

CONULÁRIDOS MISISÍPICOS DE NOCHIXTLÁN, OAXACA, MÉXICO: CONSIDERACIONES SISTEMÁTICAS, ESTRATIGRÁFICAS Y PALEOBIOGEOGRÁFICAS

ANA R. ESCALANTE-RUIZ

Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México,
Ciudad Universitaria, México, D.F., 04510, México. *anascal@yahoo.com*

SARA A. QUIROZ-BARROSO & FRANCISCO SOUR TOVAR

Museo de Paleontología, Departamento de Biología Evolutiva, Universidad Nacional Autónoma de México,
Ciudad Universitaria, México, D.F., 04510, México. *saqb@ciencias.unam.mx*

ABSTRACT – MISSISSIPPIAN CONULARIIDS FROM NOCHIXTLAN, OAXACA, MEXICO: SYSTEMATICS, STRATIGRAPHIC AND PALEOBIOGEOGRAPHIC CONSIDERATIONS. This work represents the first systematic study of conulariids of Mexico. Three species are described and illustrated: *Conularia* cf. *C. subcarbonaria*, *Paraconularia chesterensis* and *P. cf. P. subulata*, all of which come from four outcrops of the Santiago formation (informal unit), in the Santiago Ixtaltepec region, Nochixtlan municipality, Oaxaca. The stratigraphical distribution of these species corroborates the early Mississippian age (Osagean = late Tournaisian-early Visean) of the calcareous sandy lower member of the Santiago formation, and also supports the idea that at least part of the upper member belongs to the middle-late Mississippian (Meramecian-Chesterian = middle-late Visean). The studied conulariids reaffirm the similarity between Carboniferous faunas of southwestern Mexico and those of the Mid-Continental United States, and hence the continuity of the epicontinental sea that covered both regions.

Key words: conulariids, Mississippian, Oaxaca, Mexico, *Mid-Continental* United States.

RESUMO – Neste trabalho, que representa o primeiro estudo sistemático de conuláridos para o México, são descritas as espécies *Conularia* cf. *C. subcarbonaria*, *Paraconularia chesterensis* e cf. *P. subulata*, procedentes de diversos afloramentos da formação Santiago, unidade informal, nos arredores do povoado Santiago Ixtaltepec, Município de Nochixtlán, Oaxaca. De acordo com a distribuição estratigráfica das espécies estudadas é corroborada a idade Osageano = Tournaisiano final-Viseano inicial do arenito calcário do membro inferior da formação Santiago, apoiando a ideia de que ao menos uma parte do membro superior pertence ao Mississipiano médio-superior (Merameciano-Chesteriano = Viseano medio-final). Os conuláridos estudados confirmam a similaridade que existe entre as faunas carboníferas do sudeste do México e do *Mid-Continent* dos Estados Unidos da América do Norte, e, portanto, a existência de uma conexão do mar epicontinental, que cobriu ambas as regiões, durante esse tempo.

Palavras-chave: conuláridos, Mississipiano, Oaxaca, México, *Mid-Continental* dos Estados Unidos.

INTRODUCCIÓN

En el área de Nochixtlán, Oaxaca, afloran rocas formadas por depósitos marinos del Paleozoico inferior y superior. Las rocas del Carbonífero están representadas por las formaciones Santiago e Ixtaltepec con restos fósiles de esponjas, conuláridos, corales, bivalvos, gasterópodos, cefalópodos, briozoarios, braquiópodos, trilobites y crinoideos que representan parte de comunidades arrecifales y periarrecifales (Pantoja-Alor, 1970; Sour-Tovar & Quiroz-Barroso, 1989; Quiroz-Barroso & Perrilliat, 1997, 1998; Quiroz-Barroso *et al.*, 2000; Navarro-Santillán *et al.*, 2002, entre otros). Como parte del proyecto del Paleozoico de México que se realiza en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, se han descubierto y estudiado nuevos afloramientos de la formación Santiago en los que se ha encontrado material bien conservado de conuláridos. Los ejemplares son poco

diversos, pero su abundancia y la elaboración de vaciados en silicón permite estudiarlos, constituyendo el mejor registro del grupo conocido hasta el momento para México.

Evolución del grupo

Los conuláridos son un grupo de organismos metazoarios, marinos, bentónicos, sésiles y epifaunales ya extintos, cuyos fósiles son comunes en facies de aguas poco profundas de ambientes siliciclásticos y carbonatados del Precámbrico superior al Triásico inferior (Ivanstov & Fedonkin, 2002; Leme *et al.*, 2008, 2010, 2013).

El conulárido típico tiene un esqueleto fosfático alargado, de forma piramidal y generalmente con cuatro caras, su ápice es afilado o convexo, con la superficie externa cubierta por costillas transversales paralelas entre sí, surcos longitudinales y espinas o nudos. Con base en comparaciones de la anatomía, morfogénesis y autoecología de cnidarios existentes, se ha

considerado que los conuláridos fueron cnidarios de la clase Scyphozoa o que estuvieron cercanamente emparentados con ellos (e.g. Kiderlen, 1937; Moore & Harrington, 1956; Werner, 1973; Bischoff, 1978; von Salvini-Plawen, 1978; Bouillon, 1981; van Iten, 1991a, 1992a,b; Jerre, 1994; Wade, 1994; Bergström, 1995; McKinney *et al.*, 1995; van Iten *et al.*, 1996, 2000; Hughes *et al.*, 2000; Nielsen, 2001; Collins, 2002; Leme *et al.*, 2008, 2010). Oponentes de esta hipótesis ofrecen una idea alternativa basada en similitudes homólogas que sólo son compartidas por los conuláridos y organismos que están fuera del grupo de los cnidarios, constituyendo un *phylum* extinto, probablemente tripoblástico (Kozłowski, 1968; Steul, 1984; Babcock & Feldmann, 1986a; Babcock, 1991; Brood, 1995). Sin embargo, van Iten *et al.* (2006) proponen una hipótesis en la cual los conuláridos son considerados el grupo hermano del orden Coronatae; esta hipótesis implica diferencias en la secuencia de la evolución de algunos caracteres dentro de los cnidarios, específicamente, el peridermo que cubre completamente a los pólipos en los conuláridos y en los coronados parece derivar de los Scyphozoa; por otra parte la estrobilación es una sinapomorfia que une a los conuláridos con los órdenes Coronatae, Rhizostomeae y Semaestomeae; lo anterior apoya la interpretación controversial de un conulárido excepcionalmente conservado que muestra potencialmente que estos animales producían brazos por estrobilación (van Iten, 1989, 1991a).

La causa de su extinción se ha relacionado con la revolución marina del Mesozoico, en la cual organismos durófagos desarrollaron nuevos mecanismos para depredar el bentos epifaunal, incluyendo a los conuláridos (Lucas, 2012).

Registro fósil de los conuláridos

De acuerdo a Leme *et al.* (2004) fueron característicos de las faunas del Dominio Malvinocáfrico, siendo abundantes en el Devónico de Bolivia (Babcock *et al.*, 1987; Leme *et al.*, 2006) con concentraciones importantes en otras partes de América del Sur: Argentina (Thomas, 1905; Mariñelarena, 1970; Leme *et al.*, 2003; Sabattini & Hlebzsevitch, 2004, 2005); Brasil (Simões *et al.*, 2000; Simões *et al.*, 2003; Leme *et al.*, 2004); Perú (Steinmann, 1930); Paraguay (Babcock *et al.*, 1990) y Uruguay (Méndez-Alzola & Sprechmann, 1973). Para América del Norte se han referido en Estados Unidos de América (Driscoll, 1963; Babcock & Feldmann, 1986a; Fraunfelter & Jennings, 1988; van Iten & Cox, 1992; van Iten *et al.*, 1996; Hughes *et al.*, 2000; Weldon & Shi, 2003; van Iten *et al.*, 2005; van Iten *et al.*, 2006). También existen reportes para Europa (Steul, 1984; Jerre, 1994; Brood, 1995; McKinney *et al.*, 1995; van Iten *et al.*, 2005), África (Babcock *et al.*, 1995; van Iten *et al.*, 2008) y Asia (Ivanstov & Fedonkin, 2002; van Iten *et al.*, 2013).

En México, la presencia de conuláridos ha sido referida para el Miembro Superior de la Formación Monillas del Misisípico tardío-Pensilvánico temprano, que aflora en el área de Minas Plomosas-Placer de Guadalupe en Chihuahua (Bridges, 1964). El género *Paraconularia* ha sido mencionado para el Pensilvánico de la Formación Ixtaltepec en Oaxaca (Quiroz-Barroso & Perrilliat, 1997; Buitrón *et al.*, 2000;

Quiroz-Barroso & Sour-Tovar, 2006) y para el Pérmico medio de la Formación Olinalá en Guerrero (González-Arreola *et al.*, 1994).

