



Briozoarios del Orden Fenestrída, Pensilvánico de la Formación Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca; consideraciones paleoambientales

Sergio González-Mora^{*,1}, Francisco Sour-Tovar¹

¹Museo de Paleontología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 México, D.F., México.

*gioser@ciencias.unam.mx

Resumen

Se describen cinco formas de briozoarios del orden Fenestrída presentes en rocas pensilvánicas de la Formación Ixtaltepec: *Rectifenestella* sp. de la familia Fenestellidae, y *Polyporella* sp., *Polypora* sp., *Penniretepora* sp. 1 y *Penniretepora* sp. 2, de la familia Acanthocladiidae. La presencia de estos géneros es coherente con las afinidades paleobiogeográficas que han sido propuestas en estudios previos y que han señalado fuertes similitudes de la fauna carbonífera de Santiago Ixtaltepec con faunas contemporáneas de la región del *Mid-Continent*, centro-este de Estados Unidos. El hallazgo de los taxones descritos en los niveles API-6 y API-7, parte media-alta de la Formación Ixtaltepec, establece su presencia por primera vez en el Pensilvánico de México, cuya edad fue asignada previamente por la presencia de diversos grupos de braquiópodos. La morfología de las colonias de briozoarios descritas en este estudio nos indica un paleoambiente de depósito de tipo periarrecifal, con baja energía, fondo lodoso, bien iluminado y con aguas cálidas y someras.

Palabras clave: briozoarios, Fenestrída, paleoambientes, Pensilvánico, Oaxaca, México.

Abstract

Five bryozoan forms of the order Fenestrída, found in Pennsylvanian rocks of Ixtaltepec Formation, are described: *Rectifenestella* sp. (Fenestellidae) and *Polyporella* sp., *Polypora* sp., *Penniretepora* sp. 1 and *Penniretepora* sp. 2 (Acanthocladiidae). The presence of these genera is coherent with paleobiogeographic affinities that have been proposed in previous studies and that have reported strong similarities between Carboniferous faunas of Santiago Ixtaltepec and contemporary faunas from the Mid-Continent region of the central eastern United States. The discovery of the taxa described herein in levels API-6 and API-7, middle-upper part of Ixtaltepec Formation, establishes for the first time their presence in the Pennsylvanian of Mexico, age previously dated by the presence of several groups of brachiopods. The morphology of the bryozoans colonies described in this study indicates a paleoenvironment of deposit of periarrecifal type, with low energy, muddy bottom, well lit, with warm and shallow waters.

Keywords: bryozoans, Fenestrída, paleoenvironments, Pennsylvanian, Oaxaca, Mexico.

1. Introducción

Los briozoarios son un grupo de organismos coloniales, sésiles y principalmente marinos; siendo uno de los taxa más abundantes y diversos de invertebrados, constituyen desde el Ordovícico hasta el Reciente un componente importante de las comunidades marinas (Boardman *et al.*, 1983; McKinney y Jackson, 1991). A pesar de que los briozoarios son un Phylum de invertebrados relativamente abundante y común en diversas localidades fosilíferas mexicanas y que son fuente importante de información paleoambiental, son muy escasos los trabajos que se han realizado sobre estos y en su mayoría únicamente se menciona la presencia de algunos grupos y carecen de información taxonómica precisa. En particular para el Paleozoico de México, Aguilera (1897) y Böse (1905) reportan la presencia, con duda, del género *Fenestella* en el Pérmico medio del área del Chicomuselo, Chiapas; Mülleried y colaboradores (1941) incluyen en su listado a *Fenestella* cf. *F. capitansensis* de la localidad de Todos Santos, en Chiapas y González-León (1986) reporta los géneros del Pensilvánico *Cyclotrypa* y *Prismopora* para la Formación Horquilla, en Sonora. No existiendo otros reportes de briozoarios para el Paleozoico superior de México, cabe mencionar que para el territorio mexicano se tiene el registro más antiguo de briozoarios a nivel mundial, estos provienen del Cámbrico Superior (Furongiano) de la Formación Tiñú en la localidad del Río las Salinas, al norte de Nochixtlán, Oaxaca (Landing *et al.*, 2010); esta mención ha sufrido diversas críticas y se tienen dudas en cuanto a que el material descrito represente verdaderos briozoarios (Taylor y Sendino, 2010). Previo al presente trabajo, para la Formación Ixtaltepec se han desarrollado dos trabajos en donde se utilizan especímenes de briozoarios, analizando someramente la morfología de las colonias, para realizar estudios paleoecológicos y paleoambientales (Morales-Soto, 1984; Ortiz-Lozano, 1996).

2. Área de estudio y estratigrafía

La región de Santiago Ixtaltepec se distingue por presentar una de las sucesiones de rocas paleozoicas más completa de México, en la que se han identificado rocas de edad cámbrico-ordovícicas, misisípicas y pensilvánicas que han sido descritas como las formaciones Tiñú, Santiago e Ixtaltepec respectivamente y de las que existen diversos afloramientos en localidades del municipio de Nochixtlán. La sección tipo de la Formación Ixtaltepec aflora aproximadamente a 16 km al noreste del poblado de Asunción Nochixtlán y a 500 m al norte del poblado de Santiago a una altitud aproximada de 2300 msnm (Figura 1).

Las rocas paleozoicas se encuentran sobre el denominado Complejo Oaxaqueño, compuesto de rocas precámbricas de tipo pegmatita, esquistos, paragneis y ortogneis con edades de 900 a 1100 Ma (Fries *et al.*, 1962; Solari *et al.*, 2003). La unidad paleozoica más antigua, la Formación Tiñú

(Pantoja-Alor y Robison, 1967), está compuesta por un Miembro Inferior Calcáreo caracterizado por una alternancia de caliza con lutita con abundantes trilobites del Cámbrico Superior (Furongiano) (Robison y Pantoja-Alor, 1968) y un Miembro Superior Lutítico en el que se ha reportado la presencia de graptolitos del Ordovícico Inferior (Sour-Tovar y Buitrón-Sánchez, 1987; Landing *et al.*, 2007); para la Formación Tiñú también se ha referido la presencia de gasterópodos (Yochelson, 1968), cefalópodos (Flower, 1968), braquiópodos linguliformes (Streng *et al.*, 2011) y briozoarios (Landing *et al.*, 2010). La sucesión carbonífera se compone de las formaciones Santiago (unidad informal por homonimia) e Ixtaltepec, que en su descripción original fueron asignadas respectivamente al Misisípico Inferior y Pensilvánico Medio (Robison y Pantoja-Alor, 1968; Pantoja-Alor, 1970). De acuerdo a Pantoja-Alor (1970) la formación Santiago sobreyace en discordancia angular a la Formación Tiñú, posee un espesor de 165 m en su sección tipo y se divide en dos miembros, el inferior calcáreo con intercalaciones de lutita y margas, y el superior lutítico con intercalaciones de arenisca calcárea en su parte baja y dominancia de arenisca desde la parte media. Estudios posteriores señalan que las rocas del miembro inferior son de edad osageana (Misisípico Inferior) (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000; Navarro-Santillán *et al.*, 2002) y una fauna de cefalópodos que se ha encontrado en el miembro superior lo ubican en el Merameciano (Misisípico Medio) (Castillo-Espinoza *et al.*, 2010). La formación Santiago subyace transicionalmente a los clásticos basales de la Formación Ixtaltepec, unidad que en su sección tipo del Arroyo de las Pulgas presenta un espesor de 430 m; la base está compuesta por limolita, siguiendo con intercalaciones de lutita y arenisca calcárea de grano fino, posteriormente se encuentran capas delgadas de calcarenita seguidas de lutita arenosa e intercalaciones de arenisca, por encima se encuentra una alternancia de capas gruesas de lutita con capas delgadas de arenisca; finalmente se presenta lutita arenosa delimitada por estratos de arenisca de grano fino y limolita, encontrando material intrusivo de roca ígnea a manera de estratos intercalados con la lutita arenosa. Sobreyaciendo discordantemente a la Formación Ixtaltepec, se encuentra la Formación Yododeñe, compuesta por un conglomerado con clastos calcáreos y cuya edad se asigna entre el Pérmico Superior y el Jurásico Inferior (Flores de Dios *et al.*, 2000); sobre esta formación se observan rocas calcáreas de edad cretácica (Pantoja-Alor, 1970).

