



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**Estudio de la paleoflora de las formaciones Matzitzi y Tuzancoa, distribución espacial,
temporal e implicaciones ecológicas**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Miguel Angel Flores Barragan

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

DR. JOSEP ANTON MORENO BEDMAR
Instituto de Geología, UNAM

MÉXICO, CD. MX. mayo, 2024.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**Estudio de la paleoflora de las formaciones Matzitzi y Tuzancoa, distribución espacial,
temporal e implicaciones ecológicas**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Miguel Angel Flores Barragan

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

DR. JOSEP ANTON MORENO BEDMAR
Instituto de Geología, UNAM

MÉXICO, CD. MX. mayo, 2024.

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
OFICIO: CGEP/CPCB/FESZ/0280/2024
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **12 de febrero de 2024** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **FLORES BARRAGAN MIGUEL ANGEL** con número de cuenta **305294591** con la tesis titulada **“Estudio de la paleoflora de las formaciones Matzitzi y Tuzancoa, distribución espacial, temporal e implicaciones ecológicas”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. MICHELANGELO MARTINI
Vocal: DR. EMILIO ESTRADA RUÍZ
Vocal: DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO
Vocal: DR. MIGUEL ÁNGEL TORRES MARTÍNEZ
Secretario: DR. JOSEP ANTON MORENO BEDMAR

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 09 de abril de 2024

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO



c. c. p. Expediente del alumno

ACBB/CEC/EARR/cec

Agradecimientos institucionales

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM**, por la oportunidad y el apoyo brindado para la realización de este estudio.

Al **Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT)**, por la beca otorgada para poder realizar este estudio. No. CVU (762406).

A la Dra. **María Patricia Velasco de León**, Tutor Principal de este estudio por todo su paciencia y apoyo brindado en todo momento.

Al comité tutor integrado por la Dr. **David Nahum Espinosa Organista** y Dr. **Josep Anton Moreno Bedmar** por su apoyo y acertadas observaciones durante este estudio.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la **Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)** por permitirme ser parte de la máxima casa de estudios, prometo nunca defraudarla y poner en alto su nombre donde quiera que yo vaya.

A los miembros del Jurado del examen de candidatura, Dra. **Blanca Estela Buitrón Sánchez**, Dra. **María Hilda Flores Olvera**, Dr. **Francisco Sour Tovar** y Dr. **David Nahum Espinosa Organista** por sus acertados comentarios y enriquecer este trabajo.

A los miembros del Jurado del examen de grado, Dr. **Michelangelo Martini**, Dr. **Emilio Estrada Ruiz**, Dra. **Sara Alicia Quiroz Barroso**, Dr. **Miguel Ángel Torres Martínez** y Dr. **Josep Anton Moreno Bedmar** por todo el apoyo brindado durante las correcciones de esta tesis.

A mi mamá **Antonia Barragan Sanchez** que es mi inspiración para seguir esforzándome y a mi papá **Francisco Flores Crispín** que en donde quiere que este se sienta orgulloso de su hijo.

A mis hermanos **Victoria, Verónica, Francisco** y **Juan**, los quiero mucho, gracias por todo el apoyo que me han brindado y este es un logro de todos.

A mi demás familia nuclear. **Giovana, Jesus, Fanny, Nataly, Gosu, Andres, Panchito, Fatima, Bolo y Elena**, que con su sola presencia pueden arreglar mi día, los quiero.

A la Doctora **María Patricia Velasco de León**. No tengo palabras para expresar mi total agradecimiento por todas las cosas que me ha enseñado, gracias por sus consejos y ayuda en todo momento.

A mis compañeros de la colección de paleontología de la FES Zaragoza, Dra. **Erika**, Dr. **Diego**, M.C. **Pedro**, Lic. **Eli**, Lic. **Diana**, Lic. **Quique, Rodrigo, Erandi** y quien me falte, por siempre trabajar en equipo y apoyarme en este proyecto.

A mis amigos que forman parte de mi vida y que estuvieron presentes en este proceso:

A mis amigos de la 184: **Alejandra** por siempre ser una buena compañera y gran amiga, **Berenice** por ser la persona más amable y noble que conozco, **Christian** y **Juan** por siempre ser un apoyo para mí y **Liliana** por ser esa persona en la que puedo confiar siempre, y siempre recibir palabras de aliento. Gracias por siempre brindarme su amistad, su ayuda, consejos y buenos momentos que pasamos juntos, no saben cuánto los aprecio, los quiero mil.

A mi amiga **Elizabeth**, gracias por estar siempre a mi lado, en las buenas y en las malas, no hay forma de expresar mi agradecimiento hacia ti, te quiero, muchas gracias.

Daniel, fuimos amigos como estudiantes y ahora como profesionales, gracias por siempre estar a mi lado, eres mi amistad más larga, espero nunca perderla, te quiero mucho.

Pablo, eres la hermane que nunca tuve, gracias a ti me he vuelto otra persona, me has ayudado a liberarme y expresarme como en realidad soy, espero que esta amistad nunca termine, te quiero mucho.

Jorge, con nuestras bajas y altas nunca olvides que te quiero mucho y te quiero como un hermano más, gracias por siempre estar conmigo, aunque la cague, sabes que siempre contarás conmigo.

Jovana, eres una persona increíble, con un gran corazón, espero siempre formes parte de mi vida, TQM.

Carlo, Solo te puedo decir gracias, eres una persona única, te quiero mucho y ya no te enojés xD

Alejandro, alias el wero eres una persona muy linda conmigo, TKM.

Para todos mis demás amigos que, aunque ya no los vea o ya no tan seguido, siempre están presentes en mis recuerdos: **Ana**, **Arcelia**, **Pepe**, **Jhony**, **Pamela**, e **Iran** los quiero.

ÍNDICE

RESUMEN	01
INTRODUCCIÓN	03
Primer capítulo	07
Avances en el conocimiento de la macroflora de la Formación Tuzancoa, Hidalgo, México, Pérmico inferior	
Segundo capítulo	23
New genus for megaphyllous leaves from the Upper Paleozoic of Mexico <i>Velascoa pueblensis</i> gen. nov.	
Tercer capítulo	33
New records of <i>Bjuvia</i> and <i>Nilssonia</i> from the Permian of Mexico	
Cuarto capítulo	51
Nuevos datos paleoflorístico y geocronológicos de zircón U-Pb en depósitos del Paleozoico tardío de la Formación Matzitzi en el sur de México	
Quinto capítulo	78
Plant-insect interactions of the Matzitzi and Tuzancoa formations during the Permian	
CONCLUSIONES FINALES	125

RESUMEN

El estudio de la paleoflora del Paleozoico de México ha sido intermitente y con un enfoque meramente taxonómico, debido a que pocas veces se complementan los datos paleontológicos, sedimentológicos, cronológicos y/o ecológicos, que permitan obtener una visión general del paleoambiente. Esto ha provocado que el estudio de la paleobotánica en México esté rezagado comparado con otras partes del mundo, aún cuando en nuestro territorio nacional la riqueza de plantas fósiles es alta. Por lo que, el objetivo de este trabajo es analizar la diversidad macroflorística de las formaciones Matzitzi y Tuzancoa, que permita la realización de análisis interdisciplinarios, como son los cronológicos e interacción planta-insecto. Los resultados obtenidos durante este estudio fueron condensados y organizados a lo largo de cinco capítulos. En el primero de ellos se analizan los datos taxonómicos obtenidos en la Formación Tuzancoa a partir del análisis de tres localidades, soportado por datos estratigráfico-sedimentológicos; dando como resultado nuevos reportes taxonómicos para esta unidad que corresponden a cuatro géneros, ocho especies y cuatro afinidades, además de la descripción de una nueva localidad. Del capítulo dos a cuatro se analizan aspectos de la Formación Matzitzi. El segundo capítulo se centra en la descripción de un nuevo género, a partir del análisis detallado de caracteres morfológicos, sin dejar de lado los datos litológicos y flora acompañante de la localidad donde fue descubierta. En el tercer capítulo se describen nuevos reportes del orden de las Cycadales que hasta el momento siguen teniendo un origen tanto temporal como geográfico incierto. En el cuarto capítulo se emplea la taxonomía de dos localidades y se utilizan los rangos estratigráficos de la paleoflora para una propuesta de edad, la cual es soportada por una datación en circones; dando como resultado dos propuestas de edad, Kunguriano y Lopingiano. Por último, en el quinto capítulo se analizan las interacciones planta-insecto de ambas formaciones, los resultados muestran la presencia de cuatro grupos funcionales de alimentación y nueve tipos de daño; todos estos datos nos proporcionan información sobre las co-asociaciones en los ecosistemas pretéritos. Se concluye de manera general que los ambientes aquí estudiados son únicos en el mundo, a nivel taxonómico y de interacciones; ya que por un lado promovieron la diversificación de las especies y a la vez perpetuaron algunos taxones hasta finales del Paleozoico. Si bien, los avances han sido notables, todavía falta mucho por hacer.

ABSTRACT

The study of the paleoflora of the Paleozoic of Mexico has been intermittent and with a purely taxonomic approach, because paleontological, sedimentological, chronological and/or ecological data are rarely complemented, allowing a general vision of the paleoenvironment to be obtained. This has caused the study of paleobotany in Mexico to lag behind compared to other parts of the world, even though the richness of fossil plants is high in our national territory. Therefore, the objective of this work is to analyze the macrofloristic diversity of the Matzitzi and Tuzancoa formations, which allows interdisciplinary analyzes to be carried out, such as chronological analysis and plant-insect interaction. The results obtained during this study were condensed and organized in throughout five chapters. In the first, the taxonomic data obtained in the Tuzancoa Formation are analyzed from the analysis of three localities, supported by stratigraphic-sedimentological data, resulting in new taxonomic reports for this unit that correspond to four genera, eight species and four affinities. in addition to the description of a new location. Chapters two to four analyze various aspects of the Matzitzi Formation. The second chapter focuses on the description of a new genus, based on the detailed analysis of morphological characters, without leaving aside the lithological data and accompanying flora of the locality where it was discovered. In the third chapter, new reports of the order of the Cycadales are described, which until now continue to have both an uncertain temporal and geographical origin. In the fourth chapter, the taxonomy of two localities is used and the stratigraphic ranges of the paleoflora are used to present for an age proposal, which is supported by zircon dating. Resulting in two age proposals, Kungurian and Lopingian. Finally, in the fifth chapter, the plant-insect interactions of both formations are analyzed. The results show the presence of four functional feeding groups and nine types of damage. All of these data provide us with information about co-associations in past ecosystems. It is generally concluded that the environments studied here are unique in the world, at the taxonomic and interaction levels; since on the one hand they promoted the diversification of species and at the same time perpetuated some taxa until the close of the Paleozoic. Although progress has been notable, there is still much to do.

INTRODUCCIÓN

México es un país con un amplio registro paleobotánico, que abarca gran parte del Fanerozoico (Silva, 1970; 1984; Velasco de León y Ortiz–Martínez, 2010). Sin embargo, la vegetación del Paleozoico ha sido estudiada de manera heterogénea; probablemente debido a que en el territorio nacional únicamente se conoce registro paleoflorístico en siete unidades litoestratigráficas: Gruperá, Matzitzi, Patlanoaya, Olinala, Paso Hondo, Santa Rosa y Tuzancoa. En tres de ellas (Patlanoaya, Paso Hondo y Santa Rosa), se registra en su mayoría material muy mal conservado y escaso, que solo se menciona de manera somera (Hernández-García, 1973; Silva, 2003). Por el contrario, debido a la extensión de las mismas y a sus ambientes de depósito que favorecieron un abundante registro de plantas fósiles destacan las formaciones Matzitzi y Tuzancoa (Silva, 1970; Weber et al., 1987; Weber, 1997; Hernández-Lascars, 2000; Rosales-Lagarde et al., 2005; Centeno et al., 2009; Hernández-Castillo et al., 2014).

La Formación Matzitzi aflora en el estado de Puebla, en los poblados de San Luís Atolotitlan, Los Reyes Mezontla y Coatepec, Puebla. Se caracteriza por presentar una secuencia de estratos de arenisca y lutita con algunas intercalaciones de conglomerados y carbón (Calderón-García, 1956). Para esta secuencia se ha propuesto un ambiente de depósito fluvial anastomosado (Centeno et al., 2009; Martini et al., 2021). Desde el punto de vista paleobotánico esta formación ha sido estudiada desde la segunda mitad del siglo XX por diferentes autores (Silva, 1970; Weber et al., 1987; Magallón, 1991; Galván, 2000; Flores-Barragan, 2019). Sin embargo, su estudio no ha concluido, debido a que no se han resuelto diferentes aspectos, por ejemplo: la taxonomía está aún inconclusa y se puede situar únicamente en alfa de acuerdo a Anderson y Anderson (2003); otra problemática, son las discrepancias en las dataciones realizadas en distintas localidades dentro de la misma unidad, dando como resultados edades que varían del Pensilvaniano al Jurásico (Centeno et al., 2009; Hernández-Lascars, 2000; Flores-Barragan, 2019; Martini et al., 2021) y el estudio de relaciones ecológicas entre organismos, como las interacciones planta-insecto son escasas (Valdes-Vargara et al., 2017; Díaz, 2018).

Por otra parte, la Formación Tuzancoa, aflora cerca del poblado de Calnali, Hidalgo y es descrita como una secuencia silisiclástica con brechas andesíticas intercaladas con arenisca

y lutita de origen volcánico (Rosales-Lagarde et al., 2005). Esta sucesión de rocas se caracteriza por un abundante registro fósil de algas, bivalvos, crinoideos y foraminíferos que junto con la litología de la zona indican un ambiente de depósito de ambiente marino somero y transicional. Algunos de estos organismos han permitido proponer para la formación una edad de Pérmico Temprano (Carrillo-Bravo, 1965; Silva, 2003; Quiroz-Barroso et al., 2012; Buitrón et al., 2017). En cuanto a la paleoflora, esta ha recibido poco interés teniendo como antecedentes paleobotánicos los estudios de Silva (2003), Hernández-Castillo et al. (2014), Ortiz-Martínez y Velasco-de León (2019) y Velasco- de León y colaboradores (2020) dando como resultado que actualmente se tengan problemas similares a las descritos en la Formación Matzitzi, que van desde una taxonomía de la paleoflora aún inconclusa, y con escasos estudios ecológicos.

Por lo anterior mencionado, es necesario concluir con los aspectos faltantes en ambas unidades que proporcionen un panorama más completo de la diversidad y características ambientales de esta flora durante finales del Paleozoico y/o inicios del Mesozoico. De esta manera, el objetivo de este trabajo es analizar la diversidad macroflorística de cinco localidades pertenecientes a las formaciones Matzitzi y Tuzancoa, que permitan posteriormente la realización de estudios ambientales particulares, biogeográficos y geocronológicos. Por lo que, al estudiar las floras de mayor edad en México se esperaría encontrar diferencias significativas taxonómicas entre ambas, debido a sus ambientes de depósito, clima y temporalidad de las mismas.

El estudio de la flora de finales del Paleozoico permitirá analizar una etapa de procesos muy importante para la vegetación a nivel mundial. Como es la transición de la flora que vivió a finales del Paleozoico e inicios del Mesozoico, donde elementos que hasta entonces habían sido dominantes (Lycopsida, Pteridosperma y Sphenopsida), declinan y en su lugar aparecen y se diversifican nuevos taxones (Gimnosperma) (Willis y Mc Elwin, 2002; DiMichell et al., 2001; Taylor et al., 2009). Entre las causas propuestas para explicar este cambio a nivel global destaca la constante disminución en la precipitación (Srivastava y Agnihotri, 2010). Sin embargo, la región del sur de Norteamérica (México) sigue siendo un enigma para esta edad. Lo anterior hace necesario ampliar los estudios paleobotánicos de estas unidades para comprender mejor las condiciones ambientales a las que fueron sometidas las plantas.

Por otro lado, la edad de las distintas localidades de la Formación Matzitzi es un punto aun discutido en esta unidad y que es de suma importancia definir para obtener un mayor rango de certeza de la edad de los estratos portadores de plantas, como lo son las dos localidades analizadas en este trabajo, ya que como es mencionado por Martini et al. (2021) la Formación Matzitzi presenta fuerte fallamiento, lo que dificulta la ubicación de los estratos datados pues no siempre empata con el contenido florístico. Por último, como ya se mencionó, el análisis de las interacciones planta-insecto son cruciales, ya que los artrópodos y las plantas representan el 79% de las especies conocidas entre los macroorganismos de los ecosistemas terrestres (Chapin III et al., 2011). Por lo que, reconocer estas interacciones es de suma importancia para la reconstrucción de ambientes pretéritos.

La estructura de esta tesis resulta de la recopilación de cinco contribuciones científicas, en el primer capítulo se aborda el estudio de una nueva localidad de la Formación Tuzancoa, se estudió la litología y taxonomía, como resultado se dieron a conocer nuevos reportes taxonómicos, correspondientes a cuatro géneros, ocho especies y cuatro afinidades (Flores-Barragan et al., 2023). El segundo capítulo de este trabajo, se centra en la litología de una localidad de la Formación Matzitzi, Coatepec, así como en la taxonomía de un fosilitaxón único en el mundo dado la morfología y tamaño de la misma, dando como resultado la propuesta de un nuevo género y especie, *Velascoa pueblensis* Flores-Barragan y Ortega-Chavez (Flores-Barragan et al., 2021).

Debido al elevado número de descubrimientos en cuanto a la macroflora de la Formación Matzitzi, el tercer capítulo se vuelve a centrar en nuevos reportes taxonómicos, en este caso sobre las Cycadales que hasta el momento tienen un origen incierto; el material aquí presentado corresponde a dos localidades, Coatepec y Carretera (Flores-Barragan y Velasco de León, 2021). A partir de los resultados del estudio anterior se hizo patente las diferencias taxonómicas entre ambas localidades y más allá de diferencias ecológicas, estas debían deberse a otras causas. En el capítulo cuatro se realizó la actualización de los listados florísticos, se consideran cambios en los estatus taxonómicos, y también sus implicaciones cronológicas, dando como resultados edades distintas para cada localidad (Flores-Barragan et al., enviado).

Por último, el quinto capítulo analiza las interacciones planta-insecto en ambas formaciones, uniendo tanto datos cualitativos como cuantitativos y pone de manifiesto que las diferencias en la vegetación se trasladan también a las interacciones observadas en México (Flores-Barragan, et al., enviado).

Primer capítulo

Avances en el conocimiento de la macroflora de la Formación Tuzancoa, Hidalgo, México, Pérmico inferior

- **Flores-Barragan, M.A.** Trabajo de gabinete: propuesta del trabajo; realización de técnicas curatoriales; revisión e identificación taxonómica de los ejemplares; recopilación y consultas bibliográficas; análisis e interpretación de los datos; redacción del escrito; toma de fotografías; armado de láminas. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Velasco-de León, M.P.** Trabajo de gabinete: dirección de trabajo, revisión de los datos y de redacción. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Moreno-Bedmar, J.A.** Trabajo de gabinete: revisión de los datos y de redacción, armado de láminas. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.

Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., y Moreno-Bedmar, J.A. (2023). Avances en el conocimiento de la macroflora de la Formación Tuzancoa, Hidalgo, México, Pérmico inferior. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 40(1). 1-15. <http://dx.doi.org/10.22201/cgeo.20072902e.2023.1.1694>

Avances en el conocimiento de la macroflora de la Formación Tuzancoa, Hidalgo, México, Pérmico inferior

Miguel Angel Flores-Barragan^{1,2*}, María Patricia Velasco-de León² y Josep Anton Moreno-Bedmar³

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México. C.P. 04510, Mexico.

² Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Avenida Guelatao, Ejército de Oriente, Alcaldía Iztapalapa, C.P. 09230, Ciudad de México, México.

³ Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, México.

* 08.mike.angel@gmail.com

RESUMEN

La paleoflora de la Formación Tuzancoa ha sido estudiada desde mediados del siglo pasado. Sin embargo, el constante descubrimiento de nuevos elementos florísticos y/o localidades hace necesaria una reevaluación del conocimiento actual de la paleoflora de esta formación. El objetivo de este trabajo es dar a conocer los nuevos reportes paleoflorísticos de tres localidades de la Formación Tuzancoa, así como analizar su distribución geográfica, cronológica y su relación con otras floras coetáneas de México. Las localidades aquí estudiadas se denominan Calnali 2, La Virgen y San Mateo 2, siendo esta última una nueva localidad. En la primera localidad se identificaron seis órdenes (Equisetales, Glossopteridales, Lepidodendrales, Marattiales, Peltaspermales y Voltziales). Mientras que en La Virgen y San Mateo 2 se identificaron cuatro órdenes (Equisetales, Lepidodendrales, Marattiales, y Peltaspermales). Los nuevos reportes corresponden a una familia, dos afinidades, cinco géneros y siete especies; de este conjunto, destacan cinco taxones que son nuevos reportes para la República Mexicana y/o importantes taxonómicamente y estos corresponden a: Majonicaceae, *Odontopteris* cf. *brardii*, *Mariopteris*, *Taeniopteris feddeni* y *T. tenuis*. Majonicaceae es representada por una estructura reproductora femenina probablemente relacionada con la especie *Calnalia hidalguensis*; *Odontopteris* cf. *brardii* es un helecho que se caracteriza por la ausencia de una vena media en sus pinnulas; *Mariopteris* es un helecho con pinnulas con distintos grados de fusión; *Taeniopteris feddeni* corresponde a una hoja entera de gran tamaño, con más de cinco cm de ancho, con una densidad de 20 a 22 venas secundarias por cm; y por último, *Taeniopteris tenuis* es un hoja entera con menos de cinco cm de ancho que presenta un arreglo único en su venación secundaria, con una densidad de 28 a 30 venas por cm. Estos nuevos hallazgos aumentan sustancialmente la diversidad florística de la formación y permiten establecer, junto con la litología, un ambiente transicional en Calnali 2 y un ambiente continental en La Virgen y San Mateo 2. Los rangos estratigráficos y de distribución de los taxones sugieren una edad de Pensilvánico-Pérmico inferior para los estratos portadores de plantas, además se infiere una posible afinidad geográfica con el reino Euroamericano. Por último, al comparar el listado florístico

de la Formación Tuzancoa con otras unidades coetáneas con reportes de flora fósil como son las formaciones Matzitzi (Mt), Paso Hondo (Ph), Olinalá (Ol) y el Grupo Patlanoaya (Pt) se tiene que, en estas últimas (Ph, Ol y Pt) se observa una similitud mínima debido al pobre registro en relación con la Formación Tuzancoa. Con respecto a la Formación Matzitzi, las plantas indican características propias de ambientes diferentes: continental para Matzitzi y de transición-continental para Tuzancoa. Todos estos nuevos aportes nos ayudan a comprender mejor los ecosistemas terrestres de finales del Paleozoico en el margen ecuatorial occidental de Euroamérica.

Palabras clave: Pensilvánico; Pérmico; Euroamérica; taxonomía; *Taeniopteris*; *Mariopteris*; Formación Tuzancoa; Hidalgo; México.

ABSTRACT

The paleoflora of the Tuzancoa Formation has been studied since the middle of the last century. However, the constant discovery of new floristic elements and/or localities makes it necessary to re-evaluate the current knowledge of the paleoflora of this formation. Therefore, the objective of this work is to present new paleofloristic reports of three localities of the Tuzancoa Formation, as well as to analyze their geographical and chronological distribution and their relationship with other contemporary floras of Mexico. The localities studied are named Calnali 2, La Virgen, and San Mateo 2, the latter being a new locality. In the first locality, six orders were identified (Equisetales, Glossopteridales, Lepidodendrales, Marattiales, Peltaspermales and Voltziales), while in The Virgin and San Mateo 2, four orders were identified (Equisetales, Lepidodendrales, Marattiales, and Peltaspermales). The new reports correspond to one family, two affinities, five genera, and seven species; of this set, five taxa stand out as new reports for the Mexican Republic and/or as taxonomically important, and these correspond to Majonicaceae, *Odontopteris* cf. *Brardii*, *Mariopteris*, *Taeniopteris feddeni* and *T. tenuis*. Majonicaceae is represented by a female reproductive structure probably related to the species *Calnalia hidalguensis*; *Odontopteris* cf. *Brardii* is a fern characterized by the absence of a middle vein in its pinnules; *Mariopteris* is a

fern with pinnules with varying degrees of fusion; *Taeniopteris feddeni* corresponds to a large entire leaf, more than five cm wide with a density of 20 to 22 secondary veins per cm; finally, *Taeniopteris tenuis* is an entire leaf less than 5 cm wide that presents a unique arrangement in its secondary venation with a density of 28 to 30 veins per cm. These new findings substantially increase the floristic diversity of the formation and allow to establish, together with lithology, a transitional environment in Calnali 2 and a continental environment in La Virgen and San Mateo 2. The stratigraphic and distribution ranges of the taxa, suggest an age for the plant-carrying strata of the Pennsylvanian–lower Permian; in addition, an inferred geographical affinity with the Euromerican kingdom is considered. Finally, when comparing the floristic list of the Tuzancoa Formation with other contemporary units with reports of fossil flora such as Matzitzi (Mt), Paso Hondo (Ph), Olinálá (Ol) and Patlanoaya (Pt), a minimal similarity is observed for the latter (Po, Ol and Pt) due to the poor records in relation to the Tuzancoa Fm. Regarding the Matzitzi Formation, in this case the plants indicate characteristics of different environments: Continental and humid for Matzitzi, and transitional in the locality of Calnali of the Tezunco Formation, while in the locality of the Virgin and San Mateo the environment is sub-humid. All these new contributions help us to better understand the terrestrial ecosystems of the late Paleozoic in the western equatorial margin of Euromerica.

Key words: Pennsylvanian; Permian; Euramerica; taxonomy; Taeniopteris; Mariopteris; Tuzancoa Formation; Hidalgo; Mexico.

INTRODUCCIÓN

México tiene un extenso registro paleoflorístico que se extiende desde el Paleozoico superior hasta el Cenozoico (e.g. Silva-Pineda, 1970a, 1970b), 1984, 1987; Weber, 1997; Velasco-de León y Ortiz-Martínez, 2010. La flora paleozoica de México está representada con diferente abundancia, calidad de preservación y diversidad en ocho unidades litoestratigráficas (Silva-Pineda y Buitrón-Sánchez, 1998; Silva-Pineda et al., 2003). Para las formaciones Gruperá, Santa Rosa Superior y Paso Hondo (Chiapas) solo se menciona la presencia de restos de plantas sin que se puntualice la taxonomía de algún ejemplar (Hernández-García, 1973; Silva-Pineda y Buitrón-Sánchez, 1998); en el caso de la Formación Paso Hondo, en la ilustración 31 del trabajo de Hernández-García (1973) se puede dilucidar la presencia del género *Asterotheca* Presl y Corda. Con respecto a la Formación Ixtaltepec del estado de Oaxaca únicamente se ha reportado una posible semilla de Pteridosperma sin tener mayores datos de esta estructura a nivel de género y/o especie. Por otro lado, para la Formación Matzitzi (Puebla), los fósiles de plantas son abundantes y presentan un buen estado de preservación registrando hasta el momento un total de 29 géneros y tres afinidades (Flores-Barragan y Velasco-de León, 2021); para el Grupo Patlanoaya (Puebla) Villaseñor-Martínez et al. (1987) identifican cinco géneros de plantas. En el caso de la Formación Olinálá (Guerrero) se han reportado tres géneros, una especie, así como una afinidad (Silva-Pineda et al., 2003). Por último, en la Formación Tuzancoa (Hidalgo) que es motivo de este estudio, los trabajos han sido intermitentes y en la mayoría de los casos se trata de material escaso y mal preservado (Silva-Pineda, 1987; Hernández-Castillo et al., 2014; Ortiz-Martínez y Velasco-de León, 2019). Como se puede observar, hasta el momento las unidades con mayor diversidad de flora fósil son las pertenecientes a las formaciones Matzitzi y Tuzancoa, esto debido en parte a la extensión de sus afloramientos y a sus ambientes de depósito que favorecieron un abundante registro de plantas (Weber, 1997; Rosales-Lagarde, 2005; Centeno-García et al., 2009); sin embargo, el descubrimiento de nuevas localidades en la For-

mación Tuzancoa hace necesaria una descripción del nuevo material.

La Formación Tuzancoa fue descrita anteriormente como perteneciente a la Formación Guacamaya (Carrillo-Bravo, 1965), para posteriormente ser propuesta como una unidad independiente (Rosales-Lagarde et al., 2005). Esta formación se describe como una secuencia siliciclástica con brechas andesíticas intercaladas con arenisca y lutita de origen volcánico, caracterizada por su registro fósil de bivalvos, crinoideos y foraminíferos. Todos estos datos indican un ambiente de depósito marino somero y transicional (Carrillo-Bravo, 1965; Rosales-Lagarde et al., 2005; Sour-Tovar et al., 2005; Quiroz-Barroso et al., 2012; Buitrón-Sánchez et al., 2017; Gutiérrez-Alejandre, 2018). Desde el punto de vista paleobotánico se tienen como antecedentes algunos trabajos taxonómicos (Silva-Pineda, 1963; 1987; Hernández-Castillo et al., 2014; Ortiz-Martínez y Velasco-de León, 2019; Velasco-de León et al., 2020). La sección tipo de esta formación aflora en las cercanías del poblado Otlamalacatla, Hidalgo (Rosales-Lagarde et al., 2005). En esta área y en la zona que comprende los poblados Calnali-Tlahuelompa se han realizado diversos estudios taxonómicos, cronológicos y biogeográficos sobre la fauna marina (Sour-Tovar et al., 2005; Quiroz-Barroso et al., 2012; Buitrón-Sánchez et al., 2017; Gutiérrez-Alejandre, 2018). El alcance estratigráfico de las especies de bivalvos, braquiópodos, gasterópodos y trilobites descritas para esta unidad han permitido asignar una edad de Pérmico temprano (Cisuraliense) y proponer una afinidad de esta fauna con la provincia Grandian de Norteamérica (Quiroz-Barroso et al., 2012).

El primer estudio paleobotánico para esta formación se remonta a 1963 (Silva-Pineda, 1963); estudios posteriores dieron cuenta de que este análisis taxonómico comprendía material de distintas localidades que difícilmente pertenecen únicamente a la Formación Tuzancoa. Los resultados de este primer trabajo fueron reevaluados por Silva-Pineda (1987), en el que se registraron cinco géneros y una afinidad cf. *Ganagamopteris* McCoy; *Neuropteris* Brongniart (Sternberg); *Odontopteris* Brongniart; *Pecopteris* Brongniart; *Taeniopteris* Brongniart y *Walchia* Sternberg pertenecientes a una localidad cercana al poblado de Calnali, Hidalgo (Calnali 1). Posteriormente Weber (1997) incrementa los reportes para la Formación Tuzancoa con los registros de *Sigillaria* Brongniart y *Cyperites* Lindley y Hutton pertenecientes a una nueva localidad cercana al poblado de San Mateo, Hidalgo (San Mateo 1) y propuso cierta similitud con la flora de la Formación Matzitzi.

A inicios de este siglo en la localidad Calnali 1 se describió un nuevo género y especie de conífera, *Calnalia hidalguensis* Hernández-Castillo, Silva-Pineda y Cevallos-Ferriz (Hernández-Castillo et al., 2014), y por su posición con respecto a estratos portadores de invertebrados se le asignó a esta especie una edad de Pérmico temprano. Posteriormente se reportaron dos nuevas localidades; la primera de ellas, denominada Calnali 2, aflora en los alrededores del poblado del mismo nombre y la segunda llamada La Virgen cercana al poblado de Jalapa, Hidalgo (Figura 1). En la primera de ellas se describen semillas de los géneros *Cordaicarpus* Geinitz y *Cornucarpus* Arber (Ortiz-Martínez y Velasco-de León, 2019), mientras que en la segunda se dan a conocer datos preliminares de la paleoflora, describiendo un total de nueve géneros, una afinidad, un fósilitaxón, además de una especie (Velasco-de León et al., 2020). Sin embargo, en estas nuevas localidades la ausencia de estudios taxonómicos de invertebrados hace difícil estimar la edad de las rocas, por lo que un primer acercamiento para subsanar esta problemática se basa en el análisis del alcance estratigráfico de algunos taxones de plantas.

Por lo mencionado previamente, el objetivo de este trabajo es actualizar el listado florístico de la Formación Tuzancoa, correspondiente a tres localidades. Además, se analizan las implicaciones cronoestratigráficas y paleobiogeográficas de la flora estudiada y su correlación con la paleoflora de otras unidades del Paleozoico superior de México.

ZONA DE ESTUDIO

El material aquí revisado pertenece a tres localidades de la Formación Tuzancoa que se ubican en el sector centro-sur del anticlinorio de Huayacocotla en los estados de Hidalgo y Veracruz. La primera localidad corresponde a Calnali 2 y se ubica aproximadamente 3 km al oeste de la ciudad del mismo nombre (20°53'36.3"N 98°36'34.4"W). La segunda localidad nombrada La Virgen se ubica 1 km al oeste del poblado de Jalapa a 13.9 km al noroeste de Zacualtipán (20°40'35"N, 98°31'34.6"W). Cabe mencionar que estas dos localidades se encuentran en el estado de Hidalgo. Por último, se da a conocer la nueva localidad nombrada San Mateo 2 localizada a 1 kilómetro al norte del poblado del mismo nombre, perteneciente al estado de Veracruz (20°40'35"N, 98°32'3.2"W) (Figura 1).

MATERIAL Y MÉTODO

Se realizaron tres campañas de campo en las localidades Calnali 2 (Ca2); La Virgen (LV) y San Mateo 2 (SM2) pertenecientes a la Formación Tuzancoa donde se recolectaron en total 402 ejemplares; los fósiles corresponden a impresiones en lutita y arenisca de grano fino a mediano. Se levantaron cuatro secciones estratigráficas para ubicar los estratos portadores de plantas. Con una vara de Jacob se midieron los espesores de los estratos a la vez que se puso especial atención a los cambios litológicos y granulométricos, así como a estructuras sedimentarias primarias. El material fósil colectado esta resguardado en la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores de Zaragoza (CFZ-Tz). Con la finalidad de obtener mayor precisión en la medición de los caracteres morfológicos empleados en la

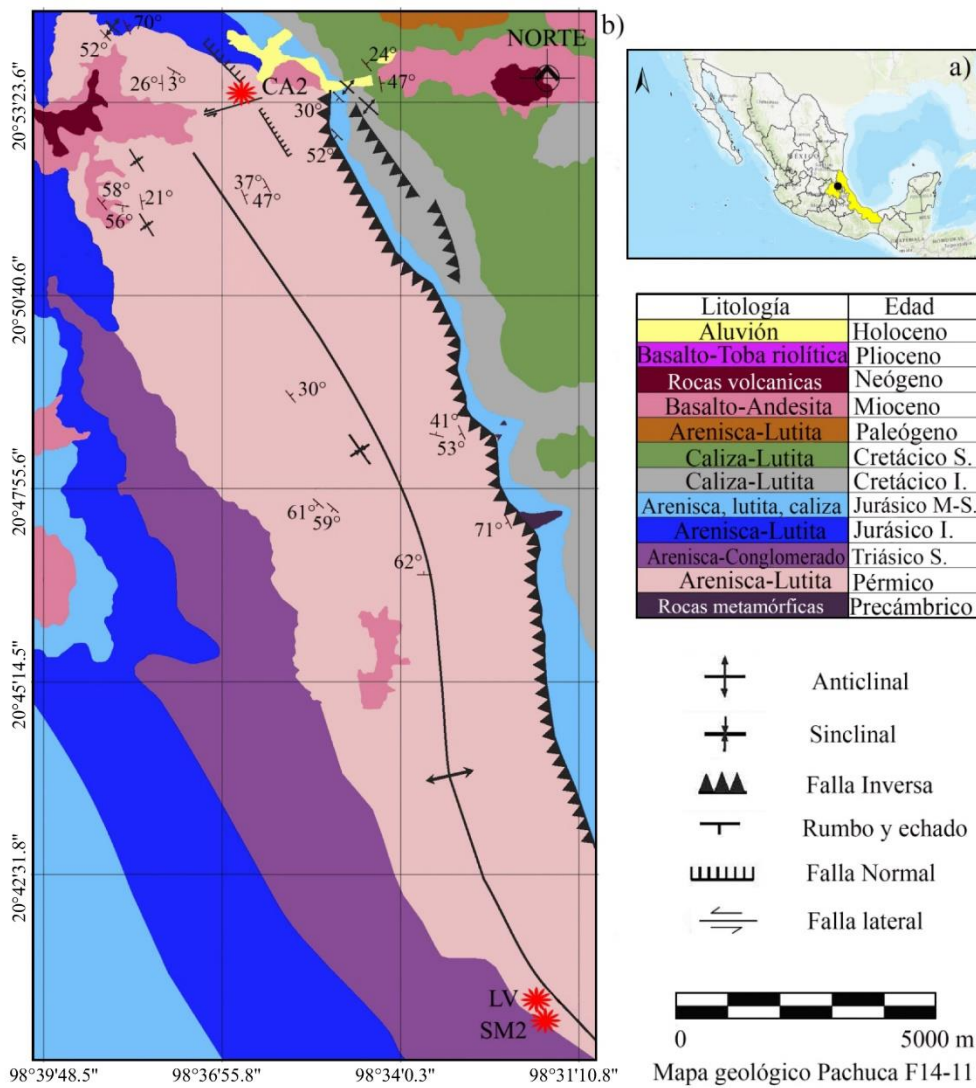


Figura 1. Mapa de ubicación de las zonas de estudio. a) Mapa de la República Mexicana mostrando en amarillo los estados de Hidalgo y Veracruz donde se ubican las zonas de estudio representadas con el punto negro. b) Mapa geológico donde se ubican las tres localidades estudiadas en este trabajo, CA2: Calnali 2; LV: La Virgen; SM2: San Mateo 2. Simbología: I) Inferior. M) Medio y S) Superior. Tomado y modificado de Velasco-de León *et al.* (2020).

identificación se usó el programa Image J. La asignación taxonómica del material aquí analizado se basó en trabajos que emplearon caracteres morfológicos de las láminas o figurados en Remy y Remy (1975), Artabe (1985) y van Konijnenburg-van Cittert et al. (2017).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Litología

En la localidad CA2 se midió una sección estratigráfica de 123.4 m. En los primeros 21 metros aflora una secuencia donde se intercalan lodolita y limolita; en esta zona se ubican estratos portadores de plantas e invertebrados. Los suprayacen una serie de estratos de 31 metros de arenisca de grano fino-mediano con laminación paralela. Los siguientes 23 m corresponden a una secuencia alterna de arcilla y limolita, en

el metro 111 es donde se ubica la última zona de recolecta de esta localidad (Figura 2). A lo largo de esta columna se observan cambios en la energía de transporte de los sedimentos que se manifiestan mediante cambios granulométricos que se pueden observar y algunas estructuras sedimentarias como es la laminación cruzada.

Para esta área de estudio existen trabajos geológicos que infieren un ambiente de depósito relacionado con ascenso y descenso del nivel del mar, que generaron transgresiones y regresiones marinas en las llanuras costeras del continente (Gutiérrez-Alejandre, 2018; Velasco de León et al., 2020).

Con respecto a la localidad LV (Figura 3a-3b) se observa una secuencia de rocas de casi tres metros de espesor, a lo largo de la cual se ubican diferentes zonas con material fósil. En la base se observa una alternancia de lutita, limolita y arenisca de grano fino en estratos de 20 cm de espesor con laminación paralela; arriba de esta arenisca laminada se ubica un paquete de estratos delgados de arenisca de

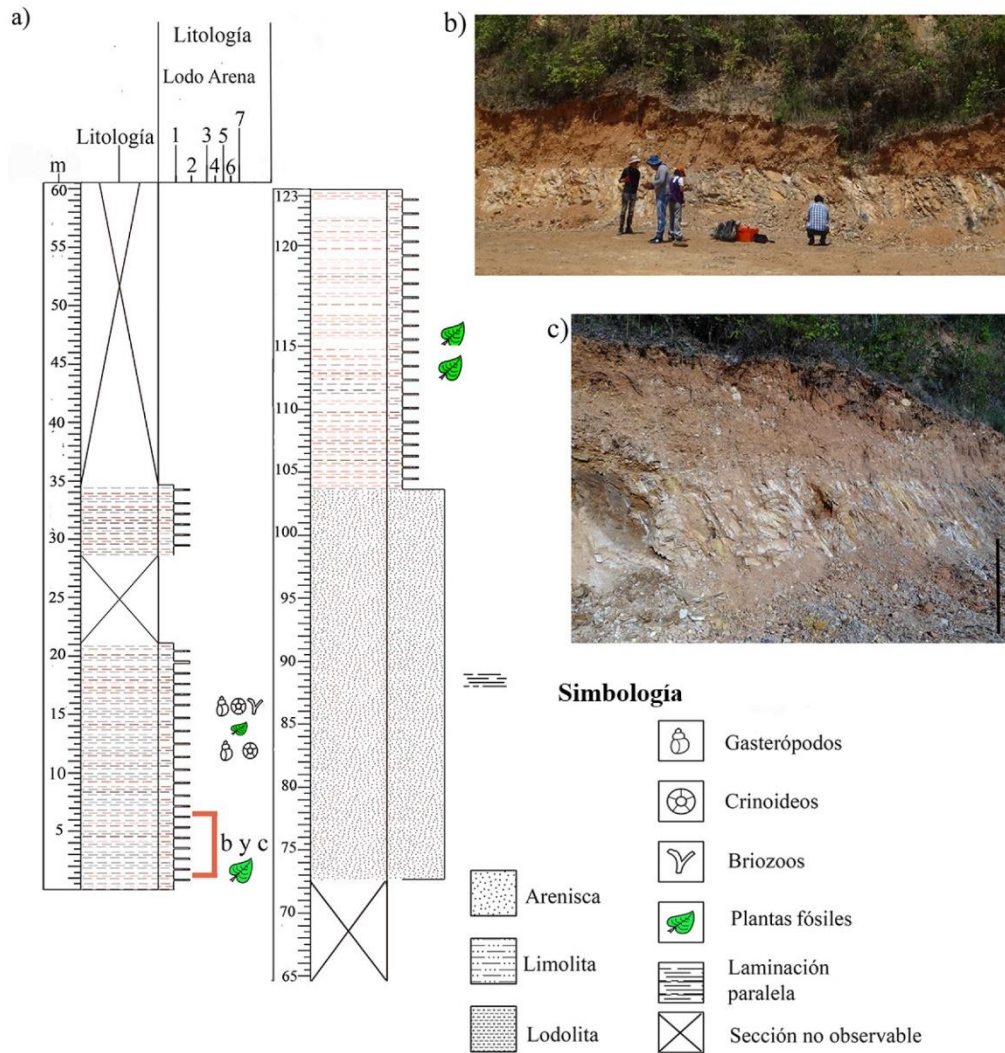


Figura 2. Sección estratigráfica de Calnali 2, Formación Tuzancoa. a) sección estratigráfica. b y c) Fotos de la zona de recolecta del material fósil, donde se observan la secuencia alterna de lodolita y limolita. Simbología: 1) Arcilla. 2) Limo. 3) Muy Fino. 4) Fino. 5) Mediano. 6) Grueso y 7) Muy Grueso. Escala 1 metro.

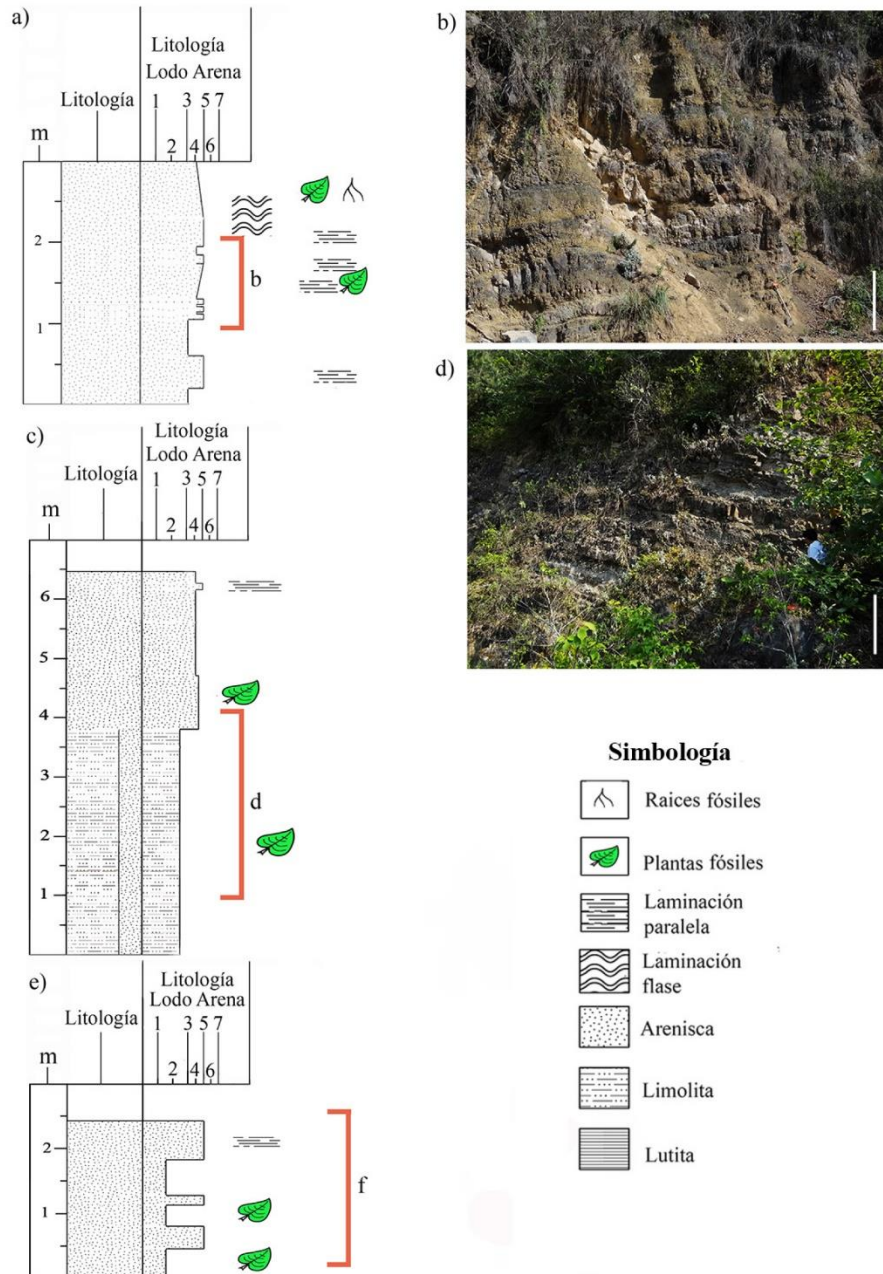


Figura 3. Secciones estratigráficas de las localidades La Virgen y San Mateo 2. a) Localidad La Virgen. b) Foto del afloramiento donde se observa en la base una alternancia de lutita, limolita y arenisca y en la parte media y superior los estratos de arenisca. c) Localidad San Mateo 2, sección 1. d) Foto de los estratos portadores de plantas y la secuencia de limolita-arenisca. e) Localidad San Mateo 2, sección 2. Simbología: 1) Arcilla. 2) Limo. 3) Muy Fino. 4) Fino. 5) Mediano. 6) Grueso y 7) Muy Grueso. Escala 1 metro.

grano mediano con un espesor de 40 cm. Lo suprayace un paquete de rocas de 1 m de espesor, que en su base tiene capas onduladas de 3 a 7 cm de espesor con una gradación inversa de arenisca de grano fino-mediano. Posteriormente se ubica una arenisca de grano fino a mediano con laminación paralela. La cima de la sección estratigráfica mide unos 60 cm de espesor con arenisca muy fina-fina, con abundante flora fósil y con presencia de laminación tipo flaser (Figura

3b). Para esta localidad se ha propuesto un ambiente de depósito meramente continental a partir de las estructuras sedimentarias y su contenido fósil que es claramente autóctono (Velasco-de León *et al.*, 2020).

Por último, en la localidad SM2 (Figura 3c-3f), se midieron dos secciones estratigráficas debido a que una falla no permite observar la secuencia sedimentaria completa. La sección 1, tiene un espesor 6.50

m, con una granulometría que puede ir de limo-arena de grano muy fino a arenisca de grano muy fino-mediano con presencia de laminación paralela tenue; la zona de recolecta se ubica entre los metros tres y cuatro de la sección estratigráfica (Figura 3d). La sección número 2 (Figura 3e-3f), tiene un espesor de apenas 2.50 m; en ésta se observa una intercalación de limolita con estratos más delgados de arenisca de grano fino, y en la cima de la sección se observa laminación paralela; se ubicaron dos zonas de recolecta, pero dicho material es completamente distinto al recolectado en la sección número 1. A partir de las intercalaciones de limo con arena, así como la laminación interna de ambas secciones se pueden asignar como parte de la facies Fl que se interpretan como canales abandonados o depósitos de inundación menguantes (Miall, 2006).

Paleoflora

En la localidad Ca2 se identificaron un total de 132 ejemplares que fueron ubicados en seis órdenes, 11 géneros y seis especies, siendo *Calnalia* Hernández-Castillo, Silva-Pineda y Cevallos Ferriz y *Asterotheca* (Figura 4c) los géneros más abundantes. En la localidad LV se identificaron 194 ejemplares asignados a 4 órdenes, 10 géneros y seis especies; en esta área destaca la presencia de *Asolanus* Wood (Figura 4a) *Comia* Zalesky (Figura 4b), *Mariopteris* Zeiller, y *Taeniopteris*. Por último, en la localidad SM2 se identificaron 76 fósiles que se corresponde a 4 órdenes 13 géneros y siete especies; *Calamites* Suckow y *Taeniopteris* son los géneros más abundantes (Tabla 1).

A continuación, se describen los nuevos registros para estas localidades.

