



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**  
**SISTEMATICA**

**ESTUDIO PALEOECOLÓGICO DEL JURÁSICO INFERIOR Y MEDIO DE LA ZONA**  
**NORTE DE OAXACA**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**ERIKA LOURDES ORTIZ MARTINEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. MARIA ALICIA SILVA PINEDA**  
**INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM**  
**DR. ANDREW PETER VOVIDES PAPALOUKA**  
**INSTITUTO DE ECOLOGÍA DE JALAPA, VER.**

**MÉXICO, D.F. MAYO, 2014.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**  
**SISTEMATICA**

**ESTUDIO PALEOECOLÓGICO DEL JURÁSICO INFERIOR Y MEDIO DE LA ZONA**  
**NORTE DE OAXACA**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**ERIKA LOURDES ORTIZ MARTINEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. MARIA ALICIA SILVA PINEDA**  
**INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM**  
**DR. ANDREW PETER VOVIDES PAPALOUKA**  
**INSTITUTO DE ECOLOGÍA DE JALAPA, VER.**

**MÉXICO, D.F. MAYO, 2014.**

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 07 de Octubre de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS la alumna ERIKA LOURDES ORTIZ MARTÍNEZ con número de cuenta 95528775 con la tesis titulada "ESTUDIO PALEOECOLÓGICO DEL JURASICO INFERIOR Y MEDIO DE LA ZONA NORTE DEL ESTADO DE OAXACA", realizada bajo la dirección de la DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN :

Presidente: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN  
Vocal: DRA. MARÍA ALICIA SILVIA PINEDA  
Secretario: DR. RICARDO BARRAGAN MANZO  
Suplente: DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE  
Suplente: DR. ANDREW PETER VOVIDES PAPALOUKA

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

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 06 de mayo de 2014.

*M. del Coro Arizmendi*

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (a) interesado (a)

---

## AGRADECIMIENTOS

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM**. Que me brindó la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado.

AL Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado (CVU 164601).

A mi Comité Tutorial, integrado por los Drs. Alicia Silva Pineda, María Patricia Velasco de León y Andrew P. Vovides Papalouka por sus acertados comentarios y apoyo brindado durante mis estudios de doctorado.

---

A **Alfredo Hernández Gallardo**, por el apoyo e impulso para alcanzar la meta que hoy logro, por ser siempre mi soporte para no darme por vencida, y por haber compartido conmigo sacrificios y noches en vela, pero sobre todo por ser mi compañero incondicional. GRACIAS, Te amo.

**Diana y Daniela Hernández Ortiz**, por su cariño y apoyo incondicional que me ha dado la fuerza y oportunidad de concluir una más de las muchas etapas que tengo por delante.

Mamá. Te agradezco el cariño, trabajo e infinito apoyo que me has dado toda la vida. Te quiero mucho.

A la Dra. María Patricia Velasco de León por su valioso apoyo, tiempo, comprensión y paciencia en la realización de éste trabajo, así como, por su inigualable ejemplo de trabajo, esfuerzo y tenacidad. Espero no haberla defraudado.

A la Dra. Alicia Silva Pineda por sus aportaciones a esta tesis y por su apoyo con el manejo e identificación del material fósil. Así como por la amistad brindada durante todo este tiempo.

A mis jefes: Carlos Castillejos Cruz y Armando Cervantes Sandoval por su apoyo y comprensión, vitales para la culminación de este trabajo.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias por sus asesorías en el manejo del Microscopio Electrónico de Barrido, (Instituto de Biología de la UNAM).

A Diego Enrique Lozano Carmona, por su apoyo y asesoría en el uso del programa Photoshop.

A mis compañeros de Laboratorio: Rigoberto Rodríguez Becerra, Pedro Martínez Martínez Elizabeth Ortega e Irán Grajeda con quienes me divertí en campo y me brindaron además su apoyo y amistad.

---

A todos los alumnos del Laboratorio de Paleontología de la FES Zaragoza y de la Facultad de Ingeniería de la UNAM, por su gran apoyo en campo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y en particular a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, instituciones que me brindaron la oportunidad de realizar mis estudios.

---

## **Alfredo, Charo y Nais**

Por siempre estar a mi lado en el cumplimiento de esta  
meta que tenemos juntos.

Por ser el motor de mi vida, pero sobre todo:  
Por el tiempo que les he robado, por el apoyo  
que me han dado e incluso por sus regaños,  
que me impulsan a seguir adelante  
y no darme por vencida.  
¡Gracias!

# ÍNDICE

1.	<b>Resumen</b> .....	1
2.	<b>Abstract</b> .....	3
3.	<b>Introducción</b> .....	5
4.	<b>Antecedentes</b> .....	9
	4.1 Flora del Jurásico .....	9
	4.2 Cycadofitas.....	11
5.	<b>Objetivo General</b> .....	12
6.	<b>Objetivos Particulares</b> .....	12
7.	<b>Zonas de Estudio</b> .....	13
	7.1 Geología y Estratigrafía.....	15
	7.2 Jurásico Inferior.....	16
	7.3 Jurásico Medio.....	18
8.	<b>Fisonomía foliar de las plantas fósiles del Jurásico Inferior y Medio del Terreno Mixteco</b> .....	28
	8.1 Método.....	31
	8.2 Resultados .....	35
	8.3 Discusión.....	48
9.	<b>Clasificación del área foliar de las gimnospermas fósiles colectadas en el Terreno Mixteco</b> .....	49
	9.1 Método.....	52
	9.2 Resultados y Análisis.....	53
	9.3 Discusión.....	56
10.	<b>Cycadas y Cycadeoidales con fisonomía foliar Semejante</b> .....	58
	10.1 Método.....	60
	10.2 Resultados y Análisis.....	62
11.	<b>Yacimientos de carbón y yeso ubicados en la zona de estudio</b> .....	73
	11.1 Método.....	79
	11.2 Resultados .....	80
12.	<b>Análisis microscópico de hojas de Cycadeoidales</b> .....	85
	12.1 Método.....	87
	12.2 Resultados .....	87
13.	<b>Modelo fitogeográfico de la región</b> .....	93
	13.2 Resultados .....	94
	13.3 Discusión.....	107
14.	<b>Patrones de distribución de las plantas fósiles del Terreno Mixteco</b> .....	112
	14.1 Método.....	116
	14.2 Resultados .....	117
15.	<b>Discusión</b> .....	133
16.	<b>Conclusiones</b> .....	135
17.	<b>Literatura Citada</b> .....	138

## ÍNDICE DE APÉNDICES

<b>Apéndice I</b>	Base de datos de las especies descritas para el Jurásico del Terreno Mixteco.....	<b>162</b>
<b>Apéndice II</b>	Base de datos de las especies de gimnospermas descritas para el Jurásico del Terreno Mixteco .....	<b>165</b>
<b>Apéndice III</b>	Descripción de las especies fósiles presentes en la zona de estudio.....	<b>167</b>
<b>Apéndice IV</b>	Área foliar de las pinnas de las especies de Cycadas actuales .....	<b>218</b>
<b>Apéndice V</b>	Afloramientos de carbón.....	<b>220</b>
<b>Apéndice VI</b>	Afloramientos de yeso.....	<b>225</b>
<b>Apéndice VII</b>	Ubicación Geográfica de los afloramientos fósiles de los géneros de Cycadeoidales presentes en el Terreno Mixteco.....	<b>231</b>
<b>Apéndice VIII</b>	Artículo requisito.....	<b>236</b>

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b>	Estados de la república mexicana con afloramientos de plantas fósiles.....	<b>10</b>
<b>Figura 2.</b>	Ubicación de Terreno Mixteco.....	<b>14</b>
<b>Figura 3.</b>	Columna estratigráfica de la Formación Rosario.....	<b>17</b>
<b>Figura 4.</b>	Columna estratigráfica del Grupo Tecocoyunca.....	<b>20</b>
<b>Figura 5.</b>	Columna estratigráfica de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada.....	<b>22</b>
<b>Figura 6.</b>	Columna estratigráfica de la formación Otlaltepec.....	<b>24</b>
<b>Figura 7.</b>	Columna estratigráfica de la Formación Tecmazuchil.....	<b>27</b>
<b>Figura 8.</b>	Morfología de las pinas presentes en los diferentes géneros de Cycadeoidales..	<b>31</b>
<b>Figura 9.</b>	Diversidad de especies por formación .....	<b>36</b>
<b>Figura 10.</b>	Fenograma que muestra el parecido entre las formaciones que forman la zona norte del Terreno Mixteco.....	<b>45</b>
<b>Figura 11.</b>	Fenograma que muestra el parecido entre las formaciones que forman la zona norte del Terreno Mixteco, incluyendo solo las especies de gimnospermas.....	<b>47</b>
<b>Figura 12.</b>	Análisis de densidad por Kerneles, y Gráfica que muestra el límite entre las categorías descritas (antimodas).....	<b>54</b>
<b>Figura 13.</b>	Mapa de distribución de los principales yacimientos de carbón en el mundo.....	<b>76</b>
<b>Figura 14.</b>	Mapa de distribución de los principales yacimientos de yeso en el mundo.....	<b>79</b>
<b>Figura 15.</b>	Ubicación de los afloramientos de carbón en la República Mexicana.....	<b>83</b>
<b>Figura 16.</b>	Ubicación de los afloramientos de yeso en la República Mexicana.....	<b>84</b>

<b>Figura 17.</b>	Características cuticulares de los géneros <i>Ptillophyllum</i> y <i>Zamites</i> .....	<b>89</b>
<b>Figura 18.</b>	Fronda del género <i>Ptillophyllum</i> .....	<b>90</b>
<b>Figura 19.</b>	Fronda del género <i>Zamites</i> .....	<b>91</b>
<b>Figura 20.</b>	Reconstrucción paleoecológica de la Formación Rosario.....	<b>96</b>
<b>Figura 21.</b>	Reconstrucción paleoecológica del Grupo Tecocoyunca.....	<b>100</b>
<b>Figura 22.</b>	Reconstrucción paleoecológica de la Formación Zorrillo Taberna indiferenciada.....	<b>102</b>
<b>Figura 23.</b>	Reconstrucción paleoecológica de la formación Otlaltepec .....	<b>104</b>
<b>Figura 24.</b>	Reconstrucción paleoecológica de la Formación Tecamazuchil.....	<b>106</b>
<b>Figura 25.</b>	Distribución de los Reinos Paleoflorísticos durante el Pérmico.....	<b>118</b>
<b>Figura 26.</b>	Distribución de los Reinos Paleoflorísticos durante el Mesozoico.....	<b>126</b>
<b>Figura 27.</b>	Distribución del género <i>Anomozamites</i> durante el Carbonífero.....	<b>121</b>
<b>Figuras 28 y 29.</b>	Distribución del género <i>Anomozamites</i> durante el Triásico y Jurásico.....	<b>122</b>
<b>Figura 30.</b>	Distribución del género <i>Laurozamites</i> durante el Triásico.....	<b>123</b>
<b>Figura 31.</b>	Distribución del género <i>Otozamites</i> durante el Triásico.....	<b>124</b>
<b>Figuras 32 y 33.</b>	Distribución del género <i>Otozamites</i> durante el Jurásico y Cretácico.....	<b>125</b>
<b>Figura 34.</b>	Distribución del género <i>Pterophyllum</i> durante el Carbonífero.....	<b>126</b>
<b>Figuras 35 y 36.</b>	Distribución del género <i>Pterophyllum</i> durante el Pérmico y Triásico.....	<b>127</b>
<b>Figuras 37 y 38.</b>	Distribución del género <i>Pterophyllum</i> durante el Jurásico y Cretácico.....	<b>128</b>
<b>Figuras 39 y 40.</b>	Distribución del género <i>Ptillophyllum</i> y <i>Zamites</i> durante el Triásico.....	<b>130</b>
<b>Figuras 41 y 42.</b>	Distribución del género <i>Ptillophyllum</i> y <i>Zamites</i> durante el Jurásico.....	<b>131</b>
<b>Figuras 43 y 44.</b>	Distribución del género <i>Ptillophyllum</i> y <i>Zamites</i> durante el Cretácico.....	<b>132</b>

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b>	Características utilizadas en la identificación de las especies de Cycadales y Cycadeoidales presentes en el Terreno Mixteco .....	<b>33</b>
<b>Tabla 2.</b>	Caracteres utilizados en la identificación de las plantas fósiles colectadas en el Terreno Mixteco.....	<b>34</b>
<b>Tabla 3.</b>	Especies y morfotaxa de helechos descritos para la cubierta jurásica del Terreno Mixteco .....	<b>37</b>
<b>Tabla 4.</b>	Especies de gimnospermas descritas para el Jurásico del Terreno Mixteco.....	<b>39</b>
<b>Tabla 5.</b>	Valor, óptimo y sobre-suavizado de los datos (logaritmo natural).....	<b>54</b>
<b>Tabla 6.</b>	Categorías de tamaño para las hojas fósiles del Terreno Mixteco.....	<b>55</b>
<b>Tabla 7.</b>	Porcentajes de representatividad de cada una de las categorías de tamaño para el material fósil colectado en las cinco formaciones jurásicas del Terreno Mixteco.....	<b>56</b>
<b>Tabla 8.</b>	Características taxonómicas que permiten diferenciar a las Cycadales de las Cycadeoidales.....	<b>60</b>
<b>Tabla 9.</b>	Variables medidas en cada uno de los ejemplares consultados.....	<b>62</b>
<b>Tabla 10.</b>	Especies de Cycadas colectadas en campo.....	<b>63</b>
<b>Tabla 11.</b>	Datos de distribución de las especies de Cycadas consultadas en los herbarios.....	<b>65</b>
<b>Tabla 12.</b>	Área foliar de los ejemplares actuales y fósiles de Cycadeoidales y Cycadas.....	<b>72</b>
<b>Tabla 13.</b>	Comunidades vegetales y climas donde se distribuyen actualmente las especies <i>Dioon angustifolia</i> y <i>Dioon caputoi</i> .....	<b>72</b>
<b>Tabla 14.</b>	Caracteres estomáticos de los diferentes géneros de Cycadeoidales.....	<b>92</b>

## RESUMEN

Las gimnospermas llegaron a ser el grupo dominante durante la era Mesozoica, después de cambios ambientales que caracterizaron el fin del Pérmico; Cycadeoidales, Coniferales y Ginkgoales se dispersaron rápidamente llegando a tener una distribución global durante toda la Era Mesozoica.

En México las hojas de Cycadeoidales constituyen la flora fósil más importante y mejor preservada, sin embargo su origen y diversificación son temas que aún no se aclaran completamente, además, interpretaciones paleoclimáticas usando hojas de taxa que predominaron en el Mesozoico (Jurásico) son escasas a nivel mundial y nulas en México por lo que el objetivo de este trabajo fue realizar inferencias paleoecológicas y paleoclimáticas utilizando este órgano, lo cual aporta bases para entender los procesos históricos que influyeron en la gran riqueza florística de la porción suroriental de México y proporciona información valiosa ayuda a entender los procesos de diversificación que siguieron los diferentes géneros de Cycadeoidales presentes en el Jurásico Inferior y Medio del Terreno Mixteco. Para ello se muestrearon uniformemente cinco formaciones que afloran en la porción noroeste del estado de Oaxaca cerca de los límites con los estados de Puebla y Guerrero (Jurásico Inferior; Formación Rosario. Jurásico Medio; formación Otlaltepec, Formación Tecomazuchil, Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada y Grupo Tecocoyunca), obteniendo los siguientes resultados. Se reporta la presencia de 62 especies de gimnospermas, en los sedimentos del Terreno Mixteco, 35 de las cuales son nuevos registros. Se anexa a los listados florísticos de la región los géneros *Brachyphyllum* Brongniart, *Elatocladus* Halle y *Podozamites* Braun, además se reporta por primera vez la presencia de Ginkgoales (seis especies) para el Jurásico de México. Las unidades geológicas del Terreno Mixteco donde se reporta la mayor riqueza florística, son las formaciones Tecomazuchil (42 especies) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (42 especies). El área foliar dominante entre las plantas fósiles de la zona norte del Terreno Mixteco, varía de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup> (Micrófila I). La reconstrucción paleoecológica de las formaciones Rosario, Otlaltepec, Tecomazuchil, Zorrillo-Taberna indiferenciada y Grupo Tecocoyunca indica la existencia de ambientes de abanicos

aluviales, lacustres, palustres y fluviales, habitados entre otros por especies con amplios alcances estratigráficos que sobrevivieron a las grandes extinciones del permo-triásico y que se adaptaron a sobrevivir en estos ambientes. Por otro lado el análisis panbiogeográfico de los géneros de Cycadeoidales dominantes en la zona de estudio, muestra una distribución amplia desde el Triásico para estos géneros que abarca principalmente Norte América, Asia y Europa, así como la Antártida para *Anomozamites* y *Zamites*. Esta distribución responde a las características xéricas que caracterizan a estos organismos y que les permitieron sobrevivir en las condiciones áridas que imperaban en la Pangea durante el Triásico, otro factor importante que influyó en la distribución de este grupo fue la gran extinción del Pérmico que dejó nichos vacíos. Para el Jurásico el número de localidades con fósiles de estos géneros aumenta en México y el mundo, manteniendo una distribución cosmopolita y adaptándose a climas tropicales y paratropicales, extinguiéndose a finales del Cretácico.

## ABSTRACT

The gymnosperms managed to be the dominant group during the Mesozoic, after environmental changes that characterized the end of the Permian; Cycadeoidales, Coniferales and Ginkgoales dispersed rapidly managing to have a global distribution during all the Mesozoic.

In Mexico Cycadeoidales leaves constitute the most important fossil and better preserved flora, nevertheless its origin and diversification are topics that are still debatable. Additionally, paleoclimatic interpretations using leaves of taxa that prevailed during the Mesozoic (Jurassic) are scanty worldwide and void in Mexico, for what the aim of this work was to realize paleoecological and paleoclimatic inferences using this organ, which allow us to understand the historical processes that influenced the rich flora of the southeast portion of Mexico. This provided valuable information for understanding the processes of diversification that followed the different genera of Cycadeoidales present in the Lower and Middle Jurassic Terreno Mixteco. Five outcrop formations were uniformly sampled in the northwestern portion of the state of Oaxaca, near the border of the states of Puebla and Guerrero with the following results. I report 62 species of gymnosperms, sediments Terreno Mixteco, 35 of which are new records. Attached to listings floristic region the genera *Brachyphyllum* Brongniart, *Podozamites* Braun and *Elatocladus* Halle, also reported for the first time the presence of Ginkgoales (six species) for the Jurassic of Mexico. Geological units of the Terreno Mixteco where the richest floristic reports were made are Tecamazuchil formation (42 species) and Zorrillo-Taberna undifferentiated Formation (42 species). The dominant foliar area between fossil plants in the northern Terreno Mixteco, varies from 0.08 to 1.36 cm<sup>2</sup> (Micrófila I). Paleoecological reconstruction Rosario, Otlaltepec, Tecamazuchil Formation, and Zorrillo-Taberna undifferentiated Formation, and Tecocoyunca Grup indicates the existence of alluvial fan environments, lacustrine, palustrine and fluvial, inhabited among others by species with broad stratigraphic scope survived the great extinctions of the Permo-Triassic and that adapted to survive in these environments. On the other hand, the analysis panbiogeographic

dominant Cycadeoidales genera in the study area, shows a wide distribution from the Triassic to these genera, mainly covering North America, Asia and Europe, and Antarctica to *Anomozamites* and *Zamites*. This distribution reflects the xeric features that characterize these organisms and that allowed them to survive in the arid conditions prevailing in the Pangea during the Triassic. Another important factor that influenced the distribution of this group was the great Permian extinction that left empty niches. For the number of localities Jurassic fossils of these genera increases in Mexico and the world, maintaining a cosmopolitan distribution and adapting itself to tropical and paratropical becoming extinct in the late Cretaceous.

## INTRODUCCIÓN

Las comunidades en las que se agrupan los seres vivos hoy en día, son en parte el resultado de variaciones climáticas a lo largo del tiempo. Los cambios en el clima han sido tan fuertes que en ocasiones han provocado la extinción de un gran número de especies. Esto ha modificado la estructura y distribución de las comunidades de plantas tanto a nivel regional como global. Los registros existentes sobre paleocomunidades ofrecen evidencia de éste hecho, muestran por ejemplo, que durante el Jurásico la composición y distribución de la vegetación fue alterada dramáticamente por los cambios climáticos. En este periodo *Cordaites*, *Gigantopteris* y *Glossopteris* dominaban la flora del mundo. Sin embargo, cambios en el nivel del mar, en el clima y en la topografía, ocasionaron que estos organismos fueran remplazados por Cycadas, Cycadeoidales (Bennettitales), Ginkgos y coníferas (Willis y Mc Elwain, 2002).

La relación entre la fisonomía foliar de las plantas y algunos parámetros climáticos ha sido estudiada por diferentes fitogeógrafos (Humboldt, 1845; De Candolle, 1855). Han demostrado que el clima es un factor determinante para la distribución de la vegetación; de hecho se sabe que plantas adaptadas a un régimen climático en particular presentan morfología similar o ciertas formas de crecimiento, por ejemplo hojas grandes y delgadas se asocian a selvas tropicales, mientras que hojas aciculares a bosques de regiones frías. En general, existe una correspondencia entre el tipo de clima y el tipo de vegetación que se establece en una región.

Debido a esta correlación, en algunos sistemas de clasificación se han utilizado los elementos del clima para delimitar grandes unidades de vegetación; tal es el caso de los sistemas de las zonas de vida de Holdridge (1967). Por otro lado es obvio que las condiciones impuestas por el ambiente tienen repercusión en las características estructurales de la comunidad, que puede verse modificada conforme cambian los gradientes de las variables climáticas.

El conocimiento del paleoclima y del desarrollo de la paleovegetación permite el entendimiento de los procesos históricos que determinaron la vegetación actual. Por lo que la inferencia de las condiciones climáticas del pasado constituye un reto importante para la ciencia, que al enfrentarse a la imposibilidad del registro directo de los datos, recurre a los fósiles como fuente de información.

Las plantas objeto de estudio de la paleobotánica están representadas en el registro fósil por hojas, frutos, semillas, madera, fitolitos, polen y flores. De estos órganos las hojas representan por su abundancia y adaptación al clima, las estructuras más utilizadas por los investigadores para inferir el clima. Givinish (1984) estableció la relación entre la forma de la hoja y la optimización de bióxido de carbono, por su parte Wolfe (1985) demostró que en zonas soleadas o secas las hojas tienden a ser más pequeñas y gruesas a diferencia de los lugares húmedos donde las hojas son más grandes. Además afirma que el margen de la hoja dentado es típico de climas microtermales y disminuye en abundancia con temperaturas mayores (Givinish, 1984). Estas afirmaciones fueron respaldadas años más tarde por los trabajos de Haworth y McElwain (2008), en donde además afirman que al utilizar material fósil la información ambiental recabada debe de respaldarse con los datos sedimentológicos de los afloramientos. Análisis epidérmicos (cutícula, estomas y tricomas) de la lámina foliar han demostrado ser útiles no solo para diferenciar entre taxa muy similares sino también para inferir condiciones climáticas. Por ejemplo, cutículas gruesas, alta frecuencia de papilas y tricomas así como estomas hundidos son ampliamente aceptados como adaptaciones xerófilas (Kerp, 1990). Estos estudios sugieren que las presiones a las que están sujetos los organismos de una comunidad de plantas, dan como resultado patrones ecológicos donde la forma y fisiología de los organismos tienden a maximizar su ganancia neta de bióxido de carbono y, así tener más recursos para reproducirse y competir por espacio adicional (Givinish, 1984).

En general se han desarrollado dos métodos para inferir los climas del pasado: El relativo viviente más cercano y el método fisonómico (angiospermas). El primero asume que la flora fósil con representantes actuales, está asociada a las mismas condiciones ambientales. La validez de este método se basa en que en la actualidad muchos géneros y familias de plantas están restringidas a climas,

particulares, por lo que da por hecho que los taxa representados en la flora fósil estuvieron asociados a climas semejantes. Es decir que la tolerancia climática que se presenta en comunidades modernas, son el estado final de una secuencia que incluye la tolerancia de sus presumibles formas ancestrales. La aplicación de este método tiene algunos problemas ya que la interpretación de los listados paleoflorísticos depende del criterio del autor, pues es posible proponer diferentes tipos de vegetación de un listado de fósiles. Carece de algoritmos, lo que permite llegar a diferentes resultados con los mismos datos. Otro problema en la aplicación de este método, es la correcta determinación de los taxa presentes en la flora fósil, especialmente en hojas más antiguas que el Paleógeno ya que una determinación incorrecta resultará en una inferencia errónea del paleoclima Wolfe (1967, 1968, 1969) y Dilcher y Dolph (1970). Esto es importante debido a que anteriormente la determinación taxonómica de las hojas fósiles se realizaba por su parecido morfológico con alguna especie viviente.

El método fisonómico por otro lado se basa en la arquitectura foliar, término que se refiere a todos los elementos que constituyen la expresión externa de las hojas (Hickey y Wolfe, 1975). Este método hace estimaciones del clima sobre correlaciones entre atributos particulares de las plantas y los parámetros climáticos. Tiene como base las respuestas de las plantas a condiciones de estrés ambiental (Wolfe, 1969, 1971; Dilcher, 1973; Dolph y Dilcher, 1980). No depende de la determinación de los taxa presentes en la flora fósil, ni de su relación con representantes actuales. Además utiliza algoritmos que permiten llegar al mismo resultado independientemente de quien maneje los datos.

Este método ha sido utilizado con éxito en la inferencia del paleoclima en regiones donde se han encontrado restos de angiospermas. En México por ejemplo destacan los trabajos realizados en las localidades de: Los Ahuehuetes, Puebla y Santa María Amajac, Hidalgo (Velasco de León, 1999 y Aguilar-Arellano y Ortiz-Martínez, 2000). Sin embargo, aunque van en aumento los estudios paleoecológicos se han enfocado a las angiospermas dejando de lado a otros grupos importantes a lo largo del tiempo geológico. Lo anterior ha provocado que no se tomen en cuenta los grandes cambios climáticos que se presentaron en la Tierra en el pasado y que permitieron la dominancia actual de las angiospermas. En el

Jurásico, por ejemplo la desarticulación de la Pangea originó el cambio de latitud de las masas continentales y por consecuencia severos cambios climáticos que modificaron la composición y distribución de la vegetación dramáticamente. A nivel local la apertura del Golfo de México durante el Jurásico Superior, provocó cambios importantes en los patrones de precipitación, lo que repercutió en las comunidades de la época.

Las interpretaciones paleoclimáticas usando hojas de taxa que predominaron en el Mesozoico (Jurásico) son escasas a nivel mundial y nulas en México. Estudios regionales en Rusia y China (Vakhrameev, 1987, Ziegler *et al.*, 1993) proponen la demarcación de provincias florísticas basadas en la distribución de los géneros *Brachyphyllum* Brongniart, *Czekanowskia* Heer, *Desmiophyllum* Lesquereux, *Ginkgo* Heer, *Pagiophyllum* Seward, *Phoenicopsis* Seward, *Podozamites* Braun, *Ptillophyllum* Morris, *Sphenobaiera* Florin y *Voltzia* Schleiden (Krassilov, 2003 y Hallam, 1984). Investigaciones más recientes de tipo fitogeográfico, e.g. Ziegler *et al.* (1993), proponen 10 biomas modificados de Walter (1985), para las floras de Eurasia con base en análisis estadísticos. Asimismo Rees *et al.* (2000) establecen cinco zonas climáticas globales a las que denominan biomas según la clasificación de Walter (1985). Estos autores determinan la relación entre el clima y la morfología foliar a partir del análisis con métodos estadísticos multivariados de la información de 196 localidades con fósiles de plantas y con sedimentos paleoindicadores (carbón y yeso), del Hemisferio Norte para el Jurásico Inferior y de 288 para el Jurásico Medio. Reconocen también cuatro tipos de vegetación; en latitudes bajas vegetación xeromórfica distribuida en manchones dominados por microbennettitales y microconíferas, en latitudes medias, bosques que concentraron la mayor diversidad y productividad constituidos principalmente por helechos, esfenofitas y gimnospermas. La vegetación de altas latitudes conformada por coníferas de hojas anchas y ginkgofitas, las que aparentemente fueron deciduas y por último vegetación tropical siempre verde altamente restringida. A diferencia de la propuesta de Krassilov (2003) quien con base a los géneros *Ptillophyllum*, *Zamites* Brongniart, *Otozamites*, Braun y algunas coníferas propone el Reino Sur de aspecto esclerófilo y el Reino Norte a partir de los 60° de latitud donde predomina el género *Phoenicopsis* Heer.

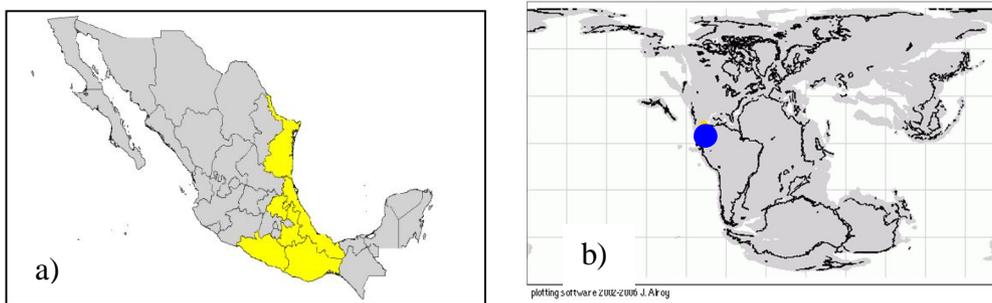
A pesar de que estas propuestas incluyen a México se detectaron varios problemas: (1) Sólo toman en cuenta la información publicada en revistas especializadas, por lo que los datos de tesis y trabajos en prensa no fueron considerados, lo que reduce la información sobre México que fue incluida en el análisis. (2) La propuesta de biomas se basa en el tamaño de la lámina foliar de cada género, por lo que se habla de dominancia de hojas Micrófilas o macrófilas, sin embargo, estos datos no se manejan para las localidades de México. Rees *et al.* (2000), consideran 10 clases de tamaño de la lámina foliar, pero no explican los rangos. Ziegler *et al.*, 1993 mencionan que 32 géneros de plantas se asignan a lo largo del Jurásico a 10 categorías morfológicas, aunque no establecen claramente los límites de cada una de ellas, además de que el 39% de los taxa no están presentes en México. Y (3) para el Jurásico no se han reportado yacimientos importantes de evaporitas en México que permitan afinar las inferencias paleoecológicas.

Como ya se mencionó los estudios paleontológicos de gimnospermas en México son de naturaleza descriptiva, no existen antecedentes del empleo de las hojas de gimnospermas como indicadores de parámetros climáticos. Por lo que el objetivo de este trabajo fue realizar inferencias paleoecológicas y paleoclimáticas utilizando este órgano, lo cual permitió visualizar los procesos históricos que influyeron en la gran riqueza florística de la porción suroriental de México.

## ANTECEDENTES

**Flora del Jurásico.** La flora fósil más abundante y de distribución geográfica más amplia en México, se encuentran en depósitos del Jurásico Inferior y Medio. Constituida principalmente por gimnospermas, entre las que destacan por su abundancia y preservación las Cycadofitas seguidas de cerca por las Coniferofitas. Las Cycadales alcanzan su máximo desarrollo durante este periodo, lo que ha ocasionado que al Jurásico se le conozca como la “Edad de las Cycadas”. Los afloramientos con flora fósil del Jurásico en México se encuentran en los estados de Guerrero, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas y Veracruz (Imlay,

1953; Silva-Pineda, 1978 a y b; González-Gallardo y Silva-Pineda, 1988; Díaz Pedroza, 1994; Weber y Cevallos-Ferriz, 1994). Aunque, los organismos mejor preservados se han colectado en la Mixteca oaxaqueña, en las Formaciones Rosario, Zorrillo-Taberna indiferenciada, Tecamazuchil, Zorrillo y Grupo Tecocoyunca (Delevoryas, 1968; Person, 1976; Silva Pineda, 1978 a y b, 1984; Person y Delevoryas, 1982). No obstante aunque se conocen estructuras de estas plantas desde el siglo XIX, la información de las floras es en muchos casos imprecisa y dispersa, o bien no se ha publicado formalmente lo que dificulta su consulta (Fig. 1 a y b).



**Figura. 1** (a) Estados de la República Mexicana con afloramientos de plantas fósiles del Jurásico. (b) Estados de la República Mexicana (Guerrero, Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Tamaulipas) con plantas fósiles del Jurásico incluidas en la base de datos "Paleobiology Database".

Uno de los primeros registros de plantas fósiles en la región norte del Terreno Mixteco lo hacen en 1896 Aguilera *et al.* quienes reportan la presencia de Cycadas en Diquiyú; señalan también la existencia de plantas fósiles en yacimientos de carbón en Oaxaca y en 1902, Nathorst publicó la existencia de plantas del Cretácico en Tlaxiaco, Oaxaca. Aunque no es sino hasta la primera mitad del siglo pasado cuando se realizan diferentes estudios que abordan temas geológicos y paleontológicos (la mayoría de carácter estrictamente taxonómico). Dentro de ellos destacan los realizados por: Birkinbine, 1911, geología económica detallada, depósitos de hierro y carbón; Wieland, 1914-1916 paleobotánica; Burckhardt, 1927, Estratigrafía y paleontología del Mesozoico, Imlay, 1953, Correlación de las Formaciones jurásicas; Erben, 1956, Estratigrafía del Jurásico; Cortés-Obregón *et al.*, 1957, Geología económica semiregional, depósitos de carbón; Alencaster, 1963, Paleontología del Jurásico y Cretácico; De Cserna, 1965,

Geología general; Ferrusquía-Villafranca, 1976, Geología general, "Paleontología del Jurásico", Person, 1976, Paleobotánica del Jurásico; Silva-Pineda, 1978a, Paleobotánica del Jurásico; Carrasco Ramírez, 1981, Geología jurásica del área de Tlaxiaco, Mixteca alta, Oaxaca; Silva Pineda, 1984, Las transgresiones jurásicas en México; Aguilar-Arellano, 2004, Plantas jurásicas de la región noroccidental de Oaxaca: Implicaciones paleobiogeográficas, Velasco de León *et al.*, 2007, La presencia de *Brachyphyllum?* en la Formación Tecomazuchil del Jurásico Medio de México y Ángeles, 2009, El género *Brachyphyllum* en el Mesozoico de México.

**Cycadofitas:** Las Cycadofitas constituyen un grupo de gimnospermas con forma de palma o helecho (Chamberlain, 1935). Han sido consideradas como "fósiles vivientes" es decir que han conservado caracteres a lo largo de varios millones de años (Vovides *et al.*, 2003). Comprenden dos órdenes, Cycadales (Cycadas modernas) y Cycadeoidales (Bennettitales); Las primeras aparecieron en la Tierra durante el Pérmico (hace 270-280 millones de años), radiaron y se dispersaron durante este periodo e inicio de la era Mesozoica y han continuado como un linaje independiente desde entonces (Jones, 1993). Las Cycadeoidales en cambio aparecieron en el Triásico pero a diferencia de las Cycadas este grupo alcanzó su clímax en el Jurásico, extinguiéndose a finales del Cretácico, durante la extinción en masa sucedida hace 65 millones de años. Este grupo de gimnospermas fue mucho tiempo incluido dentro del grupo de las Cycadales debido a su forma de crecimiento, su lento desarrollo y a la presencia de hojas pinnadas y coriáceas, caracteres que permiten inferir requerimientos ecológicos similares entre estas plantas. Sin embargo las estructuras reproductoras de estos organismos, así como los patrones de venación y la presencia de estomas sindetoquelicos (labios compuestos) en las hojas de las Cycadeoidales permite diferenciarlas de las Cycadas modernas (Harris, 1932).

Actualmente las Cycadas se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales del mundo (Vovides *et al.*, 2003). En el continente africano, Australia y América así como en las Antillas Mayores, Bahamas y Asia (Whitelock, 2002; Jones, 1993). Se reconocen tres familias (Cycadaceae, Stangeriaceae y Zamiaceae) de las que hasta el momento se han descrito más de 300 especies (Hill *et al.*, 2007) aunque los investigadores consideran que el número podría

incrementarse a 400. México es considerado como el centro de especiación del grupo en el neotrópico (Vovides *et al.*, 2003) debido al gran número de especies (60 spp.) que habitan en el país. Ocupa además el segundo lugar mundial en diversidad con un alto número de endemismo (Vovides, 2000). Solo la familia Zamiaceae, descrita por Horaninow y representada por tres géneros (*Dioon* Lindley, *Ceratozamia* Brongniart y *Zamia* Linneo), se encuentra presentes dentro de sus fronteras.

Los géneros *Nilssonia* Brogniart, *Pseudoctenis* Seward y *Taeniopteris* Brogniart constituyen un grupo de Cycadales extinto, representadas en México por las especies *Nilssonia pterophylloides* Nathors, *Pseudoctenis lanei* Tomas, *Pseudoctenis sp.*, *Taeniopteris oaxacensis* Person y *Taeniopteris orovillensis* Fontain. Mientras que las Cycadeoidales fueron el grupo de plantas mas ampliamente distribuidas en el Jurásico (Silva-Pineda, 1978 a y b; González-Gallardo y Silva-Pineda, 1988), representadas en los afloramientos fósiles de México principalmente por los géneros *Anomozamites* Schimper, *Otozamites*, *Pterophyllum* Brongniart, *Ptillophyllum*, *Weltrichia* Braun, *Williamsonia* Carruthers y *Zamites*.

## OBJETIVO GENERAL

Demostrar que la fisonomía foliar de las hojas fósiles de gimnospermas refleja las condiciones ambientales en las que ellas se desarrollaron en el pasado e inferir a partir de esa información el clima que prevaleció en la región norte del Terreno Mixteco durante el Jurásico Temprano y Medio, así como proponer un modelo fitogeográfico de la región.

## OBJETIVOS PARTICULARES

1. Describir la fisonomía foliar de las plantas fósiles del Jurásico Inferior y Medio del Terreno Mixteco

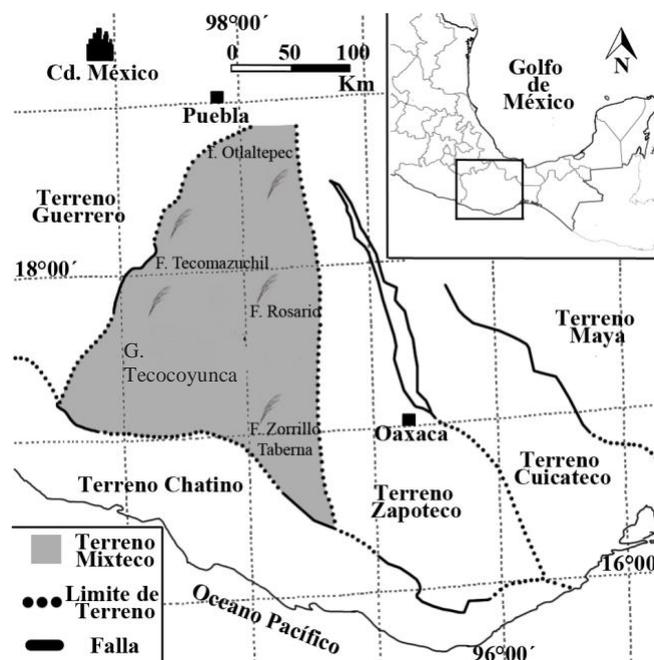
2. Proponer una clasificación morfológica para las hojas de Cycadeoidales (Bennettitales).
3. Comparar las condiciones ecológicas de Cycadas y Cycadeoidales que presenten una fisonomía foliar semejante, con el fin de extrapolar las condiciones en las que vivieron las Cycadeoidales en el Jurásico.
4. Elaborar una base de datos de los yacimientos de carbón y yeso que se localicen en el área de estudio.
5. Sugerir un modelo fitogeográfico hipotético con base en los indicadores litológicos y en las características foliares de los géneros de gimnospermas estudiados.
6. Proponer los patrones de distribución de las plantas en el Terreno Mixteco con base en la dominancia y diversidad de las gimnospermas.

## ZONA DE ESTUDIO

La zona de estudio se ubica en el Terreno Tectonoestratigráfico Mixteco que fue propuesto por Campa y Coney (1983). Este terreno se localiza al sur de la República Mexicana, aproximadamente a 200 km. al sureste de la Ciudad de México. Comprende la zona limítrofe entre los estados de Oaxaca, Puebla y Guerrero (Fig. 2), abarca una superficie aproximada de 50 km<sup>2</sup>, entre las coordenadas geográficas 16° 35´ a 18° 00´ N. 97° 05´ a 97° 45´ O. El basamento del Terreno Mixteco es el Complejo Acatlán (Ortega-Gutiérrez, 1978), constituido por rocas metamórficas; principalmente por esquisto de mica, esquisto anfibolítico, esquisto cuarzofeldespático, esquisto verde, cuarcita, lentes de mármol, y algunos cuerpos de serpentina (Elías-Herrera *et al.*, 2005). Las rocas de este basamento aparentemente se formaron en un océano profundo y muestran claras evidencias de ser producto del choque entre Gondwana y Laurentia hace aproximadamente 380 millones de años, durante Devónico Medio (Elías-Herrera *et al.*, 2005), lo que según Talavera *et al.*, 2005, provocó el cierre definitivo del océano Iapetus y la formación de los Apalaches en Estados Unidos y los

Caledonianos en Europa. En la secuencia Mesozoica del Terreno Mixteco, no existe evidencia hasta el momento de la presencia de rocas Triásicas. El Jurásico es por lo tanto el período más antiguo que puede observarse en las rocas mesozoicas del Terreno Mixteco. La cubierta sedimentaria del Jurásico Inferior y Medio está conformada por rocas que incluyen a las formaciones Rosario, Grupo Tecocoyunca, Otlaltepec, Tecomazuchil y Zorrillo Taberna indiferenciada, que en conjunto incluyen los afloramientos con la flora fósil más abundantes y mejor preservados de gimnospermas en México.

La colecta de material fósil en la región se realizó en once localidades del Terreno Mixteco; Tres caminos (GT1), La Barranca (GT2) y La Carretera (GT3) del Grupo Tecocoyunca; La localidad R1 para la Formación Rosario; el miembro inferior de la formación Otlaltepec; Las localidades; Ayuquila (Tz2), Chilixtlahuaca (Tz1), Partideño (TZ3), Barranca de la Mina (Tz4) y Cañada de Ajo (Tz5) de la Formación Tecomazuchil y por último, la localidad Río Numí de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada.



**Figura 2.** Mapa donde se observa la ubicación del Terreno Mixteco y de las principales formaciones jurásicas que afloran en él (modificado de Ortega -Gutiérrez *et al.*, 1999).

## Geología y Estratigrafía

El basamento del Terreno Mixteco es el Complejo Acatlán (Ortega-Gutiérrez, 1978), está constituido por rocas metamórficas; principalmente por esquisto de mica, esquisto anfibolítico, esquisto cuarzo feldespático, esquisto verde, cuarcita, lentes de mármol, y algunos cuerpos de serpentina (Elías-Herrera *et al.*, 2005). Keppie (2004), tomando como base la afinidad de la biota fósil de Oaxaca con Gondwana, planteó que a principios de la era Paleozoica la región del sur de México se encontraba frente a las costas actuales del Perú, es decir, en la margen occidental de Gondwana. Elías-Herrera *et al.* (2005) afirman que las rocas de este basamento aparentemente se formaron en un océano profundo y muestran claras evidencias de ser producto del choque entre Gondwana y Laurentia hace aproximadamente 380 millones de años, durante el Devónico Medio, lo que según Talavera *et al.*, 2005, provocó el cierre definitivo del océano Iapetus y la formación de los Apalaches en Estados Unidos y los Caledonianos en Europa. Por otro lado Nance *et al.* (2007) afirman que las rocas del Complejo Acatlán formaron parte del Océano Paleo-Pacífico y que registran una historia de subducción y colisión, asociada con la formación y rompimiento de la Pangea. La cubierta sedimentaria de edad paleozoica del Complejo Acatlán está constituida por rocas de las formaciones Olinalá y Matzitzí, en donde se ha colectado una abundante fauna y flora fósil de edad Leonardiana (Silva Pineda, 1969, 1970; Flores *et al.*, 2000).

En la secuencia Mesozoica del Terreno Mixteco no existe evidencia hasta el momento de la presencia de rocas Triásicas. El Jurásico es por lo tanto el período más antiguo que puede observarse en las rocas mesozoicas de los estados de Guerrero, Oaxaca y Puebla.

En contraste con lo reportado para otros terrenos de la región (Terreno Oaxaca y Maya) el Terreno Mixteco cuenta con una cubierta sedimentaria del Jurásico Inferior y Medio amplia, que en la zona de Tezoatlán y Tlaxiaco, inicia con rocas de la Formación Rosario (Erben, 1956), que aflora únicamente en la parte central de la cuenca de Tlaxiaco. Esta unidad cubre en discordancia al Complejo Acatlán. Sobre esta unidad se depositó la Formación Conglomerado Cualac (Erben,

1956), que aflora principalmente en Guerrero al oeste de Cualac, al este de San Juan de las Hoyas y al norte de Totoltepec donde presenta un espesor muy limitado. Sobre el Conglomerado Cualac se depositó el Grupo Tecocoyunca (formaciones; Otatera, Simón, Taberna, "Yucuñuti" y Zorrillo). Las unidades detríticas contienen flora fósil y los horizontes calcáreos amonites y trigónidos que indican una edad del Bathoniano (Alencaster, 1963).

Por otro lado las características litológicas de las formaciones jurásicas del estado de Oaxaca permiten concluir que durante el Jurásico Temprano y Medio gran parte de Oaxaca (terrenos Maya, Mixteca y Zapoteco) estuvo emergida permitiendo la existencia de una flora abundante en valles, rodeados por ríos y zonas de inundación, con períodos de vulcanismo intenso al menos en la zona del istmo de Tehuantepec (Terreno Maya). Al Mesozoico Temprano se le considera un periodo de gran actividad y ensamble para Oaxaca, ya que al abrirse el Golfo de México, el Terreno Maya se desplaza hacia el sur, se forma el Terreno Juárez y la configuración de Oaxaca se acerca a lo que conocemos actualmente (Centeno-García, 2004).

***Jurásico Inferior.*** La secuencia estratigráfica depositada sobre el Terreno Mixteco durante el Jurásico inicia con rocas de la Formación Rosario.

***Formación Rosario:*** Esta formación aflora únicamente en la parte central de la cuenca de Tlaxiaco. De ella se trabajó la localidad R1 ubicada en las coordenadas geográficas 17°36'12.9"N y 97°51'37.1"W. Los sedimentos de la formación cubren en discordancia al Complejo Acatlán y tiene un espesor de 80.4 m en la zona de estudio. Jiménez (2004) la ha definido como una facie carbonosa, diferente a la Formación Conglomerado Prieto. En la Formación Rosario se intercalan lutitas y areniscas de color café rojizas y amarillentas con horizontes de carbón no mayores a 30 cm de espesor (Fig. 3). Las impresiones de Cycadales, Cycadeoidales, Pteridospermas y filicales se encuentran mal preservadas en areniscas de grano medio y con mayor detalle en lutitas negras. Wieland (1914-1916) llamó a estos estratos "capas con plantas" y señaló un espesor para esta formación de 137 m. Erben (1956) consideró un espesor entre 100 y 120 m. La

edad asignada a esta unidad estratigráfica es Jurásico Temprano, pues subyace al Conglomerado Prieto (Toarciense). Las características litológicas de la formación indican un ambiente de depósito de tipo fluvial con llanuras de inundación (Erben, 1956; Morán-Zenteno *et al.*, 1993; Jiménez, 2004).

## Formación Rosario

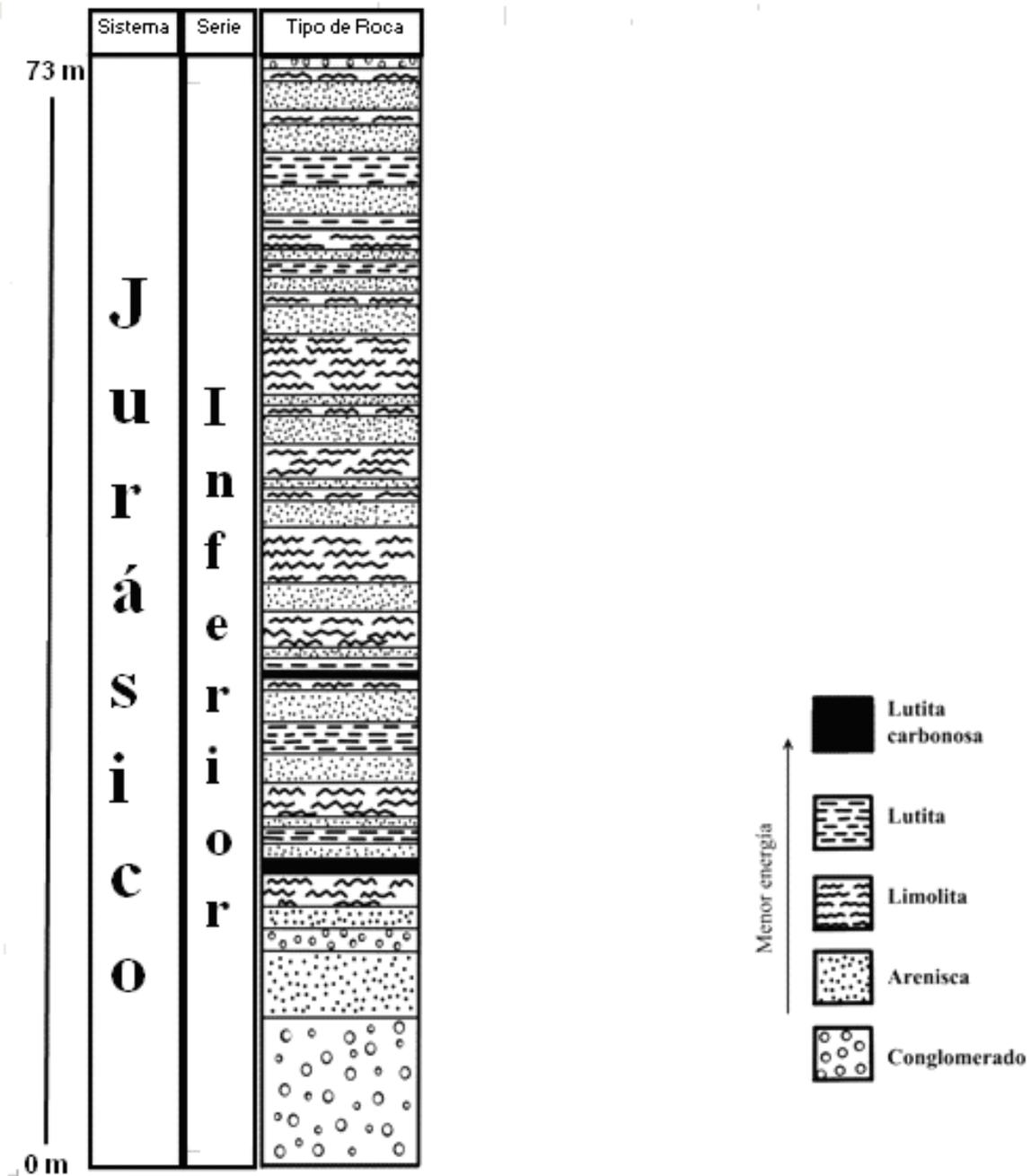


Figura 3. Columna estratigráfica de la Formación Rosario (Tomado de Aguilar-Arellano, 2004)

## ***Jurásico Medio***

**Grupo Tecocoyunca;** El primero en estudiar las rocas de este grupo fue Burckhardt (1927), quien con base en su litología y contenido paleontológico reconoce siete facies, la mayoría de ellas con fósiles (Areniscas con restos de plantas; Margas con Braquiópodos; Margas con gasterópodos y bivalvos; Margas y calizas con trigonias, ostreas; Mantos de carbón en margas y bancos de caliza; Calizas margosas con ammonitas y Calizas compactas en bancos gruesos). Años después Jenny (1933), divide los sedimentos de esta formación en dos unidades: inferior y superior. Guzmán (1950), asigna el nombre de capas Tecocoyunca para las rocas del Jurásico Medio que afloran en los alrededores del poblado Tecocoyunca, al noroeste de Cualac. Posteriormente, Erben (1956), propone considerar a estas rocas como Grupo Tecocoyunca, tomando como criterios el gran espesor del grupo y la diferenciación de cinco unidades formacionales (Zorrillo, Taberna, Simón, Otatera y Yucuñuti), no siempre reconocibles debido a sus variaciones laterales. González Torres (1989), lo dividió en dos subgrupos; la unidad inferior; comprende a las formaciones Zorrillo-Taberna indiferenciadas y Simón; mientras que la unidad superior está compuesta por las formaciones Otatera y Yucuñuti. Aunque Jiménez Rentería (2004) añade a la Formación Conglomerado Cualac al Grupo Tecocoyunca.

En su parte inferior (150 a 280 m), esta unidad estratigráfica contiene cuarzoarenita seguida por secuencias de litarenita, limonita y lutita, con capas de carbón, horizontes de caliza en la parte media y, mayores proporciones de arenisca en la superior. Las unidades detríticas contienen flora fósil y los horizontes calcáreos ammonitas y trigonias. El Grupo Tecocoyunca fechado en el Jurásico Medio con base a su contenido fósil y relaciones estratigráficas (Erben 1956) sobryace concordantemente y transicionalmente a la Formación Conglomerado Cualac y está cubierto por calizas marinas y areniscas del Cretácico Temprano y por tobas andesíticas del Cenozoico. Se caracteriza por que en su parte inferior la secuencia es de origen continental, en la parte media presenta intercalaciones de rocas continentales con influencia marina y en la parte superior se compone de una secuencia terrígena marina, que afloran cerca de los poblados de Tecamatlán,

Olinalá, El Saladillo, Cuateconsingo, Mitlancingo, Tlapa, San Miguel Ahuehuetitlen y Santana Rayón. En donde su espesor varía de 250 m a 510 m (Erben 1956).

Su ambiente de depósito se infiere fue de planicie de inundación con pantanos locales y zonas afectadas por influjos marinos a través de canales (Ortega-González y Lambarria-Silva, 1991). Los sedimentos indican periodos alternos de invasión y contracción del mar, lo que sugiere que el margen continente-océano se recorrió hacia el oriente ubicando la línea de costa en ese momento a lo largo del noroccidente del estado (Caballero-Miranda, 1990).

Al este y noreste del estado de Guerrero en las cercanías del municipio de Cualac, afloran sedimentos del Grupo Tecocoyunca, en donde fueron muestreadas tres localidades, ubicadas en las coordenadas geográficas 17°35'54"N y 98°44'35.9"W (GT1) 17°35'10.8"N y 98°45'5.50 W (GT2) y 17° 35'48N y 98°44'35"W (GT3). La columna estratigráfica completa mide 400 m y está conformada por estratificación de lutitas intercaladas con areniscas, con presencia de lentes de carbón interestratificadas con las lutitas; esta secuencia aflora en la parte central de la zona de estudio, donde se midió la columna estratigráfica local (Fig. 4). Las impresiones de plantas fósiles se localizan a partir del metro 216 y hasta el 250. Se ha interpretado como un depósito continental, en un ambiente subaéreo (estratos con concreciones de hierro) con pequeñas zonas pantanosas (presencia de intercalaciones de estratos de carbón que varían de 30 a 40 cm. de espesor, Erben, 1956; Velasco de León *et al.*, 2011).

# Grupo Tecocoyunca

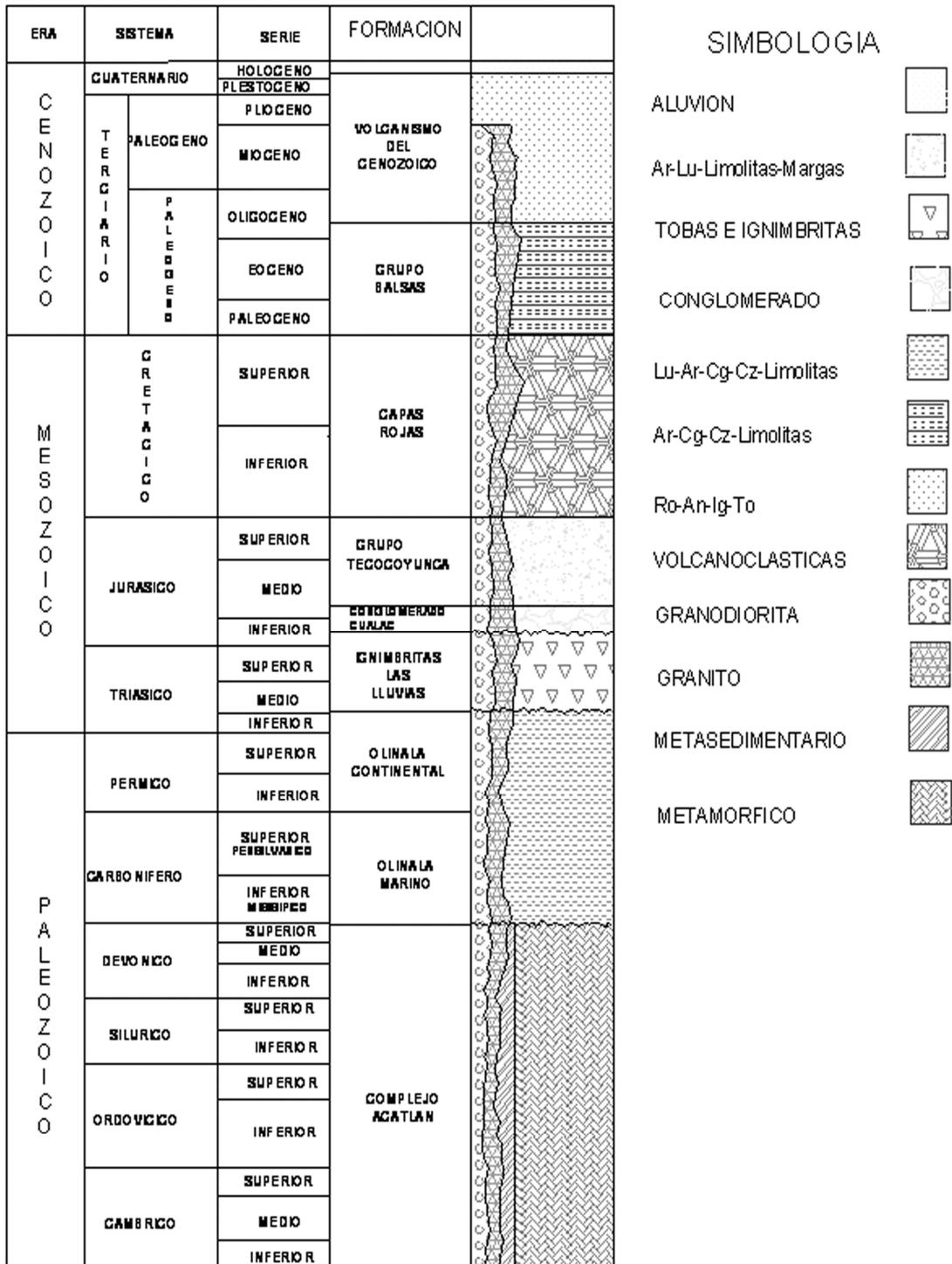
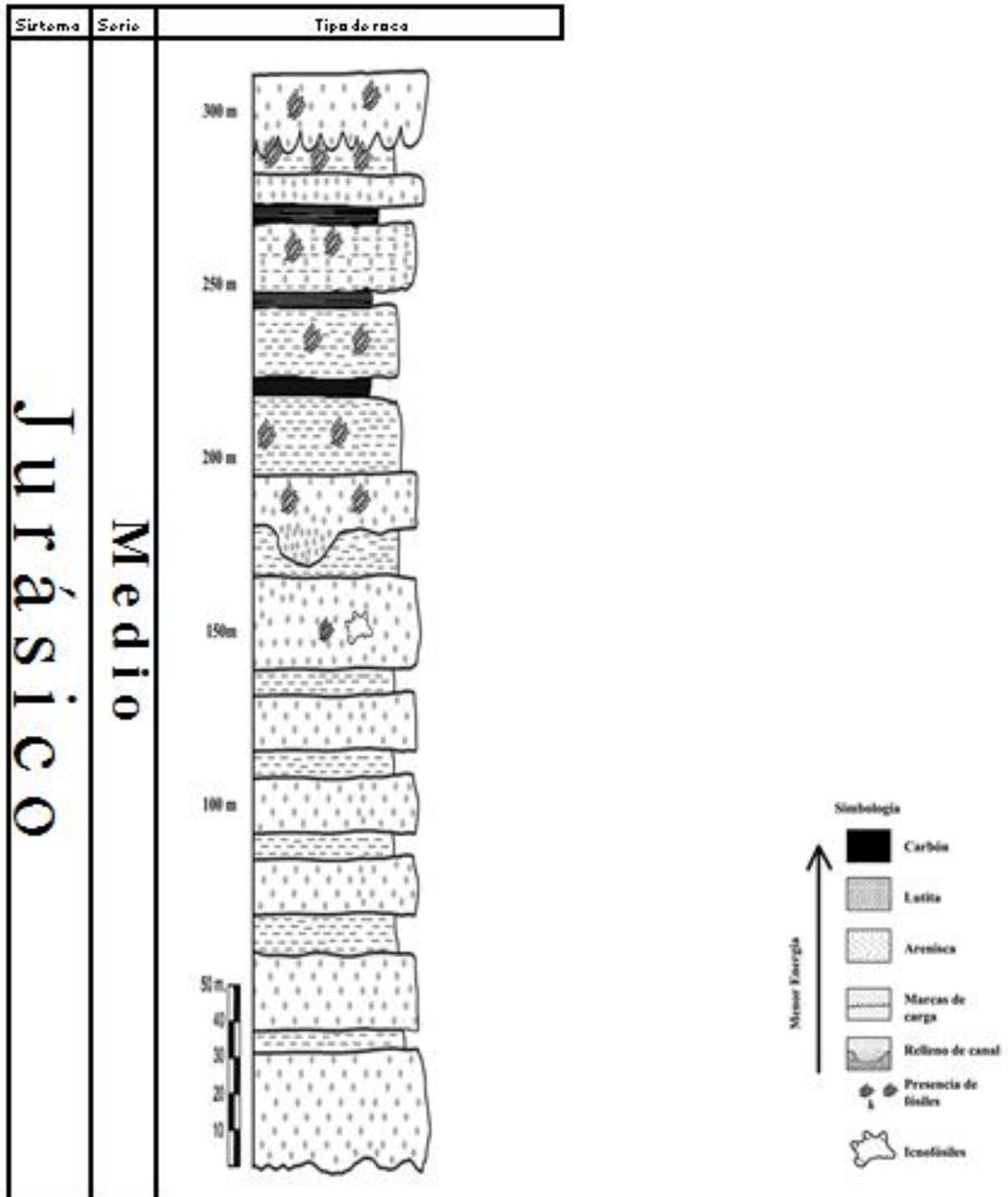


Figura 4. Columna estratigráfica regional del Grupo Tecocoyunca (Tomado de Flores y Mercado 2013)

**Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada:** En el distrito de Tlaxiaco, aflora la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada en donde se ubicó la localidad Río Numí considerada de edad Bajociano-Batoniano Temprano y que se ubica en las coordenadas geográficas 17° 19' 24.16" N y 97° 43' 3.21" O. Carrasco (1981) conjunta las formaciones Zorrillo y Taberna, ya que presentan un notable parecido en litologías, incluye su relación transicional que hace difícil su reconocimiento fuera de las localidades tipo. Corro-Ortiz y Ruiz-González, (2011) concuerdan con esta definición. La columna estratigráfica en la zona de estudio tiene un espesor de 303 m (Fig. 5). Está constituida por areniscas intercaladas con lutitas. Los líticos están constituidos por gneises y esquistos. El tamaño de los clastos varía entre arenas finas y gruesas, en su mayoría son subangulosos, conforman estratos tabulares e irregulares con espesores que van de los 30 cm a los 3 m. Las lutitas se encuentran en estratos delgados que están entre los 10 y 30 cm, aunque en algunos casos alcanzan espesores de hasta 1.5 m, algunos de los estratos contienen carbón, el cual aumenta hacia la parte superior, que es donde se localizan abundantes impresiones de corteza, frondas de Cycadeoidales, Cycadales y Filicales. La parte basal de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas fue depositada en un ambiente fluvial y de llanura deltaica, con presencia de zonas pantanosas ocasionales.

Los sedimentos del Grupo Tecocoyunca fueron reconocidos y descritos por geólogos de la Facultad de Ingeniería de la UNAM durante la realización de este trabajo, logrando la asignación clara de los sedimentos de la localidad Río Numí a la formación indiferenciada Zorrillo-Taberna, sin embargo en la región noroeste del Estado de Guerrero las características litológicas de los afloramientos, dificultan la asignación de los sedimentos a alguna de las formaciones que constituyen el Grupo Tecocoyunca. Además de la litología el contenido fósil difiere a los reportadas para la localidad Río Numí aunque se presume pertenecen a la parte inferior del grupo (Lozano, 2012). Lo anterior motivó a diferenciar entre las localidades que afloran al noreste del estado de Guerrero y la localidad Río Numí, en el distrito de Tlaxiaco.

## Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada



**Figura 5.** Columna estratigráfica de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada (Tomado de Corro-Ortiz y Ruíz González, 2011).

**formación Otlaltepec:** es una secuencia clástica, no descrita formalmente que descansa discordantemente sobre la Unidad Piedra Hueca y en algunas ocasiones sobre el Complejo Acatlán y el Tronco de Totoltepec. La formación aflora en el área de Coyotepec-Tianguistengo, al suroeste del Estado de Puebla en las coordenadas geográficas  $18^{\circ} 18'1.19''$  N y  $97^{\circ} 46'1.57''$  O, (Ortega-Guerrero, 1994), tiene un espesor de 826.5 m y por sus características litológicas particulares se dividió a esta unidad en dos miembros (Fig. 6); miembro inferior con un espesor de 197 m y miembro superior, que abarca aproximadamente 629 m (Cruz, 2012). Las impresiones y permineralizaciones de plantas son escasas y poco diversas (troncos, ramas, coníferas, frondas de Cycadeoidales y Filicales), están preservadas en areniscas finas y lodolitas, que se localizan en los últimos 40 m del miembro inferior (Grajeda *et al.*, 2011). Este miembro presenta estratos de carbón y estructuras secundarias como rizaduras, estratificación cruzada, lentes conglomeráticos y marcas de carga. Las características litológicas observadas, indican un ambiente fluvial con llanuras de inundación (Cruz, 2012), y abanicos aluviales en los cuales se depositó el conglomerado basal, dominado por facies de arena, cantos de cuarzo y cuarcita (Gm), dando como resultado secuencias tipo Scott; para el miembro inferior hubo un cambio a un ambiente de ríos entrelazados (braided) con dominio de facies de arena, fina a muy gruesa, pueden ser guijarros (St), como resultado se formaron secuencias tipo Saskatchewan, con barras laterales y longitudinales, las cuales, aunadas a los flujos de escombros provocaron obstrucciones en la corriente y la formación de lagos.