Para el análisis paleontológico de la Formación Ixtaltepec se han ubicado ocho niveles estratigráficos, caracterizados por su contenido fosilífero, y que han sido denominados API-1 a API-8; el acrónimo API significa Arroyo de las Pulgas, Ixtaltepec, y hace referencia a la ubicación de la sección medida. El material estudiado en el presente trabajo se colectó en dos localidades donde aflora la Formación Ixtaltepec: el "Arroyo de Las Pulgas", donde se ubica la sección tipo, en las coordenadas 17° 30' - 17° 35' N, 97° 05' - 97° 10' W y la localidad nombrada

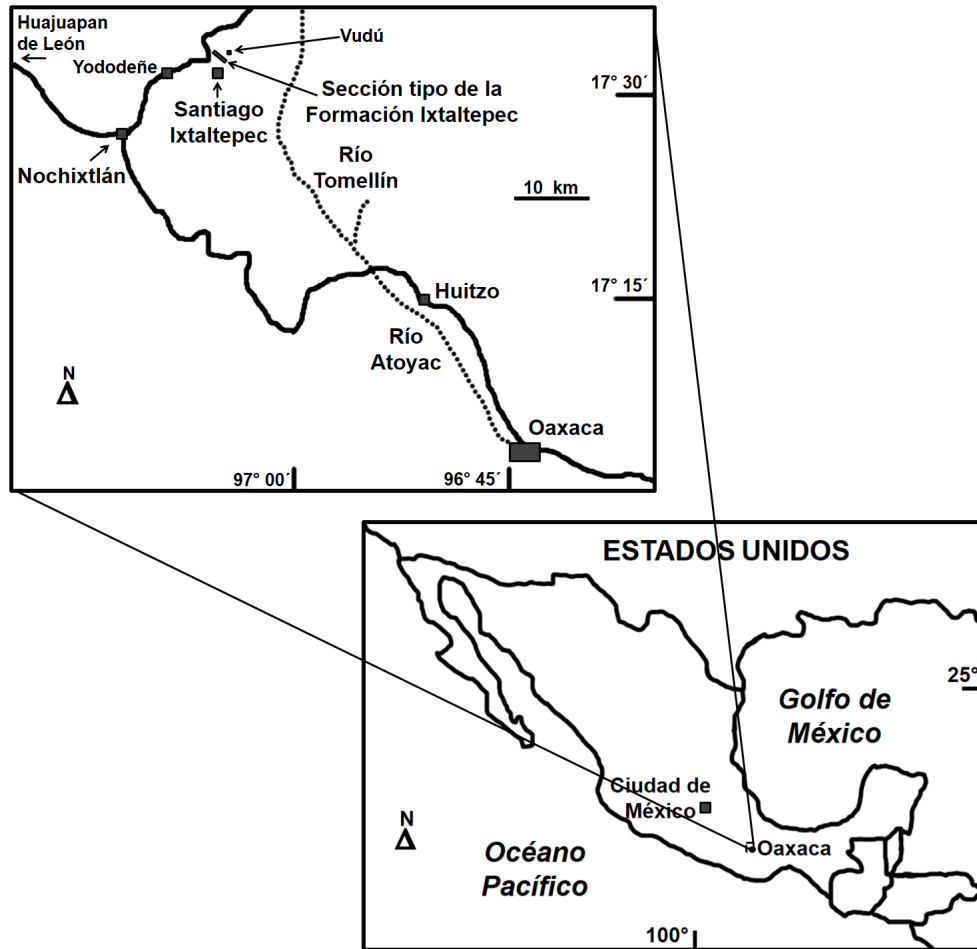


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

“Vudú” que se encuentra a 17° 33' N, 97° 06' W. Con base en el contenido fósil, principalmente la diversidad de especies de braquiópodos, y la similitud en la sucesión de capas estratigráficas, los niveles de la localidad “Vudú”, en que se ha colectado parte del material estudiado, se correlacionan con los niveles API-6 y API-7 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec. De acuerdo a ello, todo el material proviene de las unidades API-6 y/o API-7. La Figura 2 ilustra la sección estratigráfica de la región de Santiago Ixtaltepec.

3. Paleontología Sistemática

La clasificación que se siguió a nivel de orden es la propuesta de Boardman y colaboradores (1983). Para la clasificación de familias y géneros dentro del orden Fenestrída se siguió la propuesta de Morozova (2001). El género *Penniretepora* se ubica en la familia Acanthocladiidae siguiendo la propuesta de Wyse-Jackson (2011). Todos los ejemplares estudiados se han conservado autigénicamente, son moldes en bajo o alto relieve que permiten analizar los rasgos que se describen pero no se

conservaron los caracteres diagnósticos que se utilizan para determinaciones a nivel de especie. El material estudiado se encuentra depositado en las colecciones del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, con el acrónimo FCMP seguido por el número de registro.

Phylum Bryozoa Ehrenberg, 1831
 Clase Stenolaemata Borg, 1926
 Orden Fenestrída Elias & Condra, 1957
 Familia Fenestellidae King, 1849
 Género *Rectifenestella* Morozova, 1974
 Especie Tipo: *Fenestella medvedkensis* Schulga-Nesterenko, 1951

Rectifenestella sp.
 Figuras 3a-c

Descripción. Colonia reticulada con ramas rectas y curvas unidas por medio de disepimentos y frecuentemente con bifurcaciones. Los autozoecios están dispuestos en dos hileras alternadas sobre las ramas, el número de hileras aumenta a tres al momento de la bifurcación. Las fenestras son ovaladas y los autozoecios tienen forma pentagonal

