



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

**SISTEMÁTICA DE LOS BRIOZOARIOS CARBONÍFEROS DE NOCHIXTLÁN,
OAXACA; MODELADO GEOMÉTRICO Y DETERMINACIÓN DE
PALEOAMBIENTES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SERGIO GONZÁLEZ MORA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO SOUR TOVAR
FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. RICARDO BARRAGÁN MANZO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

CD. MX.

FEBRERO, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

**SISTEMÁTICA DE LOS BRIOZOARIOS CARBONÍFEROS DE NOCHIXTLÁN,
OAXACA; MODELADO GEOMÉTRICO Y DETERMINACIÓN DE
PALEOAMBIENTES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SERGIO GONZÁLEZ MORA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO SOUR TOVAR
FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. RICARDO BARRAGÁN MANZO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX. FEBRERO, 2017

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

OFICIO FCIE/DEP/015/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **31 de octubre de 2016** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del (la) alumno (a) **GONZÁLEZ MORA SERGIO** con número de cuenta **306054581** con la tesis titulada **"SISTEMÁTICA DE LOS BRIOZOARIOS CARBONÍFEROS DE NOCHIXTLÁN, OAXACA; MODELADO GEOMÉTRICO Y DETERMINACIÓN DE PALEOAMBIENTES"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. FRANCISCO SOUR TOVAR**:

Presidente: DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO
Vocal: DRA. ANA BERTHA VILLASEÑOR MARTÍNEZ
Secretario: DR. RICARDO BARRAGÁN MANZO
Suplente: DRA. BLANCA ESTELA BUITRÓN SÁNCHEZ
Suplente: DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 12 de enero de 2017



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.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada con el número 385798.

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 financió de manera parcial el trabajo de campo de la primera etapa del presente proyecto.

A los miembros del comité tutorial:

Dr. Francisco Sour Tovar

Dr. Ricardo Barragán Manzo

Dr. Francisco Javier Vega Vera

Por su asesoramiento y apoyo a lo largo de la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del jurado:

Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso
Dra. Ana Bertha Villaseñor Martínez
Dr. Ricardo Barragán Manzo
Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez
Dr. Francisco Javier Vega Vera

Por sus acertados comentarios y valiosas sugerencias que mejoraron ampliamente el trabajo.

Al Dr. Francisco Sour Tovar por brindarme todas las facilidades para la realización de este proyecto, así como por su ayuda en el trabajo de campo y por el apoyo obtenido para exponer parte de los resultados del presente proyecto en el *Larwood Symposium* realizado en junio de 2015 en Thurso, Escocia.

A la M. en C. Leonora Martín Medrano por el apoyo técnico en la elaboración de las láminas delgadas que se ilustran en la presente tesis. Al M. en C. Daniel Navarro Santillán por la ayuda brindada en el trabajo curatorial de las muestras, el corte de ejemplares, la elaboración de acetatos y en la búsqueda de material bibliográfico.

A la M. en C. María Isabel Hernández Ocaña por su colaboración en el trabajo de campo, la elaboración de láminas delgadas y su gran ayuda en el estudio e interpretación de las microfacies.

A Erick Alan González Mora por el asesoramiento brindado en el desarrollo de los programas computacionales que se exponen en el presente trabajo.

A Ana Karen Mendoza Maya por su ayuda en la elaboración de acetatos para la observación de estructuras internas de los briozoos.

Al Dr. Patrick Wyse Jackson por sus amplios comentarios y consejos, por compartirme un gran número de fuentes bibliográficas de relevancia para el trabajo taxonómico, así como por recibirme y darme todas las facilidades en la realización de una estancia en el departamento de Geología de *Trinity College Dublin*. A la Dra. Consuelo Sendino y al Dr. Paul D. Taylor por permitirme visitar y revisar la colección de briozoos fósiles del Museo de Historia Natural de Londres en Inglaterra.

A los doctores Adrian J. Bancroft y Juan Luis Suárez Andrés por compartir conmigo parte de sus amplios conocimientos en briozoos paleozoicos y por responder a muchas de mis inquietudes.

A los doctores Andrej Ernst, Hans Arne Nakrem, Zoya A. Tolokonnikova y Mary Spencer Jones por su ayuda en la obtención de material bibliográfico de difícil acceso.

A las autoridades de Santiago Ixtaltepec por permitir la realización del trabajo de campo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por darme las mejores experiencias de mi vida.

A Francisco Sour Tovar por el apoyo y la confianza que ha depositado en mí. Por ser además de un gran maestro, un gran amigo, un gran ser humano, cuyo ejemplo me genera más que admiración y respeto. A Sara Alicia Quiroz Barroso por todas sus atenciones, consejos y palabras de aliento. Ambos me han dado más de lo que yo he podido corresponder.

A Patrick Wyse Jackson, quien desde mis estudios de licenciatura ha compartido conmigo su conocimiento y gusto por los briozoos paleozoicos. También le agradezco su generosidad al abrirme las puertas de su hogar durante mi estancia en Dublín.

A Consuelo Sendino por su enorme amabilidad y gentileza que convirtieron mi primera experiencia académica internacional en un verdadero sueño.

A Miguel Angel Torres Martínez por su amistad y la confianza que me ha brindado a lo largo de estos años en los cuales hemos colaborado en múltiples proyectos, convirtiéndose en una de las personas que más admiro.

A María Isabel Hernández Ocaña por ser la mejor amiga y compañera durante el transcurso de mis estudios de maestría. No tengo palabras para agradecerle.

A Itzia Eréndira Nieto López y Daniel Navarro Santillán por todos los momentos que hemos compartido. Hacen del museo un lugar en donde siempre me divierto.

A Pedro García Barrera, Leonora Martín Medrano y Francisco Sánchez Beristain así mismo como a mis compañeros: Porfirio Berrocal Hernández, Annette A. Rivera Santiago y Alina M. Hernández Barbosa por hacer tan agradable mi estadía en el Museo de Paleontología.

A mi gran amiga Gabriela Pineda Salgado por ser la persona que siempre ha estado ahí para apoyarme y con quien comparto una enorme pasión por la paleontología de invertebrados.

A Lourdes Martín Aguilar, cuyo gusto por las matemáticas, arte y ciencia, ha reincidento en mí resurgiendo mi interés por la biología matemática y su aplicación en la paleontología.

A Omar Rafael Regalado Fernández y César Augusto Espinoza Campuzano por su amistad y ayuda desinteresada.

A mis amigos de toda la vida: Allan J. Barcelata Caballero, Salvador Hernández Galicia, Ernesto R. Millán Salinas, Mauricio Rodríguez Millán, Hugo A. Gutiérrez Barranco y Teresa B. Nava Ramírez. Con quienes he crecido y pasado momentos maravillosos.

A mis padres y hermano que siempre han estado conmigo y han apoyado todos mis sueños. Sin duda son lo mejor de mi vida.

...a todos gracias.

ÍNDICE

RESUMEN	5
ABSTRACT	6
1. Introducción	8
2. Hipótesis	10
3. Objetivos	10
3.1. Objetivo general.....	10
3.2. Objetivos particulares.....	10
4. Antecedentes	10
4.1. Estudios previos en el área de Santiago-Ixtaltepec	10
4.2 Generalidades del Phylum Bryozoa	12
4.3. Distribución temporal.....	15
4.4. Los briozoos como fuente de información paleoambiental.....	16
4.5. Evolución de las morfologías coloniales de los briozoos.....	18
4.6. Orden Fenestrata	22
4.7. Orden Cryptostomata	24
4.8. Orden Trepostomata.....	26
5. Área de Estudio y estratigrafía	27
6. Método	30
6. 1. Trabajo de campo	30
6.2. Trabajo de gabinete	30
7. Resultados	31
7.1. Paleontología Sistemática	31
7.2. Análisis de microfacies	53
7.2.1. Muestras sección Ixt.....	53
7.2.2. Unidad API-1	56
7.2.3. Unidad API-2	56
7.3. Modelado teórico de las colonias de briozoos de crecimiento erecto	59
8. Discusión	62
8.1. Modos de fosilización	62
8.2. Aportaciones taxonómicas	63
8.3. Implicaciones paleobiogeográficas	64
8.4. Implicaciones paleoambientales.....	65

8.5 Modelado geométrico: implicaciones y perspectivas.....	66
9. Conclusiones	69
10. Bibliografía	71
11. Láminas	83

FIGURAS

Figura 1. Esquema de la morfología general de un zooide de briozario (Modificado de Nielsen, 2001).	14
Figura 2. Patrones de aparición, diversificación y extinción de los órdenes de briozoarios (Modificado de McKinney y Jackson, 1991).	16
Figura 3. Variantes morfológicas de <i>Idmidronea atlantica</i> dada su exposición a las corrientes (Modificado de Harmelin, 1973).	18
Figura 4. Morfoespacio teórico para los caracteres ELEV y BWANG en colonias helicoidales de briozoos (Tomado de Raup <i>et al.</i> , 2006).	20
Figura 5. Morfoespacio teórico de las colonias helicoidales. Los polígonos indican la parte del morfoespacio que es ocupado por los briozoos, es de notar que la mayor parte permanece en blanco (Tomado de Raup <i>et al.</i> , 2006).	21
Figura 6. Principales cortes para el estudio de briozoos del orden Fenestrata (Modificado de McKinney y Wyse Jackson, 2015).	22
Figura 7. Principales estructuras externas de importancia taxonómica del orden Fenestrata: a. Superficie anversa; b. Superficie reversa (Modificado de Hageman, 1991).	23
Figura 8. Morfología interna de una rama de un briozario del orden Fenestrata (Modificado de McKinney y Wyse Jackson, 2015).	24
Figura 9. Principales cortes para el estudio de briozoos de los órdenes Cryptostomata y Trepostomata (Modificado de Ernst <i>et al.</i> , 2015).	25
Figura 10. Localización geográfica del área de estudio en la sección tipo de la Formación Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca.	27

Figura 11. Columna estratigráfica de la región paleozoica de Santiago-Ixtaltepec, Oaxaca (Modificada de Torres-Martínez, 2014).	29
Figura 12. Estructuras de un apéndice del tipo paleocorínido sobre la rama de un briozoo fenestélido (Modificado de Bancroft, 1988).	46
Figura 13. a) Afloramiento correspondiente a la localidad “Las tortas” (muestras Ixt-1 a Ixt-19); b) Afloramiento de los niveles inferiores (API-1 y API-2) de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.	53
Figura 14. Columna estratigráfica y perfil paleobatimétrico siguiendo los criterios de asociación de las SMF de Wilson (1986), de los niveles estudiados Ixt-1 a 19 de la localidad “Las tortas” perteneciente a la Formación Ixtaltepec (la simbología es la misma que la Figura 11).	55
Figura 15. Columna estratigráfica y perfil paleobatimétrico siguiendo los criterios de asociación de las SMF de Wilson (1986), de los niveles estudiados: unidades API-1 y API-2 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec (la simbología es la misma que la Figura 11).	58
Figura 16. Diagrama del patrón base para la generación de los modelos morfológicos teóricos de las colonias de briozoos erectas. Donde “d” es la longitud de los segmentos y tanto b1 y b2 son los ángulos de las bifurcaciones. Basado en Niklas y Kerchner (1984). .	59
Figura 17. Colonias de briozoos teóricas generadas con el programa propuesto (visualizadas en 2D): a) Colonia con dos iteraciones; b) colonia con tres iteraciones; c) colonia con cuatro iteraciones; d) colonia con cinco iteraciones.	60
Figura 18. Comparación de las formas teóricas generadas con el programa desarrollado y el ejemplar del apéndice de tipo paleocorínido asociado a <i>Fenestella</i> sp. de la Formación Ixtaltepec. a) Morfología generada con un ángulo constante de 35° y con tres pasos de profundidad; b) Acercamiento a un apéndice de tipo paleocorínido reticulado, donde se aprecia el patrón de construcción general para toda la estructura; c) Morfología generada con un ángulo constante de 35° y cuatro pasos de profundidad; d) Parte de la retícula de un apéndice de tipo paleocorínido.	61

Figura 19. Depósitos granulares de óxido de hierro, interpretados como restos de materia orgánica, dentro de las cámaras autozoociales de *Rectifenestella* sp. del nivel API-1 de la Formación Ixtaltepec: a) Disposición de los gránulos dentro de las cámaras a lo largo de la rama; b) Granulo dentro de una cámara.63

Figura 20. Distribución ambiental de los géneros de briozoos del Orden Fenestrata para el Chesteriano del Mid-Continent basado en el trabajo de McKinney y Gault (1980). Imagen modificada de McKinney y Jackson, 1991.65

Figura 21. Aumento de la superficie en colonias de 4 cm de altura: a) cilindro erecto; b) cilindro erecto con bifurcación a los 2.5 cm; c) cilindro erecto con ramificaciones cada centímetro; d) muro erecto de 5 cm x 0.2 cm. Modificada de McKinney y Jackson, 1991. 67

TABLAS

Tabla 1. Medidas de la colonia de un trepostomado, especie indeterminada: X= media; SD= desviación estándar; CV= coeficiente de variación; Max= máximo valor; Min= mínimo valor; N=número de medidas.31

Tabla 2. Medidas de *Rhabdomeson* sp. 1 (mismas abreviaturas de la Tabla 1).33

Tabla 3. Medidas de *Rhombopora* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).35

Tabla 4. Medidas de *Fenestella* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).37

Tabla 5. Medidas de *Rectifenestella* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).39

Tabla 6. Medidas de *Spinofenestella* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).41

Tabla 7. Medidas de *Ptylopora* sp. 1 (mismas abreviaturas de la Tabla 1).43

Tabla 8. Medidas de *Ptylopora* sp. 2 (mismas abreviaturas de la Tabla 1).44

Tabla 9. Medidas de *Acanthocladia* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).48

Tabla 10. Medidas de *Polypora* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).50

Tabla 11. Medidas de *Septopora* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).52

RESUMEN

Se describen doce especies de briozoos presentes en rocas carboníferas de la Formación Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca: *Rhabdomeson* sp., *Rhombopora* sp. (del Orden Cryptostomata), *Fenestella* sp., *Rectifenestella* sp., *Spinofenestella* sp., *Acanthocladia* sp., *Ptylopora* sp. 1, *Ptylopora* sp. 2, *Polypora* sp. y *Septopora* sp. (del Orden Fenestrata), y dos briozoos indeterminados de los órdenes Trepostomata y Fenestrata respectivamente. Los géneros de este listado se suman a cinco más que se han descrito previamente para esta formación. A excepción de *Rectifenestella* sp., *Polypora* sp. y una de las especies no determinadas que se encontraron en niveles de edad chesteriana, el resto del material que se describe se encontró en niveles estratigráficos pensilvánicos (Morrowano-Desmoinesiano).

Los taxones referidos apoyan la similitud que existe entre la fauna estudiada y otras coetáneas de la región del Mid-Continent de Estados Unidos y apoyan el planteamiento de la existencia de un mar epicontinental que se extendió, desde la región centro este de norteamérica hasta el sureste de México. El análisis de las microfacies sugiere ambientes de energía moderada cercanos a un banco arrecifal para el depósito de los niveles API-1 y API-2 de la Formación Ixtaltepec. La ocurrencia de representantes del género *Ptylopora* en los niveles API-6 y API-7 de la Formación Ixtaltepec indica un ambiente de depósito de tipo periarrecifal protegido, con fondo lodoso y aguas someras ubicado en el sotavento del banco arrecifal. Esto se infiere dada la distribución restringida que presentan las especies de *Ptylopora* a causa de su morfología erecta pinnada, que es muy susceptible a fracturas o daños a causa de las corrientes.

Durante el estudio realizado se observaron, por primera vez en material de briozoos mexicano, depósitos granulares de óxido de hierro dentro de las cámaras autozoociales de *Rectifenestella* sp. del nivel API-1 que se interpretan como posibles indicadores de partes blandas de los pólipos. También por primera ocasión se registra para México la presencia de estructuras de tipo paleocorínido, las de forma reticulada son el primer registro de este tipo de apéndice fuera de Gran Bretaña.

Se desarrolló un programa computacional que puede generar todo el espectro posible de morfologías coloniales de briozoos que crecen mediante bifurcaciones, con dicho programa se recreó el patrón general de crecimiento de los apéndices de tipo paleocorínido reticulado

para analizar su morfología funcional. El modelo propuesto en el presente trabajo representa una nueva herramienta para futuros estudios de índole morfológica, autoecológica o evolutiva.

ABSTRACT

Twelve species of bryozoans from Carboniferous outcrops of the Ixtaltepec Formation, Municipality of Nochixtlán, Oaxaca are described: *Rhabdomeson* sp., *Rhombopora* sp. (Cryptostomata order), *Fenestella* sp., *Rectifenestella* sp., *Spinofenestella* sp., *Acanthocladia* sp., *Ptylopora* sp. 1, *Ptylopora* sp. 2, *Polypora* sp. and *Septopora* sp. (Fenestrata order), and two indeterminate bryozoans of the orders Trepostomata and Fenestrata respectively. To this list, five genera that have been previously described must be added. With the exception of *Rectifenestella* sp., *Polypora* sp. and one of the undetermined species that were found at levels of Chesterian age, the remainder material described was found at Pennsylvanian age (Morrowan-Desmonesian) stratigraphic levels.

Those taxa support the similarity between the studied fauna and other contemporary species of the Mid-Continent region of the United States and also support the idea of the existence of an epicontinental sea that extended, from the central region of North America to the Southeast of Mexico. The microfacies analysis suggests moderate energy environments near a reef bank for the deposit of Chesterian levels API-1 and API-2 of the Ixtaltepec Formation. The occurrence of representatives of the genus *Ptylopora* at the API-6 and API-7 Pennsylvanian levels of the Ixtaltepec Formation indicates a protected peri-reefal environment with a muddy bottom and shallow water located in the lee of the reef bank. This is inferred given the restricted distribution of *Ptylopora* species because of their pinnate erect morphology, which is very susceptible to fractures or damage due to currents.

On this study, granular deposits of iron oxide were observed for the first time in Mexican material inside the autozooids of *Rectifenestella* sp., collected in the level API-1, and are interpreted as possible indicators of soft tissue polyps. Also for the first time the presence of palaeocorinid-type structures are registered for Mexico. The reticulated form of palaeocorinid appendages is the first record outside of Great Britain.

Through the computer program developed on this study, it is possible to generate all the spectrum of colonial morphologies of bryozoans that grow by bifurcations. The pattern of growth of reticulated paleocorinid appendages was recreated on this program to analyze its functional morphology. The model proposed in this work represents a new tool for future studies of morphological, autoecological or evolutionary nature.

1. Introducción

Los briozoos son organismos coloniales (con la excepción del género *Monobriozoon*), habitan tanto en ecosistemas marinos como dulceacuícolas y han sido desde su aparición en el Ordovícico un componente importante de las comunidades marinas (Boardman *et al.*, 1983; McKinney y Jackson, 1991; Fernández-Álamo y Rivas, 2007), siendo la clase Stenolaemata parte de la Fauna Evolutiva Paleozoica y la clase Gymnolaemata de la Fauna Evolutiva Moderna (Sepkoski, 1984). Es un grupo muy abundante, cuyas especies presentan rangos de distribución temporal y espacial muy amplios, por lo que su uso como indicadores bioestratigráficos no ha prosperado (Aguirre, 2009). Dada la gran plasticidad fenotípica que muestran algunas especies (Hageman *et al.*, 1999), así como una amplia gama de formas coloniales (fenestradas, masivas, pinnadas, incrustantes, vida libre, etc.), se consideran como buenos indicadores para interpretar condiciones ambientales (disponibilidad de alimento o sustrato, energía hidráulica del medio, profundidad, tasas de sedimentación) y también relaciones biológicas, como depredación o comensalismo (Taylor y James, 2013; Taylor, 2005; Hageman *et al.*, 2011; Hageman *et al.*, 1998; McKinney y Gault, 1980). Los briozoos también ofrecen una ventana para el estudio de la evolución pues a pesar de que es difícil vislumbrar tendencias evolutivas en ellos, su historia está plagada de convergencias que si bien genera fuertes problemas en la reconstrucción filogenética (Anstey, 1990), nos brindan un camino para el reconocimiento de patrones evolutivos, como lo es la constante aparición de las mismas morfologías coloniales en distintos grupos de briozoos como una respuesta a las condiciones del medio a lo largo de su historia evolutiva.

El contraste de modelos teóricos con los datos empíricos nos provee información importante acerca del desarrollo de las colonias de briozoos. Utilizando modelos de simulación se puede apreciar cómo factores ambientales tales como la disponibilidad de nutrientes y luz, pueden afectar los patrones de crecimiento y distribución de las colonias. Este tipo de estudios se han hecho también con otros organismos modulares como corales escleractinios (Filatov *et al.*, 2010) y plantas (Niklas, 2004). Otra área que nos abre el modelaje geométrico es el estudio del morfoespacio teórico, que es una extensión geométrica de los paisajes adaptativos propuestos por Wright (1932), en donde se aprecia la frecuencia de aparición de las formas hipotéticas en la naturaleza (McGhee, 2007), y la cual nos permite identificar las restricciones ambientales que la naturaleza impone en la morfología de los

organismos, brindándonos una herramienta que nos permita comprender la razón de que muchos organismos coloniales encuentran la misma solución morfológica bajo ciertas condiciones (convergencia evolutiva). Esto tiene fuertes implicaciones en los debates acerca de la predictibilidad de la evolución (Gould y Conway-Morris, 1999), ya que aunque diferentes grupos ocupan nichos ecológicos en diferentes tiempos, el número de nichos y estrategias viables para explotarlos es limitado (Conway-Morris, 2010; McGhee, 2008).

En México existen pocos trabajos enfocados al estudio de briozoos del Paleozoico superior, a pesar de ser un grupo bien representado en las localidades fosilíferas mexicanas (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006). En particular para la Formación Ixtaltepec se tiene el estudio de González-Mora (2013) quien identifica y describe cinco formas de briozoos del orden Fenestrída asignándolas a cuatro géneros; en la misma formación también se han hecho estudios paleoecológicos y paleoambientales en los que las formas de las colonias presentes indican algunas de las condiciones del medio de depósito y del ambiente (Morales-Soto, 1984; Ortiz-Lozano, 1996). En el Carbonífero de la región, las formaciones Santiago e Ixtaltepec que previamente fueron asignadas al Misisípico (Osageano-Chesteriano) y Pensilvánico (Morrowano-Desmoinesiano), son portadoras de abundantes restos fósiles de esponjas, conuláridos, corales, trilobites, bivalvos, gasterópodos, cefalópodos, braquiópodos, briozoos y crinoideos; que han mostrado una similitud faunística con localidades de la parte centro-este de Estados Unidos, por lo que se ha planteado la existencia de un mar epicontinental que cubrió la región del Mid-Continent durante el Carbonífero, que pudo extenderse hasta lo que actualmente es la región de Oaxaca (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1997 y 1998; Sour-Tovar, 1994; Navarro- Santillán *et al.*, 2002; Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004; Torres-Martínez *et al.*, 2008; Villanueva-Olea *et al.*, 2011; Villanueva-Olea y Sour-Tovar, 2014; Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012; Torres-Martínez, 2014). Como resultado de la escasez de estudios sobre briozoos, se plantea la necesidad de un trabajo que brinde información para corroborar las interpretaciones estratigráficas y paleobiogeográficas que se han hecho para la región, y que además, dadas las características propias del taxón Bryozoa, abra un medio a través del modelado geométrico para el desarrollo de nuevos métodos en la interpretación de los ambientes que habitaron y la evolución del grupo.

2. Hipótesis

- Las especies de briozoos presentes en la Formación Ixtaltepec, tendrán afinidad con las faunas carboníferas del centro-este de Estados Unidos (mid-Continent) como lo indican estudios hechos en otros grupos.
- La morfología de las colonias de briozoos se ve fuertemente influenciada por las condiciones del medio, por lo que el estudio de los factores que afectan a ésta, permitirán vislumbrar nueva información acerca del ambiente que habitaron.

3. Objetivos

3.1. Objetivo general

- Contribuir al estudio de los invertebrados paleozoicos de México.

3.2. Objetivos particulares

- Describir sistemáticamente la fauna de briozoos de la Formación Ixtaltepec.
- Analizar las aportaciones taxonómicas de la fauna estudiada y sus implicaciones paleobiogeográficas y paleoambientales.
- Modelar matemáticamente distintas morfologías coloniales de briozoos, generando una herramienta para el análisis de su forma.
- Analizar las influencias y perspectivas del modelado geométrico utilizado en el estudio evolutivo del grupo.

4. Antecedentes

4.1. Estudios previos en el área de Santiago-Ixtaltepec

En el área de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca, aflora una sucesión de rocas del Paleozoico inferior y superior, reportada por Pantoja-Alor y Robison (1967) y descrita de manera formal por Pantoja-Alor en 1970. La sucesión de rocas sedimentarias descansa sobre el Complejo Oaxaqueño, formado por rocas metamórficas del Precámbrico, cuya edad ronda entre 900 y 1100 millones de años (Fries *et al.*, 1962; Solari *et al.*, 2003). Las rocas del Paleozoico de Santiago Ixtaltepec comprenden cuatro formaciones: la Formación Tiñú, con rocas del Cámbrico-Ordovícico, las formaciones Santiago e Ixtaltepec con rocas del Carbonífero y la Formación Yododeñe con una edad permo-jurásica (Pantoja-Alor, 1970).

La Formación Tiñú posee una fauna muy diversa, reportándose respectivamente en diferentes trabajos la presencia de trilobites (Robison y Pantoja-Alor, 1968), conodontos (Landing *et al.*, 2007), gasterópodos (Yochelson, 1968), cefalópodos (Flower, 1968), Hiolítidos (Yochelson, 1968), graptolitos (Sour-Tovar y Buitrón-Sánchez, 1987; Landing *et al.*, 2007), placas de eocrinoideos (Robison y Pantoja-Alor, 1968), braquiópodos linguliformes (Buitrón-Sánchez y Rivera, 1984; Streng *et al.*, 2011), octocorales (Taylor *et al.*, 2013) e inclusive se han identificado trazas de alimentación asignadas al icnogénero *Arthophycus* (Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 1991). Rodríguez-Benítez (1983) realiza un estudio palinoestratigráfico de las formaciones Tiñú, Santiago e Ixtaltepec. También se han realizado trabajos paleoecológicos como son los de Armella y Cabaleri (1984) que postulan la naturaleza transgresiva de la Formación Tiñú por medio del estudio de biofacies y microfacies. Sour-Tovar (1990) describe tanto las distintas comunidades que se hallan en la formación, como sus implicaciones paleoambientales y paleobiogeográficas. Murphy y colaboradores (2005) realizan un estudio geoquímico de la arenisca y lutita de la formación, aportando información de la evolución temprana del flanco sur del océano Reico.

La formación Santiago es una unidad informal por homonimia con la Formación Santiago del Jurásico, cuya localidad tipo se encuentra en San Luis Potosí. Posee rocas depositadas durante el Misisípico Temprano, en las cuales se han encontrado varios taxones: Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1991) reportan la presencia de icnofósiles; Quiroz-Barroso (1995) estudia la fauna de bivalvos; Navarro-Santillán (1997) estudia los braquiópodos espiriféridos; Quiroz-Barroso y colaboradores (2000) registran la presencia de rostroconchos del género *Pseudomulceodens*; Navarro-Santillán y colaboradores (2002) discuten la posición estratigráfica de esta formación a partir de la descripción formal de cuatro especies de braquiópodos espiriféridos que señalan una edad del Osageano para los estratos basales de la unidad; Castillo-Espinoza (2008) describe ocho especies de cefalópodos que permitieron asignar al Merameciano a los estratos portadores; Escalante-Ruíz (2011) estudia los conuláridos y describe diez especies de gasterópodos; Villanueva-Olea y colaboradores (2011) reportan dos morfotipos de placas columnares para la formación; Castillo-Espinoza (2013) estudia diferentes braquiópodos, crinoideos y cefalópodos; Escalante-Ruíz y colaboradores (2014) describen tres especies de conuláridos; y Breña-Ochoa (2015) realiza un estudio tafonómico, enfocándose principalmente al Miembro Inferior de la formación.