ÁREA DE ESTUDIO Y ESTRATIGRAFÍA

Las localidades de estudio se localizan a 16 km al noreste de Nochixtlán, Oaxaca, entre las inmediaciones del poblado La Cumbre y el Cerro Inutoto, dentro de las coordenadas 17°31'17" N, 97°06'97" O (Figura 1). La región se caracteriza por presentar una de las sucesiones estratigráficas paleozoicas más completas de México (Sour-Tovar *et al.*, 2005) y por la abundancia de paleofauna que contienen sus rocas (Sour-Tovar & Buitrón, 1987). Dichas rocas descansan sobre el llamado Complejo Oaxaqueño de edad precámbrica, compuesto por gneiss, esquisto y pegmatita de aproximadamente 1200 a 1000 millones de años (Fries *et al.*, 1962). Sobreyaciendo a estas rocas se presenta una sucesión de roca calcárea y lutita con briozoarios, braquiópodos, gasterópodos, cefalópodos, trilobites y graptolitos de edad Cámbrico-Ordovícica, correspondiente a la Formación Tiñú.

Por encima de la Formación Tiñú aflora la sucesión de rocas marinas misisípicas que fue denominada formación Santiago (unidad informal por homonimia) por Pantoja-Alor (1970), quien la considera de edad misisípica. En su sección tipo en el Arroyo de las Pulgas, los miembros de esta formación fueron caracterizados por su litología: el miembro inferior calcáreo de 67 m de espesor: los primeros 12 m inician con 1 o 2 m de conglomerado fino de cuarzo cementado por caliza amarilla ligeramente arcillosa; le sigue una caliza amarillenta con bandas de 5 a 20 cm de fragmentos finos de cuarzo que se presentan rítmicamente en los estratos y dan a la roca un aspecto rugoso; transicionalmente se pasa a una caliza franca de color gris claro de estratificación gruesa con abundantes braquiópodos, esponjas y corales; los siguientes 55 m cambian a arenisca calcárea de estratificación delgada de color amarillento que contiene intercalaciones delgadas de lutita limolítica y marga con abundantes moldes de rostroconchos, bivalvos, gasterópodos, braquiópodos, briozoarios y tallos de crinoideos, y escasos corales y conuláridos. En contacto discordante con rasgos de deformación tectónica se presentan las rocas del miembro superior lutítico, de 100 m de espesor, constituidas en la base por una lutita abigarrada en bancos gruesos, limitados por intercalaciones de arenisca amarillenta calcárea de grano fino con intercalaciones de finas capas de marga limolítica; en la parte media se encuentra una lutita amarillenta, la cual presenta concreciones; la parte superior está formada por lutita abigarrada en bancos gruesos con intercalación de arenisca calcárea.

Navarro-Santillán *et al.* (2002) realizaron un estudio de la unidad y proponen que la formación Santiago comprenda únicamente la porción calcárea y que la porción lutítica (miembro superior) pase a formar parte de la Formación Ixtaltepec, al considerarla de edad pensilvánica. Debido al reciente hallazgo de localidades en las que aflora la parte media de la lutita con concreciones con una diversidad importante de fósiles de conuláridos, gasterópodos, cefalópodos, braquiópodos y crino-

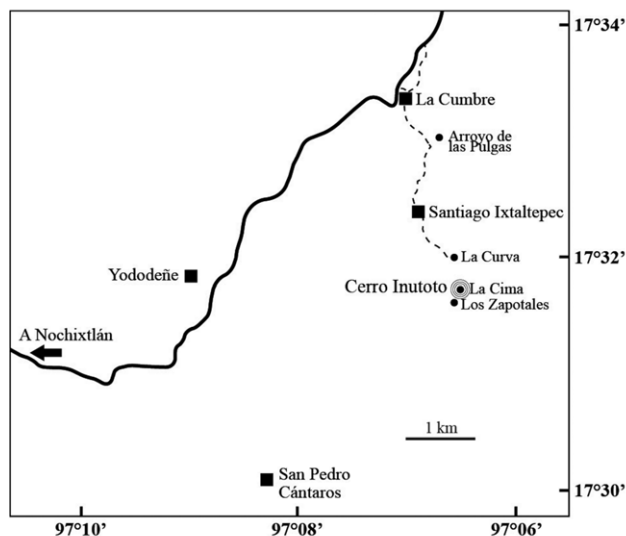


Figura 1. Área de estudio en Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.

Figure 1. Locality map of study area, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca.

deos de edad misisípica (Castillo-Espinoza, 2008, 2013; Escalante-Ruiz, 2011; Villanueva-Olea *et al.*, 2011), en este estudio se sigue la división litoestratigráfica de Pantoja-Alor (1970).

Las rocas de la formación Santiago pasan transicionalmente a los clásticos suprayacentes de la Formación Ixtaltepec de edad misisípica-pensilvánica (Torres-Martínez & Sour-Tovar, 2012), con 105 m de arenisca, arenisca calcárea y calcarenita; en los 330 m de la parte superior dominan los estratos arcillosos con algunas intercalaciones de estratos delgados de arenisca y limolita. Está compuesta por intercalaciones de caliza, arenisca y lutita, calcarenita y limolita. A lo largo de esta unidad se encuentran diferentes asociaciones de invertebrados que indican el desarrollo de diversos ambientes marinos. La secuencia paleozoica termina con la Formación Yododeñe, compuesta por un conglomerado (Pantoja-Alor, 1970) con clastos de caliza con fusulínidos (Flores de Dios *et al.*, 2000), lo que indica una posible edad del Pérmico tardío al Jurásico temprano. Sobre esta formación se encuentran rocas calcáreas del Cretácico (Pantoja-Alor, 1970) (Figura 2).

El material descrito proviene de la lutita con concreciones de la parte media del miembro superior de la formación Santiago, que aflora en tres localidades: La Curva, nivel Cu-5; La Cima, nivel Ci-1 y Los Zapotales, nivel Za-1. Solo un ejemplar proviene de la arenisca calcárea del nivel APS-2, constituido por el miembro inferior, que aflora en la localidad del Arroyo de las Pulgas; esta localidad fue propuesta como tipo en el trabajo de Pantoja-Alor (1970) (Figuras 1, 2).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

El material referido en este trabajo se encuentra depositado en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, con el acrónimo FCMP. Debido a que algunos caracteres cuantitativos de los

conuláridos pueden verse afectados por factores tafonómicos (Leme *et al.*, 2004), se atendieron las recomendaciones de Rodrigues (2002) y Leme (2002), realizándose descripciones con base en el mayor número posible de ejemplares que en su mayoría están bien conservados y completos o casi completos. Se sigue la clasificación de Leme *et al.* (2004) y los términos morfológicos utilizados por Sinclair (1940, 1942, 1948, 1952), Moore & Harrington (1956), Bischoff (1978), van Iten (1991a,b), van Iten *et al.* (1996) y Leme *et al.* (2004).

Phylum CNIDARIA Hatscheck, 1888
Clase SCYPHOZOA Götze, 1887
Subclase CONULATAE Collins, 2002
Familia CONULARIIDAE Walcott, 1886

Conularia Sowerby, 1821

Especie tipo. *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821, del Silúrico de Inglaterra, por designación original.

Diagnosis enmendada. Conuláridos con costillas opuestas en la región de la línea media, generalmente continuas en el surco de la cara, donde se hacen curvas ligeramente en dirección de la abertura; articulación de tipo gótico o circular angulado; interespacios generalmente atravesados por espinas que no se alinean longitudinalmente; nodos presentes (modificado de Leme *et al.*, 2004).

Conularia cf. *C. subcarbonaria* (Meek & Worthen, 1865)
(Figuras 3A-C)

Descripción. Fragmento de conulárido con cuatro caras. Articulación de las costillas de tipo circular angulado, uniforme; presenta 16 costillas continuas por centímetro que se continúan a lo largo de la línea media. Línea media sencilla, sin espaciado marcado o carina. Surco de la esquina presente.