# formación Otlaltepec

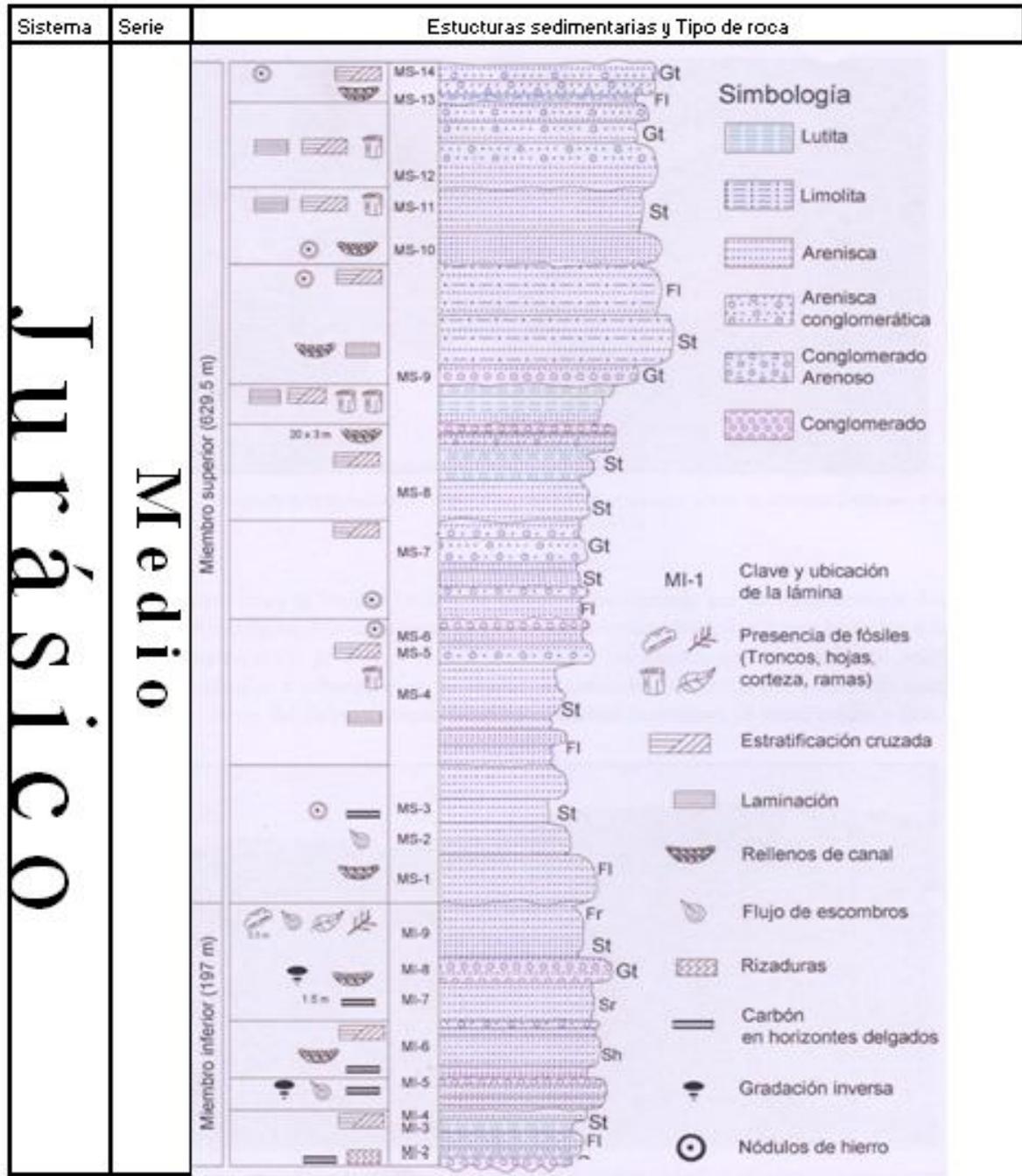


Figura 6. Columna estratigráfica regional de la formación Otlaltepec (Tomado de Cruz, 2012)

**Formación Tecomazuchil:** Esta formación del Jurásico Medio aflora cerca del Municipio de Huajuapán de León. La secuencia clástica tiene un espesor total de 705 m y se divide en 23 miembros (Grimaldo, 2010). Está compuesta por conglomerado, conglomerado arenoso, arenisca-conglomerática y arenisca (Grimaldo, 2010); por lo que se considera que las secuencias intercaladas son de tipo Donjek y Platte con litofacies compuestas por conglomerados y arena, cantos de cuarzo y cuarcita (Gm), grava estratificada (Gt), arena fina a muy gruesa, que pueden ser guijarros, con estratificación cruzada, curvada, solitaria o en grupo (St), arena, fina a muy gruesa pueden ser guijarros, con estratificación cruzada planar (Sp), arena, fina a muy gruesa, pueden ser guijarros, con laminación horizontal, lineación por corrientes (Sh) y arena, limo y arcilla, laminación fina (FI). De acuerdo con Miall (1977, 2000) corresponden a facies medias y distales de abanicos aluviales, depósitos fluviales de un río meándrico principal. Todo lo anterior, combinado con los depósitos de limos y arcillas que se han caracterizado como llanuras de inundación. Su contacto inferior con el Complejo Acatlán (Paleozoico) es discordante (Grimaldo, 2010; Arellano *et al.*, 2011). Sobreyaciendo a la Formación Tecomazuchil se encuentran dos conjuntos de rocas de origen marino del Jurásico Tardío: el primero corresponde a la Formación Chimeco y el segundo, a la Formación Mapache, con 600 m de espesor máximo entre ambas formaciones (área de Texcalapa, Puebla) y que se acuñan hacia Santiago Chilixtlahuaca (Grimaldo, 2010; Arellano *et al.*, 2011).

La formación es rica en plantas fósiles lo que permitió ubicar cinco localidades de colecta, la primera denominada Tz1, localizada en las coordenadas 18°59'13.45"N y 98°29'58.75"W, la paleoflora de esta localidad comprende Cycadeoidales, coníferas, Cycadales, además de Cordaitales. La localidad dos (Tz2) se sitúa en las coordenadas 17°53' 0.97"N y 97° 52'0.16W" con estratos de areniscas finas intercaladas con lutitas. La tercera localidad Tz3 (17°57'1" N y 97°57'28"W), se caracteriza por la presencia de estratos de limolita y lutita, intercalados con delgados horizontes de arenisca que corresponde a la unidad 10. Por último las localidades Tz4 y Tz5, afloran a orillas del Río Acatlán, al suroeste de Tecomatlán en las coordenadas 18°4'58.84"N y 98° 16' 25.68"W, aquí la secuencia estratigráfica tiene un espesor de 228.27 m, con una intercalación de rocas clásticas muy diversa, que va del conglomerado fino, medio y grueso hasta

lutita y limolita, pasando por arenisca fina, media y gruesa; la asociación de facies sugiere un ambiente fluvial con pequeños cuerpos de carbón (Hernández y Rodríguez, 2012). Los fósiles fueron colectados en dos zonas, entre la unidad ocho y nueve (Fig. 7) como impresiones en lutitas carbonosas.

# Formación Tecomazuchil

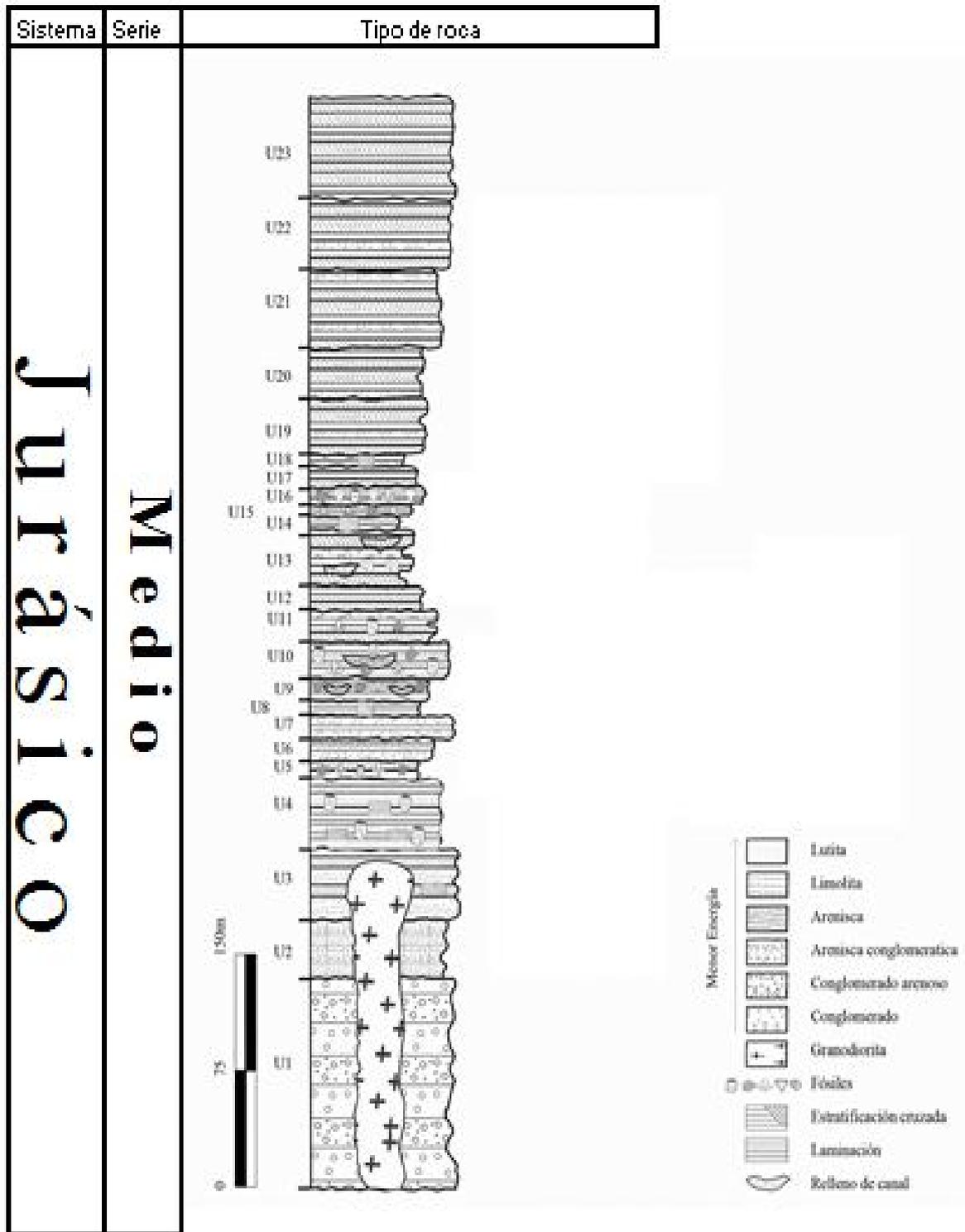


Figura 7. Columna estratigráfica de la Formación Tecomazuchil (Tomada de Grimaldo, 2010).

# FISONOMÍA FOLIAR DE LAS PLANTAS FÓSILES DEL JURÁSICO INFERIOR Y MEDIO DEL TERRENO MIXTECO

Durante el Jurásico las gimnospermas constituyeron el principal elemento de la flora (Adame, 2007). Sin embargo, el grupo de los helechos estaba bien representado en México y en el mundo por las familias Osmundaceae, Matoniaceae, Dipteridaceae y Dicksoniaceae, esta última reconocida como la más común durante el Mesozoico. Las filicales presentaron grandes adaptaciones a diferentes tipos de ambientes, encontrándolas principalmente en climas tropicales y subtropicales durante el Jurásico y Cretácico. Sin embargo, durante el Jurásico Tardío, esta flora fue gravemente reducida debido a fuertes cambios climáticos que limitaron su distribución a zonas como Siberia y el noreste de China (De Michele y Hook, 1992), alterando la composición de la flora y la distribución mundial de los seres vivos.

Los helechos incluyen usualmente plantas herbáceas y en ocasiones arbóreas (familia Dicksoniaceae) que en ocasiones alcanzaron de 50-100 cm de alto y en otras no fueron mayores de 20 cm. En general este grupo se caracteriza por presentar hojas llamadas frondas (pinnadas, bipinnadas y en ocasiones tripinnadas) y por reproducirse por medio de esporas triletes y monoletes. Las primeras consideradas como el tipo más primitivo y de simetría radial con apertura frecuentemente tetraédrica (Graham *et al.*, 2000; Kotyk *et al.*, 2002). Por el contrario, las esporas monoletes presentan simetría bilateral con apertura linear. Actualmente, éste es el tipo más abundante de esporas y predominan en géneros como *Asplenium* Ball y *Cyclosorus* Willd y en la familia Polypodiaceae.

Las gimnospermas por otro lado son plantas vasculares, leñosas, productoras de semillas desnudas, lo que significa que sus semillas se encuentran expuestas en los conos femeninos sobre las escamas ovulíferas también llamadas megasporófilas, que son hojas modificadas que portan óvulos. Los conos

masculinos están formados por microsporófilas, hojas modificadas que portan los microsporangios, en donde se producen los granos de polen. En su mayoría son árboles y unos cuantos son arbustos y lianas. Comprende las clases Cycadales, Coniferales, Ginkgoales y Gnetales (Jones, 1993).

La evidencia del registro fósil sugiere que al igual que las Cordaitales los helechos con semilla se establecieron en el Carbonífero temprano, hace unos 360 millones de años. Mientras estas plantas desaparecían a finales del Pérmico y principios del Triásico, las Cycadales, Ginkgoales y Coniferales emergen como nuevos grupos en el periodo Pérmico. No obstante, es hasta el Mesozoico que el 60% de la flora mundial estuvo compuesta por gimnospermas.

Las Cycadeoidales constituyeron el elemento más notable y dominante de las floras del Mesozoico. A pesar del gran parecido entre Cycadeoidales y Cycadas el registro fósil indica que las primeras se caracterizaron por ser organismos deciduos, monoicos, que varían desde altos y delgados a pequeños y robustos. Los troncos de estos organismos eran cilíndricos o columnares de menos de un metro de alto, la mayoría sin ramificar, eustélicos, de médula bien desarrollada, corteza amplia y con una zona relativamente estrecha de madera densa (Wieland, 1914-1916; Taylor y Taylor, 1993; Saiki y Yoshida, 1999). El xilema secundario está formado por traqueidas escalariformes delgadas, con canales alargados de mucilago (Wieland, 1916; Taylor y Taylor, 1993; Saiki y Yoshida, 1999). Las semillas se producen en conos simples; monoesporangiados o biesporangiados, el polen es monosulcado (Osborn y Taylor, 1995) y los óvulos ortótropos. Presentan además una corona de hojas alternas helicoidales en la parte apical del tronco. La mayoría de las hojas son pinnadas y coriáceas aunque existen algunos géneros como *Baratozamites* Kimura, *Coreanophyllum* Kimura y *Nipponoptilophyllum* Kimura, con hojas bipinnadas (Taylor y Taylor, 1993).

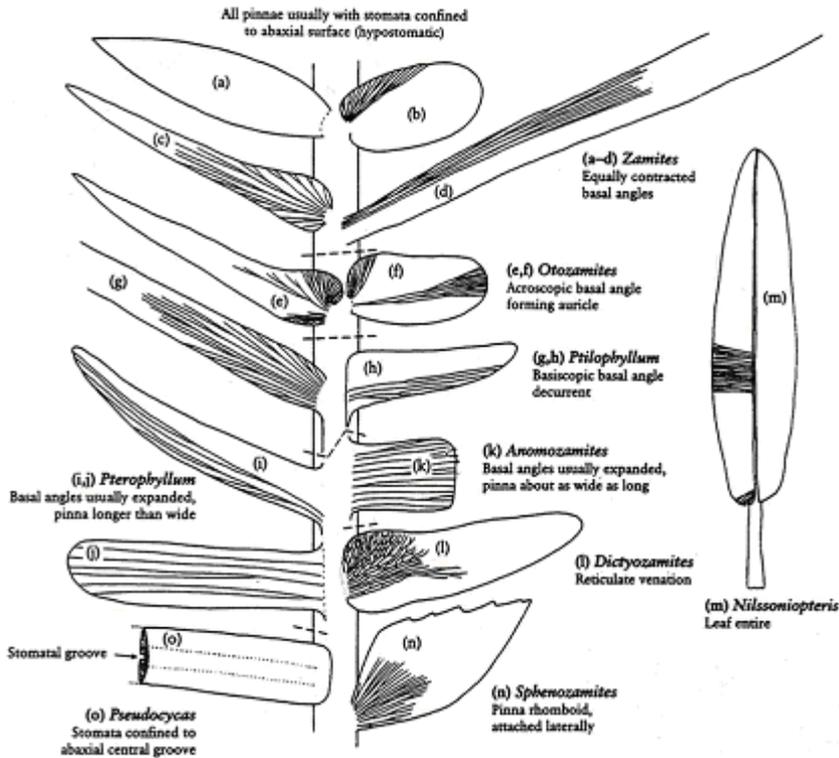
Las Cycadeoidales se dividen en dos familias; Cicadeoidaceae y Williamsoniaceae, que se distinguen por el diámetro del tronco, bases foliares persistentes y el tipo de traqueidas (Wieland, 1916; Seward, 1917). La familia Cicadeoidaceae se caracteriza por presentar tallos cortos y globosos, con un denso recubrimiento de cicatrices de las bases foliares dispuestas en espiral alrededor del

tallo. Las frondas son pinnadas y forman una corona en la parte apical del tallo, los órganos reproductores femeninos están incluidos en la superficie del tronco y constituyen conos (Jones, 1993). Los conos son tanto monoesporangiados como biesporangiados. Las escamas interseminales y esporófilos son paralelos entre sí. Cuando son biesporangiados, las estructuras microesporangiadas no son conocidas (Taylor y Taylor, 1993)

En la familia Williamsoniaceae los tallos son más largos y en ocasiones ramificados, cubiertos por las bases foliares de las hojas, dispuestas en espiral y verticilos de hojas en el ápice de cada rama. Las frondas son pinnadas y con frecuencia se encuentran pinnas aisladas en el registro fósil. Los representantes de esta familia son todos monoesporangiados. Los conos se localizan en la parte superior de las ramas laterales, las escamas interseminales y esporófilos no son paralelas entre sí, a diferencia de lo observado en la familia Cycadeoidaceae (Rothwell y Stockey, 2002).

El registro fósil de las Cycadeoidales está constituido principalmente por hojas, por lo que Harris (1969) y posteriormente Watson y Sincok (1992) utilizan una clasificación basada en la forma de la hoja, tipo de margen y en la manera en que la base se inserta al raquis, para distinguir entre los diferentes géneros (Fig. 8). Clasificación que se retoma para el estudio de la flora fósil del Terreno Mixteco en donde igual que a nivel mundial las hojas de Cycadeoidales son el elemento más notables y mejor preservado. Es importante resaltar que aunque se conocen plantas fósiles de esta región desde el siglo XIX la información de estas floras es en muchos de los casos imprecisa y dispersa, o bien no se ha publicado formalmente, lo que dificulta su consulta. Razón por la cual se realizó la descripción de la arquitectura foliar de los ejemplares colectados en la zona de estudio.

El registro de las características que definen a cada uno de los géneros fósiles, permite revisar los datos a través de análisis estadísticos multivariados (agrupamiento). Estas técnicas son una herramienta valiosa no sólo para su identificación taxonómica, sino también en la detección de localidades con condiciones ambientales parecidas, ya que permite determinar la similitud/disimilitud entre dos o más unidades de estudio.



**Figura 8.** Morfología de las pinas presentes en los diferentes géneros de Cycadeoidales (Tomado de Watson y Sincok, 1992).

La Escuela Fenética de clasificación ha sido definida como el agrupamiento por métodos numéricos de unidades taxonómicas operativas (OTU's), para lo que se toma en cuenta sus estados de carácter. Sneath y Sokal, (1973) afirman que la similitud total entre dos entidades, está en función de sus similitudes individuales en cada uno de los muchos caracteres (unidades) en los cuales están siendo comparados. Es decir, que la similitud total es igual a la suma de las similitudes parciales para cada carácter (unidad). De acuerdo a lo anterior los taxones pueden ser reconocidos porque las correlaciones de caracteres (unidades) difieren en los grupos en estudio.

## Método

Para este trabajo se utilizó material colectado desde el año 2005 en el Terreno Mixteco y que ha sido depositado en la colección paleontológica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la Universidad Nacional Autónoma

de México (FES Zaragoza, UNAM). Además durante el desarrollo de la presente investigación se realizaron 13 salidas al campo, con una duración de cuatro días cada una, en las que participaron ingenieros y estudiantes de la Facultad de Ingeniería de la UNAM, quienes realizaron los levantamientos e interpretaciones geológicas de la zona de estudio, además de alumnos de la Carrera de Biología de la FES Zaragoza, UNAM quienes participaron en la colecta del material fósil. En cada localidad se cuantificó el número de ejemplares y taxa presentes, así como el estado de fragmentación, y orientación de los mismos. Se tuvo cuidado que el esfuerzo de colecta fuera el mismo en cada sitio muestreado y en caso de ser necesario se consolidó el material en campo para facilitar su traslado al laboratorio. Aquellos organismos que por sus características no pudieron ser trasladados fueron fotografiados y medidos en campo. Además, en cada localidad se registró la abundancia y grado de fragmentación y preservación de los fósiles colectados.

El material recolectado se depositó en la colección paleontológica de la FES Zaragoza, UNAM donde fue limpiado con ayuda de agujas de disección y pinceles, los ejemplares más frágiles se consolidaron con acetato de polivinilo o con vendas de yeso. Cada uno de los ejemplares colectados fue marcado con las iniciales de la formación a la que pertenecen además de un número consecutivo que facilita su identificación. Posteriormente se realizó la descripción de la arquitectura foliar de cada una de las estructuras, asignándolas, en caso de ser posible, a una de las especies ya descritas para la región. Para ello, se realizaron observaciones de los ejemplares con ayuda de un microscopio-estereoscópico marca Olympus modelo SMZ 800. Para la identificación taxonómica a nivel de género de frondas y pinas de Cycadeoidales, material que constituye el 80 % de los fósiles colectados en las 11 localidades del Terreno Mixteco, se empleó la propuesta Watson y Sincok (1992), Fig. 8.

A nivel de especie las medidas y caracteres empleados son los reportados en la bibliografía especializada y los caracteres reportados para los tipos depositados en el Instituto de Geología de la UNAM (Tabla 1). Es importante hacer notar que muchos ejemplares están fragmentados por lo que caracteres como el ancho de la pinna, la forma en que la pinna se inserta al raquis y el número de venas por cm<sup>2</sup>

fueron muy importantes. Los caracteres empleados en la identificación del resto de las especies colectadas en la zona de estudio se muestran en la Tabla. 2, (Rojas Chávez, 2010; Lozano Carmona *et al.*, 2011).

**Tabla 1.** Características utilizadas en la identificación de las especies de Cycadales y Cycadeoidales presentes en el Terreno Mixteco.

CARACTERES	DESCRIPCIÓN
Largo de la fronda (cm)	Se refiere al largo de la fronda medido del ápice del primer foliolo a la base del último foliolo.
Ancho de la fronda (cm)	Es la parte más ancha de la hoja, medida de ápice a ápice de la misma fila horizontal de foliolos.
Largo del foliolo (cm)	Es el largo del foliolo más grande y del más pequeño, de la base al ápice.
Ancho del foliolo (cm)	Se refiere a la parte más ancha y más estrecha del foliolo en el borde anterior y posterior.
Forma del ápice, base y margen de la lámina foliar	Angulo que forma la base y ápice de la pina y características del margen de la pina (dentado o entero)
Número de venas	Número de venas por centímetro
Disposición de los foliolos	Posición que ocupan los foliolos con respecto al raquis (alternos, opuestos o subopuestos)

**Tabla 2.** Caracteres utilizados en la identificación de las plantas fósiles colectadas en el Terreno Mixteco.

<b>CARACTERES</b>	<b>DESCRIPCIÓN</b>
Equisetales	Largo y ancho del tallo Número de costillas
Filicales	Ancho de la pina y el raquis Tipo de margen Ángulo de inserción de las venas secundarias Tipo de venación
Caytoniales	Número y arreglo de las hojas Largo y ancho de la lámina foliar Tipo de venación
Coniferales	Largo y ancho de hojas Número y tipo de venas Tipo de ápice Ornamentación Tamaño de corteza
Ginkgoales	Tipo de base y ápice de hojas Características de la base Largo y ancho de hoja Largo y ancho de segmento y/o lacinia Profundidad y tipo de incisión Tipo y número de venas

A partir de la identificación de la flora fósil del Terreno Mixteco se elaboraron los listados florísticos de cada formación. Estos listados fueron comparados mediante un análisis estadístico multivariado (Agrupamiento) que hizo posible establecer el parecido entre las formaciones y realizar inferencias paleoecológicas. El análisis estadístico incluyó dos análisis de agrupamiento con el

programa NTSYS *ver.* 2.1. En el primero se tomó en cuenta a todas las especies descritas para el Terreno Mixteco, mientras que en el segundo análisis sólo se incluyó a las especies de gimnospermas descritas para la zona de estudio, que al ser principalmente árboles o arbustos reflejan mejor las condiciones ambientales a largo plazo que prevalecieron en los lugares en donde se establecieron. En ambos casos, el primer paso consistió en la construcción de una matriz básica de datos, de tipo presencia ausencia, la primera conformada por cinco columnas (Apéndice I y II); y en las hileras por 86 especies fósiles. La segunda matriz básica de datos presenta las mismas cinco columnas utilizadas en el análisis anterior y en las hileras las 57 especies de gimnospermas fósiles identificadas para el Terreno Mixteco. La similitud entre las OTU's, por tratarse de datos binarios se estimó utilizando el coeficiente de Jaccard. El método de agrupamiento empleado fue el Unweighted Pair Group Method Using Arithmetic Averages (UPGMA).

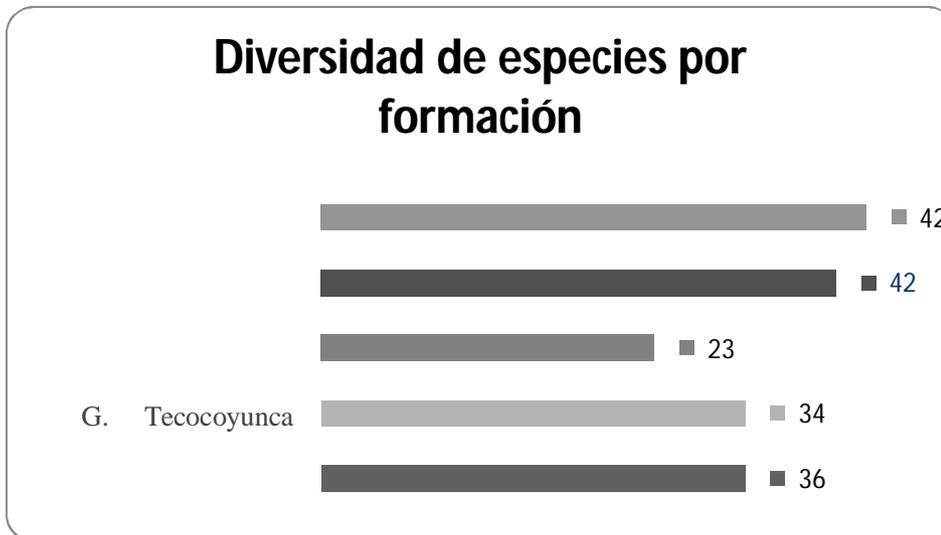
Por último para determinar la robustez del método aplicado y determinar la confiabilidad de los datos utilizados en ambos casos se calculó el índice cofenético de correlación "r".

## Resultados

Se muestreó un total de once localidades (1585 ejemplares colectados), cada una de ellas se ubicó en la columna estratigráfica de la formación a la que pertenece (Figuras. 3-7), alumnos de la Facultad de Ingeniería concluyeron la medición de todas las columnas y el reconocimiento de facies, además se realizó la identificación del 100% de los fósiles completos recolectados. Las estructuras más abundantes dentro de los restos fósiles son las impresiones de hojas aunque se encontraron también impresiones de conos, semillas y madera. El grupo mejor representado es el de las gimnospermas (75.06 %), aunque equisetos y helechos están también representados en la región (24.94 %).

En total se tienen representados 31 géneros y 86 especies (Apéndice I y III), dos de las cuales pertenecen al género *Equisetum* Linneo, 27 son helechos y el resto corresponde a gimnospermas. Las unidades más diversas son la Formación

Zorrillo-Taberna indiferenciada y la Formación Tecamazuchil ambas con 42 especies cada una (Fig. 9). La formación Otlaltepec es la menos diversa del Terreno Mixteco con 23 especies descritas, todas son nuevos registros para la formación.



**Figura 9.** Especies de plantas fósiles identificadas para cada formación del Terreno Mixteco

En cuanto a los helechos la formación más diversa es la Tecamazuchil con 19 especies (Tabla 3), de ellas ocho corresponden a especies descritas con anterioridad (*Cladophlebis browniana* Brongniart, *Cladophlebis denticulada* Brongniart, *Cladophlebis exiliformis* Weber, *Coniopteris arguta* Lindley y Hutton, *Coniopteris hymenophylloides* Brongniart, *Coniopteris weberii* Weber, *Piazopteris branneri* Lorch y *Gonatosorus nathorstii* Reciborski) y el resto son nuevos registros para la región, manejados hasta el momento como morfotaxa (organismos que por sus características no pueden ser asignados a una especie en particular, (Hickey, 1999)). El resto de las formaciones presentan una diversidad de filicales mucho menor, por ejemplo, la Formación Rosario del Jurásico Inferior cuentan con siete (F. Rosario) registros, mientras que las unidades del Jurásico Medio presentan una diversidad muy diferente entre ellas (Otlaltepec (una spp), Grupo Tecocoyunca (seis) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (siete spp)), lo que indica diferencias importantes en la humedad disponible al menos durante ciertas épocas del año, en cada uno de los sitios donde afloran las formaciones del Jurásico, esta inferencia se basa en los requerimientos ecológicos de las

Pteridofitas que las han mantenido restringidas desde su aparición, durante el Silúrico hace aproximadamente 400 m. a, principalmente a ambientes húmedos (Weber, 2008). Sin embargo a pesar de la gran diversidad de helechos de la Formación Tecomazuchil, la mayoría de las especies están poco representadas (morfoespecies 1, 2, 3, 4, 5, 7 y 9 con un individuo cada una), por el contrario la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada presenta menor diversidad de filicales pero un mayor número de ejemplares por especie *Piazopteris branneri* (30 ejemplares) y la morfoespecie 7 (15 ejemplares)). La poca representatividad de las especies de helechos en la Formación Tecomazuchil, se debe probablemente al proceso de fosilización, en esta formación la preservación de las frondas se llevó a cabo en arenisca de grano fino a grueso, lo que dificultó el proceso de fosilización, a diferencia de la formación Zorrillo-Taberna indiferenciada en donde la diversidad de helechos pudo haber sido menor pero la lutita carbonosa donde se preservaron pinnas y frondas de helechos favoreció dicho proceso.

**Tabla 3.** Especies y morfotaxa de helechos descritos para la cubierta jurásica del Terreno Mixteco (M1-M12; morfotaxa descritos para la Formación Tecomazuchil, MRN1 y MRN2; morfotipos de helechos descritos sólo para la formación Zorrillo-Taberna indiferenciada)

Especies	Rosario	Grupo Tecocoyunca	Otlaltepec	Tecomazuchil	Zorrillo- Taberna
<i>Equisetum sp</i>	0	1	0	1	1
<i>Equisetum rajmahalensis</i>	1	0	0	0	0
<i>Phlebopteris sp</i>	0	1	0	0	0
<i>Cladophlebis browniana</i>	1	0	0	1	0
<i>Cladophlebis denticulada</i>	0	0	0	1	0
<i>Cladophlebis exiliformis</i>	0	0	0	1	1
<i>Cladophlebis sp</i>	0	1	0	0	0
<i>Coniopteris arguta</i>	1	0	0	1	0
<i>Coniopteris hymenophylloides</i>	1	0	0	1	0
<i>Coniopteris weberii</i>	0	0	0	1	0
<i>Coniopteris sp</i>	0	1	0	0	0
<i>Piazopteris branneri</i>	1	0	0	1	1
<i>Sphenopteris goeppertii</i>	1	0	0	0	0
<i>Sphenopteris sp</i>	0	1	1	0	0
<i>Gonatosorus nathorstii</i>	1	0	0	1	0

M1	0	1	0	1	0
M2	0	0	0	1	0
M3	0	0	0	1	0
M4	0	0	0	1	0
M5	0	0	0	1	0
M6	0	0	0	1	0
M7	0	0	0	1	1
M8	0	0	0	0	1
M9	0	0	0	1	0
M10	0	0	0	1	0
M11	0	0	0	1	0
M12	0	0	0	1	0
MRN1	0	0	0	0	1
MRÑ2	0	0	0	0	1

Por otro lado se identificaron 24 géneros de gimnospermas; cinco son Coníferas, tres Cycadales, ocho Cicadeoidales, una Cordaital, una Caytonial, cuatro Ginkgoales y dos *insertae sedis* (Apéndice III). Las Cycadeoidales no sólo son las más diversas sino también las más abundantes (81.17%). Los géneros de hojas de Cycadeoidales presentes en los afloramientos que conforman la cubierta sedimentaria del Terreno Mixteco son; *Zamites*, *Ptillophyllum*, *Pterophyllum*, *Otozamites* y *Anomozamites*, aunque también se colectó un gran número de estructuras reproductoras de los géneros *Williamsonia* y *Weltrichia* (Tabla 4).

**Tabla 4.** Especies de gimnospermas descritas para el Jurásico del Terreno Mixteco

ESPECIES	ROSARIO	GRUPO TECOCOYUNCA	OTLALTEPEC	TECOMAZUCHIL	ZORRILLO- TABERNA
<i>Pseudoctenis sp</i>	0	0	0	1	1
<i>Pseudoctenis lanei</i>	1	0	0	0	1
<i>Taeniopteris oaxacensis</i>	1	0	0	0	0
<i>Anomozamites sp cf angustifolium</i>	1	0	0	0	1
<i>Anomozamites triangularis</i>	1	0	0	0	1
<i>Anomozamites sp cf intermedium</i>	0	0	0	0	1
<i>Anomozamites sp</i>	1	0	0	1	1
<i>Otozamites hespera</i>	1	1	1	1	1
<i>Otozamites mandelslohi</i>	1	1	1	0	0
<i>Otozamites obtusus</i>	0	1	0	1	1
<i>Otozamites sp cf cardiopteroides</i>	0	0	0	0	1
<i>Otozamites reglei</i>	0	0	1	0	0
<i>Otozamites sp</i>	1	1	1	1	0
<i>Ptillophyllum acutifolium</i>	1	1	0	1	1
<i>Ptillophyllum cutchense</i>	0	1	1	1	1
<i>Ptillophyllum pulcherrium</i>	0	1	0	1	1
<i>Ptillophyllum sp</i>	0	1	1	1	1
<i>Pterophyllum nathorstii</i>	0	1	0	1	1
<i>Pterophyllum cf. P.munsterii</i>	1	1	0	1	0
<i>Pterophyllum sp</i>	1	1	1	1	0
<i>Zamites diquiyui</i>	1	1	0	0	0
<i>Zamites feneonis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites lucerensis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites oaxacensis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites tribulosus</i>	1	1	0	1	1
<i>Zamites sp 1</i>	1	1	1	1	0
<i>Zamites sp 2</i>	0	1	1	1	0
<i>Weltrichia ayuquilana</i>	0	0	0	1	0
<i>Weltrichia microdigitata</i>	1	0	1	1	0
<i>Weltrichia mixtequensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Williamsonia cuauhtemoci</i>	1	0	0	0	0
<i>Williamsonia diquiyui</i>	0	0	0	1	1
<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	1	0	1	0	0
<i>Williamsonia nathorstii</i>	1	1	0	0	0

<i>Williamsonia netzahualcoyotlii</i>	1	1	1	1	1
<i>Williamsonia oligosperma</i>	0	0	0	1	0
<i>Williamsonia oaxacensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Williamsonia sp</i>	0	1	1	1	1
<i>Williamsonia tlazeoltolt</i>	1	1	1	0	0
<i>Brachyphyllum sp1</i>	0	1	1	1	0
<i>Brachyphyllum sp2</i>	0	0	1	0	0
<i>Elatoclauds sp</i>	0	0	0	0	1
<i>Podozamites sp cf kidstoni</i>	0	0	0	1	1
<i>Pelourdea sp</i>	0	1	1	1	1
<i>Noeggerathiopsis hislopii</i>	1	0	1	0	1
<i>Perezlaria oaxacensis</i>	1	0	0	0	0
<i>Sagenopteris goepertiana</i>	0	0	0	1	0
<i>Sagenopteris sp</i>	0	0	0	0	1
<i>Ginkgodium sp cf nathorstii</i>	0	0	0	0	1
<i>Ginkgodium sp 2</i>	0	0	0	0	1
<i>Gingkoites</i>	0	0	0	0	1
<i>Baiera sp</i>	0	1	0	0	1
<i>Sphenobaiera sp cf. Argentinae</i>	0	0	0	0	1
<i>Sphenobaiera sp</i>	1	1	0	0	1
<i>Mexiglossa varia</i>	1	1	1	1	1
<i>Trigonocarpus oaxacensis</i>	1	0	0	1	1
<i>Cycadolepis mexicana</i>	1	0	1	0	0

## Jurásico Inferior

**Formación Rosario:** En esta formación el material fósil está constituido por impresiones bien preservadas en lutitas negras de Cycadales, Cycadeoidales, filicales e *inserta sedis*, se identificaron 36 especies, 29 de las cuales son gimnospermas (Tabla 3 y 4) una corresponde al género *Equisetum* y seis son helechos (*Cladophlebis browniana*, *Coniopteris arguta*, *Coniopteris hymenophylloides*, *Piazopteris branneri*, *Sphenopteris goepertii* Dunker y *Gonatosorus nathorstii*). El 66% de las hojas de gimnospermas fósiles presentan áreas foliares que van de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup>. Las características litológicas de la formación indican un ambiente de depósito de tipo fluvial con llanuras de

inundación (Erben, 1956; Morán-Zenteno *et al.*, 1993; Jiménez y Rueda-Gaxiola, 2002; Jiménez, 2004).

## Jurásico Medio

**Grupo Tecocoyunca:** En la localidad GT1 el género *Brachyphyllum* es el más abundante, en la mayoría de estos organismos (88%) el área expuesta de la lámina foliar, oscila entre 0.01 y 0.08 cm<sup>2</sup>; la localidad GT2 se localiza 20 m más arriba, de la localidad GT1 (Fig. 4), en esta zona se presentan lutita carbonosa y estratos de carbón, se registran hojas y conos femeninos de Cycadeoidales, hojas del género *Sphenobaiera* y coníferas que suman un total de 12 especies, el 65% de las láminas foliares, de las hojas recolectadas en esta localidad presentan áreas que van de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup>. Por otro lado, la presencia de estratos de carbón permite proponer a esta zona como un área de poca energía en los cuerpos de agua, lo que propició la acumulación de materia orgánica con formación de pantanos. La última localidad GT3 se ubica en la columna estratigráfica entre los metros 246 y 250 (Fig. 4), es la localidad más diversa de la formación con 22 especies identificadas, entre ellas impresiones de *Pelourdea* sp, *Mexiglosa varia* Delevoryas y Pearson, *Baiera* sp y Cycadales (Tabla 4), estas dos últimas conservadas principalmente en arenisca fina y lutita. El 85% de las hojas recolectadas presentan áreas foliares entre 0.08-1.36 cm<sup>2</sup>, la presencia de óxidos de hierro sin llegar a formar nódulos en esta localidad, se interpreta como un ambiente subaéreo de baja energía.

**Zorrillo-Taberna Indiferenciada:** En el municipio de Tlaxiaco a la orilla del Río Numí, aflora la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada, considerada de edad Bajociano-Batoniano Temprano, con un espesor de 305 m, con intercalaciones de arenisca y lutita con cuerpos lenticulares de carbón; el evento de sedimentación culminó en planicies de inundación en una llanura deltaica superior, con presencia ocasional de zonas pantanosas (Erben, 1956; Carrasco, 1981; Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011). La diversidad paleoflorística en esta localidad es de 42 especies, en la parte superior abundan hojas asignadas al

género *Sphenobaiera* (Tabla 4) el área foliar varía principalmente de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup> (72%).

**formación Otlaltepec:** El trabajo geológico y paleontológico en esta formación previo a este trabajo es prácticamente inexistente, debido a ello la determinación taxonómica del material fósil permitió identificar 23 nuevos registros (Apéndice I) en donde al igual que en otras formaciones el área foliar de los ejemplares colectados (89%) oscila en un rango que va de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup>. Las impresiones de plantas son abundantes en el miembro inferior, están preservadas en arenisca fina y lodolita, que se localizan en los últimos 40 m de este miembro (Grajeda *et al.*, 2011; Cruz, 2012; Flores y Velasco de León, 2012).

**Formación Tecmazuchil:** En la primera localidad denominada Tz1 se registró la presencia de 10 especies en las unidades cinco, nueve, 10 y 16 (Fig. 7), se trata principalmente de Cycadeoidales, Cycadales, coníferas y Cordaitales y el 54% de ellas exhiben áreas foliares de 0.08 a 1.36. En los estratos de areniscas finas intercaladas con lutitas de la localidad Tz2 se registraron 10 especies de Cycadeoidales, cinco pertenecen a conos femeninos y masculinos, que en la columna se ubican en la unidad 15, el área foliar expuesta de las pinas en su mayoría (55%) va de 1.36 a 3.48 cm<sup>2</sup>. En la localidad Tz3 afloran estratos de limolita y lutita, intercalados con delgados horizontes de arenisca que corresponde a la unidad 10 (Fig. 7), en ellos se identificó un total de seis especies de gimnospermas, además de un tronco. En esta localidad predominan hojas pequeñas (48%), asignadas al género *Brachyphyllum* que exhiben áreas foliares que van de 0.01 a 0.08 cm<sup>2</sup>. En la localidad Tz4, ubicada entre las unidades ocho y nueve se identificaron 13 especies, preservadas como impresiones en lutita carbonosa. Por último en la localidad Tz5 se identificaron 11 especies de gimnospermas también como impresiones en arenisca de grano medio donde además hay evidencias de lutita carbonosa rellenos de canal y estratificación cruzada, el tamaño dominante (66%) de la lámina foliar que predomina es de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup>.

## Análisis de agrupamiento

La comparación fenética de las formaciones que pertenecen al Terreno Mixteco generó un solo fenograma, que permite observar la separación clara de las OTU's en dos grupos (Fig. 10). El primero de ellos (A) incluye a tres de las cinco OTU's (formaciones) en análisis, mientras que el grupo B está constituido por las formaciones Tecamazuchil y Zorrillo-Taberna indiferenciada, las más diversas del Terreno Mixteco, ambas con 42 especies cada una.

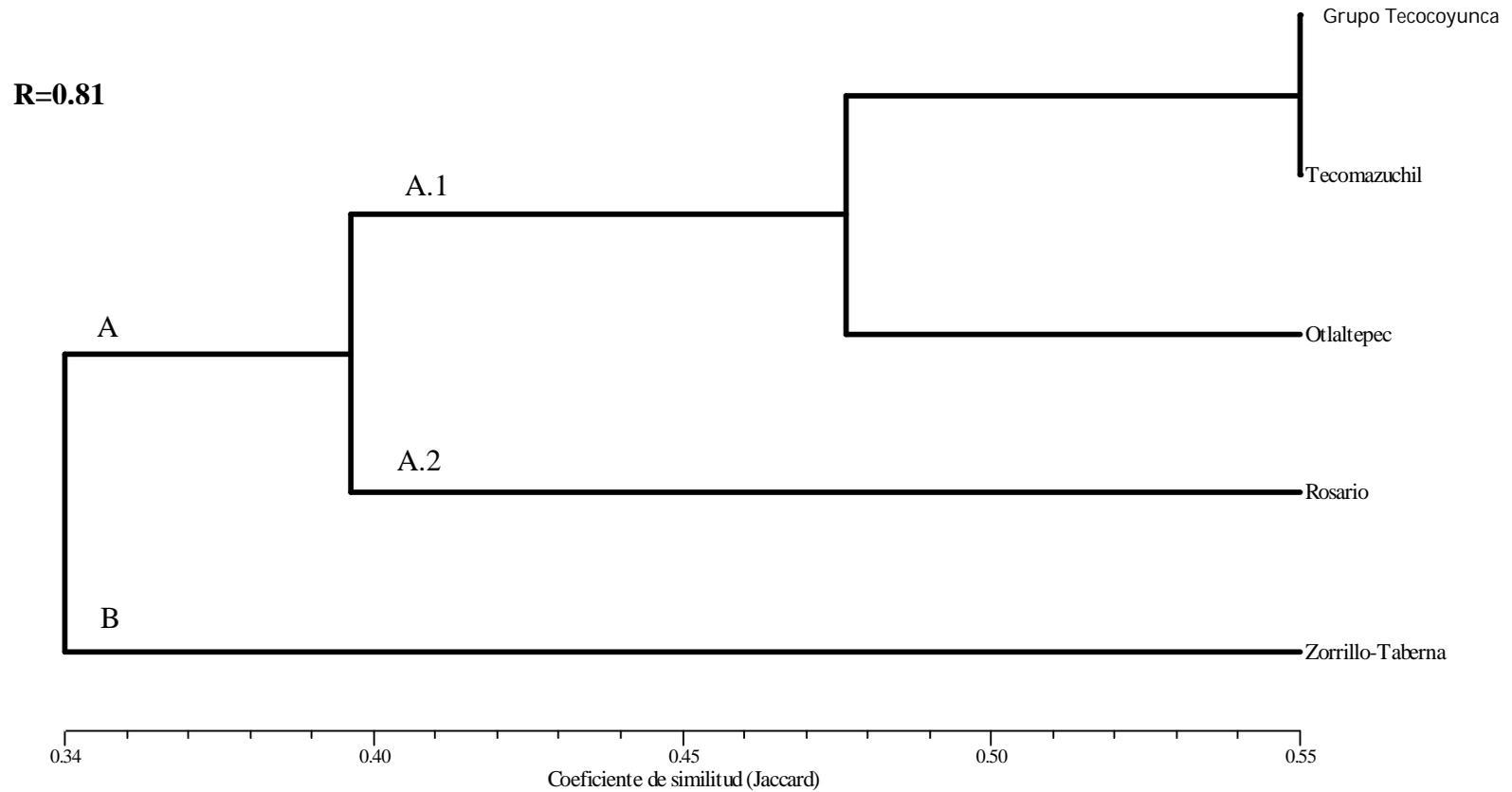
El grupo A incluye a la Formación Rosario, Grupo Tecocoyunca y Otlaltepec (Fig. 10), la primera conformada por sedimentos del Jurásico Inferior y las dos últimas por sedimentos del Jurásico Medio. El parecido fenético entre las formaciones del grupo es de 0.33 y está determinado por la presencia en las tres formaciones de las especies *Pterophyllum* sp, *Ptillophyllum acutifolium* Morris, *Zamites* sp y *Williamsonia tlazeoltolt* Wieland además de las especies con amplia distribución en el Terreno Mixteco; *Otozamites hespera* Wieland, *Zamites feneonis* Brongniart, *Zamites lucerencis* (Person y Delevoryas), *Zamites oaxacensis* (Wieland) Person, *Williamsonia netzahualcoyotlii* Wieland y *Mexiglossa varia*. Se observa también entre las OTU's dos pequeños subgrupos, el subgrupo A.1, formado por las unidades Grupo Tecocoyunca y Otlaltepec, y el subgrupo A.2, constituido únicamente por la Formación Rosario.

El coeficiente de similitud que une a las OTU's del grupo A1 es de 0.47 y está determinado por la presencia en ambas formaciones de las especies *Sphenopteris* sp, *Ptillophyllum catchense* Morris, *Ptillophyllum* sp, *Zamites* sp2, *Williamsonia* sp, *Brachyphyllum* sp1 y *Pelourdea* sp. El subgrupo A2 está unido fenéticamente al Grupo Tecocoyunca y a la formación Otlaltepec por un coeficiente de similitud de aproximadamente 0.33. La Formación Rosario del Jurásico Inferior (36 spp), cuenta con un registro del género *Equisetum*, y a diferencia de las otras dos formaciones del grupo A es la formación que presenta una mayor diversidad de helechos (seis spp). Por otro lado del total de sus registros el 19.5 % de ellos están restringidos únicamente a esta formación (Apéndice I). La similitud entre las formaciones (0.35) del grupo B (F. Tecamazuchil y F. Zorrillo-Taberna

indiferenciada) y su aislamiento en el fenograma están determinados por la presencia exclusiva en ambas de las especies; *Cladophlebis exiliformis*, el morfotipo siete de helecho, *Pseudotenis sp*, *Williamsonia diquiyui* Delevoryas y Gould, *Williamsonia oaxacensis* Wieland y *Podozamites sp cf. kidston* Braun y por el alto porcentaje de especies con distribución restringida sólo a una de las formaciones (Tecomazuchil, 38.09% y Zorrillo-Taberna indiferenciada, 26.19%).

Como se puede observar en el fenograma el parecido fenético entre las cinco OTU's es siempre menor a 0.5. De acuerdo a la propuesta de Sneath y Sokal (1973), el valor mínimo del coeficiente de similitud que une a dos OTU's para considerarlas iguales, cuando se manejan datos binarios, debe de ser mayor o igual a 0.8, por lo que el resultado obtenido ( $>0.5$ ) indica que en las zonas donde afloran estas formaciones, en el Jurásico Inferior y Medio se establecieron comunidades vegetales diferentes, contando como miembros en común a las especies: *Otozamites hespera*, *Zamites feneonis*, *Zamites lucerencis*, *Zamites oaxacensis*, *Williamsonia netzahualcoyotli* y *Mexiglossa varia*, plantas que habitaron la región por lo menos durante 51 m. a. Las inferencias realizadas a partir del análisis de agrupamiento con todas las especies descritas para la zona de estudio se ven reforzadas por el coeficiente cofenético obtenido (0.81), que indica patrones bien definidos de variación entre las OTU's y no un acomodo al azar de las misma, (Sneath y Sokal, 1973).

## Analisis fenético de las especies de plantas descritas para el Jurásico del Terreno Mixteco

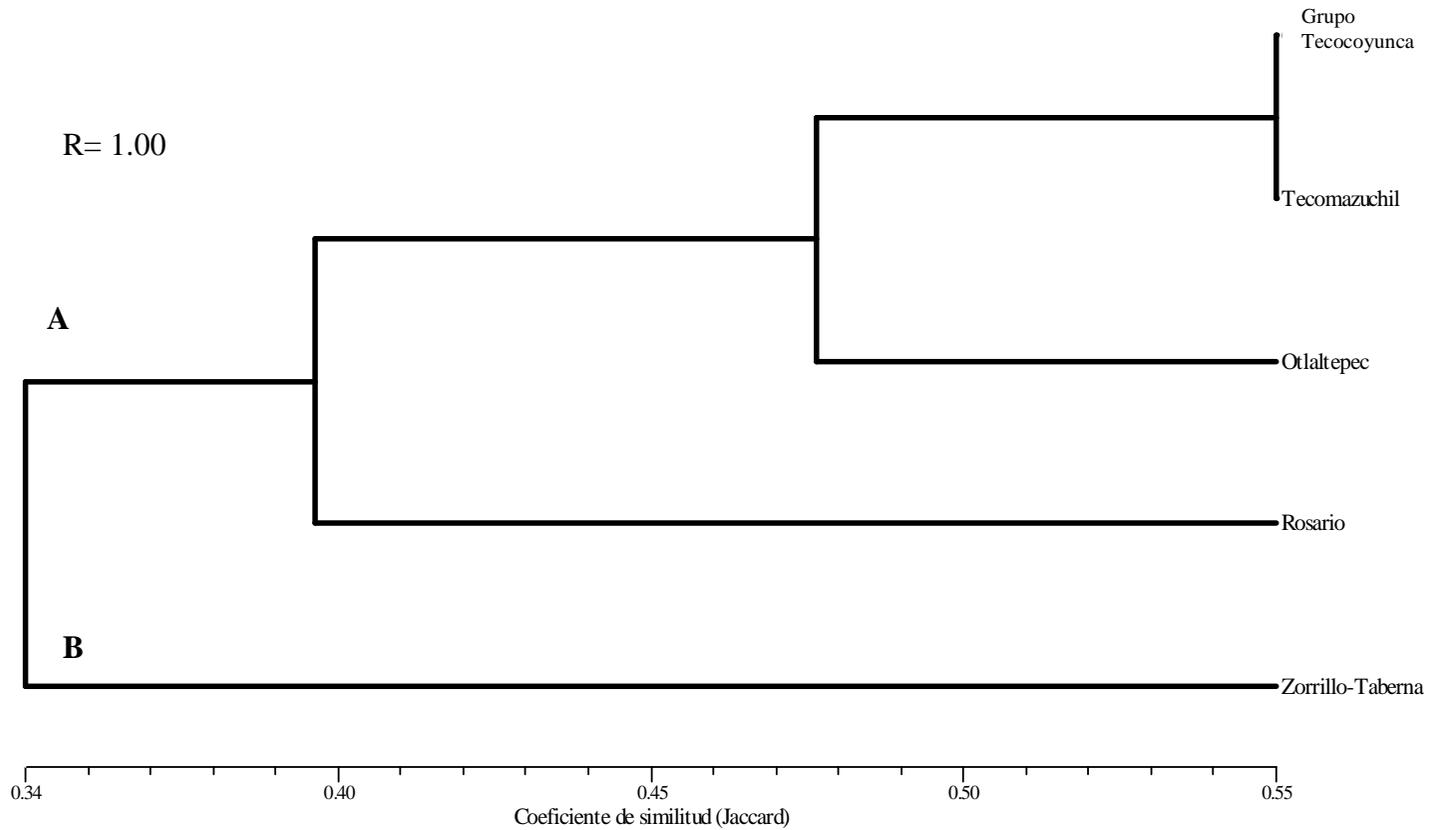


**Figura 10.** Fenograma que muestra el parecido entre las formaciones que forman la zona norte del Terreno Mixteco.

Por otro lado el análisis de agrupamiento generado para las comunidades del Terreno Mixteco en donde sólo se incluyeron las especies de hojas de gimnospermas descritas para la zona, generó también un sólo fenograma (Fig. 11) donde se observa un acomodo diferente de las OTU's, lo que indica que las diferentes especies de helechos y equisetos descritas para la región influyen notablemente en el arreglo de las formaciones.

El fenograma obtenido divide a las OTU's en dos grupos, el primero de ellos (A) incluye a las formaciones Rosario, Otlaltepec, Tecamazuchil y Grupo Tecocoyunca la primera del Jurásico Inferior y las últimas del Jurásico Medio, mientras que el grupo B está formado únicamente por la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada, aislada por la presencia sólo en sus sedimentos de las especies *Anomozamites sp cf intermedium*, *Otozamites sp cf cardiopteroides* Wieland, *Elatocladus sp*, *Ginkgodium sp cf nathorstii*, *Ginkgodium sp*, *Gingkgoitites sp* y *Sphenobaiera sp cf. Argentinae*, es importante señalar que es la formación con mayor diversidad de Ginkgoales. El parecido fenético entre estas formaciones es de 0.34, valor muy inferior al 0.8 marcado por Sneath y Sokal (1973) para considerar a dos OTU's como iguales, por lo que según este criterio se trata de floras diferentes, por lo que se asume que también las condiciones ambientales en las que sobrevivieron estos organismos fueron diferentes, lo anterior habría permitido el establecimiento y dominancia de diferentes especies, como lo manifiesta el análisis anterior. No obstante es importante señalar que las unidades con mayor similitud son la Formación Tecamazuchil y el Grupo Tecocoyunca (~0.55). El parecido entre ellas está determinado por la presencia en ambas formaciones de 21 especies; *Otozamites hespera*, *Otozamites obtusus*, *Otozamites sp*, *Ptillophyllum acutifolium*, *Ptillophyllum cutchense*, *Ptillophyllum pulcherrium* Wieland, *Ptillophyllum sp*, *Pterophyllum nathorstii*, *Pterophyllum cf. P.munsterii*, *Pterophyllum sp*, *Zamites feneonii*, *Zamites lucerensis*, *Zamites oaxacensis*, *Zamites sp1*, *Zamites sp2*, *Williamsonia netzahualcoyotlii*, *Williamsonia sp*, *Brachyphyllum sp1*, *Pelourdea sp* y *Mexiglossa varia*. El coeficiente cofenético obtenido en este análisis es de 1.0 valor que indica que el fenograma es un excelente reflejo de la variación entre las OTU's.

### Análisis fenético de las especies de gimnospermas descritas para el Jurásico del Terreno Mixteco



**Figura 11.** Fenograma que muestra el parecido entre las formaciones que forman la zona norte del Terreno Mixteco, incluyendo solo las especies de gimnospermas.

## Discusión

En los dos análisis fenéticos realizados el coeficiente cofenético es menor a 0.55, valor que refleja el poco parecido entre los diferentes elementos que conformaron las comunidades vegetales establecidas durante el Jurásico, al sur de la República Mexicana. El acomodo de las OTU's cambia según se agreguen o no las diferentes especies de Pteridophytas reportadas para la zona, demostrando su importancia en la definición de la comunidad vegetal. Sin embargo, la determinación taxonómica sólo como morfotaxa y los ciclos de vida más cortos de estas plantas hacen más útil emplear el análisis de diversidad obtenido para las gimnospermas ya que estas reflejan las condiciones ambientales a largo plazo que prevalecieron en cada comunidad durante el Jurásico.

El establecimiento en la zona de estudio de diferentes comunidades vegetales durante el Jurásico permite descartar la propuesta hecha por Silva-Pineda (1969) y otros autores, en la cual afirman que durante el Triásico y el Jurásico en México y el mundo dominó una flora cosmopolita, debido al establecimiento de un clima uniforme en la Pangea y a la falta de barreras físicas que limitaran la migración. Este trabajo aporta pruebas sobre el establecimiento de floras heterogéneas en México durante el Mesozoico. Diferencias ya mencionadas por McLoughlin (2001) quien reconoce la existencia de elementos generalistas a nivel de familia, aunque señala fuertes discrepancias entre Gondwana y Laurasia durante el Jurásico a nivel de especies. De acuerdo a sus reportes las diferencias fueron provocadas en gran parte por los amplios gradientes generados por la glaciación que afectó diferencialmente a Gondwana a finales del Carbonífero y principios del Triásico (McLoughlin, 2001).

# CLASIFICACIÓN DEL ÁREA FOLIAR DE LAS GIMNOSPERMAS FÓSILES COLECTADAS EN EL TERRENO MIXTECO

Fue al final del siglo pasado que los paleobotánicos comienzan a interesarse en las gimnospermas como una fuente importante de información, para inferir el clima de períodos anteriores al Paleógeno (Hallam, 1984; Ziegler *et al.*, 1993; Rees *et al.*, 2000; 2004; Krassilov, 2003). Para ello han utilizado listados de géneros presentes en localidades de Asia, y asociado su presencia a parámetros ambientales, por ejemplo, registran la existencia de Gingkgofitas en zonas húmedas y de Cheirolepidaceae en ambientes áridos (Krasilov, 1969, 2003). A nivel mundial se han empleado bases de datos para proponer una distribución latitudinal de microconíferas o plantas de hojas escuamiformes y megaconíferas o gimnospermas de hojas aciculares, lo mismo ha sucedido con las Cycadeoidales que han sido clasificadas en microcycadas y macrocycadas, aunque en este grupo la designación de tamaños no es clara ni consistente. Ziegler *et al.* (1993), proponen cinco clases de tamaño para hojas de Cycadeoidales del Mesozoico Temprano, 46% de las cuales no se han reportado en México; Rees *et al.* (2000; 2004) en su propuesta de biomas consideran 10 clases de tamaño, aunque no explican los criterios utilizados en la generación de las categorías, apoyan su propuesta en la distribución a nivel mundial de yacimientos de minerales y rocas paleoindicadoras como carbón y yeso.

En México la flora fósil mejor preservada y más abundante se localiza en rocas jurásicas del estado de Oaxaca, sin embargo, la aplicación de cualquiera de las propuestas anteriores en estudios paleocológicos regionales sería evidentemente inadecuada. Debido a lo anterior en este trabajo se propone una clasificación estadística del área foliar de las gimnospermas fósiles del Terreno Mixteco, que pueda ser utilizada en la inferencia de las condiciones ambientales que favorecieron su establecimiento durante el Jurásico Inferior y Medio, inferencias que tendrán que ser apoyadas también por la información sedimentológica recabada en los afloramientos fósiles.

Del área foliar que una hoja expone al ambiente dependen actividades vitales para la sobrevivencia de una planta tales como el intercambio gaseoso y la actividad fotosintética (Welles y Norman, 1991). Por lo que el área foliar es un indicador de la radiación interceptada, de la que depende el potencial fotosintético y productivo de las plantas (Ollat *et al.*, 1998).

Son numerosos los métodos de estimación del área foliar basados en medidas lineales de la hoja, en general se pueden dividir en métodos directos e indirectos. Los métodos directos se basan en medidas realizadas sobre los órganos de la planta y pueden ser destructivos y no destructivos. Los métodos indirectos están basados en medidas de iluminación a partir de las que se estima el área foliar gracias a modelos matemáticos que describen la interceptación de la radiación por parte de la vegetación.

Sin embargo, el elevado costo de los equipos electrónicos diseñados para la medición del área foliar y lo tardado y laborioso de otros métodos, se hace cada día más necesaria la estimación del área foliar a partir de ecuaciones de regresión, calculadas de acuerdo a la relación existente entre las dimensiones lineales de la hoja y su área correspondiente. En este sentido, varios investigadores han encontrado correlaciones altamente significativas en estimados del área foliar basándose en mediciones simples, no destructivas, en la planta. Manivel y Weaver (1974); Drapper y Smith (1981); Martínez y Castillo (1987); Myers (1990) y Pire y Valenzuela (1995) demostraron que para obtener la mayor precisión en el cálculo del área foliar, cuando se dispone de los valores de largo y ancho, se debe utilizar un factor de corrección que evite los errores que se generan al introducir únicamente los valores lineales de largo y ancho lo que permitirá posteriormente, realizar análisis estadísticos con los datos. La ecuación propuesta por ellos es;

$$\text{Área} = 0.66 (L \times A)$$

En donde: A= Área foliar, L= Largo, A= Ancho y 0.66= Factor de corrección

## Análisis Estadístico

La representación matemática más tangible de la distribución de una variable aleatoria se corresponde con las denominadas funciones de distribución y de densidad de probabilidad. La distribución de probabilidad de una variable aleatoria, se entiende como el modelo matemático que describe el comportamiento probabilístico de la misma. Cualquier uso posterior de esta variable; cálculo de probabilidades, inferencia estadística o las técnicas de análisis de datos multidimensionales, utilizan de una u otra forma y son dependientes de la distribución de probabilidad que se presupone para la variable. Conocer la función de densidad de una variable aleatoria, implica tener una completa descripción de la misma. Es por tanto un problema fundamental de la estadística, la estimación de la función de densidad de una variable o vector aleatorio a partir de la información proporcionada por una muestra.

Los procedimientos estadísticos más utilizados para el análisis de la distribución de un lote de datos son: los métodos paramétricos y no paramétricos. Los primeros comienzan haciendo supuestos rígidos sobre la estructura básica de los datos. Posteriormente se estiman de la manera más eficiente posible los parámetros que definen la estructura. A posteriori se decide si los supuestos iniciales son aceptables o no. Lo que conlleva, muchas veces a círculos viciosos que oscurecen la objetividad del análisis. Una alternativa la constituyen los análisis no paramétricos, los cuales no predeterminan a priori ningún modelo para la distribución de probabilidad de la variable y dejan que la función de densidad pueda adoptar cualquier forma, sin más límites que los impuestos por las propiedades que se exigen a las funciones de densidad para ser consideradas como tales. Este enfoque, es en el que se centra el presente trabajo, por lo que se detalla a continuación.

Dentro de los métodos no paramétricos más utilizados destacan los diagramas univariados de dispersión, diagramas de tallo y hoja, diagramas de caja, histogramas y el método de dispersión por kernel. Es este último método el más utilizado y el que mejores resultados proporciona.

Estos estimadores logran funciones de densidad suavizadas que se construyen en cada punto del eje real, de acuerdo con los valores muestrales más cercanos al mismo y que constituyen un entorno denominado "ventana". Estos valores son ponderados de modo que, por ejemplo, los vecinos más cercanos tengan mayor peso que los más alejados dentro de una ventana de datos. Se pueden utilizar diversas funciones de ponderación (llamadas K o "Kernel") que son justamente los núcleos en que se basan los estimadores. Las propiedades de las curvas de estimación dependen de la elección del núcleo y de la ventana, el tamaño de muestra y la forma de la densidad verdadera (más o menos "rugosa", con más o menos nodos, etc.) hacen a la bondad de la estimación resultante.

Para cada observación se calcula:

Densidad local  $x = \frac{\text{número de observaciones en } \{x - h / 2, x + h / 2\}}$

$h = \text{número total de observaciones}$

Un inconveniente de la estimación núcleo es que al ser un parámetro de ventana fijo a lo largo de toda la muestra, existe la tendencia a presentar distorsiones en las colas de la estimación.

## Método

El presente estudio se realizó con 186 hojas completas colectadas hasta el año 2010 en las diferentes formaciones que conforman la cubierta sedimentaria del Jurásico Inferior y Medio del estado de Oaxaca (Formación Rosario, Grupo Tecocoyunca y formaciones Otlaltepec, Tecomazuchil y Zorrillo-Taberna indiferenciada).

Los fósiles de plantas colectados en el Terreno Mixteco fueron depositados en la colección paleontológica de la FES Zaragoza, UNAM, bajo los acrónimos CFZ

R, CFZGT, CFZOt, CFZTz y CFZZo. De cada formación se limpió y midió un promedio de 31 ejemplares de gimnospermas. Para calcular el área foliar de cada ejemplar los datos de largo y ancho fueron multiplicados por un factor de corrección de 0.66 (Welles y Norman, 1991; Ollat *et al.*, 1998). Ya que a diferencia de la longitud, el área foliar controla la intensidad del intercambio gaseoso así como la actividad fotosintética de la planta (Welles y Norman, 1991), es por lo tanto un indicador de la radiación interceptada, de la que depende el potencial fotosintético y productivo de las plantas (Ollat *et al.*, 1998). Por lo que refleja mejor las condiciones bajo las cuales vivieron los organismos.

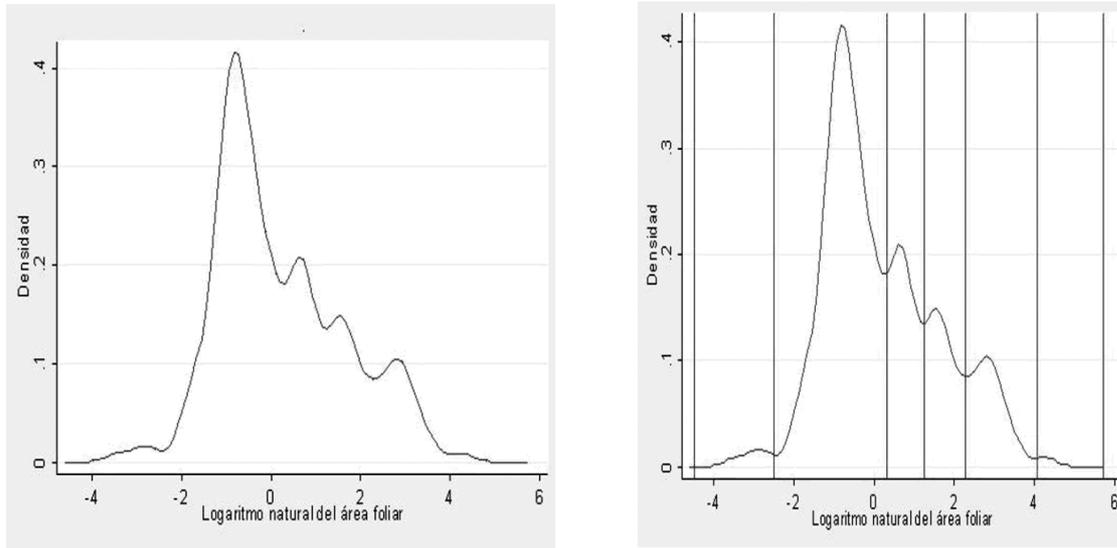
Debido al pronunciado sesgo positivo de los valores de área foliar, los datos fueron transformados en logaritmos naturales, que facilitaron el manejo de la información evitando el sesgo de los datos. El análisis estadístico de la distribución del área foliar se realizó con ayuda del programa estadístico Stata 12, utilizando estimadores de densidad por Kernel (Salgado-Ugarte *et al.*, 1997; 2005). La distribución multimodal resultante permitió el establecimiento de intervalos de tamaño que se utilizaron como indicadores de las categorías de área foliar de la muestra trabajada. Los límites de cada intervalo se basaron en la estimación de máximos (modas) y mínimos (antimodas) de frecuencia (San Vicente-Anorve *et al.*, 2003; Salgado-Ugarte *et al.*, 1997; 2002; 2005), transformando posteriormente los valores logarítmicos a su escala original (cm<sup>2</sup>).

Por último se revisaron y midieron el resto de los ejemplares completos colectados a partir del 2010 en los estratos de las diferentes formaciones del Terreno Mixteco.

## Resultados

El análisis de densidad (Fig. 12 a y b) muestra la generación de seis modas en donde cada una de ellas corresponde al punto medio de una categoría. El valor óptimo de Silverman fue de 0.4537, mientras que el valor sobre-suavizado fue de 0.5767 (Tabla 5), la diferencia mínima entre estos valores evidencia la falta de

sesgo al manejar el logaritmo natural de los valores originales. El ancho de la ventana se fijo en 0.26, según el criterio empírico que afirma que la mejor forma de fijar este valor es obteniendo la media del valor óptimo (Salgado-Ugarte, comunicación personal).



**Figura 12.** a) Análisis de densidad por Kerneles, b) Gráfica que muestra el límite entre las categorías descritas (antimodas).

**Tabla 5.** Muestra el valor, óptimo y sobre-suavizado de los datos (logaritmo natural). b) Gráfica que muestra los límites de cada una de las categorías obtenidos mediante un análisis de antimodas.

=====	
Silverman's ancho de banda óptimo =	<b>0.4537</b>
Haerdle's 'better' ancho de banda óptimo =	0.5344
Scott's ancho de banda sobresuavisado =	<b>0.5767</b>

El análisis de antimodas permitió conocer los límites de las siete categorías detectadas (Tabla 6, Fig. 12 b), encontrando que el área foliar más pequeña de las gimnospermas analizadas corresponde a valores menores a 0.01142 cm<sup>2</sup>, categoría representada por el género *Brachyphyllum*, presente en las formaciones Otlaltepec, Tecomazuchil y Zorrillo Taberna indiferenciada mientras que el grupo

que presenta mayor superficie expuesta a la radiación es el que ostenta un área foliar mayor a 57.74 cm<sup>2</sup> (Género *Pelourdea*).