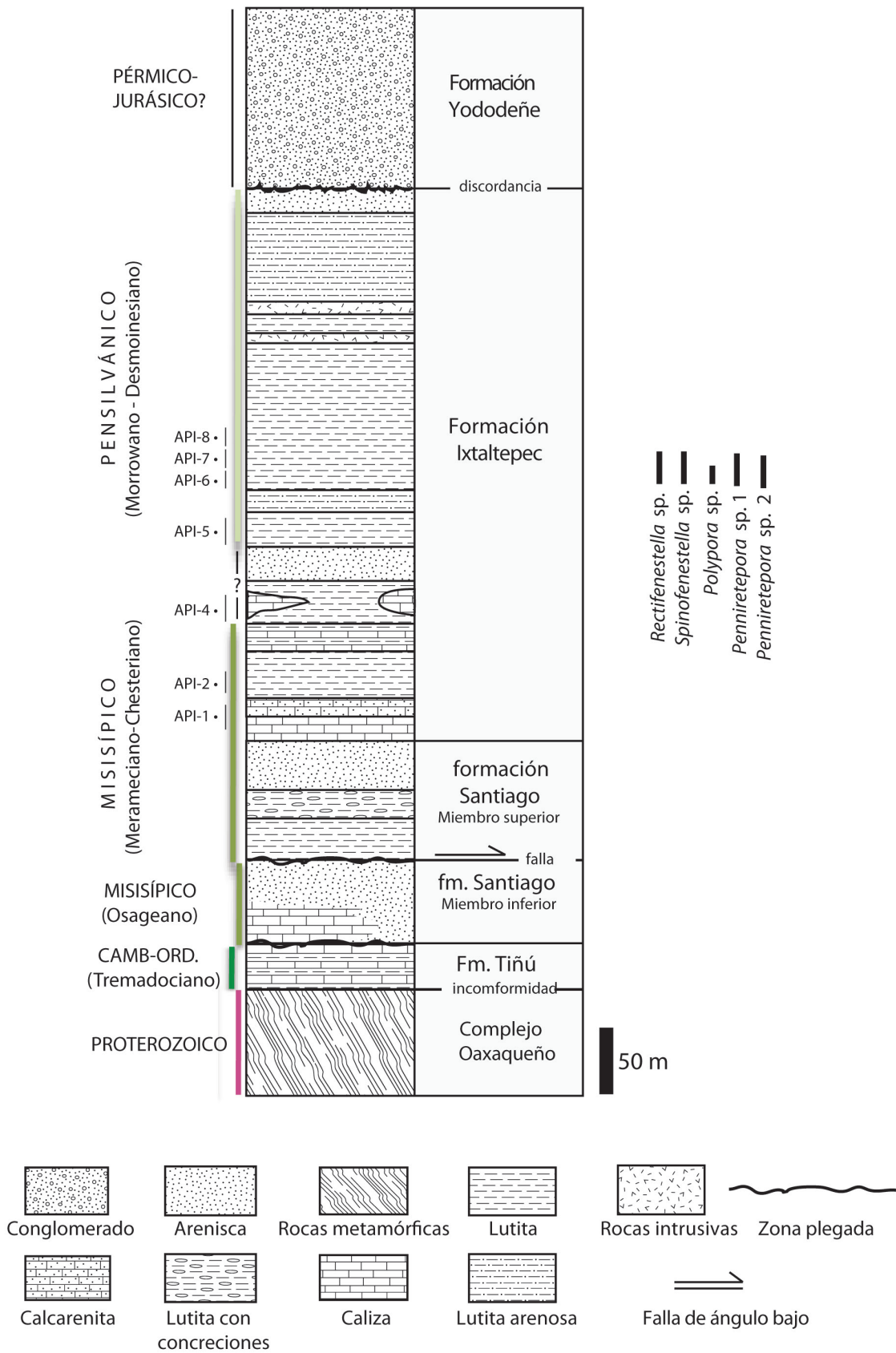


Figura 2. Columna estratigráfica de la región paleozoica de Santiago Ixtaltepec. Las barras que siguen a los nombres de los géneros de briozoarios estudiados representan los niveles estratigráficos en que han sido recolectados.

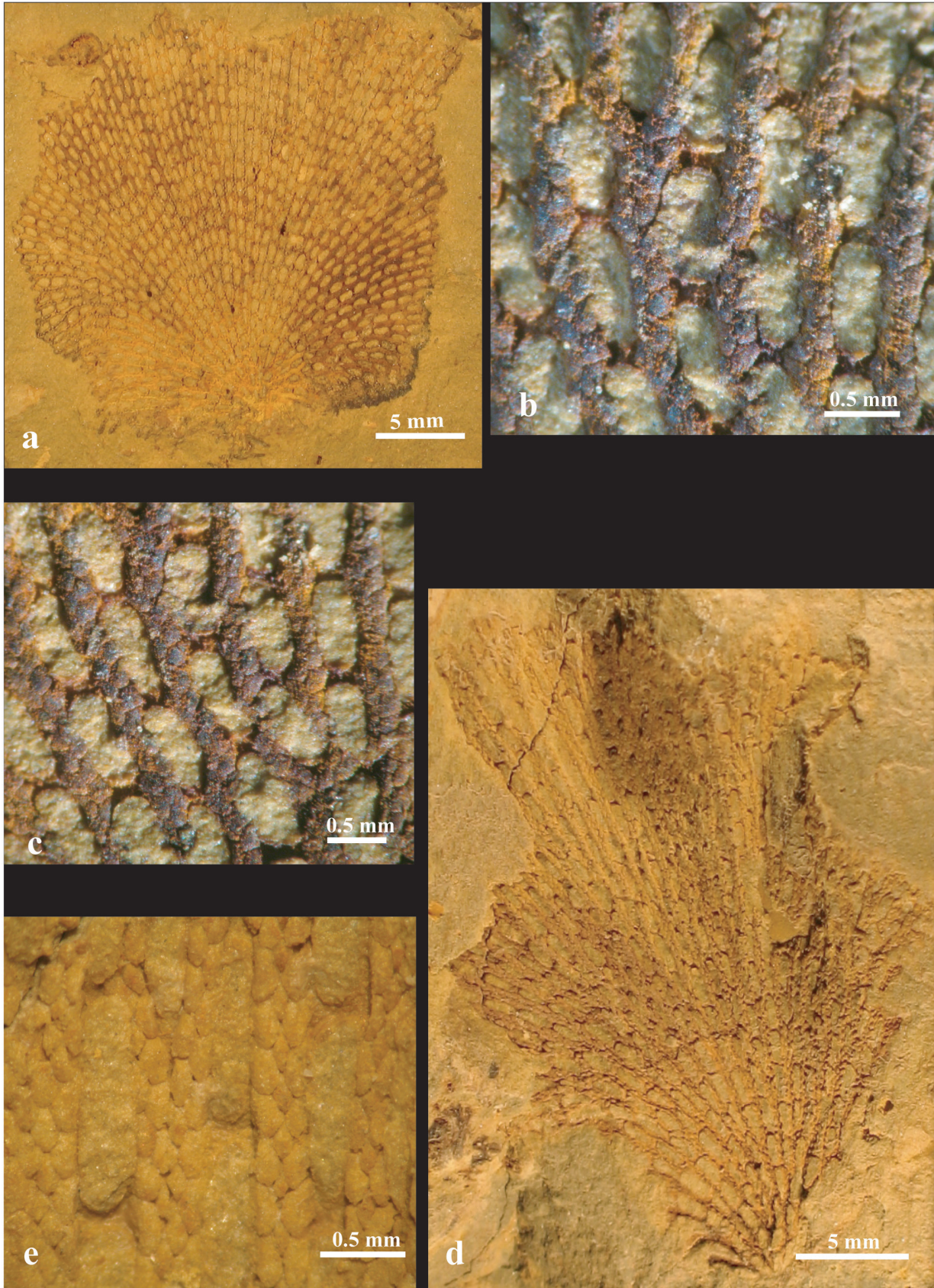


Figure 3. a-c. *Rectifenestella* sp. (ejemplar FCMP-1008): a. morfología del zoario; b,c. patrón de ramificación y forma de las fenestras y autozoecios; d-e. *Polyporella* sp. (ejemplar FCMP-1009): d. morfología del zoario; e. ramificación, forma de las fenestras y autozoecios. El material ilustrado fue recolectado en la localidad "Vudú", Pensilvánico de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.

pero con los bordes redondos. Las principales medidas se muestran en la Tabla 1.

Material estudiado. Cuatro colonias: especímenes FCMP-1005, FCMP-1006, FCMP-1007, FCMP-1008 (molde y contra-molde).

