



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**BRAQUIÓPODOS RICHTHOFÉNIDOS DEL PÉRMICO
MEDIO (GUADALUPIANO) DE LA FORMACIÓN LAS
DELICIAS, COAHUILA, MÉXICO: IMPLICACIONES
PALEOAMBIENTALES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

MIGUEL ÁNGEL GALEANA MORÁN

DIRECTOR DE TESIS:

DR. FRANCISCO SOUR TOVAR

CIUDAD DE MÉXICO, 2018





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del Alumno
Galeana
Morán
Miguel Ángel
56 42 12 56
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
310193757
2. Datos del tutor
Dr.
Francisco
Sour
Tovar
3. Datos del sinodal 1
Dr.
Juan Francisco
Sánchez
Beristain
4. Datos del sinodal 2
M. en C.
Daniel
Navarro
Santillán
5. Datos del sinodal 3
Dr.
Miguel Ángel
Torres
Martínez
6. Datos del sinodal 4
Biol.
Sergio
González
Mora
7. Datos del trabajo escrito
Braquiópodos Richthofénidos del Pérmico Medio (Guadalupiano) de la
Formación Las Delicias, Coahuila, México: Implicaciones Paleoambientales
73 p.
2018

DEDICATORIA

A mi padre, por haberme dado
la más noble e incondicional
de las herencias,
la educación

*Tu padre yace en el fondo
y sus huesos son coral;
ahora perlas son sus ojos
nada en él se deshará,
pues el mar lo cambia todo
en un bien maravilloso.....*

Poema de Ariel, "La Tempestad", William Shakespeare

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, a la Facultad de Ciencias y su personal docente, por las herramientas brindadas y el esfuerzo que hacen en formar gente crítica, reflexiva y científica.

A mi asesor de Tesis el Doctor Francisco Sour Tovar, por las revisiones y comentarios a mi trabajo escrito y por el apoyo en las colectas de material fósil en Coahuila; así como por haber confiado en mí.

A los Doctores Juan Francisco Sánchez Beristain, Miguel Ángel Torres Martínez y los Maestros en Ciencias Daniel Navarro Santillán y Sergio González Mora, por sus revisiones y comentarios.

Al Doctor Jesus Quiróz Barragán por su apoyo durante el trabajo de campo y por el préstamo de los ejemplares de rictofénidos pertenecientes al Museo Paleontológico de La Laguna de Torreón. A La Doctora Sara Alicia Quiroz Barroso y a Gloria Reyes Gómez por su apoyo en el trabajo de campo.

A los Maestros Daniel Navarro Santillán y Leonora Martín Medrano por el apoyo en la preparación curatorial del material fósil y a la M. en C. Ana Isabel Bieler Antolín por su ayuda en la elaboración del material fotográfico.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mis padres Ángel y Maximina, quienes con tanto esfuerzo y sacrificio me han dado todo lo que ha estado en sus posibilidades y mucho más y a quienes les debo la vida.

A mis hermanos: Rosa por tanto tiempo, cariño y esfuerzo que has gastado en mi; Héctor por ser la fuerza que me impulso a seguir adelante; y María Elena por las palabras y consejos sinceros.

A Rosalina, Alejandro, Adrian, mis tías, primos y primas, y el resto de mi familia por estar presentes para apoyarnos unos a los otros aún en los momentos difíciles.

A los que me han enseñado tanto en la vida: Jesús Hernández, Areli Falcón, y todo el personal docente de la UNAM, quienes me han formado y me llevaron a ser la persona que soy actualmente.

A mis amigos de la secundaria, la preparatoria, el Ballet Folklórico de Areli Falcón, UNIVERSUM y los de la licenciatura, que afortunadamente son muchos, y a quienes estimo demasiado.

A mis compañeros y amigos Gloria, Ana, Stella, Lorena, Sarahí, Aldrin y Alejandro, Porfirio, Alina, Rodrigo, a quienes la Paleontología nos ha llevado por buenos caminos.

A ustedes, que no se quienes son, pero que sin ustedes no sería quien soy.

A todo aquel a quien llegué a molestar con mi puntualidad, no solo un agradecimiento por la paciencia, sino además una sincera disculpa.

A tí, quien espero estes leyendo esto, gracias por la confianza y por creer en mi durante la carrera, a pesar de la distancia, el tiempo, y la verdad, gracias niña.

.

**BRAQUIÓPODOS RICHTHOFÉNIDOS DEL PÉRMICO MEDIO (GUADALUPIANO)
DE LA FORMACIÓN LAS DELICIAS, COAHUILA, MÉXICO: IMPLICACIONES
PALEOAMBIENTALES**

ÍNDICE

RESUMEN.....	5
INTRODUCCIÓN.....	6
OBJETIVOS.....	7
ANTECEDENTES.....	7
Trabajos en Las Delicias, Coahuila.....	7
Trabajos en braquiópodos mexicanos.....	9
GENERALIDADES DEL GRUPO.....	10
Características generales.....	10
Anatomía general.....	10
Clasificación y distribución temporal de rhynchonelliformes.....	13
Generalidades y clasificación de richthofénidos.....	15
Ecología de richthofénidos.....	19
ÁREA DE ESTUDIO.....	20
MARCO GEOLÓGICO.....	22
Geología general.....	22
Estratigrafía general.....	23
Secciones estratigráficas.....	24
METODOLOGÍA.....	27
Trabajo de campo.....	27
Trabajo de laboratorio y gabinete.....	27
RESULTADOS.....	28
Paleontología Sistemática.....	28
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	41
Consideraciones taxonómicas.....	41
Edad geológica de los richthofénidos.....	42
Análisis paleoambiental.....	42

Consideraciones paleobiogeográficas.....	46
REFERENCIAS.....	52
LÁMINAS.....	66
ANEXO 1.....	75

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Anatomía general de braquiópodos: a. Anatomía interna; b. Anatomía externa de la concha. c. Planos de simetría. Imágenes tomadas de Clarkson, 1998 (a y b) y Boardman et al., 1987 (c).....	12
---	----

Figura 2. Anatomía general de la Superfamilia Richthofenioidea: a, vista longitudinal mostrando el sistema <i>Tidal-flow</i> de corrientes en el interior de las valvas; b-d, vistas superiores, mostrando las estructuras accesorias posibles; e-f, vistas posteriores de los caracteres diagnósticos en las familias Richthofeniidae (e), y Hercosiidae (f). Basada en Grant, 1972 y Cowen, 1975.....	18
---	----

Figura 3. Mapa de localización de las secciones medidas en Las Difuntas y Las Manuelas Idel Pérmico, ambas al suroeste del estado de Coahuila, noreste de México.....	21
---	----

Figura 4. Columna general del Pérmico de Las Delicias (a) de acuerdo con Wardlaw <i>et al.</i> , (1979): Secciones Las Difuntas (b) y Las Manuelas I (c) que corresponden con las subunidades La Difunta inferior y superior respectivamente. Las flechas indican los niveles donde fueron colectados los richthofénidos. Modificado de Sour-Tovar <i>et al.</i> , 2016.....	26
--	----

Figura 5. Reconstrucción paleoambiental de la Formación Las Delicias.....	45
---	----

Figura 6. Mapa de Pangea durante el Pérmico, señalando los reinos faunísticos marinos, los géneros y especies descritos y las provincias paleobiogeográficas en este trabajo. Modificado de Ziegler *et al.*, 1997; 1998.....48

Lámina 1. Figs. A-C. *Hercosestria* aff. *H. cribrosa*. Ejemplar FCMP MPLL 3, vista anterior **A** y superior **B**. Ejemplar FCMP 17/573, vista posterior señalando el septo medio ventral **C**. Figs. D-G. *Sicularia sicula* (Gemmellaro, 1894). Ejemplar FCMP 17/574, vista anterior **D**. Ejemplar MPLL 8, vista anterior **E**, superior **F** y posterior señalando el septo medio ventral **G**. Figs. H-I. *Cyclacantharia* sp. Ejemplar FCMP 15/1411, Vista anterior **H** y superior **I**. Escala = 5 milímetros.....68

Lámina 2. Figs. A-D. *Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant, 1969. Ejemplar MPLL 4 vista anterior **A**, superior **B** y lateral mostrando una callosidad muscular **C**. Ejemplar FCMP 17/74, vista posterior mostrando una callosidad muscular en la valva ventral **D**. Escala = 5 milímetros.....69

Lámina 3. Figs. A-D. *Sestropoma mexicanum* Cooper y Grant, 1975. Ejemplar FCMP 15/854 vista superior **A** de un agregado de dos richthofénidos. Ejemplar MPLL 5, vista anterior **B**. Ejemplar MPLL 6, vista anterior **C** y superior **D**. Escala = 5 milímetros.....70

Lámina 4. Figs. A-F. *Sestropoma* sp. Ejemplares FCMP 15/838 **A**, FCMP 15/850 **B**, FCMP 15/1321 **C**, FCMP 15/1333 **D** y FCMP 15/1334 **E** vista anterior. Ejemplar FCMP 17/75 vista superior **F**. Figs. G-H. *Teguliferina* sp. Ejemplares FCMP 15/1335 **G**, y FCMP 17/281 **H** vista anterior. Fig. I. Género indeterminado. Ejemplar FCMP 15/856, vista inferior **I**. Escala = 5 milímetros.....72

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Medidas en mm de los ejemplares de <i>Hercosestria</i> aff. <i>H. cribrosa</i>	29
Tabla 2. Medidas en mm de los ejemplares de <i>Sicularia</i> <i>sícula</i> (Gemmellaro, 1894).....	31
Tabla 3. Medidas en mm de los ejemplares de <i>Sestropoma cribriferum</i> Cooper y Grant, 1969.....	34
Tabla 4. Medidas en mm de los ejemplares de <i>Sestropoma mexicanum</i> Cooper y Grant, 1975.....	36
Tabla 5. Medidas en mm de los ejemplares de <i>Sestropoma</i> sp.	37-38
Tabla 6: Especies de richthofénidos en las secciones trabajadas; registros previos (Tomado de Sepkoski Jr., 2002; Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006), así como los nuevos registros**	41-42
Tabla 7. Localidades donde se ha reportado la presencia de los richthofénidos descritos en este trabajo.....	49-50
Tabla 8 (Anexo 1): Géneros y especies fósiles en las secciones La Difunta Inferior y Superior (Wardlaw et al., 1979). Tomado de King <i>et al.</i> , 1944; Yochelson, 1956; Finks, 1960; Cooper y Grant, 1969, 1975; Strimple, 1971; Wardlaw <i>et al.</i> , 1979; Sour-Tovar <i>et al.</i> , 2016.....	73-75

RESUMEN

Se describen siete especies de braquiópodos richthofénidos, colectados en afloramientos de la formación Las Delicias, para la Sierra de las Delicias, al suroeste del estado de Coahuila. Para la localidad nominada Las Difuntas se reporta la presencia de *Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant, 1969, *Sestropoma mexicanum* Cooper y Grant, 1975 y *Sestropoma* sp. (Familia Cyclacanthariidae); mientras que, para la localidad de Las Manuelas, se reportan la presencia de *Hercosestria* aff. *H. cribrosa*, *Sicularia sícula* (Gemmellaro, 1894: Familia Hercosiidae), *Cyclacantharia* sp., *Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant, 1969, *Sestropoma mexicanum* Cooper y Grant, 1975, *Sestropoma* sp. y *Teguliferina* sp. (Familia Cyclacanthariidae).

Las siete especies son referidas por primera ocasión para las rocas pérmicas de Coahuila y se suman a *Hercosia* sp. (Fam. Hercosiidae); *Prorichthofenia permiana* (Fam. Cyclacanthariidae), especies previamente reportadas, para conformar la lista de braquiópodos arrecifales presentes en la formación Las Delicias, la mayoría de ellos componentes comunes en asociaciones fósiles de Norteamérica que se han descrito como parte de la Paleoprovincia Grandiana que abarcó desde el centro-sur de Estados Unidos, gran parte de México, hasta Centro y Sudamérica. La presencia de *Sicularia sícula* y *Cyclacantharia* sp., en las Delicias, especies que con anterioridad solo se habían reportado para localidades de la Paleoprovincia Cathaysiana o Mediterránea, ejemplifica el intercambio que existió entre las biotas orientales y occidentales a través del cinturón paleoecuatorial del mar de Tethys.

Las características ecológicas de los richthofénidos, así como las características geológicas del área de estudio, permiten interpretar que el paleoambiente en que se acumularon los richthofénidos estudiados se caracterizó por tener aguas someras, bien iluminadas y oxigenadas, con regímenes energéticos variables y que este ambiente se encontraba asociado a un arco volcánico resultado de la colisión de Gondwana con Laurasia y la formación del supercontinente Pangea.

INTRODUCCIÓN

Típicamente las comunidades arrecifales están caracterizadas por presentar una gran diversidad de organismos, todos ellos con una función ecológica dentro del ecosistema, ocupando un gremio (Fagerstrom y Weidlich, 1999), concepto análogo al de nicho ecológico de Grinnell (1917) y Root (1967) o al de ecoespacio de Bambach *et al.* (2007). Estos gremios incluyen a los amortiguadores que disminuyen la energía del oleaje que impacta a la comunidad, los moradores que habitan y forman parte de las redes tróficas arrecifales, los cementadores que unifican y dan mayor soporte a las estructuras arrecifales, los destructores arrecifales y los bioconstructores, que se caracterizan por desarrollar esqueletos con un gran crecimiento lateral y vertical que llegan a dar protección a múltiples organismos, así como nuevos sitios para la fijación de las larvas reclutas de otras especies. A lo largo de la historia de la Tierra, muchos organismos han actuado como bioconstructores, como las cianobacterias estromatolíticas del Precámbrico, los arqueociatos en el Cámbrico, los corales rugosos y tabulados durante el Paleozoico, los rudistas durante el Cretácico y los corales escleractinios en el Mesozoico-Cenozoico. Representantes de otros grupos de organismos, como esponjas, algas calcáreas, briozoos, foraminíferos y serpúlidos también han formado arrecifes a lo largo del Fanerozoico (García-Barrera *et al.*, 2017).

A pesar de que para el Cámbrico se han reportado braquiópodos coralimorfos (Streng *et al.*, 2016), no ha existido otro momento diferente al Paleozoico Superior, donde los braquiópodos hayan sido los principales componentes arrecifales. Esta actividad la desarrollaron los braquiópodos agrupados en la Superfamilia Richthofenioidea, conformada por 4 familias entre las que para Norteamérica destacan Hercosiidae y Cyclacanthariidae con representantes que se han encontrado, de manera abundante, en localidades de edades principalmente pérmicas. Ejemplos de tales localidades existen en Texas (Cooper y Grant, 1975; Gall, 2012) y Nuevo México (Shumard, 1859; Girty, 1909), con comunidades fósiles en que los gremios llegan a sobreponerse y en donde los braquiópodos richthofénidos pudieron haber actuado como bioconstructores y amortiguadores arrecifales. La información que se puede obtener de los richthofénidos, con base en su morfología funcional, su papel dentro de ecosistemas arrecifales y la distribución geográfica que tuvieron, permite interpretar las

condiciones paleoambientales en que las rocas portadoras fueron depositadas e inferir diversos aspectos paleobiogeográficos.

En particular para el territorio de México, en los estados de Chiapas, Guerrero (Vachard *et al.*, 2004) y Coahuila (King *et al.*, 1944; Wardlaw *et al.*, 1979) se conocen tres localidades con rocas pérmicas en que se ha reportado la existencia de richthofénidos. Entre ellas destacan los afloramientos de la región de Las Delicias, al suroeste del estado de Coahuila, que son de gran importancia por la información que pueden aportar sobre la historia geológica, tectónica, paleoambiental y biológica de nuestro país. En este contexto, en el presente trabajo se plantea analizar la fauna de richthofénidos presentes en dos secciones que afloran en el área de Las Delicias, correspondientes a la formación Las Delicias, unidad informal dado que no se ha propuesto una sección tipo, con los siguientes objetivos:

OBJETIVOS

- Realizar el análisis sistemático del material fósil de richthofénidos colectados en dos secciones de edad pérmica de la formación Las Delicias.
- Interpretar las condiciones paleoambientales en que fueron depositadas las rocas portadoras de la fauna a estudiar.
- Analizar las afinidades biogeográficas de los richthofénidos presentes en la formación Las Delicias y discutir sus implicaciones paleogeográficas.

ANTECEDENTES

Trabajos en Las Delicias, Coahuila

Erich Haarmann publicó el descubrimiento de estratos paleozoicos, presumiblemente de edad Pérmica al suroeste de Coahuila donde se creía que únicamente afloraban rocas mesozoicas (*in* Young, 1994). Investigaciones posteriores tuvieron como objetivo corroborar datos litológicos y paleontológicos; entre esos trabajos se encuentran los de Emil Böse (1921, 1923) quien realizó dos expediciones a la región de Las Delicias, localizando diversos afloramientos de rocas paleozoicas. Otro trabajo es el de King (1934) quien comparó la estratigrafía de la Sierra de Las Delicias con otros sitios del

Paleozoico norteamericano y determinó la presencia de estratos de edad pérmica. Posteriormente, Kelly (1936) realizó las correlaciones estratigráficas entre los afloramientos rocosos del Valle de Las Delicias y el Valle de Acatita, este último ubicado al oeste del Puerto de Sardinias, reconociéndolas como de edades diferentes.

Los trabajos destacados, que se enfocan al análisis geológico, estratigráfico o tectónico de los afloramientos pérmicos de Las Delicias son los de: Imlay y Kane (1936) quienes investigaron acerca del origen y la evolución geológica de la Sierra de Las Delicias; Humphrey (1955) quien asoció las tilitas descubiertas y descritas previamente por Kelly (1936) y Wanless y Cannon (1966) en la sección La Difunta con depósitos aparentemente glaciares, sugiriendo el desarrollo de un evento de tipo glacial hacia mediados del Pérmico; sin embargo, Newell (1957) argumentó que las estructuras descritas como tilitas en realidad son depósitos de sedimentos de flujo submarino fácilmente confundibles con depósitos glaciares. Rowett y Hawkins (1975), al encontrar rocas volcánicas intercaladas en los estratos de roca sedimentaria, llegaron a la conclusión de que en el área existió un arco volcánico durante el Paleozoico tardío..

McKee *et al.*, (1988, 1990) crean el concepto de Cuenca de Las Delicias para las rocas pensilvánicas y pérmicas que formaban parte de un arco volcánico y que perduró hasta el Mesozoico. En la región de Las Delicias también se han llevado a cabo estudios geofísicos y dataciones radiométricas de las rocas de la región (Molina-Garza, 2005).

Trabajos con un enfoque principalmente paleontológico son los realizados por King (*in King et al.*, 1944), Cloud (*in King et al.*, 1944) y Miller (*in King et al.*, 1944), que en conjunto dieron como resultado el reporte escrito más completo, que se tenía hasta el momento sobre la bioestratigrafía y descripciones de gran parte de los invertebrados fósiles del área (King *et al.*, 1944). Otras publicaciones son las de Spinosa *et al.*, (1970) quienes describieron un nuevo grupo de amonoideos araxocerátidos encontrados en las capas del Guadalupiano superior (Amarassiano) del área; y el artículo de Wardlaw *et al.* (1979), en el que se recopiló la información existente sobre los principales grupos de invertebrados fósiles encontrados en afloramientos del Arroyo La Difunta, siendo en este donde se destaca su importancia bioestratigráfica y se propuso por primera ocasión unidades litológicas formales. En 1983, Tellez-Girón y Nestell analizaron las

microfacies y micropaleontología de la formación Las Delicias; Rigby y Senowbari-Daryan (1996) describieron a las esponjas del Pérmico de Norteamérica, incluyendo las formas conocidas para Las Delicias. Parte de la gran diversidad de amonoideos que se encuentra en la formación Las Delicias fue listada por Cantú-Chapa en 1997. Por su parte, Vachard *et al.* (2004) realizaron un estudio acerca de los depósitos del Pérmico medio y tardío de México, Guatemala y otras regiones de Norteamérica, incluyendo la región de Delicias. El trabajo más reciente es el de Sour-Tovar *et al.* (2016) en el que se destaca la presencia de trilobites en la formación Las Delicias.

Trabajos en braquiópodos mexicanos

Existen múltiples trabajos que describen o reportan la presencia de braquiópodos en el Paleozoico Superior de México; entre ellos se pueden mencionar para Sonora los de Easton *et al.*, (1958) quienes describen braquiópodos, corales, y moluscos con edades Mississípicas, al igual que el trabajo de Cooper *et al.* (1953) en el área pérmica de El Antimonio; el de Sour-Tovar *et al.*, (2005) quienes describieron varias especies de braquiópodos y de un trilobite pérmicos de la región de Otlamalacatla al norte de Hidalgo; los trabajos de Torres-Martínez y Sour-Tovar (2012, 2016) que describen los braquiópodos producidos en la Formación Ixtaltepec, en Nochixtlán, Oaxaca; y los de Torres-Martínez *et al.*, (2016, 2017a) en que se describen diversos tipos de braquiópodos del Pérmico del sureste de Chiapas. En México los primeros trabajos sobre richthofénidos son los hechos por Cloud (*in* King *et al.*, 1944) y Wardlaw *et al.*, (1979) quienes reportan la presencia de representantes del grupo en estratos del Pérmico de Coahuila. El trabajo más reciente en el que se menciona la presencia de richthofénidos fue realizado por Vachard *et al.*, (2004) en el que reportan su presencia en la Formación Olinalá, al norte del estado de Guerrero.

