



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA  
ESTACIÓN REGIONAL DEL NOROESTE  
GEOLOGÍA

**ASOCIACIONES PALINOLÓGICAS DEL PALEOZOICO TARDÍO EN LA FORMACIÓN MATZITZI,  
OAXACA-PUEBLA**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA TIERRA

PRESENTA:

**MARYCRUZ GERWERT NAVARRO**

TUTOR:

UXUE VILLANUEVA AMADOZ  
(UNAM- INSTITUTO DE GEOLOGÍA)

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

DR. SERGIO R.S. CEVALLOS FERRIZ (UNAM-INSTITUTO DE GEOLOGÍA)

DRA. ELENA CENTENO GARCÍA (UNAM-INSTITUTO DE GEOLOGÍA)

DR. MARIANO ELÍAS HERRERA (UNAM-INSTITUTO DE GEOLOGÍA)

DR. LUIGI A. SOLARI (UNAM-INSTITUTO DE GEOLOGÍA)

HERMOSILLO, SONORA  
NOVIEMBRE, 2023



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.

## DECLARACIÓN DE ÉTICA ACADÉMICA

Declaro conocer el código de ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, plasmado en la legislación universitaria. Con base en las definiciones de integridad y honestidad ahí especificadas, aseguro mediante firma al calce, que el presente trabajo es original y enteramente de mi autoría. Todas las citas de, o referencia a la obra de otros autores, aparecen debida y adecuadamente señaladas, así como acreditadas mediante los recursos editoriales convencionales.



---

MARYCRUZ GERWERT NAVARRO

## **DEDICATORIA**

**A quien me enseñó durante tantos años que el amor incondicional existe.**

**A un gran amor en mi vida, de esos que nunca se olvidan.**

**A ti, Tío Pancho.**

**A mis padres.**

**Por amarme. Por creer en mí. Por darme todo.**

“No debemos olvidar que cuando se descubrió el radio nadie sabía que iba a ser útil en hospitales. Era un trabajo de ciencia pura. Y ello es prueba de que el trabajo científico no debe considerarse desde el punto de vista de su uso directo. Se debe realizar por sí mismo, por la belleza de la ciencia y luego siempre existirá la posibilidad de que un descubrimiento científico se convierta, como el radio, en un beneficio para la humanidad”.

- Marie Curie

## **AGRADECIMIENTOS:**

A la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme realizar mis estudios en el posgrado de Ciencias de la Tierra, en especial al Estación Regional del Noroeste (ERNO) del Instituto de Geología por ser mi segundo hogar durante mi formación.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT) por el apoyo económico otorgado mediante su programa de becas.

Agradezco al Dr. Jesús Alvarado Ortega y la Mtra. Violeta Amparo Romero Mayén por su apoyo en la revisión y manipulación de flora de la Fm. Matzitzi de la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM. También al Dr. Sergio R.S. Cevallos Ferriz y Ing. Enoch Ortiz por apoyarme en el uso del microscopio de luz ultravioleta.

A los miembros de mi comité tutorial, la Dra. María del Socorro Lozano García y el Dr. Mariano Elías Herrera por su invaluable apoyo para mejorar este trabajo.

A mi asesora, la Dra. Uxue Villanueva Amadoz por todo su apoyo brindado durante la realización de esta tesis, tanto escolar como personal.

Al Dr. Mariano Elías Herrera por acompañarnos y guiarnos durante el muestreo en campo.

Al Dr. José Bienvenido Diez por recibirme como parte de una estancia, por sus enseñanzas y sobretodo por darme ánimo para que no perdiera la esperanza en este trabajo.

Al equipo de Paleobotánica de la Universidad de Vigo, España; en especial a Manuel Antonio Juncal Rosales y Manuel García Ávila por sus aportaciones científicas para la identificación de palinomorfos y plantas fósiles.

A la Dra. Pilar, responsable del Laboratorio de Química y Micropaleontología de la ERNO; por facilitarme el uso de los aparatos e instrumentos dentro del laboratorio; pero sobretodo por demostrarme su cariño con sus ánimos y consejos para salir adelante con este proyecto.

A mis padres por su gran esfuerzo para que pudiera seguir estudiando y sobretodo por siempre creer en mí, todo lo que he logrado es gracias a su apoyo y confianza. Me han enseñado que una persona no debe rendirse a pesar de las adversidades.

A mi hermano y a mi familia en general, por estar conmigo en los momentos felices y tristes.

A mis amigos Alicia, Pablo, Raydel, Jessica, Paty, César, Alex, Javier, Jairo, Cynthia y Sergio, en especial a Sandra y Aaron por ser mis mejores amigos y mi mejor apoyo.

A Erik alias “el chiquis” por ser mi compañero de tantas aventuras y un invaluable apoyo en mi vida, te amo.

# INDICE

1.- RESUMEN /ABSTRACT .....	1
2.- OBJETIVOS.....	3
3.- INTRODUCCIÓN.....	4
4.- ANTECEDENTES .....	20
4.1.- Registros paleobotánicos del Pérmico en México .....	21
4.2.- Registros paleobotánicos del Pérmico en el sur de Estados Unidos.....	28
4.3.- Registros paleobotánicos del Pérmico en el noroeste de Sudamérica .....	38
5.-ÁREA DE ESTUDIO .....	39
5.1.- Localización geográfica.....	39
5.2.- Geología .....	39
6.- Metodología.....	44
7.- RESULTADOS .....	50
7.1.- Asociaciones palinológicas .....	50
7.2.- Macroflora .....	66
7.2.1.- Holotipo y Paratipos de <i>Lonesomia mexicana</i> .....	66
8.- DISCUSIÓN.....	74
8.1 Palinoestratigrafía .....	74
8.2 <i>Lonesomia mexicana</i> Weber, 1997 .....	86
8.3.- Afinidad paleoflorística .....	89
9.- CONCLUSIONES.....	91
ANEXO I.....	93

## Lista de figuras

Figura 1. Mapa de localización del área de Caltepec-Los Reyes Metzontla en el contexto geológico regional del sur de México.....	5
Figura 2. Hoja casi completa de la Gigantopterid <i>Delnortea abbottiae</i> .....	7
Figura 3. Mapa paleogeográfico global durante el Pérmico temprano mostrando la distribución de las grandes provincias florísticas.....	10
Figura 4. Reconstrucción paleoambiental de un escenario pérmico.....	12
Figura 5. Representación morfológica general del tipo de esporas principales encontradas en niveles pérmicos.....	16
Figura 6. Ubicación paleogeográfica de México durante el Pérmico temprano.....	18
Figura 7. Configuración paleogeográfica durante el Pérmico inferior.....	19
Figura 8. Formaciones paleozoicas de México con reportes de flora pérmica.....	22
Figura 9. Localización geográfica del área de estudio indicada por recuadro gris.....	39
Figura 10. Mapa geológico del sector Metzontla-San Luis Atolotitlan.....	41
Figura 11. Modelo de facies para la Formación Matzitzi y su ambiente de depósito de tipo fluvial anastomosado.....	45
Figura 12. Mapa geológico con las zonas de muestreo de este estudio.....	46
Figura 13. Muestreo en campo del área de San Luis Atolotitlán.....	47
Figura 14. Columna esquemática de la Formación Matzitzi.....	48
Figura 15. Columna detallada del afloramiento en la carretera Tehuacán-Oaxaca.....	49
Figura 16. Palinomorfos de la Formación Matzitzi provenientes de San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán, Los Reyes Metzontla, y área de Río	

Hondo en México. EF: coordenadas England Finder®. Escala: 20 µm.....	63
Figura 17. Palinomorfos de la Formación Matzitzi provenientes de San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán, Los Reyes Metzontla, y área de Río Hondo en México. EF: coordenadas England Finder®. Escala: 20 µm.....	65
Figura 18. Molde y contramolde del paratipo IGM-PB-1027-1060.....	67
Figura 19. Vista a detalle del paratipo IGM-PB-1027-1060 sin presencia de venación a partir del segundo orden.....	67
Figura 20. Paratipo IGM-PB-1027-1058.....	68
Figura 21. Detalle de una hoja del paratipo IGM-PB-1027-1058 sin presencia de venación a partir del segundo orden.....	68
Figura 22. Holotipo de <i>Lonesomia mexicana</i> IGM-PB-1027-1059 con imagen ampliada de la hoja fósil utilizada para descripción de caracteres.....	69
Figura 23. Fotografía a detalle de una hoja del holotipo IGM-PB-1027-1059 con patrones de venación con luz blanca y ultravioleta.....	70
Figura 24. Fotografía a detalle de una porción del holotipo IGM-PB-1027-1059 con patrones de venación en luz blanca.....	71
Figura 25. Fotografía a detalle analizada con el programa Zen Pro para determinar los grados de apertura de los órdenes de venación.....	72
Figura 26. Fotografía a detalle con luz ultravioleta de los patrones de venación de <i>Lonesomia mexicana</i> .....	73
Figura 27. Distribución estratigráfica según la International Commission on Stratigraphy 2023/06 y su correlación con las series continentales y la serie del suroeste de Norteamérica .....	75
Figura 28. Comparación entre depósitos con sensibilidad climática en las provincias florísticas de Euroamérica y Cathaysia durante el Carbonífero tardío y Pérmico temprano..	78

Figura 29. Reconstrucción paleogeográfica durante el Carbonífero tardío.....	81
Figura 30. Reconstrucción paleogeográfica durante el Pérmico inferior.....	81
Figura 31. Esquema hipotético de la tectónica en la época de la depositación de la Formación Matzitzi sobre los terrenos Mixteco y Zapoteco.....	82
Figura 32. Esquema paleogeográfico representando el Mississípico tardío de Norteamérica indicando en detalle los eventos tectónicos acontecidos durante la época.....	82
Figura 33. Esquema paleogeográfico representando el Pérmico temprano de Norteamérica indicando en detalle los eventos tectónicos acontecidos durante la época.....	83
Figura 34. Reconstrucción paleogeográfica durante el Pérmico inferior para Norteamérica.	84
Figura 35. Representación esquemática de una hoja megáfila con venación pinnada con órdenes de venación y venas de sutura.....	87
Figura 36. Distribución paleogeográfica de los reinos paleoflorísticos durante el Pérmico...	90

#### Lista de tablas

Tabla 1. Presencia de géneros en cada uno de los niveles estratigráficos positivos.....	50
Tabla 2. Distribución estratigráfica de las especies de palinomorfos fósiles reportados en este estudio.....	76
Tabla 3. Listado de géneros reportados para la Formación Matzitzi y el Suroeste de Estados Unidos durante el Pérmico inferior.....	80

# 1.- RESUMEN

La Formación Matzitzi (Puebla-Oaxaca) representa la unidad continental pérmica en México más importante debido a que se trata de una unidad litoestratigráfica fundamental para la reconstrucción de la evolución geológica del Sur de México. Esta formación está ligada al entendimiento del ensamblaje de Pangea occidental dado que se acumuló sobre la sutura de los complejos metamórficos Oaxaqueño y Acatlán. Se encuentra ubicada en una extensa área de 201 km<sup>2</sup> que abarca las poblaciones de Caltepec, San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán y Los Reyes Metzontla, todas situadas en el sur del estado de Puebla. Esta formación se compone de una sucesión clástica formada principalmente por arenisca y, en menor proporción, por estratos o paquetes de estratos de lutita, lodolita carbonosa, arenisca conglomerática y conglomerado. Contiene abundante flora fósil en toda la sucesión, cuya edad y afinidad paleogeográfica han sido objeto de discusión por varios años. El estudio previo de la macroflora no ha establecido una edad concreta para esta formación ubicándola, solo de manera general, en el Paleozoico tardío. Weber en 1997 reporta el descubrimiento de una planta fósil de las gigantopteridales, *Lonesomia mexicana*, asignando la edad de Leonardiano (Pérmico temprano, 280–270.6 Ma) para la formación, siendo la edad aceptada por la mayoría de los investigadores para este depósito. Sin embargo, al reexaminar en esta tesis el holotipo y los dos paratipos de esta especie fósil, se observó que ésta carece de los caracteres diagnósticos para incluirla en el grupo de las gigantopteridales, por lo tanto no posdría ser asegurado en base a esta planta la edad leonardiana. En este trabajo se han estudiado los palinomorfos de la Formación Matzitzi de dos áreas: una ubicada en los alrededores de Los Reyes Metzontla, San Luis Atolotitlán y Santiago Coatepec; y la otra cerca de la carretera Tehuacán-Oaxaca, con el propósito de definir la edad en la cual se produjo su depósito y que ayude a esclarecer el orden y la sucesión de los procesos geológicos en ese intervalo temporal. Se determinaron un total de 25 taxones entre los géneros *Calamospora*, *Deltoidospora*, *Densosporites*, *Granulatisporites*, *Laevigatosporites*, *Latipulvinites*, *Lophotriletes*, *Platysaccus*, *Punctatosporites*, *Raistrickia*, *Schopfipollenites*, *Thymospora*, *Triquitrites*, *Verrucosisporites* y *Vesicaspora*. Los géneros y especies estudiados para la primer zona poseen rangos de edad dentro del Carbonífero-Pérmico por tanto no fueron determinantes para asignar una edad más fina al depósito; mientras que los géneros *Latipulvinites kosankii* y *Thymospora thiessenii* indican una edad del Pensilvánico Superior para el área de la carretera Tehuacán-Oaxaca (sección de Río Hondo). Sin embargo, al no contar con una estratigrafía detallada de la Formación Matzitzi, es imposible conocer las relaciones estratigráficas entre los diferentes afloramientos.

# 1.- ABSTRACT

The Matzitzi Formation (Puebla-Oaxaca) represents the most important Permian continental unit in Mexico because it is a fundamental lithostratigraphic unit for the reconstruction of the geological evolution of Southern Mexico. This unit is linked to the understanding of the western Pangea assembly since it has accumulated on the suture of the Oaxaqueño and Acatlán metamorphic complexes. It is located in an extensive area of 201 km<sup>2</sup> that covers the towns of Caltepec, San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán and Los Reyes Metzontla, all located in the southern part of the state of Puebla. This training consists of a clastic sequence consists mainly of sandstone and, to a lesser extent, by layers or strata packages shale, mudstone carbonaceous, conglomeratic sandstone and conglomerate. It contains abundant fossil flora throughout the series, whose age and paleogeographic affinity have been the subject of discussion for several years. The previous study of macroflora has not established a specific age for this formation, placing it in the Late Paleozoic. Weber in 1997 reports the discovery of a fossil plant of the gigantopterids, *Lonesomia mexicana*, assigning the leonardian age (Early Permian, 280-270.6 Ma) for the formation, being the age accepted by the majority of researchers for this deposit. However, the reexamination of the holotype and two paratypes in this thesis, indicates the lack of the diagnostic features for including them within the gigantopterid group so the Leonardian age cannot be asseverated. In this work we have studied the palynomorphs of the Matzitzi Formation of two areas: surroundings of Los Reyes Metzontla, San Luis Atolotitlán and Santiago Coatepec; and the Tehuacán-Oaxaca highway with the purpose of defining the specific age in which its deposit occurred to help clarify the order and succession of geological processes in that time interval. A total of 25 taxa were determined between the genera *Calamospora*, *Deltoidospora*, *Densosporites*, *Granulatisporites*, *Laevigatosporites*, *Latipulvinites*, *Lophotriletes*, *Platysaccus*, *Punctatosporites*, *Raistrickia*, *Schopfipollenites*, *Thymospora*, *Triquitrites*, *Verrucosisporites* and *Vesicaspora*. The genera and species studied for the first zone have age ranges within the Carboniferous-Permian so they were not determinant to assign a more specific age to the deposit; whereas the *Latipulvinites kosankii* and *Thymospora thiessenii* genera determine a Pensilvanic age for the Tehuacán-Oaxaca highway area. However, by not having a detailed stratigraphy of the Matzitzi Training it is impossible to know the stratigraphic relationships between different outcrops.

## **2.- OBJETIVOS**

### *General*

Determinar con base en plantas fósiles y granos de polen y esporas la edad del depósito de la Formación Matzitzi, ubicada en los límites de los Estados de Puebla y Oaxaca de manera que ayude a esclarecer el orden y la sucesión de los procesos geológicos en ese intervalo temporal.

### *Específicos*

- Identificar los granos de polen y esporas de las muestras tomadas en la Formación Matzitzi.
- Establecer las biozonas y taxones guía con base en los granos de polen y esporas.
- Determinar la paleogeografía y paleoclima con base en los restos de plantas fósiles.

### 3.- INTRODUCCIÓN

A pesar de que han pasado 123 años desde el primer estudio geológico de la Formación Matzitzi (Aguilera, 1896); aún existen aspectos estratigráficos, paleogeográficos y paleontológicos por esclarecer (Velasco-Hernández y Lucero-Arellano, 1996). La Formación Matzitzi aflora en los estados de Puebla y Oaxaca, representa la unidad continental pérmica en México más importante debido a que se trata de una unidad litoestratigráfica fundamental para la reconstrucción de la evolución geológica del Sur de México y una pieza clave para entender como se produjo el ensamblaje de Pangea occidental (Elías-Herrera et al., 2011). El sur de México es una región en donde los fenómenos a nivel cortical de deformación, metamorfismo y magmatismo y reactivación de estructuras preexistentes ocurrieron a gran escala y a diferentes profundidades durante los procesos de sepultamiento o de exhumación de la región a lo largo de su historia (e.g., Holdsworth et al., 1997, 2001a, 2001b). Uno de los mejores ejemplos de estructuras mayores con reactivaciones múltiples en esta región del país es justamente la falla de Caltepec (Ortega-Gutiérrez et al., 2018). La falla de Caltepec es una zona de cizalla longeva con una historia compleja de deformación dúctil y frágil que representa el contacto tectónico entre los basamentos cristalinos Acatlán del Ordovícico hasta el Paleozoico tardío (480-350 Ma) y Oaxaqueño del Mesoproterozoico (1.4 Ga) (Fig. 1), y delimita a los terrenos Mixteco y Zapoteco (Elías-Herrera et al., 2005, Ortega-Gutiérrez et al., 2018). Durante años, la relación geológica entre estos complejos (Acatlán y Oaxaqueño) fue motivo de especulaciones (Elías-Herrera et al., 2005), principalmente aspectos sobre su acreción, debatiéndose entre Devónico y Cretácico (Ramírez-Espinosa, 1984; González-Hervert et al., 1984; Sedlock et al., 1993; García-Duarte, 1999).

La Formación Matzitzi adquiere su importancia debido a que diversos trabajos (García-Duarte, 1999; Hernández-Láscares, 2000; Elías-Herrera et al., 2005) demostraron que ésta cubre tanto a esquistos del Complejo Acatlán como a gneises del Complejo Oaxaqueño, lo cual es una relación estratigráfica clave porque implica que la yuxtaposición tectónica de los dos complejos cristalinos ocurrió antes del depósito de la Formación Matzitzi (Fig.1). Elías-Herrera et al. (2005) fecharon por métodos isotópicos de U-Pb en circones el granito Cozahuico obteniendo una edad de  $270 \pm 2.6$  Ma, granito que ha sido interpretado como la actividad más antigua y profunda de un evento tectono-magmático-metamórfico en la zona de la falla relacionado directamente con la colisión obliqua entre los bloques continentales del Complejo Oaxaqueño (porción meridional) y Acatlán.

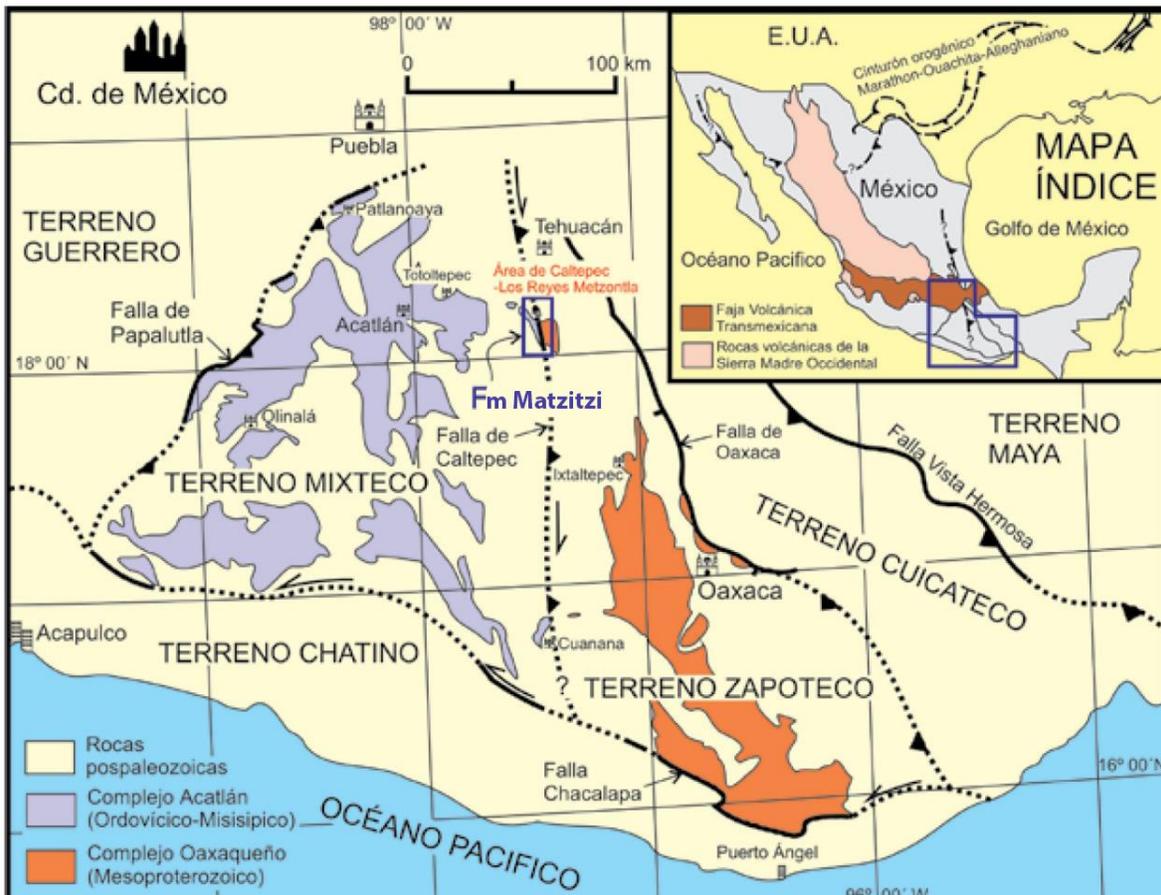


Figura 1.- Mapa de localización del área de Caltepec-Los Reyes Metzontla en el contexto geológico regional del sur de México (tomado de Elías-Herrera et al, 2011).

A pesar de ello, actualmente existe controversia general respecto a la edad de la Formación Matzitzi, la cual ha sido determinada con base a la estratigrafía y a las plantas fósiles contenidas en sus estratos, que muestran rangos de edad que van desde pensilvánicos (Silva-Pineda, 1970; Hernández-Láscares, 2000; DiPasquo y Hernández, 2013), pérmicos (Weber et al., 1987; Magallón-Puebla, 1991; Weber, 1997), triásicos (Elías-Herrera et al., 2011; Bedoya, 2018) y jurásicos (Burckhard, 1930; Mülleried, 1933, 1934; Calderón-García, 1956; Erben, 1956). No obstante, Weber (1997), gracias al descubrimiento de una nueva especie de planta fósil de las Gigantopteridales, *Lonesomia mexicana*, reasignó una edad leonardiana (equivalente al Kunguriano dentro del Pérmico temprano, 280–270.6 Ma) para la formación, edad aceptada por la mayoría de los autores en la actualidad. Esta afirmación estuvo basada en el hecho que las gigantopteridales americanas están restringidas al Leonardiano. Debido a que la determinación de la edad leonardiana se basa en la presencia de Gigantopteridales y su comparación con otras localidades de Estados Unidos, resulta de particular interés realizar una pequeña introducción a este grupo para poder entender la problemática.

Las gigantopteridales son un grupo de gimnospermas de afinidad incierta y poco definido de plantas pérmico-triásicas (Wang, 2010) que se conocen principalmente por restos de hojas megáfilas con venación reticular distintiva (Glasspool et al., 2004) (Fig. 2). Se han encontrado en China, Japón, Corea, sureste y este de Asia (Cathaysia) y Norte América (Taylor et al., 2009), además de registros dispersos en otras zonas ecuatoriales de Pangea que incluyen Turquía, Rusia, Corea y Malasia (Koll et al., 2017).

A pesar del constante crecimiento en cuanto a especies asignadas a las Gigantopteridales, siguen siendo poco conocidas como plantas (Glasspool et al., 2004). Las hojas de estas plantas son grandes y se caracterizan por patrones de venación en donde las venas dicotomizan o forman un distintivo patrón pinnado (Taylor et al., 2009). Hay múltiples órdenes de venas, y en los órdenes más altos las venas anastomosan y se fusionan para formar un patrón reticulado (Halle, 1927; Asama, 1984). Se han descrito varios especímenes que muestran porciones de hojas organizadas de forma pinnada similares a la arquitectura de hojas compuestas (Kon'no y Asama, 1956); mientras que, en otras especies las hojas se bifurcan dicotómicamente (Yao y Liu, 2002). Sin embargo, a pesar del tamaño de las láminas, en la mayoría de las formas se desconoce si estas fueron simples o si representan partes de hojas compuestas o frondas aún más grandes (Glasspool et al., 2004). La presencia de tallos anatómicamente preservados (Li y Taylor 1998, 1999) y cutículas bien conservadas (Yao y Crane 1986; Guo et al. 1989, 1993; Zi-Qiang, 1999) han sido reportados, sin embargo; órganos reproductivos bien preservados han sido difíciles de encontrar y en todo caso, lo encontrado no es suficiente para permitir detallar su estructura y morfología característica (Glasspool et al., 2004). Como resultado, se dificulta comprender sus relaciones con otros grupos de plantas debido a que ninguna gigantopteridal ha sido reconstruida como planta completa; por lo tanto, se considera inadecuada su inclusión en análisis cladísticos (Glasspool et al., 2004).

Koidzumi (1936) clasificó las plantas de Gigantopteridales conocidas hasta entonces y las ubicó dentro la familia de las Gigantopteridaceae, considerándolas como helechos. De manera similar, Kon'no y Asama (1956) insistieron que algunas especies de Gigantopteridales asiáticas son verdaderos helechos, sin embargo, Asama (1959) atribuyó el ejemplar de *Emplectopteris triangularis* a una planta con semillas perteneciente a las Gigantopteridales. Este autor también interpretó a *Gigantopteris nicotianaefolia* (non Schenk sp.) descrita por Halle (1927) como una planta evolucionada de *E. triangularis*, y la renombró como *Bicoemplectopteris hallei* [= *Gigantonoclea hallei* (Asama) Gu et Zhi,

1974]. Por lo tanto, Asama interpretó las gigantopteridales como helechos con semillas. Desafortunadamente, todas estas conclusiones estaban basadas principalmente en la morfología general de la fronda y las semillas asociadas. La falta de órganos reproductivos *in situ* y anatomía raquial impedía conclusiones definitivas sobre las relaciones sistemáticas de las Gigantopteridales (Yao y Liu, 2004).



Figura 2.- Hoja casi completa de la gigantopteridal *Delnortea abbottiae* (Mamay et al., 1988).

Li y Yao (1983) hicieron el primer descubrimiento de órganos reproductivos de Gigantopteridales y establecieron el orden Gigantopteridales como un nuevo grupo de las plantas con semillas. Desafortunadamente, la preservación de los fósiles era muy pobre para extraer granos de polen *in situ*. Además, los detalles anatómicos necesarios para confirmar las interpretaciones clave no estaban bien conservados. Análisis cuticulares de hojas de Gigantopteridales también proporcionaron evidencia adicional en favor de afinidades gimnospermas (Yao y Crane, 1986). Un estudio anatómico del peciolo y la nervadura media de una hoja parcialmente permineralizada de *Delnortea abbottiae* mostró que este género probablemente pertenecía a una planta con semilla, tal vez con afinidades al género actual *Gnetum* (Mamay et al., 1988).

Basándose en la presencia de hojas con estomas paracíticos, y tallos con elementos traqueales con engrosamientos espirales y escalariformes y placas de perforación escalariformes, así como de evidencias de composición química, algunos autores han colocado algunas especies de Gigantopteridales en una posición sistemática especial entre Pteridospermae y Angiospermae, o pre-angiospermas (Li y Tian, 1990; Guo et al., 1993; Li y

Taylor, 1997; Taylor et al., 1998). DiMichele et al. (2005) han sugerido, basándose en asociaciones de hojas y órganos reproductivos, una afinidad a las Peltaspermales al menos para algunas gigantopteridales americanas, grupo que también pertenece a las plantas con semilla.

Sin embargo, desarrollar ideas sobre la afinidad sistemática de las Gigantopteridales como un todo se confunde con la indudable heterogeneidad del grupo (Yao y Liu, 2004). Por ejemplo, *Gigantopteris antiqua* Kawasaki y Kon'no es un helecho fértil (Stockmans y Matheiu, 1939) y probablemente esté relacionado al helecho marattial *Qasimia* (Hill et al., 1985), mientras que *Gigantonoclea pubescens* Wang es probablemente una pteridosperma (Zi-Qiang, 1999).

En general, las características de las Gigantopteridales apoyan su ubicación dentro de las plantas con semillas, aunque sus relaciones precisas con este grupo permanecen todavía indefinidas (ej. Li y Taylor, 1999; Doyle, 2000). Sin embargo, el rasgo más importante que presentan, y por el cual han sido foco de atención dentro de la paleobotánica, es que comparten varias características morfológicas y anatómicas con las angiospermas (Glasspool et al., 2004). Estas similitudes incluyen características anatómicas de las hojas como tamaño y forma (Halle, 1927; Li et al., 1994; Glasspool et al., 2004), patrón de venación (Halle 1927; Li y Taylor, 1997) y organización de los haces vasculares que incluye tejidos vasculares con vasos conductores de agua (Li et al., 1996; Li y Taylor, 1999).

Estas características de “angiospermas” propiciaron que se propusiera que las angiospermas derivaran de las Gigantopteridales (Asama, 1982), hipótesis que actualmente se encuentra ampliamente descartada por la comunidad paleobotánica (ej., Doyle, 2000). En la actualidad se considera que quizá estas plantas solo representen una convergencia a gran escala en morfologías vegetativas y fisiológicas (Glasspool et al., 2004).

La conexión entre las floras del Pérmico del suroeste de los Estados Unidos y China ha sido un tema de discusión durante muchos años. El descubrimiento inicial de estas plantas Gigantopteridales fue en América del Norte (White, 1912) y el estudio detallado de las Gigantopteridales estadounidenses ha demostrado que la mayoría de ellas difieren de las formas chinas en bastantes caracteres, que van desde los detalles de la venación hasta la arquitectura de hojas gruesas (DiMichele et al., 2011). Aunque quedan algunos puntos de similitud morfológica y taxonómica (por ejemplo, posible *Gigantonoclea* Koidzumi en

ambos lugares, Mamay, 1988; Li et al., 1994; Zi-Qiang, 1999), el concepto de Gigantopteridales como grupo filogenético permanece en debate (Mamay, 1989; Glasspool et al., 2004). Otro aspecto de resaltar es la gran abundancia de Gigantopteridales en la región asiática, especialmente el género *Gigantopteris*, por lo cual se asignó una provincia florística particular denominada Provincia de Cathaysia (= Flora *Gigantopteris*) (Halle, 1927; Yao, 1983). Su ocurrencia tanto en China como en el suroeste de los Estados Unidos respalda sugerencias previas de enlaces biogeográficos entre estas dos áreas ampliamente separadas (DiMichele et al., 2011), sin embargo, el método de dispersión permanece incierto debido a que estas áreas se encontraban en extremos opuestos de Pangea y separadas por el gran océano Pantalasa (Koll et al., 2017).

Sin embargo, cabe mencionar que al demostrarse que las especies de Gigantopteridales de Norteamérica eran distintas al material de China, se decidió asignar a estas últimas a un nuevo género, *Gigantopteridium* (Koidzumi, 1934, 1936). Actualmente, ocho géneros norteamericanos han sido reconocidos: *Gigantopteridium* Koidzumi, *Cathaysiapteris* Koidzumi, *Zeilleropteris* Koidzumi, *Gigantonoclea* Koidzumi, *Evolsonia* Mamay, *Delnortea* Mamay, *Euparyphoselis* DiMichele, Looy y Chaney, y *Lonesomia* Weber. Cada uno de ellos está representado en América del Norte por una sola especie (Mamay, 1960, 1967, 1986, 1988, 1989; Mamay et al., 1986, 1988; Weber, 1997; Glasspool et al., 2004; DiMichele et al., 2011). Algunos géneros norteamericanos han sido registrados recientemente también para China (Liu y Yao, 2002). El género *Lonesomia*, ha sido descrito de rocas del Pérmico temprano de México (Weber, 1997), pero no ha sido identificado en el sureste de Estados Unidos (DiMichele et al., 2005b).

La presencia de Gigantopteridales dentro de la Formación Matzitzi (Weber, 1997; Valdés et al., 2016a), junto con otros géneros de plantas fósiles descritos como *Pecopteris*, *Fascipteris*, *Calamites*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Stigmaria*, *Annularia*, *Sphenophyllum*, *Baiera* (ej., Silva-Pineda, 1970; Magallón-Puebla, 1991; Hernández-Láscars, 2000) ha generado debate acerca de la afinidad fitogeográfica de la flora de la Matzitzi. Este tema se profundiza más adelante en el apartado de discusión. Para ello es necesario mencionar antes las provincias florísticas del Pérmico en base al trabajo de DiMichele et al. (2005a) (Fig. 3), así como una introducción general acerca de las plantas típicas del periodo; ésto como parte de una mejor comprensión de las implicaciones que tienen las asociaciones florísticas reportadas para la Formación Matzitzi.

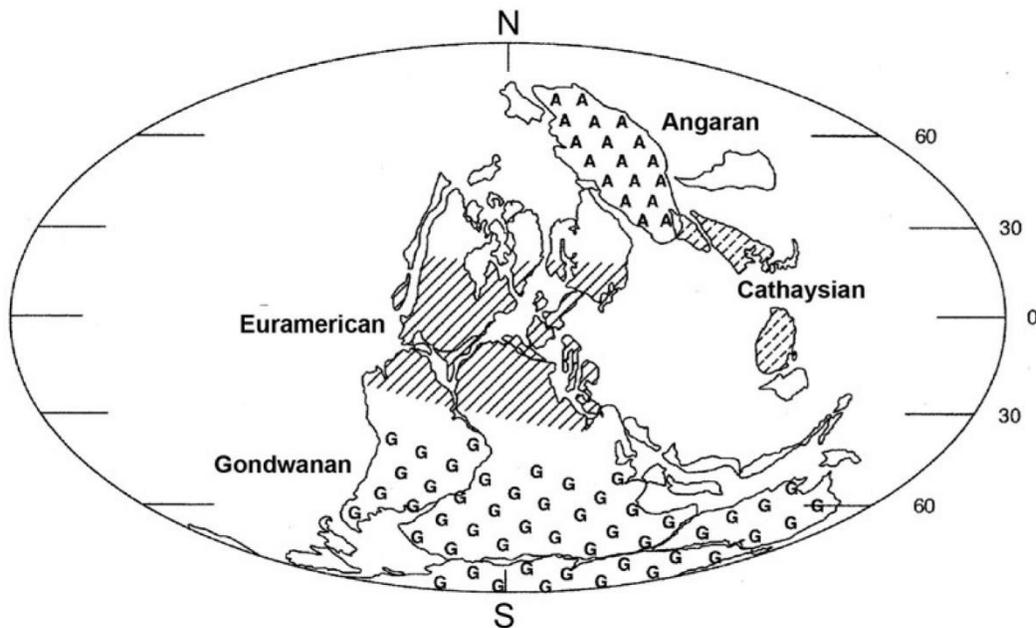


Figura 3.- Mapa paleogeográfico global durante el Pérmico temprano mostrando la distribución de las grandes provincias florísticas (DiMichele et al., 2005a).

### Provincias de Gondwana

Trabajos paleobotánicos reconocen la distribución de la flora de este supercontinente no solo en Sudamérica y África, sino también en Australia, India y Antártida. El indicador principal de esta vegetación son las hojas de *Glossopteris* y *Gangamopteris* (Kremp, 1974). Es importante mencionar que debido a que *Glossopteris* presenta un registro fósil sorprendente en estas regiones, muchos paleobotánicos se refieren a este reino como el de *Glossopteris* (Kremp, 1974). El desarrollo de esta vegetación se da en condiciones climáticas frías y templadas (Cúneo, 1996).

### Provincia de Angara

La mayor presencia de esta flora ocurre en el este de Rusia. La vegetación de la parte norte del reino está caracterizada por la presencia de géneros como *Brongniartites* y *Psymphyllum* incluyendo también algunos grupos encontrados en el supercontinente de Gondwana como *Phyllotea* y *Noeggerathiopsis* (Kremp, 1974). En la parte sur se han encontrado algunas especies de climas más tropicales y húmedos como *Callipteris* y *Pecopteris*. Un punto importante a resaltar es el parecido en cuanto a vegetación que presentan tanto la provincia de Angara, como la de Gondwana al estar ubicados en las regiones frías del norte y del sur (Kremp, 1974), respectivamente; y que como se comentó

anteriormente, se debe más bien a una evolución paralela de sus floras influenciadas por su ubicación latitudinal (Ziegler, 1990).

### **Provincias de Euroamérica**

Estas deben su nombre a la relación tan estrecha que existe entre la flora de zonas pantanosas-carbonosas de Norte América y Europa; con presencia de selvas y sabanas tropicales. Incluye amplias zonas de Alaska, Canadá, oeste y parte central de Europa, Rusia, norte de Brasil, norte de África y Asia menor (Kremp, 1974). Los principales elementos que componen esta vegetación son las familias Lepidodendraceae, Sigillariaceae, Bothrodendraceae, Cheirostrobaceae, Medullosaceae, Cordaitaceae y los géneros fósiles *Zygopteris*, *Pecopteris*, *Alethopteris*, *Mariopteris* y *Callipteris* (Kremp, 1974).

### **Provincias de Cathaysia**

La flora que caracteriza a esta provincia está dada principalmente por el género *Gigantopteris*, debido a que es el más característico en los listados paleoflorísticos. Esta región incluye la zona de China, Corea, Malasia, Sumatra, Nueva Guinea y la parte más oeste de Estados Unidos y está caracterizada, al igual que la provincia de Euroamérica, por zonas pantanosas-carbonosas y climas tropicales (Figura 3). Entre los géneros que se pueden encontrar están *Annularia*, *Sphenophyllum*, *Chansitheca*, *Pecopteris*, *Cladophlebis*, *Alethopteris*, *Odontopteris*, *Emplectopteris*, *Taeniopteris*, *Tingia*, entre otros (Kremp, 1974).

Después de conocer de manera general las 4 provincias florísticas definidas por DiMichele et al. (2005a) mencionadas anteriormente, es necesario también conocer un poco más de las plantas características del Pérmico, por lo que a continuación se mencionan de manera general (Fig. 4).

La mayoría de los grupos de plantas del Pérmico están extintos actualmente; mientras que el resto ha sobrevivido con muy pocos representantes vivientes o en estados muy diferentes a los de sus antecesores (Fig. 4). Pocas especies de plantas del Paleozoico han podido ser reconstruidas en detalle, es por ello que se considera que las deducciones florísticas generales obtenidas a partir de solo estas plantas podrían resultar engañosas y sobre todo sesgadas (Ziegler, 1990).



Figura 4.- Reconstrucción paleoambiental de un escenario pérmico (tomado de Rößler et al. 2008).

Hablando de manera general, en las comunidades vegetales del Pérmico los dos grupos considerados como más primitivos: Lycophyta (musgos y sus parientes) y Sphenophyta (colas de caballo entre otros) existieron en tallas más pequeñas en general, comparadas con aquellas alcanzadas durante el Carbonífero (Ziegler, 1990). Dentro de la clase Lycopsidea (División Lycophyta) las formas arborescentes estaban representadas mayormente por el género *Lepidodendron*, el cual habitaba latitudes bajas que generalmente estaban asociadas a zonas pantanosas-carbonosas (ambientes de bosques tropicales lluviosos); durante el Pérmico este ambiente se desarrolla muy bien en los microcontinentes asiáticos (Rees et al., 2002). El género *Stigmaria* también es muy común en este tipo de ambientes y representa un fosilitaxón de rizoma que se vincula a los géneros *Lepidodendron* y *Sigillaria* (Ziegler, 1990). Los licópsidos están representados de igual forma en gran cantidad de cuencas de latitudes medias y bajas en Angara y Gondwana, pero estas comunidades se componen de otros géneros (e.j. *Viatscheslavia* en el norte y *Lycopodiopsis* en el sur) los cuales eran mucho más pequeños y simples (formas herbáceas) (Rees et al., 2002). Aún así hay registro de formas arborescentes en estas regiones, los cuales se toman como indicativo de condiciones cálidas que fueron tomando parte después de la glaciación que ocurre en el límite del Carbonífero-Pérmico (Rees et al., 2002).

