bandel, K. 1967. Trace fossils from two Upper Pennsylvanian sandstones in Kansas. The University of Kansas, *Paleontological Contributions* 18: 1–13.
- Barbro, M.B. 2008. Linguliform Brachiopods from the terminal Cambrian to lower Ordovician Tiñu section, Mexico. (Student paper). Uppsala universitet Uppsala: Institutionen för geovetenskaper, 32 pp.
- Behrensmeyer, A. K., Kidwell, S. M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 105-119.
- Behrensmeyer, A. K., Kidwell, S. M., Gastaldo, R. A. (2000). Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, 26(4): 103-147.
- Bella, S. D., Céspedes, D. A. M. 1995. Aplicación de las técnicas mineralógicas y petrológicas a la arqueometría. Estudio de materiales del dolmen de Alberite (Villamartín, Cádiz). *Zephyrus*, 48.

- Bhattacharya, B., Bhattacharya, H.N. 2007. Implications of trace fossil assemblages from late Paleozoic glaciomarine Talchir Formation, Raniganj Basin, India. *Gondwana Research*, 12: 509–524.
- Billings, E., 1862. New species of fossils from different parts of the lower, Middle and Upper Silurian rocks of Canada. *Paleozoic Fossils*, Pamphlet of the Geological Survey of Canada, 1: 96-168.
- Boardman, D.R., Mapes, R.H., Yancey, T.E., Malinky, J.M. 1984: A new model for the depth-related allogenic community succession within North American Pennsylvanian cyclothems and implications on the black shale problem. *In* Hyne, N. J. (ed.), *Limestones of the Mid-Continent*. Tulsa Geological Society Special Publication 2:141-182.
- Bown, T.M., Ratcliffe, B.C. 1988. The origin of *Chubutholites* Ihering, ichnofossils from the Eocene and Oligocene of Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology* 62 (1): 163-167.
- Brandt, D.S. 1989. Taphonomic grades a classification for fossiliferous assemblages and implications for paleoecology: *Palaios*, 4:303-309.
- Brett, C.E., Baird G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation: *Palaios* 1: 207-227.
- Brett, C.E., Speyer, S.E. 1990. Taphofacies. *In* Briggs, D.E.G., Crowther P.R. (eds.), *Paleobiology: A synthesis*: Blackwell Scientific Publications, Oxford, 258-262.
- Bromley, R. G. 1996. *Trace fossils: biology, taphonomy and applications*. Segunda edición. Chapman y Hall, London.
- Bromley, R G., Asgaard, U. 1979. Triassic freshwater ichnocoenoses from Carlsberg Fjord, East Greenland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 28: 39-80.

- Bromley, R. G., Asgaard, U. 1991. Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia*, 24(2): 153-163.
- Bromley, R.G., Asgaard, U. 1993. Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change. *Geologische Rundschau* 82: 276-280.
- Bromley, R.G., Pemberton, S.G., Rahmani, R.A. 1984. A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology* 58 (2): 488-498.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 1990. Una asociación de trazas fusiles de Carbonico lacustre del área de Las Jumes, Catamarca, Argentina: Su comparación con la icnofacies de Scoyenia. 5 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Serie Correlación Geológica 7:77-81.
- Buatois, L. A., Mángano, M.G. 1993. Trace fossils from a Carboniferous turbidite lake: implications for the recognition of additional nonmarine ichnofacies. *Ichnos*, 2:237-258.
- Buatois, L. A., Mángano, M. G. 1995. The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine *Mermia* ichnofacies: An archetypical subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces*, 4(2):151-161.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. 1998. Trace fossil analysis of lacustrine facies and basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 140: 367-382.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. 2004. Animal–substrate interactions in freshwater environments: applications of ichnology in facies and sequence stratigraphic analysis of fluvio-lacustrine successions. In McIlroy, D., (ed.). Geological Society of London, Special Publication 228: 311–333.

- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2007, Invertebrate ichnology of continental freshwater environments. In Miller, W., III, ed., Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects: Amsterdam, Elsevier, p. 285–323.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. 2008. Trazas fósiles. En: Camacho, H. (ed.), Invertebrados Fósiles, 751-785.
- Buatois L., Mángano, M.G. 2011. Ichnology: Organism-Substrate Interactions in Space and Time. xii + 358 pp.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Aceñolaza, F.G. 2002. Trazas fósiles: Señales de comportamiento en el registro estratigráfico. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew. 382 pp.
- Buatois, L. A., Jalfin, G., Aceñolaza, F. G. 1997. Permian Nonmarine Invertebrate Trace Fossils from Southern Patagonia, Argentina: Ichnologic Signatures of Substrate Consolidation and Colonization Sequences. *Journal of Paleontology*, 71(2):324–336.
- Buatois, L. A., Mángano, M. G., Maples, C. G., and Lanier, W. P. 1998. Ichnology of the Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: The Tonganoxie Sandstone, Buildex Quarry, eastern Kansas, USA. *Journal of Paleontology*, 72 (1): 152–180.
- Buitrón-Sánchez, B. E. y Rivera C.E. 1984. Lingúlidos (Brachiopoda-Inarticulata) del Ordovícico de Oaxaca, México: II Congreso Latinoamericano de Paleontología, 54-61.
- Carmona, N.B., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Bromley, R.G. 2008. Ichnology of the Lower Miocene Chenque Formation, Patagonia, Argentina: animal - substrate interactions and the modern evolutionary fauna. *Ameghiniana*, 45(1): 93-122.

- Carmona, N.B., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Ponce, J.J. 2010. Taphonomy and paleoecology of the bivalve trace fossil *Protovirgularia* in deltaic heterolithic facies of the Miocene Chenque Formation Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, 84:730–738.
- Castillo-Espinoza, K.M. 2008. Cefalópodos de la formación Santiago, Misisípico de la región de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 58 pp.
- Castillo-Espinoza, K.M. 2013. Sistemática de braquiópodos, cefalópodos y crinoideos del misisípico medio de la formación Santiago, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca: Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 112 pp.
- Castillo-Espinoza, K.M., Escalante-Ruíz, A.R., Quiroz-Barroso, S.A., Sour-Tovar, F., Navarro-Santillán, D. 2010. Nuevos invertebrados del Viseano (Mississippiano), Formación Santiago, Oaxaca, sudeste de México: X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología. Asociación Geológica Argentina, La Plata, 145 pp.
- Chakraborty, A., Bhattacharya, H.N. 2005. Ichnology of a late Paleozoic (Permian-Carboniferous) glaciomarine deltaic environment, Talchir Formation, Saharjuri Basin, India. *Ichnos*, 12: 31–45.
- Crimes, T.P., Fedonkin, M.A. 1994. Evolution and dispersal of deep sea traces. *Palaios*, 9, 74-83.
- Crimes, T.P., Goldring, r., Homerwood, P., Stuijvenberg, J.V., Winkler, W. 1981. Trace fossils assemblages of deep-sea fan deposits, Gurnigel and Schlieren flysch (Cretaceous-eocene), Switzerland. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 47:953-995.

- Desjardins, P. R., Buatois, L. A., Mángano, M. G., Limarino, C. O. 2010. Ichnology of the latest Carboniferous–earliest Permian transgression in the Paganzo Basin of western Argentina: the interplay of ecology, sea-level rise, and paleogeography during postglacial times in Gondwana. *Geological Society of America Special Papers*, 468:175-192.
- Donovan, S. K., Fearnhead, F. E., Clarkson, E. N. 2009. The ichnofossils *Gordia* Emmons and *Chondrites* von Sternberg from the Deerhope Formation, North Esk Inlier (Silurian, Llandovery). *Scottish Journal of Geology*, 45(1):83-87.
- Eagar, R. M. C., Baines, J. G., Collinson, J. D., Hardy, P. G., Okolo, S. A., Pollard, J. E. 1985. Trace fossil assemblages and their occurrence in Silesian (Mid-Carboniferous) deltaic sediments of the Central Pennine Basin, England. In Curran, H. A. (ed.), *Biogenic Structures: Their Use in Interpreting Depositional environments*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication, 35: 99-149.
- Efremov, I. A. 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74(2): 81-93.
- Ekdale, A. A. 1985. Paleoecology of the marine endobenthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 50:63-81.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. 2001. A day and a night in the life of a cleft-foot clam: *Protovirgularia-Lockeia-Lophoctenium*. *Lethaia*, 34:119-124.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. y Pemberton, S.G. 1984. *Ichnology, Trace Fossils in Sedimentology and Stratigraphy*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Short Course 15. 317 pp.

- Emmons, E. 1844. *The Taconic System: Based on Observations in New York, Massachusetts, Maine, Vermont and Rhode Island*. Carroll and Cook, Albany, NY, 68 p.
- Escalante-Ruíz, A.R. 2011. *Conuláridos y gasterópodos del Carbonífero de Nochixtlán: Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México Oaxaca*, 93 pp.
- Escalante-Ruíz, A.R, Quiroz-Barroso, S.A., Sour-Tovar, F. 2014. Conuláridos misisípicos de Nochixtlán, Oaxaca, México: Consideraciones sistemáticas, estratigráficas y paleobiogeográficas. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(2): 195-206.
- Fernández-López, S. 2000. *Temas de Tafonomía: Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, España*, 167 pp.
- Fillion, D., Pickerill, R.K. 1990. Ichnology of the Upper Cambrian? To Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada. *Paleontographica Canadiana*, 7:119.
- Fillmore, D. L., Lucas, S. G., Simpson, E. L. 2012. Ichnology of the Mississippian Mauch Chunk Formation, eastern Pennsylvania. *New Mexico Museum of Natural History and Science*, 54:1-113.
- Flessa, K.W. 2001. Time-averaging. *In* Briggs D.E.G., Crowther P.R. (eds.), *Paleobiology: A synthesis: Blackwell Scientific Publications, Oxford*, 292-296.
- Flessa, K.W., Cutler, A.H., Meldahl, K.H. 1993. Time and taphonomy: Quantitative estimates of time-averaging and stratigraphic disorder in a shallow marine habitat: *Paleobiology*, 19: 266-286.

