



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA**

**PALEOFLORA JURÁSICA DE LA LOCALIDAD DE SANTO DOMINGO TIANGUISTENGO,
FORMACIÓN OTLALTEPEC, PUEBLA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JERÓNIMO MORALES TOLEDO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

**DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ, INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR:**

**DR. JOSÉ DANIEL TEJERO DIEZ, FES IZTACALA, UNAM
M. EN C. ANICETO CASIMIRO MENDOZA RUIZ, UAM IZTAPALAPA**

CD. MX . , JUNIO 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA**

**PALEOFLORA JURÁSICA DE LA LOCALIDAD DE SANTO DOMINGO TIANGUISTENGO,
FORMACIÓN OTLALTEPEC, PUEBLA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JERÓNIMO MORALES TOLEDO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

**DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ, INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR:**

**DR. JOSÉ DANIEL TEJERO DIEZ, FES IZTACALA, UNAM
M. EN C. ANICETO CASIMIRO MENDOZA RUIZ, UAM IZTAPALAPA**

MÉXICO CDMX 2019

OFICIO CPCB/617/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 11 de marzo de 2019, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **MORALES TOLEDO JERONIMO** con número de cuenta **309240291** con la tesis titulada **"PALEOFLORA JURÁSICA DE LA LOCALIDAD DE SANTO DOMINGO TIANGUISTENGO, FORMACIÓN OTLALTEPEC, PUEBLA, MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ**:

Presidente: DRA. MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
Vocal: DR. DAVID SEBASTIAN GERANDT
Secretario: DR. JOSÉ DANIEL TEJERO DIEZ
Suplente: DRA. UXUE VILLANUEVA AMADOZ
Suplente: M. EN C. ROSA MARÍA FONSECA JUÁREZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 27 de mayo de 2019.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por proporcionar el lugar físico y académico para continuar mi formación como científico.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico recibido durante esta maestría a través de la beca número 620724. También, agradezco el otorgamiento de la Beca Mixta que me permitió realizar una estancia de investigación en el Museo de Historia Natural de Londres (NHM) y el Museo de Manchester (Manchester Museum). Agradezco a los proyectos de investigación PAPIIT por brindar el apoyo económico para la estancia de investigación mencionada.

Al Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz por su apoyo en mi investigación, así como a los miembros de mi comité tutor el Dr. José Daniel Tejero Diez y al M. en C. Aniceto Casimiro Mendoza por su ayuda y revisión a este proyecto.

Índice

0. Resúmenes

0.1 Resumen.....	1
0.2 Abstract	2

1. Introducción

1.1. El periodo Jurásico.....	3
-------------------------------	---

2. Antecedentes

2.1. Las floras jurásicas de México.	6
2.2. Marco geológico regional.	6
2.3. Paleogeografía de la zona.....	7
2.4. Marco geológico de la localidad de Santo Domingo Tianguistengo.....	8

3. Objetivo. 11

4. Metodología

4.1. Materiales y métodos.....	12
--------------------------------	----

5. Resultados 13

6. Discusión

6.1. Composición de la flora.	83
6.2. Comparaciones con otras floras del Jurásico Medio de México.	84
6.3. Comparación con otras floras del mundo.	88
6.4. Interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas.	92

7. Conclusiones..... 94

8. Referencias

8. Referencias.	96
8.1. Referencias en línea.	107

Resumen

La fragmentación de Pangea durante el Jurásico es un evento geológico bien documentado. En las cuencas asociadas al proceso de “Rifting de Pangea” comunidades vegetales pudieron desarrollarse. En México las comunidades del Jurásico Medio han sido estudiadas durante más de 100 años, principalmente en el Terreno Mixteco en Oaxaca, en donde el mismo material se ha trabajado y revisado, aparentemente siempre en las mismas zonas de colecta. En este estudio se muestra una comunidad vegetal con elementos que aparentemente proceden de regiones geográficas distintas. La flora está compuesta principalmente de Bennettitales y helechos, dándole un carácter subtropical. Sin embargo, se han recolectado plantas características de latitudes boreales junto con elementos subtropicales. La presencia de *Brachyphyllum*, *Podocarpites*, *Masculostrobus* y *Platycladium* contrasta con la limitada presencia de coníferas en otras floras mexicanas. Los géneros *Heidiphyllum* y *Ginkgoites* contrastan con los modelos paleoclimáticos para esta región del mundo, porque comúnmente son indicadoras de comunidades de latitudes más altas. La presencia de un posible cono de Pinaceae, es otro elemento que se asume proviene de regiones boreales. La composición florística de la Cuenca Otlaltepec del Jurásico Medio de México parece representar una región eco típica en la que elementos de distintas zonas geográficas coinciden y diversifican al paso de la evolución del rift que genera diferentes tipos de orografía que impulsa la diversidad vegetal. La comunidad en la Cuenca Otlaltepec ofrece elementos importantes para poder entender los patrones florísticos del Jurásico Medio en México en un contexto regional más amplio.

Abstract

The fragmentation of Pangea during the Jurassic is a well-documented geological event. Plant communities could develop in the basins associated with the process of the rifting of Pangea. In Mexico, the Middle Jurassic communities have been studied for more than 100 years, mainly in the Mixteco Terrane in Oaxaca, where the same material and apparently the same collection areas have been analyzed. The study reported herein shows a plant community with elements that apparently come from different geographical regions. The flora is composed mainly of Bennettitales and ferns, giving it a subtropical character. However, characteristic plants of boreal latitudes have been collected along with subtropical elements. The presence of *Brachyphyllum*, *Podocarpites*, *Masculostrobus* and *Platycladium* contrasts with the limited presence of conifers in other Mexican floras. The genera *Heidiphyllum* and *Ginkgoites* contrast with the paleoclimatic models for this region of the world, because they are commonly indicators of communities of higher latitudes. The presence of a possible cone of Pinaceae, is another element that is assumed to come from boreal regions. The floristic composition of the Otlaltepec Basin of the Middle Jurassic of Mexico seems to represent a typical eco region in which elements of different geographical areas coincide and diversify with the evolution of the rift that generates different types of orography that drives plant diversity. The community in the Otlaltepec Basin offers important elements to understand the floristic biogeographic patterns in the Middle Jurassic of Mexico in a wider regional context.

1. Introducción

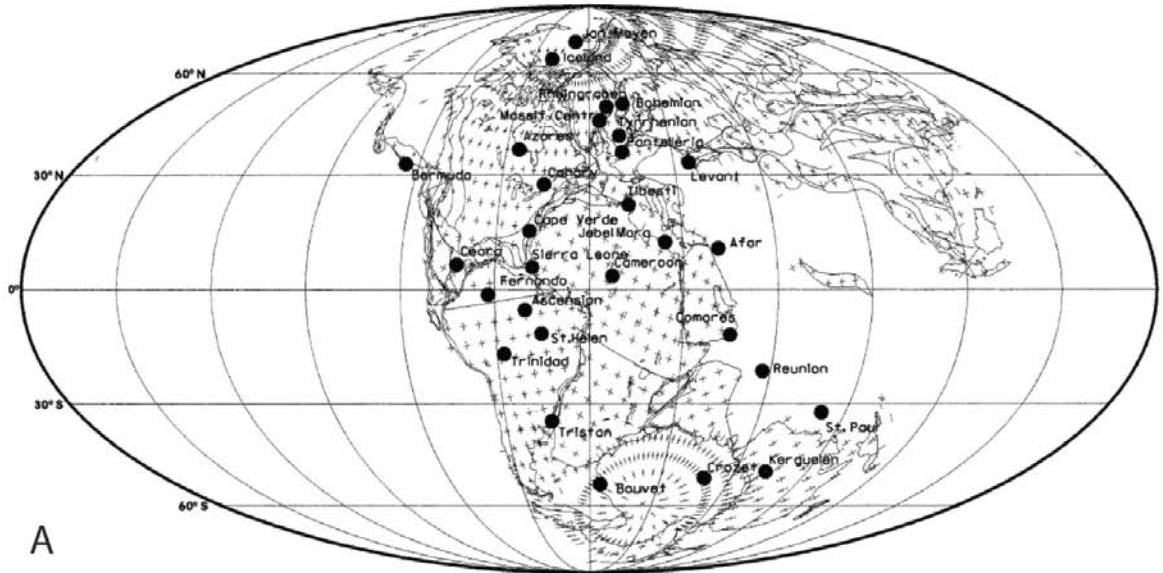
1.1. El periodo Jurásico

La vida en la Tierra ha cambiado a lo largo de su historia, y esta se ve reflejada en el registro fósil contenido en su geología. Una parte de este tiempo es la Era Mesozoica, dividida a su vez en tres periodos: Triásico, Jurásico y Cretácico. Según la última Tabla Cronoestatigráfica Internacional (v2018/08) de la Comisión Internacional de Estratigrafía, el Mesozoico tuvo una duración de 185.9 Ma (251.902 ± 0.024 -66 Ma) y el Periodo Jurásico abarcó del Hettangiano (201.3 \pm 0.2) al Tithoniano (145 Ma) según la Unión Internacional de Ciencias Geológicas.

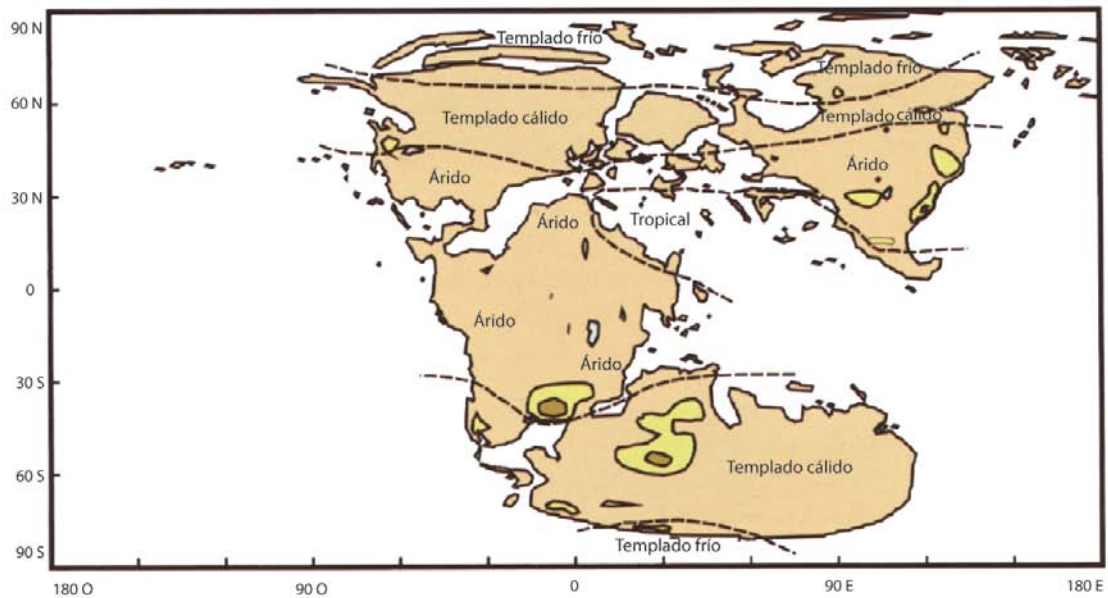
En el Triásico los continentes estaban unidos en un solo continente llamado Pangea (Stanley, 2009). En el Triásico Tardío comenzó un proceso de *rifting* que provocó la fragmentación de Pangea y la separación del megacontinente se dio durante el Jurásico Medio (Ziegler, 1988; Veevers, 1994, 2004; Golonka 2002), (Figura 1A). Esta fragmentación se asocia con la Provincia Magmática del Atlántico Medio (CAMP por sus siglas en inglés, Central Atlantic Magmatic Province) (Beutel *et al.*, 2005). La fragmentación de Pangea es apoyada por diferentes datos geológicos, paleomagnéticos, paleoclimáticos, distribución de arrecifes y de floras fósiles (Golonka y Bacharova, 2000).

El Jurásico se caracterizó por ser cálido, con una concentración de CO₂ atmosférico cuatro veces mayor a la actual (Sellwood y Valdes, 2008), lo cual deriva en un clima interpretado como de “efecto invernadero” (Figura 1B). Diferentes estudios de distribución de corales y sobre los cinturones de carbonatos (Huber y Watkins, 1992; DeConto *et al.*, 2000; Leinfelder *et al.*, 2002), la distribución de paleosuelos (Price *et al.*, 1997) y de evaporitas (Sellwood y Valdes, 2008), junto con la distribución paleoflorística (Rees *et al.*, 2002; Vakhrameev, 1991) han dado soporte a estas interpretaciones y no se ha reportado evidencia significativa de la presencia de glaciares (Golonka y Ford, 2000). Sin embargo, Korte *et al.* (2015) hablan de un enfriamiento de la temperatura del mar durante el Jurásico Medio (~174 Ma). En el Jurásico también aumentó el nivel del mar de manera progresiva (Golonka y Ford, 2000), y existen muchos registros en el mundo a partir de los cuales se han interpretado estas transgresiones marinas (Hallman, 2001).

Dentro de los océanos la vida marina jurásica fue muy diversa. Se han registrado fósiles de una gran variedad de braquiópodos (Vörörs, 2014), bivalvos y gasterópodos (Stanley, 2009), amonoideos (Edmunds *et al.*, 2016), belemnites (Doyle, 1987; Rosales *et al.*, 2004), esclerozoos (Willson *et al.*, 2008), Ichthyosaurios (Sissons *et al.*, 2015), Elasmosaurios (Bardet *et al.*, 1999), Plesiosaurios (Brown, 1981), entre otros. La vida en la tierra fue igual de asombrosa, sobre ella se encontraban los dinosaurios (Brusatte *et al.*, 2010), tortugas (Joyce, 2007), mamíferos (Lillegraven *et al.*, 1979), ranas (Stanley, 2009), pterosaurios (Unwin y Henderson, 2002), cocodrilomorfos (Foste y McMullen, 2016) y una gran diversidad de insectos (Labandeira y Sepkoski, 1993).



A



B



Figura 1. Modelos paleogeográficos de la distribución de Pangea durante el Jurásico. A. Posición de los principales hot spots en Pangea durante el Jurásico Temprano-Medio, 180 Ma (Golonka, 2000). B. Paleogeografía y paleo-orografía del Jurásico Tardío con la interpretación de las zonas ambientales (Sellwood y Valdes, 2008).

Las plantas jurásicas también mostraron una gran diversidad en la Tierra. Por ejemplo, los helechos tuvieron una mayor diversidad durante el Mesozoico. El grupo de las cícadas y Bennettitales fue el de mayor diversidad durante el Jurásico. Las cícadas son plantas que se asemejan superficialmente a las palmeras, pero no son comunes en los ecosistemas actuales;

mientras que las Bennettiales son un grupo extinto de plantas similares a las cícadas, pero con estructuras reproductivas y dérmicas distintas (Watson y Sincock, 1992).

Después de las cícadas y Bennettiales, el segundo grupo más diverso fue el de las coníferas. Todas las familias actuales estuvieron presentes en el Mesozoico temprano, con la probable excepción de la familia Pinaceae, la cual tiene registros claros hasta el Jurásico Tardío, en el Kimmeridgiano (Rothwell *et al.*, 2012). El tercer gran grupo presente en el Mesozoico es el de los ginkgos y logró su mayor diversidad durante el Jurásico y el Cretácico Temprano (Tralau, 1968). Se puede asumir la presencia de otros grupos de plantas como los musgos, y los licopodios, de los cuales no se tiene un registro fósil tan abundante para el Mesozoico. Los grupos anteriormente mencionados conformaban la vegetación del jurásico (Figura 2). Las cícadas eran tan abundantes que a este Periodo se le conoce como la Era de las cícadas y se han estudiado en las floras de diferentes partes del mundo (Stanley, 2009).



Figura 2. Principales grupos de plantas durante el Jurásico. De izquierda a derecha se observan, cícadas [1, 2, 3, 5], Bennettiales [5, 6, 7], ginkgos [8], helechos [9, 10] y coníferas [11, 12].

2. Antecedentes

2.1 Las floras jurásicas de México.

Las floras jurásicas han sido estudiadas ampliamente en México. Los primeros estudios datan desde principios del siglo XX con trabajos como los de la Flora Liásica de la Mixteca Alta de Wieland (1914-1916), que posteriormente fue revisada por Silva-Pineda (1984).

Otros trabajos en los que han descrito las plantas fósiles del Jurásico de México son el del Jurásico Medio de Tecamatlán en Puebla (Silva-Pineda, 1969), del Jurásico Medio de la región de Teozatlán, Oaxaca (Silva-Pineda, 1970), del Jurásico de Oaxaca (Delevoryas y Gould, 1971, 1973; Delevoryas y Person, 1975; Person y Delevoryas, 1982), del Jurásico Medio del sur de Puebla y noreste de Oaxaca (Silva-Pineda, 1978), del Jurásico Medio del área de Cualac, Guerrero (Silva-Pineda y González-Gallardo, 1988), de la región de Yucuquimi, Oaxaca (Arambarri-Reyna y Silva-Pineda, 1987), del Jurásico Medio de la región de Chalcatongo, Oaxaca (Silva-Pineda, 1990), del Jurásico de San Andrés Yutatio, Oaxaca (Silva-Pineda y Arambarri-Reyna, 1991), del Jurásico Superior de Veracruz (Silva-Pineda, 1992).

Trabajos más recientes siguen enfocados principalmente en el estado de Oaxaca (Lozano-Carmona y Velasco de León, 2016), pero estados con localidades paleobotánicas, como el de Puebla, necesitan ser investigados. La localidad de Santo Domingo Tianguistengo está ubicada en el estado de Puebla, en los límites con Oaxaca (ver marco geológico más abajo). La localidad ofrece una oportunidad para estudiar el registro paleobotánico en latitudes más altas. Esta localidad se sitúa dentro de la paleo-cuenca Otlaltepec, que está dentro del sector Acatlán-Cuicatlán.

2.2 Marco geológico regional.

El área Acatlán-Cuicatlán se compone de un mosaico de diferentes ensamblajes metamórficos y plutónicos. Estas asociaciones agrupan a los complejos Oaxaqueño, Acatlán, Ayú y el Arco Este Mexicano (Martini *et al.*, 2016). El adelgazamiento de la corteza terrestre asociada a la fragmentación de Pangea produjo una serie de cuencas que irrumpieron dentro del mosaico original del sector Acatlán-Cuicatlán, entre ellas, la Cuenca Otlaltepec (Figura 3).

El Complejo Oaxaqueño se compone de asociaciones de facies-granulíticas-metaplutónicas y metasedimentarias del Neoproterozoico-Mesoproterozoico (Martini *et al.*, 2016). El Complejo Oaxaqueño tiene una edad asignada por estudios de circones U-Pb de alrededor de 880-1400 Ma (Solari *et al.*, 2014). El Complejo Acatlán está formado tanto de asociaciones de facies amfibolíticas, meta-sedimentarias y meta-plutónicas, como de su equivalente metamorfozado (Ortega-Gutiérrez, 1981). La asociación meta-plutónica tiene una edad asignada por estudios de circones U-Pb de alrededor de 420-480 Ma (Talavera-Mendoza *et al.*, 2005). El Complejo Ayú se compone de facies

anfíbolíticas de meta-lutita, meta-arenisca y en menor medida meta-basalto (Helbig *et al.*, 2012). Las edades de este complejo son controversiales y sus rocas han sido consideradas Paleozoicas (Ortega-Gutiérrez, 1978), Triásico-Jurásico Temprano (Helbig *et al.*, 2012) pero las muestras de circones dan edades muy discordantes (edades desde 250 hasta 1200 Ma).

Por último el Arco Este Mexicano se compone de los plutones de Totoltepec y de Cozahuico (Elías-Herrera *et al.*, 2005). El Plutón de Totoltepec está compuesto de tonalita, diorita, granito, granodiorita y se le ha asignado por estudios de isótopos de U/Pb en circones una edad de 280-310 Ma (Kirsch *et al.*, 2012). La geología de la cuenca Otlaltepec se retomará en el marco geológico.

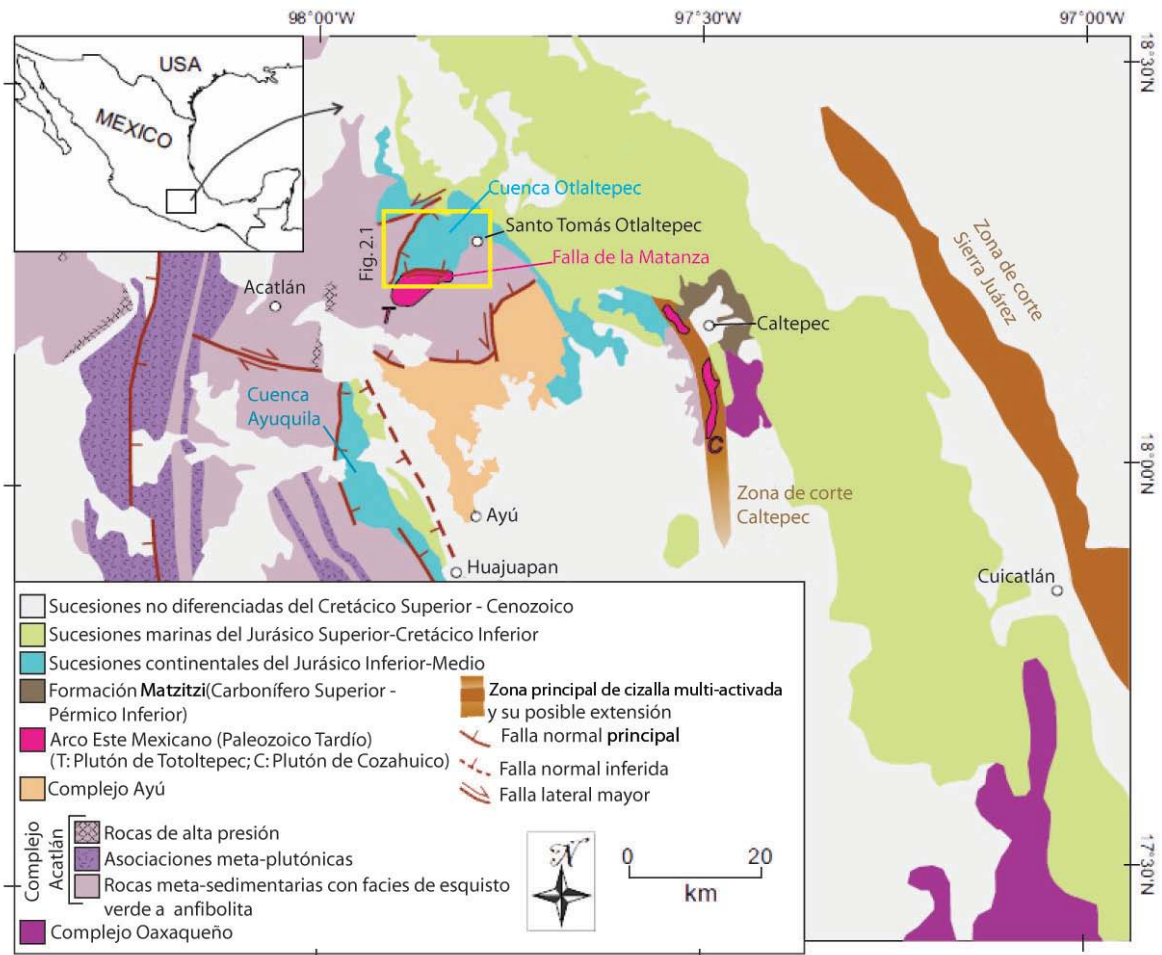


Figura 3. Mapa geológico del Área Acatlán-Cuicatlán en el sur de México. Se muestra el área en dónde se recolectaron los fósiles (ver marco geológico de la cuenca Otlaltepec), los límites de los complejos, la formación Matzitzí y las sucesiones jurásicas sedimentarias (tomado y traducido de Martini *et al.*, 2016).

2.3. Paleogeografía de la zona

La evolución estructural que acompañó a la fragmentación de Pangea durante el Jurásico ha sido estudiada en México solamente a escala regional. Estos estudios se basan en consideraciones geométricas y de tectónica de placas global. De acuerdo con Martini *et al.*, (2016) las reconstrucciones a escala disponibles de la evolución de la tectónica durante el Jurásico en México

se caracterizó por dos fenómenos: la rotación del bloque de Yucatán a lo largo de fallas laterales derechas con una tendencia de norte a noroeste y el movimiento hacia la izquierda de bloques a lo largo de fallas con tendencia de norte a noroeste. Estos movimientos son necesarios geoméricamente para reconstruir (desde las posiciones actuales del centro y sur de México) las posiciones que ocupaban durante el Mesozoico y así evitar una superposición entre América del Norte y América del Sur en las reconstrucciones de Pangea.

Los sedimentos de la Cuenca Otlaltepec se depositaron en dicha cuenca durante una rápida exhumación del Plutón de Totoltepec a lo largo de la falla de la Matanza, que es una falla lateral izquierda con tendencia de este a oeste y que se extiende a lo largo del borde sur de la Cuenca Otlaltepec (Martini *et al.*, 2016). De acuerdo con estimaciones de circones U-Pb y de datos bioestratigráficos, la edad de la falla es de aproximadamente $163.5 \pm 167.5 \pm 4$ Ma. Todo lo anterior hace evidente que la falla de la Matanza estuvo involucrada en el adelgazamiento de la corteza durante el fraccionamiento de Pangea y que los movimientos sinestrales de los bloques continentales ocurrieron en el sureste mexicano (Martini *et al.*, 2016).

Los ambientes de depósito de la Cuenca Otlaltepec son interpretados por Martini *et al.*, (2016) como un sistema fluvial con una llanura de inundación, los detritos depositados en la cuenca provenían de dos fuentes: (1) del arco este de México (Plutón de Totoltepec y Cozahuico) y de (2) el Complejo Oaxaqueño (Figura 4). La formación Otlaltepec representa la planicie de inundación en estos sistemas antiguos fluviales y los fósiles que encontramos en este trabajo estuvieron en esas planicies de inundación. La Cuenca Otlaltepec es la más norteña del terreno mixteco, además es una cuenca diferenciada de otras paleo-cuencas (por ejemplo la Cuenca de Ayuquila), por lo que se pueden esperar composiciones vegetales diferentes a las floras reportadas en terrenos más al sur.

2.4. Marco geológico de la localidad de Santo Domingo Tianguistengo

La localidad de Santo Domingo Tianguistengo se encuentra dentro de la Cuenca Otlaltepec, que está ubicada entre los límites del estados de Puebla y Oaxaca ($18^{\circ}18'0.20''N$, $97^{\circ}40'12.5''W$). La estratigrafía y el depósito de la Cuenca Otlaltepec se revisaron recientemente por Martini *et al.*, (2016) y se conforma de una sucesión sedimentaria de más de 2000 m de espesor. De acuerdo con Morán-Zenteno *et al.* (1993) y Verde-Ramírez (2015) la Cuenca se puede dividir estratigráficamente en cuatro unidades: desde la más antigua a la más reciente son las formaciones Tianguistengo, Piedra Hueca, Otlaltepec y Magdalena (Figura 5). Estas formaciones están separadas por discordancias angulares regionales y están constituidas por depósitos fluviales a litorales (Martini *et al.*, 2016). Algunas de estas unidades han sido reportadas con presencia de floras Jurásicas (Morán-Zenteno *et al.*, 1993).

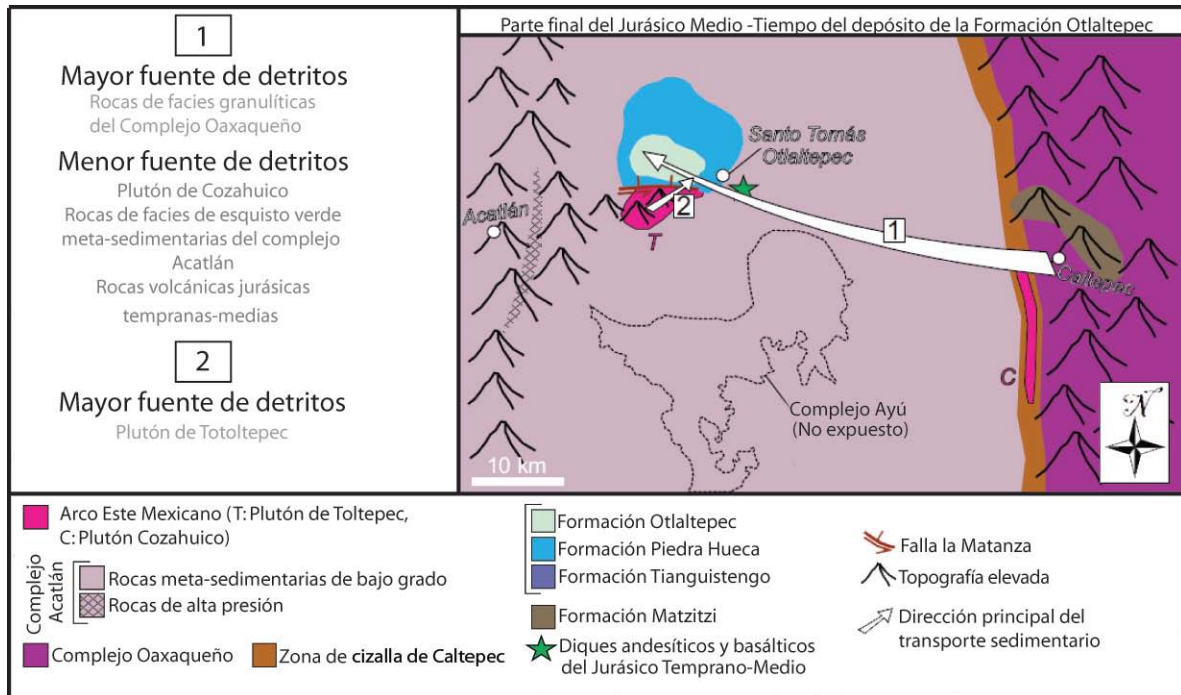


Figura 4. Reconstrucción de las fuentes de detritos que se depositaron durante la parte final del Jurásico Medio en la cuenca Otlaltepec durante el fraccionamiento de Pangea (tomado y traducido de Martini *et al.*, 2016).

La Formación Tianguistengo ha sido descrita por Verde-Ramírez (2015) como una sucesión de arenisca, lutita y conglomerado escaso desarrollado en una llanura de inundación, donde se reportó la presencia de maderas fósiles y marcas de raíces. La Formación Piedra Hueca sobreyace a la Formación Tianguistengo mediante una discordancia angular (Ortega-Guerrero, 1992; Morán-Zenteno *et al.*, 1993). La Formación Piedra Hueca está conformada de una sucesión de conglomerado polimíctico, acarosa gruesa a fina y de lutita y se interpreta como un sistema de canales entrelazados (Ortega-Guerrero, 1992; Verde-Ramírez, 2015). Morán-Zenteno *et al.* (1993) observaron la presencia de impresiones de restos vegetales, pero aún no se han hecho estudios descriptivos de esos registros fósiles.

La Formación Otlaltepec se ubica sobre la Formación Piedra Hueca también por una discordancia angular (Ortega-Guerrero, 1992). Ésta última Formación está compuesta por una alternancia de lutita y arenisca, depositados en un ambiente fluvial o aluvial de canales entrelazados (Morán-Zenteno *et al.*, 1993). Las areniscas de la formación Otlaltepec están enriquecidas con cuarzo y los fósiles estudiados en éste trabajo provienen de ésta formación (Figura 6). Finalmente está la Formación Magdalena, que está compuesta por una alternancia de conglomerado, arenisca, lutita y margas (Ortega-Guerrero, 1992). Rocas calizas marinas del Cretácico Inferior de la Formación Coyotepec están por encima de las sucesiones continentales de la Cuenca Otlaltepec (Morán-Zenteno *et al.*, 1993).

El contacto entre la Formación Coyotepec y los depósitos continentales subyacentes provoca un intercambio intenso y una alta recristalización de la parte baja de la sucesión calcárea. Consecuentemente las edades bioestratigráficas de las primeras transgresiones marinas son

difíciles de calcular para la Cuenca Otlaltepec (Martini *et al.*, 2016). Sin embargo, en el Basamento Ayuquila, 20 km al sur de la Cuenca Otlaltepec, depósitos continentales del Jurásico Medio están superpuestos transicionalmente por calizas del Chimeco. Estas calizas constriñen la edad de las primeras invasiones marinas en el sur de México para el Oxfordiano (Campos-Madrigal *et al.*, 2013). Martini *et al.* (2016) utilizaron estudios geocronológicos (U-Pb) y determinaron que la edad de depósito de la Formación Otlaltepec es alrededor de 163.5±1 y 167.5±4 Ma (Jurásico Medio).

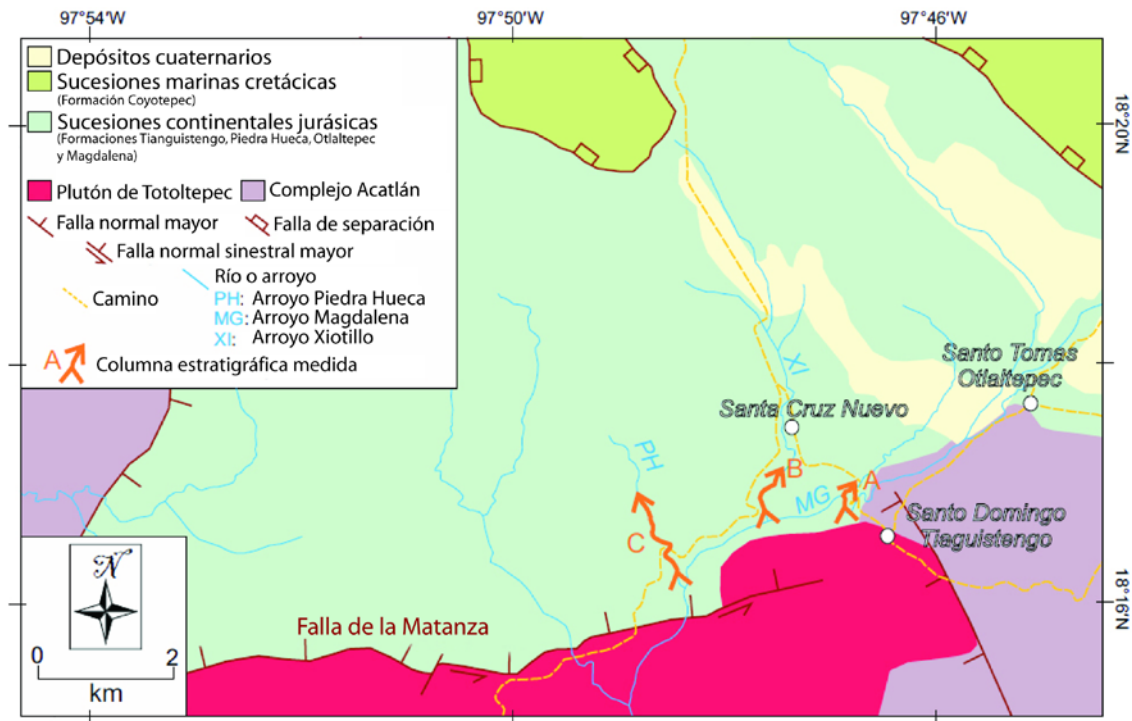


Figura 5. Mapa geológico de la cuenca Otlaltepec en donde se muestran las sucesiones continentales jurásicas y la columna A de donde se recolectó el material (Tomado y modificado de Martini *et al.* 2016).

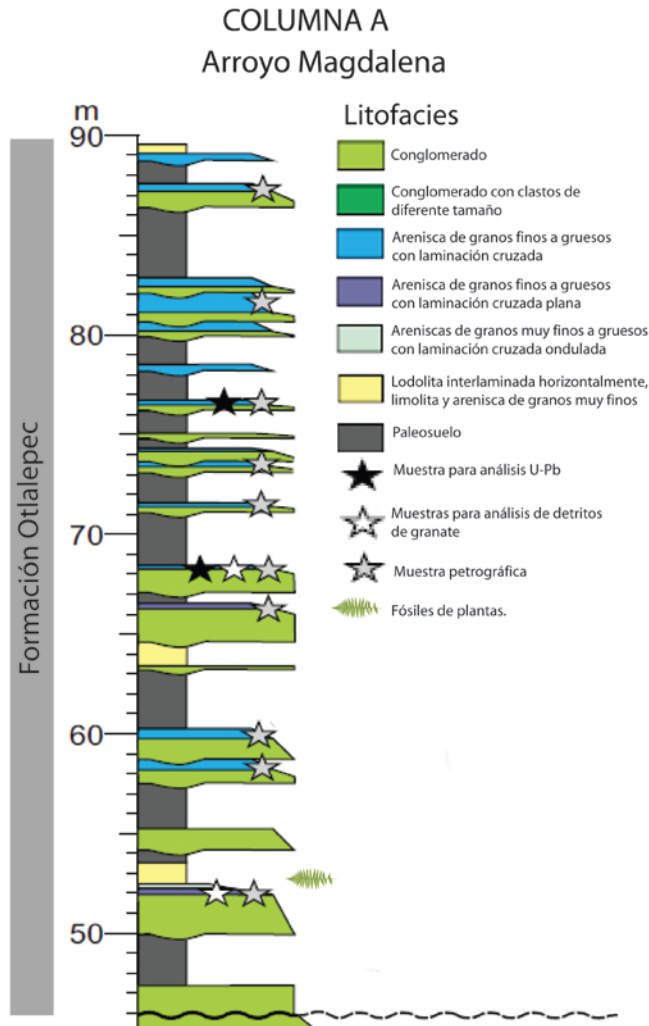


Figura 6. Columna estratigráfica representativa de la Formación Otlaltepec, tomada en el arroyo Magdalena. Se muestran las diferentes litofacies del lugar y el lugar donde se muestrearon los fósiles (tomado y modificado de Martini *et al.*, 2016).

3. Objetivo

Contribuir al conocimiento de la diversidad florística del Jurásico de México, mediante la determinación, identificación y descripción de los fósiles vegetales de la localidad de Santo Domingo Tianguistengo, Formación Otlaltepec, Puebla, México.

4. Metodología

4.1. Materiales y métodos

El material utilizado en este estudio fue recolectado en la localidad de Santo Domingo Tianguistengo, en varias expediciones durante los años 2010-2016. Se revisaron 224 ejemplares y se separaron en diferentes morfotipos. Los ejemplares están resguardados en la colección del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM. Los especímenes fueron examinados detalladamente en éste estudio. Se limpiaron más de 70 fósiles con la técnica del percutor, la cual consiste en quitar el sedimento que cubre al fósil con una aguja que vibra y sopla aire comprimido.

Los fósiles de la localidad de Santo Domingo Tianguistengo están preservados en compresiones e impresiones. La preservación de los ejemplares es medianamente buena porque se observan algunas plantas con venaciones y cutículas. La extracción de cutículas siguió el procedimiento de maceración de a cuerdo a la técnica de Kerp (1990) y de Kerp y Krings (1999), sin obtener resultados positivos. Esta técnica consiste en someter a los fragmentos de rocas con plantas fósiles en ácido fluorhídrico (HF) para remover el sedimento. Las cutículas son sometidas al reactivo de Schulze (35% HNO₃ saturado de KClO₃) y después se tratan con hidróxido de Potasio (KOH) de 5-10%. Las cutículas se lavan con agua destilada y se deshidratan con glicerina pura y finalmente se montan en preparaciones permanentes de jalea glicerinada.

Los ejemplares se fotografiaron con una cámara digital CanonEosRebel T2i, para aumentar el contraste. Los detalles de las estructuras se fotografiaron con el microscopio Axio Zoom.V16 y el software Zweis. Las cutículas se analizaron con el microscopio OlympusStemi DV4 y se fotografiaron con el software ZweisAxio Zoom.

5. Resultados

La flora del Jurásico Medio de la Cuenca Otlaltepec aún está aún siendo estudiada y su composición está lejos de ser entendida en su totalidad. La localidad de Santo Domingo Tianguistengo documenta una flora con gran diversidad. Los seis Órdenes encontrados incluyen trece géneros y un total de 27 especies diferentes.