GENERALIDADES DEL GRUPO

Características generales

El Phylum Brachiopoda ,Dumeril, 1806, (del griego braquion, “brazo” y podos, “pie”, o “conchas lámpara” como también se les conoce), son organismos marinos bentónicos generalmente solitarios pero que llegan a formar grandes agregaciones o bancos. La mayoría de sus representantes son eurihalinos, se les encuentra en muy diversas profundidades, inclusive hasta los 4066 metros de profundidad (Richardson, 1997; Brusca y Brusca, 2003). Están caracterizados por la presencia de un lofóforo, órgano formado por una corona de tentáculos ciliados con la cual generan corrientes alrededor de la boca que les sirven para poder alimentarse de detritos y partículas suspendidas, así como para poder respirar (Williams *et al.*, 1997; Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). Poseen dos valvas que, dependiendo del grupo, puede tener una composición de fosfato cálcico (apatita) o bien carbonato de calcio (calcita o aragonita). Su simetría es dorsoventral, a diferencia de la simetría equilateral de los moluscos bivalvos (Figura 1a: Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). Pueden fijarse a diferentes tipos de sustratos duros como rocas, guijarros o conchas de otros organismos mediante una estructura llamada pedicelo o pedúnculo, órgano muscular elongado a modo de brazo, o bien sujetándose por cementación directamente al sustrato o enterrándose en sedimentos finos como arenas, ayudándose de diversas estructuras, tales como espinas accesorias en las valvas.

Anatomía general

La concha de los braquiópodos está compuesta por dos valvas, la ventral y la dorsal, ambas de diferente tamaño, siendo la ventral generalmente más grande que la dorsal y simétricas entre sí con respecto al plano de comisura. Las valvas se encuentran unidas por la charnela, estructura que actúa como bisagra, evitando el movimiento lateral de las valvas (Figura 1b). En muchos géneros el margen posterior de la concha es paralelo al eje de giro, eje o línea de charnela (concha estrófica) y presentan áreas cardinales llamadas interáreas ventral o dorsal, siendo la primera más grande, ambas pueden estar inclinadas respecto a la línea de comisura, recibiendo diferentes nombres

de acuerdo con esta inclinación. La concha puede presentar diversas ornamentaciones, pudiendo ser elevaciones radiales en la superficie llamadas pliegues, con sus respectivos surcos; líneas radiales o costillas, líneas de crecimiento, espinas, tubérculos y rugosidades. La estructura de la concha consiste en tres capas: un periostraco, una capa primaria granular o de cristales aciculares y una capa secundaria de fibras de calcita; en algunos géneros se encuentra una capa terciaria de columnas de calcita. En ocasiones, múltiples huecos tubulares o puntuaciones atraviesan las dos (o tres) capas de la concha desarrollando tres posibles tipos de perforaciones: endopuntos, puntos y canales (Rowell y Grant, 1987, en Boardman *et al.*, 1987; Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

Otras estructuras reconocibles en el patrón corporal básico de braquiópodos son el pedúnculo o pedicelo, la cavidad corporal, ambos ubicados en la región posterior del organismo; el lofóforo y su soporte esquelético, el braquidio, y la cavidad del manto, se encuentran en la región anterior de la concha. El pedúnculo o pedicelo tiene como función principal sujetar al braquiópodo al sustrato y sale de la valva ventral (también llamada peduncular) a través de un forámen redondeado o por un deltirio que es una abertura triangular, que puede estar bordeada por placas deltidiales que en conjunto, forman el deltidio. El lofóforo se ubica por encima de la boca, se prolonga en dos brazos, cada uno con canales celómicos y tentáculos ciliados; el soporte del lofóforo o braquidio se encuentra en la cara interna de la valva dorsal. Dentro de la cavidad corporal podemos encontrar la boca, el esófago, estómago, los intestinos y el ano, así como órganos excretores como metanefridios, que también actúan como gonoductos. En braquiópodos la apertura y cierre de la concha depende de los músculos aductores (cierre) y diductores (apertura); mientras que la rotación, la elevación o retracción de la concha es realizada por los músculos ajustores o pedunculares (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009; Sour-Tovar *et al.*, 2017).

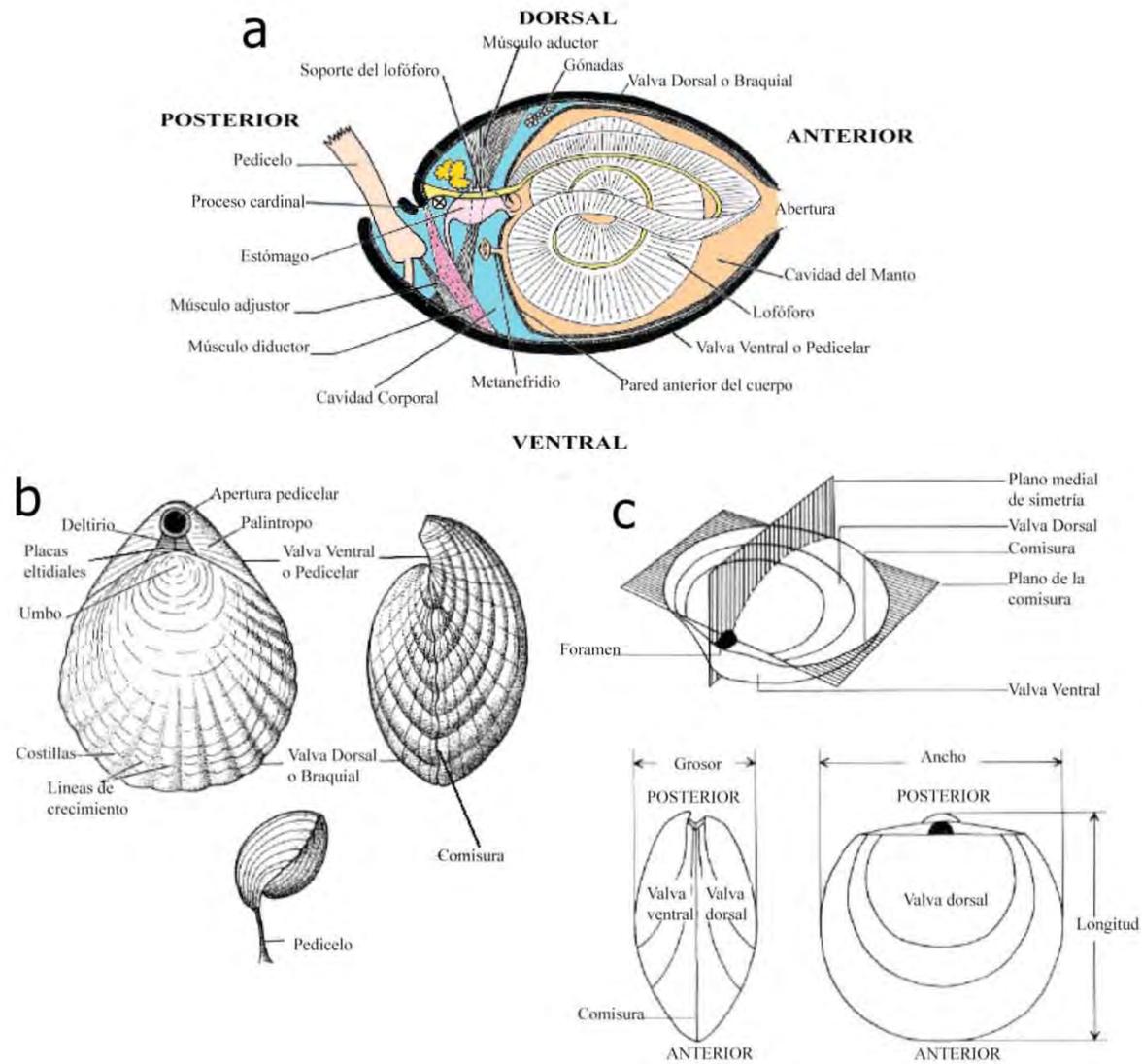


Figura 1. Anatomía general de braquiópodos: a. Anatomía interna; b. Anatomía externa de la concha. c. Planos de simetría. Imágenes tomadas de Clarkson, 1998 (a y b) y Boardman *et al.*, 1987 (c).

Clasificación y distribución temporal de rhynchonelliformes

A lo largo del Eón Fanerozoico, los braquiópodos han sido uno de los componentes faunísticos principales de invertebrados marinos, y su mayor abundancia se concentró durante el Paleozoico. Hicieron su aparición en el Cámbrico, con los braquiópodos inarticulados y los primeros articulados, posteriormente tuvieron una diversificación principalmente de rhynchonelliformes a inicios del Ordovícico, seguida por una extinción en el mismo período con repercusiones hasta el Silúrico. Nuevamente tuvieron una rápida expansión durante el Devónico aunque atraviesan por otro evento extintivo a final del período. A finales del Paleozoico se diversifican nuevamente sobretodo productidos y espiriferidos, hasta su declive a finales del Pérmico. Después, en el Mesozoico sobreviven a los pulsos de extinción en el Triásico, Jurásico Temprano y Tardío, dando como resultado que los ambientes donde estos organismos se distribuían se redujeran a zonas de aguas frías y profundas. En el presente siguen siendo parte de la epifauna principalmente de plataformas continentales, mar profundo y en las regiones frías (Brusca y Brusca, 2003) y se reconocen aproximadamente 4500 géneros fósiles y alrededor de 120 actuales (Clarkson, 1998; Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

En la clasificación propuesta por Huxley en 1869 se clasificaba a los braquiópodos en dos clases. La Clase Articulata correspondía a braquiópodos con presencia de dientes y fosetas que funcionaban como una charnela en la articulación de las valvas; los braquiópodos de la Clase, Inarticulata, se caracterizaban por la ausencia de una charnela esquelética en la unión de las valvas (Sour-Tovar *et al.*, 2017; Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). En particular los articulados se clasificaban en seis órdenes nombrados de acuerdo con los géneros más representativos y abundantes del grupo: Orthida, Strophomenida, Pentamerida, Rhynchonellida, Spiriferida y Terebratulida (Rowell y Grant, 1987, en Boardman *et al.*, 1987). De acuerdo con la revisión del grupo que se presenta en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* de Braquiópodos (Williams *et al.*, 1996), en la actualidad se reconocen tres subphyla: Linguliformea (Cámbrico-Reciente) y Craniiformea (Cámbrico-Reciente) que corresponden a los braquiópodos inarticulados, y Rhynchonelliformea (Cámbrico-

Reciente) que corresponde a los braquiópodos antes agrupados en la Clase Articulata (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

Los braquiópodos del Subphylum Rhynchonelliformea Williams *et al.*, 1996, poseen una concha calcítica formada por dos a tres capas minerales y está cubierta por un periostraco. La charnela, formada por un par de fosetas dorsales y un par de dientes ventrales, puede desaparecer secundariamente en ciertas clases. Presentan un pedúnculo que sale de la valva ventral a través del deltidio; el lofóforo está soportado por un braquidio formado por extensiones calcíticas de la charnela dorsal de forma espiralada o de lazo. Poseen músculos aductores que les permiten cerrar las valvas, y músculos diductores que les permiten abrirlas. Son el Subphylum más abundante y diverso de braquiópodos, comprende 19 de los 26 órdenes conocidos del Phylum Brachiopoda y se han dividido en cinco clases: Chileata, Obolellata, Kutorginida, Rhynchonellata y Strophomenata, cuyos integrantes son todos principalmente sésiles, suspensívoros y epifaunales (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009; Clarkson, 1998; Williams *et al.*, 2000). Aparecieron en el Cámbrico y sufrieron una disminución en su diversidad en el Pérmico, aunque lograron sobrevivir hasta el reciente con representantes de los órdenes Terebratulida, Thecideida y Rhynchonellida (Clarkson, 1998).

La Clase Strophomenata Williams *et al.*, 1996, consiste en braquiópodos de concha estrófica (interarea dorsal más elevada que la ventral) de forma cóncavo-convexa o plano-convexa, formada por una capa secundaria de láminas o fibras calcíticas, pudiendo carecer de puntos o bien ser pseudopuntuada. Usualmente presentan ornamentaciones en forma de espinas tubulares; la charnela consiste en un par simple de dientes y fosetas, con procesos cardinales bilobulados generalmente y soportes del lofóforo fijos al fondo de la valva dorsal como braquióforos o crestas. El foramen del pedicelo se encuentra usualmente cerrado. Existieron desde el Cámbrico Medio hasta el Pérmico tardío (Lopingiano) (Clarkson, 1998; Williams *et al.*, 2000), aunque otros autores sugieren su alcance stratigráfico hasta el Triásico (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). Incluye los Órdenes Strophomenida, Billingsellida, Orthotetida y Productida.

El Orden Productida Sarytcheva y Sokolskaya, 1959, incluye una gran diversidad de taxa con formas y tamaños muy variados. Presentan una concha usualmente planoconvexa, sin placas dentales en el interior, y en la valva dorsal un proceso cardinal prominente y bilobulado. Su ornamentación consiste en espinas tubulares en la valva ventral, a veces restringidas a la charnela o ,en la valva dorsal, y en casos raros, ausentes; también llegan a tener la presencia de cola y aurículas bien desarrolladas, así como crestas y otras estructuras braquiales. Su registro fósil abarca desde el Ordovícico hasta el final del Pérmico (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009; Williams *et al.*, 2000), y está distribuido en 634 géneros comprendidos en cuatro subórdenes: Chonetidina, Productidina, Lyttoniidina y Strophalosiidina (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009).

El Suborden Strophalosiidina (Williams *et al.*, 2000) incluye braquiópodos con interárea en ambas valvas o al menos en la ventral; de forma muy variada, desde aplanada a cónica; espinas sobre la valva ventral o en ambas valvas; generalmente se fijan al sustrato por cementación de parte de la valva ventral o mediante espinas tubulares rizoides. En el interior dorsal el proceso cardinal se desarrolla en dirección ventral o posteroventral, pero nunca en dirección dorsal. Su registro se extiende desde el Devónico Inferior (Emsiense) a finales del Pérmico, e incluye más de 131 géneros (Álvarez y Martínez-Chacón, 2009). Los representantes carboníferos y pérmicos se adaptaron principalmente a vivir fijos sobre sustratos duros, normalmente en ambientes arrecifales, lo que dio lugar a la producción de morfologías elaboradas y curiosas como las de los braquiópodos richthofénidos.

Generalidades y clasificación de richthofénidos

La Superfamilia Richtofenioidea Waagen, 1885, comprende braquiópodos que poseen una valva ventral cónica, una valva dorsal muy reducida hacia el margen ventral y una interarea muy reducida. La valva ventral generalmente se fija al sustrato ya sea utilizando espinas rizoidales, cementándose o ambos mecanismos (Figura 2a). Son descritos por primera vez en 1885 por Waagen para la Formación Salt Range en Pakistán, describiéndolos como fósiles de forma extravagante e innovadores respecto a otros braquiópodos. El origen del grupo se remonta al Pensilvánico de Oklahoma,

donde se han encontrado braquiópodos del género *Ardmosteges*, en fases juveniles, prácticamente sin interárea y con una valva ventral de forma cónica (Sutherland, 1996). La diversificación del grupo se dió a mediados del Pérmico, seguido de un declive y posterior extinción del grupo a partir del Guadalupiano. Se conocen cuatro familias que difieren tanto en las características externas como en los rasgos de las marcas musculares de la valva ventral. Se ha discutido mucho la validez del uso de las espinas como estructuras diagnósticas de las familias y no existen estudios sistemáticos que utilicen el braquidio como estructura diagnóstica (Williams *et al.*, 2000). Las cuatro familias de richthofénidos son:

(a) Familia Richthofeniidae Waagen, 1885, con representantes que se caracterizan por presentar conchas cónicas, espinas rizoidales, y la presencia de una cavidad en la valva ventral llamada mioscelidio (Permico Temprano-Tardío). Solía dividirse en dos subfamilias, Richthofeniinae Waagen, 1885, y Prorichthofeniinae Muir-Wood y Cooper, 1960, división que ya no es reconocida. Han sido reportados para el Carbonífero de China y el Pérmico de Armenia, Azerbaiyán, Camboya, China, Estados Unidos (Alaska), Grecia, Italia, Irán, Japón, Omán, Pakistán, Rusia, Eslovenia, Tajikistan, Tailandia y Ucrania..

(b) Familia Hercosiidae Cooper y Grant, 1975, braquiópodos con conchas cónicas, espinas rizoidales, septo medio en la valva ventral y con la presencia de coscinidio en algunos géneros. Han sido reportados para el Pérmico temprano y medio de Afganistán, China, Estados Unidos (Texas), Guatemala, Italia, México y Túnez.

(c) Familia Cyclacanthariidae Cooper y Grant, 1975, incluye braquiópodos con conchas cónicas, ocasionalmente con espinas rizoidales y una callosidad muscular ventral. Se divide en tres subfamilias:

-Subfamilia Cyclacanthariinae Cooper y Grant, 1975, braquiópodos de concha cónica, con coscinidio o un anillo de espinas protectoras.

-Subfamilia Teguliferininae Muir-Wood y Cooper, 1960: con conchas esfenoidales (cónicas oblicuas), espinas rizoidales, sin coscinidio

-Subfamilia Zalverinae Brunton, 1996, con conchas cónicas, sin espinas externas ni aperturas y débil fijación al sustrato. Representantes de la Subfamilia se han reportado

para el Misisípico de Alaska, el Pensilvánico de China y Estados Unidos, así como en el Pérmico de Azerbaiyán, China, Japón, México, Omán, Eslovenia, España, Tajikistán, Tailandia, Túnez y Estados Unidos.

(d) Familia Gemmellaroiidae Williams, 1953, caracterizada por conchas cónicas, interarea ventral alargada, espinas ausentes o escasas y únicamente en valva ventral, la valva dorsal es parecida a una tapa y presentan mioscelidio ventral. Solo se han reportado para el Pérmico de Grecia, Italia, Japón, Rusia y Túnez.

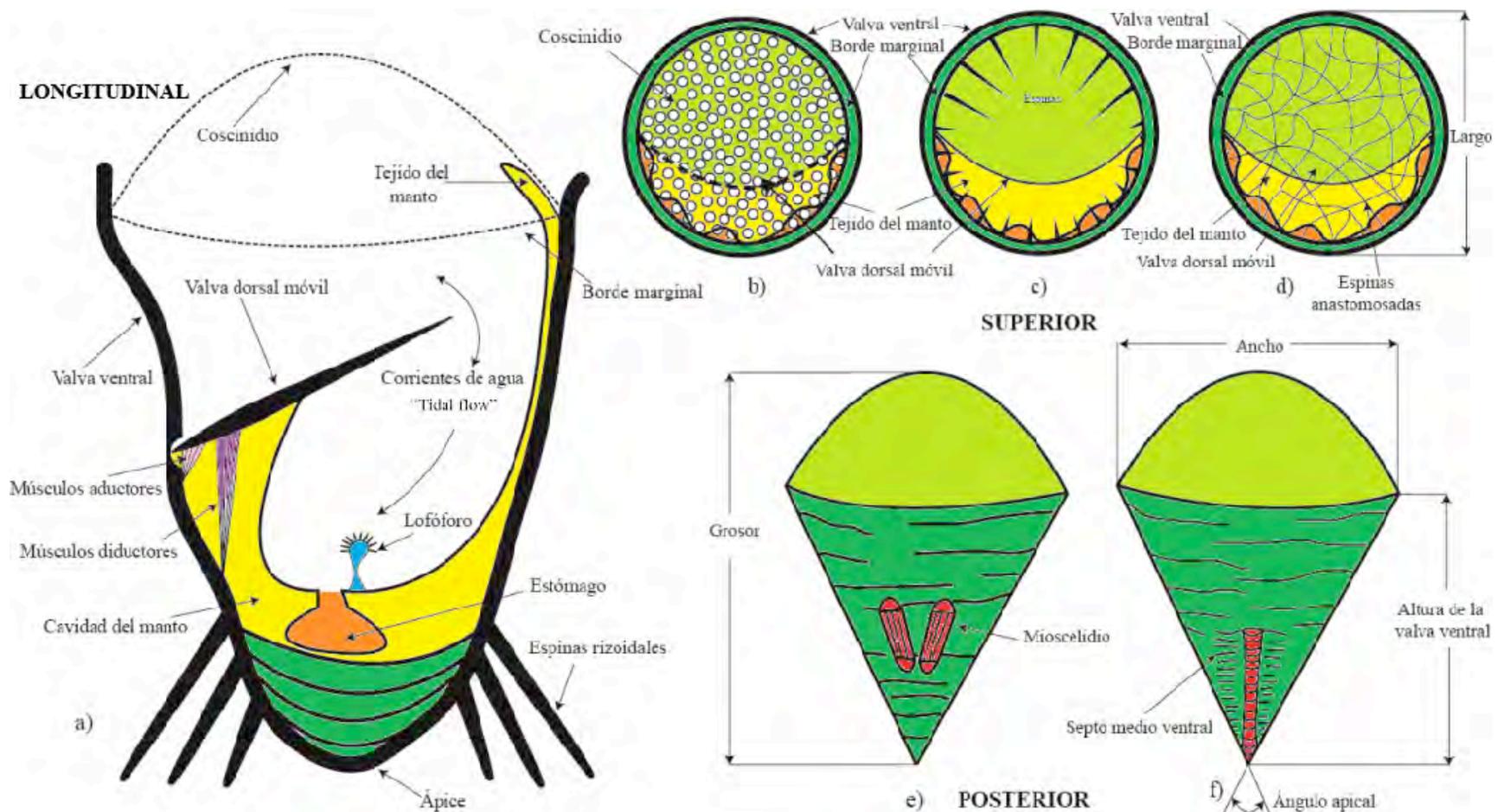


Figura 2. Anatomía general de la Superfamilia Richthofeniioidea: a, vista longitudinal mostrando el sistema *Tidal-flow* de corrientes en el interior de las valvas; b-d, vistas superiores mostrando las estructuras accesorias posibles; e-f, vistas posteriores de los caracteres diagnósticos en las familias Richthofeniidae (e), y Hercosiidae (f). Basada en Grant, 1972 y Cowen, 1975.