**Tabla 6.** Categorías de tamaño para las hojas fósiles del Terreno Mixteco

	<b>INTERVALO</b>	<b>NOMBRE</b>
1	Menor a 0.011	Nanofila I
2	De 0.01 a 0.08	Nanofila II
3	De 0.08 a 1.36	Micrófila I
4	De 1.36 a 3.48	Micrófila II
5	De 3.48 a 9.85	Micrófila III
6	De 9.85 a 57.74	Notófila
7	De 57.74 a 304.90	Mesófila I

El 68.03 % del total de los ejemplares de la región norte del Terreno Mixteco tiene una área foliar de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup> (Cycadeoidales), rango que coincide con la categoría número tres (Micrófila I). Durante el Jurásico Temprano este tamaño fue el dominante con más de 60% de representatividad en la localidad de la Formación Rosario. Este patrón se observa también durante el Jurásico Medio en las formaciones Otlaltepec y Zorrillo-Taberna indiferenciada, Grupo Tecocoyunca, y aunque en la Formación Tecamazuchil las hojas Micrófilas I son también las mejor representadas los porcentajes en las diferentes localidades muestreadas son menores al 60%, con excepción de las localidades TZ4 y TZ5 (Tabla 7), Las categorías menos representada en la muestra de hojas fósiles es la dos (Nanófila II) con apenas el 1.67% y la siete (Mesófila I) con el 0.53 %. El área foliar de estas categorías va de 0.01 a 0.08 cm<sup>2</sup> (Cycadeoidales) y mayores a 57.74 cm<sup>2</sup>, respectivamente (Tabla 7).

**Tabla 7.** Porcentajes de representatividad de cada una de las categorías de tamaño, para el material fósil colectado en las cinco formaciones jurásicas del Terreno Mixteco.

	FORMACIÓN ROSARIO %	GRUPO TECOCOYUNCA			FORMACIÓN OTLALTEPEC %	FORMACIÓN TECOMAZUCHIL					F. ZORRILLO-TABERNA INDIFERENCIADA %
		GT1 %	GT2 %	GT3 %		Ayuquila Tz2%	Chilixtlahuaca Tz1%	Partideño Tz3%	Barranca Tz4%	Cañada del Ajo Tz5%	
<b>Micrófila I</b>	66	65	85	88	89	55	54	48	66	63	72

## Discusión

El análisis estadístico realizado con las impresiones de hojas fósiles colectadas en la zona norte del Terreno Mixteco permitió clasificar las pinas en siete categorías de tamaño, nombradas en orden ascendente utilizando los prefijos de origen griego nano, micro, noto y meso (Tabla 6). En el área de estudio, las hojas micrófilas son las más abundantes (87.08%). Sin embargo, sólo la categoría Micrófila I está presente en todas las localidades y es el tamaño dominante, excepto en Partideño y Tianguistengo (Tabla 7). Esta clase incluye a las hojas micrófilas más pequeñas con áreas foliares de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup>. Esto indica que las Cycadeoidales que dominaron el ambiente terrestre durante el Jurásico en el Terreno Mixteco se desarrollaron en climas marcados por periodos de estrés hídrico al menos durante ciertas épocas del año. Lo anterior se ve reforzado por la litología que muestra estratos alternos de areniscas de diferente tamaño de grano que fueron arrastrados por la corriente de los ríos durante la época de lluvias, y capas de carbón de espesor variable en todas las localidades. Este último tipo de roca se forma en depresiones con escasa circulación y abundante depósito de hojas, las cuales se ven sometidas a condiciones de alta temperatura y humedad, como en Río Numí, donde existe evidencia de miles de hojas acumuladas que han dado lugar a la formación de estratos de carbón con espesores de hasta 70 cm. Los ejemplares colectados en la formación Otlaltepec y en la localidad del Partideño (F. Tecomazuchil) muestran un ligero aumento en el tamaño de las pinas (Micrófila II y Micrófila III, Tabla 7).

Por otro lado el área foliar de las 60 especies actuales de Cycadales distribuidas en México principalmente en climas cálidos indica que las pinas de los organismos actuales son más grandes que en el Jurásico (Tabla 12). Por ejemplo, la categoría Micrófila I, dominante en el material fósil, no está presente en las especies de Cycadales actuales. Las pinas más pequeñas (Micrófila II) dentro de las cícadas actuales se presentan en las especies *Dioon angustifolia* Miquel y *Dioon caputoi* Sabato y Vasquez. La primera se localiza únicamente en los estados de Nuevo León y Tamaulipas (bosque de *Quercus*, selva baja caducifolia, selva baja perennifolia, pinar, matorral alto espinoso y bosque de pino), mientras que ejemplares de la especie *Dioon caputoi* se pueden ubicar en los límites de los estados de Puebla y Oaxaca, en las laderas de los cerros y matorrales xerófilos. Ambas especies sobreviven en ambientes en donde la temperatura media anual presenta un rango de 10 a 26 °C, mientras que la precipitación media anual va de 350 a 2000 mm, dependiendo de la comunidad.

## CYCADAS Y CYCADEOIDALES CON FISONOMÍA FOLIAR SEMEJANTE

Las Cycadeoidales constituyeron uno de los elementos más notables y dominantes de las floras del Mesozoico, su distribución geográfica fue amplia y dominaron tres de los cuatro tipos de vegetación reportados en el 2000 por Rees y sus colaboradores (xeromórfica en las bajas latitudes, bosques en latitudes medias y vegetación tropical siempre verde altamente restringida). Actualmente las Cycadas constituyen un grupo reducido de plantas que habitan las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Vovides *et al.*, 2003), formando parte de bosques mesófilos de montaña, bosques de pino-encino, bosques tropicales lluviosos, cañadas, dunas costeras y matorrales xerófilos, siempre como miembros de la vegetación secundaria (Jones, 1993).

Macroscópicamente las Cycadales y Cycadeoidales son prácticamente idénticas. Ambos grupos son plantas leñosas, generalmente con crecimiento monopódico en raíces, tallos hojas y estructuras reproductoras, estas últimas conocidas como conos o estróbilos. Poseen tallos hipógeos o epígeos, engrosados, constituidos principalmente por parénquima de reserva, su médula y corteza están bien desarrolladas, con escaso leño secundario entre ambas. Sus tallos carecen de ductos y sacos mucilaginosos así como elementos esclerenquimáticos en médula y corteza. Su madera consiste básicamente en traqueidas. Las hojas son pinnadas, coriáceas y con bases persistentes, dispuestas en espiral alrededor del tallo, o bien reducidas en forma de escamas. Las plantas son monoicas y se propagan por medio de semillas que se producen en megasporófilos u hojas portadoras de óvulos o semillas. Se caracterizan también por presentar ciclos de vida largos y venación circinada, esta última característica sugiere que el gran parecido entre las hojas de las Cycadofitas no sólo es morfológico sino también en desarrollo ontogenético (Taylor y Taylor, 1993).

El conjunto de estas características pero principalmente la similitud de su follaje fueron la razón por la que durante mucho tiempo ambos órdenes se

incluyeron dentro del grupo de las Cycadales. En las Cycadofitas la mayoría de los caracteres que tienen importancia adaptativa se encuentran en las hojas, pues al ser esta estructura, la superficie de intercambio más importante entre la planta y su medio, el tamaño, forma, organización y anatomía responden a las condiciones del mismo (Conover, 1991; Levitt, 2001; Pares *et al.*, 2003). Por otro lado, este órgano representa la estructura mejor preservada en el registro fósil de las plantas y también la más abundante, lo que permite realizar inferencias de climas pasados (Hickey y Wolfe 1975).

Al ser las Cycadeoidales un grupo extinto y debido a su gran parecido morfológico entre estas y las Cycadales, se asume que ambos grupos están asociados a las mismas condiciones ambientales. La validez de esta comparación se basa en que en la actualidad muchos géneros y familias de plantas están restringidas a climas particulares, por lo que se da por hecho que los taxa representados en la flora fósil estuvieron asociados a climas semejantes.

El primero en dividir a este grupo en dos órdenes fue Thomas (1913), de acuerdo con su descripción, la diferencia más importante entre ellos es la presencia de estomas haploquéricos o de labios simples en las Cycadas y sindetoquéricos o de labios compuestos en las Cycadeoidales. Sin embargo, ante la imposibilidad de reconocer esta característica en estructuras maduras, las hojas han contribuido a aclarar la taxonomía del grupo (Nathorst, 1902; Thomas, 1913; Florin, 1933) (Tabla 8).

**Tabla 8.** Características taxonómicas que permiten diferenciar a las Cycadales de las Cycadeoidales.

CARACTERÍSTICAS	CYCADEOIDALES	CYCADALES
Pared de las células epidérmicas	Sinuosas	Generalmente rectas
Posición del ostiolo con respecto a las venas	Transversal	Longitudinal
Arreglo de los estomas	Hileras	Irregular
Cutícula	Gruesa	Delgada
Placas de cutícula presentes entre las células oclusivas y las anexas	Presentes	Ausentes
Venas	Paralelas o ramificadas	Paralelas
Médula	Sin haces vasculares	En general con numerosos haces vasculares
Cilindro vascular	Monoxílico	Polixílicos, con excepciones: <i>Michelilloa</i>
Recorrido trazas foliares	Directo, de la estela a la hoja	Curvilíneo
Ramento	Unicelulares	Multicelulares
Punteaduras de las traqueidas (xilema secundario)	Areoladas	Diversos tipos
Estróbilos	Generalmente biesporangiados	Monoesporangiados
Óvulos	Terminales	Laterales

## Método

Con el objetivo de correlacionar el tamaño de la hoja con parámetros ambientales y entender mejor la biología de las comunidades actuales se midieron especies de Cycadas tanto en poblaciones naturales como en colecciones biológicas (herbarios). Debido al estado actual de conservación de las Cycadales la

comunidad a medir se eligió después de una revisión bibliográfica donde se ubicó la localización y grado de preservación de las poblaciones que se distribuyen en la Sierra Madre del Sur y en la vertiente del Pacífico (Vovides *et al.*, 2008, 2010). La revisión bibliográfica permitió ubicar seis comunidades donde se distribuyen actualmente los géneros *Dioon*, *Zamia* y *Ceratozamia*.

Además de la revisión y medición de los organismos detectados en campo, se recabó información de los ejemplares de Cycadas depositados en los herbarios (Apéndice IV): **MEXU**: Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal; **XAL**, Herbario del Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz y **UAMIZ**: Herbario de Universidad Autónoma Metropolitana, Distrito Federal (Campus; Iztapalapa). En la mayoría de las poblaciones y en cada especie consultada en los herbarios el número de organismos medidos fue de 10, registrando de cada uno de ellos un total de seis variables cuantitativas de la hoja (Tabla 9).

Con los datos obtenidos se obtuvo el tamaño promedio de cada especie (largo y ancho de las pinas), para posteriormente calcular con el mismo método utilizado con los organismos fósiles el área foliar de cada especie actual de Cycadal. Por último se ubicó el área foliar de estos ejemplares en las categorías de tamaño generadas, con el fin de observar la representatividad de cada una de ellas y utilizar las condiciones ambientales de las especies actuales de Cycadas con áreas foliares cercanas a las encontradas en las hojas fósiles del Terreno Mixteco, para con ayuda de las características litológicas prevalecientes en cada formación realizar inferencias sobre las condiciones ambientales bajo las cuales vivieron las plantas de la mixteca oaxaqueña durante el Jurásico.

De los ejemplares medidos en campo y de los consultados en los herbarios se tomaron en cuenta además los siguientes datos:

1) **Localidad**: Se registraron las coordenadas geográficas del punto de colecta (grados, minutos y segundos) y la altitud. En las poblaciones actuales de Cycadas la herramienta utilizada para georreferenciar la localidad fue un

geoposicionador eTrex Vista, datum WGS 84 (World Geodesia survey, 1984) con referencia al norte magnético.

2) **Hábitat:** Se documentó el tipo de comunidad en donde vivían los organismos, estado de preservación y sanidad en que se encontró a la población, estimación del número de individuos, relación con otros organismos, madurez de la comunidad, altura, ancho y número de frondas por individuo.

**Tabla 9.** Variables medidas en cada uno de los ejemplares consultados.

DESCRIPCIÓN	MEDICIÓN O CONTEO
Longitud de la hoja (cm)	Desde la porción basal del pecíolo hasta el mucrón del último foliolo del ápice.
Ancho de la hoja (cm)	Es la parte más ancha de la hoja, desde los mucrones de la misma fila de foliolos.
Largo/ancho de la hoja (cm)	Relación largo ancho de la hoja (esto indica numéricamente la forma de la hoja)
Longitud del foliolo (cm)	Se midió el foliolo más grande, desde la base hasta el ápice.
Ancho del foliolo (cm)	Se midió la parte más ancha del foliolo en el borde anterior y posterior.
Largo/ancho del foliolo (cm)	Relación largo ancho del foliolo

## Resultados

Se visitaron seis localidades en los estados de Hidalgo (3), Veracruz (2) y Puebla (1) (Tabla 10), con el fin de ubicar a la especie de Cycada con mayor parecido a las Cycadeoidales colectadas en la parte norte del Terreno Mixteco. Sin embargo, sólo en cinco de las localidades visitadas se encontraron Cycadas. Las especies identificadas en estas zonas son *Ceratozamia fuscaviridis* Moore, C.

*mexicana* Brogniart, *Ceratozamia* spp, *Dioon caputoi* y *Zamia loddigessi* Miquel (Tabla 10), los ambientes en que estas plantas se desarrollan son bosque mesófilo de montaña y selva baja caducifolia. Por otro lado el área foliar de estos organismos oscila entre 9.8552 y 304.90 cm<sup>2</sup> rango que incluye a las categorías Notófila (seis) y Mesófila I (siete), ambas categorías pobremente representadas en las plantas fósiles del Terreno Mixteco.

**Tabla 10.** Especies de Cycadas colectadas en campo.

ESPECIE	ESTADO	MUNICIPIO	HÁBITAT	ÁREA FOLIAR
<i>Ceratozamia fuscaviridis</i>	Hidalgo	Molango	Bosque mesófilo de montaña	Notófila
<i>Ceratozamia mexicana</i>	Hidalgo	Zacualtipan	Bosque mesófilo de montaña	Mesófila
<i>Zamia loddigesii</i>	Hidalgo	Atlapexco	Achual de selva baja caducifolia	Mesófila
<i>Dioon caputoi</i>	Puebla	Caltepec	Selva Baja Caducifolia	----- Individuos de 1 a 10 años
<i>Ceratozamia spp</i>	Veracruz	Jalcomulco	Selva	Notófila

## Ejemplares de herbario

Se consultaron 258 ejemplares de herbario que corresponden a 51 de las 60 especies de Cycadales descritas para México, 22 de ellas corresponden al género *Ceratozamia*, 13 son *Dioon* y 19 pertenecen al género *Zamia* (Apéndice IV). El género *Ceratozamia* fue descrito por primera vez por Brongniart con la especie tipo *C. mexicana*. Las 22 especies reportadas para este género por Vovides *et al.* (2003) fueron revisadas y medidas en los herbarios visitados y de acuerdo a los datos de las etiquetas el género se presenta en los estados de Chiapas, Hidalgo,

Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luís Potosí, Tamaulipas, Tabasco y Veracruz, en un amplio rango de hábitats, que incluyen bosques templados deciduos, bosques de pino-encino, bosques de *Quercus*, bosques de coníferas, bosques mesófilo de montaña y selvas tropical perennifolia y subperennifolia (Tabla 11). El tamaño promedio de las frondas de este género no fue estimado debido a que en los herbarios las frondas son conservadas en fragmentos y no como estructuras completas. En cuanto a las pinas se observó que pueden medir de 13.15 a 42.2 cm. de longitud y de 0.5 a 9.8 cm de ancho (Apéndice IV), con áreas foliares que van de la categoría Micrófila III a Notófila (4.30 a 27.24 cm<sup>2</sup>) Tabla 12.

El género *Dioon* fue descrito por John Lindley con la especie tipo *Dioon edule*. En México este género está representado por 13 especies, las cuales fueron revisadas y medidas en los herbarios. Según la información recabada el género se distribuye en los estados de Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luís Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas y Veracruz (Tabla 13). Distribuidas en una amplia gama de ambientes que incluyen; Bosque de *Quercus*, Bosque pino encino, Selva baja caducifolia, Selva baja perennifolia, Pinar, Matorral alto espinoso, Matorral xerófilo y Matorral alto subinermes y a diferencia de los ejemplares del género *Ceratozamia* medidos en los herbarios las frondas del género *Dioon* si se encuentran completas, el rango de longitud de estas estructuras va de 35 a 79 cm mientras que el ancho de las frondas oscila de 13.04 a 26 cm Las pinas por otro lado miden de largo entre 7.68 y 18.5 cm, mientras que el ancho de esta estructura es de 0.38 cm a 2.30 cm (Apéndice IV), el área foliar de estas plantas varía entre 1.9 y 28.08 cm<sup>2</sup>, que coincide con las categorías Micrófila II, Micrófila III y Notófila (Tabla 12).

El último de los géneros de la familia Zamiaceae presente en México es *Zamia*, este género fue descrito por Carl Von Linnaeus en 1763, se encuentran a resguardo en los herbarios consultados, 16 de las especies de este género (MEXU, XAL y UAMIZ.), que en México se distribuyen en los estados de Campeche, Hidalgo, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luís Potosí, Veracruz y Yucatán en rangos de altitud que van de los cero a 1000 m.s.n.m. En comunidades de bosque de *Quercus*, selvas baja caducifolia y selvas medianas y

alta perennifolias (Tabla. 11). Las frondas de estas especies presentan tamaños que varían de 36.6 cm a 186 cm de largo y de 19.06 a 26.96 cm de ancho. Las pinas mientras tanto miden de 11.15 cm a 26.96 cm de largo y de 1.2 cm a 5.1 cm de ancho (Apéndice IV). Las pinas del género *Zamia* son las más grandes de la familia Zamiaceae con áreas foliares que oscilan de 4.03 cm<sup>2</sup> hasta 198.39 cm<sup>2</sup> (Micrófila III a Mesófila I).

**Tabla 11.** Datos de distribución de las especies de Cycadas consultadas en los herbarios

ESPECIE	HÁBITAT	DISTRIBUCIÓN	ALTITUD (m.s.n.m)
<i>Ceratozamia becerrae</i>	Selva alta perennifolia	Chiapas y Tabasco (México)	400
<i>Ceratozamia brevifrons</i>	Selva mediana subperennifolia	Veracruz (México)	650-1500
<i>Ceratozamia decumbens</i>	Bosque mesófilo de montaña y Selva mediana subperennifolia	Veracruz (México)	250-850
<i>Ceratozamia euryphyllidia</i>	Selva alta perennifolia	Oaxaca y Veracruz (México)	100-335
<i>Ceratozamia fuscoviridis</i>	Bosque mesófilo de montaña	Hidalgo (México)	1500
<i>Ceratozamia hildae</i>	Bosque de <i>Quercus</i>	Querétaro y San Luis Potosí (México)	300-850
<i>Ceratozamia huastecorum</i>	Bosque caducifolio	Veracruz (México)	820-1250
<i>Ceratozamia kuesteriana</i>	Invernadero y Bosque caducifolio	Tamaulipas y Veracruz (México)	1150-1250
<i>Ceratozamia latifolia</i>	Bosque de encino y bosque mixto, Selva mediana perennifolia	Hidalgo y San Luis Potosí (México)	650-895

<i>Ceratozamia matudae</i>	Bosque mesófilo de montaña y Bosque de coníferas	Chiapas (México)	1500-1515
<i>Ceratozamia mexicana</i>	Bosque mesófilo de montaña, Bosque de <i>Quercus</i> , Bosque caducifolio, Bosque de liquidambar, Bosque mesófilo de montaña, Selva mediana subperenifolia, Selva mediana caducifolia,	Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Veracruz (México)	120-1800
<i>Ceratozamia miqueliana</i>	Selva mediana subperennifolia y Selva alta perennifolia	Veracruz y Tabasco (México)	30-1000
<i>Ceratozamia mirandae</i>	Bosque de <i>Quercus</i> y Bosque de pino-encino	Chiapas (México)	940-1500
<i>Ceratozamia microstrobila</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , Selva mediana subperenifolia y Bosque.	San Luis Potosí y Veracruz (México)	700-1100
<i>Ceratozamia mixeorum</i>	Bosque mesófilo de montaña, Bosque de <i>Quercus</i> , Bosque tropical caducifolio.	Oaxaca (México)	1760-2000

<i>Ceratozamia morettii</i>	Bosque mesófilo de montaña	Veracruz (México)	1450
<i>Ceratozamia norstogii</i>	Bosque de pino-encino y Bosque de <i>Quercus</i>	Chiapas y Oaxaca	900
<i>Ceratozamia robusta</i>	Selva mediana subperenifolia	Chiapas, Veracruz y Oaxaca (México)	150-1500
<i>Ceratozamia sabatoi</i>	Bosque de pino-encino y Bosque de <i>Quercus</i>	Querétaro e Hidalgo (México)	1900
<i>Ceratozamia whitelockiana</i>	Selva mediana subperennifolia y Bosque mesófilo de montaña	Oaxaca (México)	500-1900
<i>Ceratozamia zaragozae</i>	Bosque de pino-encino y Bosque de <i>Quercus</i> .	San Luis Potosí (México)	1700-1750
<i>Ceratozamia zoquorum</i>	Selva alta perennifolia	Chiapas (México)	-----
<i>Dioon angustifolium</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , Selva baja caducifolia, Selva baja perennifolia, pinar, Matorral alto espinoso, Bosque pino encino y Matorral alto subinerme	Tamaulipas y Nuevo León (México)	285-800
<i>Dioon argenteum</i>	Selva baja caducifolia	Oaxaca (México)	-----
<i>Dioon califanoi</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , Bosque de pino-encino, Ecotono de selva	Puebla y Oaxaca (México)	1800-3250

	baja – Encinar e Invernadero		
<i>Dioon caputoi</i>	Ladera del cerro, Matorral xerófilo	Puebla y Oaxaca (México)	1600-1900
<i>Dioon edule</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , Selva baja perennifolia, Selva baja caducifolia, Selva mediana subperennifolia, Matorral submontano, Bosque tropical caducifolio	Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz (México)	300 - 1455
<i>Dioon holmgrenii</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , zonas de alto disturbio.	Oaxaca (México)	565-978
<i>Dioon merolae</i>	Bosque <i>Quercus</i> , Selva baja caducifolia, Bosque de pino	Chiapas y Oaxaca (México)	700-1060
<i>Dioon purpusii</i>	Selva baja caducifolia, Bosque tropical caducifolio, Matorral espinoso	Oaxaca (México)	900-1501
<i>Dioon rzedowskii</i>	Selva mediana subcaducifolia	Oaxaca (México)	650
<i>Dioon soronense</i>	Selva baja caducifolia, Bosque tropical caducifolio, Bosque de <i>Quercus</i> ,	Sonora (México)	900-1800

<i>Dioon spinulosum</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , Selva mediana subperennifolia, Selva alta subcaducifolia, Selva alta perennifolia y acahual de terminalia	Oaxaca y Veracruz (México)	6-1270
<i>Dioon stevensonii</i>	Bosque de pino-encino	Guerrero (México)	1161
<i>Dioon tomasellii</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , Bosque tropical subperennifolio, Bosque tropical caducifolio, Bosque de pino, Bosque de pinno-encino y Selva baja caducifolia,	Durango, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Sinaloa y Veracruz (México)	615-1422
<i>Zamia chigua</i>	Bosque el fin	Colombia Chiriqui	1000
<i>Zamia pumila</i>	-----	Antillas mayores	-----
<i>Zamia elegantissima</i>	Cultivada	Panamá	-----
<i>Zamia fairchildiana</i>	Bosque tropical lluvioso	Costa Rica y Panamá	350
<i>Zamia fischeri</i>	Bosque de <i>Quercus</i> y Selva mediana	Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí (México)	50-1250
<i>Zamia furfuracea</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , Bosque espinoso, Dunas costeras, Invernadero,	San Luis Potosí y Veracruz (México)	1-2400

	Palmar, Pastizal, Selva alta perennifolia, Selva baja caducifolia y Selva mediana subcaducifolia		
<i>Zamia herrerae</i>	Potrero y Selva mediana subcaducifolia	Chiapas (México) y El Salvador	640
<i>Zamia inermis</i>	Selva baja caducifolia	Veracruz (México)	90-500
<i>Zamia katzeriana</i>	Acahual de selva baja, Selva mediana perennifolia, Selva Alta perennifolia	Chiapas Tabasco y Veracruz (México)	100-650
<i>Zamia lacandona</i>	Acahual de selva alta perennifolia, Selva alta perennifolia,	Chiapas (México)	120-244
<i>Zamia loddigesii</i>	Acahual de bosque de <i>Quercus</i> , Bosque de <i>Quercus</i> , Bosque de pino- encino, Selva baja caducifolia, Sabana y Selva mediana subcaducifolia	Hidalgo, Jalisco, Oaxaca, Puebla Tabasco y Veracruz (México)	15-1000
<i>Zamia monticola</i>		Guatemala	-----
<i>Zamia obliqua</i>	Bosque tropical húmedo	Baja California (México), Colombia	0

		y Panamá	
<i>Zamia paucijuga</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , Bosque tropical subcaducifolio, Selva baja caducifolia	Chiapas, Colima, Guerrero, Michoacán Jalisco, Nayarit y Oaxaca (México)	488-820
<i>Zamia polymorpha</i>	Selva mediana subperennifolia	Quintana Roo, Yucatán y Campeche	20-50
<i>Zamia purpurea</i>	Selva alta perennifolia	Veracruz y Oaxaca	50-100

El área foliar de las 51 especies medidas en los herbarios indica que las pinas de los organismos actuales son más grandes que en el Jurásico (Tabla 12). Por ejemplo la categoría Micrófila I dominante en ocho de las once localidades trabajadas, no está representada en las especies actuales de Cycadas. La categoría Micrófila II presente en las especies *Dioon angustifolium* y *Dioon caputoi* reúne a las pinas más pequeñas dentro de las Cycadas actuales (Tabla 12). La primera de estas especies se localiza únicamente en los estados de Nuevo León y Tamaulipas en bosques de *Quercus*, selvas baja caducifolia, selvas baja perennifolia, pinares, matorrales altos espinosos y bosques de pino (Tabla 13). La especie *Dioon caputoi* se localiza en los límites de los estados de Puebla y Oaxaca, en las laderas de los cerros y matorrales xerófilos. Ambas especies sobreviven en ambientes en donde la temperatura media anual presenta un rango de 10 a 26 °C, mientras que la precipitación media anual va de 350 a 2000 mm dependiendo de la comunidad

**Tabla 12.** Área foliar de los ejemplares actuales y fósiles de Cycadeoidales y Cycadas

INTERVALO		NOMBRE	MATERIAL FÓSIL %	MATERIAL ACTUAL %
1	Menor a 0.01	Nanófila I	0	0
2	De 0.01 a 0.08	Nanófila II	1.67	0
3	De 0.08 a 1.36	Micrófila I	58.06	0
4	De 1.36 a 3.48	Micrófila II	16.12	6.09
5	De 3.48 a 9.85	Micrófila III	12.9	25.6
6	De 9.85 a 57.74	Notófila	10.75	44.18
7	De 57.74 a 304.90	Mesófila I	0.53	23.25

**Tabla 13.** Comunidades vegetales y climas donde se distribuyen actualmente las especies *Dioon angustifolia* y *Dioon caputoi* (ejemplares de herbario).

TIPO DE VEGETACIÓN (Rzendowski)	EQUIVALENCIAS	CLIMA	PRECIPITACIÓN MEDIA ANUAL (mm)	TEMPERATURA MEDIA ANUAL
Bosque de <i>Quercus</i>	Encinar y Bosque de encino	Cw, Cf, Cs, Cx, Af, Am, Aw y BS	350-2000	10 A 26 °C
Bosque tropical caducifolio	Selva baja decidua, Selva baja caducifolia y Bosque tropical desciduo	Aw, Bs y Cw	600-1200	20 A 29 °C
Matorral xerófilo	Matorral espinoso, Matorral submontano y Matorral crasicaule,	BW y BS	Menos de 700	12 A 26 °C

# YACIMIENTOS DE CARBÓN Y YESO UBICADOS EN LA ZONA DE ESTUDIO

De acuerdo a la literatura las adaptaciones en las plantas son todas aquellas características estructurales que les permiten convivir exitosamente con las condiciones ambientales que les rodean (Jordan *et al.*, 2005). Sin embargo, en estudios paleoecológicos las inferencias ambientales en algunos casos pueden ser especulativas e incluso contradecir la información sedimentológica recabada en los afloramientos fósiles, información que resulta de vital importancia para una correcta interpretación del ambiente. Esto se debe a que en muchas ocasiones los caracteres responden de la misma forma a más de un factor ambiental (Haworth y McElwin, 2008). Por ejemplo, a pesar de que el tamaño de la hoja (o área foliar expuesta) ha sido considerado como uno de los caracteres más influenciados por el clima, Wolfe (1985) afirma que los organismos fotosintéticos recurren también a la disminución del área foliar cuando habitan lugares poco iluminados y con temperaturas moderadas en altas latitudes.

Debido a lo anterior para afinar las inferencias paleoecológicas de la zona de estudio se utilizaron estructuras paleoindicadoras (Carbón y yeso) y el análisis detallado de las características microscópicas (posición de los estomas y densidad estomática) de las hojas fósiles colectadas, ya que como se mencionó anteriormente son estas estructuras, el órgano que por su abundancia y adaptación al clima constituyen la mayor parte de las estructuras utilizadas por los investigadores para inferir el clima.

## Paleoindicadores

Los minerales o rocas paleoindicadoras son aquellos que debido a las condiciones específicas bajo las cuales se forman, hacen posible entender los procesos que actuaron en los ecosistemas a través del tiempo geológico. El carbón y el yeso son sólo un ejemplo de los paleoindicadores utilizados para realizar inferencias paleoecológicas en ambientes terrestres o acuáticos.

## Carbón

El carbón es definido como una roca sedimentaria, de origen orgánico, no homogénea, que ha sido sometida a un proceso de madurez térmica, gracias a la presión y temperatura reinante durante los procesos geológicos asociados a su formación. Esta roca se forma como resultado de la acumulación de restos de plantas procedentes de pteridofitas, gimnospermas y angiospermas en pantanos y ciénegas. La composición química del carbón incluye carbono, hidrógeno, oxígeno, así como pequeñas cantidades de azufre, nitrógeno, dióxido de carbono, metano y compuestos aceitosos, como alquitrán y brea (Clayton, 1998). La formación de depósitos de carbón dista de ser simple. En los ecosistemas terrestres está controlada por una variedad de factores tectónicos, climáticos y vegetacionales.

El proceso de formación del carbón inicia con la acumulación de los restos orgánicos que se realiza principalmente en cuencas parálicas o límnicas (Krasilov, 2003): Las primeras son cuencas fundamentalmente pantanosas que sufren invasiones más o menos periódicas del mar. El término es utilizado particularmente para las cuencas carboníferas costeras, un ejemplo actual de este tipo de cuenca se localiza en la costa de Panamá y a las orillas del Orinoco (Venezuela-Colombia) y pudieran ser ecológicamente equivalentes a las zonas pantanosas del Mesozoico (Wagner *et al.*, 2003). En las cuencas limnicas la acumulación de los restos de plantas se da al interior del continente.

Independientemente del tipo de turba que se forme, la secuencia de tal fenómeno puede resumirse como sigue:

**-Desarrollo de las plantas:** Presencia de una comunidad generalmente exuberante de plantas de origen continental (húmica) o marino (sapropelica).

**-Acumulación del material orgánico:** La cantidad de materia vegetal que se requiere para favorecer el proceso de formación del carbón se ha estimado en una proporción de 10:1 es decir que se requiere de la acumulación de 10 metros

de turba para esperar la formación de un metro de carbón. La acumulación de los restos orgánicos puede ser de dos tipos (Corona *et al.*, 2006).

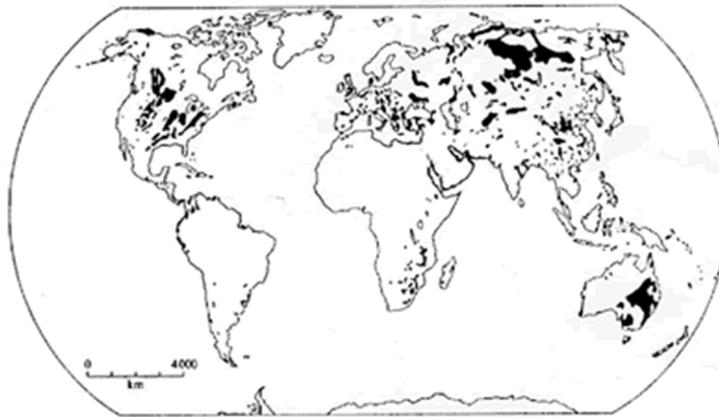
- Autóctona: Los restos de plantas se acumulan en el mismo lugar donde vivieron; ya sea en deltas, estuarios, albuferas o rifts continentales.
- Alóctona: El material sufre un transporte anterior al depósito final.

**-Conservación y evolución térmica:** No basta la acumulación de los restos de plantas para que la naturaleza logre transformarla en carbón, sino que está debe de permanecer en un ambiente físico-químico apropiado (ambientes reductores ya sean ácidos o básicos) que le proteja de la descomposición provocada por las bacterias anaerobias y aerobias y también del carácter oxidante de la atmósfera. Por ejemplo en aguas estancadas, el grado de putrefacción está limitado por la escasez o ausencia de oxígeno y la aparición de ácidos orgánicos antisépticos, los cuales inhiben la actividad bacteriana. Bajo tales condiciones los restos de plantas ablandados y macerados se transforman en humus. Parte de esta materia empapa las células de la madera, tallos y hojas etc., las cuales van siendo humificadas (Conjunto de procesos microbiológicos y químicos que permiten la transformación de la materia orgánica en humus), conservando con frecuencia sus estructuras celulares. Los productos humificados y los materiales menos destructibles, tales como las resinas y las cubiertas cerosas de granos de polen y esporas, se acumulan y forman depósitos de turba. Bajo estas condiciones las lagunas, estuarios, marismas, saladas o salobres, zonas pantanosas, ciénegas, canales, lagos y charcas intercontinentales, manglares y ambientes fluviales y deltaicos sometidos a un aporte de sedimentos relativamente rápido y que permiten la existencia del ecosistema por largos períodos de tiempo se ven favorecidos (Corona *et al.*, 2006).

La evolución térmica subsecuente es inducida, por la columna estratigráfica que cubre el depósito, sometiendo las capas de turba, a una presión y temperatura que incrementa de manera proporcional a la columna litológica que le cubre.

Es evidente que el clima (paleoclima) está directamente involucrado con el proceso de formación del carbón. Los más favorables son los paleoclimas tropicales, generadores de vegetación exuberante, aunque también se conocen ejemplos de carbón que se formaron en climas fríos húmedos y lluviosos, por lo que se ha concluido que el factor común imprescindible es la humedad (Corona *et al.*, 2006).

La distribución de los principales yacimientos de carbón (Fig. 13) abarca ambos hemisferios, al norte se localizan en Canadá y Estados Unidos de América, Europa y la Ex-Unión Soviética. En el hemisferio sur están presentes en América del Sur, África, India, Asia, Australia y la Antártida, formando el 40 % del total de las reservas de esta roca, para el Paleozoico (Routhier, 1980).



**Figura 13.** Mapa de distribución de los principales yacimientos de carbón en el mundo (tomado de Corona *et al.*, 2006).

Durante el Jurásico y gran parte del Cretácico se presenta un segundo periodo de formación importante de yacimientos de carbón, que representan el 55% de las reservas (Routhier, 1980). Localizados principalmente en Canadá Estados Unidos de América, México, China, Australia y la Ex Unión Soviética.

La tercera y última etapa importante de formación de carbón y también la que representa la mayor parte de las reservas de lignito a nivel mundial se produjo

durante el Paleógeno. Se le encuentra en todos los continentes y los afloramientos se caracterizan por tener espesores muy grandes y por estar poco deformados.

En México los yacimientos más importantes pertenecen a la segunda etapa de formación (Jurásico-Cretácico) y se localizan principalmente en el estado de Coahuila. En la actualidad el carbón es una de las fuentes de energía más importantes del mundo, con la que se produce casi el 40% de la electricidad mundial (Corona *et al.*, 2006).

## Yeso

Las evaporitas son minerales autógenos cuyo nombre se deriva precisamente de su origen, debido a la concentración iónica en las soluciones acuosas que se lleva a cabo debido a que al evaporarse el agua la relación soluto-solvente se incrementa. De todos los minerales evaporíticos identificados, aproximadamente un 25% se presentan en cantidades significativas. Las rocas evaporíticas son clasificadas basándose en su composición mineralógica y por lo tanto química. En esta forma las rocas evaporíticas pueden estar divididas en cuatro grandes grupos que son: carbonatos, sulfatos, cloruros y bromuros (Sarg, 1981).

Los minerales de sulfato de calcio pueden encontrarse en la naturaleza como cristales individuales, aislados o bien como agregados de cristales en rocas encajonantes calcáreas o detríticas, aún más frecuentemente forman la mayor parte de las evaporitas estratificadas, con proporciones menores de material calcáreo, silíceo o carbonoso (Sherman, 1966). En la naturaleza los sulfatos de calcio están representados por dos minerales; yeso  $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  y anhidrita  $\text{CaSO}_4$ . El primero constituye los afloramientos más abundantes (Arakel, 1980; López Ramos, 1981).

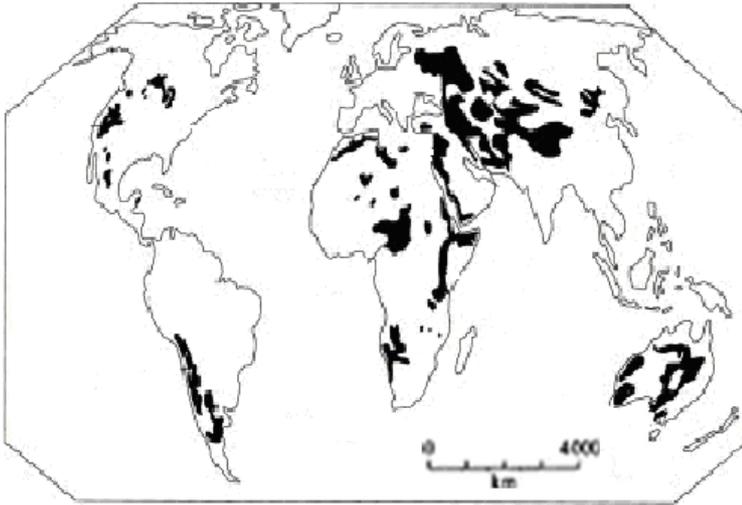
La composición química del yeso incluye; calcio, oxígeno, azufre y agua. Se presenta como cristales tabulares de gran tamaño, con marcada forma

monoclínica. También en masas espáticas o micáceas transparentes (espejuelo), masivo o finamente granudo (alabastro). Son frecuentes las formas fibrosas de largos cristales alargados. Es un mineral incoloro en estado puro, y de amarillo a rojo dependiendo de las impurezas, con dureza de dos, fractura irregular y raya blanca, con yacimientos en todos los continentes (Fig. 14).

El yeso se forma en climas relativamente áridos donde la evaporación excede el rango de la precipitación, las temperaturas, la fuerza del viento sobre cuencas someras o marismas que producen las condiciones de aridez suficientes para la formación de depósitos de yeso. Estos precipitados químicos no sólo están restringidos a los ambientes costeros, de hecho, pueden formarse en diferentes ambientes, tales como salitrales marginales, salinas marinas, lagunas, dispersión de brisa marina y acumulación hidrotermal.

La evaporación de la solución (agua de mar) produce el siguiente orden de precipitación de minerales: calcita, yeso y halita. Esta secuencia de cristalización fue propuesta por el químico Italiano Usiglio. Los parámetros físico-químicos más importantes en la formación de evaporitas son la temperatura y la composición de la solución salina parental.

Minerales evaporíticos se han reportado en todos los continentes y aproximadamente el 25% de las áreas continentales están subyacidas por este tipo de rocas. Los depósitos de evaporitas de mayor extensión y grosor son de origen marino. Se ha calculado que a partir de una columna de agua de 427 metros de altura se precipitan 6.7 m de halita y 0.3 m de yeso, esto significa también que la proporción volumétrica entre el yeso y la halita es de aproximadamente 1:25.



**Figura 14.** Mapa de distribución de los principales yacimientos de yeso en el mundo (tomado de Corona *et al.*, 2006).

En México a pesar de su importancia, no existen bases de datos de minerales o rocas paleoindicadoras que puedan ayudar a afinar las propuestas paleoambientales, por lo que en este trabajo se elaboraron listados de los afloramientos yeso y carbón en el país y principalmente en la zona de estudio.

## Método

Para la elaboración de los listados de los yacimientos de carbón y de yeso presentes en la zona de estudio se ubicaron los afloramientos durante las vistas a las diferentes localidades del Terreno Mixteco.

Por otro lado con el fin de elaborar la base de datos de minerales y rocas paleoindicadoras se consultó bibliografía especializada que permitió ubicar otros yacimientos de yeso y carbón en los diferentes estados de la República Mexicana.

## Resultados

En cuanto a los paleoindicadores, la revisión bibliográfica realizada así como lo observado en campo permitió ubicar un total de 237 afloramientos de carbón y yeso (Apéndice V y VI). 102 de los cuales son afloramientos de carbón, distribuidos en 20 estados de la República Mexicana (Fig. 15) y 135 son afloramientos de yeso distribuidos en 21 estados del país (Fig. 16). Las dos bases de datos generadas incluyen datos como; localidad, estado de la República Mexicana en donde se ubica el afloramiento, coordenadas geográficas, altitud y características del afloramiento.

Las visitas a la zona de estudio y el análisis geológico realizado permitieron ubicar afloramientos de carbón en todas las formaciones jurásicas del Terreno Mixteco, en contraste, no hay evidencias de la existencia de afloramientos de yeso en ninguna de las formaciones que comprenden la zona de estudio.

En la Formación Rosario, los estratos de carbón de no más de 30 cm de espesor se intercalan con lutitas y areniscas de color café rojizas y amarillentas que de acuerdo a los trabajos realizados por Erben, 1956; Morán-Zenteno *et al.*, 1993 y Jiménez, 2004 se depositaron en un ambiente de tipo fluvial con llanuras de inundación. A lo largo de los 400 m que mide la columna estratigráfica del Grupo Tecocoyunca, es evidente la presencia de intercalaciones de estratos de carbón bituminoso bien consolidado (de 30 a 40 cm de espesor) con conglomerados cuarcíticos duros, de color gris, con guijarros de cuarzo lechoso blanco y en menor frecuencia de micaesquistos y gneises (Erben, 1956; Velasco-de León *et al.*, 2011), en la base de los estratos se observan estratificación cruzada y nódulos de óxido de hierro en forma de vesículas. En la Formación Zorrillo Taberna indiferenciada los estratos de carbón están presentes desde su base, aumentando de espesor hacia la cima en donde abundan las impresiones carbonosas de corteza, frondas de Cycadeoidales, Cycadales y, Filicales. Por otro lado en la formación Otlaltepec los estratos de carbón se ubicaron en los últimos metros del miembro inferior junto con estructuras secundarias como rizaduras, estratificación cruzada, lentes conglomeráticos y marcas de carga que en conjunto indican un ambiente fluvial de

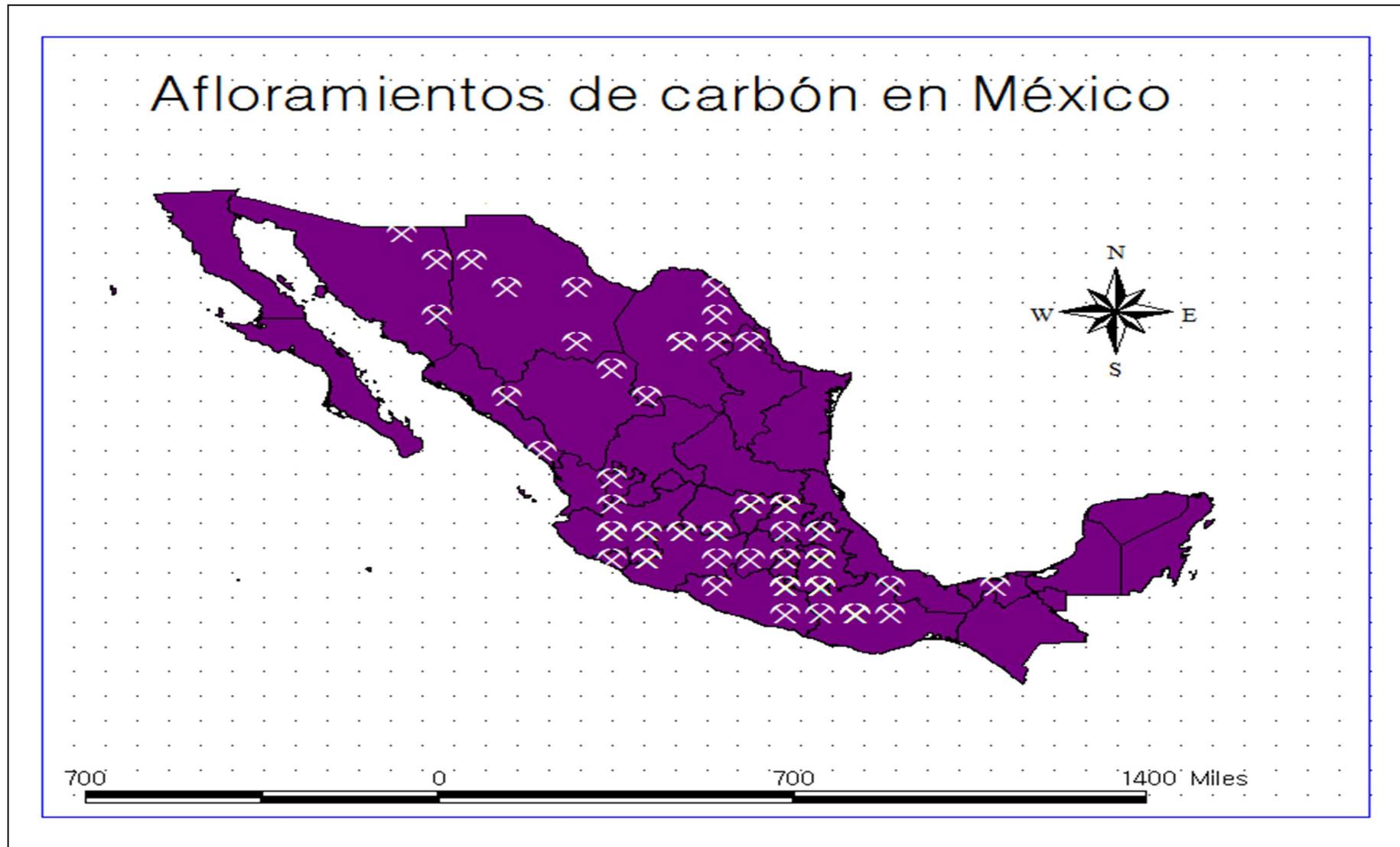
alta energía con períodos de máxima precipitación pluvial, lo que originó llanuras de inundación durante el relleno de la cuenca (Cruz, 2012). Al igual que en las otras secuencias estratigráficas la Formación Tecomazuchil presenta intercalaciones de rocas clásticas muy diversas, que incluyen lutitas, limolitas, conglomerados y areniscas de diferente tamaño de grano, así como horizontes delgados de carbón (menores a 5 cm de espesor). Las rocas que caracterizan a la formación y las estructuras secundarias descritas (estratificación irregular, acanalada, en forma de cuña y lenticular estratificación cruzada, laminación paralela y gradación normal) así como el amplio contenido fosilífero apoyan la aseveración de que el depósito de 705 m de espesor de la Formación Tecomazuchil ocurrió en una cuenca sedimentaria continental subsidente, producida por un sistema de fallas normales con orientación general NW- 25°SE, originada por un proceso sin-rift asociado a la apertura del paleo Golfo de México en el Jurásico Medio, lo que coincide con el modelo tectónico propuesto por Pindell *et al.*, 2006.

Como ya se mencionó, en los recorridos hechos durante las salidas al campo, no se ubicaron afloramientos de yeso o alguna otra roca evaporítica en los sedimentos de las formaciones jurásicas del Terreno Mixteco. Sin embargo, se sabe que en la depresión geológica conocida como Cuenca o Provincia de Tlaxiaco afloran grandes espesores de rocas clásticas (capas rojas) producto de la erosión de las rocas preexistentes, derrames volcánicos y de tobas, conglomerados y depósitos evaporíticos (yeso, anhidrita, halita, travertino y posibles yesos redepositados). Lo anterior provocado como consecuencia de la regresión marina, levantamiento regional, fallamientos (en bloques y desplazamientos horizontales) y plegamientos que afectaron a toda la secuencia Mesozoica durante la Orogenia Laramide. En estas zonas hubo condiciones lacustres que favorecieron los grandes depósitos y desarrollo de yesos como los que se exhiben en San Sebastián Tecomaxtlahuaca, Zapotitlán Lagunas, San Juan Reyes, Michapa de los Reyes, Santo Domingo Tonalá, Parián; estos depósitos se encuentran encajonados en rocas calizas de edad Cretácica.

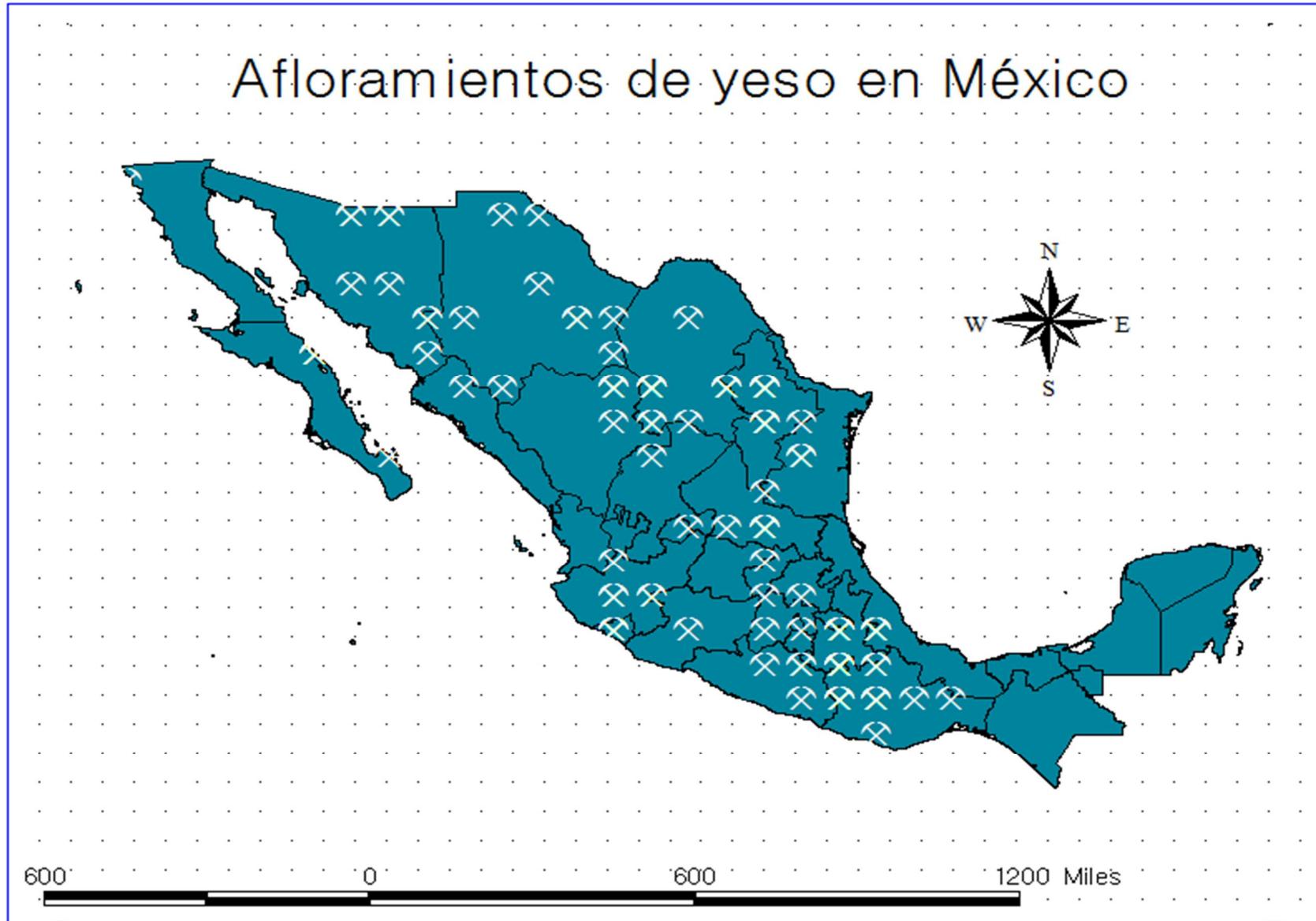
La región de la Mixteca Oaxaqueña durante el Triásico parece haberse mantenido como un área continental aparentemente sin sufrir invasiones marinas de tal manera que la erosión llega a ser el proceso geológico dominante durante

este período y parte del Jurásico Inferior (Corona *et al.*, 2006). Para esta edad al menos para la Formación Rosario, Jiménez (2004) reporta interdigitaciones de facies marinas y continentales.

Durante el Jurásico Medio hubo en la Mixteca Oaxaqueña ambientes mixtos de depositación como lo demuestra la alternancia de rocas continentales y marinas en su mayor parte marginales que son una alternancia de areniscas, lutitas, lutitas carbonosa que prueban la inestabilidad de los mares jurásicos, la presencia de carbón en la región de San Juan Mixtepec, Tezoatlá-Santiago Tamazola, Olinalá, nos indican condiciones semicontinentales (Corona *et al.*, 2006), durante el período de depósito.



**Figura 15.** Ubicación de los afloramientos de carbón en la República Mexicana



**Figura 16.** Ubicación de los afloramientos de yeso en la República Mexicana

# ANÁLISIS MICROSCÓPICO DE LAS HOJAS

Las partes aéreas de las plantas superiores como hojas, tallos, flores y frutos, están cubiertas, con excepción de la abertura estomática, por una capa lipídica extracelular llamada cutícula (Holloway, 1982 a y b). Ésta es el resultado de la evolución química y biológica de las plantas superiores, que han desarrollado una serie de estructuras que las aíslan y protegen del medio que las rodea. La cutícula ha protegido a las plantas desde hace aproximadamente 420 millones de años (Heredia *et al.*, 1998; Heredia, 2003), cuando durante el Paleozoico Temprano colonizaron el ambiente terrestre y desde entonces se ha mantenido como un elemento funcional y ecológico de vital importancia, por ser la primera estructura que interacciona con el ambiente.

Bukovac *et al.* (1981 y 1999) la definen como una membrana permeable tanto a compuestos polares como no polares, formada centrípetamente y secretada por las células epidérmicas. Estos autores afirman que si bien la cutícula actúa como barrera, no es absolutamente impermeable al agua y, bajo ciertas circunstancias, no puede prevenir la desecación de la planta o la entrada de agua desde el exterior. Años más tarde Kolattukudy (1996) indica que la cutícula es un poliéster complejo con ceras asociadas, de naturaleza hidrofóbica y de muy escasa reactividad.

La composición química y grosor de esta estructura varían notablemente entre especies, órganos y etapas de desarrollo de las plantas, aunque básicamente está constituida por una matriz de cutina (40 al 80% del peso seco de la cutícula) y ceras cuticulares, que la hacen impermeable al agua y a los gases y reduce la transpiración. Su grosor es inversamente proporcional a la humedad del ambiente. En un número importante de gimnospermas, las hojas poseen dos capas de células epidérmicas, que controlan la pérdida de agua. La externa contiene sólo células muertas, con paredes engrosadas de cutina y lignina y la interna incluye exclusivamente células vivas (Schreiber y Kerstiens, 2006).

**Tricomas.** Los tricomas, palabra de origen griego que significa cabellera, son apéndices epidérmicos que varían en forma, tamaño y función. Se originan por el desarrollo y diferenciación de una sola célula epidérmica, que se alarga por crecimiento apical o proliferación. La membrana de los tricomas está formada de celulosa y cubierta por cutícula, que determinan su brillo y color, también pueden estar lignificados (Molina-Montenegro *et al.*, 2006).

Los tricomas se presentan generalmente en todas las partes aéreas de las plantas (hojas, tallos, flores y frutos), las que poseen tricomas se llaman pubescentes y las que carecen de ellos son glabras. En las plantas pubescentes la cantidad de tricomas es muy variable. Pueden ser permanentes o efímeros. Los permanentes pueden continuar vivos durante la vida de la planta, o morir, y el espacio celular llenarse de aire. Las funciones principales de los tricomas son reducir la pérdida de agua durante la transpiración, en especial en zonas áridas o semiáridas; proteger a la planta de herbívoros, iluminación excesiva y cambios de temperatura; absorber humedad atmosférica en el caso de epífitas, o bien, excretar sustancias de diversos tipos, en el caso de los tricomas glandulares (Ehleringer *et al.*, 1978; Benz y Martin, 2006).

**Estomas.** La apertura de estas estructuras permite el intercambio de gases. Los vegetales deben obtener dióxido de carbono de la atmósfera, éste fluye a través de los estomas localizados en la superficie de las hojas, pero el riesgo de pérdida de agua es alto. El espacio aéreo de los estomas está saturado con vapor de agua y la atmósfera que los rodea tiene aire no saturado con agua; por lo tanto, cada vez que los estomas se abren, la planta perderá agua hacia el medio externo, debido a la transpiración (Brodribb y Hills, 1997). Sin embargo, las plantas pueden sobrevivir en ambientes con estrés hídrico gracias a sus mecanismos de adaptación que les permiten disminuir la pérdida de agua, optimizar su acumulación y uso, y controlar el estrés térmico. Por otro lado, en ambientes donde el agua es un factor limitante, con frecuencia los estomas se protegen de la desecación hundiéndose en la epidermis, en estructuras llamadas criptas estomáticas. La frecuencia y densidad estomática son otros parámetros a considerar en una reconstrucción paleoclimática (Kouwenberg *et al.*, 2007).

La transpiración y la intensidad de la respiración están en relación directa con el número de estomas, y como las hojas son el principal órgano donde la planta realiza fotosíntesis, la cantidad y distribución de estomas influye directamente sobre la asimilación clorofílica. Asimismo, la disminución de la cantidad de estomas por mm<sup>2</sup> incrementa la resistencia estomática de la planta y de esta manera evita la transpiración excesiva (Rubino *et al.*, 1989; Salas *et al.*, 2001; Thakur, 1990).

## Método

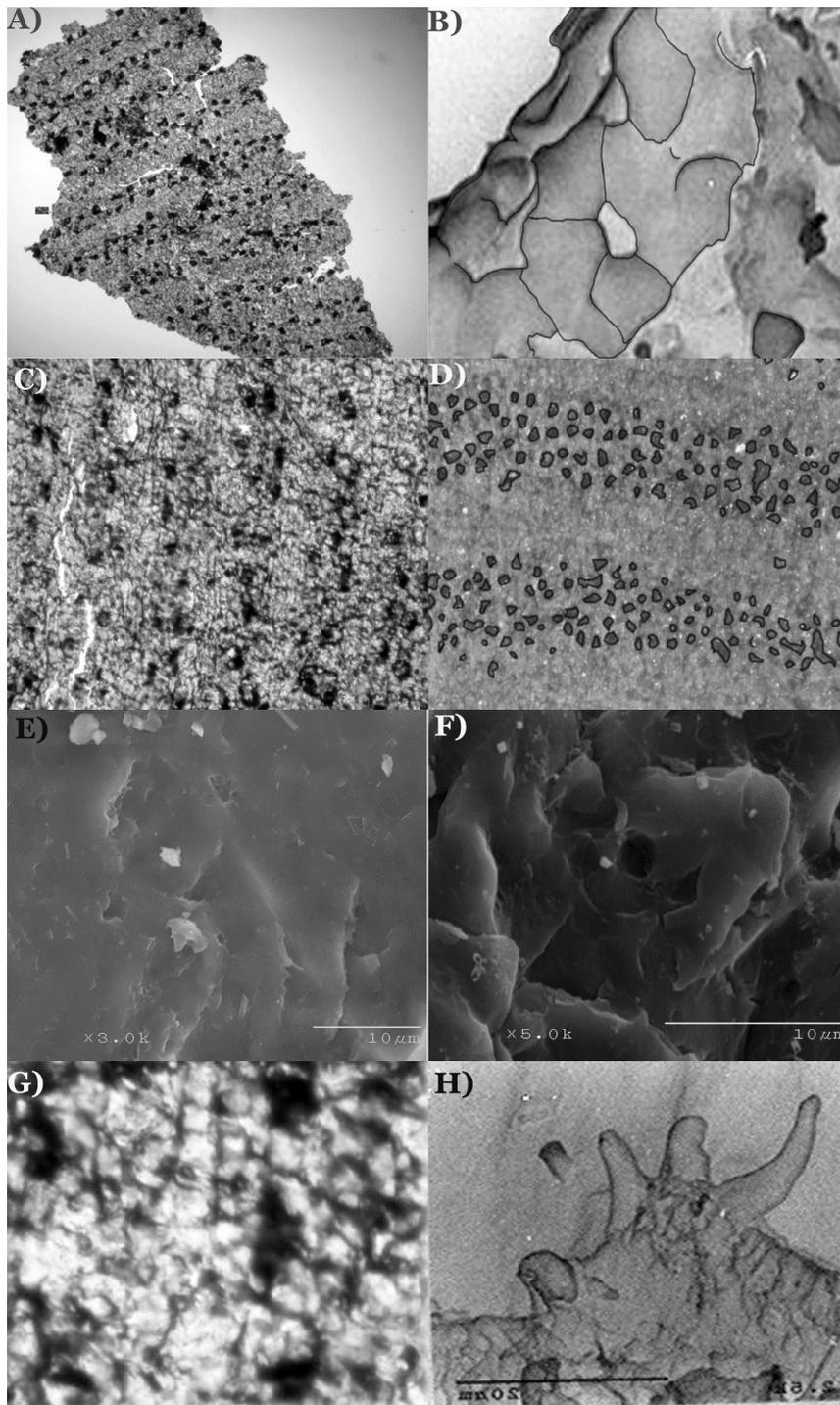
Aquellos ejemplares de Cycadeoidales que por su brillo se infiere la presencia de cutículas fueron colocados en ácido fluorhídrico al 48%, el tiempo necesario para que la roca se disgregara. Una vez sueltas las cutículas se enjuagaron las muestras carbonizadas y se colocaron en 5ml de solución de Shultze por ocho días o hasta que la cutícula adquiriera un color rojizo. Una vez extraídas de esta solución se enjuagaron y montaron para su observación al microscopio óptico y al microscopio electrónico de barrido.

## Resultados

Se revisaron al microscopio electrónico de barrido un total de 35 preparaciones de la localidad de Cañada del Ajo (Formación Tecomazuchil), de las cuales solo 24 han permitido observar detalles de la cutícula. Del total de las muestras observadas el 68.5 % corresponde a las cutículas de la cara adaxial de la hoja ya que se notan más gruesas que el resto y están prácticamente libres de estomas, lo que coincide con la bibliografía (Harris, 1969). La cara abaxial es por lo tanto la que contiene la mayor cantidad de estomas, tratándose entonces, de hojas hipoestomáticas. En general la cara adaxial de las hojas de Cycadeoidales es mucho más frágil y difícil de montar. Harris (1969), ha sugerido que este fenómeno se debe a "un efecto especial de conservación". Los porcentajes de representatividad de las cutículas adaxiales se corroboraron mediante la tinción con safranina, ya que en estas, al

teñirlas las manchas son mucho más profundas, lo que se debe simplemente al grosor adicional, Harris (1969). El grosor de las cutículas trabajadas no se han medido sin embargo, la bibliografía indica que el espesor aproximado es de 1.05 a 3.05 micras. Las características observadas en las cutículas fósiles obtenidas a partir del material colectado en el Terreno Mixteco han permitido la identificación de dos géneros; *Ptyllophyllum* y *Zamites*, en ambos casos la cara adaxial se caracteriza por presentar células epidérmicas de paredes gruesas y delgadas, no rectas, alargadas cuadrangulares o rectangulares (Fig. 17 G), difíciles de observar por la gran cantidad de incrustaciones de ceras cutinas y pectinas que las cubren y que han sido interpretadas como característica de las plantas xerófitas. En la cara abaxial de la hoja las cutículas del género *Ptyllophyllum* los estomas se hallan distribuidos en dos y tres bandas paralelas a las venas, mientras que en las de *Zamites* se observan de cuatro a cinco bandas de estomas, que en la mayoría de los casos están abiertos (Fig. 17 A y D), se infiere que la apertura presenta un ángulo recto con respecto a las venas.

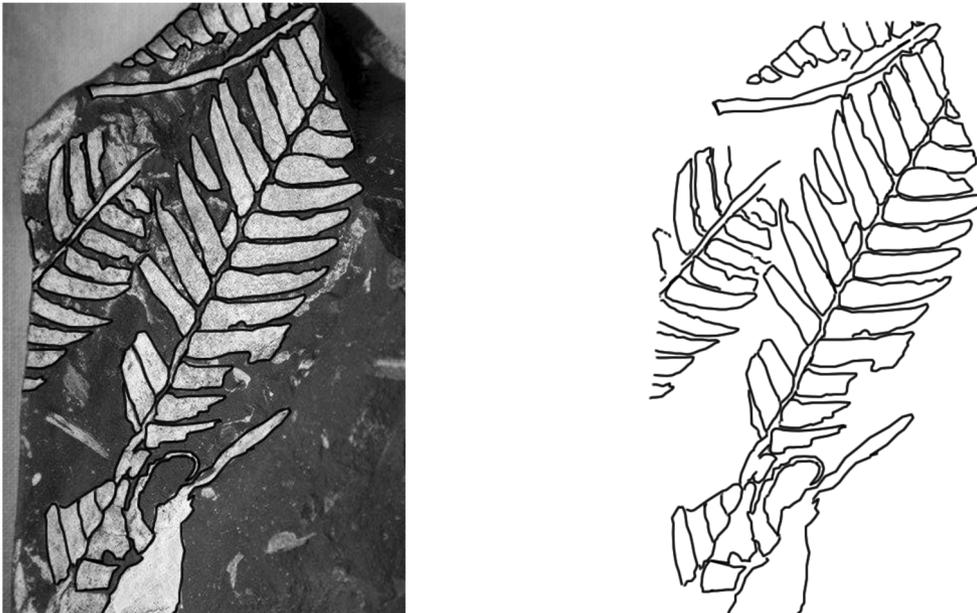
El aparato estomático de las Cycadeoidales observadas mide aproximadamente 5.4-2.4  $\mu\text{m}$  y se caracteriza por tener dos células guarda flanqueadas lateralmente por dos células subsidiarias grandes (Fig. 17 B), las cuatro células se cree que se derivan de las divisiones en paralelo de una célula inicial única. Esta organización ha sido durante mucho tiempo conocida como estomas sindetoquélidos. Por otro lado de acuerdo a la clasificación realizada por Metcalfe y Chalk (1950) que toma en cuenta el número y disposición de las células subsidiarias que rodean a las oclusivas, el patrón que presentan los aparatos estomáticos de las hojas de la localidad de Cañada del Ajo son Paracíticos ya que exhiben dos células subsidiarias paralelas a las oclusivas, este acomodo no es frecuente entre las gimnospermas con excepción del género *Welwitschia* Hook y tal vez *Gnetum* Linneo (Sporne, 1974), sin embargo, es frecuente en angiospermas. Además la densidad estomática calculada por campo se mantuvo constante entre 50 y 66 estomas por  $\text{mm}^2$ .



**Figura 17.** Características cuticulares de los géneros *Ptillophyllum* y *Zamites*. A) Bandas de estomas del género *Ptillophyllum*. B) Aparato estomático de tipo paracítico. C) Células epidérmicas. D) Bandas de estomas del género *Zamites*. E) Estomas hundidos. F) Ceras cuticulares. G) Células epidérmicas, G) Tricomas.

## *Ptyllophyllum*

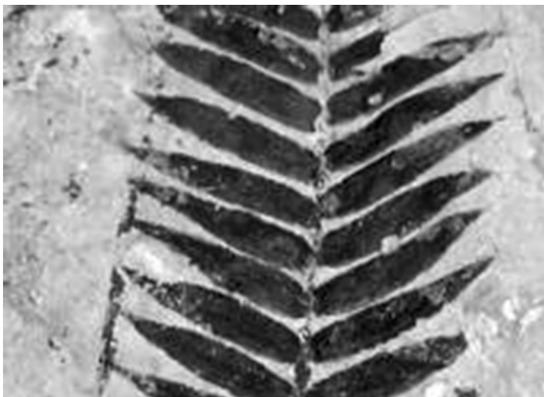
Las hojas de *Ptyllophyllum* son pinadas y de margen entero de 6-3.2 cm de longitud y hasta 1.0 cm de ancho. Pinas alargadas, lineares, lanceoladas o romboides (Fig. 18). Presentan de 10 a 11 venas, con un espesor aproximado de 5 micras cada una. Los estomas se encuentran entre las venas distribuidos en dos a tres franjas que corren paralelas a las venas principalmente en la cara abaxial. En la mayoría de los casos se observó solo las aperturas estomáticas, sin embargo en las muestras tres y cuatro se logró observar el aparato estomático completo (Fig.17). En ambos casos se observan dos células subsidiarias paralelas a las oclusivas en un acomodo típico de los estomas paracíticos. El ostiolo mide en promedio 9 micras, mientras que la distancia entre los estomas es de aproximadamente 2 micras (Tabla 14)



**Figura 18.** Fronda del género *Ptillophyllum*, se observa el ángulo basal de las pinas ligeramente expandido

## ***Zamites***

Hojas pinadas lanceoladas, alargadas-ovaladas o pecioladas; ápice de la pina agudo; las venas divergen desde la base de la pina (Fig. 19). Cutícula con estomas sindetoquílicos, con una capa de células subsidiarias por cada célula guarda, los estomas hundidos se distribuyen en cuatro o cinco hileras que se ubican entre las venas; los caracteres antes mencionados permiten la ubicación de las cutículas en el género *Zamites*; Se observa una gran cantidad de ceras que impiden la observación detallada de las células epidérmicas, sin embargo se distinguen células cuadrangulares y rectangulares de paredes sinuosas. La presencia de estomas hundidos (Fig.17) y la gran cantidad de ceras observadas permiten suponer que estas plantas se desarrollaron durante el Jurásico bajo estrés hídrico (Tabla 14).