SISTEMÁTICA

Subclase EQUISETIDAE Warm., Osnov., 1883
Orden EQUISETALES DC. ex Bercht. & J. Presl, 1820
Familia EQUISETACEAE Michx. ex DC., 1804
Género *EQUISETUM* Linnaeus, 1753
Especie tipo. *Equisetum fluviatile* Linnaeus, 1753

Equisetum sp.

Lámina 1, figuras A-D¹

Material. SDT.EQ.001.

Descripción. **Tallo** vegetativo recto, no ramificado, con nudos y entrenudos (Lámina 1, figura C). La parte conservada del tallo mide 4 cm de largo, 0.5-0.6 cm de ancho. El grosor del tallo disminuye de manera ascendente. **Nudos** delgados, restringidos y lisos. No hay rastros de hojas (Lámina 1, figuras A y B). **Entrenudo** presenta una gran cantidad de costillas bien definidas (Lámina 1, figura D).

Discusión. Los equisetales son un grupo poco abundante en esta flora al presentar únicamente un solo espécimen. Los registros jurásicos de este género son escasos en México, el primero en reportar la presencia de plantas con características similares a los equisetos fue Wieland (1914-196) y posteriormente Person y Delevoryas (1982) reportaron la presencia de *Equisetum rajmahalensis* Oldham y Morris (una especie del Jurásico de la India) en la Mixteca Alta de Oaxaca. Las características en común de los equisetos del Jurásico de Oaxaca con los de la India son principalmente el tamaño, la morfología externa del nudo y la morfología del diafragma nodal (Person y Delevoryas, 1982). Silva Pineda (1969) reporta fósiles afines a *Equisetites ferganensis* Seward en Tecamatlán, Puebla, pero Harris (1961) aclara que no existen diferencias morfológicas

¹ Lámina 1. *Equisetum* sp., morfología.

A. Parte superior del tallo mostrando detalles de los nudos y entre nudos con costillas. Escala 0.2 cm.

B. Interpretación de A mostrando un entrenudo (asterisco).

C. Morfología general de SDT.EQ.0001. Escala 1 cm.

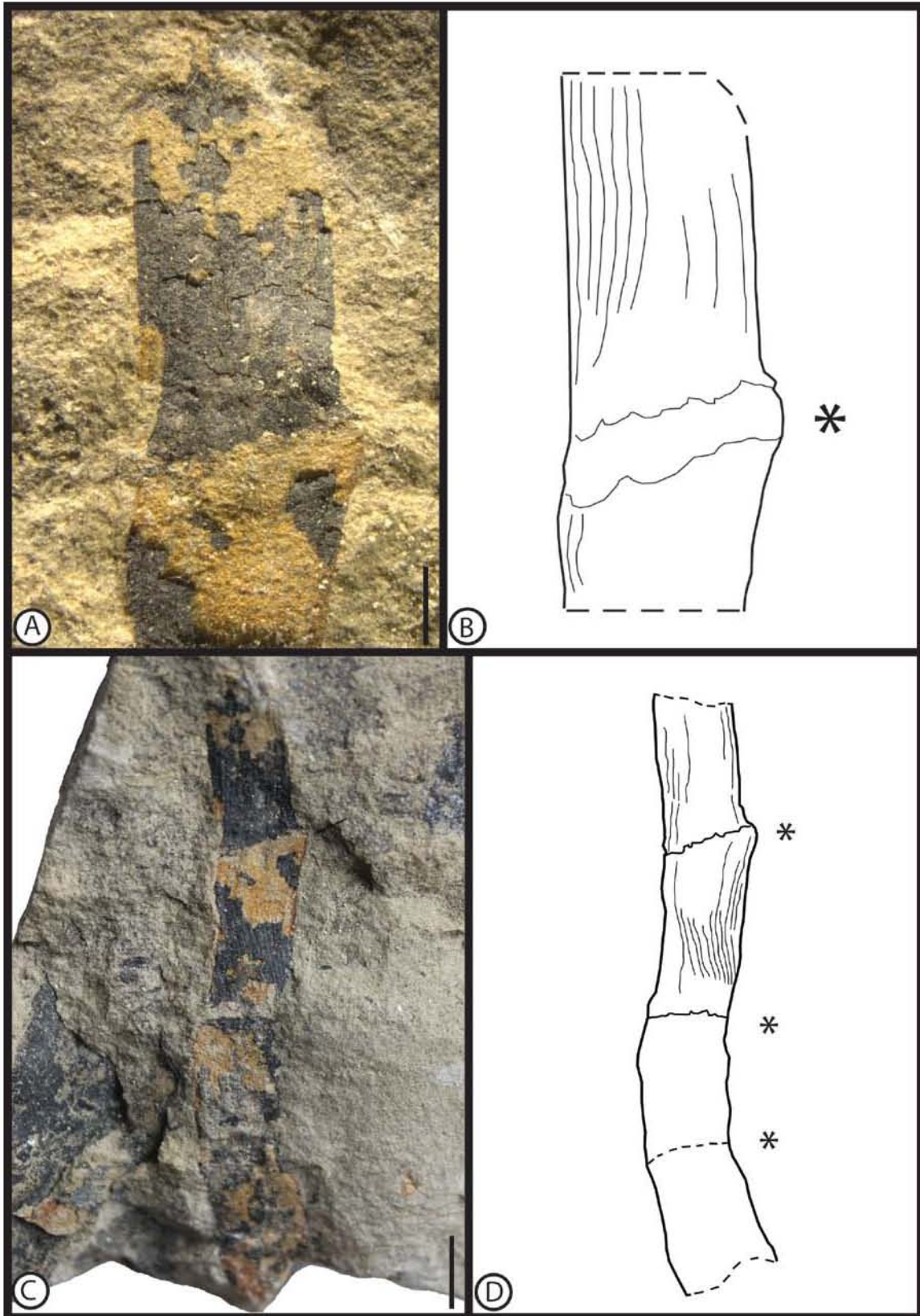
D. Interpretación de C mostrando los entrenudos (asteriscos).

suficientes para tratar al género *Equisetites* de manera independiente a *Equisetum*, por lo que en este trabajo se refiere al género para el material de la localidad.

Este espécimen es muy delgado en comparación con otras especies jurásicas del grupo, la distancia entre los nudos es reducida y las costillas son muy delgadas (Tabla 1). Este fósil cuenta con pocas características que puedan compararse con otros fósiles, pero la presencia de nudos y entrenudos junto con las costillas son suficientes para incluirlo dentro del género *Equisetum*. Se interpreta que debido a las dimensiones del espécimen se trate de un fragmento en un estado temprano de desarrollo.

Tabla 1. Tabla comparativa de características morfológicas de Equisetales.

Especie	Ancho del tallo (cm)	Distancia entre nudos (cm)	Ancho costillas (mm)	Trabajo
<i>Equisetum</i> sp.	0.5-0.6	2	2	En este trabajo.
<i>E. rajmahalensis</i>	1.0-1.8	0.5-1.2	1	(Person y Delevoryas, 1982)
<i>Equisetum laterale</i> Phillips	1.5	3	lisos	(Harris, 1961)
<i>Equisetites</i> sp. cf. <i>E. ferganensis</i>	1.6	7	1.5-2	(Silva Pineda, 1961).
<i>Equisetum</i> sp.	3	4-8	---	(Wieland, 1914-1916)



Subclase POLYPODIIDAE Cronquist, Takht. & Zimmerm., 1966

Orden (?)

Familia (?)

Género *SPHENOPTERIS* Sternberg, 1825

Especie tipo. *Sphenopteris metzgerioides* Harris, 1969

Sphenopteris goeppertii Dunker, 1846

Lámina 2, figuras A-F²

- 1914-16 *Sphenopteris affinis* – Wieland, lámina 44, figura 1.
1969 *Sphenopteris metzgerioides* – Harris, figura de texto 71.
1982 *Sphenopteris goeppertii* – Person y Delevoryas, lámina 1, figura 7.
1982 *Sphenopteris goeppertii* – Person y Delevoryas, figura de texto 4.

Material. STD.HM.0001-STD.HM.0010.

Descripción. **Frondas** estériles bipinnado-pinnatífidas (Lámina 2, figuras A y B). Fragmento preservado de la lámina de 4 cm de largo por 3.6 cm de ancho. **Raquis** glabro, no sulcado, de 0.2 cm de ancho y reduciéndose hacia el ápice (Lámina 2, figura C). **Pinnas** pinnado-pinnatífidas, alternas, separadas cada centímetro. Con un ángulo de inserción de 65°-70° respecto al raquis primario (Lámina 2, figura B). Las pinnas se llegan a traslapar una sobre otra en varias ocasiones, de 2.8 cm de largo, 1 cm de ancho según el grado de conservación. **Pínnulas** pinnatífidas, alternas, a veces opuestas, de 0.5-0.6 cm de largo, 0.3 cm de ancho y conforme se avanza al ápice de la pinna se van reduciendo. Las pínnulas tienen margen entero en las partes más basales, con ápice redondo y agudo (Lámina 2, figuras D y E). **Venación** en cada segmento de las pínnula (Lámina 2, figura F).

Discusión. El género *Sphenopteris* ha sido utilizado generalmente para designar a un tipo de follaje caracterizado por presentar pínnulas constreñidas de la base y decurrentes, dándole al eje una apariencia alada (Taylor *et al.*, 2009). Wieland (1914-1916) es el primero en reportar al grupo en Oaxaca, pero Person y Delevoryas (1982) asignan esos especímenes a *Sphenopteris goeppertii*. Las características similares del material de Santo Domingo Tianguistengo con *Sphenopteris goeppertii* son las divisiones en la lámina, el ancho del raquis, la filotaxia de las pinnas, la forma redondeada (en forma de espátula) de alguno de los últimos segmentos y las venas medias prominentes.

²Lámina 2. *Sphenopteris goeppertii* (Dunker) Seward, morfología.

A. Fronda pinnado-pinnatífida, SDT.SPH.0001A. Escala 1 cm.

B. Fronda pinnado-pinnatífida, SDT.SPH.001B. Escala 1 cm.

C. Pinnas-pinnatífidas mostrando detalles de las venas y el ala rodeando al raquis, SDT.SPH.0002. Escala 1 cm.

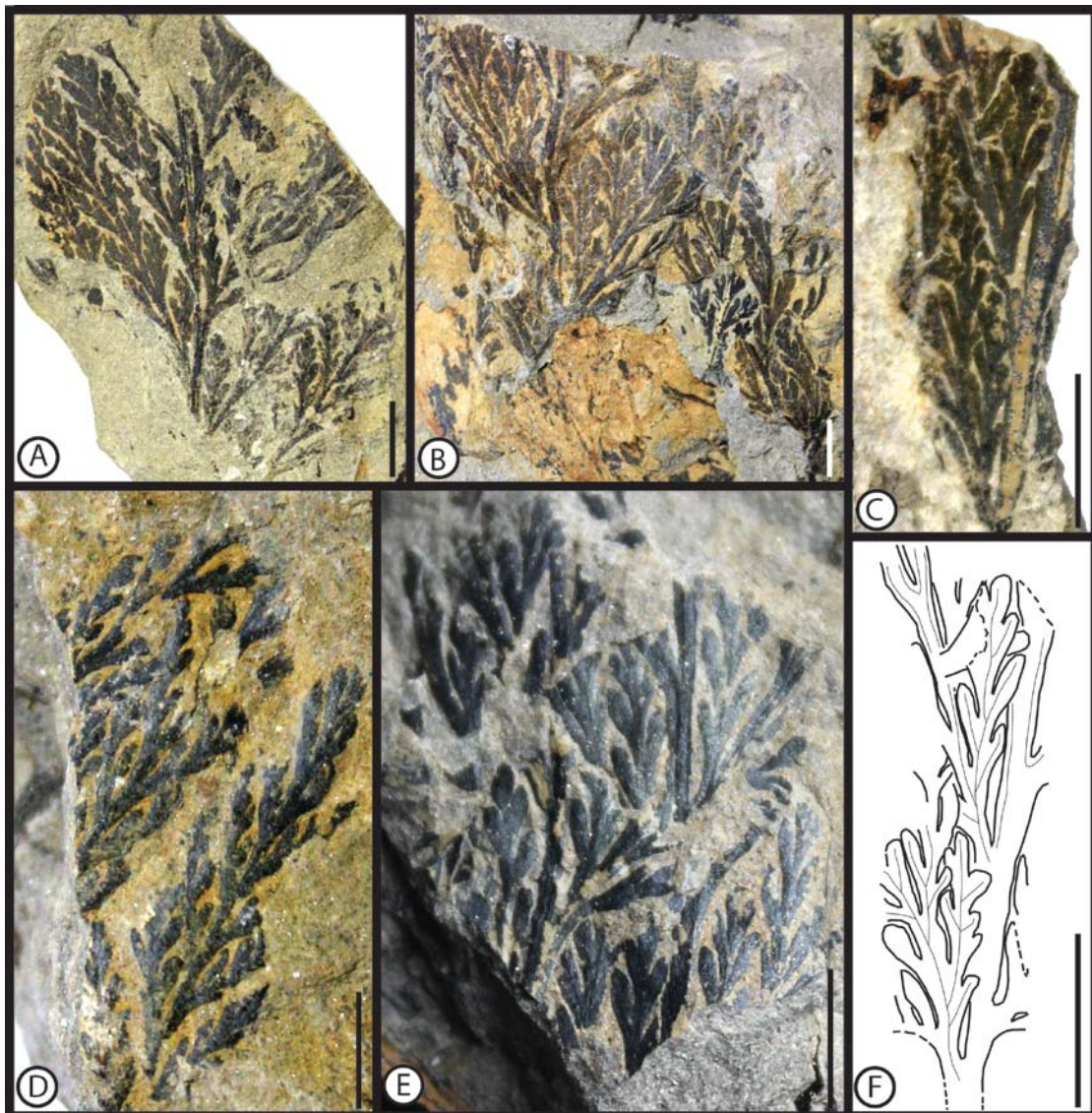
D. Pinnas distales mostrando detalles de los tipos de ápices, SDT.SPH.0003. Escala 1 cm.

E. Pinnas basales mostrando detalles de ápices redondos, SDT.SPH.0004. Escala 1 cm.

F. Interpretación de C. Escala 1 cm.

Person y Delevoryas (1982) también comparan su material con *Sphenopteris metzgerioides* descrito por Harris(1961), argumentando que los ápices del último son redondos mientras que los de Oaxaca son más bien agudo-mucronados, pero también hacen la observación de que algunos son redondos. El material de Santo Domingo Tianguistengo presenta segmentos con ápices redondos y agudos, incluso algunos pueden llegar a interpretarse como mucronados. Sin embargo, la principal diferencia entre *Sphenopteris metzgerioides* y nuestro material es que en el primero la división de la lámina es descrita como tripinnada; mientras que en el nuestro es bippinado-pinnatífida.

LÁMINA 2



Subclase (?)
Orden BENNETTITALES Engler, 1892
Familia (?)

La siguiente sección incluye plantas mesozoicas comúnmente incluidas en el orden de las Bennettitales. Las Bennettitales y las Cycadales difieren entre sí por el tipo de arreglo estomático en las cutículas de sus hojas. Los estomas de las Bennettitales tienen un arreglo sindetoquéilico (*sindetocheilic*) en donde las células oclusivas y las células acompañantes del aparato estomático se originan por la división de una misma célula (Florin, 1933) y la cutinización de las células guarda (Harris, 1969; Sincock y Watson, 1988, 1992), mientras que los estomas de las Cycadales tienen un arreglo haploquéilico (*haplocheilic*) en donde las células oclusivas y las células acompañantes del aparato estomático se originan por la división de diferentes células (Florin, 1933). Sin embargo, la ausencia de cutículas obliga a tratar a los fósiles tentativamente como Bennettitales. Se han hecho propuestas morfológicas para diagnosticar a los fósiles cuando no se pueden analizar las cutículas. Por ejemplo, se ha propuesto la combinación de la forma basal de la pinna con los patrones de venación para diferenciar a *Zamites*, *Otozamites* y *Ptilophyllum* (Person y Delevoryas, 1982). También se han propuesto diferentes caracteres morfológicos para diferenciar a *Pterophyllum*, *Anomozamites* y *Nilssoniopteris* (Pott y McLooughlin, 2009). Los organismos descritos en esta sección serán asignados tentativamente dentro de este grupo hasta que se puedan analizar las cutículas.

Género *PTILOPHYLLUM* Morris emend. Harris, 1969
Especie tipo. *Ptilophyllum acutifolium* Morris, 1840

Ptilophyllum reglei (Wieland) Morales-Toledo, 2018

Lámina 3, figuras A-D³

1914-16 *Otozamites reglei* var. *lucerensis*, - Wieland, lámina 8 (la fronda más pequeña);
lámina 14, figura 6; lámina 27, figura 7.

Material.SDT.PP.0001-SDT.PP.0005.

Descripción. **Hoja** pinnada, oblanceolada, incompleta (Lámina 3, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 22.5 cm de largo, 4.5 cm de ancho. **Raquis** de 1-2 mm de ancho. **Pinnas** alternas, sésiles, surgiendo de la parte adaxial del raquis en ángulos de 22°-56°, cada 0.9-1 cm, pinnas medias más grandes que las basales y que las apicales, pinnas apicales afilándose (Lámina 3, figuras A y D), no imbricadas, 1.5-2.7 cm de largo, 0.6-1 cm de ancho, radio de la longitud contra el ancho basal de 2.5. Pinnas estrechamente oblongas, con margen entero, ápice agudo y base

³ Lámina 3. *Ptilophyllum reglei* (Wieland) Morales-Toledo 2018. (Morfología).

A. Morfología general de la lámina, SDT.PP.0001. Escala 1 cm.

B. Acercamiento de A, donde se muestra la forma de la pinna. Escala 1 cm.

C. Acercamiento de A, donde se muestra el detalle de la venación. Escala 1 cm.

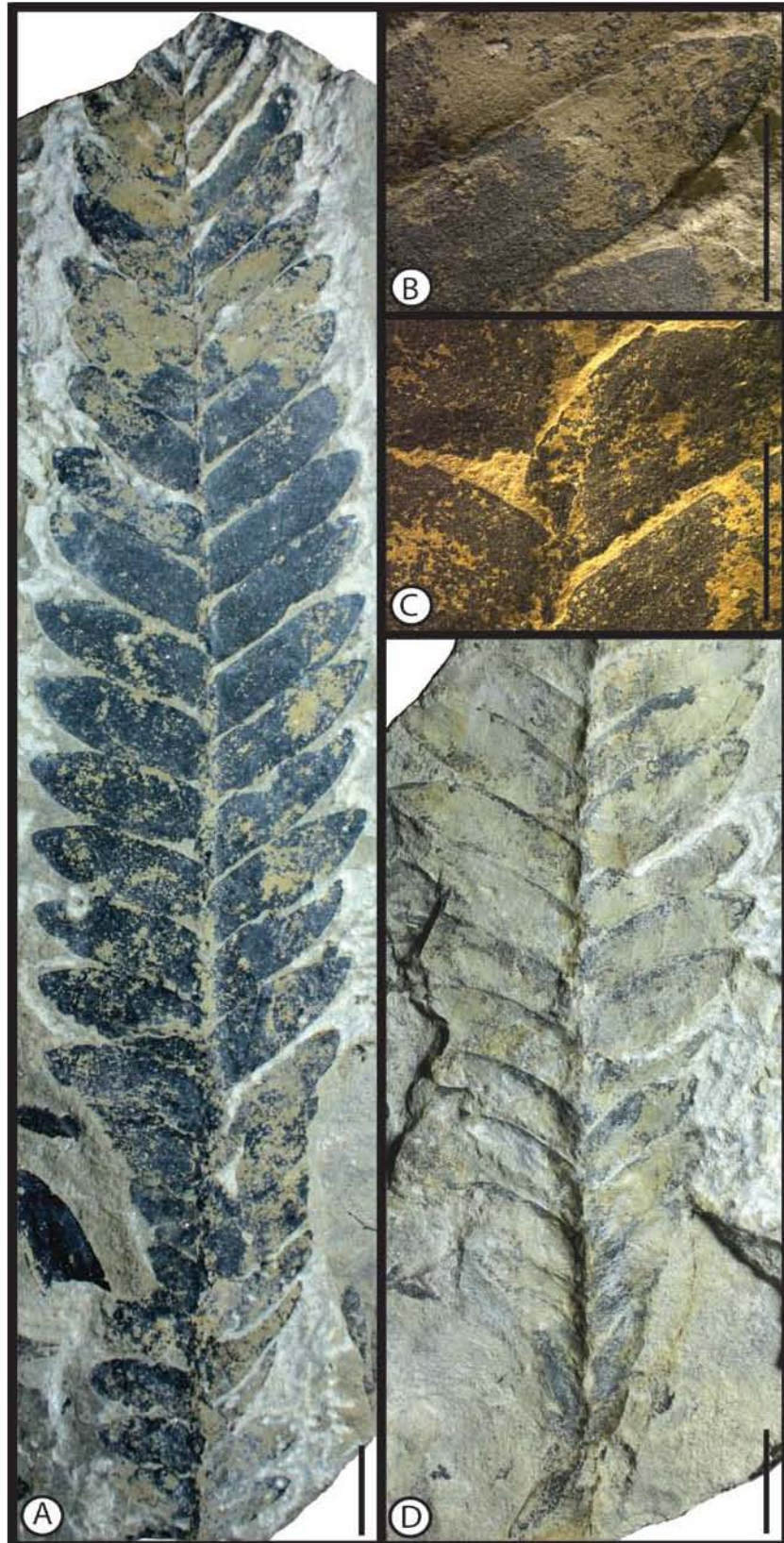
D. Morfología de la parte basal de la lámina, SDT.PP.0002. Escala 1 cm.

oblicua (asimétrica), base basiscópica decurrente, base acroscópica redondeada (Lámina 3, figura C). **Venas** paralelas, surgiendo de toda la base y alargándose hasta el ápice (Lámina 3, figura B). No se observan dicotomías. Densidad en la zona media de 30 venas por cm.

Discusión. Wieland (1914-16) es el primero en reportar este tipo de frondas en la Flora Liásica de la Mixteca Alta. Person y Delevoryas (1982) incluso llegan a incluir varios de los ejemplares del trabajo de Wieland dentro de *Zamites lucerensis* (Wieland) Person & Delevoryas. Sin embargo, *Z. lucerensis* es una especie a la que se le han integrado una gran variedad de frondas con una gran gama de caracteres en las pinnas. El material de Santo Domingo Tianguistengo puede ser separado de *Z. lucerensis* por la forma de las pinnas, el tipo de ápice y de base, el tamaño de las pinnas y la densidad de las venas (Tabla 2). Poco del material de Wieland presenta estos caracteres y el principal carácter para asignar estos especímenes al género *Ptilophyllum* es la base oblicua (asimétrica) de las pinnas.

Tabla 2. Tabla comparativa de *P. reglei* y *Z. lucerensis*.

	<i>P. reglei</i>	<i>Z. lucerensis</i>
Forma de la pinna	Estrechamente oblongas	"Asimétrica-redonda"
Ápice	Agudo	Redondo-redondo truncado
Base	Asimétrica	simétrica
Largo de la pinna (cm)	1.5-2.7	1
Ancho de la pinna (cm)	0.6-1	0.4
Venas por cm	30	15
	Este trabajo	(Person y Delevoryas, 1982).



Ptilophyllum aff. *acutifolium* Morris, 1840

Lámina 4, figuras A-H⁴

- 1914-16 *Ptilophyllum acutifolium* var. *maximum* – Wieland, lámina 1, 2, 3; lámina 4, figura 2.
1914-16 *Ptilophyllum acutifolium* var. *minor* – Wieland, lámina 5B; lámina 6; lámina 7, figura 1, 3.
1969 *Ptilophyllum acutifolium* – Silva-Pineda, lámina 9, figura 3; lámina 10, figuras 1; lámina 15, figura 3.
1982 cf. *Ptilophyllum acutifolium* – Person y Delevoryas, lámina 9, figura 49.

Material.SDT.PTAC.0001-SDT.PTAC.0010.

Descripción. Hoja pinnada, incompleta (Lámina 4, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 7 cm de largo, 15 cm de ancho (ancho interpretado). Raquis de 0.3 cm de ancho (Lámina 4, figura D). Pinnas alternas, sésiles, parecen surgir de la parte adaxial del raquis (Lámina 4, figura D), en ángulos de 27°-39° (Lámina 4, figuras D y H), cada 0.7 cm, de tamaño similar a lo largo del fragmento conservado, no imbricadas (aunque se llegan a tocar en varias ocasiones) (Lámina 4, figuras A, E, F y G), 7.2-7.5 cm de largo, 0.4-0.7 cm de ancho, radio de la longitud contra el ancho basal de 18. Pinnas lineares (Lámina 4 figuras E, F y G), de margen entero, ápice acuminado, base aparentemente oblicua (asimétrica), márgenes superiores basales se traslapan un poco dando una apariencia de incubo (Lámina 4, figura D). Venas paralelas simples, sin dicotomizarse, surgen desde la base (Lámina 4, figuras B y C), densidad en la zona media de 30 venas por cm.

Discusión. En algunos ejemplares de Santo Domingo Tianguistengo la forma de la base es poco clara por ser solamente impresiones de la lámina, mientras que en otros la base está ausente en su totalidad. Debido a que el material está pobremente conservado o que las bases de las pinnas no están conservadas, es difícil poder asignarlo a *P. acutifolium*. La pobre preservación de las bases, presente en muchos ejemplares colectados, parece algo común para este tipo de hojas del Jurásico mexicano. Person y Delevoryas (1982) relatan que existe material colectado por Diaz-Lozano (1916) con mejor preservación, pero el material está pintado y la base ha sido remarcada mostrando la concepción previa del autor. Silva-Pineda (1969) también reporta este tipo de láminas en el Jurásico Medio de Tecamatlán, Puebla. Sus ejemplares están pobremente preservados y debería tomarse precaución al referirse a ellos como *P. acutifolium*. Sin embargo,

⁴ Lámina 4. *Ptilophyllum* aff. *acutifolium*, morfología.

A. Morfología general de la lámina, SDT.PTAC.0001. Escala 1 cm.

B. Acercamiento de A, mostrando el detalle de la venación. Escala 0.2 cm.

C. Acercamiento de A, mostrando detalle de la venación. Escala 0.2 cm.

D. Acercamiento de A, mostrando detalle de la base de las pinnas. Escala 0.2 cm.

E. Sección media, pinnas lineares, SDT.PTAC.0002. Escala 1 cm.

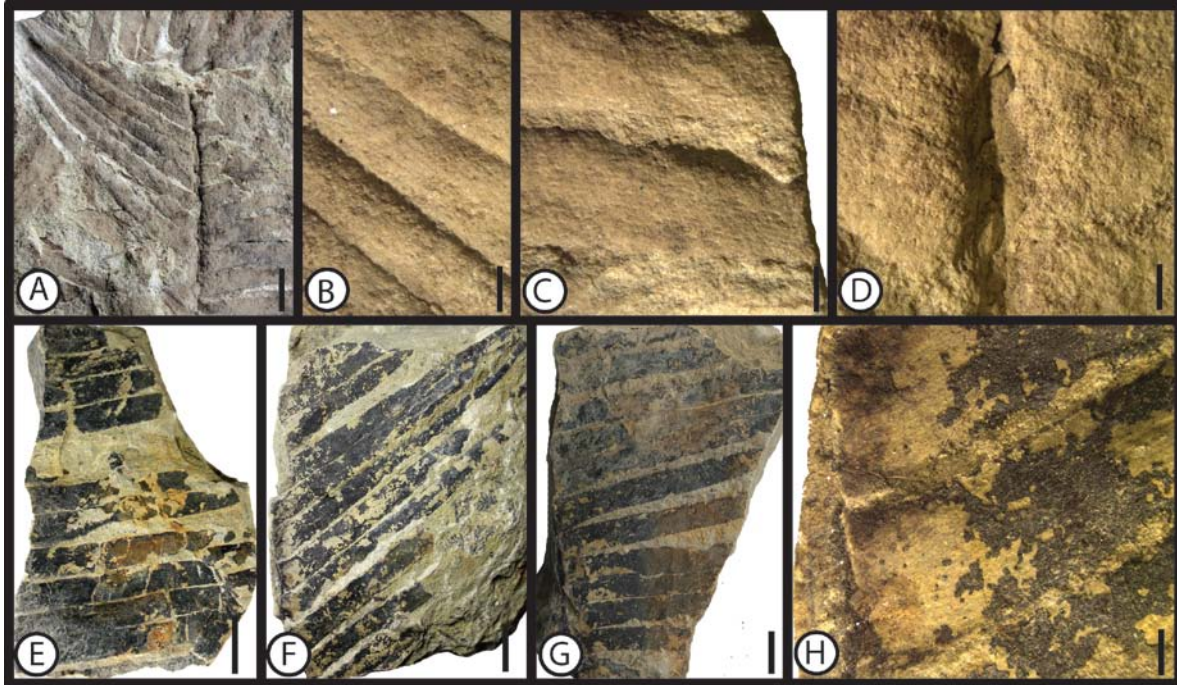
F. Sección media, pinnas lineares, SDT.PTAC.0003. Escala 1 cm.

G. Sección media, pinnas lineares, SDT.PTAC.0004. Escala 1 cm.

H. Acercamiento de G, mostrando detalles de la base de las pinnas. Escala 0.2 cm.

todos los ejemplares coinciden en la forma de las pinnas (lineares), el tipo de ápice (acuminado). Los ejemplares de Santo Domingo Tianguistengo parecen tener una densidad mayor de venas en las pinnas.

LÁMINA 4



Género *PTEROPHYLLUM* Brongniart, 1825 ('1824')
Especie tipo *Pterophyllum filicoides* Schlotheim, 1822

Pterophyllum sp. 1

Lámina 5, figuras A-D⁵

Material. SDT.PT.0001 y 0002.

Descripción. **Hoja** pinnada, incompleta (Lámina 5, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 17 cm de largo, 6.5 cm de ancho, se interpreta un total de 14 cm de ancho. **Raquis** liso, de 1 cm de ancho (Lámina 5, figura B). **Pinnas** opuestas, sésiles (unidas al raquis por toda la base), surgiendo lateralmente del raquis en ángulos de 5°-15°, cada 1-1.5 cm, más anchas hacia el ápice de la hoja, no imbricadas, 2-6 cm de largo, 1-1.3 cm de ancho (Lámina 5, figura C). Es importante resaltar que las medidas son de segmentos incompletos. Pinnas transversalmente oblongas y estrechas, de margen entero, ápice no conservado, base ligeramente contraída en unos fósiles pero en otros es expandida. **Venas** paralelas, sin bifurcaciones observables, densidad en la zona media de 24 venas por cm aproximadamente.

Discusión. Las características que definen a las hojas de *Pterophyllum* son pinnas dos veces más largas que anchas, de forma similar (generalmente paralela), de un ancho similar e insertándose por toda la base lateralmente al raquis (Pott y McLoughlin, 2009), estas características están presentes en los especímenes de Santo Domingo Tianguistengo. Se pueden comparar con *Pterophyllum filicoides* (Schlotheim) Zeiller, al ser hojas grandes con pinnas opuestas de márgenes paralelos y en el ancho de las pinnas (Pott *et al.*, 2007). Las características en común con *Pterophyllum aequale* (Brongniart) Nathorst son la manera en que las pinnas se insertan al raquis, márgenes paralelos, ancho de las pinnas, pero el ancho de la lámina, el ancho del raquis y sus depresiones difieren con nuestro material (Pott y McLoughlin, 2009). También puede compararse con *Pterophyllum thomasi* Harris, del Jurásico de Yorkshire, por ser hojas grandes y anchas, con un raquis grueso, pinnas rectas o un poco curvadas, pero el ancho de la pinnas es menor en *P. thomasi* (Tabla 3) (Harris, 1969).

El material de Santo Domingo Tianguistengo no brinda la información necesaria para poder asignarlo a una especie fósil del género, pero es importante resaltar que cuenta con las características suficientes para asignarlo a *Pterophyllum*. Además, ni Wieland (1914-16), Silva-Pineda (1969) o Person y Delevoryas (1982) han reportado una hoja de éste género que presente tan grandes magnitudes. Se recomienda mantener a estos ejemplares sin asignarlos a una especie fósil hasta que se encuentre material con mejores condiciones de preservación.

⁵ Lámina 5. *Pterophyllum* sp. 1, morfología.

A. Morfología general de la lámina, SDT.PT.0001 Escala 1 cm.

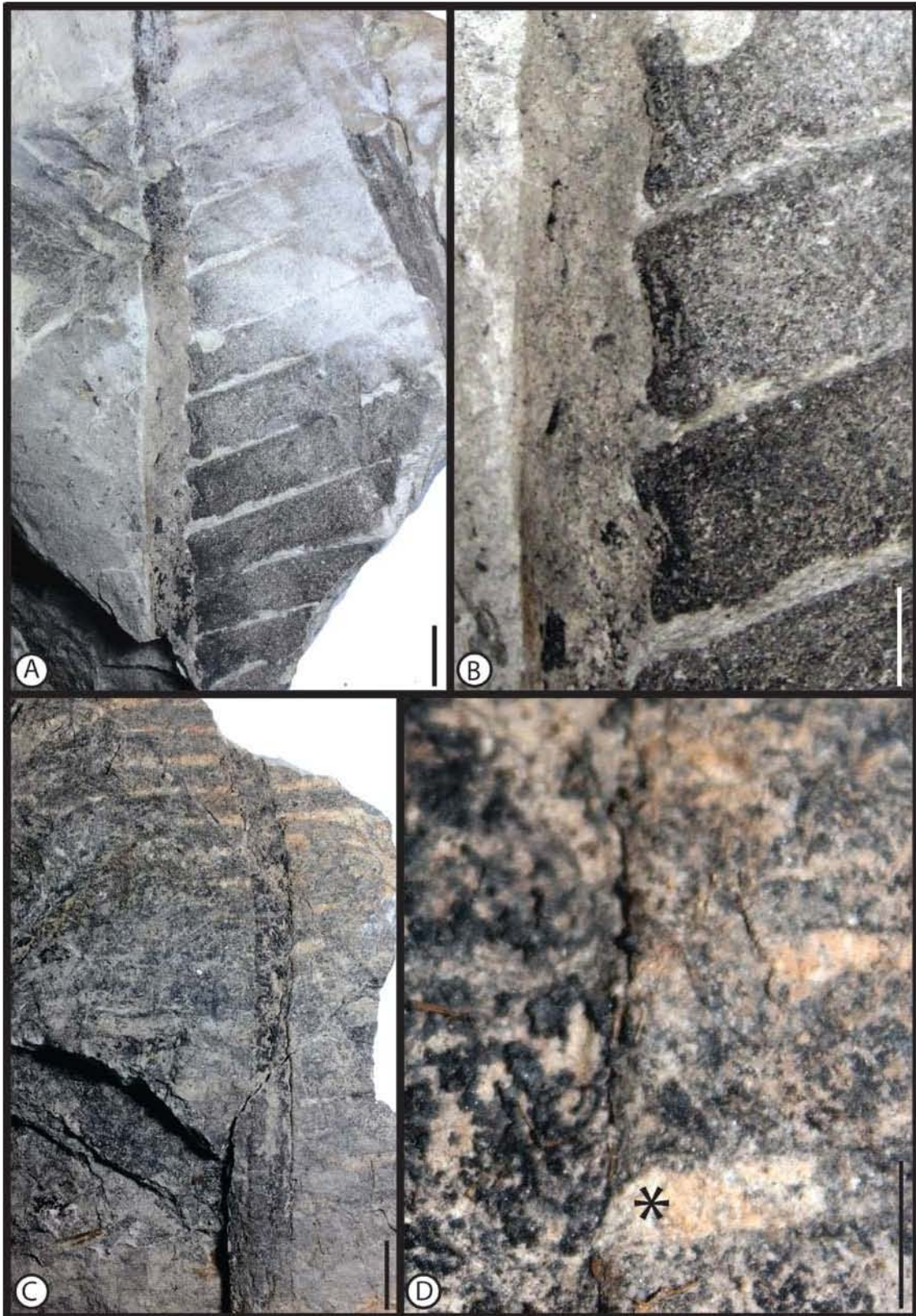
B. Acercamiento de A, mostrando detalles de la base de las pinnas. Escala 0.5 cm.

C. Morfología general de la lámina, SDT.PT.0002. Escala 1 cm.

D. Acercamiento de C, mostrando detalles de la base de las pinnas. Escala 0.5 cm.

Tabla 3. Comparación de especies de *Pterophyllum*. (*, fósil incompleto; ** interpretación, ***no descrito por el autor, pero tomado de las láminas).

	<i>P. sp.1</i>	<i>P. filicoides</i>	<i>P. aequale</i>	<i>P. thomasi</i>
Largo de la lámina (cm)	17*	47*	14.8*	
Ancho de la lámina (cm)	14**	20*	5.3*	10-15
Filotaxia	Opuestas	Opuestas	(sub)opuestas	(sub)opuestas***
Unión al raquis	Sésiles	Sésiles	Sésiles	Sésiles ***
Márgenes	Paralelos	Paralelos	Paralelos	Paralelos***
Ancho de las pinnas (cm)	1-1.3	0.2-0.9	0.3-0.7	0.3-0.4
Ancho del raquis (cm)	1	No descrito	0.2	0.8
Ornamentaciones del raquis	Liso	Estriado	Depresiones	Con pequeñas arrugas
	Este trabajo	(Pott <i>et al.</i> , 2007)	(Pott y McLoughlin, 2009)	(Harris, 1969)



Pterophyllum sp. 2

Lámina 6, figura A y B⁶

Material. SDT.PT2.0001 y 0002.

Descripción. **Hoja** pinnada (Lámina 6, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 7 cm de largo, 6.2 cm de ancho. **Raquis** de 0.2 cm de ancho. **Pinnas** opuestas a subopuestas, sésiles (unidas al raquis por toda la base), surgiendo lateralmente del raquis en ángulos de 2°-3°, cada 0.7 cm, frecuentemente pinnas medias de mayor tamaño, 1.7-2.6 cm de largo, 0.7-0.9 cm de ancho. Es importante mencionar que las medidas de longitud corresponden a pinnas incompletas. Pinnas posiblemente transversalmente oblongas, de margen entero, ápice no conservado, base de base expandida (Lámina 6, figura B). **Venas** paralelas, simples, no se puede contar el número de venas.

Discusión. Estas hojas son más pequeñas que las de *Pterophyllum* sp. 1 y presentan una conservación pobre por lo que se recomienda mantenerlas dentro del género *Pterophyllum*, con base en el tipo de unión de las pinnas al raquis, pero sin asignarlas a una especie hasta encontrar material mejor preservado.

LÁMINA 6



⁶Lámina 6. *Pterophyllum* sp. 2, morfología.

A. Morfología general de la lámina, .SDT.PT2.0001. Escala 1 cm.

B. Morfología general de la lámina, mostrando detalle de la base de las pinnas, SDT.PT2.0002. Escala 1 cm.

Género *ZAMITES* Brongniart emend. Harris, 1969
Especie tipo. *Zamites gigas* (Lidney & Hutton) Morris emend. Harris, 1969

Zamites tribulosus (Wieland) Person & Delevoryas, 1982

Lámina 7, figuras A-F⁷

- 1914-16 *Otozamites tribulosus* – Wieland, figura del texto 3.
1914-16 *Otozamites (Williamsonia) juarezii* – Wieland, lámina 11; lámina 14, figura 3; lámina 22; lámina 26.
1982 *Zamites tribulosus* – Person y Delevoryas, lámina 3, figura 22.

Material.SDT.ZM.0001- SDT.ZM.0016.