Ecología de richthofénidos

El mecanismo de alimentación en richthofénidos ha sido ampliamente debatido, y es interpretado de dos formas: la primera consiste en un lofóforo que generaba microcorrientes dentro del organismo y contaban con valvas dorsales ligeramente móviles (Grant, 1972); el otro mecanismo llamado “*Tidal-Flow*” consistía en corrientes provocadas por el movimiento rápido de la valva dorsal a modo de bisagra (Figura 2a), este método explica la presencia de espinas protectoras en la línea de la comisura o del coscinidio en la Superfamilia Richthofeniioidea, e incluso en la Familia Lyttoniaceae (Rudwick, 1961; Cowen, 1975, 1983).

Sin embargo, Grant (1972, 1975, 1981) discutió la eficacia de este sistema de corrientes “*Tidal-Flow*” argumentando que el proceso cardinal donde se insertan los músculos aductores de la valva dorsal (encargados del cierre) es muy pequeño, dificultando el movimiento de la valva dorsal y aumentando el gasto energético. Rudwick y Cowen (1968) en cambio, ya habían descrito marcas de músculos diductores bastante grandes, como en el género *Cyclacantharia*, así como la presencia de un tejido esponjoso, que por rebote cerraría nuevamente la valva dorsal de forma muy rápida. Algunos autores sugieren que la energía extra necesaria para mantener este sistema de corrientes la obtendrían de realizar simbiosis con algas dentro del tejido del manto, al igual que en los bivalvos arrecifales actuales como en el género *Tridacna* (Accorsi-Benini, 1985; Cowen, 1970).

Se cree que la valva dorsal era delgada y traslúcida, reforzando la idea de una simbiosis con algas zooxantelas dentro del tejido del manto, brindándoles los nutrientes necesarios para mantener el mecanismo “*Tidal-Flow*”, así como un rápido establecimiento en las zonas arrecifales (Cowen, 1983). Cooper y Grant (1975) estudiando ejemplares juveniles de *Hercosestria* y *Cyclacantharia*, concluyeron que el manto en richthofénidos se extendía dentro del organismo y sobresalía de la valva dorsal, en ocasiones alcanzando el coscinidio, retícula calcárea originada en la capa secundaria de la valva ventral y cuya función era brindar protección al manto y la valva dorsal, así como dar cierta selectibilidad a las partículas en suspensión de las cuales se alimentaban estos organismos (Invertebrate Paleontology Knowledgebase, 2012).

La forma y el tipo de crecimiento en richthofénidos es un ejemplo de convergencia evolutiva, ya que comparten la misma morfología general con bivalvos rudistas, arqueociatos, y corales rugosos y escleractinios. De acuerdo al modelo de los morfotipos de Seilacher (1970, 1991) se puede decir que la presión del ambiente sobre los richthofénidos fue igual a la de los grupos de invertebrados marinos antes mencionados, ya que todos se encontraban expuestos a altos niveles de energía en ambientes marinos someros, en los cuales las morfologías cónico- pediceladas y fijas fuertemente al sustrato fueron favorecidas. Con estos regímenes energéticos ambientales las aguas agitadas mantienen la materia orgánica en suspensión y así permiten que puedan filtrarla de la columna de agua, favoreciendo la alimentación de tipo suspensívora (Laporte, 1974; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 2015b; Sour-Tovar *et al.*, 2017).

ÁREA DE ESTUDIO

El material de estudio se colectó en dos secciones estratigráficas: Las Difuntas que se encuentra entre las coordenadas 26°22.731' de latitud Norte y 102°55.986' de longitud Oeste, y Las Manuelas I que se encuentra entre las coordenadas 26°25.158' de latitud Norte y 102°52.994' de longitud Oeste. Ambas secciones se ubican en el Valle de Las Delicias, entre los Cerros Las Difuntas y Cerro Prieto y están rodeadas al norte por la Sierra Las Margaritas, al sur por el Puerto de Ventanillas y por el Puerto Sardinias al oeste. La región es parte del municipio de San Pedro de las Colonias, ubicado al noroeste de Torreón, en suroeste del Estado de Coahuila (Figura 3).

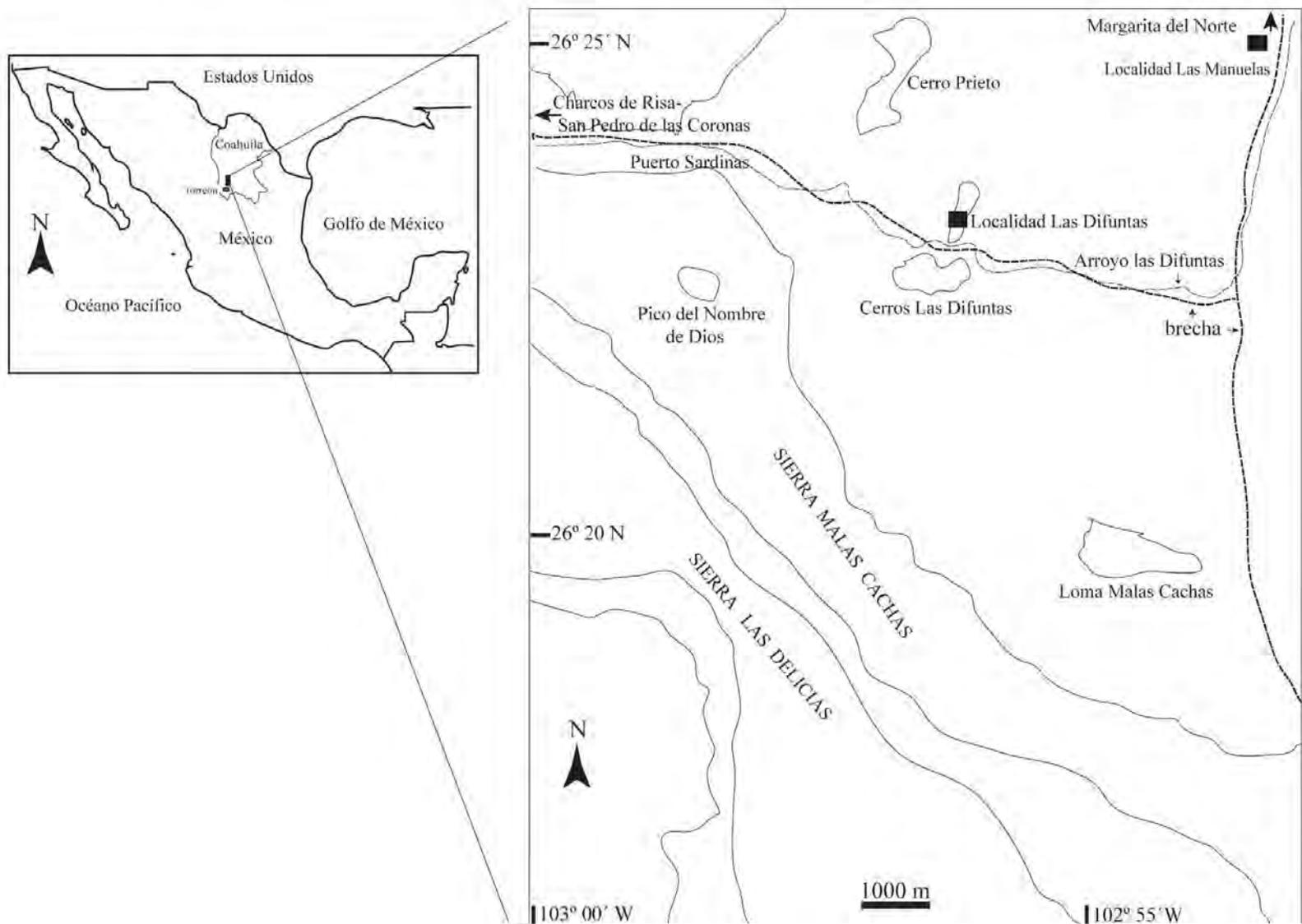


Figura 3. Mapa de localización de las secciones del Pérmico medidas en Las Difuntas y Las Manueles I, ambas al suroeste del estado de Coahuila, noreste de México.

MARCO GEOLÓGICO

Geología general

La formación Las Delicias, que como ya se mencionó es una unidad informal, se caracteriza por contener principalmente estratos de lutita, caliza, escombros volcánicos andesíticos y estructuras sedimentarias propias de eventos turbidíticos (King *et al.*, 1944; McKee *et al.*, 1988, 1990, 1999). Los mejores afloramientos de esta unidad se encuentran expuestos en las sierras de Las Delicias, Las Margaritas, Los Remedios, que son las menos deformadas, y en menor medida en la Sierra Tlahualillo y en el Valle de San Marcos, unidades geomorfológicas que se encuentran al noroeste de la Ciudad de Torreón, en el extremo suroeste del Estado de Coahuila en el norte de México (Figura 3; King *et al.*, 1944; López-Ramos, 1985, 1997).

Los afloramientos de la formación cubren un área de alrededor de 6000 km² y sus rocas pérmicas se encuentran entre las más jóvenes de Norteamérica (McKee *et al.*, 1999). Se ha propuesto que la cuenca en que se depositaron los sedimentos que constituirían a la formación Las Delicias se encontraba adyacente a un arco magmático que formaba parte del Bloque de Coahuila o Terreno Coahuiltecano (Coney y Campa-Uranga, 1987; Sedlock *et al.*, 1993), esta unidad agrupa rocas metamórficas de bajo grado, rocas alcalinas típicas de arcos volcánicos (Sedlock *et al.*, 1993), así como rocas carbonatadas y evaporíticas (Kellum, 1936); este bloque está rodeado al norte por la falla de San Marcos (Charleston, 1981; McKee *et al.*, 1990) mientras que al sur limita con lo que se presume representa el margen Permo-Triásico del super-continente Pangea (Sedlock *et al.*, 1993).

El Bloque Coahuiltecano forma parte del Sistema Ouachita, el cual representa el margen sureste del antiguo continente Laurencia (James y Henry, 1993). Se piensa que este Sistema Ouachita se originó entre el Pensilvánico y el Pérmico durante la orogenia Ouachita, resultado de la colisión entre el nor-noroeste de Gondwana y el continente Norteamericano (Handschy *et al.*, 1987; McKee *et al.*, 1988; Sedlock *et al.*, 1993; Moreno *et al.*, 2000), este sistema se ha subdividido en cuatro provincias tectonoestratigráficas: una *foreland basin* (cuenca de antepaís) formada por carbonatos arrecifales, una zona frontal formada por un cinturón de pliegues, una zona interior que

consiste en el núcleo metamórfico del cinturón de pliegues (Flawn *et al.*, 1961) y el Bloque de Coahuila. Cabe resaltar que el área pérmica de Las Delicias ya se ha correlacionado geológica y estratigráficamente con las Montañas Guadalupe, en Texas (Girty, 1908; Miller y Furnish, 1940; Cooper y Grant, 1969, 1975) y con el Grupo Manzano, en Nuevo México (Girty, 1909), ambos del Pérmico (Cisuraliano-Guadalupiano).

Estratigrafía general

Dada la continuidad lateral de las rocas paleozoicas en la cuenca de Las Delicias y el no encontrarse aún contactos claros entre las diferentes subunidades, las correlaciones estratigráficas con otras rocas del Paleozoico Superior de la región son difíciles de establecer. Además, movimientos post-deposicionales de los sedimentos provocaron que en su gran mayoría fueran cubiertos por coladas de rocas mesozoicas. McKee *et al.* (1999), al describir las características de la formación Las Delicias propusieron no utilizar el término “Miembros” por las implicaciones litoestratigráficas que conllevaba, sino el término informal “Litosoma” y de acuerdo con dichos autores, existen dos tipos de litosomas en el área, unos “Regulares o Estratificados” que se depositaron durante regímenes de sedimentación típicos. El segundo tipo agrupa litosomas que se formaron por el desplazamiento caótico de grandes cuerpos de roca, con volúmenes de pocos, hasta cientos de metros cúbicos. Para la región de Las Delicias, se describieron 11 subunidades en total; 4 litosomas estratificados: Los Remedios, Los Angelitos, Las Parritas y La Cría, y 7 litosomas caóticos: El Fraile, Los Piloncillos, La Venada, El Fierro, Cañon Rosillo, Cerro Prieto y San Pedro.

El litosoma La Cría aflora principalmente en el área las sierras de Las Difuntas y Malascachas, tiene un espesor de 2500 metros y se caracteriza por tener estratos de arenisca fina con colores de grises a crema que alternan con estratos de lutita y calcarenita, estratos delgados de arenisca volcánica, conglomerado y turbiditas con marcas de tipo contourita y otras evidencias de deslizamientos, ocasionalmente se encuentran cantos de caliza de gran tamaño. El litosoma La Cría se corresponde con la unidad La Difunta propuesta por Wardlaw *et al.* (1979) donde se encuentran los braquiópodos richthofénidos descritos en este trabajo, asociados a diversas faunas

marinas del Pérmico como fusulínidos, otros tipos de braquiópodos, moluscos, esponjas, trilobites, crinoideos, entre otros organismos que se muestran a detalle en la Tabla 8 del Anexo 1.

Secciones estratigráficas

Los richthofénidos estudiados se colectaron en dos secciones de la formación Las Delicias. La primera de ellas fue nombrada como la sección de “Las Difuntas” (Figura 4B). Presenta 128 metros de espesor y se corresponde con La Unidad La Difunta Inferior propuesta por Wardlaw *et al.* (1979) y se ubica dentro del litosoma La Cría descrito por McKee *et al.* (1999). Los amonites *Waagenoceras dieneri*, *Pseudogastrioceras haacki* y *P. difuntense*, entre una muy diversa fauna de invertebrados señalan una edad de Wordiano-Capitaniano (Guadalupiano) para esta sección. Está formada por 12 capas de rocas sedimentarias con abundante contenido de invertebrados fósiles, que se describen a continuación y cuyos acrónimos indican su registro como localidades en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM:

- **LDC2:** Estratos delgados de caliza, calcarenita y arenisca con fusulínidos, esponjas, fragmentos de crinoideos y braquiópodos.
- **LDA:** Arenisca café.
- **LDT:** Caliza y margas con abundantes fusulínidos, cefalópodos, fragmentos de trilobites, entre otros.
- **LD5:** Arenisca café claro.
- **LD4:** Calcarenita con abundantes chonétidos.
- **LD3:** Lutita y arenisca en estratos de color gris y café muy delgados.
- **LD2:** Caliza gris con abundantes fragmentos de invertebrados, entre ellos trilobites y richthofénidos.
- **LD1:** Lutita café con intercalaciones de caliza.
- **LDBC:** Calcarenita gris clara muy fosilífera con richthofénidos *in situ*.
- **LDC1:** Calcarenita gris oscura poco fosilífera.
- **LDL2:** Lutita café-verdosa no fosilífera.

LDL1: Lutita morada no fosilífera.

La sección de Las Manuelas I tiene 330 metros de grosor, está formada por 7 capas de rocas relacionadas a la Unidad La Difunta Superior de Wardlaw *et al.* (1979) y también corresponde al litosoma La Cría descrito por McKee *et al.* (1999). Asociado a los richthofénidos que se describen, entre otros invertebrados, se encuentra el género de amonite *Timorites* que establece una edad del Capitaniano (Guadalupiano) para la sección. A continuación, se describen sus capas:

- **LM33:** Calcarenita color crema en estratos de 5 a 25 centímetros intercalados con lutita gris y arenisca, con abundante contenido fósil de gasterópodos y braquiópodos.
- **LMD:** Arenisca con abundantes braquiópodos y gasterópodos.
- **LM5:** Lutita y arenisca color gris a crema en estratos de 2 a 8 centímetros con fósiles relativamente abundantes.
- **LM4:** Lutita sin contenido fósil.
- **LM3:** Roca ígnea afanítica
- **LM2:** Alternancia de lutita, arenisca y caliza de aproximadamente 150 metros de grosor, con abundante contenido de fósiles de amonoideos y nautiloideos.
- **LM1:** Lutita gris sin contenido fósil.

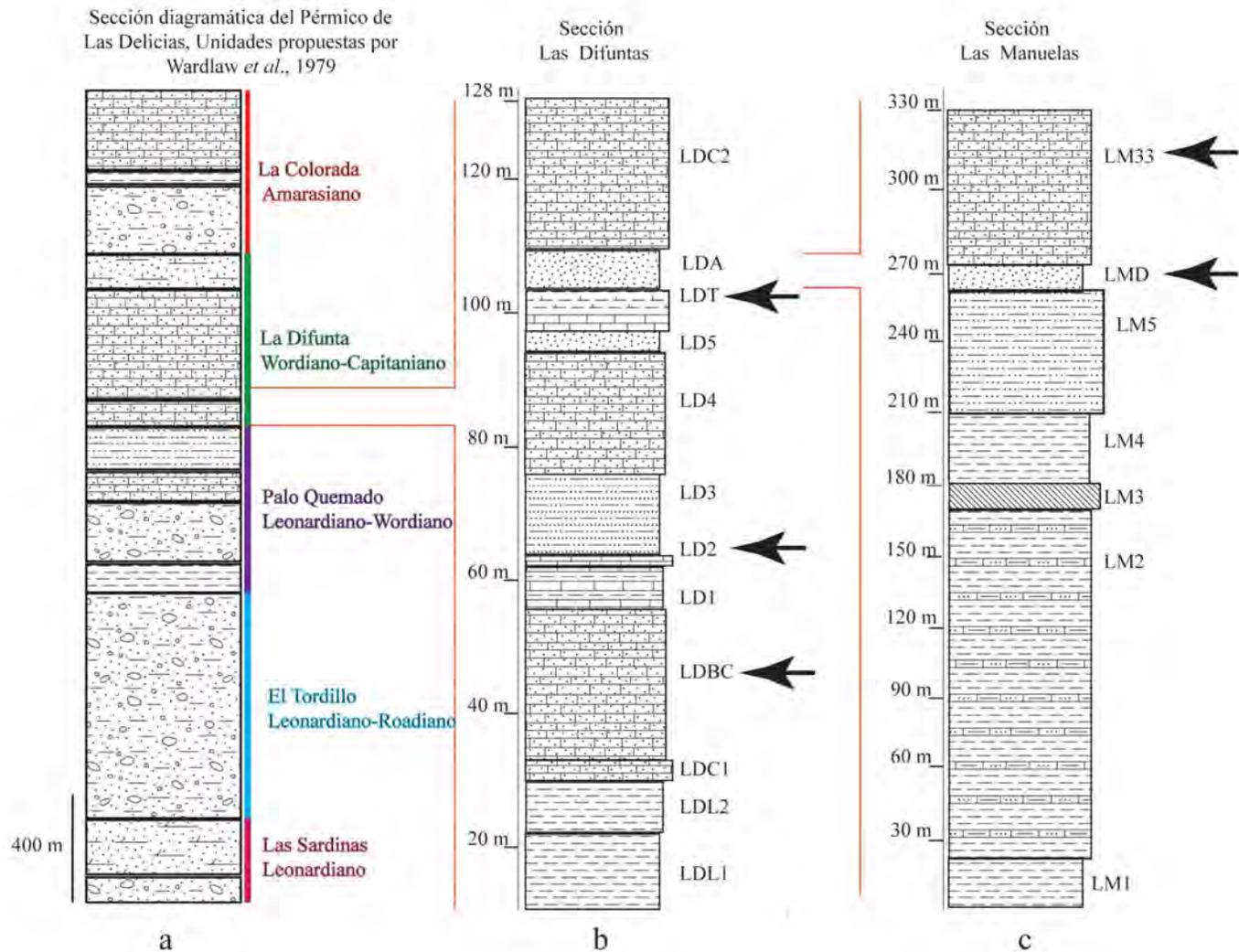


Figura 4. Columna general del Pérmico de Las Delicias (a) de acuerdo con Wardlaw *et al.*, (1979): Secciones Las Difuntas (b) y Las Manuelas I (c) que corresponden con las subunidades La Difunta inferior y superior respectivamente, las flechas indican los niveles donde fueron colectados los richthofénidos. Modificado de Sour-Tovar *et al.*, 2016.