**Figura 19.** Fronda del género *Zamites*, se observa la base simétrica de pina

**Tabla 14.** Caracteres estomáticos de los diferentes géneros de Cicadoidales (Conover, M. 1991). Las características estomáticas de los géneros *Ptyllophyllum* y *Zamites*, coinciden con el material fósil del Terreno Mixteco.

GÉNERO	GROSOR DE LA CUTÍCULA	FORMA DE LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS	ARREGLO DE LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS	PAREDES DE LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS	PAPILAS	POSICIÓN ENTRE LAS VENAS	TRICOMAS	APERTURA DEL ESTOMA	DEL	POSICIÓN DE LAS CÉLULAS ESTOMÁTICAS Y ANEXAS
<i>Anomozamites</i>	1-3 $\mu$	Cuadrangulares	Hileras longitudinales uniformes	Moderadamente sinuosas	Ausentes	Una banda entre las venas	Escasos	Irregularmente		Hundidos
<i>Otozamites</i>	3 $\mu$	Rectangulares	Hileras longitudinales uniformes	sinuosas	Ausentes	Formando una, dos o tres hileras entre las venas	Presentes, con una cicatriz en forma de anillo	Transversal a la vena		Hundidas
<i>Pterophyllum</i>	3 $\mu$	Rectangulares	Hileras longitudinales uniformes	Sinuosas	Presentes	-----	Presentes/ausentes Hacia la base	-----		Hundidas
<i>Ptyllophyllum</i>	1.5 $\mu$	Rectangulares Cuadrangulares	Hileras longitudinales uniformes	Muy sinuosas Sinuosas	Presentes Ausentes No observadas	Formando dos o tres filas entre las venas	Solo en la cara abaxial de la hoja	La mayoría transversalmente algunos oblicuos		En la superficie
<i>Zamites</i>	1-2 $\mu$	Rectangulares Cuadrangulares	Hileras longitudinales uniformes	Muy sinuosas Sinuosas	Ausentes No observadas	Cuatro o cinco bandas entre las venas	Ausentes con excepción del margen No observadas	Transversalmente		Hundidos

## MODELO FITOGEOGRÁFICO DE LA REGIÓN

La capa vegetal que cubrió a la Tierra durante el Jurásico, al igual que hoy en día es el resultado de una larga evolución del Reino Vegetal, que es influenciada por la topografía, la variedad de climas y por la historia geológica de cada lugar, factores que contribuyen a formar un mosaico de condiciones ambientales y microambientales que promueven la aparición de diferentes hábitat y formas de vida.

El clima es probablemente el factor con mayor influencia en la distribución de las plantas, ya que ejerce sobre la vegetación una influencia directa y otra indirecta a través del suelo y del moldeamiento de la topografía, controlando por lo tanto la expresión externa de las plantas (Arquitectura foliar) Hickey y Wolfe (1975). Las variables que mayor impacto tienen en la arquitectura foliar de los organismos fotosintéticos son la temperatura y la disponibilidad de agua. La radiación solar puede ser un factor limitante en condiciones extremas, al igual que la humedad atmosférica, viento y presión. Las comunidades vegetales que están en equilibrio con el clima en el que se desarrollan constituyen los biomas. En ellos a nivel de planta deben cumplirse ciertos requerimientos exigidos por las especies, para lograr una buena adaptación.

Por otro lado la posición de los continentes, a lo largo de la historia del planeta ha variado repetidas veces, lo que tuvo serias repercusiones en el clima de la Tierra. A finales del Paleozoico, por ejemplo, este aspecto influyó fuertemente en la evolución de las plantas, que siguieron caminos separados en las distintas partes del globo, lo que condujo a una diferenciación de los Reinos florales (Artabe *et al.*, 2003). Durante la era Mesozoica, sin embargo, las diferencias paleoflorísticas disminuyeron reconociendo sólo los reinos de Laurasia y Gondwana (Artabe *et al.*, 2003). En zonas florales homogéneas la estructura de la vegetación está condicionada por el medio ambiente sobre todo por el clima y el suelo. La

distribución de los elementos florísticos así como los factores que la afectan ha sido un tema abordado por la fitogeografía.

El concepto de fitogeografía fue acuñado y utilizado desde los primeros años del siglo XIX para referirse a la distribución geográfica de las plantas y a los factores que la afectan. Sin embargo al paso del tiempo se le ha usado no sólo en un contexto ecológico sino también histórico. En general se le considera como una ciencia que estudia la distribución vegetal con base en sus áreas presentes y pasadas, lo que en conjunto con el estudio del origen e historia del desarrollo de las floras genera la clave para entender la historia de la biota. Estudios paleofitogeográficos en México no se han realizado hasta el momento, por lo que el objetivo de este capítulo es concentrar la información recabada en este estudio y con ella inferir el modelo fitogeográfico de cada una de las unidades geológicas que comprende la zona de estudio.

## Resultados

### *Jurásico Inferior*

**Formación Rosario:** Las características litológicas y paleontológicas de la Formación Rosario indican que al norte del estado de Oaxaca durante el Jurásico Temprano se estableció un “Bosque de Cycadeoidales” de pequeña altura, a la orilla de un cuerpo de agua cuyo volumen variaba con respecto a la estación del año, esto evidenciado por la presencia de lutitas carbonosas intercaladas con bancos aislados de conglomerados, lo que permite suponer invasiones marinas periódicas durante el Jurásico Temprano en esta región (Fig. 20). Los elementos dominantes en este ambiente al menos en la muestra fósil trabajada fueron los géneros *Zamites*, *Otozamites*, *Pterophyllum* y *Ptyllophyllum* de la familia Cycadeoidaceae caracterizada por presentar tallos cortos y globosos, con un denso recubrimiento de cicatrices de las bases foliares dispuestas en espiral alrededor del tallo. Las frondas son pinnadas y forman una corona en la parte apical del tallo, los órganos reproductores femeninos están incluidos en la superficie del tronco y

constituyen conos (Jones, 1993). La vegetación secundaria estuvo representada por los géneros de gimnospermas *Anomozamites*, *Mexiglossa* Delevoryas y *Person Noeggeratiopsis* Feistmantel, *Perezlaria* Seward *Pseudotenis*, *Sphenobaiera* y *Taeniopteris*. El estrato herbáceo del bosque estuvo representado por Pteridofitas de los géneros *Equisetum*, *Cladophlebis* Brogniart, *Coniopteris* Brogniart, *Gonatosorus* Raciborski y *Piazopteris* Brogniart. La madurez del ecosistema queda evidenciada por la presencia de numerosas impresiones de estructuras reproductivas de gimnospermas, conocidas como conos, asignadas a los géneros *Weltrichia* y *Williamsonia*. Por otro lado están presentes también en este ambiente las especies *Taeniopteris oaxacensis* (Cicadal) y *Noeggerathiopsis hislopi* (Bunbury) Feistmantel, elementos comunes en las floras del Paleozoico Superior que muestran la gran capacidad de adaptación que les permitió adaptarse a las condiciones de aridez que se presentaron durante el Pérmico en el occidente de la Pangea y sobrevivir a los fuertes cambios climáticos y geográficos que se presentan en la Tierra como parte de la gran extinción permo-triásica. Knoll (1984) a este respecto destaca también la extinción a finales del Pérmico de la mayoría de los elementos arbóreos de la época y la sobrevivencia de los elementos rizomatosos de tallas pequeñas. Gran parte de los organismo presentes en este ecosistema (66%) exhibían hojas con áreas foliares no mayores a 1.36 cm<sup>2</sup> lo que indica que las plantas de este ambiente estuvieron sometidas a estrés hídrico al menos durante ciertas épocas del año. Las Cycadeoidales se constituyen en el grupo dominante de la región probablemente debido a sus características xeromórficas que les permitieron prosperar bajo estas condiciones. Por otro lado en las épocas de mayor humedad se establecía en la zona una vegetación conformada no sólo por gimnospermas sino también por helechos de diferentes géneros y equisetos: plantas herbáceas estacionales que requieren para su establecimiento de gran humedad disponible. Estas afirmaciones están apoyadas por la litología que corresponde a un ambiente de depósito de tipo fluvial con llanuras de inundación (Erben, 1956; Morán-Zenteno *et al.*, 1993; Jiménez, 2004). Las inferencias paleoclimáticas realizadas para la región, la ubican en los límites de la zona tropical, que permitieron la formación de estratos de carbón no mayores a 30 cm de espesor que se intercalan con lutitas y areniscas de color café rojizas y amarillentas (Erben, 1956; Morán-Zenteno *et al.*, 1993; Jiménez, 2004).

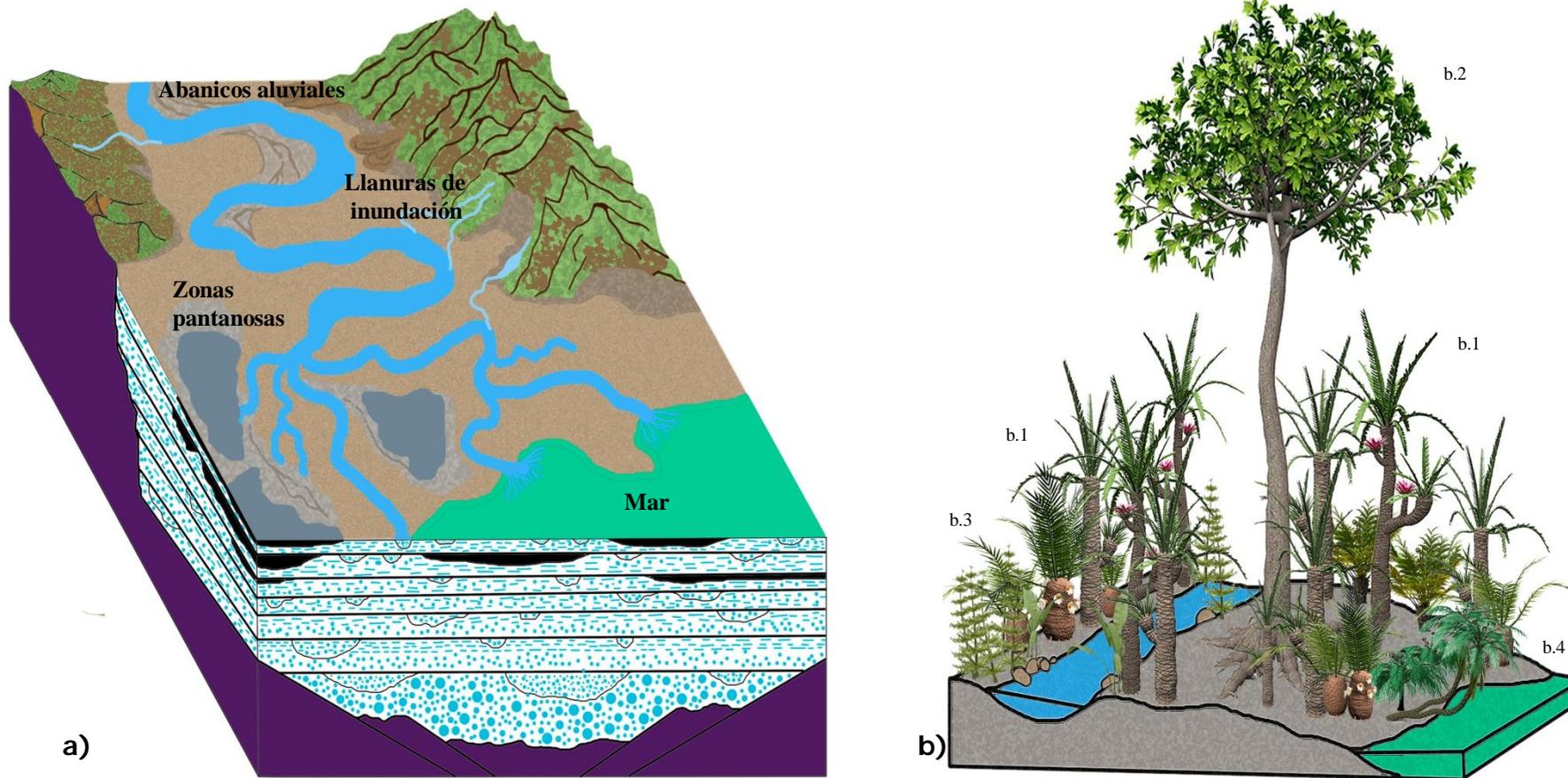


Figura 20. a) Reconstrucción paleoambiental de la Formación Rosario, b) Reconstrucción de la paleoflora que habitó en la localidad Rosario Nuevo del Jurásico Temprano (b1. Cycadeoidales, b2. Cordaital, b.3 Equisetales, b.4 Filicales).

## ***Jurásico Medio***

**Grupo Tecocoyunca;** A lo largo de los 400 m de espesor que tiene la columna estratigráfica del Grupo Tecocoyunca se muestreó en tres localidades; Tres caminos (GT1), La Barranca (GT2) y La Carretera (GT3), cada una de ellas con condiciones ambientales particulares. Corona Esquivel (1983) y Morán Zenteno *et al.* (1993) señalan que en la región donde afloran los sedimentos de esta formación durante el Jurásico existieron sinclinales y fallas que mantuvieron en un proceso de subsidencia continua a la región, lo que pudo tener injerencia en los cambios ambientales registrados a lo largo de la columna, así como en el espesor de la misma.

Las condiciones ambientales heterogéneas entre cada una de las localidades trajo como consecuencia también el establecimiento y dominancia de una variedad de plantas, caracterizadas por una anatomía diferente, enfocada al aprovechamiento máximo de los recursos, por ejemplo; la presencia en la localidad GT1 de arenisca de grano grueso, nódulos de hierro, estratificación cruzada y estratos de carbón permite proponer un ambiente fluvial estacional con formación de pequeños pantanos, en donde el género de plantas mejor representado entre los fósiles colectados fue *Brachyphyllum* (88%), cuyas especies se caracterizan por presentar hojas escuamiformes pequeñas con áreas foliares entre 0.01142 a 0.0824 cm<sup>2</sup> (Nanófilas), han sido reportados para ambientes termófilos y relacionado con climas subtropicales húmedos a tropicales en Europa y Asia (Vakhrameev, 1987) o cálidos (Van-VanCitter, 2008). Por lo que debido a su área foliar y a la poca diversidad (ocho especies), esta localidad se ha propuesto como una zona con altas temperaturas (mayor a 18°C y estrés hídrico).

La localidad GT2 localizada 20 m arriba de la anterior, se caracteriza por la presencia de lutita carbonosa y estratos de carbón que miden de 2 a 7 m de espesor. Para esta formación se propone que la acumulación de la materia orgánica que se trasformaría más tarde en carbón, se dio en cuerpos de agua sin energía, lo que habría provocado la acumulación de grandes cantidades de materia orgánica y la posterior formación de pantanos.

En esta localidad se colectaron 17 especies dentro de las que se encuentran conos y pinas de *Williamsonia huitzilopochtli* Wieland, *Williamsonia nathorstii* Wieland, *Williamsonia netzahualcoyotlii* Wieland, *Ptillophyllum acutifolium*, *Zamites oaxacensis*, *Sphenobaiera sp* *Baiera sp* y *Zamites diquiyui* Person, estas dos últimas consideradas especies raras debido a su poca representatividad en la muestra fósil. El 65% de las pinas de esta localidad ostentan áreas foliares que corresponden a la categoría Micrófila I (0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup>), se registran también pinas de las categorías Micrófila II (1.36 a 3.48), Micrófila III (3.48 a 9.85) y Notófila (9.85 a 57.74), esta última con un porcentaje de representatividad de nueve; la información del área foliar sumado a la presencia de carbón bituminoso y Filicales (Martínez *et al.*, 2012) indica zonas de inundación en donde se desarrollaron "pantanos". Se infiere también el establecimiento durante el Jurásico Temprano en esta región de un clima tropical o subtropical, que proveía a la región de un aporte mayor de humedad que favoreció el aumento de tamaño de la lámina foliar y la desaparición del género *Brachyphyllum*, así como la dominancia de las Cycadeoidales.

La localidad GT3, la última de la columna estratigráfica, se caracteriza litológicamente por la presencia de óxidos de fierro sin llegar a formar nódulos que se han interpretado como indicadores de ambientes subaéreos de baja energía, arenisca de grano fino intercaladas con lutita, en donde se preservaron impresiones de 23 especies de plantas fósiles, en su mayoría pertenecientes al orden de las Cycadeoidales (Apéndice I y II), el área foliar mejor representada es la Micrófila I con 85%. En el listado de especies fósiles de esta localidad destacan por la información paleoecológica que aportan las especies *Pelourdea poleoensis* Daugherty y *Sphenobaiera sp* que han sido reportadas por Ash (1897) y Wang *et al.*, (2005) como plantas que vivían a las orillas de los cuerpos de agua, específicamente en zonas de planicies de inundación. Lo anterior apoya las inferencias realizadas por los geólogos de la Facultad de Ingeniería de la UNAM sobre la presencia de cuerpos de agua cercanos con poca energía, (Vakhrameev, 1987), que permitieron el depósito de los sedimentos en abanicos fluviales en cuyo entorno y época de máxima precipitación se formaron llanuras de inundación, con variaciones locales por topografía (Fig. 21). Otro punto importante a resaltar es el

aumento en la diversidad de la región, lo que se atribuye a condiciones ambientales más estables.

Sin embargo, a pesar de la heterogeneidad de ambientes hay registro de especies como las Cycadeoidales *Otozamites hespera*, *Williamsonia netzahualcoyotlii*, *Williamsonia sp*, *Zamites lucerenis* y la conífera *Pelourdea sp*. en común entre las localidades que conforman el registro paleontológico del Grupo Tecocoyunca, lo que deja de manifiesto la gran capacidad de adaptación de estas plantas que les permitieron no sólo mantenerse durante todo el Jurásico Temprano sino rebasar esta época y establecerse como especies comunes de todas las formaciones del Jurásico Medio del Terreno Mixteco (f. Otlaltepec, F. Tecomazuchilt y F. Zorrillo Taberna indiferenciada).

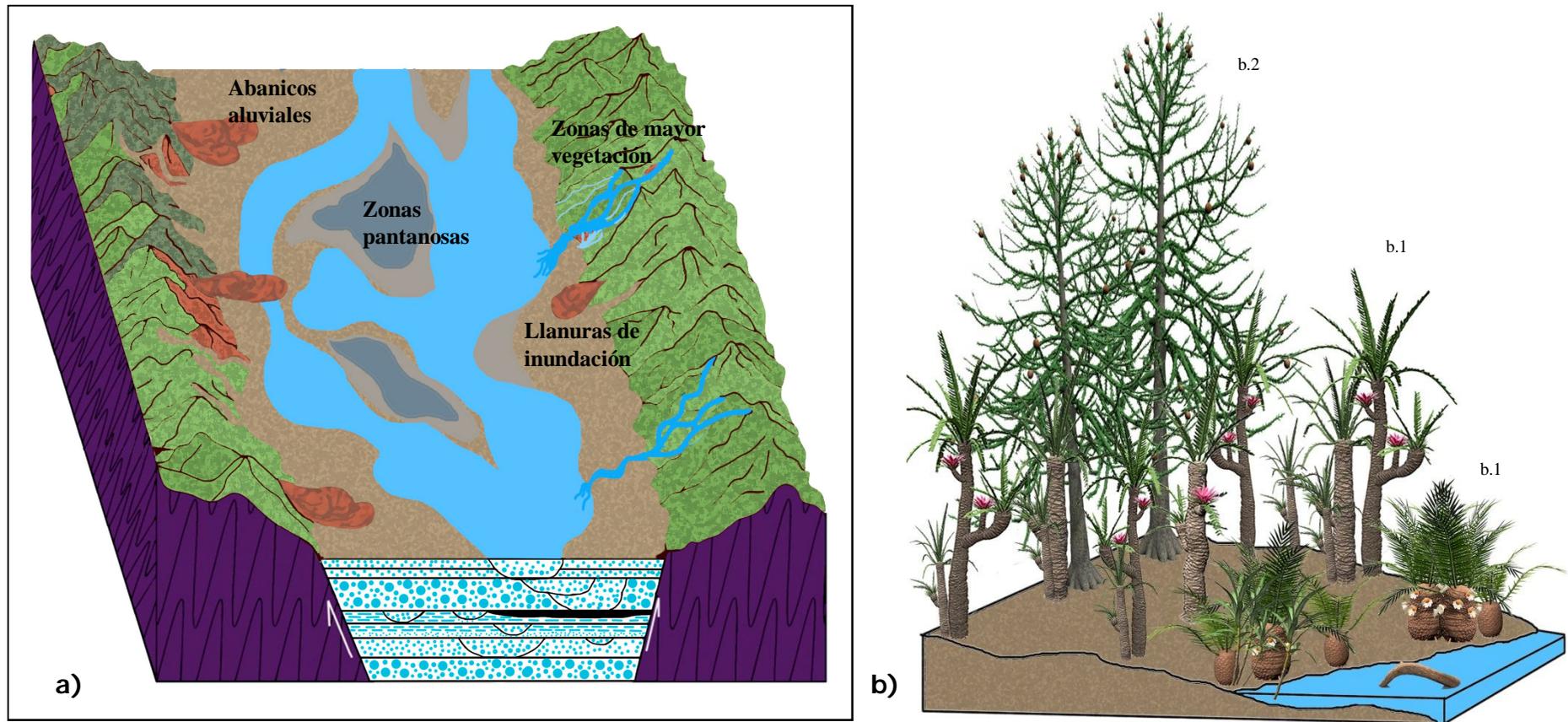


Figura 21. a) Reconstrucción paleoambiental del Grupo Tecocoyunca, b) Reconstrucción de la paleoflora que habitó en las diferentes localidades del Grupo Tecocoyunca del Jurásico Medio (b1. Cycadeoidales y b2. Coniferales).

**Formación Zorrillo Taberna indiferenciada:** En el distrito de Tlaxiaco, aflora la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada en donde se ubicó la localidad Río Numí. La columna estratigráfica en la zona de estudio tiene un espesor de 303 m. (Fig. 5), está constituida por areniscas intercaladas con lutitas que presentan una variación en el contenido de matriz, presentando litarenitas y grauvacas. Los líticos están constituidos por gneises y esquistos. El tamaño de los clastos varía entre arenas finas y gruesas, en su mayoría son subangulosos, conforman estratos tabulares e irregulares con espesores que van de los 30 cm a los 3 m. Las lutitas se encuentran en estratos delgados que están entre los 10 y 30 cm, aunque en algunos casos alcanzan espesores de hasta 1.5 m, y algunos contienen carbón, el cual aumenta hacia la parte superior; donde se localizan abundantes impresiones de corteza, frondas de Cycadeoidales, Cycadales y Filicales, que en conjunto suman una diversidad de 42 especies, esta formación es precisamente una de las más diversas del Terreno Mixteco. El 72 % del área foliar de las pinas fósiles del Terreno Mixteco corresponden a la categoría Micrófila I. La parte basal de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas fue depositada en un ambiente fluvial y de llanura deltaica, con presencia de zonas pantanosas ocasionales, en un clima Tropical (Fig. 22).

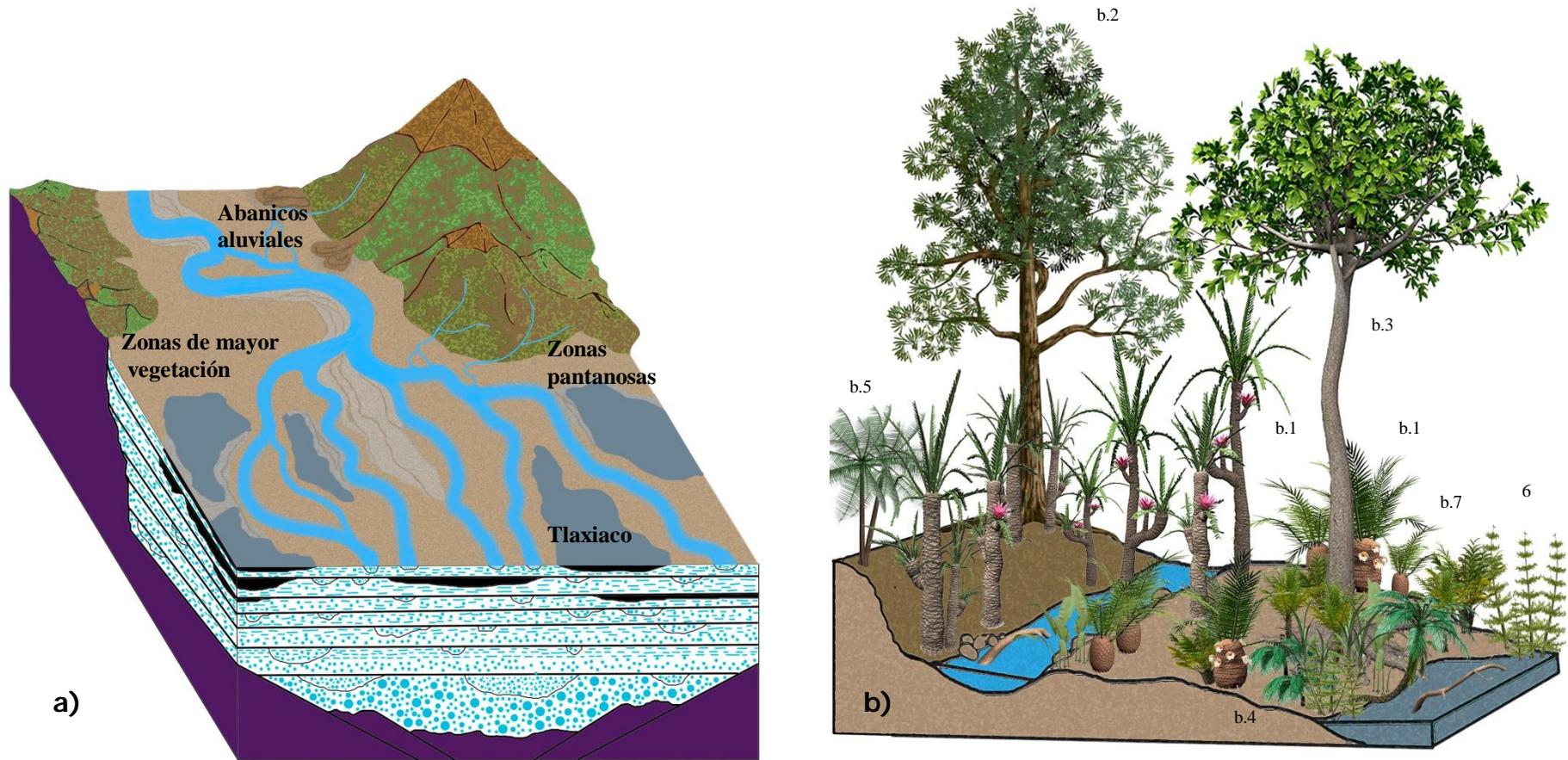


Figura 22. a) Reconstrucción paleoambiental de la Formación Zorrillo Taberna indiferenciada, b) Reconstrucción de la paleoflora que habitó en la localidad Río Numí del Jurásico Medio (b1. Cycadeoidales, b2. Ginkgoales b.3 Cordaitales, b.4 Coniferales, b. 5 Cicadales, b.6 Equisetales y b.7 Filicales).

**formación Otlaltepec:** La formación aflora en el área de Coyotepec-Tianguistengo, al suroeste del estado de Puebla y por sus características litológicas particulares se dividió a esta unidad en dos miembros; miembro inferior con un espesor de 197 m y miembro superior, que abarca aproximadamente 629 m (Cruz, 2012). El miembro inferior presenta estratos de carbón y estructuras secundarias como rizaduras, estratificación cruzada, lentes conglomeráticos y marcas de carga. Las características litológicas observadas, indican un ambiente fluvial con llanuras de inundación y abanicos aluviales (Fig. 23), en los cuales se depositó el conglomerado basal y en cuyo entorno se desarrolló abundante vegetación que posteriormente formó estratos delgados de carbón (Cruz, 2012). La columna estratigráfica registra la existencia de un fuerte cambio ambiental en la región, que provocó la formación de ríos de alta energía. El miembro superior por su parte se caracterizó por la formación de lagos provocados por las obstrucciones en la corriente de los ríos. Las características litológicas del miembro inferior favorecieron la preservación de estructuras foliares de las 23 especies descritas para la formación, todas nuevos reportes para la región. De las especies descritas, una de ellas es helecho y el resto son impresiones de diferentes géneros de gimnospermas (Apéndice I y II). De este grupo de plantas destacan por su abundancia las improntas de los géneros *Zamites*, *Otozamites* y *Brachyphyllum* que en conjunto suman el 67% del total de los fósiles colectados en esta formación. El área foliar de las pinas colectadas corresponde en un 89 % a la categoría Micrófila I.

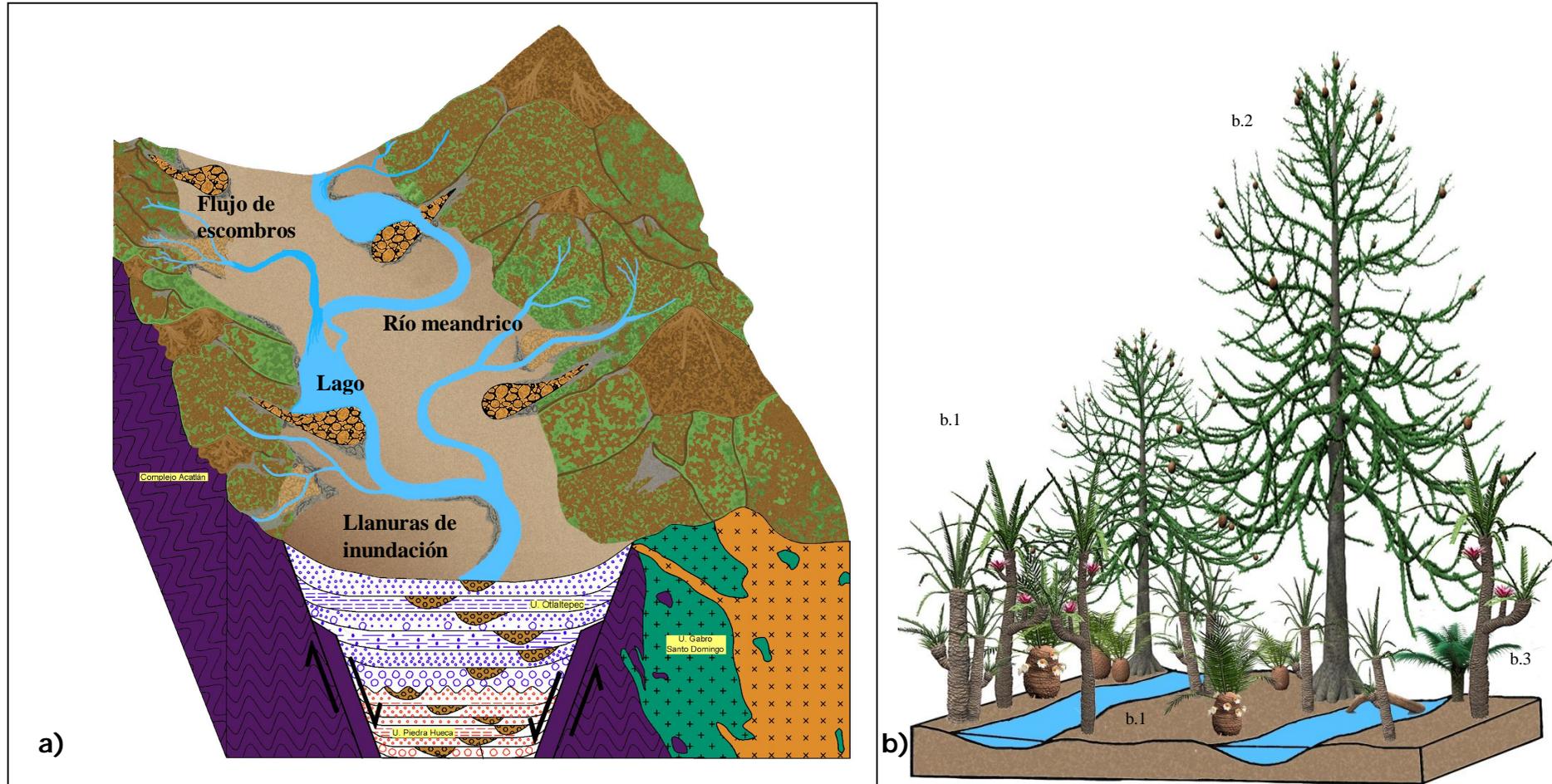


Figura 23. a) Reconstrucción paleoambiental de la formación Otlaltepec, b) Reconstrucción de la paleoflora que habitó en la localidad del Jurásico Medio (b.1. Cycadeoidales, b.2. Coniferales y b.3. Filicales).

**Formación Tecmazuchilt:** La columna estratigráfica de esta formación tiene un espesor de 705 m y sus características litológicas han permitido dividirla para su estudio en 23 unidades, compuestas por conglomerado, conglomerado arenoso, arenisca-conglomerática, arenisca limos y arcillas consideradas como facies de abanicos aluviales y depósitos fluviales de un río meándrico con llanuras de inundación (Grimaldo, 2010). El material fósil de esta formación fue colectado en cinco localidades. En la primera (Tz1) ubicada en las Unidades 5, 9, 10 y 16 (Fig. 7) se reportan 10 especies de los órdenes Cycadeoidales, Coniferales, Cycadales y Cordaitales, el tamaño mejor representado de las pinas es, el *Micrófila I* con el 54 % de representatividad; La localidad Tz2 se ubican en la Unidad 15, unidad conformada por estratos de areniscas finas intercaladas con lutitas en donde se preservaron pinas y conos de seis especies de Cycadeoidales, la categoría de área foliar mejor representada es la *Micrófila II* con el 55% de representatividad. En la localidad Tz3, ubicada en la Unidad 10, afloran estratos de limolita y lutita, intercalados con delgados horizontes de arenisca (Fig. 7). En esta localidad se identificó un total de seis especies de gimnospermas y un tipo de tronco sin identificar, el tamaño que predomina entre las gimnospermas de esta localidad es *Nanófilas II* con 48%, que corresponde al género más común entre los fósiles de esta localidad "*Brachyphyllum*". Por último las localidades Tz4 y Tz5 afloran a orillas del Río Acatlán, aquí la secuencia estratigráfica tiene un espesor de 228.27 m, con una intercalación de rocas clásticas muy diversa, que va del conglomerado fino, medio y grueso hasta lutita y limolita, pasando por arenisca fina, media y gruesa; la asociación de facies sugiere un ambiente fluvial de tipo meándrico (Fig. 24) que presentó eventos cortos y periódicos de estancamiento de agua lo que originó pequeños cuerpos de carbón (Hernández y Rodríguez, 2012). Los fósiles fueron colectados, entre la Unidad ocho y 13 (Fig. 7) como impresiones en lutitas carbonosas, un total de 13 especies el tamaño que predomina es *Micrófila I* 66%.

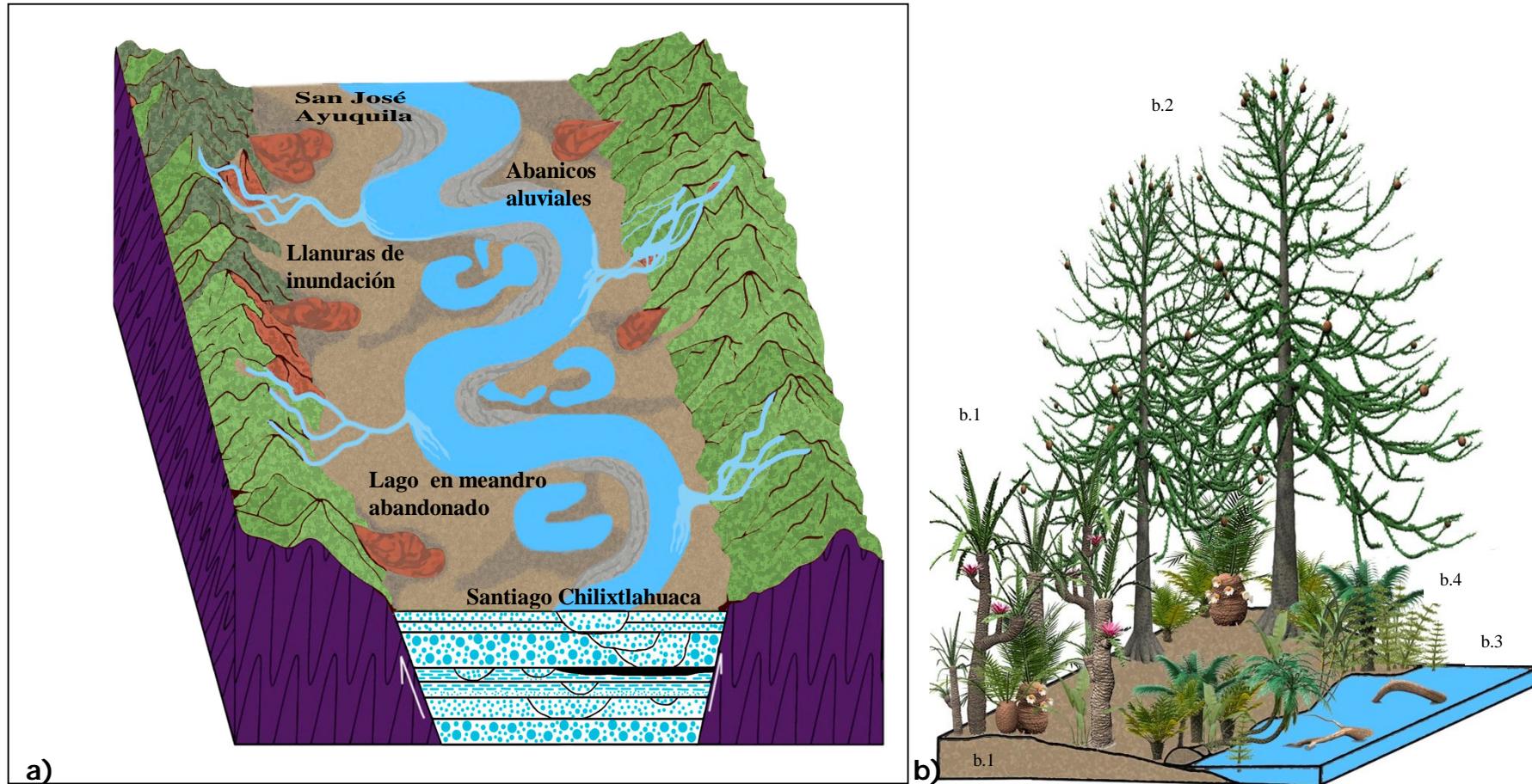


Figura 24. a) Reconstrucción paleoambiental de la Formación Tecmazuchil, b) Reconstrucción de la paleoflora que habitó en la localidad del Jurásico Medio (b1. Cycadeoidales, b2. Coniferales, b.3 Equisetales y b.4 Filicales).

## Discusión

Durante el Jurásico la separación de la Pangea provocó la apertura del Golfo de México. En su etapa inicial el movimiento tectónico originó ambientes continental con influencia de corrientes fluviales en un terreno abrupto, sujeto a una subsidencia continua (Padilla 2007; Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011). Las formaciones jurásicas del Terreno Mixteco se formaron durante estos eventos, lo que marco la diversidad de cada localidad.

### *Jurásico Temprano*

**Formación Rosario:** En las rocas que conforman la cubierta sedimentaria del Jurásico Inferior (Formación Rosario) se identificó un total de 29 especies de gimnospermas, incrementando los registros para esta formación en un 14.28 %. De las diferentes especies reportadas para el Jurásico Temprano 26 se comparten con las formaciones del Jurásico Medio (Tabla 4). Las especies más abundantes y presentes en todas las formaciones jurásicas del Terreno Mixteco son *Otozamites hespera* y *Williamsonia netzahualcoyotlli*. y sólo las especies *Perezlaria oaxacensis*, *Taeniopteris oaxacensis* y *Williamsonia cuauhtemoci* tienen una distribución restringida a los sedimentos de la Formación Rosario. Además de estos organismos, en sus rocas se preservaron también las especies *Taeniopteris oaxacensis* y *Noeggerathiopsis hislopi* considerados como elementos raros de esta región durante el Jurásico Temprano pero muy abundantes durante el Paleozoico. Estos organismos estuvieron adaptados a las condiciones de aridez que se presentaron durante el Pérmico al occidente de la Pangea, logrando sobrevivir a los fuertes cambios climáticos y geográficos que se presentaron en la Tierra como parte de la gran extinción del permo-triásico.

Las características litológicas de esta formación que corresponde a un ambiente de depósito de tipo fluvial con llanuras de inundación (Erben, 1956; Morán-Zenteno et al., 1993; Jiménez, 2004), la presencia de las especies *Taeniopteris oaxacensis* y *Noeggerathiopsis hislopi*, la dominancia de hojas con

áreas foliares pequeñas (0.08-1.36 cm<sup>2</sup>) y las inferencias paleoclimáticas realizadas para la región, que la ubican en los límites de la zona tropical y árida al noroeste de la Pangea indican que el clima de la región estuvo marcado por períodos con estrés hídrico, al menos en algunas épocas del año.

### ***Jurásico Medio***

Durante el Jurásico Medio se depositaron los sedimentos del Grupo Tecocoyunca (34 especies) y de las formaciones la Otlaltepec (23 especies), Zorrillo-Taberna indiferenciada (42 especies) y Tecomazuchil (42 especies). Como ya se mencionó las comunidades vegetales que se establecieron en cada formación estuvieron constituidas por diferentes elementos florísticos, por lo que el parecido entre ellas es bajo, por ejemplo el coeficiente similitud que une a la Formación Zorrillo Taberna indiferenciada con las unidades estratigráficas Grupo Tecocoyunca y Tecomazuchil es de 0.34 y esta determinado por la presencia de 10 especies del total de las reportadas para la zona (Tabla 4). Las formaciones Zorrillo Taberna indiferenciada y Tecomazuchil son las formaciones que están unidas por un mayor parecido fenético (0.55) ya que comparten 23 especies de las reportadas.

Por otro lado la formación Otlaltepec tiene el 89% de hojas con una lamina foliar Microfila I, mientras que el 54 % de las pinas colectadas en la Formación Tecomazuchil presentan este tamaño, el porcentaje de esta categoría en la Formación Zorrillo Taberna indiferenciada corresponde al 72%; la presencia de carbón en esta formación es importante y se caracteriza por capas alternas con espesores de hasta dos metros que representan ciclos, lo anterior sugiere periodos variables de humedad a diferencia de las formaciones Otlaltepec y Tecomazuchil donde se depositaron uno o dos estratos delgados de carbón (los más gruesos tienen un espesor de 30 cm).

***Grupo Tecocoyunca:*** con una columna de 400 m y tres localidades, ubicadas en diferentes estratos, evidencia cambios en el ambiente, que se ven representados por biofacies diferentes en cada localidad. La zona más diversa es GT3 con 22 especies descritas, seguida por la localidad GT2 en donde se han

descrito 12 especies y la localidad GT1 considerada como la menos diversa, con sólo ocho especies descritas. Estas localidades comparten las especies *Otozamites hespera*, *Pelourdea* sp, *Williamsonia netzahualcoyotlii*, *Williamsonia* sp y *Zamites lucerenis*. En la localidad GT1, predominan las impresiones de hojas del género *Brachyphyllum*, conservadas principalmente en arenisca gruesa. La presencia en esta localidad de nódulos de hierro y estratificación cruzada permiten proponer un ambiente fluvial estacional, lo anterior, sumado a la poca diversidad y a la dominancia de hojas del género *Brachyphyllum* (88%) con áreas foliares menores a 0.08 cm<sup>2</sup> (reportadas para climas subtropicales húmedo, tropicales y/o cálidos para Europa y Asia (Vakhrameev, 1987; Van Konijnenburg-Van Cittert, 2008)), permite proponer a esta localidad como una zona de elevada temperatura y estrés hídrico.

En la localidad GT2, se identificaron 12 especies de gimnospermas fósiles, preservadas en estratos de lutita carbonosa que se intercala con carbón bituminoso. Las especies *Ptillophyllum acutifolium* y *Zamites oaxacensis* son consideradas comunes, mientras que las especies *Baiera* sp y *Zamites diquiyui*, están poco representadas. El 85 % de los organismos de esta localidad exhiben un área foliar menor a 1.36 cm<sup>2</sup>. Las especies de plantas fósiles descritas para esta localidad (incluidos helechos) y la presencia de carbón bituminoso (Martínez, 2012) indican zonas de inundación en donde se desarrollaron "pantanos" en un clima tropical o subtropical, que proveían a la región con un aporte mayor de humedad que favoreció la desaparición del género *Brachyphyllum* y el aumento de tamaño de la lámina foliar. Sin embargo la presencia de la especie *Baiera* sp, permite proponer la existencia de un relieve accidentado y zonas de mayor altitud ya que su presencia se ha relacionado siempre con temperaturas templadas.

Por último la localidad GT3, es la más diversa con 22 especies identificadas, preservadas en arenisca de grano fino, que a lo largo de la columna se intercalan con lutita. Es característica de esta localidad la especie *Pelourdea* sp y *Sphenobaiera* sp. Especies del género *Pelourdea* han sido reportadas por Ash (1987), para zonas cercanas a planicies de inundación, mientras que los ejemplares de la especie *Sphenobaiera* sp comunes en esta localidad y reportadas también como especies ribereñas (Vakhrameev, 1987) apoyan la existencia de cuerpos de

agua cercanos a esta localidad. La litología indica que la energía en el ambiente fue de baja intensidad y el depósito ocurrió en abanicos fluviales en cuyo entorno y época de máxima precipitación se formaron llanuras de inundación, con variaciones locales por topografía.

Los cambios de diversidad a lo largo de la columna probablemente estuvieron relacionados con la formación de sinclinales como el de la carbonera en Guerrero (Corona Esquivel, 1983) y fallas que estuvieron en un proceso de subsidencia continua y explica el espesor de la formación, estos eventos fueron previos a la apertura del Golfo de México. Morán-Zenteno *et al.* (1993) comentan que la litología de esta formación sugiere que corresponde a la facie proximal de un cono aluvial en una región de fuerte relieve el cual aparentemente se formó durante la extensión del rift.

**formación Otlaltepec:** Se originó en un ambiente proximal de abanicos aluviales en cuyo entorno se desarrolló abundante vegetación que posteriormente formó estratos de carbón. En esta formación el miembro inferior es en el que se ha colectado la mayor riqueza florística, caracterizada por la presencia de una cordaital y tres especies de *Brachyphyllum*. En el miembro superior la litología indica un aumento en la intensidad de la corriente y en el volumen del agua, ocasionado por una mayor precipitación pluvial, se observa también en varios estratos estratificación cruzada (Cruz, 2012).

**Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada:** Presenta una asociación de facies que permiten proponer que en sus inicios se formó un ambiente fluvial de tipo meándrico, el cual posteriormente evolucionó a uno de tipo deltaico (llanura superior) con zonas pantanosas en su proximidad (Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011). Las Cycadeoidales fue el orden más diverso (20 especies), y las especies *Zamites lucerensis* y *Otozamites hespera* las abundantes mientras que *Anomozamites triangularis* y *Zamites* sp. son considerados elementos raros. El orden ginkgoales presentó seis especies, donde *Ginkgodium* sp cf. *nathorstii*, *Ginkgoites* sp, *Baiera* sp y *Sphenobaiera* sp cf. *argentinae* son escasas y *Ginkgodium* sp. frecuente; las coniferales son representadas por *Podozamites* sp. cf. *kidstonii*. Se registran 14 especies de Cycadeoidales de área

foliar pequeña (M1 y N2) y representan el 75% del total. Por otro lado Ginkgoales y Coniferales, han sido consideradas de climas fríos a templados (Rees et al., 2000; Wang et al., 2005), lo que permite inferir la existencia de relieve alto y estaciones. En general el clima que el clima de esta formación fue muy semejante a semicálido-subhúmedo y posiblemente con lluvias en verano Lozano et al., 2011).

**Formación Tecomazuchil.** Esta formación es extensa, cubre los límites de Puebla y Oaxaca. En la columna estratigráfica se observan cambios de biofacies y en el contenido fósil. En la localidad Tz1 se han descrito 11 especies entre ellas *Pseudecten* sp, considerada como rara y de distribución restringida únicamente a esta unidad, representa una reminiscencia del paleozoico; en esta localidad predomina el área foliar de Microfila I (54%) depositada en abanicos aluviales y facies meándricas. En la localidad de Tz2, la diversidad es de nueve especies, cinco de ellas corresponden a conos de Cycadeoidales, dos masculinos: *Weltrichia microdigitata* (Delevoryas, 1991) y *W. mixtequen* Silva-Pineda et al. (2011) y tres a conos femeninos (*Williamsonia oaxacensis*, *W. oligosperma*, Delevoryas; *W. netzahualcoyotli*) y la especie *Mexiglossa varia* entre otras. La siguiente localidad Tz3 con seis especies caracteriza la parte media de la columna, donde *Brachyphyllum* sp es común y el área foliar dominante es Nanófila 2 con 3%, se interpreta que a lo largo de estas unidades la temperatura se incrementó y la precipitación fue estacional. En la localidad Tz4 se han descrito 13 especie (Fig. 4) donde se registraron impresiones en limos y lutitas carbonosas y conos de *Williamsonia netzahualcoyotli* en los límites con las capas de carbón; el ambiente sedimentario propuesto es un sistema fluvial de tipo meándrico, que presentó estancamientos de agua lo que originó el carbón. La localidad Tz5 tiene una diversidad menor de ocho especies, donde el género *Brachyphyllum* es el común y se presenta también el género *Podozamites*, considerado como un elemento raro, el área foliar dominante es Micrófila I con 66%.

# PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LAS PLANTAS FÓSILES DEL TERRENO MIXTECO

Las gimnospermas han sido elementos importantes de la flora desde el Paleozoico. Dominaron el Mesozoico y actualmente siguen siendo un grupo importante en ciertos lugares del planeta, principalmente como parte de los bosques de coníferas y bosques riparios, o bien, elementos secundarios en las comunidades de bosque mesófilo de montaña y matorral xerófilo (Rzedowski, 2005).

Dentro de las gimnospermas se han podido reconocer diferentes líneas evolutivas que las han ubicado de acuerdo a análisis morfológicos como un grupo monofilético con cuatro clases (Cycadales, Ginkgoales, Coniferales y Gnetales), aunque estudios moleculares recientes afirman que se trata en realidad de un grupo parafilético (De-Zhi *et al.*, 2004; Bowe *et al.*, 2000). Hoy en día estas plantas están representadas por alrededor de 850 especies con diferente grado de representatividad en el planeta. El orden de Cycadales, importante durante el Mesozoico, está representado en la actualidad por tres o cuatro familias, 11 géneros y 185 especies, distribuidas principalmente en las zonas tropicales y subtropicales del mundo, excepto en Europa (Jones, 1993). Las coníferas por otro lado, se agrupan en cinco u ocho familias, 80 géneros y 550 especies, con distribución mundial, siendo el orden que en la actualidad presenta la mayor diversidad de gimnospermas (Jones, 1993). En México ambos grupos están bien representados, y para los géneros *Ceratozamia*, *Dioon* y *Pinus* sus fronteras constituyen el centro de mayor diversidad. Sin embargo a pesar de su importancia hasta la fecha son pocos los estudios biogeográficos sobre las gimnospermas mexicanas, donde se incluyan aspectos de biogeografía histórica (Contreras, 2006).

La biogeografía histórica es una rama de la biogeografía que se encarga de estudiar y entender los patrones de distribución de los seres vivos a lo largo del

tiempo. Para ello hecha mano de diferentes fuentes que incluyen; bases de datos, literatura especializada, ejemplares depositados en herbarios o museos e incluso de los datos obtenidos directamente en campo por los investigadores. La información recabada puede ser analizada de acuerdo con sus características a través de diferentes métodos (areografía, distribuciones potenciales, análisis de parsimonia de endemismos, biogeografía cladística y panbiogeografía). El método panbiogeográfico es uno de los más utilizados, fue propuesto por primera vez por Croizant (1958) y desde entonces ha sido empleado y modificado por diferentes autores (Croizat, 1964; Crici y Morrone, 1992; Espinoza y Llorente, 1993; Morrone, 2000, 2006; Contreras, 2006). Este método consiste básicamente en representar el área de distribución de un taxón en mapas, para reconocer la región en donde se ha llevado a cabo la evolución del grupo y determinar las homologías espaciales entre los taxones, para poder así establecer hipótesis sobre las relaciones históricas de las áreas de distribución del grupo en estudio. Dicho taxón puede ser una especie, grupo de especies, géneros o incluso familias (Contreras, 2006).

En el análisis biogeográfico de las plantas fósiles preservadas en los sedimentos mesozoicos que cubren al Terreno Mixteco es importante conocer la evolución geológica de la región a través del Fanerozoico. Debido a lo anterior se describe brevemente este aspecto.

La porción sur del país en donde está enclavada la zona de estudio es probablemente la región que presenta más problemas geológicos en México, pues reúne una serie de bloques corticales, los cuales, caracterizan distintos ambientes tectónicos. Debido a ello la teoría de los terrenos tectonoestatigráficos ha sido utilizada para entender la evolución de esta parte del país (Campa y Coney, 1983; Sedlock *et al.*, 1993; Dickinson y Lawton, 2001; Keppie, 2004, Centeno-García *et al.*, 2008), no solo desde el punto de vista geológico sino también paleontológico ya que aporta información importante sobre el origen, rutas de migración y evolución de los organismos preservados en sus rocas.

En geología se entiende por terreno a un conjunto de rocas que tienen el mismo origen, o pertenecen a una misma época. Este concepto fue aplicado por primera vez por Jones *et al.* (1978) cuando establecieron que la parte sureste de

Alaska constituye un fragmento continental que fue desplazado a su posición actual después de su formación. La idea fue retomada inmediatamente por numerosos investigadores pues representaba un nuevo método para estudiar zonas con complejas relaciones paleogeográficas (Ben-Avraham *et al.*, 1981; Blake, 1985, Campa y Coney, 1983, Castro Mora, 1985, Coney, 1978, 1981; Campa, 1981; Campa *et al.*, 1984, Coney *et al.*, 1980; Howell y Jones, 1985; Howell *et al.*, 1989; Kimbrough, 1985; Longoria, 1984, Longoria y Monreal, 1991; Williams y Hatcher, 1982). Hoy en día los terrenos se definen como “entidades geológicas de extensión regional que se encuentran limitadas por fallas y que están caracterizadas por una historia geológica diferente a la historia geológica de las unidades contiguas” (Coney *et al.*, 1980). Las historias geológicas diferentes registradas por cada uno de los terrenos sugieren que una vez formados, cada bloque fue transportado tectónicamente o bien se unió al continente. Debido a que la mayoría de los terrenos presentan características estratigráficas y tectónicas particulares, se suele referir a ellos como “Terrenos Tectonoestatigráficos”.

En México las ideas y metodología sobre los terrenos Tectonoestatigráficos cobraron gran fuerza a finales del siglo pasado. Campa (1981) aplica por primera vez estos conceptos en la República Mexicana y en 1983 divide a México en 14 terrenos tectonoestatigráficos. Trabajos posteriores proponen la presencia de 17 o incluso 11 terrenos, en el país, nombrados de acuerdo a los distintos grupos étnicos que los habitan (Sedlock *et al.*, 1993; Duncan y Hargraves, 2004).

### ***Evolución Geológica***

El material rocoso de esta región se agrupa en los terrenos; Guerrero, Juárez, Juchatengo, Maya, Mixteco, Oaxaca y Xolapa (Campa y Coney, 1983), aunque el nombre de los terrenos varía dependiendo del autor (Campa y Coney, 1983; Sedlock *et al.*, 1993; Keppie, 2004; Centeno-García, 2004; Centeno-García *et al.*, 2008). Estos trabajos coinciden en la existencia y ubicación de los terrenos, sin embargo, difieren notablemente en la ubicación de las subdivisiones del Terreno Guerrero y el límite poniente del Terreno Mixteco. Los terrenos Mixteco, Oaxaca (Zapoteco, Sedlock *et al.*, 1993) y Maya, contienen las rocas más antiguas del

estado (Campa y Coney, 1983; Ortega Gutiérrez *et al.*, 1999). Sin embargo, solo se conoce a fondo el basamento de los terrenos Mixteco y Oaxaca (Zapoteco).

El basamento del Terreno Mixteco es el Complejo Acatlán (Ortega-Gutiérrez, 1978), está constituido por rocas metamórficas; principalmente por esquisto de mica, esquisto anfibolítico, esquisto cuarzo feldespático, esquisto verde, cuarcita, lentes de mármol, y algunos cuerpos de serpentina (Elías-Herrera *et al.*, 2005). Keppie (2004), tomando como base la afinidad de la biota fósil de Oaxaca con Gondwana, planteó que a principios de la era Paleozoica la región del sur de México se encontraba frente a las costas actuales del Perú, es decir, en la margen occidental de Gondwana. Elías-Herrera *et al.* (2005) afirman que las rocas de este basamento aparentemente se formaron en un océano profundo y muestran claras evidencias de ser producto del choque entre Gondwana y Laurentia hace aproximadamente 380 millones de años, durante el Devónico Medio, lo que según Talavera *et al.*, 2005, provocó el cierre definitivo del océano Iapetus y la formación de los Apalaches en Estados Unidos y los Caledonianos en Europa. Por otro lado Nance *et al.* (2007) afirman que las rocas del Complejo Acatlán formaron parte del Océano Paleo-Pacífico y que registran una historia de subducción y colisión, asociada con la formación y rompimiento de la Pangea. La cubierta sedimentaria de edad paleozoica del Complejo Acatlán está constituida por rocas de las formaciones Olinalá y Matzitzi, en donde se ha colectado una abundante fauna y flora fósil de edad Leonardiana (Silva Pineda, 1970; Flores *et al.*, 2000).

En la secuencia mesozoica del Terreno Mixteco no existe evidencia hasta el momento de la presencia de rocas triásicas. El Jurásico es por lo tanto el período más antiguo que puede observarse en las rocas mesozoicas de los estados de Guerrero, Oaxaca y Puebla.

En contraste con lo reportado para otros terrenos de la región (Terreno Oaxaca y Maya) el Terreno Mixteco cuenta con una cubierta sedimentaria del Jurásico Temprano y Medio amplia, que en la zona de Tezoatlán y Tlaxiaco, inicia con rocas de la Formación Rosario (Erben, 1956), que aflora únicamente en la parte central de la cuenca de Tlaxiaco. Esta unidad cubre en discordancia al Complejo Acatlán. Sobre esta unidad se depositó la Formación Conglomerado

Cualac (Erben, 1956), que aflora principalmente en Guerrero al oeste de Cualac, al este de San Juan de las Hoyas y al norte de Totoltepec donde presenta un espesor muy limitado. Sobre el Conglomerado Cualac se depositó el Grupo Tecocoyunca (formaciones; Otatera, Simón, Taberna, "Yucuñuti" y Zorrillo). Las unidades detríticas contienen flora fósil y los horizontes calcáreos amonites y trigónidos que indican una edad del Bathoniano (Alencaster, 1963).

Por otro lado las características litológicas de las formaciones jurásicas del estado de Oaxaca permiten concluir que durante el Jurásico Temprano y Medio gran parte de Oaxaca (terrenos Maya, Mixteca y Zapoteco) estuvo emergida permitiendo la existencia de una flora abundante en valles, rodeados por ríos y zonas de inundación, con períodos de vulcanismo intenso al menos en la zona del istmo de Tehuantepec (Terreno Maya). Al Mesozoico Temprano se le considera un periodo de gran actividad y ensamble para Oaxaca, ya que al abrirse el Golfo de México, el Terreno Maya se desplaza hacia el sur, se forma el Terreno Juárez y la configuración de Oaxaca se acerca a lo que conocemos actualmente (Centeno-García, 2004).

## Método

Para determinar los patrones de distribución de los diferentes géneros de Cycadeoidales (grupo dominante en la flora fósil de la zona de estudio) que se distribuyeron en el Terreno Mixteco durante el Jurásico, se realizó un análisis panbiogeográfico, para ello se ubicaron bibliográficamente y en bases de datos especializadas (Paleobiology Data Base <http://paleodb.org/>, septiembre-octubre 2012) los afloramientos fósiles de México y el mundo con los que se comparte alguno de las géneros de Cycadeoidales presentes en las formaciones Rosario, Otlaltepec, Tecomazuchil, Zorrillo-Taberna indiferenciada y Grupo Tecocoyunca, una vez georreferenciado cada sitio los datos fueron vaciados a un archivo de Excel (2007), programa, compatible con Arcview 3.2 y la extensión trazos 2004, con ellos las áreas de distribución de cada taxón son unidas a su vecina más cercana, mediante una línea, llamada trazo individual (Croizat, 1958; 1973), que representa

la región donde se ha llevado a cabo la evolución del grupo. Por otro lado se recabó información bibliográfica importante que permitirá afinar las diferentes rutas de migración.

## Resultados

Se ubicaron 415 registros de los géneros de Cycadeoidales (*Anomozamites*, *Laurozamites* Weber, *Otozamites*, *Pterophyllum*, *Ptyllophyllum* y *Zamites*) presente en el territorio mexicano durante el Mesozoico. Para este análisis se incluyeron los datos de siete formaciones (dos del Triásico (Santa Clara y Huizachal) y cinco del Jurásico (Rosario, Grupo Tecocoyunca, Otlaltepec, Tecamazuchil y Zorrillo-Taberna indiferenciada)). Se realizaron los trazos individuales por periodo para cada uno de los géneros trabajados, siempre y cuando presentaran más de tres registros. La información bibliográfica obtenida indica un periodo de recambio florístico del Pérmico al Mesozoico y por lo tanto diferencias importantes entre los reinos florísticos reconocidos para esta época.

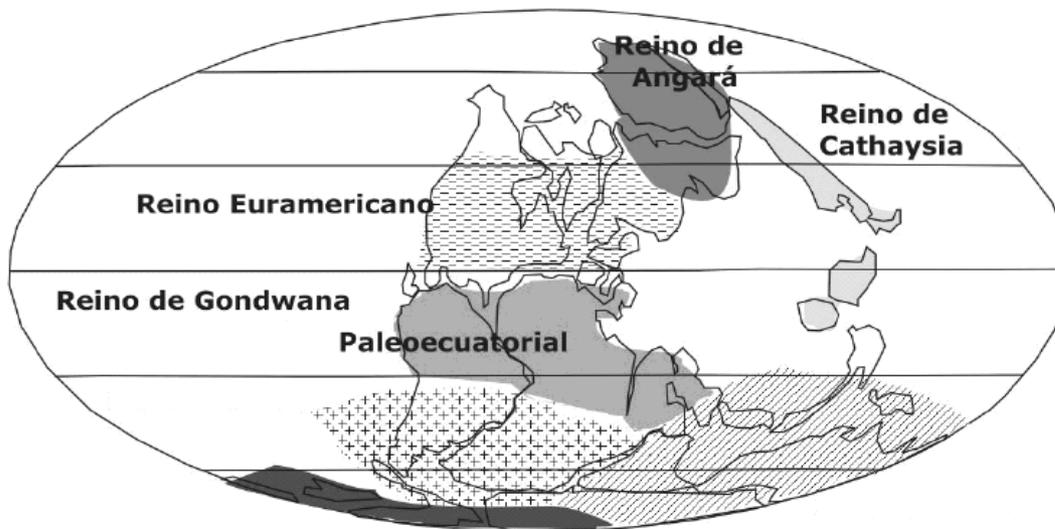
### ***Reinos florísticos del Pérmico***

La evidencia fósil sugiere que las gimnospermas, grupo dominante en el Terreno Mixteco durante el Jurásico, emergen como nuevo grupo en el periodo Carbonífero-Pérmico, tienen su máximo auge precisamente en el Jurásico, cuando más del 60% de la flora mundial estaba compuesta por estas plantas.

La distribución de la flora mundial durante el Paleozoico Superior permitió el reconocimiento de cuatro reinos fitogeográficos (Archangelsky, 1970, 1990, 1996; Meyen, 1987, 1990; De Michele y Hook, 1992; Nau-golnykh y Kerp, 1990; Anderson *et al.*, 1999), el primero de ellos nombrado reino Euroamericano, se extendía desde el Ecuador hasta los 30° de latitud norte, los elementos dominantes de la flora de este reino fueron las licofitas, esfenofitas arborescentes y helechos.

El sureste de Asia, su flora estuvo representada durante esta época por gigantopterideas. El Reino de Angara (Meyen, 1987) habitado principalmente por Cordaitales se extendió por Siberia, los Urales y Mongolia, el último reino reconocido para esta edad y cuyos elementos principales fueron los Glossopteridales es el de Gondwana que incluye las áreas de América del Sur, África, India y Antártida (Fig. 25). Meyen (1987) y Li (1996) coinciden en señalar que los reinos Euroamericano y Cathaysico comparten durante el Paleozoico Tardío un gran número de taxones, que disminuyen sensiblemente a finales del Pérmico, aunque aumentaron los endemismos (Artabe *et al.*, 2003). Wang (1991, 1996) por otro lado resalta la migración de miembros de estos reinos hacia Siberia durante el Pérmico.

## Reinos Florísticos del Pérmico

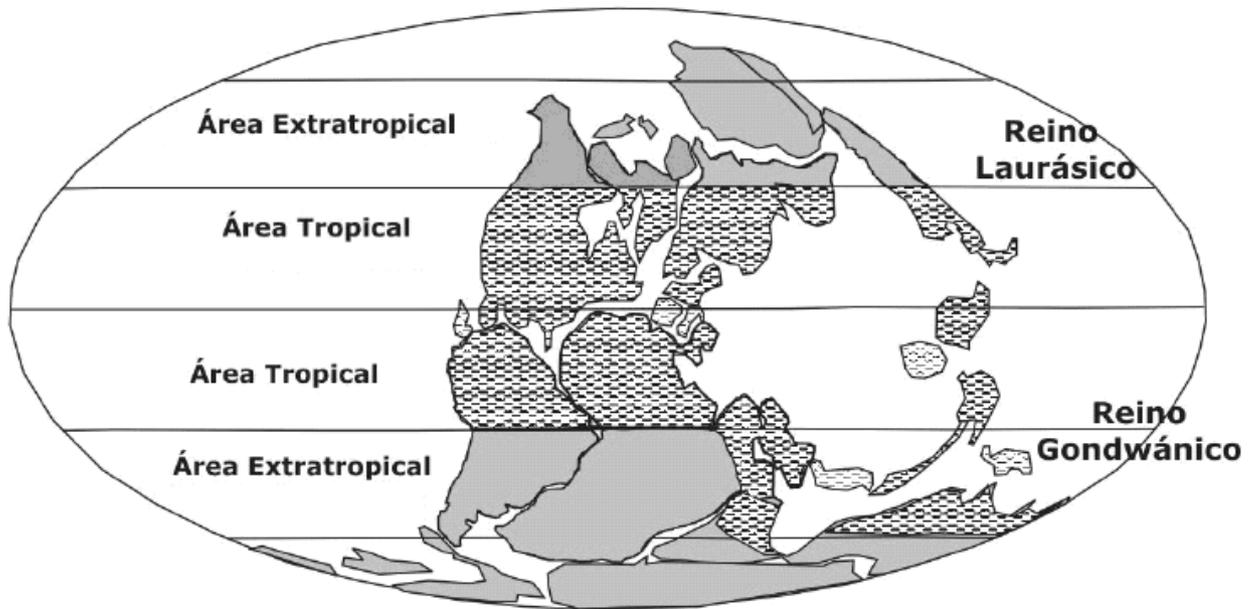


**Figura 25.** Distribución de los Reinos Paleoflorísticos durante el Pérmico (Modificado de Artabe *et al.*, 2003).

A finales del Pérmico y principios del Triásico se da en las floras del mundo un proceso de recambio de sus elementos florísticos, determinado por la aparición simultánea de plantas con características adaptativas particulares (Dobruskina, 1987, 1993) muy diferentes a las de sus antecesores, es decir las floras paleofíticas (poseían raíz, tejidos de sostén y reproducción a través de esporas) del Paleozoico. El proceso evolutivo se dio en ambos hemisferios en todos los grupos de plantas, aunque parece que en la zona pantropical la sustitución se realizó de manera gradual (Meyen, 1987; Dobruskina, 1993), así lycofitas, esfenofitas, filicofitas, pteridospermas y coniferofitas, dieron lugar a Isoetaceae, Pocalamitaceae, Osmundaceae, Peltaspermaceae, Corystospermaceae, Cicadeoidales, Cycadales y Voltziaceae (Dobruskina, 1993). Durante la era Mesozoica las diferencias paleoflorísticas según Meyen (1987) y Dobruskina (1993) habían disminuido, por lo que se reconocen sólo dos reinos Laurasia al norte y Gondwana al sur (Fig. 26).