Descripción. **Hoja** pinnada, elíptica, incompleta (Lámina 7, figuras A y D). Fragmento conservado de la lámina de 11.5 de largo, 7 cm de ancho. **Raquis** liso, de 2-3 mm de ancho. **Pinnas** alternas, uniéndose en la base por un pequeño peciolulo, surgiendo de la parte adaxial del raquis, en ángulos de 66°-73°, cada 1.1-1.3 cm, un poco curvadas hacia la base de la lámina en la zona media y volviéndose más rectas hacia el ápice de la hoja, de menor longitud y amplitud hacia la base de la hoja (Lámina 7, figuras D y E), no imbricadas, 3.2-4.5 cm de largo, 0.6-0.8 cm de ancho (Lámina 7, figura B), radio de la longitud contra el ancho basal de 5.3. Pinnas lanceoladas a oblanceoladas, de margen entero, ápice agudo, base cordada (contraída simétricamente) (Lámina 8, figura C). La falta de pinnas en algunos especímenes se interpreta como segmentos dehiscentes (Lámina 7, figura D). **Venas** paralelas, ocasionalmente bifurcadas, las medias prolongándose hasta el ápice de la pinna, las laterales acroscópicas basales prolongándose hasta el margen superior y las laterales basiscópicas basales prolongándose hacia el margen basal inferior, densidad en la zona media de 40 venas por cm (Lámina 7, figura F).

Discusión. La revisión más reciente de esta especie fue hecha por Person y Delevoryas (1982) quienes observaron el material previamente colectado por Wieland (1914-16) y agregaron nuevo. Ellos discutieron que esta especie se diferenciaba de *Zamites oaxacensis* por su tamaño y la forma de las pinnas, justificando que no hay estados intermedios entre las pinnas de *Zamites tribulosus* y *Zamites oaxacensis*. El material de este trabajo parece apoyar esta idea, ya que tampoco se encontraron hojas con características intermedias entre estas dos especies.

⁷Lámina 7. *Zamites tribulosus*, morfología.

A. Morfología general de la lámina. SDT.ZM.0001. Escala 1 cm.

B. Morfología general de la lámina. SDT.ZM.0002. Escala 1 cm.

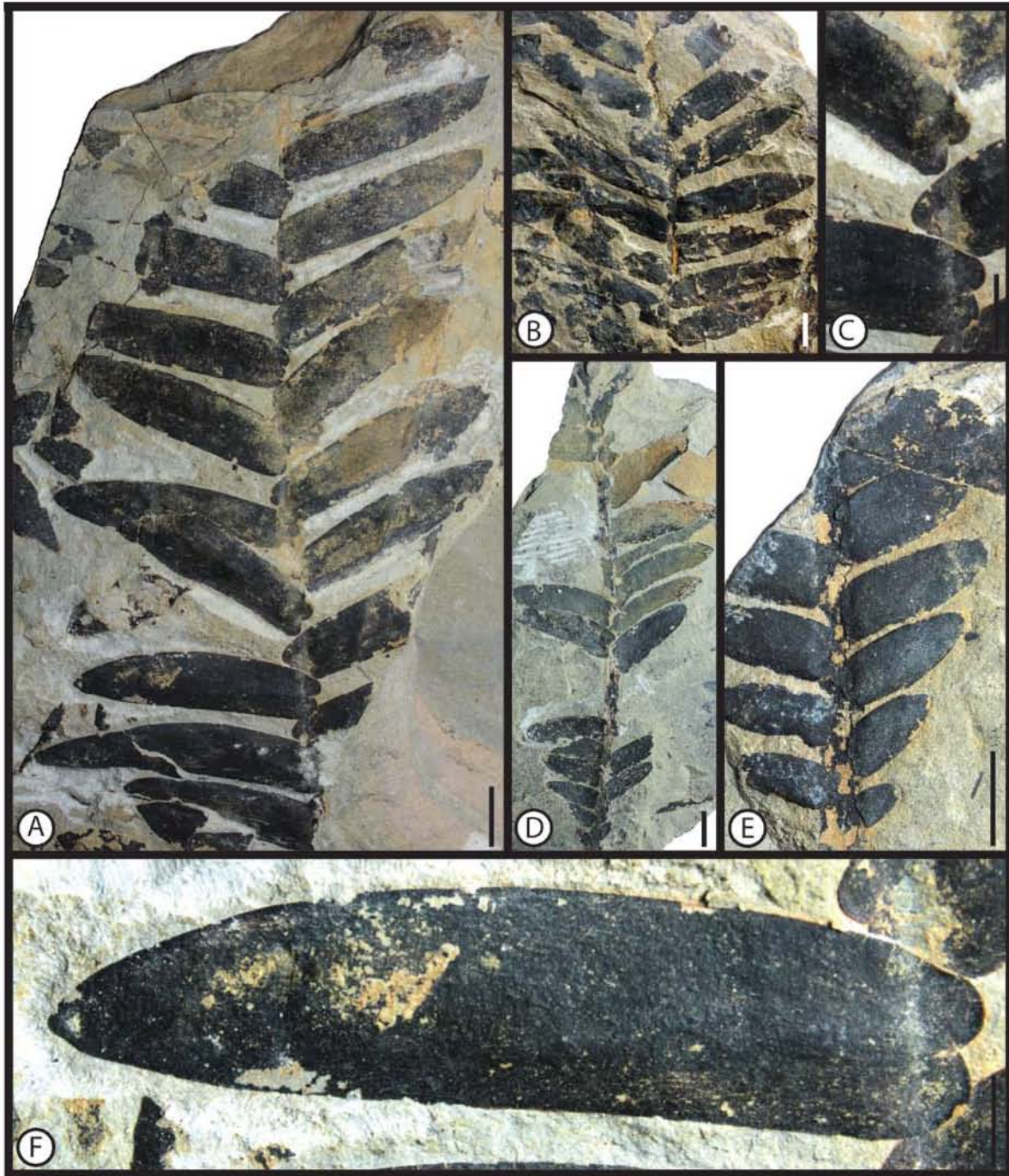
C. Acercamiento de A mostrando los detalles de la base contraída simétricamente. Escala 1 cm.

D. Morfología general de la lámina mostrando la dehiscencia de las pinnas. SDT.ZM.0003. Escala 1 cm.

E. Morfología de la parte basal de la lámina. SDT.ZM.0004. Escala 1 cm.

F. Acercamiento de A donde se muestra detalle de la venación. Escala 0.5 cm.

La filotaxia alterna, la forma lanceolada a oblanceolada de las pinnas y los ápices agudos del material concuerdan con el descrito para esta especie. Además el tamaño de las pinnas es muy similar entre los materiales del Jurásico de Oaxaca y el de la localidad de este trabajo. El número de venas parece ser mayor en nuestro material, pero podría deberse a que el grado de conservación es mejor en la localidad de Santo Domingo Tianguistengo. Ambos presentan la base cordada (contraída simétricamente). Algunos especímenes presentan pinnas levemente curvadas hacia la base de la lámina, mientras que otros presentan pinnas con márgenes más paralelos, algunos presentan estas dos morfologías en la misma planta ([Lámina 7, figuras A y B](#)).



Zamites feneonis Brongniart, 1828

Lámina 8 figuras A-J⁸

- 1969 *Zamites feneonis* – Silva-Pineda, lámina 7, figuras 1-3; lámina 12, figura 1; lámina 13, figura 2.
- 2016 *Zamites feneonis* – Lozano-Carmona y Velasco-de León, figura 3.3.

Material. SDT.ZM2.0001- SDT.ZM2.0106.

Descripción. **Hoja** pinnada, oblonga, incompleta (Lámina 8, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 12 cm de largo, 4 cm de ancho. **Raquis** liso, de 2 mm de ancho. **Pinnas** alternas, uniéndose en medio de la base por pequeño peciolulo, surgiendo de la parte adaxial del raquis, en ángulos de 22°-26° en zonas medias (Lámina 8, figura C) cada centímetro, el largo de las pinnas se mantiene constante a lo largo de la lámina, afilándose hacia el ápice de la lámina, no imbricadas, 2-2.8 cm de largo, 0.3-0.9 cm de ancho, radio de la longitud contra el ancho basal de 6.6. Pinnas estrechamente oblongas a lanceoladas, margen entero, ápice obtuso (zonas medias) a agudo (ápice de la hoja), base cordada (contraída simétricamente) (Lámina 8, figuras D y E). **Venas** paralelas, dicotomizándose varias veces, las medias prolongándose hacia el ápice de la pinna, las laterales acroscópicas basales prolongándose hacia el margen basal superior, las laterales basiscópicas basales prolongándose hacia el margen basal inferior (Lámina 8, figuras B y E), densidad en la zona media es de 40 venas por cm.

Discusión. Los especímenes presentan características morfológicas del género *Zamites*, como lo son la base cordada (contraída simétricamente) y el tipo de venación. Silva-Pineda (1969) registró por primera vez la presencia de esta especie en el Jurásico de Tecamatlán, Puebla. Esos ejemplares se describen como frondas de gran tamaño en donde la base de las pinnas cubre la mayor parte de la cara superior del raquis. Esta característica es algo común en las especies de Bennettitales de la región. Sin embargo, la razón por la cual se asigna el material a *Z. feneonis* es que la forma de las pinnas, el ángulo de inserción y el número de venas, características que concuerdan con los descritos para esa especie.

En el trabajo realizado por Silva-Pineda (1969) no se especifica el número de especímenes estudiados, pero con base en los especímenes depositados en el Museo María del Carmen Perrilliat del Instituto de Geología se puede concluir que es poco. También existe un registro para el Terreno Mixteco (Lozano-Carmona y Velasco-de León, 2016) en donde se estudiaron cinco

⁸Lámina 8. *Zamites feneonis*, morfología.

A. Morfología de la zona apical de la lámina. SDT.ZM2.0001. Escala 1 cm.

B. Acercamiento de A, mostrando detalles de la venación. Escala 0.2 cm.

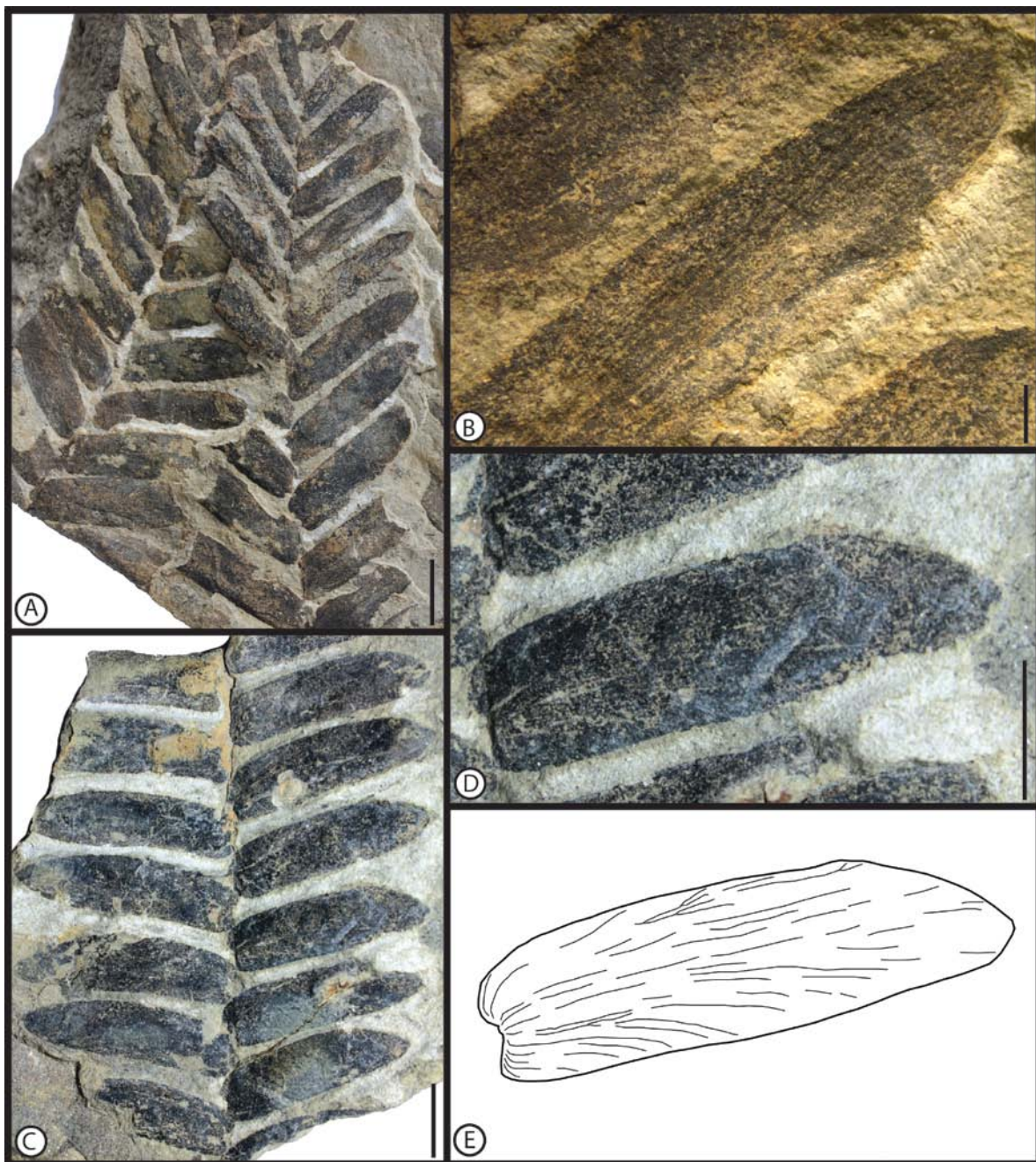
C. Morfología de la zona media-basal de la lámina. SDT.ZM2.0002.

D. Acercamiento de C, mostrando la forma de las pinnas. Escala 1 cm.

E. Interpretación de D.

especímenes asignados a la especie. La figura 3.3 de ese trabajo muestra una pinna desarticulada que presenta la forma de la ilustración en la [lámina 8E](#). El bajo registro de *Zamites feneonis* o su ausencia parecería indicar que era una planta no muy abundante para el Jurásico en México. Sin embargo, esta especie es la más abundante en la localidad de Santo Domingo Tianguistengo, presentando el mayor número de especímenes colectados.

LÁMINA 8



Zamites lucerensis (Wieland) Person & Delevoryas, 1982

Lámina 9, figuras A-E⁹

- 1914-16 *Otozamites reglei* var. *oaxacensis* – Wieland, lámina 10, figura 3; lámina 27, figura 7; lámina 28.
- 1914-16 *Otozamites molianus* var. *oaxacensis* – Wieland, lámina 12, figura 2; lámina 16, figuras 2, 3 y 4; lámina 28 (fronda pinnada superior).
- 1982 *Zamites lucerensis* – Person y Delevoryas, lámina 2, figura 15; lámina 4, figura 24; figuras del texto 8 y 11C.

Material. SDT.ZML. 0001-0014.

Descripción. **Hoja** peciolada, pinnada, ovada (Lámina 9, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 8 cm de largo, 3.5 cm de ancho. **Pecíolo** de 0.7 cm. **Raquis** liso, de 2 mm de ancho. **Pinnas** alternas, uniéndose en medio de la base por pequeño peciolulo, surgiendo de la parte adaxial del raquis (Lámina 9, figura C), en ángulos de 22°-38° cada 0.8 cm, el tamaño de las pinnas se mantiene constante y luego se reducen en la parte apical de la lámina (Lámina 9, figura C), no imbricadas, 1.6-2 cm de largo, 0.6-0.7 cm de ancho, radio de la longitud contra el ancho basal de 2.6. Pinnas elípticas, de margen entero, ápice obtuso, base cordada (contraída simétricamente) (Lámina 9, figura B). **Venas** paralelas, dicotomizándose a veces (Lámina 9, figuras D y E). Venas medias prolongándose hasta el ápice de la pinna, las laterales basales acroscópicas prolongándose hacia el margen basal superior y luego prolongándose hasta el ápice, las laterales basales basiscópicas prolongándose hacia el margen basal inferior, densidad en la zona media de 30 por cm.

Discusión. Wieland (1912-16) fue el primero en reportar láminas con este tipo de características y las consideró idénticas a hojas descritas por Saporta (1875), pero Person y Delevoryas (1982) analizaron varios de los especímenes de la Mixteca Alta y vieron que presentaban venación típica del género *Zamites*. Sin embargo, Person y Delevoryas (1982) notaron que más de una especie puede estar presente dentro de la amalgama que representa *Zamites lucerensis* y que la separación de estas especies es difícil debido a la variación continua de los caracteres de los especímenes. Un ejemplo de lo anterior podemos verlo en la gran variedad de formas en las pinnas del material estudiado por Wieland (1914-16) y por Person y Delevoryas (1982). La forma de las pinnas de ese material varía de “asimétricas” (margen acroscópico es generalmente más corto que el basiscópico) a redondo, con una variación continua entre los dos estados.

⁹Lámina 9. *Zamites lucerensis*, morfología.

A. Morfología general de la lámina. SDT.ZML.0001. Escala 1 cm.

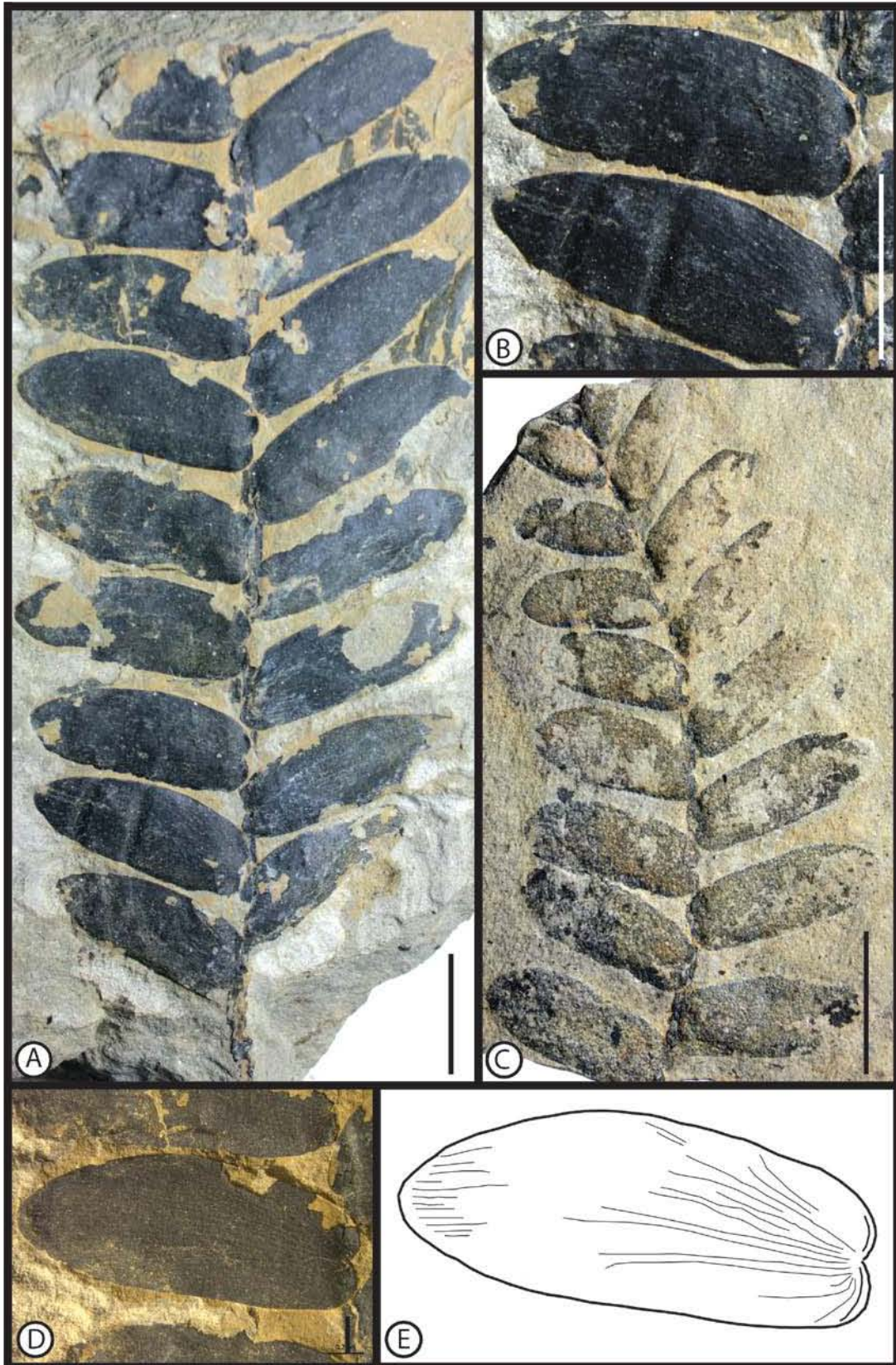
B. Acercamiento de A, mostrando detalles de la base de las pinnas. Escala 1 cm.

C. Morfología del ápice de la lámina. SDT.ZML.0002. Escala 1 cm.

D. Acercamiento de A, mostrando detalles de la venación. Escala 0.2 cm.

E. Interpretación de D.

El material de Santo Domingo Tianguistengo presenta características típicas del género *Zamites*, como la forma de la base. También presenta pinnas semejantes a algunos de los ejemplares designados dentro de *Zamites lucerensis* con la forma redonda. Los ejemplares con pinnas asimétricas (Ver Wieland (1914-16) lámina 12, figuras 1, 4 5; Person y Delevoryas (1982), lámina 2 figura 14) presentan ápices más agudos y claramente diferentes a los del material de Santo Domingo Tianguistengo, por lo que se recomienda tratarlos como algo diferente. También el número de venas por cm es mayor en el material de Santo Domingo.



Zamites oaxacensis Wieland, 1914-16

Lámina 10, figuras A-D¹⁰

- 1914-16 *Otozamites (Williamsonia) oaxacensis* -- Wieland, lámina 19, figs 4, 5.
1914-16 *Otozamites (Williamsonia) paratypus*- - Wieland, lámina 2, lamina 16, fig. 8.
1914-16 *Otozamites (Williamsonia) aguilarianus* -- Wieland, lámina 19, fig. 2.
1914-16 *Otozamites (Williamsonia) aguilerai* -- Wieland, lámina 20, figs. 1,3.
1914-16 *Otozamites (Williamsonia) diazi* i-- Wieland, lámina 21.
1914-16 *Otozamites* sp. – Wieland, lámina 20, fig. 2.
1982 *Zamites oaxacensis* — (W.) Person y Delevoryas, lámina 3, fig. 20, lámina 7, 44.
1982 *Zamites oaxacensis* – (W.) Person y Delevoryas, figura de texto 7, 11-B.

Material. SDT.ZMOAX.0001-0002.

Descripción. **Hoja** pinnada, peciolada, incompleta (Lámina 10, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 29 cm de largo, 15 de ancho (se interpreta un ancho total de 30 cm aproximadamente). **Pecíolo** de 8 cm de largo, 1 cm de ancho. **Raquis** rugoso, de 1 cm de ancho (Lámina 10, figura A). **Pinnas** alternas, uniéndose en medio de la base por pequeño peciolo (Lámina 10, figuras B y C), surgiendo de la parte adaxial del raquis en ángulos de 16°-18°, cada 2 cm, el tamaño de las pinnas va incrementándose hacia el ápice, imbricadas (de apariencia incuba), de 11-15.5 cm de largo, 1.7-2 cm de ancho, radio de la longitud contra el ancho basal de 6.4. Pinnas lineares, margen entero, ápice agudo, base cordada (contraída simétricamente) (Lámina 10, figura D). **Venas** paralelas, densidad en la zona media de 16-19 por cm (Lámina 10, figura C). Las venas basales no se reconocen porque en casi todas las pinnas las bases están ausentes.

Discusión. Las hojas asignadas a esta especie por Person y Delevoryas (1982) se caracterizan por tener láminas grandes (de hasta 52cm de largo por 27 cm de ancho), un largo pecíolo, raquis ancho, pinnas de 10-17 cm de longitud y con 15-20 venas por centímetro. Todas estas características están presentes en el material de Santo Domingo Tianguistego. Una de las diferencias que se podrían resaltar es la forma de la pinna, curvadas hacia la base de la lámina en *Z. oaxacensis* y rectas en el material de Santo Domingo Tianguistego. Sin embargo, Harris (1969) reporta que en láminas de *Zamites gigas* (una especie de magnitud semejante a la de este trabajo), pinnas paralelas en las dos terceras partes inferiores de la lámina, lo cual indica que patrones semejantes pueden ser vistos en láminas de tamaños semejantes.

¹⁰Lámina 10. *Zamites oaxacensis*, morfología

A. Morfología general de la lámina. SDT.ZMOAX.0001. Escala 5 cm.

B. Acercamiento de A, mostrando detalles de las pinnas. Escala 1 cm.

C. Interpretación de B, mostrando detalles de la venación.

D. Acercamiento de A, mostrando la base simétrica, mostrando las aurículas (flechas). Escala 1 cm.



Zamites sp. 1

Lámina 11, figuras A-D¹¹

Material. SDT.ZM4.0001- SDT.ZM4.0010.

Descripción. Hoja pinnada, incompleta (Lámina 11, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 10.5 cm de largo, 10 cm de ancho. **Raquis** de 0.2-0.6 cm de ancho. **Pinnas** alternas, uniéndose en medio de la base por pequeño peciolulo (Lámina 11, figura C), surgiendo de la parte adaxial del raquis en ángulos de 14°-42°, cada 0.7-0.8 cm, reduciéndose hacia el ápice de la hoja, no imbricadas, 5-6 cm de largo, 0.6-1.2 cm de ancho, radio de la longitud contra el ancho basal de 8.3. Pinnas lineares, de margen entero, ápice redondeado (Lámina 11, figuras A y B), base ligeramente cordada (contraída simétricamente) (Lámina 11, figura D). **Venas** paralelas desde la base y se prolongan hacia la parte distal de la pinna, con pocas bifurcaciones (Lámina 11, figura D), densidad en la zona media de 31 por cm.

Discusión. La base cordada (contraída simétricamente) de las pinnas sugiere que pertenece al género *Zamites*. De las especies de *Zamites* encontradas en la localidad esta es la que tiene la base menos cordada. Sin embargo, las bases no presentan la morfología de géneros parecidos como *Otozamites*, *Pterophyllum* o *Ptilophyllum*. Las hojas de *Zamites* sp. 1 difieren de las otras especies encontradas en la localidad en términos de la forma de la pinna, la base, el ápice y las medidas (Tabla 4).

Algunas hojas de *Ptilophyllum pulcherrium* Wieland estudiadas por Wieland (1914-16) y Silva Pineda (1969) tienen una morfología similar a *Zamites* sp. 1 (Tabla 4). Su material tiene una mala preservación y es difícil poder asignarlo al género *Ptilophyllum*. En muchos de sus ejemplares las bases de las pinnas no se observan bien. Además en la revisión del material de Wieland hecha por Silva-Pineda (1969) describe a las pinnas de *P. pulcherrium* como “insertándose por todo el ancho de su base”, una característica del género *Pterophyllum*. Por estas razones probablemente se traten de hojas relacionadas con *Zamites* sp. 1.

¹¹Lámina 11. *Zamites* sp. 1, morfología.

A. Morfología general de la lámina. SDT.ZM4.0001. Escala 1 cm.

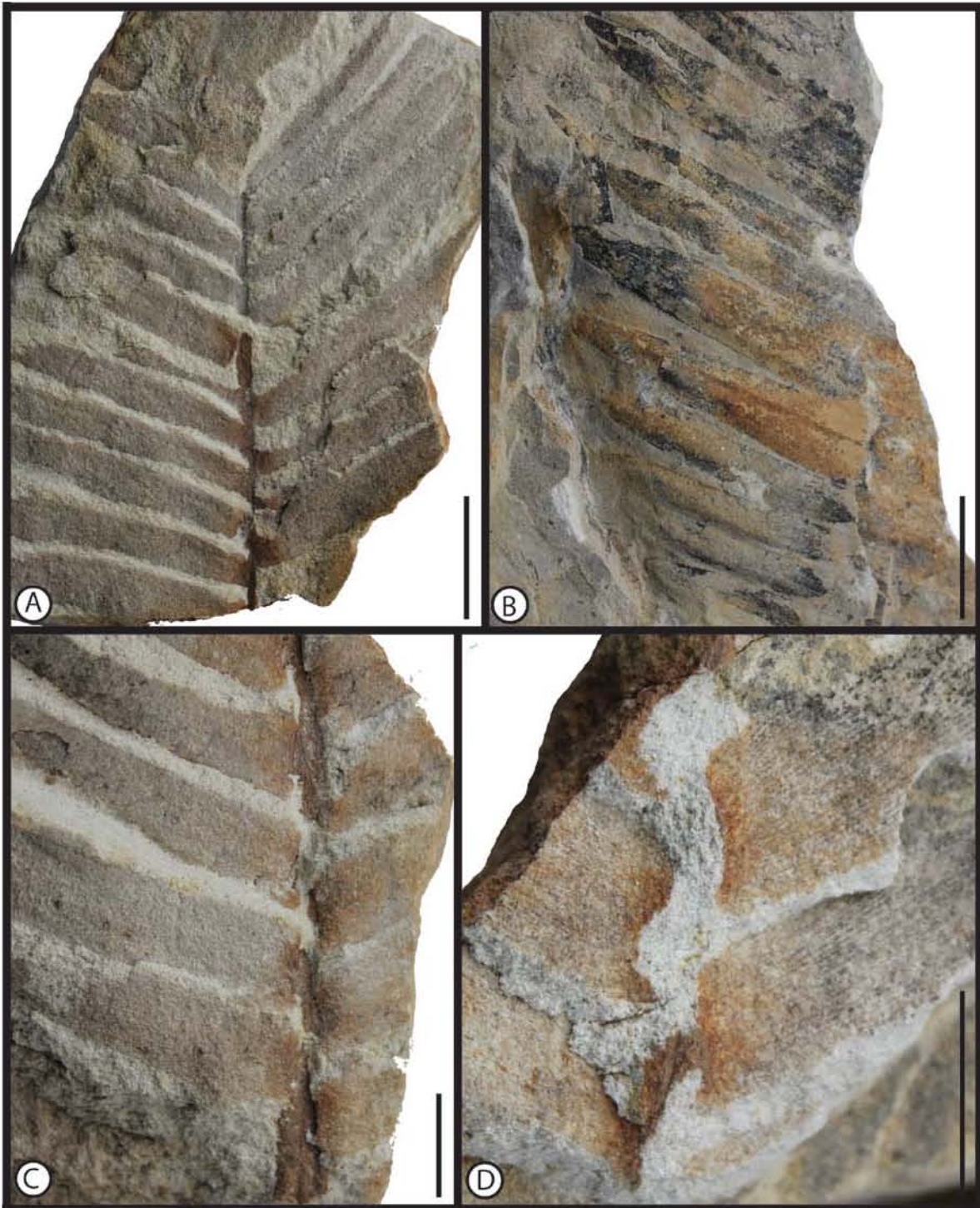
B. Fragmento de lámina mostrando ápices redondos. SDT.ZM4.0002. Escala 1 cm.

C. Fragmento de lámina mostrando detalles de la base de las pinnas. SDT.ZM4.0003. Escala 1 cm.

D. Detalle mostrando la venación. SDT.ZM4.0004. Escala 1 cm.

Tabla 4. Comparación de las especies de *Zamites* de la localidad de Santo Domingo Tianguistengo y de *Ptilophyllum pulcherrimum*.

	<i>Zamites tribulosus</i>	<i>Zamites feneonis</i>	<i>Zamites lucerensis</i>	<i>Zamites oaxacensis</i>	<i>Ptilophyllum pulcherrimum</i>	<i>Zamites</i> sp. 1
Forma de la pinna	Lanceoladas, curvándose ligeramente hacia la base de la hoja.	Lineares-lanceoladas.	Obovadas.	Lineares, curvándose ligeramente hacia la base de la hoja.	Lineares.	Lineares
Forma de la base	Contraída simétricamente, cordada.	Contraída simétricamente, cordada.	Contraída simétricamente, cordada.	Contraída simétricamente, cordada.	“por toda el ancho de su base”	Contraída simétricamente, Levemente cordada.
Forma del ápice	Agudo.	Obtuso.	Obtuso.	Agudo	Obtuso o redondeado.	Redondo.
Largo de la pinna (cm)	3.2-4.5	2-2.8	1.6-2	11-15	5.5-6	5-6
Ancho de la pinna (cm)	0.6-0.8	0.3-0.9	0.6-0.7	1.7-2	0.5-0.6	0.6-1.2
Venas por cm	40	40	30	15-20	-	31



aff. *Zamites gigas* (Lindley & Hutton) Harris, 1969

Lámina 12, figuras A-C¹²

Material. SDT.ZM5.0001- SDT.ZM5.0004.

Descripción. **Hoja** pinnada, incompleta (Lámina 12, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 7 cm de largo, 6 cm de ancho (se interpreta un ancho de 8 cm aproximadamente). **Raquis** no observable. **Pinnas** alternas, uniéndose en medio de la base por pequeño peciolulo, surgiendo de la parte adaxial del raquis en ángulos de 21°-44°, cada 0.9 cm, imbricadas (de apariencia incuba), 4.5 cm de largo, 0.5-0.8 cm de ancho, radio de la longitud contra el ancho basal de 8. Pinnas lanceolado-lineares (Lámina 12, figura C), de margen entero, ápice acuminado, base cordada a auriculada (contraída simétricamente) (Lámina 12, figura B). **Venas** paralelas, dicotomizándose a veces.

Discusión. La base contraída simétricamente de las pinnas sugiere que pertenece al género *Zamites*. *Zamites* sp. 2 difiere de *Zamites* sp. 1 en la forma de las pinnas, su ápice y en el radio largo-ancho basal. La forma de las pinnas en *Zamites* sp. 1 es linear, mientras que en *Zamites* sp. 2 es lanceolada-linear; el ápice es redondo en el primero y acuminado en el segundo y las dimensiones de las pinnas son mayores en *Zamites* sp. 1. Por estas pequeñas diferencias se propone considerarlos como dos tipos morfológicos diferentes.

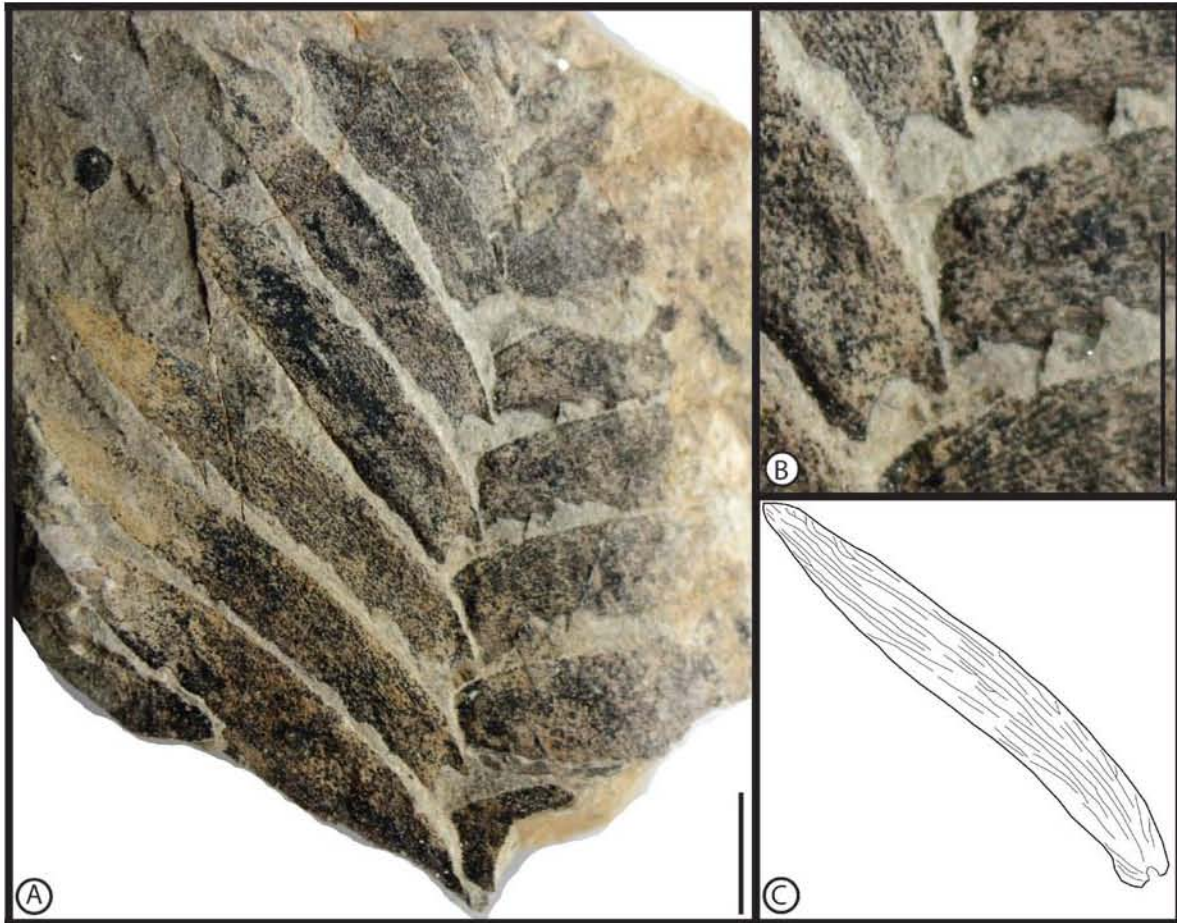
Diferentes especímenes de *Zamites gigas*, depositados en la Colección de Paleobotánica del Museo de Historia Natural de Londres, muestran semejanzas en la forma de las pinnas de *Zamites* sp. 2 (Ilustración 1, figuras A, C y E). En el espécimen V.61612 se observa que las bases de las pinnas (Ilustración 1, figura B) son similares a las de *Zamites* sp.2 (Lámina 12, figura A). El espécimen V5891 muestra que la forma de las pinnas distales en *Zamites gigas* también es lanceolada-linear (Ilustración 1, figura D). El espécimen V.53000 muestra pinnas de ápices acuminados (Ilustración 1, figura F). Las características generales de esos especímenes son similares a las del material de Santo Domingo Tianguistengo. Además, la posible presencia de *Williamsonia gigas* Carruthers en la localidad (Ver más abajo), podría sugerir que *Zamites gigas* también esté presente en la flora. Un punto importante a mencionar es que Wieland (1914-16) menciona que *Williamsonia juarezii* Wieland encontrada en la Mixteca alta de Oaxaca, “correspondiente a la forma de la costa de Yorkshire” (*W. gigas*). También Person y Delevoryas (1982) comparan las láminas de *Zamites gigas* con las de *Zamites oaxacensis*, manteniéndolas como especies separadas pero “cercanamente comparables”. Es difícil poder separar estas dos especies, que probablemente fueron muy cercanas en el Jurásico. Por esta razón la designamos como afín a *Zamites gigas*.

¹²Lámina 12. Aff. *Zamites gigas*, morfología.