Ocurrencia. Ejemplares FCMP-1005, FCMP-1006, FCMP-1007, recolectados en los niveles API-6 y API-7 de localidad tipo de la Formación Ixtaltepec; el ejemplar FCMP-1008 (molde y contra-molde), recolectado en la localidad "Vudú" que se encuentra aproximadamente a 800 m al noroeste de Santiago Ixtaltepec; los niveles portadores de los briozoarios estudiados, como ya se mencionó, se correlacionan tentativamente a los niveles API-6 y API-7, de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. Los ejemplares asignados a *Rectifenestella* sp. de la Formación Ixtaltepec presentan una gran similitud morfológica y de dimensiones con *Rectifenestella concava* Gilmour y McColloch, 1995 descrita para el Viseano de la Formación Otter en Montana, que llega a presentar de dos a tres aperturas por largo de fenestra. En el material oaxaqueño, dada su preservación, no se puede apreciar si las bases de las cámaras autozoeciales presentan algún grado de concavidad, rasgo que de observarse permitiría asignar el material de Santiago Ixtaltepec a *R. concava*. *R. triserialis* (Ulrich, 1890) del Carbonífero de Kentucky que también presenta un gran parecido en la morfología general, pero posee fenestras sub-rectangulares que son menos ovaladas que las de los ejemplares oaxaqueños; dado que no se pueden apreciar caracteres superficiales de estos, es difícil profundizar en la comparación. *Rectifenestella bukhtarmensis* (Nekhoroshev, 1956) del Carbonífero Superior de Rusia se distingue por presentar un patrón de bifurcación en donde el aumento a tres hileras de autozoecios se da poco antes de la bifurcación, mientras que en los ejemplares de *Rectifenestella* sp. de Santiago Ixtaltepec la tercera hilera de autozoecios se origina justo en la bifurcación de manera similar que en *R. concava*. *Rectifenestella tenax* (Ulrich, 1888) del Carbonífero

Superior de Ohio presenta una morfología externa parecida pero los rangos de sus dimensiones son mucho menores y a diferencia de *Rectifenestella* sp. presenta dos autozoecios por largo de fenestra.

Familia Acanthocladiidae Zittel, 1880

Género *Polyporella* Simpson, 1895

Especie Tipo: *Fenestella fistulata* Hall, 1884

Polyporella sp.

Figuras 3d, 3e

Descripción. Colonia reticulada con ramas anchas y diseppimentos delgados. Las bifurcaciones de las ramas son comunes y se presentan tres hileras de autozoecios alternados; el número de hileras aumenta a cuatro antes de una bifurcación y se reduce a dos en las ramas bifurcadas. Las fenestras tienen forma de óvalos alargados a rectangulares con contorno irregular. Las cámaras zoeciales son pentagonales alargadas en las zonas con dos hileras de autozoecios; en sectores con tres o cuatro hileras, los zoecios que ocupan posiciones laterales tienden a ser pentagonales alargados, mientras que los situados en hileras centrales son hexagonales o romboidales. Las principales medidas se muestran en la Tabla 2.

Material estudiado. Una colonia: espécimen FCMP-1009.

Ocurrencia. Ejemplar FCMP-1009, recolectado en la localidad "Vudú", se encuentra aproximadamente a 800 m al noroeste de Santiago Ixtaltepec; los niveles portadores de los briozoarios estudiados se correlacionan tentativamente a los niveles API-6 y API-7, de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. *Polyporella helgersoni* Snyder y Gilmour, 2006, reportada para el Pérmico del Noreste de Nevada, difiere del material oaxaqueño en que presenta de tres a seis hileras de autozoecios en las ramas, de tres a ocho aperturas por largo de fenestra y la forma de las cámaras zoeciales es ovalada. *Polyporella fistulata* descrita por Hall (1884)

Tabla 1. Medidas de *Rectifenestella* sp. : N = número de medidas; X = media; SD = desviación estándar; CV = coeficiente de variación; MÍN = mínimo valor; MÁX = máximo valor.

	N	X	SD	CV	MÍN	MÁX
Ancho de las ramas, mm	20	0.25	0.032	12.8	0.2	0.34
Ancho de los diseppimentos, mm	20	0.16	0.045	27.9	0.09	0.26
Ancho de las fenestras, mm	20	0.28	0.057	20.3	0.2	0.38
Largo de las fenestras, mm	20	0.7	0.139	19.9	0.42	1.02
Ancho de autozoecio, mm	20	0.13	0.023	17.7	0.09	0.17
Distancia centro a centro de diseppimentos, mm	20	0.55	0.071	13	0.4	0.66
Distancia centro a centro de las ramas, mm	20	0.52	0.079	15.1	0.39	0.67
Aperturas por largo de fenestra	20	3.45	0.51	14.8	3	4

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

	N	X	SD	CV	MÍN	MÁX
Ancho de las ramas, mm	20	0.38	0.092	24.4	0.27	0.59
Ancho de los diseptos, mm	20	0.11	0.017	15.8	0.08	0.15
Ancho de las fenestras, mm	20	0.31	0.053	17.2	0.21	0.42
Largo de las fenestras, mm	20	1.34	0.114	8.5	1.13	1.56
Distancia centro a centro de diseptos, mm	20	0.66	0.117	17.8	0.44	0.84
Distancia centro a centro de las ramas, mm	20	0.64	0.129	20.3	0.42	0.89
Ancho de los autozoocios, mm	20	0.15	0.037	24.9	0.1	0.21
Aperturas por largo de fenestra	20	3.85	0.813	21.1	3	5

como *Fenestella fistulata* para el Devónico Medio del Grupo Hamilton en Nueva York, se distingue de *Polyporella* sp. por la presencia de fenestras con una elevación hexagonal y las ramas poseen de dos a tres hileras de autozoocios, en su descripción no incluye la forma de las cámaras zoeciales. Dada la preservación del material no es posible realizar una comparación más detallada.

Género *Polypora* M'Coy, 1844

Especie tipo: *Polypora dendroides* M'Coy, 1844

Polypora sp.
Figuras 4a, 4b

Descripción. Colonia reticulada con ramas unidas por medio de diseptos y que se bifurcan frecuentemente. Los autozoocios tienen un arreglo en tres o cuatro hileras sobre las ramas, pocas ramas sólo tienen dos hileras. Las cámaras autozoeciales tienen forma romboidal con contornos redondeados. Las fenestras en su mayoría presentan una forma oval elongada, algunas son semi-circulares o con contorno irregular. Las principales medidas se muestran en la Tabla 3.

Material estudiado. Una colonia: espécimen FCMP-1010, donde se puede apreciar las cámaras autozoeciales pero sin detalles de la morfología externa de la colonia.

Ocurrencia. Nivel API-6 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec, 500 m al norte del poblado de Santiago Ixtaltepec.

Discusión. *Polypora aestacelia* Moore, 1929 del Pensilvánico del norte de Texas difiere de *Polypora* sp. de la Formación Ixtaltepec por presentar ramas y diseptos más delgados, fenestras de menor tamaño y autozoocios que se distribuyen en cuatro a seis hileras longitudinales sobre sus ramas; de estos ejemplares se desconoce la forma de los autozoocios. *Polypora dendroides* M'Coy, 1844 del Carbonífero Superior de Irlanda difiere de *Polypora* sp. en que presenta frecuentemente en sus ramas cuatro hileras de autozoocios y en algunas seis, así mismo sus autozoocios

presentan una forma hexagonal mientras los ejemplares de Santiago Ixtaltepec son romboidales. *Polypora moorei* Elias, 1937 del Pensilvánico de Kansas presenta dimensiones similares a los ejemplares oaxaqueños, así como el mismo número de hileras de autozoocios sobre las ramas (dos a cuatro), pero difiere en que presenta de seis a siete autozoocios por largo de fenestra mientras que los ejemplares de *Polypora* sp. poseen de tres a cinco.