METODOLOGÍA

Trabajo de campo

Se realizó una salida al campo del 16 al 20 de Enero de 2017, en la cual se prospectó el área de estudio, se reconocieron las características litológicas, estratigráficas y paleontológicas en ambas secciones a trabajar (Las Difuntas y Las Manuelas I) y se colectaron ejemplares de invertebrados fósiles como braquiópodos, amonites, esponjas, entre otros, en los estratos con el mayor contenido fosilífero; la colecta se realizó con el apoyo del Doctor Jesús Quiroz Barragán del Museo Paleontológico de La Laguna en Torreón. El material fósil colectado fue envuelto *in situ* a fin de protegerlo durante el transporte y realizar posteriormente el análisis de los ejemplares.

Trabajo de laboratorio y gabinete

El trabajo de laboratorio consistió en separar el material y asignarle un número de entrada a los ejemplares para poder ingresarlos a la colección del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias con la clave FCMP. El Doctor Jesús Quiroz, curador del Museo Paleontológico de La Laguna, adicionalmente prestó 8 ejemplares fósiles con clave MPLL, colectados en las secciones Las Difuntas y Las Manuelas I. Se aplicaron métodos de limpieza en los ejemplares: la cual consistió en dejar los ejemplares reposar durante 4 días en agua corriente, y un día en una disolución de agua oxigenada, en algunos se adicionaron unas cuantas gotas de ácido clorhídrico al 10% en las partes con mayor cantidad de sedimento a retirar y sin aplicar directamente al ejemplar, para posteriormente colocarlos en una tina de ultrasonido Branson modelo 2510 durante 45 minutos, con el fin de romper el cementante del sedimento y facilitar su posterior retiro con agujas de disección. En los ejemplares con el sedimento más consolidado, se emplearon dos tratamientos adicionales: el uso de un lápiz percutor neumático y un equipo de proyección de partículas abrasivas (sandblaster). Posteriormente los ejemplares limpios fueron fotografiados con una cámara digital Nikon EOS Rebel serie T5, con una lente de 18-55 mm y lentillas macro 7+, con el fin de destacar las características diagnósticas de los organismos y lograr identificarlos.

Durante el trabajo de gabinete se separaron los fósiles de braquiópodos richthofénidos, y con la revisión de bibliografía especializada sobre el grupo, se logró identificar a los organismos a nivel de género, y en aquellos cuyas características lo permitieron, se logró determinar a los ejemplares a nivel de especie. El análisis de los fósiles incluyó la toma de medidas, como el largo, el ancho, el grosor, la altura de la valva ventral, y el ángulo apical de la valva ventral. En particular se revisó la información bibliográfica existente sobre faunas de las provincias biogeográficas donde se han reportado familias, géneros y especies de richthofénidos y sobre la ecología de estos organismos con el fin de reconocer el tipo de ambiente donde este tipo de organismos habitaron. En el análisis sistemático y paleobiogeográfico. Se incluyeron las especies encontradas durante la salida de campo, así como los géneros y especies reportados previamente en la literatura.

RESULTADOS

Paleontología Sistemática

La clasificación que se sigue es la propuesta para el Orden Productida por Brunton *et al.*, 2000 (*in* Williams *et al.*, 2000). Los números de los ejemplares descritos se acompañan del acrónimo FCMP, cuando se encuentran depositados en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, y MPLL cuando es material depositado en el Museo Paleontológico de La Laguna, en Torreón, Coahuila.

Phylum BRACHIOPODA Duméril, 1806

Subphylum RHYNCHONELLIFORMEA Williams *et al.*, 1996

Clase STROPHOMENATA Williams *et al.*, 1996

Orden PRODUCTIDA Sarytcheva y Sokolskaya, 1959

Suborden STROPHALOSIIDINA Williams *et al.*, 2000

Superfamilia RICHTHOFENIOIDEA Waagen, 1885

Familia HERCOSIIDAE Cooper y Grant, 1975

Género: *Hercosestria* Cooper y Grant, 1969

Especie Tipo: *Hercosestria cribrosa*: Cooper y Grant, 1969; Pérmico Temprano-Medio (Artinskiano-Roadiano), Texas occidental, E.U.A.

Diagnosis: Richthofénidos de tamaño pequeño con un gran septo medio en forma de cuchilla en la valva pedicelar, y cuya apertura esta cubierta por una retícula ligeramente convexa. La valva braquial con espinas orientadas anteriormente. Difiere se *Sestropoma* al tener el gran septo medio ventral y la retícula baja en la apertura. (Cooper y Grant, 1969).

Hercosestria* aff. *H. cribrosa

Lámina 1 Figuras A-C

Descripción: Richthófenidos de tamaño medio, con concha de forma cónica, redondeada, a excepción de la porción posterior que es aplanada; contorno eliptico longitudinalmente al nivel de la comisura; ángulo apical agudo, de 40 a 42°, bien definido. Valva ventral con la superficie ligeramente rugosa; interárea grande con una ligera inclinación y oblicua con respecto a la línea de comisura que carece de espinas; septo medio con una longitud mayor a la mitad de la longitud de la valva; espinas rizoidales delgadas cerca de la base. Coscinidio plano en la porción anterior, ligeramente convexo en la porción posterior, con aberturas circulares, simétricas y con diámetros cercanos a los 0.5 milímetros. No se tienen valvas dorsales. En la Tabla 1 se señalan las medidas de los ejemplares estudiados.

Tabla 1. Medidas en mm de los ejemplares de *Hercosestria* aff. *H. cribrosa*.

Ejemplar	Largo	Ancho	Grosor	Altura de la valva ventral
FCMP 17/573	16	23	28	28
MPLL 3	16	24	28	28
Promedio	16	23.5	28	28

Material examinado: Dos ejemplares FCMP 17/573 y MPLL 3.

Ocurrencia: Ejemplares FCMP 17/573, Nivel LMD; MPLL 3, sección Las Manuelas I. Formación Las Delicias, Pérmico medio (Guadalupiano), Coahuila, México.

Secciones Cerro el Volcancillo y Sierra Los Chuchumatanes, Pérmico temprano (Cisuraliano), Guatemala (Stehli y Grant, 1970).

Sección Old Word Ranch, Formación Road Canyon, Montañas Guadalupe del Pérmico temprano (Cisuraliano) y medio (Guadalupiano), Texas, E.U.A. (Cooper y Grant, 1972; Brezinski, 1992).

Discusión: Los ejemplares de la Formación Las Delicias asignados a *Hercosestria* aff. *H. cribrosa* se asemejan a *Hercosestria cribrosa*, especie tipo del género (Cooper y Grant, 1969), en sus dimensiones, en la presencia de septo medio en la valva ventral, característica de la familia y de espinas rizoidales cerca de la base de la valva ventral, en el ángulo apical agudo y en el coscinidio; sin embargo, *H. cribrosa* se distingue por una valva ventral cónica muy regular. El material de *Hercosestria* aff. *H. cribrosa* de Coahuila se asemeja en la forma de la concha, aplanada en la parte posterior de la valva ventral que muestra claramente la interarea, a *Hercosestria laevis* (Cooper y Grant, 1975) y a *Hercosestria notialis* (Stehli y Grant, 1970), que se distinguen por presentar una retícula de espinas al interior de la valva ventral en lugar de coscinidio.

Género *Sicularia* Grant, 1993a

Especie Tipo: *Richthofenia sicula* Gemmellaro, 1894, Pérmico medio (Wordiano), Caliza de Sosio, Sicilia, Italia.

Diagnosis: Richthofenoide convencionalmente cónico, carente de coscinidio, o de miocelidio en adultos; con septo medio largo, bajo y delgado a lo largo del interior de la pared posterior de la valva ventral (Grant, 1993a).

***Sicularia sicula* (Gemellaro, 1894)**

Lámina 1 FigurasD-G

Lista de sinonimia:

1894 *Richthofenia sicula* Gemellaro

1914 *Richthofenia sicula* DiStefano

1960 *Coscinaria sicula* Muir-Wood y Cooper

1993a *Sicularia sicula* Grant

2010 *Sicularia sicula* Verna *et al.*

Descripción: Conchas cónicas de tamaño pequeño, delgadas y esfenoidales. Valva ventral con superficie rugosa, septo medio delgado que recorre desde el ápice hasta la mitad de la valva. Ausencia de espinas rizoidales y en la línea de comisura. Borde marginal delgado, ligeramente acampanado, que se extiende hacia la parte superior de la valva. No se tienen valvas dorsales. Las medidas se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Medidas en mm de los ejemplares de *Sicularia sicula* (Gemellaro, 1894).

Ejemplar	Largo	Ancho	Grosor	Altura de la valva ventral
FCMP 17/574	16	26	29	29
MPLL 8	16	27	28	28
MPLL 8	16	27	28	28

Material examinado: Dosejemplares FCMP 17/574 y MPLL8

Ocurrencia: Ejemplar FCMP 17/574, Nivel LMD, sección Las Manuelas I. Ejemplar MPLL 8, sección Las Manuelas I. formación Las Delicias, Pérmico medio (Guadalupiano), Coahuila, México.

Valle del Sosio, Pérmico medio (Guadalupiano), Italia (DiStefano, 1914).

Sección Djebel Tebaga, Pérmico medio (Guadalupiano), Túnez (Termier *et al.*, 1977; Verna *et al.*, 2010).

Discusión: Las características que permiten la asignación a la especie *Sicularia sicula* son la forma cónica esfenoidal de la concha, la ausencia de coscinidio o alguna estructura protectora en la línea de la comisura, la textura rugosa en la valva ventral y la presencia de septo medio. El borde marginal de *Sicularia sicula* es de formaacampanada similar al del género italiano *Coscinarina* (Muir-Wood y Cooper, 1960), sin embargo, *Sicularia* se diferencia deeste último en tener una valva ventral más pequeña y gruesa, además de que *Coscinarina* carece de septo medio ventral.

Familia CYCLACANTHARIIDAE Cooper y Grant, 1975

Subfamilia CYCLACANTHARIINAE Cooper y Grant, 1975

Género *Cyclacantharia* Cooper y Grant, 1969

Especie tipo:*Cyclacantharia kingorum* Cooper y Grant, 1969, Pérmico Medio (Wordiano), Texas occidental, EU.A.

Diagnosis: Richthofénidos con el anillo marginal de la valva ventral provisto de espinas protectoras; la valva ventral presenta una callosidad muscular gruesa y carece de septo medio ventral, en este último aspecto, difiere del género *Hercosia* (Cooper y Grant, 1969).

***Cyclacantharia* sp.**

Lámina 1 FigurasH-I

Descripción: Cono pequeño de forma cónica, curvo, con 23 milímetros de ancho, 25 de largo, 29 de grosor y 23 de altura de la valva ventral, ángulo apical de 50°. Valva ventral sin ornamentaciones, ni textura y sin espinas rizoidales, borde marginal delgado, liso, paralelo a la línea de comisura. Línea de comisura con espinas anastomosadas, delgadas, y poco visibles. No se tiene coscinidio ni valva dorsal.

Material examinado: Un ejemplarFCMP 15/1411.

Ocurrencia: EjemplarFCMP 15/1411, Nivel LM33, sección Las Manuelas I. formación Las Delicias, Pérmico medio (Guadalupiano), Coahuila, México.

Formación Road Canyon, Montañas Guadalupe, Pérmico temprano (Cisuraliano) y medio (Guadalupiano), Texas, E.U.A. (Cooper y Grant, 1972).

Monte Tashiyorama, Formación Sakamotosawa, Pérmico temprano (Cisuraliano), Japón(Shintani, 2011).

Elevación Haushi, Formación Khuff, Pérmico medio (Guadalupiano), Omán(Angiolini y Bucher, 1999).

Sección Djebel Tebaga, Pérmico medio (Guadalupiano), Túnez (Termieret *al.*, 1977; Verna *et al.*, 2010).

Discusión: El material asignado al género *Cyclacantharia* se asemeja en la forma de la concha al género *Sestropoma*, sin embargo, este carece de coscinidio y en su lugar se observa, de manera poco conspicua, una red de espinas delgadas y entrelazadas muy similar a la estructura descrita por Cooper y Grant (1969) para el género *Cyclacantharia*. La mala conservación del ejemplar no permite una asignación específica.

Género *Sestropoma* Cooper y Grant, 1969

Especie tipo:*Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant, 1969, Pérmico tardío (Wordiano-Capitaniano), Texas occidental, E.U.A.

Diagnosis: Parecido internamente al género *Cyclacantharia*, pero con una cobertura reticular fuertemente convexa en la apertura del cono (Cooper y Grant, 1969).

***Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant, 1969**

Lámina 2 Figuras A-D

Lista de sinonimia:

1969 *Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant

1975 *Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant

Descripción: Conchas de tamaño pequeño a mediano, de forma cónica regular, contorno elíptico y ángulo apical cercano a los 40°. Valva ventral aplanada en la porción posterior, con ausencia de callosidades musculares y septos. Borde marginal delgado, ligeramente acampanado, sin endoespinas ni espinas rizoidales visibles. Coscinidio muy convexo, elevado, asimétrico con el cenit orientado hacia la parte posterior del organismo y con aberturas pequeñas y circulares, no mayores a 0.5 mm de diámetro. No se tienen valvas dorsales. Las medidas de los ejemplares se muestran en la Tabla 3.

Tabla 3. Medidas en mm de los ejemplares de *Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant, 1969.

Ejemplar	Largo	Ancho	Grosor	Altura de la valva ventral
FCMP 15/1329	17	26	26	17
FCMP 15/1331	14	17	23	20
FCMP 17/74	16	20	21	12
FCMP 17/92	12	29	26	16
FCMP 17/192	13	18	24	15
FCMP 17/575	24	31	28	17
MPLL 2	12	17	19	12
MPLL 4	23	27	31	16
Promedio	16.38	23.13	24.8	15.63

Material examinado: Ocho ejemplares FCMP 15/1329, FCMP 15/1331, FCMP 17/74, FCMP 17/92, FCMP 17/192, FCMP17/575, MPLL 2, MPLL 4.

Ocurrencia: Ejemplar FCMP 17/74, Nivel LD2, sección Las Difuntas. Ejemplares FCMP 15/ 575, Nivel LMD; FCMP15/1329 y FCMP 15/1331, Nivel LM33; FCMP 17/92, FCMP 17/192, MPLL 2 y MPLL 4, sección Las Manuelas I. formación Las Delicias, Pérmico Medio (Guadalupeano), Coahuila, México.

Secciones Dark Canyon y Big Canyon, Nuevo México; secciones Arroyo Guadalupe, Ligon Ranch y Rader Ridge, Montañas Guadalupe, Texas, Pérmico medio (Guadalupeano: Cooper y Grant, 1972; Senowbari-Daryan y Rigby, 1996; Rigby *et al.*, 1998; Fagerstrom y Weidlich, 1999), E.U.A.

Discusión: El género *Sestropoma* se distingue de los géneros *Hercosia* y *Hercosestria*, por carecer de septo medio en la valva ventral; del género *Coscinarina* por la ausencia de miocelidio en la valva ventral y por no presentar el borde marginal acampanado. Los ejemplares colectados corresponden con la descripción de *Sestropoma cribriferum*, particularmente por uncoscinidio bastante elevado, redondeado, con aberturas circulares, y dirigidos hacia la parte posterior de la valva ventral; además, el borde marginal es conspicuo y delgado a diferencia de la especie del mismo género *S. mexicanum* (Cooper y Grant, 1975). En algunos ejemplares se puede observar una callosidad muscular gruesa y elevada distribuida en la valva ventral, cercana al ápice en la cara posterior de la valva ventral.

***Sestropoma mexicanum* Cooper y Grant, 1975**

Lámina 3 Figuras A-D

Lista de sinonimia:

1975 *Sestropoma mexicanum* Cooper y Grant

Descripción: Conchas de tamaños considerablemente grandes, de forma cónico-cilíndrica, elongadas, con un ápice poco definido y redondeado y con espinas rizoidales delgadas. Valva ventral en forma de copa sin textura visible y línea de comisura sin espinas. Coscinidio convexo, simétrico, muy elevado, con aberturas semicirculares

mayores a 0.5 mm de diámetro. Borde marginal recto, delgado, en algunos ejemplares ligeramente oblicuo en sentido anteroposterior. Valvas dorsales no observadas. Las medidas de los ejemplares descritos se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Medidas en mm de los ejemplares de *Sestropoma mexicanum* Cooper y Grant, 1975.

Ejemplar	Largo	Ancho	Grosor	Altura de la valva ventral
FCMP 15/854	28	25	41	27
FCMP 15/1410	25	25	37	30
MPLL 5	24	26	39	21
MPLL 6	25	25	48	35
MPLL 7	22	30	43	31
Promedio	24.8	26.2	41.6	28.8

Material examinado: Cinco ejemplares FCMP 15/854, FCMP 15/1410, MPLL 5, MPLL 6 y MPLL 7.

Ocurrencia: Ejemplar FCMP 15/854, nivel LD2, sección Las Difuntas. Ejemplar FCMP 15/1410, nivel LM33; MPLL 5, MPLL 6, y MPLL 7, sección Las Manuelas I. formación Las Delicias, Pérmico medio (Guadalupiano), Coahuila, México.

Sección Arroyo La Difunta, Formación Las Delicias, Pérmico medio (Guadalupiano), Coahuila, México (Cooper y Grant, 1975).

Discusión: El coscinidio de *Sestropoma mexicanum* es bastante elevado, redondeado simétrico y convexo a diferencia del de *S. cribriferum* que lo tiene asimétrico y dirigido posteriormente; otras diferencias entre *S. mexicanum* respecto a *S. cribriferum* es su tamaño, con casi el doble de grosor y de altura en la valva ventral, y la forma cilíndrica o de cono elongado. Este rasgo lo diferencia de los demás representantes del género que poseen una concha típicamente cónica (Cooper y Grant, 1975).

Sestropoma sp.

Lámina 4 Figuras A-F

Descripción: Concha de tamaño pequeño, de forma cónica regular, en ocasiones aplanadas dorsiventralmente, contorno elíptico, ápice poco pronunciado, sin espinas rizoidales ni ornamentaciones en toda la concha. Valva ventral en forma de copa, sin textura en la superficie, interarea oblicua respecto a la línea de comisura; carente de endoespinas, mioscelidio y septo medio ventral; borde marginal delgado y liso. Coscinidio convexo, con tamaño de aberturas de 0.5 mm de diámetro, sin espinas protectoras. No se tiene valva dorsal. Las medidas de los ejemplares se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Medidas en mm de los ejemplares de *Sestropoma* sp.

Ejemplar	Ancho	Largo	Grosor	Altura de la valva ventral
FCMP 15/838	25	22	26	25
FCMP 15/850	18	21	19	15
FCMP 15/1320	14	15	20	11
FCMP 15/1321	18	14	14	13
FCMP 15/1330	14	17	15	12
FCMP 15/1332	22	31	27	21
FCMP 15/1333	14	15	18	14
FCMP 15/1334	10	12	9	9
FCMP 15/1412	18	20	20	19
FCMP 17/75	15	19	25	16
FCMP 17/79	15	22	13	10

Tabla 5 (Continuación). Medidas en mm de los ejemplares de *Sestropoma* sp.

Ejemplar	Ancho	Largo	Grosor	Altura de la valva ventral
FCMP 17/353	21	20	25	20
MPLL 1	12	14	*	*
Promedio	16.62	18.62	19.25	15.41

Material examinado: Trece jemplares FCMP 15/838, FCMP 15/850, FCMP 15/1320, FCMP 15/1321, FCMP 15/1330, FCMP 15/1332, FCMP 15/1333, FCMP 15/1334, FCMP 15/1412, FCMP 17/75, FCMP 17/79, FCMP 17/353, MPLL 1.

Ocurrencia: Ejemplares FCMP 15/838 yFCMP 15/850, nivel LD2, sección Las Difuntas. Ejemplares FCMP 15/1320-1412, nivel LM33; FCMP 17/75, nivel LDT; FCMP 17/79, nivel LD2; FCMP 17/353, sección Las Manuelas I. formación Las Delicias, Pérmico Medio (Guadalupiano), Coahuila, México.

Sección Arroyo La Difunta, formación Las Delicias, Pérmico Medio (Guadalupiano), Coahuila, México (Cooper y Grant, 1975).

Secciones Dark Canyon y Big Canyon, Nuevo México; secciones Arroyo Guadalupe, Ligon Ranch y Rader Ridge, Texas, Montañas Guadalupe, Pérmico medio (Guadalupiano: Cooper y Grant, 1972; Senowbari-Daryan y Rigby, 1996; Rigby *et al.*, 1998; Fagerstrom y Weidlich, 1999), E.U.

Discusión: El material colectado se asemeja al género *Sestropoma* por presentar un coscinidio convexo, regular y elevado. Difiere de *S. cribriferum* por no presentar callosidades musculares en la parte posterior de la valva ventral, ni espinas rizoidales; y difiere de *S. mexicanum* en las dimensiones y la forma cónica corta de la concha, a diferencia de *S. mexicanum* con conchas cónicas elongadas. También se asemeja al género *Taphrosestria* (Cooper y Grant, 1975) en la forma y dimensiones de la concha pero los ejemplares de Coahuila difieren de ese género por carecer de endoespinas protectoras en la valva ventral y de espinas rizoidales en el ápice. Dado el mal estado de conservación del material, la identificación solo pudo llevarse a cabo a nivel de género.