A. Morfología general de la lámina. SDT.ZM5.0001. Escala 1 cm.

B. Acercamiento de A, mostrando detalles de la base de las pinnas. Escala 1 cm.

C. Interpretación de una pinna de A, mostrando la forma de las pinnas y la venación.



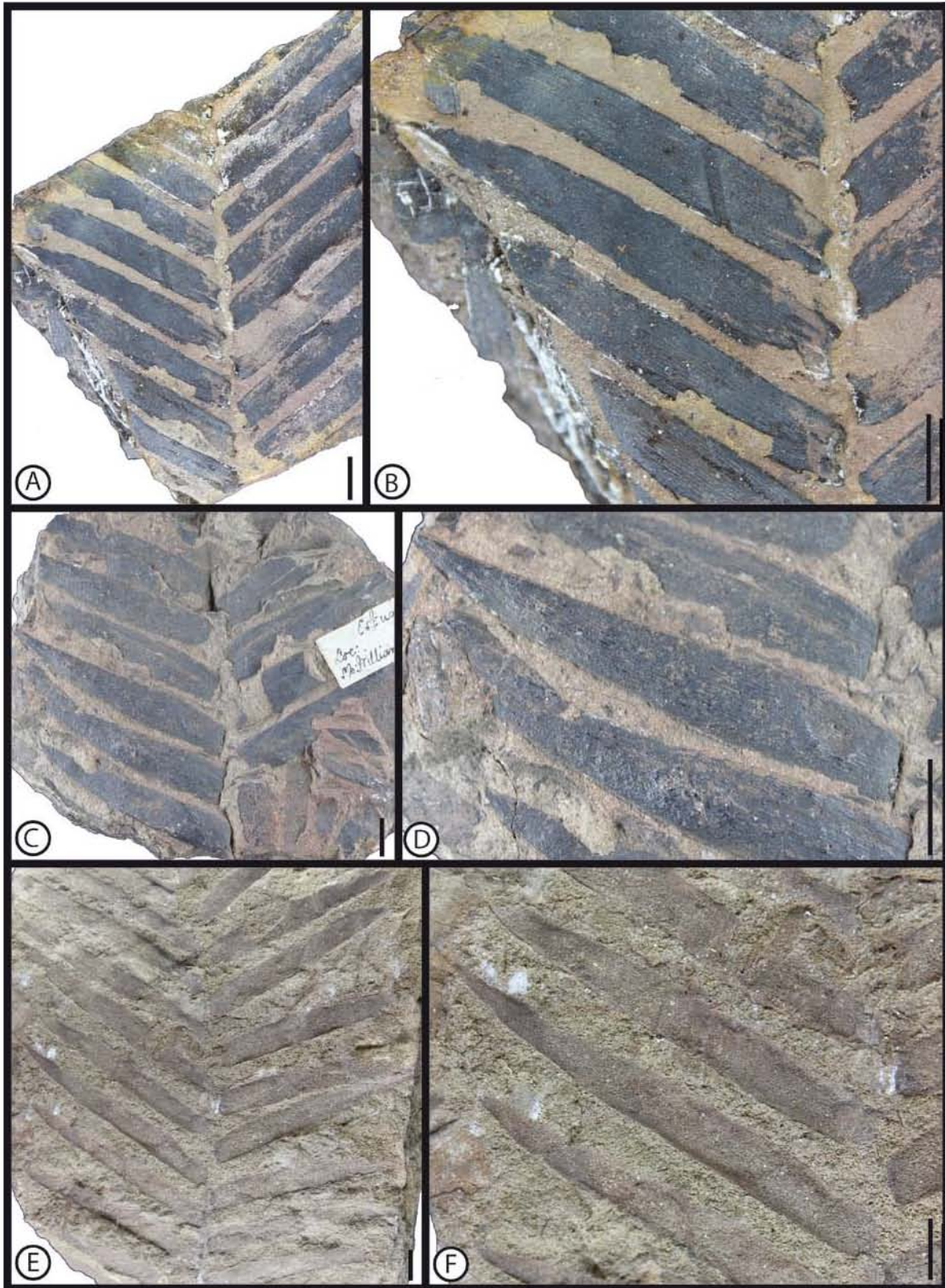


Ilustración 1. Diversidad de *Zamites gigas* del Jurásico de Yorkshire, partes distales de las hojas, depositadas en el Museo de Historia Natural de Londres (NHM). A. Especimen V.61612. B. Acercamiento de A. C. Especimen V.5891. D. Acercamiento de C. E. Especimen V.53000. F. Acercamiento de E. Escalas 1 cm.

Zamites sp. 2

Lámina 13, figuras A-C¹³

Material.SDT.ICS.0001.

Descripción. **Hoja** pinnada, incompleta (Lámina 13, figura A). Fragmento conservado de la lámina de 27.5 cm de largo, 9 cm de ancho (se interpreta que el ancho total es de 18 cm). **Raquis** de 0.4 cm de ancho. **Pinnas** alternas, uniéndose en medio de la base por pequeño peciolulo, surgiendo de la parte adaxial del raquis en ángulos de 10°-24°, cada 1.7 a 2 cm, incrementando su tamaño hacia el ápice de la hoja, levemente imbricadas (de apariencia súcuba), 7-8.5 cm de largo, 1.6 de ancho, radio de la longitud contra el ancho basal de 4.3. Pinnas estrechamente oblongas, de margen entero, ápice redondeado, base ligeramente cordada (contraída simétricamente) (Lámina 13, figura B). **Venas** paralelas, simples (Lámina 13, figura C).

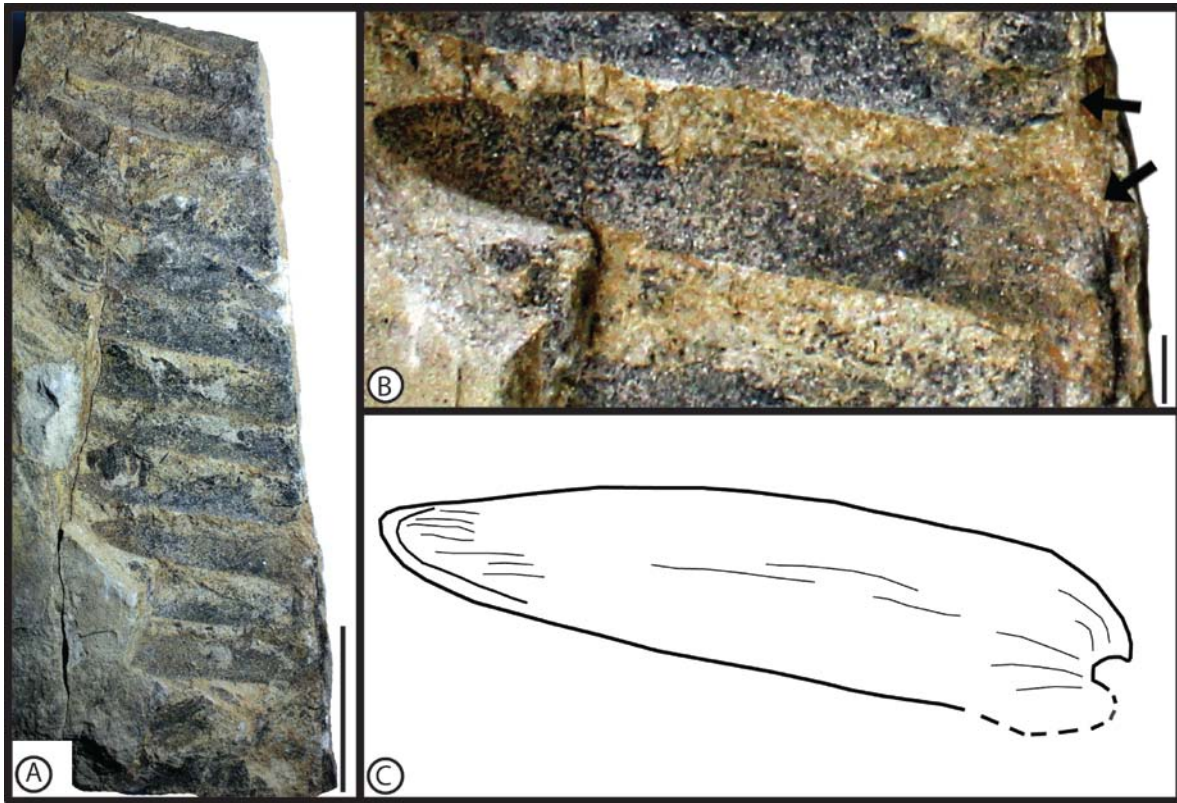
Discusión. Las hojas de este ejemplar son las segundas más grandes encontradas en la flora después de *Zamites oaxacensis*, el material presenta una mala preservación pero la forma de las pinnas y sus ápices difieren al *Z. oaxacensis* u otra especie con hojas tan grandes, por lo que solamente se le integra al género *Zamites* con base en la base contraída simétricamente.

¹³Lámina13, *Zamites* sp. 2, morfología.

A. Morfología general de la lámina. SDT.ICS.0001. Escala 5 cm.

B. Acercamiento de A, mostrando detalles de la base de la pinna. Aurículas señaladas por flechas. Escala 1 cm.

C. Interpretación de C, mostrando la forma de la pinna y venas.



Tipo Morfológico 1

Lámina 14, figuras A y B¹⁴

Material. SDT.ICS3.0001-0002.

Descripción. **Hoja** pinnada, incompleta. Fragmento conservado de la lámina de 8 cm de largo, 5 de ancho. **Raquis** no observable. Se interpreta que las **pinnas** surgen con ángulos de 21°-26°, separadas cada 2 cm (medida tomada del centro a centro de cada pinna), 2.5-4.5 cm de largo, 1.5-2 cm de ancho (Lámina 14, figura A). Las medidas de la longitud corresponden a segmentos incompletos. Las pinnas son estrechamente oblongas, con margen entero, ápice truncado-emarginado, y base aparentemente expandida (Lámina 14, figura B). **Venas** paralelas, simples.

Discusión. Las pinnas de estos fósiles difieren de otras encontradas en la localidad en cuanto a las proporciones del ancho y largo, así como el tipo de ápice. La razón para incluirlas en esta sección es que no presentan un la forma típica de helechos o alguna conífera. La base es necesaria para poder incluirla dentro de algún género.

LÁMINA 14



¹⁴Lámina 14. Sp. 1, morfología.

A. Morfología de las pinnas. SDT.ICS3.0001. Escala 1 cm.

B. Morfología de las pinnas mostrando detalles de la forma del ápice. SDTICS3.0002.

Género *WILLIAMSONIA* Carruthers, 1870
Especie tipo. *Williamsonia gigas* Carruthers, 1870

Williamsonia huitzilopochtlii Wieland 1914-16

Lámina 15, figuras A-E¹⁵

- 1914-16 *Williamsonia* (?) *huitzilopochtli* –Wieland, página 98.
1914-16 *Williamsonia* (?) *huitzilopochtli* –Wieland, lámina 27, figs. 3, 6 y 7; lámina 28; lámina 30, fig. 4.
1973 *Williamsonia huitzilopochtli*–(W) Delevoryas y Gould, lámina 3, figs. 4-10; lámina 4, figs. 1-3.
1982 *Williamsonia huitzilopochtlii*–(W) Person y Delevoryas, lámina 5, figs. 30 y 31.

Material. SDT.WHUI.0001-0008.

Descripción. Restos de **perianto** compuesto de 6-10 brácteas (Lámina 15, figuras A y B). Las **brácteas** de 1.1 a 2 cm de largo, 0.4 a 0.9 cm de ancho en el punto de separación de las bases fusionadas (Lámina 15, figura D); cada bráctea con una vena media muy marcada (Lámina 15, figura C). **Cicatriz del receptáculo** de 0.3 a 0.6 cm de diámetro (Lámina 15, figura E). Cono aparentemente decidido.

Discusión. Wieland (1914-16) fue el primero en describir esta especie y sugirió que podían ser estructuras reproductivas de gnetales. Delevoryas y Gould (1973) mencionan que en ninguna de las *Williamsonias* descritas por Wieland está presente el receptáculo. El material de Santo Domingo Tianguistengo asignado a esta especie tampoco presenta indicios de presentar un receptáculo. Se ha interpretado que el receptáculo ausente indica que el cono era decidido. Sin embargo, Delevoryas y Gould (1973) describen a *W. huitzilopochtli* con un receptáculo de 6-8 mm de diámetro con escamas interseminales con cabezas poligonales (Ver Lámina 3 figuras 4-7). Se observó este ejemplar depositado en el Instituto de Geología de la UNAM y se no se pudieron observar las escamas interseminales con cabezas poligonales descritas por Person y Delevoryas (1973) porque no están presentes en el fósil. Sin embargo, los ejemplares colectados en Santo Domingo Tianguistengo presentan un número semejante de brácteas con longitudes similares y fusionadas en la base. El diámetro de la cicatriz dejada por el receptáculo es similar al diámetro del

¹⁵Lámina 15. *Williamsonia huitzilopochtlii*, morfología general.

A. Morfología general de verticilo de brácteas. SDT.WHUI.0001. Escala 1 cm.

B. Morfología general de verticilo con 10 brácteas. SDT.WHUI.0002. Escala 1 cm.

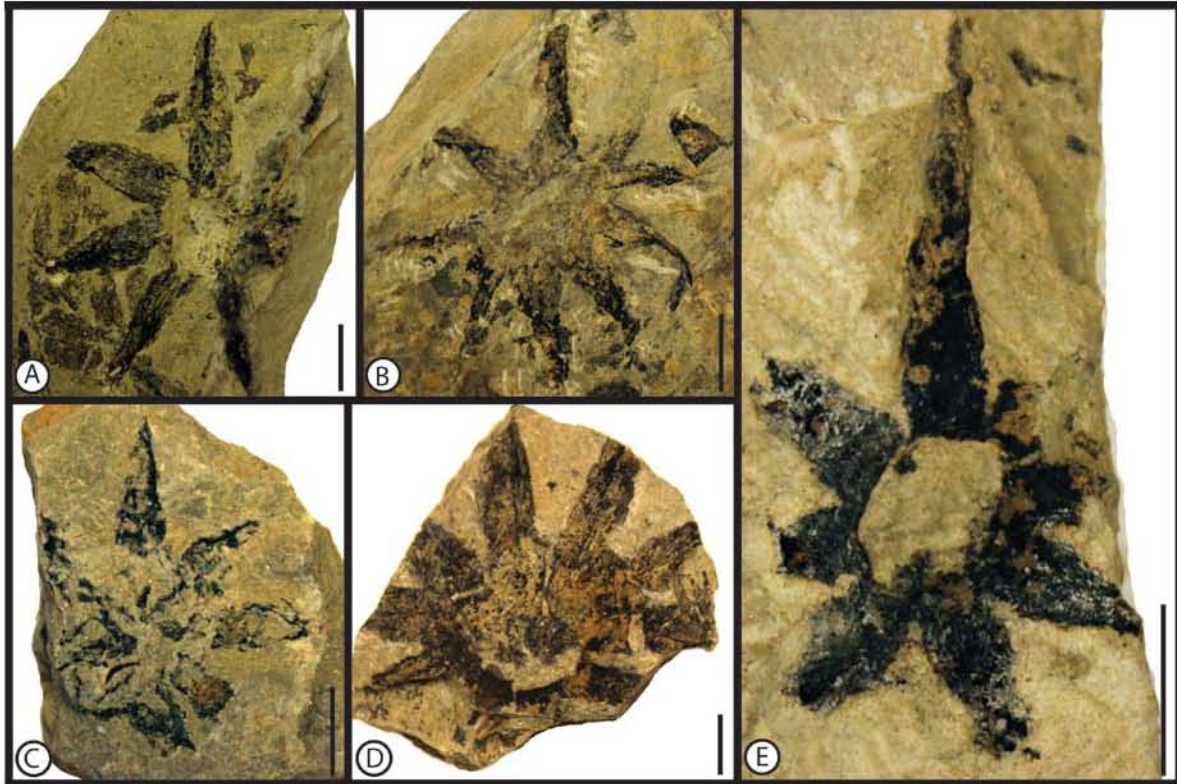
C. Morfología general de verticilo con 8 brácteas. SDT.WHUI.0003. Escala 1 cm.

D. Morfología general de verticilo con brácteas fusionadas y vena media en cada bráctea. SDT.WHUI.0004 Escala 1cm.

E. Morfología general de verticilo de brácteas mostrando el área del receptáculo decidido. SDT.WHUI.0005. Escala 1 cm.

receptáculo del material del Jurásico de Oaxaca. Es por estas características en común que el material se asigna a *Williamsonia huitzilopochtlii*.

LÁMINA 15



Williamsonia netzahualcoyotlii Wieland, 1914-16

Lámina 16, figuras A-C¹⁶

- 1914-16 *Williamsonia netzahualcoyotl*–Wieland, página 89.
1914-16 *Williamsonia ipalnemoani* –Wieland, página 92.
1914-16 *Williamsonia netzahualcoyotl* –Wieland, lámina 21; lámina 27, figs. 1-2; lámina 29, figs 3 y 4; lámina 30, figs. 6 y 7; lámina 31, figs. 6 y 7; lámina 32, figs. 1 y 2.
1914-16 *Williamsonia ipalnemoani*–Wieland, lámina 31 figs. 3, 6 y 7.
1973 *Williamsonia netzahualcoyotlii*–(W) Delevoryas y Gould, lámina 1, figs. 1-8; lámina 2, figs. 1-6.
1982 *Williamsonia netzahualcoyotlii*–(W) Person y Delevoryas, lámina 5, figs. 34 y 35.

Material. SDT.WNTZ.0001.

Descripción. Base de un cono compuesta por un **perianto** de brácteas de 3.4 cm por 1.3 cm (2.6 cm interpretado). El número de **brácteas** es de 10-12 y están pobremente conservadas (Lámina 16, figura A). **Cicatriz del receptáculo** de 0.4 cm de diámetro (Lámina 16, figura C). El receptáculo probablemente era muy pequeño y se interpretan los restos de la corona del receptáculo en desarrollo (Lámina 16, figura B).

Discusión. *Williamsonia netzahualcoyotlii* es una de las estructuras reproductoras más comunes en las floras de la Mixteca Alta en Oaxaca (Wieland, 1914-16; Delevoryas y Gould, 1973; Person y Delevoryas 1982) y se han encontrado los receptáculos completos. Sin embargo, en Santo Domingo Tianguistengo solamente hay un registro de esta especie fósil. El tamaño del verticilo de brácteas de nuestro material coincide con el de la Mixteca Alta, aunque este último no cuenta con medidas en su descripción. Tampoco se describe en ese material el número aproximado de brácteas, pero en nuestro material se estima un total de 10-12 brácteas estrechas. Esta característica puede diferenciar a *W. netzahualcoyotlii* de *W. huitzilopochtli* porque la última tiene un número menor de brácteas que le dan una apariencia de estrella, mientras que *W. netzahualcoyotlii* tiene una apariencia discoidal.

Otra característica de *W. netzahualcoyotlii* presente en nuestro material es el diámetro de la cicatriz del receptáculo. Delevoryas y Gould (1973) dan un intervalo de 5-12 mm, pero mencionan que un espécimen es de 3 mm. La cicatriz del receptáculo de Santo Domingo Tianguistengo es muy pequeña (4 mm) y puede tomarse como otro ejemplo dentro de esta gama de medidas. Al ser tan pequeña no se observan las bases de los tallos de los óvulos separados por las escamas

¹⁶ Lámina 16. *Williamsonia netzahualcoyotlii*, morfología.

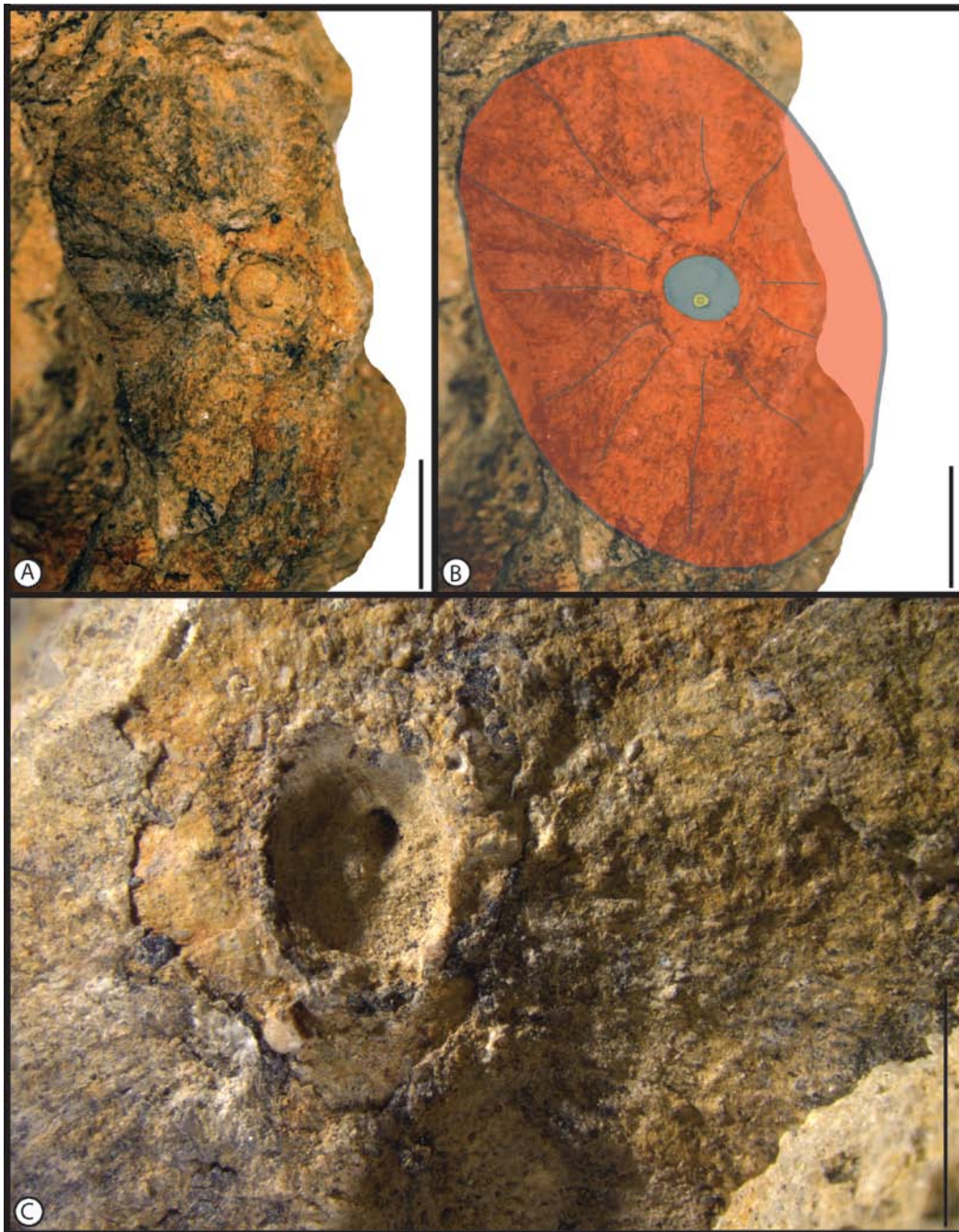
A. Morfología de la base del cono mostrando el cáliz de brácteas. SDT.WNTZ. 001. Escala 1 cm.

B. Interpretación de A, mostrando el cáliz de brácteas (rojo), la cicatriz del receptáculo (azul) y la corona (amarillo). Escala 1 cm,

C. Acercamiento de A, mostrando detalles de la cicatriz del receptáculo y la corona. Escala 0.5 cm.

interseminales, como se muestra en el material de la Mixteca Alta (ver lámina I, figuras 1-6 de Delevoryas y Gould, 1973), pero se interpreta una estructura como los restos del receptáculo en desarrollo. Se ha documentado en ejemplares mejor conservados, que esta corona está constituida por escamas interseminales y estas se proyectan en el ápice. Por todas estas características este material se determinó como *W. netzahualcoyotlii*.

LÁMINA 16



aff. *Williamsonia gigas* Carruthers, 1870

Lámina 17, figuras A y B¹⁷

- 1900 *Williamsonia gigas*—Seward, Lámina 1, figs. 1,3; figura del texto 29.
1969 *Williamsonia gigas*—Harris, Lámina 1, figs. 1, 6, 7; figura del texto 56.
1985 *Williamsonia gigas*—Hill *et al.*, Figura 5, E, G, H; figura 7.

Material. SDT.WG1.0001.

Descripción. Base de cono compuesta por un **perianto** de 3-5 mm de ancho. **Brácteas** incompletas, persistentes e imbricadas, numerosas (se pueden distinguir 27 brácteas y se interpreta un total de 29), de margen paralelo y liso, superficie glabra y de venación paralela, todas terminando en una longitud similar sin el ápice conservado (Lámina 17, figura A). En la base del cáliz se observa la **cicatriz del pedúnculo** de 10 mm de diámetro. Existe un verticilo de menor tamaño que rodea a la cicatriz del pedúnculo y la separa de las brácteas que mide 24 mm de diámetro. No se observan ningún otro tipo de estructuras como el receptáculo, las escamas interseminales o micrópilos.

Discusión. *Williamsonia gigas* es una especie muy estudiada principalmente en los yacimientos jurásicos de Inglaterra. Los registros más antiguos comienzan en 1822 con los trabajos de Young y Bird. La discusión acerca de la pertenencia de los conos ha sido amplia (Young y Bird, 1822; Saporta, 1873-1891; Seward, 1897) y generalmente se les asocia con las láminas de *Zamites gigas* (Seward, 1897; Nathorst, 1909, 1913). También se ha discutido acerca de la composición sexual de la estructura (Seward, 1900, 1917; Lignier, 1903, 1907) y se ha concluido que la estructura es femenina (Harris, 1969).

Harris (1969) menciona en la diagnosis de la especie que la “estructura femenina está persistente en el pedúnculo” (ver Lámina 1, figs. 6 y 7), pero Hill *et al.* (1985) muestran especímenes desarticulados del pedúnculo (ver fig. 5 E y G). El hecho de que los fósiles de *Williamsonia gigas* estén desarticulados es relevante porque el material de la Cuenca Otlaltepec también lo está. Por ejemplo en la Colección de Paleobotánica del Museo de Historia Natural de Londres los especímenes V.2887, V.3512, V.1006, 46633, V.61617 *a* y *b*, están desarticulados (Ilustración 2). El espécimen V.1006, es similar al fósil de este trabajo, por presentar numerosas brácteas (23 aprox.) y la cicatriz del receptáculo es de dimensiones similares (Ilustración 2, figura C). En el ejemplar 46633 se observa una sección estriada entre la cicatriz del receptáculo y donde comienzan las brácteas (Ilustración 2, figura C). Se interpreta que esta sección puede ser análoga al verticilo de menor tamaño (Lámina 17, figura B), pero que en el espécimen 46633 se ha perdido.

¹⁷Lámina 17. aff. *Williamsonia gigas*, morfología.

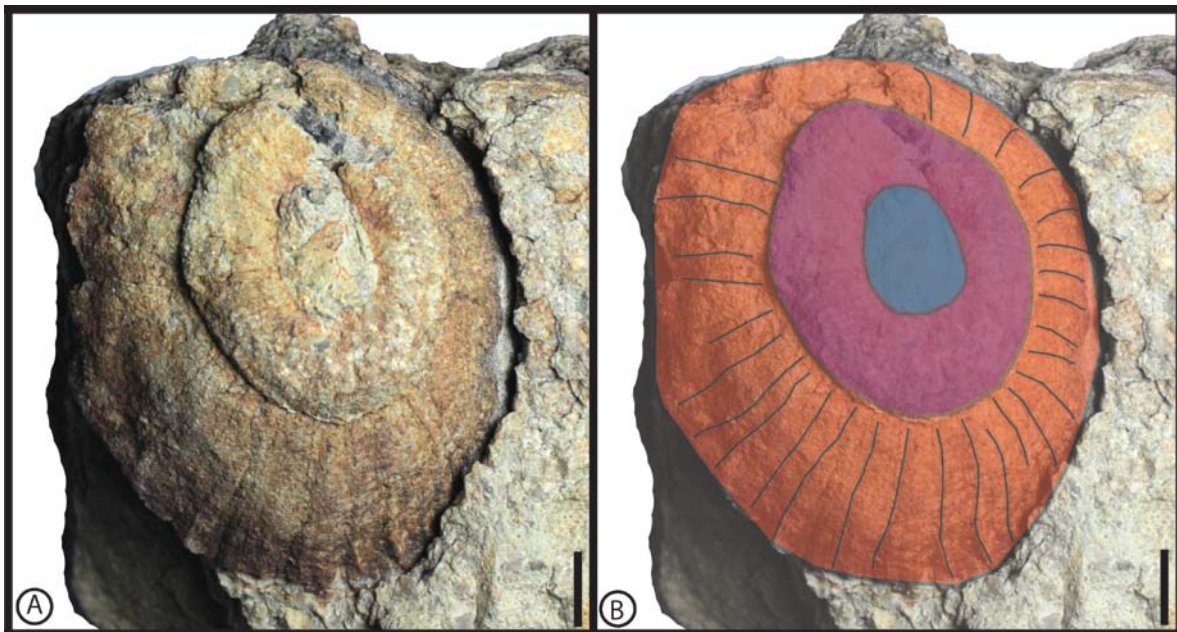
A. Morfología de la base del cono mostrando el cáliz de brácteas. SDT.WSP1.0001. Escala 1 cm.

B. Interpretación de A, mostrando el cáliz de brácteas (naranja), un verticilo de menor tamaño (morado) y la cicatriz del pedúnculo (azul). Escala 1 cm.

En los especímenes V.61617 *a* y *b* también se encuentran rastros de este “anillo”, a partir del cual comienzan a crecer las brácteas que componen al perianto (Ilustración 2 figuras C y D).

El fósil de la Cuenca Otlaltepec no presenta restos del órgano ovulífero (gineceo), pero sus brácteas persistentes, imbricadas, numerosas con margen paralelo-liso son similares a las brácteas descritas para *W. gigas* (Harris, 1969). Las razones por las cuales se asocia el material de la Cuenca Otlaltepec a *W. gigas* son que (1) se trata de un cono desarticulado con una cicatriz del receptáculo similar a la de los ejemplares del Reino Unido y (2) tanto en el material de la Cuenca Otlaltepec como en los ejemplares del Museo de Historia Natural existe un “anillo” a partir del cual comienzan las brácteas que componen al perianto.

LÁMINA 17



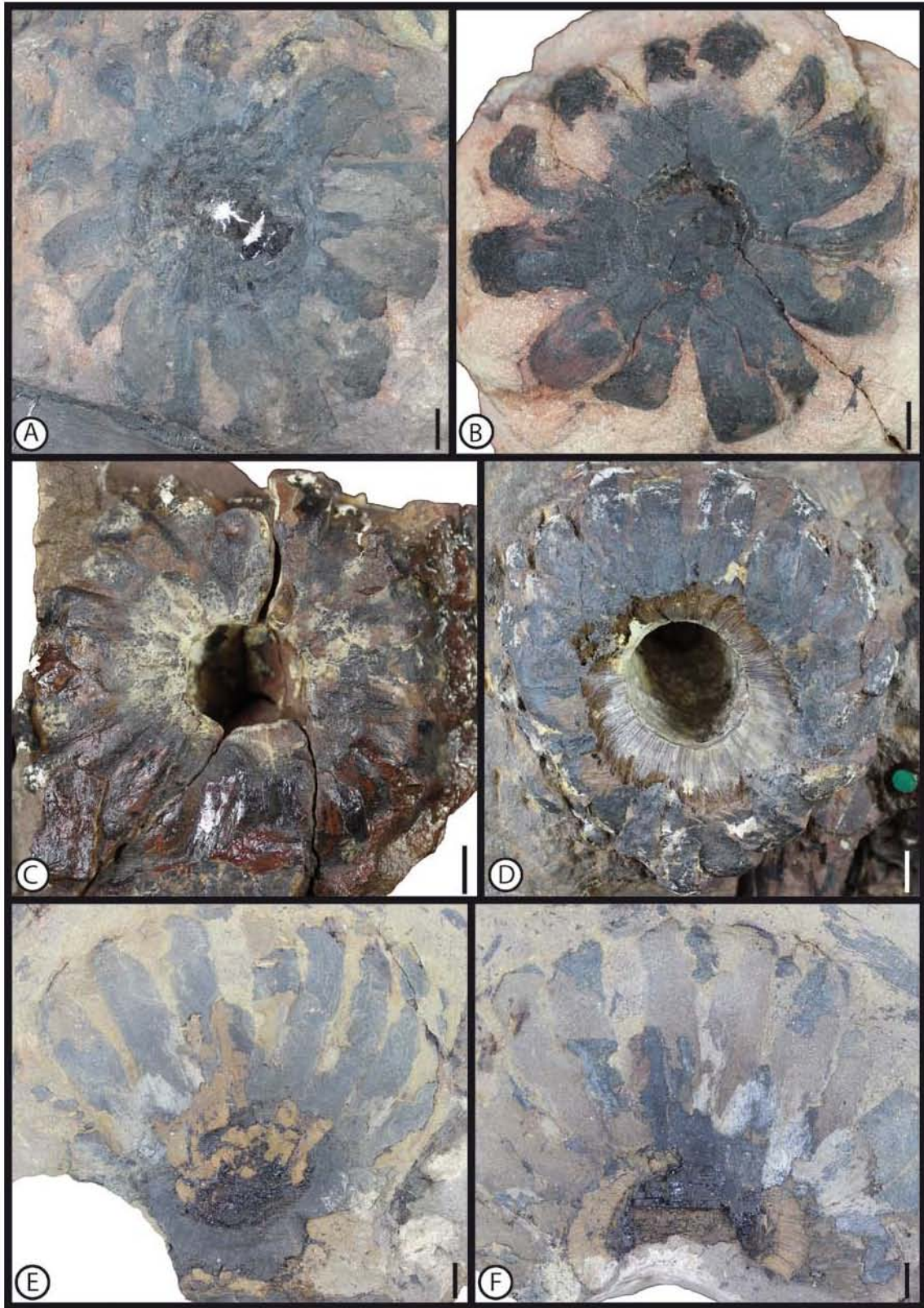


Ilustración 2. Diversidad de *Williamsonia gigas* del Jurásico de Yorkshire depositadas en el Museo de Historia Natural de Londres (NHM), escala 1 cm. A. Espécimen V.2887. B. Espécimen V.3512. C. Espécimen V.1006. D. Espécimen 46633 (En Seward, 1900). E. Espécimen V.61617 a. D. Espécimen V.61617 b (En Hill *et al.*, 1985).

Williamsonia sp.

Lámina 18, figuras A-D¹⁸

Material. SDT.WSP2.0001.

Descripción. **Cono** inmaduro de 2.4 cm de largo, 2.5 cm de ancho. Parte conservada unida al **pedúnculo** de 0.6 cm de largo por 0.4 cm de ancho. Cubierto por **brácteas** estriadas no fusionadas de 1.7 a 2.2 cm de largo, 0.2 a 0.3 mm de ancho (Lámina 18, figura D). Se interpreta que el número de brácteas asciende a 12. Existen unas brácteas basales diferenciadas de 0.8 mm de largo (Lámina 18, figura C). No se pueden observar características del receptáculo.

Discusión. Se interpreta que el material es un cono inmaduro porque está unido todavía al pedúnculo y los verticilos de brácteas encierran al receptáculo. Las especies encontradas en México presentan un cono o un receptáculo que ya no están unidos al pedúnculo (Tabla 5). Por ejemplo *Williamsonia netzahualcoyotlii* y *Williamsonia oaxacensis* presentan receptáculos deciduos con escamas interseminales y micrópilos bien desarrollados. *Williamsonia nathorstii* Wieland, es interpretado como perenne con escamas interseminales hexagonales, una característica ausente en el material de este estudio. Otro caso de un cono maduro deciduo es el de *Williamsonia diquiyui*, que presenta óvulos. El material mexicano sugiere que estas estructuras son deciduas cuando maduras, contrariamente con el de Santo Domingo Tianguistengo que aún se encuentra en conexión orgánica con el pedúnculo y el receptáculo aún no está expuesto. (Tabla 5). Sin embargo, al ser un momento durante el desarrollo, es difícil poder asociarlo a una especie fósil, ya que no se pueden observar más caracteres y los observables seguramente cambiarían durante su desarrollo.

¹⁸Lámina 18. *Williamsonia* sp., morfología.

A. Morfología general del cono rodeado por brácteas. SDT.WSP2. Escala 1 cm.

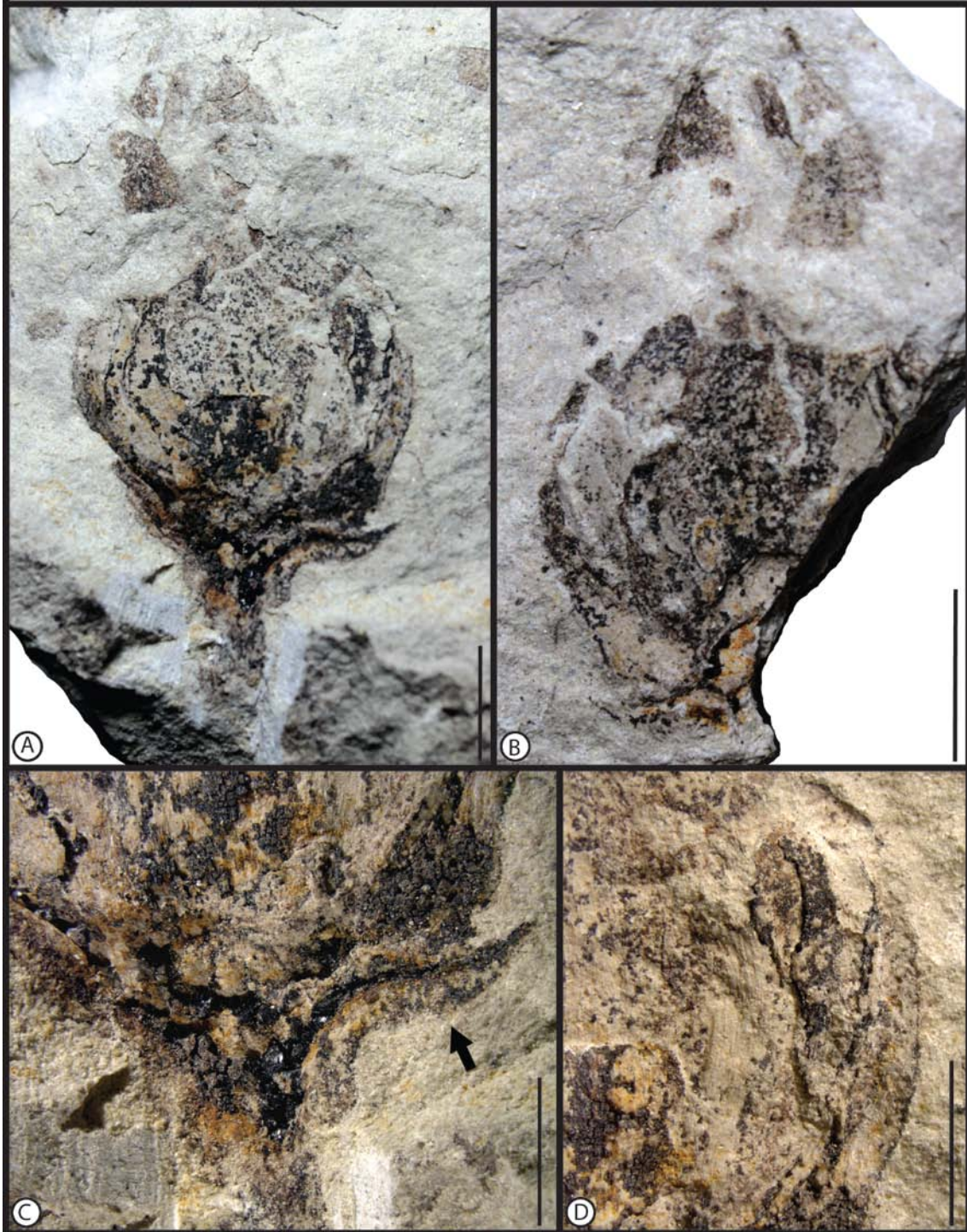
B. Contraparte de A. Escala 1 cm.

C. Acercamiento de A, mostrando detalles de la base del cono. Escala 0.5 cm.

D. Acercamiento de A, mostrando detalles del ápice de las brácteas. Escala 0.5 cm.

Tabla 5. Comparaciones de las características morfológicas de las especies de *Williamsonia* del Jurásico de México.