Género *Penniretepora* d'Orbigny, 1849

Especie tipo: *Retepora pluma* Phillips, 1836

Penniretepora sp. 1
Figuras 4c-e

Descripción. Rama central con ramas secundarias en posiciones aproximadamente opuestas. El ancho de la rama central es de 0.57 – 0.62 mm, en las secundarias es de 0.37 – 0.48 mm. Los autozoocios son pentagonales, presentan aperturas circulares, ligeramente ovaladas, están dispuestos en dos hileras tanto en la rama central como en la secundaria, las ramificaciones se repiten cada tres aperturas. Las ramas secundarias tienen una longitud promedio de 1.02 mm; el ángulo inferior de la bifurcación de las ramas secundarias es de 47° – 60°. No se presentan ramas terciarias. La superficie de las ramas laterales presenta de cinco a seis estrías y la rama central siete. Las principales medidas se muestran en la Tabla 4.

Material estudiado. Molde y contra-molde de una colonia: espécimen FCMP-1011.

Ocurrencia. Ejemplar FCMP-1011, recolectado en la localidad "Vudú", aproximadamente a 800 m al noroeste de Santiago Ixtaltepec; el nivel portador de este ejemplar se correlaciona tentativamente a los niveles API-6 y API-7, de edad pensilvánica, de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec.

Discusión. Los briozoarios descritos como *Penniretepora* poseen autozoocios que pueden ser rectangulares, pentagonales o semi-hexagonales; en sección

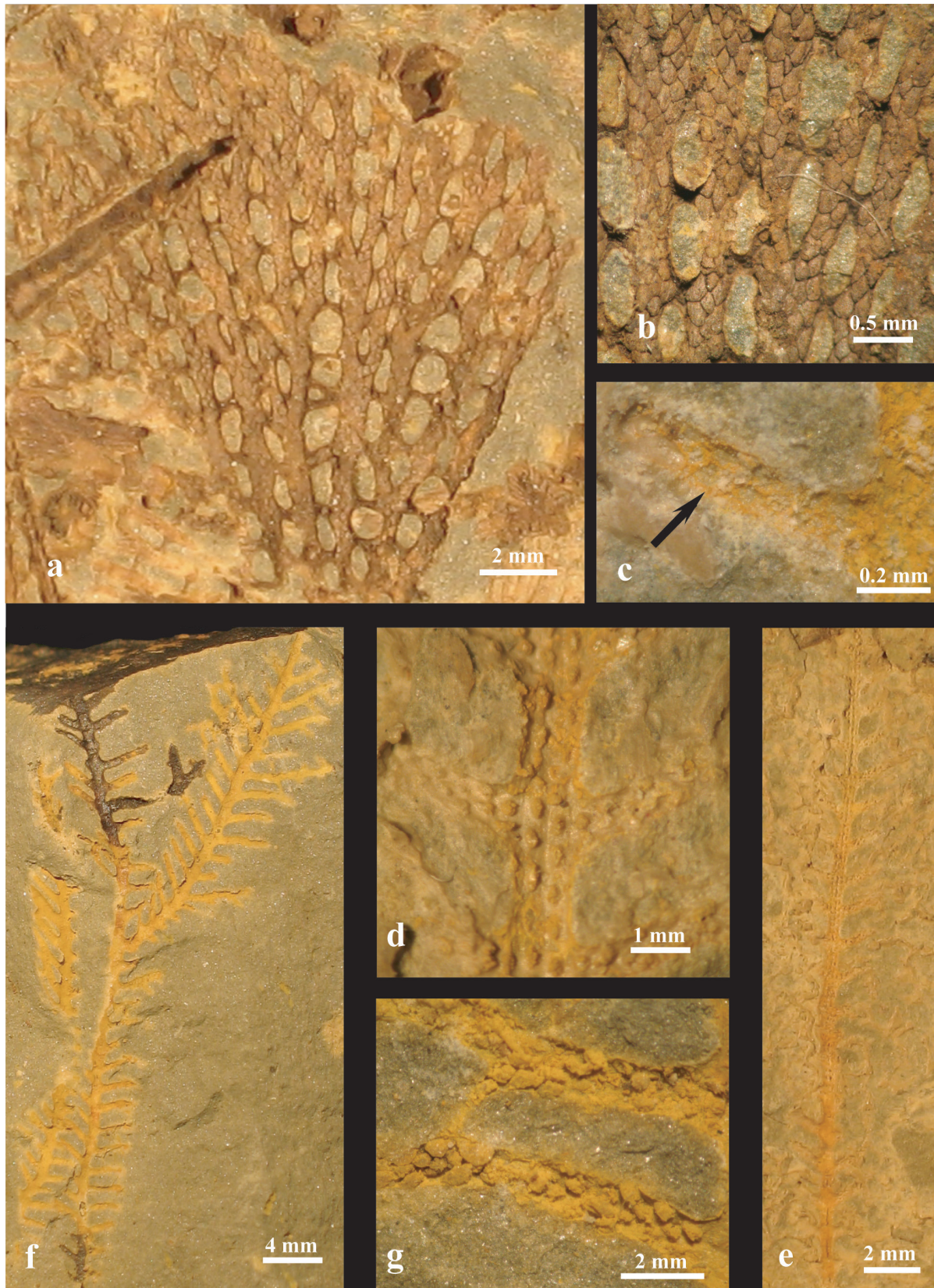


Figure 4. a-b. *Polypora* sp. (ejemplar FCMP-1010): a. morfología del zoario; b. ramificación, fenestras y forma de los autozoecios; c-e. *Penniretepora* sp. 1 (ejemplar FCMP-1011): c. la flecha señala las cámaras zoeciales de forma pentagonal, d. rama principal y secundarias, marcas de las aperturas, e. morfología del zoario; f-g. *Penniretepora* sp. 2 (ejemplar FCMP-1012): f. morfología del zoario; g. ramas secundarias y autozoecios. El material ilustrado fue recolectado en la localidad "Vudú", a excepción del ejemplar de *Polypora* sp. (FCMP-1010), encontrado en el nivel API-6 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec; ambas localidades del Pensilvánico de la región de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.

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

	N	X	SD	CV	MÍN	MÁX
Ancho de la rama, mm	21	0.55	0.143	26.2	0.2	0.79
Ancho de diseipimento, mm	21	0.2	0.05	24.61	0.14	0.32
Ancho de las fenestras, mm	21	0.39	0.146	37.17	0.22	0.73
Largo de las fenestras, mm	20	0.97	0.095	9.71	0.81	1.19
Ancho de los autozoocios, mm	20	0.14	0.02	14.9	0.1	0.17
Aperturas por largo de fenestra	20	3.6	0.754	20.94	3	5

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

	N	X	SD	CV	MÍN	MÁX
Ancho rama principal, mm	2	0.59	0.035	5.9	0.57	0.62
Ancho ramas laterales, mm	10	0.44	0.039	8.8	0.37	0.48
Ancho de aperturas, mm	10	0.08	0.017	20.1	0.06	0.11
Espacio de aperturas a lo largo de las ramas, mm	10	0.19	0.016	8.5	0.17	0.23
Ancho de los autozoocios, mm	6	0.13	0.009	7.1	0.13	0.15
Espacio centro a centro de las ramas, mm	10	1.01	0.114	11.2	0.79	1.24
Ángulo de divergencia de las ramas laterales	10	56.4	3.921	6.9	47	60

tangencial media pueden presentar o carecer de hemiseptos y estructuras superficiales como quillas y nodos. Estas características, basadas en la microestructura, indican la naturaleza polifilética del género (Ernst, 2001) y ello implica la necesidad de realizar una revisión profunda de la sistemática de este taxón.

Debido a las condiciones de preservación del material de Santiago Ixtaltepec, no es posible observar con suficiente claridad la morfología de los zoocios, por lo que su asignación al género *Penniretepora* está basada fundamentalmente en los rasgos de morfología externa expuesta, entre ellos la presencia de frecuentes ramas secundarias, no conectadas entre sí y que no forman fenestras, así como dos hileras de autozoocios tanto en la rama principal como en las secundarias.