Subfamilia TEGULIFERININAE Muir-Wood y Cooper, 1960

Género *Teguliferina* Schuchert y LeVene, 1929

Especie tipo: *Tegulifera deformis* Schellwien, 1898, Pérmico Temprano, Yugoslavia.

Diagnósis: Cono pequeño oblicuo (esfenoide); superficie ventral rugosa e irregular; ápice de fijación ventral, con sopórte de espinas circulares o espinas aplanadas reforzadas por tejido conectivo de la concha; interior del borde anterior de la copa ventral con espinas; interior de la valva ventral con escudo muscular ligeramente engrosado pero sin septos; interior de la dorsal con un proceso cardinal corto y bilobulado, cada lobulo con la cicatriz del músculo diductor; charnela estrecha, con una protuberancia articular corta en cada lado; crestas braquiales visibles en algunos especímenes (Schuchert y LeVene, 1929).

***Teguliferina* sp.**

Lámina 4 FigurasG-H

Descripción: Conchas de tamaño pequeño, de forma cónica, aplanadas anteroposteriormente, contorno elíptico, ápice poco pronunciado. Valva ventral pequeña, sin espinas rizoidales, protectoras o coscinidio, textura rugosa en la superficie de la valva. Los tamaños varían entre 9 y 10 mm de ancho, 10 y 13 mm de largo, 18 mm de grosor. No se tiene valva dorsal.

Material examinado: Dos ejemplares FCMP 15/1335 y FCMP 17/281.

Ocurrencia: Ejemplares FCMP 15/1335, nivel LM33; FCMP 17/281, sección Las Manuelas I. formación Las Delicias, Pérmico Medio (Guadalupiano), Coahuila, México.

Formación Julfa, Pérmico tardío (Lopingiano), Azerbaijan (Stoyanow, 1910).

Sección Bunuo, Condado de Longlin, Pérmico temprano (Cisuraliano: Li *et al.*, 1986; Chen *et al.*, 2003); Sección Uzumbulak, Cuenca de Tarim, Pensilvánico Superior, China (Chen, 2004).

Montañas Karavanke, Pérmico temprano (Cisuraliano), Eslovenia(Schellwien, 1900; Ramovs, 1986).

Islas Admirantly y Screen, Alaska(Buddington y Chapin, 1929); Formación Read Eagle Limestone, Kansas (Olszewski y Patzkowsky, 1999) y Oklahoma (Cooper y Grant, 1975), Pérmico medio (Guadalupiano); y Montañas Guadalupe, Texas, Pensilvánico Tardío y Pérmico temprano (Cisuraliano: King, 1931; Cooper y Grant, 1972, 1975) E.U.A.

Discusión: El material colectado se asigna al género *Teguliferina* por la forma aplanada y oblicua de la concha, la textura rugosa de la valva ventral y por las dimensiones pequeñas (Schellwien, 1898; Muir-Wood y Cooper, 1960). Sin embargo los ejemplares se encuentran mal conservados o fragmentados y no permiten una designación específica.

FAMILIA INDETERMINADA

Género indeterminado

Lámina 4 Figural

Descripción: Valva ventral de forma cónica, aplanada lateralmente, contorno oblicuo, ápice redondeado, sin presencia de espinas rizoidales, coscinidio, mioscelidio o septo medio; concha parcialmente expuesta, de 18 mm de altura, 22 mm de grosor. No se observa valva dorsal.

Material examinado: Un ejemplar FCMP 15/856

Ocurrencia: Nivel LD2, Sección Las Difuntas, Formación Las Delicias, Pérmico Medio (Guadalupiano), Coahuila, México.

Discusión: La valva ventral se encuentra embebida en una matriz de roca calcárea, con solo una pequeña porción expuesta, lo cual dificulta su determinación genérica. La forma cónica de la valva ventral permite asignar este ejemplar dentro de la Superfamilia Richthofenioidea, pero la ausencia de otras estructuras impide determinar la familia y el género del ejemplar.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Consideraciones taxonómicas

En este trabajo se describe y/o reporta la presencia de trece especies de braquiópodos richthofénidos en dos secciones del Pérmico Medio de la Sierra de las Delicias (Tabla 6). En ambas secciones se encontró a *Hercosia* sp., *Hercosestria* sp., *Prorichthofenia* sp., *Sestropoma cribriferum*, *S. mexicanum* y *Sestropoma* sp. Además, en la sección Las Difuntas se encontró a *Prorichthofeniapermiana*, *Prorichthofenia* cf. *P.permiana* y un richthofénido indeterminado; para la sección las Manuelas I también se reporta la presencia de *Hercosestria* aff. *H. cribrosa*, *Sicularia sicula*, *Cyclacantharia* sp. y *Teguliferina* sp. De la fauna descrita, *S. cribriferum*, *Sicula sicula*, y *Teguliferina* sp., representan los primeros registros para el Pérmico de México. King *et al.* (1944), señalaron la presencia de diversas especies de *Prorichthofenia*, especies que posteriormente fueron reasignadas por Cooper y Grant (1969. 1975) a los géneros *Hercosia*, *Hercosestria* y *Cyclacantharia*; en el presente trabajo se corrobora la presencia de los tres taxa.

Tabla 6: Especies de richthofénidos en las secciones trabajadas; registros previos (Tomado de Sepkoski Jr., 2002; Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006), así como los nuevos registros.**

Richthofénidos presentes / Sección	Las Difuntas	Las Manuelas I
<i>Hercosia</i> sp.		X
<i>Hercosestria</i> sp.	X	X
<i>Hercosestria</i> aff. <i>H. cribrosa</i> .		X
<i>Sicularia sicula</i> (Gemmellaro, 1894)		X**
<i>Cyclacantharia</i> sp.		X
<i>Prorichthofenia permiana</i> King <i>et al.</i> , 1944	X	
<i>Prorichthofenia</i> cf. <i>P. permiana</i>	X	
<i>Prorichthofenia</i> sp.	X	X
<i>Sestropoma cribriferum</i> Cooper y Grant, 1969	X**	X**
<i>Sestropoma mexicanum</i> Cooper y Grant, 1975	X	X
<i>Sestropoma</i> sp.	X	X

Tabla 6 (Continuación): Especies de richthofénidos en las secciones trabajadas; registros previos (Tomado de Sepkoski Jr., 2002; Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 2006), así como los nuevos registros.**

Richthofénidos presentes / Sección	Las Difuntas	Las Manuelas I
<i>Teguliferina</i> sp.		X**
Richthofénido Indeterminado	X	

Edad geológica de los richthofénidos

Las especies de richthofénidos de la sección Las Difuntas, *Hercosestria* sp., *Prorichthofenia permiana*, *P.* cf. *P. permiana*, *Prorichthofenia* sp. (King et al., 1944), *Sestropomacribriferum*, *Sestropoma* sp. (Cooper y Grant, 1969), *S. mexicanum* (Cooper y Grant, 1975), y el richthofenioideo indeterminado, se encuentran asociadas a los ammonites *Waagenoceras dieneri*, *Pseudogastrioceras haacki* y *P. difuntense*, que permiten asignar una edad del Wordiano-Capitaniano a la fauna estudiada en esta sección. Las especies *Hercosia* sp., *Hercosestria* sp., *Cyclacantharia* sp., *Sestropomacribriferum*, *Sestropoma* sp. (Cooper y Grant, 1969), *Hercosestria* aff. *H. cribrosa*, *Sicularia sicula* (Gemmellaro, 1894), *Prorichthofenia* sp. (King et al., 1944), *Sestropoma mexicanum* (Cooper y Grant, 1975) y *Teguliferina* sp. (Schuchert y LeVene, 1929), presentes en estratos de la sección de Las Manuelas I están asociadas con amonoideos del género *Timorites*, lo que permite establecer una edad del Capitaniano para dichos richthofénidos. Las secciones estratigráficas de Las Difuntas y Las Manuelas I se asignan al litosoma La Cría propuesto por McKee (1999) en donde se han encontrado a los ammonites *Waagenoceras dieneri* y *Kingoceras kingi* que señalaron de manera general una edad del Wordiano-Capitaniano (Guadalupiano).

Análisis paleoambiental

Los richthofénidos formaron parte de las faunas arrecifales del Pérmico, que de acuerdo con Fagerstrom (1991) incluyen esponjas coralinas de los grupos naturales Inozoa y Sphinctozoa, corales rugosos y tabulados, esponjas (Demospongiae), el taxón problemático *Tubiphytes obscurus* (Riding y Guo, 1992; Sánchez-Beristain y Reitner, 2018) y gran abundancia de braquiópodos, foraminíferos, corales y peces.

Considerando que todos los richthofénidos eran organismos suspensívoros, sésiles, epifaunales en niveles bajos y de crecimiento erecto (Aberhan *et al.*, 2004), se pueden asignar de acuerdo con el modelo de gremios (“guilds” sensu Fagerstrom y Weidlich, 1999) como parte de los amortiguadores, ya que eran capaces de resistir regímenes altos de energía y disminuir el oleaje, así mismo esto permitió el depósito de sedimentos y partículas que pudieron actuar como alimento de los richthofénidos, aunque falta evidencia sedimentológica que sustente esta aseveración. Las conchas cónicas, bastante gruesas y resistentes (Aberhan *et al.*, 2004). y su capacidad de establecerse y crecer rápidamente en nuevos sustratos incluidos esqueletos de otros organismos como braquiópodos y briozoos (Cowen, 1983; Weidlich y Fagerstrom, 1998; Bain, 1971) sugieren que estos los richthofénidos además de actuar como amortiguadores, bien pudieron sobrelapar el gremio de los bioconstructores arrecifales.

De acuerdo a la literatura, la composición de las conchas de los richthofénidos era de calcita baja en magnesio (LMC), interpretada como indicadora de mares calcíticos, altas tasas de expansión oceánica y un elevado nivel de CO₂ en la atmósfera (Sánchez-Beristain *et al.*, 2016). Sin embargo los mares del Pérmico son reconocidos como mares aragoníticos que favorecen la precipitación de aragonita y calcita alta en magnesio (HMC) se ha demostrado experimentalmente que los organismos arrecifales bien pueden precipitar un carbonato de calcio que no corresponde a lo esperado optando por una estrategia ecológica que consiste en reducir sus tasas de crecimiento (Ries *et al.*, 2006).

Considerando las ideas de McKee *et al.* (1999) y Rosales-Lagarde *et al.*, (2005), las secciones de Las Delicias y Las Manuelas I representan una serie de depósitos de sedimentos finos como lodos calcáreos, arenas y material volcánico que se acumularon en un ambiente arrecifal de aguas bien oxigenadas, iluminadas y con regímenes energéticos variables asociado a un arco volcánico (Figura 5). En este contexto la actividad volcánica bien pudo provocar eventos estacionales de flujo de sedimentos, y por ende la acumulación *in situ* rápida de una gran diversidad y abundancia de restos de organismos, tanto bentónicos como nectónicos, y en ocasiones de zonas someras con características arrecifales, hacia zonas semi-profundas; esta idea se soporta en el

hecho de que el estado de conservación del material fósil es muy detallado y las asociaciones fósiles reflejan la comunidad ecológica cuando estaba viva (Biocenosis).

Un caso similar, en cuanto al origen de la asociación fósil, se ha descrito para el Pérmico del Estado de Hidalgo (Rosales-Lagarde, 2002; Rosales-Lagarde *et al.*, 2005; Sour-Tovaret *al.*, 2005) donde se encontraron asociaciones de invertebrados bentónicos de aguas someras en flujos volcanoclásticos y terrígenos finos que se depositaron en ambientes marinos profundos. Esta interpretación paleoambiental es coherente con las ideas de Rosales-Lagarde *et al.*, (2005), quienes proponen que las formaciones Las Delicias en Coahuila y Guacamaya, en Tamaulipas, se depositaron o representan zonas de antearco (Forearc), asociadas a un arco magmático resultado de la colisión de Laurencia y Gondwana, mientras que la Formación Tuzancoa, en Hidalgo, representa una cuenca intraarco.

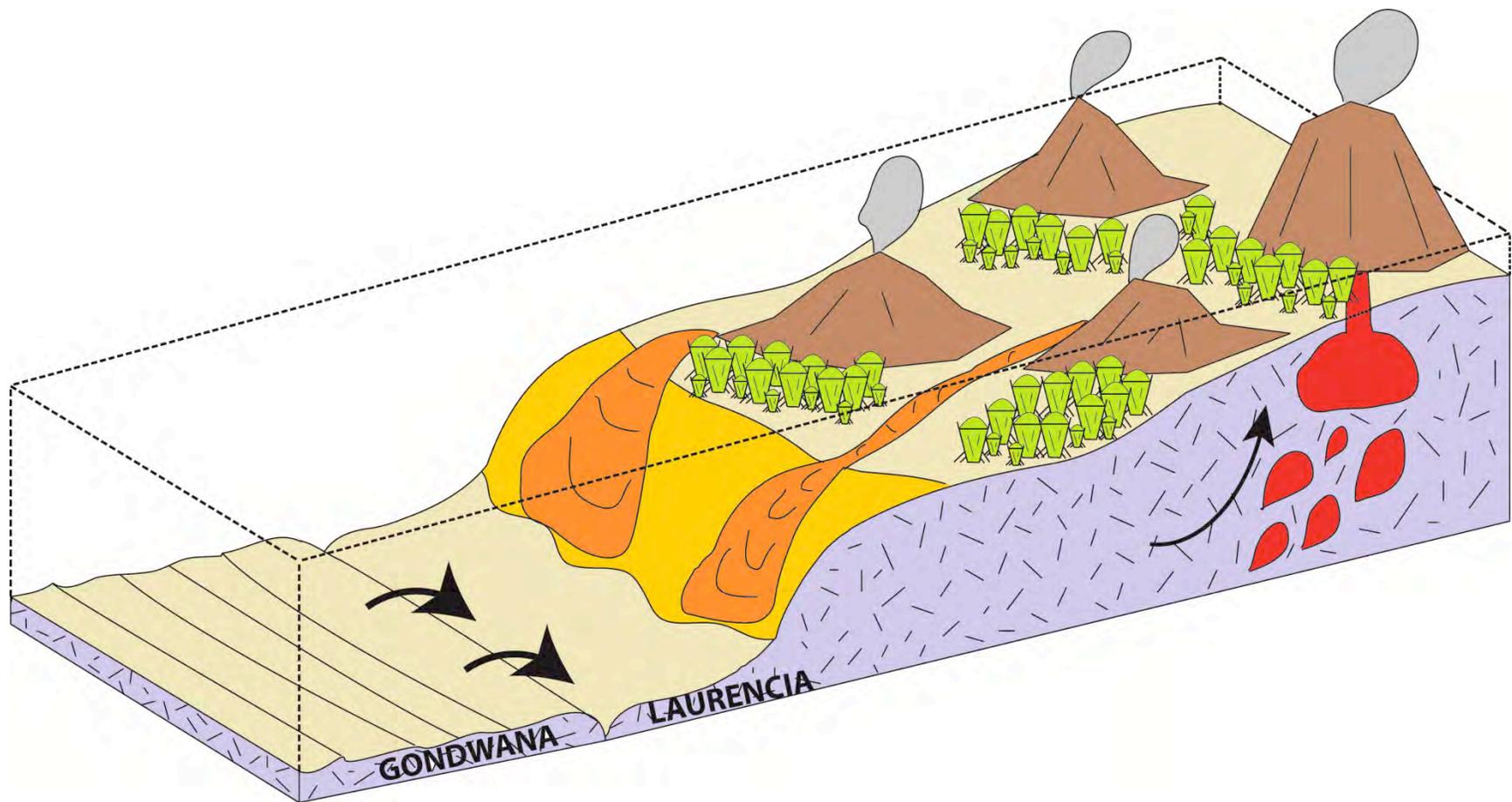


Figura 5. Reconstrucción paleoambiental de la formación Las Delicias. Se considera un ambiente marino arrecifal asociado a un arco volcánico, resultado del choque de Gondwana y Laurentia. Los ríctofenidos fueron depositados por flujos de sedimentos provocados por actividad volcánica. Modificado de Rosales-Lagarde *et al.*, 2005.

Consideraciones paleobiogeográficas

Estudios paleobiogeográficos como los de Waterhouse y Bonham-Carter (1975), Ziegler *et al.* (1981, 1997), y Grunt y Shi (1997) reconocen para el Pérmico temprano-medio tres reinos faunísticos marinos caracterizados cada uno de ellos por su diversidad de invertebrados presentes (Figura 6): el reino faunístico Gondwánico (Figura 6III), con condiciones ambientales predominantemente frías, el cual se divide en dos provincias: la del Oeste de Australia y la Austrozeana (Este de Australia y Nueva Zelanda); el reino Paleoecuatorial o del Tethys (Figura 6II), con condiciones ambientales tropicales a subtropicales, dividido en cuatro provincias biogeográficas: la Grandiana en Norteamérica; la Sino-Mongola-Japonesa; la Cimmeriana al sur del Paleotethys, en la zona de transición hacia el reino faunístico de Gondwana; y la Cathaysiana que abarcó el mar de Paleotethys, desde el sur de Asia hasta el actual mar Mediterráneo. El tercer reino faunístico, el Boreal (Figura 6I), con condiciones ambientales predominantemente templadas, esta dividido en dos provincias biogeográficas; la del Noreste de Europa y la Verkolymana, en Siberia. Además se han propuesto para Norteamérica dos provincias adicionales: la Cordillerana (Yancey, 1975; Bambach, 1990) y la Boreal de Norteamérica (Yancey, 1975).

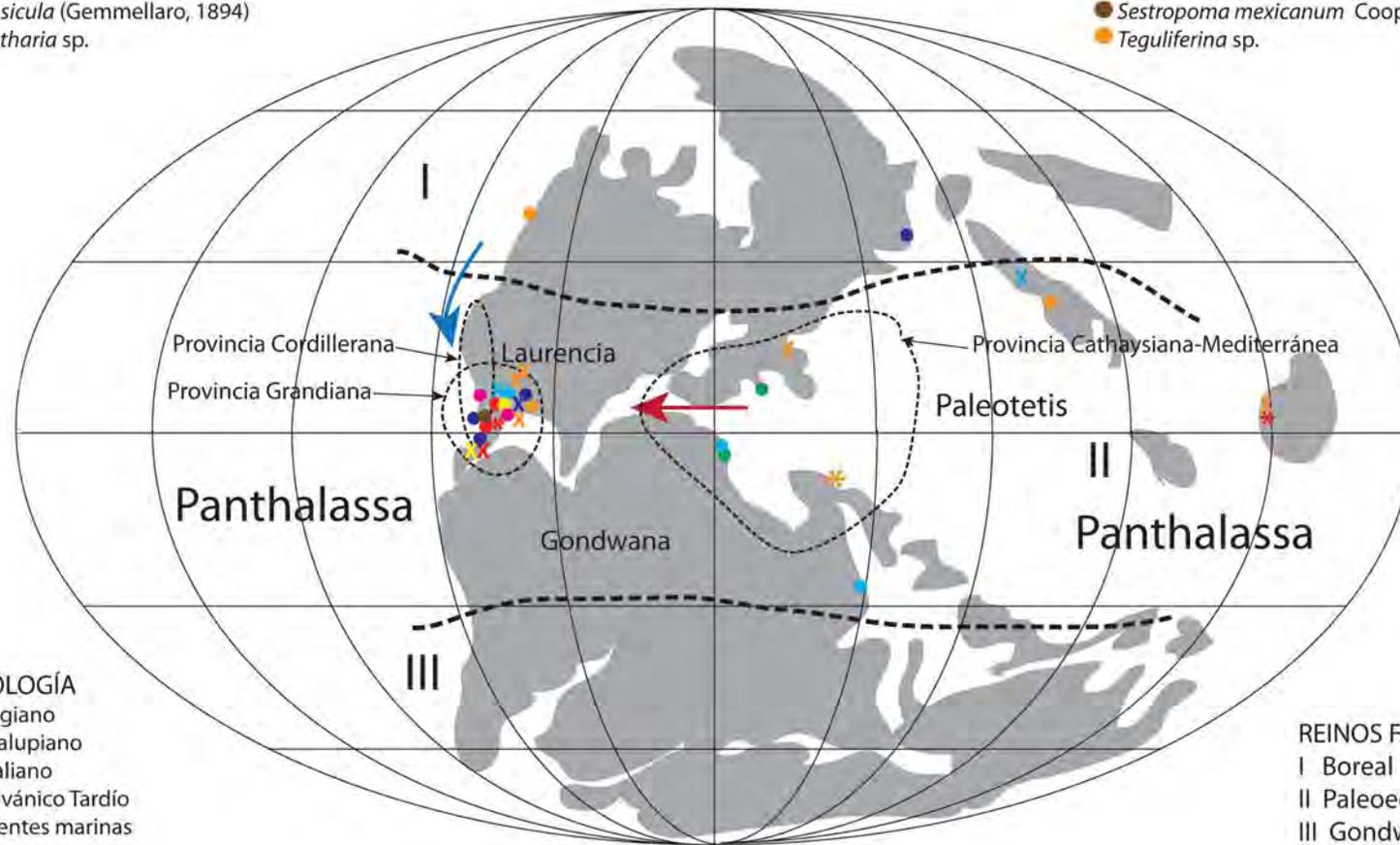
Las faunas marinas del Pérmico de Norteamérica han sido referidas principalmente como componentes de la Provincia Grandiana (Yancey, 1975; Shen y Shi, 2004), paleoprovincia que se extendía desde el centro de los Estados Unidos, zona que correspondió al sureste de Laurencia, a través del norte y centro de México, hasta la parte norte de Gondwana, al norte de la actual Sudamérica (Figura 6), caracterizándose por presentar de norte a sur un gradiente de subtropicales a tropicales en las condiciones ambientales con influencia de las corrientes cálidas del Paleotethys (Fischer, 1960; Ziegler *et al.*, 1981; Rees *et al.*, 2002), e influencia de corrientes de aguas frías provenientes de regiones boreales (Shen y Shi, 2004; Yancey, 1975; Shen *et al.*, 2009, 2013). Estas condiciones determinaron los patrones de distribución, la diversidad y abundancia de las faunas marinas grandianas (Shen *et al.*, 2009) que desaparecen en gran medida a finales del Capitaniano debido a regresiones del nivel del mar (Shen y Shi, 2004). Faunas que se han descrito en México y que se han asignado como componentes de esta paleoprovincia se

encuentran en la Formación Palomas en Chihuahua (Díaz y Navarro, 1964), la Formación Olinalá en Guerrero (Guerrero-Sánchez y Quiroz-Barroso, 2013), la Formación Tuzancoa en Hidalgo (Sour-Tovar *et al.*, 2005; Quiroz-Barroso *et al.*, 2012; Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 2015a) y en la Formación Paso Hondo en Chiapas (Thompson y Miller, 1944; Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2016; Torres-Martínez *et al.*, 2016, 2017b). Otras faunas grandianas se han referido para el área de Huehuetenango en Guatemala (Stehli y Grant, 1970; Vachard *et al.*, 2004) y en localidades del norte de Colombia y Venezuela (Hoover, 1981).