- Flower, R.H. 1968. Cephalopods from the Tiñú Formation, Oaxaca State, Mexico: *Journal of Paleontology*, 42(3): 804-809.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G. 1984. Trace fossils Facies Models. *In* R.G. Walker (ed.), *Facies Models*. Geoscience Canada Reprint Series. pp. 189-207.
- Frey, R. W., Pemberton G.S. 1985. Biogenic Structures in Outcrops and Cores. I. Approaches to Ichnology, *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, 33 (1):72-115.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G., 1987. The *Psilonichnus* ichnocoenose, and its relationship to adjacent marine and nonmarine ichnocoenoses along the Georgia coast. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, 35(3): 333-357.
- Frey, R.W., Seilacher, A. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia* 13: 183-207.
- Frey, R. W., Curran, H.A., Pemberton, S. G. 1984. Tracemarking activities of crabs and their environmental significance: the ichnogenus *Psilonichnus*. *Journal of Paleontology*, 58:333-350.
- Frey, R. W., Pemberton, S. G., Saunders, T. P. A. 1990. Ichnofacies and bathymetry: A passive relationship. *Journal of Paleontology*, 64, 155-158.
- Fries, C., Schmitter, E., Damon, P.E., 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: 45-53.
- Fürsich, F.T. 1990. Fossil concentrations and life and death assemblages. *In* Briggs, D.E.G., Crowther P.R. (eds.), *Paleobiology: A synthesis*: Blackwell Scientific Publications, Oxford, 235-239.

- García-Ramos. 1984. Estudio de las trazas fósiles (Icnofauna) del campo de Gibraltar (Provincia de Cádiz). Informe interno, Magna, 48:1-97.
- Genise, J.F. 1995. Upper Cretaceous trace fossils in permineralized plant remains from Patagonia, Argentina. *Ichnos*, 3: 287-299.
- Genise, J. F., Brown, T. M. 1994. New Miocene scarabeid and hymenopterous nests and Early Miocene (santacrucian) paleoenvironments, Patagonian Argentina. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal*, 3(2), 107-117.
- Genise, J.F., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Laza, J.H., Verde, M., 2000. Insect trace fossil associations in paleosols: The *Coprinisphaera* ichnofacies. *Palaios*, 15:49-64.
- Gibert, J.M. de, Martinell, J. 1998. El modelo de icnofacies, 30 años después. *Revista Española de Paleontología*, 13:167-174.
- Gibert de, J. M., Domènech, R. 2008. Trazas fósiles de nuculoideos (*Protovirgularia*) del Mioceno marino de la Cuenca del Vallès-Penedès. *Revista Española de Paleontología*, 23(2): 129-138.
- Gibert, J.M. de, Domènech, R., Martinell, J. 2004. An ethological framework for animal bioerosion trace fossil upon mineral substrates with proposal of a new class, fixichnia. *Lethaia*, 37: 429-437.
- Gibson, G. G. 1989. Trace Fossils from Late Precambrian Carolina Slate Belt, South-Central North Carolina. *Journal of Paleontology*, 63(1):1-10.
- Gillette, L., Pemberton, S.G., Sarjeant, W.A.S., 2003. A Late invertebrate ichnofauna from Ghost Ranch, New Mexico. *Ichnos*, 10:141-151.

- Gluszek, A. 1995. Invertebrate trace fossils in the continental deposits of an Upper Carboniferous coal-bearing succession, Upper Silesia, Poland. In: Gradziński R.S., Porębski, S. (eds). Carboniferous Upper Silesia Coal Basin, Case Studies in Sedimentology and Basin Evolution. *Studia Geologica Polonica*, 108: 171-202.
- Gluszek, A. 1998. Trace fossils from Late Carboniferous storm deposits, Upper Silesia Coal Basin, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 43: 517-546.
- González-Mora, S. 2013. Briozoarios del orden Fenestrída de la Formación Ixtaltepec, Carbonífero del municipio de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 41 pp.
- González-Mora, S. 2014. Análisis de Microfacies de una sección entre los niveles API-1 y API-2 de la Formación Ixtaltepec, Carbonífero de Oaxaca, México; perfil batimético. Clase de análisis de microfacies. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 18 pp., (Inedito).
- González-Mora, S., Sour-Tovar F. 2014. Briozoos del Orden Fenestrída, Pensilvánico de la Formación Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca; consideraciones paleoambientales. *Boletín de la Sociedad Mexicana*, 66(3): 471-482.
- Greb, S.F., Chesnut Jr., D.R. 1994. Paleoecology of an estuarine sequence in the Breathitt Formation (Pennsylvanian), central Appalachian Basin. *Palaios*, 9:388-402.
- Greb, S.F., Chesnut, D.R. Jr. 1996. Lower and lower Middle Pennsylvanian fluvial to estuarine deposition, central Appalachian basin: effects of eustasy, tectonics, and climate. *GSA Bulletin*, 108: 303-317.
- Gümbel, C.W. 1879. Geognostische Beschreibung de Fichtelgebirges mit dem Frankenwalde und dem westlichen Vorlande. 3, J. Perthes, Gotha, 698 p.

- Hakes, W. G. 1976. Trace fossils and depositional environments of four clastic units, Upper Pennsylvanian, megacyclotherms, northeast Kansas. The University of Kansas Paleontological Contributions, 63:1-60.
- Hakes, W.G. 1977. Trace fossils in the Pennsylvanian cyclothems, Kansas. In Crimes T.P., Harper, J.C. (eds), Trace fossils 2. Geological Journal Special Issue, 9:209-226.
- Hakes, W. G., 1985. Trace fossils from brackish-marine shales, Upper Pennsylvanian of Kansas, U.S.A. In Curran H.A. (ed.), Biogenic Structures, Their Use in Interpreting Depositional Environments. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, 35: 21-35.
- Hallam, A. 1970. *Gyrochorte* and other trace fossils in the Forest Marble (Bathonian) of Dorset, England. In: Crimes T.P., Harper, C. (eds.). Trace fossils, Geological Journal Special Issue 3, Seel House Press, Liverpool, 189-200 pp.
- Han, Y., Pickerill, R. K. 1995. Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis*, Heer 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies. *Ichnos*, 4: 83–118.
- Hantzschel, W. 1975. Trace fossils and problematica. In R.C. Moore (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W, Miscellanea, Supplement 1, Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, CO and Lawrence, KS. 1-269.
- Hardy, P.G., Broadhurst, F.M. 1978. Refugee communities of *Carbonicola*. *Lethaia*, 11(2):175-178.
- Hecker, R.F. 1965. Introduction to Paleocology. American Elsevier Publishing Company, New York (X + 166 pp.).
- Heller, F. 1930. Geologische Untersuchungen im Bereiche des fränkischen Grundgipses. Abhandlungen der naturhistorischen Gesellschaft zu Nürnberg 23.

- Hitchcock, E. 1858. Ichnology of New England; A report on the sandstone of the Connecticut Valley, especially its fossil footmarks. Boston, W White, 220 p.
- Hofmann, R., Goudemand, N., Wasmer, M. and Bucher, H. 2011. New trace fossil evidence for an early recovery signal in the aftermath of the end-Permian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310, 216-226.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1985. International Code of Zoological Nomenclature. 3rd edition. International Trust for Zoological Nomenclature in association with British Museum (Natural History, London, and University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 338 pp.
- James U.P. 1879. Description of new species of fossils and remarks on some others, from the Lower and Upper Silurian rocks of Ohio. *The Paleontologist* 3: 17–24.
- Kammer, T.W., Brett, C.E., Boardman, D.R., Mapes, R.H. 1986 Ecologic stability of the dysaerobic biofacies during the Late Paleozoic. *Lethaia*, 19(2):109-121.
- Kane, I.A. 2010. Turbulence, displacement, death and worms: a day in the life of a fluvial Carboniferous bivalve. *Lethaia*, 43:381–395.
- Keighley, D.G. Pickerill, R.K. 1995. Commentary: the ichnotaxa *Palaeophycus* and *Planolites*, historical perspective and recommendations. *Ichnos*, 3: 301-309.
- Keighley, D. G., Pickerill, R. K. 1997. Systematic ichnology of the Mabou and Cumberland groups (Carboniferous) of western Cape Breton Island, eastern Canada, 1: burrows, pits, trails, and coprolites. *Atlantic Geology*, 33(3).
- Keighley, D.G., Pickerill, R.K. 2003. Ichnocoenoses from the Carboniferous of eastern Canada and their implications for the recognition of ichnofacies in nonmarine strata. *Atlantic Geology*, 39: 1-22.

- Keppie, J. D., Dostal, J., Cameron, K. L., Solari, L. A., Ortega-Gutiérrez, F., Lopez, R. (2003). Geochronology and geochemistry of Grenvillian igneous suites in the northern Oaxacan Complex, southern Mexico: tectonic implications. *Precambrian Research*, 120(3):365-389.
- Kidwell, S.M. 1998. Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties: *Geobios*, 30: 977-995. Kidwell, S.M., Bosence D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. *In* Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy, Releasing the Data Locked in the Fossil Record*: Plenum Press, New York, 115-209 p.
- Kidwell, S.M., Furisch F.T., Aigner, T. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations: *Palaios*, 1: 228-238.
- Kim, J.Y. 1994. A unique occurrence of *Lockeia* from the Yeongheung Formation (Middle Ordovician), Yeongweol, Korea: *Ichnos*, 3:219–225.
- Kim, J.Y., Seo, Y.S., Park, S.I. 1992. Trace fossils from the Yeongheung Formation, Yeongweol, Korea. *Journal Korean Earth Science Society*, 13 (3): 313-326.
- Knaust, D. 2012. Trace-fossil systematics. *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments*, 64: 79-101.
- Knaust, D. 2013. The ichnogenus *Rhizocorallium*: Classification, trace makers, palaeoenvironments and evolution. *Earth Science Reviews*, 126:1-47.
- Krapovickas, V. 2010. El rol de las trazas fósiles de tetrápodos en los modelos de icnofacies continentales en ambientes de climas áridos-semiáridos. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 343 p.