Penniretepora sp. 1 posee una morfología muy similar a *Penniretepora ardmorensis* Elias, 1957 del Misisípico Superior de Oklahoma pero se distingue en la forma de los autozoocios que son pentagonales mientras que en *P. ardmorensis* son triangulares. La descripción de Elias (1957) carece de medidas por lo que no se comparó en ese aspecto; *Penniretepora pustulosa* Moore, 1929 del Pensilvánico de la Formación Graham en Texas, difiere de *Penniretepora* sp. 1 en que es de menor tamaño, presenta un ángulo de divergencia de las ramas secundarias menor y sus aperturas son piriformes mientras que en los ejemplares oaxaqueños son circulares; *Penniretepora trilineata* Meek, 1872 var. *texana* Moore, 1929 descrita para el Pensilvánico del norte de Texas presenta aperturas circulares cuyo tamaño está

en el rango de *Penniretepora* sp. 1 pero difiere en que las ramas de *P. trilineata* var. *texana* son de menor tamaño y su superficie es granulosa. De la misma manera, los ejemplares oaxaqueños difieren en dimensiones con *Penniretepora oculata*, descrita por Moore (1929) como *Pinnatopora oculata*, del Pensilvánico de la Formación Graham, Texas y no presenta gránulos en su superficie.

Penniretepora sp. 2
Figuras 4f, 4g

Descripción. Rama central con ramas secundarias divergentes y muy frecuentes. El ancho de la rama central es de 0.59 – 0.85 mm, el de las secundarias es de 0.26 – 0.39 mm. Los autozoocios son pentagonales y ligeramente ovalados; están dispuestos en dos hileras tanto en la rama central como en la secundaria; entre dos ramas vecinas se presentan sólo dos autozoocios. Las ramas secundarias tienen una longitud promedio de 1.9 mm; el ángulo inferior de divergencia de las ramas secundarias es de 60° – 80°; algunas ramas secundarias alcanzan un desarrollo notablemente mayor de lo habitual y poseen ramas subordinadas de tercer y cuarto orden. En la superficie de las ramas laterales se observan de ocho a diez estrías y nueve en la rama central. Las principales medidas se muestran en la Tabla 5.

Material estudiado. Una colonia: FCMP 1012 (molde y contra-molde).

Ocurrencia. El ejemplar analizado, se recolectó en la

Tabla 5. Medidas de *Penniretepora* sp. 2 (mismas abreviaturas de la Tabla 1).

	N	X	SD	CV	MÍN	MÁX
Ancho rama principal, mm	3	0.68	0.147	21.6	0.59	0.85
Ancho ramas laterales, mm	10	0.32	0.041	12.9	0.26	0.39
Ancho de aperturas, mm	10	0.07	0.014	19.4	0.06	0.1
Espacio de aperturas a lo largo de las ramas, mm	10	0.29	0.096	33.3	0.17	0.43
Ancho de los autozoecios, mm	10	0.12	0.02	16.2	0.09	0.16
Espacio centro a centro de las ramas, mm	10	1.2	0.249	20.7	0.8	1.52
Ángulo de divergencia de las ramas laterales	10	68.2	6.25	9.1	60	80

localidad “Vudú”, aproximadamente a 800 m al noroeste de Santiago Ixtaltepec; se correlaciona tentativamente a los niveles API-6 y API-7 de la sección tipo de la Formación Ixtaltepec. Otros ejemplares, en mal estado de preservación, fueron encontrados en los niveles API-6 y API-7 de la sección tipo.

Discusión. Los ejemplares de *Penniretepora* sp. 2 de la Formación Ixtaltepec se asignaron al género *Penniretepora* por presentar dos hileras de autozoecios tanto en la rama principal como en las secundarias y carecer de fenestras así como por la morfología pentagonal de los autozoecios. *Penniretepora* sp. 2 difiere de *Penniretepora* sp. 1, reportada en este mismo trabajo, por presentar ángulos de divergencia de las ramas mayores, mayor espaciado entre aberturas zoeciales a lo largo de una rama y cámaras zoeciales ligeramente más ovaladas.

Penniretepora sp. 2 presenta una gran semejanza morfológica con los ejemplares de *Penniretepora pseudotrilineata* Ceretti, 1963 reportados por Ernst y Minwegen (2006) para el Carbonífero Superior del norte de España, también coinciden sus ángulos de divergencia de las ramas secundarias y la forma pentagonal de los autozoecios, pero difieren en que *P. pseudotrilineata* presenta dos a tres aperturas entre dos ramas secundarias vecinas, tiene ramas más anchas y el espacio entre las aperturas a lo largo de las ramas es ligeramente mayor que en los ejemplares de *Penniretepora* sp. 2. Los ejemplares del Pensilvánico de la Formación Graham asignados por Moore (1929) a *Penniretepora trilineata* var. *texana*, de los que se desconoce su morfología interna, presentan estrías longitudinales en su superficie reversa al igual que *Penniretepora* sp. 2, pero difieren por presentar una superficie granulosa que no se observa en el material de Oaxaca.

4. Discusión y Conclusiones

Los briozoarios del Carbonífero Superior presentan tasas bajas de aparición y muchas especies tienen amplias distribuciones espaciales y temporales (Ross, 1981; Ernst y Minwegen, 2006); este es el caso de los briozoarios descritos en este trabajo en donde los géneros que se describen son

considerados cosmopolitas y por ello son de poca utilidad para establecer afinidades con otras localidades. En el caso de las faunas previamente descritas para la Formación Ixtaltepec, como son bivalvos, crinoideos y braquiópodos (Sour-Tovar, 1994; Quiroz-Barroso y Sour-Tovar, 1995; Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998; Navarro-Santillán *et al.*, 2002; Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004; Torres-Martínez *et al.*, 2008; Villanueva-Olea *et al.*, 2011; Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012), en general se ha determinado que son muy similares, a niveles de género y especie, a las que han sido reportadas para localidades del Carbonífero de la región centro-este de Estados Unidos, denominada *Mid-Continent* y con ello se ha postulado la existencia durante el Carbonífero de un mar epicontinental que cubrió la región del *Mid-Continent* y que se extendía por lo menos hasta el sureste de México. Los géneros de briozoarios ahora descritos también se han referido para diversas localidades del *Mid-Continent* (Moore, 1929; Elias, 1937, 1957; Simonsen y Cuffey, 1980) y su hallazgo en Oaxaca es coherente con las ideas paleobiogeográficas que se han señalado previamente.

La distribución temporal de los géneros descritos en este trabajo es relativamente amplia; *Rectifenestella*, *Polyporella* y *Polypora* han sido reportados en localidades con edades que abarcan del Devónico al Pérmico y *Penniretepora* con edades del Silúrico al Pérmico (Morozova, 2001). Ello implica que su presencia en los niveles superiores de la Formación Ixtaltepec, niveles API-6 y API-7, no es indicativa de cierta edad; sin embargo, es importante señalar su asociación con taxa referida para los mismos niveles y que establece una edad del Morrowano-Desmoinesiano (Pensilvánico Inferior-Medio). Entre la fauna que marca la edad pensilvánica de los niveles fosilíferos se encuentran los braquiópodos *Neochonetes granulifer* (Sour-Tovar y Martínez-Chacón, 2004), *Neospirifer dunbari* (Torres-Martínez *et al.*, 2008), *Linoproductus platyumbonus* y *Echinaria knighti* (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012) y diversas especies de bivalvos (Quiroz-Barroso y Perrilliat, 1998). Con esta información es posible establecer, por primera vez, la presencia en el Paleozoico de México de los géneros de briozoarios que se describen.