En la Formación Ixtaltepec, dada su gran riqueza y abundancia de organismos fósiles, se han realizado diversos estudios: Morales-Soto (1984) describe las comunidades fósiles por medio de un estudio paleoecológico; Morón-Ríos y Perrilliat (1988) reportan una nueva especie de trilobite; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso (1989) registran seis géneros de braquiópodos estrofoménidos; los mismos autores en 1991 analizan los icnofósiles paleozoicos de la formación, así como las formas tremadocinas y misisípicas provenientes de las otras formaciones del área; Sour-Tovar (1994) describe varios braquiópodos pensilvánicos; Quiroz-Barroso (1995) estudia la fauna de bivalvos; Quiroz-Barroso y Sour-Tovar (1995) reportan la presencia de un ofiuroideo; Ortiz-Lozano (1996) realiza un estudio paleoambiental a partir del análisis morfológico de diferentes colonias de briozoos; Sour-Tovar y colaboradores (1997) describen algunas implicaciones estratigráficas de los invertebrados carboníferos; Quiroz-Barroso y Perrilliat (1997, 1998) describen distintos bivalvos así como sus implicaciones paleogeográficas y estratigráficas; Sour-Tovar y Martínez-Chacón (2004) estudian los braquiópodos conétidos; Torres-Martínez (2005) y Torres-Martínez y colaboradores (2008) describen a los braquiópodos de la subfamilia Neospiriferinae; Villanueva-Olea y colaboradores (2011) estudian once morfotipos de placas columnares de crinoideos y Torres-Martínez y Sour-Tovar (2012) describen 14 especies de braquiópodos productidos; entre estas especies, los productidos que se encuentran en los estratos basales de la Ixtaltepec indicaron una edad chesteriana (Viseano-Serpukhoviano) para las rocas portadoras. Hernández-Ocaña (2016) describe los icnofósiles presentes en la unidad 4 de la formación y realiza un estudio tafonómico de la misma.

4.2 Generalidades del Phylum Bryozoa

Los briozoos (o briozoarios), también conocidos como ectoproctos, son animales marinos que se encuentran en todos los océanos, desde zonas litorales hasta abisales, y en algunos cuerpos de agua dulce. Presentan una organización colonial conocida como zoario, formada por individuos microscópicos llamados zooides que se caracterizan por tener un lofóforo retráctil que rodea la boca pero no el ano. Aunque en una colonia todos los zooides son genéticamente idénticos (clonales), el polimorfismo morfológico refleja diferencias en su función. Por ejemplo, los avicularia son zooides para la defensa y en algunas especies de vida libre también funcionan como soportes que permite moverse a la colonia. Los gonozooides son zooides especializados presentes en algunos briozoos, siendo su función alimentar a los

cigotos antes de que sean liberados como larvas. Una consecuencia del polimorfismo es que los zooides de alimentación deben proporcionar nutrientes a los zooides que no se alimentan por sí mismos. Esto se lleva a cabo usando el sistema funicular, vasos sanguíneos que pasan de zooide a zooide a través de poros en las paredes (Boardman y Cheetham, 1987).

La inmensa mayoría de los briozoos presenta un exoesqueleto de carbonato cálcico. La excepción son los miembros de la clase Phylactolaemata que carecen de esqueleto mineralizado y en donde la pared de los zooides, denominada cutícula, es una membrana gelatinosa o quitinosa constituida por compuestos orgánicos. El esqueleto mineralizado, puede ser de aragonita, de calcita con alto o bajo contenido de magnesio, o puede presentar una composición mixta. En las formas calcíticas, la pared está normalmente formada por una doble capa celular: el peritoneo, que está en contacto con la cavidad celómica, y la epidermis, que es la capa externa a partir de la cual se secretan los cristales de carbonato cálcico. Externamente, cubriendo la capa carbonatada, se encuentra la cutícula (Aguirre, 2009).

El aparato digestivo de un zooide se encuentra suspendido en el celoma y tiene forma de “U”. La boca se conecta por medio del esófago con el estómago, continúa con el intestino y finaliza en el ano localizado fuera del lofóforo. Como ya se mencionó, en la parte inferior del estómago encontramos el funículo o sistema funicular que es un filamento que permite el transporte de nutrientes entre zooides. El lofóforo, con forma de penacho, posee tentáculos ciliados y rodea a la boca (Aguirre, 2009) (Figura 1). Es de resaltar la ausencia de órganos especializados para realizar las funciones circulatoria, excretora y de intercambio gaseoso, por lo que en algunos casos los desechos se acumulan en el aparato digestivo y forman los llamados cuerpos pardos que están relacionados con el deterioro y regeneración de los zooides (Brusca y Brusca, 2003). La mayoría de los briozoos son hermafroditas, presentando un desarrollo indirecto, con larvas planctotróficas y lecitotróficas.

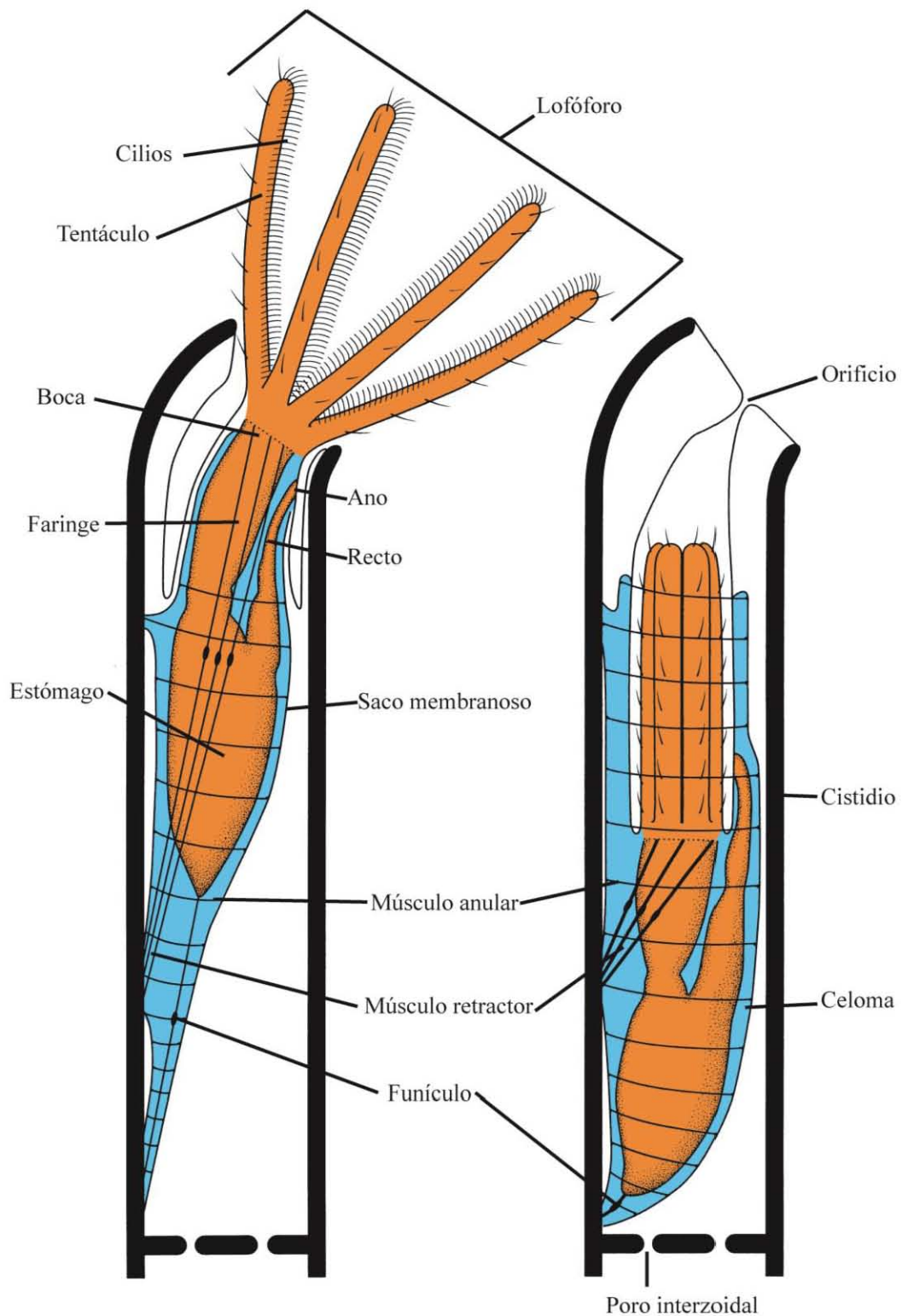


Figura 1. Esquema de la morfología general de un zoide de briozoario (Modificado de Nielsen, 2001).

4.3. Distribución temporal

La presencia de un esqueleto calcítico o aragonítico les confiere a los briozoos un gran potencial de conservación para formar parte del registro fósil, del cual se conocen más de 15 000 especies extintas (Schopf, 1969). En la actualidad se estima que viven alrededor de 6 000 especies (Taylor, 2005) entre las que existen dos grupos dulceacuícolas; uno de ellos conforma la totalidad de la Clase Phylactolaemata; el segundo grupo lo constituyen algunas especies de la Clase Gymnolaemata (Koletić *et al.*, 2015) las cuales carecen de un esqueleto mineralizado. Desde su aparición, en el Ordovícico, los briozoos han sido un grupo importante por su abundancia y diversidad en muchas comunidades marinas (Boardman *et al.*, 1983; McKinney y Jackson, 1991), en particular, los briozoos de las clases Stenolaemata y Gymnolaemata fueron componentes importantes de la Fauna Evolutiva Paleozoica, y de la Fauna Evolutiva Moderna, respectivamente (Sepkoski, 1984). Durante el Paleozoico, de la Clase Stenolaemata sobresalen por su abundancia y diversidad los órdenes, Cryptostomata, Fenestrata, Trepostomata y Cystoporata; los dos primeros desaparecieron durante la extinción de finales del Pérmico y los dos últimos sobrevivieron hasta finales del Triásico. Cyclostomata, otro orden de briozoos estenolemados, fue un grupo menor y poco abundante en el Paleozoico, pero que sobrevivió la extinción permo-triásica y se convirtió en el grupo de briozoos más diverso durante el Jurásico-Cretácico. Por otra parte, los briozoos del Orden Cheilostomata, de la Clase Gymnolaemata, muy abundantes en los mares modernos, se diversificaron a partir del Cretácico y llegaron a ser dominantes en el Cretácico Tardío y el Cenozoico (Figura 2).

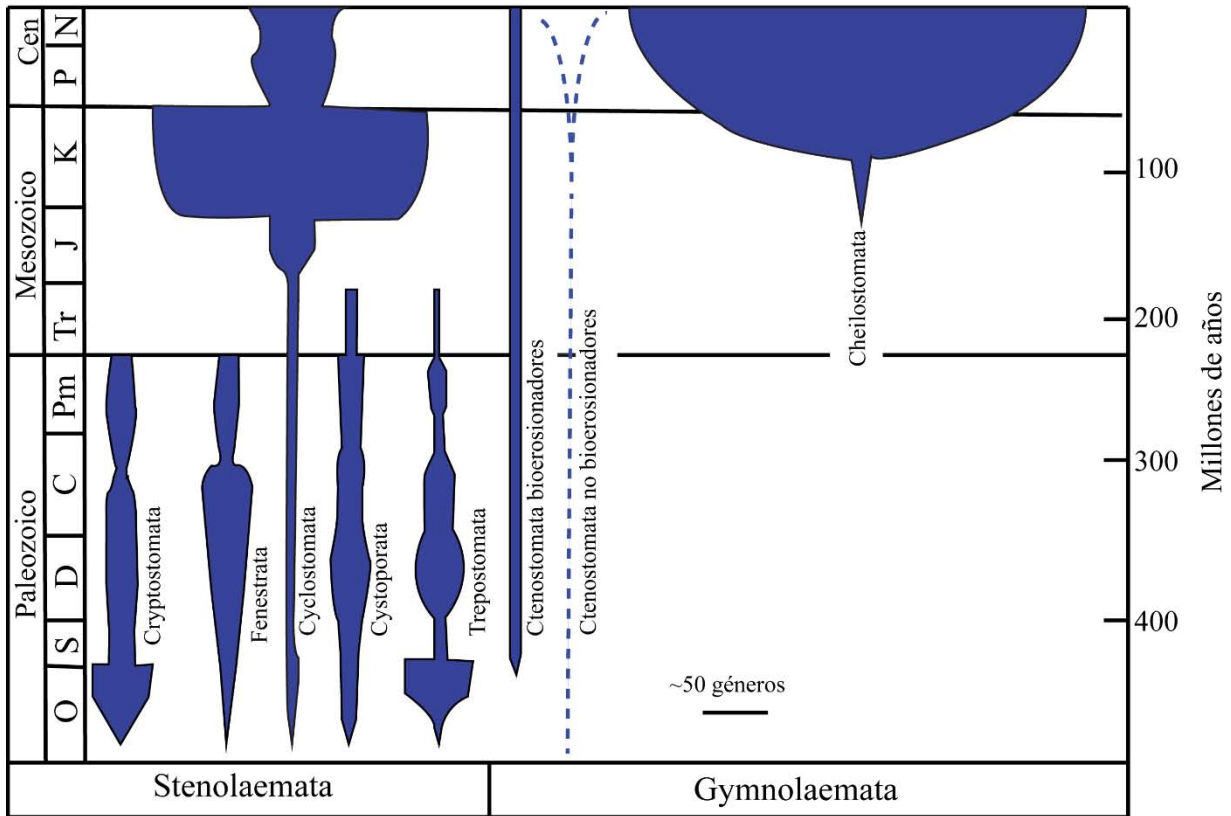


Figura 2. Patrones de aparición, diversificación y extinción de los órdenes de briozoarios (Modificado de McKinney y Jackson, 1991).

4.4. Los briozoos como fuente de información paleoambiental

Sin existir métodos bien desarrollados o documentados, durante décadas los briozoos han sido reconocidos por su papel como indicadores de condiciones paleoambientales. Tal es el caso del uso simplista de la morfología colonial, independientemente de los taxa que la presenten, como indicadora de la energía, turbidez, tasa de sedimentación u otros factores. Este uso implica varios problemas y posibles errores. Por ejemplo, en diversos ambientes se pueden encontrar asociaciones de diferentes especies de briozoos con una amplia gama de morfologías coloniales; estas asociaciones reflejan estrategias alternativas para afrontar las mismas condiciones ambientales (Taylor, 2005), e incluso se pueden encontrar morfologías idénticas, desarrolladas por dos o más especies, en más de un tipo de ambiente. Para atenuar tales problemas y evitar errores de interpretación, una alternativa es el uso restringido de las variantes morfológicas dentro de un solo taxón, considerando la gran plasticidad fenotípica que presentan las especies de briozoos, tanto a nivel de los zooides como de la colonia

(Hageman *et al.*, 1999), ya que la morfología de la colonia es una respuesta directa a la disponibilidad de alimento o sustrato, a la energía hidráulica del medio, a la profundidad, a las tasas de sedimentación, etc. (McKinney y Gault, 1980; Hageman *et al.*, 1998; Taylor y James, 2013; Taylor, 2005; Hageman *et al.*, 2011)

Un caso claro se encuentra en el briozoo de la Clase Cyclostomata, *Idmidronea atlantica* que estudió Harmelin (1973). En esta especie, la plasticidad fenotípica de la colonia le permite vivir bajo diferentes condiciones microambientales, desarrollando morfologías particulares para cada una de estas condiciones: las colonias que crecen sobre superficies abiertas, expuestas al oleaje o corrientes fuertes, son robustas, regularmente ramificadas y con poca separación entre las bifurcaciones de las ramas; por el contrario las colonias que se encuentran en cavidades del sustrato rocoso, por ejemplo la caverna cerrada de un arrecife, son por lo general delgadas, poco ramificadas y muy sinuosas (Figura 3). Los factores que afectan a la morfología de estas colonias aún son desconocidos pero pueden ser resultado de la energía de las corrientes y de la disponibilidad de alimentos.

El análisis de las variaciones en el tamaño de los zooides que componen una colonia es otro ejemplo del papel de los briozoos como indicadores paleoambientales, ya que este rasgo puede reflejar diferentes regímenes o cambios de temperatura asociados a la estacionalidad del ambiente en que crecieron las colonias. La variación en el tamaño de los zooides que forman una colonia puede ser expresada mediante un coeficiente de variación (CV) con el que se infiere que las colonias con valores de CV pequeños vivieron en ambientes de baja o nula estacionalidad; cuando estos valores son altos se interpreta una alta estacionalidad (O’Dea y Okamura, 2000). El potencial de esta metodología es tan fuerte que se puede reconocer la variación ambiental a la escala de calendario (Hageman *et al.*, 2011). Un desafío actual para los briozoólogos es identificar los factores ambientales exactos que provocan la variación intraespecífica en los briozoos actuales para después aplicar este conocimiento en las especies fósiles (actualismo biológico).

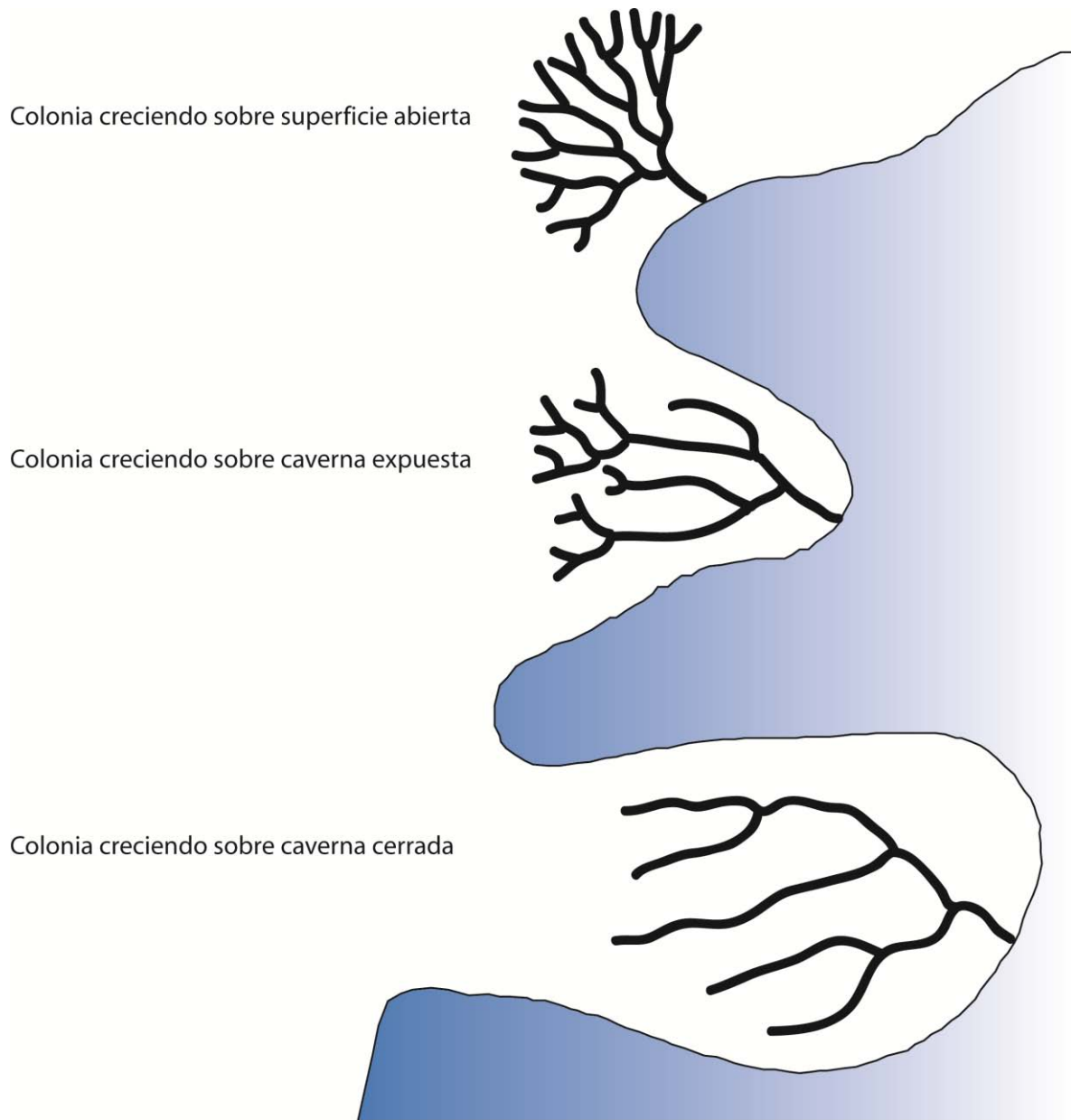


Figura 3. Variantes morfológicas de *Idmidronea atlantica* dada su exposición a las corrientes (Modificado de Harmelin, 1973).

4.5. Evolución de las morfologías coloniales de los briozoos

Los briozoos también ofrecen una ventana para el estudio de patrones evolutivos y dentro de ellos el análisis de convergencias sobresale al ser evidente que la historia del grupo está caracterizada por una aparición constante e iterativa de las mismas morfologías coloniales en distintos grupos de briozoos. Estas convergencias, a pesar de generar fuertes problemas en la reconstrucción de su filogenia (Anstey, 1990), brindan muchos ejemplos que permiten

reconocer básicamente nueve hábitos coloniales: incrustante, de domo, palmeada, foliosa, fenestrada, ramas robustas, ramas delicadas, articuladas y de vida libre. Estas morfologías coloniales solo son aplicables para briozoos con esqueletos calcáreos, ya que podemos encontrar otras en briozoos de cuerpo blando, como en las colonias de algunos ctenostomados que horadan conchas. Ninguna de las nueve morfologías coloniales es única de algún grupo taxonómico en particular y todas han aparecido más de una vez a lo largo del tiempo geológico (Taylor y James, 2013). Por ejemplo, las nueve formas han aparecido en el Orden Cheilostomata, ocho formas dentro del Orden Cyclostomata y tres formas dentro del Orden Fenestrata. Las formas fenestradas han aparecido de manera independiente en miembros del género *Triphyllozoon*, del Orden Cheilostomata y en la mayoría de los géneros del Orden Fenestrata. Es interesante señalar que la forma fenestrada no es exclusiva de los briozoos ya que se encuentra también en grupos de graptolitos, por ejemplo en especies del género *Dictyonema*. Las colonias en forma de domo que encontramos en los briozoos recientes del Orden Cheilostomata son al menos superficialmente idénticas a las del Orden Trepostomata del Ordovícico.

Otro ejemplo de convergencia evolutiva que involucra a los briozoos es la geometría helicoidal presente en muchas partes de la naturaleza y que dentro del Phylum Bryozoa ha aparecido en las colonias de al menos seis géneros no relacionados. Analizando este patrón, McKinney y Raup (1982) crearon un modelo matemático para simular la forma colonial helicoidal y generar hipotéticamente todas las posibles morfologías helicoidales, es decir todo el morfoespacio teórico, que no es más que una extensión geométrica de los paisajes adaptativos propuestos por Wright (1932) en donde se puede apreciar la frecuencia de aparición de formas hipotéticas en la naturaleza (McGhee, 2007). Todas estas formas las pudieron generar con sólo variar dos parámetros: la tasa de inclinación de la hélice (ELEV) y el ángulo entre el eje central de la hélice y las redes de filtración de la colonia (BWANG) (Figura 4). Al comparar todo el espectro de morfologías teóricas encontraron que la mayoría de los géneros con colonias helicoidales coinciden cercanamente en los mismos parámetros y solamente ocupan de manera discreta pequeñas regiones de todo el espectro geométrico posible (Figura 5).

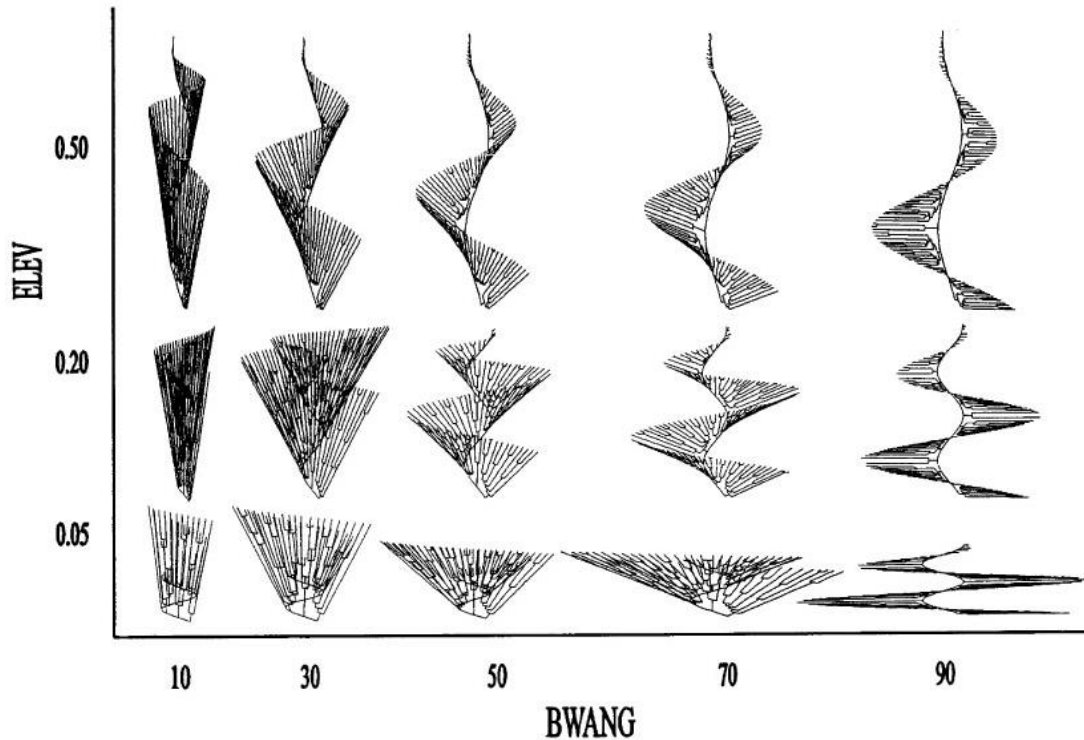


Figura 4. Morfoespacio teórico para los caracteres ELEV y BWANG en colonias helicoidales de briozoos (Tomado de Raup *et al.*, 2006).

Muchas de las formas son teóricamente posibles pero la naturaleza nunca las produce. ¿Por qué razón los briozoos sólo usan unas cuantas morfologías helicoidales teniendo un espectro teórico tan amplio? Una posible respuesta la ofrecen McKinney y McGhee (2003), quienes analizaron la eficiencia que posee cada morfología para la alimentación mediante filtración y observaron que la forma que se repetía más veces era la que presentaba una mayor eficiencia, mientras que las morfologías que se encuentran en áreas que no han sido explotadas son prácticamente ineficientes para el hábito de vida que tienen los briozoos. Este gran número de convergencias revela un rango limitado de soluciones funcionales disponibles para estos organismos coloniales filtradores.