Las esfenofitas fueron mucho más diversas y con una distribución más amplia, viéndose reflejada su presencia en casi cualquier listado paleoflorístico del Pérmico (Ziegler, 1990). Al igual que las licópsidas, se incluyen formas arborescentes (e.j. *Calamites* que podía alcanzar tallas de 30 m de altura y 40 cm de diámetro) y herbáceas (e.j. algunos representantes de *Phyllothea*) (Rees et al., 2002).

Las formas arborescentes como *Calamites* y *Paracalamites* estaban limitadas a los trópicos (Euroamérica y microcontinentes asiáticos) (Rees et al., 2002); prueba de ello es la ausencia de su registro fósil en regiones como Gondwana (Plumstead, 1973) o Angara (Meyen, 1982), donde solo hay representación de formas pequeñas y de apariencia herbácea (Plumstead, 1973; Meyen, 1982) que se extienden hasta latitudes altas (formando cubierta vegetal del suelo) (Rees et al., 2002).

Pasando al orden de los helechos, las Filicales (Botryopteridaceae, Anachoropteridaceae, Tedeleaceae, Skaaripteridaceae, Anachoropteridaceae, Tedeleaceae, Skaaripteridaceae, Gleicheniaceae) y Marattiales se encuentran muy bien representados en el Pérmico (Ziegler, 1990). Sin embargo, los principios de uniformismo deben ser aplicados con precaución, ya que por ejemplo los helechos arborescentes modernos parecen preferir zonas montañosas de bosques nubosos (Troll, 1970), mientras que sus parientes del Paleozoico tardío no estaban tan limitados, ya que se encontraban también en zonas pantanosas-carbonosas (Ziegler, 1990). Uno de los géneros de helechos más comunes encontrado es *Psaronius* (Marattiales) que se identifica como el tronco de un helecho arborescente que medía alrededor de 10 metros de altura (Taylor, 1981) y estaba probablemente restringido, como otras plantas con leños manoxílicos, a temperaturas cálidas y climas tropicales (Ziegler, 1990). El problema con las maderas fósiles es que no se encuentran de forma tan abundante como las hojas fósiles, lo cual complica una limitante en la interpretación paleoecológica de estas plantas. Por ejemplo, las formas de las hojas como *Pecopteris*, que es un fosilitaxón de frondas de helechos filicales muy común, son conocidas por estar asociadas con varios órdenes de helechos y helechos con semillas (Ziegler, 1990). Los listados taxonómicos tienen por lo tanto sus limitantes en la determinación de cuestiones tan simples como la determinación de una especie en concreto ya que cada una de sus partes dentro de la planta tiene una parataxomía específica y amplia (Ziegler, 1990).

Los órdenes de Pteridospermofitas (helechos con semillas) están actualmente extintos y aquellos presentes comúnmente en el Pérmico (Medullosales, Callistophytales,

Peltaspermales y Gigantonomiales) debieron ser miembros importantes de muchas comunidades vegetales (Ziegler, 1990). Algunas Pteridospermas son conocidas por haber tenido una apariencia general muy parecida a la de los helechos arborescentes modernos; mientras que otros tenían hábitos más postrados o trepadores (Stewart, 1983). Estas plantas con maderas manoxílicas están restringidas a climas cálidos (a excepción de Callistophytales) al igual que las gigantopteridas; quedando limitadas a zonas de bosques lluviosos tropicales. Yao (1983) ha concluido que estas gigantopteridas eran trepadoras debido a que se han encontrado en sus restos fósiles estructuras de tipo gancho, raíces superficiales y tallos principales sin ramificar. Parecen haber estado restringidas a selvas o bosques tropicales de los microcontinentes asiáticos y Euroamérica. Existen reconstrucciones detalladas para *Callistophyton* (un género de las Callistophytales) que muestran que fueron un tipo de plantas trepadoras con raíces adventicias extendidas desde tallo postrado, las cuales se extinguieron para mediados del Pérmico (Meyen, 1987). Como podemos ver con estos ejemplos de pteridospermas, se hace notar que estas plantas eran diversas tanto estructuralmente como taxonómicamente en el Pérmico, sin embargo es necesario desarrollar mucho más trabajo tafonómico y paleoecológico para poder reconstruir a detalle y mucho mejor la vegetación de este periodo en cuanto a este grupo (Ziegler, 1990).

Las cícadas y los ginkgos, en contraste, apenas comenzaban a diversificarse durante el Pérmico (Ziegler, 1990) y su distribución estaba restringida a sitios en latitudes medias y bajas como selvas tropicales. Sin embargo, no existe un acuerdo total en cuanto a la asignación correcta de los grupos y géneros (e.j. el registro de ginkgofitas en el Pérmico es problemático debido a la falta de caracteres diagnósticos en las hojas que esenciales en la identificación de esta planta) (Rees et al., 2002); y aunado a que los registros fósiles de estos grupos están muy dispersos, son poco útiles para estudios fitogeográficos (Ziegler, 1990). El único con una distribución relativamente amplia es el morfogénero de hoja *Taeniopteris* que es comúnmente encontrada en floras de latitudes bajas y medias y se asocia a distintas especies de cícadas (Ziegler, 1990).

En latitudes altas, eran muy importantes y diversas las Cordaitales, que dominaban la provincia de Angara; y las Glossopteridales, que dominaban la provincia de Gondwana (Ziegler, 1990). Las Cordaitales y Glossopteridales están extintas actualmente, y a pesar de no estar relacionadas poseen adaptaciones muy similares como resultado de una evolución paralela bajo el estrés de condiciones frías e invernales muy semejantes (Ziegler, 1990). Ambos grupos se asocian a zonas pantanosas templadas con formas arborescentes, troncos

picnoxílicos (madera densa) (Meyen, 1987; Gould y Delevoryas, 1977) y hojas simples en forma de lengua las cuales quizá perdían estacionalmente. Evidencia de esto, en el caso de *Glossopteris*, donde se describen “numerosas impresiones de hojas en capas de sedimentos varvados durante el otoño-invierno, las cuales no se encuentran en la primavera-verano” que ocurren en Australia (Gould y Delevoryas, 1977). De hecho, las hojas de estos dos grupos son tan similares que pueden ser confundidas, es por ello que algunos autores como Meyen (1987) han propuesto que las especies de Gondwana reportadas como *Cordaites* son en realidad Glossopteridales. Curiosamente, *Glossopteris* y *Gangamopteris* (un género de gimnospermas muy parecido a *Glossopteris*) no son comúnmente reportadas en el área de Angara (Meyen, 1982), pero como sucede con *Cordaites*, estas identificaciones han sido puestas en duda (Chaloner y Creber, 1988). Finalmente, estos dos grupos también muestran similitud en cuanto a sus fructificaciones femeninas (Meyen 1982), y Plumstead (1973) ha enfatizado que las semillas de las Glossopteridales “están encerradas con diferentes grados de complementariedad dentro de sacos con forma de cúpulas opuestas que sirven de protección al embrión en zonas extremas en cuanto a temperatura y humedad”. A pesar de todas estas similitudes, las cordaitales exhiben un rango más amplio de variabilidad morfológica (Rees et al., 2002). Al igual que dominaban las latitudes altas del norte, algunas cordaitales también habitaron en latitudes bajas y presentaban distintas formas de crecimiento (arbustiva, mangles y grandes árboles) (Stewart, 1983).

Otras plantas importantes en este periodo son las Voltziales, las cuales son una clase de grupo transicional hacia las coníferas modernas, y al igual que ellas, presentaban varios tipos de follaje (de aguja y escamoso) y grandes tamaños arborescentes (Thomas y Spicer, 1987). Las hojas reducidas deben haber sido una adaptación a condiciones de sequía ya que estas coníferas pérmicas se encuentran principalmente en regiones transicionales de cuencas evaporíticas, en donde la ocurrencia de la lluvia fue probablemente de naturaleza altamente estacional (Ziegler, 1990). Los grandes bosques de coníferas boreales actuales pueden ser comparados con los bosques coniferales de *Walkomiella* localizados en el Hemisferio Sur (Retallack, 1980; Plumstead, 1973); sin embargo para el Hemisferio norte se observa una ausencia de coníferas (Meyen, 1982).

Por último, la palinología ha ayudado también a conocer más acerca de las composiciones florísticas durante el Pérmico. Los palinomorfos principales incluyen esporas de pteridofitas del tipo trilete y una gran variedad de tipos de polen bisacado pertenecientes a gimnospermas (Hart, 1965, Meyen, 1987) (Fig. 5). Las listas de asociaciones palinológicas

también incluyen un gran porcentaje de esporas monocolpadas de tipo *Cycadopites* (Meyen, 1987) (Fig. 5).

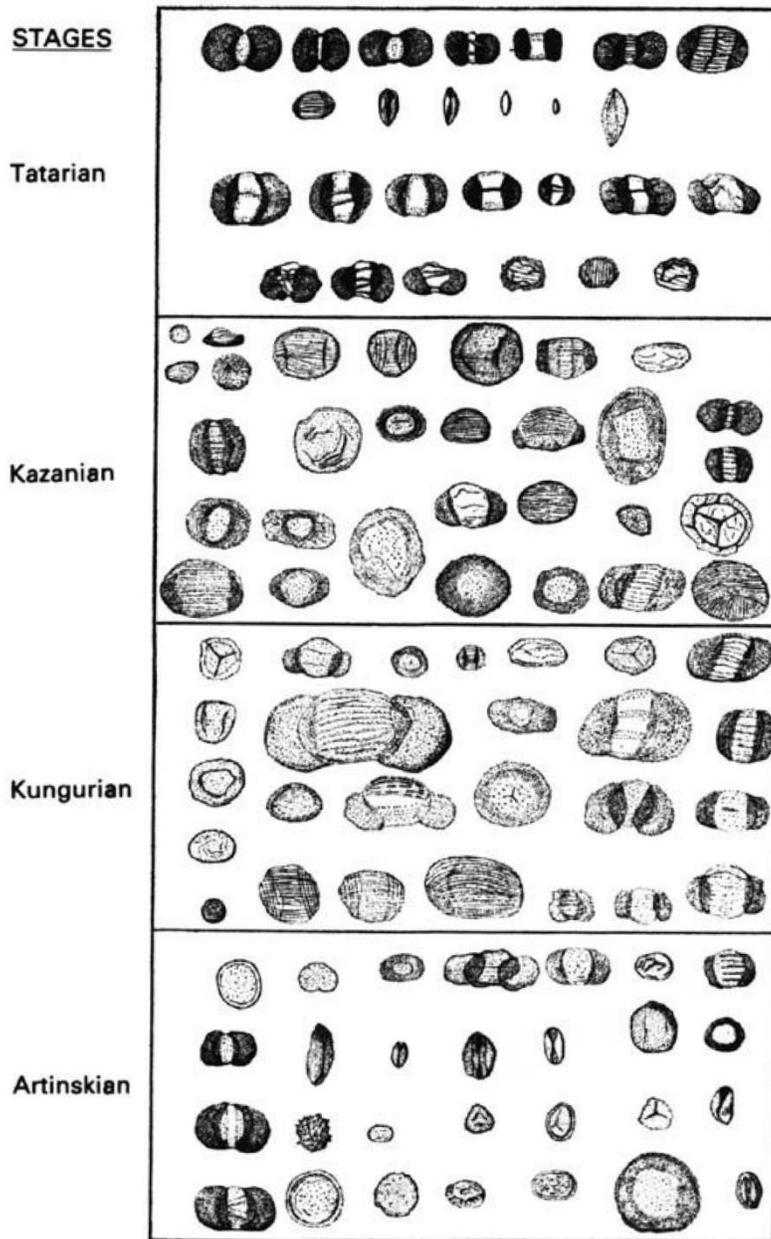


Figura 5.- Representación morfológica general del tipo de esporas principales encontradas en niveles pérmicos (Traverse, 1988).

La mayoría de las esporas encontradas durante el Pérmico se asocian a distintos tipos de plantas (e.j. el morfogénero *Calamospora* hace referencia a plantas de tipo *Calamites*, *Sphenophyllum*, *Paleostachya*), e incluso hay algunas que aún no se determina bien su afinidad botánica (e.j. *Nuskoisporites* supuestamente pertenece a helechos con semillas, sin embargo, también se ha encontrado en conos de coníferas) (Traverse, 1988, 2007).

Trabajos como Trindade (1971) en el norte de Brasil, muestran resultados que son congruentes con la paleogeografía de la zona en el periodo; al encontrar una mezcla de elementos de flora euroamericana con gondwánica por la presencia de las esporas *Duosporites* (Gondwana) y *Lagenosporites-Setosisporites* (Euroamerica). Trabajos en zonas más al norte (Alaska) reportan palinomorfos como *Vittatina* y una gran cantidad de granos de polen bisacados estriados, que correspondería a vegetación del tipo gimnosperma, que es la reportada para estas latitudes durante el Pérmico (Kremp, 1974).

Como se expresa con anterioridad, la diversidad de plantas está ligada a ciertos tipos de provincias; sin embargo, es importante resaltar que de igual manera las provincias fitogeográficas se asocian a tipos de climas específicos. Paleogeográficamente, durante el Pérmico México se ubicaba en el extremo suroeste de Laurasia (Galván-Mendoza, 2000), muy cerca de la línea ecuatorial (Krassilov, 2000) (Fig. 6).

La provincia de Cathaysia correspondería a la zona ecuatorial de Gondwana y Laurasia, representada por selvas tropicales *sensu stricto* (bioma 1) según Ziegler (1990). Las asociaciones florísticas de la Formación Matzitzi están ligadas a esta provincia y muestran un clima húmedo tropical correspondiente al bioma 1 (Galván-Mendoza, 2000). Según Rees et al. (2002) el bioma 1 representa la selva tropical con temperaturas constantes de 23-26° C y lluvias fuertes con un mínimo de 40 mm mensuales. Estas condiciones ocurren a lo largo del ecuador debido a la Zona de Convergencia Intertropical, y en otros lugares de los trópicos donde los vientos alisios traen aire cálido y húmedo a la banda estrecha (20-30 km de anchura) (Ziegler, 1990). Las selvas ayudan a mantener constantes estas condiciones atrapando aire, reteniendo la humedad y proporcionando humedad a través de la transpiración (Ziegler, 1990). Las selvas más productivas y diversas de la Tierra prosperan en este bioma que se extiende a 50° de latitud, siendo el ecosistema menos restringido de la Tierra (Ziegler, 1990). Los árboles fanerotípicos dominan el bioma en diferentes estratos, pero las lianas son características de aquí con el 90% de las especies confinadas a los trópicos (Ziegler, 1990). Este tipo de clima ocupaba los cinturones centrales del Pérmico, sin embargo, se considera que la flora de Cathaysia no representa una asociación que se desarrolló en un sitio geográfico particular, sino más bien representa todas esas asociaciones florísticas que habitaron tanto en la región ecuatorial o intertropical, así como en un clima cálido y muy húmedo (Magallón-Puebla, 1991).

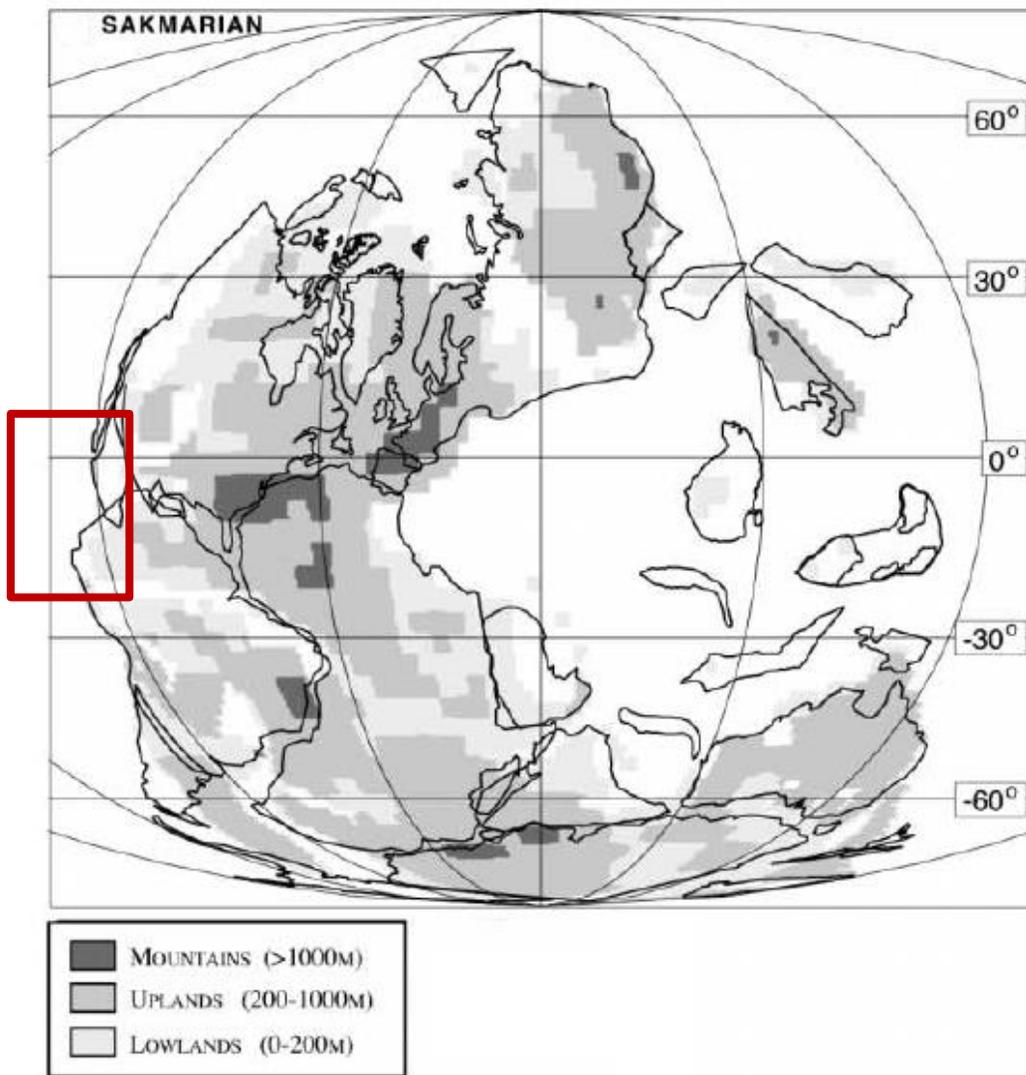


Figura 6.- Ubicación paleogeográfica de México durante el Pérmico temprano (modificado de Rees et al., 2002).

En general, el Pérmico representa un periodo de transición y el comienzo de un nuevo paleoclima global (Parrish, 1995). Las glaciaciones continentales, las cuales alcanzaron su punto máximo en el Carbonífero tardío, disminuyeron y cesaron durante el Pérmico, por tanto, para este periodo se propone un modelo climático de megamonzones que duró hasta el Jurásico medio (Kutzbach y Gallimore, 1989; Parrish, 1992).

No obstante, es importante resaltar que el clima global para cualquier intervalo de tiempo debe considerarse en el contexto paleogeográfico durante ese periodo (Fig. 7). Los patrones climáticos globales están fuertemente controlados por las posiciones de los continentes (Nairn y Smithwick, 1976; Parrish, 1982; Barron y Washington, 1982; por citar algunos). El clima en particular está influenciado por la posición latitudinal, el tamaño y la topografía de un continente, sin embargo los patrones climáticos globales también están

influenciados por la distribución relativa de los demás continentes, océanos y cadenas montañosas (Ruddiman y Kutzbach, 1991).

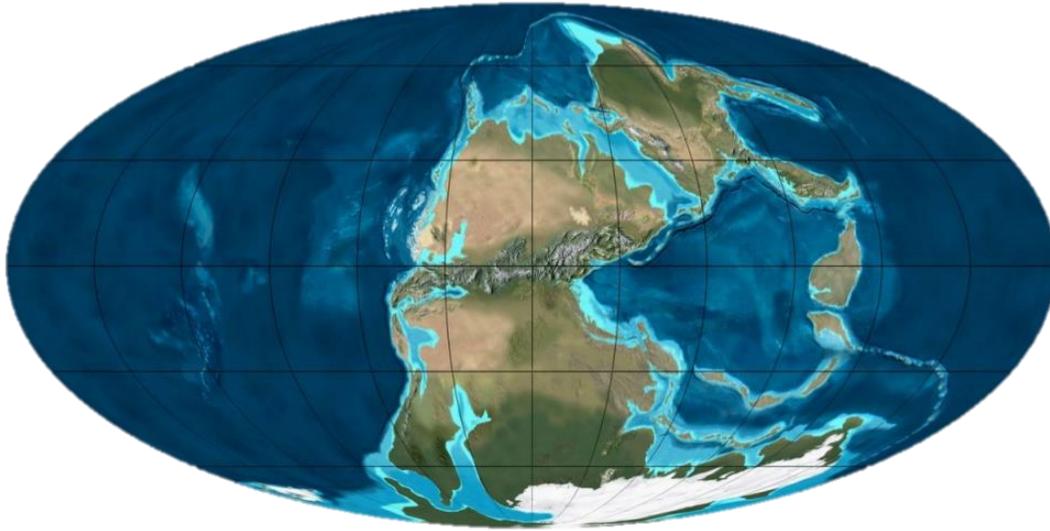


Figura 7.- Configuración paleogeográfica durante el Pérmico inferior (280 M.a.) (tomado de Colorado Plateau Geosystem, 2016).

Durante el Pérmico, la configuración continental contrasta marcadamente con la presente (Barron y Fawcett, 1995). El supercontinente Pangea estaba ensamblado casi por completo; solo quedaban libres los pequeños cratones que ahora conforman China (McElhinny et al., 1981; Nie et al., 1990). Un solo océano, Pantalasa, con un mar de Tetis semicerrado, dominaba el entorno marino (Barron y Fawcett, 1995). La mayor parte del área continental estaba hacia el sur del ecuador, la cual consistía en un continente gigante que se extendía a ambos lados del hemisferio desde el ecuador hasta el Polo Sur. El área de tierra total al sur del ecuador era de alrededor del 65% de la superficie total de la tierra expuesta en ese momento (Parrish, 1995). El efecto de esta extraordinaria geografía fue aislar el interior del sur de Pangea de los efectos de los océanos circundantes y crear condiciones de continentalidad extrema. En la mitad norte de Pangea las condiciones climáticas no fueron tan severas (Parrish, 1995). La superficie total expuesta era más pequeña y gran parte de la tierra estaba en latitudes relativamente bajas (Scotese et al., 1979; Parrish, 1985; Scotese y McKerrow, 1990). Sin embargo, es probable que la estacionalidad haya sido mayor de lo esperado, influenciado por las condiciones extremas en el Hemisferio Sur (Parrish, 1995).

Como se mencionó antes, para este periodo se propone un modelo climático de megamonzones (Kutzbach y Gallimore, 1989; Parrish, 1992). Las implicaciones de esta evolución de sistema monzónico son la presencia de zonas mucho más secas en Pangea ecuatorial, comenzando en el oeste y extendiéndose hacia el este; y el aumento de la

estacionalidad con respecto a las precipitaciones, particularmente en las regiones circundantes al mar de Tetis y zonas ecuatoriales (Parrish, 1995). El aumento de la aridez en los interiores continentales se debió principalmente a la caída del nivel del mar y al mayor aislamiento de los interiores del suministro de humedad explicado por la presencia de altas montañas a lo largo de las costas que capturaban casi toda la humedad, dejando el interior continental caliente y seco, mientras que las regiones costeras húmedas (Parrish, 1995).

Se esperaría que las grandes diferencias en la configuración continental dieran como resultado condiciones climáticas extremas, muy diferentes del clima actual (Barrón y Fawcett, 1995). Sin embargo, las zonas climáticas terrestres (biomas) estaban bien diferenciadas del ecuador a los polos (Rees et al., 2002) con gradientes que parecen haber sido similares al clima interglaciar moderno de la Tierra, aunque al no existir grandes capas de hielo continentales los gradientes de temperatura latitudinal eran menos severos que en la actualidad (Rees et al., 2002). Otros autores han llegado a conclusiones similares (Chaloner y Meyen, 1973; Vakhrameev et al., 1978; Meyen, 1987), y el enfoque del bioma a la clasificación climática ha sido reconocido en diversas revisiones de la vegetación del Paleozoico tardío (Wagner, 1993; Utting y Piasecki, 1995; Gastaldo et al., 1996; Wnuk, 1996). En particular, las floras y faunas marinas y terrestres del Pérmico son indicativas de un aumento de provincialidad y una biosfera altamente diferenciada (Ziegler et al., 1981; Ziegler 1990). Al menos una docena de unidades biogeográficas marinas caracterizaron el Pérmico tardío, y Ziegler (1990) describe ocho grandes floras terrestres que van desde las floras euramericanas tropicales hasta las floras polares de las regiones del Lejano Oriente y Siberia.

#### **4.- ANTECEDENTES**

Se realizó una revisión bibliográfica de México y áreas cercanas al país durante el Pérmico temprano-medio (correspondiente a Leonardiano) con base en el contexto paleogeográfico de la época, que incluye el sur de Estados Unidos, Noroeste de Sudamérica y Este de Asia (Cathaysia), con claras similitudes fitogeográficas. A continuación se presenta la flora fósil pérmica para cada una de las zonas mencionadas.

#### 4.1.- Registros paleobotánicos del Pérmico en México

Los afloramientos marinos y continentales del Paleozoico en México son relativamente escasos comparados con la extensión territorial del país en la actualidad debido a que la región experimentó deformación causada por interacciones complejas entre placas lo cual provocó tanto erosión como no depósito de las capas. Además, las rocas del Paleozoico están cubiertas por gruesas secuencias de sedimentos tanto mesozoicos como cenozoicos; así como por rocas volcánicas del Cenozoico (Silva-Pineda, 2003; Silva-Pineda et al., 2003). Adicionalmente, los depósitos continentales pérmicos son aún más escasos (Fig. 8); donde si bien existe una buena preservación del material fósil que facilita su identificación, los restos son poco abundantes (Silva-Pineda, 2003; Silva-Pineda et al., 2003). A continuación se enumeran los registros de plantas fósiles continentales del Pérmico en México.

##### Formación Guacamaya (Pérmico temprano-medio: Wolfcampiano-Leonardiano)

La Formación Guacamaya fue descrita por Carrillo-Bravo (1961) como una asociación de areniscas conglomeráticas y lutitas expuestas en Tamaulipas y la Sierra Madre Oriental (Fig. 8). Carrillo-Bravo (1965) colectó flora y fauna pérmica entre Tlahuelompa, Hidalgo y San Mateo, Veracruz. La flora fue identificada con ayuda de S. Mamay y consistía de esfenópsidas (*Equisetum*, *Calamites*, *Annularia*), pteridospermas (*Neuropteris*, cf. *Odontopteris*, cf. *Calipteris*, cf. *Gigantopteris*), helechos (*Pecopteris arborescens* Brongniart, *P. onita* Brongniart, *Sphenopteris*, *Neuropteris*), y coníferas (*Cordaites*, *Walchia*). En la región de Calnali en el noreste de Hidalgo, en rocas de la misma formación, Silva-Pineda (1987) reportó escasa flora y fragmentos del Wolfcampiano-Leonardiano representados por equisetales (*Equisetum*), helechos (*Pecopterisarborescens* Brongniart), benetiales (*Taenopteris*), pteridospermas (cf. *Gangamopteris*, cf. *Neuropteris*, cf. *Odontopteris*) y coníferas (cf. *Walchia*).



Figura 8.- Formaciones paleozoicas de México con reportes de flora pérmica.

Formación Tuzanco (Pérmico temprano-medio: Wolfcampiano-Leonardiano)

Las rocas paleozoicas que se encuentran expuestas en el noreste de Hidalgo fueron tradicionalmente asignadas a la Formación Guacamaya; sin embargo, estudios posteriores demostraron grandes diferencias estratigráficas con las secciones tipo de esta formación, por tanto, fue redefinida como Formación Tuzanco y comprende flujos de lava submarinos, turbiditas, flujos de escombros calcáreos y lentes de conglomerados (Rosales-Lagarde et al., 2005) (Fig. 8). La Formación se distingue por contener abundantes fósiles marinos del Pérmico (Wolfcampiano-Leonardiano); sin embargo, hay reportes de flora fósil muy bien preservados en algunos estratos, lo cual ha llevado a interpretar la Formación como parte distal de un delta (Silva- Pineda, 1987; Rosales-Lagarde et al., 2005).

En la región de Calnali, Silva-Pineda (1987) reporta plantas fósiles de edad leonardiana, principalmente *Equisetum* sp., *Pecopteris arrescens* Schwagerina, *Pecopteris* sp., *Taeniopteris* sp., *Gamgamopteris* sp., *Neuropteris* sp., cf. *Odontopteris* sp. y *Walchia* sp. Ochoa-Camarillo (1996) describió otra unidad donde también reporta la presencia de restos de helechos, pteridospermas y coníferas. Por último, Hernández-Castillo et al. (2014) describió un nuevo género y especie fósil basados en ramas laterales y hojas de la primera

conífera pérmica “walchiana” con base en varias compresiones e impresiones fósiles nombrándola como *Calnalia hidalguensis*.

#### Formación Patlanoaya (Pérmico temprano-medio: Wolfcampiano-Leonardiano)

Esta formación propuesta por Vázquez-Echeverría (1986) fue descrita como una sucesión de areniscas litorales a marinas compuesta principalmente por areniscas conglomeráticas y calizas (Fig. 8) y se localiza en San Salvador Patlanoaya, cerca de Izúcar de Matamoros en Puebla. Las plantas de esta formación fueron descritas por Villaseñor et al. (1987), pero fue hasta 2003 cuando Silva-Pineda y colegas reportaron que el contenido fósil es escaso y fragmentario y se representa principalmente por *Supaia merriani* White, la cual es citada por primera vez para México; además de restos semejantes a lepidodendrales (cf. *Sigillaria* sp.) y coniferofitas como *Walchia* sp. Así, el género *Supaia* descrito por Read y Mamay (1964) de edad Pérmica en Nuevo México y Arizona es reportado por primera vez en México. El género *Sigillaria* está ampliamente distribuido en el Pensilvánico y Pérmico, y *Walchia* es característico del Pensilvánico y Pérmico de muchas regiones del mundo. Silva-Pineda et al. (2003) también mencionan que esta flora tiene bastante semejanza con otras pertenecientes al Pérmico en México, como las Formaciones Guacamaya y Matzitzi.

#### Formación Olinalá (Wordiano-Capitaniano)

La Formación Olinalá fue propuesta por Flores de Dios y Buitrón-Sánchez (1982) y descrita como un conjunto de secuencias clásticas marinas del Pérmico cerca de Olinalá en Guerrero (Juárez-Arriaga, 2006) (Fig. 8). La parte inferior y media de la formación contiene restos de plantas como *Neuropteris* sp., *Taeniopteris* sp., *T. fallax* Goepfert y cf. *Cordaites* sp. La presencia de una pequeña hoja de cf. *Cordaites* sp. es raro, debido a las grandes dimensiones que presentan sus hojas normalmente; sin embargo, muchos autores han reportado hojas de pequeñas dimensiones (Silva-Pineda et al., 2003). Adicionalmente, *Taeniopteris*, un género normalmente encontrado en el Pérmico-Triásico de muchas regiones del mundo está contenido en estas rocas (Ziegler, 1990). Esta unidad representa las rocas pérmicas más jóvenes reportadas para México (Vachard et al., 1993). Buitrón et al. (2005) dan a conocer la presencia de plantas continentales fragmentadas identificadas como cicadofitas, pteridospermas y coniferofitas asignadas a las especies *Taeniopteris* cf. *T. fallax* Gorpert, *Neuropteris* sp. y *Cordaites* sp., así como escasos restos de tallos de equisetales y fragmentos de otros vegetales no determinados.

### Formaciones Santa Rosa, Paso Hondo y Grupera (Mississípico-Pérmico)

La Formación Santa Rosa se constituye en su parte inferior por rocas metamórficas derivadas de lutitas, margas y areniscas, mientras que la parte superior se compone por lutitas en alternancia con areniscas (Hinojosa, 1964). La Formación Grupera se encuentra formada por una secuencia de calizas con crinoides, dolomías, lutitas, limolitas y areniscas (De la Rosa et al., 1989). Por último, la Formación Paso Hondo la conforman, principalmente calizas con crinoides, fusulínidos, briozoarios y estromatolitos (De la Rosa et al., 1989). Estas tres unidades se encuentran distribuidas en los alrededores del poblado de Chicomuselo (Mandujano-Velásquez, 1996; Mandujano-Velásquez y Vazquez-Meneses, 1996) (Fig. 8).

Hernández-García (1973) menciona plantas provenientes de la Formación Santa Rosa con mala preservación y escasa, sin embargo le atribuye una edad de Pensilvánico medio-superior por la presencia de *Comia* sp. En la Formación Paso Hondo reporta plantas con una edad del Pérmico medio, pero esta edad está asignada más bien por el estudio de fusulínidos asociados (Hernández-García, 1973). Por último, en la Formación Grupera se ha señalado la presencia de flora fósil del Pérmico (Hernández-García, 1973).

### Formación Matzitzi (Pérmico)

La Formación Matzitzi es una sucesión clástica continental con un gran contenido de restos de plantas fósiles (Centeno-García et al., 2009) (Fig. 8). El primer trabajo paleobotánico de la formación fue realizado por Silva-Pineda (1970) en donde la autora describe 25 especies de plantas fósiles pertenecientes a los géneros *Pecopteris*, *Calamites*, *Lepidodendron*, *Sigillaria* y *Stigmara* principalmente. Por medio de este estudio se establece que la edad de la formación es Pensilvánica, descartando la edad jurásica asignada anteriormente (Silva-Pineda, 1970). Carrillo y Martínez (1981) reportaron la presencia *in situ* de *Calamites*, evidenciado por primera vez que la Formación Matzitzi es de facies continentales. Galván (1984) reporta plantas fósiles del Paleozoico Superior de la región de San Luis Atolotitlan en Puebla. Posteriormente, Magallón-Puebla (1991) realiza una descripción mediante un estudio sistemático y biométrico de diez especies de helechos pecoptéridos pertenecientes a dos géneros distintos: *Pecopteris* y *Fascipteris*, así como dos especies de afinidad genérica incierta, perteneciente a Marattiales. La misma autora manifiesta que el conjunto florístico de la Formación Matzitzi contiene elementos que indican una edad pérmica para los estratos con: *Taeniopteris* sp., *Baiera* sp., *Rhipidopsis* sp., *Sigillaria ichthyoleptis* y follaje asignado a Gigantopteridales. La presencia del género

*Fascipteris* refuerza esta afirmación, además de que aporta datos sobre afinidades florísticas con *Cathaysia*. Asimismo, afirma que considera que la flora de *Cathaysia* no sería una asociación relacionada con un sitio geográfico particular, sino más bien bajo un concepto geográfico, climático y temporal.

Hernandez-Láscares et al. (1993) reportan la presencia del género *Annularia* en la región de Santiago Coatepec, dentro de la Formación Matzitzi, en donde la encontraron asociada con otros géneros como *Pecopteris*, *Calamites* y algunos ejemplares de *Sigillaria*. Los autores también mencionan que la presencia de *Annularia* es muy escasa y su rango de edad está reportado dentro del Carbonífero y Pérmico, teniendo su máxima abundancia durante el Pensilvánico. En 1994, Weber y Cevallos-Ferriz mencionan que la revisión de las identificaciones realizadas por Silva-Pineda (1970) y las nuevas recolecciones realizadas aportan un número suficiente de géneros con distribución estratigráfica pérmica; por tanto, esto llevó a la decisión de asignar una edad pérmica a la Formación Matzitzi. Ésto como resultado de la comparación con floras del Wolfcampiano (Pérmico temprano) del sur de Estados Unidos, que asemejan más a las floras pensilvánicas y como la Formación Matzitzi carece en su mayoría de estas formas típicas de los depósitos estadounidenses (helechos pecopterídicos, pteridospermas medulosáceas y esfenofitas), se decidió asignarle una edad pérmica. Además, Weber y Cevallos-Ferriz (1994) reportan la presencia de una gigantopteridal cuya aparición en el sur de Estados Unidos es a principios del Leonardiano (Pérmico medio). El primer autor también retracta su reporte de una glossopteridal, mencionando que pudiera ser *Sphenophyllum*, un género de planta característica del Pérmico. Por lo tanto, todos estos datos llevan a los autores a asignar tentativamente una edad de Leonardiano a la flora de la Matzitzi. Ellos también resaltan la importancia de esta formación como eslabón fitogeográfico entre las floras del Pérmico del sur de Estados Unidos y el Norte de América del Sur y la relacionan con la provincia de *Cathaysia*. Para 1996, Velasco-Hernández y Lucero-Arellano reportan una nueva localidad de la Formación en el Río Calapa, en donde su contenido fósil (*Pecopteris*, *Sphenophyllum* y *Sigillaria*) permite asignarle una edad paleozoica. Como se comentó anteriormente, una contribución muy importante la tiene Weber (1997) al asignar una edad de Leonardiano a la Formación Matzitzi con base en una nueva planta gigantopteridal nombrada como *Lonesomia mexicana*.

Hernández-Láscares (2000) en su trabajo de estratigrafía de la Formación Matzitzi reporta para su base el género *Sigillaria* cf. *S. ichthyolepsis* y *Sphenophyllum*. En las cercanías del contacto con el Complejo Oaxaqueño también fueron encontrados ejemplares

como *Sphenophyllum* sp., *Annularia* cf. *A. stellata*, *Calamites* sp. que permitieron determinar una edad del Pensilvánico (Westphaliano-Stefaniano). Hacia la región de San Luis Atlotitlán el autor reportó el género *Lepidodendron* cf. *L. obovatum* y otras especies de *Lepidodendron* que dan una edad de Pensilvánico Tardío. Galván-Mendoza (2000) también reporta especies fósiles de los géneros *Pecopteris*, *Taeniopteris*, *Calamites*, *Lepidodendron*, *Annularia*, *Holcospermum*, *Sphenophyllum* y *Sigillaria elegans* y les asigna una edad entre el Pensilvánico tardío y Pérmico, reconociendo la similitud de la flora fósil con aquellas de las provincias florísticas Euroamericana y Cathaysia. Silva-Pineda et al. (2003) realiza una síntesis sobre la biota pérmica marina y continental de México, en donde menciona que la Formación Matzitzi contiene flora muy bien preservada del Pensilvánico tardío (Silva-Pineda, 1970) como *Pecopteris*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Neuropteris*, *Calamites*. Los autores también menciona nuevos géneros determinados por Weber et al. (1989) como *Fascipteris*, *Taeniopteris*, *Pterophyllum*, *Rhipidopsis*, *Sphenophyllum*, *Holcospermum*, *Annularia*, *Lonesomia* y quizás *Glossopteris* que determinan una edad leonardiana para la formación.

En 2006, Hernández-Láscares et al. reportan la presencia de un ejemplar perteneciente a la familia Sphenopsidaceae identificado como *Sphenophyllum* cf. *verticillatum* de edad Stefaniano, entre el límite Pensilvánico superior y base del Pérmico.

Para 2010 Rincón-Pérez realiza un listado paleoflorístico de las plantas fósiles del Pérmico en la Formación Matzitzi en donde se analizan un total de 278 ejemplares y se determinan un total de 28 especies, comprendidas entre los géneros: *Pecopteris*, *Neuropteris*, *Holcospermum*, *Pterophyllum*, *Mexiglossa*, *Taeniopteris*, *Ginkgoites*, *Calamites*, *Lepidodendron*, *Bothrodendron*, *Sigillaria*, *Cyperites*, *Asolanus*, *Stigmaria* y *Stigmariopsis*. El autor propone un ambiente de depósito de complejo fluvial con sedimentos alóctonos y depósitos de inundación o de un abanico fluvial; así como un paleoambiente pantanoso en un clima cálido y húmedo. Por último, considera una edad pérmica para la zona de estudio con base en la paleoflora registrada.

En un resumen de congreso se reportó la primera contribución palinológica (Di Pasquo y Hernández, 2013) de la Formación Matzitzi quienes reportan la existencia de palinomorfos en tres perfiles de los géneros *Punctatisporites*, *Leiotriletes*, *Waltzisporea*, *Granulatisporites*, *Lophotriletes*, *Verrucosisporites*, *Tripartites*, *Triquitrites*, *Convolutispora*, *Densosporites* y un bisacado indeterminado. Las especies de *Tripartites* y *Triquitrites*

muestran estrecha similitud con especies del Pennsylvaniano de Euroamérica. Estos mismos autores reportaron también, a lo largo de la autopista Tehuacán-Oaxaca (km 84 y 99) escasos palinomorfos de los géneros *Calamospora*, *Cristatisporites* y *Lophotriletes* argumentando que estas especies de esporas recuperadas reflejan la composición florística de la formación.

Flores-Barragán et al. (2014) realizan un estudio de hojas del orden Taeniopteridales en donde aparecen géneros como *Taeniopteris*, *Fasciapteris*, *Pecopteris*, *Macrotaeniopteris* y *Bjuvia*, siendo importante los nuevos registros de algunas especies que ayudan a incrementar su distribución geográfica y alcance estratigráfico.