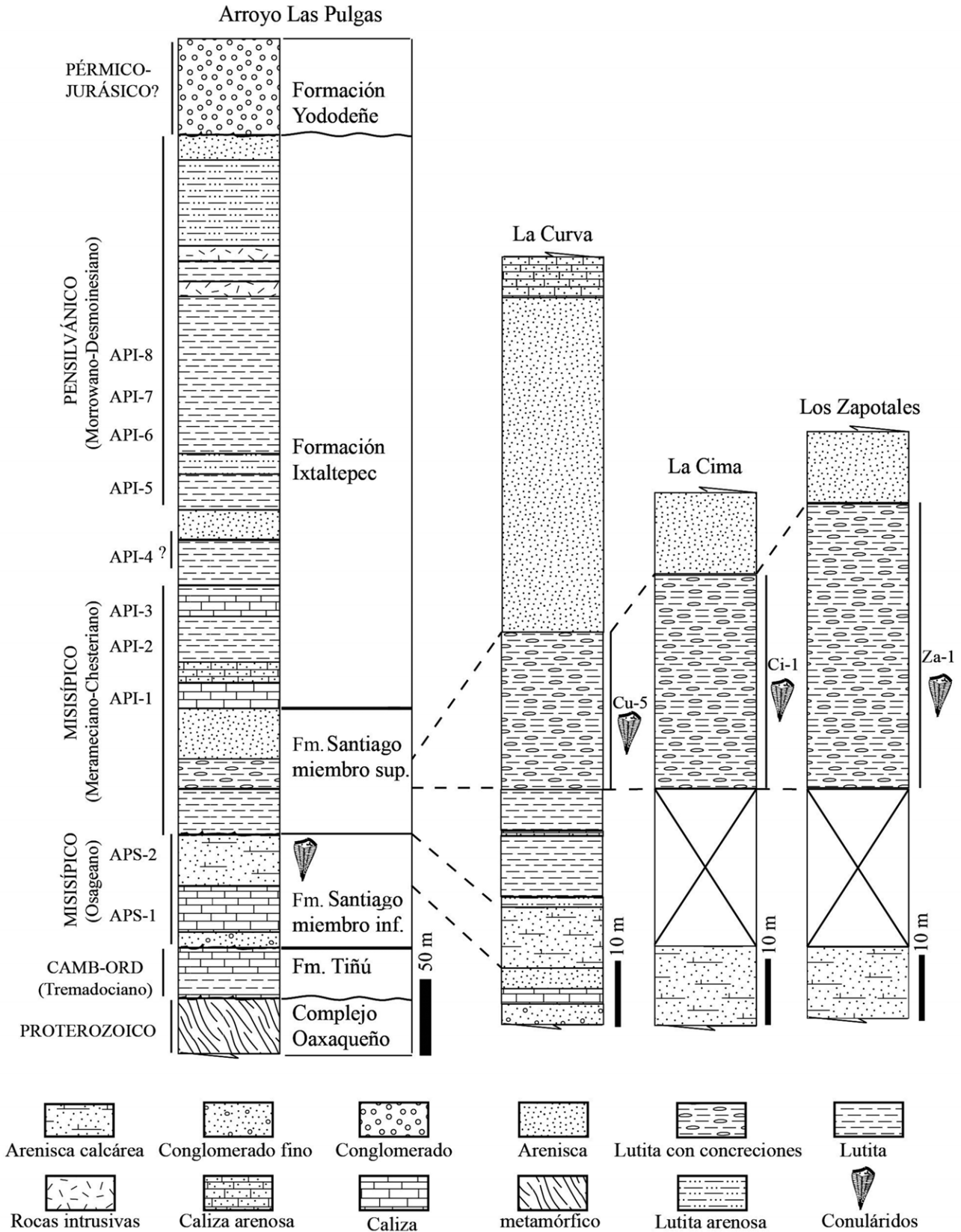


Figura 2. Columna estratigráfica general de la localidad tipo Arroyo de las Pulgas y su correlación con otras localidades. Se representan los niveles de donde provienen los conuláridos, muy escasos en el nivel APS-2 y abundantes en los niveles Cu-5, Ci-1 y Za-1.

Figure 2. General stratigraphic column of the type section Arroyo de las Pulgas and their correlation with others localities. The fossiliferous levels where conulariids were found are showing, scarce at level APS-2 and abundants at levels Cu-5, Ci-1 y Za-1.

Material examinado. Un molde externo (FCMP 802).

Medidas. Longitud mayor a 37 mm.

Distribución. La especie *Conularia subcarbonaria* se ha reportado para la Formación Cedar Valley del Devónico de Iowa; las rocas del Misisípico de Pike County (Kinderhookiano), la Formación Keokuk (Osageano) y la Formación Menard (Chesteriano) de Illinois; la Formación Harrodsburg (Osageano), el Grupo Borden (Osageano), la Formación St. Louis (Merameciano) y la Formación Salem (Merameciano) de Indiana; la Formación Carthage (Merameciano) de Missouri (*in* Babcock and Feldmann, 1986a); y la Formación Talak (Viseano) de Nigeria (van Iten *et al.*, 2008). La especie de la formación Santiago se encuentra en la localidad La Cima (nivel Ci-1).

Comentarios. El ejemplar estudiado se asigna tentativamente a la especie *Conularia subcarbonaria* (Meek & Worthen, 1865), ya que sólo se tiene un fragmento de la región apertural y la articulación de las costillas va en esa dirección. A pesar de que el tipo de articulación circular angulado se encuentra en pocas especies del género *Conularia* (Sowerby, 1821), algunas especies tienen otro tipo de articulación de las costillas (generalmente gótico) en la parte basal del exoesqueleto, por esta razón se deja abierta la asignación específica ya que no se cuenta con la parte antes señalada. *Conularia subcarbonaria* (Meek & Worthen, 1865) difiere de dos especies parecidas: de *C. elegantula* (Meek, 1871) por no presentar costillas de apariencia ondulada características de esta especie, y de *C. quichua* (Ulrich, 1890) por no presentar articulación de tipo gótico en la parte basal, y por el número de caras verdaderas que pueden ser cuatro ó cinco (Leme *et al.*, 2004).

Paraconularia Sinclair, 1940

Especie tipo. *Conularia inaequicostata* de Koninck, 1883. Designación subsecuente por Sinclair (1940) del Carbonífero de Bélgica.

Diagnosis. Costillas transversales moderadamente marcadas, ligeramente tuberculadas, abruptamente unidas adaperturalmente en sus terminaciones de las esquinas de los surcos; las costillas tienen una deflexión ligera a lo largo de la línea media.

Paraconularia chesterensis (Worthen, 1883)
(Figuras 3D-L)

- 1883 *Conularia chesterensis* Worthen, p. 325; Miller, 1889, p. 390; Worthen, 1890, p. 143, lám. 11, figs. 9a,b; Miller, 1897, p. 765; Weller, 1898, p. 189; Kent, 1982, p. 27.
1948 *Paraconularia chesterensis* (Worthen). Sinclair, p. 201-202; Babcock & Feldmann, 1986b, p. 422-423, figs. 17.7, 17.8, 22.4-22.7, 23.1-23.4, 23.7, 24.1, 24.3, 32.5.
1963 *Paraconularia newberryi* (Winchell) *sensu* Driscoll, lám. 2, figs. 6-9.
1973 *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen) *sensu* Lane, p. 93-95, lám. 8; fig. 1, lám. 9, figs. 1-2.

Descripción. Fragmentos pequeños con cuatro caras; línea media presente a lo largo de cada cara; surcos laterales más

profundos que en la línea media. Las costillas pueden ser continuas o alternarse en la línea media. Surco lateral presente, con alternancia de costillas. Presenta de 8 a 16 costillas por centímetro, con articulación de tipo circular a lo largo de la teca. Nodos y espinas no conservados.

Material examinado. Cuatro moldes externos (FCMP 803-806) y once fragmentos.

Medidas. Longitud promedio de 10 a 50 mm.

Distribución. Esta especie ha sido reportada para el Misisípico superior del “Keyes site” (Chesteriano) de Alabama; la Lutita Chester (Chesteriano), la Lutita Burlington (Osageano), la Formación St. Louis (Merameciano), la Lutita Renault (Chesteriano), la Lutita Glen Dean (Chesteriano), y la Lutita Menard (Chesteriano) de Illinois; la Formación Borden (Osageano), la Formación Locust Point (?Osageano), la Lutita Somerset (Chesteriano), la Formación Harrodsburg (Merameciano), la Formación Carwood (Chesteriano), la Lutita Spergen (Merameciano), la Formación Tar Springs (Chesteriano), y la Lutita Glen Dean (Chesteriano) de Indiana; la Lutita Keokuk (Osageano) de Iowa; la Formación Pennington (Chesteriano), la Lutita Salem (Merameciano), la Lutita Glen Dean (Chesteriano), y la Formación Chester (Chesteriano) de Kentucky; la Lutita Keokuk (Osageano) de Missouri; el Chesteriano de Nevada (formación desconocida); y la Formación Pennington (Chesteriano) de Tennessee (Babcock and Feldmann, 1986b). Se encuentra en las localidades La Curva (nivel Cu-5), La Cima (nivel Ci-1) y Los Zapotales (nivel Za-1) de la formación Santiago.