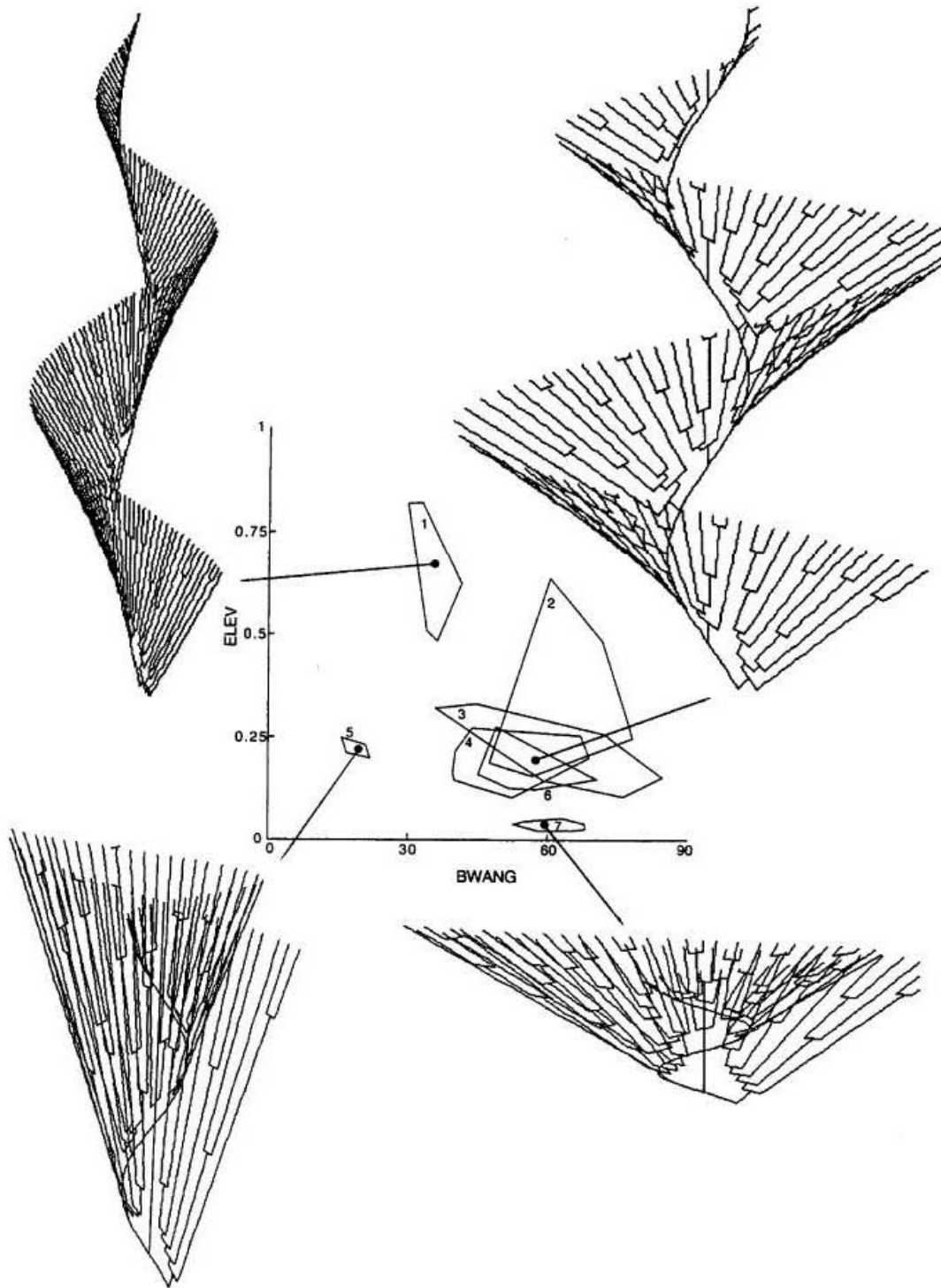


Figura 5. Morfoespacio teórico de las colonias helicoidales. Los polígonos indican la parte del morfoespacio que es ocupado por los briozoos, es de notar que la mayor parte permanece en blanco (Tomado de Raup *et al.*, 2006).

4.6. Orden Fenestrata

Los briozoos del orden Fenestrata son un grupo exclusivamente Paleozoico. La mayoría de sus representantes forman redes compuestas de la unión de las ramas mediante varas esqueléticas libres de autozoocios llamadas disepimentos, o bien por la presencia de ramas anastomosadas que forman ventanas (fenestras) a lo largo de la colonia. En gran parte de sus representantes, los autozoocios son muy regulares en forma y distribución, mientras que la presencia de heterozoocios no es común en este grupo. A lo largo de la superficie anversa de la colonia, se distribuyen aperturas muy bien definidas. Es de recalcar que no todas las colonias presentaran el patrón fenestrado (ventanas), algunos carecerán de disepimentos y presentarán ramas pinadas. A lo largo de la historia evolutiva del grupo (Ordovícico-Pérmico), se han definido unos 100 géneros (McKinney y Wyse Jackson, 2015). Frecuentemente los fenestrados se tratan como un orden independiente dentro de los estenolemados (Boardman y Cheetham, 1987). Las descripciones taxonómicas de este grupo se realizan mediante una serie de caracteres observables a través de cortes en distintos planos (Figura 6), su morfología se divide en externa (Figura 7) e interna (Figura 8).

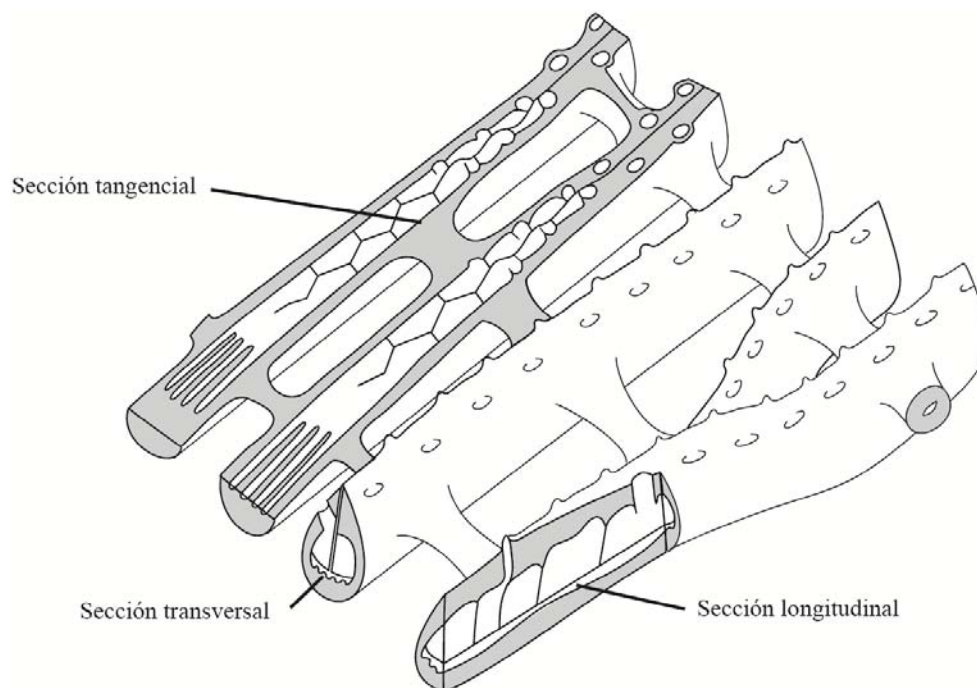


Figura 6. Principales cortes para el estudio de briozoos del orden Fenestrata (Modificado de McKinney y Wyse Jackson, 2015).

Los zooecios se dividen en dos porciones: una caracterizada por la expansión de la endozona donde se halla la cámara de vida y otra por una porción distal que se extiende a través del esqueleto extrazoooidal que se denomina tubo distal. En la mayoría de los representantes del orden los autozooecios presentan una forma regular y una distribución constante. Las cámaras tienen una dirección proximal hacia el punto de origen de la colonia y una distal en la dirección de crecimiento (McKinney y Wyse Jackson, 2015).

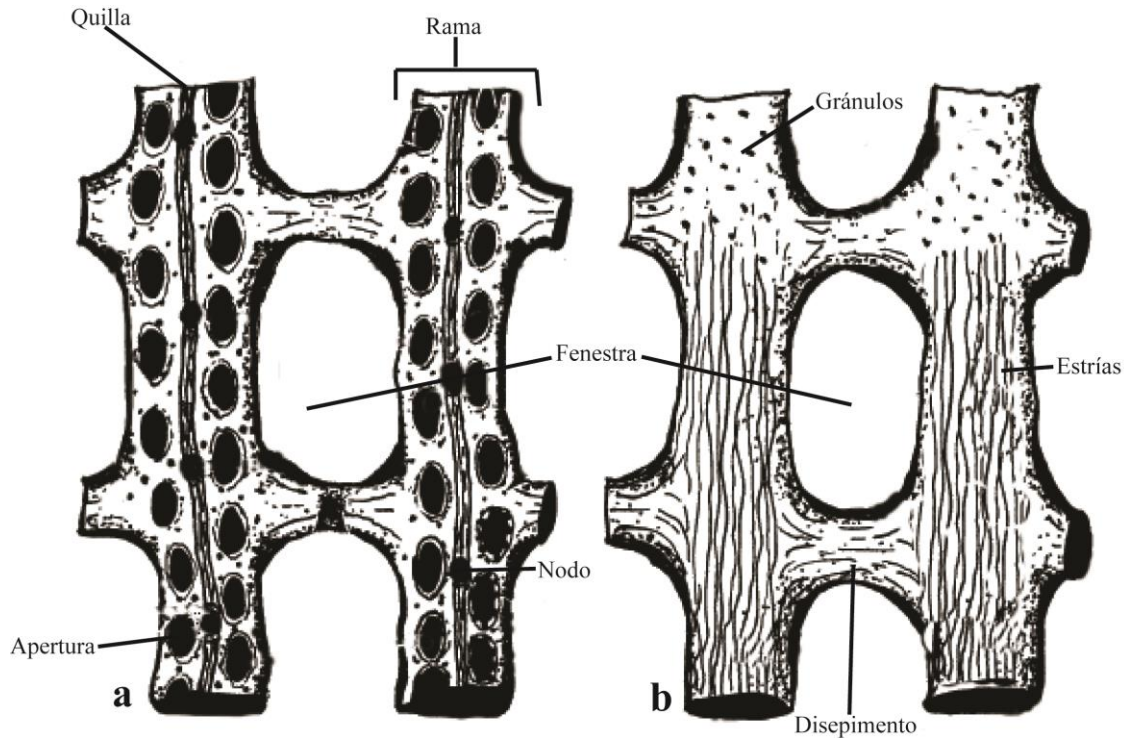


Figura 7. Principales estructuras externas de importancia taxonómica del orden Fenestrata: a. Superficie anversa; b. Superficie reversa (Modificado de Hageman, 1991).

Dentro de todas las ramas, con excepción de unos pocos fenestrados, hay un plato basal que es continuo longitudinalmente y plano a curvado transversalmente, compuesto principalmente por calcita granular. Típicamente los autozooecios se desarrollan del lado anverso de la placa. Si se tiene en una rama dos hileras de zooecios, estas se encuentran separadas a través del plano axial por una pared de calcita granular denominada pared axial. Típicamente, la pared axial puede extenderse hacia la superficie anversa, expresándose como una quilla longitudinal de forma y tamaño variable, que puede estar acompañada de espinas si el crecimiento supera a la superficie anversa, o de nodos si esta no la supera.

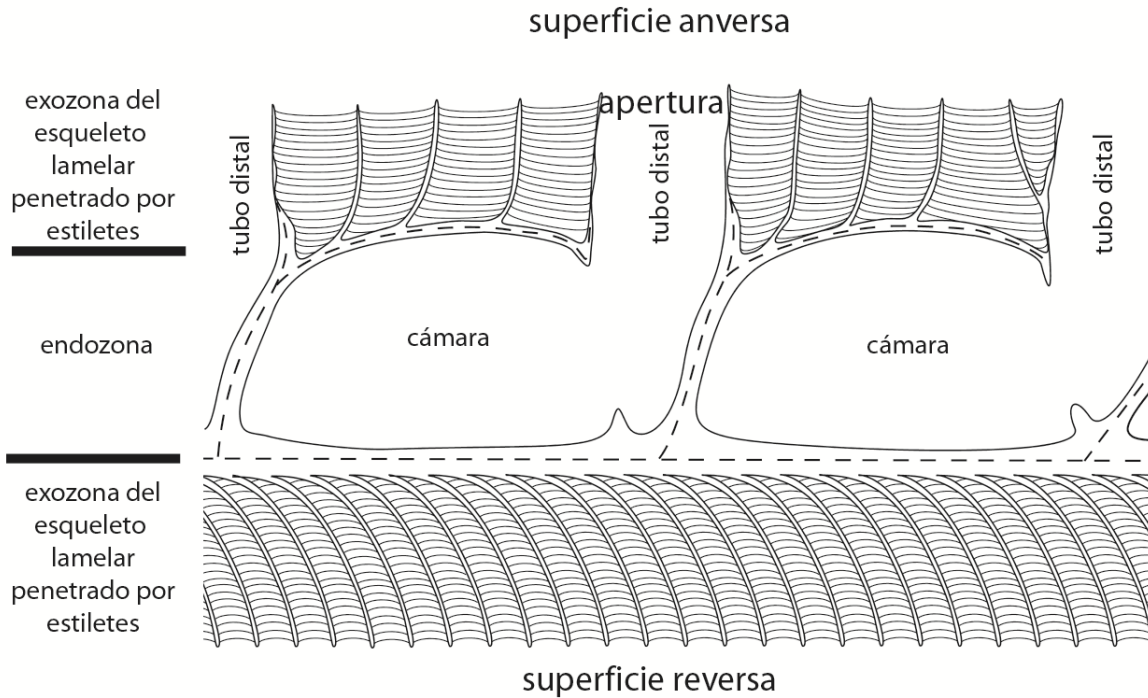


Figura 8. Morfología interna de una rama de un briozoo del orden Fenestrata (Modificado de McKinney y Wyse Jackson, 2015).

La cámara de vida en su lado reverso se une con la pared basal (porción del plato basal), sobre el lado anverso por medio de la pared frontal y a sus costados por las paredes laterales, las paredes laterales de los autozoocios en ramas biseriales son parte de la pared axial. Y hacia la parte inferior se encuentra la pared transversal (McKinney y Wyse Jackson, 2015).

4.7. Orden Cryptostomata

Los miembros del orden Cryptostomata son briozoos estenolaemados que en su mayoría presentan zoarios enteramente erectos, con limitadas bases de anclaje. El zoario puede no tener ramas, ser en forma de arbusto, pinnado, o inclusive reticulado. Las secciones transversales de las ramas son aproximadamente cilíndricas o aplanadas. Los zoocios se arreglan por lo general en hileras longitudinales regulares o en espiral. Las aperturas presentan un contorno elíptico, subcircular o rectangular y pueden presentarse en todas las superficies, o bien puede llegar a desarrollarse una superficie reversa sin aperturas. Las superficies están ornamentadas comúnmente con estrías o crestas, peristomas y estiletes, u otras estructuras. El material extrazooecial puede ser extensivo, desarrollándose en diferentes patrones: como estructuras de anclaje similares a raíces, como gruesos depósitos entre los

zoocios a lo largo de las superficies reversas del zoario, en forma de una superestructura en red, etc. (Boardman *et al.*, 1983; McKinney y Jackson, 1991). Al igual que en los fenestrados, su estudio taxonómico se basa en una serie de cortes con distintas orientaciones de manera similar al del orden Trepostomata (Figura 9).

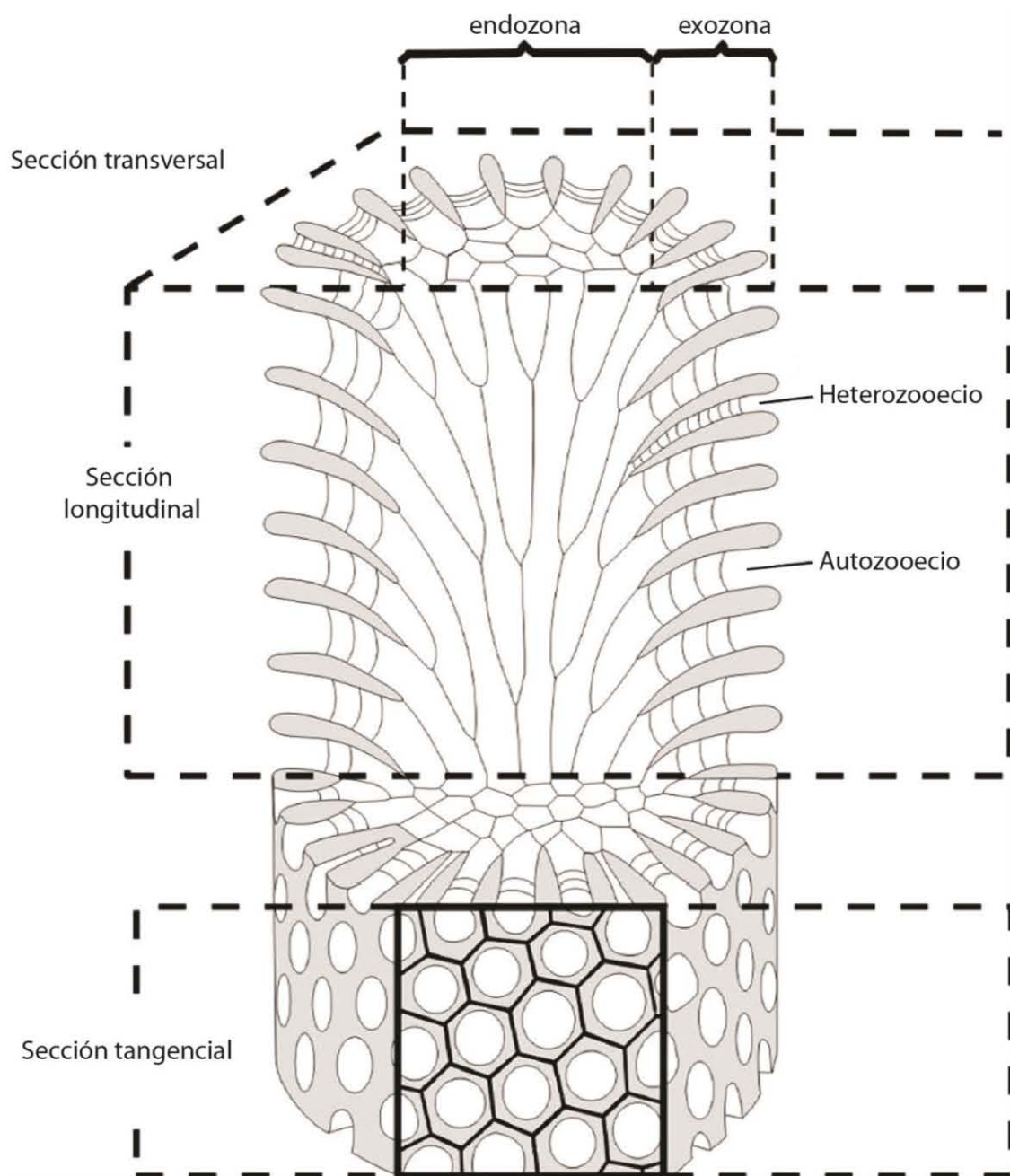


Figura 9. Principales cortes para el estudio de briozoos de los órdenes Cryptostomata y Trepostomata (Modificado de Ernst *et al.*, 2015).

4.8. Orden Trepostomata

Los briozoos del orden Trepostomata tienen colonias principalmente masivas, lameladas o con forma de tallo, comprendiendo típicamente a los llamados briozoos rocosos (*stony bryozoans*) (Figura 9). Los zooides consisten de tubos largos calcáreos, generalmente intersectados por varias particiones (diafragmas). Cada tubo es divisible dentro una región inmadura en la parte axial del zoario, caracterizado con paredes delgadas, con un amplio espacio de diafragmas y en contacto con otros zoocios sobre todos sus lados. Presentan una región madura cerca de la superficie zoarial caracterizada por paredes engrosadas, con espacios reducidos de diafragmas e intervención de estructuras especiales (mesoporos y acantoporos) entre los zoocios (Bassler, 1953). Poseen una distribución temporal del Ordovícico al Triásico (Ernst *et al.*, 2015).

5. Área de Estudio y estratigrafía

La región de Santiago Ixtaltepec se distingue por presentar una de las sucesiones de rocas paleozoicas más completa de México en la que se han identificado rocas de edad cámbrico-ordovícicas, misisípicas y pensilvánicas que han sido descritas como las formaciones Tiñú, Santiago e Ixtaltepec respectivamente y de las que existen diversos afloramientos en localidades del municipio de Nochixtlán. La sección tipo de la Formación Ixtaltepec aflora aproximadamente a 16 km al noreste del poblado de Asunción Nochixtlán y a 500 metros al norte del poblado de Santiago a una altitud aproximada de 2300 msnm (Figura 10).

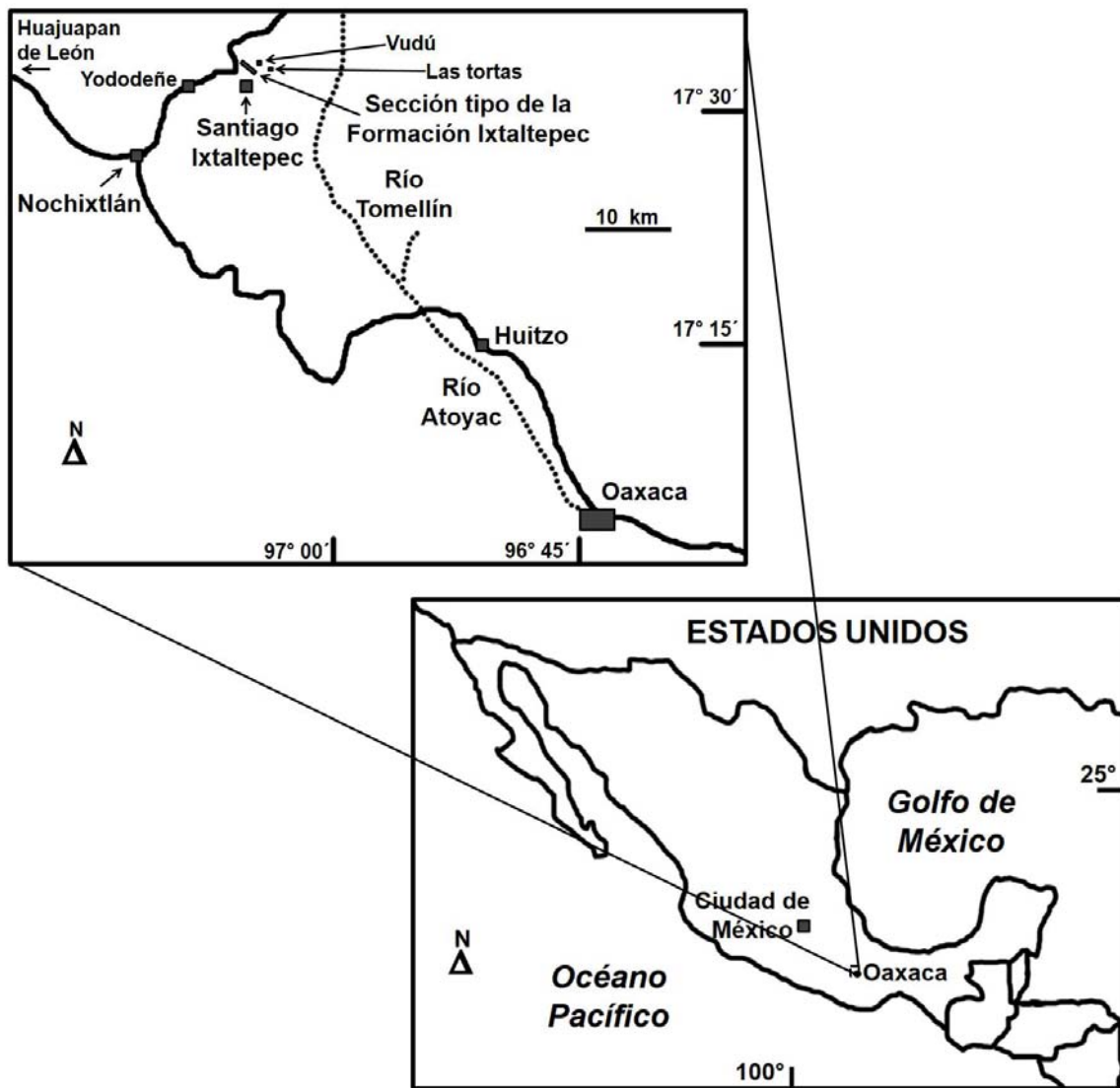


Figura 10. Localización geográfica del área de estudio en la sección tipo de la Formación Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca.

Las rocas paleozoicas se encuentran sobre el denominado Complejo Oaxaqueño, compuesto de rocas precámbricas de tipo pegmatita, esquisto, paragneis y ortogneis con edades de 900 a 1100 millones de años (Fries *et al.*, 1962; Solari *et al.*, 2003). La unidad paleozoica más antigua, la Formación Tiñú (Pantoja-Alor y Robison, 1967), está compuesta por un Miembro Inferior Calcáreo caracterizado por una alternancia de caliza con lutita con abundantes trilobites del Cámbrico superior (Furongiano) (Robison y Pantoja-Alor, 1968) y un Miembro Superior Lutítico en el que se ha reportado la presencia de graptolitos del Ordovícico Inferior (Sour-Tovar y Buitrón-Sánchez, 1987; Landing *et al.*, 2007); para la Formación Tiñú también se ha referido la presencia de gasterópodos (Yochelson, 1968), cefalópodos (Flower, 1968), braquiópodos linguliformes (Streng *et al.*, 2011) y briozoos (Landing *et al.*, 2010), los cuales fueron reinterpretados por Taylor y colaboradores (2013) como octocorales. La sucesión carbonífera se compone de las formaciones Santiago (unidad informal por homonimia) e Ixtaltepec que en su descripción original fueron asignadas respectivamente al Misisípico Inferior y Pensilvánico Medio (Robison y Pantoja-Alor, 1968; Pantoja-Alor, 1970). De acuerdo a Pantoja-Alor (1970) la formación Santiago sobreyace en discordancia angular a la Formación Tiñú, posee un espesor de 165 metros en su sección tipo y se divide en dos miembros, el inferior calcáreo con intercalaciones de lutita y margas, y el superior lutítico con intercalaciones de arenisca calcárea en su parte baja y dominancia de arenisca a partir de la parte media. Estudios posteriores confirman que las rocas del miembro inferior son de edad osageana (Misisípico inferior) (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000; Navarro-Santillán *et al.*, 2002) y una fauna de cefalópodos que se ha encontrado en el miembro superior lo ubican en el Merameciano (Misisípico medio) (Castillo-Espinoza *et al.*, 2010). La formación Santiago subyace transicionalmente a los clásticos basales de la Formación Ixtaltepec, unidad que en su sección tipo del Arroyo de las Pulgas presenta un espesor de 430 metros; la base está compuesta por limolita, siguiendo con intercalaciones de lutita y arenisca calcárea de grano fino, posteriormente se encuentran capas delgadas de calcarenita seguidas de lutita arenosa e intercalaciones de arenisca, por encima se encuentra una alternancia de capas gruesas de lutita con capas delgadas de arenisca; finalmente se presenta lutita arenosa delimitada por estratos de arenisca de grano fino y limolita, encontrando material intrusivo de roca ígnea a manera de estratos intercalados con la lutita arenosa. Sobreyaciendo discordantemente a la Formación Ixtaltepec, se encuentra la Formación Yododeñe,

compuesta por un conglomerado con clastos calcáreos y cuya edad se asigna entre el Pérmico superior y el Jurásico Inferior (Flores de Dios *et al.*, 2000); sobre esta formación se observan rocas calcáreas de edad cretácica (Pantoja-Alor, 1970). Para el análisis paleontológico de la Formación Ixtaltepec se han ubicado ocho niveles estratigráficos, caracterizados por su contenido fosilífero, y que han sido denominados API-1 a API-8 (Figura 11); el acrónimo API significa Arroyo de las Pulgas, Ixtaltepec, y hace referencia a la ubicación de la sección medida. El material estudiado en el presente trabajo se colectó en distintas localidades donde aflora la Formación Ixtaltepec; siendo la principal el “Arroyo de Las Pulgas”, donde se ubica la sección tipo, en las coordenadas 17° 30’-17° 35’ N, 97° 05’- 97° 10’ W.

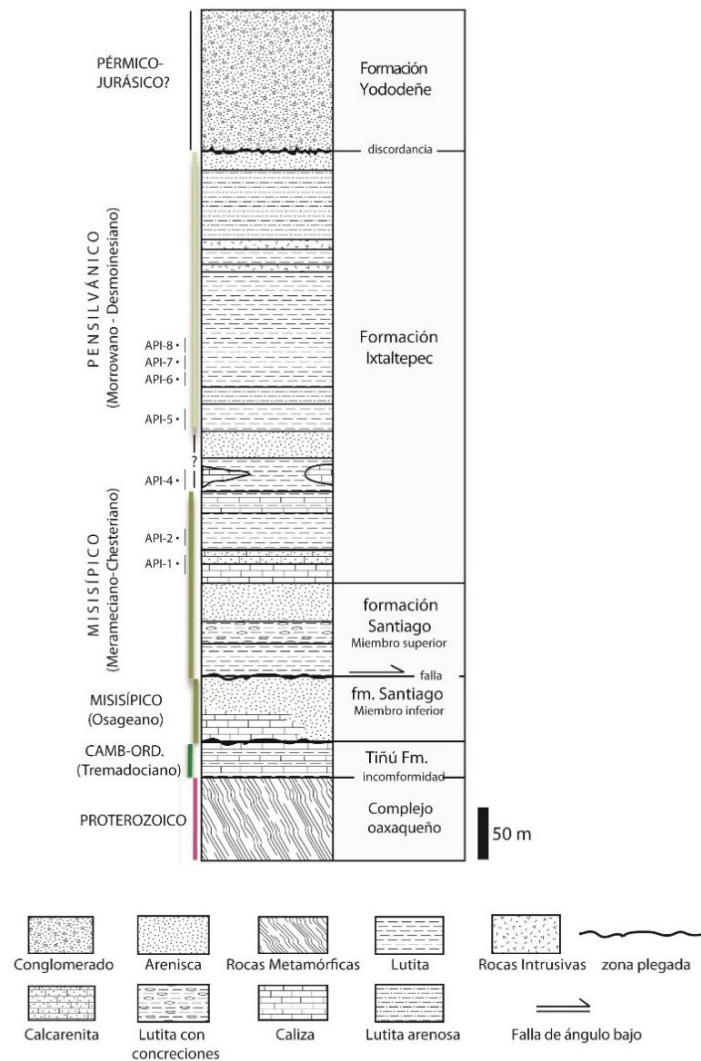


Figura 11. Columna estratigráfica de la región paleozoica de Santiago-Ixtaltepec, Oaxaca (Modificada de Torres-Martínez, 2014).