Velasco de León et al. (2015) realiza un análisis de arquitecturas foliares con 129 fósiles de plantas paleozoicas de Puebla pertenecientes a Filicales, Calamitales, Cycadales, Caytoniales, Lycopodiales. Estos mismos autores reportan también la presencia de una nueva forma de arquitectura foliar del tamaño de una megáfila (similar a Ginkgoales) que no ha sido reportada para otras localidades pérmicas de México. Estas impresiones son las segundas más abundantes dentro de la localidad, superadas sólo por las Filicales. Por último, concluyen que el grado de preservación soporta la naturaleza autóctona de este nuevo morfotipo y se concluye que es una respuesta de competencia dentro del estrato arbustivo (Filicales).

Flores-Barragán y Velasco-de León (2016) dan el primer registro del género *Schizoneura* (Schimper y Mougeot, 1844) en el Pérmico de México, con la especie *Schizoneura gondwanensis*, y mencionan que es la única Sphenopsida registrada en la localidad a diferencia de otras localidades del mundo donde siempre se encuentra asociada con otros géneros del mismo orden. Además, con este nuevo reporte se amplía el registro geográfico del género (anteriormente registrada para el Pérmico de África, Antártida, Australia, Brasil e India); siendo este el primer registro para el Pérmico de América del Norte. También Ortiz et al. (2016) reporta la presencia del género *Dichotomopteris* y proponen una nueva especie para la Formación Matzitzi. Con este registro se aumenta la distribución geográfica del género, siendo el primer registro para América del Norte, además de que se amplía el listado florístico de la formación.

Valdés et al. (2016a, 2016b) reportaron nuevos registros de hojas megáfilas de la Formación pertenecientes al género *Comia* (Peltaspermales) y *Gigantonoclea* (Gigantopteridales); con especies como *Comia cradockii* registrada para el Pérmico inferior

de Estados Unidos (Mamay et al. 2009) y *Gigantonoclea crenata* registrada para el Pérmico superior de China. Los autores mencionan que estos nuevos registros tienen en común el desarrollo de una lámina foliar muy grande, probablemente como respuesta a la competencia que había por los recursos ambientales, en especial por la luz solar; además aportan evidencias significativas de que la Formación Matzitzi fue un probable lugar de transición, dada la variedad de géneros provenientes de diferentes provincias florísticas durante el Pérmico. Valdés-Vergara et al. (2017) reportaron la primera evidencia de interacción planta-insecto en la Formación Matzitzi en plantas de los géneros *Comia*, *Gigantonoclea*, *Calamites* y *Macrotaeniopteris*. Entre las interacciones principales están evidencias de alimentación, perforación por succión, ovoposición y agallas. Hernández-Láscares et al. (2017) mencionaron la presencia de troncos fósiles pertenecientes a los géneros *Sigillaria*, *Lepidodendron*, *Calamites* y una semilla del género *Holcospermum* y proponen la edad de Pensilvánico superior con base en la asociación florística típica de Euroamérica-Cathaysia. Flores-Barragán et al. (2017) reportaron el hallazgo de fósiles con parecido a las Glossopteridales de distribución Gondwánica en el Pérmico de México con los géneros *Glossopteris*, *Gangamopteris* y *Plumsteadia*; por tanto, se pone en duda la afinidad fitogeográfica de la flora de la Formación a espera de un trabajo taxonómico más detallado.

Por último, Valdés-Vergara (2017) realizó un trabajo de determinación taxonómica para conocer la riqueza, abundancia y distribución global de plantas fósiles. Los géneros encontrados son *Calamites*, *Comia*, *Cyperites*, *Pecopteris*, *Pseudoctenis*, *Taeniopteris*, *Trigonocarpus*, *Sigillaria*, *Sphenopteris*, *Syringodendron*, *Bjuvia*, *Fascipteris*, *Macrotaeniopteris*. Se registra por primera vez para el Pérmico de México a los géneros *Trigonocarpus* y *Syringodendron*. La flora fósil encontrada en la Formación Matzitzi contiene taxones cosmopolitas; sin embargo, muestra una mayor afinidad con la Provincia florística de Euroamérica y Cathaysia, por lo que podría ser considerada como una zona de transición entre estas provincias.

#### **4.2.- Registros paleobotánicos del Pérmico en el sur de Estados Unidos**

La parte de Euroamérica (correspondiente a Norteamérica) se extiende principalmente a través del suroeste de Estados Unidos e incluye Colorado, Oklahoma, Texas y Nuevo México. A lo largo de la mayor parte del Pérmico Inferior, las floras se parecen a las de Europa Occidental. Sin embargo, a finales del Pérmico temprano o Leonardiano se pensaba que las floras tenían afinidad a las de Cathaysia, pero ahora se sabe que son diferentes

(Chaloner y Meyen, 1973; Meyen, 1987). Estas floras reflejan un clima semiárido y se restringen a estratos moteados que contienen muchas coníferas, las cuales son raras en la provincia de Cathaysia (Utting y Piasecki, 1995). Mucha información ha sido acumulada durante los últimos años acerca de la distribución, tanto en tiempo como en espacio, de las floras paleozoicas superiores en los Estados Unidos. Existen varios trabajos tanto de plantas como de polen fósil del Paleozoico medio y superior (ej. Claphman, 1970; Utting y Piasecki, 1995; DiMichele et al., 2004; etc.).

Read y Mamay (1964) realizaron un trabajo de síntesis acerca de 15 zonas florales más o menos bien definidas durante el Misisípico (3 zonas), Pensilvánico (9 zonas) y Pérmico (3 zonas), de 15 zonas florales más o menos bien definidas durante el Misisípico (3 zonas), Pensilvánico (9 zonas) y Pérmico (3 zonas) las cuales son nombradas por sus géneros o especies características. A continuación se presentan sólo las zonas de interés que corresponden al Sistema Pérmico descritas por estos autores en su trabajo, quienes citan a otros autores (ej. Sellards, 1908; Halle, 1927) que complementan su información (consultar Read y Mamay, 1964).

Zona 13. Zona de *Callipteris* spp.- La flora de *Callipteris* es característica de los estratos más basales del Pérmico en una extensa área. La parte superior del Grupo Dunkard en partes de Pensilvania y Virginia Occidental contiene dicha flora. En partes de Kansas, Oklahoma y el oeste de Texas, la serie del Wolfcampiano contiene una flora de *Callipteris* bien desarrollada. Finalmente, la flora está bien desarrollada en varias localidades de Nuevo México en la parte inferior de la Formación Abo, en estratos que se adjudican por otras razones para ser el Pérmico inferior.

Aunque *Callipteris* es el único fósil índice del Pérmico confiable en estas asociaciones, no necesariamente es dominante con respecto al número de especies o individuos en una colección dada. Las floras *Callipteris* de América del Norte están dominadas generalmente por varias especies de *Pecopteris* y se caracterizan además por fuertes representaciones de *Sphenopteris*, *Sphenophyllum* Koenig, *Odontopteris* Brongniart, *Neuropteris*, *Annularia* Sternberg y otros géneros típicos de Pensilvania. *Taeniopteris* Brongniart aparece en números moderados y el complejo *Walchia* es dominante localmente. Por otro lado, los cordaites y los licopodios arborescentes, que se encontraban entre los principales "creadores de carbón" durante el Pensilvánico, solo se representan con moderación en la zona de *Callipteris*.

Zona 14. Zona de *Gigantopteris* flora en parte de Texas, Oklahoma y Nuevo México equivalente a la zona de *Glenopteris* spp. en Kansas, y equivalente a la flora de *Supaia* en Nuevo México y Arizona.- A medida que el Pérmico avanzaba, las asociaciones florales gradualmente asumieron más individualidad y perdieron gran parte del aspecto cosmopolita de sus precursores del Pensilvánico. Las floras *Callipteris* más inferiores del Pérmico, que aparentemente ocupaban una distribución circumpolar en el hemisferio norte, se modificaron por la aparición de nuevas formas que aunque estaban restringidas geográficamente, resultaron ser más dominantes. Áreas muy limitadas del suroeste y centro de los Estados Unidos se volvieron capaces de producir distintas variedades de asociaciones. Allí, los estratos que probablemente representan depósitos sincrónicos de edad temprana al Leonardiano, contienen los restos de al menos tres floras distintas. Aunque son próximos entre sí, no se sabe si los rangos horizontales de estas floras se superponen. Por lo tanto, una flora relacionada a la antigua flora *Gigantopteris* sucede a la flora de *Callipteris* en la piedra arenisca Garber de principios del Leonardiano en partes del norte y oeste de Texas y en Oklahoma y Nuevo México. La Formación Wellington del Grupo Summer en el sur y el centro de Kansas, que es el equivalente del Gigantopestrata en Oklahoma, contiene una flora distinta, que se conoce como 'flora de *Glenopteris*'. De manera similar, en la provincia Ancestral de las Montañas Rocosas, las partes superiores de la Formación Abo y la Lutita Hermit contienen la flora de *Supaia* y también se sabe que tienen una edad de Leonardiano temprano. Las floras de la zona 14 son en conjunto las asociaciones de Pérmico más diversificadas que se conocen en el mundo. Comparten cuatro géneros comunes (*Taeniopteris*, *Callipteris*, *Walchia* y *Sphenophyllum*), pero, por otro lado, cada flora se caracteriza por al menos un género distintivo; los géneros distintivos *Supaia* White, *Glenopteris* Sellards y *Gigantopteris* Schenk. El hecho de que las floras *Gigantopteris*, *Supaia* y *Glenopteris* compartan varios elementos comunes no es sorprendente, en vista de su probable derivación de un complejo ancestral común, la flora *Callipteris* del Wolfcampiano. Sin embargo, los aspectos morfológicos disímiles de sus géneros dominantes y su incapacidad para entremezclarse son de considerable interés, en la medida en que implican evolución bajo condiciones ambientales disímiles y proporcionan una base para la especulación sobre los factores ecológicos responsables de tal diferenciación y segregación florística.

Flora de *Supaia*.- La flora de *Supaia*, conocida solo en algunas localidades en el lado occidental de las Montañas Rocosas ancestrales, es la flora menos diversificada de la zona

14. *Supaia* se distingue por la bifurcación dicotómica de su fronda, poseer pinnas simples y grandes pinnas lineales, y el desarrollo desigual de las pinnas, de las cuales las más largas se encuentran en el exterior de la fronda. Aunque se han atribuido alrededor de 20 géneros de plantas a la flora, varios de ellos son dudosos debido a que generalmente su preservación es pobre y una evaluación más realista de la flora probablemente no produciría más de la mitad de las designaciones genéricas. La flora es una asociación de coníferas-pteridófilas; carece de licopodios y de los helechos verdaderos que ocurren abundantemente en otras floras pérmicas; los artrófitos están representados por una sola especie, *Sphenophyllum gilmorei* White. Las coníferas, predominantemente de tipo *Walchia*, no aportan nada inusual al aspecto de una flora de esta edad. Las pteridófilas (plantas con follaje parecido a helechos) incluyen *Taeniopteris*, *Callipteris* y varias especies de callipteroides, de las cuales la mayoría son atribuibles a *Supaia*, el género fósil dominante. Las características físicas de los sedimentos circundantes indican que la flora de *Supaia* vivía en condiciones más secas que las de las floras de carbón, lo que, en parte, explicaría el aspecto generalmente empobrecido de la asociación.

La flora de *Glenopteris*.- La flora de *Glenopteris* está aparentemente restringida estratigráficamente a las rocas del Grupo Sumner y se ha encontrado sólo en unas pocas localidades en el centro de Kansas. Se caracteriza por pinnas simples, de gran tamaño con bases decurrentes o auriculadas, un raquis extremadamente fuerte y estriado, y una textura carnosa originalmente gruesa. Esta flora muestra una mayor diversificación que la flora de *Supaia*, tanto en números totales de géneros como en grupos supergenéricos representados. Asociados con *Glenopteris* hay varios helechos de pecoptéridos, cordaiteanos, licopodios dispersos, calamarianes, neuroptéridos, odontoptéridos y algunos otros elementos que no se encuentran en asociación con *Supaia*. *Glenopteris* está representado por cinco especies (Sellards, 1908). Este género, presuntamente una pteridosperma, es el elemento más abundante en la flora. La característica de textura está implícita en el hecho de que las hojas se conservan invariablemente como un residuo carbonoso espeso, que a menudo oscurece la venación laminar.

Flora de *Gigantopteris*.- La flora de *Gigantopteris* representa las asociaciones más diversas y características de la zona 14. Es el género de plantas de Pérmico más emblemático y se distingue por las siguientes características: La fronda es muy grande de unos 20 cm de ancho y una longitud máxima desconocida; la lámina no está despegada, pero generalmente se bifurca dicotómicamente y tiene márgenes enteros o ligeramente ondulados; las venas

definitivas asumen el patrón general de una "armadura de espina de pez", bifurcada y anastomosada de manera variable, y se unen a una "vena sutural" para crear una serie de mallas de forma irregular, recordando en cierta medida la venación reticulada de las angiospermas dicotiledóneas. La venación es tan característica que, a diferencia de muchos de sus géneros contemporáneos, solo un pequeño fragmento de una fronda *Gigantopteris* es necesaria para la identificación positiva, incluso a nivel específico. Se le conoce a partir de varias ocurrencias en las areniscas Garber del centro-norte de Oklahoma y de muchas otras en las formaciones Belle Plains y Clyde del norte-centro de Texas; también hay un reporte de esta flora en la parte superior de la Formación Abo cerca de Orogrande, Nuevo México, pero el material consiste en un solo fragmento pequeño de *Gigantopteris* y algunos pequeños fragmentos no identificables de otros tipos de plantas. El material de Oklahoma es generalmente escaso en cualquier localidad y comúnmente se conserva muy pobremente; en consecuencia, la flora de Oklahoma no se interpreta bien. En el condado de Baylor, Texas, sin embargo, los lechos rojos de la Formación Belle Plains contienen lentes y depósitos de canal constituidos de lutitas grises de grano fino y lodolitas, que en diversas localidades han producido una flora extremadamente rica y bien conservada. La misma flora se encuentra en la Formación Clyde, pero en general no es tan abundante ni está tan bien conservada como en las ocurrencias de Belle Plains. La flora *Gigantopteris* de la zona 14, particularmente las asociaciones encontradas en los sedimentos de Belle Plains, es notable en su diversidad y exuberancia. La abundancia y variedad de restos vegetales en ciertas zonas sugieren que localmente esta flora se desarrolló al mismo tiempo que las floras de pantanos carbonosos pensilvánicos; pero creció en condiciones no susceptibles a la formación de carbón. Varias especies de *Pecopteris* forman un fuerte vínculo con el stock pre-Pérmico ancestral de esta flora. *Callipteris* es un constituyente prominente de la flora; aquí alcanza el mayor grado de diferenciación específica conocida en el Pérmico americano, incluidos los representantes de los tipos *flabellifera-strigosa*, así como los tipos *conferta-lyratifolia* más comunes. *Odontopteris* es más o menos abundante y está representada en parte por especies de pinnulas extremadamente grandes. El elemento pteridófilo en la flora se completa con una gran abundancia de *Gigantopteris americana* White, *Taeniopteris* relativamente abundante y *Aphlebia* Presl, y especímenes raros de *Neuropteris*. En la zona 14 las coníferas primitivas son generalmente conspicuas y localmente dominantes, particularmente en una localidad más baja de Clyde cerca de Fulda en el condado de Baylor, Texas. Allí están abundantemente representadas por especies de *Walchia*, *Ernestiodendron* Florin, *Gomphostrobus* Marion y varios tipos de semillas aladas de *Samaropsis* Goeppert. Solo unos pocos fragmentos

lepidodendraleanos y sigillarianos se han encontrado en la zona 14. Los artrófitos son bastante conspicuos e incluyen varias especies de *Annularia* y *Sphenophyllum*, así como *Lobatannularia* Kawasaki, que proporciona un vínculo interesante con las floras del Pérmico de Asia Oriental. El género *Discinites* Feistmantel también está presente en esta flora; este descubrimiento marca la primera ocurrencia pérmica conocida de este género. Otros elementos interesantes en esta flora son varios tipos de fructificaciones no identificadas y no descritas, algunas de las cuales se parecen a las megasporóforas de cícadas recientes. Desafortunadamente, los especímenes se encuentran entre los recogidos por White (1912) y los esfuerzos por redescubrir la localidad original de White han sido infructuosos; probablemente el afloramiento fue muy pequeño y ha sido completamente destruido por la erosión. El género característico de esta flora es, por supuesto, *Gigantopteris*, que aparece abundantemente en las rocas inferiores del Leonardiano y no tiene precursores obvios en la flora subyacente de *Callipteris*. Aunque *Gigantopteris* no siempre es dominante en las localidades de la zona 14 en la provincia de *Gigantopteris*, casi invariablemente está presente, al menos como un elemento menor donde se encuentran restos de plantas en cantidades significativas. Curiosamente, aunque ésta es la flora más rica conocida en el Pérmico americano, su género fósil característico, *Gigantopteris*, sólo está conformada por una única especie: *Gigantopteris americana*. Esta ocurrencia de *Gigantopteris* contrasta con la aparición de los géneros característicos de las dos floras contemporáneas en la zona 14. Estas floras contemporáneas son más pobres en especies totales que la flora *Gigantopteris*, pero en lugar de una sola especie cada una, los géneros distintivos *Supaia* y *Glenopteris* son cada uno representado por varias especies.

Zona 15. Zona de la flora más joven de *Gigantopteris*.- En un área restringida del norte de Texas, algunas localidades dispersas en la Unidad Caliza Lueders y en el Grupo Clear Fork han producido colecciones de plantas diversas. Estas asociaciones generalmente están peor conservadas y paleontológicamente menos diversificadas que la flora de *Gigantopteris* más antigua de la zona 14. Sin embargo, en su composición se evidencian diferencias suficientes para garantizar el reconocimiento de otra zona floral, la zona 15. Aparte de un aspecto relativamente empobrecido en diversidad que, por supuesto, puede ser en realidad una función de las condiciones generalmente más pobres para la preservación de las plantas que prevalecen más a techo en la sección pérmica, la flora de la zona 15 difiere de la flora *Gigantopteris* por la ausencia de *Gigantopteris americana* y por su aparente reemplazo por al menos dos especies nuevas, aún no descritas, de *Gigantopteris*, cuya

relación evolutiva con *Gigantopteris americana* es actualmente difícil de evaluar. Sin embargo, las características de su venación definitiva indican claramente que son distintas de las especies más antiguas y, al mismo tiempo, pueden utilizarse para identificar fácilmente a la especie a partir de pequeños fragmentos. Un pequeño conjunto de flora fósil ubicado en la parte media de la sección de la Caliza de Lueders es uno de los más conocidos en la zona 15 y se caracteriza por la nueva especie A de *Gigantopteris*. Esta especie es distinta de *G. americana* en tener cuatro órdenes de venación, mientras que *G. americana* tiene solo tres. Asociado a esta especie hay un conjunto de coníferas y *Callipteris* disperso. La nueva especie A de *Gigantopteris* aparentemente persiste hasta el final de la Formación Vale del Grupo Clear Fork. La especie fósil B de *Gigantopteris* aparece por primera vez aproximadamente en el mismo horizonte que la de la aparición más antigua conocida de *Gigantopteris* especie fósil A. Esta especie, al igual que *G. americana*, tiene solo tres órdenes de venación, pero se distingue por la simplicidad de su venación; mientras que las venas terciarias de *G. americana* frecuentemente dicotomizan y anastomosan, las de *Gigantopteris* especie fósil B rara vez se dicotomizan y nunca se anastomosan. *Gigantopteris* especie fósil B se ha encontrado en varias localidades, y su flora asociada es mejor conocida en dos afloramientos en la parte inferior del valle en el condado de Taylor, Texas, donde se asocia con un conjunto bastante diverso de calliptéridos, esfenoides, pecoptéridos, odontoptéridos, neuroptéridos, abundante *Taeniopteris* y varias coníferas. Este ensamblaje también contiene algunos fragmentos de hojas no identificables, que muestran, en general, la venación odontoptérida.

A continuación se enlistan los demás trabajos mencionados anteriormente relacionados a los registros paleobotánicos del Pérmico en el sur de Estados Unidos.

Clapham (1970) reporta que la parte superior de la Formación Flowerpot del oeste de Oklahoma hay 71 especies de polen y esporas que se producen en dos asociaciones diferentes. Uno es el conjunto normal del Pérmico Superior dominado por *Lueckisporites virkkiae*; mientras que el otro se modifica a partir de esto mediante la adición de una alta proporción de *Sporites*. El autor sugiere que el conjunto rico en esporas representa la expansión de los elementos hidrófitos presentes en la flora durante ciertos intervalos, discutiendo las implicaciones paleoclimáticas de este hecho. También se observan los géneros fósiles *Oklahomaspore*, *Gnetalesaccus*, *Polylophothylax* y *Paludospore*; y varias especies fósiles de *Lueckisporites*, *Striatopodocarpites* y *Vittatina*.

Meyen (1970) publicó un apartado de paleoflorística en su libro “Fundamentos de Paleobotánica” en donde realiza una síntesis palinológica de las principales asociaciones presentes en capas pérmicas. A continuación Menciona que durante el Pérmico las floras tanto Euroamericanas y de Cathaysia restringidas al cinturón ecuatorial, donde el clima tropical y subtropical es el dominante. Las asociaciones de miosporas euroamericanas ocurren sucesivamente desde la parte más alta del Devónico hasta la más baja del Pérmico y han sido subdivididas en una gran cantidad de zonas palinológicas (Clayton et al., 1977; Clayton, 1985).

Cerca del límite del Carbonífero-Pérmico las floras de Euroamérica exhiben un incremento en el número de coníferas (*Lebachia*, *Ernestiodendron*) y el género de peltaspermales *Callipteris*, además de una disminución en el número de lepidófitos. Las frondas en forma de helecho en las gimnospermas se reducen considerablemente en tamaño (Meyen, 1970).

En tanto las asociaciones de zonas no carboníferas (sin depósitos de carbón) típicas del Pérmico contienen numerosas coníferas, pero son probablemente más jóvenes. Evidencia indirecta de esto se encuentra en datos palinológicos del Carbonífero medio-superior de los Urales (ej: Chuvashov y Dyupina, 1973). Sin embargo, el conocimiento de las floras euramericanas de otras partes del Pérmico temprano y del comienzo del Pérmico tardío es escaso. En este rango estratigráfico, se han encontrado asociaciones pobres, donde los conjuntos de plantas autógamas fuertemente empobrecidos se producen junto con las coníferas (*Ortiseia*), que muestran más afinidades con el Pérmico superior (Clement-Westerhoff, 1984).

En 1995, Utting y Piasecki publican una síntesis de las asociaciones palinológicas reportadas para Estados Unidos durante el Pérmico inferior, medio y superior. A continuación se menciona cada uno de los apartados.

Pérmico Inferior.- En Kansas, las asociaciones del grupo basal Gearyan Admire son similares a las del Carbonífero superior del Virgiliano. Mientras que las asociaciones del Pérmico temprano (Wolfcampiano) del Grupo Admire (basado en fusulínidos) son similares a la parte del Wolfcampiano del Grupo Pictou del Atlántico canadiense, el Autuniano de algunas partes de Europa y el Pérmico inferior de la cuenca Donets en Ucrania. Las asociaciones palinológicas incluyen *Maculatasporites*, *Gillespieisporites*, *Playfordiaspora*,

*Crucisaccites, Nuskoisporites, Striatoabieites (Striatites), Hamiapollenites, Illinites, Striatopodocarpites, Protohaploxylinus, Vittatina, Costapollenites, Potonieisporites, Columnisporites, Wilsonites, Knoxisporites, Thymospora, e Indospora.*

En Texas, las asociaciones del Virgilano tardío contienen *Hamiapollenites, Nuskoisporites, Platysaccus, Striatoabieites, Vittatina, Cadiospora, Calamospora, Laevigatosporites* y *Potonieisporites*. Material del Wolfcampiano incluye *Maculatasporites, Nuskoisporites, Perotrilites, Costapollenites, Schizaesporites, Vittatina, Hamiapollenites, y Platysaccus*. Del Wolfcampiano al Leonardiano temprano las asociaciones contienen abundantes bisacados taeniados y notaeniados, poliplicados y polen monosacado. Éstos incluyen *Alisporites, Illinites, Endosporites, Florinites, Hamiapollenites, Nuskoisporites, Pityosporites, Platysaccus, Potonieisporites, Schizaesporites, Striatites, Strotersporites, Sulcatisporites, Vesicaspora, Vestigisporites, Vittatina* y *Wilsonites*.

En Oklahoma y Kansas la Formación Wellington del Leonardiano temprano contiene asociaciones dominantes en algunas muestras por granos de polen sacados con cantidades menores de esporas trilete, mientras que otros tienen dominancia de esporas trilete; variaciones en las condiciones ecológicas han sido propuestas para explicar estas diferencias. Las asociaciones contienen numerosos taxones guía como *Potonieisporites simplex, Hamiapollenites saccatus, Thymospora* sp., *Vittatina costabilis*, y *Lueckisporites* sp. También se registra *Lueckisporites virkkiae*, pero la ilustración del espécimen se parece más a *Striatopodocarpites*.

Pérmico inferior y superior.- En Utah se reportaron de las formaciones Phosphoria y Park City del Roadiano (Leonardiano tardío) y Wordiano (Guadalupeano temprano) asociaciones de acritarcas incluyendo los géneros *Leiosphaeridia, Micrhystridium* y *Unellium*.

Pérmico superior.- En Oklahoma, la Formación Flowerpot contiene asociaciones palinológicas con abundante contenido de *Lueckisporites virkkiae* y *Protohaploxylinus* es un elemento común. Otros géneros importantes incluyen *Vittatina, Potonieisporites, Nuskoisporites, Ephedripites, y Hamiapollenites*. A base de dicha formación hay abundante polen de coníferas y supuestamente polen de efedrales, se sugiere que la depositación fue en un clima semiárido, y señala similitudes con la unidad Zechstein de Europa. En la Formación Flowerpot también se indican dos tipos diferentes de asociaciones en la parte

estratigráficamente superior de la formación. *Lueckisporites virkkiae* es abundante en una y representa una flora de tierras altas dominada principalmente por coníferas, mientras que la otra es rica en esporas criptógamas, tanto triletes como monoletes. Estas esporas se derivaron de una flora de marismas o pantanos, que incluía abundantes gimnospermas.

DiMichele et al. (2000) realiza un estudio en el grupo Clear Fork del Leonardiano donde encuentra plantas fósiles abundantes compuestas por *Comia* sp. (más abundante), *Taeniopteris* sp., *Delnortea abbottiae*, follaje similar a callipteridos de afinidad incierta, tallos de calamites y follaje no identificado de carácter similar a cícadas.

DiMichele et al. (2001) reporta asociaciones de plantas del Pérmico temprano (Leonardiano tardío) de los estados de King, Knox y Stonewall del norte-centro de Texas; las cuales están dominadas por semillas de plantas con géneros que son sólo conocidos para el Pérmico tardío o el Mesozoico. Las coníferas son los elementos dominantes incluyendo una o más especies fósiles de *Ullmannia*, *Pseudovoltzia liebeana*, *Podozamites* sp. y *Walchia* sp. Localmente comunes son *Taeniopteris* cf. *eckardtii*, una especie de planta no identificada representada por láminas en forma de pinnícleo con finas venas paralelas, similar a las pínulas de algunas cícadas mesozoicas y tallos de calamite. Rara vez se encuentran fragmentos foliares del ginkgofitas paleozoico *Dicranophyllum*, hojas flabeladas de ginkgofitas, hojas con una vena principal ancha y estrecha, lámina fimbriada, y *Wattia*, típico del Pérmico temprano. Asociados con estos restos foliares se encuentran las estructuras reproductivas ovuladas, incluida la supuesta cícada megasporófila *Dioonito carpidium*, conocida solo a partir del Mesozoico, un cono voltziano similar a *Sweden borgia*, y una variedad de semillas, algunas notablemente similares a *Agathis*, de edad Cretácica. El conjunto incluye solo restos raros de follaje y semillas posiblemente atribuibles a los elementos pteridófilos (gigantopteridos, callipteridos y helechos) que dominan el Pérmico. La aparición de linajes derivados en hábitats xéricos durante el Pérmico temprano indica que algunos supuestos grupos mesozoicos realmente precedieron y sobrevivieron a la extinción del final del Pérmico, reapareciendo en tierras bajas basales durante mediados del Mesozoico.

DiMichele et al. (2004) reporta una nueva asociación de plantas del Pérmico medio de South Ash Pasture en el estado de King, Texas, reconociendo que su flora pérmica es inusual, recalando su poca diversidad y las afinidades de casi todos los taxones como enigmáticas. Los elementos más comunes son las hojas con venaciones paralelas que se

asemejan a las cordaites pero que podrían ser pínulas aisladas de una hoja pinnada. El follaje de gigantopteridales está presente pero no se puede asignar a ningún taxón conocido. Una sola muestra de coníferas foliares es demasiado incompleta para poder realizar su asignación; además de numerosos órganos reproductivos presentes pero no identificables. El autor también menciona que se realizaron muestreos para tratar de extraer polen de muestras de lutita, sin embargo no se registra presencia de palinomorfos.

Chaney y DiMichele (2007) resumen las especies recolectadas en el Grupo Clear Fork en el norte-centro de Texas en los últimos años, las cuales tiene una edad leonardiana. Reportan que las especies más comunes y abundantes pertenecen a *Comia*, Callipteridos, *Taenopteris*, gigantopteridales y coníferas.

#### **4.3.- Registros paleobotánicos del Pérmico en el noroeste de Sudamérica**

Los trabajos paleobotánicos desarrollados en la parte norte de Sudamérica son escasos. Sin embargo, varios autores (Utting y Piasecki, 1995; Ricardi-Branco, 2008, entre otros) remarcan que existen diferencias entre la flora y asociaciones palinológicas entre la parte Norte y Sur de Gondwana durante el Paleozoico tardío. La abundancia de ciertos elementos del norte de Gondwana no ocurre en las áreas de mayor latitud (Pérmico) como Australia, India y la Antártida (Balme, 1970). Por ejemplo, el sur de Gondwana se distingue por una gran diversidad de esporas de pteridofitas; mientras que el norte de Gondwana por una mayor diversidad morfológica de polen de gimnospermas (Truswell, 1980). Así, la mezcla de provincias (Euroamérica y Gondwana) es más marcada en el norte de Gondwana, pero el grado de esta mezcla varía a lo largo del tiempo. Por ejemplo, en África Occidental, las asociaciones carboníferas son gondwánicas; pero pasando al Pérmico, estas asociaciones pasan a tener características de ambas provincias (Euroamérica y Gondwana) (Broutin et al., 1990). Un ejemplo es el trabajo de Ricardi-Branco (2008) en donde relaciona la flora del noroeste de Venezuela con la flora del Hemisferio Norte y del centro y suroeste de Estados Unidos, al encontrar un mayor número de plantas con afinidad a climas más tropicales, y no fríos, como normalmente está representado en la provincia fitogeográfica de Gondwana. Además, el autor reporta la presencia de la gigantopteridal *Delnortea*, relacionando fuertemente el norte de Venezuela con el sureste de Estados Unidos.

## 5.-ÁREA DE ESTUDIO

### 5.1.- Localización geográfica

La Formación Matzitzi aflora en el sur del estado de Puebla en las poblaciones de Caltepec, San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán y Los Reyes Metzontla (Rincón Pérez, 2010) (Fig. 9).

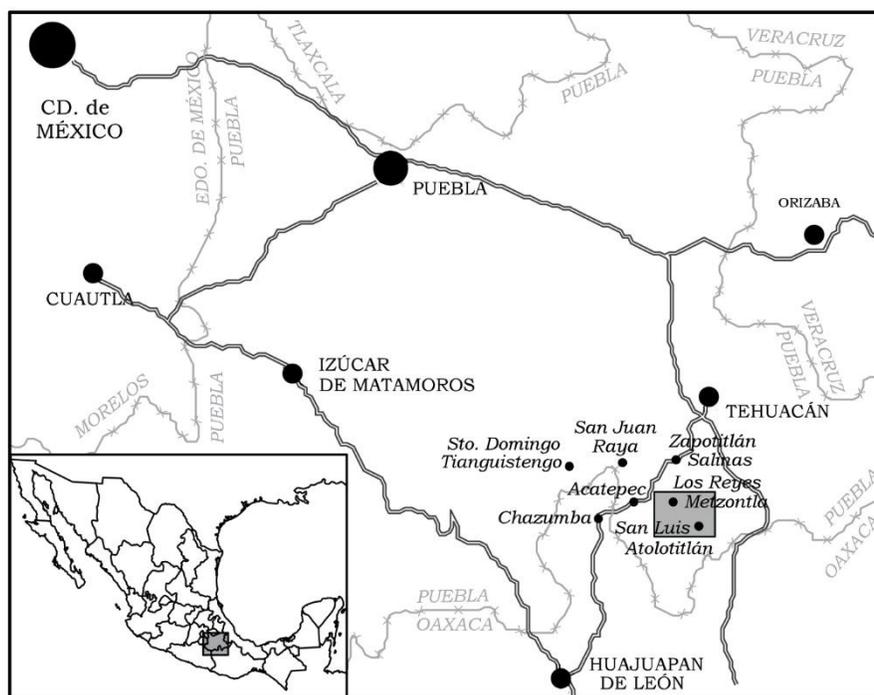


Figura 9.- Localización geográfica del área de estudio indicada por recuadro gris (modificada de Centeno-García et al., 2009).

### 5.2.- Geología

El primer trabajo geológico de la Formación Matzitzi fue realizado por Aguilera (1896), quien es el primero en asignarle el nombre a la unidad. El autor menciona por primera vez la presencia de arenisca con intercalaciones de pizarras y horizontes de carbón en esta región; además indica que la secuencia está plegada y contiene un gran contenido de flora fósil. Las primeras colectas de plantas fósiles fueron realizadas por Flores (1909) en los afloramientos de cerro Matzitzi, cerca de San Luis Atolotitlán. Los estratos donde se obtuvieron las plantas fueron considerados por el autor como pertenecientes al Rético-Liásico. Burckhardt (1930) revisó los datos descritos por Aguilera (1896) y estimó que la edad de los estratos con plantas fósiles correspondía con el Rético-Liásico-Dogger y asumió que eran una continuación de las capas con plantas de Oaxaca. Müllerried (1933) asignó una

edad comprendida entre la parte superior del Jurásico Inferior y la parte inferior del Jurásico Medio. Calderón-García (1956) señala que la edad más probable de estas rocas es el Liásico y sugiere la posibilidad de que representen una continuación de los llamados “lechos rojos” que afloran en el norte de la república, aunque expresó que en su parte inferior quizás fuese triásica. Realiza también una redescrición donde menciona a la Formación Matzitzi como una unidad gruesa de areniscas de grano grueso, con clastos de cuarzo y feldespato, en bancos de 20 a 50 centímetros de espesor, con intercalaciones de lutitas apizarradas de color gris pardo y delgadas capas de carbón. El autor estimó un espesor mayor de 600 metros; además de señalar que la unidad tiene estratos muy plegados y erosionados. Erben (1956) realizó una investigación geológica y determinó que la edad asignada de manera bioestratigráfica con plantas no era precisa, aceptando la posibilidad de que perteneciera al Jurásico medio y Calloviano, por la semejanza en el contenido de plantas con los Grupos Consuelo y Tecocoyunca. Estimó el espesor de la formación en 300 m aproximadamente. Morán (1987) elabora un mapa geológico general con una breve descripción de la litología y un enfoque paleomagnético, mencionando que la unidad tiene un espesor mayor de 510 metros.

Hernández-Láscares (2000) realiza un estudio sobre la estratigrafía de la Formación Matzitzi en el área de Los Reyes Metzontla-Santiago Coatepec, donde determina que esta sobreyace discordantemente al basamento precámbrico (Complejo Oaxaqueño) en el extremo sureste de Santiago Coatepec y a las rocas metamórficas del Paleozoico (Complejo Acatlán); mientras que al noroeste de Los Reyes Metzontla es sobreyacida discordantemente por rocas mesozoicas y/o depósitos terciarios. Su espesor aproximado es de 1080 metros y la unidad se encuentra muy plegada, fracturada y fallada. La edad que el autor propone con base en plantas es en su parte superior (San Luis Atolotitlán) del Pérmico Temprano o Pensilvánico Tardío, mientras que en la región de Santiago Coatepec, es Pensilvánico Tardío (Westfaliniano-Stefaniano). Por último, este mismo autor indica que el ambiente probable de depósito fue un complejo fluvial con depósitos de llanuras de inundación de canal y de abanico aluvial.

Sin embargo, a pesar de existir diferentes estudios, el primer trabajo formal corresponde a Centeno-García et al. (2009); es por ello que su trabajo fue tomado como base para describir las características geológicas de la Formación Matzitzi (Fig. 10), las cuales se presentan a continuación.

La Formación Matzitzi se compone de una sucesión clástica formada principalmente por arenisca y, en menor proporción, por estratos o paquetes de estratos de lutita, lodolita carbonosa, arenisca conglomerática y conglomerado; y sus mejores afloramientos se encuentran en las partes bajas, y en cañadas y arroyos, así como en los cortes realizados para la construcción de las terracerías de las zonas geográficas mencionadas en la sección. Los autores indican que la formación se acumuló en condiciones continentales sobre la sutura entre los complejos metamórficos Oaxaqueño y Acatlán, los cuales se amalgamaron hacia el Pérmico Temprano; su base aflora en las afueras del poblado de Los Reyes Metzontla y contiene estratos masivos de conglomerados, formados por fragmentos metamórficos de tamaño de guijas a bloques procedentes principalmente del Complejo Oaxaqueño. La composición de las areniscas varía de arcosa, subcuarzoarenita a litarenita (Centeno-García et al., 2009).

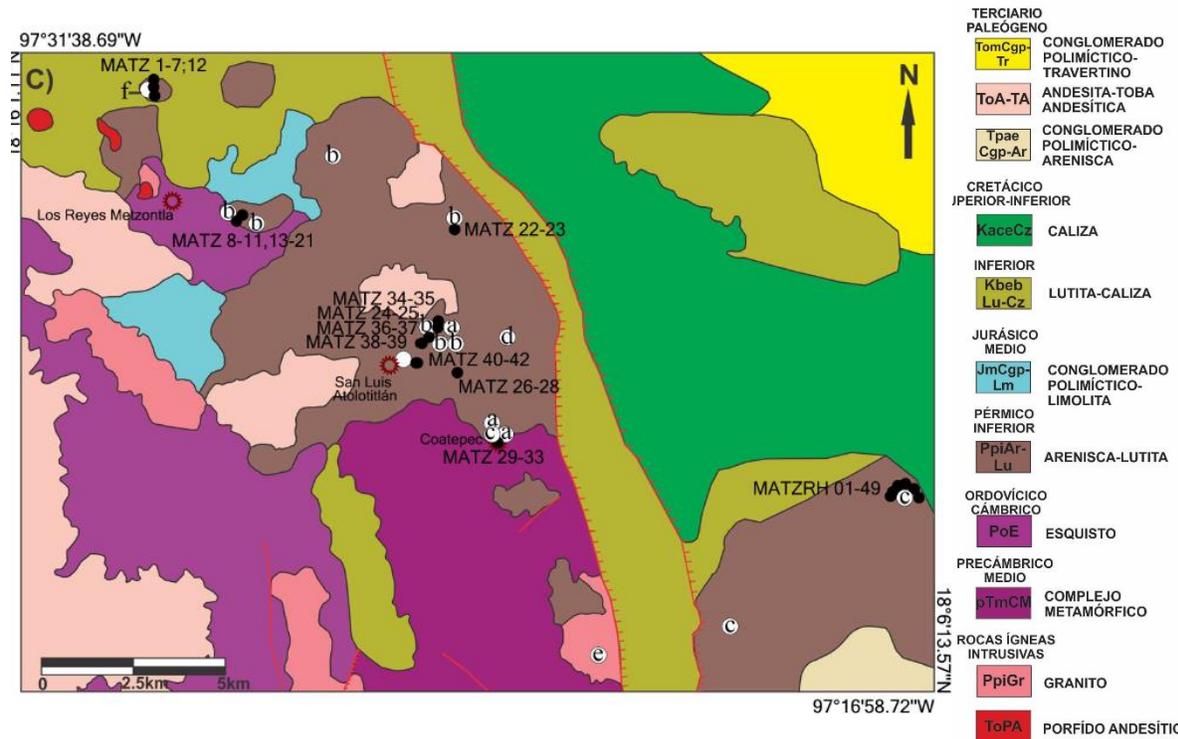


Figura 10.- Mapa geológico del sector Metzontla-San Luis Atolotitlán (modificado de Villanueva-Amadoz et al. 2020). Los círculos negros indican la localización de las muestras palinológicas tomadas en el presente trabajo (muestras MATZ provenientes de los alrededores de las localidades de Los Reyes Metzontla y San Luis Atolotitlán; muestras MATZ RH provenientes de la sección de Río Hondo section). La ubicación de los trabajos previos bioestratigráficos y geocronológicos se indican mediante círculos blancos y una letra: plantas fósiles (a: localidades de los trabajos de Weber, 1997; b: Magallón-Puebla, 1991; c: Valdés-Vergara, 2017; Flores-Barragan, 2018); fechamientos geocronológicos isotópicos (d: Toba Atolotitlán, Elías-Herrera et al., 2011; e: Granito Cozahuico, Elías-Herrera et al., 2005; f: Bedoya, 2018). Los estratos que contienen los restos

de macroflora de *Lonesomia* se indican por una letra dentro de un círculo blanco, ubicados al noreste de la localidad de San Luis Atolotitlán.