En el reino de Laurasia, se establecieron esfenofitas, helechos, Peltaspermaceae, Scytophyllum, Glossophyllum, Czekanowskiales, Ginkgoales (Sphenobaiera) Caytoniales, Cicadofitas, Dipteridaceae, etc., Las Peltaspermaceae fueron un grupo importante durante el Triásico Medio y Superior (Dobruskina, 1993, 1995). El reino Gondwánico se caracterizó por su división en dos provincias fitogeográficas. La primera ubicada entre los 0 y 30° de latitud sur, fuertemente influenciada por las corrientes cálidas del mar de Tethys. El grupo mejor representado en esta región son las gimnospermas, aunque se presume la presencia de un número importante de taxones en común con las palinofloras europeas. La segunda provincia fitogeográfica (Fig. 26) del reino de Gondwana se ubica por encima de los 30° de latitud sur, está definida por las microfloras de Ipswich, en donde la diversidad de granos de polen se limita prácticamente a pteridofitas de distribución restringida.

## REINOS FLORÍSTICOS DEL MESOZOICO

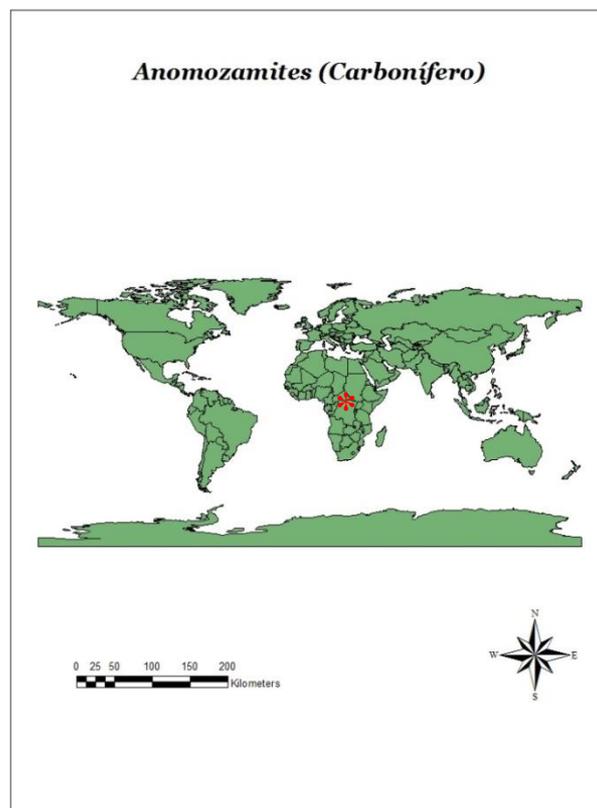


**Figura 26.** Distribución de los Reinos Paleoflorísticos durante el Mesozoico (Modificado de Artabe *et al.*, 2003)

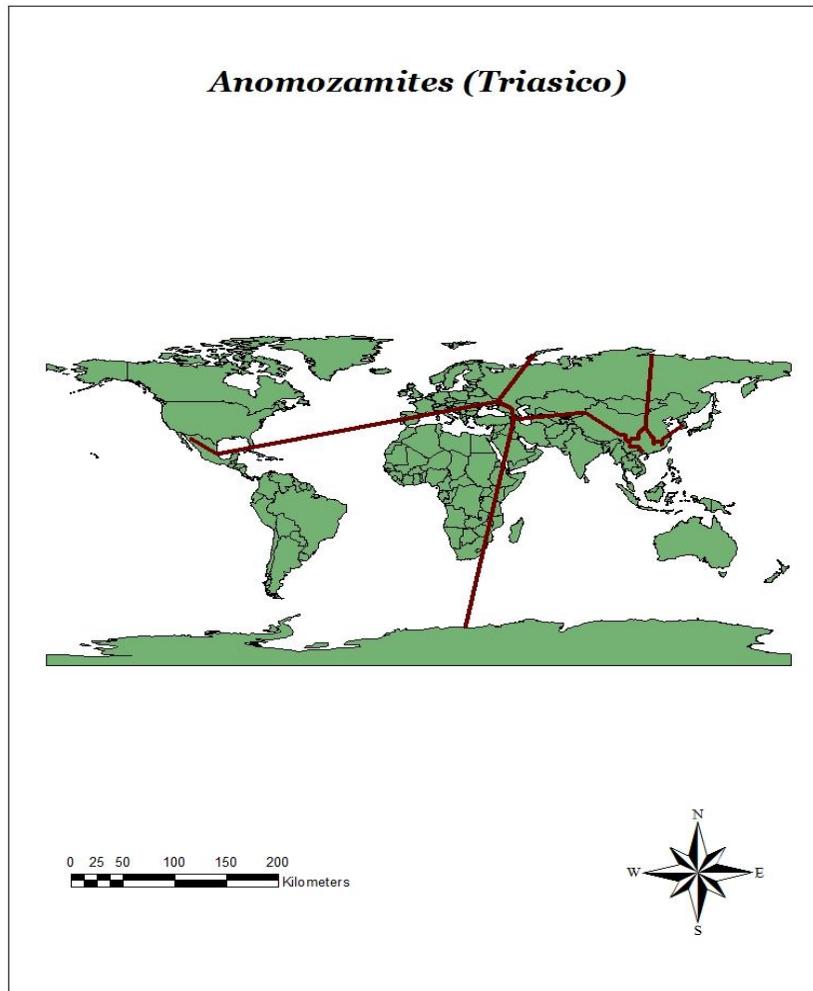
### ***Anomozamites***

De acuerdo a la base de datos Paleobiology Data Base el género *Anomozamites* está presente en los afloramientos fósiles del mundo desde el Carbonífero de Europa, sin embargo este registro debe de ser tomado con cautela debido a que el origen de las Cycadeoidales ha sido reportado (Yañez, 2006) durante el inicio de la era Mesozoica, hace aproximadamente 250 m. a. además en la bibliografía especializada y la base de datos consultada no existe evidencia para este período de la presencia del grupo en otros lugares del mundo (Fig. 27-29). Sin embargo los mapas generados para este género durante el Triásico y Jurásico (Períodos en donde se localizan sus principales registros) muestran mayor presencia en América, Antártida, Asia y Europa, zonas que comprenden los reinos Gondwánico y Laurásico y las áreas tropical y extratropical (Fig. 26). En México se

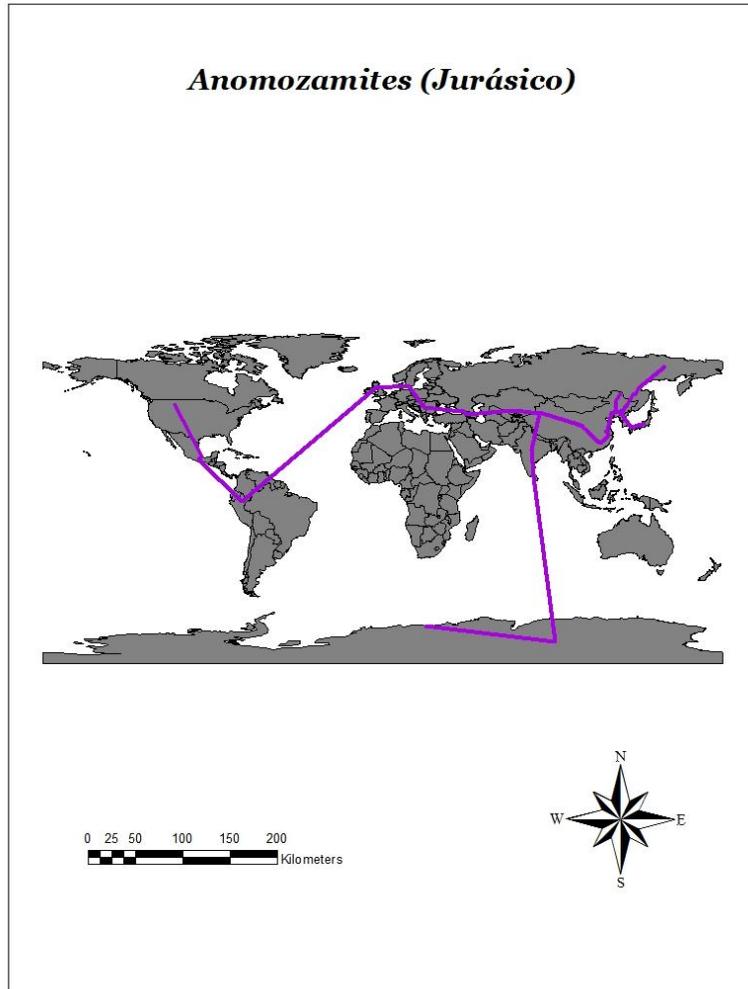
tiene registro del género desde el Triásico en los afloramientos de las formaciones Santa Clara y Huizachal, de ahí el género se expande durante el Jurásico inferior al norte del estado de Oaxaca, en donde está representado por las especies *Anomozamites angustifolium*, *Anomozamites triangularis* Nathorst y *Anomozamites* sp en los sedimentos de la Formación Rosario. Durante el Jurásico Medio estas especies amplían su distribución al sur del Estado de Puebla (Formación Tecomazuchil) y a otras regiones del estado de Oaxaca (Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada), en donde además se diversifican (*Anomozamites intermedium* Antevs). Es importante resaltar que según los mapas generados México constituye el punto de origen del género en América. Sin embargo es necesario corroborar esta afirmación ya que los resultados obtenidos pueden deberse también a la falta de estudio de algunos afloramientos o bien a que todavía no se han ubicado afloramientos, no solo en América sino también en otros lugares del mundo que pudieran aportar información importante sobre el origen y distribución de estas plantas.



**Figura 27.** Distribución del género *Anomozamites* durante el Carbonífero

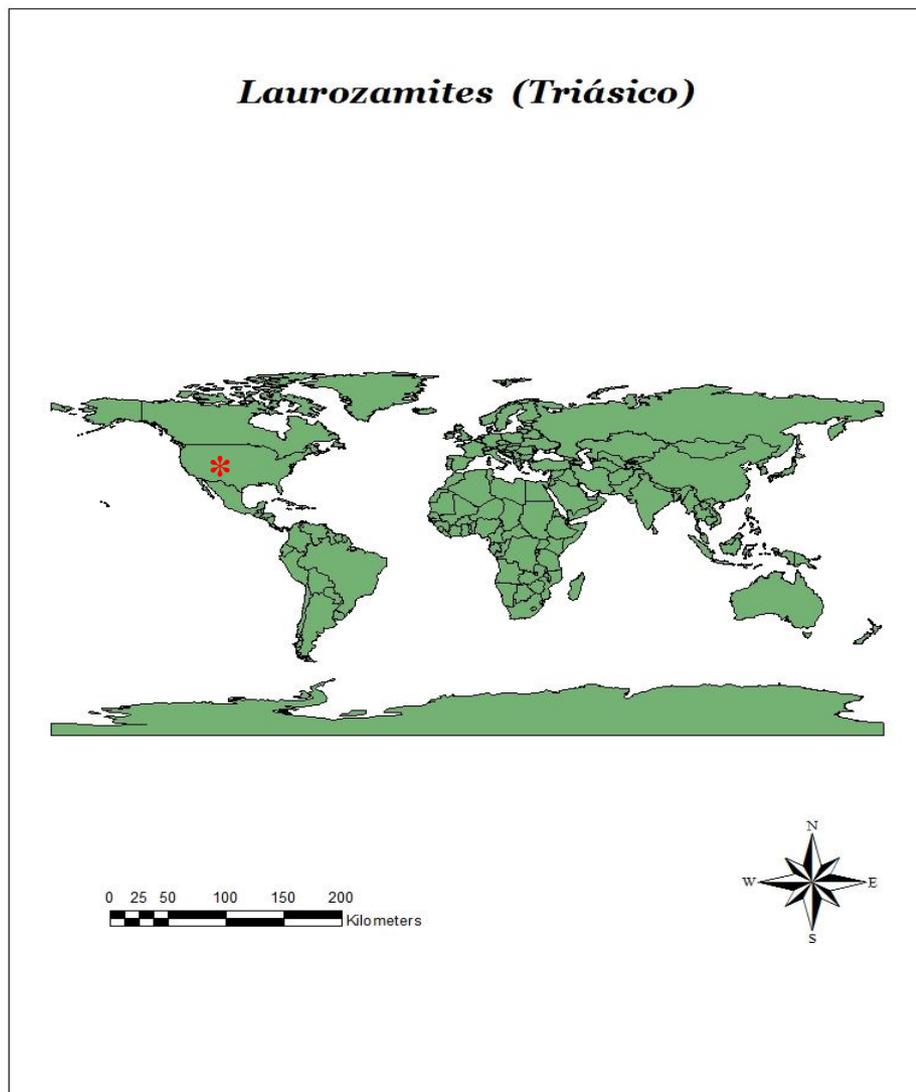


**Figura 28 y 29.** Distribución del género *Anomozamites* durante el Triásico y Jurásico



## ***Laurozamites***

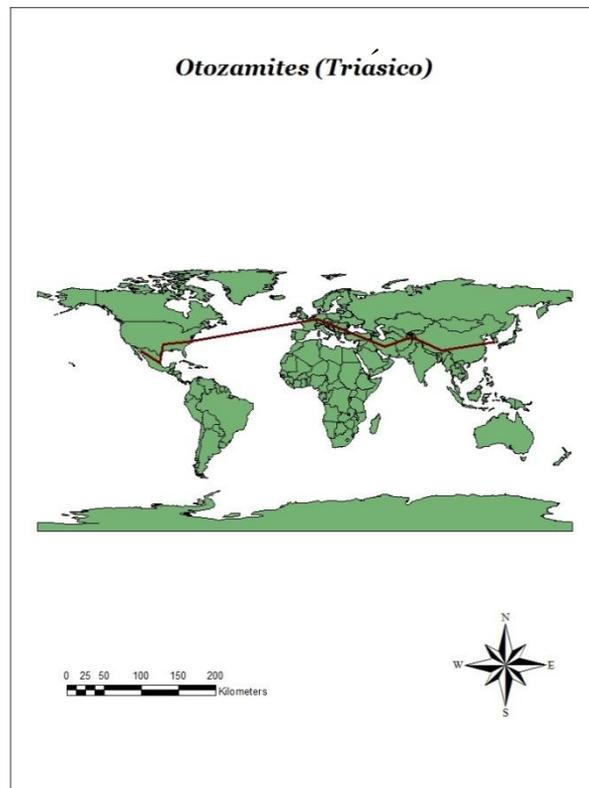
El género *Laurozamites* fue descrito por Weber para el Triásico de Sonora, Formación Santa Clara (Fig. 30), sin embargo no hay registro del género para alguna otra formación de la misma edad o bien de otra, en México o el mundo por lo que los trazos individuales para él no se pudieron realizar.



**Figura 30.** Distribución del género *Laurozamites* durante el Triásico

## ***Otozamites***

Los mapas obtenidos para el género *Otozamites* ubican los primeros registros del género para el Triásico, mostrando para este momento una distribución prácticamente cosmopolita en el Hemisferio Norte, incluido México (Fig. 31). Sin embargo para el Jurásico se observa una contracción muy grande de la distribución del género abarcando únicamente el sur de México (formaciones Conglomerado Cualac, Rosario, Otlaltepec, Tecomazuchil y Zorrillo-Taberna indiferenciada), Chile y Argentina. Esto probablemente se deba a 1) que no existen afloramientos con estas plantas, es decir no fosilizaron, 2) se erosionaron, o bien 3) no se ha publicado formalmente la información por lo que no se tiene registro de su existencia. Ya que para el Cretácico si bien no existen afloramientos de esa edad para México, el mapa generado muestra una distribución amplia del género, que abarca diferentes localidades de África, América y Europa (Fig. 31-33).



**Figura 31.** Distribución del género *Otozamites* durante el Triásico

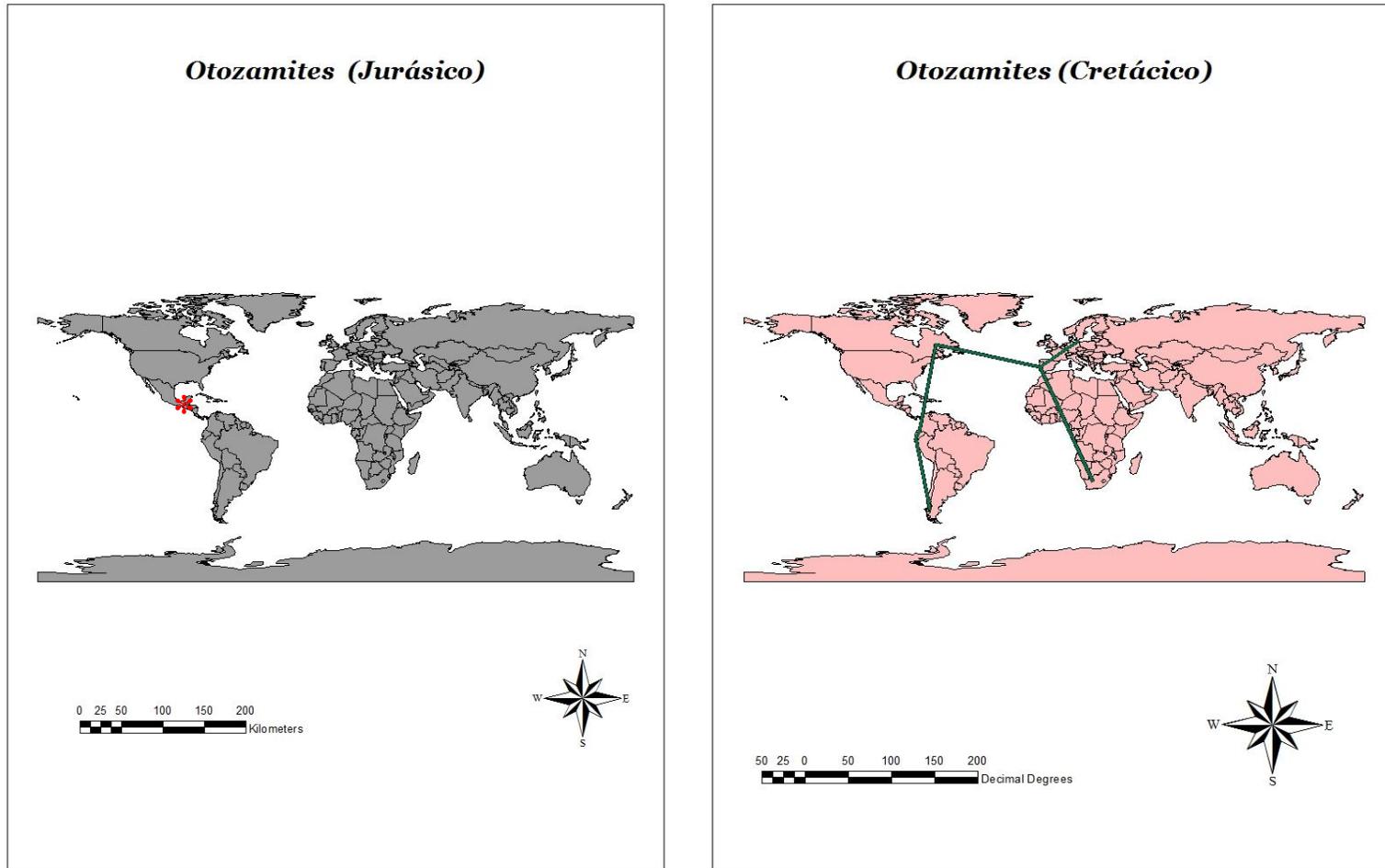
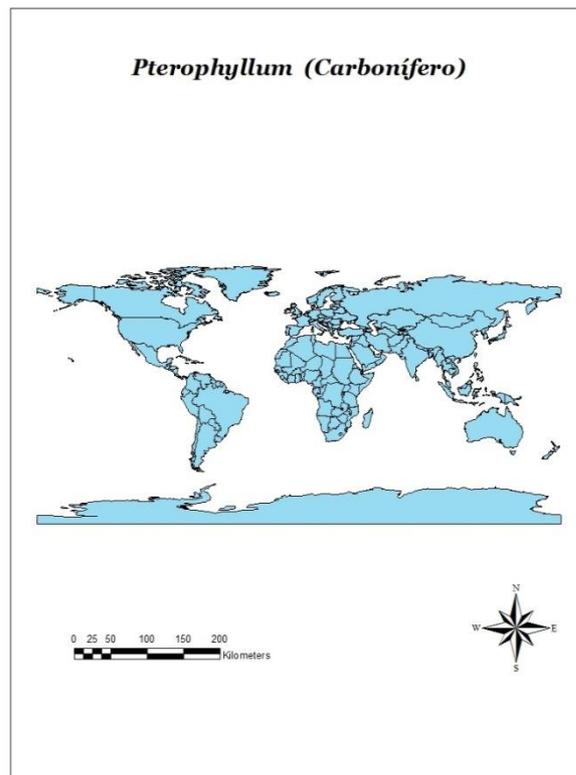


Figura 32 y 33. Distribución del género *Otozamites* durante el Jurásico y Cretácico

## *Pterophyllum*

La información recabada para el género *Pterophyllum* muestra el primer registro del género para el Carbonífero de Europa, ampliando drásticamente su distribución durante el Pérmico, el trazo individual del género *Pterophyllum* para este período indica que del oeste de Europa donde se tiene el primer registro, estas plantas migraron a Asia y al norte de África, la ampliación de su área de distribución continua durante el Triásico, período durante el cual llegan al norte de América, manteniéndose así durante los períodos Jurásico y Cretácico. Es importante resaltar que durante el Triásico el mapa generado muestra una contracción del género que se debe seguramente a las mismas razones expuestas en párrafos anteriores ya que los mapas subsecuentes muestran una distribución más amplia y acorde con el proceso evolutivo inferido (Fig. 34-38).



**Figura 34** Distribución del género *Pterophyllum* durante el Carbonífero

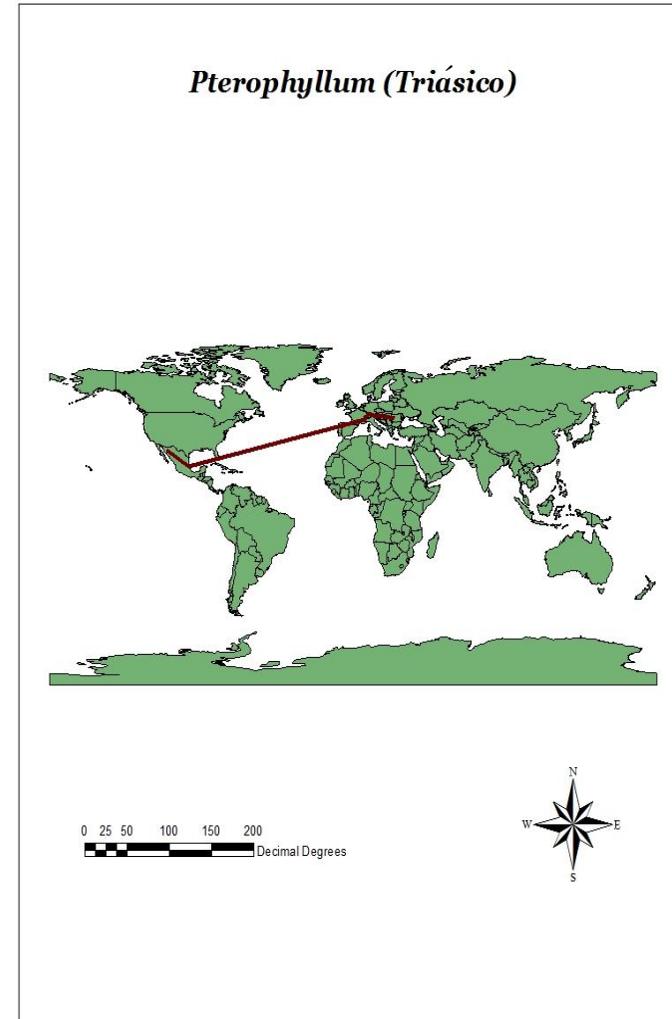
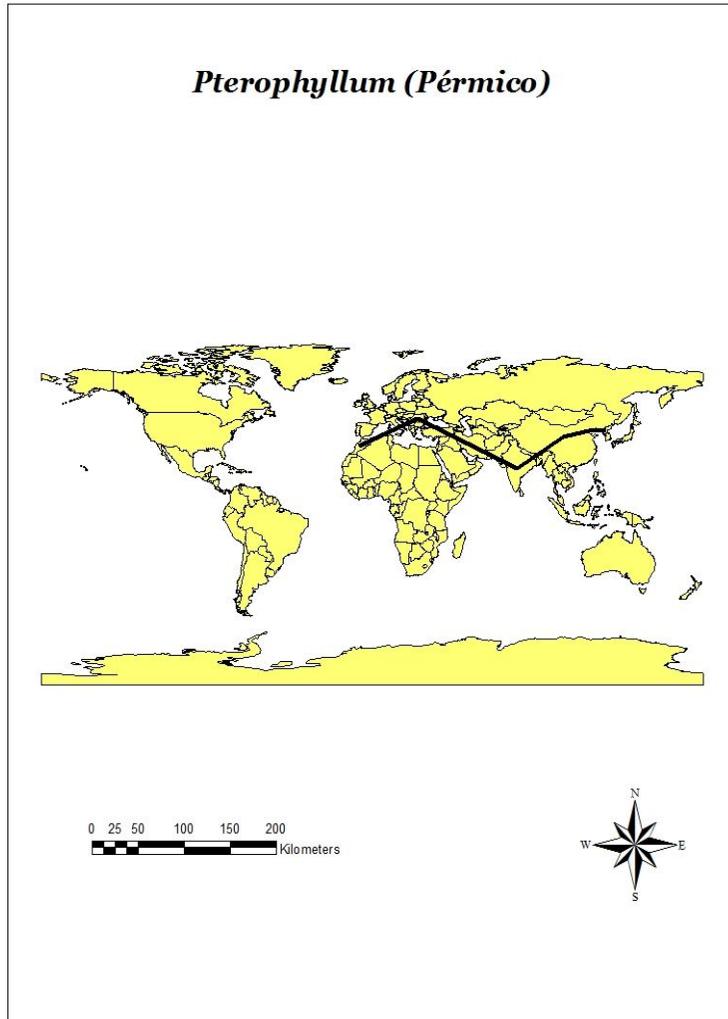


Figura 35 y 36. Distribución del género *Pterophyllum* durante el Permiano y Triásico

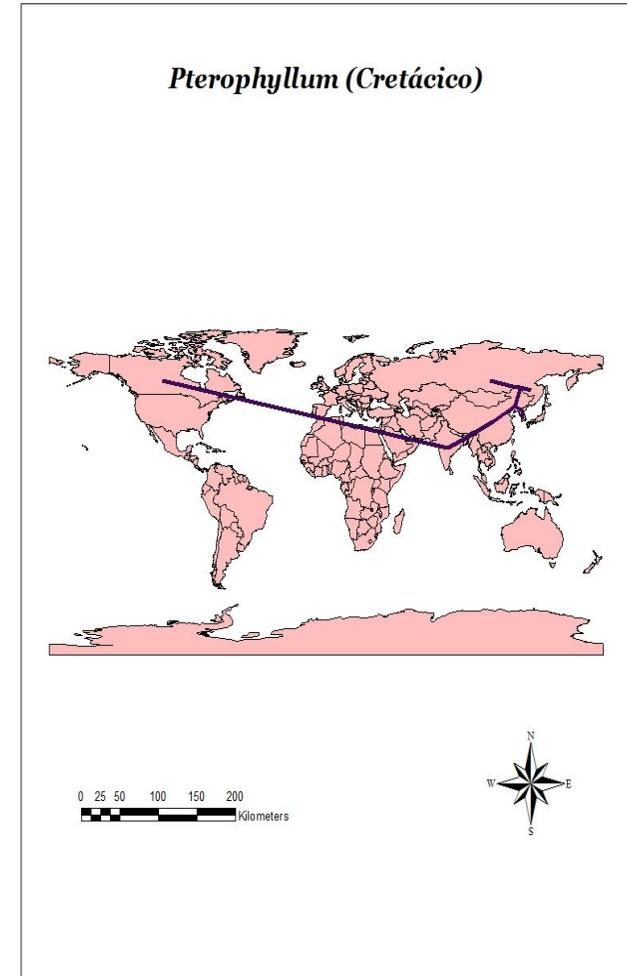
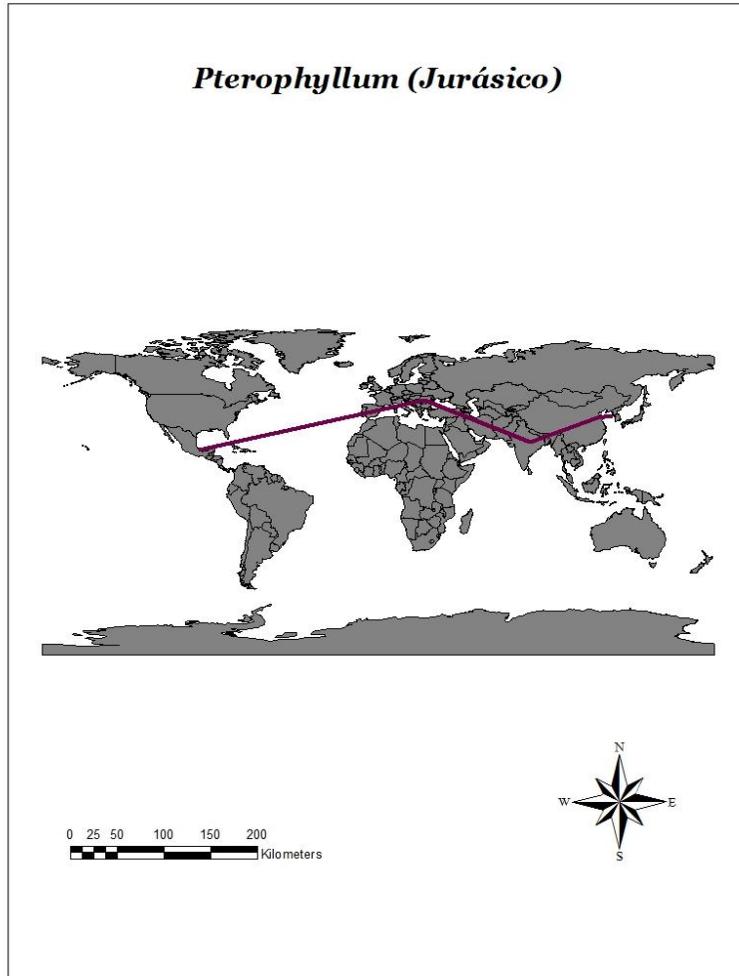


Figura 37 y 38. Distribución del género *Pterophyllum* durante el Jurásico y Cretácico

## ***Ptillophyllum y Zamites***

El análisis panbiogeográfico de los dos últimos géneros de Cycadeoidales presentes en los sedimentos del Terreno Mixteco (*Pterophyllum* y *Zamites*), muestra los primeros registros durante el Triásico, con una distribución en ambos casos cosmopolita que abarca los continentes americano, asiático y europeo, además de la Antártida. En México estos géneros están presentes en las formaciones Santa Clara y Huizachal. Sin embargo para el Jurásico se notan grandes diferencias, en el caso del género *Ptyllophyllum* su amplia distribución se mantiene tanto en el continente americano, como en el asiático, extendiéndose en este período incluso al norte de África, esto no ocurre con los afloramientos donde se ha descrito al género *Zamites* ya que sólo se reporta para el Jurásico de México, en donde es considerado uno de los géneros más abundantes y mejor representado (Fig. 39-44), está presente en todas las formaciones del Terreno Mixteco con ocho especies en total. Disminuyendo en ambos casos su distribución durante el Cretácico y manteniéndose restringidas al Hemisferio Sur.

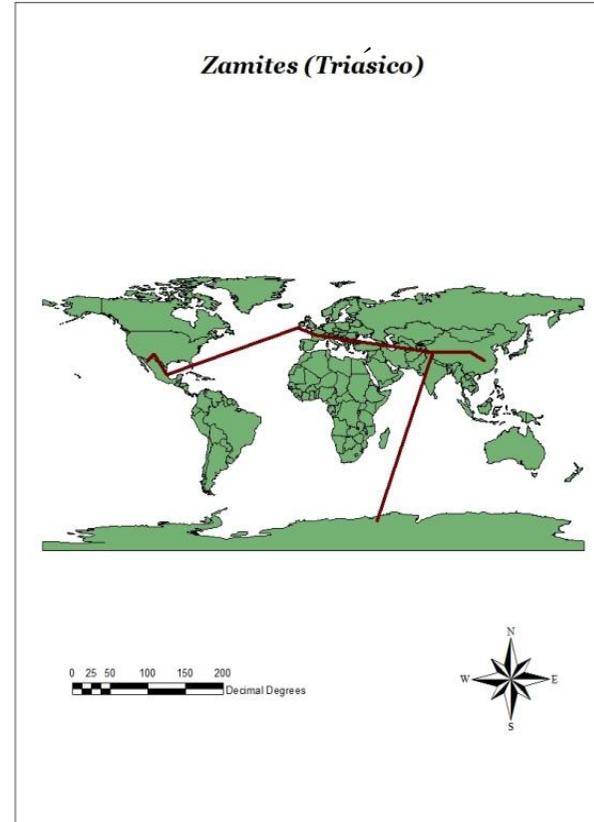
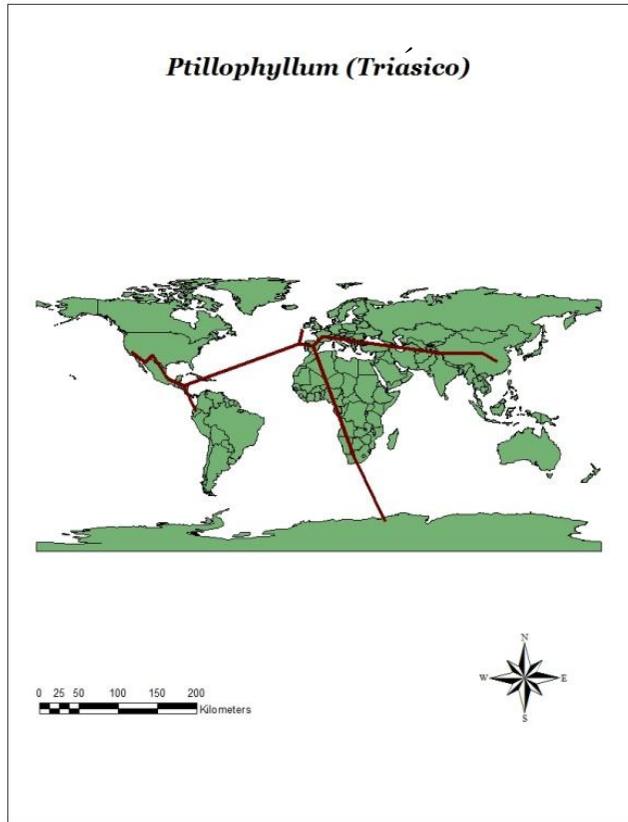
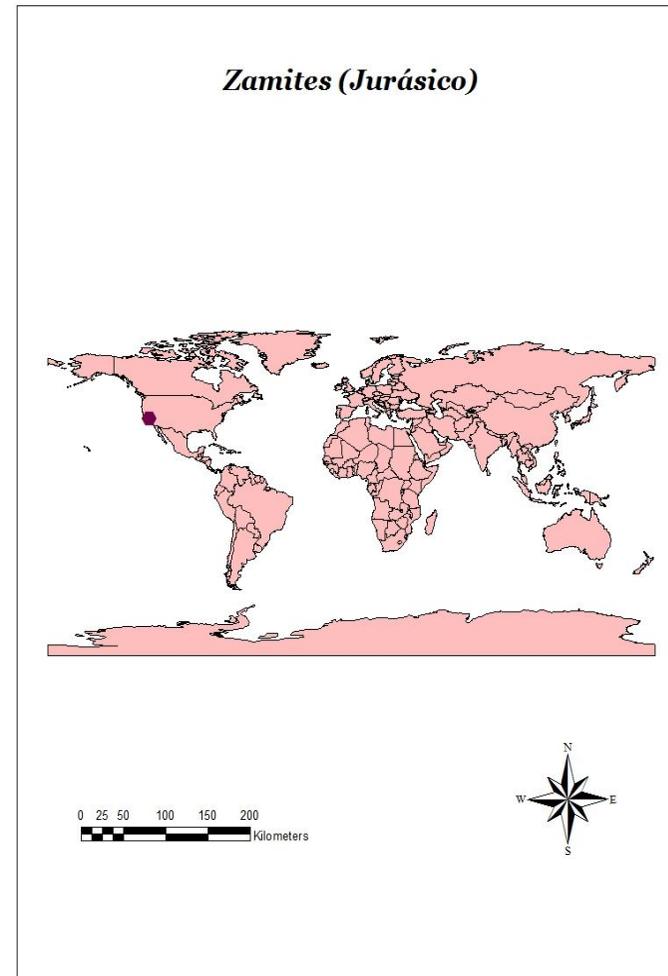
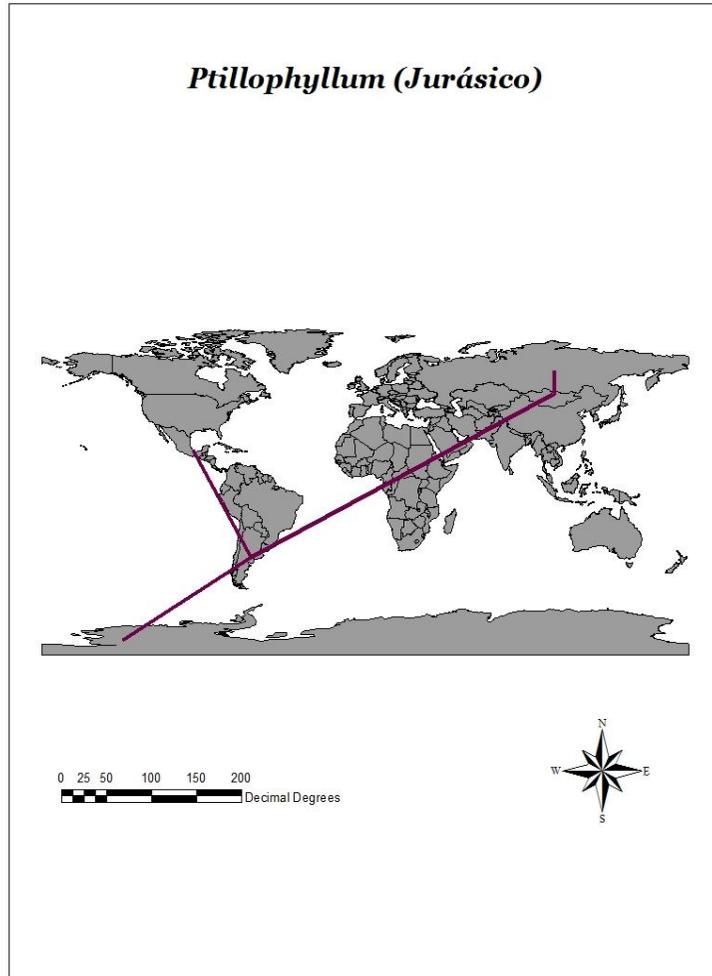


Figura 39 y 40. Distribución del género *Ptillophyllum* y *Zamites* durante el Triásico



**Figura 41 y 42.** Distribución del género *Ptillophyllum* y *Zamites* durante el Jurásico

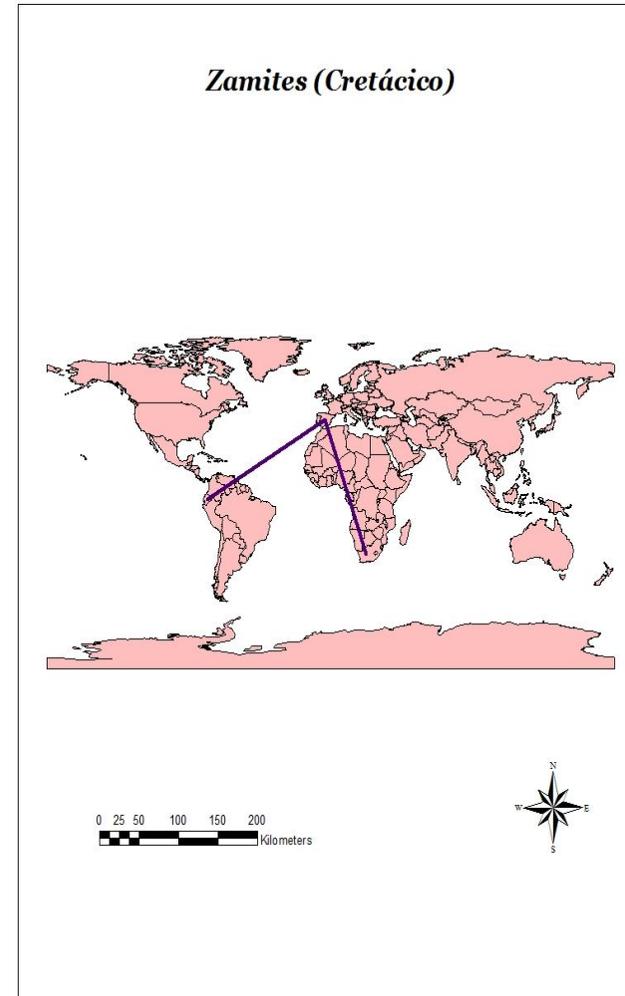
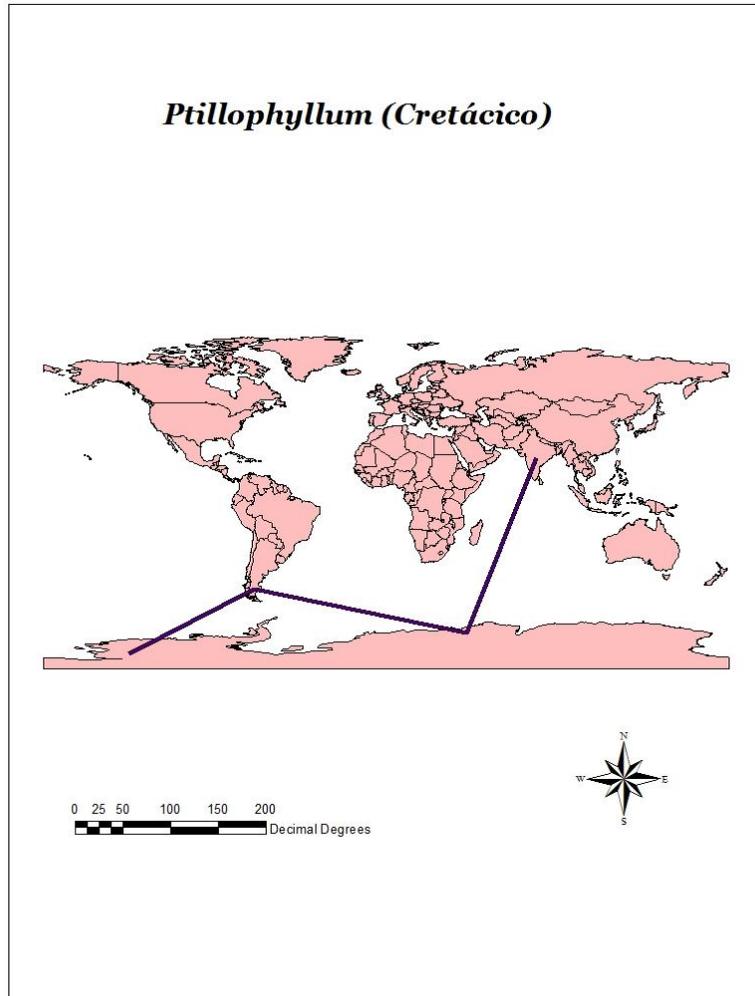


Figura 43 y 44. Distribución del género *Ptillophyllum* y *Zamites* durante el Cretácico

## Discusión

Las Cycadofitas, grupo al que pertenecen las Cycadeoidales aparecen en la Tierra durante el Pérmico, evento que coincidió con la formación de Pangea, continente que se extendió de norte a sur y que quedó latitudinalmente dividido por el mar de Tethys. La unificación de las masas continentales modificó totalmente la dinámica climática del planeta. Por ejemplo, la continentalidad, afectó directamente el clima, que se volvió mucho más extremo en el interior del continente, pues el fenómeno termorregulador de las masas oceánicas se redujo, produciendo en las zonas bajas áreas muy secas y extremadamente cálidas, y en las altas, sitios considerablemente fríos. De la misma manera, al unirse todas las placas continentales disminuyeron las áreas costeras, los medios marinos poco profundos, el número de hábitats y la diversidad biológica en general, lo que acentuó el fenómeno de extinción de especies y la uniformización de las floras latitudinalmente (Rees *et al.*, 2000 y 2004).

El registro paleontológico de las Cycadeoidales indica que este grupo apareció al este del hemisferio norte (Apéndice VI) durante el Triásico Inferior y Medio, hace aproximadamente 250 millones de años, en lo que actualmente correspondería al territorio de países como Alemania, Francia, Italia, Kazakstan, Rusia y Tajikistan. Desde ahí estas plantas migraron rápidamente hacia el oeste del hemisferio norte, llegando a Canadá, Estados Unidos, Groenlandia y México, a finales del Triásico Tardío hace 228 millones de años y también a las zonas más distantes del hemisferio sur donde actualmente se localizan Argentina, Chile y la Antártida (Spalletti *et al.*, 1999; Artabe *et al.*, 2001 2003; Morel *et al.*, 2003). Aunque, registros fósiles asignados tentativamente al género *Pterophyllum* (Cycadeoidales), podrían indicar que este grupo aparece en la Tierra durante el Carbonífero (Apéndice VI) al mismo tiempo que las Cycadales (Rees *et al.*, 2000).

La colonización de nuevos ambientes a cargo de las Cycadeoidales se dio rápidamente, gracias a la carencia de barreras fisiográficas importantes que impidieran la dispersión. Para el Triásico Tardío este grupo de plantas contenía especies con distribución cosmopolita y llegó a ser el grupo dominante en el

Jurásico (Figura 1). Su éxito durante el Mesozoico se debió en gran parte a la presencia en estos organismos de caracteres típicamente xeromórficos como son; troncos paquicaules, paredes celulares engrosadas, epidermis altamente cutinizadas, presencia de pelos y papilas en sus hojas, además de polen que les permitían reproducirse sin depender del agua, así como semillas que protegían al embrión en las primeras fases de su desarrollo, posibilitando un período de latencia cuando las condiciones ambientales no eran favorables (Silva-Pineda, 1978a; Rees *et al.* 2000). Características que se vieron favorecidas cuando a mediados del Pérmico, hace 300 m.a, se produjo una desecación generalizada que dio lugar a un cambio en la vegetación. La desaparición de las especies dejó como consecuencia un gran número de nichos vacíos que fueron ocupados principalmente por las Cycadophytas. Estas plantas ocuparon primero las partes más altas del planeta, para iniciar desde ahí la colonización de todas las tierras emergidas (Knoll, 1984 Krassilov, 2003).

En México, la flora del Triásico Superior es escasa, está restringida únicamente a las formaciones Santa Clara (Sonora) y Huizachal (Tamaulipas e Hidalgo). Las rocas que forman parte de estas formaciones permiten inferir un ambiente de sedimentación reductor, con drenaje deficiente y poca energía de transporte (Arellano *et al.*, 2011). Este ambiente permitió la acumulación periódica de los mantos de turba, hoy convertidos en carbón y grafito, donde se desarrollaron los géneros *Anomozamites*, *Laurozamites*, *Otozamites*, *Phlebopteris*, *Pterophyllum*, *Ptillophyllum*, *Williamsonia* y *Zamites* de estos géneros *Anomozamites* por ejemplo, tiene poca representatividad en los afloramientos jurásicos del Terreno Mixteco, mientras que *Laurozamites* no está presente en ninguna de las formaciones. Por otro lado, de acuerdo con la propuesta sobre distribución de los biomas mesozoicos realizada por Rees *et al.* (2000) el tamaño de las pinnas de los géneros de Cycadeoidales presentes en México y las paleolatitudes de los afloramientos fósiles del Terreno Mixteco, son evidencias de que esta zona durante el Jurásico Temprano y Medio formó parte del bioma Tropical con veranos húmedos, que permitió el desarrollo de plantas pertenecientes a este orden.

## CONCLUSIONES

El análisis paleontológico y geológico realizado en la región norte del Terreno Mixteco permitió abordar desde diferentes enfoques algunos de los yacimientos fosilíferos de plantas fósiles más importantes de México, que hasta el momento habían sido estudiados sólo taxonómicamente. Se aporta información para entender el origen y diversidad de las floras del Mesozoico, aspectos que influyeron en la dominancia actual de las plantas de la región.

La identificación taxonómica del material fósil recolectado en la zona de estudio, permitió incluir en el listado florístico de la región a 86 especies, 27 de las cuales son Pteridofitas y el resto corresponde a diferentes especies de gimnospermas. Para el Jurásico Inferior se registran 49 especies, mientras que para el Jurásico Medio el número de especies se incrementa a 66. Del total de estos registros el 40.69% corresponden a especies reportadas por primera vez para la cubierta sedimentaria Jurásica del Terreno Mixteco. Dentro de estos registros destaca la presencia de Coniferales de los géneros, *Brachyphylum*, *Elatocladus* Halle y *Podozamites*. Se reporta por primera vez la presencia de Ginkgoales para el Jurásico del Terreno Mixteco, plantas reportadas con anterioridad para zonas altas, lo que permite inferir que en las localidades de la zona de estudio donde se presentan estos organismos, existieron elevaciones que permitieron zonas con clima templado.

La formación del Jurásico Inferior así como el Grupo Tecocoyunca, y la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada del Jurásico Medio, cuentan dentro de sus listados con especies con alcances estratigráficos amplios que se extienden desde el Paleozoico, lo que deja en evidencia la capacidad de adaptación de estas plantas a las nuevas condiciones ambientales que caracterizaron los climas del Jurásico en el Terreno Mixteco.

En la formación Otlaltepec, se realizó el primer estudio paleontológico. La determinación taxonómica de las impresiones de hojas colectadas en la unidad permitió identificar 23 especies, todas corresponden a nuevos reportes para la

región. De este grupo de plantas destacan por su abundancia las improntas de los géneros *Zamites*, *Otozamites* y *Brachyphyllum*.

La comparación realizada entre las paleofloras de las diferentes formaciones jurásicas del Terreno Mixteco muestra que la proporción de representación de los grandes grupos de plantas (equisetáceas, pteridofitas y gimnospermas) es semejante en las diferentes unidades. En particular las gimnospermas representan más del 80 % de la diversidad taxonómica en todas las unidades. Sin embargo, dentro de estas unidades, existen diferencias entre las asociaciones.

El análisis de los listados florísticos y características litológicas de cada formación indica una gran heterogeneidad de ambientes y climas durante el Jurásico Temprano y Medio, lo que contradice lo reportado. Lo anterior se manifiesta en la arquitectura foliar de las plantas de la región, principalmente en el área foliar expuesta de cada organismo. La diversidad de ambientes y climas favoreció por otro lado el establecimiento de una flora muy diversa, que al adaptarse mejor a las condiciones ambientales prevalecientes, se diversificó principalmente en las zonas donde hoy en día afloran las formaciones Tecmazuchil y Zorrillo-Taberna indiferenciada.

El análisis panbiogeográfico de las Cycadeoidales presentes en la región indican como punto de origen del grupo el oriente del Hemisferio Norte, llegando a ser, en todos los casos, géneros cosmopolitas con excepción de *Laurozamites*. Los registros obtenidos de estas plantas para otros lugares del mundo establecen las bases para extender probablemente el momento de origen de estos organismos a finales del Paleozoico, siendo entonces contemporáneas a las Cycadales.

Además se plantea una nueva clasificación con bases estadísticas del área foliar expuesta para los organismos presentes en la zona de estudio, que explica mejor los cambios manifestados por los organismos según el lugar donde vivieron, lo que elimina la subjetividad al referirse al tamaño de las gimnospermas fósiles.

Por último es importante mencionar que el depósito de los sedimentos que conforman la cubierta jurásica del Terreno Mixteco, se llevó a cabo en climas

semicálidos a subtropicales, con variaciones locales por la topografía. Los ambientes propuestos fueron abanicos aluviales, lacustres, palustres y fluviales, originados en la fase de extensión (rift) que precedió a la apertura del Golfo de México en el Jurásico Medio.

## LITERATURA CITADA

Adame, J. H., 2007, Flórmula del Jurásico medio de la región de Ayuquila, noroeste del Estado de Oaxaca, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Aguilar-Arellano, F. y Ortiz-Martínez, E. L., 2000, Estudio paleoecológico de la flora pliocenica de Santa María Amajac Hidalgo: Inferencia del paleoclima y de la paleocomunidad, Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, 64p.

Aguilar-Arellano, F., 2004, Plantas jurásicas de la región noroccidental de Oaxaca (Formaciones Rosario y Cualac): Implicaciones Paleobiogeográficas, Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 144p.

Aguilera, J. G., Ordóñez, E., y Buelna, N., J., 1896, Bosquejo geológico de México: Boletín del Instituto Geológico de México, 4-6:1-267.

Alencaster, G., 1963, Pelecípodos del Jurásico Medio del noroeste de Oaxaca y noreste de Guerrero: Paleontología Mexicana, 15: 52.

Anderson, J. M., Anderson, H. M., Archangelsky, S., Bamford, H., Chandra, S., Dettmann, M., Hill, R., McLoughin, S. y Rosler, O., 1999, Patterns of Gondwana Plant colonization and diversification, Journal of African Earth Sciences, 28: 145-167.

Angeles, F. R., 2009, El género *Brachyphyllum* en el Mesozoico de México, Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 64 p.

Archangelsky, S., 1970, Fundamentos de Paleobotánica. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Serie Técnica y Didáctica, 10, 347 pp. La Plata.

Archangelsky, S., 1990, Plant distribution in Gondwana during the Late Paleozoic. In: Taylor, T. N. y Taylor, E. L. (eds). Antarctic Paleobiology. Its Role in the Reconstruction of Gondwana, 9:102-117.

Archangelsky, S., 1996, Aspects of Gondwana paleobotany: gymnosperms of the Paleozoic - Mesozoic transition. Review of Palaeobotany and Palynology, 90, 287-302 p.

Arakel, A.B.V., 1980, Genesis and diagenesis of Holoceno evaporitic sediments in Hutt Lagoons, western Australia. Journal, Sed., 50:4 pp 1305-1

Arellano, G. J., Velasco-de León, M. P., Grimaldo, J. R., Silva-Pineda, A., Yussim, S. y Ortiz-Martínez E.L, 2011, Análisis estratigráfico de la secuencia continental del Jurásico Medio en región de Ayuquila Santiago Chilixtlahuaca, en los límites de los estados de Puebla y Oaxaca (resumen) en Congreso Nacional de Paleontología. Puebla, México, pp 19.

Artabe, A., Spalletti, L. Y Morel, E., 2001, Paleocología de las floras triásicas. En: Artabe, A., Morel, E. y A. Zamuner. (Eds.), "El Sistema Triásico en la Argentina". Fundación Museo de La Plata "Francisco P. Moreno", 199-225, ISBN 987-95358-1-2.

Artabe, A. E., Morel, E. M. y Spalletti, L., 2003, Caracterización de las provincias fitogeográficas triásicas del Gondwana extratropical, Ameginian, Buenos Aires, Argentina, 30-00-2003.

Ash, S, R, 1987, The Upper Triassic red bed flora of the Colorado Plateau, Western United States. Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science, 22: 95-105.

Ben-Avraham, Z., Nur, A., Jones, D. y Cox, A, 1981, Continental accretion and orogeny: From oceanic plateaus to allochthonous terranes Science, 213.

Benz, B., y Martin, W, 2006, Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae), *Journal of Plant Physiology*, 163-3.

Birkinbine, J, L, W, 1911, Exploration of certain iron ore and deposits in th estate of Oaxaca, Mexico: Institute of Mining and Metallurgical Engineers., 41, 166-188.

Blake, M.C., 1985, Tectonostratigraphic terranes of the northern Coast Ranges, California. In: Howell, D.G., ed., 1985, Tectonostratigraphic terranes of the CircumPacific region: CircumPacific Council for Energy and Mineral Resources, Houston, Texas, Earth Sciences Series, No. 1.

Bowe L. M, Coat G, de Pamphilis C. W, 2000, Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 97:4092-4097.

Brodribb, T. y Hill, R. S., 1997, Imbricacy and stomatal wax plugs reduce maximum leaf conductance in Souther Hemisphere conifers, *Australian Journal of Botany*, 45-5: 657-668.

Brongniart, A, 1846, Tableau des genres de végétaux fossils considérés sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution géologique *Dictionnaire Universel Histoire Naturel* 13 :1-127.

Bukovac, M. J., Rasmussen, H. P. y Shull, V. E., 1981, The cuticle: surface structure and function. *Scanningelectron microscopy*, 213-223 Part. 3.

Bukovac, M.J., Knoche, M., Pastor, A. y Fader, R.G., 1999, The cuticular membrane: a critical factor in rain-induced cracking of sweet cherry fruit, *Hortscience*, 34-3, 549.

Burckardt, C., 1927, Cefalópodos del Jurásico Medio de Oaxaca y Guerrero: *Instituto Geológico Mexicano*, 47:108, 22-34.

Caballero-Miranda, C., 1990, "Geología y anisotropía magnética del Jurásico continental del área de Huajuapán de León-Petlalcingo, estados de Oaxaca y Puebla". Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, 142 p.

Campa, M.F., 1981, Terrenos tectonoestratigráficos de la Sierra Madre del Sur, región comprendida entre los estados de Guerrero, Michoacán, México y Morelos, Universidad Autónoma de Guerrero, Serie tectónico-científica, No. 10.

Campa, M, F, y Coney, P, 1983, Tectono-stratigraphic terranes and mineral resource distributions in Mexico: Canadian Journal of Earth Sciences, 20, 1040-1051.

Campa, M.F. y Coney, P. J., 1984, Conjuntos estrato tectónicos de la Sierra Madre del Sur, región comprendida entre los estados de Guerrero, Michoacán, México y Morelos: Sociedad Geológica de México.

Carrasco-Ramírez, R, 1981, Geología del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca: Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 105p.

Castro-Mora, J. T., 1985, Carta de terrenos y conjuntos estrato tectónicos: Instituto Mexicano del Petróleo, Boletín Informativo No. 56.

Centeno-García, E., 2004, Configuración geológica del estado. En García-Mendoza, A., Ordóñez, M. J. y Briones-Salas, M. Biodiversidad de Oaxaca, Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, México, 29-42.

Centeno-García, E., Guerrero-Suástegui, M. y Talavera-Mendoza, O., 2008, The Guerrero Composite Terrane of western Mexico: collision and subsequent rifting in a uprasubduction zone. In Amy D., Clift, P., Scholl, D. (eds) Formation and applications of the sedimentary record in arc collision zones: Geological Society of America Special, 436.

Chamberlain, C. J., 1935, *Gymnosperms: structure and evolution*. University of Chicago Press. Chicago Press, Chicago, IL, USA.

Clayton, J. L., 1998, Geochemistry of coalbed gas- A review: *International Journal of Coal geology*, 35, 159-173.

Coney, P. J., 1978, Mesozoic-Cenozoic Cordilleran plate tectonics: Geological Society of America, Memoir 152.

Coney, P. J., Jones, D.L. y Manger, J. W. H., 1980, Cordilleran suspect terranes: *Nature*, vol. 288.

Coney, P. J., 1981, Accretionary tectonics in western North America: *Arizona Geological Society Digest*, 14.

Conover, M., 1991, Epidermal patterns of the reticuloveined *Liliflorae* and *Urielparell* veined allies. *Botany Journal of Linnean Society*. 107:295-313.

Contreras, M. R., 2006, Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las gimnospermas en México, *Interciencia*, México 31:003

Corona-Esquivel, R., 1983, Estratigrafía de la región de Olinalá-Tecocoyunca, noreste del Estado de Guerrero: *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 5:1, 17-24.

Corona, E. R., Tritlla, J., Benavides, M. E., Piedad, S. N. y Ferrusquía. V. I., 2006, Geología, estructura y composición de los principales yacimientos de carbón mineral en México, *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Tomo LVIII-1. 141-160.

Corro-Ortiz, G, y Ruiz-González, F, 2011, Análisis estratigráfico de las secuencias jurásicas de la región de Tlaxiaco: México, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, 75p.

Cortés-Obregón, Salvador, T. V., Martínez, B. V., Pérez-Larios, J., Gamboa, A., Cruz, C. S. y Puebla, P., 1957, La cuenca carbonífera de la Mixteca: Banco de México, S. A., México, pp 191.

Crici, J. V., Morrone, J. J., 1992, Panbiogeografía y biogeografía cladista: paradigmas actuales de la biogeografía histórica, Ciencias, México. Esp. 6:87-97.

Croizat, L., 1958, Panbiogeography, publicado por el autor, Caracas, Venezuela, pp 1731.

Croizat, L., 1964, Space time, and form: The biological síntesis, Publicado por el autor, Caracas, Venezuela. 881 pp.

Croizat, L. 1973, "La panbiogeografía en breve". *Webbia*, 28:189-226.

Cruz, C. M. A., 2012, Análisis estratigráfico de la secuencia Jurásica de la región de Santo Domingo Tianguistengo, Oaxaca, Santa Cruz Nuevo Puebla. México: Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería Universidad Nacional Autónoma de México, pp 59.

Delgado V. y Plaza A., 2006. Helechos amenazados de Andalucía .Almería. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.

Delevoryas, T., 1968, Jurassic Paleobotany in Oaxaca: Geological Society of America, Guidebook for the 1968. Annual Meetings, México City, 7:10-14.

De Candolle, 1855, *Alp. Géographie Botanique Raisonnée*. Paris, Masson.

De Cerna, Z., 1965, Reconocimiento Geológico de la Sierra Madre del sur de México, entre Chilpancingo y Acapulco: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Revista* ,2-1:8-18

De Michele, W.A. y Hook, R.W., 1992, Paleozoic terrestrial ecosystems. In: Behrensmeyer, A.K.; Damuth, J.D-, DiMichele, W.A.; Potts, R.; Sues, H.D. y Wing,

S.L. (Eds.) *Terrestrial Ecosystems through Time*. Chicago University Press, pp. 205-325.

De-Zhi, Fu; Yong, Yang; Guang-Hua, Zhu, 2004, A new scheme of classification of living Gymnosperms at family level . *Kew Bulletin*, January 1:2004.

Díaz-Pedroza, A., 1994, Localidades continentales que han aportado plantas fósiles en México, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Dickinson, W. R. y Lawton, T. F., 2001, Carboniferous to Cretaceous assembly and fragmentation of Mexico: *Geological Society of America Bulletin*, 113.

Dilcher, D. L., 1973, Approaches to the identification of the angiosperm leaf remains. *The Botanical Review*. 40:1-57

Dilcher, D.L. and Dolph, G. E., 1970, Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate, *Paleontographica, Abteilung B.*, 170:151-172p.

Dolph, G. E. y Dilcher. D. L., 1980, Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica*.

Drapper, N. D., Smith, H., 1981, *Applied regression Analysis*, Ed. John Wiley-Son. U. S. A. pp 707

Dobruskina, I, A, 1987, Phytogeography of Eurasian during the early Triassic: *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 58: 75-86.

Dobruskina, I., 1993, Relationships of floral and faunal evolution during the transition from the Paleozoic to the Mesozoic. In: Lucas, S.G. y Morales, M. (Eds.), *The Nonmarine Triassic* . *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 3:107-140.

Dobruskina, I., 1995, Triassic Plants and Pangea, *The Palaeobotanist*

44: 116-127.

Duncan, R.A. y Hargraves, R.B., 2004, Plate tectonic evolution of the Caribbean region in the mantle reference frame, in Bonini, W.E., Hargraves, R.B., Shagam, R. (eds.), *The Caribbean-South American Plate Boundary and Regional Tectonics: Geological Society of America Memoir 162*.

Ehleringer, J. R., Bjorkman, O. y Monney, H. A., 1978, Leaf hairs -effects on physiological activity and adaptative value to a desert shrub. *Oecologia* 37-2.

Elías-Herrera, M., Ortega-Gutiérrez, F., Sánchez-Zavala, J. L., Macías-Romo, C., Ortega-Rivera, A. y Iriando, A., 2005, La falla Caltepec: raíces expuestas de una frontera tectónica de larga vida entre los terrenos continentales del sur de México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 52.

Erben, H. K., 1956, El Jurásico Medio y el Calloviano de México (resumen), en *Congreso Geológico Internacional, México*, pp 20.

Espinosa, D., Llorente, J., 1993, *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional de Biodiversidad, México.133.pp.

Ferrusquía-Villafranca, I., 1976, *Estudios geológico-paleontológicos en la región de la Mixteca, Parte 1: Geología del área Tamazulapan-Teposcolula-Yanhuitlán, Mixteca Alta, Estado de Oaxaca, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Boletín del Instituto de Geología*, 97.

Flores, B, M, A, y Velasco-de León M., P., 2012, Estudio taxonómico del registro fósil de gimnospermas, de la Formación Otlaltepec, X Foro de Investigación escolar en Biología, FES Zaragoza.

Flores de Dios-González, L. A., Vachard, D. y Buitrón, B. E., 2000, La cubierta sedimentaria Pérmica superior (Formaciones Olinalá, Ihualtepec, Yododeñe) de los Terrenos Mixteco y Zapoteco, evolución sedimentológica e interpretaciones

paleogeográficas, GEOS, Unión Geofísica Mexicana, A. C., Época III, Boletín informativo, segunda Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, 20-3.

Flores, D. A. y Mercado, M. A., 2013, Analisis estratigráfico de las secuencias Jurásicas continentales de la región de Olinalá-Cualac Guerrero (resumen), en XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla de los Ángeles, México, pp 63.

Florin, R., 1933, Uber Nilssoniopteris glandulosa n. sp., eine Bennettitaceae aus der Juraformation Bornhohns Ark. Bot., Uppsala, 25A. 20: 1-19.

Givinish, T. J., 1984, Leaf and canopy adaptations in tropical forest. in E. Medina , H. A. Mooney, y C. Vazquez-Yañez (eds): Physiological ecology of plants of the wet tropics Dr. W. Junk, The Hague, 51–84.

González-Gallardo, A, y Silva Pineda A, 1988, Estado actual del conocimiento de plantas fósiles superiores de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 120 p.

González Torres, E. A., 1989, "Geología y Paleomagnetismo del área de Tezoatlán, Oaxaca". Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Licenciatura Facultad de Ingeniería, 188 p.

Graham, L.E., Cook, M.E. & Brusse, J.S., 2000, The origin of plants: body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 97(9): 4535-4540.

Grajeda, C, L, Velasco-de León, M. P., Cruz, C, M, A, y Arellano, J., 2011, Gimnospermas y ambiente de la formación Otlaltepec del Jurásico Medio, en los límites de Puebla y Oaxaca (resumen), en XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla de los Ángeles, México, pp 70.

Grimaldo, A, J, R., 2010, Análisis estratigráfico de las secciones jurásicas de la región de Ayuquila-Santiago Chilixtlahuaca, Oaxaca: Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, 146p.

Guzmán, E.J., 1950, Geología del noreste de Guerrero: Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 2(2), 95-156.

Hallam, A., 1984, Continental humid and arid zones during the Jurassic and Cretaceous: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 47, 195–223 pp.

Harris, T. M., 1932, The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland – Part 3: Caytoniales and Bennettiales. Meddelelser om Grønland, 85, 1–133.

Harris, T. M., 1969, The Yorkshire Jurassic flora III Bennettiales. Trustees of the British Museum. London.

Haworth, M., McElwain, J., 2008, Mesozoic Atmospheric carbon dioxide concentrations from fossil plant cuticles. University of Oxford, Oxford.

Heredia, A., Casado, C. G., Laguna, L., Reina, J. J., Serrano, J. M. y Domínguez, E., 1998, La cutícula vegetal: estructura y funciones, Ecología 12:293-305.

Heredia, A., 2003, Biophysical and biochemical characteristics of cutin, a plant barrier biopolymer. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) General Subjects 1620, 1-3. 1-7.

Hernández V, R, M, y Rodríguez, C, M, 2012, Análisis estratigráfico de la secuencia jurásica de la región de Tecocoyunca Tecomatlan, Puebla, México: Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 120pp.

Hickey, L. y Wolfe, J. A., 1975, The bases of angiosperm phylogeny vegetative morphology. Annals Missouri Botanical Garden, 62.

Hickey, L. J., 1999, Manual of leaf architecture, Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms, Department of Paleobiology Smithsonian Institution, Washington D. C. 65.

Hill, K., Stevenson, D.W. y Osborne, R., 2007, The world list of cycads. Proceedings of Cycad 2005 the 7th international conference on cycad biology. A.P. Vovides, D.Wm.Stevenson, R. Osborne (eds). New York, Memoirs of the New York Botanical Garden., 97: 454-48

Holdridge, L. R., 1967, Life zone ecology, Tropical Science Center San José, Costa Rica, pp 149.

Holloway, P. J., 1982a, Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview. en: The plant cuticle, Cutler D. F., Alvin K. L. y Price C. E., eds, Academic Press, Londres, Reino Unido. pp 1-32.

Holloway, P. J., 1982b, The chemical constitution of plant cuticles. en: The plant cuticle, Cutler D. F., Alvin K. L. y Price C. E., eds. Academic Press, Londres, Reino Unido  
Howell, D.G., 1989, Tectonic of suspect terranes. Mountain building and continental growth: Chapman and Hall, London, New York, 45-86.