6. Método

El método del presente trabajo se divide en dos partes: trabajo de campo y trabajo de gabinete.

6. 1. Trabajo de campo

Se realizaron cuatro salidas al área de estudio con una duración aproximada de cuatro días cada una. Cuyos principales objetivos fueron la prospección de la zona e identificación de las unidades litoestratigráficas propuestas por Pantoja-Alor (1970); la recolecta de material de briozoarios en la sección tipo y en otros afloramientos bajo un control estratigráfico y la toma de muestras de material carbonatado de los niveles API-1 y API-2 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec para realizar el análisis de las microfacies.

6.2. Trabajo de gabinete

Consistió en la revisión de material de briozoos depositado en la colección del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias; selección de los ejemplares que pudieran ser de relevancia para el estudio y a los cuales se les dio un tratamiento curatorial (limpieza y técnicas de conservación). Los ejemplares preservados en carbonato se observaron a través de diferentes cortes de roca, superficies pulidas y la elaboración de láminas delgadas y acetatos (*peels*). Con el material carbonatado se llevó a cabo un análisis de microfacies para los niveles API-1 y API-2 de la Formación Ixtaltepec para establecer un perfil paleobatimétrico, mediante el uso de Microfacies Estándar (SMF) *sensu* Flügel (2004) y su asociación con los cinturones de facies propuestos por Wilson (1986).

Los ejemplares fueron determinados en su mayoría a nivel de género con ayuda de literatura especializada así como con la comparación de ejemplares de las colecciones de la universidad de *Trinity College Dublin* en Irlanda y el Museo de Historia Natural de Londres en Inglaterra. Analizándose sus implicaciones paleoambientales, bioestratigráficas y paleobiogeográficas. Se revisó literatura sobre la morfología funcional de los briozoos y con base en ella se establecieron posibles asociaciones de la forma colonial de los organismos con el medio que habitaron. Como parte del presente trabajo se desarrolló un programa en lenguaje java que permite simular teóricamente el crecimiento de colonias de briozoos con morfología erecta representándolas en dos y tres dimensiones.

7. Resultados

7.1. Paleontología Sistemática

Phylum Bryozoa Ehrenberg, 1831

Clase Stenolaemata Borg, 1926

Orden Trepostomata Ulrich, 1882

Familia, género y especie indeterminados

Lámina 1, figura a

Descripción. Colonia dendroidea erecta masiva con un patrón desordenado de las cámaras autozoociales. La microestructura de la corteza autozoocial es laminada y fusionada con un grosor uniforme. Los autozoocios presentan diafragmas primarios y secundarios. Se aprecian mesoporos entre las aperturas de los autozoocios. Las principales medidas se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Medidas de la colonia de un trepostomado, especie indeterminada: X= media; SD= desviación estándar; CV= coeficiente de variación; Max= máximo valor; Min= mínimo valor; N=número de medidas.

	X	SD	CV	Max	Min	N
Diámetro de las aperturas, mm	0.13	0.027	21.09	0.17	0.09	7
Diámetro de los mesoporos, mm	0.09	0.024	26.67	0.13	0.05	6
Distancia entre los diafragmas, mm	0.15	0.043	29.25	0.20	0.10	6
Diámetro de la endozona, mm	0.56	0.201	36.09	0.87	0.20	10
Ancho de la exozona, mm	0.29	0.059	20.42	0.42	0.19	10
Ángulo de gemación de los autozoocios (°)	51.3	9.214	17.96	64	42	10

Material estudiado. Ejemplar FCMP 16/213. Una colonia permineralizada que en sección tangencial despliega caracteres internos. El material fue observado mediante la elaboración de una lámina de acetato (*peel*).

Ocurrencia. El material fue recolectado en el nivel API-1 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. El ejemplar estudiado presenta mesoporos, una morfología erecta masiva y un tamaño de la exozona en relación con la endozona que permiten asignarlo a la familia Halloporidae; sin embargo no se aprecian hemiseptos de manera frecuente en las cámaras autozoeciales, carácter que es determinante para su asignación a la familia. Dado el crecimiento irregular de la colonia, a pesar del alto grado de preservación de ésta, es necesario la realización de cortes en distintos planos para una determinación específica.

Orden Cryptostomata Vine, 1884

Suborden Rhabdomesina Astrova y Morozova, 1956

Familia Rhabdomesidae Vine, 1884

Género *Rhabdomeson* Young y Young, 1874

Especie tipo. *Millepora gracilis* Phillips, 1841 del Devónico del norte de Devon, Inglaterra.

Diagnos del género. Rhabdomesido de colonia dendroidea delicada con ramas irregularmente dicotomizantes. Autozoocios acomodados regularmente, rodeando un cilindro axial de manera anular o espiral. Hemiseptos comunes. Aperturas autozoeciales elípticas, piriformes o rómbicas, ligeramente espaciadas, arregladas quincencialmente sobre la superficie del zoario; de dimensiones constantes o variables alrededor de la rama. Estiletes abundantes y estructuralmente diversos (Wyse Jackson y Bancroft, 1995).

Distribución geográfica. Cosmopolita

Distribución estratigráfica. Devónico Medio- Pérmico superior.

Rhabdomeson sp.

Lámina 1, figuras b y c

Descripción. Colonia erecta, ligeramente curvada, con un cilindro axial central. La rama central posee de 0.56 a 0.66 mm de diámetro. El cilindro axial es circular y pequeño, 0.11-0.19 mm de diámetro. Los autozoocios parten de este eje en un patrón espiral. No presenta bifurcaciones. Las principales medidas se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Medidas de *Rhabdomeson* sp. 1 (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Diámetro de rama, mm	0.60	0.04	6.30	0.66	0.56	10
Ancho del cilindro axial, mm	0.16	0.03	15.95	0.19	0.11	10
Largo de los autozoocios, mm	0.39	0.06	14.76	0.49	0.32	10
Ancho de las aperturas autozoociales, mm	0.31	0.06	18.85	0.41	0.19	10

Material estudiado. Ejemplar FCMP 11/40. Colonia preservada en lutita como molde interno y externo.

Ocurrencia. Ejemplar recolectado en la localidad “Vudú” que se encuentra aproximadamente a 800 metros al noroeste de Santiago Ixtaltepec; los niveles portadores de los briozoos estudiados, se correlacionan a los niveles API-6 y API-7, de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. *Rhabdomeson pro gracile* Wyse Jackson y Bancroft, 1995 del Carbonífero de Escocia, posee dimensiones similares al ejemplar oaxaqueño de *Rhabdomeson* sp., presenta el mismo patrón de gemación de los autozoocios pero difiere en que la parte distal de las cámaras autozoociales de *Rhabdomeson* sp. es más elongada. *Rhabdomeson rhombiferum* (Phillips, 1836) del Carbonífero de Lanarkshire, Escocia difiere de la especie de Oaxaca ya que presenta dimensiones menores, un diámetro de rama de 0.41 a 0.86, un patrón de gemación de las cámaras autozoociales anular y el eje cilíndrico en el caso del material mexicano es recto mientras que el escocés es curvado de manera irregular. *Rhabdomeson simulatum* Moore, 1929 del Pensilvánico de Texas, tiene una morfología colonial parecida al

material estudiado pero su diámetro, de 1 a 1.15 mm, es aproximadamente el doble que el material mexicano. Los ángulos de divergencia de los zooecios a partir del eje axial son comparables, rondando los 60°-70°. El material de la Formación Ixtaltepec carece de datos de su morfología externa, por lo que no se pueden comparar más caracteres. Moore (1929) describe también para el Carbonífero de Texas *Rhabdomeson tenerum* y *R. filum* ambas con tallas comparables al material de *Rhabdomeson* sp., pero no hace mención alguna de características internas.

Familia Rhomboporidae Simpson, 1895

Género *Rhombopora* Meek, 1872

Especie tipo. *Rhombopora lepidodendroides* Meek, 1872, Carbonífero superior de Estados Unidos.

Diagnosis del género. Colonias ramosas. Autozoecios en forma de tubos encontrándose en la superficie de la colonia en un ángulo bajo. Los diafragmas pueden estar presentes. Hemiseptos ausentes. Las aperturas autozoeciales son ovales. Los metazoocios son raros o ausentes. Presentan uno o dos acanthosteles en la terminación distal de cada apertura. Paredes exozonales con abundantes pauroestilos acomodados en patrones regulares alrededor de las aperturas (Gorjunova, 1985).

Distribución geográfica. Cosmopolita.

Distribución estratigráfica. Devónico a Pérmico.

Rhombopora sp.

Lámina 1, figuras d y e

Descripción. Colonia ramosa erecta, con un diámetro de 0.76 a 1.68 mm. Presenta cinco hileras de cámaras autozoeciales que crecen alrededor de un eje en un arreglo espiral sobre la superficie. Las aperturas de las cámaras son ovales y se encuentran alternadas a lo largo

de las ramas. No se aprecian detalles de los autozoocios. Las principales medidas se muestran en la Tabla 3.

Tabla 3. Medidas de *Rhombopora* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Diámetro de rama, mm	1.15	0.29	25.00	1.68	0.76	10
Ancho de las aperturas autozoociales, mm	0.11	0.02	15.45	0.14	0.09	10

Material estudiado. Ejemplares FCMP 16/214 (parte y contra parte) y FCMP 11/03. Colonias preservadas en lutita a manera de molde externo.

Ocurrencia. El ejemplar FCMP 16/214 fue recolectado en la unidad API-6 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec. El ejemplar FCMP 11/03 proviene de la localidad “Vudú” que se encuentra aproximadamente a 800 metros al noroeste de Santiago Ixtaltepec; los niveles portadores de los briozoos estudiados, se correlacionan al nivel API-7. Ambos ejemplares de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. El género *Rhombopora* se distingue de *Rhabdomeson* por la ausencia de una cavidad central axial. La forma colonial de *Rhombopora* sp. de la Formación Ixtaltepec es muy similar a *Rhombopora corticata* Moore, 1929 del Pensilvánico de Texas así como a *Rhombopora lepidodendroides* Meek, 1872 del Carbonífero de Alabama, pero difiere del primero porque presenta una menor talla tanto en el diámetro de las ramas como en la de las aperturas y del segundo dada la preservación no se aprecia la exozona delgada. *Rhombopora blakei* Hageman *et al.*, 2011. del Tournaisiano de la Formación Hook Head de Irlanda presenta un patrón colonial similar al ejemplar oaxaqueño pero se distingue por un diámetro menor de sus ramas que es prácticamente constante, entre 0.79-0.81 mm, a lo largo del zoario, mientras que el ejemplar estudiado presenta cambios abruptos en el ancho de sus ramas en las zonas anteriores a las bifurcaciones.

Orden Fenestrata Elias y Condra, 1957

Familia Fenestellidae King, 1849

Género *Fenestella* Lonsdale, 1839

Especie tipo. *Fenestella subantiqua* d'Orbigny, 1849 del Silúrico inferior de Wenlockian, Inglaterra.

Diagnosis del género. Los zoarios son en forma de abanico o embudo; red regular con ramas rectas o ligeramente sinuosas y con disepimientos sin autozoocios comparativamente delgados. Sobre las ramas hay dos hileras de autozoocios delgados alternados, los cuales son tetragonales, usualmente con forma de paralelogramo en sección tangencial. Hemiseptos poco desarrollados o ausentes. La pared de la quilla es recta y los nodos sobre esta se mantienen en una hilera (Morozova, 2001).

Distribución geográfica. Cosmopolita.

Distribución estratigráfica. Ordovícico Superior al Pérmico superior.

Fenestella sp.

Lámina 2, figuras a-d

Descripción. Colonia reticulada con ramas rectas unidas mediante disepimientos delgados. Sobre las ramas se encuentran dos hileras ligeramente desfasadas de autozoocios. Sobre su superficie anversa se despliegan aperturas circulares a ovaladas. Entre ambas hileras de aperturas se observa una hilera de nodos dispuestos de manera regular a lo largo de las ramas. Al reverso de estas se halla una superficie estriada libre de aperturas. Por encima del anverso del zoario se encuentra asociada a esta una estructura que consiste en una serie de ramillas alargadas que se bifurcan repetidamente y se fusionan entre ellas o sobrelapan para formar una retícula anastomosada que carece de estructuras internas y con una ornamentación consistente en una serie de estrías continuas idénticas en toda la superficie. Las principales medidas se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Medidas de *Fenestella* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Ancho de las ramas, mm	0.30	0.037	12.50	0.37	0.22	20
Largo de las fenestras, mm	0.84	0.052	6.19	0.92	0.75	20
Ancho de las fenestras, mm	0.31	0.043	13.83	0.42	0.23	20
Ancho de los disepimentos, mm	0.16	0.023	14.20	0.21	0.13	20
Diámetro de las aperturas, mm	0.11	0.015	13.64	0.13	0.08	15
Diámetro de los nodos, mm	0.10	0.019	20.00	0.12	0.07	10
Distancia entre los nodos sobre las ramas, mm	0.32	0.024	7.52	0.34	0.27	10
Ancho de las ramillas, mm	0.62	0.305	48.96	1.15	0.25	20
Ancho de las ventanas de la retícula externa, mm	0.90	0.159	17.73	1.15	0.61	10
Largo de las ventanas de la retícula externa, mm	1.59	0.222	13.95	1.82	1.26	10

Material estudiado. Ejemplar FCMP 11/40. Colonia asociada a una estructura reticulada preservada en lutita a manera de molde externo.

Ocurrencia. Ejemplar recolectado en la localidad “Vudú” que se encuentra aproximadamente a 800 metros al noroeste de Santiago Ixtaltepec; los niveles portadores de los briozoos estudiados, se correlacionan a los niveles API-6 y API-7, de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. *Fenestella* se distingue del género *Moorephyloporina* por la forma de sus autozoocios cortos y por la estructura del zoario que forma una red regular de ramas unidas por medio de disepimentos (Morozova, 2001). Se han descrito más de 2000 especies para el género *Fenestella* (Morozova, 1974), pero Morozova en 2001 reduce el número a alrededor de 50 especies considerando que la mayoría de las descripciones previas sólo se basan en caracteres externos muy generales, por ejemplo la morfología de la colonia. El ejemplar de *Fenestella* sp. presenta una retícula esquelética libre de autozoocios, que ha sido interpretada como una estructura de defensa. Solamente se ha reportado esta retícula para *Fenestella plebeia* M'Coy, 1844 de Reino Unido, la cual fue originalmente asignada a *Parafenestella formosa* (M'Coy 1844) al encontrar la retícula aislada.

Género *Rectifenestella* Morozova, 1974

Especie tipo. *Fenestella medvedkensis* Shul'ga-Nesterenko, 1951, Carbonífero superior de Rusia.

Diagnosis del género. El zoario presenta varias formas; laminar, en abanico o en forma de embudo. Es una malla regular con ramas rectas, las cuales son circulares en la sección transversal y generalmente unidas por medio de delgados disepimentos rectos sin autozoocios. Sobre las ramas hay dos hileras de autozoocios alternados, delgados y tienen un contorno pentagonal en la sección tangencial; hemisepto superior presente. Antes de la bifurcación se llegan a presentar tres hileras de autozoocios. Los nodos de las quillas están en una sola hilera (Morozova, 2001).

Distribución geográfica. Cosmopolita.

Distribución estratigráfica. Silúrico superior al Pérmico superior.

Rectifenestella sp.

Lámina 2, figuras e y f

Descripción. Colonia reticulada con ramas rectas unidas por disepimentos. Los autozoocios están dispuestos en dos hileras alternadas sobre las ramas. Las fenestras son ovaladas y elongadas con contorno ondulante. Los autozoocios en sección transversal tienen forma pentagonal pero con los bordes redondos. Las principales medidas se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Medidas de *Rectifenestella* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Ancho de las ramas, mm	0.21	0.026	12.21	0.26	0.18	10
Largo de las fenestras, mm	0.39	0.028	7.18	0.44	0.36	6
Ancho de las fenestras, mm	0.19	0.017	8.81	0.22	0.16	9
Ancho de los disepimentos, mm	0.08	0.018	21.43	0.12	0.06	10
Máximo ancho de las cámaras, mm	0.11	0.012	10.91	0.13	0.09	9
Largo de las cámaras, mm	0.17	0.025	14.53	0.22	0.13	10

Material estudiado. Ejemplar FCMP 16/215. Fragmento de una colonia permineralizada, estudiado en una lámina delgada.

Ocurrencia. El ejemplar FCMP 16/215 fue colectado en la localidad “Las tortas” a aproximadamente 400 metros de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec. La muestra proviene del nivel Ixt-5 que se correlaciona con la unidad API-1 (ver sección análisis de microfacies).

Discusión. La forma pentagonal de las cámaras en sección tangencial de las especies del género *Rectifenestella* se distinguen de los autozoocios triangulares presentes en el género *Spinofenestella* Termier y Termier, 1971 (Morozova, 2001). De las especies asignadas al género *Laxifenestella* Morozova, 1974, *Rectifenestella* se distingue por la presencia de autozoocios pentagonales y la ausencia de hemiseptos inferiores (Tolokonnikova *et al.*, 2015).

Se ha reportado con anterioridad la presencia del género *Rectifenestella* para la Formación Ixtaltepec, pero se confinó a los niveles API-6 y API-7 de edad pensilvánica (González-Mora y Sour-Tovar, 2014). El nuevo registro de *Rectifenestella* se reporta para el nivel API-1 de edad misisípica. *Rectifenestella* sp. que se describe en el presente trabajo se distingue de la forma pensilvánica de la Formación Ixtaltepec por el contorno ondulante de las fenestras y por presentar un menor rango de talla intracolonia, tanto de las ramas ($0.18-0.26 \leq 0.2-0.34$) como de las cámaras ($0.09-0.13 \leq 0.9-0.17$). Una comparación mayor se dificulta dado que presentan distintos modos de preservación.

Rectifenestella rudis (Ulrich, 1890) reportada por Tolokonnikova y colaboradores (2015) para el Misisípico Inferior de la Cuenca Namur-Dinant presenta una disposición de las cámaras semejante en sección transversal al ejemplar de la unidad API-1 pero se distingue por la presencia de nodos aperturales, además de que posee rangos de tamaño mayores (v.g. ancho de rama, 0.23-0.34 mm).

Género *Spinofenestella* Termier y Termier, 1971

Especie tipo. *Fenestella spinulosa* Condra, 1902 del Carbonífero superior de Coal Measure, Estados Unidos.

Diagnosis del género. Colonias reticuladas con ramas relativamente anchas y gruesas, con disepimientos relativamente delgados. Los autozoocios están dispuestos en dos hileras sobre las ramas. Los autozoocios son triangulares en la sección tangencial media, y su forma puede variar de triangular a pentagonal cuando están próximos a una bifurcación. Presentan una quilla estrecha con una hilera de nodos desarrollados (Morozova, 2001).

Distribución geográfica. Cosmopolita.

Distribución estratigráfica. Silúrico al Pérmico superior.

Spinofenestella sp.

Lámina 3, figuras a y b

Descripción. Colonia reticulada con ramas delgadas y rectas unidas mediante disepimientos delgados. Presenta dos hileras de autozoocios alternados en las ramas manteniéndose inclusive antes de las bifurcaciones. Las fenestras tienen forma de óvalos regulares cercanos a la forma de un cuadrado con las aristas curvas. Las cámaras autozoociales son triangulares en sección tangencial. Las principales medidas se muestran en la Tabla 6.

Tabla 6. Medidas de *Spinofenestella* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Ancho de las ramas, mm	0.24	0.031	13.03	0.30	0.18	10
Largo de las fenestras, mm	0.53	0.040	7.58	0.57	0.44	10
Ancho de las fenestras, mm	0.37	0.047	12.81	0.44	0.28	10
Ancho de los disepimentos, mm	0.14	0.026	18.44	0.19	0.10	10
Máximo ancho de las cámaras, mm	0.13	0.018	13.43	0.16	0.10	10
Largo de las cámaras, mm	0.20	0.018	9.00	0.23	0.17	10

Material estudiado. Ejemplar FCMP 15/209. Colonia preservada a manera de molde interno de las ramas, donde se aprecia la morfología de las cámaras autozoociales.

Ocurrencia. El material asignado a *Spinofenestella* sp. proviene de la unidad API-7 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. En algunos trabajos se considera a *Alternifenestella* Termier y Termier, 1971 como sinónimo de *Spinofenestella* dadas sus características morfológicas tan parecidas entre las especies tipo de ambos géneros (Hageman y McKinney, 2010; Suárez-Andrés y Ernst, 2015). El género *Spinofenestella* difiere de las especies del género *Rectifenestella* Morozova, 1974 en la forma triangular de los autozoocios en sección media tangencial (Ernst, 2001). El material Oaxaqueño es similar a *Spinofenestella geinitzi* (D'Orbigny 1850) descritas por Ernst (2001) para la Formación Zechtein del Pérmico superior de Alemania, comparten el mismo rango de dimensiones en el ancho de rama, pero en el material mexicano las cámaras autozoociales son más grandes en relación de esta, así también se distingue porque sus fenestras presentan una elongación menor. *Spinofenestella nodosa* Tolokonnikova *et al.*, 2015 descrita para el Misisípico Inferior de la cuenca Namur-Dinant de Bélgica posee una talla comparable pero difiere claramente por la presencia de cámaras autozoociales casi pentagonales. *Alternifenestella vagrantia* Gilmour y Snyder, 2000 del Pérmico de Washington despliega una morfología colonial caracterizada por sus pequeñas fenestras ovaladas similar a *Spinofenestella* sp. de la Formación Ixtaltepec pero se distingue por la presencia de autozoocios triangulares ovalados en sección tangencial media.

Género *Ptylopora* M'Coy, 1844

Especie tipo. *Ptylopora* pluma M'Coy, 1844; Carbonífero inferior (Tournaisiano) de Irlanda.

Diagnosis del género. Zoario en forma de abanico, pinnado consistente de una rama ancha localizada centralmente, de la cual parten delgadas ramas laterales paralelas adicionales. Unidas por medio de disepimentos en intervalos regulares. Sobre las ramas principales y laterales, se encuentran dos hileras de autozoocios ligeramente alternados, con un contorno pentagonal en sección tangencial. Hemiseptos ausentes. Las hileras de aperturas están separadas por medio de una quilla con una sola hilera de nodos (Morozova, 2001).

Distribución geográfica. Cosmopolita.

Distribución temporal. Devónico Inferior al Pérmico inferior.

Ptylopora sp. 1

Lámina 3, figuras c-e

Descripción. Zoario regularmente pinnado, las ramas laterales se conectan mediante disepimentos rectos y delgados formando fenestras regularmente ovaladas y elongadas. Las ramas principales son rectas y las secundarias presentan una ligera curvatura. La colonia en su reverso presenta una superficie estriada tanto en la rama principal como en las pinnas. Presenta dos hileras de autozoocios por rama, las aperturas autozoociales son redondas. Las cámaras zoociales presentan forma de triangular a pentagonal. No se observa presencia de heterozoocios. Las principales medidas se muestran en la Tabla 7.

Tabla 7. Medidas de *Ptylopora* sp. 1 (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Ancho de las ramas, mm	0.60	0.04	7.35	0.69	0.54	15
Largo de las fenestras, mm	0.77	0.07	8.43	0.91	0.66	20
Ancho de las fenestras, mm	0.39	0.07	17.57	0.54	0.29	20
Ancho de los disepimentos, mm	0.11	0.02	18.02	0.15	0.09	10
Espacio de las aperturas a través de las ramas, mm	0.21	0.03	12.74	0.26	0.16	10
Espacio de las aperturas a lo largo de las ramas, mm	0.25	0.02	8.54	0.27	0.21	11
Ancho de las aperturas, mm	0.07	0.01	11.94	0.08	0.05	11
Ancho de las pinnas, mm	0.29	0.04	15.07	0.36	0.21	20
Distancia entre los centros de las pinnas, mm	0.56	0.07	12.41	0.66	0.44	10
Espacio de las aperturas a través de las pinnas, mm	0.16	0.04	22.64	0.21	0.11	10
Espacio de las aperturas a lo largo de las pinnas, mm	0.21	0.03	15.87	0.24	0.16	11
Ancho de las aperturas en las pinnas, mm	0.09	0.01	15.05	0.11	0.07	10
Máximo ancho de las cámaras en las pinnas, mm	0.15	0.02	13.16	0.19	0.13	10
Largo de las cámaras en las pinnas, mm	0.19	0.03	13.47	0.24	0.16	10
Ángulo de la rama-pinna (°)	31	3.56	11.48	35	24	10

Material estudiado. Ejemplar FCMP 16/216 (molde y contra-molde). Colonia preservada en lutita de modo autigénico desplegando una combinación de características internas y externas.

Ocurrencia. El ejemplar FCMP 16/216 fue recolectado en la unidad API-7 de localidad tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. El ejemplar difiere de las especies de los géneros *Rectifenestella* e *Ispanayella* por la presencia de la estructura pinnada del zoario con una ancha rama central. Del género *Polycladiopora*, difiere por el contorno pentagonal de los autozoocios en sección tangencial y por la ausencia de autozoocios sobre los disepimentos (Morozova, 2001). Se asemeja a *Ptylopora pluma* M'Coy *parva* subsp. del Viseano de County Fermanagh, Irlanda (Tavener-Smith, 1973) en la morfología general de la colonia, incluyendo la disposición alternada de

los autozoocios sobre la rama principal y las pinnas, la disposición de anillos y estrías en la superficie reversa también se observan de manera similar sin embargo los autozoocios en los ejemplares oaxaqueños desarrollan un contorno de triangular a pentagonal mientras que los de *P. pluma* M'Coy *parva* poseen una forma inusual en D. Dada la preservación no es posible apreciar los nodos en la quilla y con ello asignar su determinación específica.

Ptylopora sp. 2

Lámina 4, figuras a-c

Descripción. Zoario regularmente pinnado, las ramas laterales se conectan mediante disepimientos rectos y delgados formando fenestras ovaladas a semirectangulares. Algunas ramas laterales desarrollan una pinna subordinada; la rama principal presenta una ligera curvatura y las ramas secundarias son rectas. Presenta dos hileras de autozoocios por rama, en las ramas secundarias se presentan tres antes de una bifurcación; las aperturas autozoociales son redondas. Dada la preservación del material no se observa la forma de las cámaras. Las principales medidas se muestran en la Tabla 8.

Tabla 8. Medidas de *Ptylopora* sp. 2 (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Ancho de las ramas, mm	0.74	0.065	8.82	0.82	0.64	15
Largo de las fenestras, mm	0.66	0.127	19.13	0.89	0.37	30
Ancho de las fenestras, mm	0.36	0.074	20.33	0.54	0.24	29
Ancho de los disepimientos, mm	0.20	0.064	32.00	0.40	0.13	15
Espacio de las aperturas a través de las ramas, mm	0.33	0.081	24.85	0.46	0.17	13
Espacio de las aperturas a lo largo de las ramas, mm	0.27	0.039	14.34	0.32	0.22	10
Ancho de las aperturas, mm	0.09	0.027	28.72	0.14	0.05	13
Ancho de las pinnas, mm	0.31	0.106	33.97	0.67	0.15	26
Distancia entre los centros de las pinnas, mm	0.59	0.098	16.61	0.83	0.42	20
Ángulo de la rama-pinna (°)	45	7.421	16.49	60	36	16

Material estudiado. Tres colonias, ejemplares: FCMP 16/217 (molde y contra-molde), FCMP 16/218 (molde externo) y FCMP 16/219 (molde externo). Todos preservados en lutita a manera de moldes externos sin muchos detalles.