La Formación se encuentra afectada por pliegues (tipo chevron) y fallas normales, inversas y laterales, de manera local aunque también los hay regionales, por lo cual imposibilitan realizar el levantamiento de una columna regional continua. Sin embargo, a escala de afloramiento, se midieron algunas pequeñas columnas estratigráficas que permitieron determinar las asociaciones de facies más importantes, las cuales han permitido establecer la reconstrucción del probable ambiente de depósito.

Los estudios sedimentológicos sugieren que el ambiente de depósito fue fluvial de tipo anastomosado como modelo de facies preliminar, con presencia de flujos de escombros conglomeráticos y abundantes depósitos de canales arenosos con sus distintas facies, que contienen algunos pequeños canales conglomeráticos (*barras, overbank, bedforms, crevasse splay*, etc.), estos últimos con cambios laterales y verticales a planicies de inundación y pantanos (Centeno-García et al., 2009). Lo anterior con base en la observación de que los ríos anastomosados tienden a presentar gradientes bajos y baja energía de corriente, que da lugar a mantos arenosos y canales amplios como los observados en la formación. Además, los ríos anastomosados se caracterizan por canales limitados por amplias planicies de inundación y pantanos de tamaños variables, donde se acumula la materia orgánica que dio lugar a las lodolitas carbonosas (Centeno-García et al., 2009).

Aunque la sedimentación es similar a la observada en algunos ambientes de planicie deltaica actuales, se requiere de un estudio sedimentológico más detallado para determinar si los depósitos de la Formación Matzitzi corresponden o no a un delta (Centeno-García et al., 2009).

La Formación Matzitzi, de carácter predominantemente clástico, contiene escasas intercalaciones de capas delgadas de limolitas que aparentemente fueron tobas, pero en el poblado de San Luis Atolotitlán y en sus alrededores se encuentra emplazada por un extenso afloramiento de una roca ígnea félsica denominada Toba Atolotitlán (Centeno-García et al., 2009). Se estima que el espesor máximo en afloramiento es de aproximadamente 500 m en el poblado de San Luis Atolotitlán; el cuerpo tiene una forma lenticular y se adelgaza hacia el sureste hasta desaparecer en las cercanías de Coatepec (Centeno-García et al., 2009).

La toba Atolotitlán en afloramiento se describió como una roca félsica masiva, de colores claros que varían de verde a blanco, según el grado de intemperismo. En las zonas menos intemperizadas se distinguen zonas con textura cristalina, donde es posible reconocer con la lupa algunos fenocristales de feldespato y de cuarzo, aunque la mayor parte de la roca presenta una textura afanítica (Centeno-García et al., 2009). Sin embargo, al estudiar láminas delgadas de la roca se observó que la mayoría de las muestras presentan una textura porfírica, formada por fenocristales euhedrales de sanidino que tienen maclas de intercrecimiento y en menor proporción de plagioclasa y cuarzo que en algunos casos pudiera ser secundario (Centeno-García et al., 2009). Su matriz varía texturalmente de mosaico de cristales de cuarzo y feldespato intercrecidos, similar a la observada en cuerpos ígneos intrusivos, a texturas aparentemente traquíticas, con una orientación por flujo de los feldespatos (principalmente plagioclasa) que forman la matriz, la cual sigue el contorno de los fenocristales. No se encontraron minerales máficos y se observó que algunos fenocristales están parcialmente remplazados por sericita. La matriz se encuentra en parte reemplazada por cuarzo, carbonatos y algunos cristales de clorita (Centeno-García et al., 2009).

La Toba Atolotitlán tiene relaciones estratigráficas concordantes con la Formación Matzitzi, como previamente fue reconocido por Hernández- Láscares (2000) quien la reporta como un cuerpo intrusivo (hipabisal), con menor tamaño de grano hacia los bordes del cuerpo. No obstante, Centeno-García et al. (2009) proponen un origen extrusivo interpretándola como un flujo piroclástico (probablemente una ignimbrita pumicítica fría) de carácter sinsedimentario, con afinidad petrotectónica de arco continental y causada por una serie de eventos explosivos en la región. Posteriormente la toba Atolotitlán se interpretó como un diquestrato, cuyo emplazamiento, con fenocristales de plagioclasa en una matriz traquítica microcristalina, fue entre sedimentos poco consolidados con abundancia de agua intersticial (Elías-Herrera et al., 2011).

La correlación regional del evento magmático representado por la Toba Atolotitlán con otras rocas ígneas paleozoicas se dificulta al no contar con una edad absoluta, ya que solo se cuenta con la edad relativa de Leonardiano con base en la presencia de la planta *Lonesomia mexicana* (Weber, 1997). Por lo tanto, el volcanismo de la Formación Matzitzi se traslapa en edad con un importante evento de volcanismo de arco registrado en el Complejo Acatlán (Formación Tecomate), cuyo rango de edad se encuentra entre el Pensilvánico Superior y el Pérmico Inferior (Leonardiano-Guadalupiano) (Keppie et al., 2004). Otros

reportes de magmatismo Pérmico en el sur de México son los abundantes cuerpos graníticos emplazados en el Complejo Oaxaqueño, cuyas edades con base en isótopos de K/Ar varían del Pérmico al Triásico Temprano (282–240 Ma) Pérmico al Triásico Temprano (282–240 Ma) (Centeno-García et al., 2009); sin embargo, trabajos más recientes que reportan edades de emplazamiento (i.e. cristalización) de estos cuerpos graníticos, mueven la edad de estos entre el Pennsilvánico hasta el Pérmico (el más joven siendo de 255 Ma) (Ortega-Obregón et al., 2014).

Los primeros datos geocronológicos de la felsita Atolotitlán, en donde se analizó una población de 50 zircones por U-Pb (LA-ICPMS), indicaron que el 80% de los cristales pertenecen al Triásico y el 10% al Mesoproterozoico (Elías-Herrera et al., 2011). Bedoya (2018) obtuvo edades acordes a las reportadas con anterioridad por Elías-Herrera et al., (2011), corroborando así la edad de 240 Ma para la felsita Atolotitlán. En tanto, por la naturaleza sinsedimentaria de esta unidad ígnea, la edad de la Formación Matzitzi debe variar en el rango del Pérmico tardío (Lopingiano) al Triásico medio, mencionando que esta edad es más congruente con las relaciones estratigráficas del área y concluyendo que estos datos modifican substancialmente la edad de la Formación Matzitzi, abriendo nuevas perspectivas en la estratigrafía de la región (Elías-Herrera et al., 2011, Bedoya, 2018).

## **6.- METODOLOGÍA**

La metodología se dividió principalmente en trabajo de campo, laboratorio y de gabinete.

### Trabajo de campo

El trabajo de campo se hizo a través de una salida al área de estudio y una colecta de muestras realizada en octubre de 2016 en la zona de Los Reyes Mezontla, San Luis Atolotitlán y Santiago Coatepec, Puebla y carretera Tehuacán-Oaxaca. En dicha campaña se tomaron un total de 91 muestras (42 en Los Reyes Metzontla y 49 en carretera Tehuacán-Oaxaca) (Fig. 10); en donde, tras limpiar previamente la superficie de roca intemperizada, se tomaron aproximadamente 20 gramos por muestra de roca fresca con ayuda de una pica de geólogo y cincel a lo largo de la zona (Fig. 11). Estas muestras se guardaron en bolsas de plástico con cierre hermético y se marcaron con las siglas MATZ y MATZ RH (haciendo alusión a la Formación Matzitzi y Formación Matzitzi Río Hondo respectivamente). En el apartado anterior se mencionan los trabajos geológicos realizados en el área; sin embargo, aún no se cuenta con una estratigrafía a detalle que permita conocer cuales son las relaciones

estratigráficas de los diversos afloramientos de la zona. En este trabajo se presenta una columna esquemática de la Formación Matzitzi (Fig. 12), donde la ubicación de la Toba Atolotitlán es sólo representativa y se basa en el trabajo de Elías-Herrera et al. (2011). Adicionalmente, en el área de la carretera Tehuacán-Oaxaca carretera Tehuacán-Oaxaca se realizó una columna a detalle que sólo representa el afloramiento aislado (Fig. 13).



Figura 11.- A) Muestreo en campo del área de San Luis Atolotitlán. B) Detalle de la muestra Matz 34 tomada en el área de Los Reyes Metzontla.

### Trabajo de laboratorio

El trabajo de laboratorio comprende principalmente el tratamiento físico-químico aplicado a las muestras de rocas obtenidas en el campo, englobando dos aspectos principales: extracción de palinomorfos y montaje de láminas delgadas.

#### \*Extracción de palinomorfos de la roca

El método físico-químico empleado toma como base los protocolos paleopalinológicos clásicos de Erdtman (1943, 1960) y Batten (1999) adaptados al entorno de trabajo del laboratorio de química de la Estación Regional del Noroeste (ERNO), y consiste del siguiente procedimiento:

- 1.- Trituración de aproximadamente 10 gr de muestra en un mortero de acero inoxidable y tamizaje dentro de un rango de 1 a 2 mm de tamaño.
- 2.- Aplicación de un ataque de ácido fluorhídrico (HF al 40%) durante 36 horas para la eliminación de silicatos.
- 3.- Cobertura de la muestra con agua hasta alcanzar el volumen de un litro y la extracción del líquido sobrante. Así durante 3 repeticiones hasta la neutralización de la disolución.

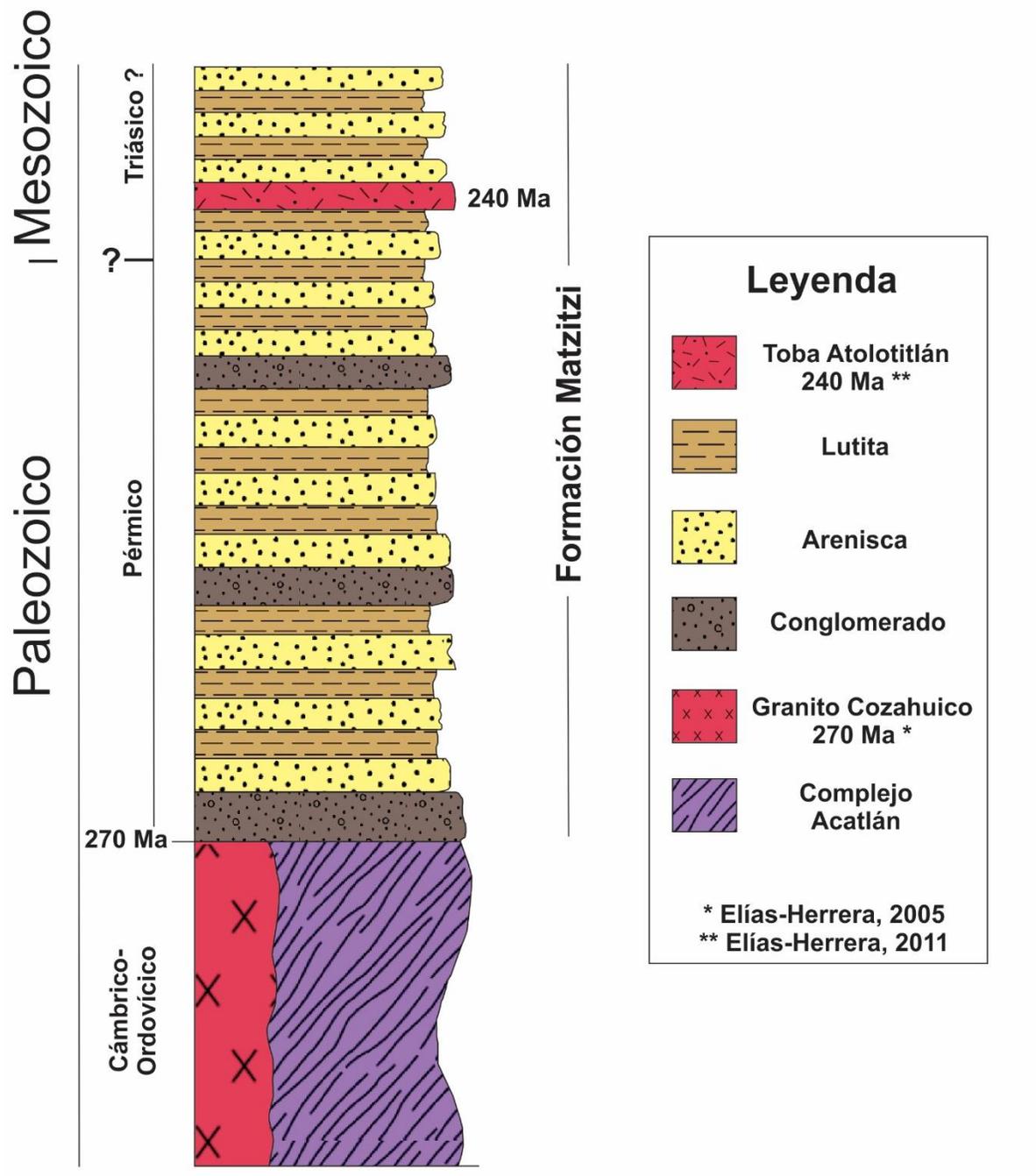


Figura 12.- Columna esquemática de la Formación Matzitz.

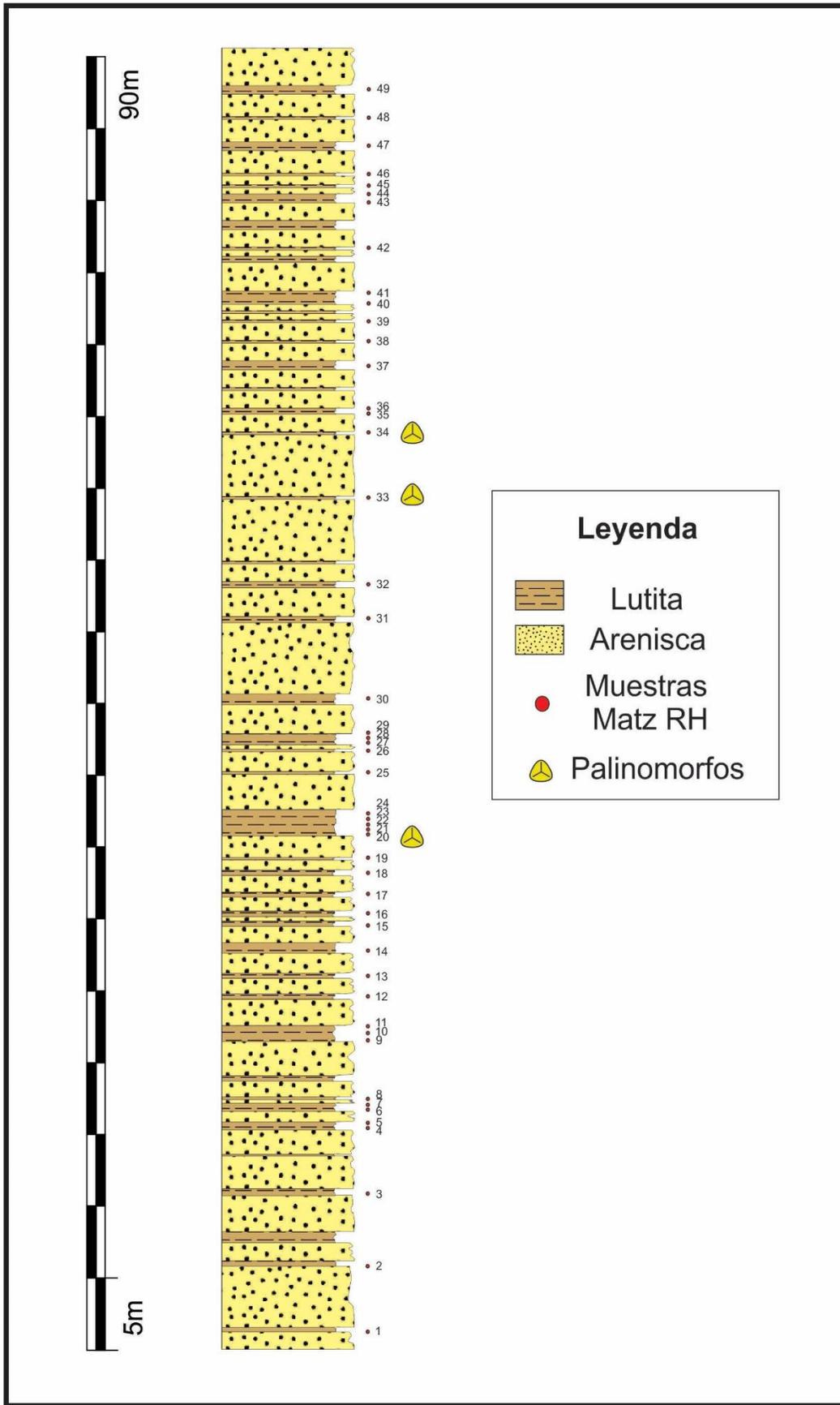


Figura 13.- Columna detallada del afloramiento en la carretera Tehuacán-Oaxaca.

- 4.- Aplicación de HCl al 10% para eliminación de fluorosilicatos generados en la etapa anterior, con agitación durante 15 minutos aproximadamente.
- 5.- Dilución del ácido al 10% agregando agua y extracción del líquido, así por 3 repeticiones.
- 6.- Aplicación de un ataque con solución de Schulze que está compuesta por ácido nítrico ( $\text{HNO}_3$  al 60%) saturado en clorato potásico ( $\text{KClO}_3$ ) durante 36 horas para la eliminación de los componentes amorfos de la materia orgánica.
- 7.- Último lavado con agua, con tres repeticiones como en el tercer paso y almacenaje del residuo en viales de plástico.
- 8.- Finalmente, aplicación de un filtrado al residuo obtenido con una malla de nylon de 5  $\mu\text{m}$  de luz de malla para concentrar los palinomorfos y eliminar minerales y materia orgánica más pequeña (Fig. 14).



Figura 14.- Procesamiento de muestras en laboratorio. A) Residuos de muestra tras ataque de Schulze. B) Filtrado de residuo mediante la malla de nylon.

#### \*Montaje de láminas delgadas

El montaje de láminas delgadas consiste básicamente en la preparación de una gota del residuo de la muestra sobre un cubreobjetos, y una vez seca, su adhesión a la lámina delgada mediante el uso de un pegamento (Loctite© 349) curado por luz ultravioleta. El residuo sobrante se retira con ayuda de una cuchilla de rastrillo o mediante raspador y acetona (Fig. 15).



Figura 15.- Láminas delgadas montadas mediante Loctite©.

### Trabajo de Gabinete

Las determinaciones taxonómicas adecuadas se realizaron con base en la bibliografía básica sobre la paleopalinología del Pérmico (Clayton et al., 1977; Doubinger, 1974; Kemp et al., 1977; Balme, 1980; Brugman et al., 1985, por citar algunos).

Se realizaron las observaciones de los palinomorfos (tipo de abertura, ornamentación, medidas, entre otras) con los microscopios ópticos de luz transmitida con polarizador Olympus BH2, Axio Imager A2m y Leica DM 2000 LED equipados con una cámara Nikon Coolpix 990, AxioCam Icc5 y Leica ICC50 W respectivamente.

Se anotaron las coordenadas de los palinomorfos mediante el uso del England Finder©, que es una lámina delgada de cristal con un sistema de coordenadas mediante letras y números que permite ubicar los granos para la toma de fotografías. Tras fotografiar los palinomorfos se mejoró la calidad de las fotografías mediante el software Photoshop CS6.

Las fotografías de macroflora fueron tomadas utilizando una cámara Nikon D5600. Las imágenes obtenidas se procesaron mediante el software Photoshop CS6. Para la re-examinación del holotipo se utilizó el microscopio estereoscópico Zeiss AX10 Zoom V16 y se analizaron mediante el programa Zen Pro.

## 7.- RESULTADOS

### 7.1.- Asociaciones palinológicas

Se han observado un total de 91 niveles estratigráficos del total muestreado, donde 46 niveles resultaron negativos para la presencia de polen y esporas, 40 niveles presentan palinomorfos en mal estado de preservación que no permite su identificación y 5 niveles resultaron positivos con palinomorfos en buen estado de preservación, haciendo viable su identificación (Tabla 1; Villanueva-Amadoz et al., 2020).

Genera/Levels	MATZ 1	MATZ 27	MATZ RH 20	MATZ RH 33	MATZ RH 34
<i>Calamospora</i> sp.			1		
<i>Deltoidospora gracilis</i>	1				
<i>Deltoidospora levis</i>	3				
<i>Deltoidospora priddyi</i>	7				
<i>Deltoidospora adnata</i>	16	1			
<i>Deltoidospora sphaerotriangula</i>			2		
<i>Deltoidospora</i> sp.		2	2		
<i>Densosporites</i> sp.			1		
<i>Granulatisporites</i> sp.			1		1
<i>Laevigatosporites medius</i>	7	1	1		3
<i>Laevigatosporites minor</i>			2		
<i>Laevigatosporites maximus</i>			1	1	
<i>Laevigatosporites vulgaris</i>			1		
<i>Latipulvinites kosankii</i>			2		1
<i>Lophotriletes</i> sp.		1		1	
<i>Platysaccus</i> sp.			1		
<i>Punctatosporites minutus</i>		4	2		
<i>Punctatosporites punctatus</i>					4
<i>Raistrickia saetosa</i>					1
<i>Schopfipollenites ellipsoides</i>			1		
<i>Thymospora thiessenii</i>		1	1		
<i>Triquitrites</i> sp.	3				
<i>Verrucosisporites</i> sp. Type 1			2		1
<i>Verrucosisporites</i> sp. Type 2			1		1
<i>Vesicaspora</i> cf. <i>wilsonii</i>			1		
Total	37	10	23	2	12

Tabla 1.- Presencia de géneros en cada uno de los niveles estratigráficos positivos (taxones determinables) (Villanueva-Amadoz et al., 2020).

Se determinaron un total de 25 taxones entre los géneros *Calamospora*, *Deltoidospora*, *Densosporites*, *Granulatisporites*, *Laevigatosporites*, *Latipulvinites*, *Lophotriletes*, *Platysaccus*, *Punctatosporites*, *Raistrickia*, *Schopfipollenites*, *Thymospora*, *Triquitrites*, *Verrucosisporites* y *Vesicaspora*.

A continuación se describen todos los morfotaxones determinados, siguiendo un orden alfabético. Además, se añade una lámina con los especímenes identificados.

### **Género *Calamospora* Schopf, Wilson y Bentall, 1944**

1954 *Calamospora* Schopf, Wilson y Bentall, pp.49-52.

Especie tipo: *Calamospora hartungiana* Schopf, Wilson y Bentall, 1944.

Diagnosis: Espora trilete radial, de contorno esférico-ovalado con característicos pliegues puntiagudos o lenticulares; tamaño de la espora desde 40 a más de 100  $\mu\text{m}$  de diámetro y ornamentación de la espora psilada, en ocasiones ligeramente granulosa o rugosa.

#### ***Calamospora* sp.**

Figura 17 A.

Descripción: Espora trilete de contorno circular de 75  $\mu\text{m}$  de diámetro aproximadamente; exina de 0.5  $\mu\text{m}$ .

Afinidad botánica: Equisetales (Schopf et al., 1944).

### **Género *Deltoidospora* (Miner, 1935) Potonié, 1956**

1935 *Deltoidospora* Miner, p. 618.

1935 *Leiotriletes* Naumova, p. 355.

1947 *Trilites* (*Alsophilidites*) Cookson, p. 136.

1949 *Cardioangulina* Maljavkina, p. 36.

1949 *Pyramidella* Maljavkina, p. 44.

1953 *Cyathidites* Couper, p. 27.

1954 *Leiotriletes* Naumova ex Potonié y Kremp, p. 120.

1956 *Leiotriletes* Naumova ex Potonié y Kremp. Potonié, p. 13.

1956 *Deltoidospora* Miner ex Potonié, p.13.

1956 *Alsophilidites* (Cookson) ex Potonié, p. 14.

1960 *Cardioangulina* Maljavkina ex Potonié, p. 28.

1960 *Pyramidella* Maljavkina ex Potonié, p. 29.

Especie tipo: *Deltoidospora hallii* Miner, 1935.

Diagnosis (Singh, 1964, p. 80): Esporas triletes con laesura simple y extendiéndose  $\frac{2}{3}$  del radio de la espora, contorno triangular con ápices redondeados, lados generalmente rectos o ligeramente concávos o convexos; ornamentación psilada.

Comentarios (Ravn, 1986): McGregor (1973), Srivastava (1975), entre otros autores han demostrado en sus trabajos la prioridad del nombre *Deltoidospora* sobre *Leiotriletes* y otros géneros que se han aplicado a esporas triletes de contorno triangular y ornamentación psilada. Se han descrito una gran cantidad de especies de *Leiotriletes* en estratos que van

desde el Devónico hasta el Terciario; por ello, se requiere una reasignación de estas especies al género *Deltoidospora*.

***Deltoidospora adnata* (Kosanke) McLean 1993**

Figura 16 D.

1950 *Granulatisporites adnatus* Kosanke, p. 20, lám. 3, fig. 9.

1955 *Leiotriletes adnatus* Potonié y Kremp, p. 39, lám. 11, fig. 111.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose  $\frac{2}{3}$  del radio (cada radio de 7-8  $\mu\text{m}$  de longitud), comisuras elevadas (0.5  $\mu\text{m}$ ), contorno triangular con un tamaño de 20-25  $\mu\text{m}$  aproximadamente, lados rectos o ligeramente cóncavos, ápices redondeados; psilada tanto en cara proximal como distal, exina delgada de 0.05  $\mu\text{m}$  de grosor.

Afinidad botánica: Cyatheaceae y Dicksoniaceae (Couper, 1958).

***Deltodispora gracilis* (Imgrund) Ravn, 1986**

Figura 16 A.

1960 *Leriotriletes gracilis* Imgrund, p. 153, lám. 13, figs. 8-9.

1986 *Deltoidospora gracilis* (Imgrund) Ravn, p. 22, lám. 1, fig. 1.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose  $\frac{2}{3}$  del radio (cada radio de 7-8  $\mu\text{m}$  de longitud), comisuras con un engrosamiento de 1.5  $\mu\text{m}$ , contorno triangular con un tamaño de 20  $\mu\text{m}$  aproximadamente, lados rectos o ligeramente cóncavos, ápices redondeados; psilada tanto en cara proximal como distal, exina delgada de 0.05  $\mu\text{m}$  de grosor.

Afinidad botánica: Cyatheaceae y Dicksoniaceae (Couper, 1958).

***Deltoidospora levis* (Kosanke) Ravn, 1986**

Figura 16 B.

1950 *Granulatisporites levis* Kosanke, p. 21, lám. 3, fig. 5.

1955 *Leiotriletes levis* (Kosanke) Potonié y Kremp, p. 38.

1966 *Ahrensia sporites vagus* Habib, p. 640, lám. 106, fig. 5.

1986 *Deltoidospora levis* (Kosanke) Ravn, p. 22, lám. 1, fig. 5.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose  $\frac{2}{3}$  del radio (cada radio de 8-9  $\mu\text{m}$  de longitud), contorno subtriangular con un tamaño de 22-25  $\mu\text{m}$  aproximadamente, lados convexos, ápices redondeados; psilada tanto en cara proximal como distal, sin embargo, la cara distal presenta un engrosamiento que rodea lesura (2-3  $\mu\text{m}$ ), exina delgada de 0.05-0.08  $\mu\text{m}$  de grosor.

Afinidad botánica: Cyatheaceae y Dicksoniaceae (Couper, 1958).

***Deltoidospora priddyi* (Berry) McGregor, 1973**

Figura 16 C.

- 1937 *Zonales-sporites priddyi* Berry, p. 156, fig. 2.  
1944 *Granulati-sporites priddyi* (Berry) Schopf, Wilson y Bentall, p. 33.  
1950 *Plani-sporites priddyi* (Berry) Knox, p. 316, lám. 17, fig. 220.  
1955 *Leiotriletes priddyi* (Berry) Potonié y Kremp, p. 38.  
1973 *Deltoidospora priddyi* (Berry) McGregor, p. 16, lám. 1, figs. 6-7.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose 1/3 del radio (cada radio de 10 µm de longitud aproximada), contorno subtriangular con un tamaño de 30-35 µm aproximadamente, lados convexos, ápices redondeados; psilada tanto en cara proximal como distal, exina 0.04-0.7 µm de grosor.

Afinidad botánica: Cyatheaceae y Dicksoniaceae (Couper, 1958).

***Deltoidospora sphaerotriangula* (Loose) Ravn, 1986**

Figura 16 E.

- 1932 *Sporonites sphaerotriangulus* Loose en Potonié, Ibrahim y Loose, p. 451, lám. 18, fig. 45.  
1986 *Deltoidospora sphaerotriangula* (Loose) Ravn, p. 23, lám. 1, fig. 4.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose 2/3 del radio (cada radio de 25 µm de longitud aproximada), comisuras elevadas (2 µm), contorno triangular con un tamaño de 45 µm aproximadamente, lados ligeramente convexos, ápices redondeados; psilada tanto en cara proximal como distal, exina 0.05 µm de grosor.

Afinidad botánica: Cyatheaceae y Dicksoniaceae (Couper, 1958).

***Deltoidospora* sp.**

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose 2/3 del radio, contorno subtriangular con un tamaño de 20-30 µm aproximadamente, lados convexos, ápices redondeados; psilada tanto en cara proximal como distal, sin embargo, exina delgada de 0.05-1 µm de grosor.

Afinidad botánica: Cyatheaceae y Dicksoniaceae (Couper, 1958).

**Género *Densosporites* (Berry) Butterworth et al. 1964**

- 1937 *Densosporites* Berry, p. 157.  
1964 *Densosporites* (Berry) Butterworth et al., p. 1049.

Especie tipo: *Densosporites covensis* Berry 1937.

Diagnosis Microspora trilete, con cingulum muy engrosado que comprende al menos un tercio del diámetro total de la espora, cuerpo central bien diferenciado, marca trilete poco diferenciada.

***Densosporites* sp.**

Figura 16 N.

Descripción: Espora trilete con lesura casi alcanzando los márgenes (10-12 µm de longitud), contorno ovalado-subcircular con un largo de 35 µm y un ancho de 40-45 µm, cavada, rodeada por un cingulo de 10 µm aproximadamente; ornamentación verrugosa con presencia de verrugas irregulares dispersas bajas (1.5 µm) y anchas (3.5-4.5 µm), exina indistinta.

Afinidad botánica: Selaginellaceae (Bek, 2017).

**Género *Granulatisporites* (Ibrahim) Potonié y Kremp 1954**

1933 *Granulatisporites* Ibrahim, p. 22.

1954 *Granulatisporites* (Ibrahim) Potonié y Kremp, p. 22.

Especie tipo: *Granulatisporites granulatus* Ibrahim 1933.

Diagnosis (Potonié y Kremp, 1954, p. 22): Esporas trilete de contorno ampliamente triangular y ornamentación granulosa.

***Granulatisporites* sp.**

Figura 16 F.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose  $\frac{2}{3}$  del radio (cada radio de 10 µm de longitud), contorno triangular con un tamaño de 20 µm aproximadamente, lados convexos, ápices redondeados; ornamentación con verrugas de tamaño entre 2.3-2.8 µm; exina de 0.5 µm de grosor.

**Género *Laevigatosporites* (Ibrahim, 1933) emend. Schopf, Wilson y Bentall, 1944**

1932 *Sporonites vulgaris* Ibrahim en Potonié, Ibrahim y Loose, p. 448, lam. 15, fig. 16.

1933 *Laevigato-sporites vulgaris* Ibrahim, p. 39-40, pl. 2, fig. 16.

1934 *Laevigato-sporites vulgaris* forma *major* Loose, p. 158, lam. 7, fig. 12.

1944 *Laevigato-sporites* Ibrahim, emend. Schopf et al., p. 36, lam. 1, figs. 5-5b.

1950 *Laevigato-sporites ovalis* Kosanke, p. 29, pl. 5, fig. 7.

Especie tipo: *Laevigatosporites vulgaris* (Ibrahim en Potonié, Ibrahim y Losse, 1932) Ibrahim, 1933.

Diagnosis (Singh, 1964, pp. 98-99): Espora monolete, contorno psilado, laevigado a infrapunctado, contorno ecuatorial ovoide, contorno meridional en forma de frijol, exina sin ornamentación, marca monolete muy marcada.

***Laevigatosporites maximus* (Loose) Potonié y Kremp, 1956**

Figura 16 F.

1934 *Laevigatosporites maximus* Loose, p. 58, lám. 7, fig. 11.

1956 *Laevigatosporites maximus* Loose emend. Potonié y Kremp, p. 138, lám. 19, figs. 20-21.

Descripción: Espora monolete con lesura casi completa (80  $\mu\text{m}$  aproximado), de contorno ovalado y con un diámetro de 90-95  $\mu\text{m}$ ; ornamentación laevigada en ambas caras, exina de 0.5  $\mu\text{m}$ .

Afinidad botánica: Polypodiaceae or Dennstaedtiaceae (Singh, 1964).

***Laevigatosporites medius* Kosanke, 1950**

Figura 16 I.

1950 *Laevigatosporites medius* Kosanke, p. 78.

Descripción: Espora monolete de un diámetro de 30-35  $\mu\text{m}$  con lesura casi completa (20-25  $\mu\text{m}$  aproximado) y contorno ovalado, ornamentación laevigada en ambas caras, exina de 0.5  $\mu\text{m}$ .

Afinidad botánica: Polypodiaceae or Dennstaedtiaceae (Singh, 1964).

***Laevigatosporites minor* Loose, 1934**

Figura 16 M.

1934 *Laevigatosporites minor* Loose (en parte), p. 158.

Descripción: Espora monolete, de contorno ovalado y con una longitud de 60-65  $\mu\text{m}$ ; ornamentación psilada, en ocasiones presenta dobleces, exina de 0.5  $\mu\text{m}$ .

Afinidad botánica: Polypodiaceae or Dennstaedtiaceae (Singh, 1964).

***Laevigatosporites vulgaris* Ibrahim, 1933**

Figura 17 D.

1932 *Sporonites vulgaris* Ibrahim en Potonié, Ibrahim y Loose, p. 448, lam. 15, fig. 16.

1933 *Laevigato-sporites vulgaris* Ibrahim, p. 39, lam. 2, fig. 16.

1940 *Phaseolites desmoinesensis* Wilson y Coe, p. 182, lam. 1, fig. 4.

1940 *Laevigatosporites desmoinesensis* (Wilson y Coe); Schopf, Wilson y Bentall, p. 37.

Descripción: Espora monolete con lesura casi completa (35-55  $\mu\text{m}$  proximadamente), de contorno ovalado y con un diámetro de 50-70  $\mu\text{m}$ ; ornamentación laevigada en ambas caras, exina de 0.5  $\mu\text{m}$ .

Afinidad botánica: Polypodiaceae or Dennstaedtiaceae (Singh, 1964).

### **Género *Latipulvinites* Peppers, 1964**

1964 *Latipulvinites* Peppers, p. 26, lám.3, figs. 13-14.

Especie tipo: *Latipulvinites kosankii* Peppers, 1964.

Diagnosis (Peppers, 1964): Espora radial trilete con lesura que se extiende hasta los ápices de la espóra (cada radio de 12  $\mu\text{m}$  de longitud), de contorno triangular con un tamaño de 28-30  $\mu\text{m}$  aproximadamente y lados rectos a ligeramente cóncavos-convexos, ápices redondeados. Marca trilete con presencia de labios ligeramente elevados. La espóra posee un prominente engrosamiento triradial, los cuales son más gruesos hacia los márgenes de la espóra.

### ***Latipulvinites kosankii* Peppers, 1964**

Figura 16 G.

1964 *Latipulvinites kosankii* Peppers, p. 26, lám. 3, figs. 13-14.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose  $\frac{2}{3}$  del radio (cada radio de 12  $\mu\text{m}$  de longitud), contorno triangular con un tamaño de 28-30  $\mu\text{m}$  aproximadamente, lados rectos o ligeramente convexos, ápices redondeados; cara proximal con presencia de engrosamiento alrededor de lesura muy marcado que llega hasta los ápices y de 2-3  $\mu\text{m}$  de grosor aproximado; exina de 1  $\mu\text{m}$  de grosor.

Afinidad botánica: Desconocida.

### **Género *Lophotriletes* (Naumova ex Ischenko) Potonié y Kremp, 1954**

1954 *Lophotriletes* (Naumova ex Ischenko) Potonié y Kremp, p. 72.

Especie tipo: *Lophotriletes gibbosus* (Ibrahim) Potonié & Kremp, 1954.

Diagnosis (Singh, 1971, p. 126): Esporas triletas subtriangulares, densamente cubiertas de conos ahusados, cuyo diámetro basal es igual o menor que su altura. Las puntas de los conos son romas y sus bases pueden tocarse o no entre sí.

***Lophotriletes* sp.**

Figura 17 B.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose  $\frac{2}{3}$  del radio (cada radio de 20  $\mu\text{m}$  de longitud aproximada), contorno triangular con un tamaño de 55-60  $\mu\text{m}$  aproximadamente, lados cóncavos, ápices ligeramente redondeados; cara proximal y distal ornamentada con espinas de base ancha (1.6-1.9  $\mu\text{m}$ ) de 2.5-3  $\mu\text{m}$  de altura, exina indistinta.

Afinidad botánica: Incierta.

**Género *Platysaccus* (Naumova) Potonié y Klaus 1954**

1954 *Platysaccus* (Naumova) Potonié y Klaus, p. 10.

Especie tipo: *Platysaccus papilionis* Potonié y Klaus, 1954.

Diagnosis (Potonié y Klaus, 1954, p. 10): Bisacado con el cuerpo central muy engrosado.

***Platysaccus* sp.**

Figura 16 Q.

Descripción: Grano de polen bisacado, de contorno reniforme en vista ecuatorial. Cuerpo central subcircular (diámetro alrededor de 10  $\mu\text{m}$ ) engrosado. Sacos hemisféricos de gran tamaño (diámetro de 25-28  $\mu\text{m}$ ).

Afinidad botánica: Coniferales (Potonié, 1954), se ha encontrado asociado a *Dicroidium* (Anderson y Anderson, 1983).

**Género *Punctatosporites* Ibrahim, 1933 emend. Schopf, Wilson y Bentall,  
1944**

1933 *Punctatosporites* Ibrahim, p 21.

1944 *Punctatosporites* (Ibrahim, 1933) Potonié y Kremp, pp. 29-32.

Especie tipo: *Punctatosporites punctatus* Ibrahim, 1933.

Diagnosis (Potonié y Kremp, 1954): Isosporas o microsporas triletas con un contorno ecuatorial circular-semicircular como sugerencia de una forma triangular. Margen psilado,

con exina sin ornamentación. En ocasiones, la puntuación sólo es visible localmente, a lo largo de la marca trilete; la cual es un poco mas larga que la mitad del radio.

***Punctatosporites punctatus* Ibrahim, 1933**

1933 *Punctatosporites* Ibrahim, p 21.

Figura 16 L.

Descripción: Espora trilete con lesura 1/3 del tamaño de la espora (10 µm aproximado), contorno subtriangular-circular con un diámetro de 25-30 µm, ornamentación escabrada en ambas caras, exina de 0.5 µm.

Afinidad botánica: Marattiaceae (Singh, 1971).

***Punctatosporites minutus* (Ibrahim) Alpern y Doubinger, 1973**

1933 *Punctato-sporites minutus* Ibrahim, p 40.

1973 *Punctatosporites minutus* (Ibrahim) Alpern y Doubinger, p. 42.

Fig., Figura 16 K.

Descripción: Espora trilete con lesura 1/3 del tamaño de la espora (5-6 µm aproximado), contorno subtriangular-circular con un diámetro de 15-20 µm, ornamentación verrugosa en ambas caras, verrugas grandes de 1 µm de diámetro y 0.5 µm de alto dispersas sobre toda la superficie de manera irregular, exina de 0.5 µm.

Afinidad botánica: Marattiaceae (Singh, 1971).

**Género *Raistrickia* (Schopf, Wilson y Bentall, 1944) Potonié y Kremp, 1954**

1944 *Raistrickia* Schopf, Wilson & Bentall, p. 55.

1954 *Raistrickia* (Schopf, Wilson & Bentall, 1944) Potonié & Kremp, pp. 133-134.

Especie tipo: *Raistrickia grovensis* Schopf, Wilson & Bentall, 1944.