	<i>Williamsonia netzahualcoyotlii</i>	<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	<i>Williamsonia oaxacensis</i>	<i>Williamsonia diquiyui</i>	<i>Williamsonia cuauthemoci</i>	<i>Williamsonia nathorstii</i>	<i>Williamsonia</i> sp.
Cono	Maduro	Maduro	Maduro	Maduro	-	Maduro	Inmaduro
Diámetro del cono (mm)	20-30	-	20	34	-	-	25
Cono deciduo	Deciduo	Deciduo	Deciduo	Deciduo	Deciduo	Perenne	Perenne
Brácteas	Presentes	Presentes	-	Presentes	Presentes	Ausentes (?)	Presente
Número de brácteas	-	6-8.	-	-	7-18.	-	Más de 12
Largo brácteas (cm)	-	1.2-1.5	-	-	7-9	-	1.7-2.2
Ancho brácteas (cm)	-	0.3-0.5	-	-	1-1.2	-	0.2-0.3
Diámetro de la cicatriz del pedúnculo (mm)	3-6	-	4	-	19-32	-	No hay
Receptáculo deciduo	-	Deciduo	-	Deciduo	-	Perenne	Perenne (?)
Forma del receptáculo	Cojín en forma de domo aplanado	-	-	Cónico.	-	Ovoide.	-
Diámetro del receptáculo (mm)	5-12 (algunos de 3)	6-8	-	15	-	-	-
Forma de las cabezas de las escamas interseminales	Poligonales	Poligonales	Poligonales	Poligonales	-	Hexagonal	-
Diámetro de las cabezas de las escamas interseminales (mm)	1.5-5	-	0.3-0.8	0.5-1	-	2	-
Tamaño de micrópilos (mm)	0.75-1.8	-	0.1-0.2	-	-	-	-
Corona	Presente	-	Presente	-	-	-	-
	(Delevoryas y Gould, 1973).	(Delevoryas y Gould, 1973).	(Delevoryas y Gould, 1973).	(Delevoryas y Gould, 1973)	Depositados en el Museo de Geología, UNAM.	(Silva-Pineda, 1984).	En este trabajo.



Subclase GINKGOOIDAE Engler, 1987
Orden GINKGOALES Engler, 1897
Familia GINKGOACEAE Engler, 1897
Género *GINKGOITES* Seward, 1919
Especie tipo *Ginkgoites obovata* (Nathorst) Seward, 1919

Ginkgoites obovata

Lámina 19, figuras A-D¹⁹

- 1886 *Ginkgo obovata* – Nathorst, lámina 20, figura 3.
1919 *Ginkgoites obovata* – Seward, figura 632 A.
1935 *Ginkgoites obovata* – Harris, lámina 1, figuras 6, 12-14; lámina 3, figuras 1, 2; figura del texto 1 y 2.

Material. SDT.GO.0001.

Descripción. **Hoja** delgada, peciolada, radio de 6.2 cm y ángulo basal de 81° (Lámina 19, figura A). **Pecíolo** hueco de la parte superior, dando una apariencia estriada, de 3mm de ancho, se expande de la base de la lámina (Lámina 19, figura D). **Lámina** con márgenes laterales rectos, ápice emarginado, con incisiones someras, se interpreta que divide la lámina en dos lóbulos principales (Lámina 19, figura C), que posteriormente se vuelven cuatro más pequeños. **Venas** paralelas, dicotómicas en la base, a veces en la zona media y llegando a los márgenes de la lámina, densidad de 12 venas por cm (Lámina 19, figura B).

Discusión. El género *Ginkgoites* fue creado por Seward (1919) para referirse a hojas que se cree pertenecen a plantas genéricamente idénticas a *Ginkgo* o con grupos relacionados pero que están caracterizadas por ciertas propiedades que denotan por lo menos una diferencia específica. La morfología general de las hojas es: láminas obovadas enteras o casi enteras, de 5-6 cm de largo, con el ápice “rasgado o estropeado”; venas dicotómicas, 7.5 venas por cm y con 3 mm de separación entre sí, con cuerpos resinosos entre las venas; pecíolo grueso; cutícula gruesa, anfiestomática; estomas rodeados de 4-7 células subsidiarias; células subsidiarias con papila; células guarda succionadas (Seward, 1919; Harris, 1935). Nathorst (1886) sugiere que las manchas oscuras entre las venas podrían representar sacos secretores como los encontrados en ginkgos actuales aunque en algunos especímenes encontrados en Groenlandia son indistinguibles (Harris, 1935).

La hoja encontrada en Santo Domingo Tianguistengo es similar a *Ginkgoites* en cuanto a la forma de la lámina, el largo, la forma del ápice, la dicotomía de las venas y la forma en la que

¹⁹Lámina 19. *Ginkgoites obovata*, morfología.

A. Morfología general de la lámina. SDT.GK.0001. Escala 1 cm.

B. Interpretación de A, mostrando los patrones de venación en la lámina.

C. Acercamiento de contraparte, mostrando detalles de la venación llegando al margen. Escala 1 cm.

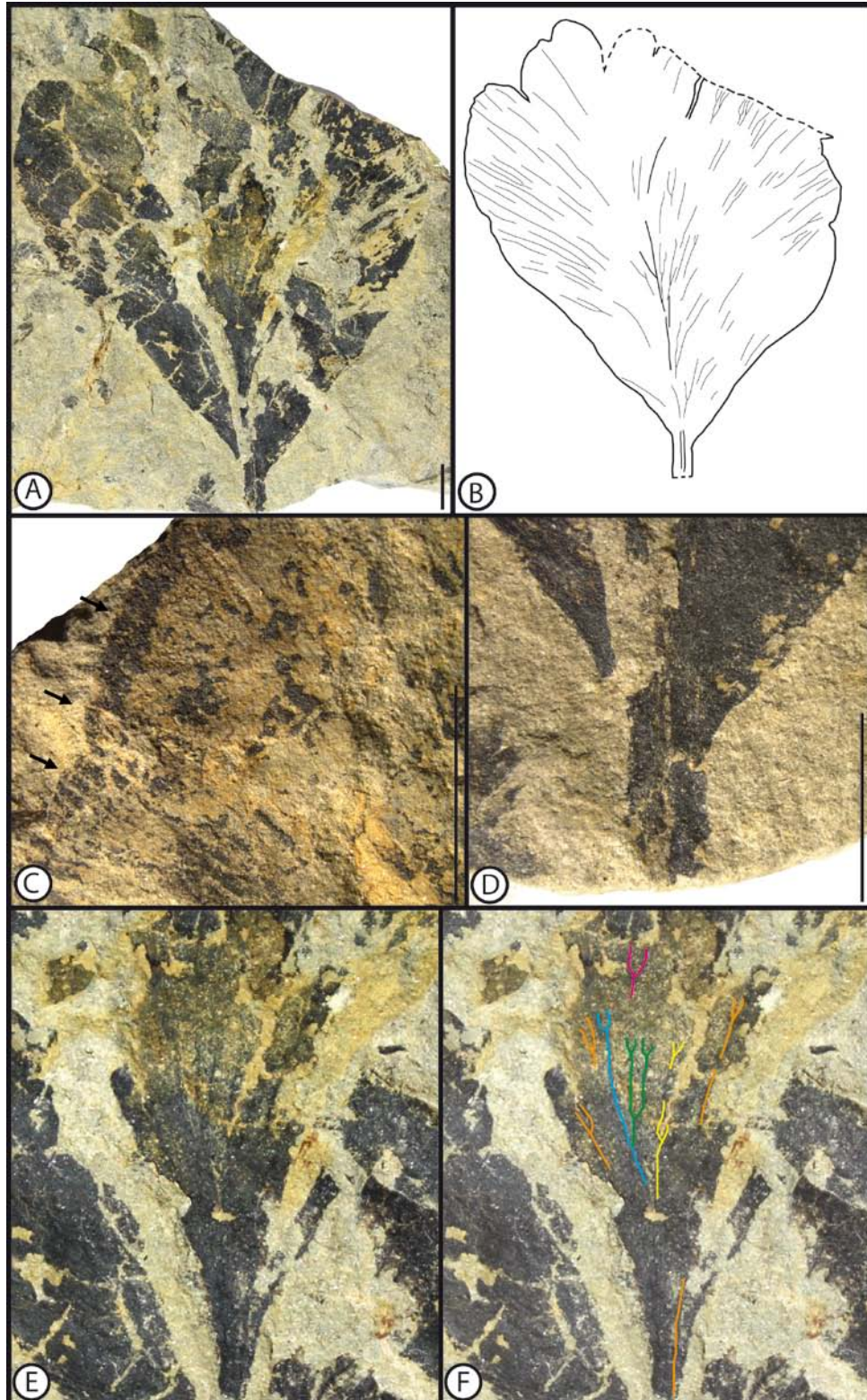
D. Acercamiento de A, mostrando detalles del pecíolo. Escala 1 cm.

E. Acercamiento de A, mostrando las bifurcaciones de la lámina en la zona media.

F. Interpretación de E, mostrando las bifurcaciones en diferentes colores.

se propagan a lo largo de la lámina. De las hojas encontradas en los géneros *Ginkgo* o *Ginkgoites*, *G. obovata* es la que presenta una lámina más completa. El material descrito por Harris o Seward, difiere del nuestro en que ese material presenta cuerpos resinosos, la densidad de venas es menor (7.5 por cm). Sin embargo, las características morfológicas de la hoja dan evidencia suficiente para reconocerla como *Ginkgoites obovata*.

LÁMINA 19



Subclase PINIDAE Chase & Reveal, 2009
ORDEN CONIFERALES Engler, 1897
Familia VOLTZIACEAE Arnold, 1947
Género *HEIDIPHYLLUM* Retallack, 1981
Especie tipo *Heidiphyllum elongatum* (Morris) Retallack, 1981

Heidiphyllum sp.

Lámina 20, figuras A-C²⁰

Material. SDT.HP.0001.-0020.

Descripción. **Hoja**, entera, oblanceolada (Lámina 20, figura A), de 15 cm de largo, 3.5 cm de ancho. La base es cuneada, de 0.5 cm de ancho, ápice redondeado (Lámina 20, figuras B y C). **Venas** dicotómicas en el primer tercio de la hoja, luego paralelas. Aproximadamente 60 venas en la región más ancha de la hoja. Las venas libres llegando hasta el ápice. No existe evidencia de cutículas en el fósil.

Discusión. La descripción corresponde a la lámina de la hoja más completa. Fragmentos de la base y la zona media también fueron encontrados en la localidad. Existen fragmentos de hoja fosilizados más anchos que la lámina de la hoja presentada en la lámina 20, pero no se reportan por ser solamente fragmentos. También existen especímenes más pequeños y con ápices más agudos y de forma linear. La morfología de las hojas es similar a varios géneros fósiles y actuales. Los géneros fósiles con morfología similar al material de este trabajo son *Noeggerathiopsis* Feistmantel, *Desmiophyllum* Lesquereux, *Lindleycladus* Harris, *Podozamites* Burnet y *Heidiphyllum* Retallack. *Retrophyllum* Page y *Naegia* Gaertner son géneros actuales que presentan hojas similares a las del fósil. Las características morfológicas similares pueden ser comparadas en la tabla 6.

Noeggerathiopsis es un género propuesto por Feistmantel (1879) para incluir a hojas de Cordaitales encontrados en el Pérmico de la India. Sus láminas se caracterizan por ser generalmente espatuladas (también pueden ser ovadas, lanceoladas, linear-lanceoladas); con ápice obtuso (también redondeado o agudo); con una base que se va estrechando y con venas más o menos paralelas dicotómicas (Singh *et al.*, 2007). Person y Delevoryas (1982) reportan *Noeggerathiopsis hilsopii* (Bunbury) Feistmantel en el Jurásico de Oaxaca con venas casi paralelas y con algunas venas dicotomizándose al menos una vez. Un problema con esta descripción es que no especifica a qué altura están las dicotomías de las venas, por lo que se debería tratar con precaución ese material. El material de este trabajo no muestra evidencia de dicotomías en las venas, más allá de la base por lo que el género *Noeggerathiopsis* podría ser poco adecuado.

Lesquereux (1878) creó el género *Desmiophyllum* para incluir hojas del Carbonífero de Estados Unidos que son estrechas, sublineares, alargadas gradualmente de la base donde se

²⁰Lámina 20, *Heidiphyllum* sp., morfología.

A. Morfología general de la lámina. SDT.PZ.0001. Escala 1 cm.

B. Acercamiento de A mostrando el ápice de la lámina con venas llegando al borde. Escala 1 cm.

C. Acercamiento de A mostrando detalle de la base de la lámina. Escala 1 cm.

unen tres o cuatro y salen de un punto en común. El género tiene una historia taxonómica complicada revisada por Troncoso *et al.* (2000) que deriva en el uso de este género para hojas con afinidad a *Heidiphyllum* pero sin evidencia de cutícula. Su descripción señala la presencia de venas irregulares (“nervios”) a lo largo de la lámina y epidermis gruesa y granulosa, pero no la describe. Las razones por las que el material no se asigna a este género, pese a no presentar cutícula, son que en *Desmiophyllum* la forma de la hoja es muy delgada, se encuentran unidas al eje principal y están en números de tres o cuatro, características que contrastan con nuestro material.

Harris (1979) propuso el género *Lindleycladus* para ramas con hojas de coníferas del Jurásico de Yorkshire, caracterizadas por ser distales, con hojas de hasta 30-130 mm de largo, probablemente deciduas. Las hojas están dispuestas helicoidalmente en un hélice simple y extendidas a todo el derredor, pero que pueden recolectarse desprendidas del eje. Las hojas son lanceoladas, con la base muy contraída y de ápice obtuso. Sus venas son numerosas y se dicotomizan cerca de la base y luego son paralelas. El material es diferente a *Lindleycladus* porque las hojas no se encuentran unidas al eje y las hojas del material son oblanceoladas y no lanceoladas como en *Lindleycladus*.

Podozamites es un género establecido por Braun (1843) para ramas con hojas estériles del Mesozoico que ahora se sugiere corresponden a hojas de coníferas. El género tiene una historia taxonómica complicada que es revisada por Nosova *et al.* (2017). Shi *et al.* (2018) y Nosova *et al.* (2017) proponen diferentes diagnósticos para el género que incluyen características de la epidermis. Ambas descripciones coinciden en señalar que presentan ramas terminales con hojas helicoidales, venación paralela, hipostomáticas, con cutículas muy delgadas, estomas orientados transversalmente con un arreglo en bandas, las células subsidiarias son dos y las células guarda poco o no hundidas. Sin embargo, en estos trabajos la descripción de las hojas difiere en cuanto a su forma (ovadas a lanceoladas para Nosova y oblongas-estrechas a acintadas para Shi). Además, las hojas se encuentran unidas al tallo. En virtud de que las hojas de Santo Domingo no están unidas al tallo es difícil identificarlas con *Podozamites*, aunque la morfología general sea similar a la del género.

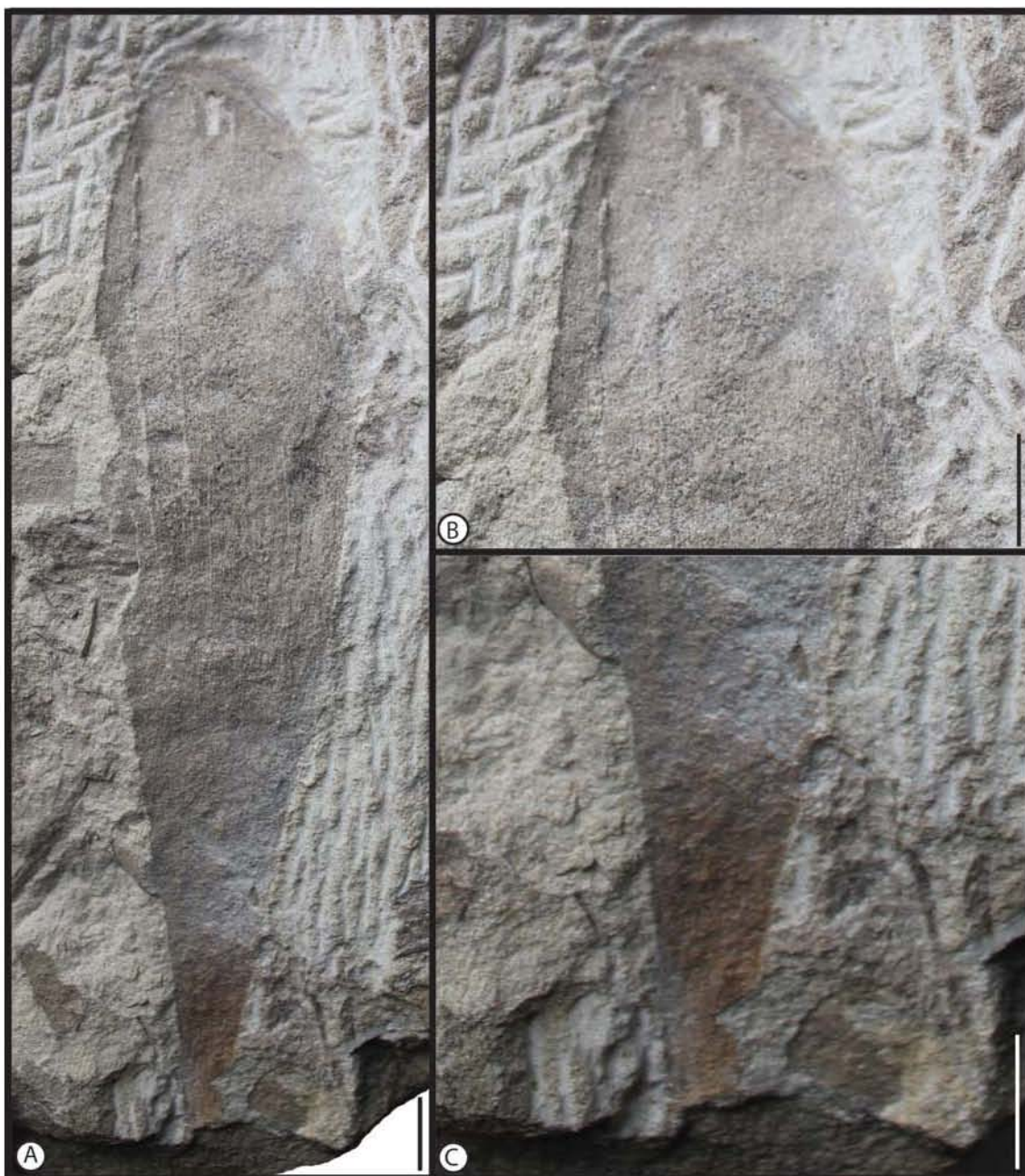
Heidiphyllum es un género propuesto por Retallack (1981) para hojas del Triásico Medio de Nueva Zelanda. Son hojas alargadas, elíptico-lineares a oblanceoladas-lineares; sésiles, cuneadas; ápice subagudo a redondo-obtuso; venas paralelas muy espaciadas, con estrías intervenales, bifurcándose cerca de la base, una a dos veces. La morfología del fósil de Santo Domingo Tianguistengo es similar a la descrita para el género *Heidiphyllum* en términos de la forma de la hoja, el ápice y la base, pero no muestra evidencia de las estrías intervenales.

De acuerdo con Retallack (1981) en los trabajos de Feistmantel (1889), Frenguelli (1937) y Anderson (1978) las láminas de *Heidiphyllum* han sido referidas como *Podozamites*. Resalta que existen diferencias morfológicas entre ambos géneros, e.g., *Heidiphyllum* probablemente presenta hojas deciduas mientras que en *Podozamites* son persistentes, además de presentar hojas deciduas; la base de la hoja y las características de las células de la epidermis y los estomas son diferentes en ambos géneros. Sin acceso a las características de la epidermis, es muy difícil poder diferenciar estos dos géneros. Aunque las láminas no presentan estrías intervenales, el género *Heidiphyllum* parece ser el más adecuado por compartir las

características generales de las hojas de Santo Domingo Tianguistengo. Además no se ha encontrado evidencia de que las hojas sean persistentes, lo cual sugiere que eran deciduas, en su mayoría.

Tabla 6. Comparaciones de las características morfológicas de los géneros de plantas jurásicas semejantes a *Heidiphyllum*.

	<i>Noeggerathiopsis</i>	<i>Desmiophyllum</i>	<i>Lindleycladus</i>	<i>Podozamites</i>	<i>Heidiphyllum</i>
Hojas	Decíduas	Tres o cuatro unidas a un tallo	Dispuestas helicoidalmente en un hélice simple	Helicoidales en tallos terminales	-
Forma de la hoja	Espatulada, lanceolada o linear	Sublinear estrecha	Lanceolada	Ovadas-lanceolada	Linear-elíptica a linear-oblancoada
Forma de la base	Se va reduciendo	La base se va ampliando (contraída)	Muy contraída	Contraída	Disminuyendo gradualmente
Forma del ápice	Ampliamente redondeado, obtuso o agudo	-	Obtuso	-	Subagudo a redondo-obtuso
Venación	Simple, dicotomizándose	Venas irregulares	Dicotomizándose en la base y luego paralelas	Bifurcándose solamente en la base y luego paralelas	Bifurcándose solamente cerca de la base y luego paralelas
Epidermis	Hypostomática generalmente	-	Hypostomática	Hypostomática.	Hypostomática
Células epidérmicas	-	-	Rectangulares	-	Rara vez el largo es dos veces más que el ancho
Arreglo de los estomas	En filas mal definidas	-	En filas	En filas más o menos discontinuas	-
Orientación de los estomas	-	-	Longitudinalmente	Transversalmente principalmente	Al azar
Células subsidiarias	Más de cuatro, menos de 8	-	Terminales: alargadas. Laterales : anchas, una generalmente a veces dos	Laterales: generalmente dos, longitud similar a las células guarda	5-6 dispuestas radialmente
Células guarda	-	-	Ligeramente hundidas	Ligeramente hundidas a no hundidas	-
	(Singh <i>et al.</i> , 2007)	(Lesquereux, 1878)	(Harris, 1979)	(Nosova <i>et al.</i> , 2017)	(Retallack, 1981)



Familia PODOCARPINEAE Seward, 1919
Género *PODOCARPITES* Andrae, 1853

aff. *Podocarpites incerta* (Gardner) Seward, 1919

Lámina 21, figuras A-C²¹

Material. SDT.ICS3.0001-0008.

Descripción. **Rama** con hojas simples (Lámina 21, figura A). Fragmento conservado de 4.5 cm de largo, 18 de ancho. **Raquis** de 1 mm de ancho. **Hojas** alternas, sésiles, surgiendo lateralmente del raquis en ángulos de 26°-36°, cada 0.2-0.4 mm, hojas medias un poco más largas que las del ápice y las de la base (Lámina 21, figuras A y B), no imbricadas, 0.8-1.2 cm de largo por 0.2 mm de ancho. Hojas lineares a estrechamente elípticas, de margen entero, ápice agudo, base cuneadas y después decurrentes (Lámina 21, figura C). **Venas** paralelas, simples.

Discusión. La morfología de las hojas fósiles es similar a varios géneros de coníferas actuales y fósiles. El fósil presentado puede distinguirse de los géneros actuales *Metasequoia* H.H. Hu y W.C. Cheng; *Sequoia* Endlicher, *Taxodium* Richard y *Prumnopitys* Philippi (Ver Eckenwalder, 2009; Farjon, 2005). El género *Metasequoia* presenta hojas inicialmente en ángulos rectos uno respecto a la otra, pero quedando en un solo plano a cada lado de la rama por la torcedura de los peciolo (Ilustración 3, figura A), lámina de la hoja acicular, comúnmente linear, aplanada, de textura suave, abruptamente angostada en un corto peciolo, con bases decurrentes (Ilustración 3, figura E) y una nervadura (Ilustración 3, figura E), por lo que es claro que se puede diferenciar al fósil de este género. Las hojas de *Sequoia* (excluyendo a las de las ramas con conos ovulados) son alternas (Ilustración 3, figura B), decurrentes y con la parte libre de la base torcida (Ilustración 3, figura F) y una nervadura estrecha (Ilustración 3, figura F), mientras que las hojas presentes en el fósil no muestran la presencia de una vena media. En *Taxodium* las hojas están dispuestas helicoidalmente (Ilustración 3, figura C), las bases son decurrentes y la parte proximal libre de la lámina se tuerce (Ilustración 3, figura G), la disposición helicoidal de las hojas de *Taxodium* difiere de las del presente fósil. Finalmente las hojas del género *Prumnopitys* (Ilustración 3, figura D) se pueden diferenciar del material fósil por presentar una vena media prominente (Ilustración 3, figura H).

Los géneros fósiles con características similares al fósil son *Sequoiites* Brongniart y *Podocarpites* Andrae. El género *Sequoiites* contiene diferentes fósiles que presentan ramas con hojas similares al género *Sequoia* pero al no presentar características diagnósticas del grupo no se le pueden relacionar de manera confiable. *Sequoiites tournali* (Ilustración 3, figuras I y L) fue descrito por Gardner (1883-1886) como *Sequoia tournalii* Brongniart del Eoceno de Bournemouth, Reino Unido. Gardner (1883-1886) relaciona a *S. tournalii* con *Sequoia sempervirens*, pero Seward (1919) lo transfiere a en el género *Sequoiites* sin dar un motivo. El

²¹Lámina 21. *Podocarpites incerta*, morfología.

A. Morfología general de la lámina, mostrando la venación de las pinnas. SDT.ICS.0001. Escala 1 cm.

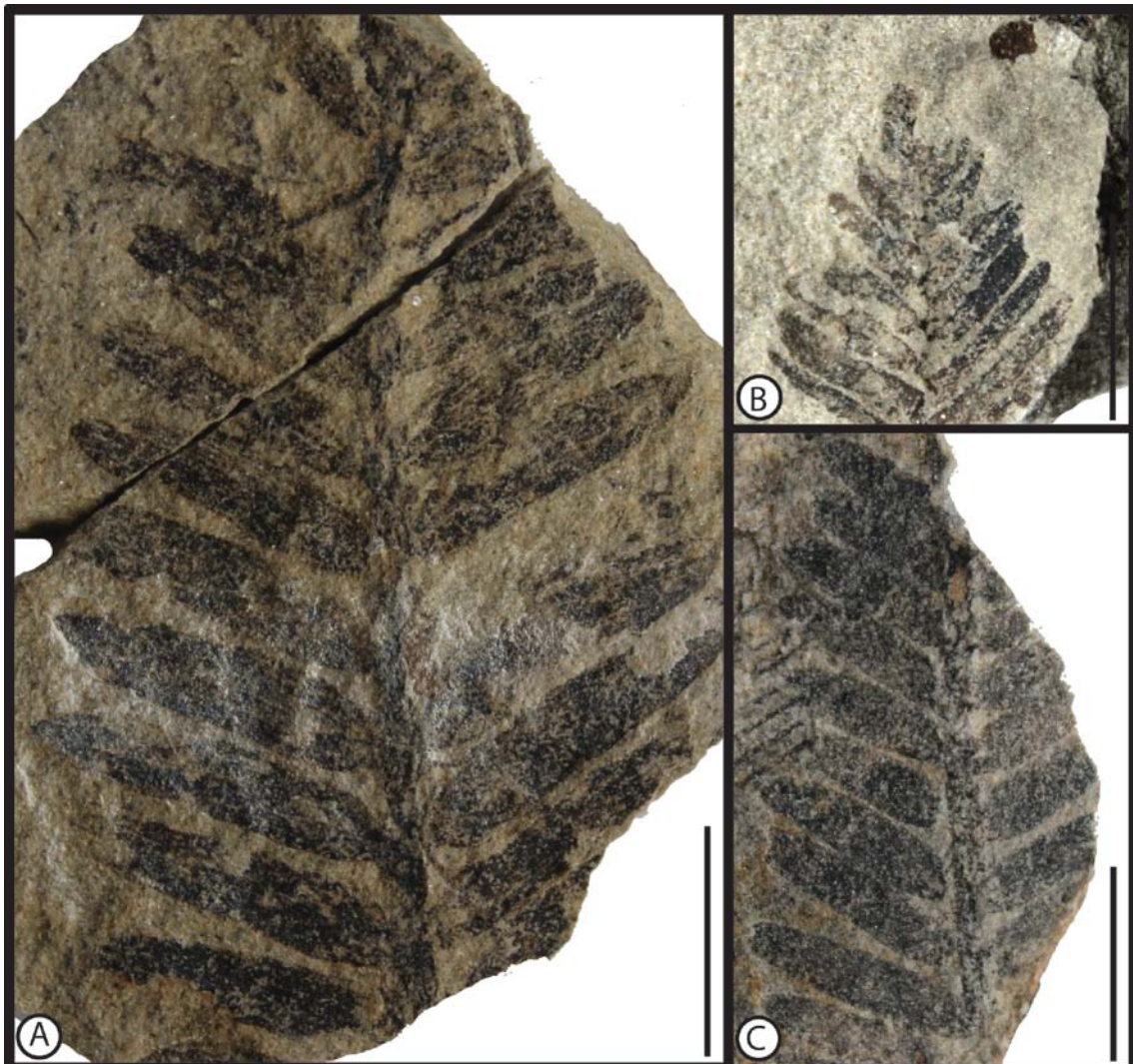
B. Ápice de la lámina. SDT.ICS.0002. Escala 1 cm.

C. Morfología general de la lámina mostrando la forma de las pinnas. SDT.ICS. 0003. Escala 1 cm.

material se puede diferenciar de *S. tournalii* porque el último presenta vena media en los segmentos (ver Lámina 5, figs. 1-12 de Gardner 1883-1886), pero en la descripción no se menciona la venación.

Podocarpites es un género que contiene fósiles con hojas similares al género *Podocarpus*, pero que no pueden asignarse de manera confiable a este género (Seward, 1919). Seward (1919) incluye al género *Podocarpites* dentro de Podocarpaceae y menciona que *Podocarpites incerta* se diferencia de las demás especies de *Podocarpites* por la ausencia de una vena media (Ilustración 3, figura J y K). En la descripción hecha por Gardner (1883-1886) para *Podocarpus* (?) *incerta*, menciona que las hojas son dísticas, alternas a opuestas, lineares-lanceoladas, con un ápice obtuso a agudo, márgenes paralelos, base cuneada (“constreñidas de la base”) y luego decurrentes, con cinco venas paralelas y una vena media no evidente. La descripción general propuesta por Gardner concuerda con la del fósil presente, pero no muestra evidencia de una vena media discreta por lo que se tratará como afín a la especie.

LÁMINA 21



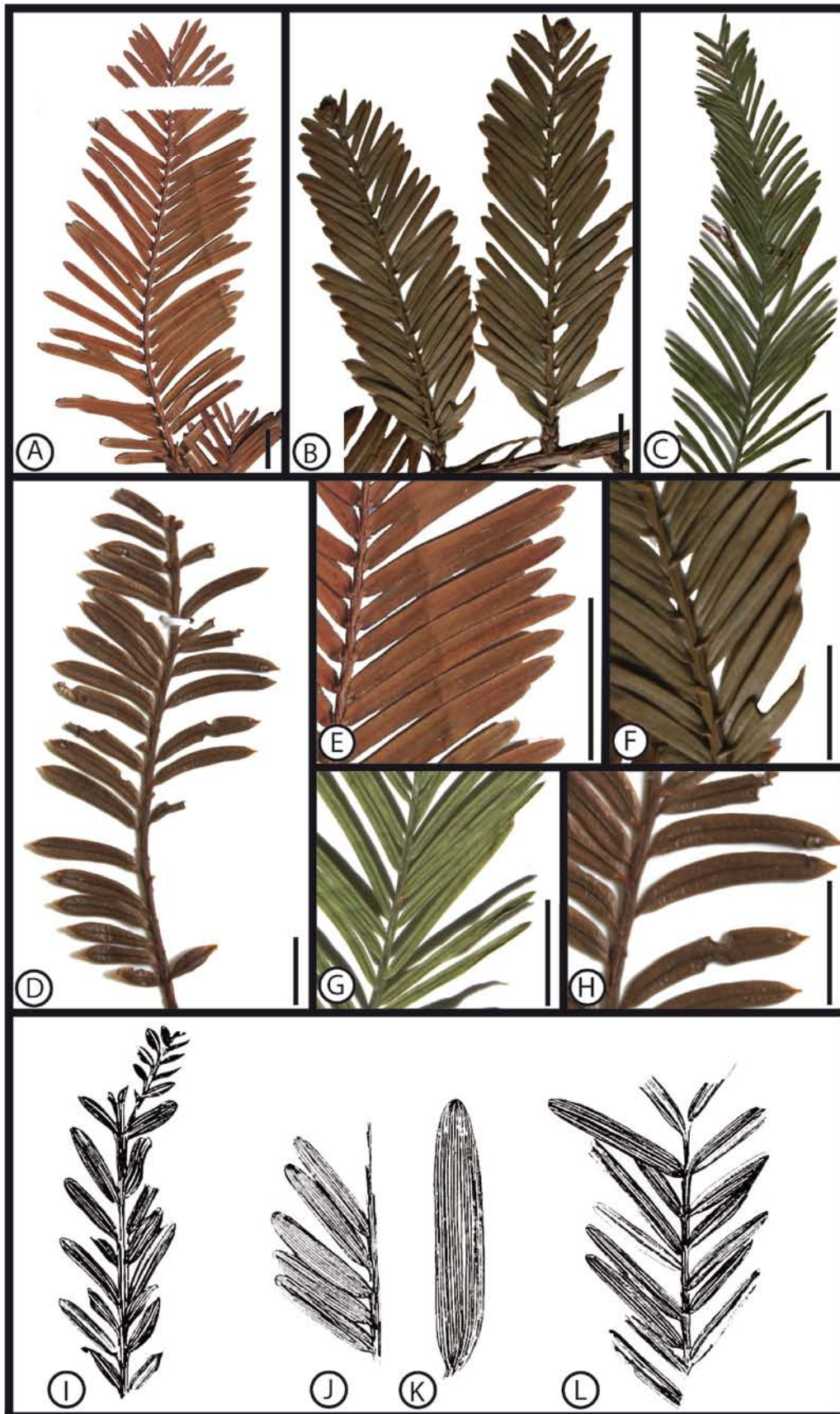


Ilustración 3. A. *Metasequoia glyptostroboides* (385797, MEXU). B. *Sequoia sempervirens* (827341, MEXU). C. *Taxodium mucronatum* (1483325, MEXU). D. *Prumnopitys standleyi* (1304907, MEXU). E. Acercamiento de A. F. Acercamiento de B. G. Acercamiento de C. H. Acercamiento de D. I. *Sequoiites tournali*. J y K. *Podocarpites incierta*. L. *Sequoiites tournali*. Escalas 1 cm. I-L Tomadas de Seward (1919).

Orden PINALES Gorozhankin, 1904
Familia PINACEAE Sprengel ex F. Rudolphi, 1830
aff. Género *ABIES* Miller, 1754
Especie tipo *Abies alba* Miller, 1759

aff. *Abies* sp.

Lámina 22, figuras A-F²²

Material. SDT.CFEM1.0001.

Descripción. **Cono** en la parte terminal de una rama con hojas escuamiformes, dispuesto verticalmente sobre la rama (Lámina 22, figura A), ovoide, de 4.5 cm de largo, 3.5 de ancho en la parte basal, ápice agudo (Lámina 22, figura B). **Escamas ovulíferas** de 0.6- .8cm de largo por 0.07-0.09 cm de alto, dispuestas helicoidalmente a lo largo del cono, numerosas, delgadas, romboides y estriadas (Lámina 22, figura E). **Brácteas** proyectándose al menos 0.2-0.3 cm más allá de la escama (Lámina 22, figura D), curvándose hacia el ápice del cono, con un solo lóbulo (Lámina 22, figura C). Se estima que el largo total de la escama es de 1 cm. No se observa ningún tipo de semilla en el cono.

Discusión. Este es el primer registro de un cono ovulado de coníferas para el Jurásico mexicano. Las coníferas se caracterizan por la forma particular de los conos ovulados. Están constituidos de las escamas ovulíferas en la axila de las brácteas (que realmente son hojas modificadas) y pueden estar más o menos fusionadas con ellas (Eckenwalder, 2009). Se interpreta que en el fósil estudiado está la asociación escama ovulífera-bráctea. En la [Ilustración 4](#) se observa de color verde estructuras que se proyectan en la periferia del cono (Ilustración 4A) o están conservadas en 3D (Ilustración 4B). Estas estructuras se interpretan como las brácteas que se proyectan sobre las estructuras estriadas (en café) que corresponden a las escamas ovulíferas. En una de las dos partes que componen la cara y contra cara del fósil, las brácteas se proyectan de modo frontal, sobrepasando a penas la cara distal de la escama ovulífera ([Ilustración 4, figura B](#)). Para las diferentes familias de coníferas, el cono parece estar más relacionado con Pinaceae donde el complejo escama-bráctea tiene una escama bien desarrollada que está libre de la bráctea en casi toda su longitud (Thieret, 1993), a excepción de *Pinus* donde la escama ovulífera y la bráctea están fusionadas. Dentro de los géneros de la familia se puede descartar al género *Pinus* por no presentar umbo; *Picea* porque las escamas ovulíferas son redondas a romboides, las brácteas son muy pequeñas y no son observables; *Cathaya*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Keteleeria*, *Tsuga*, y *Pseudolarix* por la forma de la escama ovulífera que son ovado-orbiculares en *Cathaya*; circulares a oblongo-ovadas en *Larix*; en forma de abanico a cuneado o circulares en *Pseudotsuga*; variables en la forma pero dentadas del borde en *Keteleeria*; circulares a ovaladas en *Tsuga* y triangulares en *Pseudolarix*. La forma de la escama ovulífera de *Abies* y *Cedrus* es similar a la del cono fósil. La proyección de la

²² Lámina 22. Cono femenino, aff. *Abies* sp., morfología.

A. Morfología general del cono. SDT.CFEM.0001. Escala 1 cm.

B. Morfología general del cono, parte apical. Contraparte. Escala 1 cm.

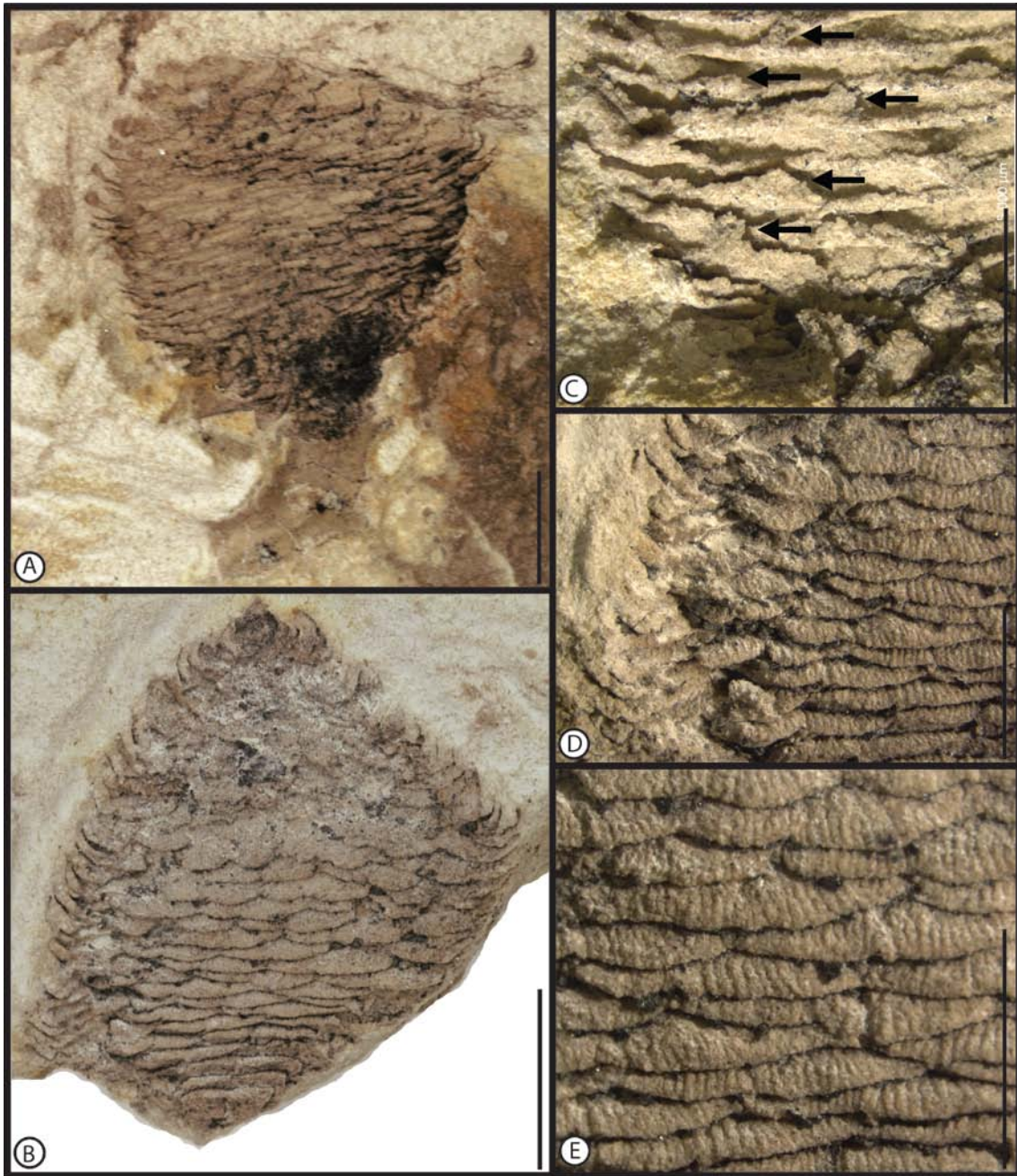
C. Vista frontal de la parte distal de las brácteas (flechas). Escala 0.5 cm.