Howell, D. G. y Jones, D. L., 1985, Tectonostratigraphic terrane analysis and some terrane vernacular. in: Howell, D.G., ed., 1985, Tectonostratigraphic terranes of the CircumPacific region: CircumPacific Council for Energy and Mineral Resources, Houston, Texas.

Howell, D. G., Jones, D .L. y Schermer, E. R., 1989, Tectonostratigraphic terranes of the Circum-Pacific region. in: Howell, D.G., ed., 1985, Tectonostratigraphic terranes of the CircumPacific region: CircumPacific Councilfor Energy and Mineral Resources, Houston, Texas, Earth Sciences Series, No. 1, pp 3-33.

Humboldt, A. Introducción a Cosmos. Ensayo de una descripción física del mundo, 1845; in R. Figueira (comp.) Geografía, ciencia humana. Buenos Aires, C.E.A.L, 1977:39-84

Imlay, R.W., 1953, Las Formaciones jurásicas de México, Boletín de la Sociedad Geológica de México, 16-1:1-66.

Jenny, H., 1933, Geological Reconnaissance survey of the northeastern part of the state of Guerrero: México, D. F. Cía. de Petróleo El Aguila, S. A. informe (inédito).

Jiménez, R. J., 2004, Estudio palinoestratigráfico de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (Triásico-Jurásico) en la barranca Rosario Nuevo, Región de Tezoatlán al noroeste del estado de Oaxaca. México: Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, 102p.

Jiménez, R. J. y Rueda-Gaxiola, J., 2002, Reestructuración formal de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (sensu Jorge Jiménez Rentería), con base en el estudio palinoestratigráfico de las Formaciones Conglomerado Prieto y Conglomerado Cualac de la cañada de Rosario Nuevo, Tezoatlán, Oaxaca, Unión geofísica mexicana GET 39.

Jones, D. L., 1993, *Cycads of the World*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.

Jones, D. L., Silberling, H. J. y Hillhouse, J. W., 1978, Microplate tectonics of Alaska-Significance for the Mesozoic history of the Pacific coast of North America: Mesozoic Symposium, SEPM. 71-74.

Jordan, G. J., Dillon, R. A. y Weston, P. H., 2005, Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae, *American Journal of Botany* 92-5, 789-796.

Kerp, H., 1990, The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*, 5:548-569.

Keppie, J. D., 2004, Terranes of Mexico revisited: 1.3 billion year odyssey: *International Geology Review*, 46, 765-794.

Kotyk, M.E., Basinger, J.F. y Gensel, P.G., 2002, Morphologically complex plant macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada. *Am. J. Bot.*, 89: pp. 1004-1013.

Kimbrough, D .L., 1985, Tectonostratigraphic terranes of the Vizcaino Peninsula and Cedros and San Benito Island, Baja California, Mexico. In: Howell, D.G., ed., 1985, Tectonostratigraphic terranes of the CircumPacific region: CircumPacific Council for Energy and Mineral Resources, Houston, Texas, Earth Sciences Series, 1, 285-298.

Knoll, A. H., 1984, Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants, in Nitecki, m. ed., *Extinctions*: Chicago, Illinois, University of Chicago Press, 21-68.

Kolattukudy, P., 1996, Biosynthetic pathways of cutin and waxes, and their sensitivity to environmental stresses. in: *Plant Cuticles*. G. Kerstiens. Oxford: Bios Scientific Publisher.

Kouwenberg, L. L. R., Kürschner, W. M. y McElwin, J. C., 2007, Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for paleoaltimetry. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 66, pp 215-241.

Krassilov, V. A., 1969, One reconstruction of extinct plants: *Paleontology Ziurn*, 1: 3-12.

Krassilov, V.A., 2003, *Terrestrial Paleocology and global change*. Pensoft, Moscow 463.

Levitt, J., 2001, *Responses of plants to environmental stress*. 2da. Edition, Academic Press, New York.

Li Xingxue, 1996, Origin, evolution and extinction of *Cathaysia* flora, *Chinese Science Bulletin*, 44:2, 100-1008.

López Ramos, E. 1981, *Geología de México Tomo II*, segunda edición.

Linnaeus, G., 1753, *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Volume 1. Laurentii Salvii, Stockholm, XV-I pp 784 .

Longoria, J.F., 1984, Mesozoic tectostratigraphic domains in east-central Mexico. in; Westerman, G.E.G., ed., *Jurassic-Cretaceous biochronology and paleogeography of North America: Geological Association of Canada, Special Paper 27*, 65-76.

Longoria, J. F. y Monreal, R., 1991, Lithostratigraphy, microfacies, and depositional environments of the Mesozoic of Sierra La Nieve, Coahuila, northeast Mexico: *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 4, 7-31.

Lozano Carmona D. E., M. P. Velasco-de León, F. J. Ruiz-González, M. G. Corro-Ortiz y Silva-Pineda A., 2011, Actualización paleoflorística-estratigráfica y su relación paleoclimática de la Localidad Río Ñumí, del Jurásico Medio de Tlaxiaco, Oaxaca, México, XII Congreso Nacional de Paleontología, Edificio Carolino, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México, Libro de resúmenes.

Lozano Carmona D. E., 2012, Paleoclima y flora fósil de Río Ñumí, Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciada, Oaxaca, Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, 173.

Manivel, L. y Weaver, R. J., 1974, Biometric correlation between leaf area and length measurements of Granache grape leaves, *HortScience* 9(1):27-28

Martínez, M. P.C., Velasco-de León, M, P, Silva-Pineda A, Lozano, S y Heredia, A., Casado, C. G., Laguna, L., Reina, J .J., Serrano, J. M. y Domínguez, E., 1998, La cutícula vegetal: estructura y funciones, *Ecología* 12:293-305.

Martínez G. A., Castillo, M. A., 1987, Teoría de la regresión con aplicaciones agronómicas, Ed. Colegio de Posgraduados, México, 490p.

McLoughlin, S, 2001, The Breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Austr. J. Bot.* 49:271-300.

Meyen, S., 1987, Fundamentals of paleobotany. Geological Institute USSR: Academy of Science. Moscu, Chapman and Hall.

Metcalfe, C. R. y Chalk, L., 1950, Anatomy of the dicotyledons. 2. Oxford. Clarendon Press.

Miall, A. D., 1977, A review of the braided-river depositional environment. *Earth-Science, Review*, 13, pp. 1-62.

Miall, A. D., 2000, principles of sedimentary basins analysis, Springer-Verlang New York. Pp 668.

Molina-Montenegro, M. A., Ávila, P., Hurtado, R., R., Valdivia, A. I., Gionoli, E., 2006, Leaf trichome density may explain herbivory patterns of *Actinote* sp (lepidoptera: Acraeidae) on *Liabum mandonii* in a montane humid forest (Nor Yungas, Bolivia), *Acta Oecologica-Internacional Journal of Ecology* 302.

Morán Zenteno, D. J., Caballero Miranda. C. I., Silva Romo. G., Ortega Guerrero. B. González Torres. E., 1993, Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca terrane southern México: *Geofísica Internacional* 32, 453–473.

Morel, E., Artabe, A. And L. Spalletti, 2003, The Triassic floras of Argentina: biostratigraphy, floristic events and comparison with other areas of Gondwana and Laurasia. *Alcheringa*, 27: 231-243. ISSN 0311-5518.

Morrone, J. J., 2000, Entre el escarnio y el encomio León Croizat y la panbiogeografía, *Interciencia*, 25:41-44.

Morrone J.J., 2006, Sistemática, Biogeografía, Evolución "Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio". Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Myers, R. H., 1990, Classical and modern regression with applications, Ed. PWS-Kent Publishing Co. U. S. A. pp 488.

Nance, R. D., Miller, B. V., Keppie, J. D., Murphy, J. B. y Dostal, J., 2007, Vestige of the Rheic Ocean in the North America: the Acatlán Complex of the southern Mexico. In Linnemann, U. *et al.* (2007) (eds) The Geology of Peri-Gondwana: The Avalonian-Cadomian Belt, Adjoining Cratons and the Rheic Ocean: Geological Society of American, Special Paper, 423, 437-452.

Nathorst, A. G., 1902, Paläobotanische Mitteilungen, 8. Über *Williamsonia*, *Wielandia*, *Cycadocephalus* und *Weltrichia*. K. svenska VetenskAkad Handl., Stockholm, 45, 4: 1-37.

Ollat, N., Fermaud, M., Tandonnet, J. P., Neveux, M., 1998, Evaluation of an indirect method for leaf area index determination in the vineyard: Combined effects of cultivar, yeard and training system, *Vitis* 37(2):73-78.

Ortega-González, J. V., Lambarria-Silva, C. 1991. Informe geológico del prospecto Hoja Oaxaca, compilación geológica I. G. R. S. 1129, PEMEX, Coordinación Divisional de Exploración, Gerencia de Exploración Región Sur, Subgerencia de Geología superficial y Geoquímica, Inédito.

Ortega-Gutiérrez, F., 1978, Geología del contacto entre la Formación Acatlán paleozoica y el Complejo Oaxaqueño precámbrico, al oriente de Acatlán, Estado de Puebla: IV Convención Geológica Nacional: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, vol. XXXIX, 1, 27-28.

Ortega-Guerrero, B., 1994, Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área de Totoltepec-Ixcaquixtla, Estados de Puebla y Oaxaca,

México: Tesis de maestría, Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México, 155 p.

Ortega-Gutiérrez, F., Elías-Herrera, M., Reyes-Salas, M., Macias-Romo, C. y López, R., 1999, Late Ordovician-Early Silurian Continental Collisional Orogeny in Southern México and its bearing on Gondwana-Laurentia Connections: *Geology*, 27, 8, 719-722.

Osborn, J. y Taylor, T., 1995, Pollen morphology and ultrastructure of the Bennettitales: In situ pollen of Cycadeoidea. *American Journal of Botany*, 8(2)1074-1081.

Paleobiology Data Base <http://paleodb.org/>, septiembre-octubre 2012

Pares, J., Arizaleta, M. y Sanabría, M., 2003, Características de los estomas, densidad e índice, estomático y su variación en función a la injertación en *Annonamuricata* y *A. montana* (ANNONACEAE). Mimeografiado en vía de publicación. Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado". Decanato de Agronomía. Dpto. De Fitotecnia.

Person, C. P., Delevoryas, T, 1982, The Middle Jurassic Flora of Oaxaca, Mexico: *palaeontographica*, 180, pp 82–119.

Person, C. P., 1976, The Middle Jurassic Flora of Oaxaca, México, Universidad de Texas at Austin, Tesis de Doctorado, 220p.

Pindell, J., L. Kennan, K-P Stanek, W. V. Maresch G. Draper, 2006, Foundations of Gulf of Mexico and Caribbean evolution: eight controversies resolved: In: Iturralde-Vinent, M. A. and E. G. Lidiak (Eds.), *Caribbean Plate Tectonics*, *Geologica Acta*, 4:1-2, p. 303-341.

Pire, R. y Valenzuela, I., 1995, Estimación del área foliar en *Vitis vinifera* L. French Colombard a partir de mediciones lineales en las hojas, *Agronomía Tropical* 45(1): 143-145.

Rees, P. M., Ziegler, A. M., y Valdes, P., 2000, Jurassic Phytogeography and climates; New data and model comparisons. in: Huber, B.T. Macleod, K. G. Wing, S. L. (eds), Warm Climates in earth history, Cambridge University Press, Journal of Geology 110: 1-31.

Rees, P. M., Noto, C. R. y Parris, J. M., 2004, Late Jurassic climates, vegetation and dinosaur distributions, The Journal of Geology, 112, pp 643-653.

Rezdowski, J., 2005, "Vegetación de México", Primera edición digital, CONABIO, México.

Rojas, C. C., 2010, Taxonomía de Dicksoniaceae, Gleicheniaceae y Matoniaceae (Filicales) del Jurásico en la región Mixteca. México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 165 pp.

Rothwell, T. y Stockey, M., 2002, G. Anatomically preserved Cycadeoidea (Cycadeoidaceae), with a reevaluation of systematic characters for the seed cones of Bennettitales, American Journal of Botany 1447–1458.

Routhier, P., 1980, où sont les métaux pour l'avenir memoire B. R. G. M. No. 105. France.

Rubino, P., Tarantino, E. y Rega, F., 1989, Relationship between soil water status and stomatal resistance of tomatoes, Irrigazione e Drenaggio 36:95- 98.

Salas, G. P., 1949, Bosquejo geológico de la cuenca sedimentaria de Oaxaca: Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 1, 2, pp 79-156

Salas, J., M. Sanabria y R. Pire, 2001, Variación en el índice y densidad estomática en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) sometidas a tratamientos salinos. Bioagro 13(3), pp 99-104.

Saiki, K. y Yoshida, Y., 1999, A new Bennettitalean trunk with unilacunar five-trace nodal structure from the upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *American Journal of Botany* 86(3): 326-332 .

Salgado-Ugarte, I. H., Shimizu, M. and Taniuchi, T., 1997, Nonparametric assessment of multimodality for univariate data, *Stata Technical Bulletin.*, 38:27-35.

Salgado-Ugarte, I. H., Shimizu, M., Taniuchi, T. and Matsushita, K., 2002, Nonparametric assessment of multimodality for size frequency distributions, *Asian Fisheries Science* 15: 295:303.

Salgado-Ugarte, I. H., Gómez-Márquez, J. L. y Peña-Mendoza, B., 2005, Métodos actualizados para análisis de datos biológicos-pesqueros, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (Universidad Nacional Autónoma de México), pp 240.

Sanvicente-Anorve, L., Salgado-Ugarte, I. H. and Castillo-Rivera, L., 2003, The use of kernel density estimators to analyze length-frequency distributions of fish larvae, in I. H. Browman and A. B. Skiftesvik (Eds.), *The Big Fish Bang: Proceeding of the 26 th Annual Larval Fish Conference*. Intitute of Marine Research Bergen, Norway, pp 419-430.

Sarg, J. F., 1981, Petrology of the carbonate-evaporite facies transsition of the seven Rivers Formation, 51:1 pp 73-96.

Schreiber, L. y Kerstiens, G., 2006, Preface to surviving in a hostile enviroment: barrier properties of cuticles and periderms, *Journal of Experimental Botany* 57 (11).

Sedlock, R., Ortega-Gutiérrez, F., y Speed, C. R., 1993, Tectonostratigraphic terranes and Tectonic Evolution of Mexico: Geological Society of America, Special Paper 278, Boulder, Colorado, 153.

Seward, A. C., 1917, *Fossil plants*: Cambridge, University press, v. 3, Pp. 656-657.

Sherman, D. J., 1966, Origin of marine evaporites by diagenesis. *Inst. Mining. Met. Trans.* pp 2208-215.

Silva-Pineda, A., 1969, Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecamatlán, Puebla Universidad Nacional Autónoma de México. México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana* 27 (1), 1-76.

Silva-Pineda, A., 1970, Plantas fósiles del Jurásico Medio de la región de Tezoatlán, Oaxaca; México, D. F. Sociedad Geológica Mexicana, Libro Guía México-Oaxaca, pp 129-143.

Silva-Pineda, A., 1978a, Paleobotánica del Jurásico de México: *Paleontología Mexicana*, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 44, pp 1-16.

Silva-Pineda, A., 1978b, Revisión taxonómica y tipificación de las plantas jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de El Consuelo, Oaxaca: *Paleontología Mexicana*, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 49, pp 103.

Silva Pineda, A., 1984, Revisión taxonómica y tipificación de las plantas jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de El Consuelo Oaxaca: *Paleontología Mexicana* 49, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp 103.

Sneath, P. H. A. y Sokal. R. R., 1973, *Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification*, W. H. Freeman, San Francisco.

Spalletti, L. A., Artabe, A., Morel, E. M. y Brea, M., 1999, Biozonación paleoflorística y cronoestratigrafía del Triásico Argentino. *Ameghiniana* 36 (4): 419 -451.

Sporne, K. R., 1974, The morphology of gymnosperms. Hutchinson-Co. Ltd., London,

Talavera-Mendoza, O., Ruiz, J., Gehrels, G. E., Meza-Figueroa, D. M., Vega-Granillo, R. y Campa-Uranga, M. F., 2005, U-Pb geochronology of the Acatlán Complex and implications for the Paleozoic paleogeography and tectonic evolution of southern Mexico: *Earth and Planetary Science Letters*, vol. 235, 682-699.

Taylor, T. N., y Taylor, L., 1993, The Biology and evolution of fossil plants. Prentice Hall, New jersey. P. 982

Thakur, P., 1990, Different physiological responses of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars to drought., *Acta Physiologiae Plantarum*, 12:175-182.

Thomas, H. H., 1913, The fossil flora of the Cleveland District of Yorkshire: I. The flora of the Marske Quarry, *Journal of Geology Society*, London, 69: 223-251.

Vakhrameev, V.A., 1987, Climates and the distribution of some gymnosperms in Asia during the Jurassic and Cretaceous: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 51, pp 205-212.

Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A, 2008. The Jurassic fossil plant record of the UK area . *Proceedings of the Geologists' Association*, 119, pp 59–72.

Velasco-de León, M. P., 1999, Estudio paleocológico de una comunidad del Terciario en el estado de Puebla: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis doctoral, 120 pp.

Velasco-de León, M. P., Silva Pineda, A. y Flores-Camargo, D., 2007, La presencia de *Brachyphyllum?* en la Formación Tecomazuchil del Jurásico Medio de México, en: III Simposio Argentino Jurásico y sus límites, Libro de Resúmenes. Mendoza, Argentina

Velasco-de León, M. P. y Guerrero Arévalo, I. D., 2011, Análisis Tafonómico y sedimentológico de Barranca de la mina, Tecamatlán, Puebla (resumen), Reunión anual de la Unión Geofísica Mexicana., Guadalajara, México pp. 23-24.

Villanueva V. U., 2012, Reporte preliminar: presencia de micro y microfósiles de Filicales, Conglomerado Cualac, Guerrero Jornadas paleontológicas Chiapas octubre pp 17-20.

Vovides, A. P., 2000, "México: segundo lugar mundial en diversidad de cícadas." *Biodiversitas* 6(31): 6-10.

Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A., González-Astorga, J., González, D., Gregory, T., Chemnick, J. C., Iglesias, J., Octavio-Aguilar, P., Avendaño, S., Bárcenas, C. y Salas-Morales, S., 2003, An outline of our current knowledge on Mexican cycads (Zamiaceae, Cycadales), *Current Topics in Plant Biology*, vol. 4:159-174.

Vovides, A.P., Avendaño Reyes S., Pérez-Farrera M.A., González Astorga J.A. 2008. A New Species of *Ceratozamia* (Cycadales, Zamiaceae) from Veracruz, Mexico. *Novon*. 18: 109-114, 2008-10047.

Vovides, A.P., Pérez-Farrera M.A., Iglesias Delfín C.G. 2010. Cycad propagation by rural nurseries in Mexico as an alternative conservation strategy: 20 years on. *Kew Bulletin*. 65: 603-611 [2011-10165]

Wagner, P., Fürstner, R., Barthlott. W., y Neinhuis, C., 2003, Quantitative assessment to the structural basis of water repellency in natural and technical surfaces, *Journal Experimental Botany* 54:1-9.

Walter, H., 1985, *Vegetation of the earth and ecological systems of the geobiosphere* (3rd ed.) New York, Springer-Verlag, pp 318.

Wang, Y., G. Guignard, F. Thévenard, D. Dilcher, G. Barale, V. Mosbrugger, X. Yang y S. Mei, 2005, Cuticular anatomy of *Sphenobaiera huangii* (Ginkgoales)

from the Lower Jurassic of Hubei, China. *American Journal of Botany* 92(4): 709-721.

Wang Zi-Qiang, 1996, Past global floristic changes: the Permian-great Eurasian floral interchange. *Paleontology* 39 (1): 189-217.

Wang Zi-Qiang, 1991, Advances on the Permo-Triassic Lycopods in North China. I. An Isoetes from the Mid-Triassic in Northern Shaanxi Province. *Paleontographia B* 222: 1-30.

Watson, J., Sincock, C.A., 1992. Bennettitales of the English Wealden. Monograph of the Palaeontographical Society, pp. 1-228

Weber, R., 2008, *Phlebopteris* (Matoniaceae) en el Triásico y Jurásico de México, in Weber, Reinhard, ed., *Plantas triásicas y jurásicas de México*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 115, Parte 2, p. 85-115

Weber, R. y Cevallos-Ferris, S. R. S., 1994, Perfil actual y perspectivas de la paleobotánica en México, *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 55:141-148.

Welles, J. M., and Norman J. M., 1991, Instrumental for indirect measurement of canopy architecture, *Agron. J.* 83, 818-825. 1965.

Whitelock, L. M., 2002, *The cycads*, Timber Press. Oregon, OR, USA. 374.

Wieland, G. R., 1914–1916, La Flora Liásica de la Mixteca Alta: *Boletín del Instituto Geológico de México* 31, 1–165.

Willis, K. J. y McElwain. J. C., 2002, *The evolution of plants*: Oxford, 152-155.

Williams, H. y Hatcher, R. D., 1982, Suspect terranes and accretionary history of the Appalachian orogen: *Geology*, 10, 530-536.

Wolfe, J. A., 1967, Climatic changes recorded by Tertiary land floras in northwestern North America. In K. Hastai, (ed). Tertiary Correlation and climatic changes in the Pacific: Tokyo, Sasaki Printing and Publishing.

Wolfe, J. A., 1968, paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the northern hemisphere, *American Scientist*. 66:694-703.

Wolfe, J. A., 1969, Paleogene from the gulf of Alaska region U. S. Geological Survey Late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:264-279.

Wolfe, J. A., 1971, Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 9, 27-57.

Wolfe, J., 1985, Distribution of major vegetational types during the Tertiary. In *The carbon Cycle and Atmospheric CO<sub>2</sub>: Natural variations Archean to Present*, American Geophysical Union Monograph 32, (ed). E. T. Sundquist y W. S. Broecker, Washington, DC: American Geophysical Union.

Yañez, E. L., 2006, *Las Cycadas "Biología y conservación en México"*, Universidad Autónoma de Chapingo, México.

Ziegler, A. M., Parris, J., Ping, E. D., Gyllenhaal, D. B., Rowley, J. T., Parrish, N., Shangyou, A., Beker, L. and Hulver, M., 1993, Early Mesozoic Phytogeography and Climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*, 341, 297-305.

Ziegler, A. M. Rees, P.M., Rowley, D.B. Bekker, A., Qink Li and Hulver, M.L. 1996, Mesozoic assembly of Asia: constraints from the fossil flora, tectonics and paleomagnetism, in Yin, A, and Harrison, M, eds *The tectonic Evolution of Asia*: Cambridge, Cambridge University Press, pp 371-400

**Apéndice I.** (presencia-ausencia) de las especies reportadas para las formaciones del Terreno Mixteco.

ESPECIES	GRUPO TECOCOYUNCA	ROSARIO	OTLALTEPEC	TECOMAZUCHIL	ZORRILLO- TABERNA
<i>Nilssonia pterophylloides</i>	0	0	0	1	0
<i>Pseudoctenis sp</i>	0	0	0	1	1
<i>Pseudoctenis lanei</i>	0	1	0	0	1
<i>Taeniopteris oaxacensis</i>	0	1	0	0	0
<i>Taeniopteris orovillensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Anomozamites sp cf angustifolium</i>	0	1	0	0	1
<i>Anomozamites triangularis</i>	0	1	0	0	1
<i>Anomozamites sp cf intermedium</i>	0	0	0	0	1
<i>Anomozamites sp</i>	0	1	0	1	0
<i>Otozamites hespera</i>	1	1	1	1	1
<i>Otozamites mandelslohi</i>	1	1	1	0	0
<i>Otozamites obtusus</i>	1	0	0	1	1
<i>Otozamites sp cf cardiopteris</i>	1	0	0	0	1
<i>Otozamites sp</i>	1	1	1	1	1
<i>Ptillophyllum acutifolium</i>	1	1	1	1	1
<i>Ptillophyllum cutchense</i>	1	0	1	1	1
<i>Ptillophyllum pulcherrium</i>	1	0	0	1	1
<i>Ptillophyllum sp</i>	1	0	1	1	1
<i>Pterophyllum nathorstii</i>	1	0	0	1	1
<i>Pterophyllum cf. P. munsterii</i>	1	1	1	1	0
<i>Pterophyllum sp</i>	1	1	1	1	0
<i>Zamites diquiyui</i>	1	1	0	0	0
<i>Zamites feneonis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites lucerensis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites oaxacensis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites tribulosus</i>	1	1	0	1	1
<i>Zamites truncatus</i>	0	0	0	1	0
<i>Zamites sp 1</i>	1	1	1	1	0
<i>Zamites sp 2</i>	1	0	1	0	0
<i>Zamites sp3</i>	0	0	1	0	1

Estudio Paleoecológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

<i>Weltrichia ayuquilana</i>	0	0	0	1	0
<i>Weltrichia microdigitata</i>	0	1	0	0	0
<i>Weltrichia mixtequensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Williamsonia cuauhtemoci</i>	0	1	0	0	0
<i>Williamsonia diquiyui</i>	0	0	0	1	1
<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	1	1	1	0	0
<i>Williamsonia nathorstii</i>	1	1	0	0	0
<i>Williamsonia netzahualcoyotlii</i>	1	1	1	1	1
<i>Williamsonia oligosperma</i>	0	0	0	1	0
<i>Williamsonia oaxacensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Williamsonia sp</i>	1	0	1	1	1
<i>Williamsonia tlazeoltolt</i>	0	1	1	1	0
<i>Brachyphyllum sp1</i>	1	0	1	1	0
<i>Brachyphyllum sp2</i>	0	0	1	0	0
<i>Brachyphyllum sp3</i>	0	0	1	0	0
<i>Elatoclauds sp</i>	0	0	0	0	1
<i>Podozamites sp cf kidstoni</i>	0	0	0	1	1
<i>Pelourdea</i>	1	0	1	1	1
<i>Neoggeratiopsis hislopii</i>	0	1	1	0	1
<i>Perezlaria oaxacensis</i>	0	1	0	0	0
<i>Sagenopteris goepertiana</i>	0	0	0	1	0
<i>Sagenpteris sp</i>	0	0	0	0	1
<i>Ginkgodium sp cf nathorstii</i>	0	0	0	0	1
<i>Ginkgodium sp 2</i>	0	0	0	0	1
<i>Gingkgoites</i>	0	0	0	0	1
<i>Baiera sp</i>	1	0	0	0	1
<i>Sphenobaiera sp cf. argentinae</i>	0	0	0	0	1
<i>Sphenobaiera sp</i>	1	1	0	1	1
<i>Mexiglossa varia</i>	1	1	1	1	1
<i>Trigonocarpus oaxacensis</i>	0	1	0	1	1

Estudio Paleoecológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

<i>Cycadolepis mexicana</i>	0	1	1	0	0
<i>Equisetum rajmahalensis</i>	1	1	1	1	0
<i>Equisetum sp</i>	0	0	0	0	1
<i>Cladophlebis browniana</i>	1	1	0	1	0
<i>Cladophlebis denticulada</i>	0	0	0	0	0
<i>Cladophlebis exiliformis</i>	0	0	0	1	1
<i>Coniopteris weberii</i>	1	1	0	0	0
<i>Coniopteris arguta</i>	0	1	0	0	0
<i>Coniopteris hymenophylloides</i>	0	0	0	0	0
<i>Phlebopteris sp</i>	0	0	0	0	0
<i>Piazopteris sp</i>	0	0	0	1	0
<i>Piazopteris branneri</i>	0	1	0	0	1
<i>Gonatosorus spp</i>	0	0	0	1	0
<i>Gonatosorus nathorstii</i>	1	1	0	0	0
<i>Todaites</i>	0	0	1	0	0
Morfotipo 1	0	0	0	1	0
Morfotipo 2	0	0	0	1	0
Morfotipo 3	0	0	0	1	0
Morfotipo 4	1	0	0	1	0
Morfotipo 5	0	0	0	1	0
Morfotipo 6	0	0	0	1	0
Morfotipo 7	0	0	0	0	1
Morfotipo 8	0	0	0	0	1
Morfotipo 9	0	0	0	1	0
Morfotipo11	0	0	0	1	0
Morfotipo 12	0	0	0	1	0
Morfotipo RÑ1	0	0	0	0	1
Morfotipo RÑ2	0	0	0	0	1

**Apéndice II.** Matriz Básica de datos (presencia-ausencia) de las especies de gimnospermas reportadas para las formaciones del Terreno Mixteco.

Especies	Grupo Tecocoyunca	Rosario	Otlaltepec	Tecomazuchil	Zorrillo-Taberna
<i>Nilssonia pterophylloides</i>	0	0	0	1	0
<i>Pseudoctenis sp</i>	0	0	0	1	1
<i>Pseudoctenis lanei</i>	0	1	0	0	1
<i>Taeniopteris oaxacensis</i>	0	1	0	0	0
<i>Taeniopteris orovillensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Anomozamites sp cf angustifolium</i>	0	1	0	0	1
<i>Anomozamites triangularis</i>	0	1	0	0	1
<i>Anomozamites sp cf intermedium</i>	0	0	0	0	1
<i>Anomozamites sp</i>	0	1	0	1	0
<i>Otozamites hespera</i>	1	1	1	1	1
<i>Otozamites mandelslohi</i>	1	1	1	0	0
<i>Otozamites obtusus</i>	1	0	0	1	1
<i>Otozamites sp cf cardiopteris</i>	1	0	0	0	1
<i>Otozamites sp</i>	1	1	1	1	1
<i>Ptillophyllum acutifolium</i>	1	1	0	1	1
<i>Ptillophyllum cutchense</i>	1	0	1	1	1
<i>Ptillophyllum pulcherrium</i>	1	0	0	1	1
<i>Ptillophyllum sp</i>	1	0	1	1	1
<i>Pterophyllum nathorstii</i>	1	0	0	1	1
<i>Pterophyllum cf. P.munsterii</i>	1	1	0	1	0
<i>Pterophyllum sp</i>	1	1	1	1	0
<i>Zamites diquiyui</i>	1	1	0	0	0
<i>Zamites feneonis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites lucerensis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites oaxacensis</i>	1	1	1	1	1
<i>Zamites tribulosus</i>	1	1	0	1	1
<i>Zamites truncatus</i>	0	0	0	1	0
<i>Zamites sp 1</i>	1	1	1	1	0
<i>Zamites sp 2</i>	1	0	1	0	0
<i>Zamites sp3</i>	0	0	1	0	1
<i>Weltrichia ayuquilana</i>	0	0	0	1	0
<i>Weltrichia microdigitata</i>	0	1	0	0	0

Estudio Paleocológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

<i>Weltrichia mixtequensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Williamsonia cuauhtemoci</i>	0	1	0	0	0
<i>Williamsonia diquiyui</i>	0	0	0	1	1
<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	1	1	1	0	0
<i>Williamsonia nathorstii</i>	1	1	0	0	0
<i>Williamsonia netzahualcoyotlii</i>	1	1	1	1	1
<i>Williamsonia oligosperma</i>	0	0	0	1	0
<i>Williamsonia oaxacensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Williamsonia sp</i>	1	0	1	1	1
<i>Williamsonia tlazeoltolt</i>	0	1	1	1	0
<i>Brachyphyllum velascoi</i>	0	0	1	0	0
<i>Brachyphyllum sp1</i>	1	0	1	1	0
<i>Brachyphyllum sp2</i>	0	0	1	0	0
<i>Brachyphyllum sp3</i>	0	0	1	0	0
<i>Elatoclauds sp</i>	0	0	0	0	1
<i>Podozamites sp cf kidstoni</i>	0	0	0	1	1
<i>Pelourdea</i>	1	0	1	1	1
<i>Neoggeratiopsis hislopii</i>	0	1	1	0	1
<i>Perezlaria oaxacensis</i>	0	1	0	0	0
<i>Sagenopteris goepertiana</i>	0	0	0	1	0
<i>Sagenpteris sp</i>	0	0	0	0	1
<i>Ginkgodium sp cf nathorstii</i>	0	0	0	0	1
<i>Ginkgodium sp 2</i>	0	0	0	0	1
<i>Gingkgoites</i>	0	0	0	0	1
<i>Baiera sp</i>	1	0	0	0	1
<i>Sphenobaiera sp cf. argentinae</i>	0	0	0	0	1
<i>Sphenobaiera sp</i>	1	1	0	1	1
<i>Mexiglossa varia</i>	1	1	1	1	1
<i>Trigonocarpus oxacensis</i>	0	1	0	1	1
<i>Cycadolepis mexicana</i>	0	1	1	0	0

### Apéndice III. Sistemática Paleobotánica

<b>División</b>	<b>Sphenophyta</b>
<b>Clase</b>	<b>Articulatae</b>
<b>Orden</b>	<b>Equisetales</b>
<b>Familia</b>	<b>Equisetaceae</b>
<b>Género</b>	<b><i>Equisetum</i></b> Linneo 1793

***Equisetum rajmahalensis*** Oldham y Morris, Person

(Lámina 3 Fig.f)

**Descripción:** Fragmentos de tallos conservados como impresiones, donde se observan los nudos y parte de los entrenudos, en los nudos se encuentran las vainas foliares. Presentan de 15 a 10 costillas, No presentan hojas ni ramificaciones.

**Dimensiones:** El fragmento más grande mide XXX de largo por xx-xx mm de ancho. Las hojas miden de 20 a 25mm de largo por xx mm. de ancho.

**Material:** CFZ-R 69, CFZ-R 71, CFZ-R 72, CFZ-R 88 y CFZ-R 120.

**Formaciones:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W)

***Equisetum* sp.**

(Lámina 3 Fig.g)

**Descripción:** Impresiones y compresiones carbonosas de tallos donde se observan los nudos, no se presentan ramificaciones, hojas o entrenudos. El número de costillas por cm<sup>2</sup> varía entre los ejemplares de cada formación, aunque el mayor número se contabilizó en los ejemplares de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada con 23 costillas por cm<sup>2</sup>.

**Dimensiones:** Los fragmentos medidos. El fragmento más grande mide 90 cm de largo por 81 mm de ancho.

**Material:** CFZ- GT20, CFZ- GT23, CFZ- GT 104CFZ- GT 139, CFZ- GT140, CFZ- GT141, CFZ- GT142, CFZ- GT143, CFZ- GT 145, CFZ- GT148, CFZ- GT149, CFZ- GT152, CFZ- GT 155, CFZ- GT165, CFZ- GT 251, CFZ- GT 319, CFZ-Zt 7, CFZ-Zt 26, CFZ-Zt 31, CFZ-Zt 37, CFZ-Zt 38, CFZ-Zt 39, CFZ-Zt 124, CFZ-Zt 170, CFZ-Zt 205, CFZ-Zt 212, CFZ-Zt 215, CFZ-Zt 218, CFZ-Zt 222 y CFZ-Zt 287, CFZ-Tz 29, CFZ-Tz 30.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W y 18° 05' 30" N y 98° 87' W).

**División** Pterophyta  
**Clase** Filicopsida  
**Orden** Filicales  
**Familia** Dicksoniaceae  
**Genero** *Cladophlebis*

***Cladophlebis exiliformis*** (Geyler) Oishi

(Lámina 1 Fig. a y b)

**Descripción:** Fragmentos de pinnas estériles y aisladas que presentan raquis estriado longitudinalmente. Pinnulas pinnatífidas, subopuesta en ángulos de 54° a 89°, ápice redondeado, margen entero, venación al menos tres veces bifurcada en ángulos primarios de 36° a 67° y secundarios de 34° a 73°.

**Dimensiones:** Fragmentos de pinnas, el ancho del raquis secundario de 0.05 a 0.1 cm. Pinna de 2.2 a 5 cm de longitud y de 0.7 a 2.5 cm de ancho. Pinnulas de 0.4 a 1.5 cm de longitud y de 0.08 a 0.3 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Tz 71, CFZ-Tz 71, CFZ-Tz 69, CFZ-Tz 88, CFZ-Tz 120, CFZ-Zt 38, CFZ-Zt 88, CFZ-Zt 197, CFZ-Zt 203, CFZ-Zt 236, CFZ-Zt 272.

**Formaciones:** Formación Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W y 18° 05' 30" N y 98° 87' W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Género** *Gonatosorus* Raciborski

***Gonatosorus nathorstii*** Raciborski

(Lámina 1 Fig. c y d)

**Descripción:** Fragmentos de pinnas fértiles y estériles, en su mayoría fértiles, raquis estriado longitudinalmente. Pinas subopuestas, que se insertan al raquis en ángulos de 75°; pínulas pinnatífidas dispuestas al raquis de forma opuesta a subopuesta en ángulos de 35° a 60°, ápice redondeado, margen cercenado, venación bifurcada en ángulos primarios de 38° a 48°. Las pínulas fértiles presentan un solo soro elongado en el centro de la base de cada pínula.

**Dimensiones:** Raquis primario de 0.082 a 0.15 cm de ancho, raquis secundario de 0.01 a 0.05 cm de ancho. Pinnas de 1.4 a 2.2 cm de longitud y de 0.2 a 0.9 cm de ancho. Pínulas de 0.2 a 0.5 cm de longitud y de 0.1 a 0.2 cm de ancho. Soros de 0.084 a 0.168 cm de longitud y de 0.05 a 0.1 cm de ancho.

**Material:** CFZ-R32 y CFZ-Tz151.

**Formaciones:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

**Familia** Matoniaceae

**Genero** *Piazopteris* Lorch

***Piazopteris branneri* (White) Lorch**

(Lámina 1 Fig. e y f)

**Descripción:** Fragmentos de pinnas estériles, raquis estriado longitudinalmente, debido a la fragmentación no se observa la inserción de las pinas al raquis. Pínulas pinnatífidas, dispuestas al raquis de forma subopuesta, ápice redondeado, margen entero, venación bifurcada en ángulos primarios de 60° a 69° y secundarios de 32° a 60°.

**Dimensiones:** Ancho del raquis secundario de 0.052 a 0.118 cm. Pinnas de 2 a 5 cm de longitud y de 1 a 2 cm de ancho. Pínulas de 0.9 a 1.5 cm de longitud y de 0.16 a 0.3 cm de ancho.

**Material:** CFZ-R 15, CFZ-R 40 CFZ-Tz 53, CFZ-Tz 128, CFZ-Zt 12, CFZ-Zt 14, CFZ-Zt 38, CFZ-Zt 53, CFZ-Zt 128, CFZ-Zt 178, CFZ-Zt 188, CFZ-Zt 196, CFZ-Zt 198, CFZ-Zt 200, CFZ-Zt 216, CFZ-Zt 235, CFZ-Zt 237, CFZ-Zt 239, CFZ-Zt 241, CFZ-Zt 242, CFZ-Zt 243, CFZ-Zt 244, CFZ-Zt 269, CFZ-Zt 273, CFZ-Zt 276, CFZ-Zt 278, CFZ-Zt 280, CFZ-Zt 281, CFZ-Zt 291.

**Formaciones:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W), Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Familia** Gleicheniaceae

**Genero** *Sphenopteris* (Brongniart) Sternberg

***Sphenopteris (Ruffordia) cf. geopperti*** Dunker

(Lámina 1, Fig. g)

**Descripción:** Pinnas estériles al menos tripinadas (tres veces divididas), el raquis no presenta estrías. Pínulas pinnatífidas, dispuestas al raquis de forma alterna en ángulos de 30° a 50°, ápice agudo, margen entero, venación bifurcada en ángulos primarios de 26.8° a 32° y secundarios de 41° a 53°.

**Dimensiones:** Ancho del raquis secundario de 0.1 cm. Pinnas de 4 a 4.5 cm de longitud y de 2 cm a 2.5 cm de ancho. Pínulas de 1 cm de longitud y de 0.3 cm de ancho.

**Material:** CFZ-R 130 y CFZ-R 161.

**Formaciones:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W).

### ***Phlebopteris* sp.**

**Descripción:** Fronda incompleta, con raquis grueso, fuerte y liso, a los lados del cual se disponen las pínulas en ángulo recto. Las pinas son largas, delgadas, con ápices redondos y unidas por su base con las pínulas adyacentes. Presentan un nervio central fuerte, que recorre todo el largo de la pínula, se bifurca y forma una red.

**Dimensiones:** Los fragmentos de pina piden entre 6.5 y 5.5 cm de largo por 10 y 12 centímetros de ancho, el raquis mide entre 0.3 y 0.4 cm de espesor y las pínulas llegan a medir hasta 5.7 cm de largo y 0.7 cm de ancho.

**Material:** CFZ-CC 253

**Formación:** Grupo Tecocoyunca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W).

### ***Coniopteris arguta* Lindley y Hutton**

**Descripción:** Frondas y pinas incompletas, las pínulas presentan margen lobulado y ápices redondos, forma oblonga, ligeramente ensanchadas hacia el ápice, vena central delgada, de la cual nace la venación secundaria, Las pínulas se insertan al raquis de manera alterna con ángulos de 50° a 55°. Raquis delgado con estrías longitudinales.

**Dimensiones:** Las pinas incompletas miden entre 6 y 7 cm de largo y 2.0 y 2.5 cm de ancho. Las pínulas miden 1 cm de longitud y de 0.2 a 0.3 cm de ancho. El raquis tiene un espesor de 0.1 cm.

**Material:** CFZ-R 128, CFZ-R 134, CFZ-Tz 1, CFZ-Tz 2, CFZ-Tz 3, CFZ-Tz 109, CFZ-Tz 117, CFZ-Tz 118 y CFZ-Tz 119.

**Formación:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### ***Coniopteris hymenophylloides*** Brongniart

**Descripción:** Hojas incompletas, las pinas primarias se distribuyen a través de un raquis delgado de manera alterna formando ángulos de 50° a 60°. Las pinas secundarias al igual que las pínulas se insertan al raquis en forma opuesta o subopuesta con ángulos de 60° a 65°, presentan un raquis muy delgado y con estrías longitudinales. Las pínulas se adelgazan hacia el ápice y ensanchan hacia la base, tienen margen dividido y formando pequeños lóbulos, ápice lobulado, vena media a partir de la cual se ramifican venas más delgadas

**Dimensiones:** Las pinas primarias miden 13 cm de largo y 6 cm de ancho de ancho. Las pinas secundarias tienen una longitud de 6.5 cm y una anchura de 1.5 cm. La longitud de las pínulas es de 1 cm y el anch es de 0.3 cm. El raquis principal tiene una longitud de 18 cm. y un espesor de 0.3 cm, mientras que el secundario mide solo 0.1 cm de ancho.

**Material:** CFZ-R 60, CFZ-R 61, CFZ-Tz 44, CFZ-Tz 51 y CFZ-Tz 121.

**Formación:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### ***Cladophlebis brownian*** (Dunker) Seward

**Descripción:** Pinas y pínulas incompletas. Las pinas secundarias y pínulas dispuestas en forma opuesta o subopuesta a lo largo del raquis. Las primeras se insertan a un raquis delgado y estriado longitudinalmente con ángulos de 35° a 45°, mientras que las pínulas forman ángulos de 45° con el raquis, tienen margen lobulado, se ensanchan hacia la base y se van adelgazando conforme se acercan al ápice. Vena media bien marcada que nace del raquis secundario y se extiende a lo largo de toda la pina.

**Dimensiones:** Las pinas primarias miden 10 cm de largo por 3.5 cm de ancho, las pinas secundarias a su vez tienen una longitud de 1.3 a 2.3 cm de largo y de 0.4 a 0.5 cm de ancho. Las pínulas miden de 0.4 a 0.7 cm de longitud y 0.1 a 0.2 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Tz 68, CFZ-Tz 70 y CFZ-Tz 98

**Formaciones:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### **Morfoespecie 1**

(Lámina 1. Fig.)

**Descripción:** fronda al menos bipinnada, raquis primario y secundario sin estrías. Pinnas opuestas en ángulos de 60°; pinnulas pinnatífidas, dispuestas en forma subopuesta con ángulos de 51°, ápice redondeado, margen entero, venación libre con ángulos de 38°. No hay presencia de pinnulas fértiles.

**Dimensiones:** El raquis primario presenta 0.111 cm de ancho y el raquis secundario 0.026 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 2.53 cm y 0.73 cm de ancho, mientras que las pínulas alcanzan 0.457 cm de longitud y 0.444 cm de ancho.

**Material:** CFZ- GT 2, CFZ- GT 19, CFZ- GT 23, CFZ- GT 32, CFZ- GT 51, CFZ- GT 53, CFZ- GT 73, CFZ- GT 77, CFZ- GT 104, CFZ- GT 113, CFZ- GT 138, CFZ- GT 220, CFZ- GT 377 y CFZ-Tz32.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W) y Formación Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### **Morfoespecie 2**

(Lámina 1 Fig. h)

**Descripción:** Fragmento de pinnas fértiles, se observa únicamente la presencia del raquis secundario, el cual no presenta estrías. El arreglo de las pinnas es alterno; pínulas pinnatífidas, dispuestas al raquis de forma subopuesta en ángulos de 47°, ápice redondeado, margen ligeramente cercenado, venación libre en ángulos de 36°. Las pínulas fértiles presentan en promedio diez soros redondos dispuestos cerca de la vena media, a lo largo de toda la pínula.

**Dimensiones:** Raquis secundario de 0.027 cm de ancho. Pinnas de 1.5 cm de longitud y de 0.7 cm de ancho. Pinulas de 0.365 cm de longitud y de 0.11 cm de ancho. Soros de 0.012 x 0.012 cm.

**Material:** CFZ- GT 22, CFZ- GT 64, CFZ- GT 74, CFZ- GT154, CFZ- GT 205, CFZ- GT 215, CFZ- GT 216, CFZ- GT 217, CFZ- GT 218, CFZ- GT 219, CFZ- GT 231, CFZ- GT 232, CFZ- GT 233, CFZ- GT 234, CFZ- GT 237, CFZ- GT 238, CFZ- GT 239, CFZ- GT 241, CFZ- GT 242, CFZ- GT243, CFZ- GT 246, CFZ- GT255, CFZ- GT 259, CFZ- GT 262, CFZ- GT 268, CFZ- GT 372 y CFZ-Tz 52.

**Formación:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### **Morfoespecie 3**

(Lamina 2. Fig. a)

**Descripción:** Laminas al menos bipinnadas. Fragmentos de pinnas fértiles y estériles, raquis estriado longitudinalmente. Pinnas de opuestas a alternas en ángulos de 50°; pínulas pinnatífidas, dispuestas al raquis de forma subopuesta en

ángulos de 45° a 84°, ápice agudo, margen entero, venación libre en ángulos de 33° a 70°. Las pínulas fértiles presentan de 16 a 18 soros redondos dispuestos cerca de la vena, a lo largo de toda la pínula.

**Dimensiones:** Raquis primario de 0.018 a 0.26 cm de ancho, raquis secundario de 0.008 a 0.6 cm de ancho. Pinnas de 1.4 a 2.8 cm de longitud y de 0.4 a 0.6 cm de ancho. Pínulas de 0.2 a 0.5 cm de longitud y de 0.05 a 0.17 cm de ancho. Soros de 0.02 x 0.02 cm.

**Material:** CFZ- GT 29, CFZ- GT 41 CFZ-Tz114, CFZ-Tz128, CFZ-Tz149, CFZ-Tz138 y CFZ-Tz129.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W) y Tecomazuchil, (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

#### **Morfoespecie 4**

(Lamina 2. Fig. c)

**Descripción:** Lámina al menos bipinada, raquis primario y secundario presenta estrías longitudinales. Pinnas alternas en ángulos de 52°; pínulas pinnatífidas, dispuestas en forma subopuesta con ángulos de 55° a 56°, ápice redondeado, margen entero, venación libre con ángulos de 38° a 41°. No hay presencia de pínulas fértiles.

**Dimensiones:** El raquis primario presenta 0.143 cm de ancho y el raquis secundario 0.023 a 0.056 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 2.3 y 0.5 cm de ancho, mientras que las pínulas alcanzan de 0.3 a 0.5 cm de longitud y 0.1 cm de ancho.

**Material:** CFZ- GT 56, CFZ-Tz122 y CFZ-Tz150.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### **Morfoespecie 5**

(Lámina 2 Fig. d)

**Descripción:** Pinna al menos bipinada, raquis estriado, posición de las pinnas alternas. Pínulas opuestas en ángulos de  $34.23^\circ$ , pinnatífidas, margen entero, ápice redondeado, venación libre en ángulos de  $41.62^\circ$ . Las pínulas fértiles presentan aproximadamente 22 soros elongados por pínula, dispuestos a lo largo de toda la pínula, pero cerca del margen.

**Dimensiones:** No hay presencia del raquis primario, raquis secundario de 0.079 cm de ancho, pinnas de 1.95 cm de longitud y de 0.56 cm de ancho; pinnulas de 0.309 cm de longitud y de 0.096 cm de ancho. Los soros tienen en promedio una longitud de 0.018 cm y 0.015 cm de ancho.

**Material:** CFZ- GT 166, CFZ- GT 205 y CFZ-Tz152.

**Formación:** Grupo Tecocoyuca ( $17^\circ 35' 54''$ N y  $98^\circ 44' 35.9''$ W) y Tecomazuchil ( $17^\circ 57' 1''$  N y  $97^\circ 57' 28.5''$  W).

### **Morfoespecie 6**

(Lámina 2 Fig. e)

**Descripción:** Frondas al menos bipinnada, con pinas fértiles y estériles, raquis primario y secundario con estrías longitudinales. Pinnas alternas en ángulos de  $48^\circ$ ; pínulas pinnatífidas, dispuestas en forma subopuesta con ángulos de  $40^\circ$  a  $66^\circ$ , ápice redondeado, margen cercenado, venación bifurcada con ángulos primarios de  $33^\circ$  a  $37^\circ$  y ángulos secundarios de  $38^\circ$  a  $41^\circ$ . Las pinnas fértiles presentan en promedio ocho soros elongados por pínula, dispuestos cerca de la vena media y a lo largo de toda la pínula.

**Dimensiones:** El raquis primario presenta 0.036 cm de ancho y el raquis secundario 0.015 a 0.058 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 1.26 cm y de 0.53 a 1.78 cm de ancho, mientras que las pínulas alcanzan de 0.362 a 1 cm de longitud y de 0.1 a 0.25 cm de ancho.

**Material:** CFZ- GT 213, CFZ-Tz70 y CFZ-Tz120.

**Formación:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### **Morfoespecie 7**

(Lámina 2. Fig. f y g)

**Descripción:** Fronda al menos bipinada, fragmentos de pinnas fértiles y estériles, raquis primario y secundario presentan estrías longitudinales. Debido a la fragmentación, en la mayoría de las pinnas no se observa la disposición de estas con el raquis, sin embargo, en tres de ellas se observa su posición subopuesta, en ángulos de 67° a 83°; pínulas pinnatífidas, dispuestas en forma opuesta a subopuesta con ángulos de 61° a 90°, ápices redondeados, margen entero, venación bifurcada con ángulos primarios de 45° a 68° y ángulos secundarios de 37° a 60°. Las pinnas fértiles presentan en promedio 13 (6 mínimo y 25 máximo) soros redondeados a lo largo de toda la pínula.

**Dimensiones:** El raquis primario presenta de 0.145 a 0.388 cm ancho y el raquis secundario de 0.042 a 0.12 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 1.3 a 8 cm y de 0.6 a 2.8 cm de ancho, mientras que las pínulas alcanzan de 0.379 a 1.35 cm de longitud y de 0.159 a 0.356 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Tz1, CFZ-Tz3, CFZ-Tz13, CFZ-Tz15, CFZ-Tz17, CFZ-Tz30, CFZ-Tz31, CFZ-Tz67, CFZ-Tz80 y CFZ-Tz110 CFZ-Zt1, CFZ-Zt3, CFZ-Zt5, CFZ-Zt9, CFZ-Zt18, CFZ-Zt19, CFZ-Zt20, CFZ-Zt22, CFZ-Zt22, CFZ-Zt23, CFZ-Zt23, CFZ-Zt23, CFZ-Zt27, CFZ-Zt29, CFZ-Zt32, CFZ-Zt42, CFZ-Zt54, CFZ-Zt54, CFZ-

Zt55, CFZ-Zt57, CFZ-Zt59, CFZ-Zt62, CFZ-Zt64, CFZ-Zt67, CFZ-Zt70, CFZ-Zt71, CFZ-Zt72, CFZ-Z103, CFZ-Z127, CFZ- GT223, CFZ- GT225, CFZ- GT 233, CFZ-GT235, CFZ- GT 236, CFZ- GT 249.

**Formaciones:** y Tecomazuchil (18° 05' 30" N y 98° 87' W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

### **Morfoespecie 8**

(Lámina 2 Fig. h)

**Descripción:** Fragmento de pinnas fértiles y estériles, raquis sin estrías. No se observa la disposición de las pinnas; pinnulas pinnatífidas, dispuestas en forma opuesta a subopuesta con ángulos de 80° a 88°, ápice redondeado, margen entero, venación bifurcada con ángulos primarios de 50° y ángulos secundarios de 30° a 55°. Las pinnas fértiles presentan 12 soros redondos cercanos a la vena media, dispuestos a lo largo de toda la pinnula.

**Dimensiones:** No hay presencia de raquis primario, el raquis secundario mide de 0.07 a 0.115 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 3.2 a 4 cm y de 1.7 a 2.2 cm de ancho, mientras que las pinnulas alcanzan de 0.758 a 1.288 cm de longitud y de 0.206 a 0.305 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Zt2 y CFZ-Zt44.

**Formación:** Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

### **Morfoespecie 9**

(Lámina 2 Fig. i)

**Descripción:** Lamina al menos bipinnada, el raquis presenta estrías longitudinales. Pinna alternas en ángulos de 60° a 67°; pinnulas pinnatisectas, dispuestas en forma alterna con ángulos de 32° a 38°, ápice agudo, margen entero,

venación bifurcada con ángulos primarios de  $41^{\circ}$  a  $57^{\circ}$  y ángulos secundarios de  $32^{\circ}$  a  $38^{\circ}$ . No hay presencia de pinnulas fértiles.

**Dimensiones:** El raquis primario presenta de 0.067 a 0.1 cm de ancho y el raquis secundario de 0.03 a 0.04 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 1.23 a 2.03 cm y de 0.43 a 0.63 cm de ancho, mientras que las pinnulas alcanzan de 0.327 a 0.44 cm de longitud y de 0.1 a 0.15 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Tz133 y CFZ-Tz135

**Formación:** Tecomazuchil ( $17^{\circ} 57' 1''$  N y  $97^{\circ} 57' 28.5''$  W).

### **Morfoespecie 10**

(Lámina 3 Fig. a)

**Descripción:** Fragmento de pinnas fértiles, raquis estriado longitudinalmente. Pinnas alternas en ángulos de  $60^{\circ}$ ; pinnulas pinnatífidas, dispuestas en forma subopuesta con ángulos de  $52^{\circ}$ , ápice redondeado, margen lobulado, venación libre con ángulos de  $26^{\circ}$ . Las pinnas fértiles presentan 13 soros elongados cercanos a la vena media y dispuestos a lo largo de toda la pinnula.

**Dimensiones:** El raquis primario presenta 0.071 cm de ancho y el raquis secundario 0.03 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 2.6 cm y 0.56 cm de ancho, mientras que las pinnulas alcanzan 0.315 cm de longitud y 0.273 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Tz39.

**Formación:** Tecomazuchil ( $17^{\circ} 57' 1''$  N y  $97^{\circ} 57' 28.5''$  W).

### **Morfoespecie 11**

(Lámina 3. Fig. b)

**Descripción:** Fragmentos de pinnas fértiles, raquis estriado longitudinalmente. Pinnas opuestas en ángulos de 60°; pinnulas pinnatífidas, dispuestas en forma alternas en ángulos de 63°, ápice redondeado, margen entero, venación reticulada con ángulos de 35°. Las pinnas fértiles presentan un solo soro elongado cerca de la vena media y dispuesto en al ápice de las pinnulas.

**Dimensiones:** El raquis primario presenta 0.065 cm de ancho y el raquis secundario 0.016 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 1.16 cm y 0.4 cm de ancho, mientras que las pinnulas alcanzan 0.3 cm de longitud y 0.36 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Tz44.

**Formación:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### **Morfoespecie 12**

(Lámina 3 Fig. c)

**Descripción:** Lámina al menos bipinada, raquis primario y secundario sin estrías. Pinnas alternas en ángulos de 60°; pínulas pinnatífidas, dispuestas en forma subopuesta con ángulos de 57°, ápice redondeado, margen entero, venación libre con ángulos de 29°. No hay presencia de pínulas fértiles.

**Dimensiones:** El raquis primario presenta 0.082 cm de ancho y el raquis secundario 0.031 cm de ancho. Las pinnas tienen en promedio una longitud de 1.46 cm y 0.3 cm de ancho, mientras que las pínulas alcanzan 0.374 cm de longitud y 0.104 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Tz124.

**Formación:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### **Morfoespecie MRN 1**

(Lámina 3, Fig. d)

**Descripción:** Fragmento de fronda, con pinas unidas al raquis en ángulos de 90°, ápice redondo. La vena media de cada pina casi alcanza el ápice, De acuerdo a la disminución en longitud de las pinas hacia un extremo, sugiere que se trata de la parte apical de una fronda.

**Dimensiones:** La fronda tiene una longitud de 1.1 cm y un ancho de 1.1 cm. Las pinas presentaron una longitud de 0.6 cm por 0.3 cm de ancho, esto en la porción basal de la misma.

**Material:** CFZ-Zt 275.

**Formación:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

### **Morfoespecie MRN2**

(Lámina 3, Fig. e)

**Descripción:** Impresiones de frondas incompletas, no presentan la parte apical, venación reticulada, que nace del raquis el cual presenta estrías longitudinales y se bifurcan hasta cuatro veces en las pinas, estas se unen entre sí en la parte media de la lámina, ápice redondo. En la parte apical termina con 3 pinas.

**Dimensiones:** Fronda de 1 cm de longitud y 1.2 cm de ancho, la pina más completa tiene 0.8 cm de longitud su ancho es de 0.2 cm. Con 9 venas por pina aproximadamente.

**Material:** CFZ-Zt 297

**Formación:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

Lámina 1.

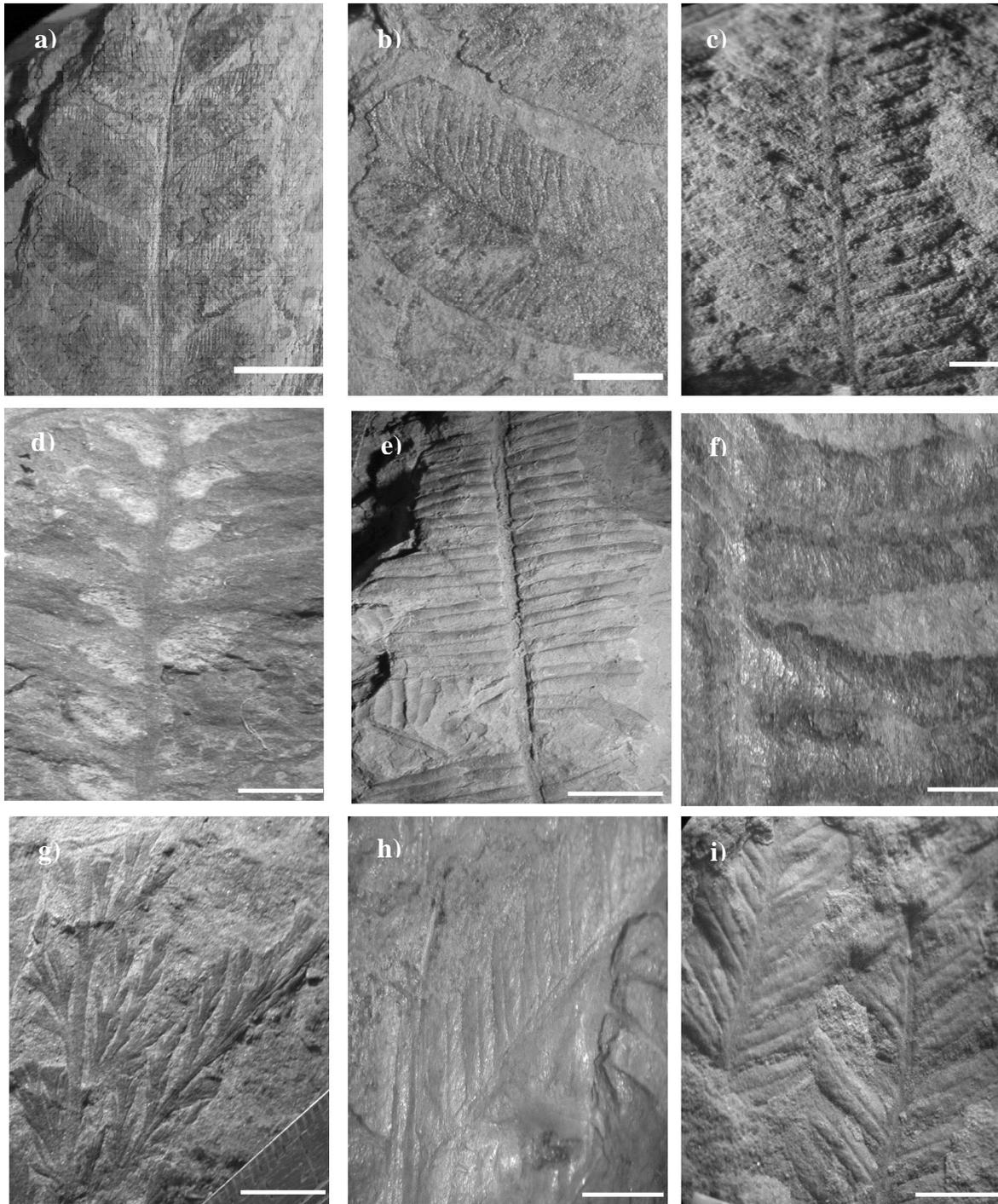


Lámina 1. a y b) *Cladophlebis exiliformis*, c y d) *Gonatosorus nathorstii*, e y f) *Piazopteris branner*, g) *Sphenopteris (Ruffordia) cf. geopperti*, h e i) Morfoespecie 2.

**Lámina 2.**

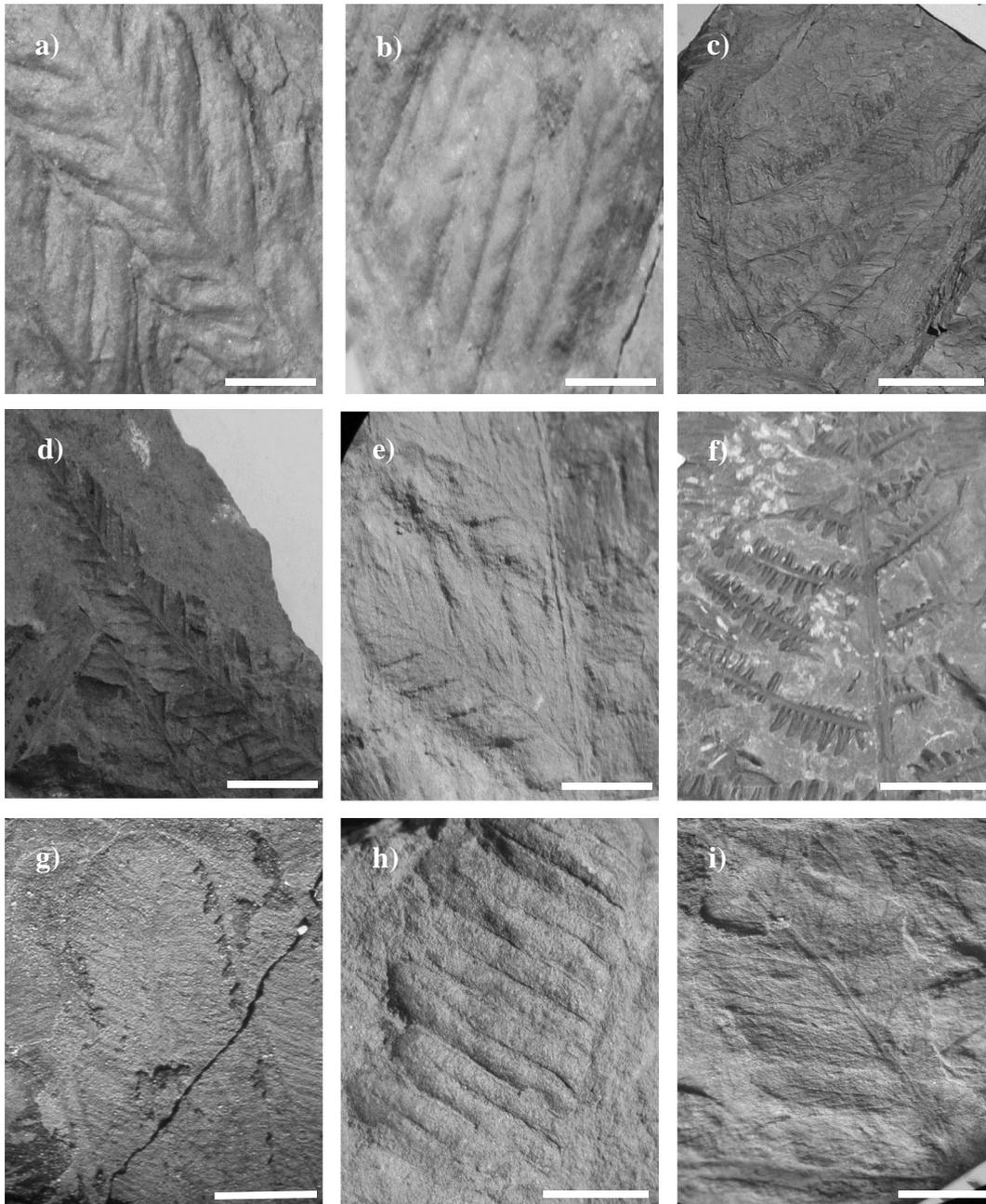


Lámina 2. a y b) Morfoespecie 3, c) Morfoespecie 4, d) Morfoespecie 5, e) Morfoespecie 6, f) Morfoespecie 7, g y h) Morfoespecie 8 e i) Morfoespecie 9

### Lámina 3.

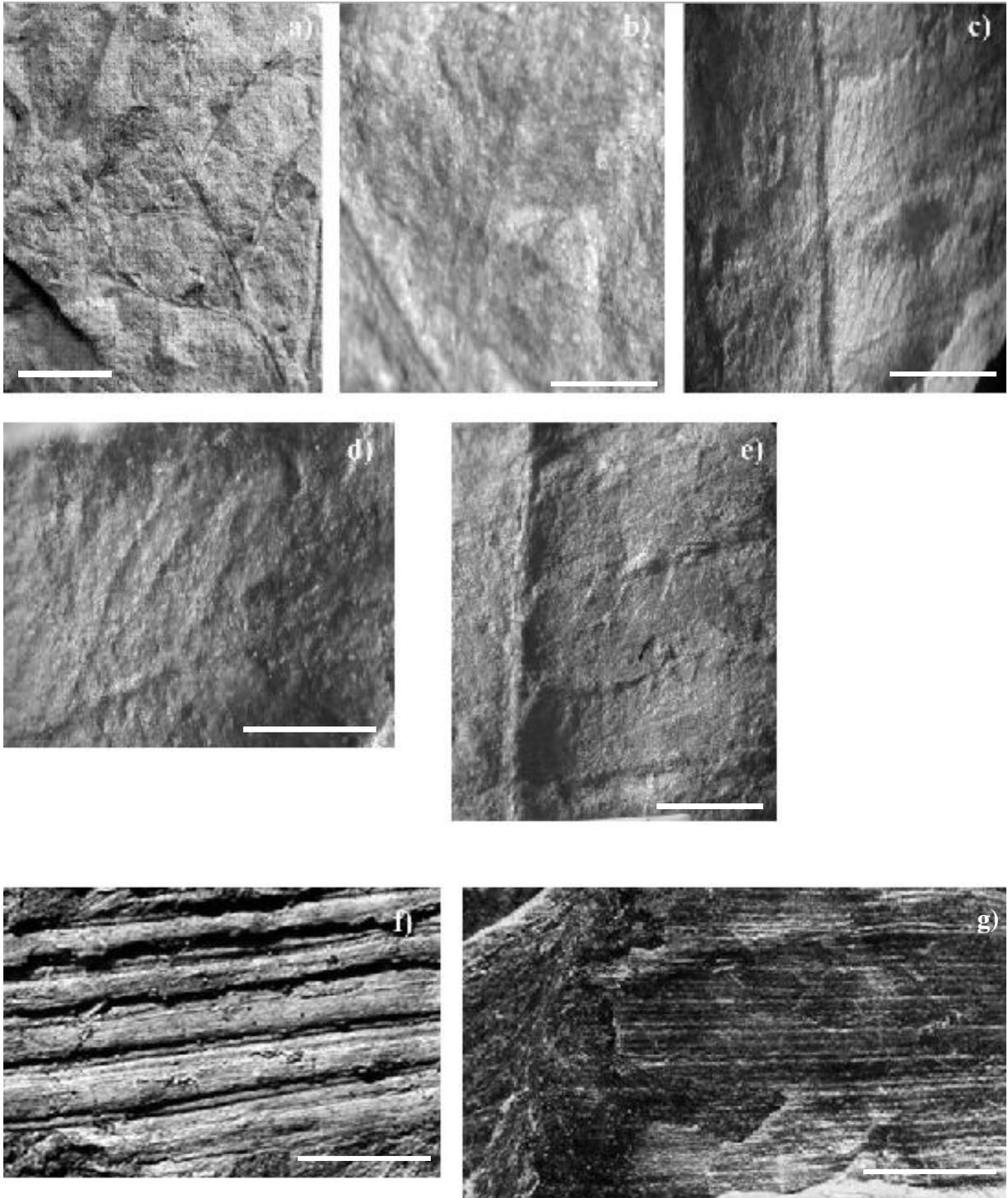


Lámina 3. a y b) Morfoespecie 10, c) Morfoespecie 11, d) Morfoespecie 12, e) Morfoespecie MRN1, f) Morfoespecie MRN2. f) *Equisetum rajmahalensis* y g) *Equisetum* sp.