Comentarios. *Paraconularia chesterensis* (Worthen, 1883) es similar a *P. missouriensis* (Swallow, 1860) en tener la articulación de las costillas de tipo curvo, sin embargo no presenta costillas fuertemente curvas, con un patrón de alternancia muy marcado que presenta esta última. Las costillas de *P. chesterensis* (Worthen, 1883) están curvas ligeramente y el perfil del organismo puede mostrar un patrón de pirámide truncada (Babcock & Feldmann, 1986b). Si bien los ejemplares de la formación Santiago carecen de nodos y espinas, de acuerdo con Babcock & Feldmann (1986b) los ejemplares que muestran espinas son muy pocos y cuando las presentan éstas sólo se encuentran en la región apertural.

Paraconularia cf. *P. subulata* (Hall, 1858)
(Figuras 3M-R, 4A-T, 5A-I)

Diagnosis. Conuláridos con exoesqueleto de hasta 17 cm de longitud. Articulación de las costillas de tipo arco gótico en la región apertural y de tipo circular curvo cerca del extremo apical. Espinas ausentes, nodos inconspicuos de 2-3 mm.

Descripción. Organismos con cuatro caras. Línea media ligeramente marcada. Articulación de las costillas de tipo gótico, y en algunos ejemplares de tipo circular curvo cerca del extremo apical. Las costillas pueden ser continuas o alternarse en la línea media. Surco lateral presente, marcado; con alternancia de las costillas. Presenta de 5 a 18 costillas por centímetro. Nodos presentes, de 2 a 3 por milímetro. Espinas ausentes.

Material examinado. Ocho moldes externos (FCMP 807-814) y 47 fragmentos.

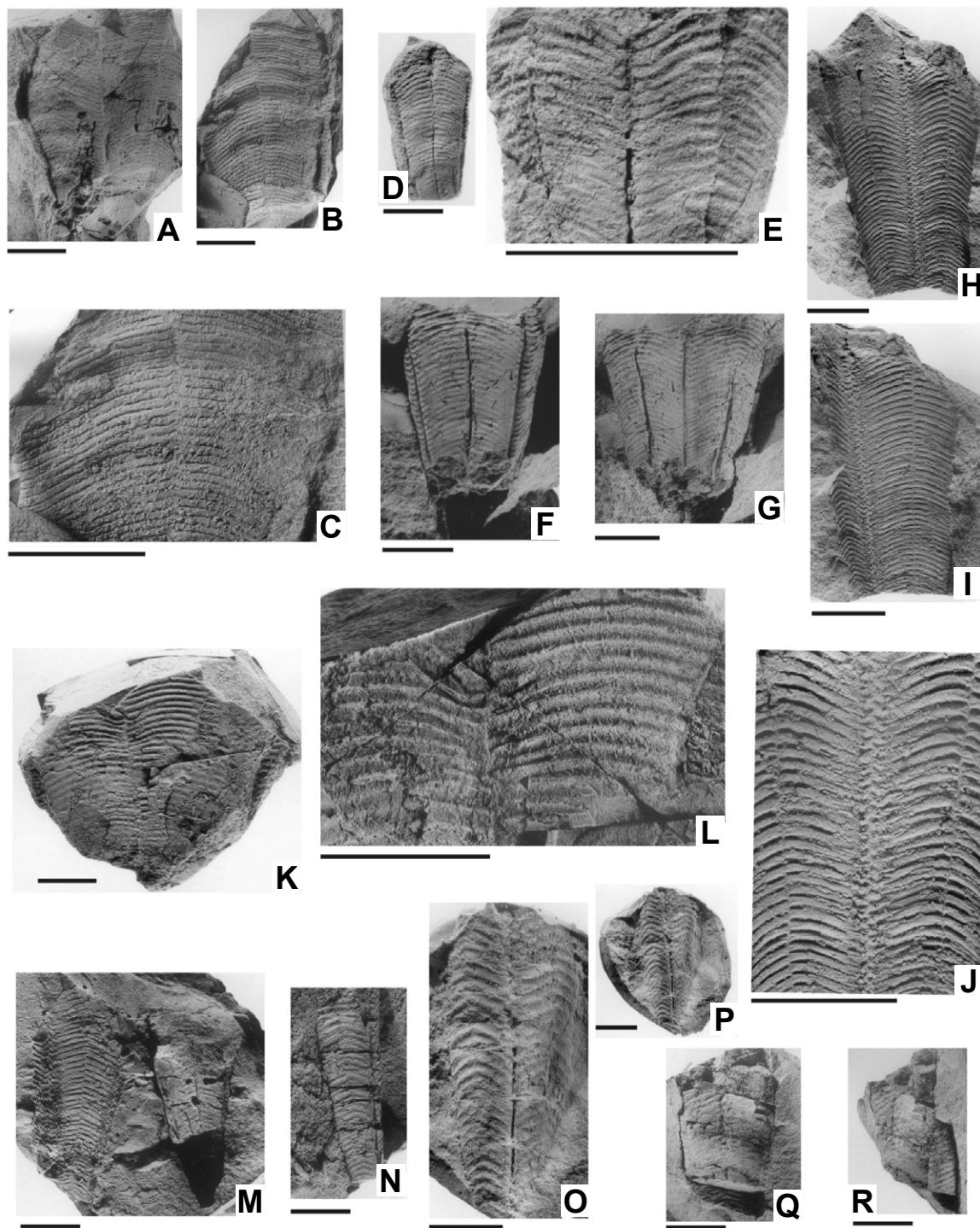


Figura 3. A-C, *Conularia* cf. *C. subcarbonaria* (Meek & Worthen, 1865), FCMP 802, A, vista frontal; B, vista lateral; C, detalle de la articulación de las costillas de tipo circular angulado. D-L, *Paraconularia chesterensis* (Worthen, 1883), FCMP 803, D, vista frontal del vaciado, sin el extremo apica; E, detalle de la cara, vista del surco de la esquina; FCMP 804, F, vista frontal; G, vista lateral; FCMP 806, H, vista frontal; I, vista lateral; J, detalle de la alternancia de la costillas; FCMP 805, K, fragmento deformado con articulación de tipo circular; L, acercamiento del fragmento, las pequeñas líneas que se observan a manera de nodos son producto de la conservación. M-R, *P. cf. P. subulata* (Hall, 1858), FCMP 807, M, concreción con dos organismos; FCMP 809, N, vista frontal; O, detalle del molde, acercamiento de la alternancia de las costillas; P, molde de látex; FCMP 814, Q, vista frontal; R, vista lateral. Escalas: A-B,E-R = 10 mm; C-D = 5 mm.

Figure 3. A-C, *Conularia* cf. *C. subcarbonaria* (Meek & Worthen, 1865), FCMP 802, A, frontal view; B, lateral view; C, detail of ridges and midline of circular angular type. D-L, *Paraconularia chesterensis* (Worthen, 1883), D, frontal view of the cast, without apical apex; FCMP 803, E, detail of the face, view of the corner groove; FCMP 804, F, frontal view; G, lateral view; FCMP 806, H, frontal view; I, lateral view; J, detail of alternate ridges; FCMP 805, K, deformed fragment with midline of circular type; L, close up of the fragment, the small lines observed like nodes are result of the conservation process. M-R, *P. cf. P. subulata* (Hall, 1858), FCMP 807, M, concretion with two individuals; FCMP 809, N, frontal view; O, detail of the mold, close up of alternate ridges; P, latex mold; FCMP 814, Q, frontal view; R, lateral view. Scale bars: A-B,E-R = 10 mm; C-D = 5 mm.