Diagnosis (Schopf et al., 1944): Espora radial trilete, de contorno esférico a ligeramente aplanada en el lado transversal y ligeramente triangular; el tamaño varía entre 40-90 µm en el diámetro principal; ornamentación principalmente verrugosa o espinosa, con espinas generalmente gruesas, abruptamente truncadas y sin punta, la observación de más cerca revela frecuentemente la punta de la espina terminando en 6 papilas; la forma de la verruga es similar a la de las espinas pero más corta; ornamentación presente en toda la espora, excepto en la marca trilete; exina moderadamente gruesa (2-6 µm).

### ***Raistrickia saetosa* (Loose) Schopf, Wilson y Bentall, 1944**

Figura 16 O.

1932 *Sporonites saetosus* Loose, pag. 452, lam. 19, fig. 56.

1933 *Setosi-sporites saetosus* (Loose) Ibrahim, pag. 26.

1934 *Setosi-sporites saetosus* (Loose) Ibrahim, Loose, pag. 148

1934 *Raistrickia saetosus* (Loose) Schopf, Wilson y Bentall, p. 56.

Descripción: Espora trilete con lesura indistinta, de contorno circular-subcircular y un diámetro aproximado de 35 µm, ornamentación con verrugas grandes de forma circular y diámetro de 2.5-3 µm, dispersas e irregularmente distribuidas; exina no visible.

Afinidad botánica: Lycopsida y dentro de las Filicales, Schizaeaceae y Marattiaceae (Potonié, 1962).

### **Género *Schopfipollenites* Potonié y Kremp, 1954**

1954 *Schopfipollenites* Potonié & Kremp, p. 180.

Especie tipo: *Schopfipollenites ellipsoides* Potonié & Kremp, 1954.

Diagnosis (Taylor, 1976, p. 857): Grano de polen con una única apertura en la cara proximal con una desviación en la parte media característica, bilateralmente simétrico, de contorno elipsoidal de gran tamaño (100-500 µm de longitud). Son característicos dos surcos longitudinales en la cara distal longitudinalmente que se extienden casi a lo largo de toda la longitud del grano. Exina gruesa de unas 10 µm de grosor. Ornamentación de la exina lisa o verrugosa.

### ***Schopfipollenites ellipsoides* (Ibrahim) Potonié y Kremp, 1954**

Figura 17 C.

1954 *Schopfipollenites ellipsoides* Potonié & Kremp, p. 180.

Descripción: Grano de polen monolete de contorno ovalado de 80 µm de largo y 60 µm de ancho aproximadamente; exina de 0.5 µm.

Afinidad botánica: Medullosales (Looy y Hotton, 2014, p. 16).

### **Género *Thymospora* Wilson y Venkatchala, 1963**

1954 *Verrucosporites* (Knox) Potonié y Kremp, pags. 29-30.

Especie tipo: *Thymospora thiessenii* (Kosanke) Wilson y Venkatachala, 1940.

Diagnosis (Wilson y Venkatachala, 1963, pp. 75-79): Miospora monolete con forma ovalada o de frijol, sutura simple abarcando  $\frac{3}{4}$  del diámetro de la espora, en muchos casos oscurecida por la ornamentación; pared de 1 a 3 micras de grosor, ornamentación verrugosa, verrugas con frecuencia superponiéndose para formar obvermiculado, patrón rugoso.

***Thymospora thiessenii* (Kosanke) Wilson y Venkatachala, 1963**

Figura 16 J.

1943 *Laevigatosporites thiessenii* Kosanke, pag 125.

1957 *Verrucosisorites thiessenii* (Kosanke) Bhardwaj.

Descripción: Espora monolete con lesura casi completa (8-9  $\mu\text{m}$  de longitud), contorno ovalado o de frijol con un tamaño de 10-15  $\mu\text{m}$  aproximadamente; ornamentación verrugosa en ambas caras, verrugas grandes de 1-2  $\mu\text{m}$  de diámetro y 1-1.5  $\mu\text{m}$  de alto dispersas sobre toda la superficie de manera irregular, exina de 0.07-1  $\mu\text{m}$  de grosor.

Afinidad botánica: Filicales (Smith y Butterworth, 1967).

**Género *Triquitrites* (Wilson y Coe, 1940) Potonié y Kremp, 1954**

1940 *Triquitrites* Wilson y Coe, p. 184.

1940 *Triquitrites* Schopf, Wilson y Bentall, pp. 46-47.

1940 *Triquitrites* (Wilson y Coe, 1940) Potonié y Kremp, p. 153.

Especie tipo: *Triquitrites arcuatus* Wilson y Coe, 1940.

Diagnosis (Potonié y Kremp, 1954, p. 153): Isosporas trilete o microsporas de contorno triangular. Exina en los ápices ligeramente engrosada y por lo tanto parece más oscura (valvas) o muestra proyecciones bastante pequeñas, las cuales son tanto punteadas como redondeadas, las proyecciones redondeadas son descritas como aurículas. Ocasionalmente las 3 valvas o aurículas se unen por un borde estrecho en el ecuador.

***Triquitrites* sp.**

Figura 16 H.

Descripción: Espora trilete con lesura extendiéndose casi hasta los ápices (8-14  $\mu\text{m}$  aproximadamente), contorno triangular de 20-30  $\mu\text{m}$  de diámetro, lados cóncavos, ápices redondeados con presencia de valvas las cuales sobresalen ligeramente del cuerpo de la espora, ornamentación psilada en ambas caras, exina gruesa de 1-1.5  $\mu\text{m}$  de grosor.

Afinidad botánica: Posible relación con Filicales (Schopf et al., 1944).

## **Género *Verrucosisorites* (Ibrahim) Potonié y Kremp, 1954**

1933 *Verrucosisorites* Ibrahim, p. 25.

1954 *Verrucosisorites* (Ibrahim) Potonié y Kremp, p. 69.

Especie tipo: *Verrucosisorites verrucosus* (Ibrahim) Potonié y Kremp, 1954.

Diagnosis (Singh, 1964, p. 95): Esporas trilete, de contorno circular o subcircular. Ornamentación espinosa con espinas de base ancha más o menos redondeadas y en ocasiones arqueadas.

### ***Verrucosisorites* sp. Tipo 1**

Figuras 16 R.

Descripción: Descripción: Espora trilete con una lesura alcanzando  $\frac{3}{4}$  del radio de la espora (25  $\mu\text{m}$  de longitud), contorno subtriangular de 35-37  $\mu\text{m}$  de diámetro aproximadamente, lados convexos, ápices redondeados; cara proximal y distal ornamentada con verrugas de tamaño de 2  $\mu\text{m}$  de ancho y 2.5  $\mu\text{m}$  de alto y ordenadas en forma de vermículas, exina indistinta.

Afinidad botánica: Incierta.

### ***Verrucosisorites* sp. Tipo 2**

Figuras 16 S.

Descripción: Espora trilete con una lesura alcanzando  $\frac{3}{4}$  del radio de la espora (35  $\mu\text{m}$  de longitud), contorno subtriangular de 45  $\mu\text{m}$  de diámetro aproximadamente, lados convexos, ápices redondeados; cara proximal y distal ornamentada con verrugas de tamaño de 4  $\mu\text{m}$  de ancho y 3  $\mu\text{m}$  de alto y ordenadas en forma de vermículas, exina indistinta.

Afinidad botánica: Incierta.

## **Género *Vesicaspora* Schemel, 1951**

1951 *Vesicaspora* Schemel, pp. 748-749.

Especie tipo: *Vesicaspora wilsonii* Schemel, 1951.

Diagnosis (Schemel, 1951, pp. 748-749): Granos de polen bisacados, de simetría bilateral, contorno elipsoidal, cuerpo central de contorno triangular, longitud máxima de 40-50  $\mu\text{m}$ , ornamentación lisa o finamente granulosa.

### ***Vesicaspora* cf. *wilsonii* (Schemel) Wilson y Venkatachala, 1963**

1951 *Vesicaspora wilsonii* Schemel, pp. 749-750, figs. 1, 3.

Figura 16 P.

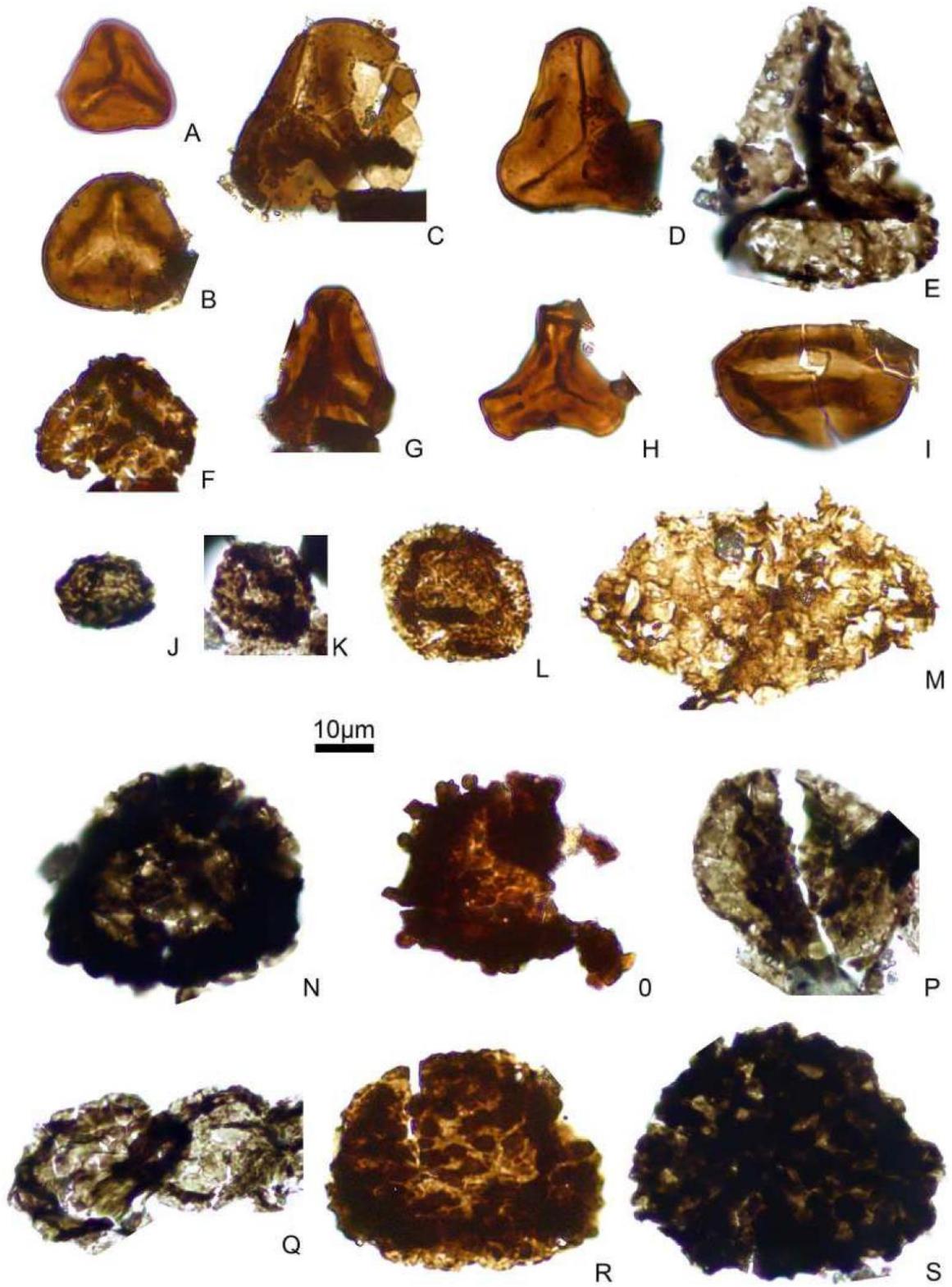
Descripción: Grano de polen monosacado de contorno ovalado-subcircular y con un largo de 40  $\mu\text{m}$  y un ancho de 30  $\mu\text{m}$ , cuerpo central con un largo de 20  $\mu\text{m}$  y un ancho de 15  $\mu\text{m}$  con forma ovalada y leptoma indistinto, ornamentación granulosa.

Afinidad botánica: Callistophytaceae (Looy y Hotton, 2014).

## Figura 16

Palinomorfos de la Formación Matzitzi provenientes de San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán, Los Reyes Metzontla, y área de Río Hondo en México. EF: coordenadas England Finder®. Escala: 10 µm.

- Fig. 16A:** *Deltoidospora gracilis* (Imgrund) Ravn, 1986, EF: MATZ 1\_4\_4\_U322.  
**Fig. 16B:** *Deltoidospora levis* (Kosanke) Ravn, 1986 EF: MATZ 1\_2\_4\_S520.  
**Fig. 16C:** *Deltoidospora priddyi* (Berry) McGregor, 1973, EF: MATZ 1\_3\_4 D464.  
**Fig. 16D:** *Deltoidospora adnata* (Kosanke) McLean, 1993, EF: MATZ 1\_3\_4 U301.  
**Fig. 16E:** *Deltoidospora sphaerotriangula* (Loose) Ravn, 1986, EF: MATZ RH 20\_2\_4\_T431.  
**Fig. 16F:** *Granulatisporites* sp., EF: MATZ RH 34\_3\_4\_V321.  
**Fig. 16G:** *Latipulvinites kosankii* Peppers, 1964, EF: MATZ 1\_4\_4\_C432.  
**Fig. 16H:** *Triquitrites* sp., EF: MATZ 1\_4\_4\_S310.  
**Fig. 16I:** *Laevigatosporites medius* Kosanke, 1950, EF: MATZ 1\_2\_4\_X681.  
**Fig. 16J:** *Thymospora thiessenii* (Kosanke) Wilson and Venkatachala, 1963, EF: MATZ RH 20\_2\_4\_S384.  
**Fig. 16K:** *Punctatosporites minutus* (Ibrahim) Alpern and Doubinger, 1973, EF: MATZ RH 20\_2\_4\_X430.  
**Fig. 16L:** *Punctatosporites punctatus* Ibrahim, 1933, EF: MATZ RH 34\_2\_4\_Q474.  
**Fig. 16M:** *Laevigatosporites minor* Loose, 1934, EF: MATZ RH 20\_2\_4\_P551.  
**Fig. 16N:** *Densosporites* sp., EF: MATZ RH 20\_4\_4\_R324.  
**Fig. 16O:** *Raistrickia saetosa* (Loose) Schopf et al., 1944, EF: MATZ RH 34\_4\_4\_O574.  
**Fig. 16P:** *Vesicaspora* cf. *wilsonii* (Schemel) Wilson and Venkatachala, 1963, EF: MATZ RH 20\_4\_4\_M394.  
**Fig. 16Q:** *Platysaccus* sp., EF: MATZ RH 20\_2\_4\_P352.  
**Fig. 16R:** *Verrucosisporites* sp. Tipo 1, EF: MATZ RH 20\_3\_4\_C490.  
**Fig. 16S:** *Verrucosisporites* sp. Tipo 2, EF: MATZ RH 20\_1\_4\_Q290.



## Figura 17

Palinomorfos de la Formación Matzitzi provenientes de San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán, Los Reyes Metzontla, y área de Río Hondo en México. EF: coordenadas England Finder®. Escala: 20 µm.

**Fig. 17A:** *Calamospora* sp., EF: MATZ RH 20\_1\_4\_N353.

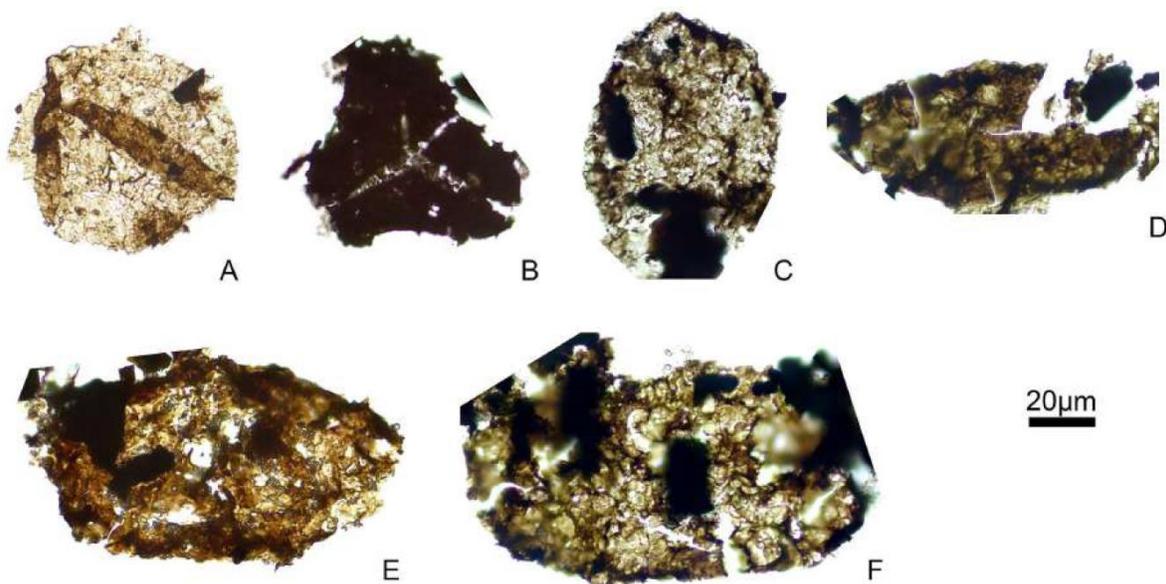
**Fig. 17B:** *Lophotriletes* sp., EF: MATZ 27\_1\_4\_Y560.

**Fig. 17C:** *Schopfipollenites ellipsoides* (Ibrahim) Potonié y Kremp, 1954, EF: MATZ RH 20\_2\_4\_Y380.

**Fig. 17D:** *Laevigatosporites vulgaris* (Ibrahim) Ibrahim, 1933, EF: MATZ RH 20\_4\_4\_O340.

**Fig. 17E:** *Laevigatosporites maximus* (Loose) Potonié and Kremp, 1956, EF: MATZ RH 33\_2\_4 S522.

**Fig. 17F:** *Laevigatosporites maximus* (Loose) Potonié and Kremp, 1956, EF: MATZ RH 20\_2\_4\_W312.



## 7.2.- Macroflora

### 7.2.1.- Holotipo y Paratipos de *Lonesomia mexicana*

El holotipo (especimen IGM-PB-1027-1059) y paratipos (IGM-PB-1027-1058 y IGM-PB-1027-1060) de *Lonesomia mexicana* se encuentran resguardados en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM. Se realizó una estancia en julio de 2018 para examinar los especímenes con microscopio óptico y de luz ultravioleta con la finalidad de obtener fotografías de los patrones de venación (Figs. 18-26). El holotipo de la especie se encontraba reportado como perdido; sin embargo, luego de una revisión del material asignado a la Formación Matzitzi dentro de la colección fue encontrado con una ficha técnica equivocada (IGM-PB 1056).

Weber (1997) define *Lonesomia mexicana* con las siguientes características: Hoja simple, simétrica, sésil o con un peciolo muy corto, elíptica a lanceolada, coriácea, arqueada entre la nervadura y el margen; con base redondeada, ápice redondeado o retuso, margen entero y lámina alcanzando cerca de 5 cm de anchura y más de 20 cm de largo. Radio largo/ancho cerca de 5 centímetros. Peciolo de 5 mm de anchura. Nervadura recta de 3 mm de ancho en la base de la hoja, adelgazándose hacia la punta. Venación de al menos 3 órdenes; venación secundaria de 75 a 80° de la nervadura principal, venación terciaria de 45° aproximadamente de la venación secundaria.

Al observar los paratipos en muestra de mano no se pudo determinar ningún patrón de venación a partir del segundo orden debido a la mala preservación de las hojas (Fig. 18, 19, 20 y 21). Weber (1997) mencionó que la mala preservación del patrón de venación pudiera deberse a la presencia de una capa de tricomas que cubriría y obstaculizaría la observación de la venación.



Figura 18.- Molde y contramolde del paratipo IGM-PB-1027-1060 de *Lonesomia mexicana*.



Figura 19.- Vista a detalle del paratipo IGM-PB-1027-1060 de *Lonesomia mexicana* sin presencia de venación a partir del segundo orden.



Figura 20.- Paratipo IGM-PB-1027-1058 de *Lonesomia mexicana*.



Figura 21.- Detalle de una hoja del paratipo IGM-PB-1027-1058 de *Lonesomia mexicana* sin presencia de venación a partir del segundo orden.

Solamente el holotipo muestra el patrón de venación (Fig. 22). Una hoja del espécimen presenta lo que posiblemente sea venación hasta el tercer orden. Esta zona fue analizada con microscopio óptico y ultravioleta (Fig. 23).

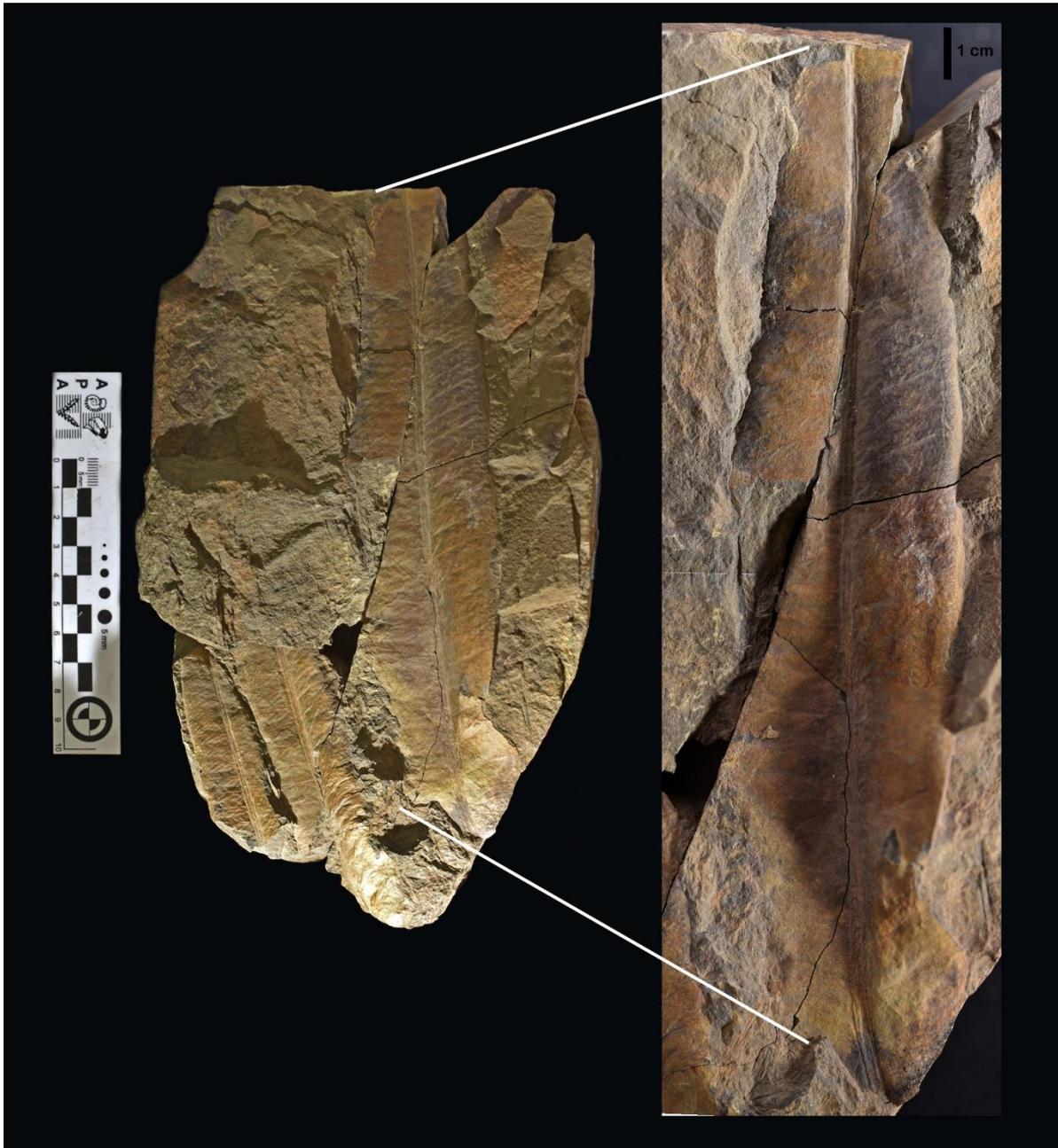


Figura 22.- Holotipo de *Lonesomia mexicana* IGM-PB-1027-1059 con imagen ampliada de la hoja fósil utilizada para descripción de caracteres.

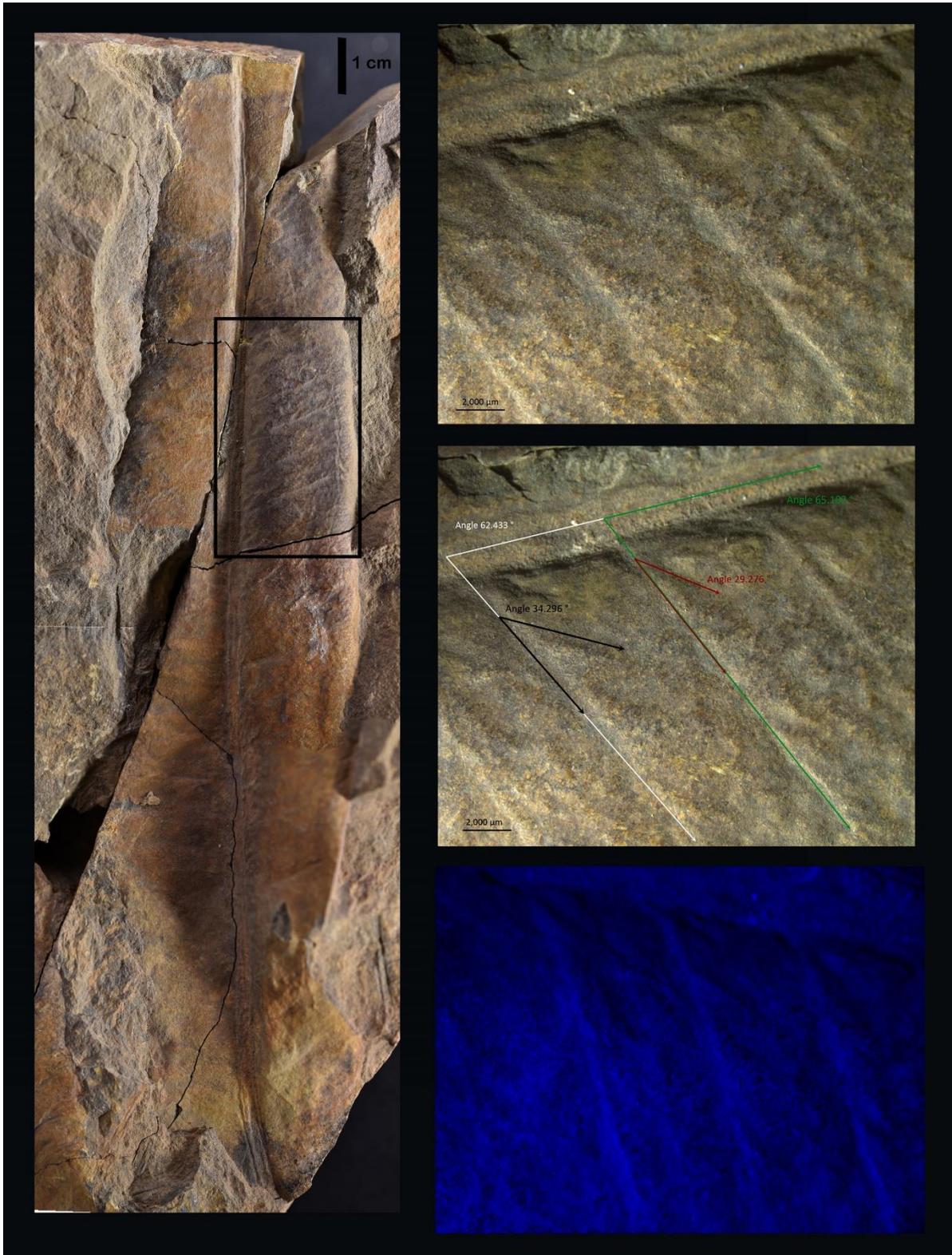


Figura 23.- Fotografía a detalle de una hoja del holotipo de *Lonesomia mexicana* con patrones de venación con luz blanca y ultravioleta.

Se utilizó el microscopio estereoscópico Zeiss AX10 Zoom V16 para fotografiar a detalle la venación de tercer orden (Fig. 24).

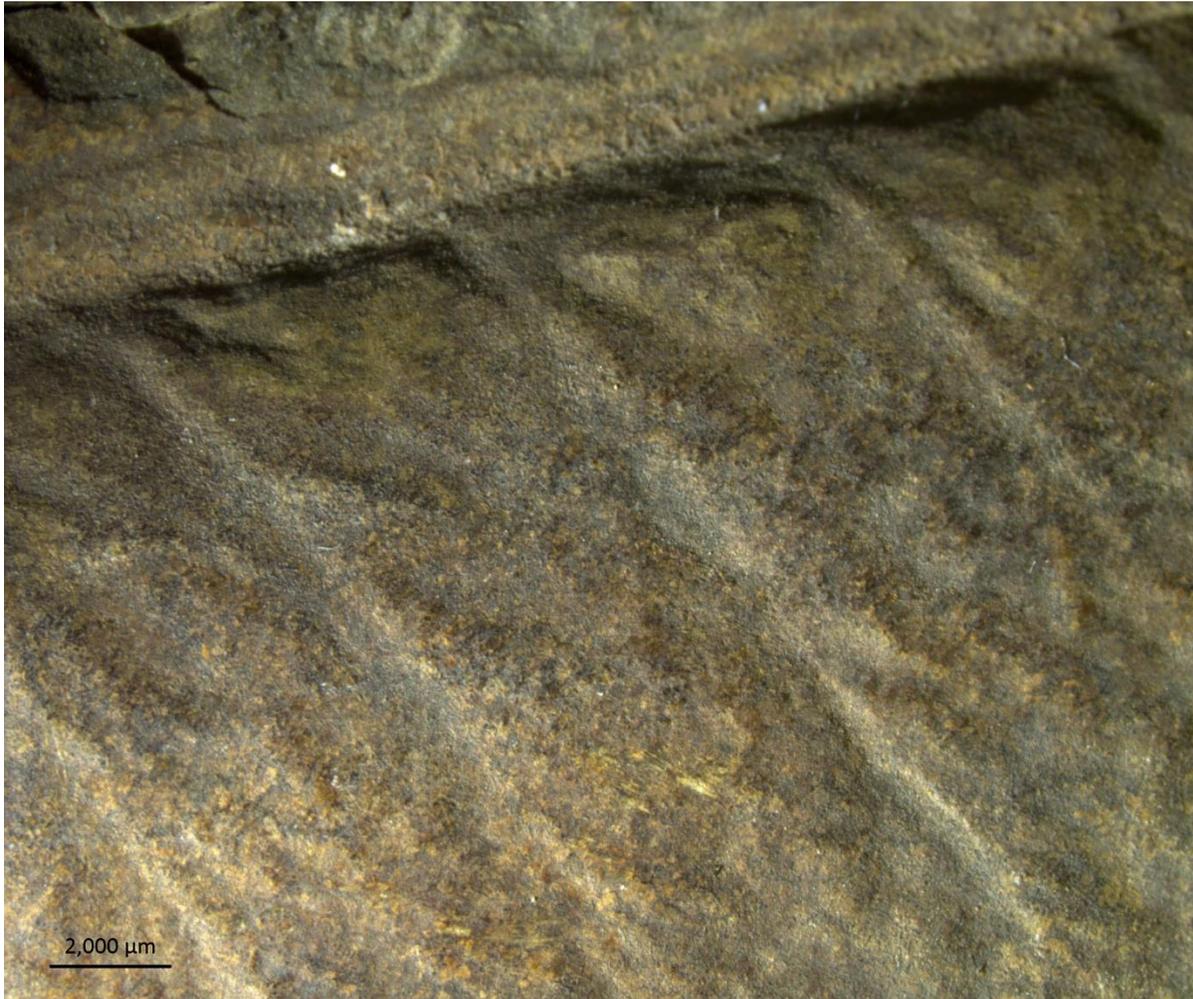


Figura 24.- Fotografía a detalle de una porción del holotipo de *Lonesomia mexicana* con patrones de venación en luz blanca.

Las imágenes fueron analizadas con el programa Zen Pro para determinar los ángulos entre los diferentes órdenes de venación. Weber (1997) en la descripción del holotipo menciona que el ángulo formado entre la venación de primer y segundo orden es de 75-80°; mientras que el ángulo entre la venación de segundo y tercer orden es de alrededor de 45°. La herramienta de medición del programa Zen Pro arrojó un ángulo entre 62-65° entre la venación primaria y secundaria; mientras que el ángulo corresponde a 29-34° entre las venas secundarias y terciarias (Fig. 25).

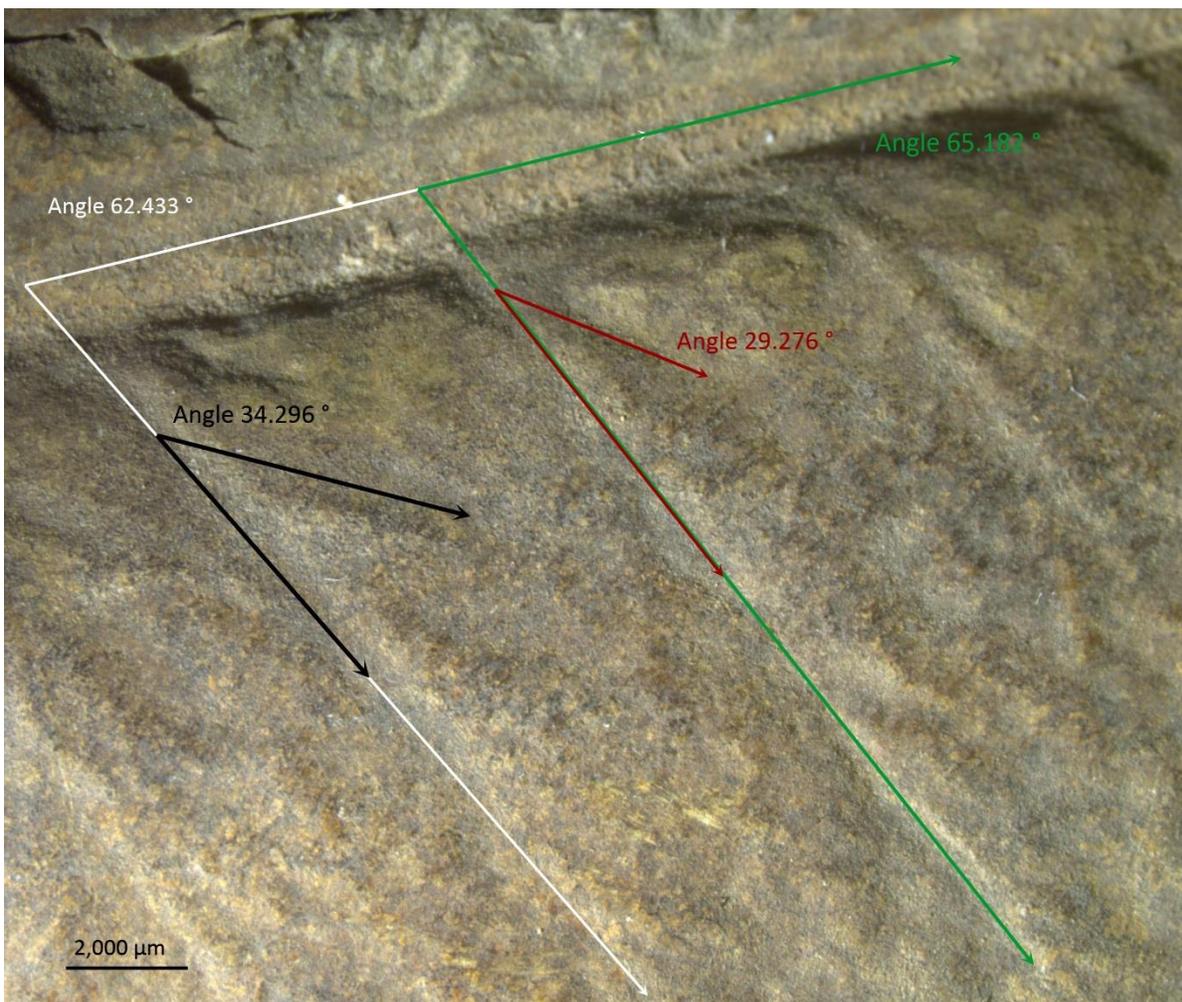


Figura 25.- Fotografía a detalle analizada con el programa Zen Pro para determinar los grados de apertura de los órdenes de venación.

Sin embargo, como se observa en las fotografías anteriores, es difícil distinguir claramente las venaciones terciaras. Por ello, se recurrió al uso de luz ultravioleta en el microscopio estereoscópico Zeiss Discovery V8 para tratar de obtener una mejor imagen del patrón de venación de la hoja. No obstante, a pesar de que la luz UV es una buena herramienta para revelar características que no son evidentes en luz blanca, el resultado no fue favorable (Fig. 26).

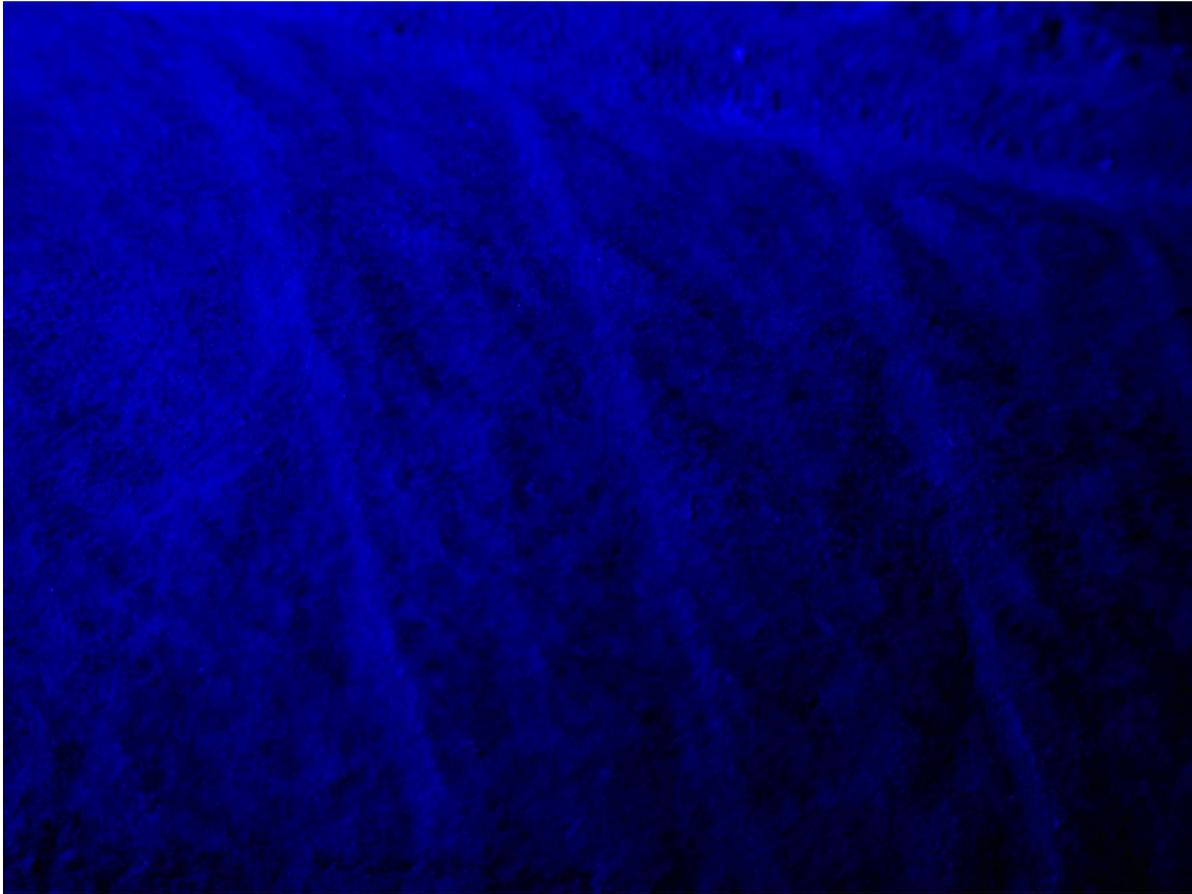


Figura 26.- Fotografía a detalle con luz ultravioleta de los patrones de venación de *Lonesomia mexicana*.