- Landing, E., Westrop, S.R., Keppie, J.D. 2007. Terminal Cambrian and Lowest Ordovician Succession of Mexican West Gondwana: Biotas and Sequence Stratigraphy of the Tiñu Formation: *Geological Magazine*, 144(6): 909-936.
- Landing, E., English A., Keppie, J.D. 2010. Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla-Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology*, 38 (6): 547-550.
- Lazo, D.G. 2006. Análisis tafonómico e inferencia del grado de mezcla temporal y espacial de la macrofauna del Miembro Pilmatué de la Formación Agrio, Cretácico Inferior de cuenca Neuquina, Argentina: *Ameghiniana*, 43: 311-326.
- Lima, J. H. D., Netto, R. G., Corrêa, C. G., Lavina, E. L. C. 2015. Ichnology of deglaciation deposits from the Upper Carboniferous Rio do Sul Formation (Itararé Group, Paraná Basin) at central-east Santa Catarina State (southern Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 63:137-148.
- Lucas, S. G., Lerner, A.J. 2005. Lower Pennsylvanian invertebrate ichnofossils from the Union Chapel Mine, Alabama: A preliminary assessment. *Pennsylvanian Footprints in the Black Warrior Basin of Alabama. Alabama Paleontological Society Monograph*, 1:147-152.
- MacEachern, J.A., Gingras, M.K., Bann, K.L., Pemberton, S.G., Dafoe, L.T. 2007. Applications of ichnology to high-resolution genetic stratigraphic paradigms. In: MacEachern, J.A., Bann, K.L.
- Mángano, M. G., Buatois, L. A., 1997. Análisis icnológico comparativo de planicies mareales carboníferas del este de Kansas. *Memorias 1er Congreso Latinoamericano de Sedimentología*, 2: 1-6.

- Mángano, M.G., Buatois, L.A. 2004. Ichnology of Carboniferous tide-influenced environments and tidal flat variability in the North American Midcontinent. *SEPM Special Publication*, 228:157–178.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., West, R.R., Maples, C.G. 1998. Contrasting behavioral and feeding strategies recorded by tidal-flat bivalve trace fossils from the Upper Carboniferous of eastern Kansas. *Palaios*, 13:335-351.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., West, R.R., Maples, C.G. 2002. Ichnology of an equatorial tidal flat: the Stull Shale Member at Waverly, eastern Kansas. *Bulletin of the Kansas Geological Survey*, 245: 1-130.
- Maples, C.G., Suttner, L.J. 1990. Trace fossils and marine-nonmarine cyclicity in the Fountain Formation (Pennsylvanian: Morrowan/Atokan) near Manitou Springs, Colorado. *Journal of Paleontology*, 64: 859-880.
- Marshall, P. 2003. Ichnofossils of the *Psilonichnus* Ichnofacies and Their Paleoeological and Paleoenvironmental Significance in the Scottish Middle Jurassic. *Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces*, 9(3-4): 95-108.
- Martinell, J., Checa, A., Domenech, R., Gili, C., Olóriz, F., Rodríguez-Tovar, F.J. 2009. Moluscos, *In* Martínez-Chacón M.L. y Rivas, P. (eds.), *Paleontología de Invertebrados*, 227 pp.
- Martinsson, A. 1970. Toponomy of trace fossils. *Geological Journal Special*, In *Trace fossils*. 3:323-330.
- M'Coy, E. 1850. On some genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. *Annals and Magazine of Natural History (Series 2)*, 6:270-290.

- Melgarejo, J. C., Proenza, J. A., Galí, S., Llovet, X. 2010. Técnicas de caracterización mineral y su aplicación en exploración y explotación minera. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 62(1): 1-23.
- Metz, T. 1987. Sinusoidal trail formed by a recent biting midge (family Ceratopogonidae): Trace fossil implications. Journal of Paleontology. 61 (2): 312-314.
- Metz, R. 1992. Trace fossils from the Lower Jurassic nonmarine Towaco Formation, New Jersey. Northeastern Geology, 14: 29-34.
- Meyer, D. L., Ausich, W. I. & Terry, R. E. 1989. Comparative taphonomy of echinoderms in carbonate facies: Fort Payne Formation (Lower Mississippian) of Kentucky and Tennessee. Palaios, 4:533-552.
- Mikulás, R., Martínek, K. 2006. Ichnology of the non-marine deposits of the Boskovice Basin (Carboniferous Permian, Czech Republic). Bulletin of Geosciences, 81(1):81-91.
- Miller, M.F. 1984. Distribution of biogenic structures in Paleozoic nonmarine and marinemargin sequences: and actualistic model. Journal of Paleontology, 58: 550-570.
- Morales-Soto, S. 1984. Estudio paleoecológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca: Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 57 pp.
- Morón, A., Perrilliat, M.C. 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.

- Moussa, M. T. 1970. Nematode fossil trails from the Green River Formation (Eocene) in the Uinta Basin, Utha. *Journal of Paleontology*, 44: 304-307.
- Murphy, J.J., Kippie J.D., Braid J.F., Nance R.D. 2005. Geochemistry of the Tremadocian Tiñu Formation (Southern Mexico): Provenance in the Underlying ~1 Ga Oaxacan Complex on the Southern Margin of the Rheic Ocean. *International Geology Review*, 47(9): 887-900.
- Muszer J., Uglík M. 2013. Palaeoenvironmental reconstruction of the Upper Viséan Paprotnia Beds (Bardo Unit, Polish Sudetes) using ichnological and palaeontological data. *Geological Quarterly*, 57(3): 365–384.
- Navarro-Santillán, D. 1997. Braquiópodos espiriferidos de la Formación Santiago, Misisípico Inferior en el Municipio de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 41 pp.
- Navarro-Santillán, D., Sour-Tovar, F., García-Centeno, E. 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonic implications: *Journal of South American Earth Sciences*, 15: 327-336.
- Nesbitt, E.A., Campbell, K.A. 2006. The paleoenvironmental significance of *Psilonichnus*. *Palaios*, 21:187-196.
- Netto, R.G. 1992. Paleoecology of ichnocoenoses in the Cruziana Ichnofacies, Serrinha Member, Rio do Rasto Formation, (Upper Permian) from the Parana Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Geologica Leopoldensia*, 36: 67-82.
- Netto, R. G., Balistieri, P. R., Lavina, E. L., Silveira, D. M. 2009. Ichnological signatures of shallow freshwater lakes in the glacial Itararé Group (Mafra Formation, Upper Carboniferous–Lower Permian of Paraná Basin, S Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272(3): 240-255.

- Nicholson, H.A. 1873. Contribution to the study of errant annelids of the Older Paleozoic rocks. *Proceedings of the Royal Society of London*, 21:288-290.
- Orlowski, S. 1989. Trace fossils in the Lower Cambrian sequence in the Swietokrzyskie Mountains, central Poland. *Acta Paleontologica Polonica*, 34: 211-231.
- Ortiz-Lozano, J.A. 1996. Consideraciones paleoambientales y morfológicas de las colonias de briozoarios pensilvánicos de la Formación Ixtaltepec en la región de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 40 pp.
- Osgood, R.G., 1970. Trace fossils of the Cincinnati area: *Palaeontographica Americana*, 6: 281-444.
- Pantoja-Alor, J. 1970. Rocas sedimentarias de la región centro-septentrional de Oaxaca: Sociedad Geológica Mexicana. Libro-Guía de la Excursión México-Oaxaca, 67-84.
- Pantoja-Alor, J. y Robison, R.A. 1967. Paleozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico. *Science* 17: 1033-1035.
- Paranjape, A.R., Kulkarni, K.G. Shweta, G.S. 2013. Significance of *Lockeia* and associated trace fossils from the Bada Bagh Member, Jaisalmer Formation, Rajasthan. *Journal of Earth System Science*, 122(5): 1359-1371.
- Pazos, P.J. 2002. Palaeoenvironmental framework of the Late Paleozoic glacial to postglacial transition in the Paganzo-Calingasta Basin (South America) and Karoo-Kalahari Basins (southern Africa): Ichnological implications. *Gondwana Research*, 5(3):619-640.
- Pazos, P.J., Di Pasquo, M., Rodríguez-Amenabar, C. 2007. Trace Fossils in a Late Paleozoic glacial to postglacial transition. San Rafael Basin, Argentina. In Bromley,

- R., Buatois, L., Genise, J., Mángano, M.G., and Melchor, R., (eds.), *Ichnology at the Crossroads: A Multidimensional Approach to the Science of Organism-Substrate Interactions*. SEPM, Special Publication on Ichnology 88: 137-149.
- Pemberton, G. S. Frey, R.W. 1982. Trace fossils nomenclature and the *Planolites-Palaeophycus* Dilemma. *Journal of Paleontology*, 56(4): 843-881.
- Pemberton, S. G., Frey, R. W. 1985. The *Glossifungites* ichnofacies: moder examples from the Georgia coast, U.S.A. *In* H. A. Curran (ed.), *Biogenic Structures: Their Use in Interpreting Depositional Environments*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 35: 237-259.
- Pemberton, S.G., Jones, B.1988. Ichnology of the Pleistocene Ironshore Formation, Gran Cayman Island, British West Indies. *Journal of Paleontology*, 62(4): 495-505.
- Pemberton, S.G., Mac Eachern, J.A. y Frey, R.W. 1992. Trace fossils facies models: Environmental and allostratigraphic significance. *In*: R. G. Walker y N. P. James (ed.), *Facies models and sea level changes*. Geological Association of Canada. pp. 47-72.
- Pemberton, S. G., Mac Eachern, J. A., Gingras, M. K., Zhang, J. 2000. Significance of ichnofossils to genetic stratigraphy. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 43(5): 541-560.
- Pemberton, S.G. Wightman, D.M. 1992. Ichnological characteristics of brackish water deposits. *In*, Pemberton, S.G. (ed.) *Applications of Ichnology to Petroleum Exploration*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshops, Tulsa, Oklahoma, 17:141-167.