Los briozoarios aportan información bastante precisa de

las condiciones paleoambientales, ya que el desarrollo de la morfología de las colonias no depende solamente de factores intrínsecos, como su variabilidad genética, sino también de las condiciones del medio entre las que están la energía hidráulica, la profundidad, y la distribución y tipo de sustrato (Aguirre, 2009). Los briozoarios fenestrados como cualquier otro grupo de organismos, incluyen representantes que se adaptaron a diferentes tipos de ambientes. Aunque muchas formas se adaptaron a condiciones de aguas tranquilas, otros se adaptaron a fondos turbulentos e inclusive podían sobrevivir en áreas de alta energía (McKinney y Gault, 1980). El estudio paleoambiental realizado por McKinney y Gault (1980) con briozoarios fenestrados del Misisípico del este de Estados Unidos, asocia algunos géneros con condiciones ambientales específicas: *Fenestella* (*sensu lato*), correspondiente a los géneros *Rectifenestella* y *Polyporella*, se asocia a zonas de energía de moderadamente alta a baja, cerca de los bancos de arena y hasta zonas protegidas con fondos lodosos. En el mismo trabajo se asocia a *Polypora* a zonas de energía moderada a baja, cerca de los bancos de arena y a *Penniretepora* la confinan a zonas protegidas de baja energía con fondos lodosos. Con base en esta propuesta, la asociación de los géneros de briozoarios presentes en la Formación Ixtaltepec, puede ser un indicativo de que las unidades API-6 y API-7 de la formación se depositaron en un ambiente de tipo periarrecifal de baja energía, con fondo lodoso, bien iluminado, con aguas cálidas y somero pero más profundo que las unidades inferiores de la Formación Ixtaltepec. Esta misma tendencia se aprecia con la distribución de braquiópodos productidos (Torres-Martínez y Sour-Tovar, 2012) que son más abundantes en aguas tranquilas y someras (Fürsich y Hurst, 1974).

Agradecimientos

A Leonora Martín Medrano, Daniel Navarro Santillán, y Sara A. Quiroz Barroso por su apoyo en las labores de prospección, colecta de material fósil y obtención de datos sedimentológicos y estratigráficos durante las visitas a las localidades de estudio. Gracias por los consejos y ayuda en la obtención de material bibliográfico a Patrick Wyse Jackson, Andrej Ernst y Hans Arne Nakrem. Agradecimientos especiales a las observaciones y correcciones realizadas por los árbitros Juan Luis Suárez Andrés y Ana Bertha Villaseñor Martínez, sin lugar a dudas mejoraron sustancialmente el contenido de este manuscrito. El trabajo de campo y la elaboración del material fotográfico fueron posible gracias al apoyo económico brindado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM a través de los proyectos PAPIIT IN213710 e IN215013.

Referencias

- Aguilera, J.G., 1897, Sinopsis de geología mexicana: Boletín del Instituto Geológico de México, 4-6, 187-250.
- Aguirre, J., 2009, Briozoos, en Martínez-Chacón M.L., Rivas P. (eds.), Paleontología de Invertebrados: España, Ediciones de la Universidad de Oviedo, 419-446.
- Boardman, R.S., Cheetham, A.H., Blake, D.B., Utgaard, J., Karklins, O.L., Cook, P.L., Sandberg, P.A., Lutaud, G., Wood, T.S., 1983, Bryozoa. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part G Revised, Volume 1. Introduction, Order Cystoporata, Order Cryptostomata: Kansas, Geological Society of America and University of Kansas, 626 p.
- Borg, F., 1926, Studies on recent cyclostomatous Bryozoa: Zoologiska Bidrag fran Uppsala, 10, 181-507.
- Böse, E., 1905, Reseña acerca de la geología de Chiapas y Tabasco: Boletín del Instituto Geológico de México, 20, 5-100.
- Castillo-Espinoza, K.M., Escalante-Ruiz, A.R., Quiroz-Barroso, S.A., Sour-Tovar, F., Navarro-Santillán, D., 2010, Nuevos invertebrados del Viseano (Missisippiano), Formación Santiago, Oaxaca, sudeste de México (Resumen), en X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología: La Plata, Argentina, Asociación Geológica Argentina, 145.
- Ceretti, E., 1963, Briozoi carboniferi della Carnia: Giornale di Geologia, Annali del Museo Geologico di Bologna, 30, 254-360.
- Ehrenberg, C.G., 1831, Animalia invertebrata exclusis insectis. Symbolae Physicae, seu Icones et descriptiones Corporum Naturalium novorum aut minus cognitorum. Pars Zoologica 4: Mittler, Berlin, 831 p.
- Elias, M.K., 1937, Stratigraphic significance of some late Paleozoic fenestrate bryozoans: Journal of Paleontology, 11, 306-334.
- Elias, M.K., 1957, Late Mississippian fauna from the Redoak Hollow Formation of southern Oklahoma: Journal of Paleontology, 31, 370-427.
- Elias, M.K., Condra, G.E., 1957, *Fenestella* from the Permian of west Texas: Geological Society of America, Memoir, 70, 1-158.
- Ernst, A., 2001, Bryozoa of the Upper Permian Zechstein Formation of Germany: Senckenbergiana lethaea, 81, 135-181.
- Ernst, A., Minwegen, E., 2006, Late Carboniferous bryozoans from La Hermida, Spain: Acta Palaeontologica Polonica, 51, 569-588.
- Flores de Dios, A., Vachard, D., Buitrón-Sánchez, B.E., 2000, La cubierta sedimentaria Pérmica Superior (Formaciones Olinalá, Ihualtepec y Yododeñe) de los terrenos Mixteco y Zapoteco (resumen): GEOS, 20, 324-325.
- Flower, R.H., 1968, Cephalopods from the Tiñú Formation, Oaxaca State, Mexico: Journal of Paleontology, 42, 804-809.
- Fries, C., Schmitter, E., Damon, P.E., Livingstone, D.E., 1962, Rocas Precámbricas de edad Grenvilliana de la parte central de Oaxaca en el Sur de México: Boletín del Instituto de Geología UNAM, 64, 45-53.
- Fürsich, F.T., Hurst, J.M., 1974, Environmental factors determining the distribution of brachiopods: Palaeontology, 17, 879-900.
- Gilmour, E.H., McColloch, M.E., 1995, Fenestrada and Rhabdomesida (Bryozoa) of the Otter Formation (Visean), central Montana: Journal of Paleontology, 69, 813-830.
- González-León, C., 1986, Estratigrafía del Paleozoico de la Sierra del Tule, noroeste de Sonora: Revista del Instituto de Geología, UNAM, 6, 117-135.
- Hall, J., 1884, Descriptions of the bryozoans of the Hamilton Group: Report of the State Geologist for the year 1883, 5-61.
- King, W., 1849, On some families and genera of corals: Annals & Magazine of Natural History, 2, 338-390.
- Landing, E., Westrop, S.R., Keppie, J.D., 2007, Terminal Cambrian and Lowest Ordovician Succession of Mexican West Gondwana: Biotas and Sequence Stratigraphy of the Tiñú Formation: Geological Magazine, 144, 909-936.
- Landing, E., English, A., Keppie, J.D., 2010, Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla-Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico): Geology, 38, 547-550.