Adicionalmente, se procesaron pequeños fragmentos de las muestras del holotipo y paratipos para extracción de polen, sin embargo el resultado fue negativo con el fin de delimitar la edad en la cual se basa la Formación Matzitzi. Como parte de la estancia de investigación también se procedió a la revisión de material adicional resguardado dentro de la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM perteneciente a la Formación Matzitzi. El objetivo fue examinar material que no ha sido estudiado con el fin de buscar más ejemplares de *Lonesomia mexicana* que mostrarían de manera clara los patrones de venación de la especie. Sin embargo, después de una revisión detallada de los fósiles disponibles, no se encontró ningún otro ejemplar. A pesar de ello, se procedió a la toma de fotografías de los fósiles de plantas más representativos dentro de este conjunto. Los géneros encontrados corresponden con *Pecopteris*, *Polymorphopteris*, *Diplazites*, *Sigillaria*, *Asterotheca*, *Stigmariopsis*, *Calamites*, *Annularia*, *Lepidodendron*, *Asolanus*, *Cyperites*, *Taeniopteris* y *Holcospermun*. Las láminas de los ejemplares mejor preservados se ilustran en el Anexo 1.

## 8.- DISCUSIÓN

El objetivo general de este trabajo es definir la edad concreta en la cual se depositó la Formación Matzitzi. Por tanto, la discusión en este apartado se centra principalmente en tres cuestiones: por un lado indicar la bioestratigrafía de esta unidad con base a palinomorfos; por otro lado, discutir la validez de la asignación de una edad leonardiana con base en la presencia de la gigantopterid *Lonesomia mexicana* Weber 1997 y finalmente discutir la afinidad paleogeográfica de la Formación Matzitzi.

### 8.1 Palinoestratigrafía

La mayoría de los géneros identificados en este estudio tienen rangos de distribución estratigráfica que incluye los periodos Carbonífero-Pérmico (ver Tabla 2). Trabajos clásicos de asociaciones palinológicas de Norteamérica y Europa (ej. Hoffmeister et al., 1955; Clayton et al., 1977) señalan los géneros fósiles estudiados en el presente trabajo tales como *Calamospora*, *Punctatosporites*, *Raistrickia*, *Triquitrites*, *Laevigatosporites* y *Deltoidospora* dentro de este rango. Sin embargo, trabajos recientes han ampliado los rangos de distribución estratigráfica de algunos géneros fósiles; por ejemplo *Calamospora* desde el Devónico (ej. Lazar, 2008; Brocke et al., 2017) hasta el Jurásico (ej. Peng et al., 2018; Schneebeli-Hermann et al., 2018; Shevchuk et al., 2018) y *Laevigatosporites* desde el Devónico (ej. Stemmerik et al., 1991; Orlova et al., 2016) hasta el Mioceno (Mohammed et al., 2017; Ola-Buraimo y Abdulganiyu, 2017; Moise et al., 2017).

Tabla cronoestratigráfica Internacional2024			Serie continental	Serie SW NAmérica	
PÉRMICO	Lopingiano	251.902 ± 0.024	Changhsingiano	Thuringiano	
		254.14 ± 0.07	Wuchiapingiano		
		259.51 ± 0.21	Capitaniano		
		264.28 ± 0.16	Wordiano		
		266.9 ± 0.4	Roadiano		
	Guadalupiano	273.01 ± 0.14	Kunguriano	Saxoniano	Leonardiano
		283.5 ± 0.6	Artinskiano		Autuniano ? ---
		290.1 ± 0.26	Sakmariano		
		293.52 ± 0.17	Asseliano		
		Cisuraliano	298.9 ± 0.15	Gzheliano	?
303.7 ± 0.1	Kasimoviano		Stephaniano		
307.0 ± 0.1	Moscoviano		Westphaliano		
315.2 ± 0.2					
CARBONÍFERO	Pennsylvaniano				

Figura 27.- Distribución estratigráfica según la International Commission on Stratigraphy 2023/06 y su correlación con las series continentales y la serie del suroeste de Norteamérica (Henderson et al., 2020; <https://stratigraphy.org/chart>).

	Devónico	Carbonífero						Pérmico						Triásico			Jurásico						
		Missisipico			Pensilvánico			Cisuraliano			Guadalupiano			Lopingiano			I	M	S	I	M	S	
		I	M	S	I	M	S	As	Sk	Ar	Ku	Ro	Wo	Ca	Wu	Ch							
<b>Microflora</b>																							
<i>Calamospora</i> sp.																							
<i>Deltoidospora pridyi</i>																							
<i>Deltoidospora adnata</i>																							
<i>Deltoidospora levis</i>																							
<i>Densosporites</i> sp.																							
<i>Laevigatosporites maximus</i>																							
<i>Laevigatosporites vulgaris</i>																							
<i>Latupulvinites kosankii</i>																							
<i>Punctatisporites</i> sp.																							
<i>Raistrickia saetosa</i>																							
<i>Thymospora thiessenii</i>																							
<i>Triquirites</i> sp.																							
	Devónico	Carbonífero						Pérmico						Triásico			Jurásico						
		Missisipico			Pensilvánico			Cisuraliano			Guadalupiano			Lopingiano			I	M	S	I	M	S	
		I	M	S	I	M	S	As	Sk	Ar	Ku	Ro	Wo	Ca	Wu	Ch							
<b>Geocronología</b>																							
Granito Coahuico																							
Toba Atolotitlán																							

Tabla 2.- Distribución estratigráfica de las especies de palinomorfos fósiles reportados en este estudio. Además, se añaden las edades arrojadas por datos geocronológicos del Granito Coahuico y la Toba Atolotitlán.

Dentro de los resultados obtenidos en este trabajo, los rangos de distribución de las esporas presentes en muestras correspondientes a la zona de San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán y Los Reyes Metzontla no permiten establecer una edad concreta del depósito. Sin embargo, dos especies fósiles tienen interés bioestratigráfico, las cuales provienen del nivel estratigráfico denominado Matz RH 20, correspondiente al área muestreada de carretera Tehuacán-Oaxaca en la sección de Río Hondo (siglas Matz RH). Por tanto, en este trabajo la asociación estudiada arroja una edad de Pensilvánico (Carbonífero superior) para la sección de Río Hondo (18°09'12.6"N, 97°18'9.2"O).

La primera especie fósil corresponde con *Thymospora thiessenii* (Kosanke) Wilson y Venkatachala, 1963 (ver Tabla 2). El género *Thymospora* (Wilson y Venkatachala, 1963) ha sido usado ampliamente en correlaciones bioestratigráficas del área paleoflorística de Euroamérica, desde Estados Unidos (Kosanke, 1984; Peppers, 1985; Ravn, 1986), la Unión Soviética (Solieva et al., 1985) y norte de China (Gao, 1985). Como se mencionó, la especie fósil presente en este trabajo (Fig. 16 J), *Thymospora thiessenii* (Kosanke) Wilson y Venkatachala 1963, se encuentra ampliamente distribuida y sirve como un excelente indicador bioestratigráfico (Lesnikowska y Willard, 1997). Es una de las especies más comunes de los estratos pensilvánicos de Euramérica. Su primera aparición ocurre cerca del límite Bolsoviano-Westfaliano (Westfaliano C-D) en Europa y los Estados Unidos, teniendo su máxima abundancia en la mitad superior del Westfaliano D y con reaparición en el Estefaniano C, piso

de última aparición (Peppers, 1985; Lesnikowska y Willard, 1997). Una gran cantidad de trabajos muestran esta distribución de la especie (Ej. Clendening, 1972; Hower et al., 1983; Kosanke, 1984; Jerzykiewicz, 1987; Lesnikowska y Willard, 1997; Vozarova, 1998; Playford y Dino, 2005; Waters et al., 2011).

Sin embargo, trabajos recientes aumentan su rango de distribución hasta el Pérmico. Feng et al. (2008) trabajaron en el límite Carbonífero tardío-Pérmico temprano de la Provincia de Shanxi, China. Estos autores proponen la palinozona de *Thymospora thiessenii*-*Striatosporites heyleri* la cual, respaldada por edades de microfauna, corresponde con el Pérmico temprano (Asseliano-Sakmario); sin embargo, sus componentes son claramente diferentes a aquellos derivados de otras palinozonas alrededor del mundo. Esta diferencia es explicada por Feng et al. debido a diferencias ambientales que ocurrieron durante este intervalo, causadas por un evento tectónico regional. La abundante presencia de esporas carboníferas, incluyendo géneros típicos del Carbonífero de Europa Occidental en asociaciones del Pérmico temprano en el norte de China, plantea la cuestión de si son autóctonos o si provienen de sedimentos más antiguos que han sido redepositados en unidades más jóvenes. Los autores descartan esta posibilidad debido a la asociación de las esporas "carboníferas" con fósiles de plantas con un aspecto carbonífero, como algunas especies de *Pecopteris* y *Sphenophyllales* en capas correspondientes al Pérmico temprano. Además, esta situación se presenta en diferentes localidades en el Norte de China. Por lo tanto, Feng et al. proponen que, debido a los diferentes antecedentes climáticos, la desaparición de tales especies en China es posterior. Neregato et al. (2008) también reporta en la parte del Pérmico medio de la Cuenca Paraná de Brasil la presencia de varias especies de *Thymospora*, incluyendo *T. thiessenii*, proponiendo que la distribución del género no es tan restrictiva (Pensilvánico) y que debería ampliarse hasta el Guadalupiano (Pérmico medio). Aunado a esto, Eble et al. (2013) reportan *Thymospora thiessenii* en depósitos de carbón del Pensilvánico tardío/Pérmico temprano, haciendo énfasis en que los elementos florales que habitaban las tierras bajas y los entornos pantanosos durante el Pensilvánico tardío y el Pérmico temprano eran más similares que diferentes. En áreas con suficiente humedad, las floras "húmedas" del último tiempo del Pensilvánico parecen haber persistido en el Pérmico temprano, desarrollándose junto con más floras de gimnospermas que habitaban áreas de más estrés hídrico. Por último, Barbolini et al. (2016) reportan esta especie fósil en rocas del Pérmico (Artinskiano-Kunguriano) de Zambia, África. Sin embargo el autor no incluye fotografía de la especie en el artículo, por lo tanto, la presencia de la especie queda en duda.

La segunda especie corresponde con *Latipulvinites kosankii* Peppers, 1964 (ver Tabla 2, Fig. 16 G). Existen pocos trabajos que reportan esta especie y corresponden con edades del Pensilvánico de Illinois, Kentucky, Texas e Inglaterra (Peppers, 1964; Stone, 1969; Ravn, 1979; Turner, 1991).

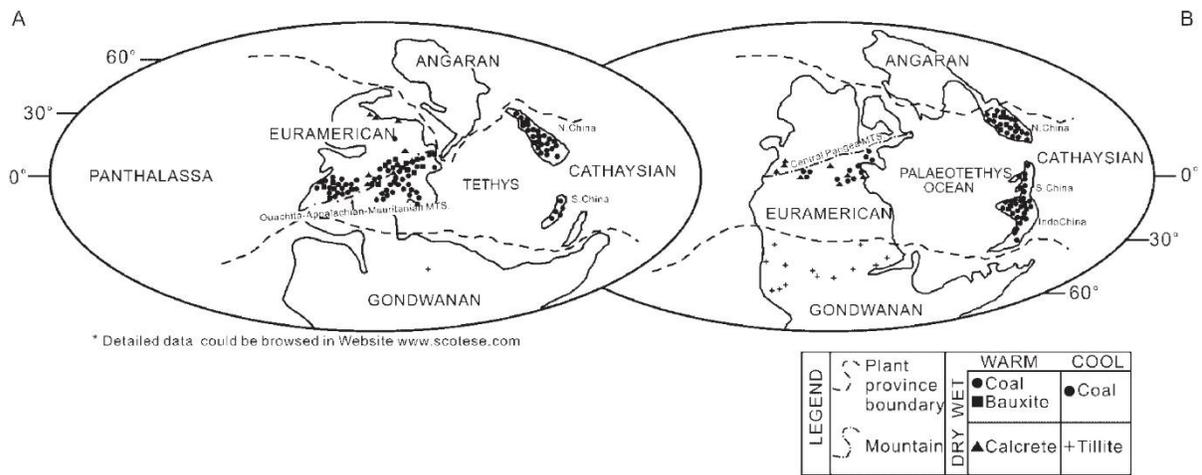


Figura 28.- Comparación entre depósitos con sensibilidad climática en las provincias florísticas de Euroamérica y Cathaysia durante el Carbonífero tardío (A) y Pérmico temprano (B). La provincia de Euroamérica se volvió cada vez más árida hacia el Pérmico inferior por influencia de la orogenia Varisca o Hercínica, resultante del choque de Laurasia con Gondwana; mientras que el clima de Cathaysia fue constantemente húmedo al no ser afectado directamente por este evento de colisión (tomado de Feng et al., 2008).

En síntesis, las edades de Carbonífero tardío y Pérmico propuestas para la Fm. Matzitzi anteriormente por diferentes autores (Silva-Pineda, 1970; Hernández-Láscares, 2000; Magallón-Puebla, 1991; Weber, 1997) siguen abiertas a discusión debido a que los rangos estratigráficos de los palinomorfos reportados para este trabajo en esta zona abarcan ambos periodos. Se debe considerar que la preservación de los granos no es muy buena, por lo que pudieran ser granos heredados. No obstante, este trabajo apoya o bien que los palinomorfos sean reelaborados o bien que la asociación tenga una edad del Pérmico inferior para el depósito de la Matzitzi. Esta última idea se sustenta con el hecho de que aunque la mayoría de géneros y especies de macroflora y microflora reportados de la Fm. Matzitzi están registradas mayormente para depósitos carboníferos alrededor del mundo, trabajos más recientes amplían la mayoría de sus rangos de distribución estratigráfica hasta el Pérmico inferior, tal como se mencionó al principio del apartado. Ligado a esto, en este trabajo se plantea la hipótesis sobre si las mismas condiciones de humedad durante el Carbonífero perduraron en la Fm. Matzitzi hasta el Pérmico inferior; lo cual habría permitido que taxones representativos del Carbonífero se extendieran hasta el Pérmico; tal como plantea Feng et al. (2008) que ocurrió para Cathaysia (Fig. 28).

Como se ha mencionado anteriormente, Weber (1997) correlacionó la Fm. Matzitzi con los depósitos de Texas principalmente por la presencia de *Lonesomia mexicana*, una gigantopterida. Sin embargo, los depósitos de Texas y el suroeste de Estados Unidos experimentaron un cambio en la composición florística muy marcado durante la transición Carbonífero-Pérmico (Rees et al., 2002) que difiere en gran medida de las floras paleozoicas conocidas en otras zonas de Euroamérica (DiMichele et al., 2001) (Tabla 3). Las condiciones climáticas cambiaron gradualmente durante el Pérmico temprano de tal manera que las principales plantas asociadas a depósitos carboníferos fueron remplazadas por plantas adaptadas a condiciones más secas (Rees et al., 2002). Estos nuevos taxones dominantes incluyen grupos de gimnospermas como coníferas, cícadas y peltaspermales (DiMichele et al., 2001). En general, el clima sobre el cual se desarrolló esta vegetación parece haber sido cálido y árido, con base en la evidencia geológica que muestra litologías con coloraciones rojas intensas indicando oxidación, calcretas en paleosuelos, y abundantes grietas de desecación evidenciando flujos efímeros en corrientes. Los eventos paleogeográficos acontecidos durante finales del Carbonífero y principios del Pérmico parecen ser los causantes de estos cambios paleoclimáticos y se relacionan con el ensamblaje de Pangea. Para finales del Carbonífero, África y Sudamérica colisionaron con Europa y Norteamérica formando cinturones montañosos que se extendieron en el margen norte del mar de Tetis desde la parte norte del Golfo de México a través de África y Europa, incluso más al este; denominándose orogenia Ouachita-Apalaches-Mauritania (Feng et al., 2008). Estas montañas probablemente tuvieron una influencia muy marcada en el paleoclima global, volviendo algunas zonas más áridas y secas debido a la obstrucción de humedad. Este es el caso del área de Texas y suroeste de Estados Unidos, el cual se ve representado en las reconstrucciones paleogeográficas globales (Figs. 29 y 30).

<b>Géneros de plantas fósiles reportadas</b>	<b>Fm. Matzitzi</b>	<b>SW Estados Unidos de América</b>
<i>Alethopteris</i>		
<i>Annularia</i>		
<i>Asolanus</i>		
<i>Autumia</i>		
<i>Baiera</i>		
<i>Bjuvia</i>		
<i>Bothrodendron</i>		
<i>Brongniartites</i>		
<i>Calamites</i>		
<i>Cathaysiopteris</i>		
<i>Comia</i>		
<i>Compsopteris</i>		
<i>Cordaites</i>		
<i>Culmitzchia</i>		
<i>Cyperites</i>		
<i>Delnorthea</i>		
<i>Dichotomopteris</i>		
<i>Dicranophyllum</i>		
<i>Evolsonia</i>		
<i>Euparyphoselis</i>		
<i>Fascipteris</i>		
<i>Gangamopteris</i>		
<i>Gigantonoclea</i>		
<i>Gigantopteridium</i>		
<i>Ginkgoites</i>		
<i>Glenopteris</i>		
<i>Glossopteris</i>		
<i>Holcospermum</i>		
<i>Lepidodendron</i>		
<i>Lodevia</i>		
<i>Lonesomia</i>		
<i>Macrotaeniopteris</i>		
<i>Mexiglossa</i>		
<i>Neuropteris</i>		
<i>Odontopteris</i>		
<i>Otovicia</i>		
<i>Ovopteris</i>		
<i>Pecopteris</i>		
<i>Peltaspermum</i>		
<i>Phasmatocycas</i>		
<i>Plumsteadia</i>		
<i>Pseudocatenis</i>		
<i>Pterophyllum</i>		
<i>Rhachiphyllum</i>		
<i>Rhipidopsis</i>		
<i>Samaropsis</i>		
<i>Sandrewia</i>		
<i>Schizoneura</i>		
<i>Sigillaria</i>		
<i>Sphenophyllum</i>		
<i>Sphenopteris</i>		
<i>Stigmaria</i>		
<i>Stigmariopsis</i>		
<i>Supaia</i>		
<i>Syringondendron</i>		
<i>Taeniopteris</i>		
<i>Trigonocarpus</i>		
<i>Ullmannia</i>		
<i>Walchia</i>		
<i>Wattia</i>		
<i>Zeilleropteris</i>		

Tabla 3.- Listado de géneros reportados para la Formación Matzitzi y el Suroeste de Estados Unidos durante el Pérmico inferior (Texas, Oklahoma y Nuevo Mexico) en base a Weber (1997), DiMichele et al. (2001) y Rees et al. (2002).

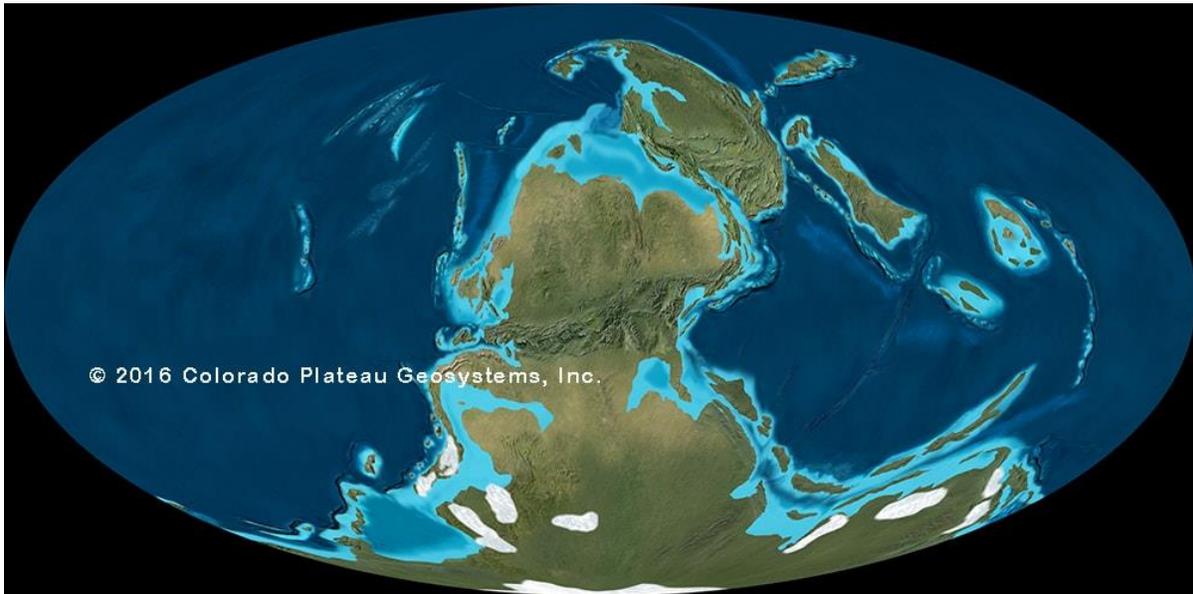


Figura 29.- Reconstrucción paleogeográfica durante el Carbonífero tardío (Pensilvánico: 300 Ma) (tomado de Colorado Plateau Geosystem, 2016).

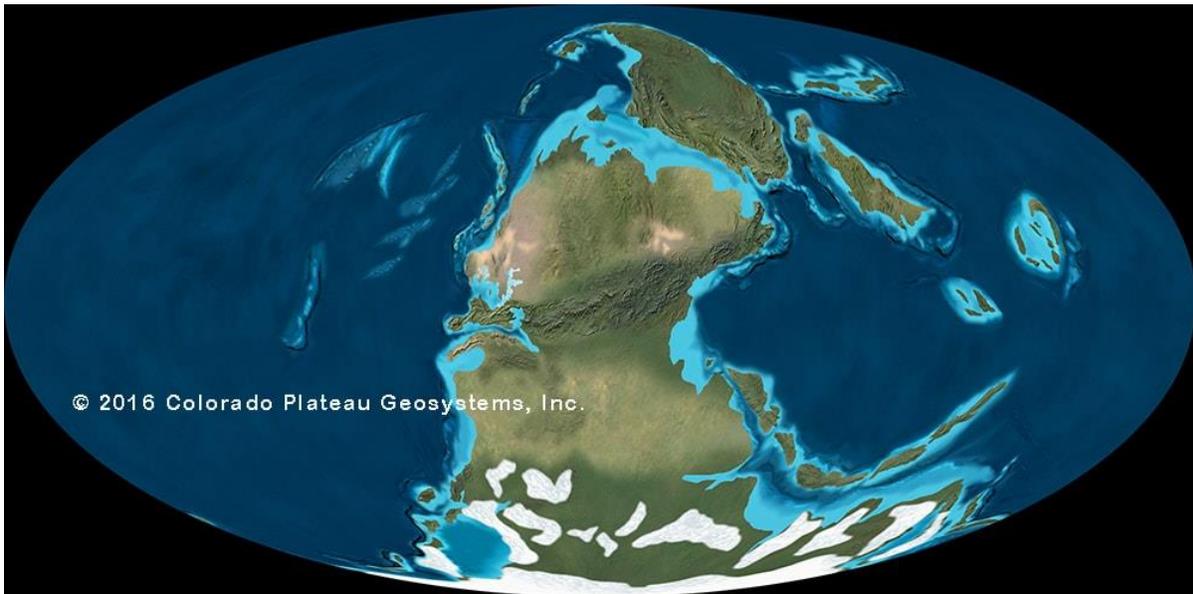


Figura 30.- Reconstrucción paleogeográfica durante el Pérmico inferior (280 Ma). Se observa la región Norteamericana con un incremento de zonas áridas (tomado de Colorado Plateau Geosystem, 2016).

En cambio; los trabajos paleobotánicos realizados en la Fm. Matzitz reportan mayor abundancia de órdenes florísticos tropicales o asociados a condiciones más húmedas como Marattiales, Lepidodendrales y Equisetales (ej. Rincón-Pérez, 2010; Valdés-Vergara, 2017). Además, las interpretaciones realizadas por Centeno-García et al. (2009) con base en asociaciones de facies permitieron establecer, tal como se mencionó en el apartado de geología, un ambiente de depósito fluvial de tipo anastomosado.

A escala más regional, las reconstrucciones paleoambientales de la región norteamericana durante su colisión con Gondwana muestran diferencias entre la zona sur de México y la región suroeste de Estados Unidos durante el Carbonífero y Pérmico temprano. Los terrenos Mixteco (Mx) y Zapoteco (Oax) corresponden con la zona de depósito de la Fm. Matzitzi (Elías-Herrera et al., 2011) (Fig. 31).

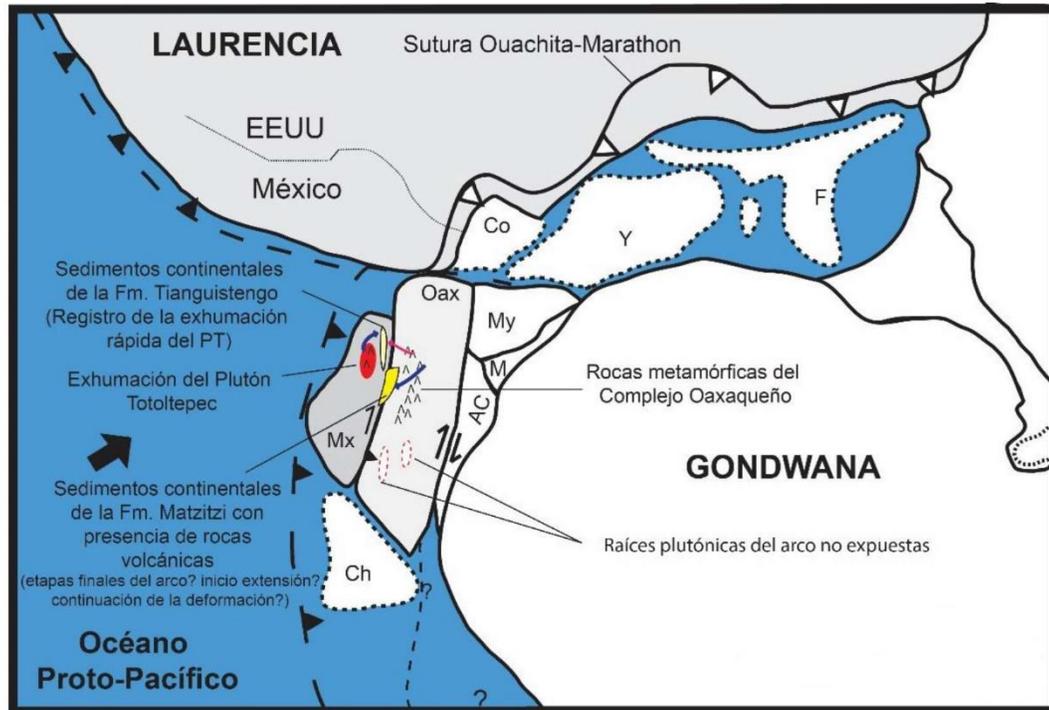


Figura 32.- Esquema hipotético de la tectónica en la época de la depositación de la Formación Matzitzi sobre los terrenos Mixteco y Zapoteco (tomado de Bedoya, 2018).

Desde el Mississípico (Fig. 32) se observa a estos terrenos, especialmente Oaxaquia, dentro de un conjunto de terrenos peri-gondwanicos que van migrando hacia el norte, siendo los primeros en colisionar con Norteamérica más adelante (Blakey y Wong, 2003). Además, las provincias de braquiópodos de la zona indican que Oaxaquia ya se encontraba comunicado con Norteamérica para esta época (Navarro-Santillán et al., 2002). En tanto, la región de Texas comienza a ser afectada por la nueva orogenia resultante de la formación de Pangea (Fig. 33).

Para el Pensilvánico Oaxaquia continúa migrando hacia el norte, mientras que Texas está cada vez más aislado de la región sur (Gondwana) debido a la nueva cordillera que sigue en expansión. Para el Pérmico inferior, Texas queda totalmente incomunicado de la porción sur de Pangea por la formación de la orogenia Ouachita-Marathon (Fig. 33) debido al choque de los bloques peri-gondwánicos con Norteamérica (Poole et al., 2005).

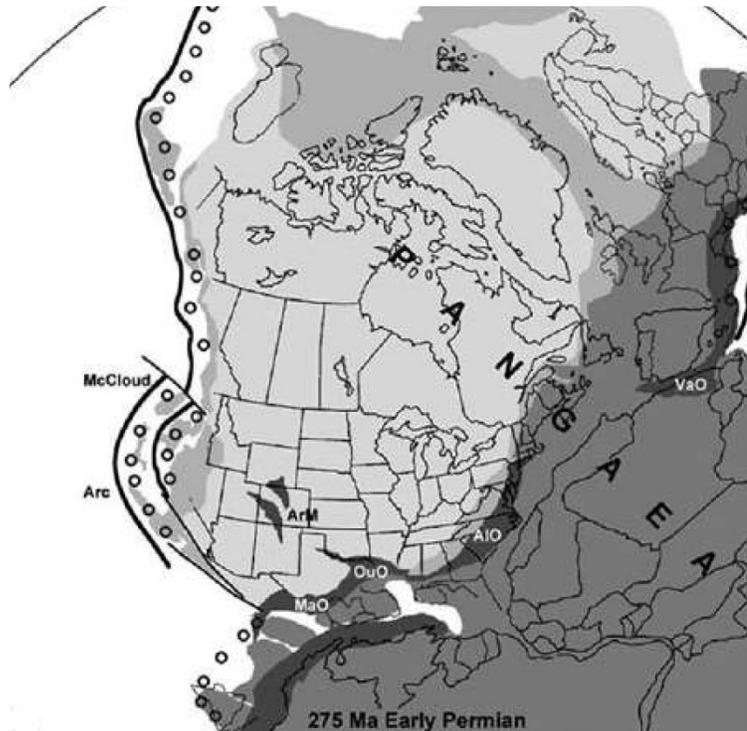


Figura 33.- Esquema paleogeográfico representando el Pérmico temprano (275 Ma) de Norteamérica (tomado de Blakey y Wong, 2003).

En resumen, las condiciones paleogeográficas de cada lugar afectaron a cada uno de los depósitos (Texas y México) de forma diferente. Los eventos tectónicos que dieron lugar a una aridificación de la zona suroeste de Texas parecen no haber afectado de manera directa a los bloques peri-gondwánicos del cual formaba parte Oaxaquia (Fig. 34). Oaxaquia (Fig. 34). Por tanto, es posible que las condiciones de humedad para este bloque hubieran seguido siendo las mismas desde el Carbonífero tardío hasta el Pérmico inferior, conservando así un microclima que fue propicio para seguir manteniendo una vegetación más tropical. Un ejemplo cercano de esta posibilidad se encuentra en Utah, donde DiMichele et al. (2014) reportan en los límites Carbonífero-Pérmico la presencia de plantas grandes características de zonas húmedas representativas del Pensilvánico: helechos arborecentes, *Calamites*, pteridospermas y licópsidas; las cuales son interesantes debido a que esta área experimentó una extrema aridez a través de finales del Carbonífero y Pérmico inferior. Los autores argumentan que a pesar de que la zona se encontraba en Pangea occidental, más distante del ecuador y en condiciones más áridas y secas, experimentó un periodo limitado de aumento en la entrada de humedad. Este periodo fue lo suficientemente húmedo como para soportar estas especies que se encontraban típicamente en zonas más cercanas al ecuador. Sin embargo, estos taxones de humedales en zonas como Utah se limitaron a partes del paisaje con niveles altos de agua, como márgenes de

ríos y arroyos o partes bajas de las llanuras aluviales, un escenario que actualmente se presenta en el oeste de Estados Unidos. Con este ejemplo, la idea de una extensión de las condiciones húmedas hacia el Pérmico parece ser una posibilidad. No obstante, el debate en torno a la edad de la Formación Matzitzi queda abierto en virtud de nuevos datos de plantas o geológicos que ayuden a definir el momento preciso de depositación de la Formación Matzitzi.



Figura 34.- Reconstrucción paleogeográfica durante el Pérmico inferior para Norteamérica (280 Ma). En el mapa se pueden apreciar las diferencias entre las zonas correspondientes con Texas (clima árido y seco) y la Formación Matzitzi (clima tropical) (tomado de Colorado Plateau Geosystem, 2016) (tomado de Colorado Plateau Geosystem, 2016).

En cuanto a geocronología, hasta el momento los únicos fechamientos fiables están relacionados con la Toba Atolotitlán correspondiente a 240 Ma (Elías-Herrera et al., 2011; Bedoya, 2018) y el granito Cozahuico de 270 Ma (Elías-Herrera et al., 2005). Bedoya (2018) realizó geocronología U-Pb en circones detríticos de tres muestras de areniscas tomadas de la Formación Matzitzi (ABM-02, ABM-05 y ABM-10). Como resultados, la autora reporta en la muestra ABM-05 un zircón detrítico con una edad usando el método de U-Pb de  $277.2 \pm 8.2$  Ma.; además los fechamiento en apatitos en la muestra ABM-10 presenta un grupo pobremente definido de edad Gzheliano-Kunguriano ( $288 \pm 14$  Ma.) (Carbonífero superior- Pérmico inferior). Además, Bedoya también realizó fechamientos en la Toba Atolotitlán, donde obtuvo

una edad concordante con los datos obtenidos por Elías-Herrera et al. (2011) de 240 Ma. Por consiguiente, debido al carácter sinsedimentario de la toba con la Formación Matzitzi, la autora determina una edad de Triásico Medio para el depósito (Bedoya, 2018). Asimismo, otros autores debaten el carácter sinsedimentario de la Toba Atolotitlán. Macías-Romo et al. (2019) proponen que la Toba Atolotitlán es un lacolito emplazado a una profundidad aproximada de 3 km y que además; los zircones detríticos de las capas basales de la Formación Matzitzi en el área de Metzontla son de 270–290 Ma (edad de metagranitos del área adyacente de Caltepec), lo que es consistente con la relación estratigráfica de la Matzitzi como unidad de cobertura postorogénica.

Sin embargo, a falta de una estratigrafía y sedimentología a detalle en la Formación Matzitzi, se desconoce la posición exacta de la toba dentro del depósito. Por esta razón es que las dataciones de la Formación Matzitzi con base en la toba Atolotitlán aún siguen siendo especulativas.

Para finalizar, Utting et al. (2004) menciona que las dataciones precisas de rocas del límite Carbonífero/Pérmico basado en palinología es un tanto problemático para Euroamérica debido a que muchas localidades no tienen suficientes datos de fauna marina que complementen o verifiquen edades; de esta manera, las determinaciones de edades derivadas de los palinomorfos siguen siendo especulativas. Este caso aplica para la Formación Matzitzi, sin embargo; dentro del Complejo Acatlán existen algunas formaciones marinas con estratos pérmicos como la Tecomate y Patlanoaya. La edad de depositación de la Formación Patlanoaya va desde el Dévónico Tardío al Pérmico temprano (Leonardiano) (e.g. Vachard et al., 2000; Vachard y Flores de Dios, 2002) mientras que la Formación Tecomate desde el Pensilvánico al Pérmico inferior (e.g. Sánchez-Zavala, 2008; Ortega-Gutiérrez et al., 2018). Es importante aclarar que estas últimas formaciones no son correlacionables lateralmente ya que fueron depositadas en cuencas aisladas (Sánchez-Zavala, 2008); por lo tanto, debido a que la Formación Matzitzi corresponde con un depósito posterior al choque de los Complejos Acatlán y Oaxaqueño (Sánchez-Zavala, 2008; Ortega-Gutiérrez et al., 2018), el conocimiento estratigráfico y estructural de la Formación Patlanoaya y Tecomate afecta de manera directa las interpretaciones sobre la edad de la Formación Matzitzi.

No obstante, algunos autores (e.g. Sánchez-Zavala, 2008; Ortega-Gutiérrez et al., 2018) cometen errores al asignar la edad de la Formación Matzitzi. Sánchez-Zavala (2008) menciona un rango de edad para el Leonardiano de 256-269 Ma; sin embargo, el Leonardiano (equivalente

a los pisos Artinskiano-Kunguriano en la tabla cronoestratigráfica oficial) comprende una edad de 272-290 Ma aproximadamente; mientras que Ortega-Gutiérrez et al. (2018) manifiesta que Weber (1997) asignó edad de Pérmico tardío para la Matzitzi, cuando en realidad el autor determinó Pérmico inferior.

Tal como se demuestra a lo largo de este apartado, la Formación Matzitzi aún tiene muchas problemáticas por esclarecer, principalmente su edad que genera incertidumbre en las interpretaciones. También se ha considerado la idea de que quizá la Formación Matzitzi en realidad representa un grupo estratigráfico conformado por diferentes unidades estratigráficas litológicamente similares pero no relacionadas cronológicamente. Esto explicaría las diferencias de edad arrojadas por la paleoflora y los datos geocronológicos. Sin embargo, esto sólo podrá resolverse con trabajos estratigráficos, sedimentológicos y estructurales detallados; no obstante, por el momento la edad de su depósito queda sin resolver.

## **8.2 *Lonesomia mexicana* Weber, 1997**

Como se ha mencionado anteriormente, la edad de la Formación Matzitzi ha sido asignada como Leonardiano con base en la presencia de la planta fósil *Lonesomia mexicana* Weber 1997 (Fig. 22).

DiMichele et al. (2005b) agrupa las gigantopteridales norteamericanas en dos grandes categorías basándose en sus patrones de venación: 1) Venación reticulada y 2) Venación en forma de espina de pescado. Este último grupo, a su vez, se subdivide en dos: 1) gigantopteridales con 3 órdenes de venación (*Gigantopteridium* y *Cathaysiapteris*) y 2) gigantopteridales con 4 órdenes de venación (*Evolsonia*, *Delnortea*, *Lonesomia*). Siguiendo esta clasificación, *Lonesomia* estaría más relacionada con los géneros *Evolsonia* (Mamay, 1989) y *Delnortea* (Mamay et al., 1988). Sin embargo, Weber (1997) menciona que a pesar de que los tres géneros poseen hojas sin bifurcaciones terminales, *Delnortea* es claramente distinta al presentar patrones de venación regulares de cuatro órdenes (Fig. 35), margen de la hoja crenado, terminación de forma sinal en venaciones secundaria y engrosamiento en los bordes marginales; mientras que *Evolsonia* tiene hojas muy grandes (80 cm aprox.) con cuatro órdenes de venación y hojas abovedadas con márgenes enteros (o mayormente) sinuosos poco profundos a muy profundos (Weber, 1997). *Lonesomia* no presenta ninguna de estas características, presentando hojas mucho más pequeñas (20 cm), márgenes enteros constantes y posiblemente sólo 3 órdenes de venación. No obstante, Weber (1997) menciona que la venación de las especies mexicanas no puede ser observada

claramente en las muestras de mano, debido a que posiblemente la superficie de la hoja fue cubierta por una capa de tricomas.

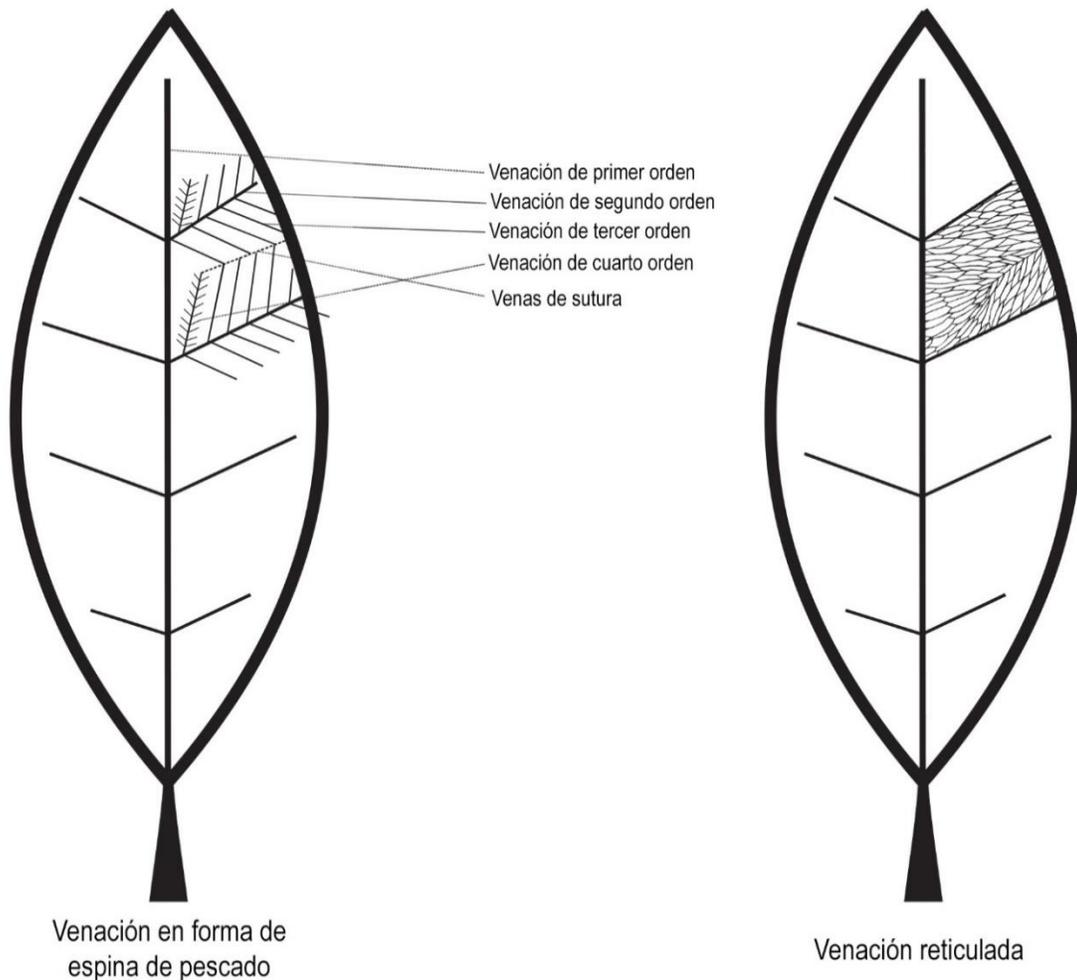


Fig. 35.- Representación esquemática de una hoja megáfila con venación pinnada con órdenes de venación y venas de sutura (modificado de Booi et al., 2009).