**División** Coniferophyta  
**Orden** Coniferales  
**Familia** Cheirolepideceae  
**Género** *Brachyphyllum, Brongniart*

***Brachyphyllum* sp1.**

(Lámina 4, Fig. a)

**Descripción:** Fragmentos de ramas delgadas y largas, con hojas pequeñas escuamiformes de forma romboidal, dispuestas en espiral alrededor de la rama; con un cojinete basal; el ángulos de las ramas con respecto al tallo es de 10 a 30°.

**Dimensiones:** El tamaño de las ramas en promedio es de aproximadamente 5.5 cm de longitud y 0.42 cm de ancho, aunque pueden llegar a medir hasta 16.5 cm de largo y 3 cm de ancho; las hojas miden alrededor de 7 y hasta 9 mm de longitud y desde 0.1 hasta 1.2 mm de ancho en la parte más ancha de la hoja.

**Material:** CFZ-GT 33, CFZ-GT 34, CFZ-GT 35 CFZ-GT 39, CFZ-GT 45, CFZ-GT 47, CFZ-GT 48, CFZ-GT 49, CFZ-GT 52, CFZ-GT 57, CFZ-GT 58, CFZ-GT 132, CFZ-GT 193, CFZ-GT 195, CFZ-GT 204, CFZ-GT 205, CFZ-GT 206, CFZ-GT 207, CFZ-GT 208, CFZ-GT 209, CFZ-GT 210, CFZ-GT 211, CFZ-GT 212, CFZ-GT 221, CFZ-GT 244, CFZ-GT 245, CFZ-GT 247, CFZ-GT 248, CFZ-GT 250, CFZ-GT 254, CFZ-GT 255, CFZ-GT 256, CFZ-GT 257, CFZ-GT 258, CFZ-GT 259, CFZ-GT 260, CFZ-GT 261, CFZ-GT 264, CFZ-GT 266, CFZ- GT 267, CFZ-Ot 39, CFZ-Gt 39, CFZ-Ot 7, CFZ-Ot 9, CFZ-Ot 28, CFZ-Ot 30, CFZ-Ot 31, CFZ-Ot 32, CFZ-Ot 33, CFZ-Ot 34, CFZ-Ot 39, CFZ-Ot 40, CFZ-Ot 52, CFZ-Ot 53, CFZ-Ot 54, CFZ-Ot 67, CFZ-Ot 68, CFZ-Ot 169, CFZ-Ot 72, CFZ-Ot 74, CFZ-Ot 87, CFZ-Ot 97, CFZ-Ot 107, CFZ-Ot 108, CFZ-Ot 120, CFZ-Ot 124, CFZ-Ot 135, CFZ-Ot 136, CFZ-Ot 141, CFZ-Tz 1, CFZ-Tz 5, CFZ-Tz 32, CFZ-Tz 37, CFZ-Tz 47, CFZ-Tz 89, CFZ-Tz 90,

CFZ-Tz 130, CFZ-Tz 131, CFZ-Tz 137, CFZ-Tz 138, CFZ-Tz154, CFZ-Tz 155, CFZ-Tz 157 CFZ-Tz 158, CFZ-Tz 159.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W). Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W), y Tecomazuchit (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Brachyphyllum* sp2.**

(Lámina 4, Fig.b)

**Descripción:** Fragmentos de ramas delgadas y largas, con hojas pequeñas escuamiformes de forma romboidal, ápice agudo, dispuestas en espiral alrededor de la rama; con un cojinete basal; el ángulos de las ramas con respecto al tallo es de 20 a 30°.

**Dimensiones:** El tamaño de las ramas varia de 1.6 cm a 16 cm aproximadamente y de 0.1 a 0.25 cm de ancho, las hojas miden alrededor de 0.1 cm y hasta 0.3 cm de longitud.

**Material:** CFZ-Ot 7, CFZ-Ot 28, CFZ-Ot 40, CFZ-Ot 52, CFZ-Ot 23, CFZ-Ot 24, CFZ-Ot 68, CFZ-Ot 72, CFZ-Ot 74, CFZ-Ot 87, CFZ-Ot 97, CFZ-Ot 107, CFZ-Ot 120, CFZ-Ot 122, CFZ-Ot 124, CFZ-Ot 135, CFZ-Ot 136.

**Formación:** Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W)

***Brachyphyllum* sp3.**

(Lámina 4, Fig.c)

**Descripción:** Fragmentos de ramas, con hojas pequeñas escuamiformes de forma romboidal, ápice agudo, dispuestas en espiral alrededor de la rama; con un cojinete basal; el ángulos de las ramas con respecto al tallo es de 10°.

**Dimensiones:** El tamaño de las ramas varía de 1.3 cm a 4.2 cm aproximadamente y de 0.25 a 0.3 cm de ancho, las hojas miden alrededor de 0.1 cm y hasta 0.3 cm de longitud y de 0.2 a 0.5 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Ot 143 y CFZ-Ot 144

**Formación:** Otlaltepec (18° 18' 1.19" N y 97° 46' 1.57" W)

***Elatocladus* (?) sp. Halle**

(Lámina 4, Fig. d)

**Descripción:** Tres fragmentos de corteza con ornamentación en recuadros, asignada a este género por Weber (1980)

**Dimensiones:** Los fragmentos varían de 12.5 a 7.2 cm de largo y de 8.1 a 2.7 cm de ancho.

**Material:** CFZ-ZT 7, CFZ- ZT 31 Y CFZ-ZT 284.

**Formación:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Género *Mexiglossa* Delevorias y Person**  
***Mexiglossa varia* Delevoryas y Person**

(Lámina 4, Fig.e)

**Descripción:** Impresiones de frondas grandes casi completas de forma lanceolada adelgazadas hacia el ápice y hacia la base; ápice redondeado; base aguda; presentan un nervio medio bien marcado que se extiende desde la base sin llegar al ápice; los nervios secundarios son finos y forman una red que sale del nervio central formando ángulos de 30° a 40°.

**Dimensiones:** El tamaño de las hojas varía de 2.5 a 14.2 cm de largo y de 1.5 a 4.8 cm de ancho, el número de venas es de 11 a 17 por cm.

**Material:** CFZ-R 133, CFZ-GT 263, CFZ-Ot 62 y CFZ -Ot 67, CFZ-Zt 42, CFZ- Zt 51, CFZ- Zt 56, CFZ- Zt 68, CFZ- Zt90, CFZ- Zt141, CFZ- Zt186, CFZ- Zt201, CFZ- Zt 209, CFZ- Zt 214, CFZ- Zt231, CFZ- Zt232, CFZ- Zt 233, CFZ- Zt 234, CFZ- Zt254, CFZ- Zt257, CFZ- Zt264 y CFZ- Zt 298.

**Formaciones:** Rosario(17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W), Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), , Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W), y Tecomazuchit (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Género** *Neoggerathiopsis* Feistmantel  
***Neoggerathiopsis hislopi* Feistmantel**

(Lámina 4, Fig.f)

**Descripción:** Impresiones de hojas aisladas en forma de espátula, generalmente mal preservadas, las hojas presentan margen entero, con ápices redondeados y base aguda. Las venas salen de la parte más estrecha de la base de donde se extienden al resto de la hoja, dividiéndose dicotómicamente una o dos veces cerca de la base.

**Dimensiones:** Las hojas miden en promedio 4.5 cm de largo por 2.5 cm de ancho. El número de venas varía de 10 a 13 por centímetro.

**Material:** CFZ-R 17, CFZ-Ot 22, CFZ-Zt 47, CFZ-Zt 52, CFZ-Zt 258 y CFZ-Zt290

**Formaciones:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W), y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Género** *Pelourdea* Seward  
***Pelourdea* sp.**

(Lámina 4, Fig.g)

**Descripción:** Hojas aisladas, incompletas; margen entero; ápice y base ausentes: La mayoría presenta la venación paralela bien marcada; los nervios son numerosos pero difieren de un ejemplar a otro, en promedio tienen una densidad de 10 a 11 nervios por centímetro.

**Dimensiones:** Las hojas miden entre 14.2 y 19.9 cm de longitud por 4.5 - 4.8 cm de ancho. El número de venas va de las 10 a 26 en un centímetro.

**Material:** CFZ- GT 9 , CFZ- GT 11, CFZ- GT 66, CFZ- GT 96, CFZ- GT 107, CFZ- GT 108, CFZ- GT 109, CFZ- GT111, CFZ- GT 114, CFZ- GT120, CFZ- GT 123, CFZ- GT 129, CFZ- GT 185, CFZ- GT 188, CFZ- GT 189, CFZ- GT 279, CFZ- GT 316, CFZ- GT 319, CFZ- GT 331, CFZ- GT 337, CFZ- GT 339, CFZ- GT 341, CFZ- GT 378, CFZ- GT 384, CFZ- GT 385, CFZ-Zt 183, CFZ-Zt 233, CFZ-Zt 234, CFZ-Zt 257, CFZ-Zt 258, CFZ-Zt 270, CFZ-Zt 302, CFZ-Zt 304, CFZ-Ot 35, CFZ-Tz(p) 15, CFZ-Tz (p) 25.

**Formaciones:** Grupo TecocoYuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W) y TecomazuchIt (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

**Orden** Voltziales

**Familia** Utrechtiaceae

**Género** *Podozamites*

***Podozamites* sp. Cf. *kidstoni* Braun**

(Lámina 4, Fig.h)

**Descripción:** Impresiones de hojas pequeñas incompletas y aisladas, faltan principalmente los ápices, que cuando están presentes son redondos, la forma de la pina es ovalada, el margen entero. Las hojas se adelgazan hacia los extremos, aunque la base es ligeramente más ancha que el ápice. Con venas muy finas.

**Dimensiones:** Las hojas medidas varían entre los 5 a 7.5 cm de largo por 3.1 a 3.9 cm de ancho haya sugirió enviara.

**Material:** CFZ Tz 85 y CFZ-Zt 238

**Formaciones:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

<b>División</b>	Cycadophyta
<b>Clase</b>	Cycadeoidopsida
<b>Orden</b>	Cycadales
<b>Género</b>	<i>Pseudoctenis</i>

***Pseudoctenis lanei*** Thomas

(Lámina 4, Fig.i)

**Descripción:** Frondas y pinas incompletas con ángulos deformados, raquis grueso que se va adelgazando hacia el ápice. Pinas alternas que se insertan al raquis en ángulos de 55° y que se distribuyen de manera regular. Ápice redondeado.

**Dimensiones:** Las frondas en su mayoría incompletas, miden 12 cm de longitud y 8 cm de ancho, las pinas tiene una longitud de 8 cm y un ancho de 0.7cm. El raquis mide en promedio 0.4 cm de grosor.

**Material:** CFZ- R 10, CFZ- 65, CFZ-Zt 35

**Formaciones:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

***Pseudoctenis* sp.**

(Lámina 4, Fig.j)

**Descripción:** Impresiones de frondas y pinas incompletas. Pinas alternas de ápice redondo, que disminuyen su tamaño con forme se acercan al ápice, las venas son paralelas, simples, con una densidad de venación muy fina, presenta 25 venas por pina. Como es característico del género, entre las sucesivas pinnas se desarrolla una pequeña porción de lámina a lo largo del raquis. El ejemplar disponible es insuficiente para una asignación específica, pero por las caracteres basales de las pinnas se asignan indudablemente al género *Pseudoctenis*.

**Dimensiones:** La fronda completa mide de largo por 38 cm por 15.9 cm de ancho. Las pinas miden 7.4 cm de largo y 0.8 cm de ancho, la distancia entre ellas es de 0.4 cm de ancho en promedio, con un raquis de 2 mm de ancho.

**Material:** CFZ- Tz 86, CFZ-96, CFZ-78, CFZ-Zt 63

**Formación:** Tecmazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

<b>División</b>	Cycadophyta
<b>Clase</b>	Cycadeoidopsida
<b>Orden</b>	Cycadeoidales
<b>Género</b>	<i>Anomozamites</i> Schimper

***Anomozamites angustifolium*** Schimper

(Lámina 4, Fig.k)

**Descripción:** Impresiones y compresiones carbonosas de frondas con pinas cortas y anchas de ápice redondo, base recta, alternas o subopuestas que se insertan al raquis con ángulos que van de 70° a 90°, el raquis esta estriado longitudinalmente. Presentan de 12 a 14 nervios por pina.

**Dimensiones:** Fragmentos de frondas pinadas de 5.5 mm de longitud por 1.3 cm de ancho. Las pinas miden 6 mm de longitud por 7 de ancho, el raquis mide en promedio 0.3 cm de ancho.

**Material:** CFZ-R99, CFZ-R 101, CFZ-Zt 59 y CFZ-Zt 81

**Formaciones:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

***Anomozamites itermedium* Antevs**

(Lámina 4, Fig.l)

**Descripción:** Frondas incompletas, faltan principalmente las bases, las pinas presenta ángulos basiscopicos de 65° y acroscopicos de 90°, se disponen a lo largo del raquis de manera subopuesta, ápice redondo, nueve venas por pina y forma trapezoidal. Raquis fuerte con dos estrías estrias longitudinales.

**Dimensiones:** Las frondas miden 9.8 cm de largo y 2.2 cm de ancho. Las pinas tienen una longitud de 1.0 cm y un ancho de 0.6 cm

**Material:** CFZ-Zt 20

**Formación:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

***Anomozamites triangularis* Pott y McLoughlin**

(Lámina 4, Fig.m)

**Descripción:** Fragmentos de frondas y pinas de forma triangular, subopuestas y unidas en ángulos de 45°, con ángulos basiscopicos y acroscopicos que varían de 45° y 90°. Pinas de ápice redondo ligeramente obtuso que van disminuyendo en tamaño hacia el ápice. Presenta de 7 a 9 venas por pina.

**Dimensiones:** La fronda mide 5.7 cm de longitud y 1.8 cm de ancho, las pinas en cambio tienen una longitud de 0.8 cm y un ancho de 0.8 cm.

**Material:** CFZ-R15, CFZ-Zt 8

**Formación:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

***Anomozamites* sp.**

(Lámina 4, Fig.n)

**Descripción:** Impresiones de frondas con pinas de forma redondeada, unidas al raquis por toda la base y en ángulo de 90°. Ápice redondo, subopuestas o alternas y forma redonda, el raquis presenta una estría longitudinal gruesa. 11 venas por pina.

**Dimensiones:** La fronda mide 5.7 cm de longitud por 1.8 cm de ancho, las pinas tienen una longitud de 0.8 cm y un ancho de 0.8 cm.

**Material:** CFZ R-33 CFZ-R 45, CFZR-66, CFZ-Tz16, CFZ-Zt 6

**Formación:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W), Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Género** *Otozamites* Braun

***Otozamites hespera* Wieland**

(Lámina 5, Fig.b)

**Descripción:** Fragmentos de frondas y pinas completas e incompletas. Pinas con ápice redondo, obtuso o agudo, margen entero, base cordada y asimétrica. Las pinas se insertan al raquis en la parte media de la fronda con ángulos de 45° a 80°, hacia los extremos los ángulos varían de 20° a 40°, son opuestas y subopuestas. El raquis es delgado con finas estrías longitudinales y esta cubierto casi completamente por la base de las pinas. La nervadura es fina, las venas salen de un punto central en la base de la pina donde se bifurcan distribuyéndose en el resto de la pina.

**Dimensiones:** Las frondas en su mayoría incompletas miden de 1.6 a 9.1 cm de largo y de 0.7 a 5.5 cm de ancho. La longitud de las pinas varía de 1.0 a 3.8 cm de longitud y de 0.3 a 0.5 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Gt 6, CFZ-Gt 8, CFZ-Gt22, CFZ-Gt28, CFZ-Gt37, CFZ-Gt40, CFZ-Gt64, CFZ-Gt74, CFZ-Gt78, CFZ-Gt 79, CFZ-Gt 93, CFZ-Gt 128, CFZ-Gt 133, CFZ-Gt 136, CFZ-Gt 182, CFZ-Gt 226, CFZ-Gt 227, CFZ-Gt 271, CFZ-Gt 275, CFZ-Gt 284, CFZ-Gt286, CFZ-Gt288, CFZ-Gt 302, CFZ-Gt 309, CFZ-Gt310, CFZ-Gt 312, CFZ-Gt 314, CFZ-Gt 321, CFZ-Gt 336, CFZ-Gt 353, CFZ-Gt 355, CFZ-Gt360, CFZ-Gt 361, CFZ-Gt362, CFZ-Gt 370, CFZ-Gt 373, CFZ-Zt 15, CFZ-Zt25, CFZ-Zt 41, CFZ-Zt 50, CFZ-Zt 51, CFZ-Zt 52, CFZ-Zt 55, CFZ-Zt 61, CFZ-Zt 68, CFZ-Zt 85, CFZ-Zt 87, CFZ-Zt 89, CFZ-Zt 92, CFZ-Zt 144, CFZ-Zt 145, CFZ-Zt 150, CFZ-Zt 154, CFZ-Zt 163, CFZ-Zt 167, CFZ-Zt 168, CFZ-Zt 169, CFZ-Zt 173, CFZ-Zt 174, CFZ-Zt 185, CFZ-Zt 187, CFZ-Zt 210, CFZ-Zt 211, CFZ-Zt 224, CFZ-Zt 233, CFZ-Zt 247, CFZ-Zt 249, CFZ-Zt 250, CFZ-Zt 253, CFZ-Zt 259, CFZ-Zt 260, CFZ-Zt 274, CFZ-Zt 279, CFZ-Zt 283, CFZ-Zt 284, CFZ-Zt 289, CFZ-Zt 297, CFZ-Zt 302, CFZ-Ot 16, CFZ-Ot 17, CFZ-Ot 18, CFZ-Ot 28, CFZ-Ot 38, CFZ-Ot 59, CFZ-Ot 60, CFZ-Ot 61, CFZ-Ot 69, CFZ-Ot 70, CFZ-Ot 71, CFZ-Ot 95, CFZ-Ot 99, CFZ-Ot 109, CFZ-Ot 129, CFZ-Ot 151, CFZ-Tz 137, CFZ-Tz 146, CFZ-Tz 148, CFZ-Tz 156.

**Formaciones:** Grupo TecocoYuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W), y Tecomazuchitl (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Otozamites obtusus*** (Lindley y Hutton) Brongniart

(Lámina 5, Fig.c)

**Descripción:** Frondas incompletas. Las pinas están ligeramente incompleta, sin embargo se puede observar que el lóbulo acroscopico es mayor que el basiscopico; venas muy finas, que nacen de la callosidad. Las pinas se unen al raquis en ángulos de 45° a 65° de forma alterna con ápice obtuso a agudo.

**Dimensiones:** Las frondas presentan una longitud de 1.3 a 2.2 cm y un ancho de 2.9 a 3.7 cm, las pinas presentan 2.9 cm de longitud y 0.6 cm de ancho, hasta con 23 venas por pina.

**Material:** CFZ- GT 135, CFZ- GT 137, CFZ- GT 183, CFZ-Zt 144, CFZ- Zt 214, CFZ-Tz CFZ-Tz 135, CFZ-Tz 137, CFZ-Tz 183.

**Formaciones:** Grupo TecocoYuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Otozamites sp. cf. cardiopteroides* Wieland**

(Lámina 5, Fig.d)

**Descripción:** Compresiones carbonosas de pinas incompletas, de ápice redondo y base con ángulos asimétricos, presentan de 21 a 29 venas por centímetro.

**Dimensiones:** Las pinas miden de 1.6 a 2.2 cm de longitud por 0.7-1.1 cm de ancho

**Material:** CFZ-Zt 202 y CFZ-Zt 227.

**Formación:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

***Otozamites mandelslohi* Brogniart**

**Descripción:** Impresiones de frondas incompletas, las pinas son más largas que anchas, de ápice redondo y base con ángulos simétricos, forma elíptica, unidas al raquis de forma alterna, con ángulos de 45° a 60°, raquis delgado y fuerte con estrías longitudinales, presentan de 25 a 31 venas por centímetro.

**Dimensiones:** Las frondas miden de 12 a 16.5 cm de longitud. Las pinas oscilan de 1 a 1.3 cm de longitud por 0.8-9 cm de ancho

**Material:** CFZ- GT 352, CFZ-Ot 12, CFZ-Ot 91.

**Formación:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W) y Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W)

***Otozamites sp.***

(Lámina 5, Fig.f)

**Descripción:** Fragmentos de frondas en donde la longitud de las pinas se mantiene constante desde la base hasta el ápice, solo con una ligera disminución de ésta en la zona apical de la fronda. Las pinas muestran el lóbulo acroscopico más pronunciado que el basiscopico, están unidas al raquis en ángulos de entre 40° y 60°, son subopuestas y alternas con ápice redondo ligeramente obtuso. Se observan de 12 a 23 venas por pina

**Dimensiones:** La longitud de las frondas va de 1.8 a 6 cm de longitud y 1.5 a 2.8 cm de ancho, las pinas tienen 0.7 a 1.4 cm de longitud y 0.15 a 0.3 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Ot 161, CFZ-Ot 167, CFZ-Tz 10, CFZ-Tz 42, CFZ-Zt 202, CFZ-Zt 205, CFZ-Zt 249, CFZ-Zt 283, CFZ-Zt 290, CFZ-GT 107, CFZ- GT 194, CFZ- GT305, CFZ- GT 367, CFZ- GT368, CFZ- GT375, CFZ- GT 380, CFZ- GT 389

**Formación:** Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W), Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Género** *Pterophyllum* Brongniart

***Pterophyllum nathorsti*** Schenk

(Lámina 5, Fig.g)

**Descripción:** Frondas incompletas, con pinas más largas que anchas completas, unidas al raquis por todo el ancho de la base, con ángulos basiscopico y acroscopico expandidos, el ángulo de inserción de las pinas va de 55° a 65°, el ápice es redondo, con 20 venas muy finas, por pina.

**Dimensiones:** Las frondas tiene una longitud de 3.8 cm por 3.8 cm de ancho, sus pinas miden 1.9 cm de largo por 0.4 cm de ancho.

**Material:** CFZ-GT 127, CFZ-GT 131, CFZ-Zt 214, CFZ- Tz317

**Formación:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Pterophyllum munsteri*** (Presl) Geoppert

(Lámina 5, Fig.)

**Descripción:** Frondas pinadas estrechas, pinas opuestas o subopuestas, unidas por todo su base formando ángulos en la parte media de 55° a 60°, y hacia el ápice de 45°. Las pinas presentan ápice agudo, margen entero, base ancha, el borde superior recto o ligeramente arqueado hacia arriba, mientras que el borde inferior esta ligeramente cóncavo, más anchas hacia la parte media de la lámina foliar. El raquis es delgado con estrías longitudinales, la nervadura consta de nervios finos que salen de la base de la pina y son paralelos.

**Dimensiones:** Las frondas tienen de largo 20 cm y de ancho de 3.5 cm. Las pinas de la parte media alcanzan hasta 2.3 cm de largo y 0.6 cm de ancho y a

los extremos miden 0.6 cm de largo y 0.3 cm de ancho. Las venas salen de la base en un número de 11 a 12 nervios por pina.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Pterophyllum* sp.**

(Lámina 5, Fig.i)

**Descripción:** Impresiones de hojas pinadas, pinas opuestas o subopuestas, unidas por todo el ancho de su base formando ángulos de 70° a 90°. Las pinas presentan ápice agudo, margen dentado, el borde superior recto o ligeramente arqueado hacia arriba, mientras que el borde inferior es marcadamente cóncavo. la nervadura consta de nervios finos que salen de la base de la pina y son paralelos.

**Dimensiones:** Tienen de largo 19.5-5.6 cm y de ancho de 1.2 a 1.0 cm. Las venas salen de la base en un número de 10 a 15 nervios por pina.

**Material:** CFZ- GT 12, CFZ- GT 99, CFZ- GT 106, CFZ-Ot 145.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W)

**Género *Ptillophyllum* Morris**

***Ptillophyllum acutifolium* Morris**

(Lámina, Fig.a)

**Descripción:** Impresiones de frondas y pinas incompletas, pinas alargadas, lineares, lanceoladas o romboides, con base decurrente y ápice agudo,

obtuso o redondo. Pinas insertadas al lado superior del raquis, en ángulos que van de 30° a 90°. Raquis delgado y estriado longitudinalmente. Colocadas oblicuamente raramente en ángulo recto; Margen entero; Venas finas y paralelas que nacen de la base, bifurcadas o no. 12 venas por centímetro.

**Dimensiones:** Las frondas varían de 2.0 a 8.5 cm de longitud y de 1.2 a 6.2 cm c de ancho. Las pinas miden de 4.6 a 3.2 cm de longitud y 3.0 mm de ancho.

**Material:** CFZ-Gt 2, CFZ-Gt 9, CFZ-Gt 10, CFZ-Gt 13, CFZ-Gt 14, CFZ-Gt 15, CFZ-Gt 16, CFZ-Gt 17, CFZ-Gt 130, CFZ-Gt 183, CFZ-Gt 184, CFZ-Gt 192, CFZ-Gt 272, CFZ-Gt 278, CFZ-Gt 301, CFZ-Gt 307, CFZ-Gt 315, CFZ-Gt 316, CFZ-Gt 324, CFZ-Gt 325, CFZ-Gt 326, CFZ-Gt 333, CFZ-Gt 334, CFZ-Gt 335, CFZ-Gt 344, CFZ-Gt 353, CFZ-Gt 366, CFZ-Gt 381, CFZ-Gt 382, CFZ-Gt 383, CFZ-Gt 384, CFZ-Zt 165, CFZ-Zt 171, CFZ-Zt 182, CFZ-Zt 189, CFZ-Zt 190 y CFZ-Zt 251, , CFZ-Tz 55.

**Formaciones:** Grupo TecocoYuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### ***Ptilophyllum cutchense* Morris**

(Lámina 6, Fig.b)

**Descripción:** Impresiones de frondas y pinas completas e incompletas. Pinas lineares de margen entero, ápice obtuso, base redonda, alternas o subopuestas. Varias veces más larga que ancha La nervadura es fina y numerosa.

**Dimensiones:** Las frondas miden de 3.1 a 7 cm de largo y de 2 a 4 cm de ancho. La longitud de las pinas es de 0.8 a 2.6 cm, ancho 0.4 a 0.3 cm. Raquis de aproximadamente 1 mm de espesor.

**Material:** CFZ- GT 277, CFZ- GT 285, CFZ- GT 291, 320 CFZ- GT 322, CFZ- GT 330, CFZ-Zt 52, CFZ-Zt 87, CFZ-Zt 161, CFZ-Zt 284, CFZ-Ot 55.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W), y Tecomazuchit (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

***Ptilophyllum pulcherrium* Wieland**

(Lámina 6, Fig.c)

**Descripción:** Frondas incompletas, con pinas completas de ápice redondo a ligeramente obtuso, unidas al raquis en ángulos que van de los 49° a 90°, no se observa la venación.

**Dimensiones:** Las frondas tienen una longitud entre 1.7 y 8.4 cm con un ancho entre 1.1 y 5.2 cm. Las pinas presentan un largo de 0.5 a 2.6 cm, el ancho que tienen va de 0.1 a 0.3 cm, siendo las pinas del ápice las más pequeñas.

**Material:** CFZ-Zt 85, CFZ-Zt 155, CFZ-Zt 193, CFZ-Zt 199, CFZ-Zt 260, CFZ-Zt 284.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Ptilophyllum* sp.**

(Lámina 6, Fig.d)

**Descripción:** Frondas incompletas, grandes y con pinas completas y alternas que se insertan al raquis con un ángulo de 90° del lado izquierdo de la fronda, mientras que las pinas del lado derecho forman ángulos de 30 a 35°, no se observa la venación.

**Dimensiones:** La fronda tiene una longitud de 21.6 cm de largo por 11.6 cm de ancho. Las pinas presentan un largo de 7.8 cm por 1.7 cm ancho

**Material:** CFZ-Tz. 136

**Formación:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Zamites diquiyui*** (Wieland) Pearson y Delevoryas 1982

(Lámina 6, Fig.e)

**Descripción:** Impresiones de pinas incompletas con ápice agudo, base cordada y margen entero. Las pinas se insertan al raquis por una callosidad basal, en ángulos de 60° a 90°. Los bordes de las pinas son enteros. Los nervios finos salen de la base en un número que va de 10 a 13 cerca de la región basal de la pina.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W),

**Género** *Zamites* Brongniart

***Zamites feneonis*** Brogniart

(Lámina 6, Fig.f)

**Descripción:** Impresiones y compresiones carbonosas de frondas y pinas incompletas, ápice de las pinas redondo, margen entero, base cordada, raquis fuerte, las pinas se insertan al raquis en ángulos que van de 60° a 80°, de manera subopuesta.

**Dimensiones:** Los fragmentos de fronda tienen una longitud de 7.7 cm y un ancho de 6 a 11 cm. Las pinas por otro lado miden de 2.8 a 5.9 cm de longitud y de 0.8 a 1.4 cm de ancho, el número de venas por centímetro varía de un ejemplar a otro y va de 14 a 30.

**Material:** CFZ- GT 130, CFZ- GT 186, CFZ- GT 189, CFZ- GT300, CFZ- GT 350, CFZ- GT358, CFZ- GT376, CFZ- GT381, CFZ- GT385 CFZ- GT 187, CFZ- GT 281, CFZ- Zt 30, CFZ- Zt 52, CFZ- Zt 206, CFZ- Zt 290, CFZ- Zt 301, CFZ-Ot 135, CFZ-Ot 160.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo - Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W), y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

### ***Zamites lucerensis*** Wieland

(Lámina 6, Fig.g)

**Descripción:** Hojas pinadas, largas, y angostas; las pinas alternas y subopuestas disminuyen de tamaño cerca del ápice y de la base; ápice redondo; margen entero; raquis recto, delgado, ligeramente ensanchado hacia la base, con finas estrías longitudinales. Las pinas se insertan al raquis por una callosidad basal, en ángulos de 40° a 90°. Las venas salen de la base de la pina en un número que varía de 10 a 37

**Dimensiones:** La longitud de las frondas completas varia de 10 a 20 cm y del ancho de 1.5 a 4.0 cm. Las pinas miden de 0.4 a 2.8 cm de longitud y de 0.2-1.1 cm de ancho; el raquis mide de 0.1-0.2 cm de ancho.

**Material:** CFZ- GT 13, CFZ- GT 21, CFZ- GT 27, CFZ- GT 37, CFZ- GT 38, CFZ- GT 68, CFZ- GT 72, CFZ- GT 75, CFZ- GT 76, CFZ- GT 84, CFZ- GT 85, CFZ- GT 86, CFZ- GT 87, CFZ- GT 88, CFZ- GT 95, CFZ- GT 99, CFZ- GT 105, CFZ- GT 106, CFZ- GT 107, CFZ- GT 115, CFZ- GT 116, CFZ- GT 117, CFZ- GT 181, CFZ- GT 230, CFZ- GT 269, CFZ- GT 273, CFZ- GT 274, CFZ- GT 280, CFZ- GT 283, CFZ- GT 284, CFZ- GT 287, CFZ- GT 289, CFZ- GT 295, CFZ- GT 296, CFZ- GT 297, CFZ- GT 298, CFZ- GT 299, CFZ- GT 302, CFZ- GT 304, CFZ- GT 306, CFZ- GT 309, CFZ- GT 311, CFZ- GT 313, CFZ- GT 318, CFZ- GT 321, CFZ- GT 323, CFZ- GT 324, CFZ- GT 327, CFZ- GT328, CFZ- GT329, CFZ- GT 330, CFZ- GT 332, CFZ- GT 336, CFZ- GT CFZ- GT337, CFZ- GT 338, CFZ- GT 356, CFZ- GT 359, CFZ- GT

374, CFZ- GT 384, CFZ-Zt 3, CFZ-Zt 38, CFZ-Zt 51, CFZ-Zt 61, CFZ-Zt 92, CFZ-Zt 115, CFZ-Zt 116, CFZ-Zt 125, CFZ-Zt 136, CFZ-Zt 156, CFZ-Zt 157, CFZ-Zt, 158, CFZ-Zt 159, CFZ-Zt 162, CFZ-Zt 164, CFZ-Zt 166, CFZ-Zt 172, CFZ-Zt 175, CFZ-Zt 177, CFZ-Zt 178, CFZ-Zt 190, CFZ-Zt 191, CFZ-Zt 192, CFZ-Zt193, CFZ-Zt 194, CFZ-Zt 195, CFZ-Zt 201, CFZ-Zt 204, CFZ-Zt 205, CFZ-Zt 207, CFZ-Zt 209, CFZ-Zt 220, CFZ-Zt 226, CFZ-Zt 248, CFZ-Zt 249, CFZ-Zt, 253, CFZ-Zt 256, CFZ-Zt 259, CFZ-Zt 265, CFZ-Zt 266, CFZ-Zt 267, CFZ-Zt 268, CFZ-Zt 270, CFZ-Zt 271, CFZ-Zt 268, CFZ-Zt 270, CFZ-Zt 271, CFZ-Zt 283, CFZ-Zt 284, CFZ-Zt 288, CFZ-Zt 295, CFZ-Zt 296, CFZ-Zt 297, CFZ-Zt 301, CFZ-Zt 302, CFZ-Ot 6, CFZ-Ot 11, CFZ-Ot 15, CFZ-Ot 56, CFZ-Ot 57, CFZ-Ot 62, CFZ-Ot 64, CFZ-Ot 71, CFZ-Ot 72, CFZ-Ot 75, CFZ-Ot 78, CFZ-Ot 79, CFZ-Ot 88, CFZ-Ot89, CFZ-Ot 90, CFZ-Ot 94, CFZ-Ot 98, CFZ-Ot 110, CFZ-Ot 111, CFZ-Ot 112, CFZ-Ot 113, CFZ-Ot 114, CFZ-Ot 115, CFZ-Ot 116, CFZ-Ot 117, CFZ-Ot 121, CFZ-Ot 125, CFZ-Ot 126, CFZ-Ot 128, CFZ-Ot 133, CFZ-Ot 135, CFZ-Ot 140, CFZ-Ot 143, CFZ-Ot 144, CFZ-Ot 145, CFZ-Ot 146, CFZ-Ot 148, CFZ-Ot 150, CFZ-Ot 151, CFZ-Ot 152, CFZ-Ot 153, CFZ-Ot 154, CFZ-Ot 156, CFZ-Ot 157.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W) y TecomazuchIt (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Zamites oaxacensis*** (Wieland) Pearson y Delevoryas

(Lámina 6, Fig.h)

**Descripción:** Pinas completas e incompletas, que se unen al raquis por la parte central de la base; ápice agudo, margen entero. Raquis estriado longitudinalmente. Las pinas se insertan al raquis con ángulos de 50° a 90°, alternadas o lanceoladas. Base cordada algunas veces simétrica. Presentan de 35 a 40 venas por pina, aproximadamente de 15 a 26 por centímetro.

**Dimensiones:** La longitud de las pinas oscila de 10 a 17.0 cm largo y de ancho de 1.2 a 3.3 cm

**Material:** CFZ- GT 9, CFZ- GT11, CFZ- GT 15, CFZ- GT 17, CFZ- GT 128, CFZ- GT 147, CFZ- GT 190, CFZ- GT 282, CFZ- GT 307, CFZ- GT 308, CFZ- GT 343, CFZ- GT 346, CFZ- GT 354, CFZ- GT 357, CFZ- GT 362, CFZ- GT 365, CFZ- GT 380, CFZ- GT 381, CFZ- GT 384, CFZ- GT 385, CFZ-Zt 11, CFZ-Zt 89, CFZ-Zt 150, CFZ-Zt 184, CFZ-Zt 194, CFZ-Zt 207, CFZ-Zt214, CFZ-Zt 224, CFZ-Zt 228, CFZ-Zt 232, CFZ-Zt 234, CFZ-Zt 240, CFZ-Zt 249, CFZ-Zt 260, CFZ-Zt 263, CFZ-Ot 1, CFZ-Ot 2, CFZ-Ot 5, CFZ-Ot 14, CFZ-Ot 18, CFZ-Ot96, CFZ-Ot 118, CFZ-Ot 121.

**Formaciones:** Grupo TecocoYuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W) y TecomazuchIt (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Zamites tribulosus*** (Wieland) Pearson y Delevoryas

(Lámina 6, Fig.i)

**Descripción:** Impresiones de frondas y pinas incompletas; pinas alternas y subopuestas; ápice obtuso; margen entero. Presentan un raquis fuerte, estriado longitudinalmente, ensanchado en la base. Las pinas se unen al raquis en ángulos de 40° a 100°. Venas paralelas que nacen de la base en número de 15 a 36 por centímetro.

**Dimensiones:** Las frondas tienen una longitud que varía entre 2 y 18.8 cm y un ancho de 2.5 a 9.6. Las pinas presentan una longitud máxima de 4.8 cm, mientras que el largo mínimo es de 2.5 cm; el ancho de las pinas va de 0.5 a 1.5 cm.

**Material:** CFZ- GT 65, CFZ- GT293, CFZ- GT369, CFZ-Zt 7, CFZ-Zt 42, CFZ-Zt 51, CFZ-Zt 52, CFZ-Zt 179, CFZ-Zt189, CFZ-Zt201, CFZ-Zt 204, CFZ-Zt 231, CFZ-Zt 250, CFZ-Zt 253, CFZ-Zt 260, CFZ-Zt 264, CFZ-Zt 284, CFZ-Zt297, CFZ-Zt299, CFZ-Zt 300.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Zamites sp1***

(Lámina 6, Fig.j)

**Descripción:** Impresiones de frondas y pinas incompletas, que hace imposible asignarlos a una especie de este género, en la mayoría de los casos sólo se observa la base, pinas cuando se observan son alternas.

**Dimensiones:** Las frondas tienen una longitud que va de 5.6 a 11.4 cm y un ancho de 3.5 a 6.5 cm. Las pinas presentan una longitud máxima de 6.2 cm, mientras que el largo mínimo es de 2.2 cm; el ancho de las pinas va de 0.7 a 1.9 cm.

**Material:** CFZ- Tz 168 (2), CFZ- Tz 202, CFZ- Tz207, CFZ-Tz 270, CFZ-Tz 280

**Formación:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Zamites sp2***

(Lámina 6, Fig.k)

**Descripción:** Impresiones de frondas incompletas, las pinas son subopuestas, de ápice acuminado (llegan a tocarse entre sí) y con hasta 80 venas muy finas por centímetro. Las pinas se insertan a un raquis grueso y estriado con un ángulo de 52°.

**Dimensiones:** Con un largo aproximado de 11.5 cm y un ancho máximo en la parte media de 11.4 cm. Las pinnas llegan a medir 6.0 cm de largo y un ancho

máximo de 2.3 a 2.4 cm, mientras que el raquis mide en promedio 0.45 cm y presenta estrías.

**Material:** CFZ-Ot 97 y CFZ-Ot 22.

**Formación:** Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W).

### ***Zamites* sp3**

(Lámina 6, Fig.I)

**Descripción:** Frondas impresas con pinas que se tocan entre sí y se acomodan a ambos lados de un raquis estriado de manera sub-opuesta. Las pinas exhiben un ápice redondeado y una densidad de venas en la parte media de 24 venas por centímetro cuadrado las cuales se dividen una vez a lo largo de la pinna.

**Dimensiones:** Hojas muy largas con un máximo largo de 12 y un ancho en la parte media de 4.5 cm. Las pinnas miden de 2 a 2.25 cm de largo y un ancho que va de 1.05 a 1.15 cm El raquis mide en promedio 0.3 cm de ancho, mientras que el ángulo de inserción de las pinas es de 80°.

**Material:** CFZ-Ot18, CFZ -Ot21, CFZ-Ot33, CFZ-Ot 101, CFZ-Ot 119, CFZ-Ot 129, CFZ -Ot 131, CFZ-Ot 136, CFZ-Ot 148, CFZ-Ot 211, CFZ-Ot 218, CFZ-Ot 250 (1), CFZ-Ot 2, CFZ-Ot27.

**Formación:** Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W).

### ***Genero Williamsonia* Carruthers 1870**

#### ***Williamsonia nathorstii* Wieland**

**Descripción:** Impresiones de pequeños conos, con base en forma ovoide, redondeados en el extremo distal y estrechos en el proximal. El pedúnculo se une al cono por el extremo proximal, con estrías longitudinales. La mayoría con escamas

interseminales de forma pentagonales o hexagonales que aveces parecen ser redondas. Las escamas se unen en grupos de cuatro a cinco formando rosetas.

**Dimensiones:** El diámetro de los conos va de los 2.0 a 2.5 cm, por 2.0 cm de altura, incluyendo al pedículo. El pedículo mide el receptáculo mide de 0.4 a 1.1 cm de diámetro, mientras que la marca del pedicelo oscila entre 0.2 a 0.5 cm de diámetro, las escamas interseminales tienen un diámetro entre 0.1 a 0.4 cm, mientras que las rosetas más grandes ubicadas en la parte superior del cono miden 1.5 cm y las cercanas al al pedículo 0.1 cm o menos.

**Material:** CFZ- GT 15, CFZ- GT 25, CFZ- GT 42, CFZ- GT 46, CFZ- GT 67, CFZ- GT 81, CFZ- GT 82, CFZ- GT 107, CFZ- GT 122, CFZ- GT180, CFZ- GT 240, CFZ- GT 270, CFZ- GT 283, CFZ-Zt 2, CFZ-Zt 11(1), CFZ-Zt 15(4), CFZ-Zt 80, CFZ-Zt 107, CFZ-Zt 111, CFZ-Zt 112, CFZ-Zt 262, CFZ-Zt 282, CFZ-Ot 161.

**Formaciones:** Grupo Tecocoyuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W) y Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W).

### ***Genero Williamsonia Carruthers 1870***

#### ***Williamsonia huitzilopochtlii***

(Lámina 6, Fig.)

**Descripción:** impresión de conos y escamas interseminales pequeñas, las brácteas más anchas hacia la parte media y conformé asciende se van adelgazando. Presentan numerosas estrías longitudinales unidas en la base y separadas hacia el ápice.

**Dimensiones:** Los conos miden de 3. 5 a 4.0 cm de diámetro las brácteas alcanzan de 1.5 a 2.0 cm de longitud y de 0.5 a 0.6 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Ot 115, CFZ-Ot 162, CFZ-Ot 163.

**Formaciones:** Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W).

***Williamsonia netzahualcoyotlii*** Wieland

(Lámina 6, Fig.a)

**Descripción:** Impresiones de la parte basal de conos con forma de elipse, la mayoría con escamas interseminales de forma poligonal y receptáculo visible, todas mostraron la marca de unión al pedicelo.

**Dimensiones:** El diámetro de los conos va de los 1.3 a 3.2 cm, el receptáculo mide de 0.4 a 1.1 cm de diámetro, mientras que la marca del pedicelo oscila entre 0.2 a 0.5 cm de diámetro, las escamas interseminales tienen un diámetro entre 0.1 a 0.4 cm, mientras que el micrópilo de estas se mantiene en 0.1 cm o menor en algunos casos.

**Material:** CFZ- GT 15, CFZ- GT 25, CFZ- GT 42, CFZ- GT 46, CFZ- GT 67, CFZ- GT 81, CFZ- GT 82, CFZ- GT 107, CFZ- GT 122, CFZ- GT180, CFZ- GT 240, CFZ- GT 270, CFZ- GT 283, CFZ-Zt 2, CFZ-Zt 11(1), CFZ-Zt 15(4), CFZ-Zt 80, CFZ-Zt 107, CFZ-Zt 111, CFZ-Zt 112, CFZ-Zt 262, CFZ-Zt 282, CFZ-Ot 161.

**Formaciones:** Grupo TecocoYuca (17°35'54"N y 98°44'35.9"W), Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W), Otlaltepec (18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W) y Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W).

***Williamsonia oaxacensis*** Delevoryas y Gould

(Lámina 6, Fig.b)

**Descripción:** Impresión de un cono que muestra las escamas interseminales y la marca de unión del pedicelo, carece del receptáculo; las escamas interseminales muestran un arreglo poligonal y un diámetro individual menor al de otras especies del género.

**Dimensiones:** Diámetro de 2 cm, la marca de unión al pedicelo mide 0.2 cm, sin receptáculo, diámetro de escamas interseminales entre 0.1 y 0.2 cm con micrópilo menor a 0.1 cm.

**Material:** CFZ-Zt 252.

**Formaciones:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

### ***Williamsonia* sp.**

(Lámina 6, Fig.c)

**Descripción:** impresión de escamas interseminales y de las bases de conos deformado sin escamas interseminales y receptáculo visible. La deformación de la mayoría de las estructuras fue a tal grado que es imposible tomar medidas que puedan definir una especie.

**Dimensiones:** Los conos presentan una longitud de 2.3 cm por un ancho de 1.3 cm, las escamas interseminales son de forma poligonal con un diámetro entre 0.1 y 0.2 cm, con micrópilo menor a 0.1 cm.

**Material:** CFZ-Ot 41, CFZ-Ot 127, CFZ-Zt 146, CFZ-Zt 263.

**Formaciones:** Otlaltepec (18° 18' 1.19" N y 97° 46' 1.57" W) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

### **Género *WELTRICHIA* Braun**

***Weltrichia mixtequensis* Velasco de León**

**Descripción:** Los caracteres importantes que definen a esta especie son: el tamaño grande del cono, con siete microesporófilas que representan la mitad de la estructura, fusionadas en la parte basal del cono y libres en la parte superior. Las

microesporófilas están ornamentadas con estrías longitudinales, rugosidades y finos pelos en el margen de la parte libre, se adelgazan y terminan en punta. Otro carácter notable es que en este ejemplar únicamente se observa una hilera de siete a nueve sinangios alargados y provistos de pedicelos, en la parte interna de las microesporófilas.

**Formación:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W)

**Orden** Cicadales

**Género** Nilssonia Brongniart

***Nilssonia pterophylloides*** Jacob y Shukla

**Descripción:** Pina incompleta, ligeramente ensanchanda hacia la base, y que se adelgazá gradualmente hacia un ápice redondeado, la base continua indica que se inserta por toda ella al raquis. La nervadura es fina aunque claramente visible, se origina en la base y corre paralela al margen con una concentración de 15 a 17 venas por pinna.

**Dimensiones:** La pina mide 7.2 cm de largo por 8cm de ancho

**Formación:** Tecomazuchil (17° 57' 1" N y 97° 57' 28.5" W)

**Género** *Taeniopteris*

***Taeniopteris oaxacensis*** Person y Delevoryas

**Descripción:** Fronda inclompleta, no segmentada, de forma lanceolada, que se estresa hacia ambos extremos, con margen entero, con un nervio central grueso que se estrecha hacia el ápice. Del nervio central se derivan los nerios secundarios paralelos y bien marcados, que se extienden hacia el margen de la hoja.

**Dimensiones:** El fragmento mide aproximadamente 20 cm de largo y 55 cm de ancho en la parte central, alcanzando hasta 63 cm en la parte más ancha.

**Material:** CFZ-Tz 36

**Formación:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W),

**Orden** Caytoniales  
**Género** *Sagenopteris* Presl  
***Sagenopteris* sp.**

**Descripción:** Hojas palmaticompuesta, presentan vena media bien marcada que se extiende de la base al ápice de cada hoja, venación secundaria anastomosada (ligeramente marcada), ápice redondo, peciolo delgado ligeramente estriado longitudinalmente.

**Dimensiones:** La longitud de la hoja compuesta del ápice a la base del peciolo es de 9.3 cm, el ancho es de 8.0 cm, el ángulo basal es 150° y de 7-8 venas por centímetro, las hojas simples miden entre 4.6 y 6.4 cm de largo, y de 1.4 a 1.7 de ancho.

**Material:** CFZ-Zt 25

**Formaciones:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Género** *Ginkgoites* Seward  
***Ginkgoites* sp**

**Descripción:** Hoja incompleta asignada a *Ginkgoites*, el ejemplar presenta un peciolo largo pero incompleto, en el extremo superior derecho de la lámina se conservó un fragmento de venación que se dicotomiza. Ángulo basal que de 130°.

**Dimensiones:** La hoja tiene una longitud de 2.8 cm por un ancho máximo 2.6 cm, el peciolo mide 1.3 cm de largo. El número de venas es de 8 en 0.4 cm.

**Material:** CFZ-Zt 250

**Formaciones:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).-

**Género** *Ginkgodium* Yokoyama

***Ginkgodium* sp**

**Descripción:** Impresiones de hojas incompletas mal preservadas, sólo se conserva la parte basal. La mayoría de estas hojas tienen una relación largo/ancho de 2:1. El número de venas va de los 11 a 22 por centímetro Sin embargo a falta de caracteres como número, largo y ancho de segmentos, tipo de incisión y ápice es imposible determinar una especie.

**Dimensiones:** La longitud las hojas va de 5.2 a 7.8 cm, el ancho es de 1 a 5 cm, el ángulo basal es variado encontrándose entre 38° y 70°.

**Material:** CFZ-Zt 9, CFZ-Zt 52, CFZ-Zt 61, CFZ-Zt 93, CFZ-Zt 141, CFZ-Zt 149, CFZ-Zt 226

**Formaciones:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

***Ginkgodium* sp. cf. *nathorsti*** Yokoyama

**Descripción:** Hojas incompletas, con ápices redondo, bases incompletas, margen entero, incisión leve, dividida en segmentos y venas que se dirigen hacia el margen exterior de la zona apical. Presentan 15 venas por cm.

**Dimensiones:** Las hojas tienen una longitud de 5.5 cm por un ancho de 2.5 cm, el número de, el ángulo basal es de 35°, tiene ápice redondo. Con segmentos de 0.8 cm de longitud y 1.2 cm de ancho.

**Material:** CFZ-Zt 9, CFZ-Zt 93

**Formación:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

<b>Clase</b>	Ginkgoopsida
<b>Orden</b>	Ginkgoales
<b>Género</b>	<i>Baiera</i> Braun

#### ***Baiera* sp?**

**Descripción:** Impresiones de lacinias sin parte basal, las cuales están dispuestas en diferentes formas, que van de lineares a semicirculares. Se infiere pertenecer a este género sin embargo para su exacta asignación es necesario distinguir las características de la lámina y el peciolo de la hoja.

**Material:** CFZ-Zt 32, CFZ-Zt 58, CFZ-Zt 60, CFZ -Zt 111 y CFZ- Zt 223.

**Formación:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Genero** Cycadolepis Saporta  
**Cycadolepis mexicana** Wieland

**Descripción:** Impresiones de hojas alargadas, ensanchadas en la parte basal y se angosta hacia un ápice á gudo. Presentan margen entero cubierto con pelos largos dierigidos hacia el ápice y finas estrias que corren longitudinalmente

**Dimensiones:** Las hojas miden de 6.5 a 7.5 cm de largo y de 1.5 a 1.7 cm de ancho

**Formaciones:** Rosario (17° 36' 10.7" N y 97° 51' 26.6" W) y Otlaltepec (18° 18' 1.19" N y 97° 46' 1.57" W).

**Género** *Sphenobaiera* Florin

***Sphenobaiera* sp.**

**Descripción:** Impresiones de hojas divididas en dos o cuatro segmentos con una incisión de tipo profunda o mediana, ápice redondo. Con 12 venas en un centímetro

**Dimensiones:** Las hojas tiene una longitud de 10.6 cm por un ancho de 2.4 cm, con un ángulo basal de 35°. La longitud del segmento es de aproximadamente 6.7 cm y de 1.1 de ancho.

**Material:** CFZ- Zt 10, CFZ-Zt 149, Gt 1, Gt 3, Gt 5, Gt 11, Gt 12, Gt, 16, Gt 31, Gt 37, Gt 38, Gt 40, Gt 44, Gt 62, Gt 63, Gt 97, Gt 98, Gt 102, Gt 118, Gt 228, Gt 334, Gt 364, Gt 381.

**Formaciones:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W), Grupo Tecocoyunca (17°35'54''N y 98°44'35.9''W).

***Sphenobaiera* sp. cf. *argentinae*** (Kurtz) Frenguelli

**Descripción:** Hoja incompleta, ya que carece de un segmento, sin embargo presenta la base y un segmento completo con el margen de la incisión y ápice. Con ápice redondo ligeramente obtuso, incisión de tipo mediana. La orientación de las venas en la zona apical diverge hacia el margen, con 12 venas en un centímetro

**Dimensiones:** La hoja tiene una longitud de 7 cm por un ancho de 0.7 cm y un ángulo basal de 30°. El segmento que presenta tiene una longitud de 4 cm y un ancho de 0.9 cm,

**Material:** CFZ-Zt 52, Zt 55

**Formaciones:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

**Género** *Trigonocarpus*  
***Trigonocarpus oaxacensis*** Wieland

**Descripción:** Semillas pequeñas, de forma obovada y ápice agudo, la mayoría al parecer con un ligero grado de deformación.

**Dimensiones:** Su longitud es entre 1.9 a 1.2 cm y el ancho va de 1.3 a 0.7 cm.

**Material:** CFZ-Zt 4, CFZ-Zt 66, CFZ-Zt 81, CFZ-Zt 113, CFZ-Zt 255, CFZ-Zt 256, CFZ-Zt 259, CFZ-Zt 260, CFZ-Zt 261, CFZ-Zt 303.

**Formaciones:** Zorrillo-Taberna indiferenciada (17° 18' 15.9 N y 97° 42' 48.7 W).

Lámina 4.

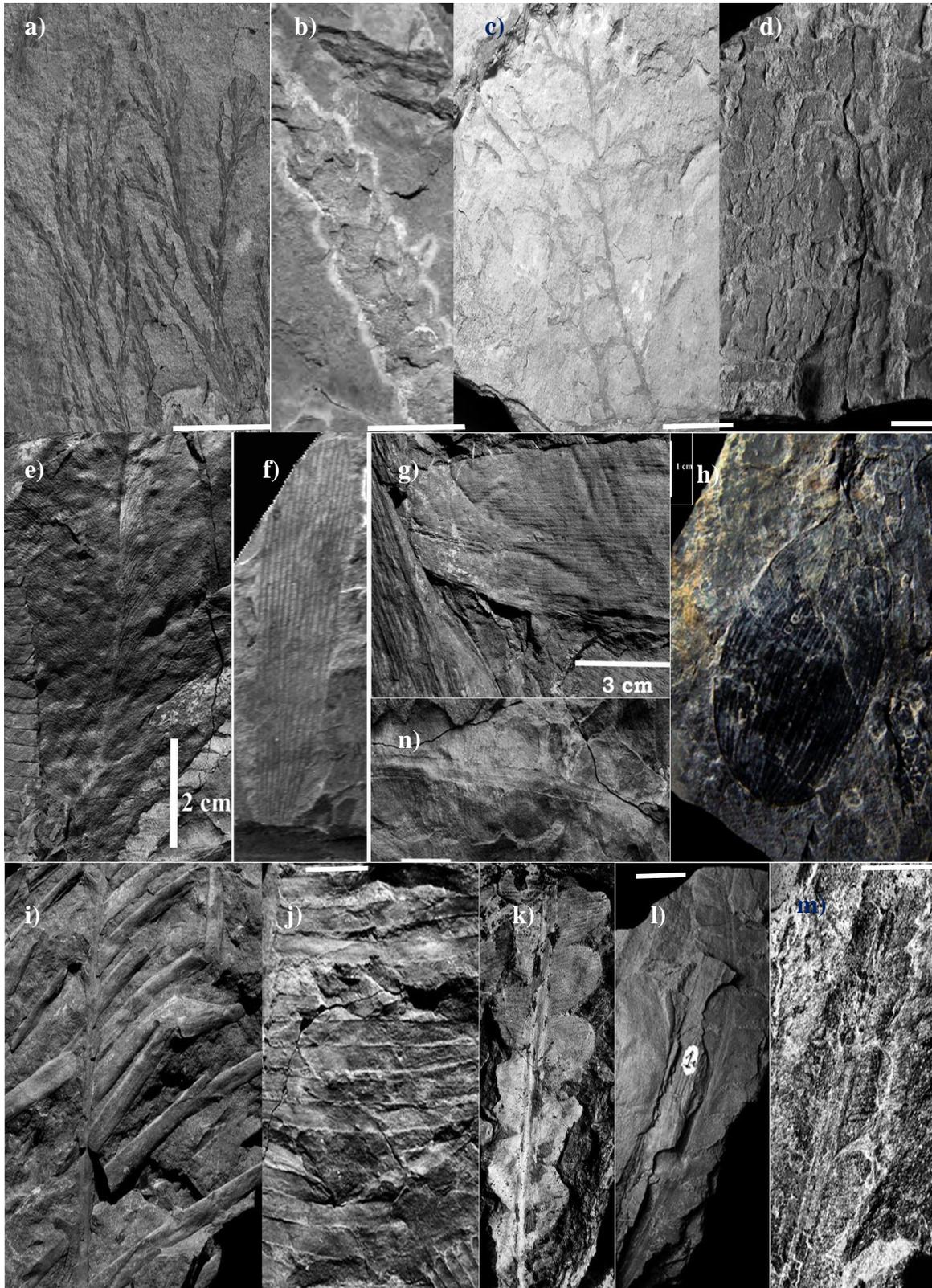


Lámina 4. *Brachyphyllum* sp1., *Brachyphyllum* sp2., *Brachyphyllum* sp3., *Elatocladus* (?)sp., *Mexiglossa varia*, *Neoggerathiopsis hislopii*, *Pelourdea* sp., *Podozamites* sp. *Pseudoctenis lanei*, *Pseudoctenis* sp., *Anomozamites angustifolium*, *Anomozamites itermedium*, *Anomozamites triangularis*, *Anomozamites* sp.

**Apéndice IV.** Área foliar de las pinnas de las especies de Cycadas actuales

ESPECIES	LARGO	ANCHO	AREA FOLIAR
<i>Dioon angustifolia</i>	7.68	0.38	1.93
<i>Dioon caputoi</i>	9.15	0.5	3.02
<i>Dioon edule</i>	8.87	0.6	3.51
<i>Dioon califanoi</i>	8.02	0.67	3.55
<i>Dioon sonorensis</i>	11.48	0.5	3.79
<i>Dioon purpusii</i>	9.65	0.64	4.08
<i>Dioon tomasellii</i>	9.25	0.76	4.64
<i>Ceratozamia zaragozae</i>	14.2	0.5	4.69
<i>Ceratozamia kuesteriana</i>	15.6	0.5	5.15
<i>Dioon holmgrenii</i>	9.96	0.84	5.52
<i>Ceratozamia norstogii</i>	17.25	0.5	5.69
<i>Dioon argenteum</i>	11.17	0.85	6.27
<i>Dioon merolae</i>	9.11	1.16	6.97
<i>Ceratozamia sabatoi</i>	16.05	1.35	14.30
<i>Zamia paucijuga</i>	18.06	1.2	14.30
<i>Ceratozamia matudae</i>	18.68	1.17	14.42
<i>Zamia fischeri</i>	13.4	1.66	14.68
<i>Zamia loddigesii</i>	13.41	1.66	14.69
<i>Zamia katzeriana</i>	13.43	1.66	14.71
<i>Zamia lacandona</i>	15.3	1.75	17.67
<i>Dioon spinulosum</i>	15	1.87	18.51
<i>Zamia monticola</i>	13.13	2.25	19.50
<i>Ceratozamia hildae</i>	13.15	2.5	21.70
<i>Zamia furfuracea</i>	13	3.17	27.20
<i>Ceratozamia mirandae</i>	42.2	1	27.85
<i>Dioon rzedowskii</i>	18.5	2.3	28.08
<i>Ceratozamia fuscoviridis</i>	18.54	2.3	28.14
<i>Zamia obliqua</i>	13.5	3.37	30.03
<i>Ceratozamia latifolia</i>	42.1	1.3	36.12
<i>Zamia elegantissima</i>	23.89	2.5	39.42
<i>Dioon stevensonii</i>	18.4	3.44	41.78
<i>Ceratozamia microstrobila</i>	18.25	3.5	42.16
<i>Zamia polymorpha</i>	18.8	3.42	42.44
<i>Zamia chigua</i>	16.8	3.85	42.69
<i>Ceratozamia huastecorum</i>	16.88	3.9	43.45
<i>Ceratozamia mixeorum</i>	28.13	2.36	43.82

<i>Ceratozamia brevifrons</i>	23.8	2.8	43.98
<i>Zamia pumilla</i>	28.1	2.4	44.51
<i>Zamia fairchildiana</i>	23.81	2.86	44.94
<i>Ceratozamia robusta</i>	23.8	2.96	46.50
<i>Ceratozamia decumbens</i>	28.4	3.25	60.92
<i>Ceratozamia whitelockiana</i>	29.76	3.22	63.25
<i>Zamia inermis</i>	29.66	3.28	64.21
<i>Zamia herrerae</i>	28.42	3.66	68.65
<i>Ceratozamia miqueliana</i>	23.93	4.52	71.39
<i>Ceratozamia morettii</i>	34.35	3.6	81.62
<i>Ceratozamia becerrae</i>	22.7	6.02	90.19
<i>Zamia purpurea</i>	26.96	5.1	90.75
<i>Ceratozamia zoquorum</i>	33.26	5.8	127.32
<i>Ceratozamia mexicana</i>	35.72	9.77	230.33
<i>Ceratozamia euryphyllidia</i>	35.7	9.8	230.91

**Apéndice V.** Afloramientos de carbón en la República Mexicana

LOCALIDAD	ESTADO	LATITUD	LONGITUD	ALTITUD	TIPO DE CARBÓN	EXTENSIÓN (TON)
San Bartolome	Chiapas	27°46'11.10	15°36'2.92"	91	Turba y lignito	Desconocido
Corralitos	Chihuahua	29°38'37.48"	107°32'57.68"	1940	Turba y lignito	Desconocido
Moris	Chihuahua	28°08'56.28"	108°31'21.8"	878	Turba y lignito	Desconocido
El Carmen Allende	Chihuahua	26°52'28.73"	105°13'58.39"	1521	Turba y lignito	Desconocido
Ojinaga	Chihuahua	29°19'56.37"	105°23'30.15"	1505	Turba y lignito	Desconocido
Sierra Rica	Chihuahua	31°46'56.25"	108°09'13.91"	1457	Turba y lignito	Desconocido
Basuchil, Guerrero	Chihuahua	28°31'30.17"	107°24'3.85"	2036	Turba y lignito	Desconocido
San Blas, Buenaventura	Coahuila	27°25'0.08"	101°43'6.13"	717	Turba y lignito	Desconocido
Cuatro Ciénegas	Coahuila	26°46'34.20"	102°15'17.25"	1192	Turba y lignito	Desconocido
Juárez	Coahuila	27°36'25"	100°43'34"	340	Desconocido	Desconocido
Juárez	Coahuila	27°25'40.87"	100°59'16.02"	389	Desconocido	Desconocido
Monclova	Coahuila	26°54'56.87"	101°25'37.56"	611	Turba y lignito	Desconocido
Muzquiz	Coahuila	27°52'41.08"	101°30'58.92"	490	Desconocido	Desconocido
Nava	Coahuila	28°5'16.43"	100°45'49.97"	326	Desconocido	Desconocido
Nueva Rosita	Coahuila	27°56'6.39"	101°13'7.08"	389	Desconocido	Desconocido
Nueva Rosita	Coahuila	27°57'10.51"	101°13'27.71"	390	Bituminoso	Más de 13,000 mill
Piedras Negras	Coahuila	28°42'6.28"	100°31'18.97"	243	Bituminoso	Más de 13,000 mill
Piedras Negras	Coahuila	28°26'44"	100°40'29.0"	304	Desconocido	Desconocido
Piedras Negras	Coahuila	28°31'13.9"	100°41'32"	298	Desconocido	Desconocido
Piedras Negras	Coahuila	28°38'30.5"	100°34'37.1"	243	Desconocido	Desconocido
Progreso	Coahuila	27°25'42"	100°59'14"	310	Desconocido	Desconocido

Estudio Paleoecológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

Progreso	Coahuila	27°25'40.87"	100°59'16.02"	307	Desconocido	Desconocido
Sabinas	Coahuila	27°50'46.06"	101°7'27.5"	341	Desconocido	Desconocido
Sabinas	Coahuila	27°51'10"	101°7'11"		Desconocido	Desconocido
Sabinas	Coahuila	27°50'34.17"	101°6'47.8"	342	Desconocido	Desconocido
Juan de Sabinas	Coahuila	27°55'45"	101°18'12"	370	Desconocido	Desconocido
Juan de Sabinas	Coahuila	27°55'37.48"	101°18'8.62"	377	Desconocido	Desconocido
Piedras Negras	Coahuila	28°33'57.3	100°40'43.6"	298	Desconocido	Desconocido
Río Armería	Colima	19°13'56.55"	103°53'21.76"	627	Turba y lignito	Desconocido
Xochimilco	Distrito Federal	19°16'31.63"	99°8'20"	2271	Turba y lignito	Desconocido
San Pedro del Gallos	Durango	25°33'58.09"	104°17'33.23	1696	Turba y lignito	Desconocido
San Juan de Guadalupe	Durango	24°37'50.27"	102°46'50.79"	1556	Turba y lignito	Desconocido
Chacala	Durango	24°48'35.62"	106°44'21.91"	627	Grafitico	Desconocido
Lerma	Edo. De México	19°20'42.56"	99°28'42.18"	2580	Turba y lignito	Desconocido
Almoloya	Edo. De México	19°22'4.24"	99°45'26.89"	2607	Turba y lignito	Desconocido
Tequixquiac	Edo. De México	19°54'0.13"	99°09'2.57"	2259	Turba y lignito	Desconocido
Chamacuaro	Guanajuato	20°06'39.07"	100°49'07.19"	1856	Turba y lignito	Desconocido
Tlaxmalac	Guerrero	18°21'31.02"	99°24'51.18"	885	Turba y lignito	Desconocido
Olinala	Guerrero	17°55'59.01"	98°41'0.06"	1183	Turba y lignito	Desconocido
Tlapa	Guerrero	17°32'51.22"	98°34'28.81"	1053	Turba y lignito	Desconocido
Azoyú	Guerrero	16°44'05.88"	98°36'11.97"	371	Turba y lignito	Desconocido

Estudio Paleocológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

Petatlán	Guerrero	17°32'30.56"	101°16'18.39"	64	Turba y lignito	Desconocido
Cualac	Guerrero	17°44'30.44"	98°39'35.01"	567	Turba y lignito	Desconocido
Zacualtipan	Hidalgo	20°38'43.53"	98°39'10.08"	1945	Turba y lignito	2,000,000 a 1000,000
Jacala	Hidalgo	21°0'26.84"	99°11'25.94"	1374	Turba y lignito	Desconocido
Olotla	Hidalgo	20°58'43.96"	98°34'01.52"	1180	Turba y lignito	Desconocido
Tehuiztla	Hidalgo	20°39'15.95"	98°37'56.96"	1954	Turba y lignito	Desconocido
Valle de Ameca	Jalisco	20°28'14.39"	104°13'15.18"	1268	Turba y lignito	Desconocido
Tecolotlán	Jalisco	20°12'9.78"	104°13'15.18"	1189	Turba y lignito	Desconocido
Sayula	Jalisco	19°52'58"	103°36'2"	1371	Turba y lignito	Desconocido
Pueblo Nuevo	Jalisco	22°13'32.70"	104°3'23.23"	2158	Turba y lignito	Desconocido
Tecalitlán	Jalisco	19°28'19.35"	103°17'57.05"	1455	Turba y lignito	Desconocido
Chapala	Jalisco	20°17'23.59"	103°11'34.64"	1530	Turba y lignito	Desconocido
Zacapu	Michoacán	19°48'41.81"	101°47'37.67"	2017	Turba y lignito	Desconocido
Sahuayo	Michoacán	20°3'14.94"	102°43'22.08"	1549	Turba y lignito	Desconocido
Coalcoman	Michoacán	18°46'3.03"	103°8'40.20"	1251	Turba y lignito	Desconocido
Puruandiro	Michoacán	20°05'16.86"	101°30'57.21"	1897	Turba y lignito	Desconocido
Pueblo Viejo	Michoacán	19°15'42.67"	102°34'22.88"	590	Turba y lignito	Desconocido
Ucareo	Michoacán	19°53'58.29"	100°41'15.04"	2546	Turba y lignito	Desconocido
Tzitzio	Michoacán	19°35'7.86"	100°55'28.19"	1502	Turba y lignito	Desconocido
Nocupetaro	Michoacán	19°02'52.35"	101°9'15.36"	744	Turba y lignito	Desconocido
Los Aguajes, jala	Nayarit	21°06'26.22"	104°21'15.4"	1906	Turba y lignito	Desconocido
San Miguel, Mixtepec	Oaxaca	16°46'39.01"	96°57'24.29"	1973	Bituminoso	100 000 000 a 10 000 000
San Bernardo,	Oaxaca	16°48'58.74"	96°53'58.68"	1651	Bituminoso	100 000 000 a 10 000