- Peña-Salinas, M. 2014. Análisis Sistemático de los Corales Rugosos de la Formación Ixtaltepec, Carbonífero del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 66 pp.
- Perry, C. T. 1996. Distribution and abundance of macroborers in an upper Miocene reef system, Mallorca, Spain: implications for reef development and framework destruction. *Palaios*, 40-56.
- Pickerill, R. K., 1987. Late Ordovician sedimentary rocks and trace fossils of the Aroostook-Matapedia Carbonate Belt at Runnymede, Restigouche River, northern New Brunswick. *In* Roy, D.C., (ed)., Northeastern Section of the Geological Society of America. Geological Society of America Centennial Field Guide, 5:385-388.
- Pickerill, R.K. 1990. Nonmarine *Paleodictyon* from the Carboniferous Albert Formation of southern New Brunswick. *Atlantic Geology*, 26(2): 157-163.
- Pickerill, R.K., Peel, J.S. 1991. *Gordia nodosa* isp. nov. and other traces fossils from the Cass Fjord Formation (Cambrian) of North Greenland. *Grønlands Geologiske Undersøgelse, Rapport*, 150: 15–28.
- Pickerill, R.K., Romano, M., Meléndez, B. 1984. Arenig trace fossils from the Salamanca area, western Spain. *Geological Journal*, 19:249-269.
- Pieńkowski, G., Niedźwiedzki, G. 2009. Invertebrate trace fossil assemblages from the Lower Hettangian of Sołtyków, Holy Cross Mountains, Poland. *Volumina Jurassica*, 6: 109-131.
- Quiroz-Barroso, S.A. 1995. Bivalvos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 87 pp.

- Quiroz-Barroso, S.A., Perrilliat, M.C. 1997. Pennsylvanian Nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico: *Journal of Paleontology*, 71(3): 400-407.
- Quiroz-Barroso, S.A., Perrilliat, M.C. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico: *Journal of Paleontology*, 72(6): 1011-1024.
- Quiroz-Barroso, S.A., Sour-Tovar, F. 1995. Nuevo registro de ofiuroides (Ophiuridae) para el Pensilvánico de América del Norte, proveniente de la Formación Ixtaltepec, Oaxaca: V Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología. México, 31 pp.
- Quiroz-Barroso, S.A., Pojeta, J., Sour-Tovar, F., Morales-Soto, S. 2000. *Pseudomulceodens*: a Mississippian Rostroconch from Mexico: *Journal of Paleontology*, 74: 1184-1186.
- Reis, O.M. 1910. Beobachtungen über Schichtenfolge und Gesteinsausbildungen in der fränkischen Unteren und Mittleren Trias. *Geognostische Jahreshefte*, 22:1-285.
- Reise, K. 1985. *Tidal Flat Ecology: An experimental approach to species interactions. Ecological studies*. Springer, Berlin-Heidelberg, 54.
- Richiano, S.M. 2012. *Sedimentología e icnología de la Formación Río Mayer, Cuenca Austral, Provincia de Santa Cruz, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata*, 332 p.
- Richter, R. 1853. Thüringer Graptolithen. *Zeitschrift Deutsche Geologische Gesellschaft*, 5:439-464.
- Richter, R. 1927. Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Überblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. *Paläontologische Zeitschrift*, 9:193-239.

- Richter, R. 1937, Marken und Spuren aus allen Zeiten. I-II Senckenbergiana, 9:193-240.
- Richter, R. 1941. Marken und Spuren im Hunsrückschiefer. 3. Fährten als Zeugnisse des Lebens auf dem Meeres-Grunde. Senckenbergiana, 23:218-260.
- Rindsberg, A.K. 1994. Ichnology of the Upper Mississippian Hartselle Sandstone of Alabama, with notes on other Carboniferous formations. Geological Survey Alabama, Bulletin, 158: 1-107.
- Robison, R.A. Pantoja-Alor, J. 1968. Tremadocian Trilobites from the Nochixtlán Region, Oaxaca, Mexico. Journal of Paleontology 42(3): 767-800.
- Rodríguez, J., Gutschick, R.C.1970. Late Devonian-Early Mississippian ichnofossils from western Montana and northern Utah. In: Crimes, T.P., Harper, J.C. (eds.), Trace Fossils. Geological Journal, Special Issue 3, 407-438 pp.
- Rodríguez-Benítez, J.L. 1983. Estudio palinoestratigráfico de las formaciones paleozoicas Tiñu, Santiago e Ixtaltepec, de la region de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis Profesional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Instituto Politécnico Nacional, 117 pp.
- Rodríguez-Tovar, F.J., Pérez-Valera, F. 2008. Trace fossil *Rhizocorallium* from the Middle Triassic of the Betic Cordillera, Southern Spain: characterization and environmental implications. Palaios, 23: 78–86.
- Schlirf M., Uchman A. and Kümmel M. 2001. Upper Triassic (Keuper) nonmarine trace fossils from the Haßberge area (Franconia, south eastern Germany). Paläontologische Zeitschrift, 75: 71-96.
- Schmid, E.E.1876. Der Muschelkalk des östlichen Thüringen. Fromann, Jena (20 pp.).

- Schmidt, M. 1928. Die Lebewelt unserer Trias. Hohenlohe'sche Buchhandlung Ferdinand Rau, Öhringen. 461 pp.
- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie. II. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia): Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 98:87–124.
- Seilacher, A. 1955. Spuren und Fazies im Unterkambrium. Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). *In*, Schindewolf, O.H., Seilacher, A. (eds.), Akademie der Wissenschaften und Literatur Mainz, mathematisch naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen, 10:117-143 pp.
- Seilacher, A. 1964. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology*, 3:253-256.
- Seilacher, A. 1967a. Fossil behavior. *Scientific American*, 217: 72-82.
- Seilacher, A. 1967b. Bathymetry of trace fossils. *Marine geology*, 5(5): 413-428.
- Seilacher, A. 1978. Evolution of trace fossil communities in the deep sea. *N. Jb. Geol. Palaont.*, 157:251-255.
- Seilacher, A. 1986. Evolution of behavior as expressed in marine trace fossils. *In*, Nitecki, M.H., Kitchell, J.A. (eds.), *Evolution of Animal Behavior. Paleontological and Field Approaches*. Oxford University Press, New York, 62–87 pp.
- Seilacher, A. 2007. *Trace Fossil Analysis*. SpringerVerlag Berlin Heidelberg, New York, 226 pp.
- Seilacher, A., Seilacher, E., 1994. Bivalvian trace fossils: A lesson from actuopaleontology. *Courier Forschungsinstitut Institut Senckenberg*, 169:5–15.

- Silva-Pineda, A. 1970. Fructificación de pteridosperma en el Pensilvánico de Oaxaca. Sociedad Geológica Mexicana, Primera Convención Nacional, Resúmenes, 85-86 p.
- Smith, C., Fillmore, D., Simpson, E., Lucas, S. 2011. Invertebrate trace fossils from deposits of the Pennsylvanian age Llewellyn Formation, eastern Pennsylvania, USA. Fossil Record. *In* Sullivan, R.M., Lucas, S.G., Spielmann, J.A. (eds). Fossil Record 3, Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, 53:152-156.
- Smith, R.M.H., Mason, T.R., Ward, J.D. 1993. Flash-flood sediments and ichnofacies of the Late Pleistocene Homeb Silts, Kuiseb River, Namibia. *Sedimentary Geology* 85:579-599.
- Solari, L.A., Keppie, J.D., Ortega-Gutiérrez, F., Cameron, K.L., Lopez, R. y Hames, W.E. 2003. 990 and 1100 Ma Grenvillian tectonothermal events in the northern Oaxacan Complex, southern Mexico: roots of an orogen: *Tectonophysics*, 365: 257-282.
- Sour-Tovar, F. 1990. Comunidades Cámbrico-Ordovícicas de la Formación Tiñu, en el área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Implicaciones paleoambientales y paleogeográficas: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 3: 7-23.
- Sour-Tovar, F., 1994. Braquiópodos pensilvánicos del área de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nohixtlán, Oaxaca: Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 55 pp.
- Sour-Tovar, F. Buitrón-Sánchez, B.E. 1987. Los graptolitos del Tremadociano de Ixtaltepec, Oaxaca. Consideraciones sobre el límite Cámbrico-Ordovícico de la región. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1: 380-395.
- Sour-Tovar, F., Martínez-Chacón, M.L. 2004. Braquiópodos chonetoideos del Carbonífero de México. *Revista Española de Paleontología*, 19: 125-138.

- Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso S.A. 1989. Braquiópodos pensilvánicos (Strophomenida) de la Formación Ixtaltepec, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2: 5-11.
- Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S.A., 1991. Icnofósiles paleozoicos de Nochixtlán, Oaxaca. *Memorias del III Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes*, Sociedad Mexicana de Paleontología, 131 pp.
- Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S.A., Centeno-García, E., Navarro-Santillán, D. y Ortiz-Lozano, J.A. 1997. Implicaciones estratigráficas de los invertebrados carboníferos del Municipio de Nochixtlán, Oaxaca: II Convención sobre la evolución geológica de México y recursos asociados, México, Sin número de página.
- Speyer, S. E., Brett, C. E. 1986. Trilobite taphonomy and Middle Devonian taphofacies. *Palaios*, 312-327.
- Stanley, D.C.A. Pickerill, R.K. 1998. Systematic ichnology of the Late Ordovician Georgian Bay Formation of Southern Ontario, Eastern Canada. *Royal Ontario Museum, Life Sciences Contributions*, 162:1-56.
- Tasch, P. 1968. A Permian trace fossil from the Antarctic Ohio range: *Kansas Academy of Sciences, Transactions*, 71: 33–37.
- Taylor, P.D., Berning B. Wilson M.A. 2013. Reinterpretation of the Cambrian ‘bryozoan’ *Pywakia* as an octocoral. *Journal of Paleontology*, 87(6): 984-990.
- Torres-Martínez, M.A. 2005. Braquiópodos de la Subfamilia Neospiriferinae (Spiriferidae, Trigonotretidae) de la Formación Ixtaltepec, Pensilvánico de la región de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 39 pp.