Ocurrencia. Los ejemplares fueron recolectados en la unidad API-6 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. Se distingue de *Ptylopora* sp. 1 de la Formación Ixtaltepec en que presenta dimensiones mayores y en que las pinnas se despliegan en un ángulo mayor, de 36°-60°, y mantienen una forma recta en lugar de curvas como en el caso de *Ptylopora* sp. 1. Todos los ejemplares de *Ptylopora* sp. 2 carecen de caracteres o indicadores de su morfología interna, lo que dificulta su comparación con otras especies del género.

Género y especie indeterminados

Lámina 4, figura d

Descripción. Extensión sólida esquelética a manera de un pilar con una terminación a manera de disco de donde se despliegan seis espinas gruesas con una textura granulada. El espécimen se encuentra sobre un briozoo fenestélido, pero dada su disposición en la muestra de roca, no se aprecia si existe relación entre ambos especímenes.

Material estudiado. Ejemplar FCMP 16/220. Especimen permineralizado en roca carbonatada.

Ocurrencia. El ejemplar fue recolectado en la unidad API-1 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. Duncan y Jenkins (1869) asignan este tipo de estructuras espiculares al género *Palaeocoryne*, describiéndolas para el Carbonífero inferior de Escocia pero la validez de este género se encuentra bajo discusión, tanto por su significado funcional como por sus afinidades taxonómicas. Estas estructuras fueron asignadas por vez primera a los trofosomas de un hidrozoo, sugiriendo que el interior de *Palaeocoryne* representaba una cavidad (Duncan y Jenkins, 1869). Posteriormente Young y Young (1874) observaron que este es un eje sólido y no podría ser parte de un hidrozoo, así que proponen que estas estructuras son

sobrecrecimientos de las mismas colonias de briozoos en donde se encuentran. Vine (1879) concuerda con estas observaciones y sugiere un papel funcional en la reproducción y el soporte de las colonias. Elias y Condra (1957) registran la presencia de este género en el Misisípico de Norteamérica describiéndolos como apéndices de briozoos fenestélidos. En 1988 Bancroft realiza la revisión más extensa de estas estructuras y por medio de microscopía electrónica confirma que *Palaeocoryne* forma parte de la estructura esquelética de briozoos del tipo *Fenestella* s.l., y que comparten el mismo esqueleto, el granular interno y el externo laminado (Figura 12) y sugiere que las estructuras del tipo paleocorínido son una forma especializada de apéndice, con un extenso conjunto de espinas o ramillas que se desarrollan lateralmente desde el extremo distal de los tallos, brindando una cubierta de protección para los pólipos alimenticios como de una superficie de disuasión para los depredadores.

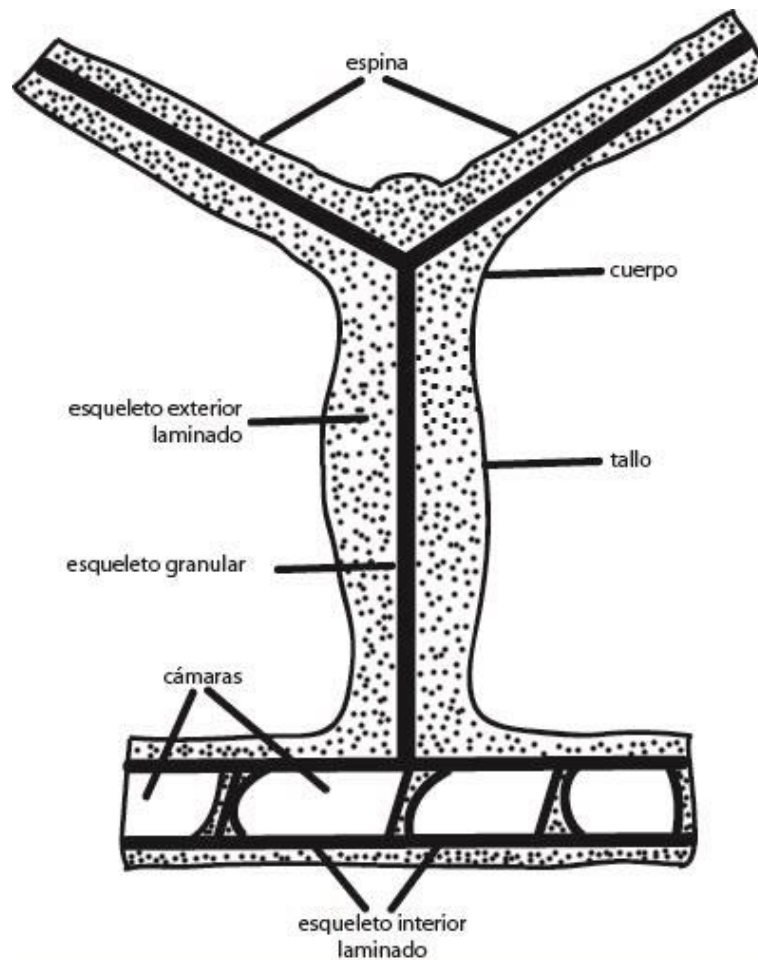


Figura 12. Estructuras de un apéndice del tipo paleocorínido sobre la rama de un briozoo fenestélido (Modificado de Bancroft, 1988).

Familia Acanthocладиidae Zittel, 1880

Género *Acanthocladia* King, 1849

Especie tipo. *Keratophytes anceps* Schlotheim, 1820 del Pérmico superior, Oeste de Europa.

Diagnosis del género. Zoarios pinnados, consistentes de una rama central gruesa de la cual emergen ramas laterales libres y que divergen en un solo plano. Ramas con tres o más hileras de autozoocios. Las cámaras autozoociales con un vestíbulo bien desarrollado y hemiseptos superiores. Aperturas circulares; las cámaras autozoociales en sección tangencial media son elongadas-hexagonales, y en sección tangencial profunda son romboidales. A veces presenta nodos en el peristoma. Las hileras longitudinales de aperturas están separadas por anillos diferencialmente proyectados sobre los cuales se desarrollan nodos y capilares. El lado reverso de las ramas posee capilares y nodos (Morozova, 2001).

Distribución geográfica. Cosmopolita.

Distribución estratigráfica. Carbonífero al Pérmico.

Acanthocladia sp.

Lámina 4, figuras e y f; Lámina 5, figura a

Descripción. Colonia erecta pinnada, con ramas divergentes muy frecuentes, alcanzando ramificaciones de cuarto orden. En la rama principal presenta tres hileras de autozoocios intercalados, mientras que en las secundarias de 2-3 cámaras autozoociales. Las ramas de tercer orden presentan con poca frecuencia uniones mediante disepimentos mientras que otras se encuentran en contacto directo. El número de cámaras autozoociales entre las ramificaciones varía según el orden de ramificación. La mayoría de las ramas están curvadas hacia el área superior, en menor proporción se presentan ramas rectas. Las aperturas son redondas a ovales. Se puede inferir morfologías autozoociales hexagonales a triangulares pero estas mantienen un contorno ovalado. Las principales medidas se muestran en la Tabla 9.

Tabla 9. Medidas de *Acanthocladia* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Ancho de las ramas, mm	0.09	0.012	13.04	0.12	0.08	15
Diámetro de las aperturas, mm	0.03	0.005	17.86	0.04	0.02	10
Ancho de las pinnas, mm	0.06	0.013	20.31	0.09	0.05	10
Distancia entre los centros de las pinnas, mm	0.14	0.026	18.84	0.17	0.09	10
Ángulo de la rama-pinna (°)	25.60	13.58	53.05	55	6	10

Material. Ejemplar FCMP 16/221. Fragmento de una colonia preservado a manera de molde externo que revela la forma de sus aperturas.

Ocurrencia. Ejemplar recolectado de la unidad API-6 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. El género *Kalvarella* presenta cámaras autozoociales parecidas a las de *Acanthocladia*, así como su distribución sobre las ramas y la forma del zoario, pero difieren en el número de hileras de autozoocios sobre la rama principal (Morozova, 2001). Así mismo *Acanthocladia* sp. de la Formación Ixtaltepec se distingue de las formas asignadas a *Penniretepora* descritas para la misma formación (González-Mora y Sour-Tovar, 2014), en que estas presentan dos hileras de autozoocios sobre todas sus ramas.

Al comparar el material mexicano con la especie tipo *Acanthocladia anceps* Schlotheim, 1820 del Pérmico del Oeste de Europa, se aprecia una amplia diferencia en las tallas, ya que *Acanthocladia* sp. de la Formación Ixtaltepec se encuentra en un orden de magnitud menor que el material europeo. Ocurriendo lo mismo con *Acanthocladia difussa* (Korn, 1930) reportada por Ernst (2001) para el Pérmico de Alemania. *Acanthocladia ciscoensis* Moore, 1929 descrita para el Pensilvánico de Texas presenta tallas y morfología colonial similar, pero dada la preservación del material mexicano, así como la presencia de algunos disepimientos dificulta su asignación a esta especie, presentando una fuerte semejanza con *Acanthocladia ciscoensis* var. *irregularis*. Montgomery en 2004 reporta la presencia de *Acanthocladia guadalupensis* para el Pérmico de Sierra Plomosa, Chihuahua, México pero no presenta ninguna descripción o ilustración referente a esta forma que permita la comparación del material.

Género *Polypora* M'Coy, 1844

Especie tipo. *Polypora dendroides* M'Coy, 1844 del Carbonífero inferior de Irlanda.

Diagnosis del género. Zoario reticulado que puede presentar forma de abanico, foliosa, de embudo o tubular. Malla con fenestras medianas a grandes, formadas por ramas rectas o ligeramente curvas; generalmente las ramas se bifurcan con frecuencia, son redondeadas en sección transversal y se unen en intervalos regulares con disepimentos libres de autozoocios. Los autozoocios están localizados sobre las ramas en cuatro hileras; el número de hileras en la bifurcación se incrementa de cinco a seis, inmediatamente después de la bifurcación las ramas presentan dos a tres hileras en una distancia corta. Las cámaras autozoociales forman un tubo corto con un hemisepto inferior débilmente desarrollado y un vestíbulo corto parcialmente superpuesto a la siguiente hilera de autozoocios. En sección media tangencial el autozoocio es regularmente hexagonal, en las secciones tangenciales oblicuas y profundas son irregularmente romboidales y ovales; las aperturas son circulares. Las quillas que separan longitudinalmente a las hileras están ausentes o pobremente definidas. Sobre ambas superficies de las ramas se presentan, longitudinalmente, concentraciones de capilares entre las cuales usualmente hay nodos (Morozova, 2001).

Distribución geográfica. Cosmopolita.

Distribución estratigráfica. Devónico Inferior al Pérmico superior.

Polypora sp.

Lámina 5, figuras b y c

Descripción: Colonia reticulada con ramas anchas unidas por medio de disepimentos gruesos libres de autozoocios. Los autozoocios tienen un arreglo de tres y cuatro hileras sobre las ramas, pocas ramas sólo tienen dos hileras. Las cámaras autozoociales que se encuentran al centro de las ramas tienen forma romboidal con contornos redondeados mientras las de los costados, en sección tangencial media, despliegan morfologías de triangulares a ovaladas. Las fenestras presentan formas que van de semi-circulares a ovaladas alargadas. En la superficie ventral de la colonia se aprecian aperturas circulares mientras

que la superficie dorsal mantiene una textura estriada. Las principales medidas se muestran en la Tabla 10.

Tabla 10. Medidas de *Polypora* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Ancho de las ramas, mm	0.70	0.153	21.76	1.01	0.51	20
Largo de las fenestras, mm	1.37	0.265	19.34	1.73	0.69	20
Ancho de las fenestras, mm	0.74	0.143	19.25	1.13	0.56	20
Ancho de los disepimentos, mm	0.63	0.137	21.75	0.90	0.44	20
Diámetro de las aperturas, mm	0.15	0.024	16.44	0.17	0.10	8
Máximo ancho de las cámaras, mm	0.12	0.02	16.26	0.16	0.09	10
Largo de las cámaras, mm	0.17	0.021	12.43	0.22	0.15	10

Material estudiado: Ejemplar FCMP 16/222. Colonia permineralizada que despliega en sección tangencial, caracteres internos en su mayoría. El material fue observado mediante la elaboración de un acetato (*peel*).

Ocurrencia: El material fue recolectado en la Unidad API-1 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. El género *Mackinneyella* Morozova y Lisitsyn, 1996 difiere de *Polypora* M'Coy, 1844 por presentar de cinco a seis hileras de autozoocios sobre las ramas, con forma hexagonal en sección tangencial media (Morozova, 2001); *Polypora* es similar a *Paucipora* Termier y Termier, 1971 pero el segundo tiene hemiseptos fuertemente desarrollados y autozoocios cortos (Ernst y Minwegen, 2006). *Polypora* sp. descrita por González-Mora y Sour-Tovar (2014) para el nivel API-6 de la Formación Ixtaltepec es distinto al ejemplar reportado para la unidad API-1, ya que presenta disepimentos más delgados en relación con el ancho de rama. *Polypora valida* Moore, 1929 de la Formación Graham del Norte de Texas central presenta dimensiones similares a *Polypora* sp. descrita para los niveles inferiores de la Formación Ixtaltepec, incluyendo los anchos disepimentos, pero difieren en el tamaño y la forma semi-circular de las aperturas y por los perímetros postulosos.

Familia Septoporidae Morozova, 1962

Género *Septopora* Prout, 1859

Especie tipo. *Septopora cesteriensis* Prout, 1859 del Carbonífero inferior de Norteamérica.

Diagnos del género. Colonias reticuladas, consistentes de ramas moderadamente gruesas y anchas, frecuentes disepimientos curvos. Las nuevas ramas se originan por medio de bifurcaciones o a partir de los disepimientos. Fenestras de forma irregular. Los autozooecios se arreglan en dos hileras sobre las ramas y disepimientos, siendo estos de rectangulares a pentagonales en sección tangencial media. Hemiseptos superiores presentes; Hemiseptos inferiores ausentes. Quilla ancha, baja, que lleva una sola hilera de nodos. Cyclozooecios espaciados de manera irregular a través de la colonia (Modificado de Morozova, 2001).

Distribución geográfica. Norteamérica, Europa y Asia.

Distribución estratigráfica. Carbonífero inferior al Pérmico superior.

Septopora sp.

Lámina 5, figuras d y e

Descripción. Colonia reticulada, formada por ramas ondulantes unidas por medio de disepimientos que mantienen forma de “V” y que poseen autozooecios. Las fenestras en su mayoría tienen una forma oval y en menor proporción un contorno similar a una “V” invertida. Los autozooecios son pentagonales elongados y presentan un arreglo alterno en dos hileras tanto en las ramas como en los disepimientos, que despliegan hileras de dos a cuatro cámaras. Dada la preservación no se aprecian aperturas. Las principales medidas se muestran en la Tabla 11.

Tabla 11. Medidas de *Septopora* sp. (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	X	SD	CV	Max	Min	N
Ancho de las ramas, mm	0.35	0.039	11.27	0.42	0.27	20
Largo de las fenestras, mm	0.81	0.199	24.69	1.18	0.56	20
Ancho de las fenestras, mm	0.53	0.132	25.00	0.84	0.34	20
Ancho de los disepimentos, mm	0.30	0.067	22.11	0.51	0.21	20
Máximo ancho de las cámaras, mm	0.17	0.018	10.91	0.20	0.14	10
Largo de las cámaras, mm	0.28	0.042	15.22	0.35	0.20	10

Material estudiado. Ejemplar FCMP 15/209. Colonia preservada en lutita a manera de molde interno.

Ocurrencia. El ejemplar fue recolectado en la unidad API-7 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. El género *Septopora* se distingue de *Synocladia*, ya que presenta dos hileras de autozoocios sobre las ramas y disepimentos. Así mismo difiere de *Ignotifenestella* y *Polyfenestella* porque en sus disepimentos cuenta con cámaras autozoociales y ciclozoocios (Morozova, 2001). *Septopora blanda* Moore, 1929 descrita para el Pensilvánico del Norte de Texas posee fenestras con la misma forma que el material mexicano. Su talla, entre 0.55-0.6 mm en el ancho de las ramas, se encuentra entre el rango reportado para *Septopora* sp. de la Formación Ixtaltepec. El material norteamericano carece de una descripción de su morfología interna por lo que se dificulta la comparación. Las dimensiones de *Septopora alternata* Moore, 1929 y *Septopora robusta* Moore, 1929 se encuentran dentro de un rango comparable con el material oaxaqueño, pero la morfología colonial es diferente. Cabe recalcar que el material descrito por Moore (1929) está preservado como silicificaciones que despliegan caracteres externos muy detallados, pero los ejemplares se encuentran sumamente fragmentados. *Septopora* sp. es muy similar en dimensiones así como en la morfología colonial a *Septopora carbonaria* (Etheridge, 1873) reportada por Bancroft (1987) para el Carbonífero de Gran Bretaña, pero no se observan caracteres externos como ciclozoocios para establecer una asignación específica.

7.2. Análisis de microfácies

Se realizaron dos muestreos de material carbonatado, uno en la localidad denominada “Las tortas” (Figura 13a) y el otro en la sección tipo de la Formación Ixtaltepec (Figura 13b). Colectándose 20 y 19 muestras respectivamente con las cuales se elaboraron las columnas estratigráficas correspondientes y se analizaron los niveles más representativos siguiendo la clasificación para rocas carbonatadas propuesta por Dunham (1962) así como las modificaciones propuestas por Embry y Klovan en 1971. De acuerdo a su arreglo textural y contenido aloquímico, las muestras se asociaron a Microfacies Estándar (SMF) propuestas por Flügel (2004) y se asignaron a un cinturón de facies característico para reconstruir la historia paleobatimétrica de las secciones.



Figura 13. a) Afloramiento correspondiente a la localidad “Las tortas” (muestras Ixt-1 a Ixt-19); b) Afloramiento de los niveles inferiores (API-1 y API-2) de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

7.2.1. Muestras sección Ixt (Láminas 6 y 7; Figura 14)

Las microfácies típicas de la sección “Las tortas” se registran en los niveles: Ixt-1, Ixt-3, Ixt-5, Ixt-7, Ixt-9, Ixt-11, Ixt-13, Ixt-15, Ixt-17 y Ixt-19, y son descritas siguiendo el orden de depósito:

Ixt-1. Rudstone bioclástico con abundantes crinoideos, frecuentes algas, comunes braquiópodos y trazas de briozoarios. Se asocia a la SMF 6 y Cinturón de facies 5.

Ixt-3. Rudstone bioclástico con abundantes algas, frecuentes crinoideos y comunes braquiópodos. Se asocia a la SMF 6 y Cinturón de facies 5.

Ixt-5. Packstone de algas, con frecuentes crinoideos, comunes foraminíferos bentónicos y trazas de braquiópodos. Se asocia a la SMF 18 y Cinturón de facies 8,7.

Ixt-7. Rudstone bioclástico con abundantes crinoideos, frecuentes algas, comunes braquiópodos y foraminíferos bentónicos y trazas de briozoarios. Se asocia a la SMF 6 y Cinturón de facies 5.

Ixt-9. Rudstone bioclástico con abundantes crinoideos, frecuentes algas, comunes briozoarios y trazas de trilobites. Se asocia a la SMF 6 y Cinturón de facies 5.

Ixt-11. Rudstone bioclástico con abundantes braquiópodos, frecuentes crinoideos y comunes algas. Se asocia a la SMF 5 y Cinturón de facies 4.

Ixt-13. Packstone bioclástico con abundantes algas, frecuentes briozoarios, comunes braquiópodos y trazas de equinodermos. Se asocia a la SMF 5 y Cinturón de facies 4.

Ixt-15. Packstone bioclástico con algas, comunes crinoideos y comunes briozoarios. Se asocia a la SMF 18 y Cinturón de facies 7-8.

Ixt-17. Rudstone bioclástico con abundantes algas, frecuentes briozoarios y comunes crinoideos. Se asocia a la SMF 18 y Cinturón de facies 7-8.

Ixt-19. Rudstone de crinoideos, frecuentes algas, comunes braquiópodos y comunes briozoarios. Se asocia a la SMF 12 y Cinturón de facies 5-4.

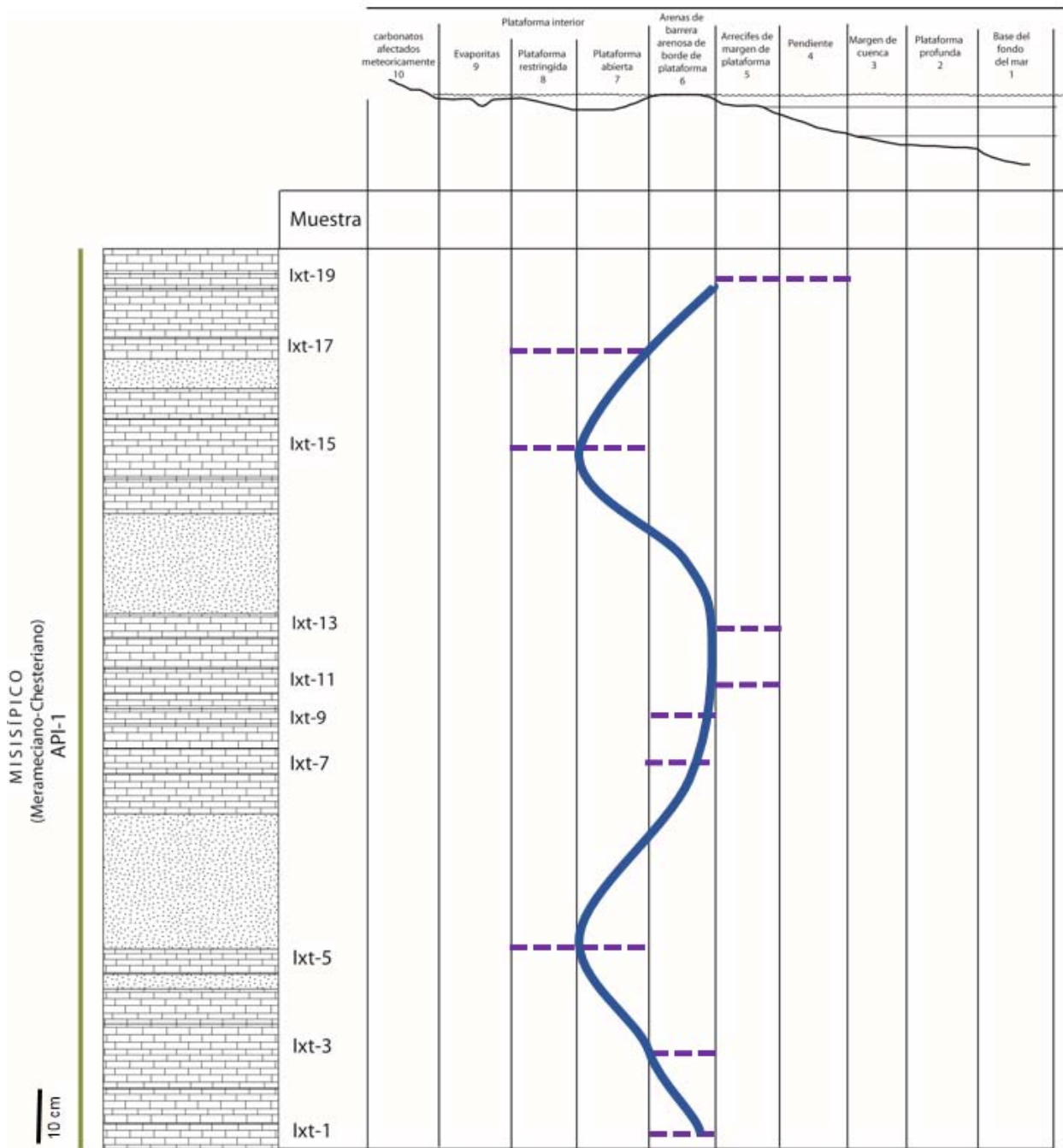


Figura 14. Columna estratigráfica y perfil paleobatimétrico siguiendo los criterios de asociación de las SMF de Wilson (1986), de los niveles estudiados Ixt-1 a 19 de la localidad “Las tortas” perteneciente a la Formación Ixtaltepec (la simbología es la misma que la Figura 11).

7.2.2. Unidad API-1

(Lámina 8; Figura 15)

Las microfacies típicas correspondientes al nivel API-1 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec se encuentran representadas por los niveles: API1-1, API1-2, API1-5, API1-6, API1-8 y API1-10, se describen a partir de la unidad inferior:

API1-1. Packstone con abundantes algas y trazas de foraminíferos, presenta una matriz micrítica alterada. Se asocia a la SMF 18 ubicándola en la plataforma interior.

API1-2. Packstone con abundantes algas. Esta lámina es similar a la API1-1 pero con una abundancia poco menor de algas, y de igual manera se asocia a la SMF 18.

API1-5. Packstone con abundantes algas, comunes placas de crinoideos y fragmentos de braquiópodos, escasos fragmentos de briozoarios y trazas de foraminíferos. Se asocia a un packstone de bioclastos alóctonos característico de la SMF 5.

API1-6. Packstone con abundantes algas, comunes placas de crinoideos y trazas de briozoarios. De igual manera que las muestras API1-1 y API1-2, se asocia a la SMF 18, aunque muestra que tiene influencia de otras facies.

API1-8. Packstone con abundantes placas de crinoideos y frecuentes algas. Esta muestra se asocia a la SMF 12-CRIN característica de las zonas de facies de la plataforma marginal del arrecife, pendiente y plataforma profunda.

API1-10. Packstone con abundantes placas de crinoideos, comunes algas y escasos briozoarios. Se asocia a la SMF 5 al igual que la muestra API1-5.

7.2.3. Unidad API-2

(Lámina 9; Figura 15)

Microfacies típicas del nivel API-2 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec se encuentran representadas por los niveles: API2-11, API2-13, API2-17, API2-18, y API2-19, los cuales se describen a continuación de acuerdo a su orden de depósito.

API2-11. Packstone con escasas placas de crinoideos. Esta muestra se asoció a la SMF 2, dado que está compuesta principalmente de peloides microbioclasticos. La encontramos en las FZ más profundas.

API2-13. Packstone con escasas placas de crinoideos. Compuesta principalmente por peloides microbioclásticos, por lo que se asocia a la SMF 2.

API2-17. Mudstone sin material aloquímico observable. Solamente presenta su matriz constituida por peloides microbioclásticos SMF 2.

API2-18. Floatstone con escasas placas de crinoideos y trazas de braquiópodos. Se asocia a la SMF 8 por la presencia de fósiles flotando en la matriz de micrita, se ubica en la FZ de la plataforma profunda o en la marina abierta.

API2-19. Rudstone con frecuentes fragmentos de trilobites, braquiópodos, comunes briozoarios y placas de crinoideos, escasos gasterópodos y trazas de algas. Se asocia a la SMF 6, dado que es un rudstone densamente empaquetado, se ubica en la FZ de la pendiente.