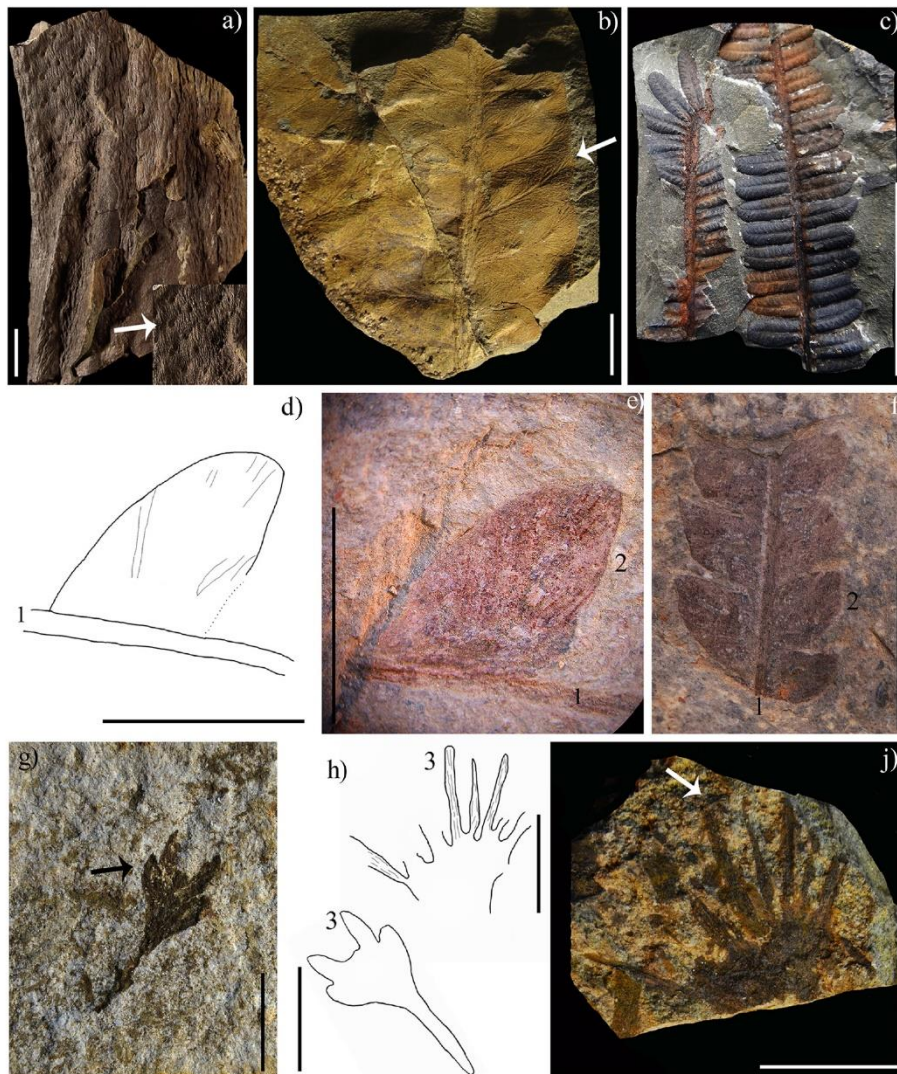


Figura 4. Macroflora del Paleozoico superior de México, Formación Tuzancoa. a) Corteza de *Asolanus*; la flecha indica la zona de inserción de las hojas. b) Hoja de *Comia*, la flecha indica la venación característica de este género. c) Pinna del género *Asterotheca*. e) Pinnula de la especie *Odontopteris* cf. *O. brardii*. d) Dibujo de la imagen e, donde se observa la venación típica de este género. f) Pinna incompleta de *Odontopteris* cf. *O. brardii*. g) Estructura reproductora de la familia Majonicaceae. h) Dibujos donde se observa el número variable de brácteas presentes en la familia Majonicaceae. j) Estructura femenina, donde la flecha indica la longitud de las brácteas. Simbología: 1) Raquis. 2) Margen. 3) Brácteas. Escala 1 cm.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden: Voltziales Stewart et Rothwell, 1993

Familia: Majonicaceae Clement-Westerhof 1987 (Figura 4g-4j)

Ejemplares. CFZ Tuz-51, 63, 86, 122.

Órgano. Estructura reproductora femenina.

Ocurrencia. Localidad Calnali 2 (Hidalgo).

Descripción. Brote enano, el más grande con 1 cm de largo por 1.3 cm de ancho, aplanados y simétricos bilateralmente, con un máximo de ocho brácteas fusionadas en su base; cada bráctea mide 0.8 cm de largo por 0.1 cm de ancho, estriadas longitudinalmente que terminan en un ápice agudo, brácteas sin presentar conexión con esporofilos.

Observaciones. Dentro del orden de las Voltziales se encuentra la familia Majonicaceae que incluye estructuras reproductoras femeninas, agrupadas en un brote enano formado por escamas estériles individuales más o menos libres en número variable y escamas ovulíferas (esporofilos) (Forte *et al.*, 2017). Sin embargo, en este caso

al no poder observar escamas fértiles y por consiguiente las áreas de unión de los óvulos, así como su arreglo con respecto a las escamas estériles, se hace imposible la identificación en un rango taxonómico inferior por lo cual únicamente se asigna a nivel de familia. Este es un elemento típico del Paleozoico superior de Euroamérica, sobre todo en su parte ecuatorial (Looy, 2007).

Orden Peltaspermales Taylor, 1981

Género *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg, 1825

Odontopteris cf. *brardii* Brongniart, 1822 (Figura 4d-4f)

Ejemplares. CFZ Tuz-55, 59, 97, 309, 315, 326, 364, 376, 398, 403, 404.

Órgano. Pinna incompleta.

Ocurrencia. Localidad Calnali 2 (Hidalgo), La Virgen (Hidalgo) y San Mateo 2 (Veracruz).

Descripción. Pinna incompleta, la más completa con 2.2 cm de largo por 1.9 cm de ancho; pinnulas de 0.7 cm de largo por 0.5 cm de ancho, con un arreglo de opuestas a sub-opuestas, triangulares, ligeramente

Tabla 1. Tabla de diversidad, abundancia, rangos de edad y de distribución de los especímenes reportados para la Formación Tuzancoa. En la columna de distribución las letras corresponden a: A) reino de Angara. C) reino de Cathaysian E) reino de Euroamérica y G) reino de Gondwana. El porcentaje de diversidad se obtuvo a partir del número de ejemplares asignados a un taxon determinado entre el total de ejemplares.

Orden/Familia	Género	Especie	Localidad			Rango estratigráfico mínimo	Rango estratigráfico máximo	Distribución	Porcentaje de diversidad (%)
			Calnali 2	La Virgen	San Mateo 2				
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>Calamites approximatus</i> Schlotheim	*		*	Pensilvánico	Pensilvánico	E	1.4
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>Calamites cistiformis</i> Stur		*	*	Misisípico	Pensilvánico	E	2.2
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>Calamites varians</i> Sternberg		*	*	Pensilvánico	Pensilvánico	E	4.4
Glossopteridales	<i>Gangamopteris</i>	<i>Gangamopteris</i> sp.	*			Pérmico temprano	Pérmico tardío	G	0.7
<i>Insertae sedis</i>	<i>Cordaicarpus</i>	<i>Cordaicarpus</i> sp.	*		*	Misisípico	Triásico tardío	A-C-E-G	3.2
<i>Insertae sedis</i>	<i>Cornucarpus</i>	<i>Cornucarpus</i> sp.	*			Pensilvánico	Pérmico temprano	A-C-E-G	0.2
<i>Insertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris</i> cf. <i>magnifolia</i> Rogers		*		Triásico medio	Triásico tardío	G-E	1.9
<i>Insertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris feddeni</i>		*		Pérmico temprano	Pérmico temprano	G	2.2
<i>Insertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris multinervia</i> Weiss	*	*	*	Pensilvánico	Triásico	E	12.6
<i>Insertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris tenuis</i>	*			Pensilvánico	Pensilvánico	E	0.2
Lepidodendrales	<i>Asolanus</i>	<i>Asolanus</i> sp.		*		Pensilvánico	Pérmico temprano	E	0.4
Lepidodendrales	<i>Cyperites</i>	<i>Cyperites bicarinatus</i> Lindley et Hutton	*	*	*	Misisípico	Pensilvánico	E	2.9
Lepidodendrales	<i>Knorria</i>	<i>Knorria</i> sp.		*	*	Misisípico	Pérmico medio	A-E	0.7
Lepidodendrales	<i>Sigillaria</i>	<i>Sigillaria brardii</i> Brongniart			*	Pensilvánico	Pérmico temprano	C-E	1.9
Lepidodendrales	<i>Stigmara</i>	<i>Stigmara</i> sp.		*	*	Misisípico	Pérmico tardío	C-E	0.9
Lepidodendrales	<i>Syringodendron</i>	<i>Syringodendron</i> sp.			*	Pensilvánico	Pérmico tardío	C-E	0.2
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca cyathea</i>	*	*	*	Pensilvánico	Pensilvánico	E	10.4
Marattiales	<i>Diplazites</i>	<i>Diplazites</i> sp.		*	*	Misisípico	Pérmico tardío	E-C	1.9
Mariopteridaceae	<i>Mariopteris</i>	<i>Mariopteris</i> sp.		*	*	Pensilvánico	Pérmico temprano	C-E	24.3
Peltaspermales	cf. <i>Macroneuropteris</i> Cleal, Shute et Zodrow		*		*	Pensilvánico	Pensilvánico	E	4.4
Peltaspermales	<i>Comia</i>	<i>Comia</i> sp.	*	*	*	Pérmico temprano	Pérmico tardío	A-C-E	6.9
Peltaspermales	cf. <i>Linopteris</i> Presl emend. Gothan			*		Pensilvánico	Pensilvánico	E	0.2
Peltaspermales	<i>Neuropteris</i>	<i>Neuropteris</i> sp.	*			Pensilvánico	Triásico temprano	A-C-E	0.9
Peltaspermales	<i>Odontopteris</i>	<i>odontopteris</i> cf. <i>brardii</i>	*		*	Pensilvánico	Pensilvánico	E	2.7
Voltziales	<i>Calnalia</i>	<i>Calnalia hidalgensis</i>	*			Pérmico temprano	Pérmico temprano	E	9.7
Majonicaceae			*			Pérmico temprano	Pérmico tardío	E	0.9

falcadas, unidas por toda su base al raquis, muy cercanas entre sí, sin fusionarse, de margen entero con ápice obtuso; las pinnulas no presentan vena media y se observa una densidad de venación en el margen de 25 venas por centímetro, divididas dicotómicamente.

Observaciones. *Odontopteris* es un género creado para agrupar pinnulas que están totalmente adheridas al eje y carecen de una vena media, en su lugar están vascularizadas por varias venas que se insertan desde la base y se pueden bifurcar a intervalos irregulares en su curso hacia el margen (Knight, 1983). Debido a la forma general de las pinnulas, así como su tamaño y venación tiene similitud a la especie *O. brardii*, sin embargo, debido a que se carece de ejemplares más completos no se puede asegurar dicha asignación, por tal motivo se maneja únicamente como afinidad. Esta especie está ampliamente distribuida en Euroamérica durante todo el Carbonífero (Cleal y Shute 1991).

Orden *Incertae sedis*
 Familia *Mariopteridaceae* Nemejc 1968
 Género *Mariopteris* Zeiller 1879
Mariopteris sp. (Figura 5a-5d)

Ejemplares. CFZ Tuz-8, 13, 17, 25, 32 (1) (2), 36, 37, 113, 142, 144, 151, 158, 163, 170, 172, 174 (1) (2), 177, 180, 182, 183, 185, 190-196, 198-207, 209, 210, 213-218, 220, 221, 223-225, 228-230, 232, 235, 237, 240, 241, 242-247, 249-252, 259, 260, 267, 272, 276, 278, 279, 282, 285, 289, 292, 296-300, 302, 304, 305, 390, 411-414 y 416-418.

Órgano. Frondas completas.

Ocurrencia. Localidad La Virgen (Hidalgo) y San Mateo 2 (Veracruz).

Descripción. Fronda incompleta, estéril, probablemente bipinnada-tripinnada, raquis primario de 0.7 cm de ancho recorrido longitudinalmente por varias estrías, pinnas primarias incompletas

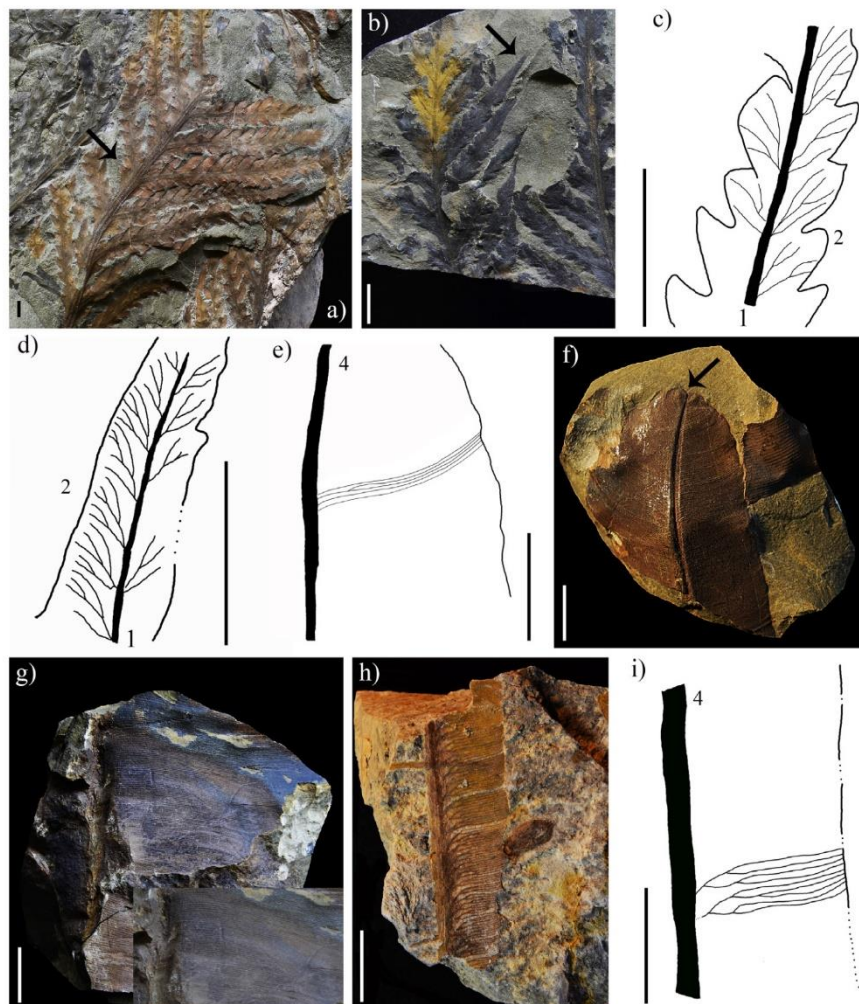


Figura 5. a) Fronda de *Mariopteris* la flecha indica una pinnula decurrente. b) Acercamiento de una pinnula de *Mariopteris* la flecha indica su ápice imparipinnado. c) Dibujo de una pinnula de *Mariopteris* aun sin fusionar. d) Dibujo de una pinnula de *Mariopteris* fusionada. e) Dibujo que muestra el margen y la venación de *Taeniopteris feddeni*. f) Hoja de *Taeniopteris feddeni*, donde se observa la forma de su ápice. g) Hoja incompleta de *Taeniopteris feddeni* de gran tamaño, además de un acercamiento a la venación. h) Foto de una hoja incompleta de *Taeniopteris tenuis*. i) Dibujo que muestra el margen y la venación de *Taeniopteris tenuis*. Simbología: 1) Raquis. 2) Margen. 4) Vena media. Escala 1 cm.

de al menos 7 cm de largo por 6.5 cm de ancho, las pinnas se insertan en un ángulo de 40°–60° con respecto al raquis, generalmente opuestas. Raquis secundario estriado longitudinalmente de 0.2 cm de oinsertan en un ángulo variable con respecto al raquis, generalmente opuestas.

Pínnulas triangulares, unidas al raquis por toda su base, presentan ápice de agudo a obtuso, pínnulas grandes de 0.5 cm de largo por 0.2 cm de ancho o más pequeñas de 0.3 cm de largo por 0.2 cm de ancho, muy juntas entre sí, fusionadas parcial o totalmente; presencia de pínnulas asimétricas en la base de las pinnas. Vena media oblicua, que no recorre más de la mitad de la pínnula, en algunos casos se presenta una segunda vena que se inserta directamente del raquis, una en la parte central de la pínnula (vena media) y otra en la parte basiscópica de la misma, la vena media se dicotomiza de 2 a 4 veces, mientras que la basiscópica únicamente se divide de 1 a 2 veces; aunque el número de divisiones varía dependiendo del tamaño y grado de fusión de las pínnulas.

Observaciones. Anteriormente algunos de estos ejemplares habían sido asignados al género *Lobatopteris* Wagner; sin embargo, este género se utiliza para ubicar helechos tri-quintupinnados, con una venación muy característica, debido a que cada vena secundaria se divide una vez, bifurcándose posteriormente la vena superior; formando una venación trifida. A continuación, se divide asimismo la vena intermedia originándose así, venación cuadrífida (Wagner, 1959). Este arreglo en la venación no es observable en los ejemplares aquí analizados, por lo que se descarta la presencia de este género para la Formación Tuzancoa.

La familia Mariopteridaceae se distribuyó ampliamente durante el Pensilvánico-Pérmico inferior de Euroamérica (Taylor *et al.*, 2009) se distingue por la presencia de pínnulas asimétricas en la base de las pinnas en su porción basiscópica; además de ganchos trepadores especializados que generalmente se desarrollan a partir de prolongaciones apicales (Gastaldo y Boersma, 1983). Esta familia se puede dividir principalmente en tres géneros, *Karinopteris* Boersma (Namuriano-Westfaliano), *Mariopteris* (Namuriano-Westfaliano) y *Pseudomariopteris* Danze y Corsin (Stephaniano-Cisuraliano) (Taylor *et al.*, 2009).

En general los tres géneros se diferencian en la segmentación de las frondas, cuatridartitas en *Mariopteris* y bipartitas en *Karinopteris* y *Pseudomariopteris*. Sin embargo, aunque se tiene gran número de ejemplares en la Formación Tuzancoa, ninguno de ellos permite observar el arreglo de segmentación de la fronda. Con respecto a las pinnas en la mayoría de las especies de *Karinopteris* y *Mariopteris*, la porción proximal de la hoja es tripinnada y la porción distal bipinnada, mientras que en *Pseudomariopteris* toda la fronda es bipinnada (Taylor *et al.*, 2009). En los ejemplares aquí analizados se observa en algunos casos como la fronda pasa de tripinnada a bipinnada, debido a la completa fusión de las pínnulas, por lo cual se descarta que pertenezca al género *Pseudomariopteris*.

Por otro lado, *Karinopteris* se caracteriza por presentar pínnulas esfenopteroides, constreñidas en la base, que si bien presentan una variable forma de lobulación esta nunca es redonda. Mientras que en *Mariopteris* se presentan pínnulas libres, parcial o completamente fusionadas que se insertan por toda su base; la forma de las pínnulas es ancha o estrechamente triangular a ovada, con ápices redondeados a agudos.

Los márgenes de las pínnulas pueden ser enteros, dentados o lobulados. La venación se compone de una vena media decurrente que se extiende hasta al menos la mitad de la longitud de la pínnula, las venas secundarias se bifurcan al menos una vez (Gastaldo y Boersma, 1983). Dicho lo anterior, los ejemplares de Hidalgo y Veracruz son asignables a al género *Mariopteris*, sin embargo, se necesitan ejemplares mejor conservados que permita observar las segmentaciones de las frondas, así como los ganchos trepadores de las pinnas, para confirmar la asignación a este género.

Orden *Incertae sedis*

Género *Taeniopteris* Brogniart 1828

Taeniopteris feddeni Zeiller 1882 (Figura 5e–5g)

Ejemplares. CFZ Tuz-155, 156, 157, 159, 175, 176, 239 (1) (2), 258.

Órgano. Hoja incompleta.

Ocurrencia. Localidad La Virgen (Hidalgo).

Descripción. Hoja entera, incompleta, con un largo máximo conservado de 8.3 cm y 8.2 cm de ancho, de margen entero, ápice en forma de U, con un fuerte raquis estriado de 0.3 cm. Las venas son perpendiculares al raquis en un ángulo cercano a 90°, presentan pocas dicotomías de manera irregular a lo largo de toda la hoja, teniendo una densidad de venación de 20 a 22 venas por centímetro.

Observaciones. En el registro fósil las hojas enteras, recorridas por un raquis, que carecen de caracteres cuticulares y reproductores se ubican generalmente en el fósilitaxón *Taeniopteris* (van Konijnenburg-van Cittert *et al.*, 2017). Las observaciones indican similitud con la especie *Taeniopteris feddeni* que se caracteriza por presentar una lámina muy ancha, así como por el arreglo y densidad de venación de 20 a 22 por cm. Una especie similar a esta es *T. abnormis* Remy y Remy ya que presenta un tamaño y arreglo de las venas muy similar, sin embargo, se diferencia por una densidad mayor por centímetro en esta última (Remy y Remy, 1975); por lo cual, los ejemplares de Hidalgo se asignan a la especie *T. feddeni*. Este taxón se ha descrito para el Pérmico de la India (Bose *et al.*, 1990).

Taeniopteris tenuis Doubling y Vetter, 1959 (Figura 5h–5i)

Ejemplares. CFZ Tuz-320

Órgano. Hoja incompleta

Ocurrencia. Localidad Calnali (Hidalgo)

Descripción. Hoja entera, incompleta, con un largo máximo conservado de 3.5 cm y un ancho estimado de 3 cm, sin presencia de base y ápice, de margen entero; presenta un raquis estriado de 0.15 cm. Las venas se insertan en un ángulo de 80–90°, dicha venación presenta de dos a tres dicotomías muy cerca del raquis para posteriormente recorrer la lámina de manera paralela; la hoja presenta una densidad de venación de 28 a 30 venas por centímetro.

Observaciones. El ejemplar de Hidalgo presenta una hoja ligeramente más ancha a lo descrito en la literatura, todas las demás características concuerdan con la especie *T. tenuis*, por lo cual se asigna el único ejemplar a dicha especie. Otro taxón muy similar a esta especie corresponde a *T. carnoti* Renault y Zeiller, pero se diferencia por presentar dicotomías en la base y parte media de la hoja. *T. tenuis* se ha descrito para el Carbonífero superior de Europa (Doubling y Vetter, 1959).

ANÁLISIS TAXONÓMICO DE LA PALEOFLORA DE LA FORMACIÓN TUZANCOA

Para la Formación Tuzancoa existen hasta el momento cinco trabajos paleobotánicos; el primero de ellos con material que probablemente pertenece a dos unidades distintas: formaciones Huizachal y Guacamaya, actualmente se sabe que esta última unidad aflora únicamente en el Estado de Tamaulipas (Silva-Pineda, 1963; Rosales-Lagarde *et al.*, 2005); posteriormente, el listado se restringe a la Formación Tuzancoa (Silva-Pineda, 1987). Este último trabajo junto con el de Hernández-Castillo *et al.* (2014) se centran en el estudio de localidad Calnali 1 no encontrada por los autores de este trabajo, quienes consideran que la localidad nombrada Canali 2 es correlacionable a ésta, debido a la litología y a los grupos taxonómicos dominantes de ambas. En la localidad Calnali 2, Ortiz-Martínez y

Velasco-de León, (2019) identifican dos géneros de semillas descritas para el Carbonífero. En total, los trabajos realizados suman siete géneros y una afinidad para estas dos localidades. En esta investigación se aumenta en casi un 50 % el listado florístico, documentando una nueva familia, cuatro géneros, y una afinidad genérica, así como seis especies (Tabla 1). Por último, a partir de parámetros como la abundancia de los taxones, tamaño de los órganos (hojas, tallos y estructuras reproductoras) y grado de fragmentación (Greenwood, 1991), se infiere que el material de esta localidad es alóctono.

Por otra parte, Velasco-de León et al. (2020) describen la nueva localidad llamada La Virgen que se caracteriza por poseer paleoflora con un alto grado de preservación (presencia de cutícula), que junto con la abundancia y el tamaño de las hojas, frondas y cortezas encontrados se puede interpretar como una flora autóctona (Greenwood, 1991; Gastaldo, 1988). El listado original reportado para esta localidad (La Virgen) se corrige en este trabajo. Previamente se discutieron los caracteres que permiten identificar al género *Mariopteris* anteriormente descrito como *Lobatopteris*. Algo similar sucede con las ramas asignadas anteriormente a *Calnalia* ya que en ningún caso es posible observar hojas escuamiformes rodeando el tallo que permiten una posible determinación (Hernández-Castillo et al., 2014), por lo que se tratan únicamente de raicillas indeterminadas.

Con respecto a la localidad San Mateo 1, ésta fue estudiada por Weber (1997) quien menciona la presencia de dos géneros (*Cyperites* y *Sigillaria*). Nuevamente esta localidad es similar a San Mateo 2, debido a la coincidencia de los grupos taxonómicos, por lo cual se consideran correlacionables. Por último, a partir de los parámetros de Gastaldo, (1988) y Greenwood (1991) se considera al material autóctono.

En total, en la Formación Tuzancoa se identificaron seis ordenes, 18 géneros y 10 especies; todos estos taxones son típicos de finales del Paleozoico y adaptados a un clima generalmente húmedo con periodos de estrés hídrico (Thomas, 1978; Phillips y DiMichele, 1992; DiMichele et al., 2006; Looy, 2007; Taylor et al., 2009; DiMichele et al., 2010; Wilson et al., 2017). Sin embargo, las localidades La Virgen y San Mateo 2 que tienen material autóctono presentan mayor similitud, ya que comparten casi el 40 % de los taxa (Tabla 1). A diferencia de Calnali 2 con la que únicamente comparten el 15 % de su flora. Se propone que la diferencia entre estas floras se debe a un sesgo tafonómico más que a las condiciones ambientales en las que se desarrollaron y se consideran una misma flora.

BIOESTRATIGRAFÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA DE LA FORMACIÓN TUZANCOA

Como se observa en la Tabla 1, los géneros y especies descritos para la Formación Tuzancoa son característicos del Paleozoico superior. Al observar los rangos de distribución de los distintos géneros (dejando por el momento afuera las afinidades genéricas o superiores) se observa que el mayor rango de coincidencia se da hacia el Pensilvánico ya que 19 de los 23 fosilitaxones se distribuyen durante este periodo. Sin embargo, es importante señalar que la diversidad tanto de Equisetales y Lepidodendrales (8 % y 7 % respectivamente) no es acorde a una flora típica de este periodo como se observa en otras localidades de Norteamérica (Thomas, 1978; Phillips y DiMichele, 1992; Wilson et al., 2017). En su lugar destacan taxones de una edad más joven (Pérmico) por ejemplo *Calnalia*, *Comia* y *Gangamopteris*, en el caso de *Calnalia* con una abundancia del 30 %. El segundo mayor rango de coincidencia se da hacia el Pérmico temprano (15 de 23 taxones); aunado a esto, los porcentajes de coincidencia que se muestran en la Tabla 1 permiten proponer una edad de Pensilvánico-Pérmico temprano para los estratos portadores de plantas de la Formación Tuzancoa.

Por último, esta propuesta de edad es acorde con los registros de invertebrados como lo indican *Babylonites* sp. Yochelson, *Strobeus welleri* Knight (gasterópodos) o *Euchondria cooperi* Newell y Boyd y *Acanthopecten coloradoensis* Newberry (Bivalvos) (Rosales-Lagarde et al., 2005; Sour-Tovar et al., 2005; Quiroz-Barroso et al., 2012), que se extienden desde el Pensilvánico superior hasta el Pérmico medio.

Con respecto a la distribución de la paleoflora de la Formación Tuzancoa, se observa que 11 taxones tienen una distribución cosmopolita; de estos, 11 géneros son Euroamericanos y solo en dos casos (*Gangamopteris* sp. y *Taeniopteris feddeni*) corresponden a Gondwana con casi el 3 % de representatividad. Estos datos coinciden nuevamente con los resultados obtenidos a partir del análisis de gasterópodos y bivalvos (Quiroz-Barroso et al., 2012). Propuestas de una biota con afinidad a Euroamérica han sido realizadas por otros autores (Quiroz-Barroso et al., 2000; Navarro-Santillán et al., 2002), quienes han propuesto que durante el Devónico-Pérmico, el microcontinente Oaxaquia colisionó con Laurasia, para posteriormente crearse en el este de México un arco continental que conectaba al norte con el cinturón Ouachita y al sur con la región de Centroamérica y andina que permitió la migración de animales (p. ej. gasterópodos y bivalvos) y plantas (p. ej. *Gangamopteris*) entre distintos reinos, sobre todo entre Euroamérica y Gondwana (Ortega-Gutiérrez et al., 1995; Vachard y Pantoja, 1997; Vachard et al., 2000; Centeno-García, 2005).

Por último, la litología de las distintas zonas de colecta aquí descritas muestran un ambiente transicional (Calnali 2) a completamente continental (La Virgen y San Mateo 2). Hasta el momento se desconoce su relación con las cinco facies marinas propuestas para esta formación. Sin embargo, el estudio aquí realizado demuestra afinidad cronológica y biogeográfica de la flora con la fauna anteriormente descrita para esta formación; y ayuda a delimitar el ambiente de depósito, que correspondería a un ambiente deltaico distal (Rosales-Lagarde et al., 2005).

LA FORMACIÓN TUZANCOA Y SU RELACIÓN CON UNIDADES MEXICANAS DE FINALES DEL PALEOZOICO

Los estudios comparativos de la flora del Paleozoico se restringen a Weber (1997) quien comenta de manera general una posible similitud entre la flora fósil de las formaciones Tuzancoa y Matzitzí basado en los dos géneros descritos para la localidad San Mateo 1. Por lo que, los hallazgos de nuevos registros hacen necesaria una nueva comparación entre la paleoflora del Paleozoico reportada para el territorio mexicano. Para México se tiene el reporte de plantas en un total de ocho unidades; sin embargo, para tres de ellas (formaciones Grupera, Santa Rosa Superior e Ixtaltepec) no existen determinaciones taxonómicas o son de un rango superior a género, que no permiten una comparación. Por lo tanto, el siguiente análisis se centra en cinco unidades: la Formación Paso Hondo en el Estado de Chiapas, la Formación Matzitzí y el Grupo Patlanoaya en el Estado de Puebla, la Formación Olinalá en el Estado de Guerrero y la Formación Tezuncoa en el Estado de Hidalgo.

Como se observa en la Figura 6, la Formación Tuzancoa presenta una edad de Pensilvánico-Cisuraliense a partir del análisis de la macroflora aquí estudiada. En el caso de la Formación Paso Hondo se ha propuesto una edad de Kunguriense a partir de la presencia de fusulinidos, braquiópodos y ammonites (Hernández-García, 1973), esta fauna junto con la presencia de caliza, lutita y arenisca han permitido proponer un ambiente de depósito de laguna somera con aportes constantes de terrígenos (Hernández-García, 1973; Torres-Martínez et al., 2017). En esta formación solo se tiene una posible determinación y corresponde a un helecho del género *Asterotheca*; que también está registrado en las otras cuatro unidades. Sin embargo, en la

Formación Paso Hondo el ambiente de depósito indica que el material vegetal es alóctono. Lo anterior se ve reflejado en la poca abundancia del material continental a diferencia de lo observado en la Formación Tuzancoa. Por lo que, a partir de los datos hasta el momento publicados se considera una similitud baja entre ambas unidades.

Con respecto a la unidad Patlanoaya, este grupo está dominado por arenisca, lutita, conglomerado y caliza que, junto a los restos de plantas, conodontos, fusulinidos y ammonoideos permiten proponer un origen marino litoral. Con respecto al contenido paleoflorístico, hasta el momento se han reportado un total de siete taxones: *Calamites* sp., *Alethopteris* Sternberg, *Neuropteris* cf. *N. schlehami* Stur, *Sigillaria* sp., *Supaia* White, *Pecopteris cyathea* Schlotheim y *Walchia* (Villaseñor-Martínez *et al.*, 1987; Silva-Pineda, 2003); a partir de este listado proponen una edad del Misisípico-Cisuraliense. Como se observa en la Tabla 2, comparte con Tuzancoa el 17 % de los géneros; nuevamente esta baja similitud se debe a la diferencia existente entre los ambientes de depósito de ambas formaciones, que sesga el registro paleobotánico del Grupo Patlanoaya y que no permite conjeturar otras causas para esta disimilitud.

Por otro lado, la Formación Matzitzi tiene un amplio rango estratigráfico, con edades que van del Pensilvánico al Triásico de

acuerdo con estudios actuales (Silva-Pineda, 1970a; Flores-Barragan, 2019; Juárez-Zúñiga *et al.*, 2020 y Villanueva-Amadoz *et al.*, 2020). Es importante mencionar que esta variación cronológica está relacionada con la localidad en la que se ha realizado el estudio. En este trabajo se utiliza el listado paleoflorístico de la localidad denominada Carretera (Flores-Barragan y Velasco-de León, 2021), a la cual a partir de la macroflora y palinomorfos fósiles se le ha asignado una edad de Pensilvánico (Villanueva-Amadoz *et al.*, 2020) y es la única localidad conocida de la formación Matzitzi parcialmente coetánea con la Formación Tuzancoa.

En la localidad Carretera aflora una sección estratigráfica donde se presenta una sucesión grano decreciente de arenisca de grano mediano a fino de más de 20 metros; la cual ha sido interpretada como planicies de inundación (Centeno-García *et al.*, 2009). En la Tabla 2 se listan los 28 géneros presentes en la formaciones Tuzancoa y Matzitzi (localidad Carretera). Se observa que comparten el 46 % de su diversidad con taxones típicos de finales del Pensilvánico, como Marattiales (*Asterotheca* y *Diplazites* Goeppert), Equisetales (*Calamites*) y Lepidodendrales (*Cyperites*, *Knorria* Sternberg, *Sigillaria*, *Stigmaria* Brongniart y *Syringodendron* Sternberg). Esta similitud menor al 50 % refleja una diferencia significativa, probablemente debido al

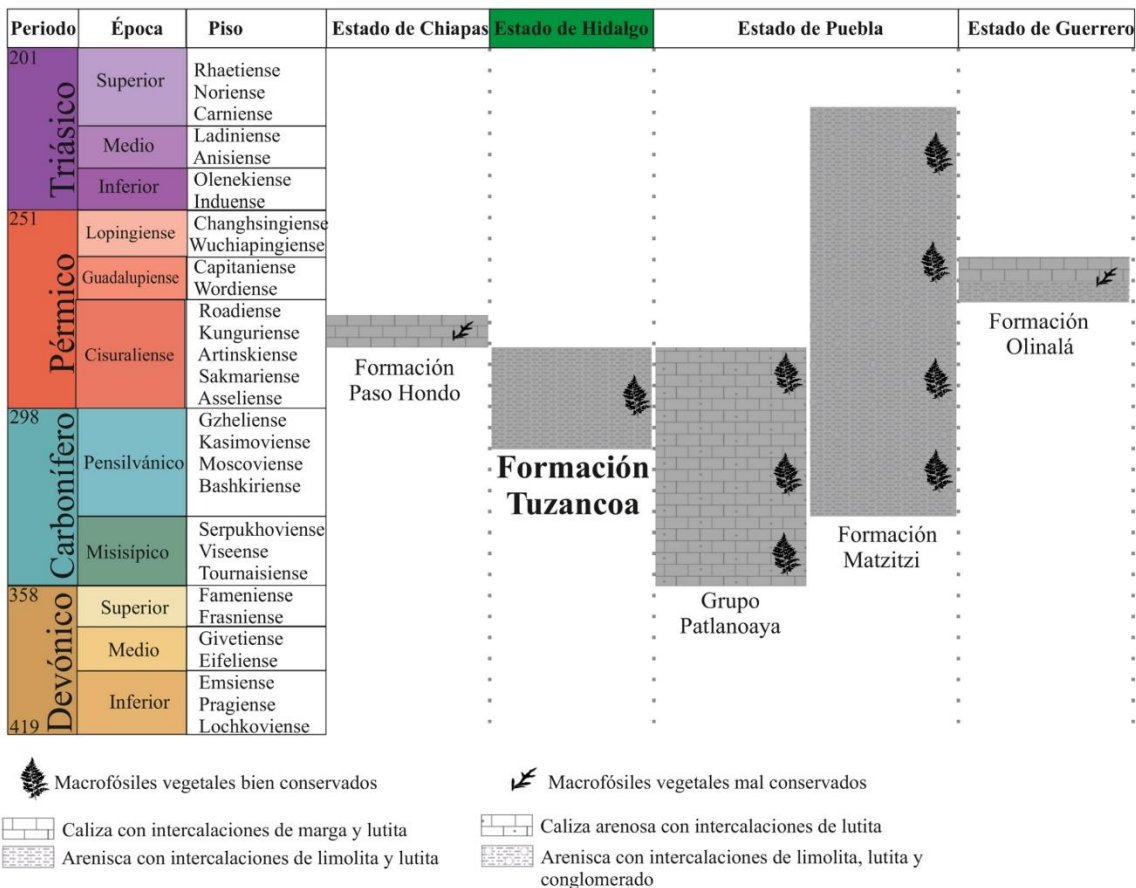


Figura 6. Correlación de las rocas paleozoicas de México con registro paleoflorístico determinado. Modificado de Centeno-García *et al.* (2009) (Formación Matzitzi), López-Ramos, (1979) (Formación Paso Hondo), Ramos-Arias *et al.* (2008) y Vachard y Flores de Dios (2002) (Grupo Patlanoaya), Rosales-Lagarde *et al.* (2005) y Buitrón-Sánchez *et al.* (2017) (Formación Tuzancoa), Vachard *et al.* (2004), Juárez-Arriaga (2006), Guerrero-Sánchez y Quiroz-Barroso (2013) y Juárez-Arriaga y Murillo-Muñetón (2020) (Formación Olinalá).

ambiente donde estas comunidades se desarrollaron. En el caso de la Formación Matzitzí las facies propuestas corresponden en general a planicies de inundación (Centeno-García et al., 2009; Bedoya et al., 2021); esta interpretación junto con las adaptaciones presentes en los taxones autóctonos indica un ambiente húmedo, que se apoya en la gran área foliar (hasta 577 cm) presente en algunos taxones (ej. *Bjuvia* Florin y *Velasco* Flores-Barragan y Ortega-Chavez) (Flores-Barragan y Velasco-de León, 2021; Flores-Barragan et al., 2021). Por su parte, el ambiente deltaico distal hasta ahora propuesto para la Formación Tuzancoa, junto con elementos florísticos autóctonos abundantes como *Comia*, así como la disminución de géneros higrófilos como *Calamites*, *Sigillaria* y *Asterotheca* (Thomas, 1978; Looy, 2007; Phillips y DiMichele, 1992; Taylor et al., 2009; DiMichele et al., 2006; DiMichele et al., 2010; Wilson et al., 2017) indican un clima diferente para ambas unidades y que si bien no son correlacionables permiten dar una visión más general de la vegetación presente a finales del Paleozoico en el territorio nacional.

Por último, con respecto a la Formación Olinalá en el Estado de Guerrero se ha propuesto un ambiente variable de fluvial a margen de rampa, costeros y plataforma externa a partir de la secuencia de

conglomerados, limolita, lutita, arenisca y calizas de origen marino (Flores de Dios y Buitrón-Sánchez, 1982; Corona-Esquivel, 1983; Juárez-Arriaga, 2006). También, a partir del ammonoideo *Waagenoceras* sp. Gemmellaro, de los fusulinidos *Polydiexodina* sp. Miklukho-Maklay y *Codonofusiella extensa* Skinner y Wilde y de los bivalvos *Nuculavus levatiformis* Walcott y *Septimyalina burmai* Newell se ha propuesto para esta formación una edad de Guadalupiense (Vachard et al., 2004; Juárez-Arriaga, 2006; Guerrero-Sánchez y Quiroz-Barroso, 2013 y Juárez-Arriaga y Murillo-Muñetón, 2020). Para la Formación Olinalá se tienen los registros paleobotánicos de Silva-Pineda et al. (2003), quienes reportan un total de tres géneros, una especie y una afinidad; los cuales corresponden a *Asterotheca*, *Neuropteris* sp., *Taeniopteris* sp., *T. fallax* Goeppert y cf. *Cordaites* Unger.

En total, las formaciones Tuzancoa y Olinalá comparten únicamente el 13.6 % de su paleoflora y esta se restringe nuevamente a géneros con una amplia distribución cronológica y ecológica como lo son *Asterotheca*, *Neuropteris* sp. y *Taeniopteris* sp. (Taylor et al., 2009; van Konijnenburg-van Cittert et al., 2017). Si bien las plantas fueron depositadas en ambientes similares, nuevamente parece existir un fuerte sesgo tafonómico y/o falta de estudios en las plantas de la

Tabla 2. Tabla de diversidad de los géneros descritos para la Formación Matzitzí, Grupo Patlanoaya, Formación Paso Hondo, Formación Olinalá y Formación Tuzancoa.

Orden y/o Familia	Género	Puebla		Chiapas	Guerrero	Hidalgo
		Formación Matzitzí	Grupo Patlanoaya	Formación Paso Hondo	Formación Olinalá	Formación Tuzancoa
Cordaitales	cf. <i>cordaites</i>				*	
Cycadales	<i>Nilssonia</i> Brongniart	*				
Dycranophyllales	<i>Dycranophyllum</i> Grand'Eury	*				
Equisetales	<i>Calamites</i>	*	*			*
Glossopteridales	<i>Glossopteris</i> Brongniart					*
<i>Incertae sedis</i>	<i>Cordaicarpus</i>					*
<i>Incertae sedis</i>	<i>Cornocarpus</i>					*
<i>Incertae sedis</i>	<i>Holcospermum</i> Nathorst	*				
<i>Incertae sedis</i>	<i>Lesleya</i> Lesquereux	*				
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	*			*	*
<i>Incertae sedis</i>	<i>Trigonocarpus</i> Brongniart	*				
Lepidodendrales	<i>Asolanus</i>					*
Lepidodendrales	<i>Cyperites</i>	*				*
Lepidodendrales	<i>Knorria</i>	*				*
Lepidodendrales	<i>Sigillaria</i>	*	*			*
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i>	*				*
Lepidodendrales	<i>Syringodendron</i>	*				*
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	*	*	*	*	*
Marattiales	<i>Diplazites</i>	*				*
Marattiales	<i>Lobatopteris</i>	*				
Mariopteridaceae	<i>Mariopteris</i>					*
Peltaspermales	<i>Alethopteris</i>		*			
Peltaspermales	<i>Comia</i>	*				*
Peltaspermales	cf. <i>Macroneuropteris</i>					*
Peltaspermales	cf. <i>Linopteris</i>					*
Peltaspermales	<i>Neuropteris</i>	*	*		*	*
Peltaspermales	<i>Odontopteris</i>	*				*
Peltaspermales	<i>Ovopteris</i> Potonie	*				
Peltaspermales	<i>Supaia</i>		*			
Voltziales	<i>Calnalia</i>					*
Voltziales	Majonicaceae	*				*
Voltziales	Walchia		*			

Formación Olinalá que no permite ahondar en la comparación.

Con este análisis comparativo a partir de datos macroflorísticos del Paleozoico de México se observa que, si bien se tienen reportes en ocho unidades distintas, en la mayoría los casos los datos son escasos, con una taxonomía incompleta. También destaca la ausencia de datos de abundancia y riqueza que permitan conocer a profundidad la paleoflora, por lo cual, estudios como el aquí realizado son de suma importancia para comprender mejor la vegetación del Paleozoico superior de México en su correspondiente contexto estratigráfico.

CONCLUSIONES

El hallazgo de una nueva localidad y el aumento en el número de muestreos de las localidades ya conocidas (Calnali 2 y la Virgen 2) permitieron incrementar la diversidad florística conocida de la Formación Tuzancoa, con la descripción de cinco nuevos registros entre estos; estructuras reproductoras de la familia Majonicaceae, que apoya la presencia de este grupo en esta región de Hidalgo. *Odontopteris* cf. *brardii* y *Mariopteris*, del Carbonífero de Euroamérica y España respectivamente. *Taeniopteris feddeni* del Pérmico de la India y *T. tenuis* del Carbonífero de Europa. Es importante mencionar que los últimos tres taxones mencionados aumentan su distribución geográfica, siendo en el caso de *Mariopteris* y *Taeniopteris tenuis* los reportes más sureños y en *Taeniopteris feddeni*, el registro más norteño. Estos reportes permiten proponer que la paleoflora aquí descrita tiene una edad de Pensilvánico-Pérmico inferior y con afinidad al reino Euroamericano. También, es importante subrayar que el hallazgo de nuevas localidades permitirá comprender mejor el ambiente de depósito de la formación hasta ahora propuesto; ya que en el caso de La Virgen 2 y San Mateo 2 los especímenes considerados autóctonos indican un ambiente meramente continental. Por otro lado, la comparación con otras unidades con fósiles de plantas demuestra la limitada comprensión que se tiene hasta el momento, impidiendo una comparación adecuada entre la flora de Hidalgo con la del Grupo Patlanoaya y de las formaciones Paso Hondo y Olinalá. La única comparación posible de realizar con los datos actuales corresponde a la formación Matzitzzi, concretamente con la localidad Carretera, ambas indican una típica vegetación de finales del Carbonífero; sin embargo, las diferencias taxonómicas demuestran diferentes condiciones ambientales, por lo cual no se consideran correlacionables, pero sí complementarias. Lo anteriormente expuesto es un indicador de la importancia de continuar con este tipo de estudios, que permitan dilucidar los procesos evolutivos y biogeográficos que afectaron a la flora mexicana de finales del Paleozoico.

AGRADECIMIENTOS

Los resultados de este trabajo forman parte de la tesis doctoral del primer autor, y da las gracias por el apoyo al Posgrado en Ciencias Biológicas (Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza) de la Universidad Nacional Autónoma de México UNAM y la beca CONACyT 762406. Agradecemos también a E.L. Ortiz-Martínez, E. Ortega-Chávez, P. C. Martínez-Martínez, D.E. Lozano-Carmona y D. Guzmán-Madrid por su ayuda en el desarrollo del trabajo de campo. Deseamos también agradecer al editor en jefe el Dr. Ángel F. Nieto Samaniego sus comentarios y correcciones que ayudaron a mejorar en trabajo. También agradecemos el trabajo realizado por los revisores y muy especialmente la exhaustiva revisión realizada por el Dr. Edgar Juárez Arriaga que resultó muy constructiva contribuyendo a la mejora del trabajo.