En el caso de la fauna de richthofénidos que se describe en este trabajo, su diversidad y composición taxonómica es muy similar a la que se encuentra en localidades coetáneas del centro sur de Estados Unidos, Guatemala y el norte de Sudamérica; en particular se puede remarcar que la mayoría de las especies o géneros de richthofénidos que se describen en este trabajo han sido reportadas para localidades del Pérmico medio (Guadalupiano) de Texas y Nuevo México (Tabla 7). Ello no refleja claramente un gradiente latitudinal y señala que entre ambas regiones debieron existir condiciones ambientales muy similares y que la ubicación de las localidades pérmicas de Coahuila y las de centro-sur del actual territorio de Estados Unidos formaron parte de un cuerpo oceánico alineado latitudinalmente. Esta observación es coherente con lo indicado por Yancey (1975) y Shen y Shi (2004) que caracterizan a la provincia Grandiana por la presencia de taxa de fusulínidos, corales rugosos, braquiópodos lyttónidos y richthofénidos de las familias Hercosiidae y Cyclacanthariidae, organismos principalmente de zonas trópicas. Entre los richthofénidos encontrados en Las Delicias, *Hercosia*, *Hercosestria*, *Sestropoma*, *Cyclacantharia* y *Prorichthofenia* son géneros considerados endémicos de la provincia Grandiana y permiten diferenciarla del resto de las provincias del reino faunístico Paleoequatorial.

- *Hercosia* sp.
- *Hercosestria* aff. *H. cribrosa*
- *Sicularia sicula* (Gemmellaro, 1894)
- *Cyclacantharia* sp.

- *Prorichthofenia permiana* King et al., 1944
- *Sestropoma cribiferum* Cooper y Grant, 1969
- *Sestropoma mexicanum* Cooper y Grant, 1975
- *Teguliferina* sp.



- SIMBOLOGÍA
- * Lopingiano
 - Guadalupiano
 - X Cisuraliano
 - ★ Pensilvánico Tardío
 - ← Corrientes marinas

- REINOS FAUNÍSTICOS
- I Boreal
 - II Paleoecuatorial
 - III Gondwanico

Figura 6. Mapa de Pangea durante el Pérmico, señalando los reinos faunísticos marinos, los géneros y especies descritas y las provincias paleobiogeográficas en este trabajo. Modificado de Ziegler et al., 1997; 1998.

Tabla 7. Localidades donde se ha reportado la presencia de los richthofénidos descritos en este trabajo.

Género/especie	Edades			
	Pensilvánico Tardío	Pérmico		
		Cisuraliano	Guadalupiano	Lopingiano
<i>Hercosia</i> sp.		Guatemala (Stehli y Grant, 1970)	México y E.U.(Cooper y Grant, 1972)	China (Liao, 1987) E.U. (King, 1931,1944; Cooper y Grant, 1972)
<i>Hercosestria</i> aff. <i>H. cribrosa</i>		Guatemala (Stehli y Grant, 1970)	E.U. (Cooper y Grant, 1972; Brezinski, 1992)	
<i>Sicularia sícula</i> (Gemmellaro, 1894)			Italia (DiStefano, 1914) Túnez (Termieret <i>et al.</i> , 1977; Verna <i>et al.</i> , 2010)	
<i>Cyclacantharia</i> sp.		Japón (Shintani, 2011) E.U. (Cooper y Grant, 1972)	Oman (Angiolini y Bucher, 1999) E.U.(Cooper y Grant, 1972) Túnez (Termieret <i>et al.</i> , 1977; Verna <i>et al.</i> , 2010)	
<i>Prorichthofenia permiana</i> King <i>et al.</i> , 1944		E.U. (King, 1931;Bain, 1967)	México(King <i>et al.</i> , 1944; Vachard <i>et al.</i> , 2004) E.U.(Cooper y Grant, 1972) Rusia (Licharew y Kotlyar, 1978)	
<i>Sestropoma cribriferum</i> Cooper y Grant, 1969			E.U.(Cooper y Grant, 1972; Senowbari-Daryan y Rigby, 1996; Rigby <i>et al.</i> , 1998; Fagerstrom y Weidlich, 1999)	
<i>Sestropoma mexicanum</i> Cooper y Grant, 1975			México(Cooper y Grant, 1975)	

Tabla 7 (continuación). Localidades donde se ha reportado la presencia de los richthofénidos descritos en este trabajo.

Género/especie	Edades			
	Pensilvánico Tardío	Pérmico		
		Cisuraliano	Guadalupiano	Lopingiano
<i>Teguliferina</i> sp.	China (Chen, 2004) E.U. (King, 1931; Cooper y Grant, 1972)	China (Li <i>et al.</i> , 1986; Chen <i>et al.</i> , 2003) E.U. (Olszewski y Patzkowsky, 1999; Cooper y Grant, 1972, 1975) Eslovenia (Schellwien, 1900; Ramovs, 1986)	E.U. (Buddington y Chapin, 1929)	Azerbaijan (Stoyanow, 1910)

La gran similitud de la fauna de richthofénidos de Coahuila con las de otras localidades de la provincia Grandiana aparentemente se contradice por el hallazgo de *Sicularia sicula*, especie que solo había sido referida para localidades del Pérmico de Sicilia (Gemmellaro, 1894), Grecia (Grant, 1993b) y Túnez (Verna *et al.*, 2010) y de representantes de *Teguliferina* (Schuchert y LeVene, 1929), género que surge a finales del Pensilvánico en localidades Norteamericanas y de Eurasia, consideradas parte del reino faunístico Paleoequatorial, y que a finales del Pérmico cambia su distribución hacia los mares de aguas frías del Reino Boreal. Sin embargo, ya existen trabajos en los que se reporta la presencia de especies boreales o tethyanas en localidades de la Provincia Grandiana, y la posibilidad de intercambios faunísticos entre estas y otras provincias ya ha sido sugerida (Ustritsky, 1961; Shi, 1995; Shi y Grunt, 2000; Guerrero-Sánchez y Quiroz-Barroso, 2013).

La presencia de *Sicularia sicula* en el Pérmico de Coahuila refuerza la idea de la existencia de una conexión entre la Provincia Mediterránea (o Cathaysiana) con la Provincia Grandiana en Norteamérica, ello a través del antiguo mar de Paleotethys que ocupó gran parte de Europa, norte de Africa y el sur de Asia. Esta conexión se acentúa a través del Pérmico conforme se integra la Pangea y los territorios de Norteamérica y el Mediterráneo se acercan. La presencia del género *Cyclacantharia* en Las Delicias y que también ha sido referido para localidades del Pérmico de Texas (Cooper y Grant, 1972) y Túnez (Verna *et al.*, 2010), responde y apoya a la misma explicación. En cuanto a la presencia de *Teguliferina* en Coahuila, se explica por la conexión del

Paleotetis antes mencionada, así como una conexión entre el mar en que se depositó la formación Las Delicias y mares fríos de Norteamérica. La presencia de especies típicas de asociaciones fósiles del Reino Boreal en localidades de la Provincia Grandiana, como las de braquiópodos descritas por Shen y Shi (2004) y las de bivalvos Pérmicos de Olinalá, al sur de México, referidas por Guerrero-Sánchez y Quiroz-Barroso, (2013) también apoyan estas ideas.

REFERENCIAS

- Aberhan, M., Alroy, J., Fursich, F.T., Kiessling, W., Kosnik, M., Madin, J., Wagner, P. (2004). *Ecological attributes of marine invertebrates*: Unpublished database, En línea: <http://paleodb.org/>
- Accorsi-Benini, C. (1985). *The Large Liassic Bivalves: Symbiosis or Longevity*: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 52(n), pp. 21-331
- Álvarez, F., Martínez-Chacón, M.L. (2009). *Braquiópodos*, En: Martínez-Chacón, M.L. Rivas, P. (eds.). *Paleontología de Invertebrados*: Sociedad Española de Paleontología, pp. 377- 418
- Angiolini, L. Bucher, H. (1999). *Taxonomy and quantitative biochronology of Guadalupian brachiopods from the Khuff Formation, southeastern Oman*: Géobios, v. 32(5), pp. 665-699
- Bain, R.J. (1967). Paleoecology of some Leonardian patch reefs in the Glass Mountains, Texas: Brigham Young University Geology Studies, v. 14, pp. 195-236
- Bain, R.J. (1971). An overgrowth relationship among Permian Fossils from Texas: Journal of Paleontology, v. 45, pp. 134-136
- Bambach, R.K. (1990). *Late Palaeozoic provinciality in the Marine Realm*, En: McKerrow, W.S., Scotese, C.R. (eds.) *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*: Geological Society Memoir, v. 12, pp. 307-323
- Bambach, R. K., Bush, A.M., Erwin, D.H. (2007). *Autoecology and the filling of ecospace: key metazoan radiations*: Palaeontology, v.50, pp. 1–22
- Böse, E. (1921). *On the Permian of Coahuila, northern Mexico*, American Journal of Seismology., 5th ser., v. 1, pp. 187-194
- Böse, E. (1923). *Vestiges of an ancient continent in northeast Mexico*: American Journal of Science, ser. 5, v. 6, pp. 127–136, 196–214 y 310–337
- Boardman, R., Cheetham, A. Rowell, A. (1987). *Fossil Invertebrates*: Blackwell Science Editorial, 713 p.

- Brezinski, D. K. (1992). *Permian trilobites from west Texas*: Journal of Paleontology, v. 66(6), pp. 924-943
- Brunton, C.H.C. (1996). *A new protorichthofenioid brachiopod (Productida) from the Upper Carboniferous of the Urals, Russia*: British Museum of Natural History Bulletin (Geology), v. 52(1), pp. 51-59
- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. (2003). *Invertebrates*: Sinauer Associates inc. 2a. edición, pp. 793-399
- Buddington, A. F. y Chapin, T. (1929). *Geology and mineral deposits of southeastern Alaska*: United States Geological Survey Bulletin, v. 800, pp. 1-398
- Cantú-Chapa, A., (1997). *Los cefalópodos del Paleozoico de México*: Geociencias, v.1, pp. 1-127
- Charleston, S. (1981). *A summary of the structural geology and tectonics of the state of Coahuila, Mexico*, En: Smith, C. I., and Katz, S. B. (eds.). *Lower Late Paleozoic and early Mesozoic history of Las Delicias terrane, Coahuila, Mexico: Cretaceous stratigraphy and structure, northern Mexico*: West Texas Geological Society Publication 81-74, pp. 85–88.
- Chen, Z.Q., Shi, G.R., Yang, W.R. (2003). *Internal Structure and Paleoecology of the Lower Permian Uzunbulak Reef Complex of the Tarim Basin, Northwest China*: Facies, v. 49, pp. 119-134
- Chen, Z.Q. (2004). *Devonian-Carboniferous brachiopod zonation in the Tarim Basin, northwest China*: implications for biostratigraphy and biogeography. Geological Journal, v. 39, pp. 431-458
- Clarkson, E.N.K. (1998). *Brachiopods*, En: *Invertebrate Palaeontology and Evolution*: Blackwell Publishing, 4ª edición, pp. 158-196
- Coney, P. J., Campa-Uranga, M. F. (1987). *Lithotectonic terrane map of Mexico (west of the 9151 meridian)*: US. Geological Survey, Miscellaneous Field Studies Map MF-1874-D, scale 1:2, 500,000.
- Cooper, G.A., Dunbar, C.O., Duncan, H., Miller, A.K. y Knight, J.B. (1953). *Permian Fauna at El Antimonio, Western Sonora, Mexico*: Smithsonian Miscellaneous Collections, v. 119 (2), 106 p.

- Cooper, G.A. y Grant, R.E., (1969). *New Permian Brachiopods from West Texas: Smithsonian Contributions to Paleobiology*, v. 1, pp. 1-20
- Cooper, G. A. y Grant, R. E. (1972). Permian brachiopods of west Texas, I: *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, v. 14, pp. 1-231
- Cooper, G.A. y Grant. R.E., (1975). *Permian Brachiopods of West Texas, III: Smithsonian Contributions to Paleobiology*, v. 19, pp.795-1921
- Cowen, R. (1970). *Analogies between the Recent bivalve Tridacna and the fossil brachiopods Lyttoniaceae and Richthofeniaceae: Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, v. 8, pp. 329-344
- Cowen. R. (1975). “*Flapping valves*” in brachiopods: *Lethaia*, v. 8, pp. 23-29
- Cowen, R. (1983). *Algal Symbiosis and its recognition in the fossil record: Case study of symbiosis in Permian Brachiopods*. En: Tevesz, M.J.S. McCall, P.L. *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities: Springer Science, Topics in Geobiology*, v. 3. 797 p.
- Díaz, T. y Navarro, G. (1964). *Lithology and stratigraphic correlation of the upper Paleozoic in the region of Palomas Chihuahua: West Texas Geological Society Publication*, v. 64-50, pp. 65–92
- DiStefano, G. (1914). *Le Richthofenia dei calcari con Fusulina di Palazzo Adriano nella valle del fiume Sosio: Palaeontographica Italica*, v. 20, pp. 1-27
- Duméril, A.M.C. (1806). *Zoologique analytique ou méthode naturelle de classification des animaux: Allais, Paris*, v.24, 344 p.
- Easton, W.H., Sanders, J.E., Knight, J.B. y Miller, A.K. (1958). *Mississippian Fauna in Northwestern Sonora, Mexico: Smithsonian Miscellaneous Collection*, v. 119, pp. 1-87
- Fagerstrom, J.A. (1991). *Reef-building guilds and a checklist for determining guild membership: A new approach for the study of communities: Coral Reefs*, v. 10, pp. 47-52
- Fagerstrom, J.A. y Weidlich, C.O. (1999). *Strengths and Weaknesses of the Reef Guild Concept and Quantitative Data: Application to the Upper Capitan-Massive Community (Permian), Guadalupe Mountains, New Mexico-Texas: Facies*, v. 40, pp. 131-156

- Fischer, A.G. (1960). *Latitudinal variations in organic diversity*: Evolution, v. 14, p. 64-81
- Finks, R.M. (1960). *Late Paleozoic sponge faunas of the Texas region: The siliceous sponges*: Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 120(1), pp.1-160
- Flawn, P. T., Goldstein, A., King P. B., Weaver C. E. (1961). *The Ouachita System: Bureau of Economic Geology, University of Texas*: Austin, Publication 6120, pp. 401
- Gall, R. (2012). *Brachiopod Reference Guide for Guadalupe Mountains*: Guadalupe Mountains National Park, Geoscientists in the Park document, 47 p.
- García-Barrera, P., Sánchez-Beristain, F. y Chávez-García, L. (2017). *Arrecifes y su historia a través del tiempo*. En: Cevallos-Ferriz, S.R.S. Huerta-Vergara, A.R. (coords.) *Paleobiología: Interpretando procesos de la vida pasada, primera parte*. Publicaciones & Fomento editorial, pp. 191-236
- Gemmellaro, G.G. (1894). *Le Richthofenia proveniente dal Calcari con Fusulina della valle del Fiume Sosio nella Provincia de Palermo*: Società di Scienze Naturali ed Economiche di Palermo, Bolletino 3, pp. 6-7
- Girty, G.H. (1908). *The Guadalupian fauna*: United States Geological Survey. Professional Paper, v.58, 651 p.
- Girty, G.H. (1909). *Paleontology*, En: Lee, W. T., Girty, G. H. (eds.?) *The Manzano Group of Rio Grande Valley, New Mexico*: United States Geological Survey Bulletin, v. 389, pp. 41-141
- Gornitz, V. (2009). *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Enviroments*: Editorial Springer, 1047 p.
- Grant, R.E. (1972). *The lophophore and feeding mechanism of the Productidina (Brachiopoda)*: Journal of Paleontology, v. 46(2), p. 213-248.
- Grant, R.E. (1975). *Methods and conclusions in functional analysis: A reply*: Lethaia v. 8, 31 p.
- Grant, R.E. (1981). En: *Lophophorates*: Dutro, U.T., Boardman, R.S. (edits.). University of Tennessee, Departament of Geological Sciences. Studies,, v.5

- Grant, R.E. (1993a). *Permian brachiopods from Khios Island, Greece*: Journal of Paleontology, Paleontological Society Memoir, v. 67(4), pp. 1-21
- Grant, R.E. (1993b). *The brachiopod family Gemmellaroiidae*: Journal of Paleontology, v. 67, pp. 53-60
- Grinnell, J. (1917). *The niche relationships of the California thrasher*: The Auk, v. 34, pp. 427–433
- Grunt, T.A. y Shi, G.R. (1997). *A Hierarchical Framework of Permian Global Marine Biogeography*: Proceedings in the 30th International Geological Congress, v. 12, pp. 2-17
- Guerrero-Sánchez, M. y Quiroz-Barroso, S. A. (2013). *Bivalvos guadalupianos (Pérmico medio) de la Formación Olinalá, Guerrero, México*: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, v. 65 (3), pp. 533-551
- Handschy, J.W., Keller, G.R., Smith, K.J. (1987). *The Ouachita system in northern Mexico*: Tectonics, vol. 6(3), pp. 323-330
- Hoover, P.R. (1981). *Paleontology, taphonomy, and paleoecology of the Palmarito formation (Permian of Venezuela)*: Bulletin of American Paleontology, v.80, pp. 1-138
- Humphrey, W. E. (1955). *Permian glaciation in northern Mexico?*: Geological Society of America Bulletin, v. 66, pp. 1319–1324
- Imlay, R.W. y Kane, W.G. (1936). *Evolution of the Coahuila Peninsula*: Geological Society of America Bulletin, v. 47, pp. 969-1176
- Invertebrate Paleontology Knowledgebase Beta2, (2012), Paleontological Institute, University of Kansas, En línea: <http://ipkbase.ittc.ku.edu/index.php>
- James, E.W. y Henry, C.D. (1993). *Southeastern extent of the North American Craton in Texas and northern Chihuahua as revealed by Pb isotopes*: Geological Society of America Bulletin, v. 105, pp. 116-126
- Kellum, L. B. (1936). *Evolution of the Coahuila Peninsula, Mexico. Part III, Geology of the mountains west of the Laguna district*: Geological Society of America Bulletin, v. 47, pp. 1039–1090