- Torres-Martínez, M.A. 2014. Braquiópodos Carboníferos del área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. Implicaciones Paleoambientales, Estratigráficas y Paleobiogeográficas. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, 166 pp.
- Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F. 2012. Nuevos braquiópodos productidos (Rhynchonelliformea, Strophomenata) del Carbonífero de la región de Nochixtlán, Oaxaca: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(3): 696-712.
- Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F., Pérez-Huerta, A. 2008. Neospiriferinid brachiopods (Spiriferidae, Trigonotretidae) from Ixtaltepec Formation, Pennsylvanian of Oaxaca State, Southern Mexico: *Fossils and Strata*, 54: 157-166.
- Turek, V., Mikuláš, R., Libertín, M., Jirásek, J. 2008. Trace fossils from the Upper Carboniferous fluvial sediments of the Intrasudetic Basin, Czech Republic. *Faunas and palaeoenvironments of the Late Palaeozoic-Special Publication*, 47-49.
- Uchman, A. 1998. Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: revision of the Marian Ksiazkiewicz collection and studies of complementary materia. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 68: 105-218.
- Uchman, A., Gaigalas, A., Kazakauskas, V. 2008. Trace fossils from the Upper Pleistocene glaciolacustrine laminated sediments of Lithuania. *Geologija*, 50(3):212-226.
- Uchman, A., Kazakauskas, V., Gaigalas, A. 2009. Trace fossils from Late Pleistocene lacustrine varve sediments in eastern Lithuania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272: 199-211.
- Verde, M., Perea, D. 2008. Icnofósiles. En: Perea D. (ed.). *Fósiles del Uruguay*. DIRAC, Montevideo, 135-159.

- Villanueva-Olea, R. 2011. Crinoideos del Carbonífero de la región de Nochixtlán, Oaxaca: Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 85 pp.
- Villanueva-Olea, R., Sour-Tovar F. 2014. A new genus four species of cladid crinoids from the Carboniferous of Oaxaca State, Mexico. *Journal of Systematic Paleontology*, 13 (7): 527-542.
- Villanueva-Olea, R., Castillo-Espinoza, K.M., Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S.A., Buitrón-Sánchez, B.E. 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.
- Volk, M. 1961. *Protovirgularia nereitarum* (Reinhard Richter), eine Lebensspur aus dem Devon Thüringen. *Senckenbergiana Lethaea*, 42:69-75.
- Wright, A. D., Benton, M. J. 1987, Trace fossils from Rhaetic shoreface deposits of Staffordshire. *Palaeontology*, 30:407-428.
- Xia, B., Zhong, L., Fang, Z., Liu, H., Dou, S. 1993. Discovery of *Rhizocorallium* in Wanghucun Formation in Xuancheng, southern Anhui and its environment significance. *Oil & Gas Geology*, 14: 61-63.
- Yang, S, Song, Z., Liang, D., 1982. Middle Jurassic to Early Cretaceous flysch trace fossils from Ngari region, Tibet. *Acta Geologica Sinica*, 56: 302-312.
- Yochelson, E.L. 1968. Tremadocian mollusk from the Nochixtlan region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3): 801-803.

Zavala, C.A, Santiago, M.F, Amaolo, G.E. 1993. Depósitos fluviales en la Formación Tunas (Pérmico) Cuenca Paleozoica de Ventana, Provincia de Buenos Aires. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 48(3-4): 307–316.

Zenker, J.C., 1836. Historisch-topographisches Taschenbuch von Jena und seiner Umgebung. Friedrich Frommann, Jena (338 pp.).

LÁMINAS

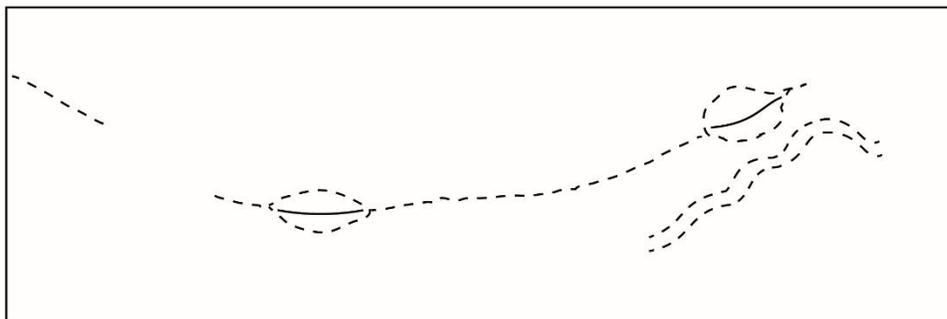
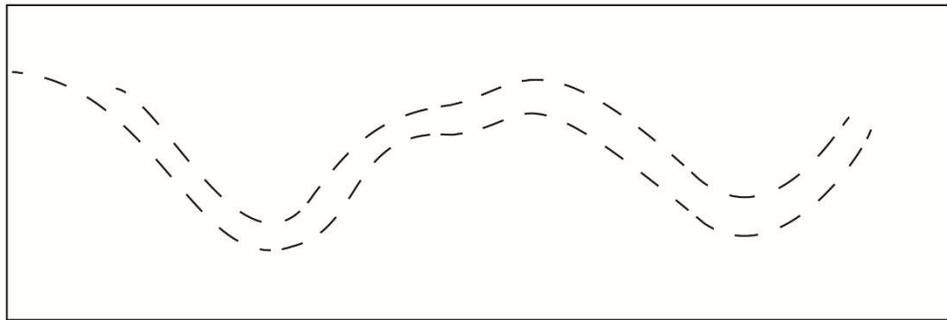


Lámina 1. A) *Cochlichnus anguineus*, ejemplar FCMP 14/173. B) Ejemplar FCMP 12/128, 1) *Lockeia* isp., 2) *Cochlichnus* isp.

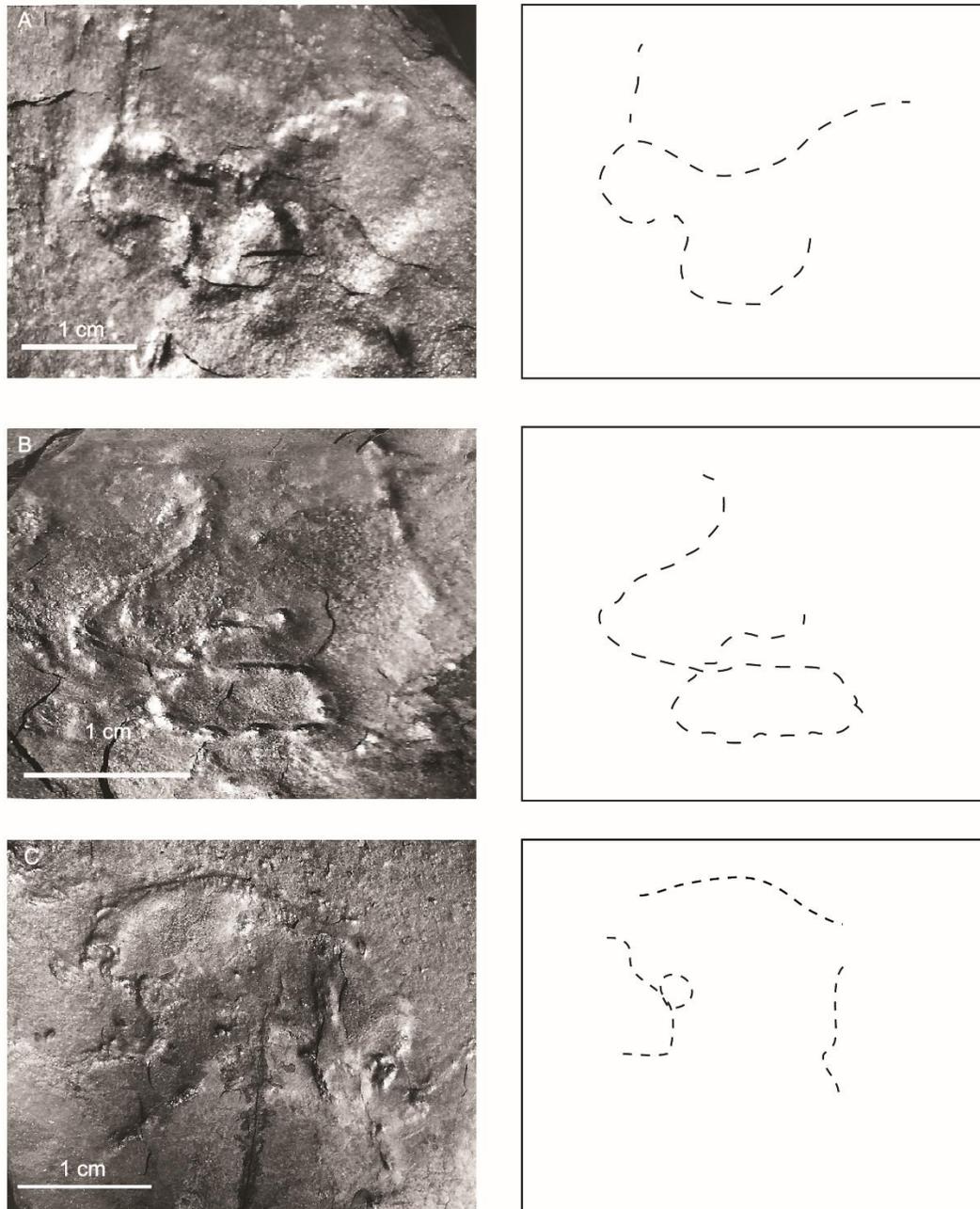


Lámina 2. A-C) ?*Gordia* isp., representando los lumps, A) Ejemplar FCMP 14/176. B) Ejemplar FCMP 14/174. C) Ejemplar FCMP/175.