Una gran mayoría de trabajos sobre gigantopteridales refieren a los patrones de venación como una característica importante en la determinación de gigantopteridales (ej. Koidzumi, 1936; Mamay, 1988; Liu y Yao, 2002; Ricardi-Branco, 2008; Booi et al., 2009; Seyfullah et al. 2014). Weber (1997) creó el nuevo género de *Lonesomia* debido a que en su material no se observa bien la venación y, por lo tanto, no podía ser asignado a un género descrito anteriormente.

DiMichele et al. (2005b) hace referencia a *Lonesomia mexicana* mencionando que ha sido descrita en rocas del Pérmico inferior de México, sin embargo, no ha sido identificada en el suroeste de Estados Unidos, lugar con el cual lo correlacionó Weber. Los únicos reportes de

gigantopteridales en México han sido por Carrillo-Bravo (1965) y Valdés et al. (2016a, 2016b, 2017) referentes a los géneros cf. *Gigantopteris* en la Formación Guacamaya y *Gigantonoclea* en la Formación Matzitzi respectivamente; sin embargo, es imposible confirmarlo al no contar con ilustraciones de referencia disponibles.

Trabajos más recientes, por ejemplo Booi et al. (2009) donde realizaron un análisis de deconstrucción de los patrones de venación de varias gigantopteridales, excluyen la especie mexicana debido a que aún no existe un espécimen que muestre los patrones de venación en suficiente detalle; además mencionan que la elección de las gigantopteridales analizadas estuvo basado principalmente en la disponibilidad de representaciones o imágenes confiables.

Como se muestra en el apartado de resultados, al re-examinar el holotipo y paratipos de *Lonesomia mexicana* con diferentes equipos (microscopio óptico y luz ultravioleta), fue complicado determinar un patrón de venación a partir del segundo orden. Pese a ser descrita en 1997 no hay otros reportes de *Lonesomia* en trabajos recientes dejando en evidencia la necesidad de buscar un nuevo ejemplar donde se observen bien todos los órdenes de venación. Adicionalmente, Dubois (2010) menciona que es imposible estudiar, caracterizar y describir adecuadamente una especie a partir de un solo ejemplar o de solo unos pocos. Se necesita una serie de especímenes de la misma población, recolectados al azar, que permitan una evaluación adecuada de la variación entre especies, permitiendo el descubrimiento de diferencias significativas entre especies o géneros que puedan ser taxonómicamente relevantes. Adicional a esto, Winston (1999) expresa que en paleontología es fácil cometer errores en la identificación de especies debido a que se trabaja con bastante material incompleto o en mala preservación, por ello en ocasiones no se tiene la información necesaria para colocar una nueva especie fósil taxonómicamente o incluso para describirlo completamente. Como consecuencia y para evitar malas interpretaciones, Winston (1999) aconseja suspender la publicación del material hasta la disponibilidad de nuevos ejemplares que permitan obtener nueva información sobre la especie/género en cuestión.

Weber (1997) asignó una edad de Leonardiano a la Formación Matzitzi al correlacionarla con los afloramientos de Texas; sin embargo, DiMichele et al. (2005b, 2017) menciona que los géneros de gigantopteridales norteamericanos descritos hasta la fecha se superponen de manera diversa en la distribución estratigráfica y se presentan desde el último Wolfcampiano (Sakmario superior, Pérmico temprano) hasta el Guadalupiano más antiguo (Pérmico medio). Por tanto, la edad propuesta para la Formación Matzitzi podría no ser tan restrictiva

(Leonardiano) al margen del debate de si efectivamente existen gigantopteridales en la Formación Matzitzi. Weber (1997) menciona esta posibilidad, al decir que hipotéticamente esta formación podría ser un poco más joven; ya que aunque las gigantopteridales más jóvenes de Estados Unidos aparecen en el límite Wolfcampiano-Leonardiano, quizá estas plantas han vivido mucho más tiempo sin dejar evidencia fósil. Por tanto, la edad propuesta para la Formación Matzitzi podría no ser tan restrictiva (Leonardiano) al margen del debate de si efectivamente existen gigantopteridales en la Formación Matzitzi. Weber (1997) menciona esta posibilidad, al decir que hipotéticamente esta formación podría ser un poco más joven; ya que, aunque las gigantopteridales más jóvenes de Estados Unidos aparecen en el límite Wolfcampiano-Leonardiano, quizá estas plantas han vivido mucho más tiempo sin dejar evidencia fósil.

Sin embargo, el autor reafirma la edad leonardiana tanto por la ausencia como la presencia de flora fósil. Las floras del Wolfcampiano del sur de los Estados Unidos son ricas en helechos pecopterídicos, pteridospermas medulosáceas y esfenofitas, acompañadas por coníferas, *Taeniopteris* y pteridospermas del tipo de *Autunia*; semejando una flora más pensilvánica (Weber y Cevallos-Ferriz, 1994). La flora de la Matzitzi carece de la mayoría de estas especies, y otras las presenta en mucha menor proporción. En contraste, la presencia de *Sigillaria ichthyolepis* y *S. brardii* dentro de Formación Matzitzi es bastante común (Weber, 1997) y al ser reportada por Mamay et al. (1996) para Texas, se ratifica la conexión entre las floras mexicanas y texanas. Adicionalmente, la presencia de *Fasciapteris*, *Taeniopteris* aff. *multinervis*, *Rhipidopsis* o *Ginkgoites* sp. y cf. *Sphenophyllum* ex gr. *thonii* en la Formación Matzitzi confirman la edad pérmica (Weber, 1997). Sin embargo, trabajos más recientes (ej. Taylor et al., 2009) bajan los rangos de aparición de géneros como *Taeniopteris* y *Sphenophyllum* a Carbonífero; por lo que sería necesaria una revisión taxonómica a estos ejemplares mencionados por Weber (1997) que permitiera confirmar o descartar especies, o en dado caso, asignar nuevas especies.

### **8.3.- Afinidad paleoflorística**

La afinidad fitogeográfica de la flora de la Matzitzi sigue en discusión. Weber et al. (1987,1989) reporta la presencia del género *Glossopteris*, característico de la provincia florística de Gondwana; por lo tanto determina que la flora de la Formación es una mezcla de las provincias Cathaysia (por la presencia de Gigantopteridales) y Gondwana. Sin embargo, Weber en 1997 retracta esta identificación argumentando que es difícil determinar si la planta es *Glossopteris* o *Sphenophyllum* siendo necesario el estudio de órganos reproductivos para la correcta asignación.

Por tanto propone que la afinidad es solo con Cathaysia, coincidiendo así con las conclusiones de otros autores (ej. Magallón-Puebla, 1991, Galván-Mendoza, 2000; Hernández-Láscares, 2000). Recientemente, se ha propuesto que la flora de la Matzitzi también tiene afinidad euroamericana (Flores-Barragán et al., 2017; Valdés et al., 2016a, 2016b; Hernández-Láscares et al., 2017), e incluso se ha retomado la afinidad Gondwánica reportando en un resumen de congreso la presencia de los géneros de glossopteridales *Gangamopteris*, *Glossopteris* y *Plumsteadia* (Flores-Barragán et al., 2017). Siguiendo esta discusión, Cathaysia-Euroamérica resulta ser la afinidad aceptada por la mayoría de los investigadores, debido a que se considera la Matzitzi como una zona de transición entre provincias fitogeográficas debido a la variedad de géneros provenientes de diferentes zonas florísticas (Galván-Mendoza, 2000; Hernández-Láscares et al., 2017; Valdés-Vergara, 2017) (Fig. 36). No obstante, esta afirmación no es concluyente y queda abierta a nuevos descubrimientos de plantas que confirmen sin alguna duda una afinidad también con Gondwana; estableciendo a la Matzitzi como una zona de flora mixta concordante con su posición paleogeográfica ecuatorial durante el ensamblaje de Pangea.

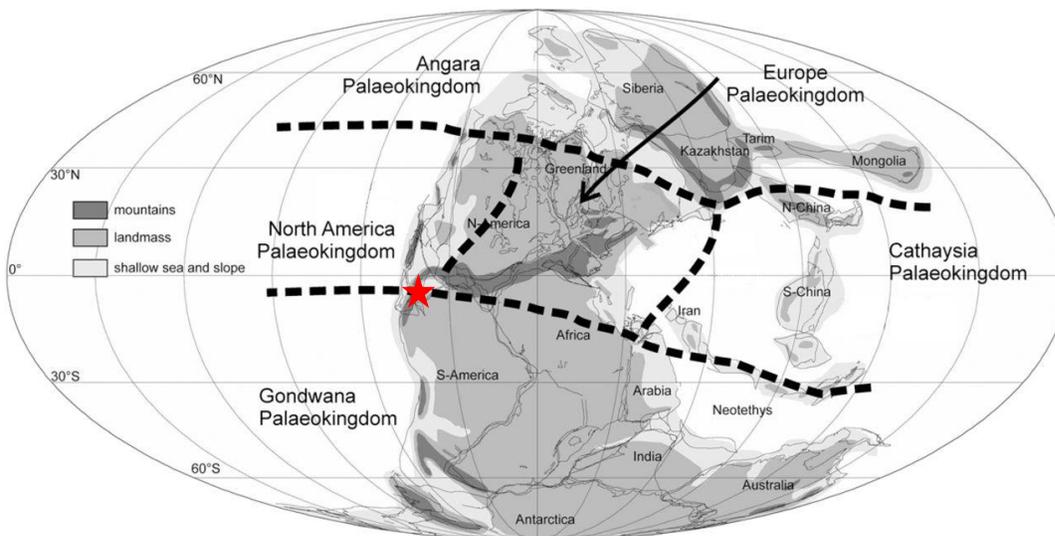


Figura 36.- Distribución paleogeográfica de los reinos paleoflorísticos durante el Pérmico. La estrella roja representa la ubicación de la Fm. Matzitzi, la cual se encuentra en una zona de influencia de diferentes reinos florísticos (modificada de Cleal, 2016).

## 9.- CONCLUSIONES

Se realizó un estudio palinológico de la Formación Matzitzi, donde se colectaron un total de 91 muestras en dos áreas: la primera en los alrededores de Los Reyes Metzontla, San Luis Atolotitlán y Santiago Coatepec y la segunda en carretera Tehuacán-Oaxaca. Debido a los procesos tectónicos a los cuales se ha visto sometida la Formación Matzitzi, la preservación de los palinomorfos en general es mala. No obstante, algunos niveles si permitieron la identificación de un total de 25 fosilitaxones. Estos niveles estan asociados principalmente al afloramiento de la carretera Tehuacán-Oaxaca.

El área correspondiente a Los Reyes Metzontla, San Luis Atolotitlán y Santiago Coatepec presenta palinomorfos con rangos de edad Carbonífero-Pérmico, los cuales no permiten restringir la edad a un rango más pequeño; mientras que el área de carretera Tehuacán-Oaxaca presenta los géneros *Latipulvinites* y *Thymospora* que permiten asignar una edad de Pensilvánico. El mal estado de conservación de la mayoría de los palinomorfos podría indicar que quizá fueron reelaborados de estratos más antiguos.

La posición paleogeográfica de la Formación Matzitzi en la zona ecuatorial durante su depósito, permite plantear la hipótesis sobre si las mismas condiciones de humedad durante el Carbonífero perduraron hasta el Pérmico inferior; lo cual habría permitido que taxones representativos del Carbonífero se extendieran hasta el Pérmico

La re-examinación del holotipo y paratipos de *Lonesomia mexicana* fue necesaria para determinar si era correcta su asignación al grupo de las gigantopteridales y así corroborar la edad de Leonardiano establecida por Weber (1997). La información obtenida de los ejemplares (holotipo y paratipos) no proporcionan datos contundentes para su identificación como gigantopteridales, dejando en evidencia la necesidad de buscar un nuevo ejemplar donde se observen bien todos los órdenes de venación.

La realización de una estratigrafía y sedimentología a detalle de la Formación Matzitzi representan una necesidad inmediata, sobre todo para esclarecer el debate que aportan los trabajos paleontológicos y geocronológicos respecto a la edad. Interpretaciones de edades carboníferas, pérmicas e incluso triásicas plantean la idea sobre si la Matzitzi es en realidad un grupo compuesto por varias unidades estratigráficas litológicamente similares, pero no contemporáneas.

Por último, la edad de la Formación Matzitzí mediante estudios paleobotánicos no se resuelve en este trabajo. En consecuencia, es necesario establecer la posición de la Toba Atolotitlán y resolver su origen de depósito (sinsedimentaria o dique/sill); así como determinar su relación con los distintos afloramientos de la Formación para terminar con este debate.

## ANEXO I

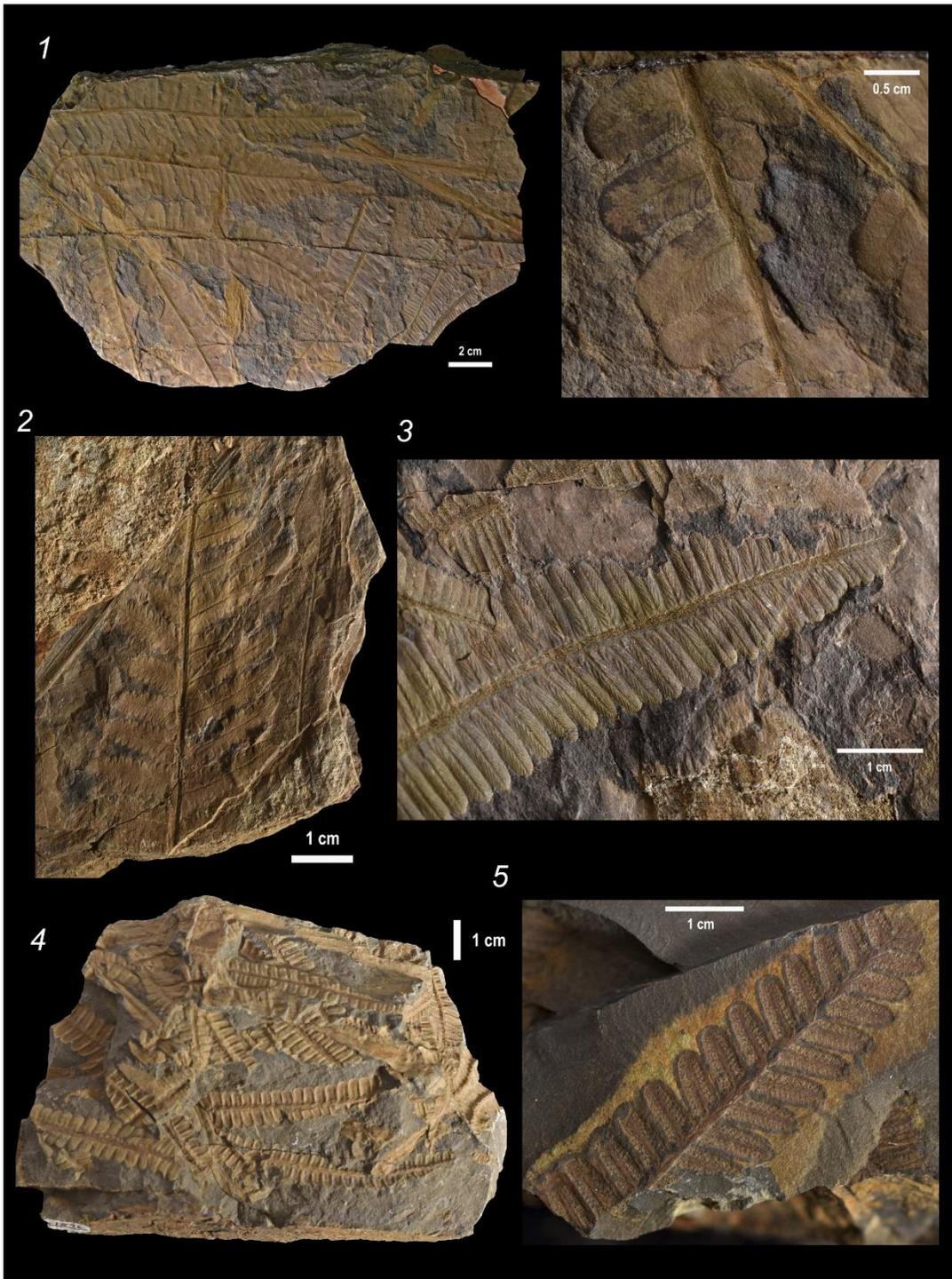


Lámina 1. Plantas fósiles de la Formación Matzitzi resguardadas en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología. Figura 1.- Izquierda: *Pecopteris cyathea* (inferior derecho) y *Polymorphopteris* sp. (superior izquierdo). Derecha: Acercamiento de pinnula de *Polymorphopteris* sp. Figura 2.- *Diplazites unita*. Figura 3.- *Diplazites* sp. Figura 4.- *Pecopteris* sp. Figura 5.- *Asterotheca* sp.

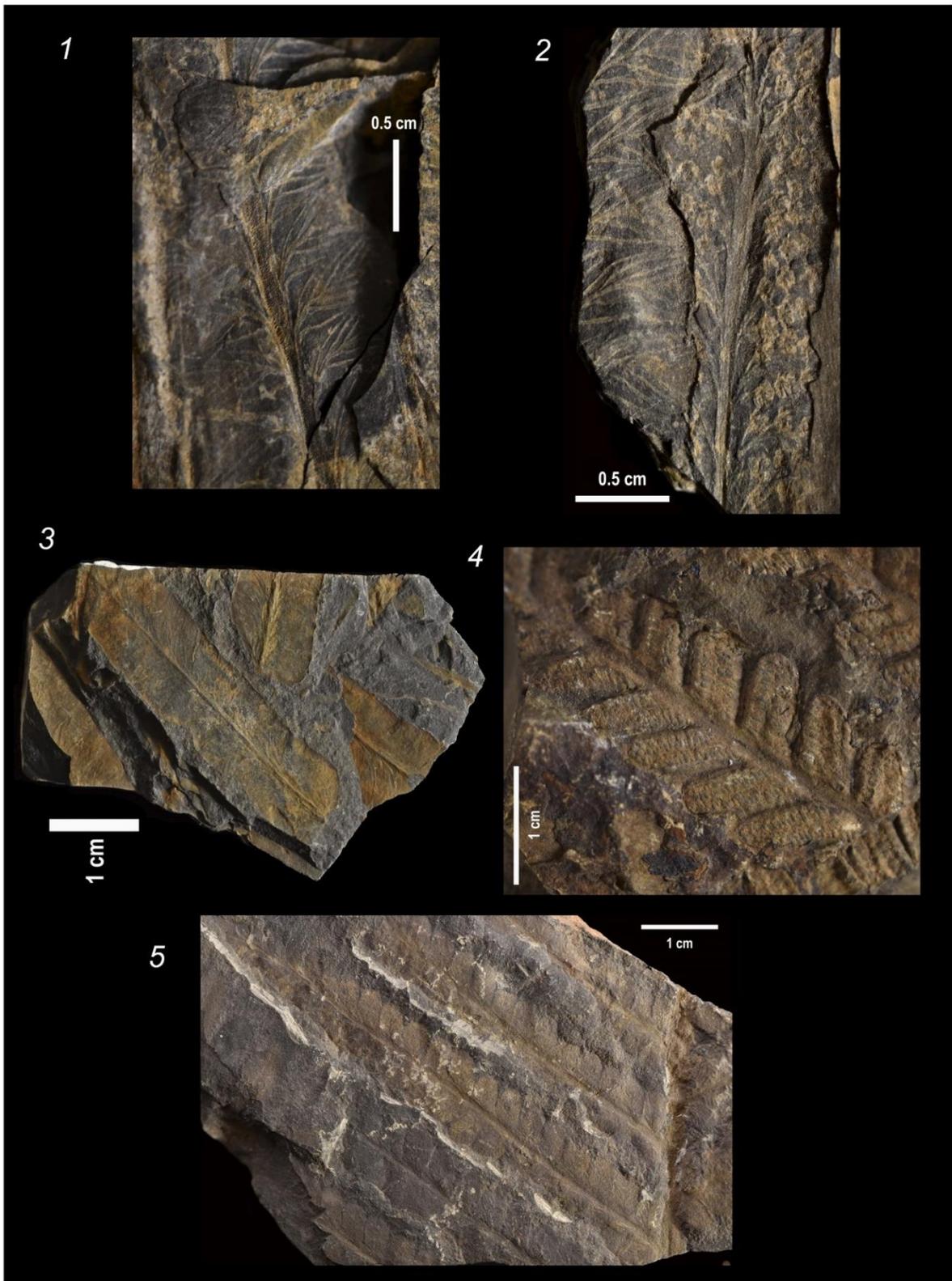


Lámina 2. Plantas fósiles de la Formación Matzitzí resguardadas en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología. Figura 1, 2 y 3.- *Diplazites* sp. Figura 4 y 5.- *Pecopteris* sp.

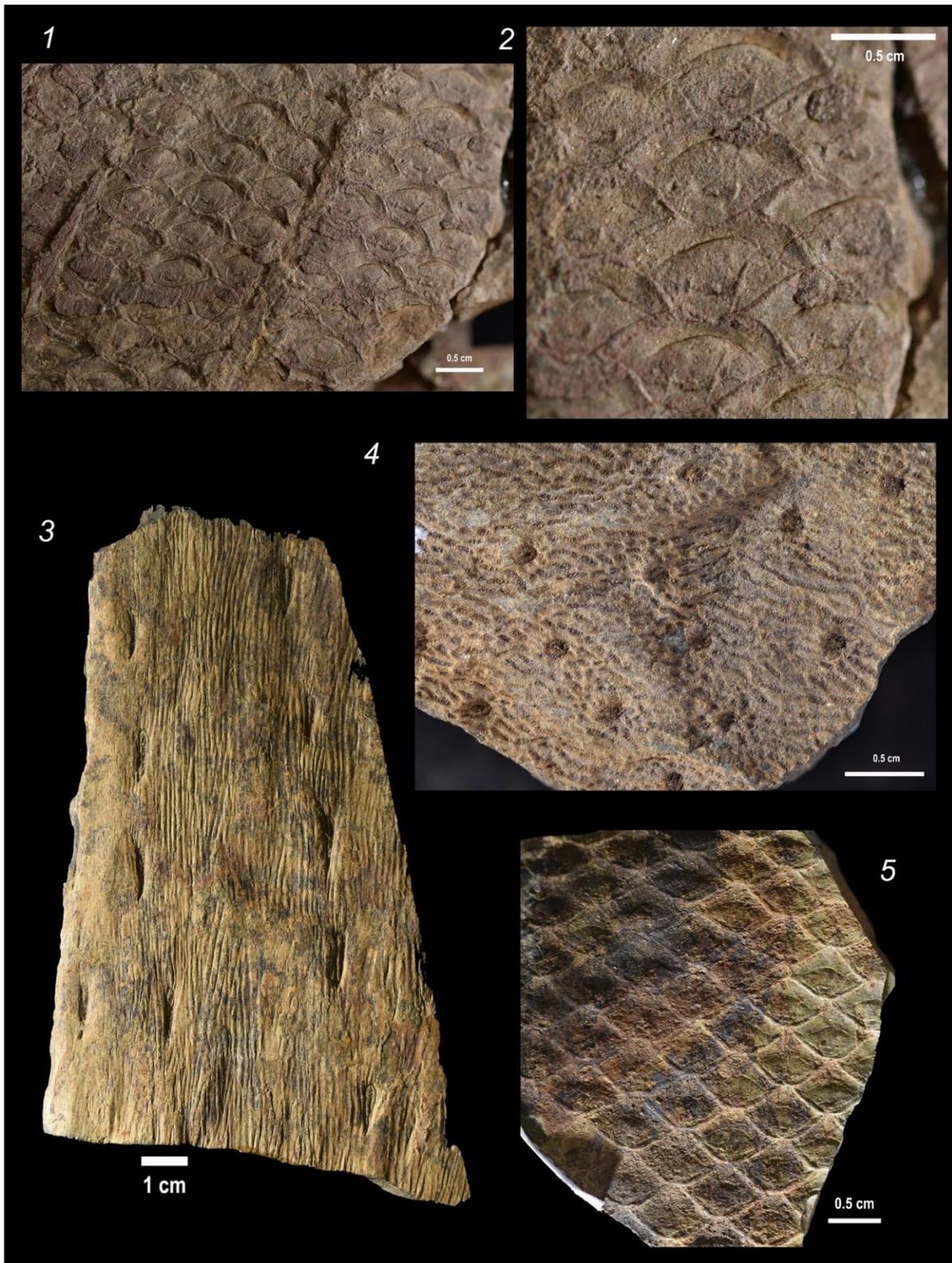


Lámina 3. Plantas fósiles de la Formación Matzitzí resguardadas en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología. Figura 1 y 2.- *Sigillaria ichtyolepis*. Figura 3.- *Lepidodendron* sp. Figura 4.- *Stigmariopsis* sp. Figura 5.- *Sigillaria elegans*.



Lámina 4. Plantas fósiles de la Formación Matzitzi resguardadas en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología. Figura 1.- *Calamites* sp. Figura 2.- *Cyperites* sp. Figura 3 y 4.- *Annularia* sp. Figura 5.- *Holcospermum* sp.

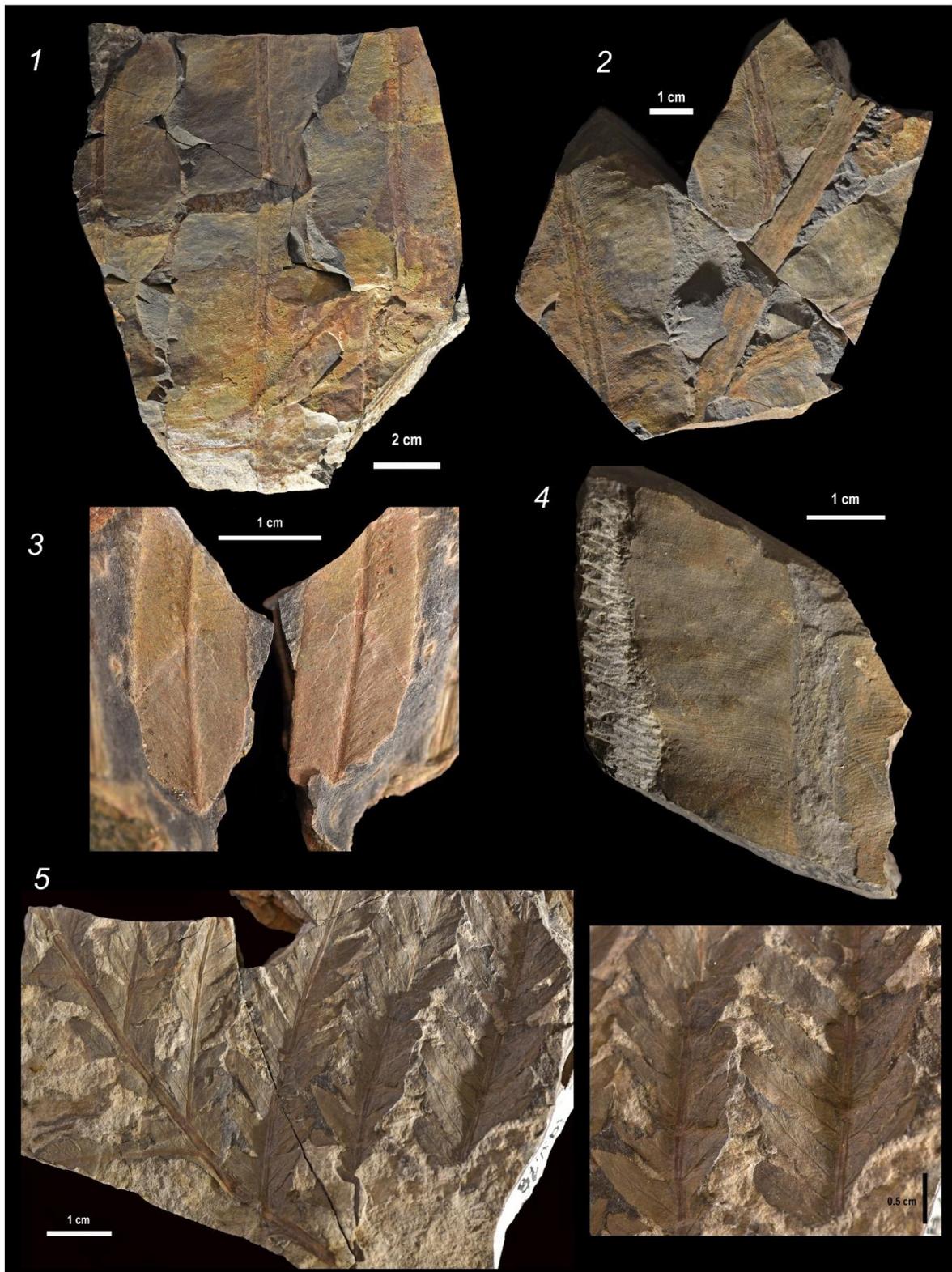


Lámina 5. Plantas fósiles de la Formación Matzitzi resguardadas en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología. Figura 1, 2 y 4.- *Taeniopteris multinervis*. Figuras 3 y 5.- Posibles Peltaspermales.

## 10.- REFERENCIAS

- Aguilera, J. G. 1896. Bosquejo geológico de México: Instituto Geológico de México, Boletines 4-6.
- Alpern, B. y Doubinger, J. 1973. Microfossiles organiques du Paléozoïque. 6 Les Spores. Les miospores monoletes du Paléozoïque. Commission Internationale de Microflore du Paleozoique, Centre Natural Research Scientific, Paris, 104 pp.
- Anderson, J. M. y Anderson, H. M. 1983. Palaeoflora of southern Africa. Vol. 1: Molento Formation (Triassic). Rotterdam, Balkema.
- Asama, K. 1959. Systematic study of so-called *Gigantopteris*. The science reports of the Tohoku University. Second series, Geology, 31 (1), 1-A63.
- Asama, K. 1982. Evolution and phylogeny of vascular plants based on the principles of growth retardation. Part 5. Origin of angiosperms inferred from the evolution of leaf form. Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series C, 8, 43–58.
- Asama, K. 1984. *Gigantopteris* flora in China and southeast Asia. Geology and palaeontology of Southeast Asia, 25, 311-325.
- Balme, B.E. 1970. Palynology of Permian and Triassic strata in the Salt Range and Surghar Range, West Pakistan. In: Kummel B, Teichert C (eds) Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan. Special Publication University of Kansas Department of Geology, 4, 305-453.
- Balme, B. E. 1980. Palynology and the Carboniferous-Permian boundary in Australia and other Gondwana continents. Palynology, 4 (1), 43-55.
- Barbolini, N.; Smith, R. M.; Tabor, N. J.; Sidor, C. A.; y Angielczyk, K. D. 2016. Resolving the age of Madumabisa fossil vertebrates: Palynological evidence from the mid-Zambezi Basin of Zambia. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 457, 117-128.
- Barron, E. J. y Fawcett, P. J. 1995. The climate of Pangaea: a review of climate model simulations of the Permian. In The Permian of Northern Pangea (pp. 37-52). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Barron, E. y Washington, W. 1982. Cretaceous climate: a comparison of atmospheric simulations with the geologic record. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 40, 103-133.
- Batten, D. J. 1999. Small palynomorphs. Fossil plants and spores: modern techniques. Geological Society, London, 15, 19.

- Bedoya, A. 2018. Análisis de procedencia y termocronología detrítica de las Formaciones Matzitzi y Tianguistengo: Implicaciones tectónicas en la evolución Paleozoica-Mesozoica del sur de México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Geociencias. 221 p.
- Bek, J. 2017. Paleozoic in situ spores and pollen. *Lycopsida. Palaeontographica Abt B*, 296, 1-199.
- Berry, W. 1937. Spores from the Pennington Coal, Rhea County, Tennessee. *American Midland Naturalist*, 18(1), 150-160.
- Blakey, R. C. y Wong, T. E. 2003. Carboniferous–Permian paleogeography of the assembly of Pangaea. In *Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy*. Utrecht Vol. 10, 16.
- Booi, M.; Van Waveren, I. M.; y Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. 2009. The Jambi gigantopterids and their place in gigantopterid classification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161 (3), 302-328.
- Brocke, R.; Kneidl, V.; Wilde, V.; y Riegel, W. 2017. Palynological data from sediments of the Hunsruckschiefer type, Lower Devonian of the SW Hunsruck, Germany. *Bulletin of Geosciences*, 92 (1), 59-74.
- Broutin, J.; Doubinger, J.; El Hamet M. O. y Lang J. 1990. Palynologie comparee du Permien nigerien (Afrique occidentale) et Peritethysien. Implications stratigraphiques et phytogeographiques. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 66, 243-261.
- Brugman, W. A., Eggink, J. W., Loboziak, S. y Visscher, H. 1985. Late Carboniferous–Early Permian (Ghzelian–Artinskian) Palynomorphs. *Journal of Micropalaeontology*, 4 (1), 93-105.
- Buitrón, B. E.; Silva-Pineda, A. y Vachard, D. 2005. New Permian macrofauna and macroflora from the Olinalá región, Guerrero State, Mexico. *Annales Société Géologique du Nord*, 11 (4), 169-176.
- Burckhardt, C. 1930. Étude synthétique sur le Mesozoïque mexicain. *Soc. Paleont. Suisse, Mém.*, 49-50, 280.
- Butterworth, M. A. et al. 1964. *Densosporites* (Berry) Potonié Potonié and Kremp and related genera. *C.R. 5<sup>e</sup> Congr. Int. Strat. Géol. Carb.*, 3, 1049–1057.
- Calderón-García, A. 1956. Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla, en XX Congreso Geológico Internacional, Libro guía Excursión A-11: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 9-27.

- Carrillo-Bravo, J. 1961. Geología del Anticlinorio Huizachal-Peregrina al SW de Ciudad Victoria, Tamaulipas: Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 13, 1–38.
- Carrillo-Bravo, J. 1965. Estudio geológico de una parte del Anticlinorio de Huayacocotla: Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 17, 73–96.
- Carrillo, M. y Martínez, E. 1981. Evidencias de Facies Continentales en la Formación Matzitzi, Estado de Puebla. Revista del Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Centeno-García, E.; Mendoza-Rosales, C. C. y Silva-Romo, G. 2009. Sedimentología de la Formación Matzitzi (Paleozoico superior) y significado de sus componentes volcánicos, región de Los Reyes Metzontla-San Luis Atolotitlán, Estado de Puebla. Revista mexicana de ciencias geológicas, 26 (1), 18-36.
- Chaloner, W. G. y Creber, G. T. 1988. Fossil plants as indicators of late Palaeozoic plate positions. In: Audley-Charles, M. G. y Hallam, A. (eds) Gondwana and Tethys. Geological Society, Special Publication, 37, 201-210.
- Chaloner, W. G., y Meyen, S. V. 1973. Carboniferous and Permian floras of the northern continents. En Hallam, A., ed. Atlas of palaeobiogeography. Amsterdam, Elsevier, p. 169–186.
- Chaney, D. S. y DiMichele, W. A. 2007. Paleobotany of the classic redbeds (Clear Fork Group-Early Permian) of north central Texas. In Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy.
- Chuvashov, B. I. y Dyupina, G. V. 1973. Upper Palaeozoic terrigenous deposits of western slope of the Middle Urals. Trud. Inst. Geol. Geochem, 105.
- Clapham Jr, W. B. 1970. Permian miospores from the Flowerpot Formation of western Oklahoma. Micropaleontology, 16 (1), 15-36.
- Clayton, G. 1985. Dinantian miospores and inter-continental correlation. Compte Rendu 10th Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère, Madrid, 4, 9-23.
- Clayton, G.; Coquel, R.; Doubinger, J.; Gueinn, K. J.; Loboziak, S.; Owens, B.; y Streel, M. 1977. Carboniferous miospores of western Europe: illustration and zonation. Mededelingen-Rijks Geologische Dienst, 29, 1-71.
- Cleal, C. J. 2016. A global review of Permian macrofloral biostratigraphical schemes. Geological Society, London, Special Publication, 450, 349–364. <https://doi.org/10.1144/SP450.4>
- Clement-Westerhof, J. A. 1984. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. IV. The conifer *Ortiseia Florin* from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian

- Alps (Italy) with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Göppert) Schimper. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 41 (1-2), 51-166.
- Clendening, J. A. 1972. Stratigraphic placement of the Dunkard according to palynological assemblages. *Castanea*, 37 (4), 258-287.
- Colorado Plateau Geosystem, 2016: Ver página web: <https://deeptimemaps.com/>
- Couper, R. A. 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains. *Palaeontographica Abt B*, 103, 77-175.
- Cúneo, N. R. 1996. Permian phytogeography in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 125 (1), 75-104.
- De la Rosa, Z. J.; Ebol, M. A. y Dávila, S. M. 1989. Geología del Estado de Chiapas. C.F.E. Ed. Haría, SA. de C.V G-10.
- DiMichele, W. A.; Cecil, C. B.; Chaney, D. S.; Elrick, S. D.; y Nelson, W. J. 2014. Fossil floras from the Pennsylvanian-Permian Cutler Group of southeastern Utah. *Geology of Utah's Far South: Utah Geological Association Publication*, 43, 491-504.
- DiMichele, W. A.; Chaney, D. S.; Dixon, W. H.; Nelson, W. y Hook, R. W. 2000. An Early Permian coastal flora from the central basin platform of Gaines County, west Texas. *Palaios*, 15 (6), 524-534.
- Dimichele, W. A.; Chaney, D.; Lucas, S. G.; Nelson, W. J.; Elrick, S. D.; Falcon-Lang, H. y Kerp, H. 2017. Middle and Late Pennsylvanian Fossil Floras from Socorro County, New Mexico, USA. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 77, 25-99.
- DiMichele, W. A.; Gastaldo, R. A.; y Pfefferkorn, H. W. 2005a. Plant biodiversity partitioning in the Late Carboniferous and Early Permian and its implications for ecosystem assembly. *Proceedings-California Academy of Sciences*, 56, 32.
- DiMichele, W. A.; Kerp, H.; Krings, M.; y Chaney, D.S. 2005b. The Permian peltasperm radiation: evidence from the southwestern United States. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 30, 67-79.
- DiMichele, W. A.; Hook, R. W.; Nelson, W. J. y Chaney, D. S. 2004. An unusual Middle Permian flora from the Blaine Formation (Pease River Group: Leonardian-Guadalupian Series) of King County, West Texas. *Journal of Paleontology*, 78 (4), 765-782.
- DiMichele, W. A.; Looy, C. V.; y Chaney, D. S. 2011. A new genus of gigantopterid from the Middle Permian of the United States and China and its relevance to the gigantopterid concept. *International Journal of Plant Sciences*, 172 (1), 107-119.

- DiMichele, W. A.; Mamay, S. H.; Chaney, D. S.; Hook, y Nelson, W. 2001. An Early Permian flora with Late Permian and Mesozoic affinities from north-central Texas. *Journal of Paleontology*, 75 (2), 449-460.
- Di Pasquo M. y Hernández, D. 2013. Primeros registros Palinológicos de las Formaciones Matzitz y Zapotitlán en Puebla y Oaxaca, México. En Reynoso Rosales, V. H. 2014. VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología & XIII Congreso Nacional de Paleontología. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. 45 p.
- Doubinger, J. 1974. Etudes palynologiques dans l'Autunien. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 17 (1-2), 21-38.
- Dubois, A. 2011. Describing a new species. *Taprobanica: The Journal of Asian Biodiversity*, 2 (1), 6-24.
- Doyle, J. A. 2000. Significance of molecular phylogenetic analysis for palaeobotanical investigations on origin of angiosperms. Abstracts, Sixth International Organisation of Palaeobotany Conference, Qinghuangdao, China. p. 31.
- Eble, C. F.; Grady, W. C.; y Blake, B. M. 2013. Dunkard Group coal beds: Palynology, coal petrography and geochemistry. *International Journal of Coal Geology*, 119, 32-40.
- Elías-Herrera, M.; Ortega-Gutiérrez, F.; Sánchez-Zavala, J.L.; Macías-Romo, C.; Ortega-Rivera, A. e Iriondo, A. 2005. La falla de Caltepec: raíces expuestas de una frontera tectónica de larga vida entre dos terrenos continentales del sur de México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Volumen Conmemorativo del Centenario, Grandes Fronteras Tectónicas de México, 42 (1), 83-109.
- Elías-Herrera, M.; Ortega-Gutiérrez, F.; Macías-Romo, C.; Sánchez-Zavala, J. L. y Solari, L. A. 2011. Colisión oblicua del Cisuraliano-Guadalupeño entre bloques continentales en el sur de México: Evidencias estratigráfico-estructurales y geocronológicas, in Simposio en Honor del Dr. Zoltan de Cserna, Libro de Resúmenes. In Simposio en Honor del Dr. Zoltan de Cserna, Libro de Resúmenes: Mexico DF, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 159-164.
- Erben, H. K. 1956. El Jurásico Medio y Calloviano de México. *Congreso Geológico Internacional*, 20 Ses, México. 77 p.
- Erdtman, G. 1943. An introduction to pollen analysis. *Chronica Botanica Company*, Waltham, Mass. 238 pp.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis method. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 54 (4), 561-564.