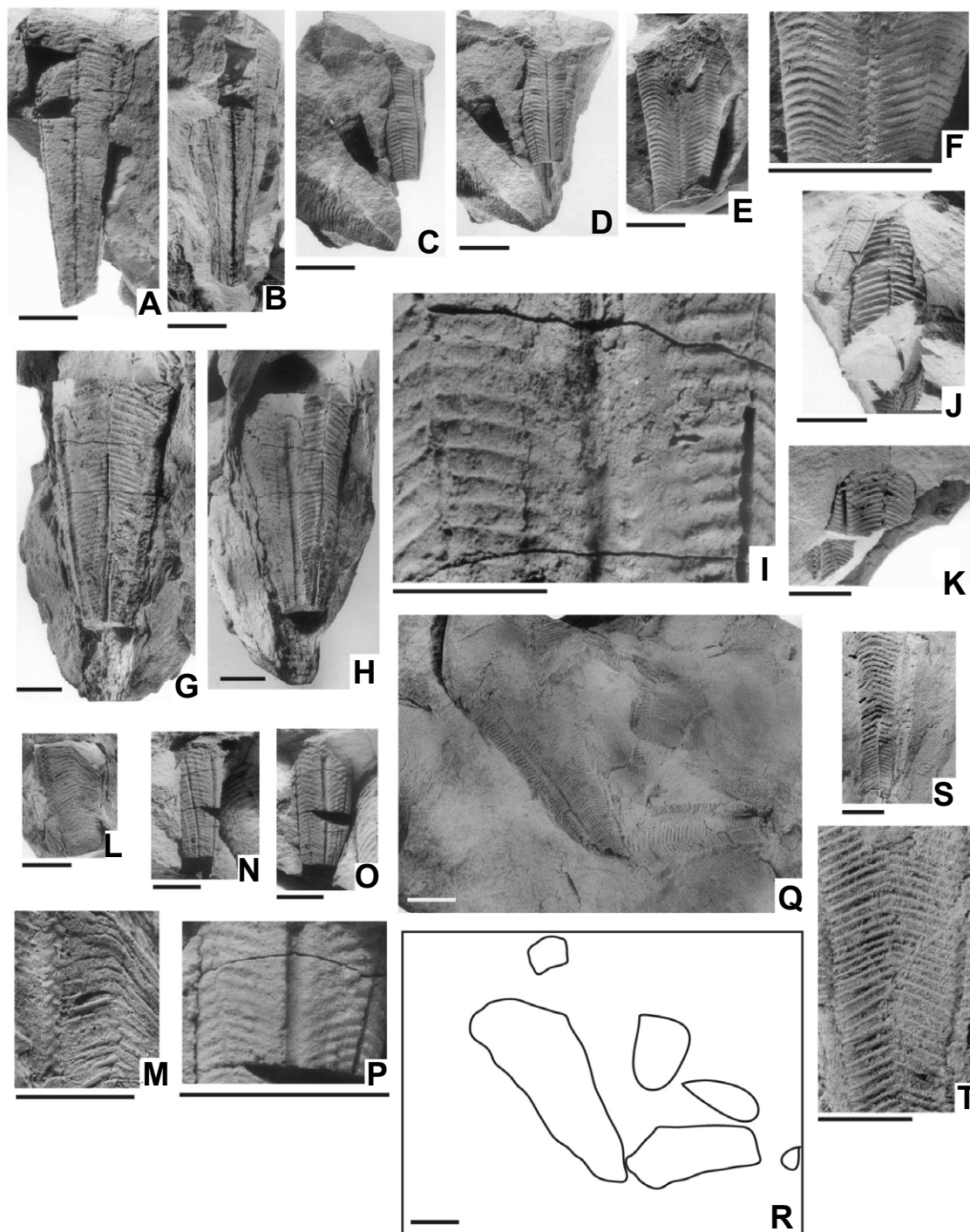


Figura 4. A-T, *Paraconularia* cf. *P. subulata* (Hall, 1858); FCMP 808, **A**, vista frontal; **B**, vista lateral; FCMP 810, **C**, concreción con dos ejemplares, vista frontal del ejemplar de mayor tamaño; **D**, vista lateral; FCMP 812, **E**, vista lateral; **F**, detalle de la alternancia de las costillas, vaciado de látex; FCMP 811, **G**, vista frontal; **H**, vista lateral; **I**, detalle del surco de la esquina; FCMP 813, **J**, concreción con dos ejemplares, el organismo más grande está deformado pero puede apreciarse la articulación de las costillas; **K**, contraparte de la concreción con el extremo apical del organismo; FCMP 818, **L**, vista frontal de un molde de látex; **M**, alternancia de las costillas; FCMP 809, **N**, vista lateral; **O**, vista frontal; **P**, vista lateral; FCMP 815, **Q**, concreción con cinco ejemplares; **R**, representación gráfica de la posición de los ejemplares; **S**, organismo más pequeño de la concreción; **T**, detalle de los nodos. Escalas = 10 mm.

Figure 4. A-T, *Paraconularia* cf. *P. subulata* (Hall, 1858); FCMP 808, **A**, frontal view; **B**, lateral view; FCMP 810, **C**, concretion with two specimens, frontal view of largest specimen; **D**, lateral view; FCMP 812, **E**, lateral view; FCMP 811, **F**, detail of alternate ridges, cast in latex, specimen; **G**, frontal view; **H**, lateral view; **I**, detail of the corner groove; FCMP 813, **J**, concretion with two specimens, the larger organism is deformed but it is possible to appreciate the ridges joint in the midline; **K**, counterpart of the concretion with apical apex of the organism, specimen; **L**, frontal view of latex mold; FCMP 818, **M**, costellar alternate, alternate ridges, specimen; **N**, lateral view; **O**, frontal view; FCMP 809, **P**, lateral view; **Q**, concretion with five specimens; **R**, graphic representation of the position of the specimens; **S**, smaller organism of the concretion; FCMP 815, **T**, detail of the node. Scale bars = 10 mm.

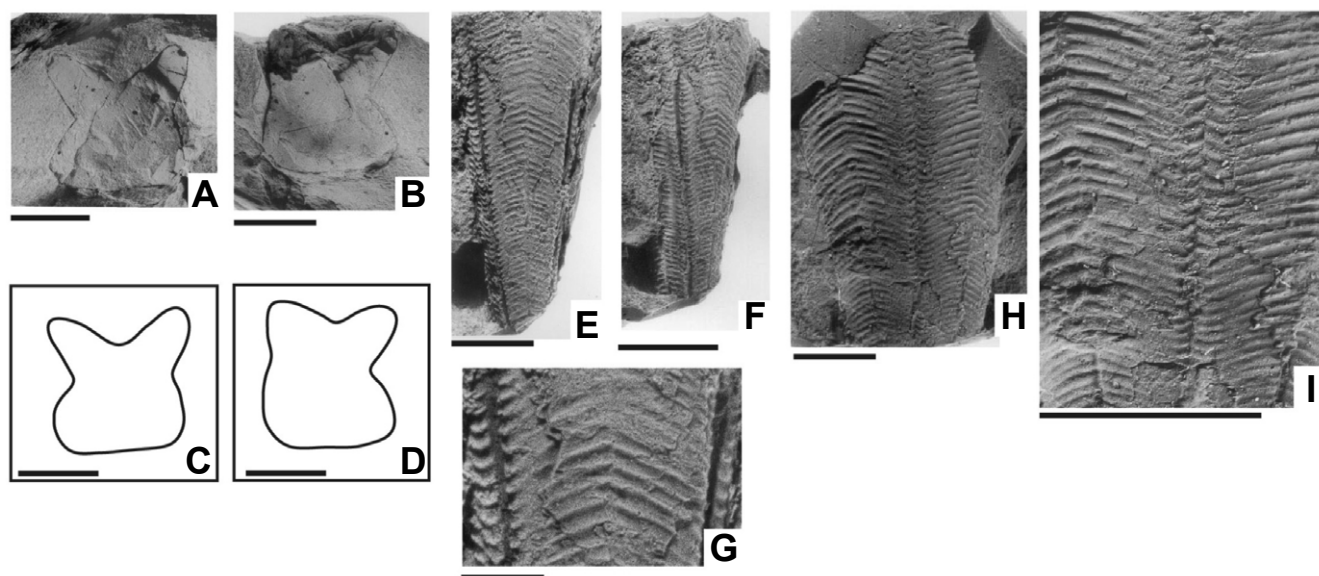


Figura 5. A-G, *Paraconularia* cf. *P. subulata* (Hall, 1858), FCMP 816, A, ejemplar deformado; B, representación gráfica; C, contraparte del mismo ejemplar; D, representación gráfica; FCMP 817, E, vista frontal; F, vista lateral; G, detalle de la vista lateral; FCMP 819, H, vista frontal de un molde de látex; I, detalle del surco de la esquina. Escalas = 10 mm.

Figure 5. A-G, *Paraconularia* cf. *P. subulata* (Hall, 1858), FCMP 816, A, deformed specimen; B, graphic representation; C, counterpart of the same specimen; D, graphic representation; FCMP 817, E, frontal view; F, lateral view; G, detail of lateral view; FCMP 819, H, frontal view of a latex mold; I, detail from corner groove. Scale bars = 10 mm.

Medidas. Longitud promedio de 10 a 90 mm.

Distribución. La especie *Paraconularia subulata* se ha encontrado en la Formación Saint Louis (Merameciano) de Illinois; la Formación New Providence (Osageano) de Indiana; el Grupo Borden (Osageano) de Kentucky; la Formación Heath (Chesteriano) de Montana; la Formación Cuyahoga (Kinderhookiano) de Ohio (Babcock & Feldmann, 1986b); y la Formación Fort Payne (Osageano) de Tennessee (Ford & Frederick, 2008). La especie de la formación Santiago se encuentra en las localidades la Curva (nivel Cu-5); La Cima (nivel Ci-1) y Los Zapotales (nivel Za-1). Un ejemplar proviene del Arroyo de las Pulgas (nivel APS-2).