REFERENCIAS

- Artabe, A.E., 1985, Estudio sistemático de la Tafoflora triásica de Los Menucos, Provincia de Río Negro, Argentina. Parte I, Sphenophyta, Filicophyta y Pteridospermophyta: Ameghiniana, 22, 3-22.
- Bedoya, A., Anaya-Guarneros, J.A., Abdullin, F., Martini, M., Solari, L., 2021, Provenance analysis of the Matzitzzi and Agua de Mezquite formations, southern Mexico: Different fluvial successions formed during late Paleozoic and post-Middle Jurassic time along the southernmost North America Pacific margin: Journal of South American Earth Sciences, 105, <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102999>
- Bose, M.N., Taylor, E.L., Taylor, N.T., 1990, Gondwana Floras of India and Antarctica-A Survey and Appraisal, en Taylor, N.T. (ed.), Antarctic Paleobiology: New York, NY, Springer-Verlag, 118-148, https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3238-4_10
- Brongniart, A., 1822, Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles: Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle, 8, 203-240, 297-348.
- Brongniart, A., 1828, Prodrome d'une Histoire des végétaux fossiles: Dictionnaire des sciences naturelles: Francia, Forgotten Books, 223 pp.
- Buitrón-Sánchez, B.E., López-Lara, O., Vachard, D., Hernández Barroso, S., 2017, Algunos crinoides (Echinodermata-Crinoida) del Pérmico de la región de Pemuxco, Hidalgo: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 69(1), 21-34.
- Carrillo-Bravo, J., 1965, Estudio Geológico de una parte del Anticlinorio de Huayacocotla: Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 17(5-6), 73-96.
- Centeno-García, E., 2005, Review of Upper Paleozoic and Lower Mesozoic stratigraphy and depositional environments of central and West Mexico: Constraints on terrane analysis and paleogeography, en Anderson, T.H., Nourse, J.A., McKee, J.W., Steiner, M.B. (eds.), The Mojave-Sonora megashield hypothesis: Development, assessment and alternatives: Geological Society of America Special Paper, 393, 233-258.
- Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C.C., Silva-Romo, G., 2009, Sedimentología de la Formación Matzitzzi (Paleozoico superior) y significado de sus componentes volcánicos, región de Los Reyes Metzontla-San Luis Atlotitlán, Estado de Puebla: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 26(1), 18-36.
- Cleal, C.J., Shute, C.H., 1991, Proposal to conserve *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg (Fossils) against *Odontopteris Bernhardtii* (Schizaeaceae): Taxon, 40, 130-132.
- Clement-Westerhof, J.A., 1987, Aspects of Permian palaeobotany and palynology; VII, The Majonicaceae, a new family of Late Permian conifers: Review Palaeobotany Palynology, 52, 375-402.
- Corona-Esquivel, R., 1983, Estratigrafía de la región de Olinalá-Tecocoyunca, Noreste del Estado de Guerrero: Revista del Instituto de Geología, 5(1), 17-24.
- DiMichele, W.A., Tabor, N.J., Chaney, D., Nelson, W.J., 2006, From wetlands to wet spots: Environmental tracking and the fate of Carboniferous elements in Early Permian tropical floras: Geological Society of America, 399, 223-248.
- DiMichele, W.A., Cecil, C.B., Montañez, I.P., Falcon-Lang, H.J., 2010, Cyclic changes in Pennsylvanian paleoclimate and effects on floristic dynamics in tropical Pangaea: International Journal of Coal Geology, 83, 329-344.
- Doubinger, J., Vetter, P., 1959, Contribution a l'étude du genre *Taeniopteris* Brongniart: Bulletin de la Société Géologique de France, S7-I (9), 932-938.
- Flores-Barragan, M.A., 2019, Las Ginkgophytas de la Formación Matzitzzi, implicaciones taxonómicas y ecológicas: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de maestría, 93 pp.
- Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., 2021, New records of *Bjuvia* and *Nilssonia* from the Permian of Mexico: Palaeontologia Electronica, 24(3), a28, <https://doi.org/10.26879/1109>
- Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., Ortega-Chavez, E., 2021, New genus megaphyllous leaves from the Upper Paleozoic of Mexico Velasco pueblensis gen. Nov: Journal of South American Earth Sciences, 110, <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103408>
- Flores de Dios, A., Buitrón-Sánchez, B.E., 1982, Revisión y aportes a la estratigrafía de la Montaña de Guerrero: Universidad Autónoma de

- Guerrero, Serie Técnico Científica, (12), 1-28.
- Forte, G., Kustatscher, E., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Looy, C.V., Kerp, H., 2017, Conifer diversity in the Kungurian of Europe-Evidence from dwarf-shoot morphology: Review of Palaeobotany and Palynology, 244, 308-315.
- Gastaldo, R.A., 1988, *Conspectus of phytotaphonomy en DiMichele, W.A., Wing, S.L., (eds.), Methods and Applications of Plant Paleocology: Notes for a Short Course: Paleontological Society Special Publication: Inglaterra, Cambridge University Press, 14-28.*
- Gastaldo, R.A., Boersma, M., 1983, A reinvestigation of Early Pennsylvanian species of *Mariopteris* from the Appalachian region. I. *Karinopteris, Mariopteris* and the "pottsville complex": Review of Palaeobotany and Palynology, 38, 185-226, [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(83\)90023-4](https://doi.org/10.1016/0034-6667(83)90023-4)
- Greenwood, D.R., 1991, The taphonomy of plants macrofossils, en S.K., Donovan (ed.), *The processes of fossilization: Londres, Belhaven Press, 141-169.*
- Guerrero-Sánchez, M., Quiroz-Barroso, S.A., 2013, Bivalvos guadalupianos (Pérmico medio) de la Formación Olinálá, Guerrero, México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 65 (3), 533-551.
- Gutiérrez-Alejandre, J.F., 2018, Contribución al conocimiento geológico del Anticlinorio de Huayacocotla, mediante el análisis sedimentológico-estratigráfico de afloramientos del Paleozoico superior, en la región de Calnali, Hgo: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de licenciatura, 73 pp.
- Hernández-Castillo, G.R., Silva-Pineda, A., Cevallos Ferriz, S.R.S., 2014, Early Permian conifer remains from Central Mexico and reevaluation of Paleozoic conifer morphotaxa: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 66, 85-96.
- Hernández-García, R., 1973, Paleogeografía del Paleozoico de Chiapas, México: Boletín de la Asociación de Geólogos Petroleros, 25 (1-3), 77-134.
- Juárez-Arriaga, E., 2006, Marco de Estratigrafía de Secuencias para la Sucesión Sedimentaria Terrígeno-Carbonatada del Paleozoico Superior del área de Olinálá, Guerrero, México: México, Universidad Nacional Autónoma de México Tesis de maestría, 93 pp.
- Juárez-Arriaga, E., Murillo-Muñetón, G., 2020, Arquitectura estratigráfica, ambientes de depósito y geocronología de la Formación Olinálá (Pérmico tardío), noreste de Guerrero, México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 37(3), 179-196.
- Juárez-Zúñiga, S., Solari, L.A., Ortega-Obregón, C., 2020, Permian igneous clasts from the Matzitz Formation, southern Mexico: isotopic constraints on the final amalgamation of Pangea: Geological Society of London, Publicación especial, <https://doi.org/10.1144/SP503-2019-238>
- Knight, J., 1983, The stratigraphy of the Stephanian rocks of the Sabero Coalfield, León (NW Spain) and an investigation of the fossil flora: *Palaeontographica*, B187, 155-248.
- Looy, C.V., 2007, Extending the range of derived late Paleozoic conifers: *Lebowskia* gen. nov. (majonicaceae): *International Journal of Plant Sciences*, 168(6), 957-972.
- López-Ramos, E., 1979, Geología de México: México, Ediciones Escolares, tomo 3, 446 pp.
- Miall, D., 2006, *The geology of fluvial deposits sedimentary facies, basin Analysis, and petroleum geology*, 4 edición: Berlin, Alemania, Springer, Berlin, Heidelberg, 582 pp.
- Navarro-Santillán, D., Sour-Tovar, F., Centeno-García, E., 2002, Lower Mississippian (Osagean) brachiopods from the Santiago Formation, Oaxaca, México: Stratigraphic and tectonic implications: *Journal of South American Earth Sciences*, 15, 327-336.
- Němec, F., 1968, *Paleobotanika III. Systematická část. Rostliny nahosemenné: Praga, Republica Checa, Nakladatelství Československé Akademie, 478 pp.*
- Ortega-Gutiérrez, F., Ruiz, J., Centeno-García, E., 1995, Oaxaca, a Proterozoic microcontinent accreted to North America during the late Paleozoic: *Geology*, 23, 1127-1130.
- Ortiz-Martínez, E.L., Velasco-de León, M.P., 2019, First report on seeds dispersed in Tuzancoa Formation, Hidalgo: *International Journal of Innovative Studies in Science and Engineering Technology*, 5, 1-5.
- Phillips, T.L., DiMichele, W.A., 1992, Comparative Ecology and Life-History Biology of Arborescent Lycopsids in Late Carboniferous Swamps of Euramerica: *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79 (3), 560-588.
- Quiroz-Barroso, S.A., Pojeta, J., Sour-Tovar, F., Morales-Soto, S., 2000, Pseudomulceodens, a Mississippian Rostroconch from Mexico: *Journal of Paleontology*, 74(6), 1184-1186.
- Quiroz-Barroso, S., Sour-Tovar, F., Centeno-García, E., 2012, Gasteropodos y bivalvos cisuralianos (Pérmico inferior) de Otlamalacatla, Hidalgo, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(1), 158-178.
- Ramos-Arias, M.A., Keppie, J.D., Ortega-Rivera, A., Lee, J.W.K., 2008, Extensional Late Paleozoic deformation on the western margin of Pangea, Patlanoaya area, Acatlán Complex, southern Mexico: *Tectonophysics*, 448, 60-76.
- Remy, W., Remy, R., 1975, Beiträge zur Kenntnis des Morpho-Genus *Taeniopteris* Brongniart: *Argumenta Paleobotánica*, 4, 31-37.
- Rosales-Lagarde, L., Centeno-García, E., Dostal, J., Sour-Tovar, F., Ochoa-Camarillo, H., 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.
- Silva-Pineda, A., 1963, Plantas del Triásico superior del estado de Hidalgo: *Paleontología Mexicana*, 18, 1-12.
- Silva-Pineda, A., 1970a, Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán: *Paleontología Mexicana*, 29, 1-108.
- Silva-Pineda, A., 1970b, Fructificación de pteridosperma en el Pensilvánico de Oaxaca (resumen), en *Primera Convención Nacional de la Sociedad Geológica Mexicana: Ciudad de México, México, Sociedad Geológica Mexicana, 85-86.*
- Silva-Pineda, A., 1984, Revisión Taxonómica y tipificación de las plantas Jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de El Consuelo, Oaxaca: *Paleontología Mexicana*, 49, 1-104.
- Silva-Pineda, A., 1987, Algunos elementos paleoflorísticos del Pérmico de la región de Calnali, Estado de Hidalgo: *Paleontología Mexicana*, 1(1), 313-327.
- Silva-Pineda, A., 2003, Flora del Pérmico de Izúcar de Matamoros, Puebla, en Soto, L.A. (ed.), *Ayala-Castañares: universitario impulsor de la investigación científica: México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM, 303-309.*
- Silva-Pineda, A., Buitrón-Sánchez, B.E., 1998, *Paleontología de México. Plantas vasculares fósiles: Ciudad de México, México, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, 93 pp.*
- Silva-Pineda, A., Buitrón-Sánchez, B.E., Arellano-Gil, J., Vachard, D., Ramírez, J., 2003, Permian Continental and Marine Biota of South-Central Mexico: A Synthesis en Bartolini, C., Buffler, R.T., Blickwede, J., (eds.), *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats, basin formation, and plate tectonics: American Association of Petroleum Geologist Memoir*, 79, 462-275.
- Sour-Tovar, F., Pérez-Huerta, A., Quiroz-Barroso, S.A., Centeno-García, E., 2005, Braquiópodos y trilobite del Pérmico Inferior del noroeste del Estado de Hidalgo, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 22, 24-35.
- Sternberg, K.V., 1825, *Versuch einer geognostisch- botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt: Leipzig, Alemania, Kommission im Deutschen Museum, 220 pp.*
- Stewart, W.N., Rothwell, G.W., 1993, *Paleobotany and the evolution of plants: Cambridge, Reino Unido, Cambridge University Press, 536 pp.*
- Taylor, T.N., 1981, *Paleobotany. An introduction to fossil plant biology: New York, McGraw-Hill book co. 589 pp.*
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., Krings, M., 2009, *Paleobotany the biology and evolution of fossil plants: USA, Elsevier Inc., 2nd Edition 1230 pp.*
- Thomas, B.A., 1978, Carboniferous Lepidodendraceae and Lepidocarpaceae: *Botanical Review*, 44 (3), 321-364.
- Torres-Martínez, M.A., Barragán, R., Sour-Tovar, F., González-Mora, S., 2017, Depositional paleoenvironments of the Lower Permian (upper Cisuralian) carbonate succession of Paso Hondo Formation in Chiapas State, southeastern Mexico: *Journal of South American Earth Sciences*, 79, 254-263.
- Vachard, D., Flores de Dios, A., 2002, Discovery of latest Devonian/earliest Mississippian microfossils in San Salvador Patlanoaya (Puebla, Mexico): biogeographic and geodynamic consequences: *Geoscience*, 334, 1095-1101.
- Vachard, D., Pantoja, J., 1997, Evolution of Mexico during the Upper Paleozoic,

- en Segunda Convención sobre la evolución geológica de México y recursos asociados: Pachuca México, México, Universidad Autónoma de Hidalgo, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra; Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 49-53.
- Vachard, D., Flores-de Dios, D., Pantoja, J., Buitron-Sanchez, B.E., Arellano, J., Grajales, M., 2000, Les fusulines du Mexique, une revue biostratigraphique et paléogéographique: *Geobios*, 33, 655-679.
- Vachard, D., Flores de Dios, A., Buitrón-Sánchez, B.E., 2004, Guadalupian and Lopingian (Middle and Late Permian) deposits from Mexico and Guatemala, a review with new data: *Geobios*, 37, 99-115.
- van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Pott, C., Cleal, C.J., Zijlstra, G., 2017, Differentiation of the fossil leaves assigned to *Taeniopteris*, *Nilssoniopteris* and *Nilsonia* with a comparison to similar genera: Review of Palaeobotany and Palynology, 237, 100-106, <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.11.009>
- Velasco-de León, M.P., Ortiz-Martínez, E.L., 2010, Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27, 264-277.
- Velasco-de León, M.P., Ortiz Martínez, E.L., Lozano-Carmona, D. E., Flores-Barragan, M.A., Arellano, G.J., Santillán N.P., 2020, Paleofloristic diversity and paleoenvironmental interpretation of new Cisuralian localities in the south-central sector of the Anticlinorium of Huayacocotla, Hidalgo, Mexico: *Geobios*, 63, 53-66. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2020.07.004>
- Villanueva-Amadoz, U., Navarro, M. G., Juncal, M. A., Diez, J. B., 2020, Paleobotanical and palynological evidence for the age of the Matzitzi Formation, Mexico: *Comptes Rendus Géoscience-Sciences de la Planète*, 352, 515-538.
- Villaseñor-Martínez, A.B., Martínez-Cortés, A.M., Contreras y Montero, B., 1987, Biostratigrafía del Paleozoico Superior de San Salvador Patlanoaya, Puebla, México: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1, 396-417.
- Wagner, R.H., 1959, Some Stephanian Pecopteris from N.W. Spain: *Mededelingen van de Geologische Stichting, Nieuwe Serie*, 12, 5-23.
- Weber, R., 1997, How Old Is the Triassic Flora of Sonora and Tamaulipas and News on Leonardian Floras in Puebla and Hidalgo, Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14, 225-243.
- Wilson, J.P., Montañez, I.P., White, J.D., DiMichele, W.A., McElwain, J.C., Poulsen, C.J., Hren, T., 2017, Dynamic Carboniferous tropical forests: new views of plant function and potential for physiological forcing of climate: *New phytologist*, 215, 1333-1353.
- Zeiller, M.R., 1879, Presentation de l'Atlas du Tome IV de l'Explication de la Carte Géologique de la France, et note sur le genre *Mariopteris*: *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7, 92-99.
- Zeiller, M.R., 1882, Examen de la flore fossile des couches de charbon du Tong-King: *Annales des Mines*, 8, 299-352.

Manuscrito recibido: mayo 3, 2022

Manuscrito corregido recibido: noviembre 8, 2022

Manuscrito aceptado: noviembre 9, 2022

Segundo capítulo

New genus for megaphyllous leaves from the Upper Paleozoic of Mexico *Velascoa pueblensis* gen. nov.

- **Flores-Barragan, M.A.** Trabajo de gabinete: propuesta del trabajo; realización de técnicas curatoriales; revisión e identificación taxonómica de los ejemplares; recopilación y consultas bibliográficas; análisis e interpretación de los datos; redacción del escrito. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Velasco-de León, M.P.** Trabajo de gabinete: dirección de trabajo, revisión de los datos y de redacción. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Ortega-Chávez, E.** Trabajo de gabinete: toma de fotografías y armado de láminas Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.

Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., y Ortega-Chavez, E. (2021). New genus megaphyllous leaves from the Upper Paleozoic of Mexico *Velascoa pueblensis* gen. Nov: Journal of South American Earth Sciences. 110. 103408. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103408>



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of South American Earth Sciences

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jsames

New genus for megaphyllous leaves from the Upper Paleozoic of Mexico *Velascoa pueblensis* gen. nov

M.A. Flores-Barragan^{a,b}, María Patricia Velasco-de León^{a,*}, E. Ortega Chávez^a^a Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Avenida Guelatao, Ejercito de Oriente, Alcaldía Iztapalapa, C.P. 09230, Ciudad de México, Mexico^b Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, 04510, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Upper permian
Matzitzi formation
Lepidodendrales
Marattiales

ABSTRACT

The paleoflora of the Matzitzi Formation has been studied since the beginning of the last century. Recent surveys have allowed the collection of abundant unregistered material, within which there is a notable group of leaves with a morphology similar to Ginkgophyta. The morphological analysis of more than 100 specimens resulted in the identification of large laminae with a long petiole, fan-shaped leaves with dichotomous venation and a characteristic constant segmentation that occurs up to three times and ends at the apex with 12 segments. It exhibits epidermal cells with sinuous to crenulated walls on the abaxial side, where anomocytic stomata and trichome bases can be observed. Given the absence of reproductive structures and the age of the material, its affinity to the order Ginkgoales is not possible; the comparisons were thus made with genera of the artificial group Ginkgophyta from different localities of the Upper Paleozoic. The results show significant morphological differences that support the proposal of a new genus and species, denominated *Velascoa pueblensis*. We also identified 10 orders and 27 genera that update the floristic lists created over 50 years ago. This information is important since it will allow to resolve future taxonomic, distributional, and/or environmental aspects that allowed the establishment of the taxa mentioned above.

1. Introduction

Mexico is a country with an extensive plant fossil record and four lithostratigraphic units known for the Paleozoic. The Matzitzi and Patlanoaya formations are located in the state of Puebla, the Paso Hondo Formation is located in the state of Chiapas, and the Tuzancoa Formation is located in Hidalgo. The most important is the Matzitzi Formation because of its extension and fossil abundance (Fig. 1). The age assigned to this formation has varied throughout the studies conducted there. For example, Wieland (1914) assigned late Triassic age based on a superficial examination of the material and without knowing the place of origin, Silva (1970) recorded 25 species when studying the fossil plants of this formation, most of them belonging to the Calamitales, Lepidodendrales, and Marattiales of the Mississippian and Pennsylvanian of the United States, and proposed a Pennsylvanian age for the flora. In 1975, Weber et al. (1987, 1989) began conducting examinations and collections in localities close to Coatepec, Puebla and proposed a Permo-carboniferous age based on material similar to leaves of Glossopteridales. The discovery of laminae similar to Gigantopteridales,

barks of *Sigillaria ichtyolepis* Presley, and seeds of *Holcospermum* Nathorst, as well as the new genus and species *Lonesomia mexicana* Weber, support a lower Permian age for the Formation (Weber, 1997). This age, according to Weber (1994), is confirmed with the finding of *Sphenophyllum* Brongniart. *Fascipteris* Gu et Shi was recorded in 1991 (Magallón-Puebla, 1991). The discoveries of the genera *Taeniopteris* aff. *multinervia* Weiss, *Pterophyllum* Brongniart, emend. Watson Sincoc 1992, *Rhipidopsis* Schmalhausen or *Ginkgoites* Schmalhausen, and *Sphenophyllum* ex. gr. *thonii* Archangelsky are subsequently mentioned (Weber, 1997). However, none of these records are formally described.

Studies related to the geology of the Matzitzi formation include that of Hernández-Láscares (2000), who proposed a thickness of more than a thousand meters and an Upper Carboniferous age for the strata outcropping in the surroundings of the town of Los Reyes Metzontla and a Permian age for the localities of San Luis Atolotitlán. Elías-Herrera et al. (2005) studied the Caltepec fault and proposed a fault contact between the Matzitzi Formation and the Oaxacan Complex, also dated the Cozahuico Granite to 275.6 ± 1 Ma. Centeno-García et al. (2009) conducted a sedimentological study in the highway leading to the towns

* Corresponding author.

E-mail address: velpaty7@gmail.com (M.P. Velasco-de León).

of Los Reyes Metzontla-San Francisco Xochiltepec-San Luis Atolotitlan and Coatepec and proposed six main facies and an anastomosed fluvial environment for the Matzitzi Formation. Subsequently, [Bedoya-Mejía \(2018\)](#) suggested a Middle Triassic age of accumulation based on a U–Pb dating analysis. [Juárez-Zúñiga et al. \(2020\)](#) compared the origin of the volcanic clasts of the Matzitzi Formation with Upper Paleozoic volcanism recorded in other sites of Mexico and evaluated the tectonic establishment of the volcanism within the reconstructions of west Pangea. They elaborate on the proposal by [Bedoya-Mejía \(2018\)](#), since they conclude that the deposition of the Matzitzi Formation occurred from the Late Permian to the Middle Triassic, which implies that the Oaxacan Complex and the volcanic cover of the Upper Paleozoic were exposed and eroded during that time.

The most recent studies conducted in the Matzitzi Formation are informal and propose its paleoenvironmental conditions and age based on the paleoflora ([Flores-Barragan et al., 2019](#); [Flores-Barragan, 2019](#)), and also update the records of the genera from the locality of Coatepec and propose a Carboniferous-Triassic age range supported by the stratigraphic range of the genera *Bjuvia* Florin, *Dychotomopteris* Maithy, *Gangamopteris* Mc Coy, *Gigantonoclea* Koidzum, *Sigillaria* Brongniart, *Schizoneura* Schimper and Mougeot, *Glossopteris* Brongniart, and *Plumsteadia* Rigby, as well as a tropical climate with high humidity and short periods of hydric stress. However, despite the studies mentioned above, the taxonomy of the group similar to Ginkgophyta has not been resolved. Therefore, the objective of the present study was to propose a new genus

and species supported by morphological and epidermal data.

1.1. Ginkgophytes: an enigmatic group from the end of the paleozoic

One of the most enigmatic groups of the Matzitzi Formation corresponds to leaves of large size, which are reminiscent of the Ginkgophytes because of their fan shape and type of segmentation along the lamina. In many cases, the term Ginkgophyte is used to encompass all members of the order Ginkgoales and some related taxa that have a morphology similar to this order. However, since they lack cuticular characters and reproductive structures, their taxonomic affinity becomes debatable ([Nauyolnykh, 2007](#)). The Ginkgoales and related groups are characterized by petiolate leaves with an open-fan shape and dichotomously divided parallel venation ([Taylor et al., 2009](#)). The lamina frequently shows light or deep incisions, forming a lobed or divided leaf ([Gnaedinger and Herbst, 1999](#)). The first records of leaves similar to Ginkgoales are found in the Carboniferous-Permian limit of Argentina, India, Europe, and Africa ([Doubinger, 1956](#); [Höeg and Bose, 1960](#); [Archangelsky and Cúneo, 1984](#); [Maheshwari and Bajpai, 1992](#); [Kustatscher et al., 2014](#)). Nevertheless, in most cases, there are no epidermal data or reproductive structures to support their taxonomic assignment ([Zhou, 2009](#)). The last classification made by [Zhou \(2009\)](#) considers six families and nine genera. However, only specimens with reproductive structures can be considered valid. Given that only leaves are found in most localities, seven fossil taxa have been proposed in the classification of the

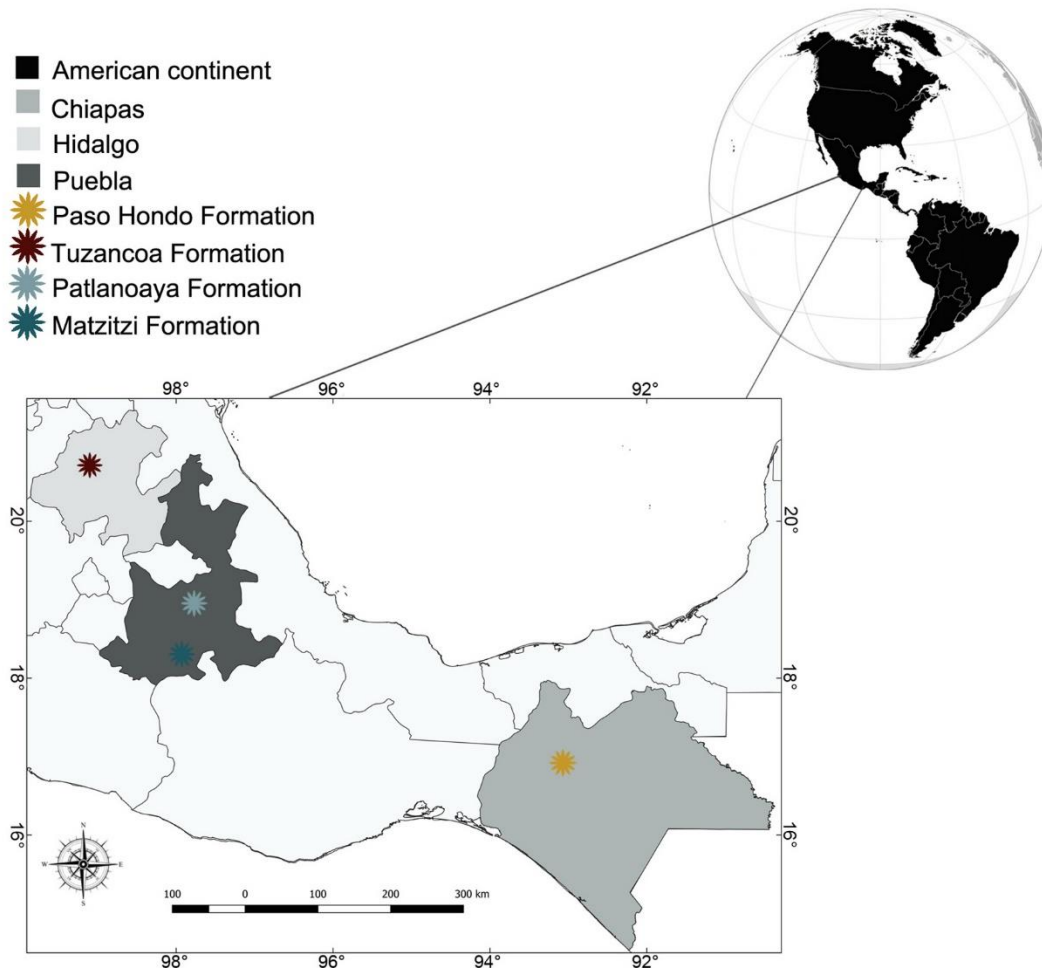


Fig. 1. Permian localities in Mexico. In the state of Hidalgo, Tuzancoa Formation. In the state of Chiapas, Paso Hondo Formation. In the state of Puebla, Patlanoaya and Matzitzi Formation.

Ginkgoales, which correspond to *Baiera* Braun, *Eretmophyllum* Thomas, *Ginkgodium* Yokoyama, *Ginkgoites* Seward, *Glossophyllum* Kräuse, *Sphenobaiera* Florin, and *Pseudotorellia* Florin (Zhou, 2009).

There are also other 12 well-differentiated fossil taxa with laminae similar to the Ginkgoales, which are distributed mainly in the Paleozoic, but it is not possible to be sure of their affinity because they lack cuticular characters. These genera correspond to *Flabellifolium* Stone, *Ginkgophyllum* Saporta, *Ginkgophytopsis* Høeg, *Ginkgopsis* Zalesky, *Gloptophyllum* Zalesky, *Kerpia* Naugolnynkh, *Meristophyllum* Zalesky, *Nepheropsis* Zalesky, *Phylladoderma* Zalesky, *Psygomophyllum* Schimper, *Rhipidopsis* Schmalhausen, and *Saportaea* Fontaine et White (Zhou, 2009).

2. Study area

The Matzitzi Formation outcrops in the north of the state of Puebla, Mexico. The material examined in the present study belongs to the locality of Coatepec, located in the outskirts of the town of the same name (Santiago Coatepec, Puebla, Mexico). The stratigraphic section in the area of interest has a thickness of 150 m. An alternating sequence of sandstone and lutite outcrops in the first 28 m. Above these rocks, there are strata of fine- to coarse-grained sandstone that measure up to 52 m as a whole. Finally, in the upper part, there are massive strata of matrix-supported conglomerates, with rounded and moderately sorted clasts, with a thickness of 70 m.

In the particular case of the present study, the collection of specimens was conducted between meters 21 and 25 of the stratigraphic section (Fig. 2). In general, it is characterized by fine strata of reddish siltstone, the color of which is a likely effect of oxidation during its period of deposition. The identification of the facies is based on the work by Centeno-García et al. (2009) and the pers. comm. with Martini (2020), who proposes that, in the locality of Coatepec, the facies correspond to an alluvial plain environment with different flow regimes that allowed the channels to overflow and favored the fossilization process of the

plant of community.

3. Materials and methods

We worked with material collected in several fieldwork campaigns between the years 2014–2019 in the Matzitzi Formation, Coatepec locality. The fossils correspond to adpressions in lutite or fine- to medium-grained sandstone. To quantify the abundance of the paleoflora, we used the modified technique by Pfefferkorn et al. (1975). Each side of the slab was treated as a quadrat and each of the different specimens was recorded as one presence. When a specimen was repeated on one side of the slab, it was counted only once. We obtained the total number of slab sides with material and the percentage of orders and genera for the locality. We selected 104 specimens with morphology similar to Ginkgoaleas for a morphological analysis.

The terminology used for the morphological description of the Ginkgoaleas-like megaphyllous leaves was that of Gnaedinger and Herbst (1999), which was modified for the description of the present material. The morphological characters were measured using ImageJ v. 1.43m. The cuticles were prepared using the cuticle extraction technique by Kouwenberg et al. (2007). The preparations were observed with an Olympus Bx41 optical microscope and a Hitachi 2460 electron microscope. We selected the genera for the comparison with the material from Puebla according to the definition of Ginkgoales for leaves in the sense of Zhou (2009); for this comparison, we used the diagnosis of the type species of the 12 genera of Ginkgoaleas and of the oldest described species for the three genera of Ginkgoales. For the nomenclatural treatment, we used the Code of Nomenclature for Algae, Fungi and Plants (Turland et al., 2018). The material is kept in the Paleontological Collection of the Facultad de Estudios Superiores Zaragoza under the acronym (CFZMTZ).

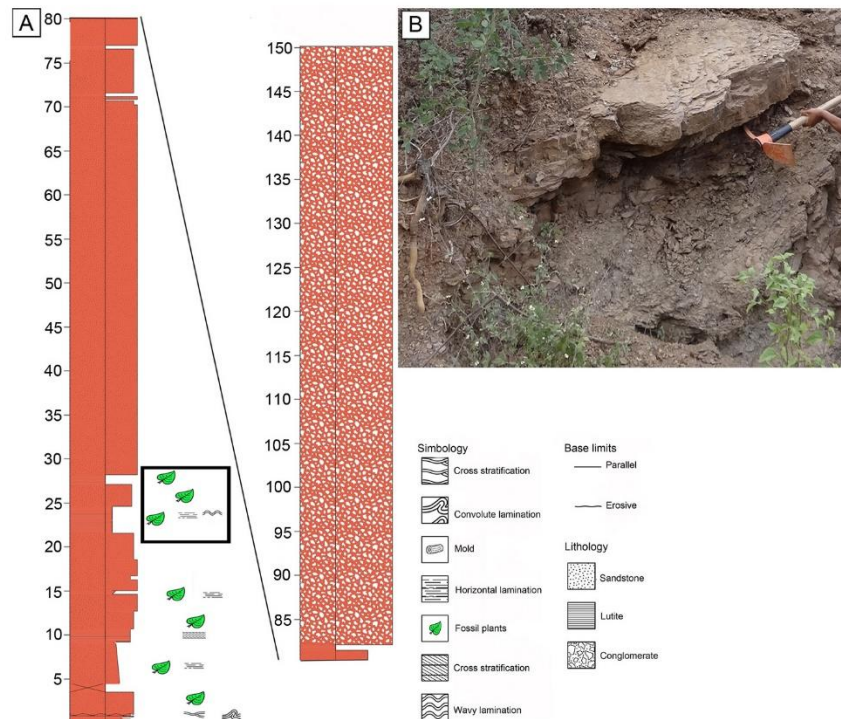


Fig. 2. Stratigraphic section of the study area. A. Sequence of rocks of 150 m measured on the outskirts of the town of Coatepec, Puebla. B. Lutite interval where the CFZ-MTZ542 specimen was collected.

4. Results

The following is a description of previously unknown material for the formation, which represents a new genus and species for science. However, it is important to mention that, along with this new finding, we also identified seven orders, with the most abundant corresponding to Lepidodendrales and Marattiales, which together represent 54% of the relative abundance. There are 27 genera, with *Astherotheca* being the most representative with 30%, followed by the new genus described here with 21% (Table 1).

4.1. Systematic paleontology

Flores-Barragan and Ortega-Chavez.

Table 1

Diversity of the macroflora for the Coatepec locality; with an asterisk the Ginkgophyta group; note that in the case of *Velascoa* is a single genus, which represents 21% of the total abundance.

Orders	relative abundances	Family/Genera	relatives abundances
<i>Cordaitales</i>	0.60%	<i>Cordaicarpus</i> Geinitz <i>Cordaites</i> Unger cf. <i>Bjuvia</i> Florin	0.20% 0.40% 2.60%
<i>Cycadales</i>	2.60%	<i>Dicranophyllum</i>	0.20%
<i>Dycranophyllales</i>	0.20%	Grand'Eury	
<i>Equisetales</i>	11.40%	<i>Calamites</i> Brongniart <i>Schizoneura</i> Schimper & mougeot	5.90% 5.10%
<i>Gigantopteridales</i>	0.40%	<i>Gigantonoclea</i> Koidzumi	0.40%
<i>Ginkgophyta</i> *	21.10%	<i>Velascoa</i> Flores-Barragan and Ortega	21.10%
<i>Glossopteridales</i>	4.40%	<i>Gangamopteris</i> Mc Coy <i>Glossopteris</i> Brongniart <i>Plumstedtia</i> Rigby	1.60% 2.00% 0.80%
<i>Incertae sedis</i>	2.80%	<i>Cladophlebis</i> Brongniart <i>Nilsonia</i> Brongniart <i>Taeniopteris</i> Brongniart <i>Dychotomopteris</i> Maithy	1.00% 0.40% 1.40% 1.00%
<i>Lepidodendrales</i>	14%	<i>Cyperites</i> Lindley y Hutton <i>Knorria</i> Sternberg <i>Lepidostrobus</i> Brongniart <i>Sigillaria</i> Brongniart <i>Stignaria</i> Brongniart <i>Syringodendron</i> Sternberg	4.10% 0.60% 0.40% 3.00% 4.90% 1.00%
<i>Marattiales</i>	39.70%	<i>Astherotoca</i> Brongniart <i>Diplazites</i> Goepfert <i>Lobatopteris</i> Wagner	30.40% 8.70% 0.60%
<i>Peltaspermales</i>	1.80%	<i>Holcospermum</i> Nathorst <i>Neuropteris</i> Brongniart <i>Odontopteris</i> Brongniart <i>Sphenopteris</i> Sternberg	0.20% 0.60% 0.80% 0.20%
<i>Voltziales</i>	0.20%	<i>Majonicaceae</i> Clement-Westerhof	0.20%
Not identifiable slabs	0.20%		
not identifiable macroflora occurrence	525		
Identifiable macroflora occurrence	41		
	493		
Total	534		

Class: Ginkgoopsida Engler 1898.

Order: *Incertae sedis*.

Genus: *Velascoa* gen. nov Flores-Barragan and Ortega-Chavez.

Etymology.

The generic name is dedicated to Dr. María Patricia Velasco de León for her hard work in Mexico's paleobotany.

Generic diagnosis.

Isolated, fan-shaped leaves with a differentiated petiole, which may have striae; the lamina divides more than once, forming deep, lanceolate segments with entire margins; the veins repeatedly dichotomize in each segment, never anastomosed.

Type species.

Velascoa pueblensis sp. nov Flores-Barragan and Ortega-Chavez Figs. 3 and 4.

Etymology.

The specific epithet takes its roots from the state of Puebla, Mexico, where the studied material was found.

Species diagnosis.

Leaves of large size in the shape of a fan that opens at an angle greater than 90°. Petiole of great length and constant width, at the base of which undifferentiated veins thicken towards the distal part and insert into the lamina in a number larger than two; the resulting segments divide again up to three times (here we use the terms of first, second, and third order, referring to their arrangement with respect to the base of the leaf); lanceolate segments, entire margins, straight veins that dichotomize before each division, the abaxial lamina exhibits epidermal cells with slightly sinuous to crenulated walls, with trichome bases, and an anomocytic stomatal apparatus.

Holotype: CFZ-MTZ542.

Repository: Paleontological Collection of the FES Zaragoza, UNAM. Locality:

Coatepec, municipality of Caltepec, state of Puebla, Mexico.

Occurrence:

Permian Matzitz Formation, the type material was obtained from meter 21 to 23 of the referred rock sequence in the zone. This location is also available at the Paleontological Collection of the Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Paratypes CFZ-MTZ142, 208, 531, 543 (1), 553, 745.

Description. Petiolate, fan-shaped leaf. Lamina with a maximum length of 26.5 cm and a width of 33.3 cm. The transition of the petiole to the lamina of the leaf is of 105–115°. Petiole is 44.1 cm long with a constant width of 2.2 cm (Fig. 3 A). At the base of the petiole, undifferentiated veins thicken towards the distal part and insert into the lamina in a number larger than two; the veins of the leaf divide dichotomously from 1 to 3 times, with a density of 16 veins per centimeter (Fig. 3 B, C). The lamina is strongly divided into three thin, lanceolate segments 0.7 cm wide and with 4–6 robust veins, this division (of first order) is located at four cm from the base of the leaf; the veins of each segment divide again twice along the segment resulting in 10–16 thinner veins just before the second-order division (Fig. 3 D, E); the lanceolate segments are 2.9 cm wide just before the division. Each of the resulting segments is 1.5–2.1 cm wide, the veins divide dichotomously again with a density of 10–16 veins; at 6.6 cm from the second division, the segment divides a third time. The resulting segments have the same vein size and density as the previous segments. A fourth division is not observed, although the widening of the segments and the dichotomy of the veins indicate a very probable fourth division, the number of observed terminal segments is 12; however, if the fourth level of segmentation is confirmed, this number would increase to 24.

The epidermal cells in the middle part of the leaf are rectangular, arranged transversally to the veins (Fig. 4 A), with a mean length of 70 μm and a width of 30 μm, their walls are sinuous to crenulated, with a width of 10–20 μm and a height of 10 μm, crest distance is of 30–35 μm (Fig. 4 B), with a thickness of 0.75–2.5 μm. Stomata are arranged parallelly and correspond to the anomocytic type, 30 μm wide by 55 μm long; some trichome bases 10 μm in diameter are observed around the

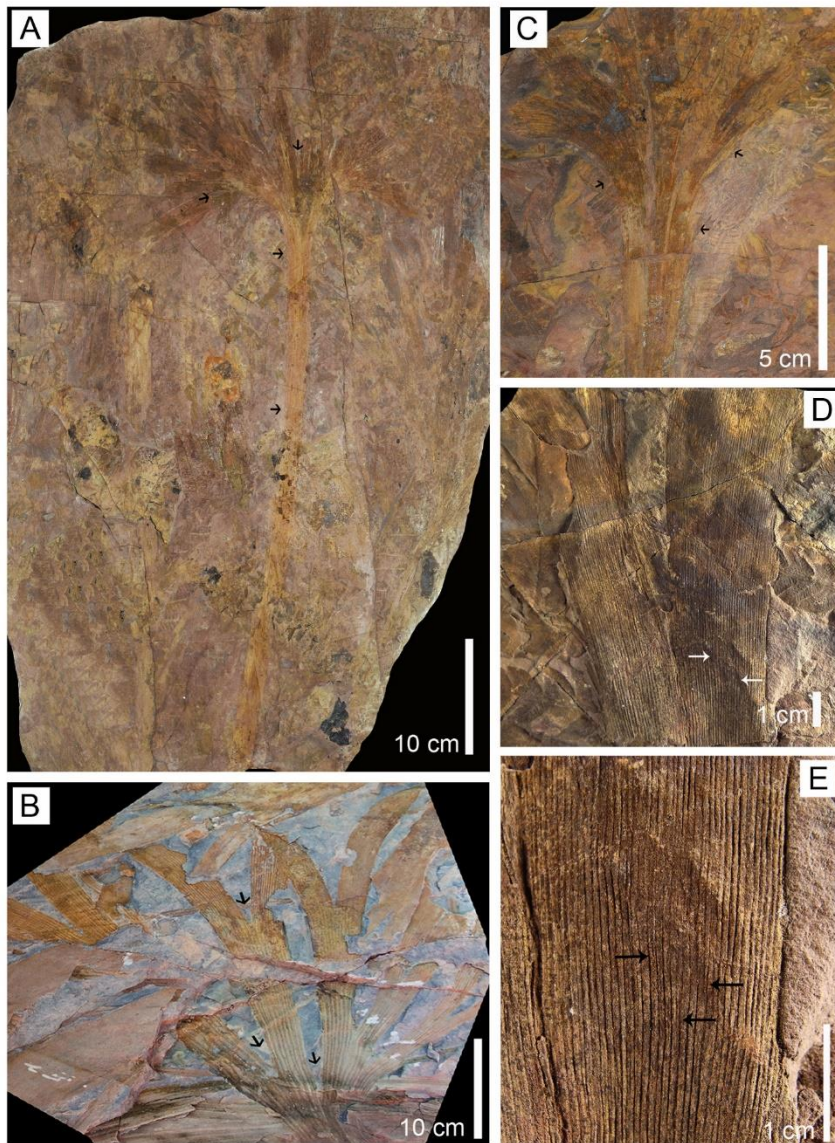


Fig. 3. Holotype of the species *Velascoa pueblensis* sp. nov. A. Specimen CFZMTZ542 large leaf and petiole, petiole length more than 30 cm, arrows indicate petiole, petiole-leaf transition, and leaf segmentation. B. Specimen CFZMt 745 First order segmentations with more robust veins are observed and density per cm lower than those observed towards second order segmentation with thinner and more numerous veins. C. Specimen CFZ-MTZ142 the petiole-leaf transition is observed, and thick veins on the petiole. D. Specimen CFZ-MTZ543 (1), first order segments are observed and in E increased D, arrows indicate dichotomies in veins.

stomata (Fig. 4 C, D).

Remarks. There are seven fossil taxa of isolated leaves in the order Ginkgoales (Table 2): *Baiera*, *Eretmophyllum*, *Ginkgodium*, *Ginkgoites*, *Glossophyllum*, *Sphenobaiera*, and *Pseudotorellia*. (Zhou, 2009). Of these, only three genera are recorded for the end of the Paleozoic: *Baiera*, *Ginkgoites*, and *Sphenobaiera* (Kawasaki & Kon'no, 1932; Florin, 1936 Cuneo, 1987; Bauer et al., 2013). The genus *Ginkgoites* is used for leaves that have similarities with the living species *Ginkgo biloba* Linneo but do not have reproductive structures in the fossil material. This genus is characterized by the presence of a true petiole, lobed leaves, and deep segmentation (Gnaedinger and Herbst, 1999). *Ginkgoites* has been reported in strata from the Permian of Argentina with the species *G. eximia* (Feruglio) emend. Cúneo, and *G. feruglioi* (Feruglio) Cúneo (Feruglio, 1942; Archangelsky and Cúneo, 1984). The laminae of these species are not larger than 3 cm and the number of terminal segments (two) and the venation density per centimeter are almost three times those observed in *Velascoa pueblensis*, which completely differentiates them. There are species of this genus that are also described in the Lower Permian of India: *Ginkgoites huraensis* Maheshwari and Bajpai and *G. weekaysinghii*

Maheshwari and Bajpai. The characters that allow differentiating these species from the species described in the present work are the entire lamina in *Ginkgoites huraensis* and eight segments in *G. weekaysinghii*, as well as the high number of veins that both species exhibit (Maheshwari and Bajpai, 1992).

The genus *Baiera* has thin segments of less than 0.5 cm (laciniae) and less than four veins per segment (Gnaedinger and Herbst, 1999). Five species are recorded in the Permian of Europe: *Baiera digitata*, (Brongniart) Heer, *B. tartarica* Zalessky, *B. raymondii* Renault; *B. mansfeldensis* Bauer, Kustatscher and Krings (Bauer et al., 2013). In Africa, only *Baiera plumosa* Hog and Bose has been reported; *Velasco pueblensis* lacks laciniae and has 12 segments 1.6 cm wide and a higher number of veins (up to 16 per cm). The last genus of the order Ginkgoales considered by Zhou (2009) is *Sphenobaiera*, which lacks a true petiole and only exhibits a cuneate base, and thus a comparison with the genus from Puebla is not possible.

Authors such as Meyen (1984) and Naugolnykh (2007) have also considered the existence of satellite genera for leaf impressions that lack reproductive structures and histological characters but have

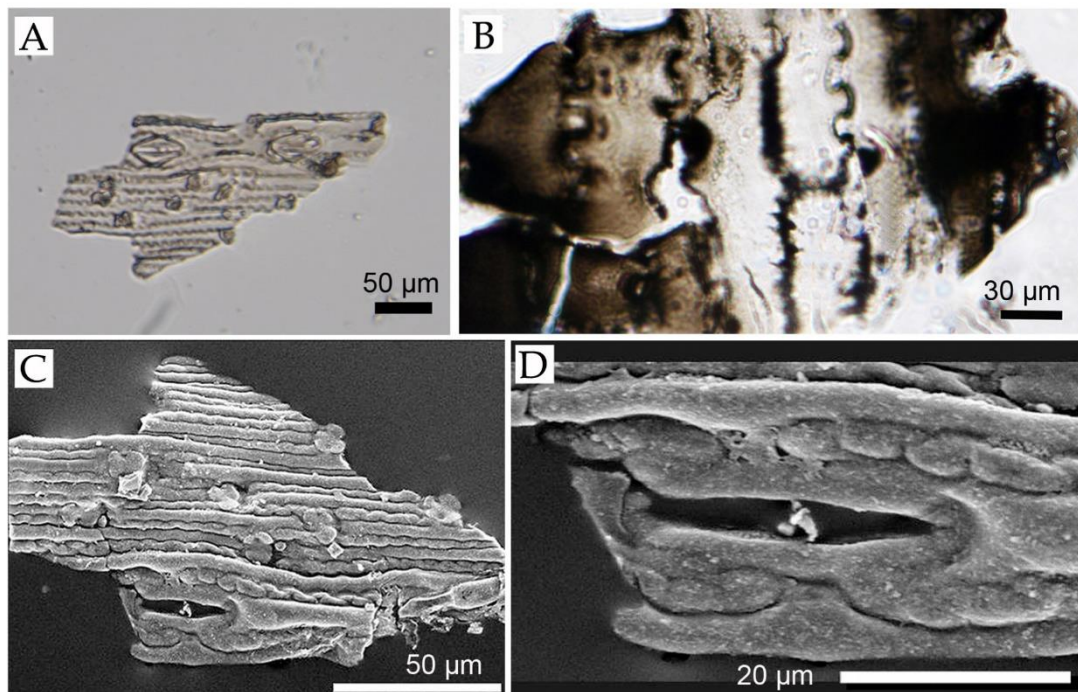


Fig. 4. Micro characters of the *Velascoa pueblensis* sp. nov. A. Observed stomata in light microscope of the specimen CFZ-MTZ542, it is observed that the stomata are arranged in parallel. B. Epidermal cells observed in light microscope of the specimen CFZ-MTZ542. C and D. Electronic photography of stomata and epidermal cells of the specimen CFZ-MTZ542.

characteristics of the Ginkgoales (petiolate, semicircular, segmented leaves). Zhou (2009) considers 12 satellite genera for the Upper Paleozoic: *Flabellifolium*, *Ginkgophyllum*, *Ginkgophytopsis*, *Ginkgopsis*, *Gloto-phyllum*, *Kerpia*, *Meristophyllum*, *Nepheropsis*, *Phylladoderma*, *Psygomophyllum*, *Rhipidopsis*, and *Saportaea*.

Velascoa pueblensis is distinguished by a very large petiole with several veins running through it, which are inserted into the lamina in a variable number, the leaf shows three division levels, forming 12 regular segments, each having 10 to 16 veins. The absence of a true petiole in the genera *Flabellifolium*, *Gloto-phyllum*, and *Meristophyllum* (Seward, 1919) morphologically separates them from *Velascoa*, as well as the genera *Psygomophyllum* and *Rhipidopsis*, which are also not comparable to the genus from Mexico because they have irregular segments.

The rest of the satellite genera show marked differences in one of their diagnostic characters that unquestionably differentiate them from *Velascoa*, such as: entire leaves (*Nepheropsis*); bilobed leaves (*Kerpia*); petiole attached to a primary rachis (*Gynkgopsis*); thickening in the lower part of the margin (*Saportaea*); anastomosed venation (*Gynkgophytopsis*); a single vein per segment (*Ginkgophyllum*); and the presence of a midvein in the petiole (*Phylladoderma*) (Seward, 1919; Retallack, 1980; Gutiérrez, 1995; Vassilenko et al., 2014). What has been discussed above supports the proposal of this new genus for the material discovered in Puebla, Mexico. However, a reliable assignment to the division Ginkgophyta is not possible because no reproductive structures have been found, as well as the poor preservation of the cuticular material, and is thus considered an genus without higher taxonomic assignment (incertae sedis) (Table 2).

The presence of heterophylly is an aspect that has been discussed by different authors in the group of the Ginkgoales (Mundry and Stützel, 2014) and has set the guideline for the assignment of a higher number of artificial groups. In the case of *Velascoa*, this argument is offset, since it is the second most abundant group in the study locality with 21% (Table 1), representing 104 specimens with different degrees of preservation and development, where the diagnostic characters of this genus

are constant.

4.2. Accompanying flora

From the continuous work carried out in the last five years by the team of the paleontology collection of the Faculty of Higher Studies Zaragoza, important contributions have been made in the discovery of new records for the flora of the Matzitzi Formation.

Table 1 shows the high diversity in the locality of Coatepec, which contrasts with the floristic list made by Silva (1970); this is a result of a) changes and updates in the code of the Nomenclature for Algae, Fungi and Plants (Turland et al., 2018), b) a more detailed examination of the material, and c) the discovery of new fossil specimens in Mexico. With respect to a), there is the case of the genus *Pecopteris* (Fig. 5 A), which was described based on the type species *Pecopteris pennaeformis* (Brongniart) Brongniart, currently considered to belong to the family Tedeleaceae due to the presence of sporangia that are grouped singly or in clusters and exhibit an apical ring. Thus, since ferns from the Matzitzi Formation have exannulate sporangia, they should be assigned to the genus *Astherotheca* Presl. There is also the case of the genus *Fascipteris* Gu et Zhi, which was created for entire fronds of Marattiales from the Permian of China. It is currently known that there are no significant differences with the genus *Diplazites* from the Carboniferous-Permian of North America. Therefore, following the priority criteria, all species and affinities of the genus *Fascipteris* should be assigned to *Diplazites* (Fig. 5 B). This genus is not an indicator of the Lower Permian, as was referred for the Matzitzi Formation (Magallón-Puebla, 1991). In addition, following the proposal by Cleal (2015), the species *Pecopteris unita*, reported by Silva-Pineda (1970), is discarded and the new combination *Diplazites unitus* (Brongniart).