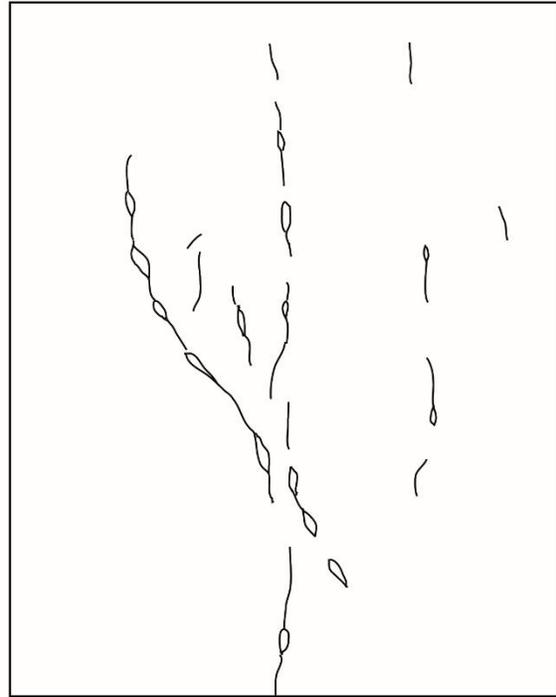
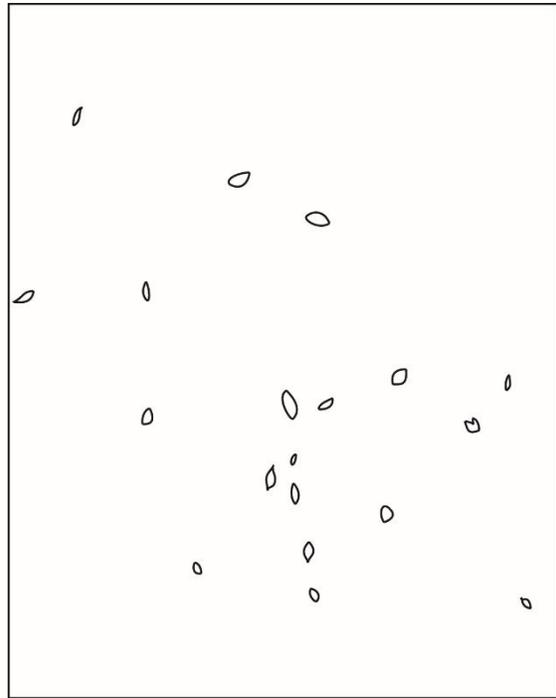


Lámina 3. A) *Lockeia siliquaria* en pequeños grupos y algunas aisladas, ejemplar FCMP 13/190. B) *Lockeia* isp, ejemplar de campo en el nivel 3 de la unidad API-4.

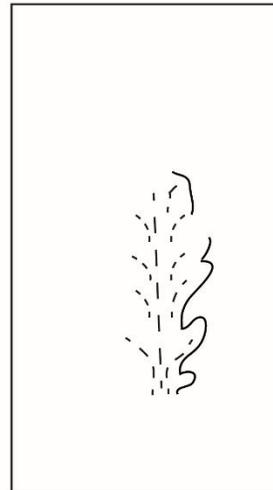
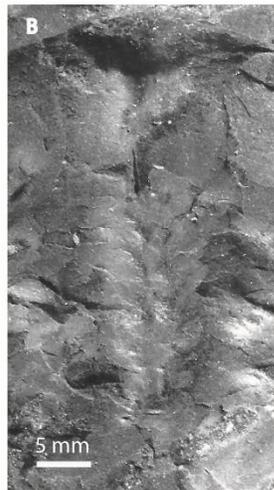
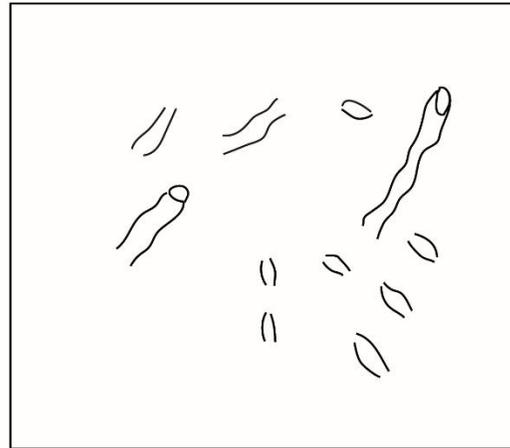


Lámina 4. A) *Planolites* isp. ejemplar FCMP 13/225. B) *Protovirgularia* isp., ejemplar FCMP 12/126.

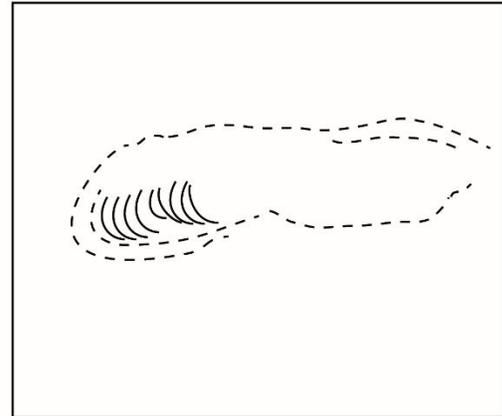
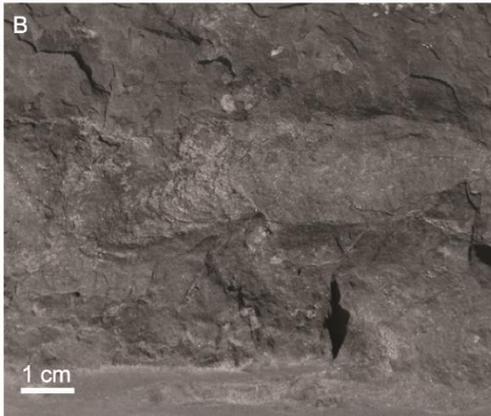
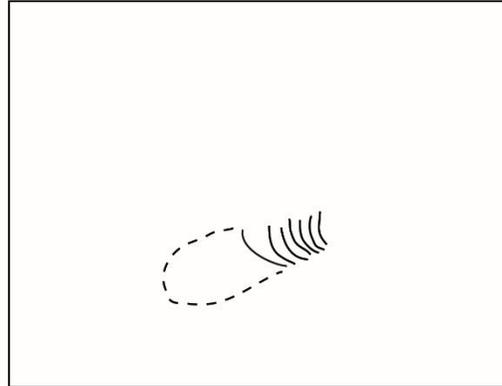
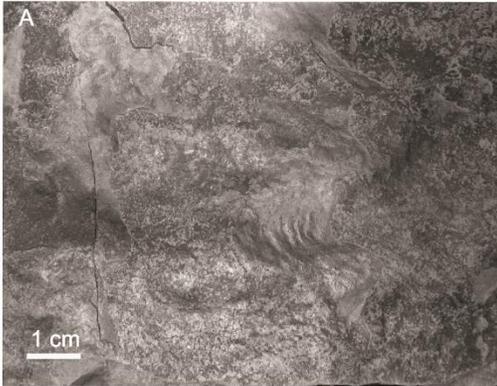


Lámina 5. A-B) *Rhizocorallium commune*. A) Ejemplar de FCMP 15/224. B) Ejemplar de campo.

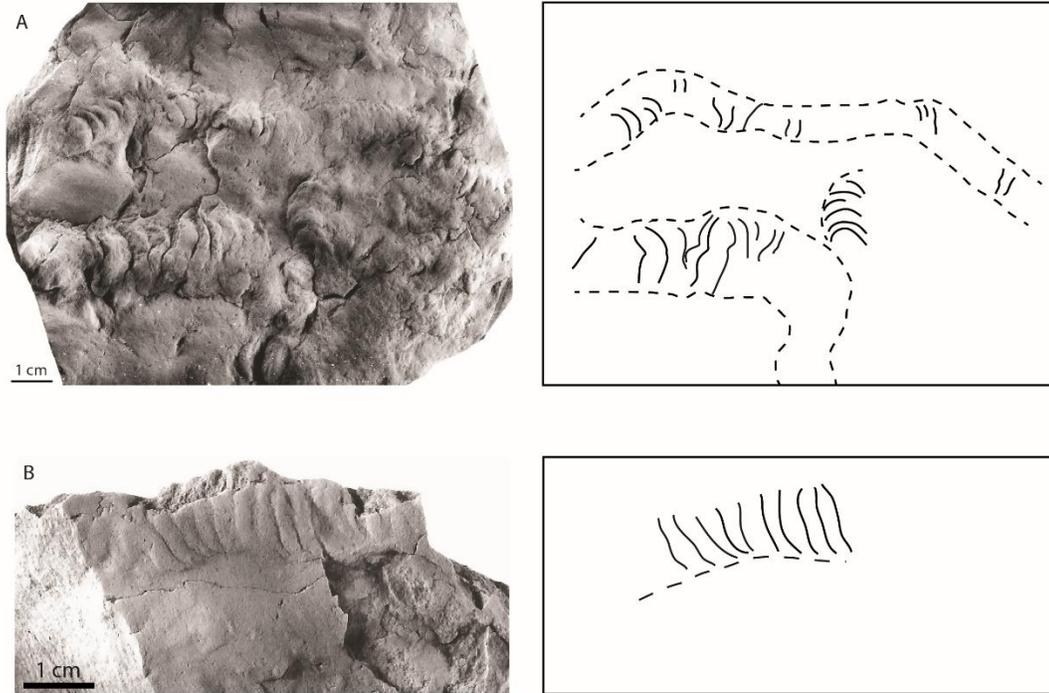


Lámina 6. A-B) *?Rhizocorallium* isp. A) Ejemplar FCMP 13/213. B) Ejemplar FCMP 13/223.