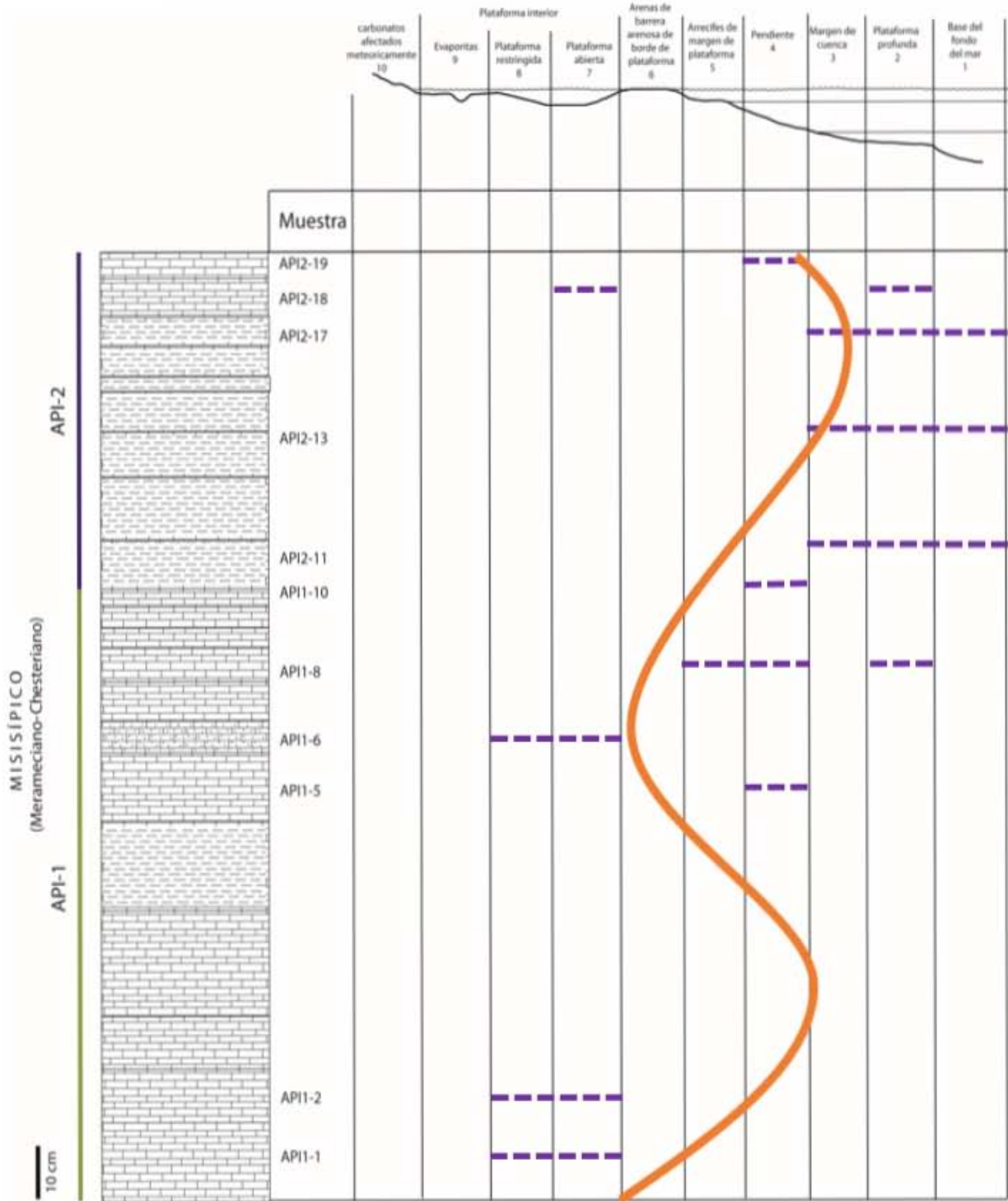


Figura 15. Columna estratigráfica y perfil paleobatimétrico siguiendo los criterios de asociación de las SMF de Wilson (1986), de los niveles estudiados: unidades API-1 y API-2 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec (la simbología es la misma que la Figura 11).

7.3. Modelado teórico de las colonias de briozoos de crecimiento erecto

En la Formación Ixtaltepec encontramos una gran disparidad de formas coloniales de briozoos, siendo las más frecuentes las fenestradas junto con las colonias de crecimiento erecto, tanto de los ordenes Trepostomata como Cryptostomata. Dado esto, es interesante estudiar su morfología funcional, ya que en el caso de los briozoos al ser organismos coloniales que se alimentan por medio de la filtración de partículas suspendidas en los cuerpos de agua, el área de superficie puede maximizar la cantidad de alimento, ya que de esta manera se aumentaría la cantidad de zooides alimenticios. Por ello se realizó una analogía con los trabajos propuestos por Niklas y Kerchner (1984) para plantas, en las cuales la superficie es muy relevante en la producción de sus nutrientes, de manera similar a los briozoos. Los patrones de crecimiento que presentan los briozoos erectos también muestran semejanza con los vistos en plantas. El modelo pretende emular el patrón de crecimiento de las colonias erectas que presentan constantes bifurcaciones, como es el caso del ejemplar descrito en este trabajo como *Rhombopora* sp. y cuya morfología general se describe como la unión de cilindros con una longitud (d) que surgen en cada bifurcación en un ángulo determinado ($b1$ o $b2$) (Figura 16).

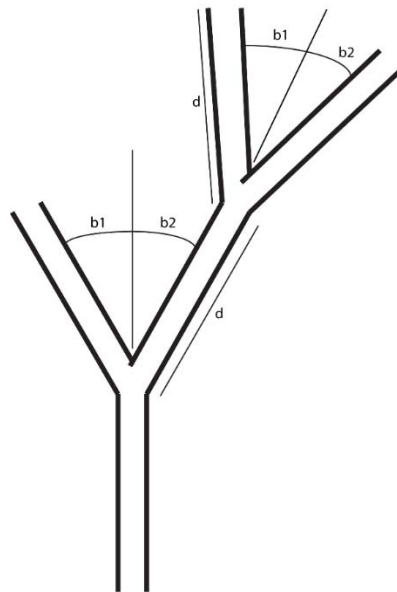


Figura 16. Diagrama del patrón base para la generación de los modelos morfológicos teóricos de las colonias de briozoos erectas. Donde “ d ” es la longitud de los segmentos y tanto $b1$ y $b2$ son los ángulos de las bifurcaciones. Basado en Niklas y Kerchner (1984).

Siguiendo el modelo descrito se pueden generar modelos de todas las colonias teóricamente posibles que sigan este modo de crecimiento (Figura 17). Con ello es posible analizar las ventajas y problemas que estas morfologías experimentaron bajo las condiciones del ambiente en el que se depositaron. Los modelos también nos permiten visualizar la astogenia de algunas formas coloniales, no exclusivamente colonias erectas, ya que se puede extrapolar a colonias reticuladas que presentan el mismo tipo de crecimiento, formando sus redes al aumentar el número de iteraciones del patrón original.

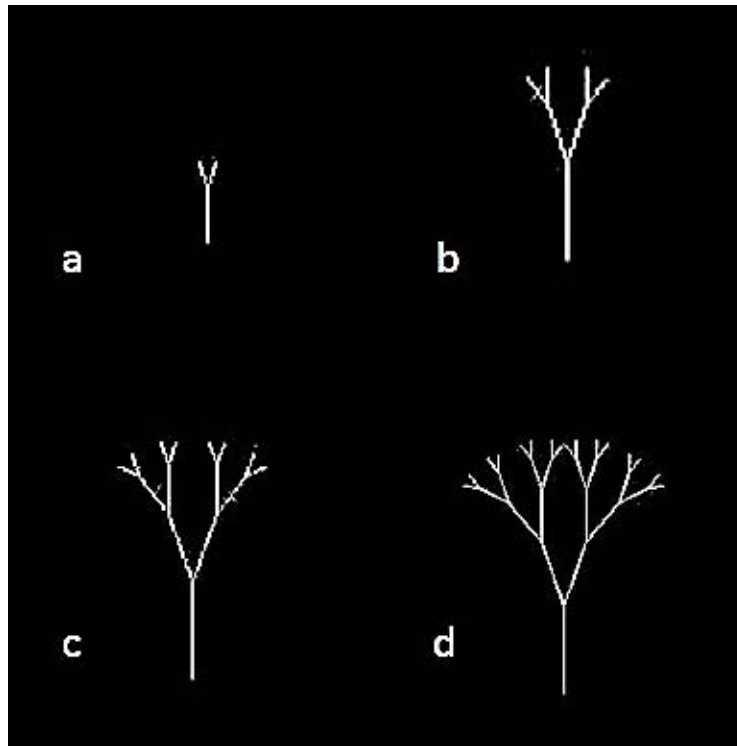


Figura 17. Colonias de briozoos teóricas generadas con el programa propuesto (visualizadas en 2D): a) Colonia con dos iteraciones; b) colonia con tres iteraciones; c) colonia con cuatro iteraciones; d) colonia con cinco iteraciones.

Este modelo se aplicó para entender el patrón de la construcción de la retícula protectora de tipo paleocorínido asociada en el presente trabajo a *Fenestella* sp., este tipo de estructura fue reportada e identificada por Bancroft en 1988 como un apéndice de la colonia de *Fenestella plebeia*, donde la describe como una retícula que se desarrolla por la unión y solapamiento de las ramillas que se forman a través de las constantes ramificaciones que

presenta. Por ello, el modelo desarrollado puede aplicarse de manera directa para generar estas morfologías.

Las ramillas de la retícula de un paleocorínido presentan un ángulo de bifurcación casi constante que ronda los 35° , así mismo mantienen en promedio la misma longitud. Esto permite que a partir de unidades morfológicas de construcción en forma de Y se pueda generar un patrón reticulado aumentando el número de iteraciones en el programa y teniendo como resultado ventanas con geometría hexagonal que se forman por el contacto de dos ramillas (Figura 18). Este patrón se observa en ejemplares reales.

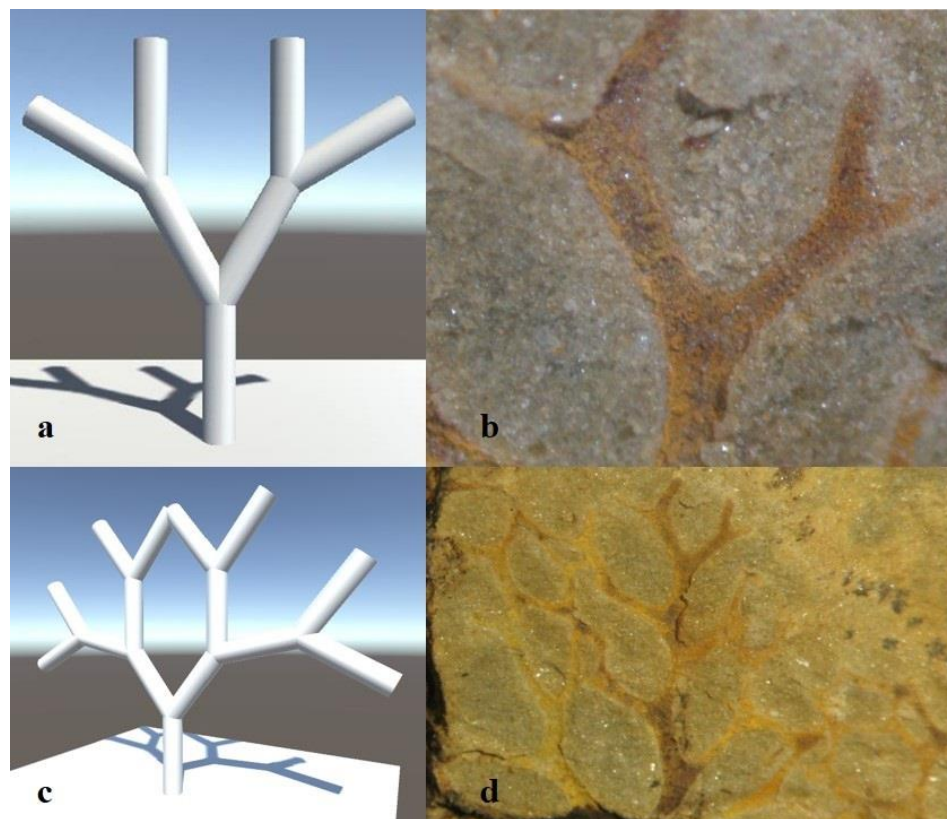


Figura 18. Comparación de las formas teóricas generadas con el programa desarrollado y el ejemplar del apéndice de tipo paleocorínido asociado a *Fenestella* sp. de la Formación Ixtaltepec. a) Morfología generada con un ángulo constante de 35° y con tres pasos de profundidad; b) Acercamiento a un apéndice de tipo paleocorínido reticulado, donde se aprecia el patrón de construcción general para toda la estructura; c) Morfología generada con un ángulo constante de 35° y cuatro pasos de profundidad; d) Parte de la retícula de un apéndice de tipo paleocorínido.

8. Discusión

8.1. Modos de fosilización

Los briozoos de la Formación Ixtaltepec presentan distintos modos de fosilización. En los niveles API-1 y API-2, de edad chesteriana, encontramos permineralizaciones en rocas carbonatadas y arenosas ricas en carbonatos. La manera en que el material se encuentra embebido en la roca dificulta el estudio de las características externas de la colonia pero a su vez permite la preservación de detalles muy finos de la morfología interna de las cámaras. Un hallazgo de importancia que hemos realizado es la presencia de precipitados de óxido de hierro a manera de gránulos en ejemplares asignado a *Rectifenestella* sp. (Figura 19) y que se consideran reminiscencias de materia orgánica. Gránulos semejantes han sido reportados en diversos tipos de briozoos paleozoicos (Boardman *et al.*, 1983; McKinney y Jackson, 1991). Por ejemplo, Boardman (1999) interpretó estos depósitos como indicadores de partes blandas de briozoos fósiles al observar que, en briozoos del Ordovícico, tienen una clara apariencia tentacular, a manera de un lofóforo (Boardman *et al.*, 1983). En este contexto, el hallazgo resulta interesante, ya que indica una preservación de gran calidad del material fósil de los niveles inferiores de la Formación Ixtaltepec y abre las expectativas para que en estudios posteriores se pueda generar información acerca de las partes blandas de los briozoos encontrados.

Para las unidades superiores, API-3, de edad chesteriana, y de API-5 a API-8 de edad pensilvánica, se tienen colonias con una preservación de tipo autigénico en rocas arcillosas; los briozoos se encuentran como una serie de moldes y vaciados que sólo permitieron una determinación a nivel de género del material. Esto establece la necesidad de utilizar, en estudios futuros, una combinación de caracteres internos y externos, así como de la morfología colonial para lograr las determinaciones o identificaciones a nivel de especie conforme se colecté más ejemplares.

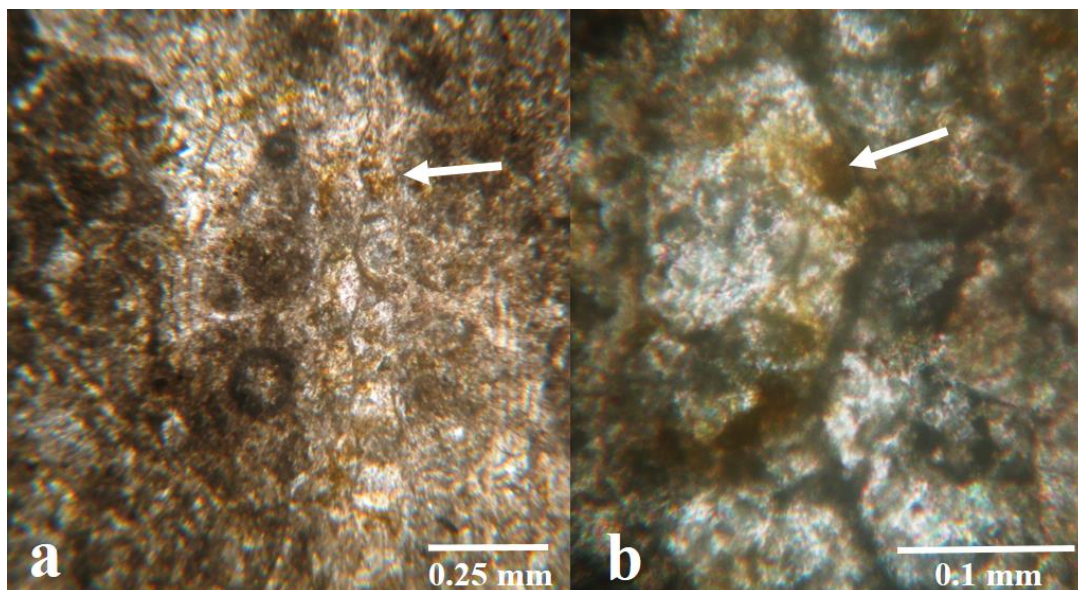


Figura 19. Depósitos granulares de óxido de hierro, interpretados como restos de materia orgánica, dentro de las cámaras autozoeciales de *Rectifenestella* sp. del nivel API-1 de la Formación Ixtaltepec: a) Disposición de los gránulos dentro de las cámaras a lo largo de la rama; b) Granulo dentro de una cámara.

8.2. Aportaciones taxonómicas

Los briozoos que se han encontrado en los diferentes niveles estratigráficos de la Formación Ixtaltepec representan, en gran porcentaje, los primeros registros del grupo para México. En el presente trabajo se describen briozoos de los órdenes Trepostomata, Cryptostomata y Fenestrata, que son los grupos dominantes de este Phylum durante el Paleozoico. Se reporta la ocurrencia de doce nuevas formas *Rhabdomeson* sp., *Rhombopora* sp., *Fenestella* sp., *Rectifenestella* sp., *Spinofenestella* sp., *Acanthocladia* sp., *Ptylopora* sp. 1, *Ptylopora* sp. 2, *Polypora* sp., *Septopora* sp., un trepostomado no determinado y un fenestélido que se asocia al taxón *Palaeocoryne*, pero, por ser un género cuya validez se discute, se considera como un taxón indeterminado. De las doce formas que se describen, *Rectifenestella* sp., *Polypora* sp. y la especie no determinada del Orden Trepostomata se encontraron en niveles de edad chesteriana, el resto del material referido se encontró en niveles estratigráficos pensilvánicos.

Estos nuevos registros se suman a cinco formas de briozoos, *Rectifenestella* sp., *Polyporella* sp., *Polypora* sp. y *Penniretepora* sp. 1 y *P.* sp. 2 previamente reportadas para

el Pensilvánico de la Formación Ixtaltepec (González-Mora y Sour-Tovar, 2014) completando un listado de diecisiete formas presentes en toda la unidad. Además de estas formas, que se reportan todas por primera vez para México, una aportación de relevancia que se hace es el primer registro para México de estructuras de tipo paleocorínido, en trabajos previos asignadas al género *Palaeocoryne*. El hallazgo consiste de dos fragmentos de colonias con morfologías diferentes; en la primera, la estructura de tipo paleocorínido semeja un pilar con proyecciones de espinas. En la segunda colonia, que se asignó a *Fenestella* sp., la estructura es similar a la red de los briozoos fenestélidos pero con la diferencia de que la retícula no presenta estructuras internas, este tipo de apéndice solamente ha sido referido en ejemplares de Gran Bretaña (Bancroft, 1988). Con los hallazgos, la asignación taxonómica entra en discusión ya que encontrar tales estructuras asociadas a colonias de fenestélidos implica que no representan taxones independientes. Por ello, en el presente trabajo se les maneja como estructuras más no como taxones.

8.3. Implicaciones paleobiogeográficas

Todos los taxones de briozoos descritos en este trabajo han sido referidos para localidades del Carbonífero de la región Centro-Este de Estados Unidos, tienen una gran afinidad con las faunas carboníferas del Mid-Continent y apoyan planteamientos expuestos en trabajo anteriores donde se propone la existencia de un mar epicontinental que cubrió la región del Mid-Continent durante el Carbonífero y que pudo extenderse hasta lo que actualmente es la región de Oaxaca (Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Sour-Tovar, 1994; Navarro- Santillán *et al.*, 2002; Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004; Torres-Martínez *et al.*, 2008; Villanueva-Olea *et al.*, 2011; Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012). Esta afinidad no es exclusiva ya que en las rocas del Carbonífero de Ixtaltepec es común la presencia de taxones de briozoos con una amplia distribución espacial y temporal y de formas que previamente sólo eran conocidas para Europa (p.e. el apéndice de tipo paleocorínido asociado a *Fenestella* sp.).

8.4. Implicaciones paleoambientales

Los briozoos son organismos que presentan una gran variación morfológica. Por lo cual han sido considerados indicadores muy confiables de las condiciones ambientales del depósito ya que, al ser organismos sésiles que se alimentan por filtración, son muy sensibles a las condiciones del medio, tal como la turbidez, iluminación, profundidad y velocidad de las corrientes. En el caso de las formas paleozoicas, McKinney y Gault (1980) al estudiar los géneros de briozoos del orden Fenestrata de distintas localidades del Chesteriano del Mid-Continent, encontraron distribuciones ambientales discretas de estos géneros. Localizaron a las formas similares al género *Fenestella* en áreas de energía de moderadamente alta a moderada, cerca de bancos arrecifales con fondos lodosos protegidos; a las colonias asignadas a *Septopora* y *Polypora* en zonas de moderada a baja energía, cerca de los bancos, mientras que las morfologías erectas y pinnadas como *Penniretepora* y *Ptylopora* las ubicaron exclusivamente en áreas protegidas de baja energía y fondo lodoso (Figura 20).

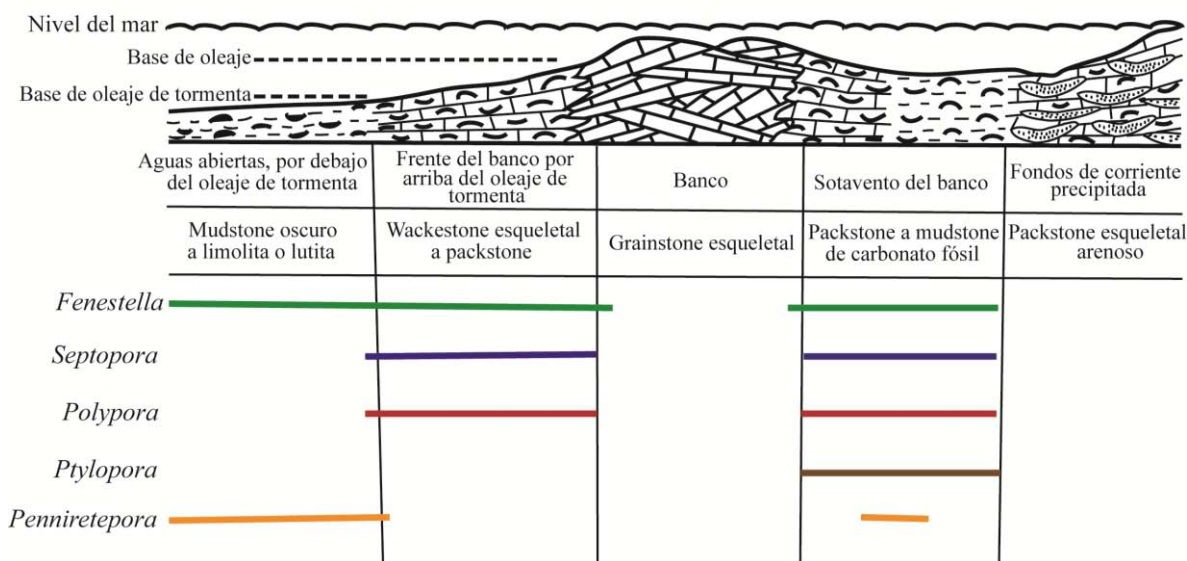


Figura 20. Distribución ambiental de los géneros de briozoos del Orden Fenestrata para el Chesteriano del Mid-Continent basado en el trabajo de McKinney y Gault (1980). Imagen modificada de McKinney y Jackson, 1991.

En nuestro trabajo, la distribución ambiental de los géneros de briozoos fenestrados propuesta por McKinney y Gault (1980) concuerda con el análisis de microfacies realizado para los niveles API-1 y API-2, en donde se observan ambientes cercanos al banco arrecifal,

variando de texturas tipo packstone a rudstone con diverso material perteneciente a foraminíferos bentónicos, briozoos, braquiópodos, trilobites, crinoideos así como posibles restos de algas. *Polypora* sp. es reportado para el nivel API-1 en una microfacies típica de packstone con abundantes bioclastos que se asocia por su contenido aloquímico a ambientes de aguas de moderada energía. Para los niveles superiores de la Formación Ixtaltepec, API-6 y API-7, se registra la ocurrencia de las formas de briozoos del orden Fenestrata: *Fenestella* sp., *Rectifenestella* sp., *Spinofenestella* sp., *Acanthocladia* sp., *Polypora* sp., *Polyporella* sp., *Ptylopora* sp. y *Penniretepora* sp.. Todos estos taxones poseen una distribución ambiental cercana a los bancos arrecifales, pero tanto *Penniretepora* como *Ptylopora* presentan una distribución muy restringida, sobre todo el segundo género, que solo se reporta para ambientes lagunares protegidos ubicados en el sotavento del banco. Esto puede deberse a su morfología erecta pinnada, que es muy propensa a las fracturas al enfrentarse a corrientes fuertes. Con estos datos se puede señalar un ambiente periarrecifal protegido, con fondo lodoso y aguas someras.

8.5 Modelado geométrico: implicaciones y perspectivas

Las colonias de briozoos presentan una alta variación eco-fenotípica sobre la que las condiciones del medio imponen fuertes constricciones en su crecimiento y forma. Por ello, ha sido necesario realizar estudios sobre la morfología de las colonias con el fin de caracterizar de manera confiable la relación forma-función-factor ambiental. En este contexto, el modelado geométrico de las colonias de briozoos permite un mejor entendimiento de la morfología funcional de estas y con la idea adicional de aplicar los modelos que se obtienen a estudios evolutivos o paleoecológicos. En el caso de la Formación Ixtaltepec encontramos principalmente colonias erectas, tanto dendroideas como laminares, este crecimiento en tres dimensiones aumenta la superficie y el volumen de la colonia con respecto al sustrato en el cual vive. Las formas erectas más simples aumentan su superficie de manera proporcional a su altura, mientras que las colonias erectas ramosas aumentan su área de manera exponencial con su crecimiento dependiendo de la frecuencia de las bifurcaciones (Figura 21). El crecimiento erecto puede generar grandes problemas ya que su

desarrollo genera una gran dependencia sobre la integridad de las estructuras de soporte de la colonia, aumentando el riesgo del rompimiento de esta (McKinney y Jackson, 1991).

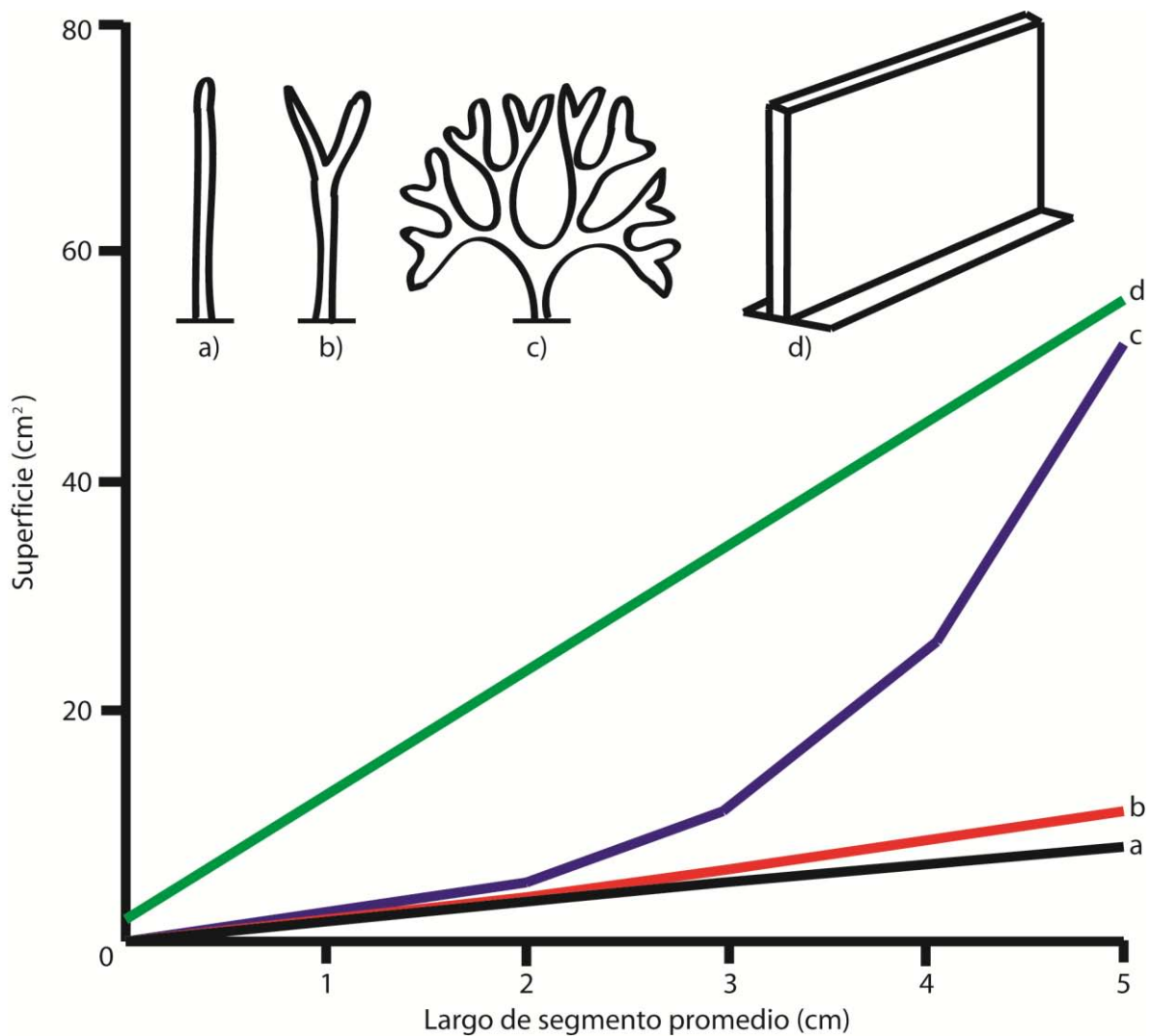


Figura 21. Aumento de la superficie en colonias de 4 cm de altura: a) cilindro erecto; b) cilindro erecto con bifurcación a los 2.5 cm; c) cilindro erecto con ramificaciones cada 1 cm; d) muro erecto de 5 cm x 0.2 cm. Modificada de McKinney y Jackson, 1991.