Regarding a more detailed examination of the fossil material, we observed that the Lepidodendrales have a lower diversity than that reported by Silva (1970), Galván (2000), and Flores-Barragan (2019). After examining the specimens assigned to *Bothrodendron* Lindley and

Table 2
Comparative table of the morphological characters of the twelve genera considered in the Ginkgophyta group (the data of the type species are taken) and three genera of the Ginkgoales order present during the Paleozoic (the data of the oldest species described for each genus are taken), as well as of *Velascoa*.

	petiole presence	petiole length	Number of veins in petiole	leaf length	leaf width	leaf shape	veins per cm	Vein arrangement	segmentation levels	Number of segmentations	Number of terminal segments	Segment width	type of apex of the segments or leaf	Presence of primary rachis	Thickening at the margin
<i>Velascoa</i>	yes	44 cm	variable number	26 cm	33 cm	Fan	10 a 16	dichotomous	3	11	12	1.5–2.1 cm	/	not	not
<i>Baiera</i>	yes					Wedge	2–4	dichotomous	2	2–4	2–4	10 mm	rounded	not	not
<i>Ginkgoites</i>	yes	3 cm		3 cm	4.2 cm	Fan	32–45	dichotomous	1	1–7	2–8		Semi-circular	not	not
<i>Sphenobaiera</i>	not	/	/	2 cm	2.5 cm	flabellate	7 base	/	1	4	/	2 mm	/	not	not
<i>Flabellifolium</i>	not	/	/	4.5 cm	2.5 cm	Fan	1	dichotomous	2	5	6	0.3 cm	lobed	not	not
<i>Ginkgophyllum</i>	yes	1 cm	1	40 cm	12.6 cm	Oblanceolate	/	reticulate	0	0	0	0	lobed	not	not
<i>Ginkgophytopsis</i>	not	/	/												
<i>Ginkgopsis</i>	yes	0.6 cm	/	2.5 cm	5 cm	Fan	/	/	2	13	13–14	0.5	obtuse round	yes	not
<i>Glotophyllum</i>	not	/	/	7 cm	4 cm	oblanceolate	/	dichotomous	/	0	0	/	/	not	not
<i>Kerpia</i>	yes	1.5 cm	/											not	not
<i>Merisophyllum</i>	not	/	/	3 cm	6 cm	Fan	/	dichotomous	0	0	0	/	/	not	not
<i>Nepheropsis</i>	not	/	/	23 cm	6.5 cm	oblanceolate	6 a 7	dichotomous						not	not
<i>Phyllaloderma</i>	not	/	1	15 cm	11 cm	cuneate	30	dichotomous-reticulate	0	0	0	0	round	not	not
<i>Pygmaophyllum</i>	not	/	/	24 cm	11 cm	irregular	/	dichotomous	1	6–9	6–10	7.8 cm	round	not	not
<i>Rhipidopsis</i>	yes	10 cm	/	8 cm	6 cm	cuneate	/	dichotomous	/	/	/	/	/	not	yes
<i>Saporitaea</i>	yes	10 cm	/											not	yes

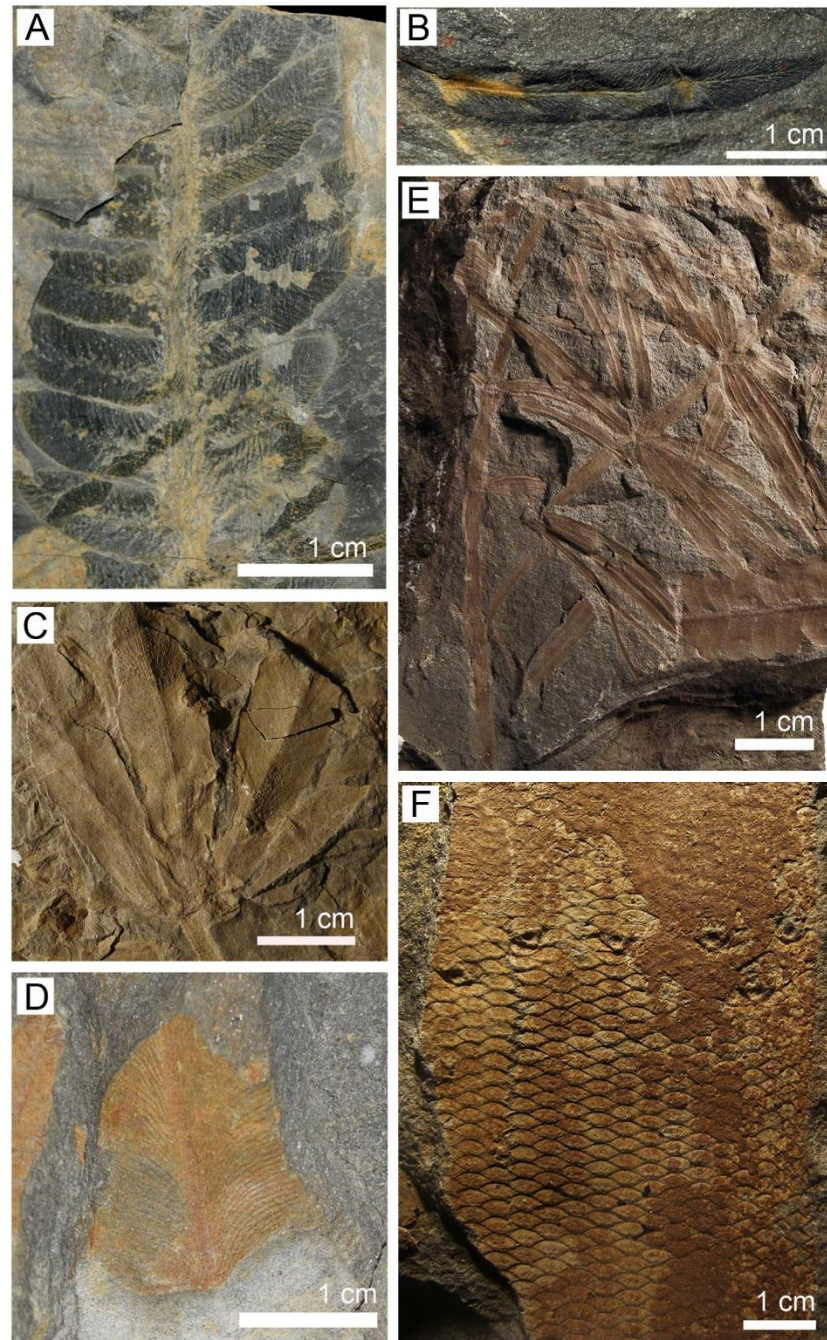


Fig. 5. Macro flora of the Matzitzi Formation. A. Genus *Asterotheca* specimen CFZ-MTZ537. B. Genus *Diplazites* specimen CFZ-MTZ533. C. Genus *Gangamopteris* specimen CFZ-MTZ218. D. Genus *Glossopteris* specimen CFZ-MTZ248. E. *Schizoneura gondwanensis* Specimen CFZ-MTZ494. F. Genus *Sigillaria* Specimen CFZ-MTZ774.

Huttony and *Asolanus* Wood, we conclude that they do not have the diagnostic characters, parichnos, ligule, shape of leaf scars etc., that support the assignment to the genera mentioned above and they are simply barks of *Sigillaria* (Fig. 5F) at different exfoliation stages (*Syringodendron*).

A less abundant and more enigmatic order is Glossopteridales. In 1997, Weber corrected the proposal of records of *Glossopteris* Brongniart in the Matzitzi Formation (Weber, 1997). In this study, the authors consider the presence of up to three different genera of this order

(*Gangamopteris* McCoy and *Glossopteris*) (Fig. 5 C and D), including a reproductive structure (*Plumstedtia*) Rigby that supports the presence of this group in the Matzitzi Formation (Flores-Barragan et al., 2019).

In the case of the new discoveries, the class Equisetopsida is notable and is represented in the Matzitzi Formation by several genera (*Calamites* Brongniart, *Sphenophyllum* Koenig, and *Annularia* Sternberg), to which a new report is added, *Schizoneura gondwanensis* Feistmantel (Fig. 5 E, F), which had been previously wrongly assigned to the genus *Annularia* (Velasco-de León et al., 2015; Flores-Barragan, 2019). The

fused leaves along with their number and shape in the nodes allow to correct the previous assignment (Fig. 5 E).

5. Conclusions

The comparison of the specimens from the Upper Permian of Mexico with 15 genera of Ginkgophytes from different parts of the world and a stratigraphic range of the Upper Paleozoic allows us to conclude that the material from Puebla has unique characteristics that go beyond heterophyly and support the proposal of a new genus and species: *Velasco pueblensis*. At present, there are no known reproductive structures for this locality. This new taxon coexisted successfully at the end of the Permian with lineages already established since the Carboniferous such as *Asterothecca*, *Calamites*, and *Sigillaria*. This association recorded in Mexico is uncommon and would make the Matzitz Formation one of the most diverse localities of the end of the Paleozoic.

Author statement

Conception and design of study: Miguel Angel Flores-Barragan, Elizabet Ortega acquisition of data: Miguel A. Flores Barragan, Patricia Velasco analysis and/or interpretation of data: Drafting the manuscript: Miguel Angel Flores-Barragan, Elizabeth Ortega, M.Patricia Velasco except in new genus and specie

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

The results of this work are part of the doctoral thesis MAFB, and he give thanks for support to Postgraduate in Biological Sciences (Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza) of the Universidad Nacional Autónoma de México and the scholarship CON-ACYT 762406. We thank the project PAPIIT IN 115417 for the funding granted, and also, to Diana S. Madrid Guzman, Erika Ortiz-Martínez and Diego Lozano-Carmona for their help in the development of the field work. And the reviewers of this article Dr. Josep Moreno Bedmar and to the two anonymous reviewers for the comments and observations that contributed to the writing.

References

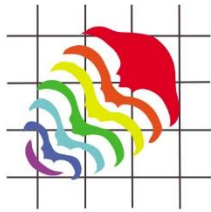
- Archangelsky, S., Cíneo, R., 1984. Zonación del Pérmico continental de Argentina sobre la base de sus plantas fósiles. In: Congreso Latinoamericano de Paleontología, Memories 4, Abstract, pp. 143–153.
- Bauer, K., Kustatscher, E., Krings, M., 2013. The ginkgophytes from the German Kupferschiefer (Permian), with considerations on the taxonomic history and use of *Baiera* and *Sphenobaiera*. *Bull. Geosci.* 88 (3), 539–556.
- Bedoya-Mejía, A.M., 2018. Análisis de procedencia y termocronología detrítica de las formaciones Matzitz y Tianguistengo: implicaciones tectónicas en la evolución paleozoica-mesozoica del sur de México [Mtr.thesis]. Mexico city. Universidad Nacional Autónoma de México, p. 220.
- Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C.C., Silva-Romo, G., 2009. Sedimentología de la Formación Matzitz (Paleozoico superior) y significado de sus componentes volcánicos, región de Los Reyes Metzontla San Luis Atlotitlán, Estado de Puebla. *Rev. Mex. Ciencias Geol.* 26 (1), 18–36.
- Cleal, C.J., 2015. The generic taxonomy of Pennsylvanian age marattialean fern frond adpressions. *Palaeontograph. Abteilung B* 1–3, 1–21.
- Cuneo, R., 1987. Sobre la presencia de probables Ginkgoales del Pérmico Inferior de Chubut, Argentina. VII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Actas. Museo Argentino de Ciencias Naturales, pp. 47–50.
- Doubinger, J., 1956. Contribution à l'étude des flores Autuno—stéphanien, 75. Mémoires Société géologique de France, p. 189.
- Elías-Herrera, M., Ortega-Gutiérrez, F., Sánchez-Zavala, J.L., Macías-Romo, C., Ortega Rivera, A., Iriondo, A., 2005. La falla de Caltepec: raíces expuestas de una frontera tectónica de larga vida entre dos terrenos continentales del sur de México. *Bol. Soc. Geol. Mex.* 57 (1), 83–109.
- Feruglio, E., 1942. La Flora Liásica del Valle del Río Genoa (Patagonia): Ginkgoales et Gymnospermae incertae sedis. *Rev. Mus. La Plata* 7 (3), 93–110.
- Flores-Barragan, M.A., 2019. Las ginkgophytes de la Formación Matzitz, implicaciones taxonómicas y ecológicas [Mtr.thesis]. Mexico city. Universidad Nacional Autónoma de México, p. 93.
- Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., Lozano-Carmona, D.E., Ortega-Chavez, E., 2019. In: Geopangea Symposium, Instituto de Geología Bulletin, vol. 122. UNAM. Abstract, pp. 21–22.
- Florin, R., 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters I, II. *Palaeontographica B* 81, 1–72, 71–173, 82.
- Galván, M., 2000. Contribución al conocimiento paleoecológico de la taoflora Matzitz, Paleozoico Tardío, sur del estado de Puebla [Mtr.thesis]. Mexico city. Universidad Nacional Autónoma de México, p. 82.
- Gnaedinger, S., Herbst, R., 1999. La flora Triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz, Patagonia. Parte VI: Ginkgoales. *Ameghiniana* 36 (3), 281–296.
- Gutiérrez, P.R., 1995. Nuevos Registros Paleoflorísticos para la Formación Agua Colorada, Carbonífero Superior, en el sector sudoriental de la Sierra de Fatima, Provincia de la Rioja, Argentina. *Buenos Aires. Ameghiniana* 32 (2), 111–128.
- Hernández-Láscares, D., 2000. Contribución al conocimiento de la estratigrafía de la Formación Matzitz, área Los Reyes Metzontla Santiago Coatepec, extremo suroriental del estado de Puebla. [Mtr.thesis]. Mexico city, vol. 117. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Höeg, A.O., Bose, M.N., 1960. The Glossopteris flora of the Belgian Congo. *Annales du Musée Royal du Congo Belge, Série, Sciences géologiques* 32, 109.
- Juárez-Zúñiga, S., Solari, L.A., Ortega-Obregón, C., 2020. Permian Igneous Clasts from the Matzitz Formation, Southern Mexico: Isotopic Constraints on the Final Amalgamation of Pangea. *Geological Society of London, Special Publication*. <https://doi.org/10.1144/SP503-2019-238>.
- Kawasaki, S., Kon'no, E., 1932. The flora of the heian system, Pt. 3. *Bull. Geol. Surv. Jpn.* 6 (3), 32–44.
- Kouwenberg, L., Hines, R., McElwain, J., 2007. A new technique to extract and process thin fragmented fossil cuticle using polyester overlays. *Review paleobotany and palynology* 14 (5), 243–248.
- Kustatscher, E., Bauer, K., Butzmann, R., Fischer, T.C., Meller, B., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Kerp, H., 2014. Sphenophytes, pteridosperms and possible cycads from the wuchiapingian (lopingian, permian) of bletterbach (dolomites, northern Italy). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 208, 65–82.
- Magallón-Puebla, S.A., 1991. Estudio sistemático y biométrico de helechos del tipo Pecopteris (Marattiales; Pteridophyta) de la Formación Matzitz (Permo-Carbonífero), estado de Puebla [Lic.thesis]. Mexico city. Universidad Nacional Autónoma de México, p. 110.
- Maheshwari, H.K., Bajpai, U., 1992. Ginkgophyte leaves from the permian gondwana of the rajmahal basin, India. *Palaeontographica* 224, 131–149.
- Meyen, S.V., 1984. Basic features of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. *Bot. Rev.* 50, 1–111.
- Mundry, M., Stützel, T., 2014. Morphogenesis of leaves and cones of male short-shoots of Ginkgo biloba L. *Flora* 199, 437–452.
- Naugolnykh, S.V., 2007. Foliar seed-bearing organs of Paleozoic Ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales. *Paleontol. J.* 41, 815–859.
- Pfefferkorn, H.W., Mustafa, H., Hass, H., 1975. Quantitative charakterisierung oberkarboner abdruckfloren. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 150 (3), 253–269.
- Retallack, G.J., 1980. Middle triassic megafossil plants and trace fossils from tank gully, canterbury, New Zealand. *J. Roy. Soc. N. Z.* 19 (1), 31–63.
- Seward, A.C., 1919. *Fossil Plants: A Text-Book for Students of Botany and Geology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Silva, A., 1970. Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacan, vol. 29. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana, p. 108.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., Krings, M., 2009. 2th Edition, *Paleobotany the Biology and Evolution of Fossil Plants*. Elsevier Inc, USA.
- Turland, N.J., Wiersma, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T.W., McNeill, J., Monro, A.M., Prado, J., Price, M.J., Smith, G.F., 2018. International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) *Regnum Vegetabile* 159. Koeltz Botanical Books, Glashütten.
- Vassilenko, D.V., Shcherbakov, D.E., Karasev, E.V., 2014. Biodamage on Phylladoderma leaves from the upper permian of the pechora basin. *Paleontol. J.* 48 (4), 447–450.
- Velasco de León, M.P., Flores Barragan, M.A., Lozano-Carmona, D.E., 2015. An analysis of a new foliar architecture of the permian period in Mexico and its ecological interactions. *Am. J. Plant Sci.* 6, 612–619.
- Weber, R., 1997. How old is the triassic flora of sonora and tamaulipas, and news on leonardian floras in Puebla and Hidalgo, México. *Rev. Mex. Ciencias Geol.* 14 (2), 225–243.
- Weber, R., Centeno-García, E., Magallón-Puebla, S.A., 1987. La Formación Matzitz, estado de Puebla, tiene edad permocarbonífera. Instituto de Geología, Simposio sobre la geología regional de México, Abstract, pp. 57–59.
- Weber, R., Magallón-Puebla, S.A., Sour-Tovar, F., 1989. La flora paleozoica de Puebla. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (México), información Científica y Tecnológica 11 (156), 19–26.
- Wieland, G.R., 1914. La flora Liásica de la Mixteca Alta: México, vol. 31. Secretaría de Fomento, Instituto Geológico de México, p. 165.
- Zhou, Z.Y., 2009. An overview of fossil Ginkgoales. *Palaeworld* 18, 1–22.

Tercer capítulo

New records of *Bjuvia* and *Nilssonia* from the Permian of Mexico

- **Flores-Barragan, M.A.** Trabajo de gabinete: propuesta del trabajo; realización de técnicas curatoriales; Extracción de cutícula; revisión e identificación taxonómica de los ejemplares; recopilación y consultas bibliográficas; análisis e interpretación de los datos; toma de fotografías y armado de láminas; redacción del escrito. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Velasco-de León, M.P.** Trabajo de gabinete: dirección de trabajo, revisión de los datos y de redacción. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.

Flores-Barragan, M.A., y Velasco-de León, M.P. (2021). New records of *Bjuvia* and *Nilssonia* from the Permian of Mexico. *Palaeontologia Electronica*. 24(3). a28. <https://doi.org/10.26879/1109palaeo-electronica.org/content/2021/3447-cycadophytas-of-the-permian>



New records of *Bjuvia* and *Nilssonia* from the Permian of Mexico

Miguel Angel Flores-Barragan and María Patricia Velasco-de Leon

ABSTRACT

Two new genera have been identified in the Permian of Mexico: cf *Bjuvia* and *Nilssonia*. Along with previously-known *Taeniopteris*, these confirm the presence of Cycadophytes in the upper Paleozoic of Mexico. This substantially increases the geographical and temporal distribution of this group and provides information on the type of environment in which these plants developed. The new reports come from two localities of the Matzitzi Formation, in the state of Puebla, Mexico, called Carretera (Ca) and Coatepec (Co). In the first locality, we identified material characterized by the presence of a simple leaf of large size with veins perpendicular to the rachis and always parallel, as well as a stomatal apparatus with papillae. The fragmentary nature of the material from Puebla allows only an affinity to *Bjuvia* of the order Cycadales. Other specimens are assigned to *Taeniopteris* and *Nilssonia*. The *Nilssonia* reported from Carretera, has a segmented lamina attached to the rachis on the upper side. *Taeniopteris* is characterized by an entire lamina, generally narrow, with veins originating perpendicularly to the rachis that dichotomizes one or several times. The species *T. lentriculiformis* and *T. crassinervis* are reported for the first time from Coatepec. Together with these genera, the orders Equisetales, Gigantopteridales, Glossopteridales, Lepidodendrales, Marattiales, Osmundales, Peltaspermales, and Voltziales were also identified. Future studies will aim to confirm the taxonomic affinity of these leaves.

Miguel Angel Flores-Barragan. Paleontology collection, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Guelatao avenue, Ejército de Oriente, Iztapalapa town hall, Mexico City, 09230, Mexico. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, 04510, Mexico. 08.mike.angel@gmail.com

María Patricia Velasco-de Leon. Paleontology collection, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Guelatao avenue, Ejército de Oriente, Iztapalapa town hall, Mexico City, 09230, Mexico. pativel@unam.mx

Keywords: upper Paleozoic; taxonomy; Cycadophyte; *Taeniopteris*

Submission: 13 July 2020. Acceptance: 4 September 2021.

Flores-Barragan, Miguel Angel and Velasco-de Leon, María Patricia. 2021. New records of *Bjuvia* and *Nilssonia* from the Permian of Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 24(3):a28. <https://doi.org/10.26879/1109>
palaeo-electronica.org/content/2021/3447-cycadophytas-of-the-permian

Copyright: September 2021 Paleontological Society.

This is an open access article distributed under the terms of Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International (CC BY-NC-SA 4.0), which permits users to copy and redistribute the material in any medium or format, provided it is not used for commercial purposes and the original author and source are credited, with indications if any changes are made.
creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/

INTRODUCTION

Mexico has an extensive plant fossil record that spans from the Paleozoic to the Cenozoic (Silva, 1970, 1984; Velasco-de León and Ortiz-Martínez, 2010). In Mexico, the Paleozoic flora is represented in the Matzitzi (Puebla), Patlanoaya (Puebla), Paso Hondo (Chiapas), and the Tuzancoa Formations (Hidalgo) (Silva, 1970; Rosales-Lagarde et al., 2005; Ramos-Arias et al., 2007). Undoubtedly, the most studied and best known is the Matzitzi Formation, which has been analyzed intermittently since the middle of the century. Silva (1970) conducted the first paleobotanical study in this formation, where she described 25 plant species (mostly *Lepidodendrales* and *Calamitales*). Later, Reinhard Weber (1997) described a new genus, *Lonesomia* Weber of the order *Gigantopteridales*.

Magallón-Puebla (1991) conducted a morphological analysis of the *Marattiales* and described *Fascipteris* Gu et Zhi, which is currently known to correspond to *Diplazites* Goepfert (Cleal, 2015). Galván (2000) accomplished a paleobotanical study in Los Reyes Mezontla and Santiago Coatepec, Puebla, and recorded nine genera and 13 species, including new records of *Annularia* Sternberg, *Sphenophyllum* Brongniart, and *Taeniopteris* Brogniart.

Reports of possible cycadophytes for the Matzitzi Formation are scarce, with only one report of the fossil taxon *Taeniopteris* sp. (Galván, 2000, figure 19). The author mentions 18 specimens collected between the towns of Los Reyes Mezontla and Santiago Coatepec, Puebla. However, the description is poor, as well as the quality of the figures, which does not allow the observation of diagnostic characters and raises doubts about identification of the material as *Taeniopteris*.

We use the concept *Cycadophyta* in the sense of Pott et al. (2012), which refers only to the degree of leaf organization (type of leaf, margin, and venation) and does not imply a phylogenetic relationship. This is because the lack of characters, such as type of stomata or reproductive structures in most cases, complicates the specific assignment of the leaves to any orders of the *Cycadophytes*.

STUDY AREA

The Matzitzi Formation crops out in the north area of the state of Puebla and has an estimated thickness of 600 m (Figure 1A-B) (Calderón-García, 1956). There are still inconsistencies regarding its age, where assignment has varied

from the upper Carboniferous (Silva, 1970), to the lower Permian (Weber et al., 1987), and to the upper Permian (Flores-Barragan, 2019). We agree with the proposal of the study from 2019 that considers our specimens as late Permian in age.

Sedimentological studies have proposed an anastomosed fluvial facies model with up to six facies associations (Centeno et al., 2009). The material examined in the present work belongs to two localities: Carretera and Coatepec (Figure 1C-D). The first one is located at kilometer #89 of the Tehuacán-Oaxaca federal highway, Mexico, and the second is located on the outskirts of the town of the same name (Santiago Coatepec, Puebla, Mexico).

MATERIALS AND METHODS

We conducted five visits to the localities of Carretera (Ca) and Coatepec (Co), where we collected a total of 497 specimens. The fossils are impressions in a lutite of fine- to medium-grained sandstone. The stratigraphic horizon was recorded for each specimen. The material is stored in the Paleontological Collection of the Facultad de Estudios Superiores Zaragoza of the National Autonomous University of Mexico under the acronym (CFZ-MTZ).

In order to obtain more precision in the morphological characters, which are of great importance for the identification (Artabe, 1985; Remy and Remy, 1975), we made detailed measurements of the specimens in the program Image J (version 1.8.0.). We also obtained cuticle using cellulose acetate peel as well as dispersed cuticles (Kerp, 1990; Kouwenberg et al., 2007) for fossils that were lustrous or carbonized. The cuticles were photographed with an Olympus E-620 camera and observed under an Olympus bx41 microscope for their description and measurement.

The taxonomic assignment is based on studies that used the morphological characters of the lamina, including Remy and Remy (1975), Artabe, (1985), and Van Konijnenburg-van Cittert et al. (2017).

RESULTS

In the Carretera locality, we measured a stratigraphic section of 24.5 m. At its base, there are 3.5 m of strata with a grain size of fine- to medium-grained sandstone and parallel lamination. The next 21 m are composed of medium-grained sandstone, with parallel, cross-planar, and ripple stratification. Between the sandstone strata, there are

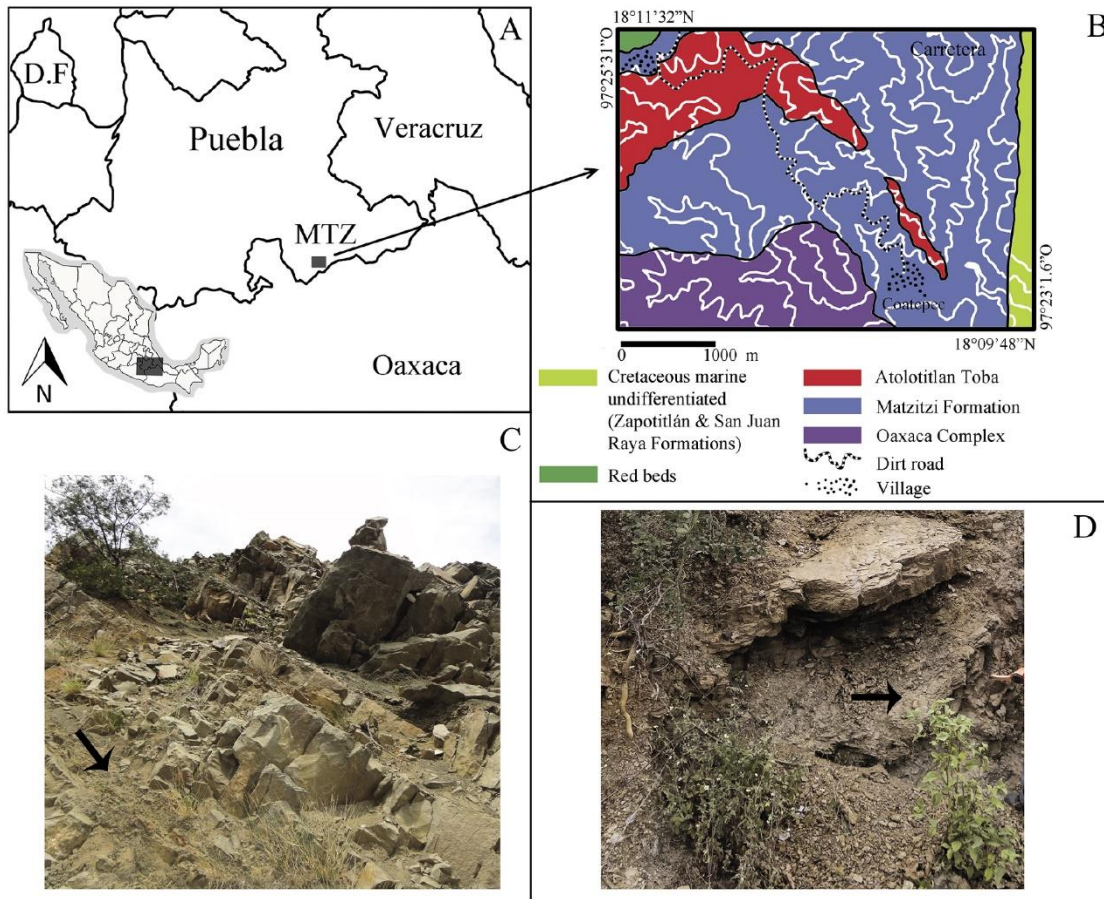


FIGURE 1. Map of the location of the study areas. A) Map of the Mexican Republic showing the location of the localities within the state of Puebla. B) Geological map of the Matzitzi Formation. C) Strata of the “Carretera” locality, the arrow indicates the collecting area. D) Strata of the “Coatepec” locality, the arrow indicates the collection area.

rock packages of up to 1 m in thickness with finer lithology (siltstone and lutite), and in this location is where most specimens were collected (Figure 2A).

In the Ca locality, we identified a total of 164 specimens, belonging to six different orders: Lepidodendrales, Equisetales, Marattiales, Glossopteridales, Peltaspermales, Voltziales, and *Incertae sedis*. Four of these orders had already been reported for this formation (Silva, 1970; Weber, 1987; Galván, 2000), and we add two new reports to these lists: Glossopteridales and Voltziales (Table 1).

In the Coatepec locality, we measured a stratigraphic section of 150 m. In the first 28 m, there is an alternating sequence of sandstone and lutite with plant fossils. Above this sequence, there is 52 m of massive strata of fine- to coarse-grained sandstone. Above this section, there are massive

strata of conglomerates supported by matrix and round, with a thickness of 70 m (Figure 2B).

In this locality, we identified 333 specimens, belonging to nine orders Lepidodendrales, Equisetales, Osmundales, Marattiales, Glossopteridales, Gigantopteridales, Peltaspermales, Cycadales?, Voltziales, and one *insertae sedis*, being the possible Cycadophyte, which is our new record for this formation (Table 1).

Below we describe the new reports of Cycadophytes at the genus and/or species level for the Matzitzi Formation.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Class CYCADOPSIDA Brongniart, 1843

Order CYCADALES Dumortier, 1829

Genus *BJUVIA* Florin, 1933

cf. *Bjuvia* sp.

Figure 3

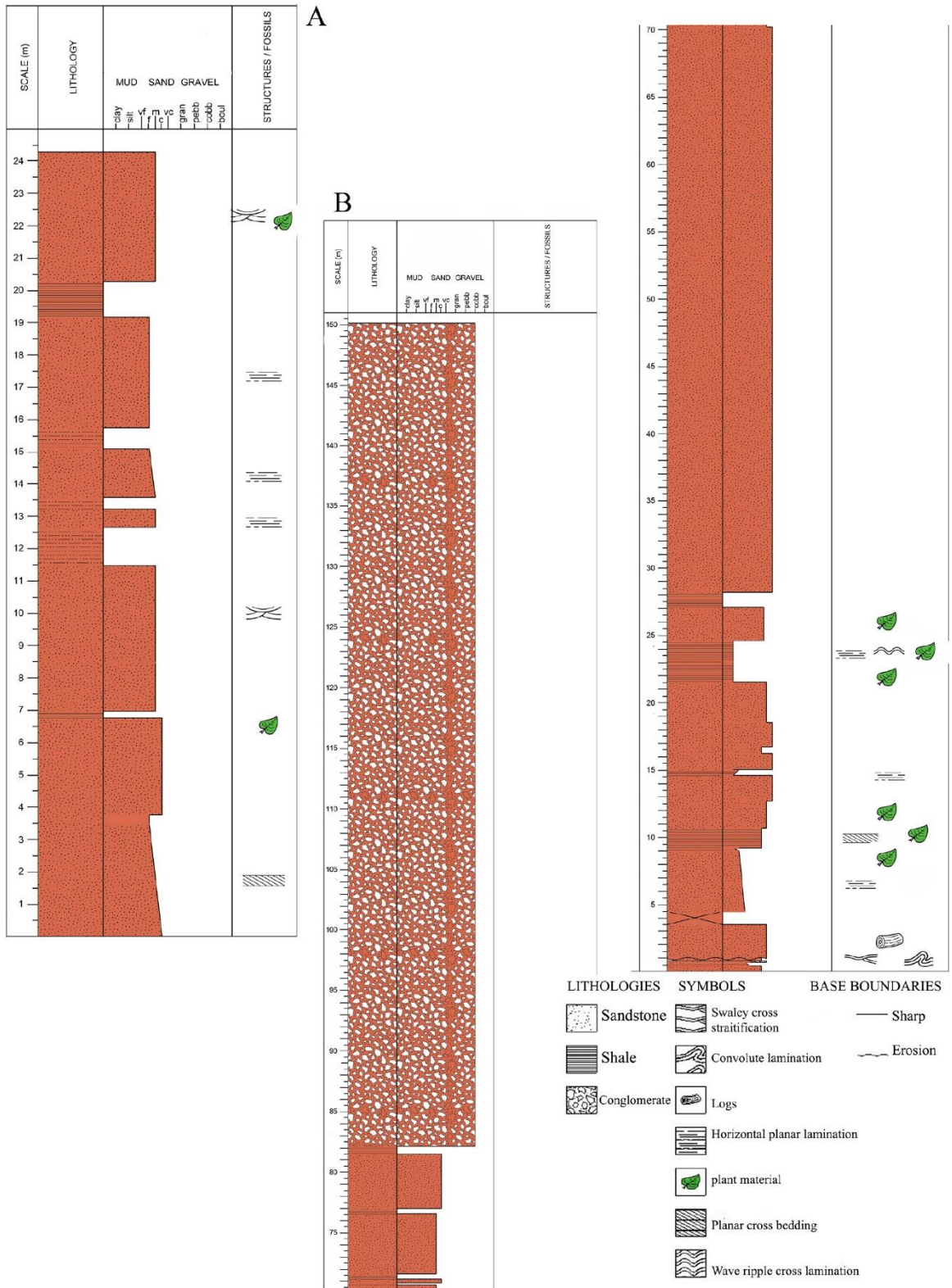


FIGURE 2. Stratigraphic sections of the collecting outcrops. A) Sequence of rocks that outcrop on kilometer #89 of the Tehuacán-Oaxaca highway, the two collection zones can be observed. B) Sequence of rocks that outcrop from the river “Paso Hondo” to the outskirts of the town of Coatepec, Puebla; the different collecting layers can be observed.

TABLE 1. Comparative table of the genera described over time in the Matzitzi Formation.

Order or family	Genus	Silva (1970)	Weber et al. (1987) and Weber (1997)	Galvan (2000)	Valdes Vergara (2017)	Flores-Barragan and Velasco-de León (2021)	
		location unknown	location unknown	location unknown	Carretera	Carretera	Coatepec
Bennettitales	<i>Pterophyllum</i> Brongniart		*				
Cycadales	cf. <i>Bjuvia</i> Florin						*
Cordaitanthales	cf. <i>Cordaites</i> Unger						*
Dycranophyllales	<i>Dycranophyllum</i> Grand'Eury					*	*
Equisetales	<i>Annularia</i> Sternberg			*			
Equisetales	<i>Asterophyllites</i> (Schlotheim) Brongniart						*
Equisetales	<i>Calamites</i> Suckow	*		*	*	*	*
Equisetales	<i>Schizoneura</i> Schimper et Mougeot						*
Equisetales	<i>Sphenophyllum</i> Brongniart			*			
Gigantopteridales	Cf. <i>Gigantonoclea</i> Koidzumi						*
Gigantopteridales	<i>Lonesomia</i> Weber		*				
Ginkgoales	<i>Baiera</i> Braun		*				
Ginkgoales	<i>Ginkgoites</i> Seward		*				
Glossopteridales	<i>Gangamopteris</i> McCoy						*
Glossopteridales	<i>Glossopteris</i> Brongniart						*
Glossopteridales	<i>Plumstedtia</i> Rigby						*
Incertae sedis	<i>Cordaicarpus</i> Geinitz						*
Incertae sedis	<i>Cladophebis</i> Brongniart						*
Incertae sedis	<i>Holcospermum</i> Nathorst		*	*		*	*
Incertae sedis	<i>Lesleya</i> Lesquereux					*	
Incertae sedis	<i>Nilssonia</i> Brongniart					*	
Incertae sedis	<i>Taeniopteris</i> Brongniart			*	*	*	*
Incertae sedis	<i>Trigonocarpus</i> Brongniart				*	*	
Incertae sedis	<i>Velascoa</i> Flores Barragan et Ortega Chavez						*
Lepidodendrales	<i>Asolanus</i> Wood	*					
Lepidodendrales	<i>Bothodendron</i> Lindley et Hutton	*					
Lepidodendrales	<i>Cyperites</i> Lindley et Hutton	*			*	*	*
Lepidodendrales	<i>Knorria</i> Sternberg					*	*

TABLE 1 (continued).

Order or family	Genus	Silva (1970)	Weber et al. (1987) and Weber (1997)	Galvan (2000)	Valdes Vergara (2017)	Flores-Barragan and Velasco-de León (2021)	
		location unknown	location unknown	location unknown	Carretera	Carretera	Coatepec
Lepidodendrales	<i>Lepidodendron</i> Sternberg	*		*			
Lepidodendrales	<i>Sigillaria</i> Brongniart	*		*	*	*	*
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i> Brongniart	*				*	*
Lepidodendrales	<i>Stigmariopsis</i> Grand Eury	*					
Lepidodendrales	<i>Syringodendron</i> Sternberg				*	*	*
Marattiales	<i>Astherotheca</i> Presl et Corda	*		*	*	*	*
Marattiales	<i>Diplazites</i> Goeppert					*	*
Marattiales	<i>Lobopteris</i> Wagner					*	
Osmundales	<i>Dychotomopteris</i> Maithy						*
Peltaspermales	<i>Comia</i> Zalesky				*	*	
Peltaspermales	<i>Neuropteris</i> Brongniart (Sternberg)	*		*		*	*
Peltaspermales	<i>Odontopteris</i> Brongniart (Sternberg)	*				*	*
Peltaspermales	<i>Sphenopteris</i> (Brongniart) Sternberg				*		*
Peltaspermales	<i>Ovopteris</i> Potonie	*				*	
Voltziales	<i>Majonicaceae</i> Clement-Westerhof						*

Material. CFZ-MTZ540, 551, 583.

Locality. Coatepec.

Description. Entire lamina, lanceolate, with entire margins, the rachis is prominent and longitudinally striate; veins are fine, numerous, simple, and emanate perpendicularly from the rachis. Irregular to square and/or rectangular epidermal cells have generally straight walls. The stomata are arranged in irregular rows; stomatal apparatus is protected by simple digitate papillae.

Given the large size of the lamina, all specimens are preserved as fragments, with the best-preserved specimen measuring 15.0 cm in length and 18.55 cm in width at the mid-part (Figure 3A). The width of the leaf gradually decreases towards the apex and the base (Figure 3B). The shape of both is unknown. A rachis running along the lamina is longitudinally striated and 0.55 cm wide (Figure 3C). The leaf is laterally inserted into the rachis. The veins are perpendicularly inserted into the rachis. This venation is simple and has a density of

33 to 40 veins per centimeter in the proximal part to the margin (Figure 3D); the number of veins is constant along the entire lamina.

In the adaxial cuticle, the epidermal cells are rectangular to irregular in shape 80 to 90 μ long and 8 to 10 μ wide, with straight to slightly undulated anticlinal walls, 1 to 2 μ thick (Figure 3E). Crest distance is 6 to 8 microns, with a height of 3 microns. The epidermal cells are arranged parallel to the venation and also exhibit simple trichomes of up to 15 microns in length (Figure 3I).

In the abaxial cuticle, there are also irregular to square and/or rectangular epidermal cells, with straight anticlinal walls and a size between 50 and 100 μ (Figure 3F). The stomatal aperture is 10 to 15 μ wide with 6-7 subsidiary cells on both sides surrounding the stoma. Four papillae are observed, which protrude from the stomatal aperture (Figure 3G and J). The stomata are arranged in irregular rows (Figure 3H).

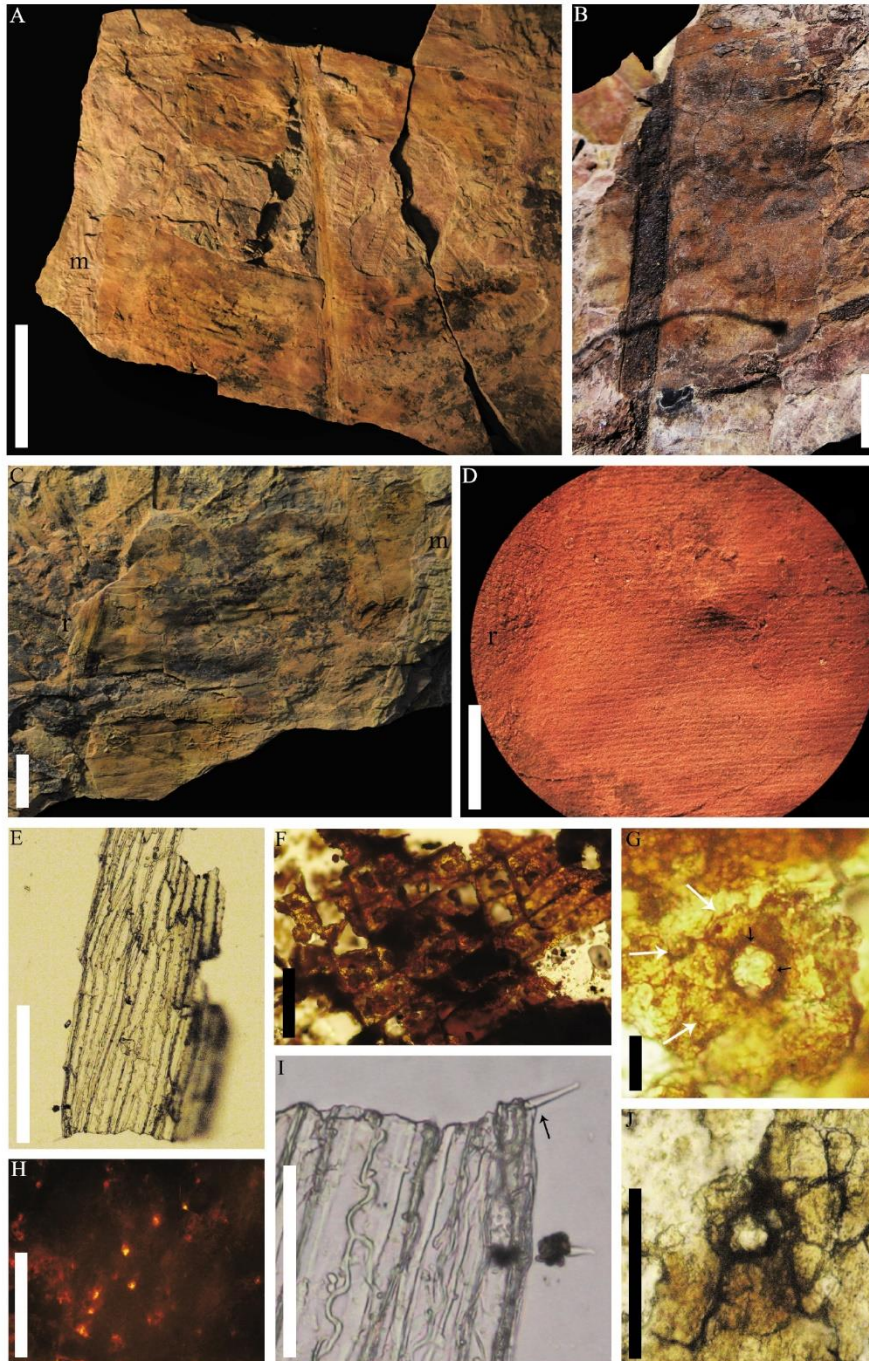


FIGURE 3. Specimens of cf. *Bjuvia* sp. A) Largest specimen, CFZ-MTZ540. B) Specimen CFZ-MTZ583, in which a reduction in width toward the edges of the lamina can be observed. C) Close-up of specimen CFZ-MTZ540, in which the type of attachment of the lamina can be observed. D) Parallel venation observed in specimen CFZ-MTZ540. E) Adaxial cuticle extracted from specimen CFZ-MTZ583, with undulating epidermal walls. F) Abaxial cuticle extracted from specimen CFZ-MTZ540, in which straight epidermal cells can be observed. G and J) Stomata in the abaxial part of the cuticle of specimen CFZ-MTZ540, black arrows indicate papillae over stomatal opening and white arrows indicate subsidiary cells. H) Stomatal arrangement observed in the abaxial cuticle. I) Close-up of the adaxial cuticle where a simple trichome is observed, arrow indicates simple trichome. Abbreviations: m, leaf margin; r, rachis. Scale: A 5 cm, B and C 1 cm, D 0.5 cm, E, F and H 100µ, G 10 µ, I-J 50µ.

Remarks. Entire leaves attached to a central rachis that lack epidermal and reproductive characters are generally located in the fossil taxon *Taeniopteris* (Van Konijnenburg-van Cittert et al., 2017). In this case, we observe seven subsidiary cells. The shape of the epidermal cells, the presence of trichomes, and the absence of dichotomies in the veins also suggest *Bjuvia*. Nevertheless, it is necessary to obtain better preserved material in order to be certain; thus, we consider the specimens CFZ-MTZ540, 551, and 583 as cf. *Bjuvia* sp.

Thus far, there are only three species of this genus, all located in the Triassic of Europe. *Bjuvia simplex* Florin is characterized by having large leaves of up to 1 m in length and a venation density of 12-14 veins per cm; the venation can dichotomize at the base of the veins. Even though the size of the specimen studied here is incomplete, the venation density completely differs from that observed in *B. simplex*. The same occurs with the species *B. dolomitica* Wachtler et Van Konijnenburg-van Cittert, which only has 14-18 veins per centimeter, as well as a larger leaf width and a thicker rachis with a constant width. Regarding the third species, *B. thalensis* Kustatscher et Van Konijnenburg-van Cittert, though it has a size relatively similar to that of the specimen from Puebla, it also

differs in the venation density, as well as in the width of the rachis (Table 2).

In the case of the epidermal characters of the genus, the three reported species exhibit haplocheilic stomata, amphistomatic leaves, rectangular or square epidermal cells, and stomata generally in irregular rows with subsidiary cells and, in some cases, with papillae. The specimen from Puebla is similar to *Bjuvia simplex* in the shape of the abaxial epidermal cells, the size of the stomatal aperture, number of subsidiary cells and the presence of trichomes (Barbacka, 2001). With *B. dolomitica* it shares the characters of the adaxial cuticle, since both have rectangular to irregular epidermal cells with straight to slightly crenulated walls (Wachtler and Van Konijnenburg-van Cittert, 2000). Finally, with *B. thalensis* it shares the presence of papillae in the stomatal apparatus (Kustatscher and Van Konijnenburg-van Cittert, 2010).

Order *INCERTAE SEDIS*
Genus *NILSSONIA* Brongniart, 1825
Nilssonia sp.
Figure 4A-B

Material. CFZ-MTZ266.

Locality. Carretera.

TABLE 2. Comparative table of the morphological characters of the three reported species of the genus *Bjuvia*, as well as the affinity proposed here.

	cf. <i>Bjuvia</i> sp	<i>B. thalensis</i>	<i>B. simplex</i>	<i>B. dolomitica</i>
Lamina length (cm), with an asterisk indicating an approximation for incomplete leaves	21.5*	20*	/	100
Lamina width (cm)	18.6	15	20	30
Rachis width (cm)	0.6	0.5	1	0.5
Number of veins per cm	40	30	14	18
Rachis type	Fluted	Fluted	Fluted	/
Apex type	/	Round	/	Round
Presence of dichotomies in the veins	No	No	yes	No
Stoma type	/	Haplochellic	Haplochellic	Haplochellic
Number of companion cells	6-7	6-4	7	6-4
Stomatal complex size or stomatal opening*	10-15 μ *	50-60 μ	10 μ *	/
Presence of trichomes	Yes	No	Yes	No
Shape of epidermal cells	Irregular - Rectangular	Isodiametric	Irregular-Quadrate	Rectangular
Wall shape in epidermal cells	Right - Undulated	Right	Right	Undulated
Age	Permian	Triassic	Triassic	Triassic
Country	Mexico	Germany	Sweden	Italy

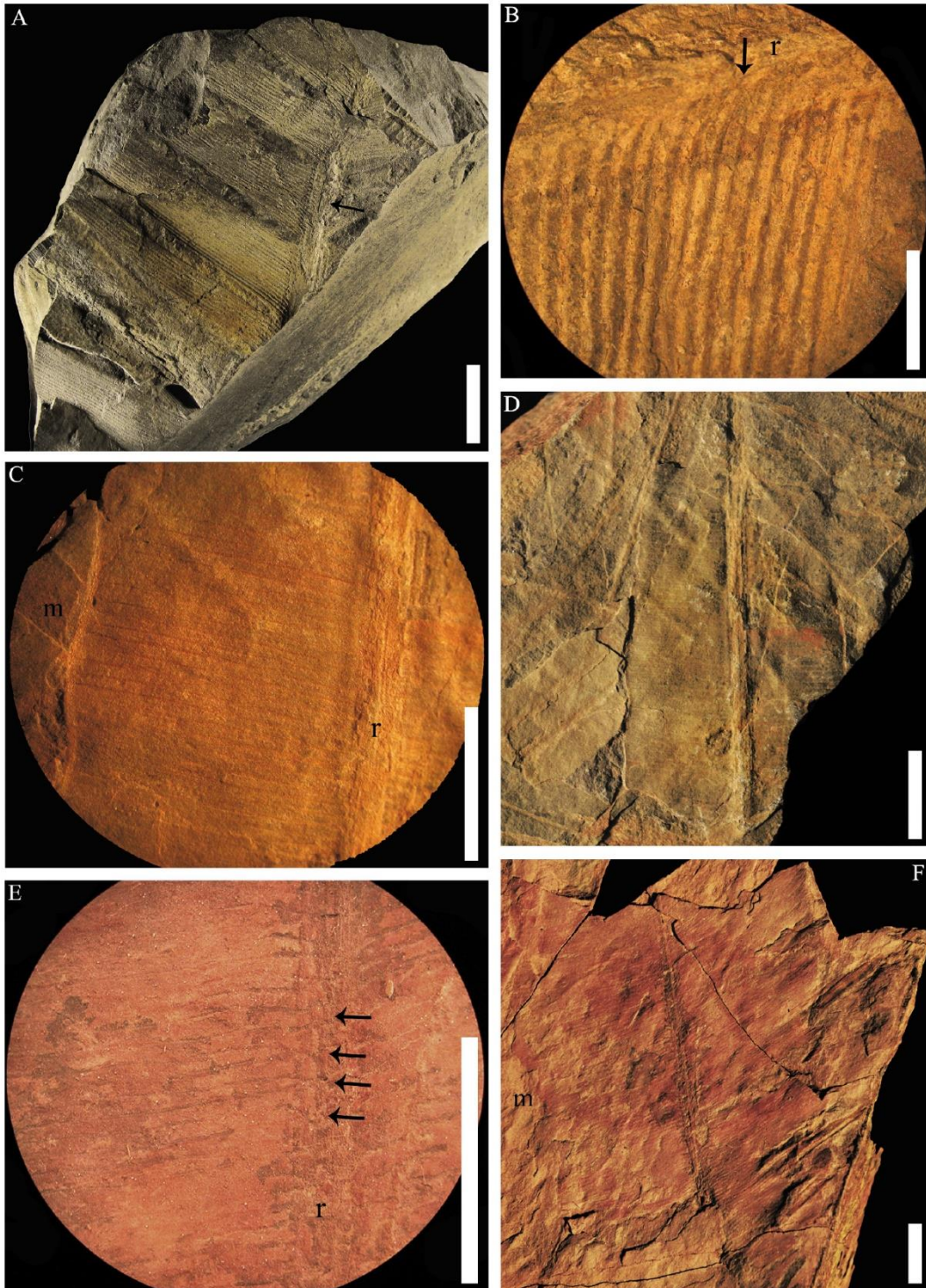


FIGURE 4. Specimens of leaves of Cycadophytes. A) *Nilssonia* sp. Specimen CFZ-MTZ266, the arrow indicates an area in which it is observed how the leaf covers the rachis. B) Parallel and dichotomous venation of *Nilssonia* sp. C) Parallel venation of *Taeniopteris lentriculiformis*, specimen CFZ-MTZ330. D) Specimen of *Taeniopteris lentriculiformis*. E) *Taeniopteris crassinervis*, specimen CFZMTz-713. F) Parallel and dichotomous venation of *Taeniopteris crassinervis*. Symbols: m, leaf margin; r, rachis; the arrows indicate the areas with dichotomous venation. Scale. A, D-F 1 cm, B and C 0.5 cm.