D. Vista lateral del cono con el complejo escama-bráctea. Escala 0.5 cm.

E. Acercamiento de B, mostrando la cara frontal de las escamas ovulíferas con estrías. Escala 0.5 cm.

bráctea sobre la escama ovulífera es algo común en el género *Abies* (no en todas las especies actuales), pero no así en *Cedrus* donde las brácteas son muy pequeñas y ocultas. En *Larix* y *Pseudotsuga* la bráctea también se proyecta más allá de la escama ovulífera mientras que en *Keteleeria* y *Pseudotsuga* la bráctea es visible pero de menores proporciones a la escama.

Xiang *et al.*, (2007) mencionan que el registro más antiguo del género *Abies* es del Triásico Medio de Hungría, pero que el registro no cuenta con imágenes o más detalles por lo que el registro no es confiable. El polen de *Abies* se ha reportado en el Cretácico Temprano de China (Li, 1984) y en el Cretácico Tardío de Siberia (Kremp, 1967). El registro paleontológico de *Abies* es más abundante durante el Cenozoico (Xiang *et al.*, 2007) y consta principalmente de polen, escamas ovulíferas, semillas aladas, hojas y ramificaciones. Liu (1972) reporta conos de *Abies suzukii* Tanai en el Mioceno de Hokkaido, Japón. Estudios como el de Rothwell *et al.*, (2012) desplazan el origen de la familia Pinaceae del Cretácico Inferior al Jurásico Superior en el Kimmeridgiano (hace 157.3-152.1 millones de años). Los estudios geocronológicos de Martini *et al.* (2016) datan a los sedimentos de la Formación Otlaltepec con 163.5 ± 1 y 167.5 ± 4 Ma (Jurásico Medio), por lo que nuestro cono probablemente sería un registro más antiguo de la familia.



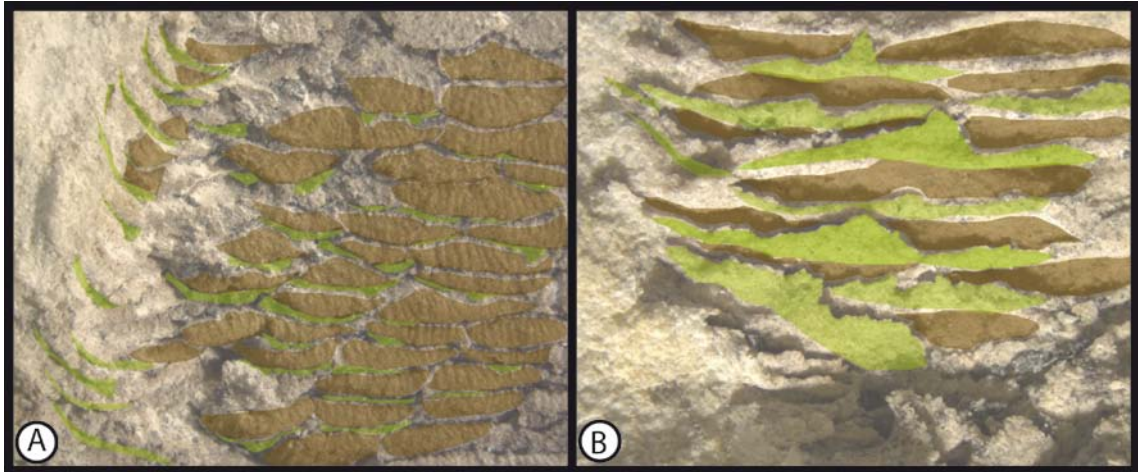


Ilustración 4. Interpretación del cono ovulado, escama ovulífera (café) y bráctea (verde). A. Sección del cono mostrando el complejo escama-bráctea, las brácteas se proyectan en la parte lateral del fósil. B. Contraparte de A, mostrando la proyección de las brácteas sobre las escamas ovulíferas en una vista frontal.

Familia (?)
Género *BRACHYPHYLLUM* Lindley & Huton ex Brongniart emend Harris, 1979

Brachyphyllum sp. 1

Lámina 23, figuras A-E²³

Material. SDT.CNF1.0001.-0008.

Descripción. Ramas ligeramente aplanadas. **Rama de penúltimo orden** gruesa con ramas de último orden opuestas en la parte basal, sub-opuestas hacia el ápice (Lámina 23, figura A). La parte conservada del fósil mide 16 cm de largo y se interpreta un ancho de 6 cm. **Ramas de último orden** surgiendo en ángulos de 47° a 67° de la rama principal, de 2-4.1 cm de largo, 0.3-0.4 cm de ancho, adelgazándose hacia el ápice de la rama de penúltimo orden y frecuentemente curvadas ligeramente. **Hojas de ramas de penúltimo orden** escuamiformes, helicoidales, imbricadas, adpresas, sésiles, y romboides; márgenes enteros, 0.2-0.4 cm de largo, 0.1-0.2 cm de ancho, con una vena media (Lámina 23, figura B). **Hojas de ramas de último orden** escuamiformes, helicoidales, imbricadas, levemente unguiculadas en la parte distal, redondas de la base (Lámina 23, figuras C y E), 0.1-0.3 cm de largo, 0.1-0.2 cm de ancho. No se observan glándulas asociadas a las hojas (Lámina 23, figura D). No se conocen las estructuras reproductivas.

Discusión. Las coníferas que portan ramas con hojas escuamiformes se agrupan en las familias Cheirolepidaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae, Sciadopitiaceae, Cupressaceae y Taxaceae. Araucariaceae presenta en el tallo principal hojas con muchas venas separadas mientras que el fósil tiene en el tallo principal hojas con una sola vena media (Lámina 23, figura B). Las hojas escuamiformes de Sciadopityaceae están agrupadas en un pseudoverticilo sostenido por hojas fotosintéticas en el ápice de las ramas, algo evidentemente distinto en el fósil. Aunque las hojas de la familia Taxaceae tienen una sola vena media como el fósil, se caracterizan por ser aplanadas y aciculares, o lineares como en *Taxus*, contrastando con las hojas escuamiformes del fósil.

La familia Cupressaceae tiene hojas en forma de escama, unguiculadas, aciculares aplanadas con una sola vena, con un arreglo en espiral, opuestas o decusadas, o en verticilos de tres o cuatro hojas (Eckenwalder, 2009). Los géneros con hojas en espiral son *Taxodium* Richard, *Glyptostrobus* Endlicher, *Taiwania* Hayata, *Athrotaxis* D. Don, *Cryptomeria* D. Don, *Sequoiadendron* J. Buchholz, *Cunninghamia* Siebold & Zuccarini y *Sequoia* Endlicher. El género *Cunninghamia* difiere con el del fósil por la forma de las hojas que es acicular o ensiforme, plana y dentada a lo largo del margen. Del mismo modo las hojas de *Cryptomeria* y *Athrotaxis* tienen forma unguiculada para la primera y alesnada para la segunda. Las hojas de *Taiwania* tienen forma unguiculada y son aplanadas de lado a lado (juveniles), o escuamiformes

²³Lámina 23. *Brachyphyllum* sp. 1, morfología.

A. Morfología general de las ramas. STD.CN1.0001. Escala 1 cm.

B. Acercamiento de A, mostrando detalles de las hojas del tallo principal. Escala 0.5 cm.

C. Acercamiento de A, mostrando detalles de las ramas laterales. Escala 0.5 cm.

D. Acercamiento de A, mostrando detalles de las hojas en las ramas laterales. Escala 0.5 cm.

E. Interpretación de D, mostrando la disposición de las hojas.

curvándose hacia adelante y imbricadas en el tallo, características no vistas en el fósil. En el género *Taxodium* generalmente tiene hojas que varían de aciculares a escuamiformes, aunque generalmente son delgadas, mientras que en el fósil dominan las hojas escuamiformes.

El género *Sequoiadendron* tiene hojas alesnadas en las ramas de último orden y escuamiformes en ramas de menor orden (Eckenwalder, 2009), mientras que en el fósil, todas las hojas son escuamiformes en cualquier orden de la rama. Las hojas de *Sequoia* en organismos adultos son de dos tipos: aciculares aplanadas o lineares y escuamiformes. Las escuamiformes difieren del fósil por estar presentes en ambos lados de cada incremento de crecimiento, sobre las ramas distales (*upright twigs*), y sobre las ramas que terminan en conos ovulados (Eckenwalder, 2009). Las hojas del fósil no están al final de una zona de crecimiento o asociadas a los conos ovulados. El género *Glyptostrobus* tiene en árboles adultos una gradación en las hojas que varían de unguiculadas y torcidas en dos hileras en los tallos cortos a escuamiforme e imbricadas densamente en ramas largas y reproductivas (Eckenwalder, 2009). En el fósil no hay una gradación en las hojas como las que presenta *Glyptostrobus*.

La familia Podocarpaceae usualmente tiene hojas con una sola vena media (excepto en el género *Nageia* Gaertner), simples e insertas individualmente en un arreglo espiral o en pares, radiando alrededor de la ramilla o arregladas dísticamente, en filas más o menos planas a cada lado de la rama, que son predominantemente horizontales (Eckenwalder, 2009). Algunos géneros de Podocarpaceae, como *Acropyle* Pilger, presentan hojas predominantemente de dos formas distintas, hojas escuamiformes y hojas laminares (de follaje) (Eckenwalder, 2009). Las hojas escuamiformes están sitiadas en largos brotes, ejes reproductivos, yemas de crecimiento y en la base de brotes cortos (Eckenwalder, 2009). Las hojas escuamiformes en las ramas largas están en conjunto con las hojas laminares (Ilustración 5, figura A). Esta asociación de dos tipos de hojas no está en el fósil.

El género *Dacrycarpus* (Endlicher) de Laubenfels, presenta dos tipos de hojas, alargadas y escuamiformes (Eckenwalder, 2009). Las hojas escuamiformes tienen arreglo helicoidal, aplanadas arriba-abajo, son triangulares a ensiformes en las ramas largas (Eckenwalder, 2009). Hojas de forma triangular a ensiforme (Ilustración 5, figura B) en el género *Dacrycarpus* son diferentes a las hojas escuamiformes del fósil. El género *Dacrydium* Solander ex J.G. Forster presenta dos tipos de hojas diferenciadas en forma y tamaño de acuerdo a su estado de desarrollo. Las hojas adultas son escuamiformes a aciculares, rectas a curvas de distintas formas, frecuentemente circulares, semicirculares o cuneadas en corte transversal (Eckenwalder, 2009) haciéndolas distintas a las del fósil. El género *Halocarpus* Quinn tiene hojas adultas escuamiformes, firmemente adpresas a las ramillas e imbricadas, las partes expuestas más o menos en forma cuneada, con quilla o redondeadas, de ápice delgado, papiráceo y fimbriado (Eckenwalder, 2009). Las características de las hojas de *Halocarpus* son similares a las del fósil en discusión a excepción del ápice (Ilustración 5, figura D).

El género *Lagarostrobos* Quinn tiene hojas adultas y juveniles escuamiformes. Las hojas juveniles son redondas-trianguulares, un tanto aplanadas de arriba hacia abajo, saliendo de las ramillas en ángulos rectos. Las hojas adultas son adpresas y cubren por completo las ramas, imbricadas, la parte expuesta en manera desigual es redonda a bruscamente quillada, con un margen dentado (Eckenwalder, 2009) (Ilustración 5, figura E). Las diferencias entre las hojas

escuamiformes juveniles y adultas en el género *Lagarostrobos* es algo que podría presentarse también en el fósil de Santo Domingo Tianguistengo, ya que las hojas del eje principal son más adpresas (Lámina 23, figura B) que las de las ramas laterales (Lámina 23, figura C). También las hojas de las ramas laterales tienen una apariencia redonda (Lámina 23, figura C) y el ápice quillado (Lámina 23, figura D).

En el género *Lepidothamnus* Philippi hay un cambio gradual de hojas jóvenes a hojas adultas. Las hojas jóvenes son redondeadas o triangulares en corte trasversal, aciculares y bien separadas y escuamiformes en adultos (Eckenwalder, 2009). Esta transición no es observable en el fósil pero las hojas adultas del género *Lepidothamnus* son comparables con la del fósil (Ilustración 5, figura F). En el género *Manoao* Molloy las hojas adultas son escuamiformes, muy adpresas y cubriendo completamente las ramas, imbricadas con la parte expuesta cuneada con seis lados, redonda a quillada en varios grados, con un margen papiráceo delgado (Eckenwalder, 2009) (Ilustración 5, figura G). La única característica no observable en el fósil es el margen papiráceo.

Finalmente el género *Microcachrys* Hooker se caracteriza por tener ramificaciones horizontales, hojas escuamiformes de una sola vena media, insertas en pares y cada par en ángulos rectos en relación al par anterior, imbricados, con el borde dentado y papiráceo (Eckenwalder, 2009). La ramificación horizontal de *Microcachrys* es similar a la del fósil (Ilustración 5, figura H). Sin embargo, la filotaxia de las hojas en las ramas discrepa. Las características de las hojas de algunos géneros de la familia Podocarpaceae son similares a las encontradas en el fósil en discusión, pero la evidencia no es suficiente para poderlas relacionar con esta familia.

Cheirolepidaceae es una importante familia que habitó durante el Mesozoico y ha sido caracterizada con una gran variedad de morfologías, hábito y hábitats. Solamente puede ser distinguida con seguridad si se demuestra la presencia del género *Classopollis* Pflug (Watson, 1988). Los géneros fósiles que han sido asignados a esta familia con base en conos polínicos asociados o en correlación orgánica son: *Brachyphyllum* Lindley & Hutton ex Brongniart emend. Harris, *Cupressinocladus* Seward, *Frenelopsis* Schenk, *Hirmeriella* Hörhammer, *Pagiophyllum* Heer, *Pseudofrenelopsis* Nathorst, y *Tomaxellia* Archangelsky (Watson, 1988).

Cupressinocladus difiere del fósil por tener brotes con hojas en pares decusados o en verticilos de 3, además de que las bases de las ramas están separadas por una sutura distintiva (Watson, 1988). El género *Frenelopsis* tiene ramas segmentadas, con hojas en verticilos de tres o en pares decusados opuestos y las bases de cada segmento se unen para formar un internodo cilíndrico (Watson, 1988), características no presentes en el material de la Cuenca Otlaltepec. *Hirmeriella* se caracteriza por portar hojas escuamiformes adpresas y en un arreglo helicoidal, *Classopollis* producido en los conos polínicos y los conos ovulados con una compleja escama ovulífera en la axila de las brácteas (Watson, 1988). La falta de conos polínicos con *Classopollis* y de conos ovulados dificulta la asociación del fósil presente al género *Hirmeriella*. Sin embargo, se debe reconocer que la descripción de las ramas con hojas es semejante al fósil de Santo Domingo Tianguistengo.

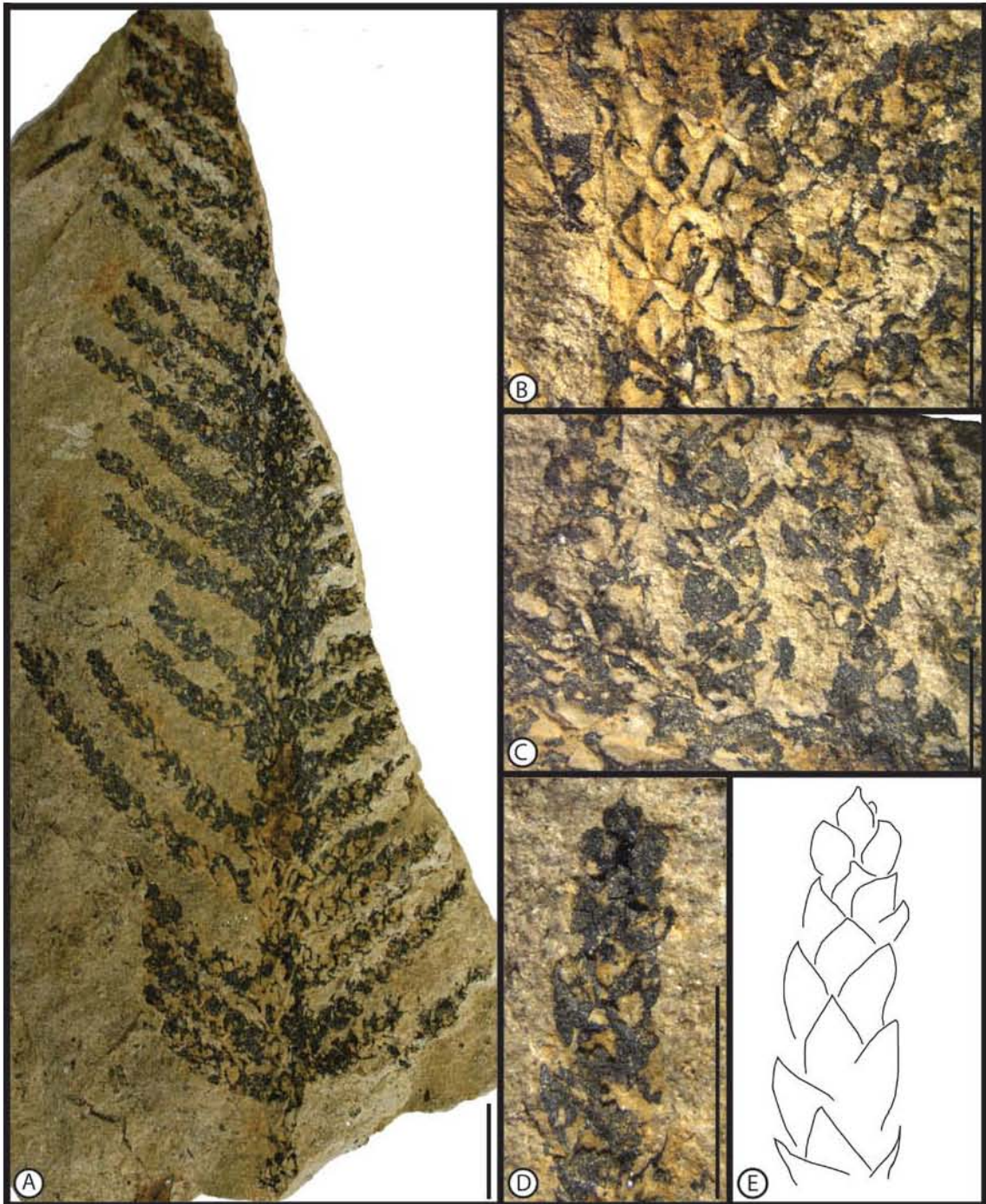
Pagiophyllum difiere del material en discusión porque la longitud de la hoja es mayor al ancho basal (*basal cushion*) (Harris, 1979). *Pseudofrenelopsis* frecuentemente tiene hojas

reducidas a una punta libre, ampliamente distribuidas sobre un tallo liso o cercanamente distribuidas sin imbricarse (Watson, 1988). Estas características difieren ampliamente del presente fósil. *Tomaxiella* incluye ramas con largas hojas decurrentes en espiral que son romboidales en corte transversal (Archangelsky, 1968). Este género difiere del material de la Cuenca Otlaltepec en que el segundo no tiene hojas largas con bases decurrentes.

Las afinidades sistemáticas del género *Brachyphyllum* actualmente se reportan en dos familias de coníferas, Araucariaceae y Cheirolepidaceae (Barale y Ouaja, 2002), aunque probablemente también incluya a miembros en Cupressaceae y Podocarpaceae (Watson, 1988). El género *Brachyphyllum* se caracteriza por tener ramas con hojas en espiral con un cojín basal adelgazándose hacia la punta y la longitud de la parte libre o el largo total de la hoja y el cojín es menor que el ancho del cojín (Harris, 1979). Esta diagnosis general se ajusta al fósil presente.

El material es comparable con *Brachyphyllum* sp. del Jurásico Superior-Cretácico Inferior del sur de Túnez (Barale y Ouaja, 2002) en términos de la filotaxia de las ramas laterales, su ángulo de inserción, su ancho, el arreglo en espiral de las hojas, sus medidas y la forma del ápice. También se puede comparar con *Brachyphyllum speciosa* (Pomel) Saporta emend. Barale, del Jurásico de Francia, pero esta tiene ramificaciones alternas en lugar de opuestas a sub-opuestas como el fósil nuevo. *Brachyphyllum* sp. del Jurásico Medio del área de Cualac, Guerrero es hasta ahora, el único registro del género en México (Silva-Pineda y Gónzales-Gallardo, 1988). Este difiere ampliamente del fósil presente en ser solamente una rama con hojas en disposición helicoidal de 7-9 mm de longitud, contrastando con el largo de 4 mm de nuestro material.

Es claro que el nuevo material fósil tiene características del género *Brachyphyllum*, por lo que se le asigna a este género. Sin embargo, al carecer de las estructuras epidérmicas no se le puede asociar a alguna especie en particular. No puede ser relacionado con la familia Araucariaceae porque el fósil estudiado presenta una sola vena media, mientras que en Araucariaceae se presentan venas paralelas. No se le puede relacionar de manera confiable con la familia Cheirolepidaceae porque no se tiene la presencia de conos polínicos que porten los granos de polen *Classopollis*. Sin embargo, Gerwert-Navarro (2016) reportó polen de *Classopollis* en la localidad por lo que esta familia podría estar presente en la Cuenca Otlaltepec. El material presenta características vistas en las plantas actuales de la familia Podocarpaceae, pero sin alguna estructura reproductiva o cutícula presente, relacionarlo a cualquiera de sus géneros sería imprudente.



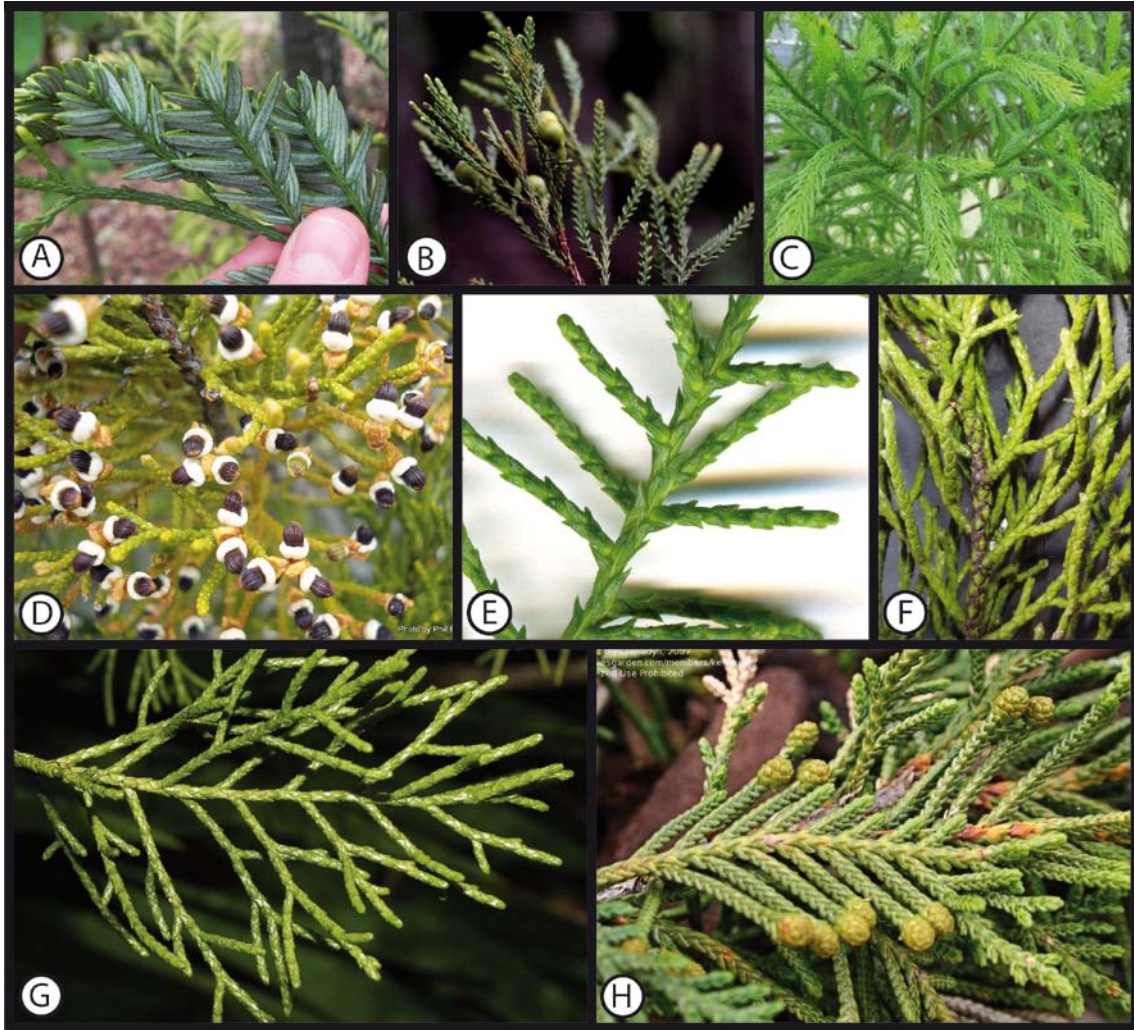


Ilustración 5. Morfología de géneros de Podocarpaceae. A. *Acropyle pancheri* (Brongn. y Gris.) Plig [1]. B. *Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laub. [2]. C. *Dacrydium elatum* (Brongn. y Gris) Plig [3]. D. *Halocarpus bidwillii* (Hook f. ex. Kirk) Quinn [4]. E. *Lagarostrobos franklinii* (Hook. f.) Quinn [5]. F. *Lepidothamnus intermedius* (Kirk) Quinn [6]. G. *Manoa colensoi* (Hook.) Molloy [7]. H. *Microcachrys tetragona* (Hook.) Hook.f. [8].

Brachyphyllum sp. 2

Lámina 24, figuras A-C²⁴

Material. SDT.CNF3.0001-0006.

Descripción. **Rama** con hojas alternas en disposición helicoidal, parte conservada de 4.6 cm de largo, 1 cm de ancho (Lámina 24, figura A). **Hojas** escuamiformes, romboides, imbricadas, adpresas, unguiculadas, ápices acuminados, 0.1-0.4 cm de largo por 0.1- 0.2 cm de ancho (Lámina 24, figura B). La parte libre de la hoja es menor a su ancho (Lámina 24, figura C), típicamente de 0.2 cm. No se observan glándulas asociadas a las hojas. No se conocen las estructuras reproductivas.

Discusión. La parte libre del ápice es menor al ancho de la base por lo que se asigna *Brachyphyllum*. Se puede comparar con *Brachyphyllum mamillare* Lindley & Hutton del Jurásico de Yorkshire (Harris, 1979) con el fósil estudiado en que ambos portan hojas dispuestas helicoidalmente, son de forma similar, la longitud de la parte libre es casi igual al ancho basal en ambos casos y tienen el cojín basal en forma de rombo, pero en el fósil estudiado la longitud de la hoja es mayor, los ápices son acuminados y es una rama individual. Las hojas de *Brachyphyllum expansum* (Sternberg) Seward del Jurásico de Stonesfield, Oxfordshire, UK son comparables con el material en discusión en su forma, filotaxia, la forma amplia del cojín basal y las medidas de sus hojas (2mm por 2 mm en las ramas de último orden), pero *B. expansum* está ramificado, mientras que *Brachyphyllum* sp. 2 no lo está.

Aunque el género *Pagiophyllum* Heer difiere en que la parte libre de la hoja es mayor al ancho basal, *Pagiophyllum maculosum* Kendall, del Jurásico de Yorkshire (Harris 1979), es muy similar al fósil porque ambos son ramas de último orden, tienen un ancho similar (6-10 mm); las hojas son de forma con ápice obtuso (raramente agudo pero en vista lateral es agudo y curvado hacia arriba como en el fósil estudiado), la filotaxia de las hojas es helicoidal, hojas son anchas en la base y quilladas distalmente. Sin embargo, el tamaño de las hojas es mayor en *P. maculosum* (10 mm por 5 mm) y el largo de las hojas (5 mm) es mayor al ancho del cojín basal (2-3 mm), lo que le diferencia del nuevo material fósil. Es importante mencionar que a veces el límite entre *Brachyphyllum* y *Pagiophyllum* no es muy evidente. En este caso, el espécimen tiene muchas características en común con *P. maculosum*, pero la parte libre no es más ancha que el cojín basal. Sin embargo, si se toma la longitud total de la hoja, esta es mayor al ancho de la base y la hace cercana a *P. maculosum*.

²⁴ Lámina 24. *Brachyphyllum* sp. 2, morfología.

A. Morfología general de la rama. STD.CNF3.0001. Escala 1 cm.

B. Morfología de las hojas mostrando el ápice en forma de uña de gato (flechas). Escala 0.5.

C. Interpretación de la parte inferior A, mostrando la filotaxia de las hojas.



Familia (?)
Género *PLATYCLADIUM* Miller & Hickey, 2010
Especie tipo *Platycladium creberum* Miller & Hickey, 2010

Platycladium sp.

Lámina 25, figuras A-E²⁵

Material. SDT.CNF2.0001.-0008.

Descripción. **Rama principal** delgada ramificándose al menos en tres órdenes en un solo plano (Lámina 25, figura A), 0.2 cm de ancho. La parte conservada del fósil de 7.5 cm de largo por 2.5 cm de ancho. **Ramas de segundo orden** alternas, formando ángulos de 30°-35° respecto a rama principal y de 2.1-3.5 cm de largo por 0.4-0.5 cm de ancho (Lámina 25, figura D). **Ramas de tercer orden** alternas a sub-opuestas. **Hojas** escuamiformes, en disposición helicoidal, imbricadas, adpresas, sésiles; margen entero, ápice agudo, 0.08 -0.2 cm de largo, 0.07-0.1 cm de ancho (Lámina 25, figura E y F), la longitud de la parte libre es mayor que el ancho del cojín basal (Lámina 25, figura B y C). No se observan glándulas asociadas a las hojas. No se conocen las estructuras reproductivas.

Discusión. El género *Platycladium* fue propuesto por Miller y Hickey (2010) para incluir a ramas terminales, desarrolladas en un plano, con hojas escuamiformes adpresas y helicoidales, que gradualmente se reducen desde una base más ancha (la longitud de la parte libre es mayor que la anchura del cojín basal). La diagnosis del género se ajusta al fósil presente (Lámina 25, figura B y C). Se puede diferenciar de *Cupressinocladus* porque presenta hojas en pares decusados o en verticilos alternos con bases decurrentes y separados por una sutura distintiva en la base (Seward, 1919; Chaloner y Lorch, 1960; Harris, 1969; Barnard y Miller, 1976; Watson 1977). El fósil difiere en cuanto a las proporciones de *Brachyphyllum* porque la parte libre de sus hojas son mayores a la anchura del cojín basal, contrastando así con la diagnosis propuesta por Harris (1979). Las hojas de *Cyparissidium* Heer (Harris) son más largas que el ancho basal, pero el número de hojas sobre la rama es mayor y el patrón de ramificación varía, siendo de tres órdenes en el fósil y no ramificados o con ramas caducifolias en las especies presentadas por Harris (1979).

El material de *Platycladium* sp. se puede diferenciar de *Platycladium creberum* en que el segundo tiene ramificaciones de primer orden con ángulos que varían de 50°-55° mientras que en el fósil los ángulos varían entre 30°-35°, en que *P. creberum* las hojas son curvo-lineares y en el fósil parecen más alargadas, pero las medidas de las hojas son muy similares en ambas especies.

²⁵ Lámina 25. *Platycladium* sp., morfología.

A. Morfología general de las ramas. SDT.CNF2.0001. Escala 1 cm.

B. Acercamiento de A mostrando detalles de la rama principal.

C. Interpretación de B, mostrando la proporción de la longitud de la parte libre es mayor que el ancho del cojín basal.

D. Acercamiento de A mostrando las ramas laterales ramificadas. Escala 0.5 cm.

E. Ápice de las ramas laterales. SDT.CNF2.0002. Escala 0.5 cm.

F. Interpretación de D, mostrando la filotaxia de las hojas.



Familia (?)
Género *MASCULOSTROBUS* Seward, 1911
Especie tipo *Masculostrobus zeilleri* Seward, 1911

Masculostrobus sp. 1

Lámina 26, figuras A-D²⁶

Material. SDT.CMASC1.0001

Descripción. **Cono masculino** incompleto, de apariencia cilíndrica, parte conservada de 2.5 cm de largo por 0.8 cm de ancho, eje principal de 0.05 cm de ancho (Lámina 26, figura A). **Microsporófilas** imbricadas, aparentemente en disposición helicoidal, ápice agudo (Lámina 26, figuras B y C). **Pedúnculo** de 0.13-0.15 cm de largo, 0.03-0.05 cm de ancho (Lámina 26, figura C). **Sacos polínicos** globosos, típicamente 0.13-0.19 cm de largo, 0.13-0.15 de ancho, no se conoce el número exacto de sacos polínicos por microsporófila, pero se interpreta uno por esporofila (Lámina 26, figura D). No se encontraron restos de polen.

Discusión. Este grupo es comúnmente usado para los conos polínicos de coníferas con una afinidad incierta (Grauvogel-Stamm y Schaarschmidt, 1979). Seward (1911) interpretó a *Masculostrobus zeilleri* como una planta con un eje principal portando numerosas ramas pequeñas con esporófilas dispuestas en espiral. Van Konijnenburg-van Cittert y Van Der Burgh (1989) reportan que *Masculostrobus zeilleri* del Jurásico superior de Culgower en Escocia, probablemente pertenecía a la misma planta que *Taxodiophyllum scoticum* Van der Burgh et Van Konijnenburg-van Cittert debido a que la cutícula de las brácteas de *M. zeilleri*, es similar a la de las hojas de *T. scoticum*, además de que el polen es similar al encontrado en las plantas actuales de la familia Cupressaceae. El material presente no se encuentra en conexión orgánica con el follaje por lo que no se puede asignarlo a esta especie.

Allenbach y van Konijnenburg-van Cittert (1997) reportan a *Masculostrobus graiterensis* Allenbach y van Konijnenburg-van Cittert en el Jurásico de Court, Suiza. Esta especie se caracteriza por portar microesporófilas en un arreglo en espiral, con la parte distal en forma de rombo, con un pequeño pedúnculo que mide 2 mm de largo y con polen del tipo araucarioide. Allenbach y van Konijnenburg-van Cittert (1997) comparan a *M. graiterensis* con *Masculostrobus dorchensis* Barale del Kimmeridgiano de Francia reportado por Barale en 1981. Estas dos especies se diferencian principalmente en el tamaño y el tipo de polen. Aunque en *Masculostrobus* sp. A la filotaxia y la forma de las microesporófilas son similares a estas dos especies, la falta de granos de polen dificulta el poder incluirla dentro de alguna de ellas.

Cleal y Rees (2003) describen un *Masculostrobus* sp. del Jurásico Medio de Stonesfield, Oxfordshire en el Reino Unido. Las medidas de su material son menores a las del fósil presente y

²⁶Lámina 26. *Masculostrobus* sp. 1, morfología.

A. Morfología general del cono. SDT.CMASC1.0001. Escala 1 cm.

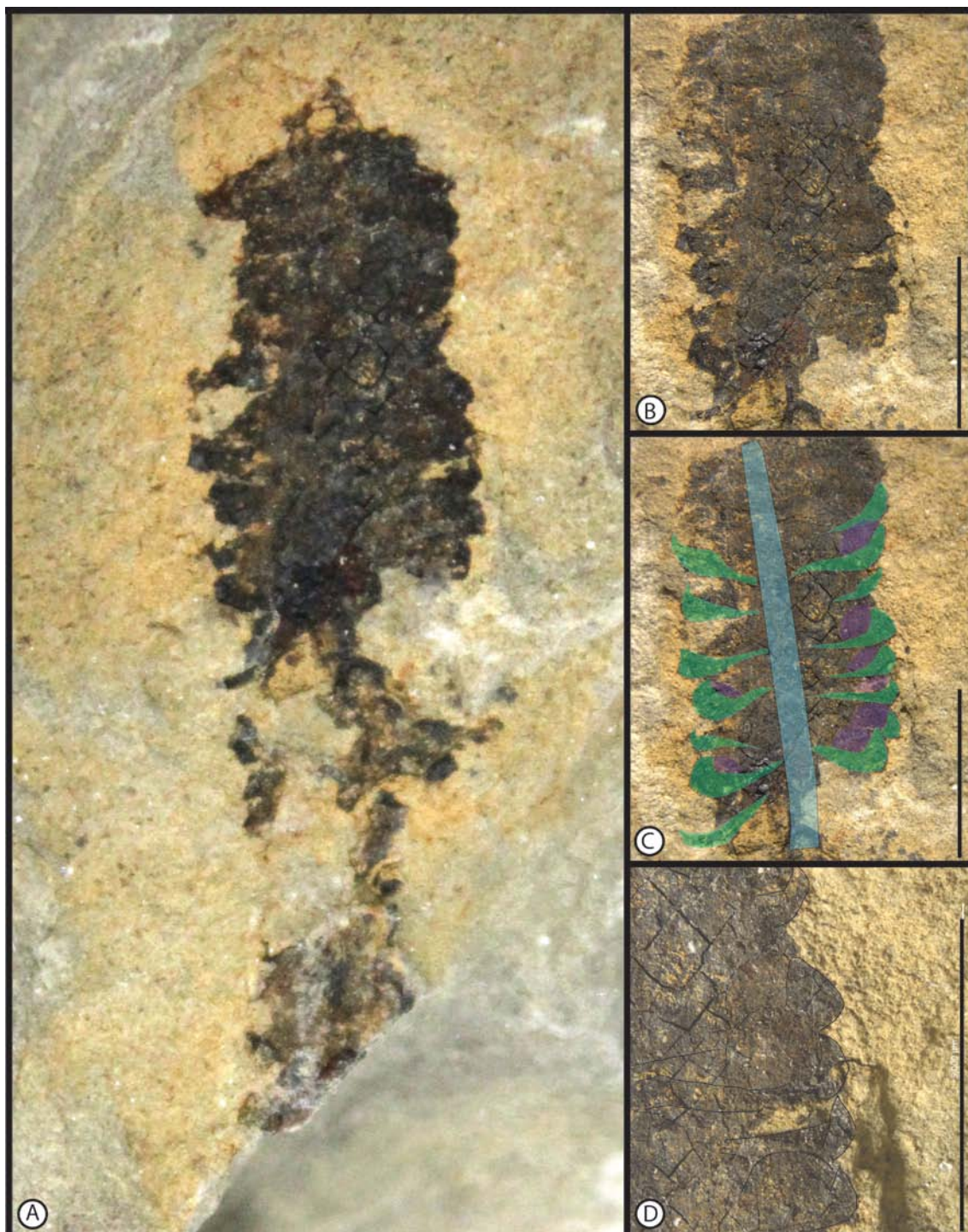
B. Acercamiento de A, mostrando la disposición de las microesporófilas. Escala 0.5 cm.