En el presente trabajo se desarrolló un programa que puede generar todo el espectro posible de formas de briozoos que crecen mediante bifurcaciones. El programa puede ser ocupado en futuros estudios para una gran variedad de trabajos, tanto ecológicos como evolutivos. Por ejemplo, se generó a través del modelo el patrón general de crecimiento de una estructura de tipo paleocorínido reticulada, la cual consiste en una estructura ramificada

con constantes bifurcaciones que se entrelazan fusionándose o que sobrelapándose forman una serie de ventanas que mantienen una disposición hexagonal que es consecuencia directa del ángulo de bifurcación poco variable que presenta. Este tipo de estructuras fue interpretado por Bancroft (1988) como una estructura de protección ante la depredación, lo cual parece consistente, ya que la retícula genera un espacio en el cual los pólipos pueden desplegarse para realizar su actividad alimenticia manteniendo la influencia de las corrientes. Pero al mismo tiempo un apéndice de este tipo resulta muy costoso en cuanto a la cantidad de material esquelético que es necesario para su desarrollo. En este sentido, el patrón que se genera es adecuado y óptimo, ya que las características geométricas de los hexágonos permiten maximizar el área de la ventana con un perímetro menor, es decir que es la forma ideal para ahorrar material. El caso extremo de esto se puede observar en la superestructura hexagonal que despliega *Hemitrypa hibernica* M'Coy, 1844.

El modelo geométrico de las formas dendroideas de briozoos desarrollado en el presente trabajo puede tomarse como uno de los primeros pasos para el estudio de la morfología teórica, la cual tiene sus antecedentes en los trabajos de Raup (1966) con conchas de moluscos donde estudió toda la gama posible de formas, contrastándolas con las conchas actuales y fósiles. El análisis del morfoespacio tiene como primeros pasos desarrollar modelos matemáticos de la forma así como del crecimiento, para posteriormente simular morfologías hipotéticas variando los valores de los parámetros del modelo y con ello generar un espectro teórico de formas que se comparan con las que existen en la naturaleza y se grafican para finalmente realizar un análisis funcional de las morfologías existentes y no existentes (McGhee, 2007). Se espera que el modelo desarrollado dé lugar a un trabajo más amplio enfocado al estudio de la morfología funcional de los briozoos y otros organismos modulares.

9. Conclusiones

El estudio de los briozoos de la Formación Ixtaltepec llevó a la descripción de representantes de los órdenes Trepostomata, Cryptostomata y Fenestrata determinándose la mayoría de los ejemplares a nivel de género: *Rhabdomeson* sp., *Rhombopora* sp., *Fenestella* sp., *Rectifenestella* sp., *Spinofenestella* sp., *Acanthocladia* sp., *Ptylopora* sp. 1, *Ptylopora* sp. 2, *Polypora* sp. y *Septopora* sp. así como dos briozoos indeterminados de los órdenes Trepostomata y Fenestrata respectivamente. A excepción de *Rectifenestella* sp., *Polypora* sp. y una de las especies no determinadas que se encontraron en niveles de edad chesteriana, el resto del material que se describe se encontró en niveles estratigráficos pensilvánicos. Todos los taxones que se describen en este trabajo han sido referidos para otras localidades coetáneas de la región del Mid-Continent (Centro-Este de Estados Unidos), apoyando los planteamientos propuestos con anterioridad (v.g. Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Navarro-Santillán *et al.*, 2002; Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004; Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012), de la existencia de un mar epicontinental que cubrió la región del Mid-Continent durante el Carbonífero, pudiéndose extender hasta lo que actualmente es la región de Oaxaca.

Mediante la descripción del arreglo textural e identificación del contenido aloquímico se describieron las microfacies de los niveles API-1 y API-2 de la Formación Ixtaltepec asociándose con las SMF propuestas por Flügel (2004) y se determinó que su depósito ocurrió en ambientes cercanos a un banco arrecifal de energía moderada. La información preexistente, sobre la distribución paleoambiental, de los géneros de briozoos fenestrados que se han encontrado en diferentes niveles de la Formación Ixtaltepec y que previamente han sido estudiados en localidades carboníferas del Mid-Continent (McKinney y Gault, 1980), confirma las interpretaciones de los ambientes de depósito inferidas mediante el análisis de las microfacies de los niveles API-1 y API-2, donde se reporta la presencia del género *Polypora* y *Rectifenestella*. Para los niveles superiores, API-6 y API-7, de la Formación Ixtaltepec se interpreta un depósito en un ambiente de tipo periarrecifal protegido, con fondo lodoso y aguas someras ubicado en el sotavento del banco arrecifal. Esta interpretación se basa en la presencia de los géneros *Penniretepora* y *Ptylopora* que, por su morfología erecta pinnada muy propensa a fracturarse en zonas de corrientes, presentan una distribución restringida a este tipo de condiciones.

Se reporta la presencia de depósitos granulares de óxido de hierro dentro de las cámaras autozoociales de ejemplares de *Rectifenestella* sp. que se encontraron en el nivel API-1 de la Formación Ixtaltepec. Dichos depósitos granulares se asocian a presencia de materia orgánica y han sido interpretados como reminiscencias de partes blandas (Boardman, 1999; Boardman *et al.*, 1983; McKinney y Jackson, 1991).

Se registra por primera vez para México la presencia de estructuras de tipo paleocorínido, de las cuales se encontraron dos morfologías, la primera a manera de pilar con proyecciones de espinas, la segunda consiste en una retícula libre de autozoocios que crece al anverso de una colonia que se asignó al género *Fenestella*. Es el primer registro de este tipo de apéndice fuera de Gran Bretaña (Bancroft, 1988).

El modelado geométrico de las colonias erectas de briozoos permitió el desarrollo de un programa que puede generar todo el espectro posible de formas de briozoos que crecen mediante bifurcaciones. Con el programa se recreó el patrón general de crecimiento de una estructura de tipo paleocorínido reticulada y permitió analizar su morfología funcional. El modelo y programa realizados en el presente trabajo pueden ser utilizados como una herramienta para futuros estudios de índole morfológica, autoecológica o evolutiva.

10. Bibliografía

- Aguirre, J. 2009. Briozoos, en Martínez-Chacón M.L. y Rivas P. (eds.). Paleontología de Invertebrados, Ediciones de la Universidad de Oviedo, España: 419-446.
- Anstey, R.L. 1990. Bryozoans, in McNamara K.J. (ed.). Evolutionary Trends, The University of Arizona Press, Great Britain: 232-249.
- 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.
- Astrova, G.G. y Morozova, I.P. 1956. On systematics of the bryozoans of the Order Cryptostomata. Doklady Akademii Nauk SSSR, 110(4):661-664 (en ruso).
- Bancroft, A. J. 1987. The fenestrate bryozoan *Septopora carbonaria* (Etheridge, 1873) from the Carboniferous of Great Britain. Geological Journal, 22(1): 1-10.
- Bancroft, A. J. 1988. Palaeocorynid-type appendages in Upper Palaeozoic fenestrellid Bryozoa. Palaeontology, 31(3): 665-675.
- Bassler, R.S. 1953. Bryozoa. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part G. Geological Society of America and University of Kansas Press. New York, 253 pp.
- Boardman, R.S. 1999. Indications of polypides in feeding zooids and polymorphs in Lower Paleozoic Trepostomata (Bryozoa). Journal of Paleontology, 73(05): 803-815.
- Boardman, R.S. y Cheetham, A.H. 1987. Phylum Bryozoa, en Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Rowell, A.J. (eds). Fossil Invertebrates. Blackwell Scientific Publications, Boston: 497-549.
- Boardman, R.S., Cheetham, A.H., Blake, D.B., Utgaard, J., Karklins, O.L., Cook, P.L., Sandberg, P.A., Lutaud, G. y Wood, T.S. 1983. Bryozoa. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part G Revised, Volume 1. Introduction, Order Cystoporata, Order Cryptostomata. Geological Society of America and University of Kansas, Kansas, 626 pp.
- Borg, F. 1926. Studies on recent cyclostomatous Bryozoa. Zoologiska Bidrag fran Uppsala, 10: 181-507.
- Breña-Ochoa, R. 2015. Análisis tafonómico del miembro inferior de la formación Santiago, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 88 pp.

- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. 2003. Invertebrates. Sinauer Associates. Massachusetts, 936 pp.
- Buitrón-Sánchez, B. E. y Rivera, E. 1984. Lingúlidos (Brachiopoda-Inarticulata) del Ordovícico de Oaxaca, México. Memorias del II Congreso Latinoamericano de Paleontología: 54-61.
- Castillo-Espinoza, K.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.
- Condra, G.E. 1902. New Bryozoa from the Coal Measures of Nebraska. The American Geologist, 30: 337-358.
- Conway-Morris, S. 2010. Evolution: like any other science it is predictable. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365: 133-145.
- Duncan, P. M. y Jenkins, H. M. 1869. On *Palaeocoryne*, a Genus of Tubularine Hydrozoa from the Carboniferous Formation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 159: 693-699.
- Dunham, R.J. 1962. Classification of Carbonate Rocks According to Depositional Texture. American Association of Petroleum Geologists Memoir 1: 8-21.
- Ehrenberg, C.G. 1831. Animalia invertebrata exclusis insectis. Symbolae Physicae, seu Icones et descriptiones Corporum Naturalium novorum aut minus cognitorum. Pars Zoologica 4, Mittler, Berlin: 831 pp.
- Elias, M.K. y Condra, G.E. 1957. *Fenestella* from the Permian of west Texas. Geological Society of America, Memoir, 70: 1-158.
- Embry, A. F.III y Klován, J. E. 1971. A late Devonian reef tract on northeastern Banks Island, NWT. Bulletin of Canadian Petroleum Geology, 19(4): 730-781.

- Ernst, A. 2001. Bryozoa of the Upper Permian Zechstein Formation of Germany. *Senckenbergiana lethaea*, 81: 135-181.
- Ernst, A. y Minwegen, E. 2006. Late Carboniferous bryozoans from La Hermida, Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51(3): 569-588.
- Ernst, A., Schäfer, P. y Grant-Mackie, J. A. 2015. New Caledonian Triassic Bryozoa. *Journal of Paleontology*, 89(5), 730-747.
- Escalante-Ruíz, A.R. 2011. Conuláridos y gasterópodos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 93 pp.
- Escalante-Ruíz, A.R, Quiroz-Barroso, S.A. y Sour-Tovar, F. 2014. Conuláridos misisípicos de Nochixtlán, Oaxaca, México: Consideraciones sistemáticas, estratigráficas y paleobiogeográficas. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(2): 195-206.
- Etheridge, R. 1873. I.-Description of *Carinella*, a New Genus of Carboniferous Polyzoa. *Geological Magazine*, 10(112): 433-434.
- Fernández-Álamo. M.A. y Rivas, G. 2007. Phylum Ectoprocta, en Fernández-Álamo. M.A. y Rivas, G. (eds.). Niveles de organización en animales, Las prensas de Ciencias, México: 284-290.
- Filatov, M.V., Kaandorp, J.A., Postma, M., Van Liere, R., Kruszyński, K. J., Vermeij, M. J. y Bak, R.P. 2010. A comparison between coral colonies of the genus *Madracis* and simulated forms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 3555-3561.
- Flores de Dios, A., Vachard, D. y Buitrón-Sánchez, B.E. 2000. La cubierta sedimentaria Pérmica Superior (Formaciones Olinalá, Ihualtepec y Yododeñe) de los terrenos Mixteco y Zapoteco (resumen). *GEOS*, 20: 324-325.
- Flower, R.H. 1968. Cephalopods from the Tiñú Formation, Oaxaca State, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3): 804-809.
- Flügel, E. 2004. *Microfacies of Carbonate Rocks: Analysis, Interpretation and Application*, Springer, Germany, 976 pp.
- Fries, C., Schmitter, E., Damon, P.E. y Livingstone, D.E. 1962. Rocas Precámbricas de edad Grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el Sur de México. *Boletín del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 64: 45-53.

- Gilmour, E. H. y Snyder, E. M. 2000. Bryozoa of the Mission Argillite (Permian), northeastern Washington. *Journal of Paleontology*, 74(4): 545-570.
- González-Mora, S. 2013. Briozoarios del Orden Fenestrada 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. y Sour-Tovar, F. 2014. Briozoarios del Orden Fenestrada, Pensilvánico de la Formación Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca; consideraciones paleoambientales. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(3), 471-482.
- Gorjunova, R.V. 1985. Morphology, system und phylogeny of Bryozoa (Order Rhabdomesida). *Trudy Paleontologičeskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 208: 1–152 (en ruso).
- Gould, S.J. y Conway-Morris, S. 1999. Showdown on the Burgess Shale. *Natural History magazine*, 107: 48-55.
- Hageman, S.J. 1991. Approaches to systematic and evolutionary studies of perplexing groups: an example using fenestrate Bryozoa. *Journal of Paleontology*, 65(4): 630-647.
- Hageman, S. J. y McKinney, F. K. 2010. Discrimination of fenestrate bryozoan genera in morphospace. *Palaeontologia Electronica*, 13(2), 1-43.
- Hageman, S.J., Bock, P.E., Bone, Y. y McGowran, B. 1998. Bryozoan growth habits: classification and analysis. *Journal of Paleontology*, 72: 418-436.
- Hageman, S.J., Bayer, M.M., y Todd, C.D. 1999. Partitioning phenotypic variation: genotypic, environmental and residual components from bryozoan skeletal morphology. *Journal of Natural History*, 33: 1713-1735.
- Hageman, S.J., Wyse Jackson, P.N., Abernethy, A.R., y Steinhorsdottir, M. 2011. Calendar Scale, Environmental Variation Preserved in the Skeletal Phenotype of a Fossil Bryozoan (*Rhombopora blakei* n. sp.), from the Mississippian of Ireland. *Journal of Paleontology*, 85: 853-870.
- Harmelin, J. G., 1973. Morphological variations and ecology of the recent cyclostome bryozoan "*Idmonea*" *atlantica* from the Mediterranean. In: Larwood, G.P. *Living and Fossil Bryozoa*. London: Academic Press, 95-106.
- Hernández-Ocaña, M. I. 2016. Estudio icnológico y tafonómico de la Formación Ixtaltepec,

- Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 111 pp.
- King, W. 1849. On some families and genera of corals. *Annals & Magazine of Natural History*, 2: 338-390.
- Koletić, N., Novosel, M., Rajević, y Francević, D. 2015. Bryozoans are returning home: recolonization of freshwater ecosystems inferred from phylogenetic relationships: *Ecology and Evolution*, 5(2), 255-264.
- Korn, H. 1930. Die cryptostomen Bryozoen des deutschen Perms. *Leopoldina*, 6: 341-375.
- Landing, E., Westrop, S.R. y Keppe, 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. y 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.
- Lonsdale, W. 1839. Corals, 675-694. In *The Silurian System. Part 2. Organic remains*, (Ed.) Murchison, R.I. London: John Murray.
- McGhee, G.R. 2007. *The Geometry of Evolution*. Cambridge University Press, United Kingdom, 200 pp.
- McGhee, G.R. 2008. Convergent Evolution: A Periodic Table of Life?, in Conway-Morris, S. *The Deep Structure of Biology*, Templeton Foundation Press, United States of America: 17-31.
- McKinney, F.K. y Gault, H.W. 1980. Paleoenvironment of Late Mississippian fenestrate bryozoans, eastern United States. *Lethaia*, 13:127-146.
- McKinney, F.K. y Jackson, J.B.C. 1991. *Bryozoan evolution*. University of Chicago Press, Chicago, 238 pp.
- McKinney, F.K. y McGhee, G.R. 2003. Evolution of erect helical colony form in the Bryozoa: phylogenetic, functional, and ecological factors. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(2): 235-260.
- McKinney, F.K. y Raup, D.M. 1982. A turn in the right direction: simulation of erect spiral growth in the bryozoans *Archimedes* and *Bugula*. *Paleobiology*, 8(2), 101-112.
- McKinney, F.K. y Wyse Jackson, P.N. 2015. Part G, Revised, Volume 2, Chapter 8A: Order

- Fenestrata: Morphology and Growth. Treatise Online, 66, 91 pp.
- M'Coy, F. 1844. A synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of the Ireland. Dublin: 207 pp.
- Meek, F.B. 1872. Report on the paleontology of eastern Nebraska. Final report on the United States Geological Survey of Nebraska and Portions of adjacent Territorie. United States. Government Printing Office, Washington: 81-239.
- Montgomery, H. 2004. Deposition and emplacement of Permian reefs in Sierra Plomosa, Chihuahua, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 21(2): 236-246.
- Moore, R.C. 1929. A bryozoan faunule from the Upper Graham Formation, Pennsylvanian, of north central Texas. *Journal of Paleontology*, 3(2): 1-27, 121-156.
- 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-Ríos, A. y Perrilliat, M.C. 1988. Una nueva especie del género *Griffithides* Portlock (Arthropoda: Trilobita) del Paleozoico superior de Oaxaca. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, 7(1): 67-70.
- Morozova, I.P. 1962. On the systematics and phylogeny of the Fenestelloidea. *Paleontological Journal*, 4:104-115.
- Morozova, I.P. 1974. Reviziya roda Fenestella. *Paleontologicheskij Zhurnal*, 2: 54-67.
- Morozova, I.P. 2001. Mshanki otryada Fenestellida (morfologiya, sistema, filogeniya, istoricheskoe razvitie). *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Rossijskoi Akademii Nauk*, 277: 176 pp.
- Morozova, I.P. y Lisitsyn, D.V. 1996. Revizia roda Polypora M'Coy 1844. *Paleontologicheskij Zhurnal*, 4: 38-47.
- Murphy, J. B., Keppie, J. D., Braid, J. F. y 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.
- Navarro-Santillán, D. 1997. Braquiópodos espiriferidos de la Formación Santiago, Misipico 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. y Centeno-García, E. 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonics implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 15(3): 327-336.
- Nielsen, C. 2001. Bryozoa (Ectoprocta: 'Moss' Animals). *Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley & Sons: 1-5.
- Niklas, K.J. 2004. Computer models of early land plant evolution. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 32: 47-66.
- Niklas, K. J. y Kerchner, V. 1984. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. *Paleobiology*, 10(1): 79-101.
- O'Dea, A. y Okamura, B. 2000. Intracolony variation in zooid size in cheilostome bryozoans as a new technique for investigating palaeoseasonality. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162(3), 319-332.
- d'Orbigny, A. 1849. Description de quelques genres nouveaux de Mollusques bryozoaires. *Revue et Magasin de zoologie pure et appliquée*, 2(1): 499-504.
- d'Orbigny, A. 1850. *Prodrome de paleontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques rayonne, faisant on cours elementaire de paleontologie et de géologie stratigraphie*, 1: 21-22, 25-26, 44-45, 100-102, 151-154, 168-169, 205.
- 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.
- Pantoja-Alor, J. 1970. Rocas sedimentarias paleozoicas de la región centro-septentrional de Oaxaca, *en* Segura, L.R. y Rodríguez-Torres, R. (eds.). *Excursión México-Oaxaca*, Sociedad Geológica Mexicana, Libro Guía, México: 67-84.
- Pantoja-Alor, J. y Robison, R.A. 1967. Paleozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico. *Science* 17: 1033-1035.
- Phillips, J. 1836. *Illustrations of the geology of Yorkshire. The Mountain Limestone District*. John Murray, London, 253 pp.
- Phillips, J. 1841. *Figures and Description of the Palaeozoic Fossils of Cornwall, Devon, and West-Somerset*. Longman, Brown, Green, and Longmans, London, 231 pp.

- Prout, H. A. 1859. Third series of descriptions of Bryozoa from the Paleozoic rocks of western states and territories. Transactions of St. Louis Academy of Sciences, 1: 443–452.
- Quiroz-Barroso, S.A. 1995. Bivalvos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca, Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 86 pp.
- Quiroz-Barroso, S.A. y Perrilliat, M.C. 1997. Pennsylvanian nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 71(3): 400-407.
- Quiroz-Barroso, S.A. y Perrilliat, M.C. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. *Journal of Paleontology*, 72(6): 1011-1024.
- Quiroz-Barroso, S.A. y Sour-Tovar, F. 1995. Nuevo registro de ofiuroideo (Ophiurinae) para el Pensilvánico de América del Norte, proveniente de la Formación Ixtaltepec, Oaxaca. Memoria del V Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología. México: 31.
- Quiroz-Barroso, S.A. y Sour-Tovar, F. 2006. Fossil record of Upper Paleozoic Marine Invertebrates from Mexico, en Vega, F.J., Nyborg, T.G., Perrilliat, M.C., Cevallos-Ferriz, S. y Quiroz-Barroso, S.A. (eds.). *Studies on Mexican Paleontology*: Springer, Netherlands: 133-167.
- Quiroz-Barroso, S.A., Pojeta, J. Jr., Sour-Tovar, F. y Morales-Soto, S. 2000. *Pseudomulceodens*: A Mississippian rostroconch from Mexico. *Journal of Paleontology*, 74(6): 1184-1186.
- Raup, D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, 40, 1178-1190.
- Raup, D.M., McGhee Jr, G.R. y McKinney, F.K. 2006. Source code for theoretical morphologic simulation of helical colony form in the Bryozoa. *Palaeontologia Electronica*, 9(2): 1-7.
- Robison, R.A. y Pantoja-Alor, J. 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3): 767-800.
- 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.
- Schlotheim, E.F. 1820. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpuncte durch die

- Beschreibung seiner Sammlungen erlauter, 437 pp.
- Schopf, T. J. 1969. Paleocology of ectoprocts (bryozoans). *Journal of Paleontology*, 43(2): 234-244.
- Shul'ga-Nesterenko, M. I. 1951. Kamennougolnye fenestellidy Russkoi Platformy. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 32: 1-157.
- Sepkoski, J.J. 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity;III, Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, 10: 246-267.
- Simpson, G.B. 1895. A handbook of the genera of the North American Paleozoic Bryozoa. 14th Annual Report of the State Geologist (of New York) for the year 1894: 407–608.
- 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 area de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 55 pp.
- Sour-Tovar, F. y Buitrón-Sánchez, B.E. 1987. Los graptolitos del Tremadociano de Ixtaltepec, Oaxaca. Consideraciones sobre el limite Cámbrico-Ordovícico de la región. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1: 380-395.
- Sour-Tovar, F. y Martínez-Chacón, M.L. 2004. Braquiópodos chonetoides del Carbonífero de México. *Revista Española de Paleontología*, 19 (2): 125- 138
- Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso, S.A. 1989. Braquiópodos pensilvánicos (Strophomenida) de la Formación Ixtaltepec, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2: 5-17.
- Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso, S.A., 1991. Icnofósiles paleozoicos de Nochixtlán, Oaxaca. *Memorias del III Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes*, Sociedad Mexicana de Paleontología, 131 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.
- Streng, M., Mellbin, B., Landing, E. y Keppie, J. 2011. Linguliform brachiopods from the terminal Cambrian and lowest Ordovician of the Oaxaquia microcontinent (Southern Mexico). *Journal of Paleontology*, 85(1): 122-155.
- Suárez-Andrés, J. L. y Ernst, A. 2015. Lower–Middle Devonian Fenestellidae (Bryozoa) of NW Spain: implications for fenestrate palaeobiogeography. *Facies*, 61(1), 1-29.
- Tavener-Smith, R. 1973. Fenestrate Bryozoa from the Visean of County Fermanagh, Ireland. *Bulletin of the British Museum (National History) Geology*, 23 (7): 1-493.
- Taylor, P.D. 2005. Bryozoans and palaeoenvironmental interpretation. *Journal of the Palaeontological Society of India*, 50: 1-11.
- Taylor, P.D. y James, N.P. 2013. Secular changes in colony-forms and bryozoan carbonate sediments through geological history. *Sedimentology*, 60: 1184-1212.
- Taylor, P.D., Berning, B. y Wilson, M.A. 2013. Reinterpretation of the Cambrian ‘bryozoan’ *Pywackia* as an octocoral. *Journal of Paleontology*, 87(6): 984-990.
- Termier, H. y Termier, G. 1971. Bryozoaires du Paléozoïque supérieur de l’Afganistan. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 47: 1-52.
- Tolokonnikova, Z., Ernst, A., y Poty, E. 2015. Tournaisian (Lower Mississippian) bryozoans from Belgium. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 278(1), 23-45.
- 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. y 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. y Pérez-Huerta, A. 2008. Neospiriferinid brachiopods (Spiriferidae, Trigonotretidae) from Ixtaltepec Formation, Pennsylvanian of Oaxaca State, Southern Mexico. *Fossil and Strata*, 54: 157-166.
- Ulrich, E. O. 1882. American Palaeozoic Bryozoa. *The Journal of the Cincinnati Society of Natural History*, 5: 233-257.
- Ulrich, E.O. 1890. Paleozoic Bryozoa. *Illinois Geological Survey*, 8: 283-688.
- Villanueva-Olea, R. y Sour-Tovar, F. 2014. A new genus and four new species of cladid crinoids from the Carboniferous of Oaxaca State, Mexico. *Journal of Systematic Palaeontology*, 13(7): 527-542.
- Villanueva-Olea, R., Castillo-Espinoza, K.M., Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S.A. y 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.
- Vine, G.R. 1879. On *Palaeocoryne*, and the development of *Fenestella*. *Sci. Gossip*, 15: 225-247.
- Vine, G. R. 1884. Fourth report of the committee, consisting of Dr. H. C. Sorby and Mr. G. R. Vine, appointed for the purpose of reporting on fossil Polyzoa. *British Association Advancement of Science, Report 53d, Meeting (Southport, 1883)*: 161–209.
- Wilson, J.L. 1986. *Carbonate Facies in Geologic History*, New York, Springer Verlag, 471 pp.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the sixth international congress on genetics* 1: 356-366.
- Wyse Jackson, P. N. y Bancroft, A. J. 1995. Generic revision of the cryptostome bryozoan *Rhabdomeson* Young and Young, 1874, with descriptions of two species from the Lower Carboniferous of the British Isles. *Journal of Paleontology*, 69(01), 28-45.
- Yochelson, E.L. 1968. Tremadocian mollusk from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42(3): 801-803.
- Young, J. y Young, J. 1874. On a new genus of Carboniferous Polyzoa. *Annals and Magazine of Natural History, Series 4*, 13:335-339.
- Zittel, K.A.von. 1880. *Handbuch der Palaeontologie. I. Band. Palaeozoologie. 1. Abtheilung*,

Protozoa, Coelenterata, Echinodermata und Molluscoidea. München Oldenbourg,
Leipzig, 765 pp.

11. Láminas

Lámina 1. **a.** Trepostomado indeterminado del nivel API-1 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 16/213); **b-c.** *Rhabdomeson* sp. (ejemplar FCMP 11/40): b. Morfología general del zoario; c. Disposición de las cámaras autozoociales y axis central de la colonia; **d-e.** *Rhombopora* sp. (ejemplar FCMP 16/214); d. Morfología del zoario; e. Aperturas de los autozoocios. Los ejemplares de *Rhabdomeson* sp. y *Rhombopora* sp. se recolectaron en los niveles API-6 y API-7 de la Formación Ixtaltepec.