Comentarios. El número de especies y la variación dentro del género *Paraconularia* Sinclair, 1940 son grandes. El número de costillas, nodos y espinas son caracteres diagnósticos para cada especie (Babcock & Feldmann, 1986b). Los ejemplares de la formación Santiago presentan un número variable de costillas/cm. En los ejemplares más grandes la articulación de tipo circular curvo aparece cerca de la región apical, pero no puede distinguirse en ejemplares más pequeños o en fragmentos. La especie *P. subulata* (Hall, 1858) es similar a *P. blairi* (Miller & Gurley, 1893) en la articulación de las costillas, pero difiere de ella por la presencia de nodos y un número menor de costillas por centímetro (*P. blairi* presenta de 20 a 35 costillas). Otra especie similar es *P. oklahomaensis* Babcock & Feldmann, 1986b, de la que difiere porque esta última presenta de 12-24 costillas por centímetro, a pesar de que el tipo de articulación de las costillas es el mismo.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La especie *Paraconularia* cf. *P. subulata* es la más abundante y se presenta en las cuatro localidades estudiadas, lo cual apoya la propuesta original de Pantoja-Alor (1970) en la cual se considera que los dos miembros (inferior y superior) de la formación Santiago son de edad misisípica. En el miembro inferior de la formación Santiago, la escasa presencia de *Paraconularia* cf. *P. subulata* concuerda con la edad Misisípico temprano-medio (Osageano) propuesta en trabajos anteriores con base en moluscos de la Clase Rostroconchia (Quiroz-Barroso *et al.*, 2000) y en braquiópodos (Navarro-Santillán *et al.*, 2002). Por otra parte, la fauna de conuláridos, en conjunto con cefalópodos y gasterópodos que se encuentran asociados en la parte media del miembro superior, apoya la idea de que al menos una parte de estas rocas pertenecen al Misisípico medio-tardío (Chesteriano).

De acuerdo con el registro fósil mundial de conuláridos, la distribución geográfica que muestran los géneros *Conularia* y *Paraconularia* es cosmopolita, ya que se encuentran localizados en más de cuatro reinos (en el sentido de Bambach, 1990), mientras que el registro de la especie *P. chesterensis* se encuentra restringido a los estados del centro-este de los Estados Unidos de América (Figura 6), dentro de lo que se conoce como la región del Mid-Continent. De acuerdo a lo anterior, el hallazgo de estos organismos en la formación Santiago apoya la idea de la continuidad de mares epicontinentales del centro de Norteamérica hacia la parte sur de México.

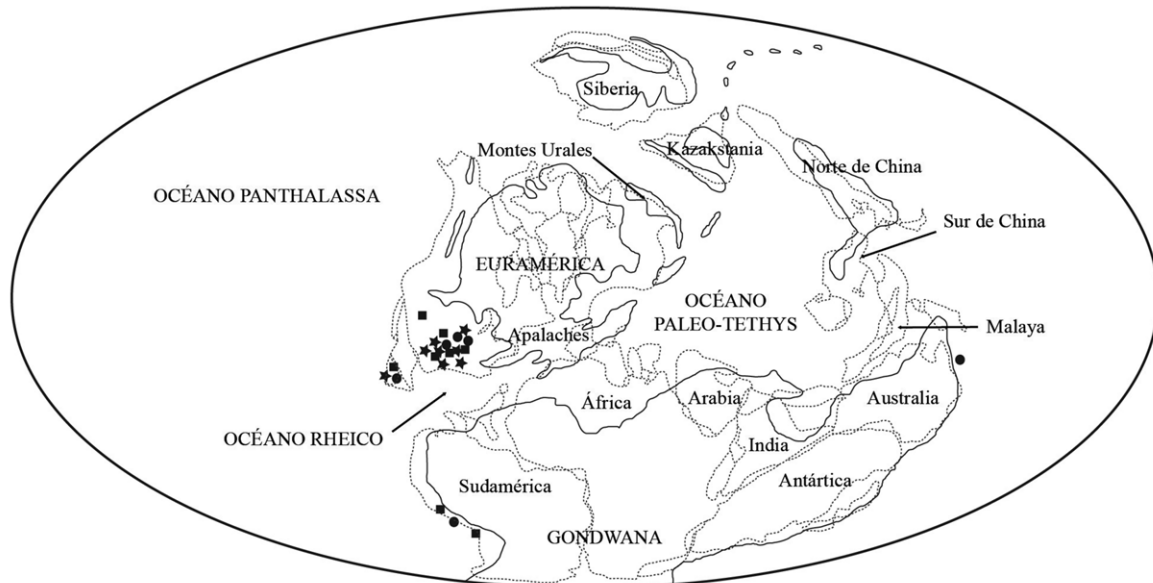


Figura 6. Distribución de los géneros ■*Conularia* y ●*Paraconularia* y de la especie ★*P. chesterensis*. Mapa base modificado de Scotese (2001).

Figure 6. Distribution of the genera ■*Conularia* y ●*Paraconularia* and of the species ★*P. chesterensis*. Base map modified from Scotese (2001).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a H. van Iten del Hanover College, Indiana, a un árbitro anónimo y a J. Leme, editora adjunta de la Revista Brasileira de Paleontología por las valiosas observaciones y sugerencias al manuscrito original; a D. Navarro por su colaboración durante el trabajo de campo y curatorial; a L. Martín por la elaboración de los moldes y duplicados en silicón; y a H. Hernández por la elaboración del material fotográfico que ilustra esta publicación. Este trabajo fue desarrollado durante los estudios de Maestría de la primera autora en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y fue financiado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM a través de los proyectos PAPIIT IN213710 e IN215013.

REFERENCIAS

Babcock, L.E. 1991. The enigma of conulariid affinities. In: M.A. Simonetta & S. Conway Morris (eds.) *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*, Cambridge University Press, p. 133-143.

Babcock, L.E. & Feldmann, R.M. 1986a. Devonian and Mississippian Conulariids of North America. Part A. General description and *Conularia*. *Annals of Carnegie Museum*, **55**:349-410.

Babcock, L.E. & Feldmann, R.M. 1986b. Devonian and Mississippian Conulariids of North America. Part B. *Paraconularia*, *Reticulaconularia*, new genus and organisms rejected from Conulariida. *Annals of Carnegie Museum*, **55**:411-479.

Babcock, L.E.; Feldmann, R.M.; Wilson, M.T. & Suárez-Riglos, M. 1987. Devonian conulariids of Bolivia. *National Geographic Research*, **3**:210-231.

Babcock, L.E.; Gray, J.; Boucot, A.J.; Himes, G.T. & Siéguale, P.K. 1990. First Silurian conulariids from Paraguay. *Journal of Paleontology*, **64**:897-902.

Babcock, L.E.; Lang, J.Z. & Yahaya, M. 1995. First Carboniferous conulariids from Niger (West Africa). *Journal of African Earth Sciences*, **20**:1-6. doi:10.1016/0899-5362(95)00039-V

Bambach, R.K. 1990. Late Palaeozoic provinciality in the Marine Realm. In: W.S. McKerrow & C.R. Scotese (eds.) *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*, Geological Society of London, p. 307-323 (Geological Society Memoir 12).

Bergström, J. 1995. Conulariid affinities: a discussion. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, **117**:245-246. doi:10.1080/11035899509546222

Bischoff, G.C.O. 1978. Internal structures of conulariid tests and their functional significance, with special reference to *Circonulariina* n. suborder (Cnidaria, Scyphozoa). *Senckenbergiana Lethaea*, **59**:275-327.

Bouillon, J. 1981. Origine et phylogénèse des cnidaires et des hydropolypes-hydroméduses. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, **111**:45-56.

Bridges, L.W. 1964. *Geology of Mina Plomosas-Placer de Guadalupe Area, Chihuahua, Mexico*. Field Trip Guidebook, West Texas Geological Society, 112 p. (Publication 64-50).

Brood, K. 1995. Morphology, structure and systematic of conulariids. *Geologiska Foreningens i Stockholm Forhandlingar*, **117**:121-137. doi:10.1080/11035899509546208

Buitrón, B.E.; Flores, A.D-G. & Vachard, D. 2000. Nuevos hallazgos de invertebrados paleozoicos (Scyphozoa-Conulata, Archaeogastropoda-Trochina y Echinodermata-Crinoidea) en la región de Nochixtlán-Ixtaltepec, Oaxaca. *Boletín Informativo de la Unión Geofísica Mexicana*, **20**:298.

Castillo-Espinoza, K.M. 2008. *Cefalópodos de la Formación Santiago, Misisípico de la Región de Nochixtlán, Oaxaca*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 52 p.