- Kelly, W. A., (1936). *Evolution of the Coahuila Peninsula, Mexico—Part II, Geology of the mountains bordering the valleys of Acatita and Las Delicias*: Geological Society of America Bulletin, v. 47, pp. 1009–1038
- King, R.E. (1931). *The Geology of the Glass Mountains, Texas part II: Faunal summary and correlation of the Permian formations with description of Brachiopoda*: University of Texas Bulletin, v. 3042, pp. 1-245, pl. 1-44
- King, R.E. (1934). *The Permian of southwestern Coahuila, Mexico*: American Journal of Science, (27), pp. 98-112
- King, R.E., Dunbar, C.O., Cloud, P.E., Miller, A.K. (1944). *Geology and Paleontology of the Permian area northwest of Las Delicias, southwestern Coahuila, Mexico*: Geological Society of America Special Paper (52), pp. 1-170
- Laporte, L.F. (1974). *Los ambientes antiguos*: Prentice-Hall, Inc. Edit., New Jersey, USA, 115 p.
- Li, L., Yang, D. L., Feng, R. L. (1986). *The brachiopods and the boundary of Late Carboniferous-Early Permian in Longlin region, Guangxi*: Bulletin of the Yichang Institute of Geology and Mineral Resources, v. 11, pp.199-258
- Liao, Z. T. (1987). *Paleoecological characters and stratigraphic significance of silicified brachiopods of the Upper Permian from Heshan, Laibin, Guangxi*: Stratigraphy and Palaeontology of Systemic Boundaries in China: Permian and Triassic Boundary, v. 1, pp. 81-125
- Licharew, B.K. y Kotlyar, G.V. (1978). *Permiskie brachiopodi yujnogo Primoriya*: Verkhniy Paleozoi Severo-Vostochnoi Azii, pp. 63-75
- López-Ramos, E. (1985). *Geología de México*: tomo II, tercera edición, primera reimpresión, México DF. pp. 193-197
- López-Ramos, E. (1997). *The pre-jurassic geotectonic evolution of the Coahuila terrane, northwestern Mexico: Grenville basement, a late paleozoic arc, Triassic plutonism, and the events south of the ouachita suture* (Tesis post doctoral): Santa Cruz, Universidad de California, pp. 55-147
- McKee, J. W., Jones, N. W., Anderson, T. H. (1988). *Las Delicias basin: A record of late Paleozoic arc volcanism in northeastern Mexico*: Geology, v. 16, pp. 37-40

- McKee, J. W., Jones, N. W., Long, L. E. (1990). *Stratigraphy and provenance of strata along the San Marcos fault, central Coahuila, Mexico*: Geological Society of America Bulletin, v. 102, pp. 593-614
- McKee, J.W., Jones, N.W., Anderson, T.H. (1999). *Late Paleozoic and Early Mesozoic history of Las Delicias terrane, Coahuila, Mexico*, En: Bartolini, C. Wilson, J.L. Lawton, T.F., *Mesozoic sedimentary and Tectonic history of North-Central Mexico*: Geological Society of America Special Paper, v. 340, pp. 161-189
- Miller, A.K. y Furnish, W.M. (1940). *Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas*: Geological Society of America Special Paper, 26, 242 p.
- Molina-Garza, R.S. (2005). *Paleomagnetic reconstruction of Coahuila, Mexico: the Late Triassic Acatita intrusives*: Geofísica Internacional, v. 44 (2), pp. 197-210
- Moreno, F.A., Mickus, K.L., Randy-Keller, G. (2000). *Crustal structure and location of the Ouachita orogenic belt in northern Mexico*: Geofísica Internacional, v. 39 (3), pp. 229-246
- Muir-Wood, H.M. y Cooper, G.A. (1960). *Morphology, classification and life habits of the Productoidea (Brachiopoda)*: Geological Society of America Memoir, v. 81, 447 p.
- Newell, N.D. (1957). *Supposed Permian tillites in northern Mexico are submarine slide deposits*: Geological Society of America Bulletin, v. 68, pp. 1569-1576
- Olszewski, T. D. y Patzkowsky, M. E. (1999). Olszewski T.D. Ph.D. Thesis, Penn State University
- 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. del C. Montellano-Ballesteros, M. Cevallos-Ferriz, S.R.S. Quiroz-Barroso, S.A. (eds.) *Studies on Mexican Paleontology*: Springer , v. 24, pp. 133-167
- Quiroz-Barroso, S. A., Sour-Tovar, F., Centeno-García, E. (2012). *Gasterópodos y bivalvos cisuralianos (Pérmico Inferior) de Otlamalacatla, Hidalgo, México*; Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, v. 29 (1), pp. 158-178

- Ramovs, A. (1986). *Reef building organisms and reefs in the Permian of Slovenia, NW Yugoslavia*: Memorie della Societa Geologica Italiana, v. 34, pp. 189-193
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., Gibbs, M.T., Kutzbach, J.E., Behling, P.J., Rowley, D.B. (2002). *Permian phytogeographic patterns and climates: New data and model comparisons*: Journal of Geology, v. 110, pp. 1-31
- Richardson, J.R. (1997). *Ecology of articulated brachiopods*: pp. 441-462, En: Kaesler, R.L. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda*: The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas, v. 3, pp. 424-609
- Riding, R. Guo, L. (1992). *Affinity of Tubiphytes*: Paleontology, v. 35, pp. 37-49
- Ries, J.B. Stanley, S.M. Hardie, S.A. (2006). Scleractinian corals produce calcite, and grow more slowly, in artificial Cretaceous seawater: Geology, v. 34, pp. 525-528
- Rigby, K. y Senowbari-Daryan, B. (1996). *Permian sponge biogeography and biostratigraphy*. En: Schoolle, P.A., Tadeusz, M.P., Ulmer-Scholle, D.S. (edits.) (1995). *The Permian of northern Pangea*: Springer-Verlag, Berlin, pp. 153-166
- Rigby, K., Senowbari-Daryan, B., Liu, H. (1998). *Sponges of the Permian Upper Capitan Limestone, Guadalupe Mountains, New Mexico and Texas*: BYU Geology Studies, v. 43, pp. 19-117
- Root, R.B. (1967). *The niche exploitation pattern in the blue-gray gnatcatcher*: Ecological Monographs, v. 97, pp. 317–350
- Rosales-Lagarde, L. (2002). *Estratigrafía y Geoquímica de la secuencia volcano-sedimentaria paleozoica del noreste del Estado de Hidalgo*: México, D. F., Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias de la Tierra, Tesis de Maestría (Geología), 89 p.
- Rosales-Lagarde, L., Centeno-García, E., Dostal, J., Sour-Tovar, F., Ochoa-Camarillo, H., Quiroz-Barroso, S.A. (2005). *The Tuzancoa Formation: evidence of an Early Permian Submarine Continental Arc in East-Central Mexico*: International Geology Review: v. 47 (9), pp. 901-919

- Rowett, C. L. y Hawkins, C. M. (1975). *Late Paleozoic volcanic island arc–trench system in northern Mexico*: Geological Society of America Abstracts with Programs, v. 7, pp. 230-231
- Rudwick, M. J. S. (1961). *The feeding mechanism of the Permian brachiopod Prorichthofenia*: Paleontology, v. 3, pp.450-471
- Rudwick, M.J.S. y Cowen, R. (1968). *The functional morphology of some aberrant strophomenide brachiopods from the Permian of Sicily*: Bolletín dela Società Paleontologica Italiana, v. 6, pp. 113-176
- Sánchez-Beristain, F., García-Barrera, P., Calvillo-Canadell, L. (2016). *Mares calcíticos y aragoníticos: efectos en organismos formadores de arrecifes a través del tiempo*: TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, v. 19(1), pp. 45-53
- Sánchez-Beristain, F., Reitner, J. (2018). *Four new fossil associations identified in the Cipit boulders from the St. Cassian Formation (Ladinian–Carnian; Dolomites, NE Italy)*: Paläontologische Gesellschaft, DOI: 10.1007/s12542-017-0391-3
- Sarytcheva, T.G. y Sokolskaya, A.N. (1959). *On the Classification of pseudopunctuate brachiopods*: Akademiia Nauk SSSR, Doklady, Moscú, v.125 (1), pp. 181-184
- Schellwien, E.T.T. (1898). *Die auffindung emer permo-carbonischen Fauna in den Ostalpen*: Geologische Reichsansalt Verhandlungen (Vienna), n. 16. Pp. 358-363
- Schellwien, E. (1900). *Die Fauna der Trogkofelschichten in den Karnischen Alpen und den Karawanken I. Theil: die Brachiopoden*: Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt, v.16, pp. 1-122
- Schuchert, C. y LeVene, C.M. (1929). *Brachiopoda (generum et genotyporum index et bibliographia)*. En: Pompeckj. J.F. Pompeckj, ed., *Fossilium Catalogus, v.1, Animalia*, Pars 42. W.Junk, Berlin. 140 pags.
- Sedlock, R. L., Ortega-Gutiérrez, F., Speed, R. C. (1993). *Tectonostratigraphic terranes and tectonic evolution of Mexico*: Geological Society of America Special Paper (278), pp. 76-77

- Seilacher, A. (1970). *Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie: Lethaia*, v. 3, pp. 393-396.
- Seilacher, A. (1991). *Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution*. En: N. Schmidt-Kittler, K. Vogels. (edits.) *Constructional Morphology and Evolution*: Springer-Verlag, Berlin, pp. 251-271
- Senowbari-Daryan, B. y Rigby, J. K. (1996). *Brachiopod mounds not sponge reefs, Permian Capitan-Tansill Formations, Guadalupe Mountains, New Mexico*: *Journal of Paleontology*, v.70, pp. 697-701
- Sepkoski, J.J. Jr. (2002). *A compendium of fossil marine animal genera*: *Bulletins of American Paleontology*. v.363, pp. 1-560
- Shen, S.Z. y Shi, G.R. (2004). *Capitanian (Late Guadalupian, Permian) global brachiopod palaeobiogeography and latitudinal diversity pattern*: *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, v. 208, pp.235–262
- Shen, S.Z., Xie, J.F., Zhang, H., Shi, G.R. (2009). *Roadian-Wordian (Guadalupian, middle Permian) global palaeobiogeography of brachiopods*: *Global and Planetary Change Journal*, v. 65, pp. 166-181
- Shen, S.Z. Zhang, H., Shi, G.R., Li, W.Z., Xie, J.F., Mu, L., Fan, J.X., (2013). *Early Permian (Cisuralian) global brachiopod palaeobiogeography*: *Gondwana Research*, v. 24, pp. 104-124
- Shi, G.R. (1995). *The Late Paleozoic brachiopod genus Yakovlevia Fredericks, 1925 and the Yakovlevia transversa Zone, northern Yukon Territory*: *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, v. 107, pp. 51-71
- Shi, G.R., y Grunt, T.A. (2000). *Permian Gondwanan-Boreal antitropicality with special reference to brachiopod faunas*: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 155, pp. 239-263.
- Shintani, T. (2011). *Orthotetoids from the Lower Permian (Sakmarian) of the Nagaiwa-Sakamotozawa area, South Kitakami Belt, northeast Japan*: *Science Reports, Niigata University (Geology)*, v. 26, pp. 73-90
- Shumard, B.F. (1859). *Notice of fossils from the Permian strata of Texas and New Mexico obtained by the United States expedition under Capt. John Pope, for boring artesian wells along the 32nd parallel, with descriptions of new species*

- from these strata and the Coal measures of that region: Transactions of the Academy of Science of Saint Louis, v. 1, pp. 387-402*
- Sour-Tovar, F., Pérez-Huerta, A., Quiroz-Barroso, S.A., Centeno-García, E., (2005). *Braquiópodos y trilobites del Pérmico del noroeste del estado de Hidalgo, México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, v. 22, pp. 24-35*
 - Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso, S.A. (2015a). *Lower-Middle Permian brachiopods from two localities of Central-South Mexico: faunas of a closing ocean: Permophiles: Newsletter of the Subcommission on Permian Stratigraphy, v. 61 (1), pp. 82-84*
 - Sour-Tovar, F. y Quiroz-Barroso, S.A. (2015b). *Evolución de la Morfología: Tasas, Tendencias y Patrones*. En: Becerra-Bracho, A. Castañeda-Sorbitrán, A. Piñero-Dalmau, D. (coordinadores). *Evolución Orgánica: Facultad de Ciencias, UNAM, En línea*
 - Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S.A., Quiroz-Barragán, J., Torres-Martínez, M.A., González-Mora, S. (2016). *Presencia de Anisopyge perannulata y Ditomopyge cf. D. whitei (Trilobita, Proetidae) en el Pérmico (Guadalupiano medio) de la Formación Las Delicias, Coahuila, norte de México: Paleontología Mexicana, v. 5 (2), pp. 103-109*
 - Sour-Tovar, F., González-Mora, S., Navarro-Santillán, D., Torres-Martínez, M.A. (2017). *Lofoforados*. En: Cevallos-Ferriz, S.R.S y Huerta-Vergara, A.R. *Paleobiología: Interpretando procesos de la vida pasada, segunda parte. Publicaciones & fomento editorial, pp. 469-488*
 - Spinosa, C., Furnish, W.M., Glenister, B.F. (1970). *“Araxoceratidae”, Upper Permian Ammonoids from the western hemisphere: Journal of Paleontology. 44(4), pp. 730-1978*
 - Stehli, F.G. y Grant, R.E. (1970). *Permian brachiopods from Huehuetenango, Guatemala: Journal of Paleontology, v. 44(1), pp. 23-36*
 - Stoyanow, A.A. (1910). *On the character of the boundary of Palaeozoic and Mesozoic near Djulfa: Zapiski Imperatorskago St. Peterburgskago Mineralogicheskago Obshestva, Vtoraya Seriya, v. 47, pp. 61-135*

- Streng, M., Butler, A.D., Peel, J.S., Garwood, R.J., Caron, J.B. (2016). *A new family of Cambrian rhynchonelliformean brachiopods (Order Naukatida) with an aberrant coral-like morphology*: *Palaeontology*, v. 59(2), pp. 269-293
- Strimple, H.L. (1971). *A Permian crinoid from Coahuila, Mexico*: *Journal of Paleontology*, v. 45, pp.1040-1042
- Sutherland, P.K. (1996). *Ardmosteges orchamus New Genus, New Species, in the early Pennsylvanian of Oklahoma: Possible ancestor to the Permian Richthofenoid Brachiopods*: *Journal of Paleontology*, *Paleontological Society Memoir*, v. 46, suppl. V. 70(2), *Journal of Paleontology*, pp. 1-25
- Tellez-Girón, C. y Nestell, M., (1983). *Microfacies y zonificación del Pérmico de las Delicias, Coahuila, México*: *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, v. 15 (3), pp. 7-45
- Termier, H., Termier, G. Vachard, D. (1977). *Monographie paleontologique des affleurements permians du Djebel Tebaga (Sud Tunisien)*: *Paleontographica Abteilung A*, v. 156 (1-3), pp. 1-109
- Thompson, M.L. y Miller, A.K. (1944). *The Permian of southernmost Mexico and its fusulinid fauna*: *Journal of Paleontology*, v. 18, pp. 481-504
- 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*, v. 29(3), pp. 696-712
- Torres-Martínez, M.A. y Sour-Tovar, F. (2016). *New productide brachiopods (Productoidea) from the Carboniferous of Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico*: *Journal of Paleontology*, v. 90(3), pp. 418-432
- Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F., Barragán, R. (2016). *Permian (Leonardian) brachiopods from Paso Hondo Formation, Chiapas, Southern Mexico. Paleobiogeographical implications*: *Journal of South American Earth Sciences*, v. 71, pp. 71-81
- Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F., Barragán, R. (2017a). *Kukulkanus, a new genus of buxtoniini brachiopod from the Artinskian–Kungurian (Early Permian) of Mexico*: *Alcheringa*, DOI: 10.1080/03115518.2017.1395073

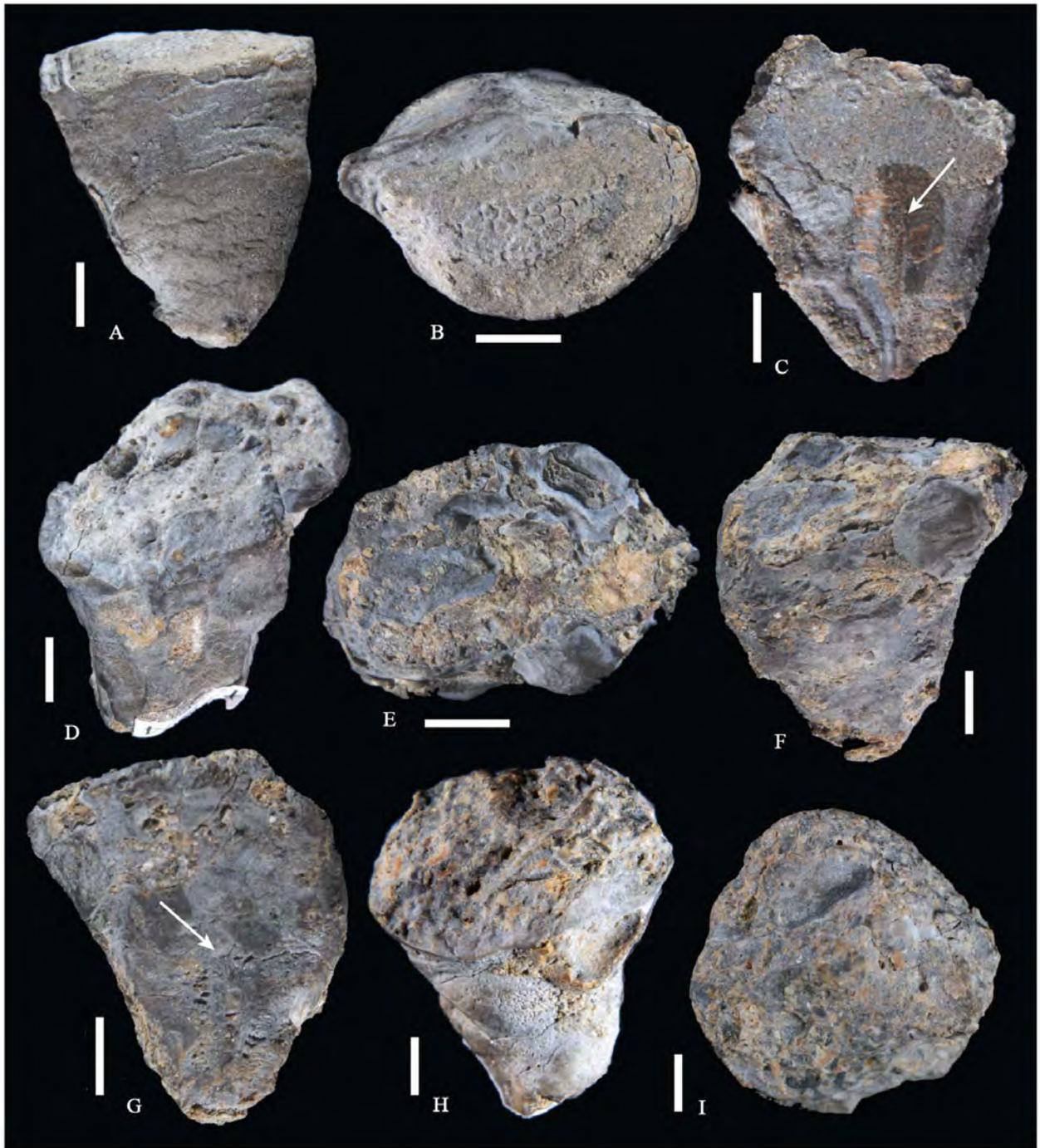
- Torres-Martínez, M.A., Barragán, R., Sour-Tovar, F., González-Mora, S. (2017b). *Depositional paleoenvironments of the Lower Permian (upper Cisuralian) carbonate succession of Paso Hondo Formation in Chiapas State, southeastern Mexico*: Journal of South American Earth Sciences, v. 79, pp. 254-263
- Ustritsky, V.I. (1961). *Distribution of Upper Palaeozoic brachiopods in the Arctic zoogeographical region*: Palaeontological Zhurnal, v. 3, pp. 3-13
- Vachard, D., Flores de Dios, A., Buitrón, B. (2004). *Guadalupian and Lopingian (Middle and Late Permian) deposits from Mexico and Guatemala, a review with new data*: Geobios, v. 37, pp. 99-115
- Verna, V., Angiolini, L., Chaouachi, C., Soussi, M., Henderson, C., Davydov, V., Nicora, A. y Bougdar, M. (2010). *Systematic palaeontology in Guadalupian brachiopods from Djebel Tebaga de Medenine, south Tunisia*: Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, v. 116(3), pp. 309-349
- Waagen, W. (1885). *Productus Limestone Fossils, Part IV, fas. 5. Salt Range Fossils*: Palaeontologia Indica, serie 13, v. 1(4), pp. 729-770
- Wanless, H.R. y Cannon, J.R. (1966). *Late Paleozoic Glaciation*: Earth Sciences Review, v.1, pp. 247-286
- Wardlaw, B.R., Furnish, W.M., Nestell, M.K. (1979). *Geology and Paleontology of the Permian beds near Las Delicias, Coahuila, Mexico*: Geological Society of America Bulletin, v.90, pp. 111-116
- Waterhouse, J.B. y Bonham-Carter, G.F. (1975). *Global distribution and character of Permian biomes based on brachiopod assemblages*: Canadian Journal of Earth Sciences, V. 12, pp. 1085-1146
- Weidlich, O. y Fagerstrom, J.A. (1998). *Evolution of the Upper Capitan-Massive (Permian), Guadalupe Mountains, New Mexico*: Brigham Young University Geology Studies, v. 42, pp. 167-187
- Williams, A. (1953). *The classification of the strophomenoid brachiopods*: Washington Academy of Sciences Journal, v. 43, pp. 1-13
- Williams, A., Carlson, S.J., Brunton, C.H.C., Holmer, L.E. Popov, L. (1996). *A supra-ordinal classification of the Brachiopoda*: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, v. 351, pp. 1171-1193

- Williams, A., James, M.A., Emig, C.C., Mackay, S., Rhodes, M.C. (1997). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, Revised, Volume 2: Linguliformea, Craniiformea and Rhynchonelliformea*: Geological Society of America & The University of Arkansas, 423 p.
- Williams, A. Brunton, C.H.C. Carlson, S.J. (2000). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda Revised, Volume 3: Linguliformea, Craniiformea and Rhynchonelliformea*: Geological Society of America & The University of Arkansas, 919 p.
- Yancey, T.E. (1975). *Permian Marine Biotic Provinces in North America*: Journal of Paleontology, v. 49 (4), pp. 758-766
- Yochelson, E.L. (1956). *Permian Gastropoda of the southwestern United States. 1. Euomphalacea, Trochonematacea, Pesudophoracea, Anomphalacea, Craspedostomatacea, and Platyceratacea*: Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 110(3), pp. 173-276
- Young, K. (1994). *Emil Böse's search for an ancient landmass*: Earth Sciences History, v. 13, pp. 58-66
- Ziegler, A.M., Bambach, R.K. Parrish, J.T., Barrett, S.F., Gierlowski, E.H., Parker, W.C. (1981). *Paleozoic biogeography and climatology*, En: Niklas, K.J. (edit.). *Paleobotany, Paleoecology and Evolution*: Praeger, Nueva York, pp. 231-166
- Ziegler, A.M., Hulver, M.L., Rowley, D.B. (1997). *Permian world topography and climate*, En: Martini, I.P. (edit.) *Late glacial and postglacial environmental changes—Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic*: Oxford University Press, New York, pp. 111–146
- Ziegler, A.M. Gibbs, M.T. Hulver, M.L. (1998). A mini-atlas of oceanic water mass in the Permian Period: Proceedings of the Royal Society of Victoria, v. 110, pp. 323-343

LÁMINAS

LÁMINA 1

- Figs. A-C. *Hercosestria* aff. *H. cribrosa*. Ejemplar FCMP MPLL 3, vista anterior **A** y superior **B**. Ejemplar FCMP 17/573, vista posterior **C** señalando el septo medio ventral.
- Figs. D-G. *Sicularia sicula* (Gemmellaro, 1894). Ejemplar FCMP 17/574, vista anterior **D**. Ejemplar MPLL 8, vista anterior **E**, superior **F** y posterior **G**, señalando el septo medio ventral.
- Figs. H-I. *Cyclacantharia* sp. Ejemplar FCMP 15/1411, Vista anterior **H** y superior **I**. Escala = 5 milímetros.