Description. Leaf pinnate (segmented) is subdivided into numerous, regular oppositely positioned segments. The leaf is 6.3 cm long and 4.7 cm wide in the middle part. It has segments with a constant width from 1 to 1.2 cm wide at the base, and the leaf apex is unknown. The distance between the segments is relatively constant at about 0.2-0.3 cm. The lamina is attached to the upper edge of rachis and is completely covered by the rachis, which can measure up to 0.3 cm in width. The venation of the segments is inserted at an angle of 80-90°. The veins can dichotomize near the base then become parallel with a density of 12 to 17 veins per cm in the proximal part to the margin.

Remarks. Segmented leaves have been reported for the Permian from different parts of the world, such as *Pterophyllum cotteanaum* Gutbier from the lower Permian of Germany (Barthel et al., 2010), *Pseudoctenis middridgensis* Stonley from the upper Permian of England (Stonley, 1958), and/or

Pseudoctenis samchokense, Kawasaki from the upper Permian of China (Pott et al., 2010). However, in these cases, the lamina segments are laterally attached to the rachis and are not similar to the Puebla specimen (Table 3). The leaf described in the present work is assigned to *Nilssonina* based on the leaf lamina clearly being attached to the upper edge of the rachis (Van Konijnenburg-van Cittert, et al., 2017). *Nilssonina* has some records for the upper Paleozoic (Tian and Zhang 1980; He et al., 1996), and the first reliable reports are from the Triassic. The species *Nilssonina sturii* Krasser from the upper Triassic of Austria (Pott et al., 2007) evinces some similarity to the specimen from Mexico but differs from it by having a lower number of veins, as well as the presence of dichotomies in the Mexican specimen.

It is important to mention that the dichotomies in the veins in the genus *Nilssonina* are not common in species from the Northern Hemisphere, but are

TABLE 3. Comparative table of morphological characters of some species that have segmented leaves, reported for the Permian, as well as the new report from Mexico. With an asterisk the data of incomplete leaves.

	<i>Nilssonina</i> sp.	<i>Pseudoctenis</i> sp.	<i>Pseudoctenis</i> <i>middridgensis</i> Stonley	<i>Pseudoctenis</i> <i>samchokense</i> Kawasaki	<i>Pterophyllum</i> sp.	<i>Pterophyllum</i> <i>cotteanaum</i> Gutbier	<i>Pterophyllum</i> <i>pottii</i> Bomfleur et Kerp	<i>Pteronilssonina</i> <i>gopalii</i> Pant et Mehra
Lamina length (cm)	6.3*	7.5*	17*	24*	/	/	5*	15*
Lamina width (cm)	4.7*	7.0*	5.7	22*	/	/	6*	11*
Rachis width (cm)	0.3	0.3	0.2-0.3	/	0.25-0.4	0.7	0.5-0.6	0.2
Union of the leaf with respect to the rachis	Attached to the upper edge of rachis	Laterally attached to the rachis	Laterally attached to the rachis	Laterally attached to the rachis	Laterally attached to the rachis	Laterally attached to the rachis	Laterally attached to the rachis	Laterally attached to the rachis
Base of segments	Decurrent	Decurrent in the basiscopic part	Decurrent in the basiscopic part	Slightly constricted in the base	Not decurrent	Decurrent	/	Not decurrent
Length of the segments (cm)	3.5*	4.2	3.7	9.2	8.5	1-3.5	/	6*
Width of the segments (cm)	1-1.2	0.7	0.35	0.5-1.1	0.35	0.5-0.7	1.5-2	1
Segment position	Oppositely	Oppositely to sub-oppositely	Sub-opposite	Oppositely to sub-oppositely	Sub-opposite to alternate	Oppositely	/	Sub-opposite
Type of apex in the segments	/	Rounded	Obtuse	Rounded	Rounded	Rounded-Obtuse	/	/
Distance between segments (cm)	0.2-0.3	0.2-0.7	0.5	0.2	0.2-0.6	0.2-0.3	/	0.3-0.5
Number of veins per cm	12-17	13-20	13-20	/	/	20	42-48	10
Venation arrangement	With dichotomies at the base	3	With dichotomies at the base	With dichotomies at different heights	Parallel	Parallel	Parallel	With dichotomies at different heights
Age	upper Permian	upper Permian	upper Permian	Permian	upper Permian	lower Permian	lower Permian	Permian
Country	Mexico	Australia	England	China	Australia	Germany	Jordan	India

common in species from Gondwana (Holmes et al., 2010). Therefore, it is not comparable to other species described for the Triassic of Europe (Barbacka, 2001; Kustatscher and Van Konijnenburg-van Cittert, 2010).

Genus *TAENIOPTERIS* Brongniart, 1828
Taeniopteris lentriculiformis (Etheridge) Walkom,
 1917

Figure 4C-D

Material. CFZMTZ-330.

Locality. Coatepec.

Description. Entire lamina, with entire margins, probably oblong in shape, leaf width appears to be constant. The apex and base are not preserved. The leaf is 4.1 cm long and 2.5 cm wide. The lamina attaches laterally to the rachis. The rachis is slim, retaining its width throughout the whole leaf with a maximum width of 0.2 cm. The fine veins emanate from the rachis at 90°. The venation is simple, rarely dichotomous, with a density of 23 to 24 veins per cm at the middle-part of the leaf.

Remarks. Given the general morphology of the leaf, this specimen resembles an isolated pinna of the genus *Danaeopsis* Heer ex Schimper. However, this taxon is characterized by having strong secondary veins that anastomose near the margin. Even though there are species that can lack anastomoses, such as *D. angustifolia* and *D. fecunda* (Kustatscher et al., 2012a), the differences in leaf size, vein angle, and venation density do not allow assignment to these species. In addition, the lack of compound leaves and/or sporangia that determine the affinity of these specimens makes their comparison with this genus impossible. For this analysis, the specimen from Puebla was compared with 42 species of the fossil taxon *Taeniopteris* described for the Permian-Triassic (Table 4). The observations indicate a higher similarity with the species *Taeniopteris lentriculiformis*, which is characterized by the near absence of bifurcations in the veins. Yet the size of its lamina is comparable to that of *T. vittata* Brongniart, it does differ due to the lower venation density of *T. lentriculiformis* (Artabe, 1985). This species has been reported for the Triassic of Argentina, New Zealand, and Australia (Artabe, 1985; Rettallack, 1985).

Taeniopteris crassinervis (Feistmantel) Arber, 1917

Figure 4E-F

Material. CFZMTZ-713.

Locality. Coatepec.

Description. Entire lamina, with entire margins, 6.8 cm long and 5.3 cm wide at the mid-part. The leaf width appears to be constant. The shape of the

base and apex are unknown. Undulations are observed in the lamina, which could be the result of desiccation and/or the fossilization process. The lamina attaches laterally to the rachis. The rachis is slim, retaining its width throughout the whole leaf with a maximum width of 0.3 cm. The veins emanate from the rachis at 90°. This venation divides at the proximal part of the rachis and then becomes parallel along it. It can have a density of up to 14 to 16 veins per centimeter at the mid-part of the leaf.

Remarks. After comparing it with 42 different species of the genus (Table 4), the specimen from Puebla was assigned to the species *Taeniopteris crassinervis*, since it exhibits strong veins with a similar venation density and perpendicular angle at which they are inserted regarding to the rachis. Another diagnostic characteristic of this species is the dichotomy of the veins in the contact area with the rachis (Figure 4E). This species has been reported for the Triassic of Argentina (Artabe, 1985), United States, India, Australia, New Zealand, and Africa (Behereismeyer and Turner, 2019). This new report would correspond to the most southern record of North America.

DISCUSSION

The importance of epidermal characters has been emphasised for the taxonomic assignment of different plant groups, e.g., Cycadales (Pott et al., 2010). However, the cuticle is not always preserved since it depends on the fossilization process and the texture of the leaves. In most localities of Mexico, the preservation of cuticle in fossils is rare. There are reports of cuticles from the Permian of Hidalgo for the genera *Taeniopteris* and *Comia* Zalesky (Velasco et al., 2020). There are also informal records from the Jurassic, in the states of Puebla and Oaxaca, for some Bennettitalean genera: *Zamites* Brongniart and *Otozamites* Braun (Silva, 1969; Ortiz-Martínez, 2014). We add to these reports the cuticle obtained from the specimen of cf. *Bjuvia* sp., from which we were able to observe stomata and epidermal cells.

The genus *Bjuvia* has simple leaves, entire margins, rachis that runs through the entire lamina and veins almost perpendicular concerning to the rachis. The veins, most always, are not dichotomous. Based on the epidermal characteristics (haplochelic stomata), its assignment to the order Cycadales has been proposed (Wachtler and Van Konijnenburg-van Cittert, 2000). This genus has a stratigraphic range from the Triassic to the Jurassic. There are three described species thus far (Wachtler and Van Konijnenburg-van Cittert, 2000;

TABLE 4. Table of morphological characters of the 42 species of the genus *Taeniopteris* and of the two specimens from Puebla. These species correspond to the Paleozoic-Mesozoic transition reported for the province of Euramerica and Gondwana. Abbreviations: L.L. lamina length (cm). W.L. lamina width (cm). T.A. apex type. T.B. base type. W.R. rachis width (mm). D.V. vein density per cm. A.I.V. insertion angle of veins. A.V. arrangement of veins, 1) Dichotomies at the base of the veins, 2) Dichotomies at the mid-part of the veins, 3) Dichotomies at the base and mid-part of the veins, 4) veins without dichotomies, 5) Dichotomies at the base and then irregularly in the veins, 6) Dichotomy in the terminal part of the veins, and 7) irregular dichotomies in the veins.

Species	L.L.	W.L.	T.A.	T.B.	W.R.	D.V.	A.I.V.	A.V.
Specimen CFZMTZ-330	4.1	2.5	/	/	0.2	23-24	90°	4
Specimen CFZMTZ-713	6.8	5.3	/	/	0.3	14-16	90°	1
<i>Taeniopteris</i> sp1 Galtier et Broutin	15	6	/	/	0.4-0.6	12-15	70°-80°	1
<i>Taeniopteris</i> sp2 Galtier et Broutin	17	7	acute	/	/	14-17	70°-80°	/
<i>Taeniopteris</i> sp A Kustatscher, Bauer, Butzmann, Fischer, Meller, Van Konijnenburg-van Cittert et Kerpi	12	2.1	/	/	0.3-0.5	15-18	80-90°	4
<i>Taeniopteris</i> sp B Kustatscher, Bauer, Butzmann, Fischer, Meller, Van Konijnenburg-van Cittert et Kerpi	6	9-7			0.6	12-18	70°	1
<i>T. abnorvis</i> Gutbier	15	9.5	/	/	/	28-32	45°	7
<i>T. anavolans</i> Anderson et Anderson	17	3.5	/	cuneiform	0.7	14-16	80°-09°	7
<i>T. anglica</i> White	50	4.5	/	/	0.4-0.1	28	60°-70°	/
<i>T. angustifolia</i> Stockm et Math	13	2	/	/	0.1	28	70°-80°	3
<i>T. ardesica</i> Grand eury	4.2	1.7	/	/	0.05	20-22	80°	1
<i>T. bertrandiana</i> Teixeira	6.5	3	/	/	/	12	75°	1
<i>T. bosniackii</i> Stefani	6	2.4	/	/	0.25	20	85-90°	1
<i>T. carnoti</i> Zeiller	/	2.5-3	/	/	0.1-0.2	25-30	70-80°	3
<i>T. crassinervis</i> (Feistmantel) Walkom	7	4.5-5.5	/	/	0.2	12-14	90°	1
<i>T. cricumensis</i> Dolianiti	10	1.8	/	/	0.2-0.5	32-40	45°	7
<i>T. densinervis</i> Menéndez	/	1.8	/	/	0.1	28-32	85-90°	4
<i>T. doubingeri</i> Remy	11	3.4	/	/	0.1-0.6	23-34	70°-75°	1
<i>T. eckardti</i> German	20	2.3	/	/	0.2-0.4	08-09	60°	4
<i>T. feddeni</i> Feistmantel	25	12.5	/	/	0.2	20	90°	7
<i>T. gemmina</i> Plumstead	4.5	1.3	/	/	0.07	15-20	60°-70°	7
<i>T. homerifolius</i> Anderson et Anderson	/	6.5	/	/	0.4	10-12	75°	7
<i>T. jejunata</i> grand eury	8-15	1.4-2	/	/	0.1	12-20	70°	/
<i>T. kelberi</i> Kustatscher et Van Konijnenburg-Van Cittert	21	2.0-2.8	/	/	0.55	20-25	80°	4
<i>T. lata</i> Oldham et Morris	36	11	/	/	0.5	10	/	5
<i>T. lentriculiformis</i> (Feistmantel) Walkom	9	2.5-3			0.1	22	80°-90°	4
<i>T. lescuriana</i> Fontaine et white	7	8	/	/	0.2	/	85°	3
<i>T. lutzæ</i> Gnaedinger et Herbst	20	5	retuse	round	/	14-20	80°-90	4
<i>T. magnifolia</i> Rogers	10	7-22	/	/	0.4-1	16-20	85-90°	4
<i>T. multinervia</i> Weiss	7.5-20	12-2	/	/	0.6-0.5	36	80°-90°	1
<i>T. novomundensis</i> Pott et Launis	15	2.1	acute	contracted	0.2-0.4	/	75-80°	1
<i>T. parva</i> Jongmans	3	0.8	/	/	/	50	80°-85°	3

TABLE 4 (continued).

Species	L.L.	W.L.	T.A.	T.B.	W.R.	D.V.	A.I.V.	A.V.
<i>T. plauensis</i> Sterzel	9	1-3.2	/	/	0.1-.07	13-24	70°-80°	2
<i>T. plicatella</i> (Solms-Laubach) Menéndez	6	1.5	/	/	0.5	9	40°	7
<i>T. schlotheimi</i> Remy	5	0.7	/	/	.05-.03	12-14	78-82°	7
<i>T. smithii</i> Lesquereux	15	5	/	/	0.1	40	/	/
<i>T. submultinervia</i> Sterzel		0.32	/	/	0.1	10	75°	3
<i>T. taiyuanensis</i> Halle	13	12	/	/	.8-.5	35-50	65°-80°	1
<i>T. tenuis</i> Doubling et Vetter	6.5-7	1.5	/	/	.07-.05	28-36	80°-90°	3
<i>T. thomsoniana</i> (Arber) Blaschke et Grant-Mackie	/	2	/	/	0.2	28-36	85°-90°	7
<i>T. troncosoi</i> Gnaedinger et Herbst	20	5-1	retuse	cuneiform	/	22-24	40°-50°	7
<i>T. vittata</i> Brongniart	/	2.8-4	acute	/	/	24-30	50°-60°	1
<i>T. wianamattae</i> (Feistmantel) Walkom	/	3.5-6	/	/	0.2-0.6	24-28	75°	1
<i>T. zeilleri</i> Bertrand	30	40	/	/	.3-.2	28	70°-90°	4 and 7

Barbacka, 2001; Kustatscher and Van Konijnenburg-van Cittert, 2010), which completely differ from the specimen from Puebla. However, this assignment can only be corroborated by obtaining more cuticle fragments, which would be of great importance since they would confirm the geographic and temporal extension of this genus to the Permian of North America.

With regard to *Nilssonia*, there are other genera of Cycadophytes that have a segmented lamina, e.g., *Pseudoctenis* Seward, which differs from *Nilssonia* in having leaves laterally inserted into the rachis, never dorsally (Pott et al., 2010), and *Ctenis* Lindley et Hutton, which has an anastomosing venation (Pott et al., 2007). Given the insertion of the lamina into the rachis and the type of venation, it is possible to assign the specimen from Mexico to the genus *Nilssonia*. Nevertheless, poor preservation precludes proposing a new species or assigning it to an existing one.

From the Matzitzi Formation, we also studied leaves with an entire margin, a rachis, and less than 5 cm in width. We assigned these to *Taeniopteris*. However, it must be clarified that, thus far, *Taeniopteris* is considered an artificial genus with different taxonomic affinities and that should only be used for leaves that lack cuticular characters, which could ensure the taxonomic identity of the leaves (Pott and Launis, 2015). Thus, in the present work, they were not assigned to any order and remain in the category of *Incertae sedis*. Yet, the presence of two new reports for the Permian of Mexico is of great importance since, in addition to

the record of *Taeniopteris* cf. *T. magnifolia* from the lower Permian of the state of Hidalgo, Mexico (Velasco et al., 2020), they confirm the presence of this morphotype of leaves in Mexico. These new reports demonstrate that only a few formal taxonomic studies have been conducted in the Matzitzi Formation. Therefore, the knowledge of the taxonomy is alpha level sensu Anderson and Anderson (2003).

The record of *Taeniopteris* cf. *T. magnifolia* occurs in a humid environment with periods of hydric stress in the Tuzancoa Formation (Velasco et al., 2020), which have characteristics very similar to those proposed for the Matzitzi Formation, where there is a mixture of both hygrophilic elements and those better adapted to water scarcity (Flores-Barragan, 2019). We propose that, in Mexico, this genus appears to be present at the end of the Paleozoic in environments with variable climate and intermittent periods of hydric stress.

Looy et al. (2014) mention that derived genera (recent appearance), such as these types of Cycadophyte leaves, evolved under conditions of environmental drought. This could be the case of the localities from the Permian of Mexico, with the prevalence of a sub-humid environment with seasonal rainfall, which indicates hydric stress in some strata (Flores-Barragan, 2019; Velasco et al., 2020). This condition limited the fossilization of the leaves, resulting in a sparse fossil record for these genera compared to those that inhabited more humid places. This would explain the isolated (geographically) and intermittent (chronologically)

reports of these types of leaves during the Paleozoic.

Localities with reports similar to those recorded here are located in the Triassic of Europe, specifically in the middle Triassic of Italy and Germany (Wachtler and Van Konijnenburg-van Cittert, 2000; Kustatscher and Van Konijnenburg-van Cittert, 2010). In Italy, there is a prevalence of conifers over other plant groups, which, together with taxonomic and geological data, is interpreted as an environment with a sub-humid climate (Kustatscher and Van Konijnenburg-Van Cittert, 2005). On the other hand, Germany is considered to have had a generally more humid climate due to the abundance of hygrophilic elements such as Marattiales (Kustatscher et al., 2012b). The material from these environments is not floristically comparable with the Matzitz Formation for it exhibits an abundance of genera typical of the upper Paleozoic, such as *Asterotheca* Presl and Corda, *Calamites* Brongniart, *Cyperites* Lindley and Hutton, and *Sigillaria* Brongniart. It appears that taxa with morphology similar to Cycadophyta have been established in partially sub-humid environments since the Permian-Triassic transition.

In the present work, we propose a sub-humid environment based on the floristic elements. However, studies on the edaphic and taphonomic conditions are still necessary in order to better understand the depositional environments of the Matzitz Formation that allowed the establishment and coexistence of different floristic elements. New records, such as those reported in the present work, are important to answer questions on envi-

ronmental, taxonomic, and distributional aspects. For example, does *Bjuvia* or *Nilssonia* have an earlier origin than that estimated based on the records in the literature? And did they have a larger geographic distribution? Much remains to be discovered in the localities of the end of the Paleozoic in what is now known as Mexico.

CONCLUSIONS

The presence of cf. *Bjuvia* sp., *Nilssonia* sp., *Taeniopteris crassinervis*, and *T. lentriculiformis* makes the existence of Cycadophytes in the Permian of Mexico conclusive. These records increase the described diversity for the Matzitz Formation and have an impact on the spatial and temporal distribution of these genera. This will help to determine their origin and diversification.

ACKNOWLEDGEMENTS

The results of this work are part of the doctoral thesis MAFB, and he gives thanks for support to Postgraduate in Biological Sciences (Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza) of the Universidad Nacional Autónoma de México and the scholarship CONACyT 762406. We also appreciate D. Lozano-Carmona, E.O. Chavez, and E. Ortiz-Martínez for their help in the development of the field work. We also thank reviewers of this article Dr. M. Pole, Dra. E. Kustatscher, and the anonymous reviewer for the comments and observations that contributed to the writing.

REFERENCES

- Arber, E.A.N. 1917. The earlier Mesozoic floras of New Zealand. *Paleontological Bulletin*, 6:1-80. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.145944>
- Anderson, J.M. and Anderson, H.M. 2003. Heyday of the gymnosperms: Systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. *Strelitzia*, 15:1-398.
- Artabe, A.E. 1985. Estudio sistemático de la Tafloflora triásica de Los Menucos, Provincia de Río Negro, Argentina. Parte I, Sphenophyta, Filicophyta y Pteridospermophyta. *Ameghiniana*, 22:3-22.
- Barbacka, M. 2001. The cycads from the Hungarian Liassic. *Revue de Paléobiologie*, 20(2):525-541.
- Barthel, M., Eichler, B., and Reichel, W. 2010. The Lower Permian (Rotliegend) flora of the Weiszig Basin. *Geologica Saxonica*, 56:159-192.
- Behrensmeyer, A.K. and Turner, A. 2019. Appearance data of *Taeniopteris*, downloaded on February 11 2019. Taxonomic occurrences of Suidae recorded in the Paleobiology Database, Fossilworks. Sydney, Australia, recovered from <http://fossilworks.org>.
- Brongniart, A.T. 1825. Observations sur les Végétaux fossiles renfermés dans les Grès de Hoer en Scanie. *Annales des Sciences Naturelles*, 4:200-224.

- Brongniart, A.T. 1828. Histoire des végétaux fossiles, ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Imprimerie de Fain, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.60992>
- Brongniart, A.T. 1843. Énumération des genres de plantes cultivées au Museum d'histoire naturelle de Paris suivant l'ordre établi dans L'école de botanique en 1843. Fortin Masson et cie, Paris.
- Calderón-García, A. 1956. Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla, p. 9-33. In XX International Geological Congress, Excursion Guide Book A-11, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C., and Silva-Romo, G. 2009. Sedimentología de la Formación Matzitzi (Paleozoico superior) y significado de sus componentes volcánicos, región de Los Reyes Metzontla-San Luis Atlotitlán, Estado de Puebla. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26:18-36.
- Cleal, C.J. 2015. The generic taxonomy of Pennsylvanian age marattialean fern frond adpressions. *Palaeontographica Abteilung B*, 1:1-21. <https://doi.org/10.1127/palb/292/2015/1>
- Dumortier, B.C. 1829. Analyse des Familles de Plantes: Avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent. J. Casterman, Francia. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.48702>
- Flores-Barragan, M.A. 2019. Las Ginkgophytas de la Formación Matzitzi, implicaciones taxonómicas y ecológicas. Unpublished Master's Thesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Florin, R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettiales. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Almqvist and Wiksell, Germany.
- Galván, M.E. 2000. Contribución al conocimiento paleo ecológico de la taoflora matzitzi, Paleozoico Tardío, sur del estado de Puebla. Unpublished Master's Thesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- He, X.L., Liang, D.S., and Shen, S. 1996. Research on the Permian flora from Jiangxi Province, China. China University of Mining and Technology Publishing House, Xuzhou.
- Holmes, W.B.K., Anderson, H.M., and Webb, J.A. 2010. The Middle Triassic megafossil flora of the Basin Creek Formation, Nymboida Coal Measures, New South Wales, Australia. Part 8. The Genera *Nilssonina*, *Taeniopteris*, *Linguifolium*, *Gontriglossa* and *Scoresbya*. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 131:1-26.
- Kerp, H. 1990. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*, 5:548-569. <https://doi.org/10.2307/3514861>
- Kouwenberg, L., Hines, R., and McElwain, J. 2007. A new transfer technique to extract and process thin and fragmented fossil cuticle using polyester overlays. *Review of Paleobotany and Palynology*, 145:243-248. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.11.002>
- Kustatscher, E. and Van Konijnenburg-van Cittert, L.J.H.A. 2005. The Ladinian flora (Middle Triassic) of the Dolomites: palaeoenvironmental reconstructions and palaeoclimatic considerations. *GeoAlp*, 2:31-51.
- Kustatscher, E. and Van Konijnenburg-van Cittert, L.J.H.A. 2010. Seed ferns and Cycadophytes from the Triassic Flora of Thale (Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 258:195-217. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0097>
- Kustatscher, E., Kelber, K.P., and Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. 2012a. *Danaeopsis* Heer ex Schimper 1869 and its European Triassic species. *Review of Paleobotany and Palynology*, 183:32-49. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.06.011>
- Kustatscher, E., Heunisch, C., and Van Konijnenburg-van Cittert, L.J.H.A. 2012b. Taphonomical implications of the Ladinian megaflora and palynoflora of Thale (Germany). *Palaios*, 27:753-764. <https://doi.org/10.2110/palo.2011.p11-090r>
- Looy, C.V., Kerp, H., Duijnste, I.A.P., and DiMichele, W.A. 2014. The late Paleozoic ecological-evolutionary laboratory, a land-plant fossil record perspective. *The Sedimentary Record*, 12:4-10. <https://doi.org/10.2110/sedred.2014.4>
- 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. Unpublished Undergraduate Thesis, Universidad Autónoma de México, Ciudad de México, México.

- Ortiz-Martínez, E.L. 2014. Estudio paleoecológico del jurásico inferior y medio de la zona norte del Estado de Oaxaca. Unpublished Doctoral Thesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Pott, C., Kerp, H., and Krings, M. 2007. *Pseudoctenis cornellii* nov. spec. (cycadalean foliage) from the Carnian (Upper Triassic) of Lunz, Lower Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 109A:1-17.
- Pott, C., Kerp, H., and Krings, M. 2007. Morphology and epidermal anatomy of *Nilssonia* (cycadalean foliage) from the Upper Triassic of Lunz (Lower Austria). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143:197-217. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.07.007>
- Pott, C., McLoughlin, S., and Lindström, A. 2010. Late Palaeozoic foliage from China displays affinities to Cycadales rather than to Bennettitales necessitating a reevaluation of the Palaeozoic *Pterophyllum* species. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55:157-168. <http://doi.org/10.4202/app.2009.0070>
- Pott, C., McLoughlin, S., Lindstro, A.M., Wu Shunqing, Z., and Friis, E.M. 2012. *Baikalophyllum lobatum* and *Rehezamites anislobus*: two seed plants with “cycadophyte” foliage from the early Cretaceous of eastern Asia. *International Journal of Plant Sciences*, 173(2):192-208. <http://doi.org/10.1086/663276>
- Pott, C. and Launis, A. 2015. *Taeniopteris novomundensis* sp. nov. – “cycadophyte” foliage from the Carnian of Switzerland and Svalbard reconsidered: How to use *Taeniopteris*? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 275/1:19-31. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2015/0446>
- Ramos-Arias, M.A., Keppie, J.D., Ortega-Rivera, A., and Lee, J.W.K. 2007. Extensional Late Paleozoic deformation on the western margin of Pangea, Patlanoaya area, Acatlán Complex, southern Mexico. *Tectonophysics*, 448:60-76. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2007.11.023>
- Remy, W. and Remy, R. 1975. Beitrage zur krnntnis des morpho-genus *Taeniopteris* Brongniart. *Argumenta Paleobotánica*, 4:31-37.
- Retallack, G.J. 1985. Triassic fossil plant fragments from shallow marine rocks of the Murihiku Supergroup, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 15:1-26. <https://doi.org/10.1080/03036758.1985.10421741>
- Rosales-Lagarde, L., Centeno-García, E., Dostal, J., Sour-Tovar, F., Ochoa-Camarillo, H., and 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. <https://doi.org/10.2747/0020-6814.47.9.901>
- Silva, P.A. 1969. Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecamatlan, Estado de Puebla. *Paleontología Mexicana*, 27:1-77.
- Silva, P.A. 1970. Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán. *Paleontología Mexicana*, 29:1-108.
- Silva, P.A. 1984. Revisión taxonómica y tipificación de las plantas Jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de El Consuelo, Oaxaca. *Paleontología Mexicana*, 49:1-103.
- Stoneley, H.M.M. 1958. The Upper Permian flora of England. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 3:293-337.
- Tian, B.L. and Zhang, L.W. 1980. Fossil atlas of Wangjiazhai Mine Region in Shuicheng, Guizhou Province. China Coal Industry Publishing House, Beijing.
- Valdes Vergara, N.A. 2017. Contribución al conocimiento de la flora fósil de la Formación Matzitzi. Pre grado thesis Unpublished, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Pott, C., Cleal, C.J., and Zijlstra, G. 2017. Differentiation of the fossil leaves assigned to *Taeniopteris*, *Nilssoniopteris* and *Nilssonia* with a comparison to similar genera. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 237:100-106. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.11.009>
- Velasco de León, M.P. and Ortiz-Martínez, E.L. 2010. Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27:264-277.
- Velasco-de-León, M.P., Ortiz Martínez, E.L., Lozano-Carmona, D.E., Flores-Barragan, M.A., Arellano, G.J., and Santillán N.P. 2020. Paleofloristic diversity and paleoenvironmental interpretation of new Cisuralian localities in the south-central sector of the Anticlinorium of Huayacocotla, Hidalgo, Mexico. *Geobios*, 63:53-66. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2020.07.004>

- Wachthler, M. and Van Konijnenburg-van Cittert, J. 2000. The fossil flora of the Wengen Formation in the Dolomites (Italy). *Beiträge zur Paläontologie*, 25:105-141.
- Walkom, A.B. 1917. Mesozoic floras of Queensland, Part 1 (continued). The flora of Ipswich and Walloon Series (c) Filicales, etc. Publication of the Geological Survey of Queensland, 257.
- Weber, R., Centeno-García, E., and Magallón-Puebla, S.A. 1987. La Formación Matzitzi tiene edad permocarbonífera. En *II Simposio sobre la Geología Regional de México*, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, p. 57-59.
- Weber, R. 1997. How old is the Triassic flora of Sonora and Tamaulipas and news on Leonardian floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14:225-243.

Cuarto capítulo

Nuevos datos paleoflorístico y geocronológicos de zircón U-Pb en depósitos del Paleozoico tardío de la Formación Matzitzi en el sur de México

- **Flores-Barragan, M.A.** Trabajo de gabinete: propuesta del trabajo; realización de técnicas curatoriales; revisión e identificación taxonómica de los ejemplares; recopilación y consultas bibliográficas; análisis e interpretación de los datos; redacción del escrito; toma de fotografías; armado de láminas. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Velasco-de León, M.P.** Trabajo de gabinete: dirección de trabajo, revisión de los datos y de redacción. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Martini, M.** Trabajo de gabinete: revisión de los datos, análisis e interpretación de los datos geocronológicos, redacción del escrito y armado de lámina correspondiente.

Nuevos datos paleoflorístico y geocronológicos de zircón U-Pb en depósitos del Paleozoico tardío de la Formación Matzitzi en el sur de México

Palabras clave: Pérmico, geocronología de circones detríticos, Lepidodendrales, Cycadales

Resumen

La flora fósil de la Formación Matzitzi ha sido estudiada desde mediados del siglo pasado. Sin embargo, el constante descubrimiento de nuevos elementos florísticos hace necesaria una reevaluación de dos aspectos de esta unidad que constantemente han estado al centro del debate, la edad de su depósito y la taxonomía de su paleoflora. El objetivo de este trabajo es dar a conocer los nuevos reportes paleoflorísticos de dos áreas de la Formación Matzitzi, así como sus implicaciones cronológicas. Se estudiaron las localidades Carretera y Coatepec. En la primera de ellas se identificaron 19 géneros y 11 especies, mientras que en la segunda localidad se reportan 23 géneros y 16 especies. Al analizar los conjuntos florísticos de ambas zonas se observa que solo comparten el 49% de sus taxones; *Ovopteris*, *Lesleya*, *Lobatopteris* y *Trigonocarpus* son únicos de la localidad Carretera. Coatepec se caracteriza por la presencia de cf. *Bjuvia*, *Schizoneura* y *Velascoa*. Al analizar los resultados de un estudio geocronológico U-Pb en circones detríticos y los rangos estratigráficos de la paleoflora, se propone para la localidad Carretera una edad de Kunguriano. Mientras que para Coatepec la época resultante es de Lopingiano. Estos datos permiten proponer que para la Formación Matzitzi se tienen identificados por lo menos dos eventos de depósito que son soportados por datos paleontológicos y geocronológicos.

1. INTRODUCCIÓN

México es un país con un amplio registro paleobotánico, que abarca gran parte del Fanerozoico (Silva, 1970; 1984; Velasco de León y Ortiz–Martínez, 2010). Sin embargo, la flora fósil del Paleozoico ha sido estudiada de manera incompleta, ya que de las siete unidades que contienen registros paleoflorístico (formaciones Grupera, Matzitzi, Patlanoaya, Olinala, Paso Hondo, Santa Rosa y Tuzancoa), sólo en las formaciones Matzitzi y Tuzancoa se tiene registro de abundancia y el proceso de fosilización ha permitido la identificación del material, además de que han sido estudiadas por casi 50 y 40 años respectivamente (Silva, 1970; 1987; Weber et al., 1987; Hernández-Castillo et al., 2014; Flores-Barragan et al., 2023). La Formación Matzitzi expuesta en el sur de México es una unidad que ofrece una oportunidad muy importante para nuestro entendimiento de la paleoflora del Paleozoico, en cuanto contiene un registro fósil muy abundante y, en general, con un buen estado de preservación.

Desde el punto de vista paleobotánico, esta formación ha sido estudiada desde la segunda mitad del siglo XX por diferentes autores (Silva, 1970; Weber et al., 1987; Magallón, 1991; Galván, 2000; Flores-Barran y Velasco-de León 2021; Flores-Barragan et al., 2021). Sin embargo, están pendientes de resolver algunos aspectos, siendo uno de estos el alcance estratigráfico de los diferentes afloramientos de esta formación. Varios autores han asignado edades de depósito diferentes a esta unidad, variando las propuestas desde el Pensilvaniano al Jurásico (Hernández-Lascares, 2000; Centeno et al., 2009; Bedolla, 2018; Flores-Barragan, 2019, Villanueva-Amadoz, 2020; Martini et al., 2021). La edad numérica asignada por Martini y colaboradores (2021) para algunos afloramientos (261-254 m.a.) a resuelto parcialmente este problema, pues el mismo autor no descarta la presencia de mayores rangos de edad para esta unidad que deben aun esclarecerse. El objetivo de este trabajo es realizar una nueva propuesta de edad para dos localidades con presencia de macroflora, mediante el sustento de nuevos registros paleontológicos y el apoyo de la geocronología U-Pb de circones detríticos.

2. ANTECEDENTES

Hasta hace unos años la edad de la Formación Matzitzi era un tema debatible; sin embargo, recientemente la edad de algunos de sus depósitos esta fuera de duda debido al análisis geocronológico realizado por Martini y colaboradores (2021). Su extensión, numerosas fallas y los pliegues a lo largo de la misma imposibilitan ser contundentes en la edad de los estratos portadores de plantas. De manera general, los autores previos han propuesto tres enfoques para tratar de dilucidar la edad de la Formación Matzitzi (Tabla 1). El primero de ellos se basa en el análisis de las relaciones estratigráficas, lo que permitió a Calderón-García (1956) conjeturar que las capas de la Formación Matzitzi eran una posible continuación de los depósitos jurásicos de la región de la Mixteca Alta que se ubica al sur de la formación. Otro enfoque consistió en analizar el contenido paleontológico. Silva (1970) mencionó que la flora descrita por ella tiene mayor afinidad con la del Carbonífero superior de Europa. Sin embargo, tiempo después Weber et al. (1987) discreparon de la edad asignada a la formación debido a la baja abundancia de Licofitas y Calamitales.

Posteriormente, una edad de Pérmico es asignada a la formación con base en el descubrimiento del género fósil *Fascipteris* (Magallón, 1991). Weber (1997) afina este fechamiento con base en el registro de un género nuevo, *Lonesomia* Weber y concluye que la flora de la Formación Matzitzi pertenece al Pérmico inferior. Por su parte, Hernández-Lascars (2000) comenta en su tesis de maestría, que las localidades que afloran cerca del poblado de Coatepec Puebla pertenecen al Pensilvaniano, mientras que las localidades de los Reyes Mezontla son pérmicas. Esta idea la fundamentó a partir del contenido florístico de las localidades. Flores-Barragan (2019), después de un análisis parcial de nuevos hallazgos de macroflora en los estratos que afloran alrededor del poblado de Coatepec, concluyó que los depósitos de la Formación Matzitzi expuestos en esta localidad tiene un alcance estratigráfico del Pérmico superior (Lopingiano). Por otro lado, a partir del descubrimiento de algunos palinomorfos Villanueva-Amadoz et al. (2020) han propuesto que los estratos que afloran a lo largo de la carretera Tehuacan-Oaxaca proceden del Pensilvaniano.

Por último, el tercer enfoque, se basa en la datación isotópica de granos de circón por el método U-Pb de rocas ígneas y detríticas. Bedolla et al. (2021) han definido que existen dos grupos de depósitos fluviales en lo que hasta ahora se conocía como Formación Matzitzi. En

el primer grupo se encuentran los estratos más antiguos con la flora típica del Paleozoico con una datación radiométrica que va del final del Capitaniano (~ 260 Ma) hasta el Triásico Medio (~ 240 Ma.) (Martini et al., 2021). En el segundo grupo se identifican estratos que en realidad pertenecen a una unidad más reciente llamada informalmente formación Agua de Mezquite, cuya edad máxima de depósito es de ~ 177 Ma. (Bedolla et al., 2021).

3. ZONA DE ESTUDIO

La Formación Matzitzi aflora al sur de México, entre los poblados de San Luís Atolotitlan, Los Reyes Mezontla y Coatepec (estado de Puebla) (Figura 1). Tiene un espesor estimado de 600 m y es descrita como una sucesión de arenisca y lutita, con algunas intercalaciones de conglomerado, carbón y rocas volcánicas (Calderón-García, 1956). Los estudios sedimentológicos sugieren que la Formación Matzitzi sea el registro estratigráfico de un sistema fluvial de tipo anastomosado, el cual consistía en una red de canales activos al mismo tiempo bordeados por extensas llanuras de inundación (Centeno-García et al., 2009; Martini et al., 2021). El material examinado en el presente trabajo pertenece a dos localidades. La localidad llamada Carretera se ubica en el kilómetro #89 de la carretera federal Tehuacán-Oaxaca, México, y la segunda nombrada Coatepec, situada en las afueras del pueblo homónimo (Figura 1).

En la localidad Carretera se midió una sección estratigráfica de 24.5 m compuesta por una alternancia de depósitos de espesor métrico de arenisca gruesa a mediana con estratificación cruzada, ondulada y plano-paralela, alternados con paquetes decimétricos a métricos de lutita y arenisca muy fina con laminación plano-paralela. De estos paquetes de lutita y arenisca muy fina se recolectó el material paleontológico, mientras que la muestra para el fechamiento U-Pb de circones detrítico procede de un depósito arenoso adyacente (Figura 2A).

En la localidad Coatepec se midió una sección estratigráfica de 150 m (Figura 2B), compuesta también por una alternancia de depósitos arenosos con estratificación cruzada a ondulada y paquetes de lutita y arenisca muy fina con laminación plano-paralela, los que pasan hacia la cima de la sección a un apilamiento de depósitos conglomeráticos con arreglo masivo, que alcanzan un espesor de decenas de metros. Los ejemplares fósiles proceden de

los intervalos de lutita y arenisca muy fina ubicados en los primeros 20 metros de la sección, mientras que la muestra para el fechamiento U-Pb de circones detrítico procede de un depósito arenoso adyacente (Figura 2B).

4. MATERIAL Y MÉTODO

Se realizaron cinco visitas a los afloramientos de la Formación Matzitzi en las localidades Carretera y Coatepec, logrando recolectar un total de 619 muestras. Los fósiles corresponden a impresiones en lutita o arenisca de grano fino a medio. El material está resguardado en la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la Universidad Nacional Autónoma de México con el acrónimo CFZ-Mtz. Con la finalidad de obtener mayor precisión en los caracteres morfológicos que son de gran importancia para la identificación (Largo y ancho de la lámina, densidad y arreglo de venación, tipo de ápice y base, tamaño de raquis, etc.) (Artabe, 1985; Remy y Remy, 1975) se midieron los ejemplares con ayuda del programa ImageJ 1.8.0. A continuación, se realizó una tabla por localidad donde se indica el alcance estratigráfico de los géneros, esto con el propósito de obtener una media de la edad de los estratos mediante el conteo de coincidencias temporales de los taxones, los rangos estratigráficos de los mismos son los empleados en Fossilworks (Behrensmeier y Turner, 2023) y literatura especializada.

Para tener un control más robusto sobre la edad de depósito de los paquetes portadores de los fósiles analizados en este trabajo, se recolectaron dos muestras de arenisca, una en cada sección, para el fechamiento U-Pb de circones detrítico. La localización de las muestras se ubica en el mapa de la Figura 1 y en las secciones estratigráficas de la Figura 2. Para cada muestra, se seleccionaron y montaron manualmente más de 100 circones bajo un microscopio binocular estereoscópico. Los circones se montaron seleccionándolos al azar, para que no haya ningún sesgo subjetivo con relación a su tamaño, color y forma. Los circones se montaron en resina epóxica y los cristales se desgastaron utilizando papel abrasivo, con el objetivo de exponer su parte interior. Los análisis isotópicos se efectuaron en el Laboratorio de Estudios Isotópicos del Centro de Geociencias, UNAM, por ablación láser y espectrometría de masas de multicolección con plasma acoplado por inducción (laser

ablation multicollector inductively coupled plasma mass spectrometry, LA-MC-ICP-MS). La ablación de los circones se realizó con un láser excímero de una longitud de onda de 193 nm, modelo Resolution M-50 que trabaja con un oscilador Lambda Physik, LPX 220, acoplado con un cuadrupolo ICP-MS Thermo Xseriesii. Los detalles de la metodología analítica y especificaciones del sistema utilizado se pueden encontrar en Solari et al. (2018). Para la reducción de datos se utilizó el estándar Plěsovice ($\pm 337.13 \pm 0.37$ Ma, Sláma et al., 2008). Los errores relacionados con la calibración del estándar, la edad del estándar, la composición del plomo común y la constante de decaimiento de uranio se reportan al nivel 2σ . Una vez realizada la reducción y corrección, se descartaron los datos que presentan pérdida de plomo, errores mayores al 10% y porcentajes de discordancias entre -5% y 15%. Los resultados fueron graficados en el diagrama de densidad de Kernel (KDE; Vermeesch, 2013). La edad máxima de depósito de las muestras analizadas se calculó con base en el promedio ponderado del grupo de circones más jóvenes que se traslapan en edad en 2σ (Dickinson and Gehrels et al., 2009).

5. RESULTADOS

Paleoflora

En la localidad Carretera se recolectaron un total de 148 muestras. Se identificaron 141 ejemplares, que se asignaron a 6 órdenes y un *incertae sedis*. El orden más abundante corresponde al de las Marattiales, se registró en 44 muestras, siguiéndole con una presencia en 34 muestras el orden de las Lepidodendrales (Tabla 2). De estos 6 órdenes se identificaron un total de 19 géneros (Figura 3), los mejor representados corresponden a frondas estériles de *Asterotheca* Presl y Corda y hojas enteras recorridas por un raquis que pertenecen a *Taeniopteris* Brongniart. También se identificaron 11 especies y 8 afinidades, las cuales se muestran en la Tabla 2.

Con respecto a la localidad Coatepec, se recolectaron un total de 531 muestras y se identificaron 487 ejemplares, que se asignaron a 11 órdenes y un *incertae sedis*. Nuevamente, el orden más abundante corresponde a frondas del orden Marattiales. De estos 11 órdenes se identificaron 23 géneros y 3 afinidades genéricas. También se reporta una estructura

reproductora que únicamente fue posible asignarla a nivel de familia. Los géneros mejor representados corresponden a los helechos del género *Asterotheca* y al nuevo taxón de hoja megafila *Velascophyllum* Deshmukh; a la par de esto, se identificaron un total de 16 especies y siete afinidades, los resultados se muestran en la tabla número dos (Figura 3).

Rango bioestratigráfico

Se analizó el contenido macroflorístico de las dos localidades. Para la localidad Carretera se utilizaron 17 géneros, mientras que para la localidad Coatepec 20 géneros y 3 afinidades. Se descartaron los géneros *Syringodendron* Sternberg y *Knorria* Sternberg ya que ambos corresponden únicamente a cortezas en proceso de exfoliación de algún otro fosilitaxón de cortezas de Lepidodendrales. También, se elimina de este análisis el género *Velascophyllum*, ya que hasta el momento es única de la Formación Matzitz y se carece de registros para su comparación. Por lo cual, en las figuras 4 y 5 se observa la distribución de los taxones por localidad.

Al analizar el alcance estratigráfico de los géneros identificados en la localidad Carretera se observa que el mayor rango de coincidencia sucede durante el Pensilvaniano (15 de 17 géneros); Sin embargo, cuatro de estos géneros típicos del Carbonífero (*Cyperites* Lindley y Hutton, *Holcospermun* Nathorst, *Ovopteris* Potonie y *Trigonocarpus* Brongniart) presentan una abundancia muy baja del 0.7-6% y esto se puede interpretar como géneros reminiscentes de una flora más antigua. La mayoría de los géneros más abundantes (ver tabla 2) tienen una distribución meramente pérmica (13 taxones); nueve géneros se distribuyen a lo largo de todo el Pérmico, y solo cuatro tienen una distribución más restringida: *Dicranophyllum* Grand'Eury, *Lobatopteris* Wagner, *Lesleya* Lesquereux y *Nilssonia*. Es importante mencionar que el segundo periodo con mayor rango de coincidencia es el Cisuraliano (12 de 17) Por lo que, se propone para la localidad Carretera una edad a partir de la macroflora de Pensilvaniano-Pérmico inferior (Cisuraliano).

En el caso de la localidad Coatepec, se observa que solamente dos géneros se restringen al Carbonífero (*Cyperites* y *Holcospermun*); mientras que 20 géneros se distribuyen a lo largo del Pérmico, y sólo tres taxones presentan un rango más restringido durante este periodo. Debido a que la mayoría de los géneros (19) se distribuyen a lo largo del Pérmico superior,

se propone esta edad para los estratos que afloran alrededor del poblado de Coatepec, como ya fue mencionado anteriormente por Flores-Barragan (2019).

Geocronología U-Pb en circones detríticos

Se analizaron 99 circones de la muestra de arenisca recolectada en la localidad Carretera (Figuras 1 y 2). Los datos obtenidos arrojan edades concordantes a ligeramente discordantes, con porcentajes de discordia menores al 12% (Las edades obtenidas varían de ~ 1747 Ma a ~ 276 Ma. En general, la distribución de edades se caracteriza por presentar un único grupo de edad definido por edades que varían de ~1350 Ma a ~ 850 Ma (Figura 6A). Un número subordinado de circones ha arrojado edades comprendidas entre ~ 690 Ma y ~ 276 Ma (Figura 6A). Los dos cristales más jóvenes han arrojado edades de ~ 277 Ma y ~ 276 Ma, y definen una edad máxima de depósito de $276 \text{ Ma} \pm$ (Figura 6A).

De la muestra recolectada de la localidad Coatepec se analizaron 97 circones. Los datos obtenidos arrojan edades concordantes dentro del error, con porcentajes de discordia menores a 8.4 (Figura 6B). En general, las edades varían entre ~ 1975 Ma a ~ 255 Ma (Figura 6B). La distribución de edades para esta localidad se caracteriza por presentar dos grupos de edades distintos: uno definido por edades que varían en el rango de ~ 1810–1530 Ma y otro por edades que varían entre ~ 1360–930 Ma (Figura 6B). Los dos cristales más jóvenes arrojan edades de ~ 277 Ma y ~ 254 Ma, y definen una edad máxima de depósito de $263 \text{ Ma} \pm$ (Figura 6B).

6. DISCUSIÓN

Análisis taxonómico de la paleoflora de la Formación Matzitzi

La flora de la Formación Matzitzi ha sido estudiada desde hace ya más de medio siglo, tiempo durante el cual ha cambiado la clasificación o conocimientos que se tiene sobre los distintos taxones que la conforman, a continuación, se puntualizan algunos de estos cambios.

Con base en el código de Nomenclature for Algae, Fungi and Plants (Turland et al., 2018), y siguiendo la propuesta de Cleal (2015), el género *Pecopteris* Brongniart se describió con base

en la especie tipo *Pecopteris pennaeformis* (Brongniart) Brongniart, que actualmente se considera perteneciente a la familia Tedeleaceae, debido a la presencia de esporangios que se agrupan solos o en racimos y que presentan un anillo apical. Por lo cual, los helechos de la Formación Matzitzi, al presentar esporangios exanulados deben asignarse al género *Astherotheca* para helechos tanto fértiles e infértiles.

Fascipteris fue creado para frondas completas de Marattiales del Pérmico de China. Actualmente se sabe que no existen diferencias significativas con el género *Diplazites* Goeppert del Carbonífero-Pérmico de Norteamérica. Por lo tanto, siguiendo el criterio de prioridad, todas las especies y afinidades del género *Fascipteris* deben asignarse a *Diplazites*. Como resultado, este género no puede ser considerado un indicador del Pérmico como fue referido para la Formación Matzitzi (Magallón, 1991); también, siguiendo la propuesta de Cleal (2015) se descarta la presencia de la especie *Pecopteris unita* Brongniart, reportada por Silva (1970), ya que los caracteres morfológicos la hacen afín al género *Diplazites*, por lo cual se utiliza la nueva combinación *Diplazites unitus* (Brongniart) Cleal.

Con respecto a las Lepidodendrales, estas se habían reportado como un grupo con gran diversidad en la formación (Silva, 1970; Galván-Mendoza, 2000; Flores-Barragan, 2019). Sin embargo, un análisis detallado de los ejemplares de la colección de paleontología de la FES Zaragoza permite descartar la presencia de los géneros *Bothrodendron* Lindley et Hutton y *Asolanus* Wood, debido a que no se observan caracteres como: parichnos, lígula y forma del escudete foliar que apoyen las asignaciones a los géneros antes mencionados; dicho material se identifica como cortezas de *Sigillaria* Brongniart en distintas etapas de exfoliación.