Castillo-Espinoza, K.M. 2013. *Sistemática de braquiópodos, cefalópodos y crinoideos del Misisípico medio de la formación Santiago, Santiago Ixtaltepec, Oaxaca*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 112 p.

- Collins, A.G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and evolution of cnidarian life cycles. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**:418-432. doi:10.1046/j.1420-9101.2002.00403.x
- Driscoll, E.G. 1963. *Paraconularia newberryi* (Winchell) and other Lower Mississippian conulariids from Michigan, Ohio, Indiana and Iowa. *Contributions from the Museum of Paleontology*, **18**:33-46.
- Escalante-Ruiz, A.R. 2011. *Conulariidos y gasterópodos del Carbonífero de Nochixtlán, Oaxaca*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 86 p.
- Flores de Dios, A.; Vachard, D. & Buitrón-Sánchez, B. 2000. La cubierta sedimentaria Pérmica Superior (Formaciones Olinalá, Ihualtepec y Yododeñe) de los terrenos Mixteco y Zapoteco. *Boletín Informativo de la Unión Geofísica Mexicana*, **20**:324-325.
- Ford, F.C. & Frederick, D.L. 2008. A Conulariid Fauna from the Fort Payne Formation, (Mississippian, Osagean) of Central Tennessee. In: GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA ABSTRACTS WITH PROGRAMS, 40:369.
- Fraunfelner, G.H. & Jennings, J.R. 1988. An unusual occurrence of conulariids in the Middle Mississippian of eastern Missouri. *Transactions of the Missouri Academy of Science*, **22**:51-59.
- 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*, **64**:45-53.
- González-Arreola, C.; Villaseñor-Martínez, A.B. & Corona-Esquivel, R. 1994. Permian fauna of the Los Arcos Formation, Municipality of Olinalá, State of Guerrero, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **11**:214-221.
- Götte, A. 1887. *Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata: Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere*. Hamburg und Leipzig, Verlag von Leopold Voss, 79 p.
- Hall, J. 1858. *Report on the Geological Survey of the State of Iowa: embracing the results of investigations made during portions of the years 1855, 56 & 57, Pt. 2, Paleontology*. Iowa City, Iowa Geological Survey, 251 p.
- Hatschek, B. 1888. *Lehrbuch der Zoologie, eine morphologische Übersicht des Thierreiches zur Einführung in das Stadium dieser Wissenschaft*. Jena, Gustav Fischer, 432 p.
- Hughes, N.C.; Gunderson, G.O. & Weedon, M. 2000. Late Cambrian conulariids from Wisconsin and Minnesota. *Journal of Paleontology*, **74**:828-838. doi:10.1666/0022-3360(2000)074<0828:LCCFWA>2.0.CO;2.
- Ivanstov, A.Y. & Fedonkin, M.A. 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic Boundary. *Palaeontology*, **45**:1219-1229. doi:10.1111/1475-4983.00283
- Jerre, F. 1994. Anatomy and phylogenetic significance of *Eoconularia loculata*, a conulariid from the Silurian of Gotland. *Lethaia*, **27**:97-109. doi:10.1111/j.1502-3931.1994.tb01562.x
- Kent, L.S. 1982. *Type and figured fossils in the Worthen Collection at the Illinois State Geological Survey*. Champaign, Illinois State Geological Survey, 65 p. (Circular 524).
- Kiderlen, H. 1937. Die Conularien. Über Bau and Leben der resten Scyphozoa. *Neues Jahrbuch für Mineralogie*, **77**:113-169.
- Koninck, L.G. 1883. *Faune du calcaire Carbonifère de la Belgique. 4e partie, Gasterópodes (suite et fin)*. Bruxelles, Annales du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, 240 p. (Serie Paléontologique 8).
- Kozłowski, R. 1968. Nouvelles observations sur les Conulaires. *Acta Palaeontologica Polonica*, **13**:497-535.
- Lane, N.G. 1973. *Paleontology and Paleogeology of the Crawfordsville Fossil Site (Upper Osagian: Indiana)*. Berkeley, University of California Press, 141 p.
- Leme, J.M. 2002. *Revisão sistemática dos Conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná, Brasil: implicações paleobiogeográficas e comentários sobre as relações filogenéticas entre os Conulatae*. Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Tesis de Maestría, 100 p.
- Leme, J.M.; Heredia, S.; Rodrigues, S.C.; Simões, M.G.; Aceñolaza, G.F. & Milana, J.P. 2003. *Teresconularia* gen. nov. from the Lower Ordovician of the Cordillera Oriental of Salta (NW Argentina): the oldest conularia (Cnidaria) from South America. *Revista Española de Micropaleontología*, **35**:265-273.
- Leme, J.M.; Rodrigues, S.C.; Simões, M.G. & van Iten, H. 2004. Sistemática dos conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**:213-222. doi:10.4072/rbp.2004.2.14
- Leme, J.M.; Simões, M.G.; Rodrigues, S.C.; van Iten, H. & Marques, A.C. 2008. Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896 (Cnidaria, Scyphozoa; Vendian-Triassic). *Palaeontology*, **51**:649-662. doi:10.1111/j.1475-4983.2008.00775.x
- Leme, J.M.; Simões, M.G. & van Iten, H. 2006. Reinterpretation of *Malvinoconularia cahuanotensis* (Branisa and Vanek) from the Devonian Altiplano and western Andean Cordillera, Bolivia, South America. *Ameghiniana*, **43**:285-292.
- Leme, J.M.; Simões, M. & van Iten, H. 2010. *Phylogenetic systematics and evolution of conulariids. Systematics and evolution of a problematical fossil taxon: the family Conulariidae (Cnidaria; Ediacaran/Triassic)*. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing, 49 p.
- Leme, J.M.; van Iten, H.; Simões, M.G.; Fairchild, T.R.; Rodrigues, F.; Galante, D. & Pacheco, M.L.A.F. 2013. A new Ediacaran conulariid from the Tamengo Formation, Corumbá Group, Brazil, and the deep Precambrian evolutionary history of cnidarians. In: THE NEOPROTEROZOIC PARAGUAY FOLD BELT (BRAZIL): GLACIATION, IRON-MANGANESE FORMATION AND BIOTA, 1, 2013. *Abstracts*, Corumbá, UnB, p. 15.
- Lucas, S.G. 2012. The extinction of the Conulariids. *Geosciences*, **2**:1-10. doi:10.3390/geosciences2010001
- Mariñelarena, M.P. 1970. Algunas especies de *Paraconularia* Sinclair del "Sistema de Tepuel" (Chubut) y sus relaciones con faunas del Hemisferio Austral. *Ameghiniana*, **7**:139-150.
- McKinney, F.K.; Devolvé, J.J. & Sobieraj, J. 1995. *Conularia* sp. from the Pyrénées: further support for scyphozoan affinities of the Conulariida. *Lethaia*, **28**:229-236. doi:10.1111/j.1502-3931.1995.tb01426.x
- Meek, F.B. 1871. *Description of new species of invertebrate fossils from the Carboniferous and Devonian rocks from Ohio*. Philadelphia, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, p. 57-93 (Proceedings for 1871).
- Meek, F.B. & Worthen, H. 1865. *Contributions to the paleontology of Illinois and other western states*. Philadelphia, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, p. 245-273 (Proceedings for 1865).
- Méndez-Alzola, R. & Sprechmann, P.G. 1973. Fauna del Devónico Temprano del Uruguay, II. Sobre representantes de *Conularia* y *Mesoconularia* (Conulariidae, Conulariinae). *Revista de Biología del Uruguay*, **1**:129-138.
- Miller, S.A. 1889. *North American geology and palaeontology for*