Estudio Paleocológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

Mixtepec						000
Magdalena, Mixtepec	Oaxaca	16°47'55.25"	96°52'45.86"	1564	Bituminoso	100 000 000 a 10 000 000
San Francisco, Cuanana	Oaxaca	16°48'28.34"	97°28'42.06"	1731	Bituminoso	100 000 000 a 10 000 000
Tuxtepec	Oaxaca	18°5'20.78"	96°07'4.23"	28	Turba y lignito	Desconocido
San Idelfonso Villa alta	Oaxaca	17°20'22.90"	96°09'15.23"	1208	Turba y lignito	Desconocido
Ayuquila	Oaxaca	17°56'27.0"	97°58'9"		Turba y lignito	Desconocido
Oaxaca	Oaxaca	17°3'27.68"	96°43'53.52"	1545	Grafitico	Desconocido
Tepelmeme	Oaxaca	17°52'25.34"	97°21'39.91"	2122	Desconocido	Desconocido
Tezoatlan de Segura y luna	Oaxaca	17°39'9.49"	97°48'33.97"	1509	Desconocido	Desconocido
San Juan Mixtepec	Oaxaca	16°16'34.38"	96°18'7.34"	2025	Desconocido	Desconocido
San Sebastián Tecomaxtlahuaca	Oaxaca	17°20'47.97"	98°1'55.51"	1713	Desconocido	Desconocido
Santiago Juxtlahuaca	Oaxaca	17°19'58.89"	98°00'40.62"	1687	Desconocido	Desconocido
San Miguel el Grande	Oaxaca	17°2'48.23"	97°37'14.51"	2458	Desconocido	Desconocido
San Agustín Tlacotepec	Oaxaca	17°12'28.09"	97°31'2.25	2000	Desconocido	Desconocido
Santiago Yosondúa	Oaxaca	16°52'19.80"	97°34'35.91"	2252	Desconocido	Desconocido
Santa María Tataltepec	Oaxaca	17°8'27.77"	97°23'33.64"	1620	Desconocido	Desconocido
Ejutla	Oaxaca	16°33'36.99"	96°43'56.47"	1442	Grafitico	Desconocido
Ahuatlan	Puebla	18°34'27.69"	98°15'20.58"	1297	Turba y lignito	Desconocido
Matamoros	Puebla	18°58'48.47"	98°14'29.85"	2137	Turba y lignito	Desconocido
Acatlán	Puebla	18°12'47.64"	98°03'19.26"	1311	Turba y lignito	Desconocido
Tecomatlán	Puebla	18°06'37.96"	98°18'45.23"	991	Turba y lignito	Desconocido

Estudio Paleocológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

Totaltepec, Santa Cruz Nuevo	Puebla	15°13'18.43"	97°51'39.21"	1379	Turba y lignito	Desconocido
Atacamatlán	Puebla	19°37'29.20"	97°48'56.56"	2149	Turba y lignito	Desconocido
Llanos	Puebla	20°4'2.42"	97°47'14.24"	1286	Turba y lignito	Desconocido
Tecamachalco	Puebla	18°53'12.66"	97°43'51.84"	2059	Turba y lignito	Desconocido
Bernal de Arteaga	Querétaro	20°43'57.46"	99°56'50.07"	2104	Turba y lignito	Desconocido
Tequisquiapan	Querétaro	20°31'16.48"	99°53'10.40"	1878	Turba y lignito	Desconocido
Xilitla	San Luis Potosí	21°22'58"	98°59'38"	637	Turba y lignito	Desconocido
Cabullona	Sonora	31°08'4.30"	109°35'38.46"	1180	Turba y lignito	Más de 5 00 000
Santa clara	Sonora	30°1'2.75"	108°52'8.92"	1656	Antracítico	Más de 6 000 000
Puerto del encino	Sonora	29°11'0.0"	109°30'00"	769	Desconocido	Desconocido
San Macos	Sonora	28°50'39.98"	109°26'2.75"	788	Desconocido	Desconocido
San Javier	Sonora	28°55'43.50"	109°44'21.96"	716	Desconocido	Desconocido
Macuspana	Tabasco	17°42'16.38"	92°35'51"	23	Turba y lignito	Desconocido
Nuevo Laredo	Tamaulipas	27°27'5.29"	99°38'44.09"	184	Bituminoso	Más de 13,000 mill
Panuco	Sinaloa	23°25'21.96"	105°54'26"	702	Turba y lignito	Desconocido

**Apéndice VI.** Afloramientos de yeso en la República Mexicana

LOCALIDAD	ESTADO	LATITUD	LONGITUD	ALTITUD	TIPO DE AFLORAMIENTO
Isla de San Marcos	Baja California	27°12'36.86"	112°4'18.08"	0	Principal
Mulege	Baja California	26°53'19.62"	111°58'59"	42	Principal
Ensenada	Baja California	31°51'28.09"	116°36'21.46"	71	Sin valor económico
Santa Rosalía	Baja California	27°20'33.37"	112°16'2.56"	9	Sin valor económico
La Paz	Baja California	24°8'15.70"	110°18'29.05"	65	Sin valor económico
Manuel Benavides	Chihuahua	29°6'21.39"	103°54'11.01"	1171	Sin valor económico
Aldama	Chihuahua	29°35'00"	107°43'00"	2085	Sin valor económico
Aldama	Chihuahua	29°3'10.35"	105°35'39.62"	1241	Principal
Coyame	Chihuahua	29°27'39.66"	105°5'33.40"	1263	Sin valor económico
Ocampo	Chihuahua	28°7'58.52"	108°11'25.10"	1969	Sin valor económico
Guadalupe Bravos	Chihuahua	31°23'59.46"	106°6'44.27"	1097	Sin valor económico
Juárez	Chihuahua	31°43'52.06"	106°27'45.22"	1225	Sin valor económico
Julimes	Chihuahua	28°25'27.22"	105°25'33.83"	1120	Sin valor económico
Villa Ahumada	Chihuahua	30°37'3.75"	106°30'43.50"	1194	Sin valor económico
Villa Ahumada	Chihuahua	30°36'59.15"	106°30'34.55"	1194	Sin valor económico
Naica	Chihuahua	27°51'21.52"	105°29'35.14"	1329	Sin valor económico
Guadalupe y calvo	Chihuahua	26°5'15.68"	106°57'23.20"	1989	Sin valor económico
Meoquí	Chihuahua	28°15'52.06"	105°28'57.35"	1145	Sin valor económico
Camargo	Chihuahua	28°5'7.66	104°28'20.39 "	1380	Sin valor económico
Sierra Mojada	Coahuila	27°17'31.52"	103°42'22.61"	1237	Principal

Estudio Paleoecológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

San pedro	Coahuila	25°45'31.29"	102°58'46.52"	1100	Secundario
Las Delicias	Coahuila	26°13'42.89"	102°47'23.65"	891	Pequeño
Matamoros	Coahuila	25°31'46.95"	103°13'33.19"	1114	Pequeño
Ramos Arizae	Coahuila	25°32'24.93"	100°56'36.03"	1507	Pequeño
Viesca	Coahuila	25°20'27.32"	102°48'16.89"	1199	Sin valor económico
Parras	Coahuila	25°26'29.04"	102°10'28.91"	1715	Sin valor económico
Múzquiz	Coahuila	27°52'31.76"	101°31'3.72"	856	Sin valor económico
Tamala	Colima	19°5'38.78"	103°45'23.52"	372	Principal
Tecomán	Colima	18°54'32"	103°52'29"	35	Secundario
Ixtlahuacán	Colima	19°0'3.62"	103°44'8.01"	187	Secundario
Gómez Palacios	Durango	25°34'6.30"	103°29'40.51"	1134	Sin valor económico
San Pedro del gallo	Durango	25°33'58.09"	104°17'33.23"	1696	Sin valor económico
Mapimí	Durango	25°50'4.24"	103°50'48.23"	1296	Sin valor económico
Bermejillo	Durango	25°53'11.98"	103°37'17.0"	1122	Valor económico desconocido
Tlahualilo	Durango	26°4'28.38"	103°23'49.01"	1121	Valor económico desconocido
Cuecomé	Durango	24°51'44.93"	103°41'38.04"	1610	Valor económico desconocido
Cuecomé	Durango	24°52'11.25"	103°41'39.29"	1642	Valor económico desconocido
Jimulco	Durango- Coahuila	25°7'14.77"	103°21'2.32"	1278	Valor económico desconocido
San Miguel de Allende	Guanajuato	20°55'2.25"	100°44'43.26"	2011	Valor económico desconocido
Juliantla Guerrero	Guerrero	18°32'13.81"	99°33'20.39"	1684	Sin valor económico
Huitzucó	Guerrero	18°18'9.18"	99°20'4.46"	940	Sin valor económico
Zumpango del Río	Guerrero	17°39'9.08"	99°31'49.12"	1042	Sin valor económico
Quechultenango	Guerrero	17°24'52.58"	99°14'29.81"	869	Sin valor económico
Huamuxtlán	Guerrero	17°48'8.30"	98°33'34.88"	930	Sin valor económico

Estudio Paleoecológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

Sanctorum	Hidalgo				Sin valor económico
Tula de Allende	Hidalgo	20°3'21.62"	99°20'38.03"	2075	Valor económico desconocido
Chiquilistlán	Jalisco	20°5'21.65"	103°51'41.17"	1742	Sin valor económico
Ajijic	Jalisco	20°17'51.53"	103°14'31.98"	1551	Sin valor económico
Tamazula	Jalisco	19°40'26.74"	103°15'10.38"	1182	Sin valor económico
Ameca	Jalisco	20°32'45.87"	104°2'41.50"	1240	Valor económico desconocido
Topalpa	Jalisco	19°56'44.53"	103°45'33.97"	2072	Valor económico desconocido
Apatzingán	Michoacán	19°4'44.29"	102°20'49.91"	338	Sin valor económico
Maravatío	Michoacán	19°53'51.33"	100°26'59.99"	2037	Sin valor económico
Tlayacapan	Morelos	18°57'15.42"	98°59'2.02"	1639	Valor económico desconocido
Miacatlán	Morelos	18°46'23.55"	99°21'5.77"	1045	Pequeño
Hidalgo	Nuevo León	25°58'49.01"	100°27'25.31"	550	Principal
Santa Catarina	Nuevo León	25°40'6.71"	100°27'41.41"	695	Principal
Mina	Nuevo León	26°0'12.25"	100°32'0.27"	667	Secundario
García	Nuevo León	25°48'43.85"	100°35'57.08"	754	Pequeño
Monterrey	Nuevo León	25°40'17.22"	100°18'32.12"	539	Pequeño
Cadereyta	Nuevo León	25°35'6.86"	99°59'54.86"	329	Sin valor económico
Santiago	Nuevo León	25°25'39.58"	100°9'3.38"	664	Sin valor económico
Galeana	Nuevo León	24°49'27"	100°4'37"	1794	Sin valor económico
Cueva de la Boca	Nuevo León	25°26'1.9"	100°6'53.4"	600	Valor económico desconocido
Galeana	Nuevo León	24°49'18.05"	100°4'19.20"	1773	Valor económico desconocido
García	Nuevo León	25°43'32.12"	100°35'52.52"	850	Valor económico desconocido
Hidalgo	Nuevo León	25°58'19.98"	100°27'2.51"	550	Valor económico desconocido
Mina	Nuevo León	26°00'17.11"	100°32'4.27"		Valor económico desconocido

Estudio Paleoecológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

Montemorelos	Nuevo León	25°11'38.78"	99°50'5.26"	421	Valor económico desconocido
Zapotitlán, Lagunas	Oaxaca	17°45'24.28"	98°23'22.63"	1542	Principal
Juxtlahuaca	Oaxaca	17°20'5.15"	98°0'48.47"	1839	Principal
Teita	Oaxaca	17°5'36.48"	97°24'49.94"	1337	Principal
Sindihui	Oaxaca	17°1'20.24"	97°19'2.88"	2144	Principal
Copala	Oaxaca	16°56'6"	98°56'6"		Valor económico desconocido
Santo Domingo Tonala	Oaxaca	17°40'23.71"	97°57'54.21"	1394	Valor económico desconocido
Santo Domingo Tonala	Oaxaca	17°38'55"	97°58'27"	1300	Valor económico desconocido
Silacayoapan	Oaxaca	17°30'24.2"	98°4'53.2"		Valor económico desconocido
San Jeronimo Sasola	Oaxaca	17°25'2932"	97°1'10.7"		Valor económico desconocido
Tonalá	Oaxaca	17°40'55.48"	97°57'20.34"	1406	Secundario
Tlaxiaco	Oaxaca	17°16'5.41"	97°40'45.58"	2078	Secundario
Miahuatlán	Oaxaca	16°19'13.94"	96°35'48.35"	1546	Secundario
Huajuapán de León	Oaxaca	17°48'39.63"	97°46'42.11"	1596	Sin valor económico
Etla	Oaxaca	17°12'19.22"	96°47'12.88"	1671	Sin valor económico
El Triunfo	Oaxaca	17°16'0.78"	94°58'38.66"	64	Valor económico desconocido
Tezoatlán	Oaxaca	17°39'29.95"	97°48'27.97"	1494	Valor económico desconocido
Tlacotepec	Oaxaca	17°27'22.74"	98°0'23.74"	1742	Valor económico desconocido
San Sebastian Tecomaxtlahuacan	Oaxaca	17°20'47.97"	98°1'55.51"	1711	Valor económico desconocido
San Juan Reyes	Oaxaca	17°3'55.02"	96°43'55.75"	1722	Valor económico desconocido
Parijan	Oaxaca	17°45'	96°33'33"	1567	Valor económico desconocido
Parian	Oaxaca	17°5'30.66"	96°44'0'33.93"	1616	Valor económico desconocido
Teotitlán	Oaxaca	17°1'41.56"	96°29'40.03"	1791	Valor económico desconocido

Estudio Paleoecológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

San Miguel el Grande	Oaxaca	17°2'49.57"	97°37'15.55"	2456	Valor económico desconocido
San Juan Sasola	Oaxaca	17°31'67"	96°60'60"	1300	Desconocido
Puerto escondido	Oaxaca	15°26'28"	97°08'33"	1456	Desconocido
Xadani	Oaxaca	16°34'18"	94°59'56"		Desconocido
El porvenir	Oaxaca	18°45'	98°56'57"	1345	Desconocido
El consuelo	Oaxaca	16°6'	97°56'3"	1545	Desconocido
Teocaltzingo	Oaxaca	18°36'59"	99°11'57"	1600	Sin valor económico
Chila de la Sal	Puebla	18°6'29.40"	98°28'58.52"	968	Sin valor económico
San Antonio de la Cañada	Puebla	18°29'25.46"	97°17'27.32"	1717	Sin valor económico
Tzicatlacoyan	Puebla	18°50'26.69"	98°2'48.59"	1988	Valor económico desconocido
Huehuetlán	Puebla	18°44'14.10"	98°10'0.62"	1348	Valor económico desconocido
Tepeaca	Puebla	18°57'52.91"	97°54'13.79"	2247	Valor económico desconocido
Tecamachalco	Puebla	18°53'11.33"	97°43'51.84"	2045	Valor económico desconocido
El Carmen	Puebla	19°14'50.45"	97°10'5.75"	2108	Valor económico desconocido
Chapulco	Puebla	18°37'12"	97°24'38"	1994	Valor económico desconocido
Tehuacán	Puebla	18°27'46.82"	97°23'38.79"	1638	Valor económico desconocido
Chila	Puebla	17°58'15.75"	97°51'43.21"	1649	Valor económico desconocido
Vizarrón	Querétaro	20°50'3.63"	99°43'9.27"	2055	Sin valor económico
Soledad de Graciano Sanchez	San Luis Potosí	22°10'17.47"	100°56'22.59"	1892	Valor económico desconocido
Guadalcazar	San Luis Potosí	22°37'6.22"	100°24'13.85"	1621	Principal
Río Verde	San Luis Potosí	22°15'29.61"	100°1'36.96"	1033	Principal
Cárdenas	San Luis Potosí	21°59'45.20"	99°38'45.92"	1242	Sin valor económico

Estudio Paleoecológico del Jurásico Inferior y Medio de la zona norte de Oaxaca

Ahualulco	San Luis Potosí	22°24'0"	101°10'0"	1860	Valor económico desconocido
Sinaloa	Sinaloa	25°49'35.52"	108°12'51.49"	97	Sin valor económico
Magdalena	Sonora	30°37'36.70"	110°57'45.01"	845	Secundario
Imuris	Sonora	30°46'51.25"	110°51'13.80"	879	Pequeño
Agua Prieta	Sonora	31°19'33"	109°32'56"	1276	Pequeño
Fronteras	Sonora	30°53'41.58"	109°33'31.23"	1311	Sin valor económico
Ures	Sonora	29°25'40.84"	110°23'6.01"	391	Sin valor económico
Hermosillo	Sonora	29°5'51.57"	110°56'55.80"	262	Sin valor económico
Rosario	Sonora	27°50'31.59"	109°22'28.76"	521	Sin valor económico
Quiriego	Sonora	27°31'17.08"	109°15'17.06"	213	Sin valor económico
Álamos	Sonora	27°1'16.49"	108°55'48.39"	515	Sin valor económico
Hidalgo	Tamaulipas	24°14'49.05"	99°26'16.45"	325	Sin valor económico
Ciudad Victoria	Tamaulipas	23°43'48.02"	99°8'44.21"	330	Sin valor económico
Cruillas	Tamaulipas	24°45'15.34"	98°32'7.79"	227	Valor económico desconocido
Orizaba	Veracruz	18°50'46.32"	97°6'8.67"	1238	Sin valor económico
Atoyac	Veracruz	18°54'57.61"	96°46'43.75"	469	Sin valor económico
Villa García	Zacatecas	22°9'54.37"	101°57'20.04"	2114	Pequeño
Sain Alto	Zacatecas	23°34'48.35"	103°14'57.49"	219	Sin valor económico
Villa de Juárez	Zacatecas	22°16'24.94"	100°16'1.90"	1132	Principal

**Apéndice VII.** Ubicación geográfica de los afloramientos fósiles de los géneros de Cycadeoidales presentes en el Terreno Mixteco.

GÉNERO	LATITUD	LONGITUD	EDAD
Otozamites	50.25	8.54	Triásico
Otozamites	38.51	71.16	Triásico
Otozamites	24.16	-98.5	Triásico-Jurásico
Otozamites	29.38	91.7	Triásico
Otozamites	33.7	-95.36	Triásico
Otozamites	35.45	-79.1	triásico
Otozamites	35.45	79.1	Triásico
Otozamites	32.25	53.41	triasico
Otozamites	35.54	127.46	triasico
Otozamites	30.32	114.2	Triásico
Otozamites	-35.4	-71.32	Jurásico
Otozamites	-48.46	-69.11	Jurásico
Otozamites	52.7	-68.8	Cretácico
Otozamites	-47.5	-72	Cretácico
Otozamites	-30.33	22.56	Cretácico
Otozamites	39.23	-8.13	Cretácico
Otozamites	0.13	-78.1	Cretácico
Otozamites	0.13	-78.1	Cretácico
Otozamites	55.1	14.8	Cretácico
Otozamites	39.23	-8.13	Cretácico
Otozamites	-3.9	-80.1	Cretácico
Otozamites	-3.9	-80.1	Cretácico
Anomozamites	43.3	80.4	Triásico
Anomozamites	74	56	Triásico
Anomozamites	73.6	112.8	Triásico
Anomozamites	73.6	112.8	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	29.8	118.5	Triásico
Anomozamites	45	45	Triásico
Anomozamites	36.7	128.1	Triásico
Anomozamites	25.5	117.6	Triásico
Anomozamites	31	112.2	Triásico
Anomozamites	49	38	Triásico
Anomozamites	42.3	123.9	Jurásico
Anomozamites	-4.5642	-74.2973	Jurásico
Anomozamites	22.5	78.5	Jurásico
Anomozamites	43	70	Jurásico
Anomozamites	55	135.4	Jurásico
Anomozamites	55.2	135.6	Jurásico
Anomozamites	8.1	79.9	Jurásico
Anomozamites	46.88972	-110.36	Jurásico
Anomozamites	66.4	149.5	Jurásico
Anomozamites	66.1	148.9	Jurásico
Anomozamites	65.6	149.4	Jurásico
Anomozamites	52.6	126	Jurásico
Anomozamites	51.6	133.3	Jurásico
Anomozamites	51.3	132.6	Jurásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico

Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Triásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Jurásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Jurásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Jurásico
Anomozamites	-70.5	22.6	Jurásico
Anomozamites	-79	91	Jurásico
Anomozamites	55.37805	-3.4359	Jurásico
Anomozamites	55.37805	-3.4359	Jurásico
Anomozamites	55.37805	-3.4359	Jurásico
Anomozamites	55.37805	-3.4359	Jurásico
Anomozamites	55.37805	-3.4359	Jurásico
Anomozamites	44.6	22	Jurásico
Anomozamites	17.2615	-97.6787	Jurásico
Anomozamites	17.2615	-97.6787	Jurásico
Anomozamites	17.2615	-97.6787	Jurásico
Anomozamites	74	56	Triásico
Anomozamites	56	13.5	Jurásico
Anomozamites	17.2615	-97.6787	Jurásico
Anomozamites	39.5	46	Triásico
Anomozamites	34.6	105.7	Jurásico
Anomozamites	34.6	105.7	Jurásico
Anomozamites	34.6	105.7	Jurásico
Anomozamites	34.6	105.7	Jurásico
Anomozamites	31.6	117	Jurásico
Anomozamites	27.6	113.8	Triásico
Anomozamites	41.8	83	Jurásico
Anomozamites	32.5	107.9	Jurásico
Anomozamites	42.9	123.3	Jurásico
Anomozamites	28.2	115.8	Triásico
Anomozamites	41.8	120.8	Jurásico
Anomozamites	27	116	Jurásico
Anomozamites	29.4	119.3	Jurásico
Anomozamites	42.2	125.7	Jurásico
Anomozamites	28.2	113.6	Triásico
Anomozamites	41.8	84.4	Jurásico
Anomozamites	36	103.2	Jurásico
Anomozamites	26.8	113.5	Jurásico
Anomozamites	26.1	113.3	Triásico
Anomozamites	33.9	106.5	Jurásico
Anomozamites	46.5	129.2	Jurásico
Anomozamites	42.8	126.4	Jurásico
Anomozamites	32	118.8	Jurásico
Anomozamites	29.6	103.3	Triásico

Anomozamites	26	115.5	Jurásico
Anomozamites	32.4	105.8	Triásico
Anomozamites	25.5	117.6	Triásico
Anomozamites	27.3	117.4	Triásico
Anomozamites	25.1	102.1	Triásico
Anomozamites	25.1	102.1	Triásico
Anomozamites	31	112.2	Triásico
Anomozamites	29.7	113.8	Triásico
Anomozamites	26.3	101.7	Triásico
Anomozamites	32.2	106.3	Triásico
Anomozamites	35.2	109.2	Triásico
Anomozamites	42.5	125.8	Jurásico
Anomozamites	48	122.8	Jurásico
Anomozamites	41.1	124	Jurásico
Anomozamites	21.8	108.4	Triásico
Anomozamites	29	102.8	Triásico
Anomozamites	25.4	105.6	Triásico
Anomozamites	26.6	102.2	Triásico
Anomozamites	26.9	101.5	Triásico
Anomozamites	26.9	101.5	Triásico
Anomozamites	26.6	101.8	Triásico
Anomozamites	27.5	101.6	Triásico
Anomozamites	28.9	99.7	Triásico
Anomozamites	31	100.3	Triásico
Anomozamites	29.3	105.8	Triásico
Anomozamites	31.1	97.2	Triásico
Anomozamites	31	98.3	Triásico
Anomozamites	29.7	120.2	Jurásico
Anomozamites	30	100.2	Triásico
Anomozamites	42.5	42.7	Jurásico
Anomozamites	42.8	41.7	Jurásico
Anomozamites	42.4	43	Jurásico
Anomozamites	42.3	43.5	Jurásico
Anomozamites	42.1	43.2	Jurásico
Anomozamites	41.2	44.4	Jurásico
Anomozamites	41.2	44.6	Jurásico
Anomozamites	36.6	139.2	Jurásico
Anomozamites	34.2	131.3	Jurásico
Pterophyllum	45.3	6.7	Triásico
Pterophyllum	48.5	9	Triásico
Pterophyllum	24.1982	-98.8511	Triásico-Jurásico
Pterophyllum	47.5162	14.55007	Triásico
Pterophyllum	48.5	9	Triásico
Pterophyllum	46.7	13.5	Triásico
Pterophyllum	45.59	24.58	Triásico
Pterophyllum	45.59	24.58	Jurásico
Pterophyllum	45.59	24.58	Jurásico
Pterophyllum	45.59	24.58	Jurásico
Pterophyllum	45.59	24.58	Carbonífero
Pterophyllum	45.59	24.58	Pérmico
Pterophyllum	45.59	24.58	Pérmico
Pterophyllum	45.59	24.58	Pérmico

Pterophyllum	45.59	24.58	Pérmico
Pterophyllum	31.7971	-7.09258	Pérmico
Pterophyllum	36.3	103.51	Pérmico
Pterophyllum	39.47	117.58	Pérmico
Pterophyllum	20.35	78.57	Pérmico
Pterophyllum	40.2	127.3	Pérmico
Pterophyllum	37.59	125.8	Jurásico
Pterophyllum	36.4	117.1	Jurásico
Pterophyllum	23.3	81.1	Jurásico
Pterophyllum	23.9	87	Cretácico
Pterophyllum	20.35	78.57	Cretácico
Pterophyllum	40.2	127.3	Cretácico
Pterophyllum	35.54	127.46	Cretácico
Pterophyllum	55.9381	106.3467	Cretácico
Pterophyllum	51.1	132.8	Cretácico
Pterophyllum	34.15	108.57	Cretácico
Pterophyllum	55.9384	-106.34	Cretácico
Pterophyllum	53.3	120.9	Cretácico
Pterophyllum	52.6	126	Cretácico
Pterophyllum	55.9384	-106.34	Cretácico
Pterophyllum	42.4	122.5	Cretácico
Pterophyllum	55.9384	-106.34	Cretácico
Pterophyllum	55.9384	-106.34	Cretácico
Pterophyllum	55.9384	-106.34	Cretácico
Pterophyllum	42.4	122.5	Cretácico
Pterophyllum	55.9384	-106.34	Cretácico
Ptyllophyllum	-35.4	-71.32	Triásico
Ptyllophyllum	35.51	104.11	Triásico
Ptyllophyllum	32.25	53.41	Triásico
Ptyllophyllum	38.51	71.16	Triásico
Ptyllophyllum	-56.07	106.2	Triásico
Ptyllophyllum	42.18	43.21	Triásico-Jurásico
Ptyllophyllum	-38.24	-63.37	Jurásico
Ptyllophyllum	49.31	105.44	Jurásico
Ptyllophyllum	19.11	-96.09	Jurásico
Ptyllophyllum	61.31	105.19	Jurásico
Ptyllophyllum	-82.51	-135	Jurásico
Ptyllophyllum	-35.4	-71.32	Jurásico-Cretácico
Ptyllophyllum	-71.42	42.36	Cretácico
Ptyllophyllum	-48.46	-69.11	Cretácico
Ptyllophyllum	20.35	78.57	Cretácico
Ptyllophyllum	-82.51	-135	Cretácico
Zamites	46.1339	2.1249	triasico
Zamites	-71.42	42.36	triasico
Zamites	51.09	-10.27	triasico
Zamites	41.52	-12.34	triasico
Zamites	15.12	-86.14	Triásico-Jurásico
Zamites	34.31	-105.52	Triásico
Zamites	35.45	79.01	Triásico
Zamites	30.3	113.42	Triásico
Zamites	36.03	103.49	Triásico
Zamites	34.31	-105.52	Triásico

Zamites	-30.33	22.56	Cretácico
Zamites	-30.33	22.56	Cretácico
Zamites	40.27	-3.44	Cretácico
Zamites	-30.33	22.56	Cretácico
Zamites	-1.49	-78.11	Cretácico
Zamites	-1.49	-78.11	Cretácico
Zamites	36.46	-119.25	Eoceno

Apéndice VIII. Artículo Requisito

150

Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, v. 30, núm. 1, 2013, p. 150-158

## Clasificación del área foliar de las gimnospermas fósiles de la zona norte de Oaxaca, México

Erika Lourdes Ortiz-Martínez<sup>1,\*</sup>, María Patricia Velasco de León<sup>1</sup>,  
Isaías Salgado-Ugarte<sup>1</sup> y Alicia Silva-Pineda<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México,  
Av. Guelatao 66, Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa, 09230 México D.F.

<sup>2</sup>Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México,  
Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, 04510 México D.F.

\*elom111176@hotmail.com

### RESUMEN

Se da a conocer la clasificación del área foliar de diferentes géneros de gimnospermas fósiles de siete localidades jurásicas de México, con el fin de que pueda ser utilizada en la inferencia de las condiciones ambientales que favorecieron el establecimiento y dominancia de este grupo durante Jurásico Inferior y Medio del terreno Mixteco. Después de obtener el área foliar de 186 ejemplares completos y analizar los datos obtenidos utilizando estimadores de densidad por Kernel se proponen siete categorías del área foliar. En la zona de estudio las hojas microfílas son las más abundantes (87.08%). Sin embargo, la categoría *Microfíla I* (0.08241–1.3660 cm<sup>2</sup>; 58.03 %) es el tamaño dominante y es la única presente en todas las localidades. Por otro lado, el análisis litológico hecho en la zona de estudio reveló la presencia de estratos alternantes de areniscas de diferente tamaño de grano y capas de carbón de espesor variable en todas las localidades. Para inferir el paleoclima se obtuvo el área foliar de las especies actuales de cicadales que se distribuyen en México. La categoría *Microfíla II* (1.3661–3.4835 cm<sup>2</sup>) incluye las hojas más pequeñas encontradas en esta muestra; los organismos que las presentan se distribuyen en zonas con climas secos a húmedos. Esta categoría de área foliar es la más cercana a lo encontrado en las hojas fósiles del terreno Mixteco, lo que permite proponer que en el Jurásico Inferior existió un clima más seco que en el Jurásico Medio, con localidades con estrés hídrico al menos durante ciertas épocas del año y áreas con mayor humedad y presencia de pantanos. Sin embargo, las diferencias entre las localidades en los porcentajes de hojas microfílas, en el espesor de los estratos de carbón y en la textura de las rocas sedimentarias indican que las condiciones ambientales durante el Jurásico no fueron homogéneas.

**Palabras clave:** Paleobotánica, clima, Jurásico, terreno Mixteco, México.

### ABSTRACT

The foliar area of different genera of fossil gymnosperms from seven Jurassic localities in Mexico was classified with the purpose of being used in the inference of the environmental conditions that favored the establishment and domination of this group in the Early and Middle Jurassic in the Mixteco terrane. After getting the foliar area of 186 complete specimens and analyzing the data obtained using Kernel density estimation (Stata), seven categories of the foliar area were obtained. In the study area, the microphyll leaves were the most plentiful (87.08%), however the *Microphylla I* category (0.08241–1.3660

cm<sup>2</sup>; 58.03 %) is the dominate size and is the only found in all localities. On the other hand, a lithological analysis carried out in the study area revealed alternating strata of sandstone with variable grain size, and coal layers of variable thickness in all the localities. In order to infer the paleoclimate, the foliar area of the current cycada species distributed in Mexico was obtained. The smallest leaves found in this sample are included in the *Microphyla II* category (1.3661–3.4335 cm<sup>2</sup>), and come from organisms distributed in zones with dry to humid climate, and scarce rainfall. This foliar area category of the current species is the closest to what is found in the fossil leaves of the Mixteco terrane, which let us propose that the climate in the Early Jurassic was drier than in the Middle Jurassic, with localities subjected to hydric stress at least during some seasons of the year, and more humid swamp areas. The difference between the localities in the percentage of microphyll leaves, the variable thickness of the coal strata and the texture of the sedimentary rocks indicate that the climatic conditions during the Jurassic in the Mixteco terrane were not homogeneous.

*Key words:* Paleobotany, climate, Jurassic, Mixteco terrane, Mexico.

## INTRODUCCIÓN

La distribución de la vegetación en el pasado, al igual que hoy en día, estuvo controlada en gran medida por factores ambientales entre los que destaca el clima. Los factores naturales que afectan a este complejo sistema son la latitud, altitud, continentalidad, corrientes marinas y vientos. Modificaciones en estos parámetros han ocasionado cambios climáticos que se han manifestado en la Tierra a lo largo del tiempo geológico causando extinciones en masa, alteraciones en el hábitat de los organismos y promovido la evolución de los seres vivos. Debido a esto, la relación entre la fisonomía foliar de las plantas y el clima ha despertado el interés de los investigadores desde mediados del siglo XVII (Seward, 1917). El tamaño de la hoja es uno de los caracteres adaptativos al clima mejor estudiado, pues controla la temperatura en la superficie de la lámina. Hojas grandes o con amplias áreas foliares expuestas se localizan en ambientes de climas templados y húmedos, hojas de áreas foliares reducidas tienden a presentarse en ambientes secos o soleados (Givnish, 1979; 1984; Hickey, 1981). Esta última adaptación surge en respuesta a la necesidad de las plantas de disminuir la absorción de radiación solar ante su imposibilidad de deshacerse rápidamente de la energía calórica emitida durante los procesos catabólicos. Un aumento brusco de la temperatura de la hoja provocaría que el metabolismo celular se viera seriamente afectado, poniendo en riesgo la sobrevivencia de estas estructuras.

Se ha demostrado que plantas adaptadas a un clima en particular presentan características morfológicas similares o ciertas formas de crecimiento. Esto ha permitido que disciplinas como la paleobotánica y la paleoecología utilicen la arquitectura foliar para realizar inferencias paleoclimáticas (Wolfe, 1971; Hickey y Wolfe, 1975; Stewart, 2008). Sin embargo, las reconstrucciones paleoecológicas que han utilizado hojas fósiles para inferir el clima se han enfocado principalmente en las angiospermas, dejando de lado las gimnospermas e ignorando los grandes cambios climáticos que se presentaron en la Tierra cuando estas plantas se diversificaron.

Fue al final del siglo pasado que los paleobotánicos comienzan a interesarse en las gimnospermas como una fuente importante de información, para inferir el clima de periodos anteriores al Paleógeno (Hallam, 1984; Ziegler *et al.*, 1993; Rees *et al.*, 2000; 2004; Krassilov, 2003). Para ello han utilizado listados de géneros presentes en localidades de Asia, y asociado su presencia a parámetros ambientales, por ejemplo, registran la existencia de *Gingko* en zonas húmedas y de *Cheirolepidaceae* en ambientes áridos (Krassilov, 1969, 2003). A nivel mundial se han empleado bases de datos para proponer una distribución latitudinal de microconíferas o plantas de hojas aciculares y megaconíferas o gimnospermas de hojas escuamiformes; lo mismo ha sucedido con las bennettitales que han sido clasificadas en microcicadas y macrocicadas, aunque en este grupo la designación de tamaños no es clara ni consistente. Ziegler *et al.* (1993) proponen cinco clases de tamaño para las bennettitales del Mesozoico temprano, 46% de las cuales no se han reportado en México; Rees *et al.* (2000, 2004), en su propuesta de biomas, consideran 10 clases de tamaño, aunque no explican los criterios utilizados en la generación de las categorías. En México, la flora fósil mejor preservada y más abundante se localiza en rocas jurásicas del estado de Oaxaca. Sin embargo, la aplicación de cualquiera de estos criterios en estudios paleoecológicos sería evidentemente inadecuada. Debido a lo anterior el objetivo de este trabajo es generar una clasificación estadística del área foliar de las gimnospermas fósiles del terreno Mixteco, que pueda ser utilizada en la inferencia de las condiciones ambientales que favorecieron su establecimiento durante el Jurásico Inferior y Medio, inferencias que tendrán que ser apoyadas por la información sedimentológica recabada en los afloramientos fósiles.

## ZONA DE ESTUDIO

El terreno Mixteco se ubica al sur de la República Mexicana, aproximadamente a 200 km al sureste de la Ciudad de México. Se localiza en la porción noroeste del estado de Oaxaca cerca de los límites de los estados de Puebla,

Guerrero y Oaxaca (Ortega-Guerrero, 1989), abarcando una superficie aproximada de 40,000 km<sup>2</sup>, entre las coordenadas geográficas 16°35' a 18°00' N y 97° 5' a 97°45' O (Figura 1). En la zona aflora una cubierta sedimentaria amplia del Jurásico Inferior y Medio que incluye a las formaciones Rosario, Conglomerado Cualac, Otlaltepec, Tecamazúchil y Grupo Tecocoyunca, las cuales en conjunto contienen a los afloramientos fósiles más abundantes y mejor preservados de gimnospermas de esta edad en México.

## Geología y estratigrafía

### Jurásico Inferior

La secuencia estratigráfica depositada sobre el terreno Mixteco durante el Jurásico inicia con rocas de la Formación Rosario (Caballero-Miranda, 1994, Figura 2) que afloran únicamente en la parte central de la cuenca de Tlaxiaco en las coordenadas geográficas 17°36'–12.9" N y 97°51'–37.1" O. Cubre en discordancia al Complejo Acatlán y tiene un espesor de 80.4 m en la zona de estudio. Jiménez-Rentería (2004) la ha definido como una facie carbonosa, diferente a la Formación Conglomerado Prieto. En la Formación Rosario se intercalan lutitas y areniscas de color café rojizo y amarillento, con horizontes de carbón no mayores a 30 cm de espesor. Las impresiones de cicadales, bennettitales, pteridospermas y filicales se encuentran mal preservadas en areniscas de grano medio y con mayor detalle en lutitas negras. Wieland (1914-1916) llamó a estos estratos "capas con plantas" y señaló un espesor para esta formación de 137 m. Erben (1956) considero un espesor entre 100 y 120 m. La edad asignada a esta

unidad estratigráfica es Jurásico Inferior, pues subyace al Conglomerado Prieto (Toarciano; Jiménez-Rentería, 2004) (Figura 2). Las características litológicas de la formación indican un ambiente de depósito de tipo fluvial con llanuras de inundación (Erben, 1956; Morán-Zenteno et al., 1993; Jiménez-Rentería, 2004).

### Jurásico Medio

La Formación Conglomerado Cualac aflora al este y noreste del estado de Guerrero en las cercanías del municipio de Cualac. Cubre concordantemente a la Formación Rosario y está cubierta por rocas del Grupo Tecocoyunca (Figura 2). Los sedimentos de la Formación Conglomerado Cualac que afloran en las coordenadas 17°35'52.8" N y 98°44'35" O (localidad Tres Caminos) tienen un espesor de 256 m, y están compuestos de conglomerados cuarcíticos duros, de color gris, con guijarros de cuarzo lechoso blanco y en menor frecuencia de micaesquistos y gneises. Impresiones de plantas se localizan en la columna estratigráfica a partir del metro 219 y hasta el 230; en los estratos inferiores de areniscas de grano fino y lutitas predominan Cheirelepidáceas y filicales; mientras que en los estratos superiores, conformados por areniscas de grano fino dominan las bennettitales bien conservadas. El Conglomerado Cualac se ha interpretado como un depósito continental, en un ambiente subáereo (estratos con concreciones de hierro) con pequeñas zonas pantanosas (presencia de intercalaciones de estratos de carbón que varían de 30 a 40 cm de espesor) (Erben, 1956; Velasco-de León et al., 2011; Velasco-de León y Guerrero-Arévalo, 2011).

La formación Otlaltepec (Figura 2) es una secuencia clásica (no descrita formalmente) que descansa discordantemente sobre la Unidad Piedra Hueca y en algunas ocasiones sobre el Complejo Acatlán y el Tronco de Totoltepec (Figura 2). Aflora en el área de Coyotepec-Tiangüistengo, al suroeste del Estado de Puebla en las coordenadas geográficas 18°18'1.19" N y 97°46'1.57" O (Ortega-Guerrero, 1989), tiene un espesor de 826.5 m y por sus características litológicas particulares se dividió a esta unidad en dos miembros: un miembro inferior con un espesor de 197 m y un miembro superior que abarca aproximadamente 629 m (Cruz-Cruz, 2012). Las impresiones y permineralizaciones de plantas son escasas y poco diversas (troncos, ramas, frondas de bennettitales y filicales) y están preservadas en areniscas finas y lodolitas que se localizan en los últimos 40 metros del miembro inferior (Grajeda et al., 2011). Este miembro presenta estratos de carbón y estructuras secundarias como rizaduras, estratificación cruzada, lentes conglomeráticos y marcas de carga. Las características litológicas observadas, indican un ambiente fluvial de alta energía con periodos de máxima precipitación pluvial, lo que originó llanuras de inundación durante el relleno de la cuenca (Cruz-Cruz, 2012).

Cerca del Municipio de Huajuapán de León se han localizado rocas sedimentarias del Jurásico Medio pertenecientes a la Formación Tecamazúchil. Esta secuencia

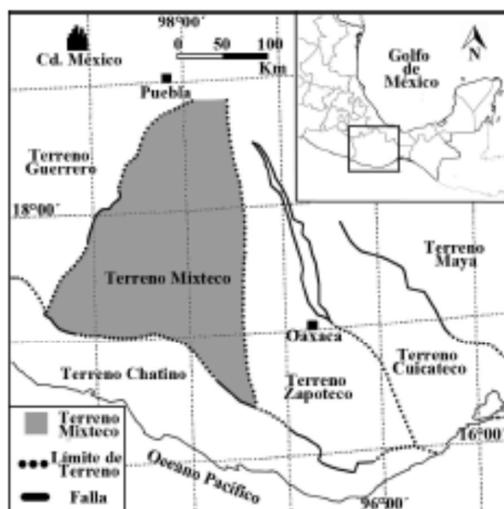


Figura 1. Mapa donde se observa la ubicación del terreno Mixteco (modificado de Ortega-Guerrero, 1999)

ERA	PERIODO	ÉPOCA	EDAD	Terreno Mixteco			
				Coyame-Tlacuahuatl	Chilixtlahuaca-Linola	Tzacuilla	Oñalá
MESOZOICO	CRETÁCICO	TARDÍO	MAASTRICHTIANO				
			CAMPANIANO				
			SANTONIANO				
			CONIACIANO				
			TIBURCIANO				
		CENOMANIANO	Cañon Coyotepec	Cañon Teposcolula	Cañon Teposcolula	F. Mochles	
		ALBIANO					
		APTIANO	U. Magdaleno				
		NEOCOMIANO			U. San Andrés U. San Vicente U. San Miguel Papatalá	Capas Rojas Tlacuahuatl	
	JURÁSICO	TARDÍO	TITHONIANO		F. Mapache		
			KIMBERIDGEANO				
			OXFORDIANO		F. Chimeco		
		MEDIO	CALLOVIANO				
			BATHONIANO	F. Oñalá	F. Tecomazúchil	Grupo Tecocoyunca	
			BAJOCIANO	F. Piedra Blanca			
			ANJLIANO			Conglomerado Cañon	
			TUARCIANO			F. Rosette	
			PLENSBACHIANO				
			SEMERIANO				
BETTANGIANO							
TRÁSICO			U. Diquiyá	Ipatobelo Lhorán			
PALEOZOICO	PERMIANO	TRONCO DE TOTOTPEC			F. Los Arcos		
		PENSILVÁNICO					
		MISSISIPICÓ					
	DEVÓNICO				Complejo Acatlán		
PRIMARIO	SILURIANO						
	ORDOVICIANO						
	CÁMBRICO						

Figura 2. Principales formaciones que constituyen la cubierta sedimentaria del terreno Mixteco (modificado de Caballero-Miranda, 1994).

clásica tiene un espesor total de 705m. Se divide en 23 miembros (Grimaldo-Ávalos, 2010). El quinto de ellos, con un espesor aproximado de 9 m, contiene abundantes fósiles, entre los que destacan frutos, conos y frondas de Cycadophytas, así como una gran diversidad de filicales (Rojas-Chávez, 2010). Los miembros nueve y diez presentan bennettitales y Cheirolepidaceae. Esta unidad geológica se caracteriza por presentar litarenita arcósica y arcosa lítica con cantidades variables de limos y gravas de colores amarillentos y rojizos, con estratificación cruzada y laminación alterna poco definida. En las partes bajas de la formación se localiza una secuencia terrígena arritmica de colores beige a gris claro, donde predominan las capas de arenisca y areniscas conglomeráticas con estratos que varían de 20 a 60 cm. Los rasgos mostrados por esta formación sugieren ser depósitos fluviales con desarrollo de barreras laterales y longitudinales combinadas con el desarrollo de sistemas meándricos, que se intercalan con abanicos aluviales y llanuras de inundación dentro de un graben, acumulados en un clima húmedo y cálido. Su contacto inferior con el Complejo Acatlán (Paleozoico) es discordante (Grimaldo-Ávalos, 2010; Arellano-Gil *et al.*,

2011). Sobre yaciendo a la Formación Tecomazúchil se encuentran dos conjuntos de rocas de origen marino del Jurásico Superior: el primero corresponde a la Formación Chimeco y el segundo a la Formación Mapache (Figura 2), con 600 m de espesor máximo entre ambas formaciones (área de Texcalapa, Puebla), y que se acuña hacia Santiago Chilixtlahuaca, (Grimaldo-Ávalos, 2010; Arellano-Gil *et al.*, 2011).

En la localidad Cañada del Ajo, que se encuentra a las afueras del poblado de Mixquiapan, Puebla, en las coordenadas 18°4'54" N, 98°16'16.8" O y 18°4'58.84" N, 98°16'25.68" O, afloran rocas del Grupo Tecocoyunca. En la localidad estudiada se midió una columna estratigráfica con un espesor total de 224.43 m. La parte basal de esta unidad corresponde a un conglomerado polimítico con matriz arenosa intercalado con capas gruesas de conglomerado con clastos de cuarzo blanco y esquisto. La parte media está constituida por una secuencia terrígena arritmica de colores beige a gris claro de capas de areniscas y areniscas conglomeráticas, con cuerpos lenticulares de conglomerados arenoso, estructuras de *flute cast* y bionturbación. La cima consiste en una intercalación de arenisca fina con

conglomerado grueso a medio, con horizontes de lutita carbonosa y carbón, seguido por una alternancia de limolitas verdes y rojas con arenisca conglomerática, con algunas costras de hierro y nódulos de pedernal (Hernández-Vulpes y Rodríguez-Calderón, 2012). Los fósiles se encuentran en dos niveles, el primero, hacia la base de la columna, con bennettitales, filicales, equisetales, conos y coníferales, y el segundo, hacia la cima, con bennettitales y Cheirolepidaceas (Velasco-de León y Guerrero-Arévalo, 2011).

Este sistema presentó periodos de alta energía con la correspondiente acumulación de sedimentos, lo que originó la migración del cauce del río, teniendo como resultado un conjunto de canales abandonados, donde se acumuló materia orgánica vegetal, que dio lugar al carbón.

La última localidad del Grupo Tecocoyunca estudiada es la que aflora cerca de la ciudad de Tlaxiaco, ubicada en la localidad designada con el nombre de Río Nñumi que se ubica en las coordenadas geográficas 17°19'24.16" N y 97°43'3.21" O. Esta localidad forma parte de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas. Con este nombre, Carrasco-Ramírez (1981) conjunta las formaciones Zorrillo y Taberna, ya que presentan un notable parecido en litologías, y describe su relación transicional que hace difícil su reconocimiento fuera de las localidades tipo. Corro-Ortiz y Ruiz-González (2010) concuerdan con esta definición. Erben (1956) le asigna una edad Bajociana-Batoniana. La columna estratigráfica en la zona de estudio fue medida y arrojó un espesor de 303 m. Está constituida por areniscas intercaladas con lutitas que presentan una variación en el contenido de matriz, presentando litarenitas y grauvacas. Los líticos están constituidos por gneises y esquistos. El tamaño de los clastos, en su mayoría son subangulosos, varía entre arenas finas y gruesas. Conforman estratos tabulares e irregulares con espesores que van de los 30 cm a los 3 m. Las lutitas se encuentran en estratos delgados que están entre los 10 y 30 cm, aunque en algunos casos alcanzan espesores de hasta 1.5 m, y algunos contienen carbón, el cual aumenta hacia la parte superior, que es donde se localizan abundantes impresiones de corteza, frondas de bennettitales, cicadales y filicales. La parte basal de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas fue depositada en un ambiente fluvial meándrico, mientras que la parte superior se depositó en un ambiente de llanura deltaica en su parte proximal, con presencia de zonas pantanosas ocasionales, que dieron origen a los depósitos de carbón.

## MÉTODO

El trabajo paleontológico en el terreno Mixteco fue propuesto por la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (FES Zaragoza) y el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) en el año 2010. El presente estudio se realizó con 186 hojas completas colectadas hasta ese momento en las diferentes localidades que conforman la cubierta sedimentaria del Jurásico

de Oaxaca: Rosario Nuevo (Formación Rosario); Tres Caminos (Formación Conglomerado Cualac); Tianguistengo (formación Otialtepec); Ayuquila, Chilixtlahuaca, Partideño (Formación Tecomazúchil); Cañada del Ajo y Río Nñumi (Grupo Tecocoyunca).

Los fósiles de plantas fueron depositados en la colección paleontológica de la FES Zaragoza, UNAM, bajo los acrónimos CFZ R, CFZCC, CFZTe, CFZTz y CFZOt. De cada formación se limpió y midió un promedio de 31 ejemplares de gimnospermas (pinas en el caso de cicadales y bennettitales y hojas de coníferas). Para calcular el área foliar de cada ejemplar, los datos de largo y ancho fueron multiplicados por un factor de corrección de 0.66 (Welles y Norman, 1991; Ollat et al., 1998). A diferencia de la longitud, el área foliar controla la intensidad del intercambio gaseoso así como la actividad fotosintética de la planta (Welles y Norman, 1991), por lo que es un indicador de la radiación interceptada, de la cual depende el potencial fotosintético y productivo de las plantas (Ollat et al., 1998). Por esta razón, el área foliar refleja mejor las condiciones bajo las cuales vivieron los organismos.

Debido al pronunciado sesgo positivo de los valores de área foliar, los datos fueron transformados a logaritmos naturales, que facilitaron el manejo de la información evitando el sesgo de los datos. El análisis estadístico de la distribución del área foliar se realizó con ayuda del programa estadístico Stata 12, utilizando estimadores de densidad por Kernel (Salgado-Ugarte et al., 2005). La distribución multimodal resultante permitió el establecimiento de intervalos de tamaño que se utilizaron como indicadores de las categorías de área foliar de la muestra trabajada. Los límites de cada intervalo se basaron en la estimación de máximos (modas) y mínimos (antimodas) de frecuencia (Sanvicente-Añorve et al., 2003; Salgado-Ugarte et al., 1997, 2002, 2005), transformando posteriormente los valores logarítmicos a su escala original (cm<sup>2</sup>).

Por último se revisaron y midieron 10 pinas de diferentes frondas de 43 especies actuales de cicadales (22 de ellas corresponden al género *Ceratozamia*, 12 a *Dioon* y 9 a *Zamia*) depositadas en el Herbario Nacional (UNAM) y en el Herbario del Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz (XAL). Con los datos obtenidos se obtuvo el tamaño promedio para cada especie (largo y ancho de las pinas), para posteriormente calcular, con el mismo método utilizado para los organismos fósiles, el área foliar de cada especie actual de cicadales. Por último se ubicó el área foliar de estos ejemplares y de los 186 fósiles de gimnospermas del terreno Mixteco en las categorías generadas, con el fin de observar la representatividad de tamaños en la muestra fósil y comparar estos datos con el tamaño y las condiciones ambientales en las que viven las especies actuales de cicadales con áreas foliares cercanas a las encontradas en las hojas fósiles del terreno Mixteco. Se espera que esta información facilite, con ayuda de las características litológicas, la inferencia de las condiciones bajo las cuales vivieron las plantas de la mixteca oaxaqueña durante el Jurásico.



Figura 3. Se muestra la generación de seis modas cada una de ellas correspondiente a una categoría.

**RESULTADOS**

El análisis de densidad (Figura 3) muestra la generación de seis modas en donde cada una de ellas corresponde al punto medio de una categoría. El valor óptimo de Silverman fue de 0.4537, mientras que el valor sobresuavizado fue de 0.5767 (Tabla 1). La diferencia mínima entre estos valores evidencia la falta de sesgo al manejar el logaritmo natural de los valores originales. El ancho de la ventana se fijó en 0.26, según el criterio empírico que afirma que la mejor forma de fijar este valor es obteniendo la media del valor óptimo (Salgado-Ugarte, comunicación personal).

El análisis de antimodas permitió conocer los límites de cada una de las categorías (Tabla 2, Figura 4), encontrando que el área foliar más pequeña de las gimnospermas analizadas corresponde a valores menores a 0.01142 cm<sup>2</sup>, categoría representada por el género *Brachyphyllum* Brongniart, presente en las localidades de Ayuquila, Partideño, Tianguistengo, Tres Caminos y Río Nuni, mientras que el grupo que presenta mayor superficie expuesta a la radiación es el que ostenta un área foliar mayor a 57.74 cm<sup>2</sup>. El 58.03 % del total de los ejemplares de la región norte del terreno Mixteco tiene una área foliar de 0.08241 a 1.3660 cm<sup>2</sup> (bennettitales) coincidiendo con la categoría número tres (Microfila I). Las categorías menos representada en la muestra de hojas fósiles es la dos (Nanofila II) con apenas el 1.67% y la siete (Mesófila I) con el 0.53 %. El área foliar de estas categorías va de 0.01142 a 0.08240 cm<sup>2</sup> (bennettitales) y mayores a 57.7428 cm<sup>2</sup>, respectivamente (Tabla 3).

En comparación, las especies actuales de cicadas

Tabla 1. Valor óptimo y sobresuavizado de los datos (logaritmo natural).

Silverman's ancho de banda óptimo	0.4537
Hardle's 'better' ancho de banda óptimo	0.5344
Scott's ancho de banda sobresuavizado	0.5767

Tabla 2. Límites de las siete categorías obtenidas a partir del análisis no paramétrico de los datos.

Antimodas en la estimación de densidad/frecuencia			
		Ln	cm <sup>2</sup>
Antimoda	(1)	-4.4720	0.01142
Antimoda	(2)	-2.4960	0.08241
Antimoda	(3)	0.3120	1.3661
Antimoda	(4)	1.2480	3.4836
Antimoda	(5)	2.2880	9.8552
Antimoda	(6)	4.0560	57.7428
Antimoda	(7)	5.7200	304.90

muestran hojas con mayor superficie foliar expuesta. La categoría Microfila II en esta muestra incluye las hojas de las especies más pequeñas y también las menos comunes (6.09%), siendo las especies *Dioon angustifolia* Miquel y *Dioon caputoi* De Luca, Sabato y Vázquez-Torres, las representantes de esta categoría. Actualmente sus miembros se distribuyen en climas secos, formando parte de matorrales xerófilos y selvas bajas caducifolias. Las hojas notofilas (44.18%) constituyen la clase mejor representada entre los organismos actuales, mientras que el género *Ceratocamia* Brongniart incluye a las hojas más grandes, con áreas foliares superiores a 57.7428 cm<sup>2</sup>. Estos organismos habitan en climas cálidos, principalmente como parte de la vegetación secundaria de selvas altas perennifolia y bosques mesófilos de montaña.

**DISCUSIÓN**

El análisis estadístico realizado con las impresiones de hojas fósiles colectadas en la zona norte del terreno Mixteco permitió clasificar las pinas en siete categorías de tamaño, nombradas en orden ascendente utilizando los prefijos de origen griego nano, micro, noto y meso (Tabla 3). En el

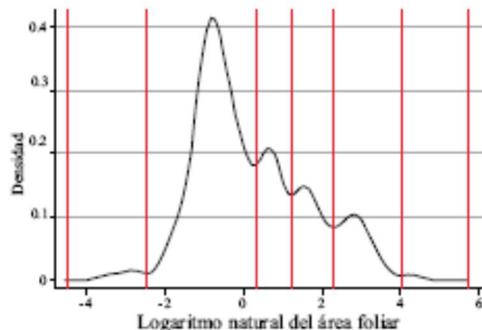


Figura 4. Gráfica que muestra los límites de cada una de las categorías obtenidos mediante un análisis de antimodas.

Tabla 3. Intervalo de cada una de las categorías obtenidas y porcentajes de representatividad de estas en el material fósil y actual.

No.	Intervalo (cm <sup>2</sup> )	Nombre	Material fósil (%)	Material actual (%)
1	menor a 0.01142	Nanofila I	0	0
2	de 0.01142 a 0.08240	Nanofila II	1.67	0
3	de 0.08241 a 1.3660	Microfila I	38.06	0
4	de 1.3661 a 3.4835	Microfila II	16.12	6.09
5	de 3.4836 a 9.8551	Microfila III	12.9	25.6
6	de 9.8552 a 57.7427	Notofila	10.75	44.18
7	de 57.7428 a 304.90	Mesofila I	0.53	23.25

área de estudio, las hojas microfílas son las más abundantes (87.08%). Sin embargo, sólo la categoría Microfila I está presente en todas las localidades y es el tamaño dominante, excepto en Partideño y Tianguistengo (Tabla 4). Esta clase incluye a las hojas microfílas más pequeñas con áreas foliares de 0.08 a 1.36 cm<sup>2</sup>. Esto indica que las bennettitales que dominaron el ambiente terrestre durante el Jurásico en el terreno Mixteco se desarrollaron en climas de secos a húmedos con escasas lluvias, marcado por periodos de estrés hídrico al menos durante ciertas épocas del año. Lo anterior se ve reforzado por la litología que muestra estratos alternos de areniscas de diferente tamaño de grano que fueron arrastrados por la corriente de los ríos durante la época de lluvias, y capas de carbón de espesor variable en todas las localidades. Este último tipo de roca se forma en depresiones con escasa circulación y abundante depósito de hojas, las cuales se ven sometidas a condiciones de alta temperatura y humedad, como en Río Ñumi, donde existe evidencia de miles de hojas acumuladas que han dado lugar a la formación de estratos de carbón con espesores de hasta 70 cm. Los ejemplares colectados en la Formación Otlathepec y en la localidad del Partideño muestran un ligero aumento en el tamaño de las pinas (Microfila II y Microfila III, Tabla 4).

México cuenta con 60 especies actuales de cicadales distribuidas principalmente en climas cálidos. El área foliar de estas especies indica que las pinas de los organismos actuales son más grandes que en el Jurásico (Tabla 5). Por ejemplo, la categoría Microfila I, dominante en el material

fósil, no está presente en las especies de cicadales actuales. Las pinas más pequeñas (Microfila II) dentro de las cicadales actuales se presentan en las especies *Dioon angustifolia* y *Dioon caputoi*. La primera se localiza únicamente en los estados de Nuevo León y Tamaulipas (Bosque de *Quercus*, Selva baja caducifolia, Selva baja perennifolia, pinar, Matorral alto espinoso y Bosque de pino), mientras que ejemplares de la especie *Dioon caputoi* se pueden ubicar en los límites de los estados de Puebla y Oaxaca, en las laderas de los cerros y matorrales xerófilos. Ambas especies sobreviven en ambientes en donde la temperatura media anual presenta un rango de 10 a 26 °C, mientras que la precipitación media anual va de 350 a 2000 mm, dependiendo de la comunidad.

## CONCLUSIONES

La apertura del Golfo de México a principios de la era Mesozoica provocada por la separación de las placas tectónicas originó un *rift* en la región sur de México, el cual dio origen a una topografía accidentada en donde se depositaron los sedimentos de las formaciones que conforman la cubierta jurásica del terreno Mixteco. El análisis de estos sedimentos, lo observado en campo, el registro fósil y su análisis estadístico, permiten concluir que las unidades geológicas de la región norte del terreno Mixteco fueron depositadas en diferentes facies continentales como planicies de inundación, pantanos y lagos, en donde, de acuerdo con lo indicado por los tamaños de las pinas, se establecieron microclimas que permitieron el establecimiento de diferentes comunidades vegetales.

## AGRADECIMIENTOS

La primera autora desea expresar su agradecimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por el apoyo financiero recibido durante sus estudios de posgrado, becario CVU 164601, y los coautores por el financiamiento recibido al proyecto CONACYT, IN106010, y proyecto 103773 (PAPIIT, DGAPA, UNAM).

Tabla 4. Porcentaje de representatividad de cada una de las categorías de tamaños de las diferentes localidades del terreno Mixteco: (a) Formación Rosario; (b) Formación Conglomerado Cualac; (c) Formación Otlathepec; (d) Formación Tecomanzucil y (e) Grupo Tecocoyunca.

	Rosario Nuevo (a)	Cualac (b)	Otlathepec (c)	Ayuquila (d.1)	Chilixtlahuaca (d.2)	Partideño (d.3)	Cañada del Ajo (e.1)	Ñumi (e.2)
Nanofila I	0	16.5	0	0	9.375	0	0	0
Nanofila II	5.27	1.94	4.54	0	0	25.74	0	0
Microfila I	77.19	80.58	31.81	53.84	56.25	2.85	56.04	63.63
Microfila II	12.28	0	45.45	34.06	18.75	22.85	30.79	0
Microfila III	5.27	0	9.09	7.69	12.5	42.85	8.79	13.63
Notofila	0	0	9.09	4.39	3.12	5.71	4.39	18.18
Mesofila	0	0.97	0	0	0	5.19	0	4.54

Tabla 5. Especies de cicadales actuales con áreas foliares de la categoría Microfilix II.

Especies	Tipo de Vegetación	Distribución	Temperatura media anual	Precipitación media anual
<i>Dioon angustifolium</i>	Bosque de <i>Quercus</i> , selva baja caducifolia, selva baja perennifolia, pinar, matorral alto espinoso, bosque pino encino y matorral alto submarino	Tamaulipas y Nuevo León	10 a 26° C	350 y 2000 mm
<i>Dioon caputoi</i>	Ladera del cerro, matorral xerófilo	Puebla y Oaxaca		

REFERENCIAS

Arellano-Gil, J., Velasco-de León, M.P., Grimaldo, J.R., Silva-Pineda, A., Yussim, S., Ortiz-Martínez E.L., 2011. Análisis estratigráfico de la secuencia continental del Jurásico Medio en región de Ayuquila Santiago Chilixtlahuaca, en los límites de los estados de Puebla y Oaxaca, en Congreso Nacional de Paleontología, Puebla, México, p. 19.

Caballero-Miranda, C., 1994. Fabrica magnética de secuencias continentales jurásicas de Oaxaca - Puebla, México: Facultad de Ingeniería Universidad Nacional Autónoma de México, tesis doctoral, 95 pp.

Carrasco-Ramírez, R., 1981. Geología del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis de maestría, 105 pp.

Cerro-Ortiz, G., Ruiz-González F., 2011. Análisis estratigráfico de las secuencias jurásicas de la región de Tlaxiaco, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, tesis de licenciatura, 75 pp.

Cruz-Cruz, M.A., 2012. Análisis estratigráfico de la secuencia Jurásica de la región de Santo Domingo Tlanguistengo, Oaxaca, Santa Cruz Nuevo Puebla, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, tesis de licenciatura, 59 pp.

Erben, H.K., 1956. El Jurásico Medio y el Cretácico de México, en XX Congreso Geológico Internacional: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Monografía, 140 pp.

Givnish, T.J., 1979. On the adaptive significance of leaf form, en Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B., Raven, P.H. (eds.), Tropics in plant population biology: New York, Columbia University Press, 373-407.

Givnish, T.J., 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forest, en Medina, E., Mooney, H.A., Vazquez-Yanes, C. (eds.), Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics: La Haya, Dr. W. Junk, 51-84.

Grajeda, C.L., Velasco-de León, M.P., Cruz-Cruz, M.A., Arellano, J., 2011. Gimnospermas y ambiente de la formación Otilstepec del Jurásico Medio, en los límites de Puebla y Oaxaca (resumen), en Sout-Tovar, F., Martín M. L., Rayoso R. V.H. (eds.), XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla de los Angeles, México, p. 70.

Grimaldo-Avalos, J.R., 2010. Análisis estratigráfico de las secuencias jurásicas de La región de Ayuquila-Santiago Chilixtlahuaca, Oaxaca, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, tesis de licenciatura, 103 pp.

Hallam, A., 1984. Continental humid and arid zones during the Jurassic and Cretaceous: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 47, 195-223.

Hernández-Vulpe, R.M., Rodríguez-Calderón, C.M., 2012. Análisis estratigráfico de la secuencia jurásica de la región de Tecocoyunca Tecomatlán, Puebla, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, tesis de licenciatura, 120 pp.

Hickey, L., 1981. Land plant evidence compatible with gradual, not catastrophic change at the end of the Cretaceous: Nature, 292, 529-531.

Hickey, L., Wolfe, J.A., 1975. The bases of angiosperm phylogeny vegetative morphology. Annals Missouri Botanical Garden, 62 pp.

Jiménez-Rentería, J., 2004. Estudio palinoestratigráfico de los grupos *Conuselo* y *Tecocoyunca* (Triásico-Jurásico) en la barranca Rosario Nuevo, Región de Tezcatlan al noroeste del estado de Oaxaca, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, tesis de licenciatura, 102 pp.

Krasilov, V.A., 1969. On reconstruction of extinct plants: Paleontology Zurn, 1, 3-12

Krasilov, V.A., 2003. Terrestrial Paleocology and global change: Moscow, Pensoft, 463 pp.

Mortu-Zenteno, D.J., Caballero-Miranda, C, I, Silva-Romo, G, Ortega-Guerrero, B, Gonzalez-Torres, E, 1993. Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca terrane southern México: Geofísica Internacional 32, 453-473.

Ollat, N., Farnaud, M., Tandonnet, J.P., Neveux, M., 1998. Evaluation of an indirect method for leaf area index determination in the vineyard: Combined effects of cultivar, year and training system: Vitis, 37(2), 73-78.

Ortega-Guerrero, B., 1989. Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área de Tototlapec-Incaquiquila, Estados de Puebla y Oaxaca, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis de maestría, 155 pp.

Ortega-Guerrero, B., Elias-Herrera, M., Reyes-Salas, M., Macías-Romo, C., Lopez, R., 1999. Late Ordovician-Early Silurian continental collisional orogeny in Southern Mexico and its bearing on Gondwana-Laurentia connections: Geology, 27(8), 719-722.

Rees, P.M., Ziegler, A.M., Valdes, P., 2000. Jurassic Phytogeography and climate: New data and model comparisons, en Huber, B.T. Macleod, K.G. Wing, S.L. (eds), Warm Climates in Earth History: Cambridge University Press, 297-318.

Rees, P.M., Noto, C.R., Parris, J.M., 2004. Late Jurassic climates, vegetation and dinosaur distributions: The Journal of Geology, 112, 643-653.

Rojas-Chavez, C., 2010. Taxonomía de Dicksoniaceae, Gleicheniaceae y Metoniaceae (Filicales) del Jurásico en la región Mixteca: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, tesis de licenciatura, 165 pp.

Salgado-Ugarte, I.H., Shimizu, M., Taniuchi, T., 1997. Nonparametric assessment of multimodality for univariate data: Stats Technical Bulletin, 38, 27-35.

Salgado-Ugarte, I.H., Shimizu, M., Taniuchi, T., Matsushita, K., 2002. Nonparametric assessment of multimodality for size frequency distributions: Asian Fisheries Science, 15, 295-303

Salgado-Ugarte, I.H., Gomez-Márquez, J.L., Peña-Mendoza, B., 2005. Métodos actualizados para análisis de datos biológicos-pesqueros: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, 240 pp.

Sanvicente-Añorve, L., Salgado-Ugarte, I.H., Castillo-Rivera, M., 2003. The use of kernel density estimators to analyze length-frequency distributions of fish larvae, en Brownman, I.H., Skiftedrvik A.B. (eds.), The Big Fish Bang: Proceeding of the 26<sup>th</sup> Annual Larval Fish Conference: Bergen, Norway, Institute of Marine Research, 419-430.

Seward, A.C., 1917. Fossil plants, v. 3, Pteridospermas, Cycadofilices, Cordaitales, Cycadophyta: Cambridge University Press, v. 3, 656 pp.

Stewart, W.N., 2008. Paleobotany and the evolution of plants: London, Cambridge University Press, 521 pp.

Velasco-de León, M.P., Guerrero-Avalos, I.D., 2011. Análisis Tafonómico

- y sedimentológico de Barranca de la mina, Tecomanán, Puebla, *en* Reunión anual de la Unión Geofísica Mexicana, Pto. Vallarta, Jalisco, México p. 23-24.
- Velasco-de León, M.P., Domínguez, A., Mercado-Millán, H.A., Arcos-Hernández, J.L., 2011, Paleontología y estratigrafía de dos localidades en Guasero de la Formación Cuicatlan, *en* Congreso Nacional de Paleontología, Puebla, México, p. 32.
- Welles, J.M., Norman J.M., 1991, Instrument for indirect measurement of canopy architecture: *Agronomy Journal*, 83, 818-825.
- Wieland, G.R. 1914-1916, La flora lítica de la Mixteca Alta: México, Secretaría de Fomento, Instituto Geológico de México, Boletín 31, 165 pp. + 50 láminas.
- Wolfe, J., 1971, Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras: *Palaogeography, Paleoclimatology, Paleocology* 9, 27-57.
- Wolfe, J., 1985, Distribution of major vegetational types during the Tertiary, *en* Sundquist E.T., Broecker, W.S., The carbon Cycle and Atmospheric CO<sub>2</sub>: Natural variations Archean to Present: American Geophysical Union, Monograph 32, 357-375.
- Ziengler, A.M., Parris, J., Ping, E.D., Gyllenhaal, D.B., Rowley, J.T., Parrish, N., Shangyou, A., Baker, L., Hulver, M., 1993, Early Mesozoic Phytogeography and Climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*, 341, 297-305.

Manuscrito recibido: Septiembre 15, 2011

Manuscrito corregido recibido: Septiembre 28, 2012

Manuscrito aceptado: Octubre 2, 2012