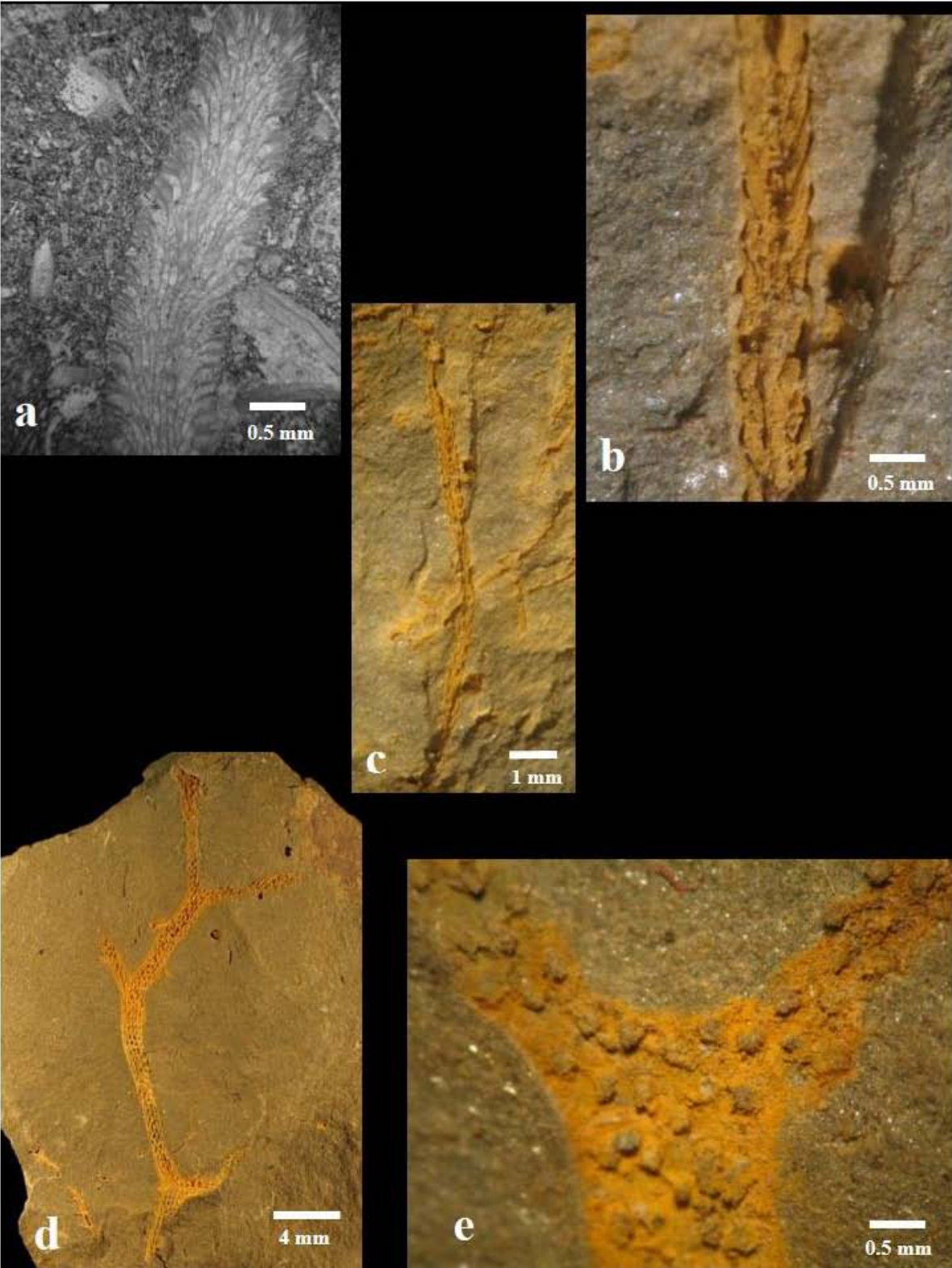


Lámina 2. a-d. *Fenestella* sp. (ejemplar FCMP 11/40) recolectado en la localidad "Vudú" correlacionada a los niveles API-6 y API-7 de la Formación Ixtaltepec: a. Morfología del zoario; b. Aperturas dispuestas en la superficie anversa de las ramas; c. Morfología de la retícula de tipo paleocorínido asociada a *Fenestella* sp.; d. Apéndice de tipo paleocorínido sin estructuras internas; **e-f.** *Rectifenestella* sp. del nivel API-1 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 16/2015): e. Fragmento de la colonia; f. Disposición de las cámaras autozoociales sobre las ramas.

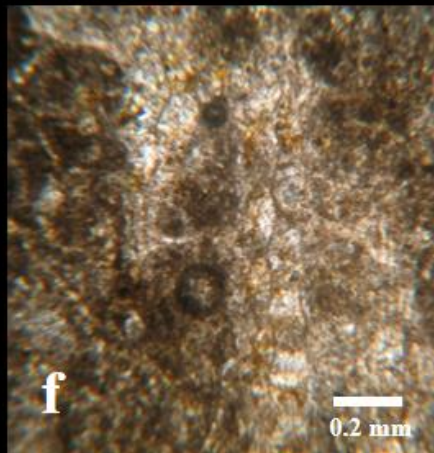
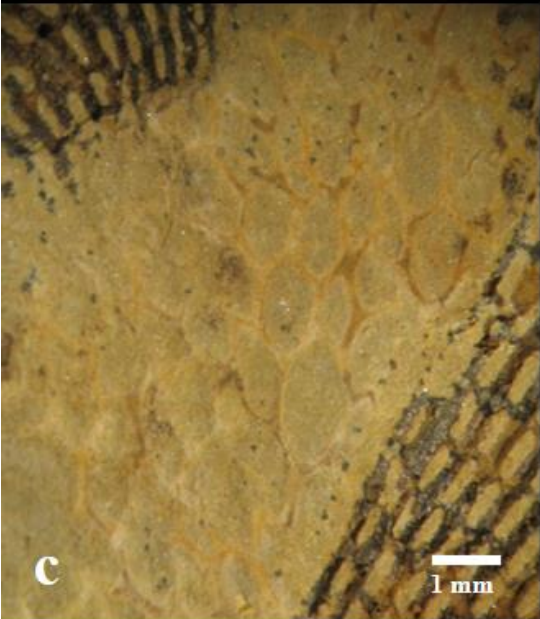
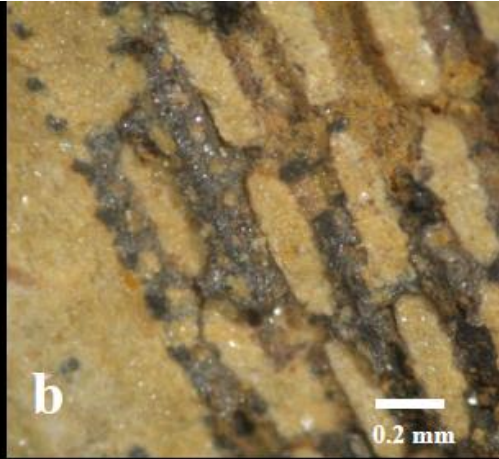
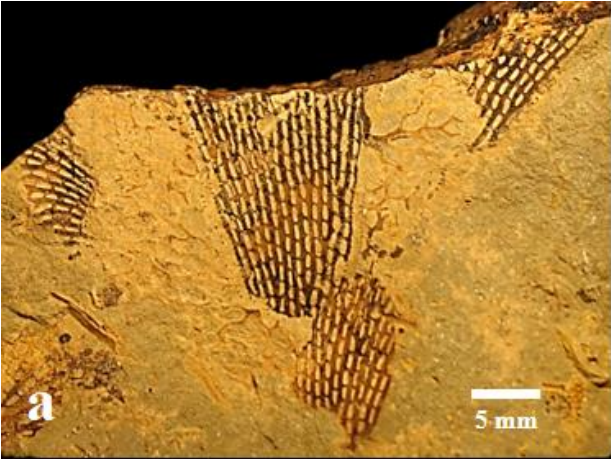


Lámina 3. a-b. *Spinofenestella* sp. recolectado en el nivel API-7 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 15/209): a. Morfología del zoario; b. Disposición de los autozoocios triangulares sobre las ramas; **c-e.** *Ptylopora* sp. 1 del nivel API-7 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 16/216): c. Morfología del zoario; d. Rama central con pinnas unidas por disepimentos; e. Pinnas inferiores de la colonia.

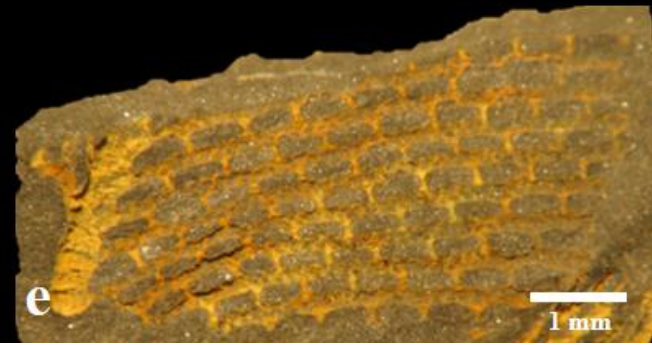
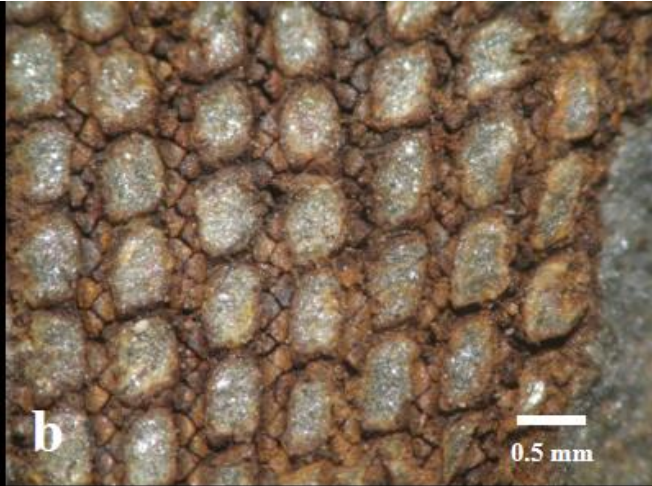


Lámina 4. a-c. *Ptylopora* sp. 2 del nivel API-6 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 16/217): a. Morfología del zoario; b. Ramas secundarias unidas por disepimentos; c. Rama central con dos hileras de autozoocios; **d.** Fenéstelido indeterminado del nivel API-1 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 16/220) donde se aprecia un apéndice de tipo paleocorínido; **e-f.** *Acanthocladia* sp. del nivel API-6 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 16/221): e. Morfología del zoario; f. Disposición de las aperturas de los autozoocios sobre la rama principal y las pinnas.

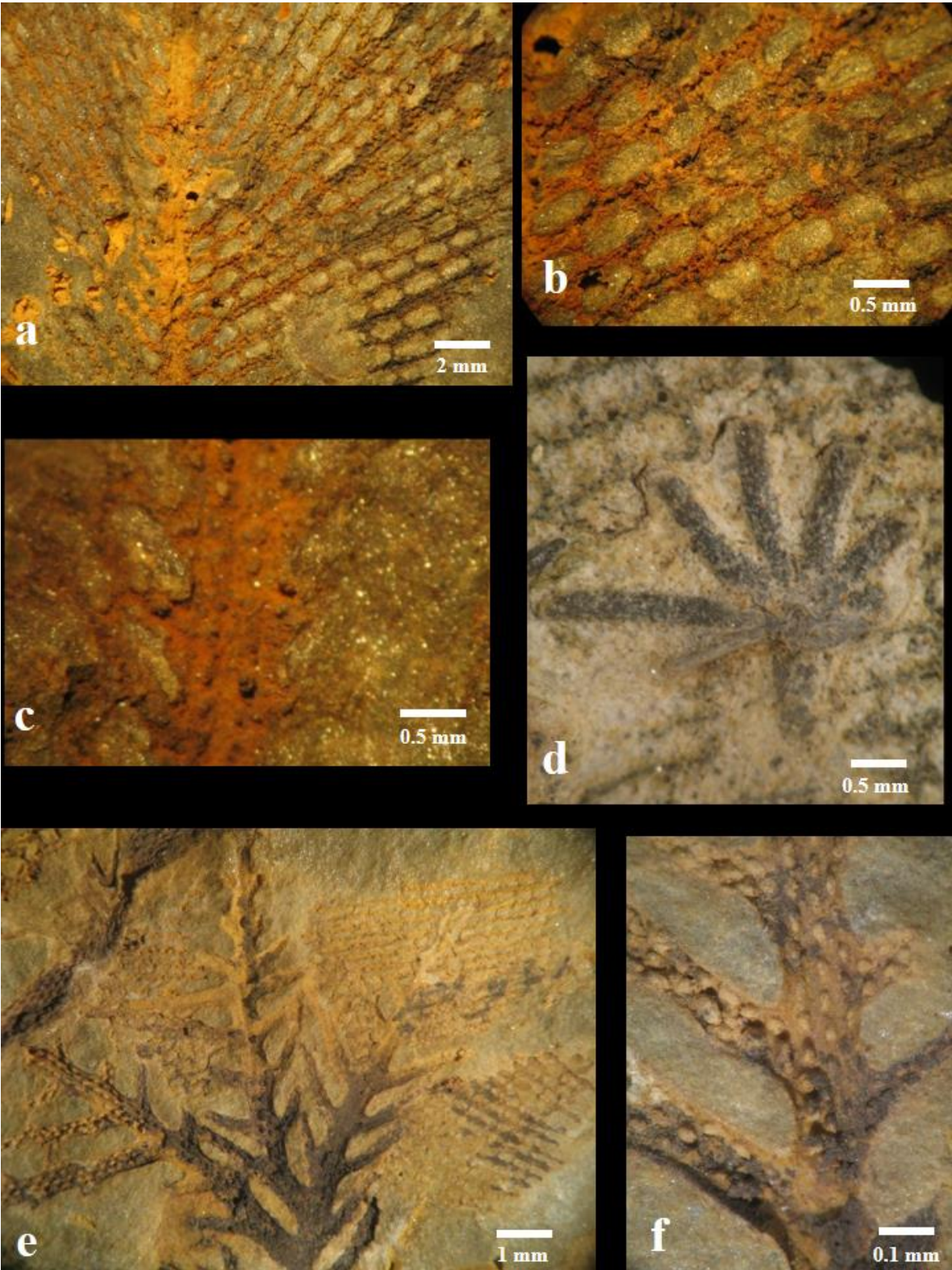


Lámina 5. a. *Acanthocladia* sp. del nivel API-6 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 16/221) donde se aprecia la unión de dos ramas secundarias por medio de un disepimento libre de autozoocios; **b-c.** *Polypora* sp. del nivel API-1 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 16/222): b. Morfología del zoario; c. Aperturas en la superficie anversa de la colonia y forma de las cámaras autozoociales; **e-d.** *Septopora* sp. del nivel API-7 de la Formación Ixtaltepec (ejemplar FCMP 15/209): e. Disposición y forma de los autozoocios sobre las ramas y disepimentos; d. Morfología del zoario.

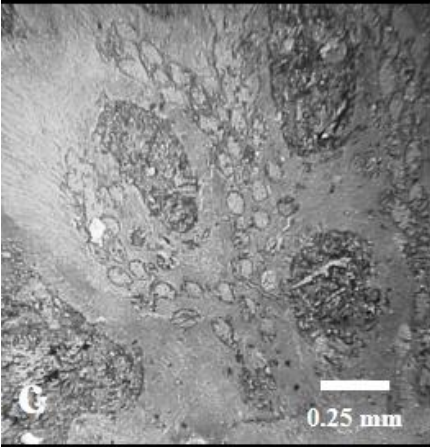


Lámina 6. Microfacies típicas provenientes de la sección estudiada en la localidad "Las tortas": a) Rudstone bioclástico con abundantes crinoideos, frecuentes algas, comunes braquiópodos y trazas de briozoos (Ixt-1); b) Rudstone bioclástico con abundantes algas, frecuentes crinoideos y comunes braquiópodos (Ixt-3); c) Packstone de algas, con frecuentes crinoideos, comunes foraminíferos bentónicos y trazas de braquiópodos (Ixt-5); d) Rudstone bioclástico con abundantes crinoideos, frecuentes algas, comunes braquiópodos y foraminíferos bentónicos y trazas de briozoos (Ixt-7); e) Rudstone bioclástico con abundantes crinoideos, frecuentes algas, comunes briozoos y trazas de trilobites (Ixt-9); f) Rudstone bioclástico con abundantes braquiópodos, frecuentes crinoideos y comunes algas (Ixt-11).

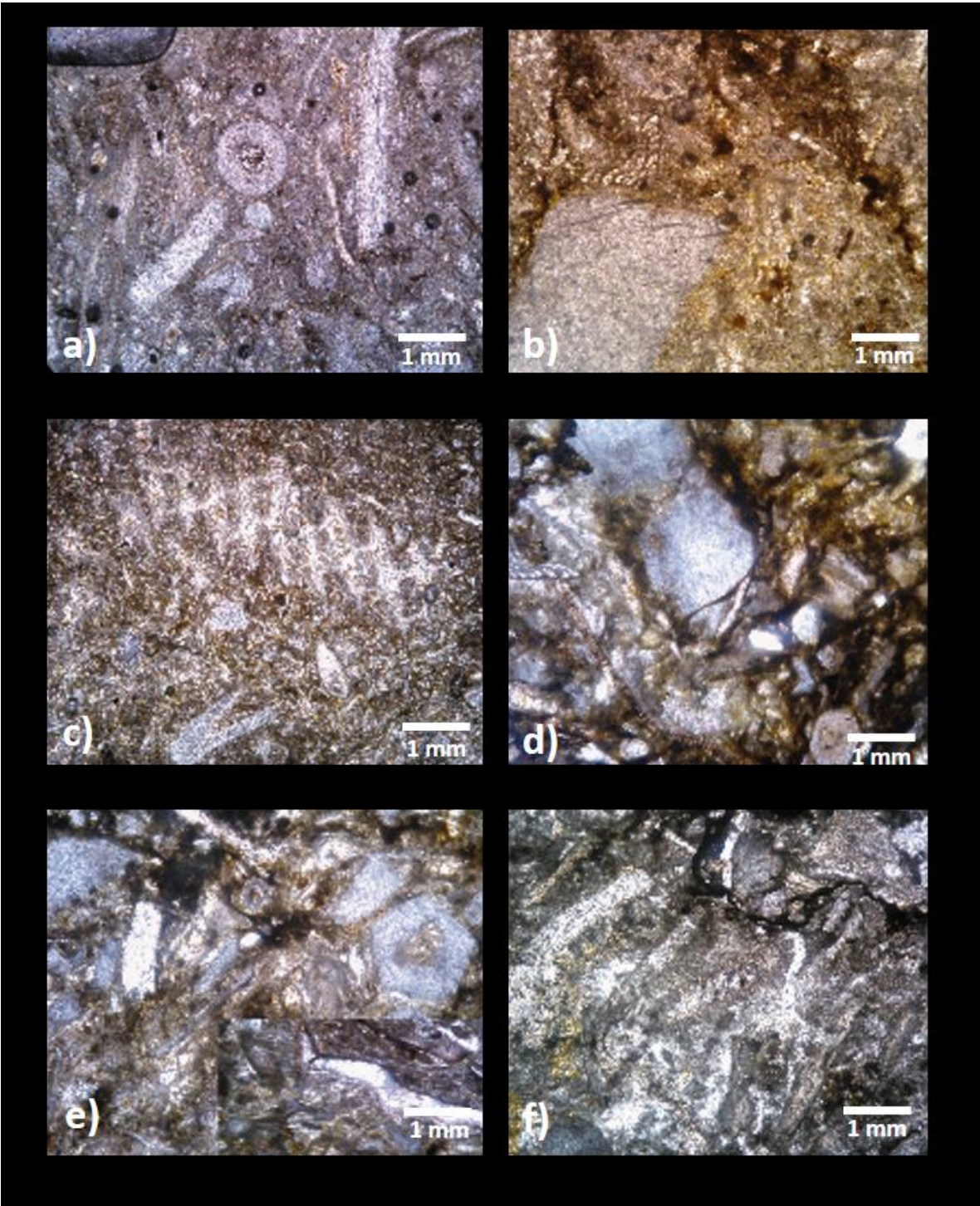


Lámina 7. Microfacies típicas provenientes de la sección estudiada en la localidad "Las tortas": a) Packstone bioclástico con abundantes algas, frecuentes briozoarios, comunes braquiópodos y trazas de equinodermos (Ixt-13); b) Packstone bioclástico con algas, comunes crinoideos y comunes briozoos (Ixt-15); c) Rudstone bioclástico con abundantes algas, frecuentes briozoarios y comunes crinoideos (Ixt-17); d) Rudstone de crinoideos, frecuentes algas, comunes braquiópodos y comunes briozoos (Ixt-19).

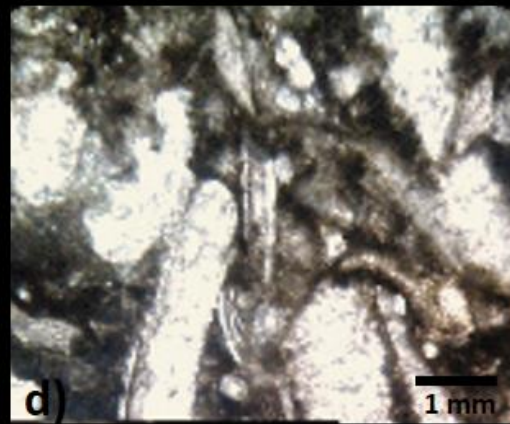
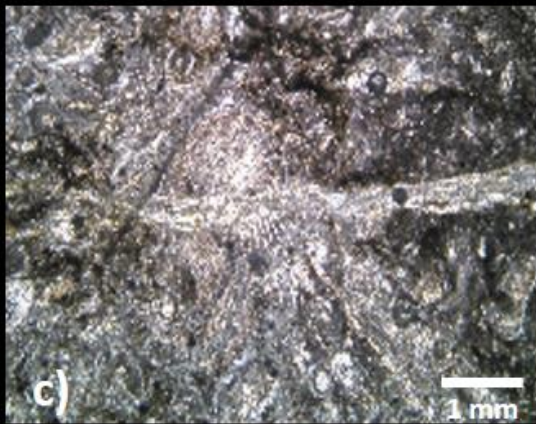
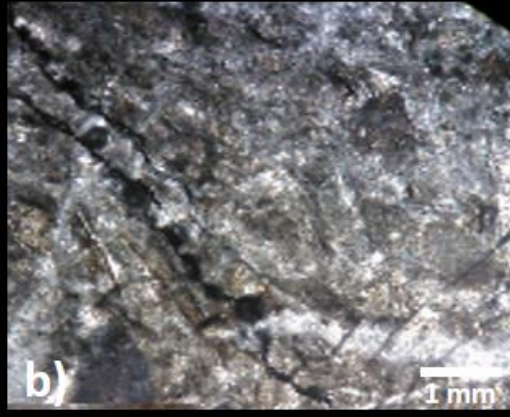
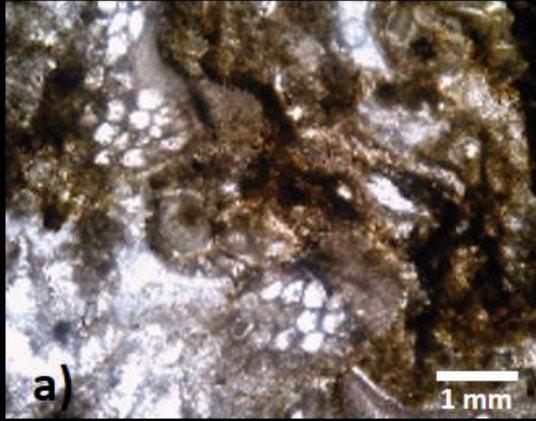


Lámina 8. Microfacies típicas de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec. API-1: a) Packstone con abundantes algas y trazas de foraminíferos (API1-1); b) Packstone con abundantes algas (API1-2); c) Packstone con abundantes algas, comunes placas de crinoideos y trazas de briozoarios (API1-5); d) Packstone con abundantes algas, comunes placas de crinoideos y trazas de briozoarios (API1-6); e) Packstone con abundantes placas de crinoideos y frecuentes algas (API1-8); f) Packstone con abundantes placas de crinoideos, comunes algas y escasos briozoos (API1-10).

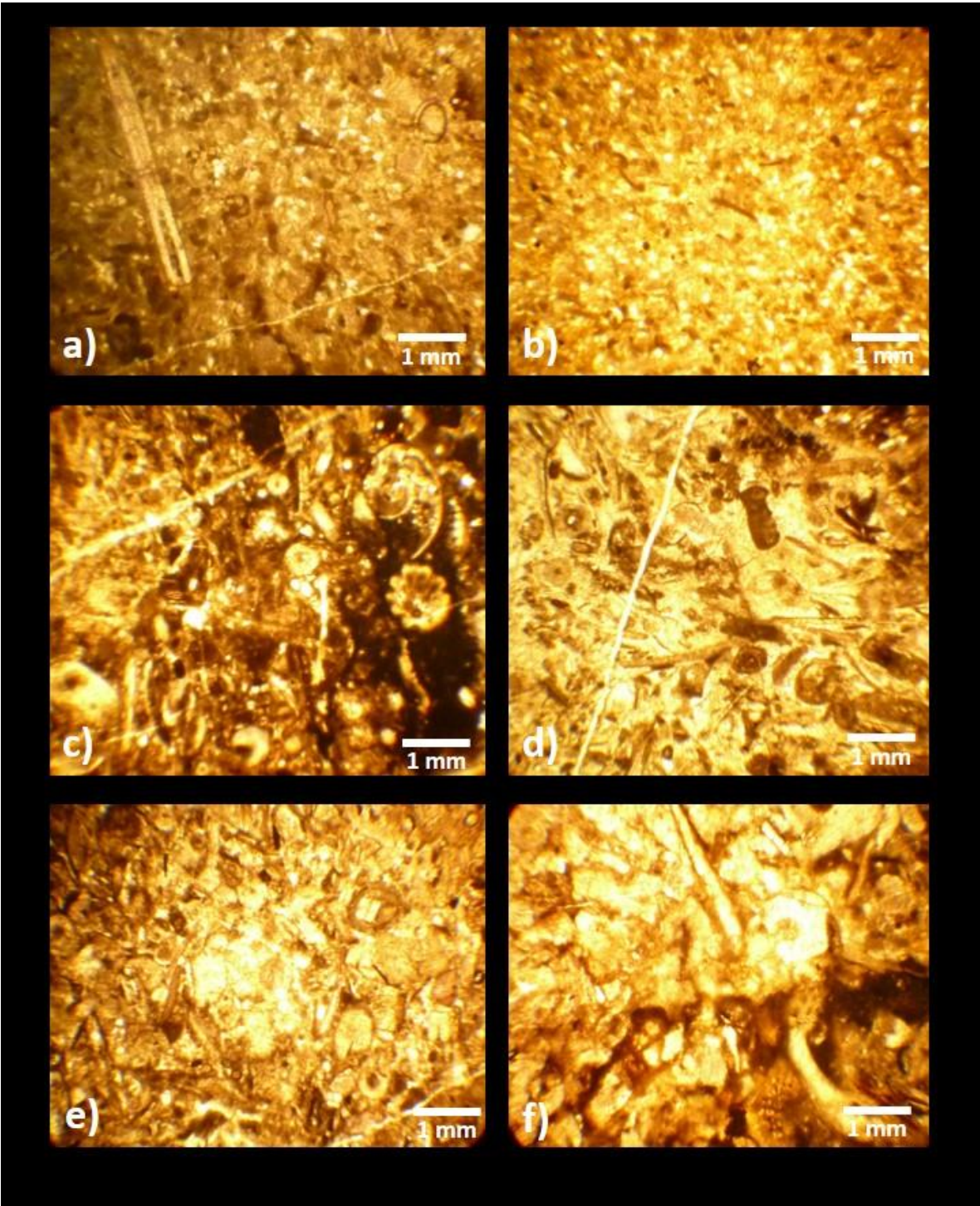


Lámina 9. Microfacies típicas de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec. API-2: a) Packstone con escasas placas de crinoideos (API2-11); b) Packstone con escasas placas de crinoideos (API2-13); c) Mudstone sin material aloquímico observable (API2-17); d) Floatstone con escasas placas de crinoideos y trazas de braquiópodos (API2-18); e) y f) Rudstone con frecuentes fragmentos de trilobites, braquiópodos, comunes briozoos y placas de crinoideos, escasos gasterópodos y trazas de algas (API2-19).