C. Interpretación de B, mostrando el eje principal del cono (azul), microsporófilas (verde) y los sacos polínicos (rojo). Escala 0.5 cm.

D. Acercamiento de B, mostrando las microsporófilas y los sacos polínicos. Escala 0.5 cm.

describe a sus esporofilas como peltadas, unidas en ángulos rectos al eje del cono, de aproximadamente 2 mm de largo con un arreglo en espiral (2+3 parastichia). Barale (1981) describe hasta siete conos polínicos diferentes asignados al género *Masculostrobis* en el Jurásico de Jura Francia, están constituidos por esporófilas con arreglo en espiral, pecioladas y peltadas, algunas con forma de rombo con la parte distal en forma de punta o lanceolada. La descripción morfológica general de *Masculostrobis* concuerda con el material obtenido en este trabajo, pero no presenta granos de polen que nos pueda indicar alguna afinidad a algún grupo particular.

LÁMINA 26



Masculostrobus sp. 2

Lámina 27, figuras A-E²⁷

Material. SDT.CMASC2.0001

Descripción. Conos de 1 cm de diámetro (Lámina 27, figura A), asociados, se interpretan cuatro en total (Lámina 27, figura C). Se observa la parte distal de las esporofilas (Lámina 27, figura B), en arreglo helicoidal (Lámina 27, figura D), cada una mide 0.07-0.1 cm de largo, 0.07-0.08 cm de ancho, ápice agudo (Lámina 27, figura E).

Discusión. Los conos portadores de polen de las coníferas son estructuralmente más uniformes que los conos que portan las semillas y tienen relativamente pocas estructuras que los distinguen (Eckenwalder, 2009). Los conos polínicos pueden variar en el sitio donde estén unidos, el número de sacos polínicos por esporófila, el tipo de polen que portan, si están agrupados con otros conos polínicos o no, entre otras cosas. En el presente fósil no se pueden observar el número de sacos polínicos, ni se ha obtenido granos de polen. Sin embargo, es claro que los conos polínicos se encuentran agrupados (Lámina 27, figura A y C). En las coníferas actuales, existen varios grupos que presentan conos polínicos agrupados. Algunos géneros de la familia Pinaceae, como *Abies* Miller, *Cathaya* Chun y Kuang, *Keteleeria* Carrière, *Nothotsuga* (W.C. Cheng) H. H. Hu ex C. N. Page, *Pinus* Linnaeus, y *Pseudolarix* Gordon presentan conos polínicos agrupados. En la familia Araucariaceae solamente el género *Araucaria* Jussieu presenta conos polínicos solitarios y agrupados. Todos los géneros en la familia Cupressaceae, excepto *Cunninghamia* R. Br. ex A. Rich, presentan conos polínicos agrupados. En la familia Taxaceae solamente los géneros *Amentotaxus* Pilger, *Cephalotaxus* Siebold & Zuccarini ex Endlicher presentan conos polínicos agrupados. La única especie de la familia Sciadopityaceae, *Sciadopitys verticillata* Siebold & Zuccarini, presenta grupos de conos polínicos terminales muy densos.

El tamaño de las esporofilas y el arreglo de los conos polínicos sugieren que el presente fósil está relacionado con las coníferas. El agrupamiento de los conos polínicos está presente en varios grupos actuales. Sin embargo, aún no se ha reportado conos polínicos agrupados en el Jurásico porque generalmente están individualmente al final de las ramas (Grauvogel-Stamm y Schaarschmidt, 1979; Harris, 1979) o desarticulados individualmente (Allenbach y van Konijnenburg-van Cittert, 1997; van Konijnenburg-van Cittert y Bandel, 2001; Cleal y Rees 2003).

²⁷Lámina 27. *Masculostrobus* sp. 2, morfología.

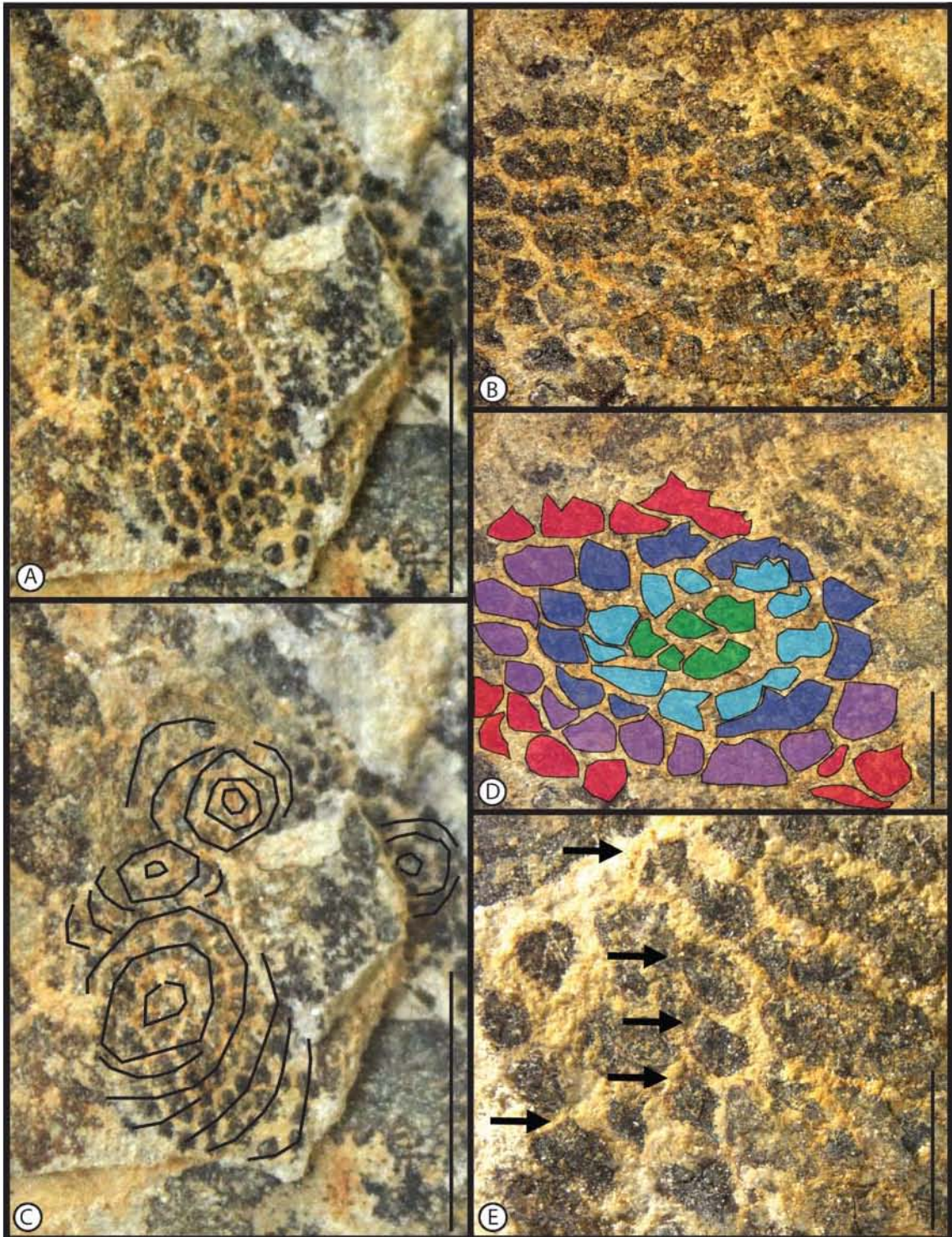
A. Morfología general de los conos. SDT-CMASC2.0001. Escala 1 cm.

B. Acercamiento de A, mostrando el ápice de un cono. Escala 0.2 cm.

C. Interpretación de A, mostrando la disposición de los conos. Escala 1 cm.

D. Interpretación de B, mostrando el arreglo helicoidal de las esporofilas. Escala 0.2 cm.

E. Acercamiento de B, mostrando el ápice de las esporofilas (flechas). Escala 0.2 cm.



6. Discusión

Con base en las especies fósiles de plantas determinadas en este trabajo se discutirán algunos aspectos de la asociación florística como son la composición de la flora, la comparación de la flora con otras floras del mundo y de México, y las interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas.

6.1. Composición de la flora

La composición de la flora se muestra en la [Tabla 7](#). Las Bennettitales son el orden con más géneros y especies, además de ser el que presenta el mayor número de especímenes. La especie más abundante es *Zamites feneonis*. Sin embargo, otras especies de *Zamites*, como *Z. oaxacensis*, *Z. tribulosus* y *Z. lucerensis*, están presentes en una menor proporción. Los géneros *Ptilophyllum* y *Pterophyllum* son menos abundantes que *Zamites*. Los órganos reproductivos más comunes de las Bennettitales son *Williamsonia huitzilopochtlii*, mientras que *W. netzahualcoyotlii*, aff. *W. gigas* y *W. sp.* solamente se reportan con solo un espécimen.

Los “helechos” fueron revisados por Morales Toledo (2016) e integrados a la [Tabla 7](#). Los Cyatheales son el orden que presenta una mayor abundancia en la flora, pero también se pueden encontrar en menor proporción a Polipodiales y géneros como *Sphenopteris* y *Spiropteris*. Las coníferas (representadas por los órdenes Coniferales y Pinales) tienen un género menos que los helechos, pero son menos abundantes. Los elementos escasos son de Equisetales (con un segmento de tallo encontrado) y de Ginkgoales (con un fragmento de hoja).

La flora de la Cuenca Otlaltepec encontrada en la Formación Otlaltepec, parece haber sido diversa, porque casi todos los grupos que prosperaron durante ese tiempo están presentes, a excepción de plantas como selaginellas y lycopodios. Sin embargo, Gerwert-Navarro (2016) reportó la presencia de esporas con afinidad botánica a los grupos anteriores, por lo que es posible que estén presentes en menores proporciones y aún no han sido reportados.

Tabla 7. Composición de la flora de la Cuenca Otlaltepec durante el Jurásico Medio, después de Morales-Toledo (2016).

Orden	Familia	Género	Especie	No.
Equisetales	Equisetaceae	<i>Equisetum</i>	<i>Equisetum sp.</i>	1
Cyatheaales	Cyatheaceae	<i>Cyathea</i>	<i>Cyathea sp.</i>	52
Polipodiales	Woodsiaceae	<i>Mesoathyrium</i>	<i>Mesoathyrium sp.</i>	4
	Dryopteridaceae	<i>Aspidistes</i>	<i>Aspidistes sp.</i>	5
-	-	<i>Sphenopteris</i>	<i>Sphenopteris goeppertii</i>	10
-	-	<i>Spiropteris</i>	<i>Spiropteris sp.</i>	3
-	-	-	Sp.1	1
Bennettitales	-	<i>Ptilophyllum</i>	<i>Ptilophyllum reglei</i>	5
			<i>Ptilophyllum aff. acutifolium</i>	10
		<i>Pterophyllum</i>	<i>Pterophyllum sp. 1</i>	2
			<i>Pterophyllum sp. 2</i>	2
		<i>Zamites</i>	<i>Zamites tribulosus</i>	16
	<i>Zamites feneonis</i>	106		

			<i>Zamites lucerensis</i>	14	
			<i>Zamites oaxacensis</i>	1	
			<i>Zamites</i> sp. 1	10	
			aff. <i>Zamites gigas</i>	4	
			<i>Zamites</i> sp. 2	1	
			Sp. 1	2	
		<i>Williamsonia</i>	<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	8	
			<i>Williamsonia netzahualcoyotlii</i>	1	
			aff. <i>Williamsonia gigas</i>	1	
			<i>Williamsonia</i> sp.	1	
Ginkgoales	Ginkgoaceae	<i>Ginkgoites</i>	<i>Ginkgoites obovata</i>	1	
Coniferales	Voltziaceae	<i>Heidiphyllum</i>	<i>Heidiphyllum</i> sp.	20	
	Podocarpaceae	<i>Podocarpites</i>	<i>Podocarpites incerta</i>	8	
	-	<i>Brachyphyllum</i>	<i>Brachyphyllum</i> sp.1	8	
			<i>Brachyphyllum</i> sp. 2	6	
			<i>Platycladium</i>	<i>Platycladium</i> sp.	8
			<i>Masculostrobus</i>	<i>Masculostrobus</i> sp. 1	1
			<i>Masculostrobus</i> sp. 2	1	
Pinales	Pinaceae	aff. <i>Abies</i>	aff. <i>Abies</i> sp.	1	

6.2. Comparaciones con otras floras del Jurásico Medio de México

Una comparación entre las floras del Jurásico Medio de México de Oaxaca (Wieland 1914-1916; Pearson y Delevoryas, 1982; Silva-Pineda, 1978) y Puebla (Silva-Pineda, 1969; 1978) con la de la Cuenca Otlaltepec de la localidad de Santo Domingo Tianguistengo se presenta en la **Tabla 8**. Los helechos fueron revisados por Morales-Toledo (2017) y no son objeto de comparación en esta sección, el único género incluido es *Sphenopteris* por no haber sido estudiado con anterioridad.

Los géneros *Equisetum*, *Sphenopteris*, *Zamites*, *Ptilophyllum*, *Pterophyllum* y *Williamsonia* se presentan tanto en la Cuenca Otlaltepec como en el Terreno Mixteco de Oaxaca. *Ptilophyllum acutifolium*, *Sphenopteris goeppertii*, *Williamsonia netzahualcoyotlii* y *W. huitzilopochtlii*, *Zamites oaxacensis*, *Z. tribulosus*, *Z. lucerensis*, *Z. feneonis* son reportadas en ambas regiones. Las floras de Puebla y de la Cuenca Otlaltepec comparten los géneros *Zamites*, *Ptilophyllum* y *Williamsonia* y en particular las especies *Zamites feneonis*, *Ptilophyllum acutifolium* y *Williamsonia netzahualcoyotlii*.

Los géneros *Taeniopteris* Brongniart, *Otozamites* Braun, *Cycadolepis* Saporta, *Perezlaria* Delevoryas & Gould, *Noeggerathiopsis* Feistmantel, *Araucarioxylon* (?) Kraus y *Mexiglossa* Delevoryas & Pearson, específicamente *Taeniopteris oaxacensis* Pearson & Delevoryas, *Otozamites hespera* Wieland, *Otozamites mandelslohi* (Kurr) Brongniart, *Cycadolepis mexicana* Wieland, *Perezlaria oaxacensis* Delevoryas & Gould, *Araucarioxylon mexicana* (?) Wieland, *Mexiglossa varia* Delevoryas & Person están presentes en Oaxaca pero no se han reportado en la Cuenca Otlaltepec.

Existen especies como *Equisetum rajmahalensis* Oldham y Morris, *Pterophyllum spinosum*, *Pterophyllum* sp. A, *Zamites diquiyui* Person & Delevoryas, *Williamsonia oaxacensis* Delevoryas

& Gould, *Williamsonia cuauthemoci* Wieland, *Williamsonia nathorstii* Wieland y *Williamsonia diquiyui* Delevoryas & Gould, que tampoco son compartidas entre estas dos zonas.

Los géneros *Alethopteris* Sternberg, *Sagenopteris* Presl, *Taeniopteris* Brongniart, *Nilssonia* Brongniart y *Otozamites* y sus especies *Alethopteris branneri* White, *Nilssonia pterophylloides* Nathorst, *Otozamites hespera* y *O. obtusus* (Lindley & Hutton) Brongniart, así como *Sagenopteris goeppertiana* Zigno y *Taeniopteris orovillensis* Fontaine, han sido reportados en Puebla pero no se han encontrado en Cuenca Otlaltepec. Las especies *Pterophyllum nathorstii* Schenk, *Ptilophyllum cutchense* Morris, *P. pulcherrium* Wieland y *Zamites truncatus* Zeiller tampoco son compartidas entre la Cuenca Otlaltepec y otras localidades de Puebla.

Algunos elementos como *Equisetites*, Sternberg, *Otozamites* y *Noeggerathiopsis* Feistmantel requieren ser analizados aún. Harris (1961) argumentando que no existen diferencias morfológicas suficientes para tratar a *Equisetites* de manera independiente a *Equisetum*, propuso que el material anteriormente considerado dentro de *Equisetites*, debe ser transferido a *Equisetum*; de esta manera el género estaría presente en las otras localidades de Puebla.

Se recomienda que el nombre *Otozamites reglei* (Brongniart) Saporta no sea utilizado al menos en los especímenes mexicanos, porque las bases de las pinnas no son típicas del género; dependiendo del material podría ser asignado a *Zamites lucerensis* o a *Ptilophyllum reglei*. La problemática evidente en este tipo de fronda es abordada con anterioridad en este trabajo.

Finalmente *Noeggerathiopsis hislopii* (Bunbury) Feistmantel, descrita en el trabajo de Person y Delevoryas (1982), probablemente corresponda a hojas afines al género *Heidiphyllum* considerando que en ese trabajo no se describe con exactitud la altura en donde se dicotomizan las venas.

Los géneros *Equisetum*, *Zamites*, *Petrophyllum*, *Ptilophyllum* y *Williamsonia* están presentes en las tres zonas (Oaxaca, Puebla y la Cuenca Otlaltepec) y sus especies son *Zamites feneonis* Brongniart, *Ptilophyllum acutifolium* Morris y *Williamsonia netzahualcoyotlii* Wieland. *Zamites feneonis* es la más abundante en la Cuenca Otlaltepec, por lo que probablemente fue el elemento más dominante en la región. Por otro lado todos los especímenes de *Ptilophyllum acutifolium* están mal preservados, por lo que aún está en duda su afinidad botánica. Sin embargo, es posible que su distribución geográfica también haya sido muy amplia. Finalmente *Williamsonia netzahualcoyotlii* está representada solamente por un espécimen en la Cuenca Otlaltepec, probablemente la planta que portaba estos conos ovulados no era un elemento dominante de la flora de la Cuenca.

Los géneros compartidos entre las floras pero con elementos particulares son *Pterophyllum* y *Williamsonia*. *Pterophyllum* sp. 1 y *Pterophyllum* sp. 2 difieren morfológicamente de las encontradas en Oaxaca y Puebla. Un probable registro en México de *Williamsonia gigas* del Jurásico Yorkshire está en la Cuenca Otlaltepec y también se encuentra una *Williamsonia* joven (*Williamsonia* sp.). Los elementos exclusivos de la Cuenca Otlaltepec son *Ginkgoites obovata*, un cono femenino con afinidad a *Abies*, *Brachyphyllum* sp. 1, *Brachyphyllum* sp. 2 y *Platycladium* sp. y los conos polínicos de coníferas *Masculostrobus* sp. 1 y *Masculostrobus* sp. 2.

El número de especies compartidas entre la flora de la Cuenca Otlaltepec con las floras de Oaxaca y Puebla es grande. Generalmente estas especies están en los mismos géneros (*e.g.* *Zamites*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum* y *Williamsonia*) y están presentes en las tres zonas. Sin embargo, la ausencia de géneros como *Otozamites*, *Sagenopteris* y *Pseudecten* en la flora de la Cuenca Otlaltepec puede indicar una diferenciación florística en la región. Esta idea se ve reforzada por la presencia de elementos únicos de Ginkgoales y de coníferas en la flora de la Cuenca Otlaltepec.

La evidencia indica que las floras de Oaxaca (Wieland 1914-1916; Person y Delevoryas, 1982; Silva-Pineda, 1978) y Puebla (Silva-Pineda, 1969; 1978) son más afines entre sí. La flora de la Cuenca Otlaltepec presenta elementos únicos que sugieren una cierta diferenciación de las demás. Una hipótesis para explicar esta diferenciación florística entre la Cuenca de Otlaltepec y otras cuencas del Jurásico Medio de México es que durante el Jurásico Medio el tronco de Totoltepec estaba alzado (Martini *et al.*, 2016), debido a que los sedimentos depositados en la Cuenca Otlaltepec provenían de este lugar. Esta diferenciación altitudinal podría representar una barrera geográfica entre la Cuenca de Otlaltepec y las otras cuencas jurásicas de la región. La diferencia altitudinal pudo ser un factor que propició la presencia de coníferas en la región. Un ejemplo que apoyaría esta idea es que en la actualidad en los bosques tropicales y subtropicales de coníferas de América del sur Podocarpaceae tiene una amplia distribución (Veblen *et al.*, 2005). En los bosques húmedos de montaña de Perú, en altitudes de entre 1500-3500 metros sobre el nivel del mar se pueden encontrar a especies como *Podocarpus oleifolius* D. Don ex Lamb., *Prumnopitys montana* (Humb. & Bonl. Ex Wild) de Laub. y *Retrophyllum rospigliosii* (Plig.) C.N. Page) (Young, 1992; Veblen *et al.*, 2005).

Dado que (1) el Jurásico se caracterizaba por ser cálido (Sellwood y Valdes, 2008) y (2) la altura del tronco de Totoltepec era mayor a la de la Cuenca Otlaltepec (Martini *et al.*, 2016), entonces estos serían los factores involucrados en las condiciones ambientales para el establecimiento de coníferas con morfología similar a las Podocarpaceas actuales (*e.g.* *Brachyphyllum* sp. 1) en la Cuenca Otlaltepec.

Tabla 8. Comparación de las Floras del Jurásico Medio del sur de México con la de la localidad de Santo Domingo Tianguistengo (Cuenca Otlaltepec).

	Oaxaca	Puebla	Santo Domingo Tianguistengo
<i>Equisetum rajmahalensis</i>	X		
<i>Equisetites</i> sp. cf. <i>E. ferganensis</i>		X	
<i>Equisetum</i> sp.			X
<i>Sphenopteris goepertii</i>	X		X
<i>Alethopteris branneri</i>		X	
<i>Sagenopteris geoppertiana</i>		X	
<i>Sagenopteris</i> sp.		X	
<i>Taeniopteris orovillensis</i>		X	
<i>Taeniopteris oaxacensis</i>	X		
<i>Nilssonia pterophylloides</i>		X	
<i>Nilssonia macrophylla</i>	X		
<i>Zamites oaxacensis</i>	X		X
<i>Zamites tribulosus</i>	X		X
<i>Zamites lucerensis</i>	X		X
<i>Zamites diquiyui</i>	X		
<i>Zamites feneonis</i>	X	X	X
<i>Zamites truncates</i>		X	
<i>Otozamites hespera</i>	X	X	
<i>Otozamites mandelslohi</i>	X		
<i>Otozamites reglei</i>		X	
<i>Otozamites obtusus</i>		X	
<i>Pterophyllum spinosum</i>	X		
<i>Pterophyllum</i> sp. A.	X		
<i>Pterophyllum nathorsti</i>		X	
<i>Pterophyllum</i> cf. <i>P. munsteri</i>	X		
<i>Pterophyllum</i> sp. 1			X
<i>Pterophyllum</i> sp. 2			X
<i>Anomozamites</i> sp.	X		
<i>Anomozamites</i> sp.	X		
<i>Ptilophyllum acutifolium</i>	X	X	X
<i>Ptilophyllum</i> sp. A	X		
<i>Ptilophyllum cutchense</i>		X	
<i>Ptilophyllum pulcherrium</i>		X	
cf. <i>Pseudoctenis</i> sp.	X		
<i>Cycadolepis mexicana</i>	X		
<i>Williamsonia netzahualcoyotlii</i>	X	X	X
<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	X		X
<i>Williamsonia oaxacensis</i>	X		
<i>Williamsonia cuauthemoci</i>	X		
<i>Williamsonia nathorstii</i>	X		
<i>Williamsonia diquiyui</i>	X		
aff. <i>Williamsonia gigas</i>			X
<i>Williamsonia</i> sp.			X
<i>Ginkgoites obovata</i>			X
<i>Perezlaria oaxacensis</i>	X		
<i>Noeggerathopsis hislopii</i>	X		
<i>Pelourdia</i> sp.	X		
<i>Araucarioxylon mexicana</i> (?)	X		
<i>Heidiphyllum</i> sp.			X
<i>Brachyphyllum</i> sp.1			X
<i>Brachyphyllum</i> sp. 2			X
<i>Platycladium</i> sp.			X
aff. <i>Abies</i> sp.			X
<i>Masculostrobus</i> sp.1			X
<i>Masculostrobus</i> sp.2			X
<i>Mexiglossa varia</i>	X		

6.3. Comparación con otras floras del mundo

Vakhrameev (1991) separó a las floras del Jurásico en tres regiones principales: Región de América del Norte, Región Ecuatorial y Región Austral. El Jurásico Temprano y Medio lo subdividió en dos principales regiones: La región de Siberia y la región Euro-Siniánica. Sin embargo, las clasificaciones propuestas por Vakhrameev se basan principalmente en la presencia-ausencia de unos cuantos taxa. Para tratar tener una visión más amplia de comparación, se utilizó un análisis de distancias euclidianas para comparar floras del mundo y la flora de la Cuenca Otlaltepec. Es importante resaltar que una limitante de este enfoque es la comparación de floras de distintas épocas con diferentes ambientes de depósito, lo cual tiene un efecto directo en los grupos de plantas que habitaron en cada lugar durante un tiempo determinado. Sin embargo, la regionalización espacio-temporal ya propuesta por Vakhrameev sirve como una guía para poder entender la composición florística durante el Jurásico y dónde se encuentra la flora de la Cuenca Otlaltepec en estas regiones.

El análisis de distancias euclidianas evalúa la distancia entre dos elementos, que será mayor si el valor de distancia es alto y entre menor sea el valor de distancia, los elementos comparados serán más parecidos (Rubalcava-Knoth, 2019). En este trabajo, la distancia entre dos localidades será el resultado de número de géneros compartidos y del número de géneros no compartidos. En la [Figura 7](#) se muestra el dendograma de distancias euclidianas de localidades jurásicas resultado de este análisis.

La Región Ecuatorial está compuesta por localidades ubicadas en México, Cuba, Colombia, Brasil, la parte Norte de África e Israel (Vakhrameev, 1991). Las floras de esta región que se recuperan en el análisis de distancias euclidianas son la de la formación Techout en el sureste de Túnez (Barale *et al.*, 2000), la Cuenca de Mourzouk, Libia (Lejal-Nicol y Klitzch, 1975), Tecomatlán, Puebla (Silva-Pineda, 1969), Cualac, Guerrero (Silva-Pineda y González-Gallardo, 1988), Texcalpa, Puebla (Silva-Pineda, 1978), Ayuquila, Oaxaca (Silva-Pineda, 1978), Francisco Morazán, Honduras (Delevoryas y Srivastava, 1981) y San Cayetano, Cuba (Areces-Mallea, 1991), dando soporte a la Región Ecuatorial propuesta por Vakhrameev. Sin embargo, el grado de similitud de la flora de la Cuenca Otlaltepec con floras de la Región Ecuatorial es bajo.

La Región Austral estuvo situada en Gondwana y está compuesta principalmente por las floras de Argentina, Chile, la parte sur de África, India, Australia y Nueva Zelanda (Vakhrameev, 1991). En el análisis alguna floras de Argentina como la flora de Neuquén (Baldoni, 1981), Santa Cruz (Menéndez, 1966; Baldoni, 1981) y Chubut (Baldoni 1981) son similares a floras de *Hope Bay* y *Botany Bay* de la Antártida (Rees y Cleal, 2004; Birkenmajer y Ociepa, 2008). Las floras Australianas de Walloon Coal Measures (McLoughlin y Drinnan, 1995) y de la Cuenca Clarence-Moreton (Jasson *et al.*, 2008), así como la de Nueva Zelanda (Thorn, 2001) no son tan similares a las floras de la Región Austral, probablemente porque el número de especies descritas en esos trabajos son menores a las de *Hope Bay* y *Botany Bay*. La flora de la Cuenca Otlaltepec tiene una similitud cercana a las primeras floras de la región austral.

La Región Siberiana abarcó los Montes Urales (excepto en su parte sur), Kazakhstan, Siberia, Mongolia, y la parte oeste, noreste y norte de China (Vakhrameev, 1991). También abarcó la parte noreste de los países europeos que constituían la ex Unión Soviética y posiblemente la parte norte de Escandinavia (Vakhrameev, 1991). Las floras de la Región Siberiana (Vakhrameev, 1991; Krassilov y Bugdaeva, 1988), del Sur de Mongolia (Kostina y Herman, 2013) y de Xinjian, China (Sun *et al.*, 2010) se agrupan. Mientras que las floras de Moscú (Gordenko, 2008) y Andøya, Norte de Noruega (Manum *et al.*, 1991) son más similares entre sí, pero no son tan similares a otras floras de la Región Siberiana. La flora de la Cuenca Otlaltepec es más parecida a las floras de Moscú y Andøya.

La región Euro-Siniánica es una región que se extiende desde la parte oeste de Europa, pasa por la parte sur de Europa, llega a la parte central de Asia, se extiende hasta la parte sur de China y sube por la costa del Océano Pacífico (Vakhrameev, 1991). Esta es la región más grande del Jurásico Medio-Inferior y fue subdividida en tres subregiones: Provincia Europea, Provincia de Asia Central y Provincia del Este de Asia (Vakhrameev, 1991). Las floras de Jura, Francia (Barale, 1981), de las Colinas de Wrack, norte de Yorkshire (Hill *et al.*, 1985) y Oxfordshire (Cleal y Rees, 2003) del Reino Unido, de Sardinia, Italia (Scanu *et al.*, 2003) y Grohec Clays, Polonia (Jarzynka y Pacynna, 2015; Jarzynka, 2016) son similares entre sí, dando soporte a la subregión Europea propuesta por Vakhrameev (1991). Las floras de Utano, Japón (Kimura *et al.*, 1986) y Oaxaca, México (Person y Delevoryas, 1982) son más similares a las floras de la Provincia Europea que a las floras geográficamente más cercanas a estas. Otras floras de la Región Euro-Siniánica como la de Alborz, Irán (Vaez-Jacadi, 2011) y Kaizara, Japón (Yamada y Uemura, 2008) no se agrupan con otras floras de la Provincia Euro-Siniánica.

En el análisis de distancias euclidianas se observan tres patrones principales: (1) Varias de las regiones propuestas por Vakhrameev (1991) son similares a las obtenidas por el análisis (*e.g.* la Región Ecuatorial, parte de la Región Austral y la Provincia Europea de la Región Euro-Siniánica), pero otras regiones llegan a disgregarse en el análisis de distancias euclidianas (*e.g.* la Región siberiana); (2) la Cuenca Otlaltepec tiene una similitud mayor con floras de latitudes más altas como las de Rusia o Noruega para el Hemisferio norte o a las floras de la Región Austral para el Hemisferio sur, y (3) el resultado de este análisis refleja que la flora de la Cuenca Otlaltepec tiene una baja similitud con otras floras de la Región Ecuatorial, donde se encuentran varias floras del Jurásico Medio de México.

Los géneros compartidos entre la flora de la Cuenca Otlaltepec y la de Moscú son *Sphenopteris*, *Ptilophyllum*, *Williamsonia* y *Brachyphyllum*. En la flora de Andøya está presente el género *Ginkgo* que es muy similar a *Ginkgoites* encontrado en la Cuenca Otlaltepec. Los géneros compartidos entre las floras de la Región Austral pueden verse en la [Tabla 9](#). El género *Brachyphyllum* está presente en todas las floras de la Región Austral y en la Flora de la Cuenca Otlaltepec. Además entre las floras de esta región y la flora de la Cuenca Otlaltepec se comparten géneros como *Equisetum*, *Sphenopteris*, *Zamites*, *Ptilophyllum*, *Williamsonia* y *Masculostrobus*.

La ausencia de géneros como *Brachyphyllum*, *Masculostrobos* y *Ginkgoites* en otras floras mexicanas de la Región Ecuatorial podría explicar la baja similitud que tienen con la flora de la Cuenca Otlaltepec. Un resultado similar es visto en el Río Ñumi (Velazco de León *et al.*, 2015; Lozano-Carmona y Velasco de León, 2016), por presentar *Ginkgoidium*, situándola no cerca de las otras floras mexicanas de la Región Ecuatorial. Esto nos sugiere que la composición florística de la Región Ecuatorial en México no es tan homogénea como se pensaba con anterioridad.

Tabla 9. Géneros compartidos entre las floras de la Región Austral y la Cuenca Otlaltepec.

	Santa Cruz	Nequén	Chubut	Hope Bay	Hope Bay y Botany Bay	Cuenca Otlaltepec
<i>Equisetum</i>				X	X	X
<i>Sphenopteris</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Zamites</i>	X		X	X	X	X
<i>Ptilophyllum</i>	X	X				X
<i>Pterophyllum</i>	X					X
<i>Williamsonia</i>	X	X	X			X
<i>Brachyphyllum</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Masculostrobos</i>	X					X
	(Menéndez, 1966; Baldoni, 1981)	(Baldoni, 1981)	(Baldoni, 1981)	(Birkenmajer y Ociepa, 2008)	(Rees y Cleal, 2004)	Este trabajo

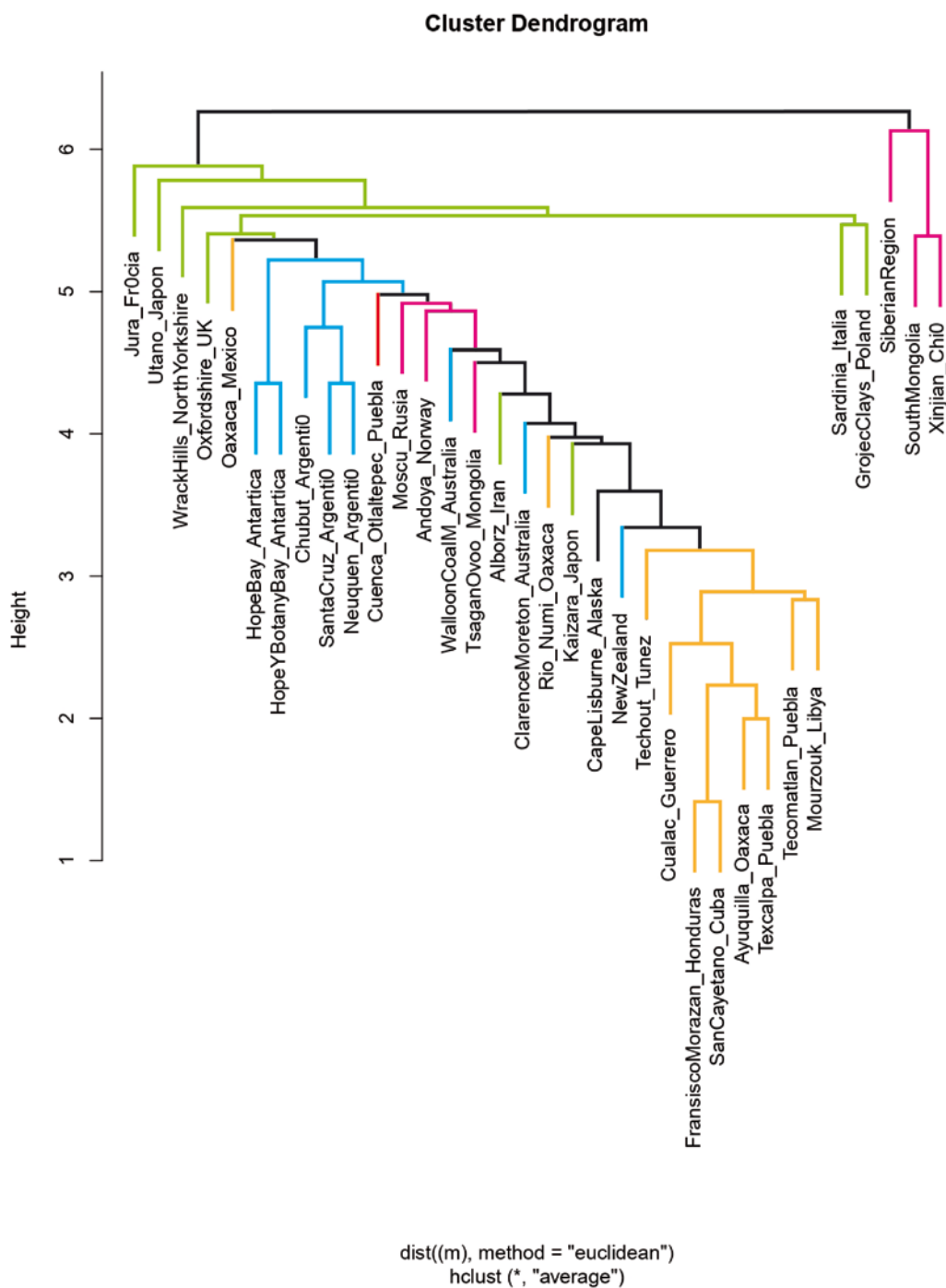


Figura 7. Dendrograma de distancias euclidianas de las localidades del Jurásico en el mundo. De acuerdo con Vakhrameev, (1991): Región Ecuatorial (Amarillo), Región Austral (Azul), Región Siberiana (Rosa), Región Euro-Siniánica (Verde), Cuenca Otlaltepec (Rojo).

6.4. Interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas

Los sedimentos de la Formación Otlaltepec muestran una alternancia de conglomerados-areniscas y paleosuelos (Martini et al., 2016). Este juego de litofacies es encontrado actualmente en diques de río, que se rompen durante las etapas de crecida y son expuestos a condiciones sub-aéreas en etapas de sequía, favoreciendo la pedogénesis y el desarrollo de paleosuelos (Farrel, 1987; Miall, 2006; Reading, 2009). Estos ambientes sedimentarios son típicos de las llanuras de inundación que bordean grandes sistemas fluviales y donde la depositación de sedimentos ocurre de manera temporal durante los eventos de crecida de los ríos que en ella escurren (Ramírez-Calderón, 2015).

La creación de los abanicos en la llanura de inundación aledaña se da durante la ruptura de los diques del río cuando hay un aumento en la energía. Al término de cada evento de inundación la energía disminuye y con eso la corriente del río. Posteriormente la parte expuesta de la llanura de inundación interactúa con los procesos atmosféricos y biológicos hasta el siguiente periodo de llenado (Ramírez-Calderón, 2015). Es durante estos periodos de baja energía en los cuales la flora pudo desarrollarse y durante los periodos con una mayor energía las plantas tienen más posibilidades de fosilizarse, dada la cantidad de sedimento depositado.

Las plantas fósiles son encontradas en dos tipos de litofacies: (1) estratos tabulares de arenisca fina, limolita y lutita y (2) estratos de arenisca de grano fino a grueso (Tabla 10). Las hojas de los fósiles muestran relativamente poca fragmentación, independientemente del tipo de litofacies en el que se encuentra, sugiriendo que las plantas crecían cerca del sitio de depósito. Los equisetos y helechos se han encontrado solamente en los estratos tabulares de arenisca fina, limolita y lutita. Los equisetos no son abundantes en la flora por lo que un ambiente pantanoso, un ambiente común para los equisetos del Mesozoico, es descartable (Cleal y Rees, 2003). Sin embargo, la abundancia de helechos y la presencia de equisetos señalan un ambiente con humedad constante ya que estos grupos son muy dependientes de condiciones húmedas para su reproducción (Mehlqvist *et al.*, 2009; Pott y McLoughlin, 2011).

Los restos de las Bennettiales son encontrados en los estratos tabulares anteriores, pero también son encontrados en los estratos de arenisca de grano fino a grueso. Las hojas de este grupo de plantas tienen poca fragmentación lo cual nos indica que el material es para-autóctono de la cuenca. Las Bennettiales han sido referidas por tener cutículas muy gruesas, con estomas en criptas rodeados de papilas, que generalmente se han considerado como características xeromórficas que surgieron como adaptaciones a sequías (Pott y McLoughlin, 2011). Sin embargo, se ha reconocido que las preferencias ambientales de la mayoría de las bennettiales aún no es clara (Pott y McLoughlin, 2009) e incluso se sugiere que algunas especies de bennettiales favorecieron ambientes húmedos (Pott *et al.*, 2008). Los Ginkgoales han sido encontrados solamente en los estratos tabulares de arenisca fina, limolita y lutita.