- the use of amateurs, students and scientists. Cincinnati, Forgotten Books, 664 p.
- Miller, S.A. 1897. *Second Appendix to North American Geology and Paleontology*. Cincinnati, Western Methodist Book Concern, p. 719-793.
- Miller, S.A. & Gurley, W.F.E. 1893. *Descriptions of some new species of invertebrates from the Paleozoic rocks of Illinois and adjacent states*. Springfield, Illinois State Museum of Natural History, 81 p. (Bulletin 3).
- Moore, R.C. & Harrington, H.J. 1956. Conulata. In: R.C. Moore (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata*. Geological Society of America and University of Kansas, 54-66 p.
- Navarro-Santillán, D.; Sour-Tovar, F. & Centeno-García, E. 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, **15**:327-336. doi:10.1016/S0895-9811(02)00047-0
- Nielsen, C. 2001. *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*. Oxford, Oxford University Press, 563 p.
- Pantoja-Alor, J. 1970. Rocas sedimentarias de la región centroseptentrional de Oaxaca. In: *Libro-Guía de la Excursión México-Oaxaca*, Sociedad Geológica Mexicana, p. 67-84.
- Quiroz-Barroso, S.A. & Perrilliat, M.C. 1997. Pennsylvanian Nuculoids (Bivalvia) from the Ixtaltepec Formation, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, **71**:400-407.
- Quiroz-Barroso, S.A. & Perrilliat, M.C. 1998. Pennsylvanian bivalves from the Ixtaltepec Formation, Mexico. *Journal of Paleontology*, **72**:1011-1024.
- Quiroz-Barroso, S.A.; Pojeta Jr., J.; Sour-Tovar, F. & Morales-Soto, S. 2000. *Pseudomulceodens*: a Mississippian Rostroconch from Mexico. *Journal of Paleontology*, **74**:1184-1186. doi:10.1666/0022-3360(2000)074<1184:PAMRFM>2.0.CO;2
- Quiroz-Barroso, S.A. & Sour-Tovar, F. 2006. Fossil Record of Upper Paleozoic Marine Invertebrates from Mexico. In: F.J. Vega; T.G. Nyborg; M.C. Perrilliat; S. Cevallos-Ferriz & S.A. Quiroz-Barroso (eds.) *Studies on Mexican Paleontology*, Springer, p. 133-167.
- Rodrigues, S.C. 2002. *Tafonomia comparada dos Conulatae Collins et al. 2000, Formação Ponta Grossa, Devoniano (?Lochkoviano-Frasniano), Bacia do Paraná: implicações paleoautocológicas e paleoambientais*. Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Tesis de Maestría, 100 p.
- Sabattini, N. & Hlebzsevitch, J.C. 2004. Agrupamientos radiales de conuláridos del Pérmico inferior de la Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, **41**:399-404.
- Sabattini, N. & Hlebzsevitch, J.C. 2005. Nueva evidencia sobre el modo de vida de los Conulariida. *Ameghiniana*, **42**:627-632.
- Scotese, C.R. 2001. *Atlas of Earth History*. Texas, PALEOMAP Project, 52 p. Available at <http://www.scotese.com>; accessed on 01/07/2014.
- Simões, M.G.; Mello, L.H.C.; Rodrigues, S.C.; Leme, J.M. & Marques, A.C. 2000. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**:757-762.
- Simões, M.G.; Rodrigues, S.C.; Leme, J.M. & van Iten, H. 2003. Some middle Paleozoic conulariids (Cnidaria) as possible examples of taphonomic artifacts. *Journal of Taphonomy*, **1**:165-183.
- Sinclair, G.W. 1940. A discussion of the genus *Metaconularia* with descriptions of new genus. *Transactions of the Royal Society of Canada*, **34**:101-121.
- Sinclair, G.W. 1942. A new species of "Conularia" from Gaspé. *Le Naturalist Canadien*, **69**:158-160.
- Sinclair, G.W. 1948. *The Biology of the Conulariida*. McGill University, Tesis doctoral, 442 p.
- Sinclair, G.W. 1952. A classification of the Conularida. *Fieldiana-Geology*, **10**:135-145.
- Sour-Tovar, F. & Buitrón, 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.; Pérez-Huerta, A.; Quiroz-Barroso, S.A. & Centeno-García, E. 2005. Braquiópodos y trilobite del Pérmico Inferior del Noreste del estado de Hidalgo. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **22**:24-35.
- Sour-Tovar, F. & Quiroz-Barroso, S.A. 1989. Braquiópodos (Strophomenida) pensilvánicos de la Formación Ixtaltepec. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, **2**:5-17.
- Sowerby, J. 1821. The mineral conchology of Great Britain; or colored figures and descriptions of those remains of Testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth. *The Mineral Conchology of Great Britain*, **3**:1-689.
- Steinmann, G. 1930. *Geologie von Perú*. Heidelberg, Carl Winters Universitätsbuchhdlgung, 448 p.
- Steuil, H. 1984. Die systematische Stellung der Conularien. *Giessener Geologische Schriften*, **37**:1-117.
- Swallow, G.C. 1860. *Descriptions of new fossils from the Carboniferous and Devonian rocks of Missouri*. Saint Louis, Academy of Science of Saint Louis, p. 635-660 (Transactions 1).
- Thomas, I. 1905. *Neue Beiträge zur Kenntnis der devonischen Fauna Argentinien*. Berlin, Deutsche Geologische Gesellschaft, p. 233-290 (Zeitschrift 57).
- 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.
- Ulrich, A. 1890. Paläozoische Versteinerungen aus Bolivien. In: G. Steinmann (ed.) *Beiträge zur Geologie und Paläontologie von Sudamerika*, Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, p. 5-116.
- van Iten, H. 1989. Relic conulariid soft parts and their bearing on the problem of conulariid affinities. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **21**:876.
- van Iten, H. 1991a. Evolutionary affinities of conulariids. In: M.A. Simonetta & S. Conway Morris (eds.) *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*, Cambridge University Press, p. 145-155.
- van Iten, H. 1991b. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. *Palaeontology*, **34**:939-954.
- van Iten, H. 1992a. Morphology and phylogenetic significance of the corners and midlines of the conulariid test. *Palaeontology*, **35**:335-358.
- van Iten, H. 1992b. Microstructure and growth of the conulariid test: implications for conulariid affinities. *Palaeontology*, **35**:359-372.
- van Iten, H. & Cox, R.S. 1992. Evidence of clonal budding in a radial cluster of *Paraconularia crustula* (White) (Pennsylvanian: ?Cnidaria). *Lethaia*, **25**:421-426. doi:10.1111/j.1502-3931.1992.tb01645.x
- van Iten, H.; Fitzke, J.A. & Cox, R.S. 1996. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the north-central USA. *Palaeontology*, **39**:1037-1064.

- van Iten, H.; Konate, M. & Moussa, Y. 2008. Conulariids of the Upper Talak Formation (Mississippian, Visean) of Northern Niger (West Africa). *Journal of Paleontology*, **82**:192-196. doi:10.1666/06-028.1
- van Iten, H.; Leme, J.M.; Simões, M.G.; Marques, A.C. & Collins, A.G. 2006. Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Ediacaran-Triassic) within Subphylum Medusozoa (Phylum Cnidaria). *Journal of Systematic Paleontology*, **4**:109-118. doi:10.1017/S1477201905001793
- van Iten, H.; Muir, L.A.; Botting, J.P.; Zhang, Y.D. & Lin J.P. 2013. Conulariids and Sphenothallus (Cnidaria, Medusozoa) from the Tonggao Formation (Lower Ordovician, China). *Bulletin of Geosciences*, **88**:713-722. doi:10.1007/BF02988098
- van Iten, H.; Vyhlásova, Z.; Zhu, M. & Yi, Q. 2005. Widespread occurrence of microscopic pores in conulariids. *Journal of Paleontology*, **79**:400-407. doi:10.1666/0022-3360(2005)079<0400:WOOMPI>2.0.CO;2
- van Iten, H.; Zhi-Kang, Z. & Mao-Yan, Z. 2000. Anatomy and systematic of the Devonian conulariids *Changshaconus* Zhu, 1985 and *Reticulaconularia* Babcock & Feldmann, 1986. *Acta Palaeontologica Sinica*, **39**:466-475.
- 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.
- von Salvini-Plawen, L. 1978. On the origin and evolution of the lower metazoa. *Zeitschrift für zoologische Cnidaria und evolutionsforschung*, **16**:40-88.
- Wade, M. 1994. Scyphozoa fossiles: Vendimedusae, Cubomedusae, Scyphomedusae, Conulata. In: J. Bouillon; C. Carré; D. Carré; A. Franc; J. Goy; M.L. Hernandez-Nicais; Y. Tifon; D. Van de Vyver & M. Wade (eds.) *Traité de Zoologie, Tome III, Fascicule 2 - Cnidaires et Ctenaires*, Masson, p. 923-942.
- Walcott, C.D. 1886. *Cambrian faunas of North America*. Oklahoma City, United States Geological Survey, p. 72-89 (Bulletin 30).
- Weldon, E.A. & Shi, G.R. 2003. Global distribution of Permian conulariids and paleobiogeographical implications. *Gondwana Research*, **6**:791-802. doi:10.1016/S1342-937X(05)71025-X
- Weller, S. 1898. *A bibliographic index of North American Carboniferous invertebrates*. Oklahoma City, United States Geological Survey, 653 p. (Bulletin 153).
- Werner, B. 1973. New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, **20**:35-61.
- Worthen, A.H. 1883. *Description of some new species of fossils shells from the Lower Carboniferous limestones and Coal Measures of Illinois*. Springfield, Geological Survey of Illinois, p. 323-326 (Bulletin 7).
- Worthen, A.H. 1890. *Descriptions of fossil invertebrates*. Springfield, Geological Survey of Illinois, p. 69-154 (Bulletin 8).

Received in November, 2013; accepted in April, 2014.