- McKinney, F.K., Gault, H.W., 1980, Paleoenvironment of Late Mississippian fenestrate bryozoans, eastern United States: *Lethaia*, 13, 127-146.
- McKinney, F.K., Jackson, J.B.C., 1991, *Bryozoan evolution*: Chicago, University of Chicago Press, 238 p.
- M'Coy, F., 1844, A synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of the Ireland: Dublin, University Press, 207 p.
- Meek, F.B., 1872, Report on the paleontology of eastern Nebraska: United States, Government Printing Office, Washington, Final report on the United States Geological Survey of Nebraska and Portions of adjacent Territories, 81-239.
- Moore, R.C., 1929, A bryozoan faunule from the Upper Graham Formation, Pennsylvanian, of north central Texas: *Journal of Paleontology*, 3, 1-27, 121-156.
- Morales-Soto, S., 1984, Estudio paleoecológico del Paleozoico Superior (Pensilvánico) de Santiago Ixtaltepec, Oaxaca: Distrito Federal, México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 57 p.
- Morozova, I.P., 1974, Reviziya roda *Fenestella*: *Paleontologicheskij Zhurnal*, 2, 54-67.
- Morozova, I.P., 2001, Mshanki otryada Fenestellida (morfologiya, sistema, filogeniya, istoricheskoe razvitiye): *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Rossijskoi Akademii Nauk*, 277, 1-176.
- Mülleried, F.K.G., Miller, A.K., Furnish, W.M., 1941, The Middle Permian of Chiapas, southernmost Mexico and its fauna: *American Journal of Science*, 239, 397-406.
- Navarro-Santillán, D., Sour Tovar, F., Centeno-García, E., 2002, Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonics implications: *Journal of South American Earth Sciences*, 15, 327-336.
- Nekhoroshev, V.P., 1956, Nizhnekamennougol'nye mshanki Altaya i Sibiri: *Trudy Vsesoyuznogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta*, 13, 1-420.
- d'Orbigny, A., 1849, Description de quelques genres nouveaux de Mollusques bryozoaires: *Revue et Magasin de zoologie pure et appliquée*, 2, 499-504.
- Ortiz-Lozano, J.A., 1996, Consideraciones paleoambientales y morfológicas de las colonias de briozoarios pensilvánicos de la Formación Ixtaltepec en la región de Nochixtlán, Oaxaca: Distrito Federal, México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de licenciatura, 40 p.
- Pantoja-Alor, J., 1970, Rocas sedimentarias paleozoicas de la región centro-septentrional de Oaxaca, en Segura, L.R., Rodríguez-Torres, R. (eds.), *Excursión México-Oaxaca*, Sociedad Geológica Mexicana, Libro Guía: Distrito Federal, México, Sociedad Geológica Mexicana, 67-84.
- Pantoja-Alor, J., Robison, R.A., 1967, Paleozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico: *Science* 17, 1033-1035.
- Phillips, J., 1836, *Illustrations of the geology of Yorkshire. The Mountain Limestone District*: London, John Murray, 253 p.
- Quiroz-Barroso, S.A., Sour-Tovar, F., 1995, Nuevo registro de ofiuroideo (Ophiurinae) para el Pensilvánico de América del Norte, proveniente de la Formación Ixtaltepec, Oaxaca (Resumen), en *Memoria del V Congreso Nacional de Paleontología: México*, Sociedad Mexicana de Paleontología, 31.
- Quiroz-Barroso, S.A., Perrillat, M.C., 1998, Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico: *Journal of Paleontology*, 72, 1011-1024.
- Quiroz-Barroso, S.A., Pojeta, J.Jr., Sour-Tovar, F., Morales-Soto, S., 2000, *Pseudomulceodens*: a Mississippian rostroconch from Mexico: *Journal of Paleontology*, 74, 1184-1186.
- Robison, R.A., Pantoja-Alor, J., 1968, Tremadocian trilobites from the Noxixtlán region, Oaxaca, Mexico: *Journal of Paleontology*, 42, 767-800.
- Ross, J.R.P., 1981, Biogeography of Carboniferous ectoproct Bryozoa: *Palaeontology*, 24, 313-341.
- Schulga-Nesterenko, M.I., 1951, Carboniferous fenestellids of the Russian Platform: *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 32, 1-161.
- Simonsen, A.H., Cuffey, R.J., 1980, Fenestrate, Pinnate, and Ctenostome Bryozoans and Associated Barnacle Borings in the Wreford Megacyclothem (Lower Permian) of Kansas: Kansas, E.U.A., *Paleontological Contributions University of Kansas*, 38 p.
- Simpson, G.B., 1895, A handbook of the genera of the North American Paleozoic Bryozoa: Report of the State Geologist (of New York) for the year 1894, Nueva York, E.U.A., 407-608.
- Snyder, E.M., Gilmour, E.H., 2006, New Fenestrate Bryozoa of the Gerster Limestone (Permian), Medicine Mangle, Northeastern Nevada: *Journal of Paleontology*, 80, 867-888.
- Solari, L.A., Keppie, J.D., Ortega-Gutiérrez, F., Cameron, K.L., Lopez, R., Hames, W.E., 2003, 990 and 1100 Ma Grenvillian tectonothermal events in the northern Oaxacan Complex, southern Mexico: roots of an orogeny: *Tectonophysics*, 365, 257-282.
- Sour-Tovar, F., 1994, Braquiópodos pensilvánicos del área de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca: Distrito Federal, México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 55 p.
- Sour-Tovar, F., Buitron-Sánchez, B.E., 1987, Los graptolitos del Tremadociano de Ixtaltepec, Oaxaca. Consideraciones sobre el límite Cámbrico-Ordovícico de la región: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1, 380-395.
- Sour-Tovar, F., Martínez-Chacón, M.L., 2004, Braquiópodos chonetoides del Carbonífero de México: *Revista Española de Paleontología*, 19, 125-138.
- Streng, M., Mellbin, B., Landing, E., Keppie, J., 2011, Linguliform brachiopods from the terminal Cambrian and lowest Ordovician of the Oaxaquia microcontinent (Southern Mexico): *Journal of Paleontology*, 85, 122-155.
- Taylor, P.D., Sendino, C., 2010, Latitudinal distribution of bryozoan-rich sediments in the Ordovician: *Bulletin of Geosciences*, 85, 565-572.
- Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F., 2012, Nuevos braquiópodos productidos (Rhynchonelliformea, Strophomenata) del Carbonífero de la región de Nochixtlán, Oaxaca: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29, 696-712.
- Torres-Martínez, M.A., Sour-Tovar, F., Pérez-Huerta, A., 2008, Neospiriferinid brachiopods (Spiriferidae, Trigonotretidae) from Ixtaltepec Formation, Pennsylvanian of Oaxaca State, Southern Mexico: *Fossil and Strata*, 54, 157-166.
- Ulrich, E.O., 1888, A list of the Bryozoa of the Waverly Group in Ohio; with descriptions of new species: *Bulletin of the Scientific Laboratories Denison University*, 4, 62-96.
- Ulrich, E.O., 1890, Paleozoic Bryozoa: *Illinois Geological Survey*, 8, 283-688.
- Villanueva-Olea, R., Castillo-Espinoza, K.M., Sour-Tovar, F., Quiroz-Barroso, S.A., Buitrón-Sánchez, B.E., 2011, Placas columnares de crinoides del Carbonífero de la región de Santiago Ixtaltepec, Municipio de Nochixtlán, Oaxaca; consideraciones estratigráficas y paleobiogeográficas: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 63, 429-443.
- Wyse-Jackson, P.N., 2011, Rediscovery of a type specimen of *Retepora pluma* Phillips, 1836, the type species of *Penniretepora* d'Orbigny, 1849 (Fenestrata, Bryozoa) and replacement of its neotype: *Irish Journal of Earth Sciences*, 29, 15-18.
- Yochelson, E.L., 1968, Tremadocian mollusk from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico: *Journal of Paleontology*, 42, 801-803.
- Zittel, K.A.von., 1880, *Handbuch der Palaeontologie. I. Band. Palaeozoologie. 1. Abtheilung, Protozoa, Coelenterata, Echinodermata und Molluscoidea*: Leipzig, München Oldenbourg, 765 p.

Manuscrito recibido: Octubre 3, 2013.

Manuscrito corregido recibido: Diciembre 1, 2013.

Manuscrito aceptado: Diciembre 6, 2013.