Las coníferas están representadas en ambos tipos de litofacies pero solamente se han encontrado los conos polínicos en los estratos de arena fina, limolita y lutita y los conos ovulados en los estratos de arenisca de grano fino a grueso. Las ramas se han encontrado en ambas

litofacies y las hojas del género *Heidiphyllum* exclusivamente en el segundo. Ésto nos habla que la distribución de las coníferas era constante en la cuenca, aunque no hayan sido un elemento dominante. La presencia de coníferas con hojas escuamiformes adpresas en helicoidalmente en la rama también puede sugerir condiciones de sequía, pero cuando las hojas muestran una aparente ausencia de cutículas gruesas (como en el material investigado) esto se vuelve dudoso (Pott y McLoughlin, 2011). La presencia de hojas con gran área foliar, como las del género *Heidiphyllum* o *Ginkgoites*, contrastarían con la interpretación de un ambiente de sequía.

El ambiente de depósito de la Formación Otlaltepec debió desarrollarse bajo condiciones climáticas húmedas y cálidas, como lo demuestra la gran abundancia de cuarzoarenitas (Martini *et al.*, 2016). El enriquecimiento de cuarzo en las areniscas se debe a que este es el mineral más resistente a la meteorización (Weltje *et al.*, 1998). Por lo que los demás minerales se perdieron debido a que las tasas de meteorización más altas ocurren cuando hay temperaturas más altas, que junto con la presencia de agua catalizan las reacciones químicas y el agua permite un transporte de electrones. Esta hipótesis se refuerza con la presencia de paleosuelos con colores azules a violetas, típicos de climas húmedos (Mack *et al.*, 1993).

El Jurásico está caracterizado por un clima con condiciones de tipo “invernadero”, sin cobertura de hielo polar y gradientes de temperatura latitudinales bajos (Scotese *et al.*, 1999; Rees *et al.*, 2000). En Rees *et al.*, (2000) se propuso cinco tipos de “biomas vegetales” para el Jurásico: Templado frío (>60°), templado cálido (40°-60°), temporalmente seco, de invierno húmedo (30°-40°±), desierto (20°-30°±) y temporalmente seco, de verano húmedo o subtropical (0°- 20° o 30°). De acuerdo con esta interpretación (Ver figura 7B de ese trabajo) las floras del Jurásico Medio de México corresponderían a la zona subtropical con veranos húmedos.

La zona en cuestión se caracteriza por presentar elementos micrófilos, que están representados en ese estudio por los géneros *Zamites*, *Otozamites*, *Ptilophyllum*, *Brachyphyllum* y *Pagiophyllum*. Estos géneros, a excepción de *Pagiophyllum* están presentes en las floras del Jurásico Medio de Oaxaca principalmente y en la Cuenca Otlaltepec. Elementos “macrófilos” como *Podozamites*, *Ginkgo*, *Baieria*, *Sphenobaieria* y *Desmiophyllum* son característicos de la zona templada fría. Sin embargo, la presencia de *Ginkgoites obovata* (una hoja similar al género *Ginkgo*) y de *Heidiphyllum* (una hoja similar al género *Desmiophyllum*) en la Cuenca Otlaltepec contrastan con el modelo propuesto por Rees *et al.*, (2000), porque este tipo de morfologías son esperadas en latitudes más boreales.

Tabla 8. Relación de tipo de plantas fósiles con las litofacies donde son encontradas.

	Estratos tabulares de arenisca fina, limolita y lutita	Estratos de arenisca de grano fino a grueso
Equisetales	X	
Helechos (Polypodiidae)	X	
Bennettitales	X	X
Ginkgoales	X	
Coniferales	X	X

7. Conclusiones

La flora de la Cuenca Otlaltepec es una flora del Jurásico Medio con un buen grado de preservación, con al menos 31 taxa repartidos en 17 géneros (Ilustración 6). En el tramo muestreado que contiene plantas del área de estudio, las Bennettitales son el grupo dominante en la flora por su diversidad (16 taxa) y su abundancia en la localidad. Los helechos (5 taxa) son el segundo grupo más abundante en la flora. Las coníferas (8 taxa) presentan un número menor de abundancia en la flora.

Con base en el análisis de distancias euclidianas, la flora tiene una similitud baja a nivel genérico con otras floras del Jurásico Medio de México. La presencia de géneros como *Brachyphyllum*, *Podocarpites*, *Masculostrobus* y *Platycladium* contrasta con la aparente falta de coníferas en otras floras mexicanas. La presencia de un posible cono de Pinaceae, es otro elemento distintivo de la flora de la Cuenca Otlaltepec. Una posible explicación para estos cambios florísticos es la diferencia altitudinal del Tronco de Totoltepec.

Los Equisetales, Bennettitales y helechos, indican que la flora se desarrolló en un ambiente húmedo de clima tropical. Esta idea es apoyada por el enriquecimiento de cuarzo en las areniscas y la presencia de paleosuelos de colores azules a violetas. Sin embargo, los géneros *Heidiphyllum* y *Ginkgoites* contrastan con los modelos paleoclimáticos para esta región del mundo por estar comúnmente en latitudes más altas (Rees *et al.*, 2000; Vakhrameev, 1991).

La composición vegetal de la Cuenca Otlaltepec del Jurásico Medio de México parece representar una región eco típica en la que elementos de distintas zonas geográficas coinciden y diversifican al paso de la evolución del *Rift* que genera diferentes tipos de orografía, impulsando la diversidad vegetal. Esta comunidad en la Cuenca Otlaltepec ofrece elementos importantes para poder entender la distribución de las plantas en México en un contexto más amplio.



Ilustración 6. Reconstrucción de la Cuenca Otlaltepec durante el Jurásico Medio. Se puede observar una cuenca asociada al Rifting de Pangea. Se observan los grupos encontrados en del registro fósil de la Formación Otlaltepec como Equisetos, Helechos, Bennettitales, Ginkgos, y Coníferas. (Ilustración de Aldo Domínguez de la Torre, 2019).

8. Referencias

Allenbach, R. y Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. 1997. On a small flora with Araucariaceous conifers from the Röschenz Beds of Court, Jura Mountains, Switzerland. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 90: 571-579.

Anderson, H.M. 1978. *Podozamites* and associated cones and scales from the Upper Triassic Molteno Formation, Karoo Basin, South Africa. *Palaeontologica africana*, 21: 57-77.

Arambarri-Reyna G. y Silva-Pineda, A. 1987. Flora fósil de la región de Yucuquimi, Oaxaca (Formación Rosario). *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1(1): 55-74.

Archangelsky, S. 1968. On the genus *Tomaxellia* (Coniferae) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina) and its male and female cones. *The Journal of the Linnean Society (Botany)*, 61: 153-165.

Areces-Mallea, A. E. 1991. Consideraciones paleobiogeográficas sobre la presencia de *Piazopteris branneri* (Pterophyta) en el Jurásico de Cuba. *Revista Española de Paleontología*, 6(2): 126-134.

Baldoni, A. 1981. Taofloras jurásicas y eocretácicas de América del sur. En: W. Volkheimer, E.A. Musaccio (Eds.), *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur (Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico)*, Volumen 2: 359-91.

Barale, G. 1981. La paléoflore Jurassique du Jura Français: Étude systématique, aspects stratigraphiques et Paléoécologiques. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 81: 467 p. y 66 láminas.

Barale, G., Ouaja, M. y Philippe, M. 2000. Une flore bathonienne dans la formation Techout du Sud-Est tunisien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 11: 681-697.

Barale, G. y Ouaja, M. 2002. La biodiversité végétale des gisements d'âge Jurassique supérieur-Cétacé inférieur de Merbah El Asfer (Sud-Tunisien). *Cretaceous Research*, 23: 707-737.

Bardet, N., Godefroit, P. y Sciau, J. 1999. A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Jurassic of southern France. *Palaeontology*, 42: 927-952.

Barnard, P.D.W. y Miller, J.C. 1976. Flora of the Shemshak Formation (Elburz, Iran). Part 3. Middle Jurassic (Dogger) plants from Kutumbargah Vasek Gah and Imam Manak. *Palaeontographica* 155B: 31-117.

Beutel, E.K., Nomade, S., Fronabarger, A.K., y Renne, P.R. 2005. Pangea's complex breakup: A new rapidly changing stress field model. *Earth and Planetary Science Letters*, 236: 471-485.

Birkenmajer, K. y Ociepa, A.M. 2008. Plant-bearing strata at Hope Bay, Antarctic Peninsula (West-Antarctica): geology and fossil-plant description. *Studia Geologica Polonica*, 128: 5-96.

Braun, C.F. 1843. Beiträge zur Urgeschichte der Pflanzen. In: Münster, G. (Ed.), *Beiträge zur Petrefactenkunde*. 6:1-33.

Brown, D.S. 1981. The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, 35: 253-347.

Brusatte, S.L., Nesbitt, S. J., Irmis, R.B., Butler, R.J., Benton, M.J. y Norell, M.A. 2010. The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews*, 101: 68-100.

Campos-Madriral, E., Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C., y Silva-Romo, G. 2013. Sedimentología, Reconstrucción paleoambiental y significado tectónico de las sucesiones clásticas del Jurásico Medio en el área de Texcalapa, Puebla, Huajuapán de León, Oaxaca: Revisión de las formaciones Ayuquila y Tecmazúchil. *Revista Mexicana de las Ciencias Geológicas*, 30(1): 24-50.

Chaloner, W.G. y Lorch, J. 1960. An opposite-leaved conifer from the Jurassic of Israel. *Palaeontology*, 2: 236-242.

Cleal, C.J. y Rees, P.M. 2003. The Middle Jurassic flora from Stonesfield, Oxfordshire, UK. *Palaeontology*, 46: 793-801.

DeConto, R.M., Brady, E.C., Bergengren, J. y Hay W.W. 2000. Late Cretaceous climate vegetation and ocean interactions. In: B.T. Huber, K.G. MacLeod, S.T. Wing (Eds.), *Warm Climates in Earth History*. Cambridge University Press, Cambridge: 275-296.

Delevoryas, T. y Gould, R. E. 1971. An unusual fossil fructification from the Jurassic of Oaxaca, México. *American Journal of Botany*, 58(7): 616-620.

Delevoryas, T. y Gould, R. E. (1973). Investigations of North America cycadeoids, Williamsonian cones from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *Review of Paleobotany and Palynology*, 15: 27-42.

Delevoryas, T. y Person, C. P. 1975. *Mexiglossa varia* gen. et sp. nov., a new genus of glossopteroid leaves from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *Palaeontographica Abteilung B.*, 154: 114-120.

Delevoryas, T. y Srivastava, S.C. 1981. Jurassic plants from the Department of Francisco Morazán, Central Honduras. *Review of Paleobotany and Palynology*, 34: 345-357.

Doyle, P. 1987. Lower Jurassic –Lower Cretaceous belemnite biogeography and development of the Mesozoic Boreal realm. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 61: 237-254.

Eckenwalder, J.E. 2009. Conifers of the world, the complete reference. *Timber Press*, London, UK, 720 p.

Edmunds, M., Whicher, J., Langham, P. y Chandler, R.B. 2016. A systematic account of the ammonite faunas of the Obtusum Zone (Sinemurian Stage, Lower Jurassic) from Marston Magna, Somerst, UK. *Proceedings of the Geologists' Association*, 127: 146-171.

Elías-Herrera, M., Ortega-Gutierrez, F., Sánchez-Zavala, J.L., Macías-Romo, C., Ortega-Rivera, A., y Iriando, A. 2005. La falla de Caltepec: Raíces expuestas de una frontera tectónica de larga entre dos

terrenos continentales del sur de México: Grandes fronteras tectónicas de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, Volumen conmemorativo del Centenario*, 57: 83-109.

Farrell, K.M. 1987. Sedimentology and facies architecture of overbank deposits of the Mississippi River, False River region, Louisiana. En: Ethridge, F.G., *et al.*, eds. Recent Developments in Fluvial Sedimentology: *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication 39*: 111–120.

Farjon, A. 2005. A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys. Royal Botanical Gardens, Kew, UK, 643 p.

Feistmantel, O. 1879. The fossil flora of the Lower Godwanas-1. The flora of the Talchir-Karharbari beds. *Memoirs of the Geological Survey of India Palaeontologia Indica*. 12 3(1): 1-4.

Feistmantel, O. 1889. Die Karroo-Formations und die dieselbeunterlagernden Schichten. *Abhandlungen Königen Böhmischen Gesellschaft Wissenschaftlichen Prague*, 7: 1-189.

Florin, R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Überlegungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. *K. svenska Vetenska Akad. Handl*, Stockholm (3), 12 (5): 1-134.

Foster, J.R. y McMullen, S.K. 2016. Paleobiogeographic distribution of Testudinata and neosuchian Crocodyliformes in the Morrison Formation (Upper Jurassic) of North America: Evidence of habitat zonation?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 468: 208, 215.

Frenquelli, J. 1937. La flórmula jurásica de Paso Flores en el Neuquén. *Revista del Museo de la Plata, Paleontología*, 1: 67-108.

Gardner, J. S. 1883-1886. A monograph of the British Eocene Flora, Vol. II, Gymnospermae. *The Palaeontographical Society*, London.

Gerwert-Navarro, M. 2016. Estudio palinológico de la sucesión continental del Mesozoico en Santo Domingo Tianguistengo. *Tesis de Licenciatura, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad de Sonora*, 148 p.

Golonka, J. 2002. Plate-tectonic Maps of the Phanerozoic. In: W. Kiessling, E. Flügel, J. Golonka, (Eds.), *Phanerozoic Reef Patterns*. SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication, 72: 21–75.

Golonka, J. 2007. Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 244: 297-307.

Golonka, J., Edrich, M.E., Ford, D.W., Pauken, R.B., Bocharova, N.Y., y Scotese, C.R. (1996). Jurassic paleogeographic maps of the world. In: M. Morales (Ed.), *The Continental Jurassic*. Museum of Northern Arizona Bulletin, 60: 1-5.

Golonka, J. y Bocharova, N.Y. 2000. Hot spot activity and the break-up of Pangea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161: 49–69.

- Golonka, J., y Ford, D.W. 2000. Pangean (Late Carboniferous–Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161: 1–34.
- Gordenko, N.V. Middle Jurassic Flora of the Peski Locality (Moscow Region): Systematics, Palaeoecology, and Phytogeography. *Palaeontological Journal*, 42(12): 1285-1382.
- Grauvogel-Stamm, L. y Schaarschmidt, F. 1979. Zur Morphologie un Taxonomie von *Masculostrobus* Seward und andere Formgattungen peltater männlicher Koniferblüten. *Senckenbergiana Lethaea*, 60: 1-37.
- Hallam, A. 2001. A review of the broad pattern of Jurassic sea-level changes and their possible causes in the light of current knowledge. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 167: 23–37.
- Harris, T.M. 1935. *The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, Part 4 Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications*. C.A. Reitzels Forlag, København, 176 pp.
- Harris, T.M. 1961. The Yorkshire Flora I Thallophyta-Pteridophyta. *London Trustees of the British Museum (Natural History)*, 1-205 pp.
- Harris, T.M. 1969. The Yorkshire Flora III Bennettiales. *London Trustees of the British Museum (Natural History)*, 220 pp.
- Harris, T.M. 1969b. Naming a fossil conifer. *J. Sen Memorial Volume*, Calcutta, 243-252 p.
- Harris, T.M. y Millington, W. 1974. The Yorkshire Flora IV Ginkgoales. *London Trustees of the British Museum (Natural History)*, 1-76 pp.
- Harris, T.M. 1979. The Yorkshire Flora V Coniferales. *London Trustees of the British Museum (Natural History)*, 1-167 pp.
- Helbig, M., Keppie, J. D., Murphy, J.B., y Solari, L. A. 2012. Exotic rifted passive margin of a back-arc basin of western Pangea: Geochemical evidence from the early Mesozoic Ayú Complex, southern Mexico. *International Geology Review*, 55: 863-881.
- Hill, C.R., Moore, D.T., Greensmith, J.T. y Williams, R. 1985. Palaeobotany and Petrology of a Middle Jurassic ironstone bed at Wrack Hills, North Yorkshire. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 45(4): 277-292.
- Huber, B.T. y Watkins, D.K. 1992. Biogeography of Campanian-Maastrichtian calcareous plankton in the region of the Southern Ocean: paleogeographic and paleoclimatic implications. In: J.P. Kennett y D.A. Warnke (Eds.), *The Antarctic Paleoenvironment: A Perspective on Global Change*. Antarctic Research Series, American Geophysical Union, 56: 31-60.
- Jarzyńska, A. 2016. Fossil Flora of Middle Jurassic Grojec clays (southern Poland) Raciborski's original material reinvestigated and supplemented. II. Pteridophyta. Osmundales. *Acta Palaeobotanica*, 56(2): 183-221.

Jarzynka, A. y Pacyna, G. 2015. Fossil flora of Middle Jurassic Gorjec clays (southern Poland). Raciborski's original material reinvestigated and supplemented. I. Sphenophytes. *Acta Palaeobotanica*, 55(2): 149-181.

Jasson, I.-M., McLoughlin, S., Vajda, V., y Pole, M. 2008. An Early Jurassic flora from the Clarence-Moreton Basin Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 150: 5-21.

Joyce, W.G. 2007. Phylogenetic Relationships of Mesozoic Turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 48: 3-102.

Kerp, H. 1990. The Study of Fossil Gymnosperms by Means of Cuticular Analysis. *Phytodebris*, 548-569.

Kerp, H. 1999. Light microscopy of fossil cuticles. In: T.P. Jones y N.P. Rowe (Eds.), *Fossil plants and spores: modern techniques*. Geological Society London, 52-56.

Kimura, T., Ohana, T., Kurihara, Y. y Komori, K. 1986. Middle Jurassic Utano Flora and its Significance for Biostratigraphy and Palaeophytogeography. *Proceedings of the Japan Academy*, 62B: 341-344.

Kirsch, M., Keppie, D.J., Murphy, B., y Solari, L. 2012. Permian-Carboniferous arc magnetism and basin evolution along the western margin of Pangea: Geochemical and geochronological evidence from eastern Acatlán Complex, southern Mexico. *Geological Society of American Bulletin*, 24: 1607-1628.

Korte, C., Hesselbo, S.P., Ullmann, C.V., Dielt, G., Ruhl, M., Schweigert, G. y Thibault, N. 2015. Jurassic climate mode governed by ocean gateway. *Nature Communications*, 6:10015 doi: 10.1038/ncomms10015.

Kostina, E.I. y Herman, A.B. 2013 The Middle Jurassic flora of South Mongolia: Composition, age and phytogeographic position. *Review of Palaeobotany and Palynology* 193: 82-98.

Kostina, E.I., Herman, A.B. y Kodrul, T.M. 2015. Early Middle Jurassic (possibly Aalenian) Tsagan-Ovoo Flora of Central Mongolia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 220: 44-68.

Krassilov, V.A. y Bugdaeva, E. Gnetalean plants from the Jurassic of Ust-Balej, East Siberia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 53: 359-374.

Kremp, G. O. W. 1967. Catalog of Fossil Spores and Pollen, Vol. 26. *The Pennsylvania State University*, Pennsylvania 115 pp.

Labandeira, C.C. y Sepkoski, J.J. 1993. *Insect Diversity in the Fossil Record*. *Science*, 261: 310-315.

Lawver, L.A. y Gahagan, L.M. 1993. Subduction zones, magmatism, and the breakup of Pangea. In: D.B. Stone, S.K. Runcorn, (Eds.), *Flow and Creep in the Solar System: Observations, Modeling and Theory*. NATO ASI Series C: Mathematical and Physical Sciences, 308: 225-247.

Leinfelder, R.R., Schmid, D.U., Nose, M. y Werner W. 2002. Jurassic reef patterns –the expression of changing globe. In: W. Kiessling, E. Flügel, y J. Golonka (Eds.), *Phanerozoic Reef Patterns*. SEMP (Society for Sedimentary Geology), Special Publication, 72: 465-520.

Lejal-Nicol, A. y Klitzsch, E. 1975. Sur la paléoflore post- carbonifère de la bordure est du Bassin de Mourzouk (Libye). *Geologische Rundschau*, 64(1): 159-174

Lesquereux, S. 1878. On the cordaies and their related generic divisions, in the Carboniferous formation of the United States. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 17: 315-355.

Li, W. B. 1984. Early-Cretaceous spore-pollen assemblages from Jiaohe, Jilin. In: *China Academica Science Philology of Institute of Geology and Paleontology*, No. 19. Beijing: Science Press, 67–142 (En Chino Mandarín).

Lignier, O. 1903. Le fruit du *Williamsonia gigas* Carr. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie*, Caen, 21: 19-56.+

Lignier, O. 1907. Sur un moule litigieux de *Williamsonia gigas* (L. et. H.) Carr. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, Caen, (6)1: 3-13.

Lillegraven, J.A., Kraus, M.J., y Bown, T.M. 1979. *Mesozoic Mammals: The First Two Thirds of Mammalian History*. Berkeley, University of California Press. 311 pp.

Liu, T. S. 1971. A Monography of the Genus *Abies*. Taipei: Department of Forestry College of Agriculture National Taiwan University, 608 pp.

Lozano-Carmona, D. E. y Velasco de León, M P. 2016. Jurassic flora in Southeast Mexico: importance and prospects of recent findings in the Mixteco Terrane. *Paleontología Mexicana*, 5(2): 87-101.

Mack, G.H., James, W.C., Monger, H.C. 1993. Classification of paleosols. *Geological Society of America Bulletin*, 105(2), 129-136.

Manum, S.B., Bose, M.N. y Os Vigran, J. 1991. The Jurassic flora of Andøya, northern Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 68: 233-256.

Martini, M., Ramírez-Calderón, M.G., Solari, L., Villanueva-Amadoz, U., Zepeda-Martínez, M., Ortega-Gutiérrez, F., y Elías-Herrera, M. 2016. Provenance analysis of Jurassic sandstones from the Otlaltepec Basin, southern Mexico: Implications for the reconstructions of Pangea breakup. *Geosphere*, 12(6): 1842-1864.

McLoughlin, S. y Drinnan, A.N. 1995. A Middle Jurassic flora from the Wallon Coal Measures, Mutdapilly, Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum*, 38(1): 257-272.

Mehlqvist, K., Vajda, V. y Larsson, L.M. 2009. A Jurassic (Pliensbachian) flora from Bornholm, Denmark – a study of a historic plant-fossil collection at Lund University, Sweden. *GFF*, 131: 137-146.

- Menéndez, C.A. 1956. Fossil Bennettitales from the Ticó Flora Santa Cruz Province, Argentina. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 12 (1):3-42 y 19 tablas.
- Miall, A.D. 2006, *The Geology of Fluvial Deposits: Sedimentary Facies, Basin Analysis, and Petroleum Geology*. Heidelberg, Germany, Springer, 582 pp.
- Miller, I.M. y Hickey, L.J. 2010. The Fossil Flora of the Winthrop Formation (Albanian-Early Cretaceous) of Washington State, USA. Part II: Pinophytina. *Bulletin of the Peabody of Natural History*, 51(1): 3-96.
- Morales-Toledo, J. 2016. Helechos jurásicos de la localidad de Santo Domingo Tianguistengo, Puebla, México. *Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM*. 69 pp.
- Morán-Zenteno, D.J., Caballero-Miranda, C.I., Silva-Romo, G., Ortega-Guerrero, B., y González-Torres, E. 1993. Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca Terrane, southern Mexico. *Geofísica Internacional*, 32: 453-473.
- Nathorst, A. G. 1886. Om floran i Skånes kolförande bildningar. 1. Floran vid Bjuf. *Sveriges Geologiska Undersökning. Serie C: Avhandlingar och uppsater*. 85-131 pp., pl.-bl. xix-xxvi.
- Nathorst, A.G. 1909. Paläobotanische Mitteilungen, 8. Über *Williamsonia*, *Wielandia*, *Cycadocephalus* und *Weltrichia*. *Kungl Svenska Vetenskapsakad Handl*, 45: 3-37.
- Nathorst, A.G. 1913. How are the names *Williamsonia* and *Wielandiella* to be used? A question of nomenclature. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 35: 361-366.
- Nosova, N., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. y Kiritchkova, A. 2017. New data on the epidermal structure of the leaves of *Podozamites* Braun. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 238: 88-104.
- Ortega-Gutiérrez, F. 1978. Estratigrafía del Complejo Acatlán en la Mixteca Baja, Estados de Puebla-Oaxaca. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, 2: 112-131.
- Ortega-Gutiérrez, F. 1981. Metamorphic belts in southern Mexico and their tectonic significance. *Geofísica Internacional*, 20: 112-131.
- Ortega-Guerrero, F. 1992. Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área Totoltepec-Ixcaquixtla, estados de Puebla y Oaxaca. *Tesis de Maestría, UNAM*. 155 pp.
- Person, C.P. y Delevoryas T. 1982. The Middle Jurassic flora of Oaxaca, Mexico. *Palaeontographica Abteilung B.*, 180: 82-119.
- Pott, C., Krings, M. y Kerp, H. 2008. The Carnian (Late Triassic) flora from Lunz in Lower Austria: Paleocological considerations. *Palaeoworld*: 17: 172-182.
- Pott, C., y McLoughlin, S. 2009. Bennettitalean foliage in Rhaetian-Bajocian (late Triassic-Middle Jurassic) floras of Scania, Sweden. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 158: 117-166.

Pott, C. y McLoughlin, S. 2011. The Rhaetian flora of Rögla, Northern Scania, Sweden. *Palaeontology*, 54 (5): 1025-1051.

Pott, C., Van Konijnenburg-van Citter, J.H.A., Kerp, y H., Krings, M. 2007. Revision of the *Pterophyllum* species (Cycadophytina: Bennettitales) in the Carnian (Late Triassic) flora from Lunz, Lower Austria. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 147: 3-27.

Price, G.D., Valdes, P.J., y Sellwood B.W. 1997. Quantitative palaeoclimate GCM validation: Late Jurassic and mid Cretaceous case studies. *Journal of the Geological Society, London*, 154: 769-772.

Ramírez-Calderón, M.G. 2015. Análisis composicional de las areniscas continentales del jurásico de la Cuenca Otlaltepec (Puebla, Oaxaca). *Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., Tesis de Licenciatura*, 128 pp.

Reading, H.G. 2009. *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy*. Oxford, UK, John Wiley and Sons, 669 pp.

Rees, P.M. 2002. Land plant diversity and the end-Permian mass extinction. *Geology*, 30: 827-830.

Rees, P.M. y Cleal, C.J. 2004. Lower Jurassic floras from Hope Bay and Botany Bay, Antarctica. *The Palaeontological Association*, 85 pp.

Rees, P.M., Ziegler, A.M., y Valdes, P.J. 2000. Jurassic phytogeography and climate: new data and model comparison. En: Huber, B.T., Macleod, K.G., Wing, S.L. (Eds.), *Warm Climates in Earth History*. Cambridge University Press, Cambridge, 297-318 pp.

Rosales I., Quesada, S. y Robles, S. 2004. Paleotemperature variations of Early Jurassic seawater recorded in geochemical trends of belemnites from the Basque-Cantabrian basin, northern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203: 253-275.

Rothwell, G.W., Mapes, G., Stockey, R.A., y Hilton, J. 2012. The seed cone *Eathiestrobus* gen. Nov.: Fossil evidence for a Jurassic origin of Pinaceae. *American Journal of Botany*, 99(4): 708-720.

Rubalcava-Knoth, M.A. 2019. Sapindopsis (Platanaceae Lestib.) en el Cretácico de Chiapas (Cenomaniano), México: descripción e identificación de improntas fósiles a partir de un modelo comparativo basado en arquitectura foliar. *Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX, Tesis de Maestría*, 165 pp.

Saporta, G., de, 1873-1891. *Paléontologie française ou description des fossils de la France* (2: Vegetaux): Plantes jurassiques, I-IV. París, 506 pp. y 548 pp.

Scanu, G.G., Kustatscher, E. y Pittau, P. 2015. The Jurassic flora of Sardinia – a new piece in the palaeobiogeographic puzzle of the Middle Jurassic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 218: 80-105.

Scotese, C.R., Boucot, A.J. y McKerrow, W.S. 1999. Gondwanan palaeogeography and palaeogeography and palaeoclimatology. *Journal of African Earth Sciences*, 28: 99-114.

Sellwood, B.W. y Valdes, P.J. 2008. Jurassic climates. *Proceedings of the Geologists Association*, 119: 5-17.

Seward, A.C. 1897. On the leaves of *Bennettitites*. *Proceedings Cambridge Philosophical Society*, 9: 273-277.

Seward, A.C. 1900. *The Jurassic Flora, I, The Yorkshire Coast. Catalogue of the Mesozoic Plants in the Department of Geology, British Museum (Natural History)*, London, 341 pp. y 21 láminas.

Seward, A.C. 1917. Fossil Plants, A Text-book for Students of Botany and Geology, Volumen III, Pteridospermeae, Cycadofilices, Cordaitales, Cycadophyta. *Cambridge at the University Press*, 656 pp.

Seward, A.C. 1919. Fossil Plants A tex book for students of botany and geology. Volumen IV, Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. *Cambridge at the University Press*, 164 pp.

Shi, G., Herrera, F., Herendeer, P.S., Leslie, A.B., Ichinnorov, N., Takahashi, M. y Crane, P. R. 2018. Leaves of Podozamites and Pseudotorellia from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16(2): 111-137.

Singh, K.J., Goswami, S. Chandra, S. 2007. Occurrence of Cordaitales from lower Godwana sediments of Ib-River, Orissa India: An Indian scenario. *Journal of Asian Earth Sciences*, 29: 666-684.

Silva-Pineda, A. 1969. Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecamatlán, estado de Puebla. *Paleontología Mexicana*, 27(1): 7-78.

Silva-Pineda, A. 1970. Plantas fósiles del Jurásico Medio de la región de Teozatlán, Oaxaca. Sociedad Geológica Mexicana. *Libro-Guía México-Oaxaca*, 129-243.

Silva-Pineda, A. 1978. Plantas de Jurásico Medio del sur de Puebla y noreste de Oaxaca. *Paleontología Mexicana*, 44: 27-56.

Silva-Pineda, A. 1984. Revisión y tipificación de las plantas jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de El Consuelo, Oaxaca. *Paleontología Mexicana*, 49: 1-103.

Silva-Pineda, A. 1990. Flora fósil del Jurásico Medio de la región de Chalcatongo, en el Suroeste del estado de Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2(2): 7-15.

Silva-Pineda, A. 1992. Presencia de *Otozamites* (Cycadophyta) y *Podozamites* (Coniferophyta) en el Jurásico Superior (Kimeridgiano-Titoniano) del sur del estado de Veracruz. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, 10(1): 94-97.

Silva-Pineda, A. y Arambarri-Reyna, G. 1991. Flórua jurásica de San Andrés Yutatío en el noreste de Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 4: 57-61.

Silva-Pineda, A. y González-Gallardo, S. Algunas Bennettitales (Cycadophyta) y Coniferales (Coniferophyta) del Jurásico Medio del área de Cualac, Guerrero. *Instituto de Geología, Revista*, 7(2): 244-248.

Sisson, R.L., Caldwell, M.W., Evenchick, C.A., Brinkman, D.B., y Vavrek, M.J. 2015. An Upper Jurassic ichthyosaur (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) from the Browser Basin, British Columbia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 52: 1-7.

Solari, L.A., Ortega-Gutiérrez, F., Elías-Herrera, M., Ortega-Obregón, C., Macías-Roma, C. y Reyes-Salas, M. 2014. Detrital provenance of the Grenvillian Oaxacan Complex, southern Mexico: A zircon perspective. *International Journal of Earth Sciences*, 103: 1031-13015.

Stanley, S.M. 2009. *Earth System History (Third Edition)*. W.H. Freeman and Company, New York. 551 pp.

Sun, G., Miao, Y.Y., Mosbrugger, V. y Ashraf, A.R. 2010. The Upper Triassic to Middle Jurassic strata and floras of the Junggar Basin, Xinjiang, Northwest, China. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 90: 203-214.

Talavera-Mendoza, O., Ruiz, J., Gehrels, G.E., Mendoza-Figueroa, D., 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*, 235: 682-699.

Thieret, John W. 1993. Sections on Pinaceae and Calocedrus. Flora of North America Editorial Committee (eds.): Flora of North America North of Mexico, Vol. 2. *Oxford University Press*.

Thorn, V. 2001. Vegetation communities of a high palaeolatitude Middle Jurassic forest in New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 168:273-289.

Tralau, H. 1967. The phytogeographic evolution of the genus *Ginkgo* L. *Botaniska Notiser*, 120: 409-422.

Unwin, D.M. y Henderson D.M. 2002. On the trail of the totally integrated pterosaur. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(2): 58-59.

Vaez-Javadi, F. 2011. Middle Jurassic flora from the Dansir Formation of the Shemshak Group, Alborz, north Iran. *Alcheringa: An Australian Journal of Palaeontology*, 35(1): 77-102.

Vakhrameev, V.A. 1991. *Jurassic and Cretaceous Floras and Climates of the Earth*. Cambridge University Press, Cambridge, 318 pp.

Van Konijnenburg-van Cittert, H. y Bandel, K. 2001. Jurassic Plants from Djebel Tih, Sinai. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, 85: 47-64.

Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., y Van Der Burgh, J. 1989. The flora from Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Culgower, Sutherland, Scotland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 61: 1-51.

Veblen, T.T., Armesto, J.J., Burns, B.R., Kitzberger, T., Lara, A., León, B., Young, K.R. 2005. The coniferous forests of South America. En Anderson, F.A. (Ed.). *Ecosystems of the world: Coniferous forests*, 293-317 pp.

Veevers, J.J. 1994. Pangea: evolution of a supercontinent and its consequences for Earth's paleoclimate and sedimentary environments. In: G.D. Klein, (Ed), *Pangea: Paleoclimate, Tectonics and Sedimentation during Accretion, Zenith and Breakup of a Supercontinent*. Geological Society of America Special Paper, 228: 13–23.

Veevers, J.J. 2004. Gondwanaland from 650–500 Ma assembly through 320 Ma merger in Pangea to 185–100 Ma breakup: supercontinental tectonics via stratigraphy and radiometric dating. *Earth-Science Reviews*, 68: 1–132.

Velasco-de León, M.P., Lozano-Carmona, D.E., Flores-Barragán, M.A., Martínez-Paniagua, O.D., y Silva-Pineda, A. 2015. Two new species of Ginkgoales from the Middle Jurassic of Mexico. *Historical Biology*, 27: 366-373.

Verde-Ramírez, M. de los A. 2015. Relación entre la tectónica y sedimentación del Jurásico, Santo Domingo Tianguistengo, Oaxaca. *Tesis de Maestría, Instituto de Geología, UNAM*, 181 pp.

Vörös, A. 2014. Latitudinal variation of brachiopod ornamentation in the Jurassic faunas from the western Tethys and its possible relation to a predation gradient. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 403: 57-65.

Watson, J. 1977. Some Lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidaceae from the U.S.A. and England. *Palaeontology*, 20: 715-749.

Watson, J. 1988. The Cheirolepidaceae. En: Beck, C.D. (Ed.), *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York, 382-447.

Weltje, G.J., Meijer, X.D. y de Boer, P.L. 1998. Stratigraphic inversion of siliciclastic basin fills: a note on the distinction between supply signals resulting from tectonic and climatic forcing. *Basin Research*, 10, 129-153.

Wieland, G.R. 1914-1916. La flora liásica de la Mixteca Alta. *Boletín del Instituto de Geología, México*, 31: 1-165 + 50 láminas.

Wilson, M.A., Feldman, H.R., Bowen, J.C. y Avni, Y. 2008. New equatorial, very shallow marine sclerozoan fauna from the Middle Jurassic (late Callovian) of southern Israel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 263: 24-29.

Xiang, X.G., Cao M., y Zhou, Zh.K. 2007. Fossil history and modern distribution of the genus *Abies* (Pinaceae). *Frontiers of Forestry in China*, 2(4): 355-365.

Yamada, T. y Uemura, K. 2008. The plant fossils from the Kaizara Formation (Callovian, Jurassic) of the Tetori Group in the Izumi district, Fukui Prefecture, Central Japan. *Paleontological Research*, 12(1): 1-17.

Young, G. y Bird, J. 1822. *A Geological survey of the Yorkshire Coast: describing the Strata and fossils occurring between the Humber and the Tees, from the German Ocean to the Plain of York*. iv 335 p. Whitby.

Young, K.R. 1992. Biogeography of the montane forest zone of the eastern slopes of Peru. En: K.R. Young y N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Peru*. Memorias del Museo de Historia Natural 21 (Universidad Nacional de San Marcos, Lima, Peru), pp. 119–140.

Ziegler, P.A., 1988. Evolution of the Arctic–North Atlantic and the Western Tethys. *American Association of Petroleum Geologists, Memoir*, 43, 198 pp.

8.1. Referencias en línea

Fig. 2

- [1]<http://www.clker.com/cliparts/6/4/a/b/15162012971134816244cycad-clipart.med.png>
- [2]<https://www.gettyimages.com/detail/illustration/cycad-plant-on-white-background-royalty-free-illustration/678824153>
- [3]<https://www.pngfly.com/png-bakjat/>
- [4]<https://www.imagenesmi.com/im%C3%A1genes/ferns-cycad-trees-d6.html>
- [5]<https://www.pinterest.com.mx/pin/348114246180886581/?lp=true>
- [6]<https://www.britannica.com/plant/Cycadeoidea>
- [7]<https://www.turbosquid.com/3d-models/cycadeoidea-gigantea-plants-3d-model/285729>
- [8]<https://tr.redsearch.org/images/3067198#images-12>
- [9]https://www.pngkey.com/detail/u2q8q8q8t4o0i1a9_fern-tree-fern-png/
- [10]<https://www.kisspng.com/png-tree-plant-drawing-clip-art-fern-734610/>
- [11]<https://www.biodiversidad.gob.mx/Difusion/cienciaCiudadana/urbanos/ficha.php?item=Araucaria%20heterophylla>
- [12]<https://catalogue.accasoftware.com/it/15492/pino-taeda.html>

Ilustración 5.

- [1]www.flickr.com/photos/ben_caledonia/14376957269?fbclid=IwAR0YaGF8KC5sWUVEckSucUnm8GK9h71SM18X8QkniRNbFwoC2LVY3Z3Px0c
- [2]http://www.biotik.org/laos/species/d/dacim/dacim_02_en.html?fbclid=IwAR21gJzJ-VBKri7xiT55tTfpTP78MqOLhk-eZETUv_LQjfhb3HwASQmhZ1U
- [3]http://conifersociety.org/conifers/conifer/dacrydium/elatum/?fbclid=IwAR2FA3bQ4JJv36JBUVj2agXhzU_AnAzu05qszNYiyi74IDjzvZ3dLlxEtVg
- [4]http://www.terrain.net.nz/friends-of-te-henui-group/trees-native-botanical-names-g-to-l/bog-pine-halocarpus-bidwillii.html?fbclid=IwAR1Fm66zfttrD5LM0sXPY2Mx-V9rPhmf1XmF_nzCmEoYUYG_UzvMs4_IW4I
- [5]<https://www.arboretumwespelaar.be/identification/KeysImageDetail.aspx?KeyID=17409yfbclid=IwAR1UAJlaK1aAwksUEMiW-WRdkF2ht1LWgcJf1dOMgfHi6Pq6ikfgaQVyZ9s>
- [6]http://conifersociety.org/conifers/conifer/lepidothamnus/intermedius/?fbclid=IwAR0nDbjZv_wAxz0al3H9zmfpNuMwDnDu9OW1eR3kARBZJnUXhjW5RXlvFtw
- [7]<http://www.nzplants.auckland.ac.nz/en/about/seed-plants-non-flowering/native-conifers/podocarpaceae/manoao-colensoi.html?fbclid=IwAR0JxUpOZOLrTUndFmLlDi0rjPInO-Z60HQkH6gtahi7rGFi3aHUPdfTP0>

[8]https://davesgarden.com/guides/pf/showimage/137436/?fbclid=IwAR1ThfakpdVuUijQVrSriw58kHSbvNQGBHtsoBumtfWoTNBWhyuTXF9_v4#b