El último punto importante para destacar sobre la taxonomía del área y que es importante puntualizar, es que por mucho tiempo se analizó la flora de la Formación Matzitzi como una sola (Silva, 1970; Weber, 1997); pasando por alto las diferencias que se observan en composición y abundancia entre las distintas localidades y que tienen implicaciones tanto taxonómicas, ecológicas y cronológica. Por ejemplo, en este trabajo de los 51 taxones reportados para Carretera y Coatepec, únicamente comparten el 49% de los taxa y estas diferencias se ven incrementadas cuando se analiza la abundancia de los mismos, ya que en Carretera las especies más abundantes corresponden a *Neuropteris* sp, *Taeniopteris*

multinervia Weiss y *Asterotheca* sp con el 9.92%, 9.21% y 7.80% respectivamente; mientras que en Coatepec destacan *Velascohyllum pueblense* (Flores-Barragan & Ortega-Chavez) Deshmukh, *Asterotheca* cf. *A. orientalis* 1 (Shenk) potonie y *Asterotheca Cyathea* (Schlotheim) Stur (21.14%, 10.67% y 7.18%). Por lo que, se propone que es erróneo tratar la flora de la Formación Matzitzi como una unidad y por lo tanto obtener una sola edad para la misma.

La edad de la Formación Matzitzi

Como se ha comentado a lo largo de este estudio, existen diferencias significativas en cuanto a la diversidad paleoflorística presentes en cada una de las localidades de la Formación Matzitzi; que han repercutido en las interpretaciones ambientales, climáticas, y geográficas que se han hecho para esta unidad (Silva, 1970; Weber, 1997; Hernández-Lascares, 2000; Flores-Barragan, 2019; Villanueva-Amadoz et al., 2020; Matini et al., 2021).

Ejemplo de estas variaciones locales son los datos obtenidos por Silva (1970), quien consideró importante la abundancia de Lepidodendrales y Calamitales (hoy agrupadas en el orden Equisetales) para proponer una edad pensilvánica para toda la unidad. Sin embargo, esta abundancia solo se observa hasta el momento en los afloramientos denominados Carretera con el 30% y 12% respectivamente; mientras que, en otras zonas, por ejemplo, Coatepec las Calamitales solo representan el 1% (Flores-Barragan y Velasco-de León, 2021). Aunado a esto, en afloramientos ubicados en los alrededores de los poblados de San Francisco Xochiltepec, San Luis Atolotitlán o Los Reyes Metzontla el esfuerzo de recolecta ha sido menor al de Carretera y Coatepec; por lo que, los listados florísticos de estas áreas están aún incompletos, y sacar conclusiones de estos es aún aventurado.

Por último, a lo largo de toda la Formación Matzitzi se observan múltiples fallas y deformaciones, que no permiten en muchos casos realizar una correlación entre las diferentes localidades (Martini et al., 2021). Debido a todo esto, algunos autores han especulado sobre la heterogeneidad de la unidad, y que tal vez dicha formación representa diferentes etapas de depósito que difícilmente pueden trabajarse como una sola (Villanueva-Amadoz et al., 2020; Matini et al., 2021), en este trabajo se examina la información desde esta perspectiva analizando los datos paleoflorísticos y geocronológicos de manera local.

En el caso de la localidad Carretera, la asociación florística encontrada permite sugerir un rango de edad del Pensilvaniano-Pérmico inferior, el cual se basa en la presencia de los géneros *Ovopteris*, *Lesleya*, *Lobatopteris* y *Trigonocarpus*, así como en la gran abundancia de Equisetales que no se encuentra hasta el momento en otras localidades de la formación. Los datos isotópicos indican una edad máxima de depósito de ~ 276 Ma para el afloramiento estudiado. Por ende, integrando los datos geocronológicos y macroflorísticos sugerimos en este trabajo que los depósitos de la Formación Matzitzi en la localidad Carretera sean del Kunguriano.

Con respecto a la localidad Coatepec, la asociación florística indica que el mayor rango de coincidencia de los taxones (19 de 24 géneros) ocurre hacia el Lopingiano (Pérmico superior) teniendo como fósiles indicativos de esta edad a cf. *Bjuvia* Florin, *Schizoneura gondwanensis* Feistmantel y *Velascohyllum*. Los datos isotópicos arrojan una edad máxima de depósito de ~263 Ma, que corresponden a la serie Capitaniano (Pérmico medio). Es importante mencionar que Martini y colaboradores (2021) realizaron un análisis geocronológico U-Pb sobre un depósito de cenizas volcánicas que se ubica sobre el arroyo Coatepec, localizado por debajo de la zona de estudio aquí analizada, y da una edad de $\sim 260,9 \pm 2,6$ Ma. Tomando en cuenta el margen de error del análisis se observa una concordancia con la edad arrojada por registros macroflorísticos. Por lo que, en el caso de la localidad Coatepec se propone una edad Lopingiano a partir de datos radiométricos y paleontológicos.

De esta manera, la flora de la Formación Matzitzi tendría identificada hasta el momento dos edades. Sin embargo, sigue faltando la correlación de estas localidades con los afloramientos de San Francisco Xochiltepec, San Luis Atolotitlán o Los Reyes Metzontla, donde hasta el momento se carece de un estudio paleobotánico detallado, por lo que no se descarta la presencia de otras edades de depósito dentro de esta unidad, ya que como han mencionado otros autores, probablemente la Formación Matzitzi llega hasta más allá del cierre del Paleozoico (Martini et al., 2021).

El definir diferentes edades dentro la Formación Matzitzi conlleva grandes implicaciones taxonómicas y ecológicas para la flora presente; por un lado, se tendría en México uno de los reportes más antiguos de Cycadales para el mundo con el género *Nilssonia* registrado para Carretera. Por otro lado, en Coatepec se tendrían los reportes más jóvenes de Lepidodendrales

y se descarta su extinción para inicios del Pérmico, ya que estarían presentes en el territorio nacional hasta el cierre de este. Algo similar sucede con los géneros *Cyperites* y *Holcospermun*, ya que su alcance estratigráfico se extendería hasta finales del Paleozoico. El comprender las condiciones ambientales que favorecieron el establecimiento y la supervivencia de estos taxones en México, es algo que debe analizarse en futuros estudios.

7. CONCLUSIÓN

El trabajo de recolecta de diez años en dos localidades de la Formación Matzitzi, ha permitido completar y actualizar los listados florísticos de estas localidades con 19 géneros para Carretera y 23 para Coatepec. Los datos macroflorísticos junto con la datación en circones detríticos permite proponer para la localidad Carretera una edad de Kunguriano, mientras que para Coatepec la edad propuesta es de Lopingiano. El análisis aquí realizado permite observar la utilidad de los conjuntos macroflorísticos de plantas como un primer acercamiento válido para conocer la edad de los estratos portadores, ya que la edad dada por la paleoflora fue acorde a los datos isotópicos. Si bien falta por estudiar otras localidades de la misma formación, los resultados aquí mostrados permiten comprender mejor la complejidad temporal que existió durante el depósito de la Formación Matzitzi.

8. AGRADECIMIENTOS

Los resultados de este trabajo forman parte de la tesis doctoral del primer autor, y da las gracias por el apoyo al Posgrado en Ciencias Biológicas (Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza) de la Universidad Nacional Autónoma de México UNAM y la beca CONACyT 762406. Además, agradecemos el apoyo de la Dra. Mildred del Carmen Zepeda-Martínez.

9. REFERENCIAS

- *Anaya-Guarneros, J.A. 2020. Líneas guía para la identificación de sucesiones fluviales antes cartografiadas como formación Matzitzi. Tesis de maestría inédita. Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- * Artabe, A.E. 1985. Estudio sistemático de la Tafoflora triásica de Los Menucos, Provincia de Río Negro, Argentina. Parte I, Sphenophyta, Filicophyta y Pteridospermophyta. *Ameghiniana*, 22: 3-22.
- *Bedolla, M.A.M., Anaya-Guarneros, J., Abdullin, F., Martini, M., Solari, L. 2021. Provenance analysis of the Matzitzi and Agua de Mezquite formations, southern Mexico: Different fluvial successions formed during late Paleozoic and post-Middle Jurassic time along the southernmost North America Pacific margin. *Journal of South American Earth Sciences*, 105.
- *Behrensmeyer, A. K., Turner, A. 2023. Taxonomic occurrences of Suidae recorded in the Paleobiology Database, Fossilworks. Sidney, Australia. Recuperado en <http://fossilworks.org>.
- *Calderón-García, A. 1956. Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla. En XX Congreso Geológico Internacional, Libro guía Excursión A-11. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 9-33
- *Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C.C., Silva-Romo, G. 2009. Sedimentología de la Formación Matzitzi (Paleozoico superior) y significado de sus componentes volcánicos, región de Los Reyes Metzontla-San Luis Atlotitlán, Estado de Puebla. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(1): 18-36.
- *Cleal, C.J. 2015. The generic taxonomy of Pennsylvanian age marattialean fern frond adpressions. *Palaeontographica Abteilung B*, 1-3: 1-21. <http://dx.doi.org/10.1127/palb/292/2015/1>

- * Dickinson, W.R., Gehrels, G.E. 2009. Use of U-Pb ages of detrital zircons to infer maximum depositional ages of strata: A test against a Colorado Plateau Mesozoic database. *Earth and Planetary Science Letters*, 288:115–125.
- *Flores-Barragan, M.A. 2019. Las Ginkgophytas de la Formación Matzitzi, implicaciones taxonómicas y ecológicas. Tesis de maestría inédita. Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- *Flores-Barragan, M. A., Velasco-de León, M. P. 2021. New records of *Bjuvia* and *Nilssonia* from the Permian of Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 24(3): a28. <https://doi.org/3447-cycadophytas-of-the-permian>
- *Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., Ortega-Chavez, E. 2021, New genus megaphyllous leaves from the Upper Paleozoic of Mexico *Velascoa pueblensis* gen. Nov. *Journal of South American Earth Sciences*, 110. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103408>
- * Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., Moreno-Bedmar, J.A. 2023. Avances en el conocimiento de la macroflora de la Formación Tuzancoa, Hidalgo, México, Pérmico inferior. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 40(1):1-15. <http://dx.doi.org/10.22201/cgeo.20072902e.2023.1.1694>
- *Galván-Mendoza, E. 2000. Contribución al conocimiento paleo ecológico de la tafoflora matzitzi, Paleozoico Tardío, sur del estado de Puebla. Tesis de maestría inédita. Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- * Hernández-Castillo, G.R., Silva, P. A., Cevallos Ferriz, S.R.S., 2014. Early Permian conifer remains from Central Mexico and reevaluation of Paleozoic conifer morphotaxa. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66:85-96.
- *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. Tesis de maestría inédita. Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México.

*Magallón, P.S.A. 1991. Estudio sistemático y biométrico de helechos del tipo *Pecopteris* (Marattiales; Pteridophyta) de la Formación Matzitzi (Permo-Carbonífero), estado de Puebla. Tesis de pregrado inédita. Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México.

* Martini, M., Anaya-Guarneros, J.A., Solari, L., Bedoya, M.A.M., Zepeda-Martinez, M., Villanueva-Amadoz, U. 2021. The Matzitzi Formation in southern Mexico: A record of Pangea final assembly or breakup initiation along inherited suture belts?. Basin Research, 00:1-21.

*Remy, W., Remy, R. 1975, Beiträge zur Kenntnis des Morpho-Genus *Taeniopteris* Brongniart: Argumenta Paleobotánica, 4: 31-37.

*Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Kusber, W.H., Li, D.Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M.J., Smith, G.F. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books.

*Silva, P.A. 1970. Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán. Paleontología mexicana, 29: 1-108.

*Silva, P.A. 1984. Revisión Taxonómica y Tipificación de las plantas Jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de El Consuelo, Oaxaca. Paleontología Mexicana, 49: 1-104.

* Silva, P.A. 1987, Algunos elementos paleoflorísticos del Pérmico de la región de Calnali, Estado de Hidalgo. Paleontología mexicana, 1:313-326.

* Sláma, J., Košler, J., Condon, D., Crowley, J., Gerdes, A., Hanchar, J., Horstwood, M., Morris, G., Nasdala, L., Norberg, N., Schaltegger, U., Schoene, B., Tubrett, M., y Whitehouse, M.J. 2008. Plešovice zircon—A new natural reference material for U–Pb and Hf isotopic microanalysis: Chemical Geology, 249:1–35.

*Solari, L.A., González-León, C.M., Ortega-Obregón, C., Valencia-Moreno, M., Rascón-Heimpel, M.A. 2018. The Proterozoic of NW Mexico revisited: U–Pb geochronology and Hf

isotopes of Sonoran rocks and their tectonic implications. *International Journal of Earth Sciences*, 107 (3): 845–861. <https://doi.org/10.1007/s00531-017-1517-2>.

* Spencer, C.J., Kirkland, C.L., Taylor, R.J. M. 2016. Strategies towards statistically robust interpretations of in situ U–Pb zircon geochronology. *Geoscience Frontiers*, 7 (4): 581–589.

*Villanueva-Amadoz, U., Navarro, M.G., Juncal, M.A., Diez, J.B. 2020. Paleobotanical and palynological evidence for the age of the Matzitzi Formation, Mexico. *Comptes Rendus Géoscience-Sciences de la Planète*, 352: 515-538.

*Velasco de León, M.P., Ortiz-Martínez, E.L. 2010. Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27: 264-277.

*Vermeesch, P. 2013, Multi-sample comparison of detrital age distributions. *Chemical Geology*, 341:140–146.

*Weber, R. 1997. How Old Is the Triassic Flora of Sonora and Tamaulipas and News on Leonardian Floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14: 225-243.

*Weber, R., Centeno-García, E., Magallón-Puebla, S.A. 1987. La Formación Matzitzi, estado de Puebla, tiene edad permocarbonífera. Instituto de Geología, Simposio sobre la geología regional de México, Resumen, 57-59.

Figuras y tablas

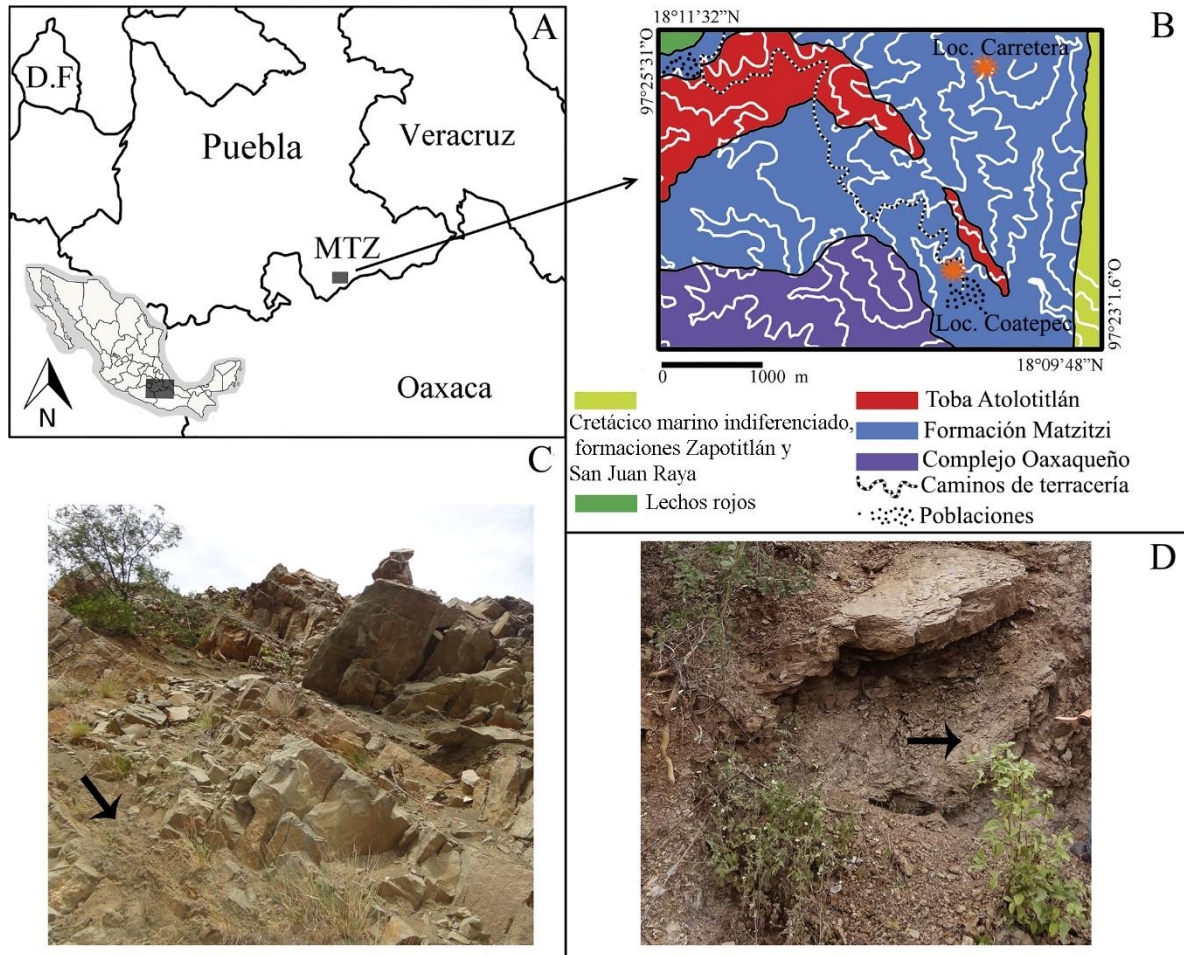
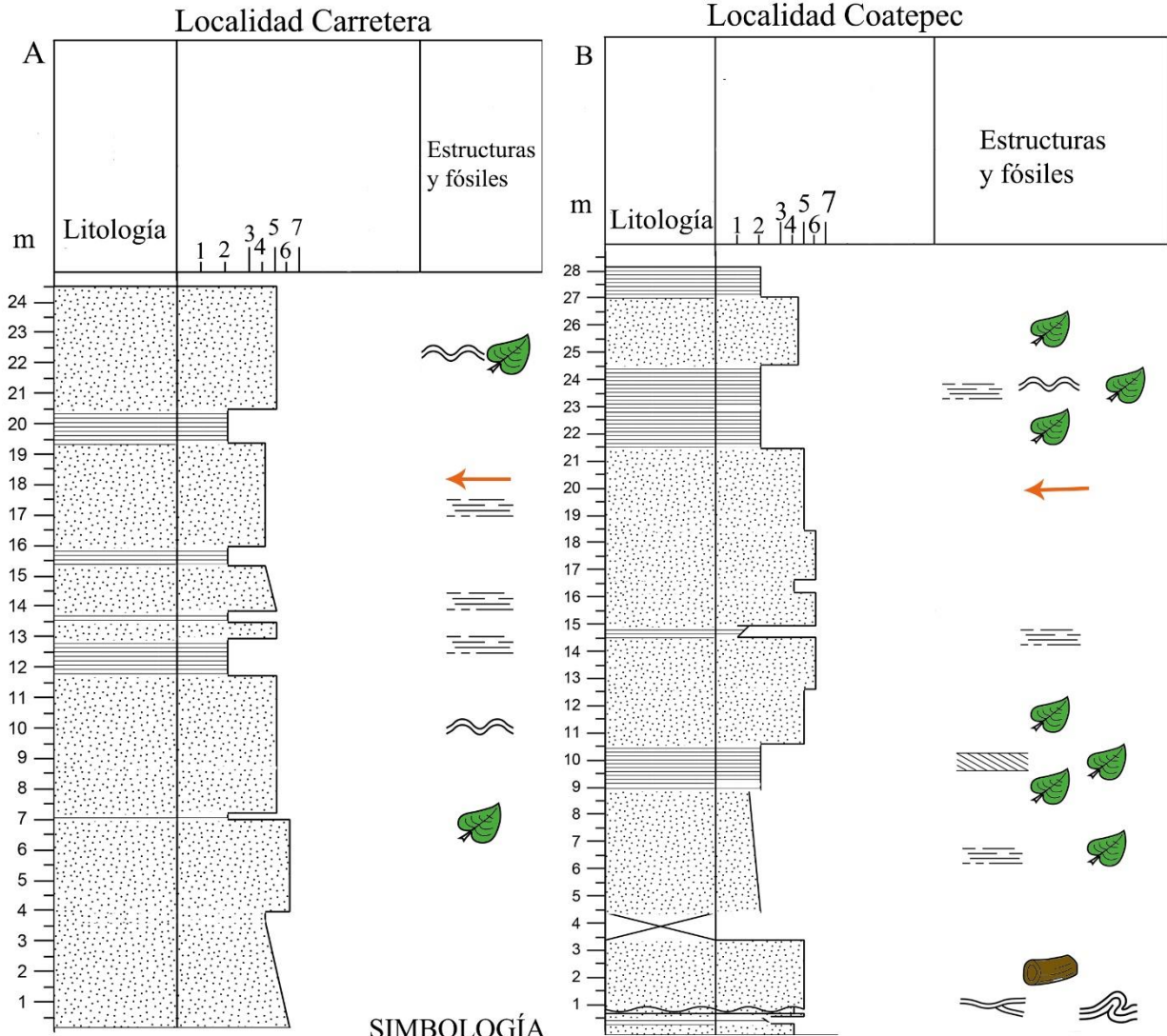


Figura 1. Mapas de la zona de estudio. A) Mapa de la República Mexicana mostrando la ubicación de las localidades dentro del estado de Puebla. B) Mapa geológico de la Formación Matzitzí, el asterisco indica las zonas de recolecta del material fósil, así como de la muestra de roca utilizada para el análisis cronológico. C) Estratos de la localidad Carretera, la flecha indica el área de recolecta del material fósil. D) Estratos de la localidad Coatepec, la flecha indica el área de recolecta del material fósil. Tomado de Flores-Barragan y Velasco-de León, 2021.



Litologías

- Arenisca
- Lutita

Estructuras sedimentarias

- Estratificación cruzada
- Laminación convoluta
- Laminación y estratificación plano paralela
- Laminación flaser
- Laminación ondulada

Fósiles

- Cortezas fósiles
- Plantas fósiles
- Base Paralelo
- Erosivo

Figura 2. Secciones estratigráficas de la Formación Matzitzi. A) Sección estratigráfica de la localidad Carretera dominada por arenisca y lutita. B) Sección estratigráfica de la localidad Coatepec de los primeros 28 metros de la sección, donde se recolectó el material fósil. Las flechas naranjas indican el nivel de recolecta de la muestra de roca utilizada para el análisis cronológico. Simbología: 1) Arcilla. 2) Lutita. 3) Arenisca muy Fina. 4) Arenisca Fina. 5) Arenisca mediana. 6) Arenisca Gruesa y 7) Arenisca muy Gruesa.

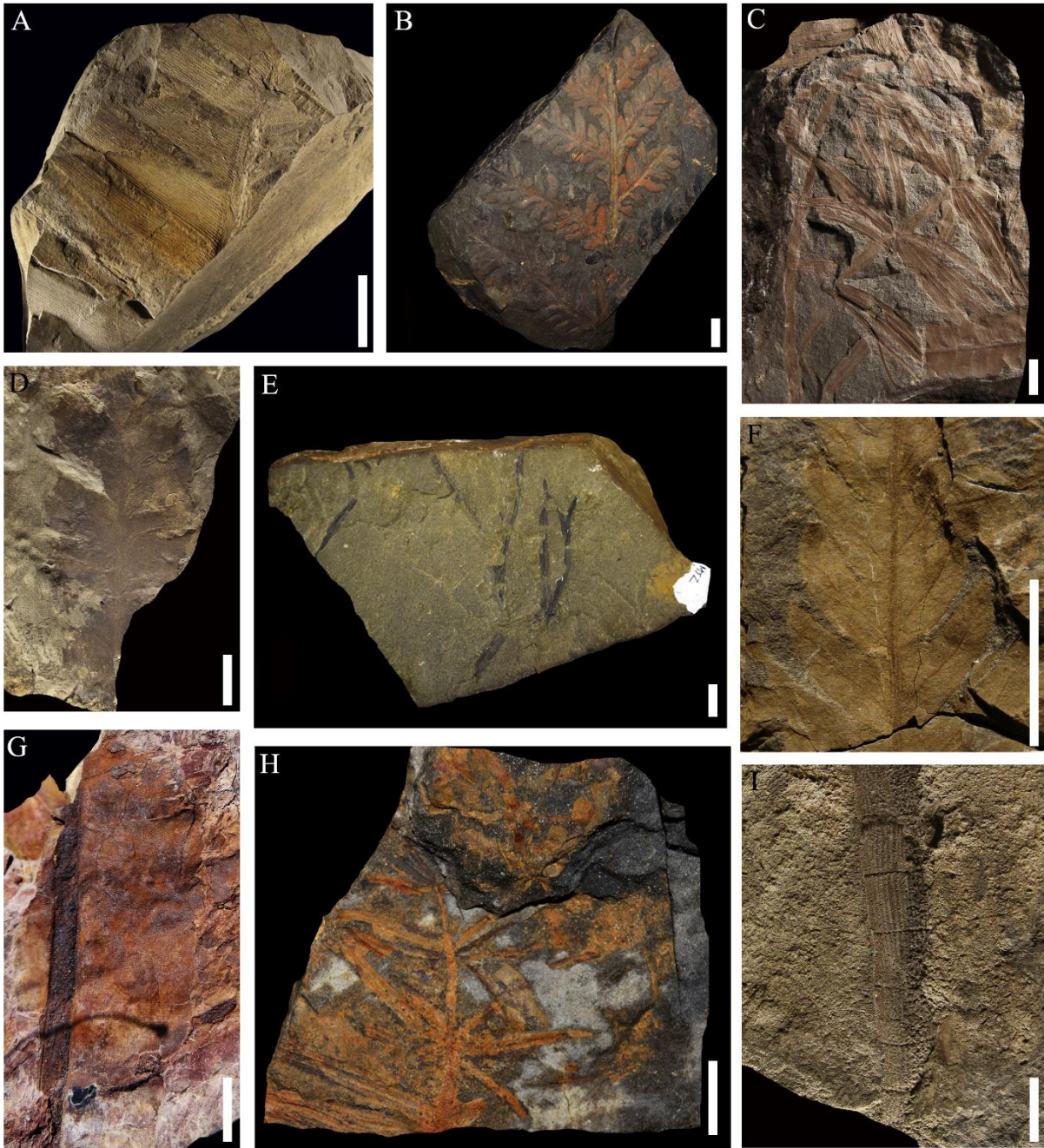


Figura 3. Material macroflorístico de la Formación Matzitzi; A, B, D e I material recolectado en Carretera y C, E, F, G y H material recolectado en Coatepec. A) *Nilssonia* sp., ejemplar CFZ-MTZ266. B) Ejemplar CFZMTz-389, se observa una pinna de penúltimo orden de *Lobatopteris* cf. *Waltoni*. C) *Schizoneura gondwanensis* espécimen CFZ-MTZ494 con sus características hojas verticiladas y fusionadas. D) *Lesleya* sp., CFZMTz-365; con su hoja entera en forma lanceolada. E) Ejemplar CFZMTz-371, asignado a *Dycranophyllum* cf. *Glabrum* con sus hojas en forma de cinta. F) *Dychotomopteris* sp., ejemplar CFZMTz-605 donde se observa su característica venación. G) Ejemplar CFZ-MTZ583 asignado a cf. *Bjuvia*. H) Ejemplar CFZMTz-628 asignado al género *Asterohphyllites*, nótese las hojas verticiladas de forma lineal. I) Tallo de *Calamites approximatus* ejemplar CFZ-MTZ500. Escala 1 cm.

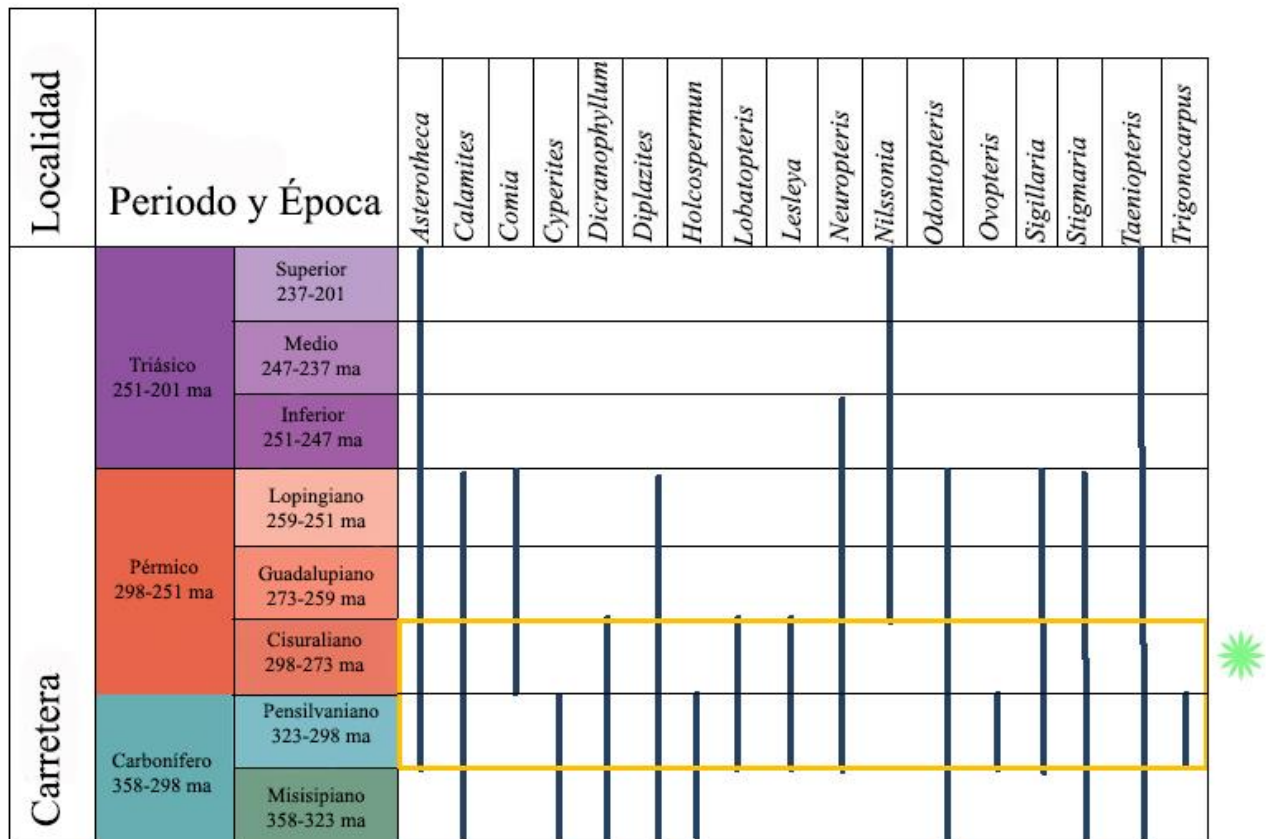


Figura 4. Alcance estratigráfico de los géneros identificados en este trabajo para la localidad Carretera, en amarillo la edad que presenta el mayor rango de coincidencia de los taxones, el asterisco verde indica la edad máxima de depósito obtenida con circones detríticos.

Localidad	Periodo y Época		<i>Asterophyllites</i>	<i>Asterotheca</i>	<i>Calamites</i>	cf. <i>Bjuvia</i>	cf. <i>Cordaites</i>	cf. <i>Gigantonoclea</i>	<i>Cordaicarpus</i>	<i>Cladophlebis</i>	<i>Cyperites</i>	<i>Dychotomopteris</i>	<i>Dicranophyllum</i>	<i>Diplazites</i>	<i>Gangamopteris</i>	<i>Holcospermun</i>	<i>Lepidostrobus</i>	<i>Neuropteris</i>	<i>Nilssonia</i>	<i>Odontopteris</i>	<i>Schizoneura</i>	<i>Sigillaria</i>	<i>Stigmaria</i>	<i>Sphenopteris</i>	<i>Taeniopteris</i>	
	Coatepec	Triásico 251-201 ma	Superior 237-201 ma																							
Medio 247-237 ma																										
Inferior 251-247 ma																										
Pérmico 298-251 ma		Lopingiano 259-251 ma																								
		Guadalupiano 273-259 ma																								
		Cisuraliano 298-273 ma																								
Carbonífero 358-298 ma		Pensilvaniano 323-298 ma																								
		Misipipiano 358-323 ma																								

Figura 5. Alcance estratigráfico de los géneros identificados en este trabajo para la localidad Coatepec, las líneas punteadas indican los géneros determinados únicamente a nivel de afinidad y en amarillo la edad que presenta el mayor rango de coincidencia de los taxones, el asterisco verde indica la edad máxima de depósito obtenida con circones detríticos y el asterisco rosa la edad isotópica en rocas ígneas.

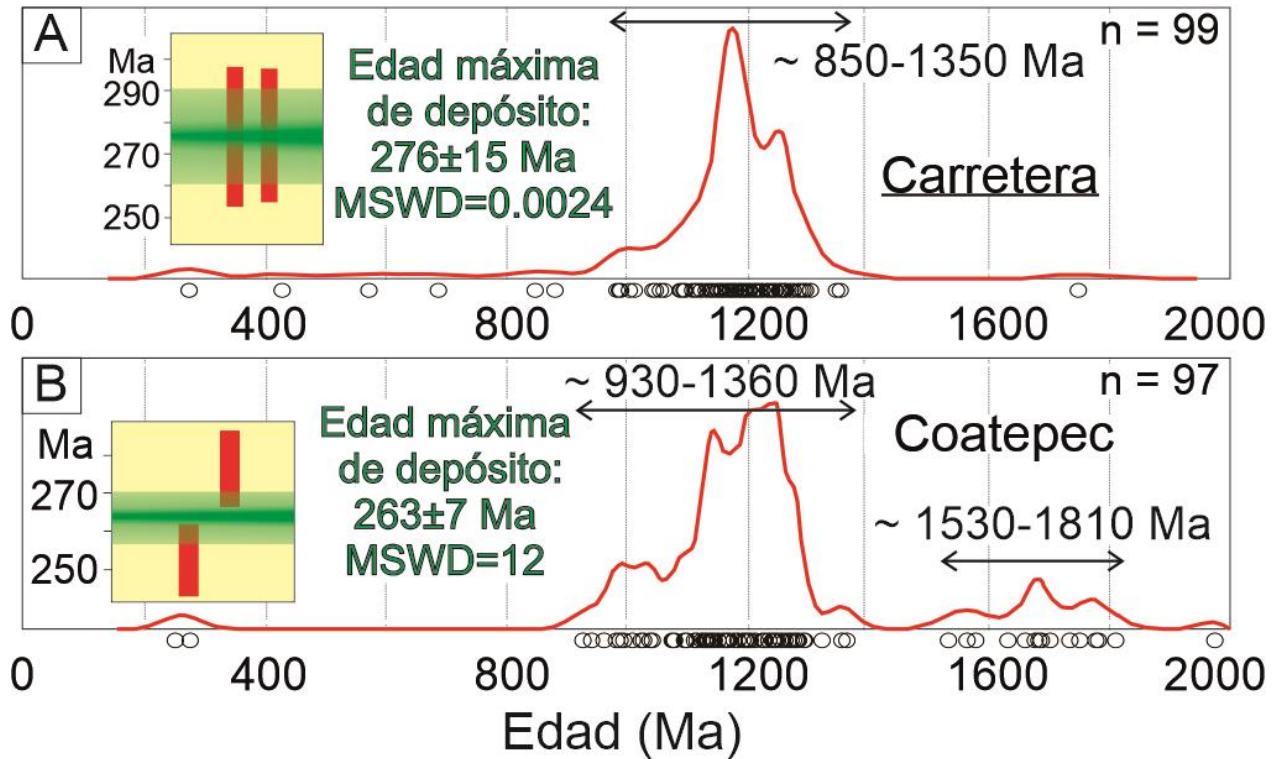


Figura 6. Gráficos del estimador de densidad de Kernel que muestran la distribución estadística de edades de circón para areniscas de la formación Matzitzí. A) edad máxima de depósito para la localidad Carretera. B) edad máxima de depósito para la localidad Coatepec.

Tabla 1. Edades propuestas para los distintos afloramientos de la formación Matzitzí. Tomado y modificado de Flores-Barragan, 2019.

Autor	Edad propuesta	Localidad	Parámetro utilizado
Calderón-García, 1956	Jurásico	Toda la Formación	Correlaciones estratigráficas
Silva, 1970	Pensilvaniano, 323-298 Ma	Caltepec, San Francisco Xochiltepec, Santiago y San Luis Coatepec. Puebla.	Rangos estratigráficos de la macroflora
Weber, 1987	Pensilvaniano-Pérmico, 303-295 Ma	Sin datos	Abundancia de Lepidodendrales y Calamites.
Magallón, 1991	Pérmico, 298-250 Ma	Los Reyes Metzontla, San Francisco Xochiltepec, San Luis Atolotitlán. Puebla.	Basada en la presencia del género <i>Fasciopsis</i> .

Weber, 1997	Pérmico temprano, (Leonardiano), 280-270 Ma	Caltepec, San Francisco Xochiltepec, Los Reyes Metzontla, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán. Puebla.	Basada en la presencia de <i>Sigillaria</i> , y <i>Lonesomia</i>
Hernández Lascars, 2000	Pensilvaniano-Pérmico, 303-295 Ma	San Luis Atolotitlán. Puebla.	Basada en la presencia del género <i>Fasciapteris</i> , <i>Sphenopteris</i> , <i>Sigillaria</i>
Hernández Lascars, 2000	Pensilvaniano, 323-298 Ma	Santiago Coatepec. Puebla.	Lepidodendrales
Flores-Barragan et al., 2019	Pérmico temprano 280-270 Ma	Carretera federal Tehuacán-Oaxaca.	Basada en la presencia del género <i>Fasciapteris</i> y <i>Lesleya</i>
Flores-Barragan, 2019	Pérmico tardío, (Lopingiano), 259-251 Ma	Santiago Coatepec. Puebla.	Rangos estratigráficos de la macroflora
Villanueva-Amadoz et al., 2020	Pensilvaniano tardío, 307-298 Ma	Los Reyes Metzontla, San Luis Atolotitlán, Puebla. Carretera federal Tehuacán-Oaxaca.	Rangos estratigráficos de palinomorfos
Martini et al., 2021	Pérmico medio-Triásico Inferior 261-254 Ma	San Luis Atolotitlán, Santiago Coatepec. Puebla.	Análisis isotópicos de U-Pb.
Bedolla et al., 2021	Jurásico temprano, 177 Ma	Caltepec, San Luis Atolotitlán, Xochiltepec. Puebla.	Análisis isotópicos de U-Pb. Propuesta de una nueva formación, denominada Agua de Mezquite

Tabla 2. Tabla de diversidad, abundancia y de distribución de los especímenes reportados para la Formación Matzitzi. el porcentaje de diversidad se obtuvo a partir del número de ejemplares asignados a un taxon determinado entre el total de ejemplares.

Orden	Familia/Genero	Especie afinidad	y/o	Localidad		Porcentaje de diversidad (%)
				Carretera	Coatepec	
Cycadales	cf. <i>Bjuvia</i>	---			*	(Co) 2.66
Cycadales	<i>Nilssonia</i> Brongniart	<i>Nilssonia</i> sp		*	*	(Ca) 2.12 (Co) 0.41
Cordaithantales	cf. <i>Cordaites</i> Unger	----			*	(Co) 0.20
Dycranophyllales	<i>Dicranophyllum</i>	<i>Dycranophyllum</i> cf. <i>glabrum</i> (Dawson) Stopes		*		(Ca) 1.40
Dycranophyllales	<i>Dicranophyllum</i>	<i>Dycranophyllum</i> sp			*	(Co) 0.20
Equisetales	<i>Asterophyllites</i> (Schlotheim) Brongniart	<i>Asterophyllites</i> sp			*	(Co) 0.20
Equisetales	<i>Calamites</i> Suckow	<i>Calamites</i> <i>approximatus</i> Schlotheim	*		*	(Ca) 0.70 (Co) 0.61
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>Calamites</i> <i>cistiiformis</i> Stur	*		*	(Ca) 2.12 (Co) 2.66
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>Calamites</i> sp	*		*	(Ca) 2.83 (Co) 2.66
Equisetales	<i>Schizoneura</i>	<i>Schizoneura</i> <i>gondwanensis</i>			*	(Co) 4.92
<i>Gigantopteridales</i>	cf <i>Gigantonoclea</i> Koidzumi	---			*	(Co) 0.41
<i>Glossopteridales</i>	<i>Gangamopteris</i> McCoy	<i>Gangamopteris</i> sp			*	(Co) 4.51
<i>Incertae sedis</i>	<i>Cladophebis</i> Brongniart	<i>Cladophebis</i> sp			*	(Co) 1.02
<i>Incertae sedis</i>	<i>Cordaicarpus</i>	<i>Cordaicarpus</i> sp			*	(Co) 0.20
<i>Incertae sedis</i>	<i>Holcospermun</i>	<i>Holcospermun</i> sp	*		*	(Ca) 0.70 (Co) 0.20
<i>Incertae sedis</i>	<i>Lesleya</i>	<i>Lesleya</i> sp	*			(Ca) 2.12
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris</i> <i>crassinervis</i> (Feistmantel) Walkom			*	(Co) 0.20
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris</i> <i>jejunata</i> Grand Eury			*	(Co) 0.20
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris</i> <i>lenticuliformis</i> (Etheridge) Walkom			*	(Co) 0.20
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris</i> <i>multinervia</i>	*		*	(Ca) 9.21 (Co) 0.20

<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>Taeniopteris</i> sp	*	*	(Ca) 3.54 (Co) 0.20
<i>Incertae sedis</i>	<i>Trigonocarpus</i>	<i>Trigonocarpus</i> sp	*		(Ca) 0.70
<i>Incertae sedis</i>	<i>Velascohyllum</i>	<i>Velascohyllum pueblense</i>		*	(Co) 21.14
Lepidodendrales	<i>Cyperites</i>	<i>Cyperites bicarinatus</i> Lindley et Hutton	*	*	(Ca) 6.38 (Co) 4.3
Lepidodendrales	<i>Knorria</i>	<i>Knorria</i> sp	*	*	(Ca) 6.38 (Co) 0.61
Lepidodendrales	<i>Sigillaria</i>	<i>Sigillaria brardii</i> Brongniart	*	*	(Ca) 2.12 (Co) 2.46
Lepidodendrales	<i>Sigillaria</i>	<i>Sigillaria laevigata</i> Brongniart	*		(Ca) 0.70
Lepidodendrales	<i>Sigillaria</i>	<i>Sigillaria polleriana</i> Brongniart		*	(Co) 0.41
Lepidodendrales	<i>Sigillaria</i>	<i>Sigillaria</i> sp	*	*	(Ca) 0.70 (Co) 0.20
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i>	<i>Stigmaria ficoides</i> (Sternberg) Brongniart	*	*	(Ca) 0.70 (Co) 0.82
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i>	<i>Stigmaria rugulosa</i> Gotham		*	(Co) 2.66
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i>	<i>Stigmaria</i> sp	*	*	(Ca) 0.70 (Co) 1.43
Lepidodendrales	<i>Syringodendron</i>	<i>Syringodendron</i> sp	*		(Ca) 5.70 (Co) 1.02
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca</i> cf. <i>A. ameromii</i> Stockmans et Willière	*	*	(Ca) 2.12 (Co) 0.82
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca</i> cf. <i>A. densifolia</i> (Goeppert) Weiss	*		(Ca) 1.41 (Co) 0.82
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca</i> cf. <i>A. melendezii</i> Wagner	*		(Ca) 0.70 (Co) 0.82
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca</i> cf. <i>A. orientalis</i> sp1	*	*	(Ca) 2.12 (Co) 10.67
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca</i> cf. <i>A. orientalis</i> sp2 (Shenk) potonic	*	*	(Ca) 1.41 (Co) 4.10
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca cyathea</i>	*	*	(Ca) 5.67 (Co) 7.18
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca lamuriana</i> Heer	*	*	(Ca) 0.70 (Co) 0.61
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>Asterotheca</i> sp	*	*	(Ca) 7.80 (Co) 5.74
Marattiales	<i>Diplazites</i>	<i>Diplazites</i> cf. <i>hallei</i> (Kawasaki) Gu & Zhy	*	*	(Ca) 0.70 (Co) 3.77
Marattiales	<i>Diplazites</i>	<i>Diplazites</i> sp	*	*	(Ca) 4.96 (Co) 2.85
Marattiales	<i>Diplazites</i>	<i>Diplazites unitus</i>	*	*	(Ca) 1.41

					(Co) 2.66
Marattiales	<i>Lobopteris</i>	<i>Lobopteris</i> cf. <i>waltoni</i> (Corsin) Wagner	*		(Ca) 2.83
Osmundales	<i>Dychotomopteris</i> Maithy	<i>Dychotomopteris</i> sp		*	(Co) 1.02
Peltaspermales	<i>Comia</i> Zalesky	<i>Comia</i> sp	*		(Ca) 1.41
Peltaspermales	<i>Neuropteris</i>	<i>Neuropteris</i> sp	*	*	(Ca) 9.92 (Co) 0.61
Peltaspermales	<i>Odontopteris</i> Brongniart	<i>Odontopteris</i> <i>osmundaeformis</i> , (Schlotheim) Zeiller	*	*	(Ca) 4.96 (Co) 0.20
Peltaspermales	<i>Odontopteris</i>	<i>Odontopteris</i> sp	*	*	(Ca) 1.41 (Co) 0.61
Peltaspermales	<i>Ovopteris</i>	<i>Ovopteris</i> <i>communis</i> Lesquereux	*		(Ca) 1.41
Voltziales	<i>Majonicaceae</i> Clement- Westerhof	---		*	(Co) 0.20

Quinto capítulo

Plant-insect interactions of the Matzitzi and Tuzancoa formations during the Permian

- **Flores-Barragan, M.A.** Trabajo de gabinete: propuesta del trabajo; realización de técnicas curatoriales; revisión e identificación taxonómica de los ejemplares; recopilación y consultas bibliográficas; análisis e interpretación de los datos; redacción del escrito; toma de fotografías; armado de láminas. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Velasco-de León, M.P.** Trabajo de gabinete: dirección de trabajo, revisión de los datos y de redacción. Trabajo en campo: recolecta de material fósil; realización de secciones estratigráficas.
- **Labandeira, C.C.** Trabajo de gabinete: revisión de los datos y de redacción.

Plant-insect interactions of the Matzitzi and Tuzancoa formations during the Permian

Miguel Angel, Flores-Barragan ^{a,b*}, Maria Patricia, Velasco-de León ^a, Conrad, Labandeira^c

^a Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Guelatao avenue, Ejercito de Oriente, Mexico City, 09230, Mexico.

^b Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, 04510, Mexico.

^c Smithsonian National Museum of Natural History, 10th St. & Constitution Avenue NW, Washington, DC 20560, USA.

*08.mike.angel@gmail.com

ABSTRACT.

In this work a quantitative and qualitative analysis of the herbivory in foliar elements of the Permian of Mexico was carried out, four functional feeding groups with low occurrence in the paleoflora of the Permian of Mexico were identified. All this data helps to better understand ecological relationships in past ecosystems. The new data come from two formations, Tuzancoa (state of Hidalgo) and Matzitzzi (state of Puebla), from the lower and upper Permian respectively. A total of 827 specimens housed in the Paleontology Collection of the FES Zaragoza were analyzed. First, the fossils were identified taxonomically based on morphological characters. Subsequently, the damage observed on the leaf elements was qualitatively analyzed and described. The damages were assigned to functional feeding groups (FFG) and subsequently to damage types (DT). For the Tuzancoa Formation, a total of 241 fossils were identified and assigned to four orders and nine genera, the most abundant being *Mariopteris* and *Taeniopteris*. Regarding these, a total of three functional groups were identified: all of them on *Comia* leaves, margin feeding, hole feeding, and oviposition. Along with this, five types of damage were identified (DT02, DT04, DT05, DT15 and DT101). Another important point to mention is the low percentage of damage frequency that is around 0.82%. For the Matzitzzi Formation, a total of 586 fossils were identified, assigned to 11 orders and 25 genera, the best represented being the ferns of the genus *Asterotheca* and the leaf *incertae sedis Velascophyllum*. Two functional groups were identified, hole feeding and galling. The first functional group was identified on a *Gigantonoclea* leaf and belongs to Dt05 group. On the other hand, the galls have a great diversity of shapes and sizes and were located on leaf elements of *Velascophyllum*, *Cordaites*, *Calamites*, *Asterotheca* and *Diplazites*. Belonging to four types of damage (DT49, DT117, DT70, DT259 and DT266). Once again, a low percentage of damage frequency is observed, around 2.5%. Herbivory studies in Mexico are still in an early stage and it is necessary to continue with this line of research to have a better understanding of plant-insect interactions in late Paleozoic ecosystems.

KEYWORDS: *Asterotheca*, *Calamites*, *Comia*, galling, Permian.

1. INTRODUCTION

Research focused on the study of the palaeoflora of Mexico spans more than a century. During this time, studies have been sporadic and have mainly addressed the taxonomic aspects of fossil plants (Wieland, 1914; Silva, 1970, 1984; Hernández-García, 1973; Velasco-de León and Ortiz-Martínez, 2010; Lozano-Carmona and Velasco-de León, 2021; Flores-Barragan et al., 2021). The least studied vegetation unquestionably corresponds to the Paleozoic, largely due to the limited number of lithostratigraphic units with plant records. These studies principally include the Ixtaltepec, Matzitzi, Olinala, Patlanoaya, Tuzancoa, and Paso Hondo formations. Of these, the depositional environments favored abundant plant records in the Matzitzi and Tuzancoa formations (Silva, 1970; Weber et al., 1987; Rosales-Lagarde et al., 2005; Centeno-García et al., 2009; Velasco-de León et al., 2015; Flores-Barragan et al., 2021).

The Tuzancoa Formation (Lower Permian) crops out in the east of Mexico, in Hidalgo state. The paleoflora of this unit has received little attention and its paleobotanical record is limited to the taxonomic studies of Silva (2003), Hernández-Castillo et al. (2014), and Velasco-de León et al. (2020). Nevertheless, there is only one report examining the plant-insect interactions of this deposit (Flores-Barragan and Velasco-de León, 2022).

The Matzitzi Formation (Permian) crops out in the southeast of central Mexico, in Puebla state, and its fossil material has been studied since the middle of the 20th by a variety of authors (Silva, 1970; Magallón, 1991; Weber, 1997; Galván, 2000; Flores-Barragan, 2019). However, there are few interdisciplinary studies, such as analyses of plant-insect interactions based on few records thus far (Valdés-Vergara et al., 2017; Díaz, 2018). Such sparse results exert a considerable bias of understudy to the Tuzancoa Formation. Therefore, the objective of the present work is to provide an update of the records in these units and indicate the biotic activity on leaf elements from both the Matzitzi and Tuzancoa formations.