Lámina 7. Unidad API-1. A) Contacto entre las unidades API-1 y API-2. B) Nivel 1, mostrando en un corte transversal las concentraciones. C) Nivel 2, vista de planta con concentraciones. D) Nivel 3, corte transversal de las concentraciones. E) Nivel 3, vista de planta con concentraciones de braquiópodos (E.1) y briozoos (E.2).

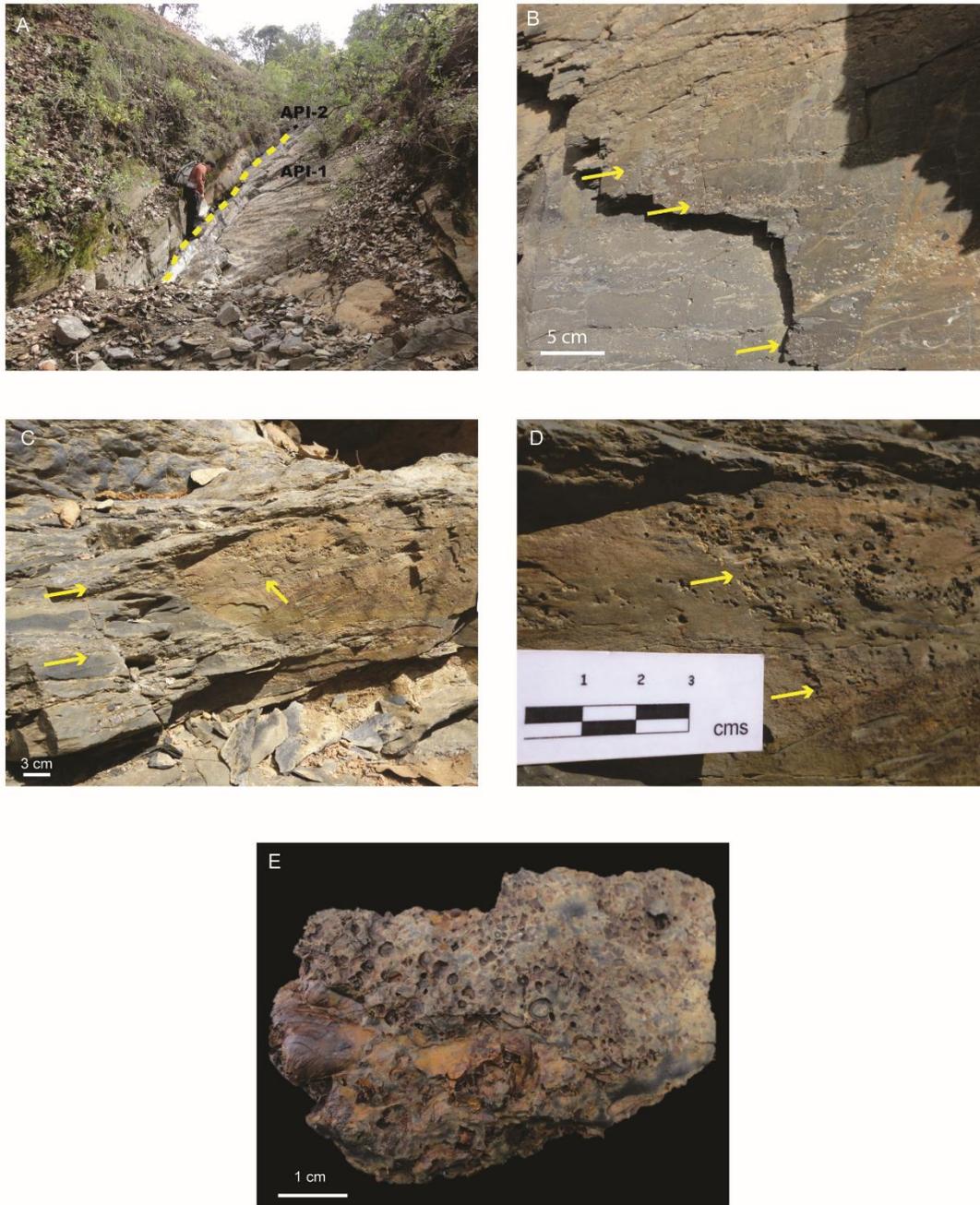


Lámina 8. Unidad API-2. A) Contacto entre las unidades API-1 y API-2. B) Nivel 1, corte transversal, en donde se encuentran las concentraciones de crinoideos. C) Nivel 2, corte transversal con restos de crinoideos. D) Nivel 3, de concentraciones de crinoideos con escasos braquiópodos. E) Nivel 4, vista de planta con concentraciones de crinoideos y braquiópodos. Las flechas indican a los organismos contenidos en los niveles.

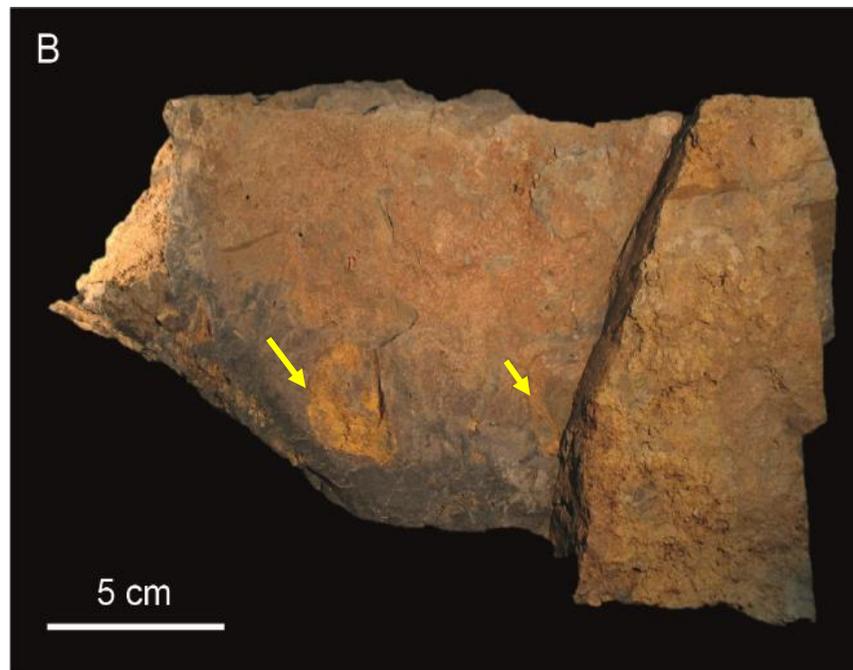


Lámina 9. Unidad API-3. A) Vista general de concentraciones en la unidad API-3, la flecha indica el lugar de colecta. B) Nivel 1, muestra de las concentraciones con presencia de braquiópodos. Las flechas indican a los organismos contenidos en el nivel.

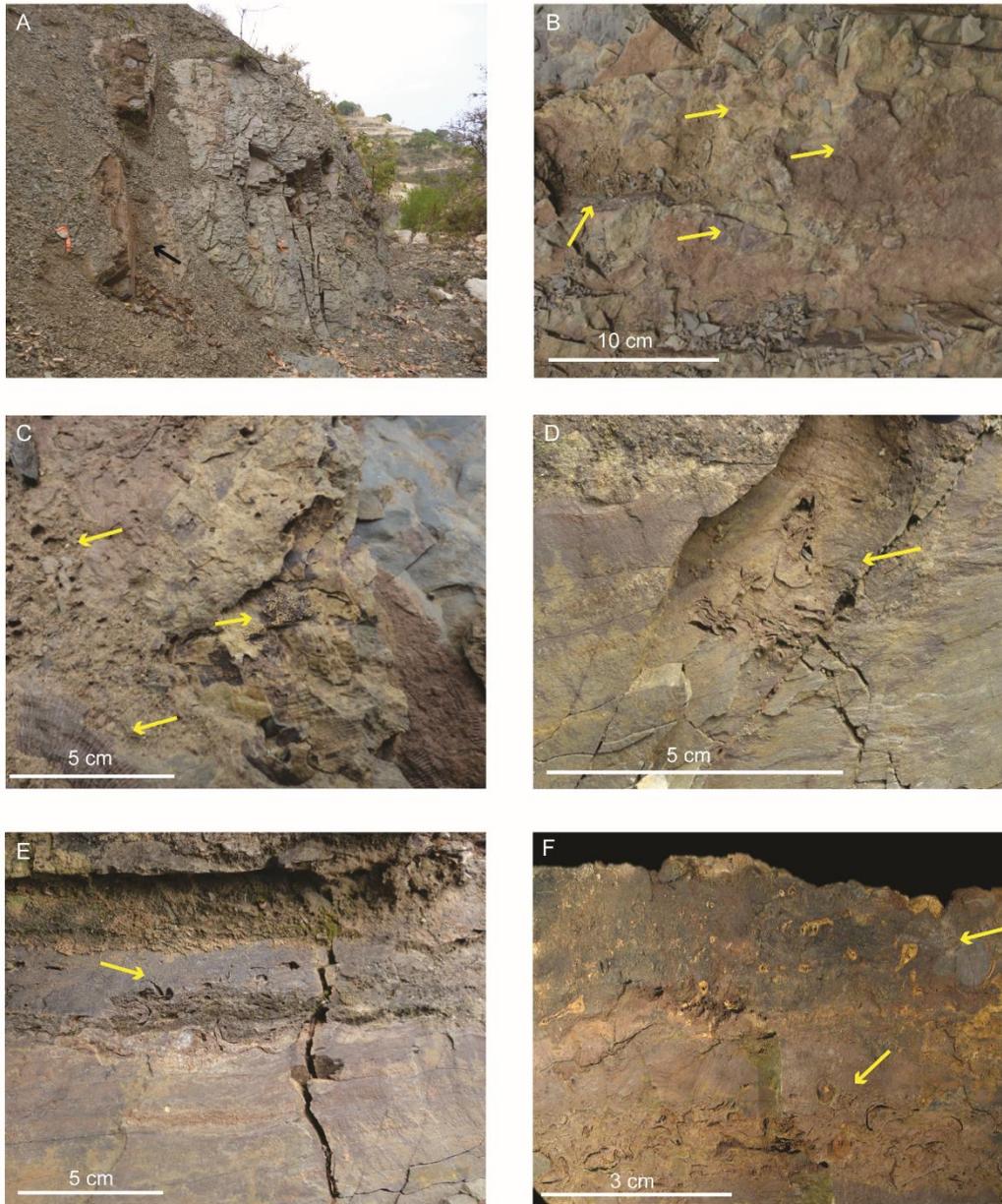


Lámina 10. Unidad API-4. A) Vista general de las capas en donde se encuentran las concentraciones, la flecha indica el lugar de colecta. B) Nivel 10 y 11, corte transversal de la acumulación de braquiópodos y crinoideos. C) Nivel 10, vista de planta con restos de organismos como braquiópodos y briozoos. D) Nivel 10, corte transversal de restos de crinoideos y braquiópodos. E) Nivel 11, corte transversal con lentes de restos de organismos. F) Nivel 11, corte transversal con restos de diversos organismos, formando un canal. Las flechas indican a los organismos contenidos en las acumulaciones.