- Feng, L., Huaicheng, Z. y Shu, O. 2008. Late Carboniferous–Early Permian palynology of Baode (Pao-te-chou) in Shanxi Province, North China. *Geological Journal*, 43 (4), 487-510.
- Flores, T. 1909. Datos para la geología del Estado de Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 5, 107-128.
- Flores-Barragán, M. A. 2018. Las ginkgophytas de la Formación Matzitzi, implicaciones taxonómicas y ecológicas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, 93 p.
- Flores-Barragán, M. A.; y Velasco-de León, M. P. 2016. Primer registro del género *Schizoneura* (Schimper y Mougeot, 1844) en el Pérmico de México. III Simposio de Paleontología en el Sureste de México. Libro de Resúmenes, p. 37.
- Flores-Barragán, M. A.; Velasco-de León, M. P.; y Silva-Pineda, A. 2014. Estudio de hojas con morfología similar a Taeniopteridales, Formación Matzitzi, Puebla. II Simposio de Paleontología en el Sureste de México. Libro de Resúmenes.
- Flores-Barragán, M. A.; Velasco de León, M. P.; Centeno-García, E. y Rosell-García, J. A. 2017. Las Glossopteridales de la Formación Matzitzi, México. XV Congreso Nacional de Paleontología. Libro de Resúmenes, p. 48.
- Flores-Barragán M. A.; y Velasco-de León, M. P. 2016. Primer registro del género *Schizoneura* (Schimper y Mougeot, 1844) en el Pérmico de México. III Simposio de Paleontología en el Sureste de México. Libro de Resúmenes, p. 37.
- Flores-Barragán M. A.; Velasco-de León, M. P.; y Silva-Pineda, A. 2014. Estudio de hojas con morfología similar a Taeniopteridales, Formación Matzitzi, Puebla. II Simposio de Paleontología en el Sureste de México. Libro de Resúmenes.
- Flores de Dios, A.; y Buitrón-Sánchez, B. E. 1982. Revisión y aportes de la Estratigrafía de La Montaña de Guerrero: Universidad Autónoma de Guerrero, Serie Técnica y Científica, 28 p.
- Galván, M. E. 1984. Estudio de las plantas del Paleozoico superior en la región de San Luis Atlotitlan, Tehuacán Puebla. Servicio social. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Ciudad de México, México.
- Galván-Mendoza, E. 2000. Contribución al Conocimiento Paleoecológico de la Tafoflora Matzitzi, Paleozoico Tardío, sur del estado de Puebla. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 77 pp.
- Gao, G. 1985. Carboniferous spore assemblages in China. C.R. 9th Congr. Int. Stratigr. Géol. Carbonifère, 2, 103 108.

- García-Duarte, R. 1999. Evidencias de la naturaleza estructural y relaciones estratigráficas de la Formación Matzitzí en el sur de Puebla, México: Hermosillo, Sonora, Centro de Estudios Superiores del Estado de Sonora, Tesis profesional, 90 p.
- Gastaldo, R. A.; DiMichele, W. A.; y Pfefferkorn, H. W. 1996. Out of the icehouse into the greenhouse: a late Paleozoic analogue for modern global vegetational change. *Gsa today*, 6, 1–7.
- Glasspool, I. J.; Hilton, J.; Collinson, M. E.; Wang, S. J.; y Li, C. S. 2004. Foliar physiognomy in Cathaysian gigantopterids and the potential to track Palaeozoic climates using an extinct plant group. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 205, 69-110.
- González-Hervert, M. G. G.; Martínez, P. R. G.; Martínez, J. A. G.; y Rojas-Rosas, R. 1984. Características estratigráficas y estructurales del límite de los terrenos Mixteco y Oaxaca, en la región de Los Reyes Metzontla, Pue. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 45 (1/2), 21-33.
- Gould, R. E.; y Delevoryas, T. 1977. The biology of *Glossopteris*: evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs. *Alcheringa*, 1, 387-399.
- Guo, Y.; Tian, B.; y Huang, Q. 1989. The cuticular and anatomical structure of *Gigantonoclea dictyophylloides* from the upper Permian in western Guizhou, China. *American Journal of Botany*, 76, 166.
- Guo, Y.; Tian, B.; y Chang, J. 1993. The epidermal and anatomical study of gigantopterids leaves. *Chinese Journal of Botany*, 5 (1), 92-96.
- Gu y Zhi. 1974. Fossil plants of China, 1. Chinese Palaeozoic Plants. Science Press, Beijing, 277 pp.
- Halle, T. G. 1927. Palaeozoic plants from central Shansi. *Palaeontologia Sinica*, 2 (1), 1-316.
- Hart, G. F. 1965. The systematics and distribution of Permian miospores. Witwatersrand University Press, Johannesburg, 252 p.
- Henderson, C. M.; Shen, S. Z.; Gradstein, F. M.; y Agterberg, F. P. 2020. "The Permian Period", *Geologic Time Scale 2020*, Elsevier, pp. 875–902. doi:10.1016/b978-0-12-824360-2.00024-3
- Hernández-Castillo, G. R.; Silva-Pineda, S. A.; y Cevallos, S. R. 2014. Early Permian conifer remains from Central Mexico and reevaluation of Paleozoic conifer morphotaxa. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66 (1), 85-96.
- Hernández-García, R. 1973. Paleogeografía del Paleozoico de Chiapas, México. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 25, 79-134.

- Hernández-Láscares, D. 2000. Contribución al conocimiento de la estratigrafía de la Formación Matzitzi, área Los Reyes Metzontla- Santiago Coatepec, extremo suroriental del estado de Puebla, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Colegio de Ciencias y Humanidades, Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y de Posgrado, tesis de maestría, 117 p.
- Hernández-Láscares, D.; Zapata, B.M. y Murga D. B. 1993. Presencia de *Annularia* sp. (Sphenophyta-Calamitaceae) en la Formación Matzitzi, región de Santiago Coatepec, extremo suroriental del estado de Puebla, centro sur de México. Memoria del IV Congreso Nacional de Paleontología (Resúmenes). México, D.F., pp. 43-44.
- Hernández-Láscares, D.; Salazar, V.; Galván-Mendoza, E. y Sánchez, U. 2006. Memoria del X Congreso Nacional de Paleontología y Libroto Guía Excursión a Tepexi de Rodríguez, Puebla. Instituto de Geología, UNAM. Pag. 46.
- Hernández-Láscares, D.; Vázquez-Salazar, V.; Galván-Mendoza, E.; y Escalante-Hernández, V. M. 2017. Plantas arborescentes de la Formación Matzitzi en los límites de la sierra de los Estados de Oaxaca-Puebla, México. XV Congreso Nacional de Paleontología. Libro de Resúmenes, p. 70.
- Hill, C. R.; Wagner, R. H.; y El-Khayal, A. A. 1985. *Qasimia* gen. nov., an early *Marattia*-like fern from the Permian of Saudi. Scripta Geologica, 79, 1-50.
- Hinojosa, G. A. 1964. "Exploración Geológica del Area Copainalá-Ixtapa, Chis. Informe Geológico No. 497, PEMEX, Zona Sur, pp. 7-18 (inédito).
- Hoffmeister, W. S.; Staplin, F. L.; y Malloy, R. E. 1955. Mississippian plant spores from the Hardinsburg Formation of Illinois and Kentucky. Journal of Paleontology, 29, 372-399.
- Holdsworth, R. E.; Butler, C. A. y Roberts, A. M. 1997. The recognition of reactivation during continental deformation: Journal of the Geological Society, London, 154, 73-78.
- Holdsworth, R. E.; Hand, M.; Miller, J. A. y Buick, I. S. 2001a. Continental reactivation and reworking: an introduction en Miller, J. A., Holdsworth, R. E., Buick, I. S., Hand, M., (eds.), Continental reactivation and reworking: London, Geological Society, Special Publication, 184, 1-12.
- Holdsworth, R. E.; Stewart, M.; Imber, J. y Strachan, R. A. 2001b. The structure and rheological evolution of reactivated continental fault zones: a review and case study en Miller, J. A. Holdsworth, R. E. Buick, I. S. Hand, M. (eds.), Continental Reactivation and Reworking: London, Geological Society, Special Publication, 184, 115-137.

- Hower, J. C.; Fiene, F. L.; Wild, G. D.; y Helfrich, C. T. 1983. Coal metamorphism in the upper portion of the Pennsylvanian Sturgis Formation in western Kentucky. *Geological Society of America Bulletin*, 94 (12), 1475-1481.
- Jerzykiewicz, J. 1987. Latest Carboniferous (Stephanian) and Early Permian (Autunian) palynological assemblages from the intrasudetic basin, southwestern Poland. *Palynology*, 11 (1), 117-131.
- Juárez-Arriaga, E., 2006. Marco de Estratigrafía de Secuencias para la Sucesión Sedimentaria Terrígeno-Carbonatada del Paleozoico Superior del área de Olinalá, Guerrero, México: México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 93 p.
- Keppie, J. D.; Sandberg, C. A.; Miller, B. V.; Sánchez-Zavala, J. L.; Nance, R. D.; y Poole, F. G. 2004. Implications of latest Pennsylvanian to Middle Permian paleontological and U-Pb SHRIMP data from the Tecamate Formation to re-dating tectonothermal events in the Acatlán Complex, southern Mexico: *International Geology Review*, 46 (8), 745–754.
- Kemp, E. M.; Balme, B. E.; Helby, R. J.; Kyle, R. A.; Playford, G.; y Price, P. L. 1977. Carboniferous and Permian palynostratigraphy in Australia and Antarctica: a review. *BMR Journal of Australian Geology and Geophysics*, 2 (3), 177-208.
- Koidzumi, G. 1934. Notes on *Gigantopteris*. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 3, 112–114.
- Koidzumi, G. 1936. *Gigantopteris*. *Acta Phytotaxonomica Geobotanica*, 5, 130–144.
- Koll, R. A.; DiMichele, W. A.; y Manchester, S. R. 2017. Reevaluation and taxonomic clarification of *Gigantopteridium* and *Cathaysiopteris* of western equatorial Pangea and their biogeographical significance. *Journal of Paleontology*, 91 (5), 859-870.
- Kon'no, E. y Asama, K. 1956. On pinnate frond of *Gigantopteris whitei* Halle from the lower Shihhotse Series, Shansi, with special comparison to *Gigantopteris americana* Whitei. *Jap. J. Geol. Geogr.*, 27 (2-4), 157-160.
- Kosanke, R. M. 1984. Palynology of selected coal beds in the proposed Pennsylvanian System stratotype in West Virginia (No. USGS-PP-1318). Geological Survey, Reston, VA (USA).
- Krassilov, V. A. 2000. Permian phytogeographic zonation and its implications for continental positions and climates. *Paleontological Journal C/C of Paleontologicheskii Zhurnal*, 34, S87-S98.
- Kremp, G. O. W. 1974. A re-evaluation of global plantgeographic provinces of the Late Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 17 (1-2), 113-132.
- Kutzbach, J. E. y Gallimore, R. G. 1989. Pangean climates: Megamonsoons of the megacontinent. *Journal of Geophysical Research*, 94, 3341-3357.

- Lazar, A. 2008. Stratigraphical distribution and palynological correlation between Devonian formations from north Dobrogea and East European Platform. *Acta Palaeontologica Romaniaae*, 6, 173-180.
- Lesnikowska, A. D. y Willard, D. A. 1997. Two new species of *Scolecoperis* (Marattiales), sources of *Torispora securis* Balme and *Thymospora thiessenii* (Kosanke) Wilson et Venkatachala. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 95 (1-4), 211-225.
- Li, H. y Taylor, D. W. 1997. An actinodromous venation pattern in gigantopterids and its implication for a new structural classification of the group. *American Journal of Botany*, 84(Supplement), 136.
- Li, H. y Taylor, D. W. 1998. *Aculeovinea yunguiensis* gen. et sp. nov. (Gigantopteridales), a new taxon of gigantopterid stem from the Upper Permian of Guizhou Province, China. *International Journal of Plant Sciences*, 159 (6), 1023-1033.
- Li, H. y Taylor, D. W. 1999. Vessel-bearing stems of *Asovenia Tianii* gen. et sp. nov. (Gigantopteridales) from the Upper Permian of Guizhou Province, China. *American Journal of Botany*, 86 (11), 1563-1575.
- Li, H. y B. Tian. 1990. Anatomic study of foliage leaf of *Gigantonoclea guizhouensis* Gu et Zhi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 29, 216-227.
- Li, H.; Tian, B.; Taylor, E. L.; y Taylor, T. N. 1994. Foliar anatomy of *Gigantonoclea guizhouensis* (Gigantopteridales) from the upper Permian of Guizhou province, China. *American Journal of Botany*, 81, 678-689.
- Li, H.; Taylor, E. L. y Taylor, T. N. 1996. Permian vessel elements *Science*, 271, 188-189.
- Li, X. y Yao, Z-Q. 1983. Current studies of gigantopterids. *Palaeontologica Cathayana*, 1, 319-326.
- Liu, L. y Yao, Z. 2002. Comparison in leaf architecture between Chinese and American species of *Gigantopteridium*. *Acta Palaeontologica Sinica*, 41 (3), 322-333.
- Loose, F. 1934. Sporenformen aus dem Flöz Bismarck des Ruhrgebietes. *Arbeiten aus dem Institut Palaeobotanik und Petrographie der Brennsteine*, 4, 128-164.
- Looy, C. V. y Hotton, C. L. 2014. Spatiotemporal relationships among Late Pennsylvanian plant assemblages: Palynological evidence from the Markley Formation, West Texas, U.S.A. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 211, 10-27. doi:10.1016/j.revpalbo.2014.09.007.
- Macías-Romo, C.; Elías-Herrera, M.; y Sánchez-Zavala, J. L. 2019. ¿Magmatismo Triásico (riodacita Atolotitlán) sedimentario en la Formación Matzitzi, unidad post-orogénica de traslape en el sur de México? *Simposio GeoPangea: Desde La Consolidación Hasta La*

- Dispersión Del Último Supercontinente, 24. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Magallón-Puebla, S. A. 1991. Estudio sistemático y biométrico de helechos del tipo Pecopteris (Marattiales; Pteridophyta) de la Formación Matzitzi (Permo-Carbonífero), estado de Puebla: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis licenciatura, 110 p.
- Mamay, S. H. 1960. Gigantopteridaceae in Permian floras of the southwestern United States. US Geological Survey Professional Paper, 400, 1-380.
- Mamay, S. H. 1967. Lower Permian plants from the Arroyo Formation in Baylor County, north-central Texas. US Geological Survey Professional Paper, 575, 120-126.
- Mamay, S. H. 1986. New species of Gigantopteridaceae from the Lower Permian of Texas. Phytologia, 61, 311-315.
- Mamay, S. H. 1988. *Gigantonoclea* from the Lower Permian of Texas. Phytologia, 64, 330-332.
- Mamay, S. H. 1989. *Evolsonia*, a new genus of Gigantopteridaceae from the Lower Permian Vale Formation, north-central Texas. American Journal of Botany 76, 1299-1311.
- Mamay, S. H.; Chaney, D. S.; y DiMichele, W. A. 1996. *Comia* in the Early Permian of Texas, U.S.A. Internacional Organisation of Paleobotany. Quadrennial Conference, 5th, Santa Barbara, Abstracts, p. 64.
- Mamay, S. H.; Chaney, D. S. y DiMichele, W. A. 2009. *Comia*, a seed plant possibly of peltaspermous affinity: A brief review of the genus and description of two new species from the Early Permian (Artinskian) of Texas, *C. greggii* sp. nov. and *C. craddockii* sp. nov. International Journal of Plant Sciences, 170 (2), 267-282.
- Mamay, S. H., Miller, J. M., Rohr, D. M. y Stein Jr, W. E. 1986. *Delnortea*, a new genus of Permian plants from West Texas. Phytologia, 60 (5), 345-346.
- Mamay, S. H.; Miller, J. M.; Rohr, D. M.; y Stein Jr, W. E. 1988. Foliar morphology and anatomy of the gigantopterid plant *Delnortea abbottiae*, from the Lower Permian of West Texas. American Journal of Botany, 75 (9), 1409-1433.
- Mandujano-Velásquez, J. 1996. Cuatro megasecuencias de evolución litoestratigráfica en la Sierra de Chiapas. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 44, 46-60.
- Mandujano-Velásquez, J. y Vazquez-Meneses, M. E. 1996. Reseña bibliográfica y análisis estratigráfico de la Sierra de Chiapas. Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros Boletín, 45 (1), 20-45.
- McElhinny, M.; Embleton, B.; Ma, X. y Zhang Z. 1981. Fragmentation of Asia in the Permian. Nature, 293, 212-216.

- McGregor, D. C. 1973. Lower and Middle Devonian spores of eastern Gaspé, Canada. I. Systematics. *Paläontographica Abteilung B*, 142 (1), 1-77.
- Meyen, S. V. 1982. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis). *Biological Memoirs*, 7, 1-110.
- Meyen, S.V. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman & Hall, London. Nanjing Institute of Geology and Palaeontology Academia Sinica (nigpas) 1974. *Plant Fossils of China Volume 1 Palaeozoic*. Science Press, Beijing.
- Meyen, S. V. 1970. Permian Floras, in *Paleoxoyvskie in mezozoyskiye flory Evrasii i fitogeografia etogo vremeni (Paleozoic and Mesozoic Floras of Eurasia and Phytogeography of that Time)*, Moscow: Nauka.
- Mohammed, Z.; Awad, M. Z.; y Eisawi, A. 2017. Upper Cretaceous to Neogene Palynology of the Rawat Basin, White Nile State, Sudan. *J Earth Sci Clim Change*, 8, 397.
- Moise, B.; Victor, H. J.; Burkhardt, S. F.; Samankassou, E.; Bennami, M.; Désiré, N. J.; y Brunet, M. 2017. First palynostratigraphical evidence for a Late Eocene to Early Miocene age of the volcano-sedimentary series of Dschang, western part of Cameroon and its implications for the interpretation of palaeoenvironment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 485, 517-530.
- Morán, Z. 1987. *Paleogeografía y paleomagnetismo precenozoico del Terreno Mixteco*. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Tesis de Maestría, 177 p.
- Mülleried, F. K. 1933-1934. Estudios Paleontológicos y estratigráficos en la región de Tehuacán, Puebla. *Ant. Inst. Biól. México* (4): 33-46, 79-33, 309-338, (5): 55-88.
- Nairn, A. y Smithwick, M. 1976. Permian paleogeography and climatology. En: Falke H (ed) *The Continental Permian in Central, West, and South Europe*. Reidel, Boston, pp 283-312.
- Navarro-Santillán, D.; Sour-Tovar, F.; y Centeno-García, E. 2002. Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, Mexico: stratigraphic and tectonic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 15 (3), 327-336.
- Neregato, R.; Souza, P. A. D.; y Rohn, R. 2008. Registros palinológicos inéditos nas formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano, Grupo Passa Dois, Bacia do Paraná): implicações biocronoestratigráficas e paleoambientais. *Pesquisas em Geociências*, 35 (2), 9-21.
- Nie, S. Y.; Rowley, D. B. y Ziegler, A. M. 1990. Constraints on the locations of Asian microcontinents in Palaeo-Tethys during the Late Paleozoic. En: McKerrow WS, Scotese CR (eds) *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society London Memoirs, 12, 397-409.

- Ochoa-Camarillo, H. 1996. Geología del Anticlinorio de Huayacocotla en la región de Molango, Hidalgo: Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 91 p.
- Ola-Buraimo, A. O. y Abdulganiyu, Y. 2017. Palynology and stratigraphy of the Upper Miocene Chad Formation, Bornu Basin, northeastern Nigeria. *Journal of Palaeogeography*, 6 (2), 108-116.
- Orlova, O. A., Jurina, A. L., y Snigirevsky, S. M. 2016. Late Devonian plant communities of North Russia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 224, 94-107.
- Ortega-Obregón, C.; Solari, L.; Gómez-Tuena, A.; Elías-Herrera, M.; Ortega-Gutiérrez, F.; y Macías-Romo, C. 2014. Permian–Carboniferous arc magmatism in southern Mexico: U–Pb dating, trace element and Hf isotopic evidence on zircons of earliest subduction beneath the western margin of Gondwana. *International Journal of Earth Sciences*, 103, 1287–1300. <https://doi.org/10.1007/s00531-013-0933-1>
- Ortiz E.; Flores, M.A. y Velasco, M. P. 2016. El género *Dichotomopteris* en el Pérmico de México. III Simposio de Paleontología en el Sureste de México. Libro de Resúmenes. p. 72
- Ortega-Gutiérrez, F.; Elías-Herrera, M.; Morán-Zenteno, D. J.; Solari, L.; Weber, B., y Luna-González, L. 2018. The pre-Mesozoic metamorphic basement of Mexico, 1.5 billion years of crustal evolution. *Earth-Science Reviews*, 183, 2-37.
- Parrish, J. T. 1982. Upwelling and petroleum source beds, with reference to Paleozoic. *AAPG Bulletin*, 66 (6), 750-774.
- Parrish, J. T. 1985. Latitudinal distribution of land and shelf and absorbed solar radiation during the Phanerozoic. *US Geological Survey Open-File Report*, 85-31, 1-19.
- Parrish, J. T. 1992. Jurassic climate and oceanography of the Circum-Pacific region. En: Westermann GEG (ed) *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Univ Press, Oxford, pp. 345-379.
- Parrish, J. T. 1995. Geologic evidence of Permian climate. En: *The Permian of Northern Pangea*, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 53-61.
- Peng, J.; Li, J.; Li, W.; Slater, S. M.; Zhu, H. y Vajda, V. 2018. The Triassic to Early Jurassic palynological record of the Tarim Basin, China. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 98 (1), 7-28.
- Peppers, R. A. 1964. Spores in strata of Late Pennsylvanian cyclothem in the Illinois Basin. *Illinois State Geological Survey Bulletin*, 90, 1-89.
- Peppers, R. A. 1985. Comparison of miospore assemblages in the Pennsylvanian System of the Illinois basin with those in the Upper Carboniferous of Western Europe. En: Sutherland, P.

- K. y Manger, W. L., editors, *Biostratigraphy. Proc. Ninth International Congress for Carboniferous Stratigraphy and Geology*, Southern Illinois University Press 2, Carbondale, United States, pp.483–502.
- Playford, G. y Dino, R. 2005. Carboniferous and Permian palynostratigraphy. En: *Applied stratigraphy*, Springer, Dordrecht, pp. 101-121.
- Plumstead, E. P. 1973. The Late Palaeozoic Glossopteris flora. In: Hallam, A. (ed.) *Atlas of Palaeobiogeography*, Elsevier, New York, pp. 187-205.
- Poole, F. G.; Perry, W. J. Jr.; Madrid, R. J.; y Amaya–Martínez, R., 2005. Tectonic synthesis of the Ouachita–Marathon–Sonora orogenic margin of southern Laurentia: Stratigraphic and structural implications for timing of deformational events and plate–tectonic model. *Geological Society of America, Special Paper*, 393, 543–596.
- Potonié, R. 1954. Stellung der paläozoischen Sporengattungen im natürlichen System. *Paläont Z.*, 28 (3-4), 103-139.
- Potonié, R. 1962. Synopsis der Sporae in situ. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch, 52, 1-204.
- Potonié, R. y Klaus, W. 1954. Einige sporengattungen des Alpenen Salzgebirges [A few spore genera of the Alpine Salzgebirges]. *Geologisches Jahrbuch Reihe A*, 68, 517-546.
- Potonié, R. y Kremp, G. O. W. 1954. Die Gattungen der Paläozoischen Sporae dispersae und ihre Stratigraphie. *Geologischen Jahrbuch Abt. B.*, 69, 111-194.
- Potonié, R.; Ibrahim, A. C.; y Losse, F. 1932 Sporenformen aus dem Flözen Aegir und Bismarck des Ruhrgebietes. *Neues Jahrbuch Mineralogie, Geologie, Paläontologie Beilage Abt. B.*, 67, 438-454.
- Ramírez-Espinosa, J. R. 1984. La acreción de los terrenos Mixteco y Oaxaca durante el Cretácico inferior. Sierra madre del sur de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 7-19.
- Ravn, R. L. 1979. An Introduction to the stratigraphic palynology of the Cherokee Group (Pennsylvanian) coals of Iowa. *Iowa Geological Survey Technical Paper*, 6.
- Ravn, R. L. 1986. Palynostratigraphy of the Lower and Middle Pennsylvanian coals of Iowa. *Iowa Geological Survey Technical Paper*, 7.
- Read, C. B. y Mamay, S. H. 1964. Upper Paleozoic floral zones and floral provinces of the United States. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, 454, 1-35.
- Rees, P. M.; Ziegler, A. M.; Gibbs, M. T.; Kutzbach, J. E.; Behling, P. J. y Rowley, D. B. 2002. Permian phytogeographic patterns and climate data/model comparisons. *The Journal of Geology*, 110 (1), 1-31.

- Retallack, G. J. 1980. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossilfloras from the Sydney Basin. In: Herbert, C. y Helby, R. (eds) A Guide to the Sydney Basin. Geological Survey of New South Wales Bulletin, 26, 384-430.
- Ricardi-Branco, F. 2008. Venezuelan paleoflora of the Pennsylvanian-Early Permian: Paleobiogeographical relationships to central and western equatorial Pangea. *Gondwana Research*, 14 (3), 297-305.
- Rincón-Perez, A. 2010. Listado Paleoflorístico de las plantas fósiles del Pérmico, pertenecientes a la Formación Matzitzi, ubicadas entre los kms. 90 a 95 de la carretera Cuacnopalan-Oaxaca. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. 213 p.
- Rößler, R.; Kretschmar, R.; Schneider, J.; Werneburg, R.; y Barthel, M. 2008. The Late Carboniferous and Early Permian Rotliegend in Saxony and Thuringia. 32 p.
- Rodríguez-Barreiro, I., Villanueva-Amadoz, U., Santos, A. A. y Diez, J. B. 2018. Palynostratigraphical dating of the Lower Cretaceous Peñaferruz Formation, San Pedro de Antromero Beach (Asturias Region, northwestern Iberian Peninsula). *Geobios*, 51 (6), 579-589. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2018.05.003>
- Rosales-Lagarde, L.; Centeno-García, E.; Dostal, J.; Sour-Tovar, F.; Ochoa-Camarillo, H. y Quiroz-Barroso, S. 2005. The Tuzancoa Formation: Evidence of an Early Permian submarine continental arc in east-central Mexico. *International Geology Review*, 47 (9), 901-919.
- Ruddiman, W. y Kutzbach, J. 1991. Plateau uplift and climatic change. *Scientific American*, 264 (3), 66-75.
- Sánchez-Zavala, J. L. 2008. Estratigrafía, sedimentología y análisis de procedencia de la Formación Tecomate y su papel en la evolución del Complejo Acatlán, sur de México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 77 p.
- Schemel, M. P. 1951. Small spores of the Mystic Coal of Iowa. *The American Midland Naturalist*, 46 (3), 743-750.
- Schimper, W. P.; y Mougeot, A. 1844. Monographie des plantes fossiles du gres bigarre de la chaine des Vosges. Leipzig, 83 pp.
- Schneebeli-Hermann, E.; Looser, N.; Hochuli, P. A.; Furrer, H.; Reisdorf, A. G.; Wetzler, A. y Bernasconi, S. M. 2018. Palynology of Triassic–Jurassic boundary sections in northern Switzerland. *Swiss Journal of Geosciences*, 111, 99–115.
- Schopf, J. M.; Wilson, L. R; y Bentall, R. 1944. An annotated synopsis of paleozoic fossil spores and the definition of generic groups. *Rep. Illinois State Geological Survey*, 91, 1-66.

- Scotese C. y McKerrow, W. 1990. Revised world maps and introduction. In: McKerrow WS, Scotese CR (eds) Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. Geological Society London Memoirs, 12, 1-21.
- Scotese C.; Bambach R.; Barton C. y Van der Voo Rand Ziegler, A. 1979. Paleozoic base maps. The Journal Geology, 87, 217-277.
- Sedlock, R. L.; Ortega-Gutiérrez, F. y Speed, R. C. 1993. Tectonostratigraphic terranes and tectonic evolution of Mexico: Boulder, Geological Society of America Special Paper, 278: 1-153.
- Sellards, E. H. 1908. Fossil plants of the upper Paleozoic in Kansas. Univ. Geol. Surv. Kansas, 9, 386-480.
- Seyfullah, L. J.; Glasspool, I. J.; y Hilton, J. 2014. Hooked: habits of the Chinese Permian gigantopterid *Gigantonoclea*. Journal of Asian Earth Sciences, 83, 80-90.
- Shevchuk, O., Slater, S. M.; y Vajda, V. 2018. Palynology of Jurassic (Bathonian) sediments from Donbas, northeast Ukraine. Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments, 98(1), 153-164.
- Silva-Pineda, A. 1970. Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Paleontología Mexicana, 29, 1-108.
- Silva-Pineda, A. 1987. Algunos elementos paleoflorísticos del Pérmico de la región de Calnali, Hidalgo. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 1 (1), 313-327.
- Silva-Pineda, A. 2003. Flora del Pérmico de la región de Izúcar de Matamoros, Puebla. En: Agustín Ayala- Castañares: universitario, impulsor de la investigación científica. L.A. Soto Editor. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM, pp. 303-309.
- Silva-Pineda, A.; Buitrón-Sánchez, B.; Arellano-Gil, J.; Vachard, D. y Ramírez, J. 2003. Permian continental and marine biota of South-Central Mexico: a synthesis. En: Bartolini, C. (Ed.), The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon Habitats, Basin Formation and Plate Tectonics. AAPG Memoir, 79, <https://doi.org/10.1306/M79877C21>
- Singh, C. 1964. Microflora of the Lower Cretaceous Mannville Group, east- central Alberta. Research Council Alberta Bulletin, 15, 1-239.
- Singh, C. 1971. Lower Cretaceous Microfloras of the Peace River Area, northwestern Alberta. Research Council of Alberta Bulletin, 28, 1-542.
- Smith, A. H. W.; y Butterworth, A. 1967. Miospores in the coal seams of the Carboniferous of Great Britain. Special Papers in Palaeontology (Palaeontological Association London), 1, 1-324.

- Solieva, M. N.; Fisenko, O. P.; Goreva, N. V.; Barskov, I. S.; Gubareva, V. S.; Dzenchuraeva, A. V.; Dalmatskaya, I. I.; Ivanova, E. A.; Poletaev, V. I.; Popov, A. V.; Rummyantseva, Z. S.; Teteryuk, V. K. y Shik, E. M. 1985. New data on the stratigraphy of the Moskovian Stage. C. R. 10th Congr. Int. Géol. Stratigr. Carbonifero, 1, 11-20.
- Srivastava, S. K. 1975. Microspores from the Fredericksburg Group (Albian) of the southern United States. *Paléobiologie continentale*, 6 (2), 1-119.
- Stemmerik, L., Vigran, J. O. y Piasecki, S. 1991. Dating of late Paleozoic rifting events in the North Atlantic: New biostratigraphic data from the uppermost Devonian and Carboniferous of East Greenland. *Geology*, 19 (3), 218-221.
- Stewart, W. N. 1983. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stockmans, F. y Matheiu, F. F. 1939. La Flore paléozoïque du Bassin houiller de Kaiping (Chine). *Patrimoine du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, Bruxelles*, 49-165.
- Stone, J. F. 1969. *Palynology of the Eddleman Coal (Pennsylvanian) of North-Central Texas*. Bureau, Univ.
- Taylor, D. W.; Li, H.; Dahl, J.; Fago, F. J.; Rothwell, G. W. y Hickey, L. J. 1998. The molecular fossil oleanane and preliminary data on its occurrence in gigantopterids, anthophytes and other seed plants. *American Journal of Botany*, 85, 81-82.
- Taylor, E. L.; Taylor, T. N. y Krings, M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Academic Press.
- Taylor, T. N. 1976. The ultrastructure of *Schopfipollenites*: Orbicules and tapetal membranes. *American Journal of Botany*, 63 (6), 857-862.
- Taylor, T. N. 1981. *Paleobotany*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Thomas, B. A. y Spicer, R. A. 1987. *The Evolution and Palaeobiology and Land Plants*. Croom Helm, London.
- Traverse, A. 1988. *Paleopalynology*. Boston, London, Sydney, Wellington: Unwin Hyman, 600 p.
- Traverse, A. 2007. *Paleopalynology*. Springer. Missouri, United States of America. Segunda Edición.
- Trindade, N. M. 1971. Interligação das floras boreal e austral no Brasil, sugerida por constelacoes de megaspores. *An. Acad. Bras. Cienc. (Suplemento)*, 43, 351-361.

- Troll, C. 1970. Das 'Baumfarnklima' und die Verbreitung der Baumfarne auf der Erde. In: Wilhelmy, H., Blume, H., Schroder, K. H. & Karger, A. (eds) Beiträge zur Geographie der Tropen und Subtropen. Tübinger Geographische Studien, 34, 179-189.
- Truswell, E. M. 1980. Permo-Carboniferous palynology of Gondwanaland: progress and problems in the decade to 1980. BMR Journal of Australian Geology and Geophysics, 5, 95-111.
- Turner, N. 1991. The occurrence of *Elaterites triferens* Wilson 1943 in miospore assemblages from Coal Measures of Westphalian D age, north Staffordshire, England. Palynology, 15 (1), 35-46.
- Utting, J., y Piasecki, S. 1995. Palynology of the Permian of northern continents: a review. En: The Permian of Northern Pangea, Springer Berlin Heidelberg, pp. 236-261.
- Utting, J. O. H. N.; Hartkopf-Fröder, C.; Lucas, S. G.; Traverse, A.; y Zeigler, K. E. 2004. Palynological investigation of the Upper Pennsylvanian Red Tanks Member, Bursum Formation, Carrizo Arroyo, New Mexico, USA. Bulletin, 25, 89-96.
- Vachard, D.; Oviedo, A.; Flores de Dios, A.; Malpica, R.; Brunner, P.; Guerrero, M.; y Buitrón, B.E. 1993. Barranca de Olinalá (Guerrero): Une coupe de reference pour de Permien du Mexique central; etude preliminaire. Annales de la Société géologique du Nord, 2, 153-160.
- Vachard, D.; de Dios, A. F.; Buitrón, B. E.; y Grajales, M. 2000. Biostratigraphie par fusulines des calcaires carbonifères et permians de San Salvador Patlanoaya (Puebla, Mexique). Geobios, 33 (1), 5-33.
- Vachard, D. y Flores de Dios, A. 2002. Discovery of latest Devonian/earliest Mississippian microfossils in San Salvador Patlanoaya (Puebla, Mexico); biogeographic and geodynamic consequences. Comptes Rendus Geoscience, 334 (15), 1095-1101.
- Vakhrameev, V. A., Dobruskina, I. A.; y Meyen, S. V. 1978. Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. VEB Gustav Fischer.
- Valdés, N. A.; Flores, M. A.; Fernández, M. R.; Velasco, M. P. y Gómez, A. J. 2016a. Los géneros *Comia* (Peltaspermales) y *Gigantonoclea* (Gigantopteridales) en el Pérmico de México. III Simposio de Paleontología en el Sureste de México. Libro de Resúmenes, p. 90
- Valdés, N. A.; Flores, M. A.; Fernández, M. R. y Velasco, M. P. 2016b. Nuevos registros de hojas megáfilas de la Formación Matzitzi (Paleozoico Superior) Estados de Puebla y Oaxaca, México. IX Congreso Latinoamericano de Paleontología. Libro de Resúmenes.

- Valdés-Vergara, N. A. 2017. Contribución al conocimiento de la flora fósil de la Formación Matzitzi. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, 56 p.
- Valdés-Vergara, N.; Flores-Barragán, M. A.; Prado-Escamilla, E. y Fernández-Barajas, M. R. 2017. Primera evidencia de interacción planta-insecto en la Formación Matzitzi (Paleozoico Superior), México. XV Congreso Nacional de Paleontología. Libro de Resúmenes, p. 155.
- Vázquez-Echeverría, A. 1986. Descubrimiento de una nueva localidad de rocas marinas del Paleozoico al suroeste del Estado de Puebla: XXIV Congreso Nacional de la Asociación de Geólogos Petroleros Mexicanos, Petróleos Mexicanos, Departamento Exploración Zona Centro, Veracruz, Mexico, 19 p.
- Velasco-Hernández, M. y Lucero-Arellano, M. R. 1996. Una localidad nueva de la Formación Matzitzi en el río Calapa, límite estatal de Oaxaca y Puebla, México. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 13 (1), 10.
- Velasco-de León, M. P.; Flores-Barragán, M. A. y Lozano-Carmona, D. E. 2015. An Analysis of a New Foliar Architecture of the Permian Period in Mexico and Its Ecological Interactions. *American Journal of Plant Sciences*, 6 (5), 612.
- Villanueva-Amadoz, U.; Gerwert Navarro, M.; Juncal, M. A.; y Diez, J. B. 2020. Paleobotanical and palynological evidence for the age of the Matzitzi Formation, Mexico. *Comptes Rendus Géoscience* 352 (6-7), 515-538. <https://doi.org/10.5802/crgeos.33>
- Villaseñor, A. B.; Martínez, A. y Contreras, B. 1987. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior de San Salvador Patlanoaya, Puebla, México: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1 (1), 396–417.
- Vozarova, A. 1998. Late Carboniferous to Early Permian time interval in the western Carpathians: Northern Tethys margin. *Geodiversitas*, 20 (4), 621-641.
- Wagner, R. H. 1993. Climatic significance of the major chronostratigraphic units of the upper Palaeozoic. En *Proceedings of the 12th International Congress on Carboniferous/Permian Stratigraphy and Geology (Buenos Aires, 1991) (vol. 1)*. Nanjing, Nanjing University Press, pp. 83–108.
- Wang, X. 2010. *The dawn angiosperms*. Heidelberg: Springer.
- Waters, C.; Somerville, I.; Stephenson, M.; Cleal, C. y Long, S. 2011. Biostratigraphy. En: Waters, Colin, (ed.) *A revised correlation of Carboniferous rocks in the British Isles*. Geological Society of London, pp. 11-22.

- Weber, R. 1997. How old is the Triassic flora of Sonora and Tamaulipas, and news on Leonardian floras in Puebla and Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14 (2), 225-243.
- Weber, R. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1994. Perfil actual y perspectivas de la paleobotánica en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 55, 141-148.
- Weber, R.; Centeno-García, E.; y Magallón-Puebla, S. A. 1987. La Formación Matzitzi tiene edad permocarbonífera (resumen), en II Simposio sobre la Geología Regional de México, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 57-59.
- Weber, R.; Magallón-Puebla, S. A.; y Sour-Tovar, S. 1989. La flora paleozoica de Puebla. *ICYT*, 11, 19-26.
- White, D. 1912. The characters of the fossil plant *Gigantopteris* Schenk and its occurrence in North America. *Proceedings of the United States National Museum*, 41, 493–516.
- Wilson, L. R. y Venkatachala, B. S. 1963. *Thymospora*, a new name for *Verrucososporites*. *Okla. Geol. Notes*, 23, 75-79.
- Winston, J. E. 1999. *Describing species: practical taxonomic procedure for biologists*. Columbia University Press.
- Wnuk, C. 1996. The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 90, 5–40.
- Yao, Z. Q. 1983. Ecology and taphonomy of Gigantopterids. *Bulletin of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology*, 6, 63-84.
- Yao, Z. y Crane, P. R. 1986. Gigantopterid leaves with cuticles from the Lower Permian of China.
- Yao, Z. y Liu, L. 2002. Discovery of dichotomously forked gigantopterid fronds from China, with special comparison between Asian and American gigantopterids. *Acta Palaeontologica Sinica*, 41(3), 308-321.
- Yao, Z. Q. y Liu, L. J. 2004. A new gigantopterid plant with cuticles from the Permian of South China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 131 (1-2), 29-48.
- Ziegler, A. M. 1990. *Phytogeographic patterns and continental configurations during the Permian Period*. Geological Society, London, *Memoirs*, 12 (1), 363-379.
- Ziegler, A. M.; Bambach, R. K.; Parrish, J. T.; Barrett, S.F.; Gierłowski, E.H.; Parker, W.C.; Raymond, A. y Sepkoski, J. J. Jr. 1981. Palaeozoic biogeography and climatology. En: Niklas KJ (ed) *Paleobotany paleoecology, and evolution*, vol 2. Praeger, New York, 231-266.

Zi-Qiang, W. 1999. Gigantonoclea: an enigmatic Permian plant from North China. *Palaeontology*, 42 (2), 329-373.