Although evidence for arthropod-substrate interactions has been found since the Upper Silurian (Wright et al., 1995), plant damage by arthropods has been recorded in sporangia and stems from the lower and Middle Devonian (Labandeira, 2007). However, interactions on leaves or roots do not occur until the end of the late Mississippian (Iannuzzi and Labandeira, 2008) and middle Pennsylvanian (Shear, 1991; Labandeira et al., 1997), respectively. This early evidence for arthropod associations with plants—at least for certain plant organs such as sporangia and stems—suggests that, after plants appeared, arthropods followed them onto land after a short lag, although for other plant organs such as roots and seeds, arthropods had a more prolonged interval before their earliest consumption (Labandeira, 2007). The presence of at least eight major insect lineages has been mentioned as appearing in the short interval within a few million years at the Mississippian-Pennsylvanian boundary, including Ephemeroptera, Plecoptera, Orthoptera, Blattodea, Hemiptera, Holometabola, Palaeodictyoptera, and Protodonata, the latter two with no current representatives (Martínez-Delclòs, 1996; Labandeira, 1997). These lineages display a rapid diversification during the Permian, achieving great morphological diversity and most developing herbivorous habits (Gullan and Cranston, 2010).

Almost all studies analyzing plant-arthropod interactions during the Pennsylvanian and Permian have involved leaves (Srivastava, 1987; Castro, 1997; Beck and Labandeira, 1998; Adami-Rodríguez et al., 2004; Labandeira and Allen, 2007; Labandeira et al., 2007; Souza Pinheiro et al., 2012; Gallego et al., 2014; Labandeira et al., 2016; Liu et al., 2020; Feng et al., 2021; Santos et al., 2022), since leaves are the most represented plant organs in the fossil record (Souza-Pinheiro et al., 2012). Such interactions provide not only information about co-associations and other relationships between plants and arthropods in ecosystems, but also their ecological diversity, such as arthropod feeding styles, types of specialization on plants, and plant chemical and physical counter defenses (Xu et al., 2018; Brocklehurst et al., 2020; Liu et al., 2020). These data are crucial, as arthropods and plants represent 79% of known species among macroorganisms in terrestrial ecosystems (Chapin III et al., 2011), and probably were also the dominant organisms during the late Paleozoic.

2. BACKGROUND

Analyses of plant-insect interactions in Mexico presently are scarce. The first study was Galdámez (2006), who studied the presence of mines and galls on angiosperm leaves in the Pliocene of Hidalgo. Lozano-Carmona (2012) mentioned the presence of undifferentiated bark beetle galleries in bark fragments from the Jurassic of the Zorrillo-Taberna Indiferenciadas Formation. Velasco-de León et al., (2015) later reported margin feeding and mining on bennettitalean hosts from the Jurassic in the Otlaltepec Formation. Other Jurassic records by Díaz and Velasco-de León (2017) documented mines and galls in leaves of Caytoniales and Bennettitales from the Ayuquila Formation. Finally, Cadena (2019) studied mines and galls on leaves of Bennettitales in seven Jurassic localities of Puebla, Oaxaca, and Guerrero states.

There is only one study in the Tuzancoa Formation, where four interactions and four functional feeding groups (FFG) have been described (Flores-Barragan and Velasco-de León, 2022). These same specimens are examined again in this study. In the case of the Matzitzi Formation, there is a report by Valdés-Vergara et al., (2017), who analyzed 21 interactions from a total of 202 plant specimens and classified the damage types into four FFG; the specimens correspond to two localities, Carretera in Oaxaca State and Coatepec in Puebla State. The workgroup from Facultad de Estudios Superiores Zaragoza later analyzed 1070 specimens belonging to three localities of the Matzitzi Formation, Carretera, Coatepec, and San Luis Atolotitlan in Puebla State, and classified 17 interactions (Díaz, 2018). As discussed below, the age of several of the localities of the Matzitzi Formation remains in doubt, which is why only the specimens belonging to the Coatepec locality from the studies by Valdés-Vergara and collaborators (2017) and Díaz (2018) are considered in this study.

3. THE STUDY AREA

The Tuzancoa Formation is in the south-central sector of the Huayacocotla Anticlinorium in Hidalgo State (Figure 1). The material examined in this study belongs to the La Virgen locality, located 1 km west of Jalapa and 13.9 km northeast of Zacualtipán along a direct route. In this area, we measured a rock sequence almost three meters thick, along which all the plant material was collected. At the base of this interval, there is an alternation among

siltstone, claystone, and fine-grained sandstone amounting to a thickness of 20 cm, replete with parallel lamination. Above this interval of lamination is a package of thin strata of medium-grained sandstone with a thickness of 40 cm. These layers are overlain by a rock package of one meter in thickness, which base exhibits a thickening-upward sequence of fine-to medium-grained sandstone and continues with parallel lamination. The top of this stratigraphic section has a thickness of around 60 cm, with fine-very fine sandstone and an abundant plant assemblage (Figure 2).

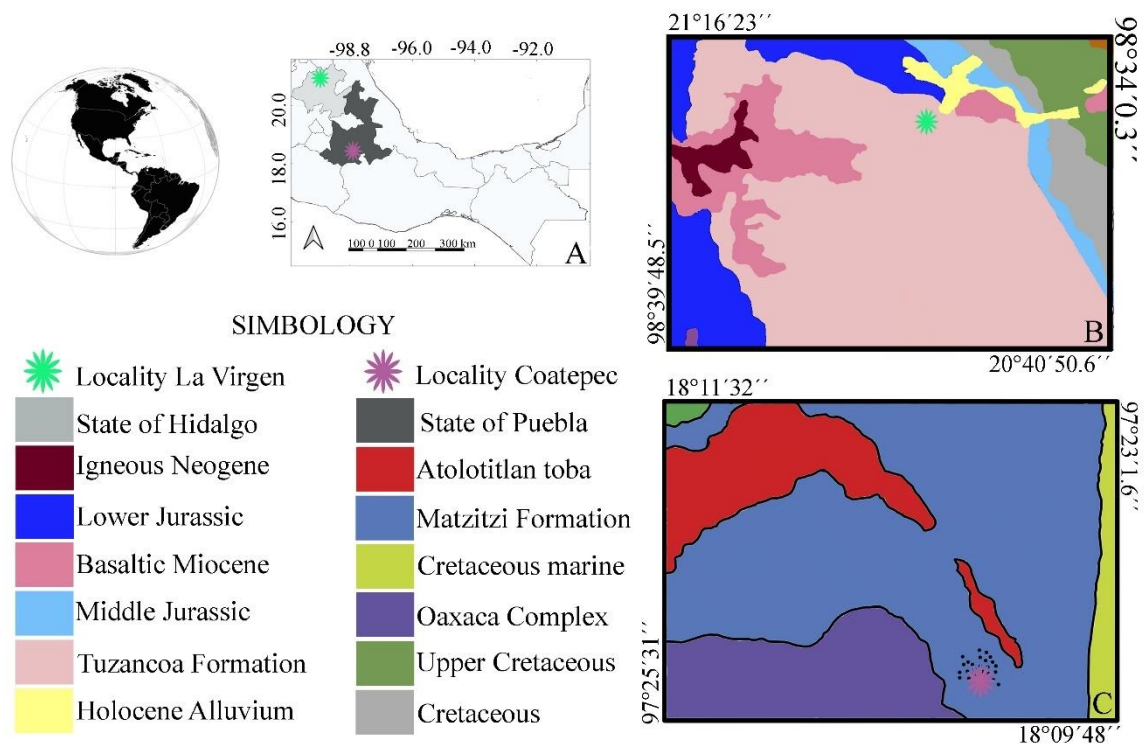


Figure 1. Map of the study areas. A. Map of the south of the Mexico showing in gray the states of Hidalgo and Puebla where they are localities of the current study are represented with asterisks. B. Geological map showing the La Virgen locality, modified from Velasco-de León et al. (2020). C. Geological map of the Coatepec Locality, modified from Flores-Barragan et al. (2021).

The Formation Tuzancoa is described as a siliciclastic sequence with andesitic breccias intercalated with sandstone and claystone of volcanic origin, and characterized by an abundant fossil record of algae, bivalves, crinoids, and foraminifera. This characterization indicates a shallow marine and transitional depositional environment. Based on stratigraphic ranges of some of these organisms, the type locality has been proposed to date to the early Permian (Carrillo-Bravo, 1965; Silva, 2003; Quiroz-Barroso et al., 2012; Buitrón-Sánchez et al., 2017). We agree with this evaluation and thus use an early Permian (Cisuralian) age for the La Virgen locality.

The Matzitzi Formation crops out in the southern part of Puebla State, Mexico (Figure 1). The material examined here belongs to the Coatepec locality, located in the outskirts of the town of the same name, Santiago Coatepec. The stratigraphic section in the area encompassing the locality of interest has a thickness of 150 m. An alternating sequence of sandstone and claystone crops out in the first 28 m. Overlying these layers are strata of fine to coarse-grained sandstone that together measure up to 52 m. Finally, at the upper part of the section are massive, matrix-supported, conglomeratic strata with a thickness of 70 cm that includes rounded and moderately sorted clasts (Figure 2).

The specimens analyzed in the present study were collected between meter 21 and 25 of the measured stratigraphic section. This section is generally characterized by thin siltstone strata. Sedimentological studies suggest that the Matzitzi Formation is the stratigraphic record of an anastomosing type of fluvial system, which consisted of a network of active channels at the same time bordered by extensive floodplains (Martini et al., 2021). There is still disagreement on the age of this section, there are several proposals, which ranges from the upper Pennsylvanian (Silva, 1970), Lower Permian (Weber et al., 1987), and Upper Permian (Flores-Barragan, 2019; Martini et al., 2021). We agree with the 2019 proposal and thus use this age in the present study.

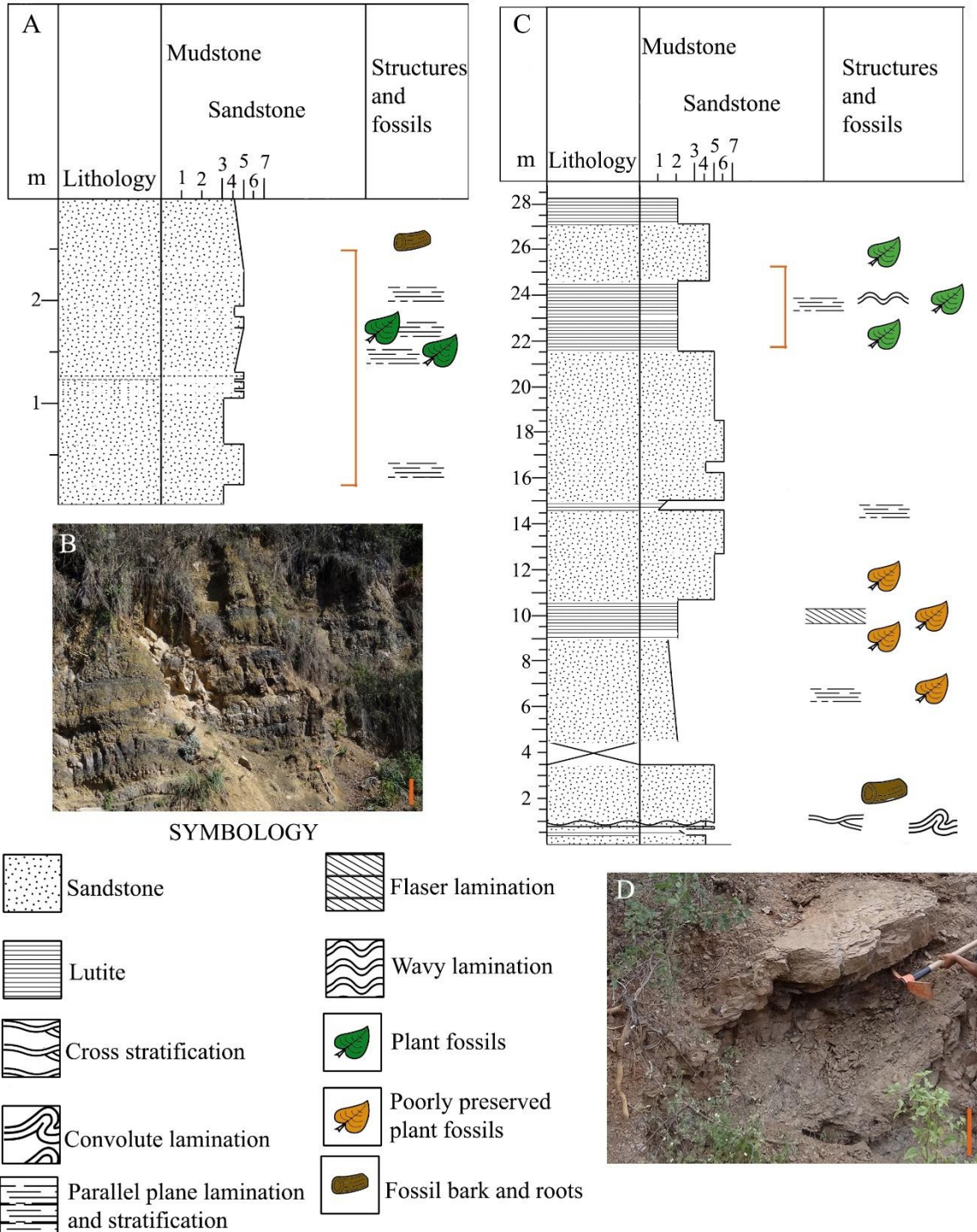


Figure 2. Stratigraphic sections of the La Virgen (Tuzancoa Formation) and Coatepec (Matzitzi Formation) localities. A. Stratigraphic section of La Virgen. B. Photo of the outcrop where an alternation of shale, siltstone and sandstone is observed at the base, and sandstone

strata in the middle and upper part. C. Stratigraphic section of Coatepec. D. Photo of the plant-bearing strata and the lutite-sandstone sequence. The orange line indicates the area of the photograph. Symbols: 1. Clay. 2. Silt. 3. Very Fine. 4. Fine. 5. Medium. 6. Thick 7 and Very Thick. Scale 1 meter.

4. MATERIALS AND METHODS

The material was collected between the years 2014-2020 and belonged to two localities: La Virgen (LV), from the Tuzancoa Formation, and Coatepec (CO), from the Matzitzi Formation. The fossils corresponded to adpressions in claystone to fine- to medium-grained sandstone. The fossil specimens were determined to the taxonomic level allowed by the morphological characters examined.

The observed damage on the foliar elements was subsequently analyzed and described qualitatively. We followed the criteria by Schachat et al. (2014). Who defined a foliar element as any part of a plant with a measurable surface area above 0.5 cm², including organs such as true leaves, pinnules, scale leaves, sporophylls, stems, and bark, as well as undetermined organs (Schachat et al., 2014). To identify the damage caused by insects while the plant was alive, or herbivory, we looked for: presence of necrotic tissue, micromorphological details such as reaction tissue and exposed veins, damage patterns indicating stereotypy, and plant-host preference in the types of damage (Labandeira et al., 2016). The damage was identified following the classification proposed by Labandeira et al. (2007) and preliminary data from Version 4, currently unpublished. From these sources, each plant damage from both localities was assigned damage type (DT) and attributed to encompassing functional feeding group (FFG).

The area of foliar elements was measured using Adobe Photoshop CS6. However, in the case of leaves, to simplify obtaining the data, the foliar area was calculated with the help of an estimator, since there is evidence of a strong relationship between the linear dimensions of a leaf with its area, the Formula applied was: $(0.66) \times \text{Length} \times \text{Width}$ (Myers, 1990; Pire and Valenzuela, 1995). In this way it was obtained of total preserved leaf area and damaged leaf area, thereby obtaining general and specific data for each taxonomic group. These indices were obtained by the methodology proposed by several authors (Beck and Labandeira, 1998; Adami-Rodríguez, et al., 2004).

5. RESULTS

Plant-insect interaction data were based on the analysis of 827 plant specimens, 241 (36.3%) of which belong to the Tuzancoa Formation from the Lower Permian and were assigned to four orders, in addition to one family and *incertae sedis*, 10 genera, and 3 genus-level affiliations (Table 1). The remaining 586 (68.7%) specimens correspond to the Matzitzi Formation from the Upper Permian and were assigned to 11 orders, 24 genera, and 3 genera-level affiliations (Table 1). We note that the numbers of plant specimens from either of these localities the number of specimens is small, but it is the work of ten years of collecting, so it is not expected that the number of specimens will increase significantly. However, we consider it a valid exercise as a first approach to the analysis of these interactions in Mexico. Qualitative analyses of the interactions revealed four functional feeding groups from these Permian plant assemblages of Mexico. In addition, we also identified ten DT, which are described below (Figure 3).

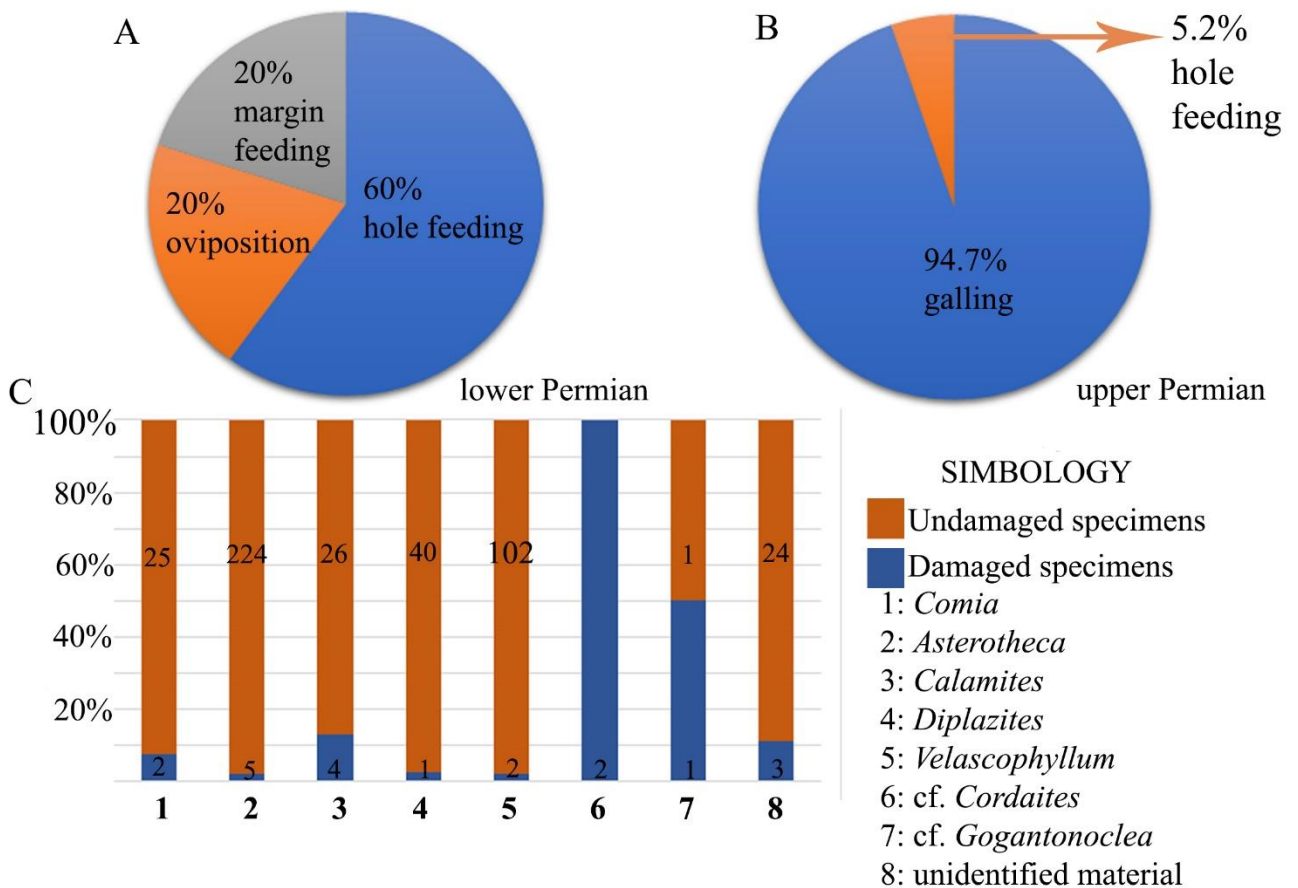


Figure 3. Graph of data obtained. A. Percentage of functional feeding groups observed in the Tuzancoa Formation. B. Percentage of feeding functional groups observed in the Matzitzi Formation. Percentage of flora at genus level that shows some damage.

Tuzancoa Formation (Figure 4).

Functional feeding group: Margin Feeding (Figure 4B-C).

Damage type. DT15.

Occurrences. La Virgen Locality.

Material and number of interactions in parentheses.

CFZ Tuz-222(2).

Damaged foliar element. Leaf.

Host plant. *Comia* sp. Zalessky.

Description of damaged material. Leaf base is 2.7 cm long by 3 cm wide, a thick midvein runs along the pinna, pinnules fused. The second order venation forms subopposite fascicles, at regular intervals of 6.5–8 mm. The central vein of each fascicle reaches the pinna margin and tertiary veins arise from it, steeply ascending; veins from adjacent fascicles may come into contact near the pinnae margin. Thinner tertiary veins are located between the fascicles and form the interfascicles.

Observations of damaged material. Specimens CFZ Tuz-222 and 268 are assigned to the genus *Comia*, this fossil taxon is used to group possible Peltaspermales that present fronds once pinnate, with pinnules with three orders of venation (Mamay, 2009). From the central vein originate the secondary veins and from these the third order veins, which are arranged in fascicles (Figure 4A). The fascicles of adjacent pinnules are separated by third order veins that arise directly from the central vein (interfascicular veins). All these characters are observable in our specimens. Its first report and description for Mexico is found in Velasco-de León et al. (2020).

Damage description. Two more or less deep, trenched incisions with dimensions 0.16 cm wide by 0.58 cm long; containing a slight inward expansion from the leaf margin; and a minimally developed reaction zone.

Functional feeding group: Hole Feeding (Figure 4D).

Damage type. DT02, DT04, DT05. **Ocurrences.** La Virgen Locality.

Material and number of interactions. CFZ Tuz-222(1) and 268 (4).

Damaged foliar element. Leaf. **Host plant.** *Comia* sp.

Description of damaged material. The middle part of the leaf is 5.2 cm long by 2.9 cm wide; a thick midvein runs along the pinna; and pinnules are fused together with second- and third-order venation.

Damage description. Hole feeding is observed as two interactions along the margin; holes are oval-shaped, 0.18 cm long by 0.05 cm wide. These oval-shaped holes also are observed in the second specimen and measure up to 0.5 0-0.6 in diameter. Finally, it is also possible to observe polylobate damage of at least 0.7 mm in longest dimension, with a prominent reaction rim.

Functional feeding group: Oviposition (Figure 4E).

Damage type. DT101. **Ocurrences.** La Virgen Locality.

Material and number of interactions CFZ Tuz-268 (10).

Damaged foliar element. Leaf. **Host plant.** *Comia* sp.

Description of damaged material. The middle part of the leaf is 5.2 cm long by 2.9 cm wide; a thick midvein runs along the pinna, and pinnules fused together with second- and third-order venation.

Damage description. Dense pattern of medium-sized lenticular to elliptical scars, 0.41-0.48 cm long by 0.17-22 cm wide, with a distinctive reaction area in some cases; no stereotypical pattern is observed in this damage type.

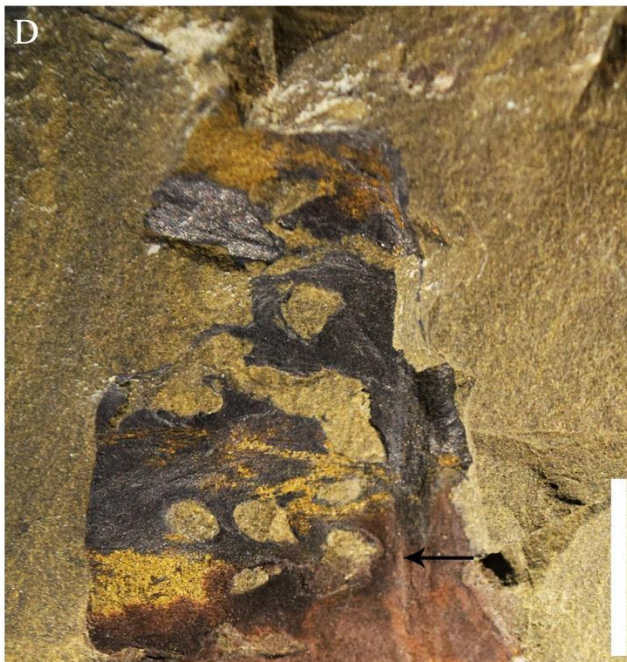
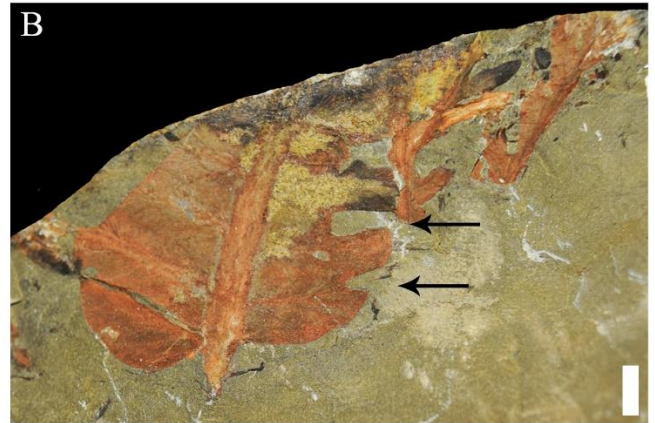


Figure 4. Interactions present in the Tuzancoa Formation. A. CFZ-Tz212 specimen identified as *Comia* sp. due to the characteristic venation pattern. B. CFZ-Tz222 specimen. The arrows indicate two feeding marks along the margin. C. Close-up of the previous specimen. D. Close-up of specimen CFZ-Tz268 where they are seen up to three DT (black arrow), were likely caused by a hole feeder. E. Close-up to the CFZ-Tz268 specimen where damage DT101 is observed. Scale bars for all photos: 1 cm.

Matziti Formation (Figure 5-6)

Functional feeding group. Hole Feeding (Figure 5A-B)

Damage type. DT05

Ocurrences. Coatepec Locality

Material and number of interactions. CFZ Mtz-551 (1).

Damaged foliar element. Leaf.

Host plant. cf. *Gigantonoclea* Koidzumi.

Description of damaged material. Isolated pinna, with entire margin, 13.4 cm long by 3 cm wide, apex and base unknown. A midvein runs along the lamina from which secondary veins emerge, and from these emerge tertiary veins, the latter can form anastomoses.

Observations of damaged material. The specimen described here is very similar to the one proposed by Wang (1999), describing large pinnate fronds, generally opposite, with crenulate and even entire margins. They present three orders of venation; the third order veins may present anastomoses or give rise to veins that form areoles within which dark spots are observed. In this case the anastomosis observed in the specimen CFZ Mtz-551 is very slight and no veins have been observed, coupled with the fact that it is an isolated pinna, only allows us to propose affinity. The first report and description of this genus in Mexico is found in Valdés-Vergara et al. (2016).

Damage description. A single damage occurrence is observed in this specimen, which is located near the margin and appears to avoid first- and second-order veins. The damage is polylobate with the longest dimension of around 0.76 cm; a reaction rim is clearly surrounding the damage.

Functional feeding group. Gallling (Figure 5C-D).

Damage type. DT 117.

Ocurrences. Coatepec Locality.

Material and number of interactions CFZ Mtz-747 (1) and CFZ Mtz-2103 (1).

Damaged foliar element. Leaf.

Host plant. *Velascohyllum pueblense* (Flores-Barragan & Ortega-Chavez) Deshmukh

Description of damaged material. Leaf incomplete, segmented, fan-shaped leaf; 6.6 cm long by 10.2 cm wide; numerous constantly dichotomizing veins run along the leaf in the first specimen. In the second specimen only a segment 9 cm long by 2.3 cm wide is observed.

Observations of damaged material. This genus is used to group Paleozoic leaves like Ginkgophytes, because they present isolated, fan-shaped leaves with a differentiated petiole; the lamina divides more than once, forming deep, lanceolate segments with entire margins; the veins repeatedly dichotomize in each segment, never anastomosed (Flores-Barragan et al., 2021).

In this case, despite the fragmented nature of the material, the size of the segments, as well as the arrangement and number of veins, enable its classification to this taxon. The first description for Mexico can be found in Flores-Barragan et al. (2021).

Damage description. In each specimen a single lesion is observed, which is located near the margin of the segments, on the interveinal region. The damage is oval-shaped, with a diameter close to 0.12-0.18 cm. It is a flattened gall with a surface with no apparent arrangement and a prominent outer wall.

Functional feeding group FFG. Gallling (Figure 5E-F).

Damage type. DT49.

Ocurrences. Coatepec Locality.

Material and number of interactions. CFZ Mtz-186 (1), CFZ Mtz-224 (1), CFZ Mtz-225 (1), CFZ Mtz-239 (3), CFZ Mtz-501 (8), CFZ Mtz-591 (5).

Damaged foliar elements. Leaf.

Host plant. cf. *Cordaites* Unger, *Calamites cistiiformis* Stur and undetermined material.

Description of damaged material. The leaves of cf. *Cordaites* are elongate and spatulate; the first leaf (CFZ-186) is 4.2 cm long by 1.6 cm wide and the second specimen is 12 cm long by 2 cm wide; the venation is parallel, having a venation density per centimeter of 28 to 30 veins, among which intravenous grooves appear to be present. The *Calamites* stems are incomplete, with a maximum length of 7 cm and width of 1.1 cm-1.4 cm; several longitudinal striations are observed along the stems. *Calamite* stems are 12 cm long by 2 cm wide, there are no branch scars on the nodes and the ribs end in a point, they can be straight or alternate when passing over the nodes. The size of the internodes is about 5 cm. finally, the undetermined leaves are isolated and incomplete, with a maximum length of 5 cm and width of 0.95 cm; a possible midvein is observed in one of the specimens.

Observations of damaged material. In the case of leaves with affinity to *Cordaites* the parallel venation of the leaves, as well as possible intravenous grooves would make assignment to the genus *Cordaites* possible (Simunek et al., 2009). However, in the absence of complete and poorly preserved material we can only propose an affinity to *Cordaites*. Although there is no formal description of this genus for Mexico, its first report can be found in Flores-Barragan and Velasco-de León (2021). With respect to the genus *Calamites* this is used to grouping impressions or molds of medulla, they are classified according to the arrangement of the primary bundles through the nodes, the number of these, as well as the distance between nodes. In this case, the species *C. cistiiformis* is characterized by internodes longer than the width of the stem, and the primary bundles are straight or primary bundles are straight or alternate through the node (Tidwell et al., 1988). Therefore, specimens can be assigned to this genus. The first report of this species in Mexico is in Silva (1970).

Damage description. Galls with a large central core; the surrounding area is flat with a prominent reaction rim; galls measure just over 2.8 mm in diameter. Even though the damage

is very similar to DT 49, it is differentiated by a smaller size than that mentioned in the literature.

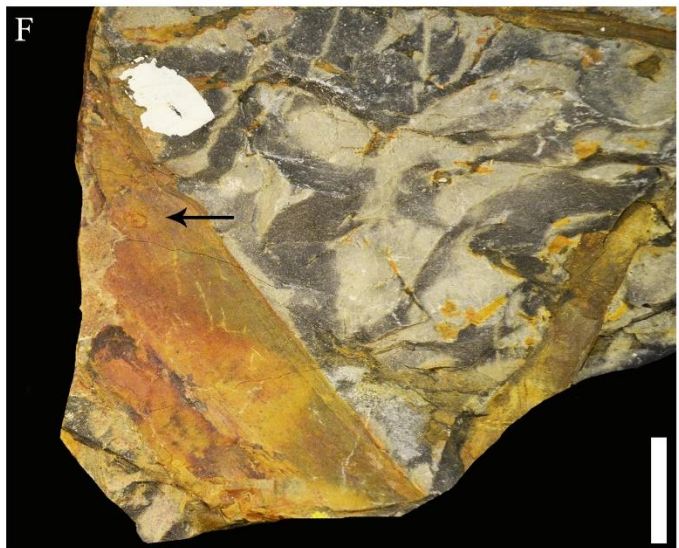
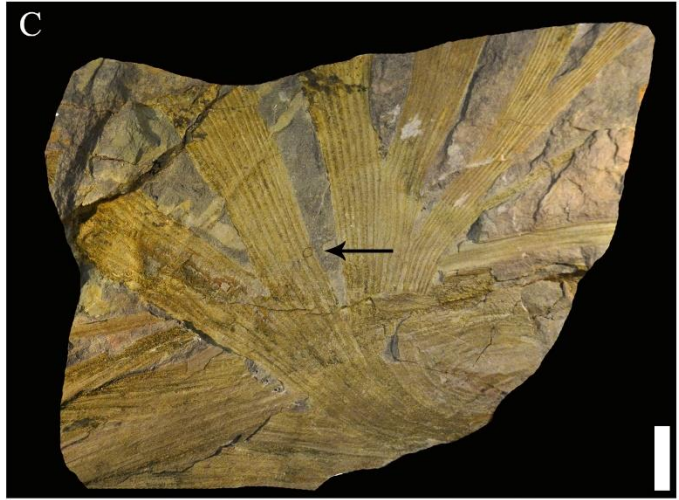
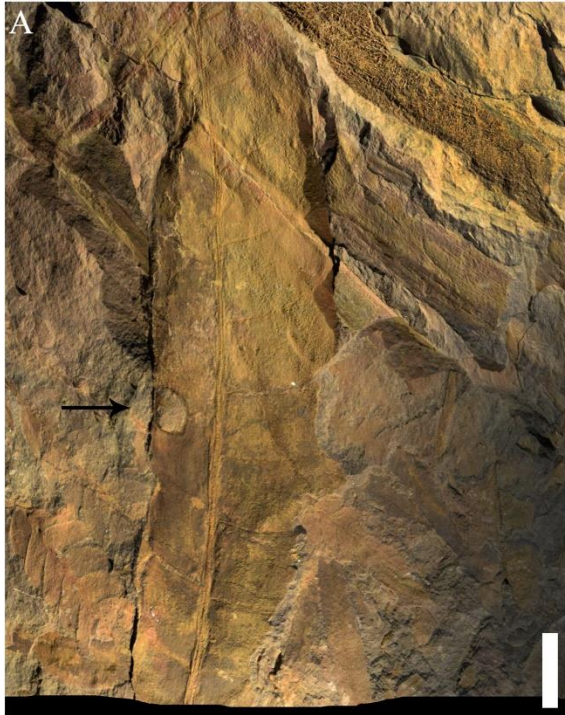


Figure 5. Specimens of Matzitzi Formación. A. Specimen CFZ-Mtz551 identified as cf. *Gigantonoclea* where a large hole-shaped DT is observed near the margin. B. Close-up to the previous specimen where the polylobate shape and the damage reaction zone stand out. C. CFZ-Mtz747 specimen assigned to *Velascohyllum* Deshmukh, where a fan-shaped segmented leaf is observed, the arrow indicates the position of the galling. D: close-up to the previous specimen where the gall is seen between the veins. E. CFZ-Mtz186 specimen assigned to cf. *Cordaites*, it is a poorly preserved leaf fragment, the arrow indicates the position of the galling. F. CFZ-Mtz186 (cf. *Cordaites*) specimen showing a gall with a large central chamber. Scale bars: B, D and E:5 mm, A, C and F: 1cm.

Functional feeding group. Gallings (Figure 6A-C).

Damage type. DT259.

Ocurrences. Coatepec Locality.

Material and number of interactions. CFZ Mtz-600 (2), CFZ Mtz-601 (1) and CFC Mtz-1095(1).

Number of interactions. 2 and 1.

Damaged foliar element. Fronds. **Host plant.** *Asterotheca* sp.

Description of damaged material. Pinnae with different degrees of preservation, all of which are incomplete, the best preserved is 6 cm long and 1 cm wide. Pinnules fused all along their base, diverging from the rachis at generally open angles (70°-90°). Pinnula not fused. Midrib reaches almost to the apex of the pinnules, with alternate secondary veins simple or bifurcate once.

Observations of damaged material. The material preserved here is fragmented, it presents the typical characteristics of *Pecopteris*, pinnules united throughout its base, well-marked median vein and simple or dichotomous secondary veins (Hernández-Orúe, 2003). It is important to mention that *Pecopteris* is generally used for sterile fronds, however, in this case, when infertile and fertile phases with exanulate sporangia are found united, both are classified as belonging to *Asterotheca* (Cleal, 2015). The first report of this species in Mexico is in Silva (1970).

Damage description. The foliar elements have several collapsed fleshy, spheroidal galls measuring 0.47-1 cm in diameter; with a central chamber that appears to be lined by a thick wall and an outer ring of tissue; the completely pitted gall surface is notable.

Functional feeding group FFG. Gallling (Figure 6E, F and G).

Damage type. DT266.

Ocurrences. Coatepec Locality.

Material and number of interactions. CFZ Mtz-605 (4), CFZ Mtz-606 (4), CFZ Mtz-971 (8), CFZ Mtz-972 (1) and CFZ Mtz-975 (2).

Damaged foliar element. Stem and pinna. **Host plant.** *Asterotheca* sp., *Calamites cistiiformis*, *Calamites* sp. and *Diplazites* sp.

Description of damaged material. Stem fragments, the largest is 5 cm long by 1.7 cm wide, 12 ribs per cm are observed in some specimens. In the case of *Asterotheca*, the best preserved is 6 cm long by 2 cm wide, and in the case of *Diplazites*, the largest pinna is 2.1 cm by 0.8 cm. Pinnules are completely fused; the characteristic venation of this genus is observed. This venation consists of simple secondary veins that arise from the middle vein at wide angles and arch upward to reach the margin of the pinnula at a very acute angle.

Observations of damaged material. The fragments of the stems allow, in some specimens, the identification of *Calamites cistiiformis* from the characters mentioned above. However, in most cases the very small size of the specimens and their difficult observation of the arrangement and termination of the primary bundles through the nodes are only identified at genus level. The same is true for *Asterotheca*, more complete specimens are needed, important characters are missing for identification to species level. In the case of *Diplazites* the completely fused pinnules, as well as the simple secondary venation, with an open and subsequently acute angle touching the leaf margin makes its assignment possible (Pšenička, 2005). The first mention of this taxon in Mexico is in Magallón (1991) with the name *Fascipteris*.

Damage description. The specimens shown several fleshy, spheroidal galls measuring 0.53-0.95 cm in diameter; with a collapsed central chamber lined by a thick wall; the marginal part of the chamber exhibits occasional wrinkles and folds.

Functional feeding group FFG. Gallling (Figure 6D and H).

Damage type. DT70.

Ocurrences. Locality Coatepec.

Material. CFZ Mtz-239 and 501.

Number of interactions. 1 and 1.

Damaged foliar element. Stem.

Host plant. *Calamites* sp.

Description of damaged material. Stem fragments, the largest is 12 cm long by 12 cm wide, 12 ribs per cm are observed in some specimens.

Damage description. These specimens show irregularly shaped galls, with a large length of 0.6-2.2 cm. Very thick walls are present, with a surface composed of smaller galls of less than 0.2-0.4 cm in diameter. Even though this type of damage has been reported in leaves, it displays the same growth pattern in stems, which starts where the distal margin becomes thicker.

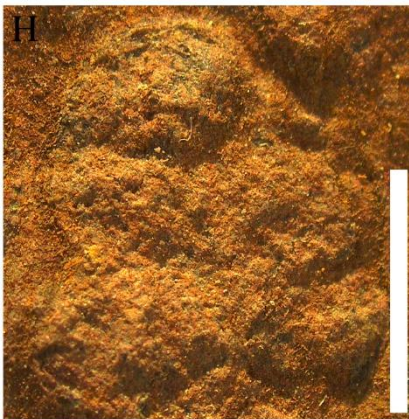
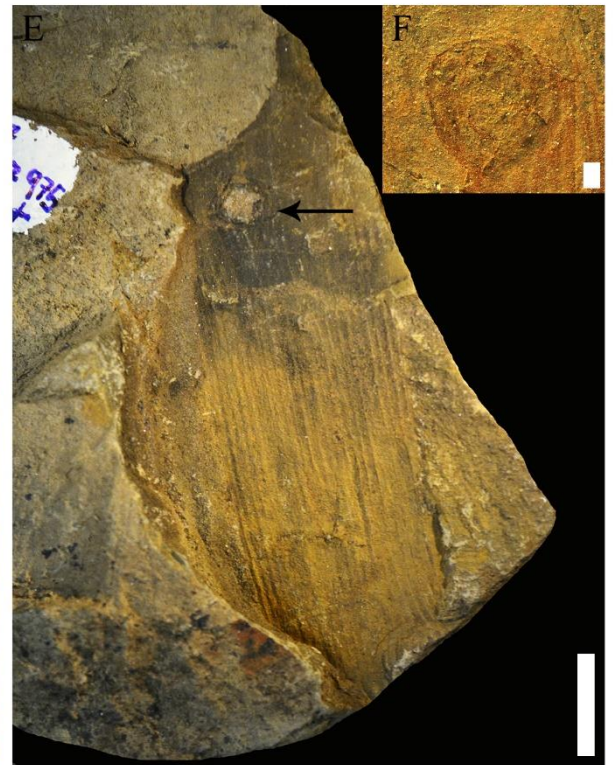
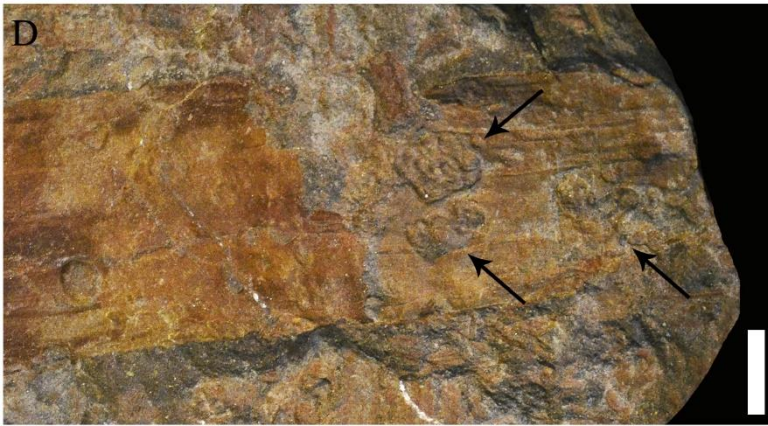
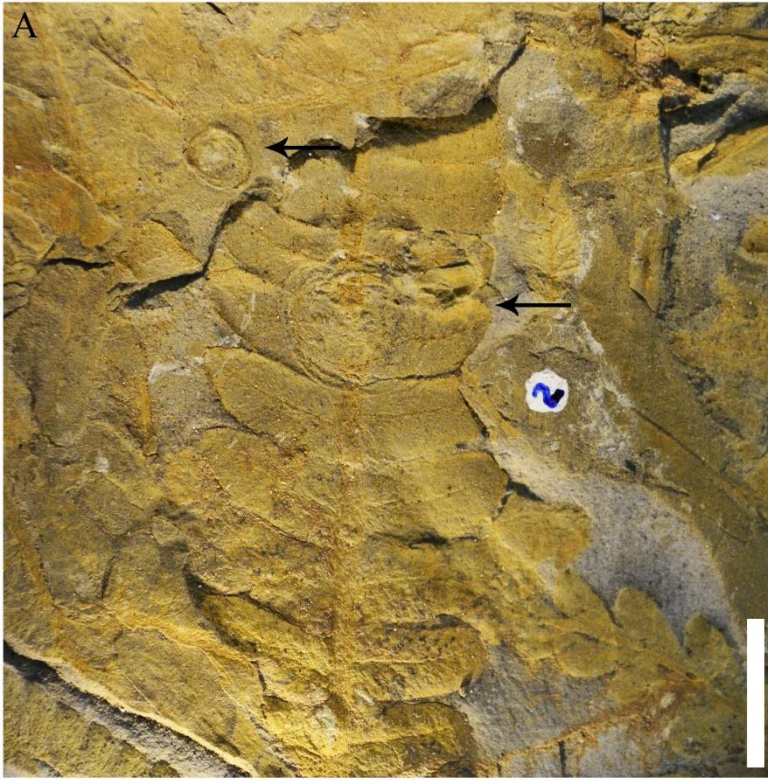


Figure 6. Interactions present in the Matzitzi Formation. A. CFZ-Mtz601 *Asterotheca* specimen, Where the morphology and location of the interaction are observed, the arrow indicates the gallings. B and C. *Asterotheca* specimens, where gallings are seen with a pitted surface, located on the pinna or rachis of the ferns that are assigned to DT 259. D. Specimen of *Calamites*, where the arrow indicates several irregular gallings. E. CFZ-Mtz975 *Calamites* specimen, where the arrow indicates a gall on the stem. F. Specimen of *Calamites* (CFZ-Mtz972) where a fleshy gall is observed, with a folded wall. G. Specimen of *Diplazites* (CFZ-Mtz606) where the same characteristics of Figure F can be observed, both identified as DT266. H. Specimen of *Calamites*, CFZ-Mtz239, where a is seen irregularly shaped gall that are large and with thick walls. Scale bars: A, D, E and H:1 cm, B, C, F and G: 1mm.

Table 1. Table of taxonomic diversity by locality. The taxa present in the localities Coatepec (Co) and La Virgen (LV) are observed; in addition, the number of plant-insect interactions present per taxon (N.) is listed.

Order Family	Genus	Species	Formation		N.
			Mat.	Tuz.	
Cycadales	<i>cf. Bjuvia</i>	-	2.21%	-	-
Cycadales	<i>Nilssonia</i> Brongniart	<i>N. sp.</i>	0.34%	-	-
Cordaithantales	<i>cf. Cordaites</i>	-	0.17%	-	2
Dicranophyllales	<i>Dicranophyllum</i> Grand'Eury	<i>D. sp.</i>	0.17%	-	-
Equisetales	<i>Asterophyllites</i> (Schlotheim) Brongniart,	<i>A. sp.</i>	1.19%	-	-
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>C. approximatus</i> Schlotheim	0.51%	0.41%	-
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>C. cistiiformis</i>	2.21%	2.90%	3
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>C. varians</i> Sternberg	-	1.20%	-
Equisetales	<i>Calamites</i>	<i>C. sp.</i>	2.3%	5.8%	10

Equisetales	<i>Schizoneura</i>	<i>S. gondwanensis</i> Feistmantel	4.09%	-	-
Gigantopteridales	cf. <i>Gigantonoclea</i>	-	0.34%	-	1
Glossopteridales	<i>Gangamopteris</i> McCoy	<i>G. sp.</i>	3.92%	-	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Cordaicarpus</i> Geinitz	<i>C. sp.</i>	0.17%	-	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Holcospermun</i> Nathorst	<i>H. sp.</i>	0.17%	-	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>T. cf. T. magnifolia</i> Rogers	-	3.31%	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>T. crassinervis</i> (Feistmantel) Walkom	0.17%	0.41%	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>T. feddeni</i> Feistmantel	-	3.70%	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>T. jejunata</i> Grand Eury	0.17%	-	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>T. lentriculiformis</i> (Feistmantel) Walkom	0.17%	-	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>T. multinervia</i> Weiss	0.17%	-	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Taeniopteris</i>	<i>T. sp.</i>	0.34%	11.60%	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Cladophebis</i> Brongniart	<i>C. sp.</i>	0.85%	-	-
<i>Incertae sedis</i>	<i>Velascohyllum</i>	<i>V. pueblense</i>	17.74%	-	2
Lepidodendrales	<i>Asolanus</i>	<i>A. sp.</i>	-	0.82%	-
Lepidodendrales	<i>Cyperites</i> Lindley and Hutton	<i>C. bicarinatus</i> Lindley and Hutton	4.09%	3.73%	-
Lepidodendrales	<i>Knorria</i> Sternberg	<i>K. sp.</i>	0.85%	1.60%	-
Lepidodendrales	<i>Sigillaria</i> Brongniart	<i>S. brardii</i> Brongniart	2.55%	3.60%	-
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i>	<i>S. sp.</i>	1.19%	-	-
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i> Brongniart	<i>S. ficoides</i> Brongniart	0.68%	-	-

Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i>	<i>S. rugulosa</i> Gotham	2.21%	-	-
Lepidodendrales	<i>Syringodendron</i> Sternberg	<i>S. sp.</i>	0.85%	0.41%	-
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>A. cyathea</i> (Schlotheim) emend. Stur	10.40%	1.24%	-
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>A. cf. A. ameromii</i> Stockmans and Willière	0.68%	-	-
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>A. cf. A. densifolia</i> (Goeppert) Weiss	1.53%	-	-
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>A. cf. A. melendezii</i> Wagner	0.68%	-	-
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>A. cf. A. orientalis</i> (Shenk) potonie	12.45%	-	-
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>A. cf. A. lamuriana</i> Heer	1.19%	-	-
Marattiales	<i>Asterotheca</i>	<i>A. sp.</i>	12.11%	2%	11
Marattiales	<i>Diplazites</i>	<i>D. cf. D. hallei</i> (Kawasaki) Gu and Zhy	3.07%	-	-
Marattiales	<i>Diplazites</i>	<i>D. unitus</i> (Brongniart) Cleal	3.4%	-	-
Marattiales	<i>Diplazites</i>	<i>D. sp.</i>	1.87%	2.90%	1
Osmundales	<i>Dychotomopteris</i> Maithy	<i>D. sp.</i>	0.85%	-	-
Mariopteridaceae	<i>Mariopteris</i>	<i>M. sp.</i>	-	40%	-
Peltaspermales	<i>Comia</i>	<i>C. sp.</i>	-	10.70%	17
Peltaspermales	<i>cf. Linopteris</i> Presl emend. Gothan		-	0.41%	-
Peltaspermales	<i>Neuropteris</i> Brongniart (Sternberg)	<i>N. sp.</i>	0.51%	-	-
Peltaspermales	<i>Odontopteris</i> Brongniart (Sternberg)	<i>O. osmundaeformis</i> (Schlotheim) Zeiller	0.68%	2%	-

Peltaspermales	<i>Sphenopteris</i> (Brongniart) Sternberg	<i>S. sp.</i>	0.17%	-	-
Majonicaceae			0.34%	-	-

5.1 Quantitative Analysis

For the Matzitzi Formation, the quantitative analysis of foliar elements shows that only 2.5% of elements exhibited some type of damage, which corresponded to hole feeding and galling. The total area of conserved leaf elements was also calculated (13,387 cm²), only 82 cm² corresponds to an area with some kind of interaction (0.61%). In the case of the Tuzancoa Formation, only 0.82% of elements showed some type of damage, which corresponded to margin feeding, hole feeding, and oviposition. The foliar elements considered comprised 238 cm² of total area, of which, 1.6 cm² corresponded to damaged area (0.67%).