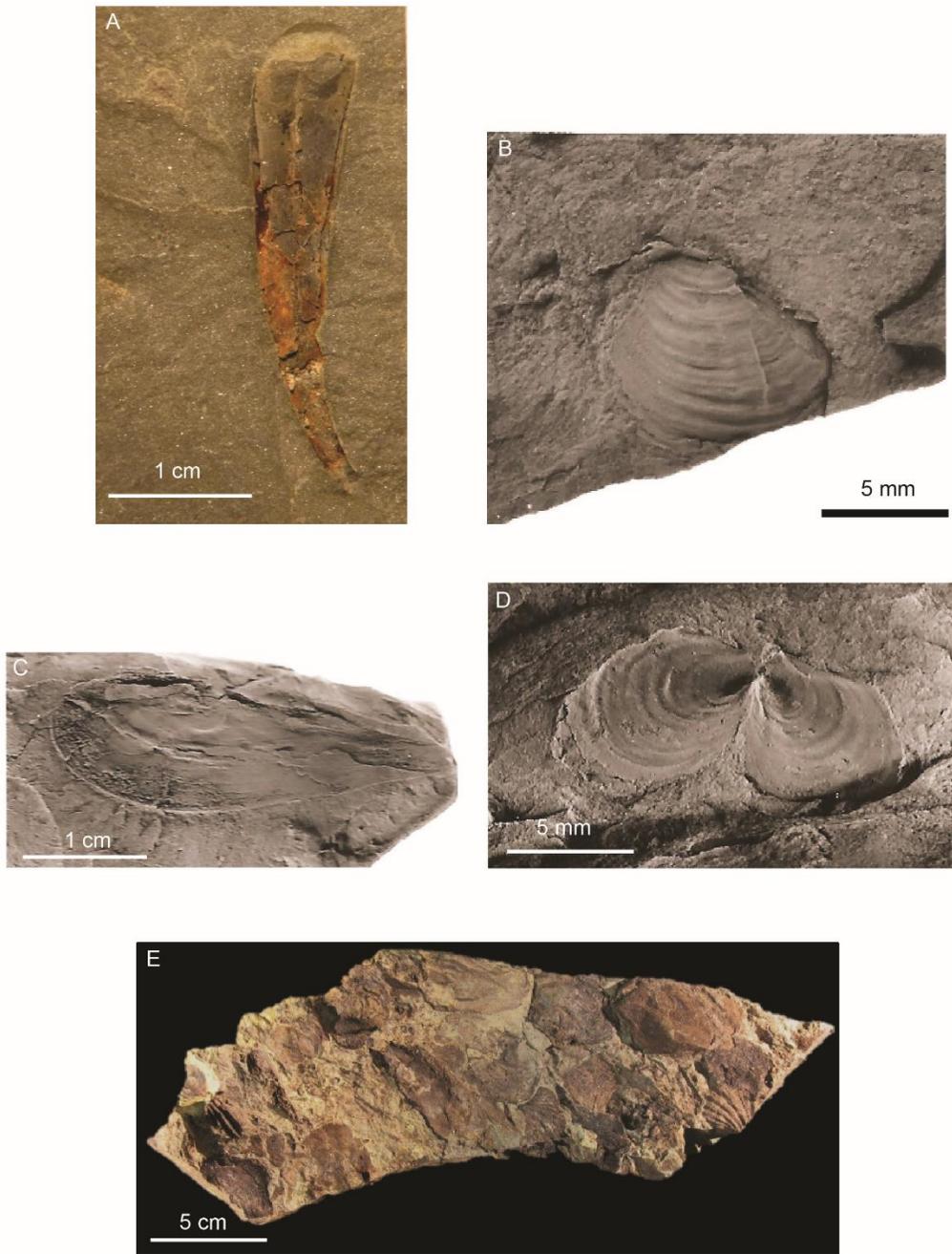


Lámina 11. Unidad API-4, niveles 12 y 13. A) Nivel 12, hionítido bien preservado. B) Nivel 12, bivalvo del género *Ectogrammysia*. C) Nivel 12, bivalvo del género *Phestia*. D) Nivel 12, bivalvo del género *Septimyalina* con las dos valvas preservadas. E) Nivel 13, vista de planta de restos de organismos mal preservados como braquiópodos y bivalvos.



Lámina 12. Unidad API-5. A) Contacto entre las unidades API-4 y API-5.. B) Nivel 1, concentración de braquiópodos, ejemplar FCMP 15/230. C) Nivel 2, concentración de braquiópodos, ejemplar FCMP 14/155. D) Nivel 2, concentración de braquiópodos y crinoideos, ejemplar 14/152.

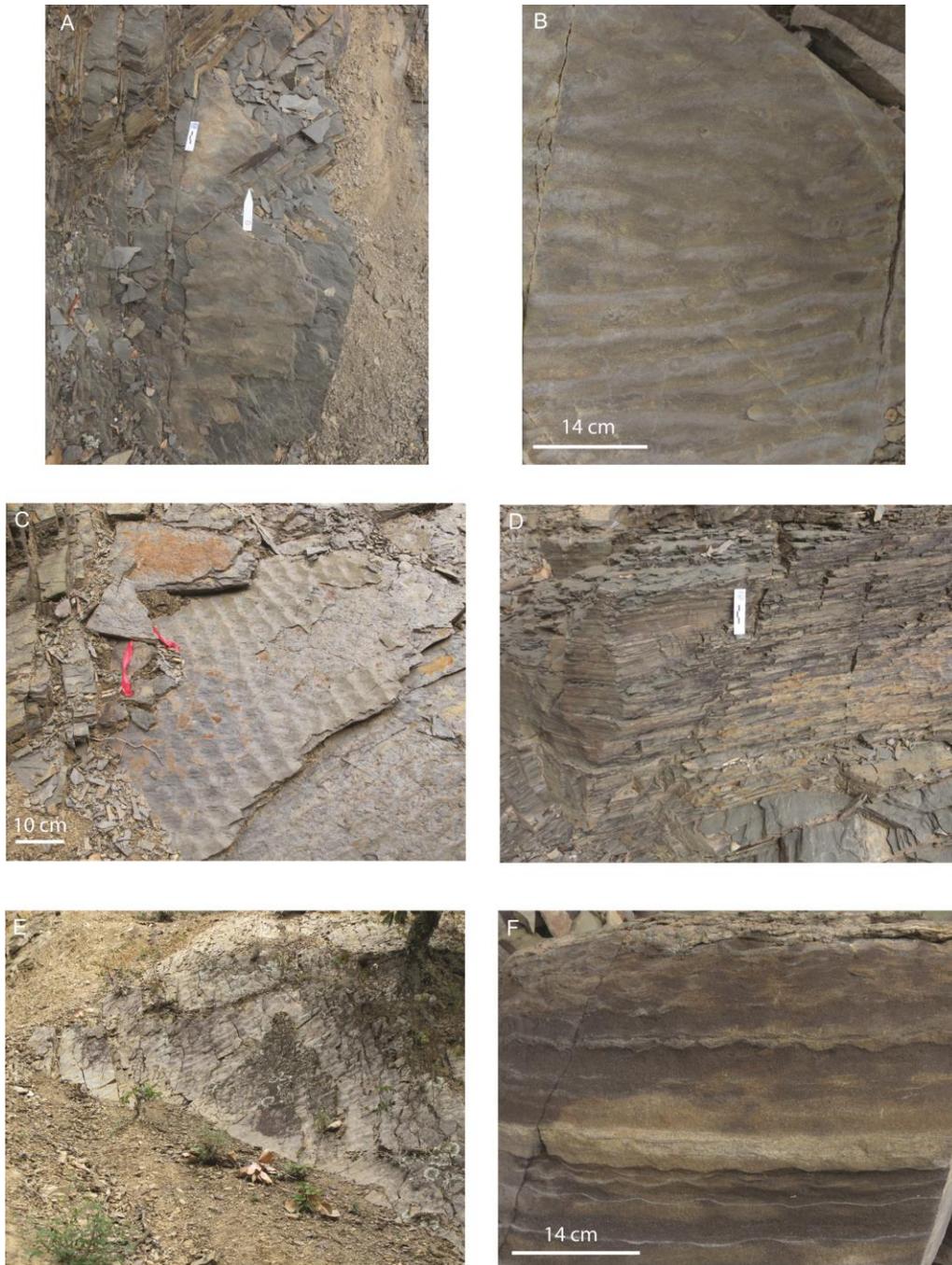


Lámina 13. Unidad API-4. A) Base de la unidad, con ondulitas. B) Base de la unidad con ondulitas paralelas. C) Nivel 3, intercalaciones de ondulitas de interferencia con icnófosiles. D) Estratificación laminar en la parte inferior del nivel 3. E) Ondulitas paralelas en la parte media de la unidad API-4. F) Estratificación ondulada en la parte media de la unidad API-4.