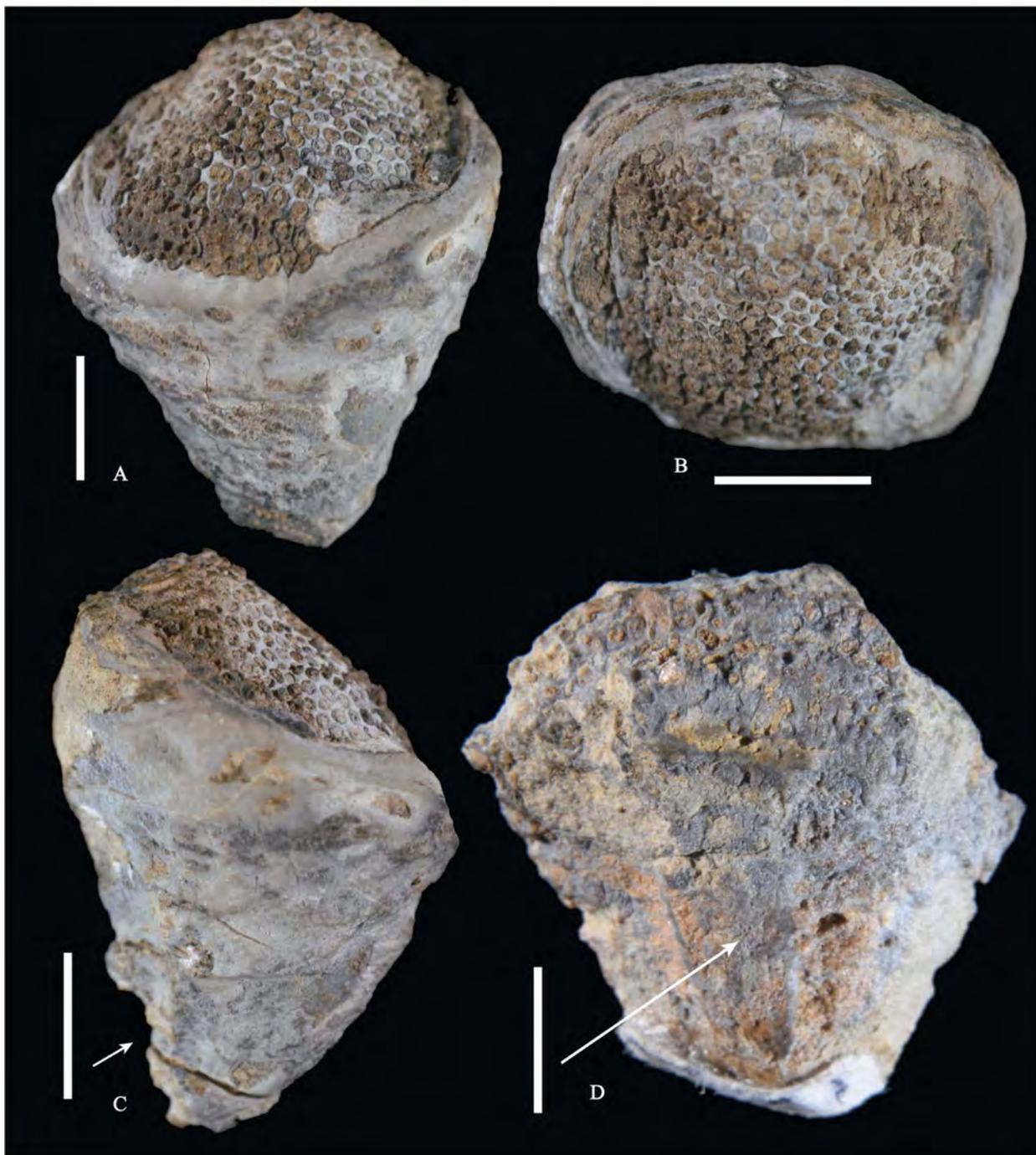


LÁMINA 2

- Figs. A-D. *Sestropoma cribriferum* Cooper y Grant, 1969. Ejemplar MPLL 4 vista anterior **A**, superior **B** y lateral **C** mostrando una callosidad muscular. Ejemplar FCMP 17/74, vista posterior **D** mostrando una callosidad muscular en la valva ventral. Escala = 5 milímetros.

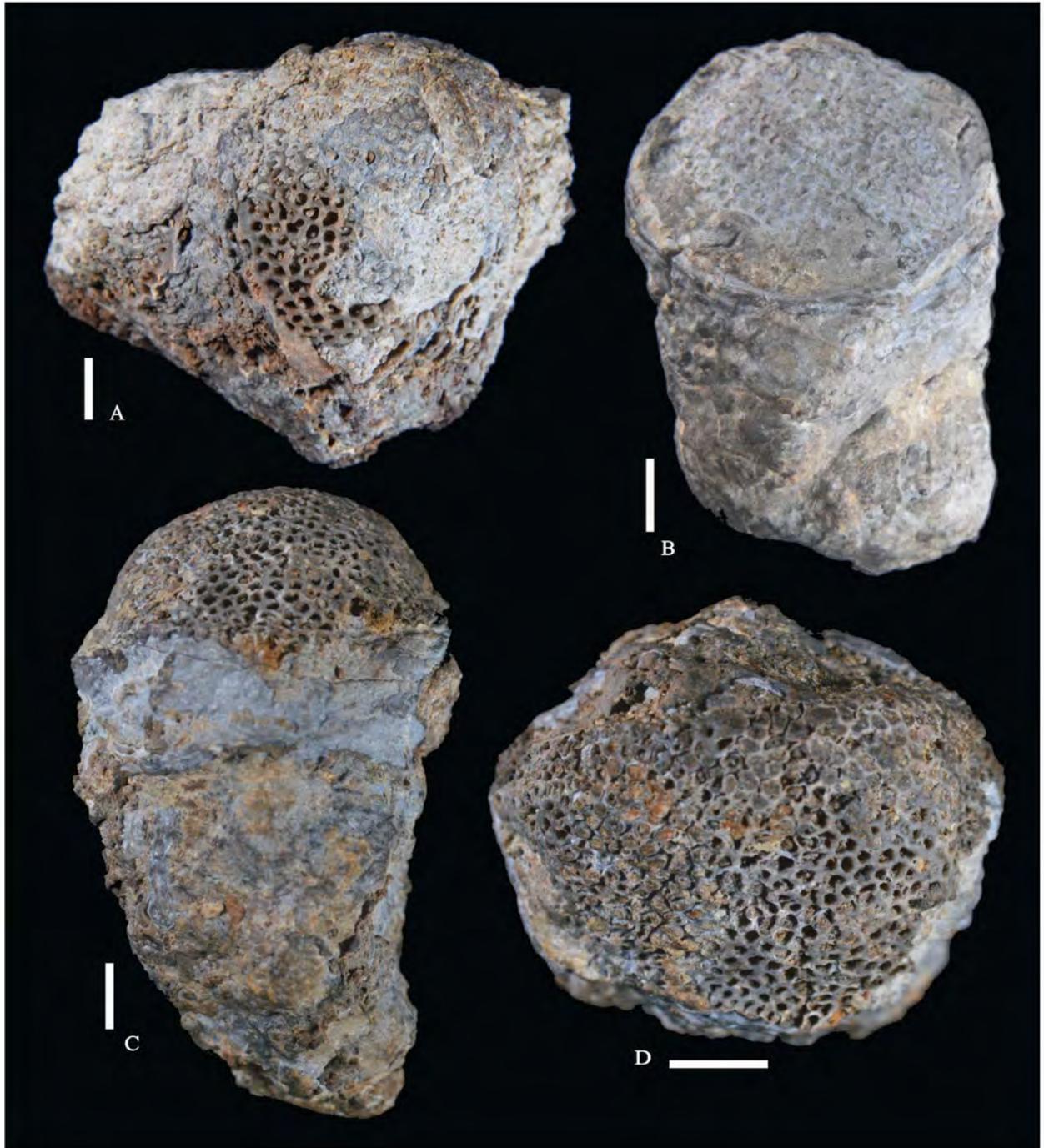
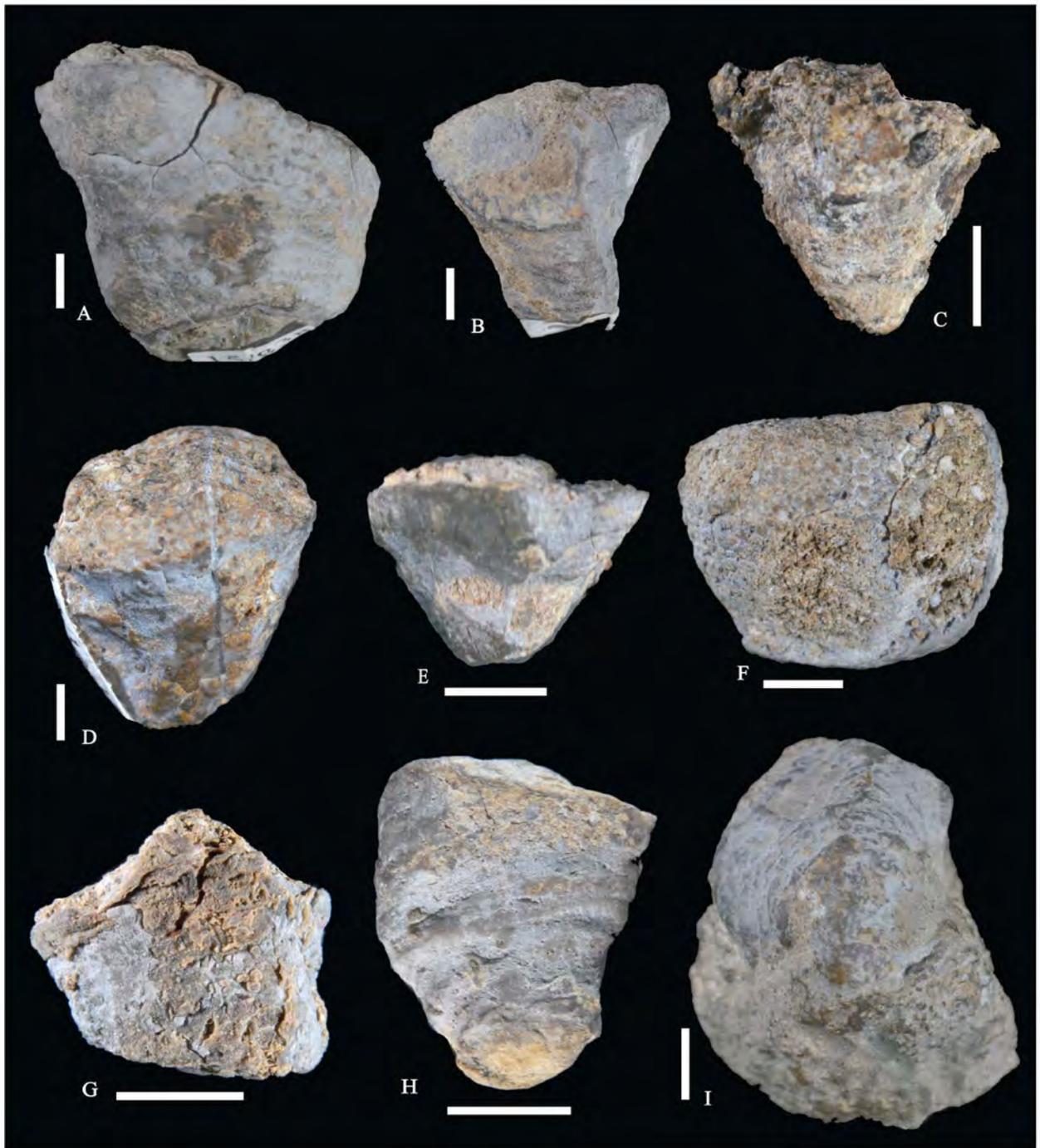


LÁMINA 3

- Figs. A-D. *Sestropoma mexicanum* Cooper y Grant, 1975. Ejemplar FCMP 15/854 vista superior **A** de un agregado de dos richthofénidos. Ejemplar MPLL 5, vista anterior **B**. Ejemplar MPLL 6, vista anterior **C** y superior **D**. Escala = 5 milímetros.

LÁMINA 4

- Figs. A-F. *Sestropoma* sp. Ejemplares FCMP 15/838 **A**, FCMP 15/850 **B**, FCMP 15/1321 **C**, FCMP 15/1333 **D** y FCMP 15/1334 **E** vistas anteriores. Ejemplar FCMP 17/75 vista superior **F**.
- Figs. G-H. *Teguliferina* sp. Ejemplares FCMP 15/1335 **G**, y FCMP 17/281 **H** vista anterior.
- Fig. I. Género indeterminado. Ejemplar FCMP 15/856, vista inferior **I**. Escala = 5 milímetros.



ANEXO 1

Tabla 8: Géneros y especies fósiles en las secciones La Difunta Inferior y Superior (Wardlaw et al., 1979). Tomado de King et al., 1944; Yochelson, 1956; Finks, 1960; Cooper y Grant, 1969, 1975; Strimple, 1971; Wardlaw et al., 1979; Sour-Tovar et al., 2016.

Géneros y Especies	Sección La Difunta Inferior (Wordiano)	Sección La Difunta Superior (Capitaniano)
Fusulinida		
<i>Polydiexodina capitanensis</i>	X	
<i>Polydiexodina shumardi</i>	X	
<i>Parafusulina rothi</i>	X	
<i>Parafusulina deliciasensis</i>	X	X
<i>Stafella subacuta</i>		X
<i>Rauserella erratica</i>	X	X
Braquiopoda		
<i>Orbiculoidea ovalis</i>	X	
<i>Attenuatella attenuata</i>		X
<i>Buxtonia</i> cf., <i>B. peruviana</i>		X
<i>Cancrinella rugosa</i>		X
<i>Chonetes deliciasensis</i>	X	X
<i>Composita mira</i>		X
<i>Composita</i> aff. <i>C. subpolita</i>		X
<i>Composita affinis</i>		X
<i>Crurithyris attenuata</i>	X	
<i>Ctenalosia</i> sp.	X	X
<i>Derbyia elevata</i>		X
<i>Derbyia</i> sp. B	X	
<i>Dielasma</i> sp.	X	X
<i>Dyoros</i> cf. <i>D. extensus</i>		X
<i>Echinosteges</i> sp.		X
<i>Entelestes</i> sp.		X
<i>Heterelasma</i> sp.	X	
<i>Hustedia mexicana</i>	X	
<i>Hustedia</i> aff. <i>H. meekana</i>		X
<i>Kochiproductus</i> sp.	X	X

Tabla 8 (Continuación): Géneros y especies fósiles en las secciones La Difunta Inferior y Superior (Wardlaw et al., 1979). Tomado de King et al., 1944; Yochelson, 1956; Finks, 1960; Cooper y Grant, 1969, 1975; Strimple, 1971; Wardlaw et al., 1979; Sour-Tovar et al., 2016.

<i>Leiorhynchoidea schucherti</i>	X	X
<i>Leiorhynchoidea</i> sp. A	X	
<i>Leiorhynchoidea laevis</i>	X	
<i>Leiorhynchoidea</i> cf. <i>L. amigdaloides</i>	X	
<i>Liosotella</i> cf. <i>L. popei</i> ,		X
<i>Martinia</i> sp.		X
<i>Meekella attenuata</i>		X
<i>Meekella difficilis</i>		X
<i>Neospirifer pseudocameratus</i>		X
<i>Paranorella imperialis</i>	X	X
<i>Paucispinifera</i> sp.	X	
<i>Petasmetherus</i> sp.	X	X
<i>Phrenophoria</i> sp.	X	X
<i>Plectelasma</i> sp.	X	X
<i>Pugnoides bisulcatus mexicanus</i>	X	
<i>Rhynchopora taylori</i>		X
<i>Spiriferellina laxa</i>	X	X
<i>Squamularia</i> sp.		X
<i>Stenocisma kingi</i>		X
<i>Waagenoconcha</i> sp.		X
<i>Yakovlevia deminutiva</i>		X
Ammonoidea		
<i>Adrianiles dunbari</i>	X	
<i>Adrianites plummeri</i>	X	X
<i>Bactrites mexicanus</i>	X	
<i>Bitaunioceras coahuilense</i>	X	X
<i>Cibolites mojsisovicsi</i>	X	
<i>Cibolites waageni</i>	X	
<i>Episageceras</i> sp.		X
<i>Epithalassoceras ruzencevi</i>		X
<i>Kingiceras kingi</i>	X	X
<i>Medlicottia burckhardti</i>		X
<i>Medlicottia girty</i>		X

Tabla 8 (Continuación): Géneros y especies fósiles en las secciones La Difunta Inferior y Superior (Wardlaw et al., 1979). Tomado de King et al., 1944; Yochelson, 1956; Finks, 1960; Cooper y Grant, 1969, 1975; Strimple, 1971; Wardlaw et al., 1979; Sour-Tovar et al., 2016.

<i>Medlicottia</i> sp.		X
<i>Mexioceras guadalupense</i>	X	
<i>Neocrinites</i> sp.	X	X
<i>Paraceltites altudensis</i>	X	
<i>Paraceltites hoeferi</i>	X	X
<i>Paraceltites rectangularis</i>	X	X
<i>Propinaceras beyrichi</i>		
<i>Propinacoceras</i> sp.		
<i>Pseudagathiceras difuntense</i>	X	X
<i>Pseudogastrioceras haacki</i>	X	X
<i>Pseudogastrioceras roadense</i>		X
<i>Pseudagathiceras spinosum</i>		X
<i>Pseudogastrioceras</i> sp.		
<i>Stacheoceras gemmellaroi</i>	X	
<i>Stacheoceras toumanskyae</i>	X	X
<i>Stearoceras</i> sp.	X	
<i>Strigogoniatites kingi</i>		X
<i>Syrdenites</i> sp.	X	X
<i>Timorites schucherti</i>		X
<i>Timorites</i> sp.		
<i>Titanoceras</i> sp.	X	
<i>Waagenoceras dieneri</i>	X	
<i>Waagenoceras guadalupense</i>	X	
<i>Xenodiscites waageni</i>	X	
<i>Tentaculites</i> sp. (Tentaculitida)		X
<i>Myalina</i> aff. <i>M. permiana</i> (Bivalvia)	X	
<i>Anisopyge perannulata</i> (Trilobita)	X	
<i>Ditomopyge</i> cf. <i>D. whitei</i> (Trilobita)	X	
<i>Babylonites acutus</i> (Gasteropoda)	X	
<i>Parspaniocrinus</i> cf. <i>P. beinerti</i> (Crinoidea)	X	
<i>Chaunactis</i> sp. (Demospongiae)	X	X