Table 2. Quantitative and qualitative data on plant-insect interactions.

Matzitzi Formation				
Genus	Number of specimens	Number of attacked specimens	Percentage of damaged specimens (%)	Functional Feeding Groups
Cf. <i>Gigantonoclea</i>	2	1	50%	Hole Feeding
<i>Velascohyllum</i>	104	2	1.9%	Galling
cf. <i>Cordaites</i>	2	2	100%	Galling
<i>Calamites</i>	30	4	13%	Galling
<i>Asterotheca</i>	229	5	2.1%	Galling
<i>Diplazites</i>	41	1	2.4%	Galling
indeterminate	27	3	11.1%	Galling
Tuzancoa Formation				

Genus	Number of specimens	Number of attacked specimens	Percentage of damaged specimens (%)	Functional Feeding Groups
<i>Comia</i>	27	2	7.4%	Hole Feeding, margin feeding and Oviposition

6. DISCUSSION

The present study analyzed two formations in Mexico, which showed significant differences. The Tuzancoa Formation is an unit that dates to the Lower Permian, with a transitional environment and floristic elements unique to Mexico such as *Asolanus* Wood, *Comia*, and *Mariopteris* Zeiller, *Asolanus* and *Mariopteris* are also associated with a humid climate without environmental variations (Thomas, 1978; Tenchov, 2012). These climatic conditions contributed to the establishment of an unique community, where the plant-insect interactions that have been found to this day are more diverse but less abundant compared to those observed in the second unit (Table 2). Alternatively, the Matzitzi Formation has been dated to the Upper Permian and exhibits a continental environment and floristic components such as cf. *Bjuvia* Florin, *Schizoneura* Schimper and Mougeot, and *Velascohyllum*. These genera also indicate a humid climate but with seasonal variations with periods of water stress (Flores-Barragan, 2019). This likely influenced a reduction in functional feeding groups and, at the same time, allowed an increase in gall diversity, as we discuss below. The similarity between these units is very low, since they only share one FFG and one DT. To better understand the interactions present in these units, we compared them with other synchronous localities.

It has been proposed that the floras of the Matzitzi and Tuzancoa formations correspond to the Euro-America province or to a mixed flora zone (Silva, 1970; Hernández-Lascares, 2000; Flores--Barragan et al., 2018). However, although they are found elements typical of other geographical provinces are found (e.g. *Schizoneura* or *Gangamopteris*), the greatest diversity of elements is typical of Euro-America, with genera such as *Asterotheca*, *Calamites*, *Comia*,

Sigillaria, *Mariopteris* and *Taeniopteris* (Beck and Labandeira, 1998; Labandeira and Allen, 2006; Schachat et al., 2014; 2015) and it is in these taxa where the majority of plant-insect interactions are found. For these reasons we consider its comparison with this last province important.

6.1 Discussion for the Tuzancoa Formation

The Tuzancoa Formation has a diverse flora, with a total of 20 recognized taxa, where the most abundant in decreasing order are: *Mariopteris*, *Taeniopteris*, and *Comia*, with 40%, 11.6%, and 10.7%, respectively. A total of three functional feeding groups were identified on these foliar elements: margin feeding, hole feeding, and oviposition. It is important to mention that all three interactions occurred on the Peltasperm *Comia* in a total of three specimens, which corresponds to 7.4% of the fossils of this taxon, and thus we consider that there is a palatability preference for these leaves.

A total of five damage types were identified (DT02, DT04, DT05, DT15 y DT268), where most of the observed interactions correspond to generalized consumption (hole and margin feeding), with 80% of the total herbivory at the DT level. In general, the flora of the Tuzancoa Formation shows low interaction rates, since only 0.82% of its foliar elements show some type of damage and 0.67% of its leaf area was removed. While this may be due to a taphonomic bias, it is also likely that the unique conditions of the paleoflora caused these results.

6.2 Relationship between the Tuzancoa Formation and other localities of Euro-America

Six studies of the Lower Permian of Euro-America were identified, which analyze plant-insect interactions from different perspectives. Five of these studies focus on the flora of the USA (New Mexico and Texas) and only one corresponds to Europe (Italy) (Table 3).

One notable difference is the floristic composition of the Tuzancoa Formation, since it exhibits elements that are rare for the Lower Permian, e.g. *Asolanus* or *Mariopteris* (Behrensmeyer and Turner, 2024). There is also a dominance of the genus *Mariopteris* (40%), followed by *Taeniopteris* (11.6%) and *Comia* (10.7%). In other localities of the Lower Permian, there is generally a dominance of Coniferophytes, Gigantopteridales, Peltaspermales, or possible Cycadophytes and Ginkgophytes (Beck and Labandeira, 1998;

Labandeira and Allen, 2007; Schachat et al., 2014; Schachat et al., 2015; Labandeira et al., 2016; Dimichele et al., 2018). This is reflected in the genera that show interactions, where the taxa with most occurrences are: *Gigantopteridium*, *Autunia*, *Auritifolia*, *Taeniopteris*, and undetermined leaves (Beck and Labandeira, 1998; Labandeira and Allen, 2007; Schachat et al., 2014; Schachat et al., 2015; Labandeira et al., 2016; Dimichele et al., 2018). In general, it has been proposed that the Pteridosperms are the group most frequently herbivorized by insects (Labandeira and Allen, 2007).

The results found in Mexico agree with the above proposal. All damage types found in this formation were observed on leaves of *Comia*, which has been proposed to belong to the Peltaspermales (Mamay et al., 2009). The presence of chemical or physical defenses to deter insects may be interpreted as evidence of a common occurrence of high levels of herbivory in Pteridosperms (Labandeira and Allen, 2007). In the case of Mexico, *Comia* has simple trichomes (Velasco de León et al., 2020), which have been interpreted as a possible defense against insect damage (Southwood, 1986).

There have been different proposals to explain this preference. One prominent hypothesis poses that the most abundant plant group is the most prone to show higher herbivory percentages (Feeny 1976), which has been observed in different localities (e.g. Nocona and Robledo formations, USA). In the case of Mexico, the Peltaspermales are not the dominant group but are well represented with 13.11% of the total abundance.

In the case of the FFGs and DT, a higher diversity and abundance of interactions is clearly observed in the different localities of USA and Europe compared to those described in Mexico (Beck and Labandeira, 1998; Labandeira and Allen, 2007; Schachat et al., 2014; Schachat et al., 2015; Labandeira et al., 2016; Dimichele et al., 2018). The number of FFGs in some of these areas is twice the number observed in Mexico (e.g. Waggoner Ranch Formation). This higher diversity is increased when compared at the DT level, since up to 52 DT are described also in the Waggoner Ranch unit, which is a large difference compared to the five described in Hidalgo.

Another example is the Wichita Group in Texas, USA, where at least five functional groups have been described, and only two match those recorded in Mexico. Hole feeding is the most

abundant in the Wichita Group, just like in Tuzancoa. Even though the interactions found in the Wichita Group have not been assigned to a DT, they are very similar to those observed in Mexico in size and shape. Furthermore, some specimens from Texas exhibit multiple damages per leaf, just like the fossil CFZ Tuz-268. However, there are significant differences in margin feeding, since some of the damage observed in the USA is in a very specific part on the leaf (near the apex) and/or is much wider compared to that observed in Mexico. Something similar is observed when compared with the Tregiovo Formation, where there are FFGs identical to those in Tuzancoa, but there are no similarities at the DT level. The greatest similarity between interactions is observed with Waggoner Ranch, which exhibits the three FFGs found in Hidalgo (margin feeding, hole feeding, and oviposition). However, this is not the case at the DT level because Waggoner Ranch only exhibits two of the five DTs present in Tuzancoa (DT02 and DT101), since hole feeding is more variable in size and shape in Mexico (DT04 and DT05).

When damage is grouped by generalized consumption (hole feeding, margin feeding, skeletonization, and surface feeding) and specialized consumption (piercing and sucking, oviposition, galls, mines, seed predation, and wood boring), the percentage of the former (80%) is much higher than that of the latter (20%) in Tuzancoa. These results are once again consistent with what is observed in other localities of the same age, where the percentage of external feeding varies between 70%-80%, with margin feeding being the most common (Beck and Labandeira, 1998; Labandeira and Allen, 2007; Schachat et al., 2014; Labandeira et al., 2016; Dimichele et al., 2018). The only locality with different values is Waggoner Ranch, where the levels of generalized and specialized consumption are very similar (Schachat et al., 2015).

Another important aspect that should be mentioned is the percentage of damaged plants and leaf area removed by insects, which are considerably lower in Mexico, with 0.82% and 0.67%, respectively. The area with the highest percentages is located in the Wichita Group, with 31.8% of its foliar elements exhibiting some type of damage and around 2.6% of its leaf area removed (Beck and Labandeira, 1998). The most similar data to those observed in the Tuzancoa Formation are those from the Robledo Mountains Formation, USA and the Tregiovo Formation, Italy, where the percentage of damaged plants is 3.3% and 3.6%,

respectively (Dimichele et al., 2018); however, it is almost four times higher compared to what is observed in Mexico. In the case of leaf area removal, the most similar data are those from the Clear Fork Group, with 1.5%, which is 2.5 times higher than that reported in Hidalgo. Such significant differences may indicate that there were indeed plant communities that suffered higher consumption by insects during the Permian (Labandeira and Allen, 2007). It also cannot be ruled out that these differences are a consequence of a methodological and/or taphonomic bias. It is also important to mention that the three localities with the lowest number of damaged plants, Tuzancoa (0.82%), Robledo Mountains ($\pm 3.3\%$), and Tregiovo (3.6%), are also the areas with the lowest number of collected specimens, with 241, ± 450 , and 303 specimens, respectively.

6.3 Discussion for the Matzitzi Formation

The Matzitzi Formation also exhibits a diverse flora, with a total of 42 recognized taxa, where the most abundant in decreasing order are: *Velascophyllum*, *Asterotheca* cf. *A. orientales*, and *Asterotheca* sp, with 17.7%, 12.4%, and 12.11%, respectively. A total of two functional feeding groups were identified on these foliar elements: hole feeding and galls. In contrast to the Tuzancoa unit, the interactions occur on a higher diversity of taxa: *Asterotheca*, *Calamites*, cf. *Gigantonoclea*, cf. *Cordaites*, *Diplazites*, and *Velascophyllum*.

Calamites showed the highest number of damaged specimens, and thus there may have been a preference for these stems by herbivore organisms, particularly since up to 13% of the specimens of this taxon showed some damage. In *Asterotheca* the number of damaged specimens does not exceed 2.1%, so it is not considered a preference for this plant by the insects. There is also no preference for genera cf. *Gigantonoclea*, cf. *Cordaites*, *Diplazites* y *Velascophyllum*, since the low number of specimens does not allow us to make this statement.

A total of six damage types were identified (DT05, DT49, DT70, DT117, DT259, and DT266), which correspond to galls, and thus there is 94.7% of specialized herbivorous consumption. Like the Tuzancoa Formation, the flora of the Matzitzi Formation shows low interaction rates, since only 2.5% of its foliar elements exhibit some type of damage and 0.6% of its leaf area was removed.

6.4 Relationship between the Matzitzi Formation and other localities of Euro-America

Only two studies analyzing plant-insect interactions were identified for the Upper Permian of Euro-America, both in Italy (Table 3). The floristic composition of the Matzitzi Formation is notable because there are elements that are rare for the Upper Permian, such as cf. *Bjuvia*, *Sigillaria* or *Calamites* (Behrensmeyer and Turner, 2024). As mentioned before, the dominant elements in Mexico were *Velascohyllum* (17%), *Asterotheca* cf. *A. orientales* (12.4%), and *Asterotheca* sp. (12.1%).

These data seem to contrast with those observed in the other two localities of the Upper Permian where there is a dominance of Ginkgophytes (Labandeira et al., 2016; Bernardi et al., 2017). However, it is important to note the already mentioned possible affinity of *Velascohyllum* with the Ginkgophytes, without having a clear taxonomic assignment at present (Flores-Barragan et al., 2021). This has a direct impact on the type of plants with the highest number of interaction events, where the most preferred in the European localities are: *Taeniopteris* and leaves of Ginkgophytes (Labandeira et al., 2016; Bernardi et al., 2017). Based on these data, it has been proposed that seed-bearing plants were the group preferred by insects during the Upper Permian (Labandeira et al., 2016; Bernardi et al., 2017).

The results from Mexico disagree with the proposal mentioned above because 55.5% of the all the interactions present in Puebla is observed on Pteridophytes and not on seed-bearing plants, as in the other localities. This difference may also be explained by Feeny's proposal (1976) since the abundance of Pteridophytes represents almost 70% of the total abundance in Mexico.

There is a higher diversity and abundance of FFG and DT in the two localities from Italy compared to those described in Mexico (Labandeira et al., 2016; Bernardi et al., 2017). Eight FFGs and 17 DTs are described in the Bletterbach area and, even though hole feeding, and galls are observed, as in Mexico, there are no similarities in DTs. Six FFGs and 11 DTs are described in Gröden/Val Gardena, where only one FFG and no DTs are shared with the Matzitzi Formation. These differences in the interactions present in the localities are likely due to the taxonomic disparity described in each unit.

Mexico exhibits a high abundance and diversity of galls, with a total of five. Based on observations of the current flora, galls appear to be more common in dry climates (Fernández

and Price, 1992), which seems to have also been the case during the Permian (Dimichele et al 2018). Thus, the climatic variation during the deposition of the Matzitzi Formation (periods of water stress) seems to fit this proposal. While galls were diversified and colonized different plant groups since the beginning of the Permian (Dimichele et al 2018), by the Permian of Euro-America they had only been reported in seed-bearing plants, and thus the report of this functional feeding group in Pteridophytes increases its diversity.

When grouping DTs by generalized and specialized consumption, the percentage of the latter (94.7%) is substantially higher than that of the former (5.3%) in the Matzitzi Formation. These data are variable in the other Upper Permian localities, since a higher percentage of specialized consumption is observed in Gröden/Val (68.7%), while generalized consumption is higher in Bletterbachel, with 55.2% of the total DTs. Therefore, in general, a change is observed with respect to the Lower Permian, from a predominance of external leaf feeding to a more specialized consumption.

There are no leaf area removal data for the Upper Permian. However, the percentages of damaged plants are 2.5% and 1.9% for Bletterbachel and Gröden/Val, respectively, which differ from that observed in Mexico (2.5%). The interactions in the Matzitzi and Tuzancoa formations are somewhat like those of the other Euroamerican localities. However, they have unique floral assemblages and plant-insect interactions that yield new data that contribute to a better understanding of the ecological processes during the end of the Paleozoic.

Table 3.

Comparative table of the different plant-insect interactions reported for the province of Euro-America. Abbreviations: Numbers refer to functional feeding groups, 1, hole feeding. 2, margin feeding. 3, galling. 4, surface feeding. 5, damage in wood. 6, oviposition. 7, pierce and suck. 8, mining. 9, skeletonization, 10, seed predation and 11, fungi. In parentheses the type of damage present in each taxon. the underlined the taxon with the greatest number of interactions. The percentage refers to the functional feeding groups present in each unit. Percentages A and B. A. refers to the percentage of interactions present in the flora and B. refers to the percentage of damaged leaf area.

Author	Age	Country and/or stratigraphic unit	host plant, Interactions and damage type	Proportion of total herbivory (%)	Percentages A and B
This work	Lower Permian	Mexico, Tuzancoa Formation	1: <i>Comia</i> (Dt 02, 04, 05) 2: <i>Comia</i> : (Dt 15) 6: <i>Comia</i> (Dt 101)	1: 60% 2: 20% 6: 20%	A: 0.8% B: 0.6%
Beck and Labandeira, 1998	Lower Permian (Artinskian)	USA, Wichita Group	1: <i>Cathaysiopteris</i> , <i>Gigantopteridium</i> , <i>Zeilleropteris</i> and <i>Taeniopteris</i> 9: <i>Gigantopteridium</i> 2: <i>Gigantopteridium</i> , <i>Taeniopteris</i> and <i>Zeilleropteris</i> . 4: <i>Comia</i> . 8: <i>Gigantopteridium</i>	the most abundant hole feeding	A: 31.8% B: 2.6%
Labandeira y Allen, 2007	Lower Permian (Sakmarian)	USA, Nocona Formation	1: <i>Autunia</i> (Dt 1, 2, 3, 4), <i>Cordaites</i> (Dt 1, 4). 2: <i>Autunia</i> (Dt 12, 13, 14, 15), <i>Odontopteris</i> (Dt 12, 13, 14, 15). 3: <i>Autunia</i> (Dt 85), <i>Walchia</i> (Dt 121). 9: <i>Autunia</i> (Dt 17), <i>Russellites</i> (Dt 17).	1: 24% 2: 70% 3: 2.92% 9: 2.92%	A: 15.6% B: 0.25%
Schachat et al., 2014	Lower Permian (Kungurian)	USA, Clear Fork Group	1: <i>Auritifolia</i> (Dt 2-5, 7), <i>Evolsonia</i> (Dt 1-4), indeterminate leaf (Dt 4), <i>Taeniopteris</i> (Dt 1-4, 7). 2: <i>Auritifolia</i> (Dt 12, 14, 15). <i>Evolsonia</i> (Dt 12, 15), indeterminate leaf (Dt 12), <i>Taeniopteris</i> (Dt 12-15). 3: <i>Auritifolia</i> (Dt 32-34, 80, 120, 247, 259, 260, 262), <i>Evolsonia</i> (Dt 32-34, 80, 120, 247), indeterminate leaf (Dt 32, 33, 120, 247, 260), <i>Sandrewia</i> (Dt 32, 120), <i>Supaia</i> (Dt 120)	1: 3.4% 2: 11% 3: 33% 4: 5.8% 5: 0.07% 6: 33.7% 7: 9.9% 10: 2.4% 11: 0.3%	A: 30.3% B: 1.5%

	<p><i>Taeniopteris</i> (Dt 32-34, 80, 120, 247, 259, 260, 262). 4: <i>Auritifolia</i> (Dt 29-31, 130), <i>Evolsonia</i> (Dt 27, 29, 30, 31, 103), indeterminate leaf (Dt 29, 97), <i>Taeniopteris</i> (Dt 25, 27, 29, 30, 31, 97, 103, 263). 6: <i>Auritifolia</i> (Dt 54, 76, 100, 101, 108, 175, 245, 246), <i>Calipteris</i> (Dt 76), <i>Evolsonia</i> (Dt 76, 101, 175, 245, 246), indeterminate leaf (Dt 76), <i>Sandrewia</i> (Dt 72, 101, 246), <i>Taeniopteris</i> (Dt 54, 76, 100, 101, 254, 246). 7: <i>Auritifolia</i> (Dt 46-48, 77, 157, 183), <i>Evolsonia</i> (Dt 48, 77), indeterminate leaf (Dt 46, 47, 77), <i>Supaia</i> (46, 47), <i>Taeniopteris</i> (Dt 46-48, 77, 138, 157, 183), <i>Walchia</i> (Dt 244). 10: indeterminate seed (Dt 73, 74, 257). 5 and 11 do not assign to damage type.</p>	
<p>Schachat, et al., 2015</p> <p>Lower Permian</p> <p>USA, Waggoner Ranch Formation</p>	<p>1: <i>Taeniopteris</i> (Dt 2), <i>Zeillopteris</i> (Dt 2), cf. <i>Comia</i> (Dt 2), cf. <i>Zeillopteris</i> (Dt2). 2: <i>Taeniopteris</i> (Dt 12, 13, 143), <i>Zeillopteris</i> (Dt 12, 143), Pteridosperm foliage (Dt 12). 3: <i>Taeniopteris</i> (Dt 32, 80, 247, 265, 266), <i>Zeillopteris</i> (Dt 80, 267), indeterminate broadleaf (Dt 80). 4: <i>Taeniopteris</i> (Dt 31), <i>Zeillopteris</i> (Dt 29), <i>Cathaysiopteris</i> (Dt 30, 31). 6: <i>Taeniopteris</i></p> <p>1: 12% 2: 22.4% 3: 29.3% 4: 6.8% 5: 10.3% 6: 6.8% 7: 12% 8: 12%</p>	<p>A: 5.8% B: 1.6%</p>

			(Dt 76, 100, 101, 246), <i>Cathaysiopteris</i> (Dt 101). 7: <i>Taeniopteris</i> (Dt 46, 48), <i>Zeillopteris</i> (Dt 46). 10: Seed type 1 and 2 (Dt 73, 74, 124).		
Labandeira et al., 2016	Lower Permian	Italie, Tregiovo Formation	2: <i>Quadrocladus</i> (Dt 12), <u>cordaitalean-type of leaves</u> (Dt 12), <u>Morphotype 1</u> (Dt 12). 3: conifer indeterminate (Dt 32), <u>Cordaitalean-type of leaves</u> (Dt 87). 6: <u>Morphotype 1</u> (Dt 76). 7: <i>Quadrocladus</i> (Dt 46, 47).	2: 54.5% 3: 18.1% 6: 9% 7: 18.1%	A: 3.6% B: unknown
Dimichele et al., 2018	Lower Permian	USA, Robledo Mountains Formation	2: cf. <i>Zeilleropteris</i> (Dt 12), <i>Supaia</i> (Dt 12). 3: <i>Supaia</i> (Dt 247, 33), <i>Auritifolia</i> (Dt 247), Gigantopterid? (Dt 247). 6: <i>Auritifolia</i> (Dt 76).	2: ± 18.1% 3: ± 72.7% 6: ± 9%	A: ± 3.3% B: unknown
This work	Upper Permian	Mexico, Matzitzi Formation	1: cf. <i>Gigantonoclea</i> (Dt 05). 3: <i>Velascohyllum</i> (Dt 117). 3: <i>Calamites</i> (Dt 49), <i>Cordaites</i> (Dt 49), indeterminate material (Dt 49). 3: <i>Asterotheca</i> (Dt 259) 3: <i>Asterotheca</i> (Dt 266), <i>Calamites</i> (Dt 266), <i>Diplazites</i> (Dt 266). 3: <i>Calamites</i> (Dt 70)	1: 5.2% 3: 94.7%	A: 2.5% B: 0.6%
Bernardi et al., 2017	Upper Permian	Italy, Bletterbach	1: <i>Ortiseia</i> (Dt 01, 12, 13), <i>Pseudovoltzia</i> (Dt 01, 12), <i>Quadrocladus</i> (Dt 01, 12), <i>Dicranophyllum</i> (Dt 01, 12), <i>Baiera</i> (Dt 12), wood (Dt 01), <i>Ginkgophyte</i> (Dt 04, 12), indeterminate material (Dt	1: 51% 3: 8.5% 4: 4.2% 5: 12.7% 6: 10.6% 7: 6.3%	A: 2.5% B: unknown

			08, 12). 3: <i>Pseudovoltzia</i> (Dt 33), <i>Quadrocladus</i> (Dt 153), Ginkgophyte (Dt 32, 80). 4:Ginkgophyte (Dt 30), Wood (Dt 30). 5: Seed (Dt 74), Cone (Dt 160),Wood (Dt 160). 6: <i>Taeniopteris</i> (Dt 76, 101), <i>Pseudovoltzia</i> (Dt 101), Cone (Dt 101), Wood (Dt 101). 7: <i>Quadrocladus</i> (Dt 48), <i>Taeniopteris</i> (Dt 183), Wood (Dt 183). 10: Seed (Dt 74). 11: Ginkgophyte (Dt 58), Cone (Dt 58).	10: 2.2% 11: 4.2%	
Labandeira et al., 2016	Upper Permian	Italy, Gröden/Val Gardena Sandstone.	2: <i>Dicranophyllum</i> (Dt 12), <i>Sphenobaiera</i> (Dt 12), <i>Ortiseia</i> (Dt 13). 3: <i>Pseudovoltzia</i> (Dt 33), <i>Quadrocladus</i> (Dt 153). 4: <i>Sphenobaiera</i> (Dt 30, 130), <i>Sphenopteris</i> (Dt 30). 5: Wood. (Dt 160).6: <i>Quadrocladus</i> (Dt 175), Indeterminate Cycad (Dt 76), Stem (Dt 76). 10: Seed type 2 (Dt 74).	unknown	A: 1.9% B: unknown

7. CONCLUSIONS

This is the first study that combines qualitative and quantitative herbivory data, albeit limited, from the Paleozoic of Mexico. The Tuzancoa and Matzitzi formations show differences in the number of collected specimens (more than double in Matzitzi), which is consistent with a higher diversity in the latter formation. With respect to plant-insect interactions, three FFGs were recorded in the Tuzancoa Formation (Lower Permian), oviposition, margin feeding, and hole feeding, as well as five DTs, all on the genus *Comia*. In the case of the Matzitzi Formation (Upper Permian), only two FFGs were identified, hole feeding and galls, which

correspond to six DTs in six different genera. In addition, insects appear to have had only one preference in each formation, *Comia* in Tuzancoa and *Calamites* in Matzitzi, with 7.4% and 13% of damaged specimens of each taxon, respectively. In terms of DTs, hole feeding (Dt02, 04, and 05) was the main form of herbivory in the Lower Permian of Mexico, while galls predominated in the Upper Permian (Dt49, 70, 117, 266, 259). This resulted in a predominance of generalized consumption in Tuzancoa and of specialized consumption in Matzitzi; a difference that is likely due to climatic factors. The percentages of damaged leaf elements and leaf area removal were 0.82% and 0.67%, respectively, for Tuzancoa, while for Matzitzi they were 2.5% and 0.6%, respectively. Finally, when compared to other synchronous localities of Euro-America, both Mexican units show a considerable decrease in FFGs and DTs, as well as low levels of damaged plants and leaf area removal. However, the relationships between certain plant taxa and interactions, such as *Comia*-hole feeding, *Asterotheca*-galls, and *Calamites*-galls, are unique to the Permian of this province. The data presented here should be interpreted with caution since the number of analyzed specimens is low with respect to the other localities compared. However, it is a valid initial approach to understanding the plant-insect interactions present during the Permian of Mexico.

8. ACKNOWLEDGEMENTS

The results of this work are part of the doctoral thesis of the first author, and he thanks the support to the Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza of the Universidad Nacional Autónoma de México UNAM and the scholarship CONACyT 762406, in addition to the PAPIIT project IN115417. Also, we appreciate the support of Dr. Josep Anton Moreno Bedmar

9. REFERENCES

*Adami-Rodrigues, K., Iannuzzi, R. and Pinto, I.D. 2004. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. *Fossils and Strata*, 51:106-125.

<https://doi.org/10.18261/9781405169851-2004-07>

- *Behrensmeyer, A.K. and Turner, A. 2024. Appearance data of *Asolanus*, *Bjuvia*, *Calamites*, *Mariopteris* and *Sigillaria*, downloaded on February 11 2024. Taxonomic occurrences of Suidae recorded in the Paleobiology Database, Fossilworks. Sydney, Australia, recovered from <http://fossilworks.org>.
- *Buitrón-Sánchez, B.E., López-Lara, O., Vachard, D. and Hernández Barroso, S. 2017. Algunos crinoides (Echinodermata-Crinoidea) del Pérmico de la región de Pemuxco, Hidalgo. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 69(1):21-34.
- *Beck, L.B. and Labandeira, C.C. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid dominated riparian flora from north-central Texas. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 142:139-173. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00060-1](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00060-1)
- *Bernardi, M., Massimo P.F., Kustatscher, E., Franz, M., Hartkopf-Fröder, C., Labandeira, C.C., Wappler, T., Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Peacock, B.R. and Angielczyk, K.D. 2017. Late Permian (Lopingian) terrestrial ecosystems: A global comparison with new data from the low-latitude Bletterbach Biota. Earth-Science Reviews, 175:18-43. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.10.002>
- *Brocklehurst, N., Kammerer, C.F. and Benson, R.J. 2020. The origin of tetrapod herbivory: effects on local plant diversity. Proceedings of the Royal Society B, 287:20200124. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0124>
- *Cadena, G.D. 2019. Evidencias de las interacciones planta-insecto en el jurásico del terreno mixteco. Unpublished Master's Thesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, Mexico City, Mexico.
- *Carrillo-Bravo, J. 1965. Estudio Geológico de una parte del Anticlinorio de Huayacocotla. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 17(5-6):73-96.
- *Castro, M.R. 1997. Huellas de actividad biológica sobre plantas del Estafaniense Superior de la Magdalena (León, España). Revista española de paleontología, 12:52-66.
- *Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C., and 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*, 26:18–36.

*Chapin III, F.S., Matson, P.A. and Vitousek, P.M. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, Second edition. Springer, New York.

*Cleal, C.J. 2015. The generic taxonomy of Pennsylvanian age marattialean fern frond adpressions. *Palaeontographica Abteilung B*, 1-3: 1-21.

<http://dx.doi.org/10.1127/palb/292/2015/1>

*Díaz L.R.K. and Velasco-de León, M.P. 2017. Interacción planta-insecto en hoja del Jurásico Medio de las localidades Ayuquila y Chilixtlahuaca XV Congreso Nacional de Paleontología, abstract, 36.

*Díaz, L.R.K. 2018. Interacción planta-insecto en hojas del Paleozoico superior de la Formación Matzitzí, estado de Puebla. Unpublished undergraduate tesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México Mexico city. Mexico.

*Dimichele, A.W., Lucas, S.G., Chaney, D.S., Donovan, M.P., Herp, K., Koll, R.A. and Looy, C.V. 2018. early Permian flora, Doña Ana Mountains, southern New Mexico, with special consideration of taxonomic issues and arthropod damage. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*. 79:165-205.

*Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In Wallace, J.W. and Mansell, R.I. (Eds.), *Biochemical Interactions Between Plants and Insects*. Plenum, 1–40.

*Feng, Z., Wang, J., Zhou, W., Wan, M. and Pšenička, J. 2021. Plant-insect interactions in the early Permian Wuda Tuff Flora, North China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 294:104269. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2020.104269>.

*Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., Lozano-Carmona, D.E. 2018. Análisis fitogeográfico del Paleozoico Superior de México. Instituto Geológico Minero y Metalúrgico Sociedad Geológica del Perú, II International Symposium of Paleontology of Peru Lima, Abstract, 108-111.

*Flores-Barragan, M.A. 2019. Las Ginkgophytas de la Formación Matzitzi, implicaciones taxonómicas y ecológicas. Unpublished Master's Thesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, Mexico city, Mexico.

*Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P. and Ortega, C.E. 2021. New genus for megaphyllous leaves from the Upper Paleozoic of Mexico *Velascoa pueblensis* gen. nov. *Journal of South American Earth Sciences*, 110:612–619.

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103408>

*Flores-Barragan, M.A., and Velasco-de León, M.P. 2021. New records of *Bjuvia* and *Nilssonia* from the Permian of Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 24(3):a28.

<https://doi.org/3447-cycadophytas-of-the-permian>

*Flores-Barragan, M.A. and Velasco-de León, M.P. 2022. Primeras evidencias de interacción planta-insecto en la Formación Tuzancoa (Pérmico temprano), Hidalgo, México. Instituto de Geología, XVII National Congress of Paleontology, Abstract, 34.

*Galdámez, E.I. 2006. Herbivoría en angiospermas fósiles de la formación Atotonilco El Grande, Hidalgo. Unpublished undergraduate thesis. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, Mexico city, Mexico.

*Gallego, J., Cúneo, R. and Escapa, I. 2014. Plant-Arthropod interactions in gymnosperm leaves from the Early Permian of Patagonia, Argentina. *Geobios*, 47(3):101-110.

<https://doi.org/10.1016/j.geobios.2014.01.002>

*Galván, M.E. 2000. Contribución al conocimiento paleoecológico de la taoflora Matzitzi, Paleozoico Tardío, sur del estado de Puebla. Unpublished master's thesis. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, Mexico city, Mexico.

*Gullan, P.J. and Cranston, P.S. 2010. Insect biogeography and evolution, chapter 8. In Gullan, P. J. (ed.), *The Insects: An Outline of Entomology*, 223-240.

*Hernández-Castillo, G.R., Silva, P.A. and Cevallos Ferriz, S.R.S. 2014. Early Permian conifer remains from Central Mexico and reevaluation of Paleozoic conifer morphotaxa. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66:85-96.

- *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 Matzitzí, área Los Reyes Metzontla Santiago Coatepec, extremo suroriental del estado de Puebla. Unpublished master's thesis. Universidad Autónoma de México, Mexico City, Mexico.
- * Hernández-Orúe, A. 2013. Clave dicotómica de *Pecopteris* de las cuencas mineras de Barruelo, Palencia (Cantabriense-Barrueliense, Carbonífero Superior) y de La Magdalena León (Saberense, Carbonífero Superior). Proyecto Fin de Carrera/Grado, E.U.I.T. Forestal (UPM). <http://oa.upm.es/16653/>
- *Iannuzzi, R., and Labandeira, C.C. 2008. The oldest record and early history of insect folivory. *Annals of the Entomological Society of America*, 101:79-94.
- *Labandeira, C.C. 1997. Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28:153-193.
- *Labandeira, C.C., Phillips, T. L. and Norton, R.L. 1997. Oribatid mites and decomposition of plant tissues in Paleozoic coal-swamp forests. *Palaios*, 12:317-351.
- *Labandeira, C.C. 2007. The origin of herbivory on land: the initial patterns of live tissue consumption by arthropods. *Insect Science*, 14:259-74. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2007.00141.x-i1>
- *Labandeira, C.C. and Allen, E.G. 2007. Minimal insect herbivory for the Lower Permian Coprolite Bone Bed site of north-central Texas, USA, and comparison to other late Paleozoic floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 247:197-219. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.10.015>
- *Labandeira, C.C., Wilf, P., Johnson, K.R. and Marsh, F. 2007. Guide to Insect (and other) Damage Types on Compressed Plant Fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

- *Labandeira, C.C., Kustatscher, E. and Wappler, T. 2016. Floral Assemblages and Patterns of Insect Herbivory during the Permian to Triassic of Northeastern Italy. PLoS ONE 11(11): e0165205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165205>
- *Liu, H., Wei, H., Chen, J., Guo, Y., Zhou, Y., Gou, X., Yang, S., Labandeira, C.C. and Feng, Z. 2020. ¿A latitudinal gradient of plant–insect interactions during the late Permian in terrestrial ecosystems? New evidence from Southwest China. Global and Planetary Change, 192:103248-103248. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103248>
- *Lozano-Carmona, D. E. 2012. Paleoclima y flora fósil de río Ñumi: formación Zorrillo–Taberna indiferenciada, Oaxaca. Unpublished undergraduate thesis. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, Mexico city, Mexico.
- *Lozano-Carmona, D.E. and Velasco-de León, M.P. 2021. Bennettitales from the Middle Jurassic of northwestern Oaxaca, Mexico: Diversity, sedimentary environments, and phytogeography. Journal of South American Earth Sciences, 110:103404. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103404>
- *Magallón, P.S.A. 1991. Estudio sistemático y biométrico de helechos del tipo *Pecopteris* (Marattiales; Pteridophyta) de la Formación Matzitzi (Permo-Carbonífero), estado de Puebla. Unpublished undergraduate thesis. Universidad Autónoma de México, Mexico city, Mexico.
- * Mamay, S.H., Chaney, D.S. and 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 Plant Science, 170:267–282.
- *Martínez-Delclòs, X. 1996. El registro fósil de los insectos. Boletín de la Asociación española de Entomología, 20 (1-2): 9-30.
- * Martini, M., Anaya-Guarneros, J.A., Solari, L., Bedoya, M.A.M., Zepeda-Martinez, M. and Villanueva-Amadoz, U. 2021. The Matzitzi Formation in southern Mexico: A record of Pangea final assembly or breakup initiation along inherited suture belts?. Basin Research, 00: 1-21.

*Myers, R.H. 1990. Classical and modern regression with applications. Thomson Learning, U.S.A.

Pšenička, J. 2005. Taxonomy of Pennsylvanian–Permian ferns from coal Basins in the Czech Republic and Canada. Ph.D. Thesis. Faculty of Science, Charles University, Prague, Czech Republic.

*Pire, R. and Valenzuela, I. 1995. Estimación del area foliar en *Vitis vinifera* French colombard a partir de mediciones lineales en las hojas. *Agronomía tropical*, 45:143-145.

*Quiroz-Barroso, S., Sour-Tovar, F. and Centeno-García, E. 2012. Gasteropodos y Bivalvos cisuralianos (Pérmico inferior) de Otlamalacatla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(1):158-178.

*Rosales-Lagarde, L., Centeno-García, E., Dostal, J., Sour-Tovar, F., Ochoa-Camarillo, H. and 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. <https://doi.org/10.2747/0020-6814.47.9.901>

* Santos, A.A., Hernández-Orúe, A., Wappler, T. and Diez, J.B. 2022. Plant–insect interactions from the Late Pennsylvanian of the Iberian Peninsula (León, northern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 301:104658. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2022.104658>

*Schachat, S.R., Labandeira, C.C., Gordon, J., Chaney, D., Levi, S. and Halthore, M. 2014. Plant-insect interactions from the Early Permian (Kungurian) Colwell Creek Pond, north-central Texas: The early spread of herbivory in clastic environments. *International Journal of Plant Sciences*, 175:855-890. <https://doi.org/10.1086/677679>

*Schachat, S.R., Labandeira, C.C. and Chaney, D. 2015. Insect herbivory from early Permian Mitchell Creek Flats of north-central Texas: Opportunism in a balanced component community. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440:830-847. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.10.001>

*Shear, W.A. 1991. The early development of terrestrial ecosystems. *Nature*, 351:283-289.

- *Silva, P.A. 1970. Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán. *Paleontología mexicana*, 29:1-108.
- *Silva, P.A. 1984. Revisión Taxonómica y Tipificación de las plantas Jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de El Consuelo, Oaxaca. *Paleontología Mexicana*, 49:1-104.
- *Silva, P.A. 2003. Flórlula del Pérmico de la Región de Izúcar de Matamoros, Puebla. In Castañares, A. (Ed.), universitario, impulsor de la investigación científica. Universidad Nacional Autónoma de México. 303-309.
- *Simůnek, Z., Stanislav, O. and Jana, D. 2009. *Cordaites borassifolium* (Sternberg) Unger (Cordaitales) from the Raidnice Basin (bolsovian, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, 84(2):301-336.
- *Souza Pinheiro, E.R., Iannuzzi, R. and Tybusch, G.P. 2012. Specificity of leaf damage in the Permian “Glossopteris Flora”: A quantitative approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 174(15):113-121. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.01.002>
- *Southwood, T.R.E. 1986. Plant surfaces and insects an overview. In Juniper, B. and Southwood, T.R.E. (eds.), *Insects and the Plant Surface*. Edward Arnold, London, 1-22.
- *Srivastava, A.K. 1987. Lower Barakar flora of Raniganj Coalfield and insect/plant relationship. *The Palaeobotanist*, 36:139-142.
- *Tenchov, Y.G. 2012. Structure, habitat and seed of *Mariopteris* ZEILLER. *Geologia Croatica*, 65(3):361-366.
- *Thomas, B.A. 1978. Carboniferous *Lepidodendraceae* and *Lepidocarpaceae*. *Botanical Review*, 44 (3):321-364.
- *Tidwell, W.D., Jennings, J.R. and Call, B.V. 1988. Flora of manning Canyon shale, Part III: Sphenophyta. *Journal of Paleontology*, 66(6): 1013-1021.
- * Valdés-Vergara, N.A., Flores-Barragán, M.A., Fernández-Barajas, Velasco-de León, M.P. and Gomez-Perez, A.J. 2016. Los géneros *Comia* (Peltaspermales) y *Gigantonoclea*

(Gigantopteridales) en el Pérmico de México. Instituto de Geología, III Simposio en el Sureste de México, Abstract, 90.

*Valdés-Vergara, N.A., Flores-Barragán, M.A., Prado-Escamilla, E. and Fernández-Barajas, M.R. 2017. Primera evidencia de interacción planta-insecto en la Formación Matzitzí (Paleozoico Superior), México. Instituto de Geología, XV National Congress of Paleontology, Abstract, 155.

*Velasco-de León, M.P. and Ortiz-Martínez, E.L. 2010. Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 27:264–277.

*Velasco-de León, M.P., Flores-Barragan, M.A. and 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, 6:612-619.

<https://doi.org/10.4236/ajps.2015.65066>

*Velasco-de León, M.P., Ortiz-Martínez, E.L., Lozano-Carmona, D.E., Flores-Barragan, M.A., Arellano, G.J. and Santillán N.P. 2020. Paleofloristic diversity and paleoenvironmental interpretation of new Cisuralian localities in the south-central sector of the Anticlinorium of Huayacocotla, Hidalgo, Mexico. Geobios. 63:53–66.

<https://doi.org/10.1016/j.geobios.2020.07.004>

*Weber, R. 1997. How old is the Triassic Flora of Sonora and Tamaulipas and news on Leonardian Floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 14:225-243.

*Weber, R., Centeno-García, E. and Magallón-Puebla, S.A. 1987. La Formación Matzitzí, estado de Puebla, tiene edad permocarbonífera. Instituto de Geología, Symposium on the regional geology of Mexico, Abstract, 57-59.

*Wieland, G.R. 1914. La flora Liásica de la Mixteca Alta: México. Secretaría de Fomento, Instituto Geológico de México, 31:1-165.

- *Wang, Z. 1999. *Gigantonoclea*: an enigmatic Permian plant from North China. *Palaeontology*, 42:329-373.
- *Wright, J.L., Quinn, L., Briggs, D.E.G. and Williams, S.H. 1995. A subaerial arthropod trackway from the Upper Silurian Clam Bank Formation of Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences*, (3):304-313.
- *Xu, Q.Q., Jin, J. and Labandeira, C.C. 2018. Williamson Drive: Herbivory of a north–central Texas flora of latest Pennsylvanian age showing discrete component community structure, early expansion of piercing and sucking, and plant counterdefenses. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 251:28-72. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.01.002>

CONCLUSIONES FINALES

Aunque el estudio formal de la paleoflora del Paleozoico de México tiene ya más de cincuenta años, éste se encuentra aún incompleto, ya que como se muestra en este trabajo el descubrimiento de nuevas localidades y/o taxones es algo constante. Este estudio se centra en dos unidades, Matzitzi y Tuzancoa, en ambas se tiene hasta el momento una diversidad alfa, por lo cual el primer punto de este trabajo fue por un lado la reexaminación de material ya depositado en la colección de paleontología de la FES Zaragoza y de colección del Instituto de Biología (UNAM), así como la exploración de nuevas localidades. Para la Formación Tuzancoa se descubrió una nueva localidad denominada San Mateo 2, que junto con el estudio de las localidades La Virgen y Calnali 2, se incrementó en casi un 50% la diversidad florística hasta el momento reportada para esta unidad, con el descubrimiento de Majonicaceae, cf. *Linopteris*, cf. *Macroneuropteris*, *Knorria*, *Mariopteris*, *Stigmaria*, *Syringodendron*, *Asterotheca cyathea*, *Calamites approximatus*, *C. cistiiformis*, *C. varians*, *Odontopteris* cf. *O. brardii*, *Sigillaria brardii*, *Taeniopteris* cf. *T. magnifolia*, *T. feddeni*, *T. Multinervia* y *T. tenuis*.

También, queda en evidencia la importancia de los datos estratigráficos y sedimentológicos que nos permiten completar la información paleoambiental de cada localidad; para La Virgen y San Mateo 2 se propone un ambiente continental, probablemente planicies de inundación, mientras que en Calnali 2 se observa una posible zona de transiciones entre ambientes continentales y marinos.

Cos respecto a la Formación Matzitzi se trabajaron dos localidades Coatepec y Carretera, ambas de ambiente continental pertenecientes a llanuras de inundación, aquí nuevamente se incrementan los listados florísticos con los nuevos reportes de: *Asterophyllites*, cf. *Cordaites*, *Cladophebis*, *Dycranohyllum* cf. *D. glabrum* y *Lobatopteris* cf. *D. waltoni*, además de estos taxones se erige un nuevo género y especie, *Velascohyllum pueblense*. Mención aparte merece la identificación de Cycadales en el Pérmico de México (cf. *Bjuvia*, *Nilssonia* y ¿*Taenioteris*?) que ayuda a comprender mejor el origen de este grupo. Otro punto importante trabajado en esta formación fue la actualización nomenclatural de varios taxones, ya que muchos nombres utilizados se encuentran actualmente en desuso (ej. *Fascisteris*).

Todos estos aportes permiten hasta el momento avanzar en la comprensión de la paleoflora, teniendo por primera vez una diversidad alfa y beta identificada. Demostrando que al menos para México desde inicios del Pérmico ya se observa una sucesión florística, con un declive de Equisetales y Lepidodendrales, poco a poco sustituidos por Gimnospermas (Cycadales y posibles Ginkgophytas), que para el Pérmico superior esto se ve acentuado, con solo algunas reminiscencias presentes y mayor aumento de taxones nuevos. Aun así, este parece haber sido un proceso mucho más largo en el territorio nacional, debido a los conjuntos florísticos observados en algunas localidades (ej. Coatepec), con presencia de taxones antiguos y modernos, que apoyan la teoría de una transición diacrónica entre grupos de plantas del Paleozoico al Mesozoico a nivel mundial.

Por otro lado, el completar los listados florísticos permitió la realización de trabajos multidisciplinarios, el primer uso de la paleoflora fue para la identificación de interacciones planta-insecto que poco se ha estudiado en México y permiten identificar cuatro grupos funcionales de alimentación *sensu* Labandeira: alimentación en el margen, alimentación por huecos, agallas y oviposición, teniendo como plantas hospederas *Comia*, *Calamites* y *Asterotheca*. Debido a que la evidencia directa de insectos en ambas formaciones es nula, este es un primer acercamiento para conocer la diversidad de este grupo.

En segundo lugar, la macroflora se utilizó como fósiles guía y se demuestra que, en un número elevado de taxones, las plantas son un primer acercamiento válido para dilucidar la edad de los estratos portadores. Por ejemplo, las plantas en la Formación Tuzancoa dan una edad de Pensilvánico-Pérmico temprano, que es acorde a la edad propuesta con invertebrados.

Algo más complicado es el caso de la Formación Matzitzi, donde la edad de la misma ha sido un tema muy discutido, aquí se propone el análisis de la unidad de manera local y no de manera general, en este caso la flora de la localidad Carretera arroja una edad de Pensilvánico-Pérmico temprano y la vegetación de Coatepec apunta más bien al Pérmico superior, estas edades fueron apoyadas por una datación en circones detríticos que en conjunto permiten proponer para la localidad Carretera una edad de Kunguriano, mientras que para Coatepec la edad propuesta es de Lopingiano.

Esta nueva propuesta de edad, nos ayuda a comprender mejor las características ambientales sobre las cuales se depositó esta unidad. No se descarta la idea, que en lo que hoy se conoce como Formación Matzitzi se ubiquen diferentes ciclos fluviales sobrepuestos. Sin embargo, aún falta trabajo sedimentológico, estratigráfico y paleontológico que permita evaluar en detalle lo hoy conocemos como Formación Matzitzi.

REFERENCIAS

Anderson, J. M., y Anderson, H. M. (2003). Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications: Pretoria, Sudáfrica, National Botanical Institute.

Buitrón-Sánchez, B. E., López-Lara, O., Vachard, D., y Hernández Barroso, S. (2017). Algunos crinoides (Echinodermata-Crinoidea) del Pérmico de la región de Pemuxco, Hidalgo. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 69(1). 21-34.

Calderón-García, A. (1956). Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla. En XX Congreso Geológico Internacional, Libro guía Excursión A-11. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 9-33.

Carrillo-Bravo, J. (1965). Estudio Geológico de una parte del Anticlinorio de Huayacocotla. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros. 17(5-6). 73-96.

Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, 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 Atlotitlán, Estado de Puebla. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas. 26. 18-36.

Chapin III, F. S., Matson, P. A., y Vitousek, P. M. (2011). Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology, Second edition. Springer, New York.

Díaz, L. R. K. (2018). Interacción planta-insecto en hojas del paleozoico superior de la Formación Matzitzi, estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (Tesis de pregrado).

DiMichele, W. A., Stein, W. E., y Bateman, R. M. (2001). Ecological sorting during the Paleozoic radiation of vascular plant classes. En Allmon, W.D. y Bottjer, D.J. (eds.) *Evolutionary Paleocology* (285-335). Columbia, University Press.

Flores-Barragan, M. A. (2019) Las Ginkgophytas de la Formación Matzitzi, implicaciones taxonómicas y ecológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (Tesis de maestría).

Flores-Barragan, M. A., y Velasco-de León, M. P. (2021). New records of *Bjuvia* and *Nilssonia* from the Permian of Mexico. *Palaeontologia Electronica*. 24(3). a28. <https://doi.org/3447-cycadophytas-of-the-permian>

Flores-Barragan, M. A., Velasco-de León, M. P., y Ortega, C. E. (2021). New genus for megaphyllous leaves from the Upper Paleozoic of Mexico *Velascoa pueblensis* gen. nov. *Journal of South American Earth Sciences*. 110. 612-619.

Flores-Barragan, M. A., Velasco-de León, M. P., y Moreno-Bedmar, J. A. (2023). Avances en el conocimiento de la macroflora de la Formación Tuzancoa, Hidalgo, México, Pérmico inferior. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 40(1). 1-15. <http://dx.doi.org/10.22201/cgeo.20072902e.2023.1.1694>

Galván M. E. (2000) Contribución al conocimiento paleoecológico de la taoflora matzitzi, Paleozoico Tardío, sur del estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (Tesis de maestría).

Hernández-Castillo, G. R., Silva-Pineda, A., y Cevallos Ferriz, S. R. S. (2014). Early Permian conifer remains from Central Mexico and reevaluation of Paleozoic conifer morphotaxa. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 66. 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. Universidad Nacional Autónoma de México, México. (Tesis de maestría).

Magallón, P. 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, México. (Tesis de pregrado).

Martini, M., Anaya-Guarneros, J. A., Solari, L., Bedoya, M. A. M., Zepeda-Martinez, M., y Villanueva-Amadoz, U. (2021). The Matzitzi Formation in southern Mexico: A record of Pangea final assembly or breakup initiation along inherited suture belts?. *Basin Research*. 00. 1-21.

Ortiz-Martínez, E. L., y Velasco-de León, M. P. (2019). First report on seeds dispersed in Tuzancoa Formation, Hidalgo. *International Journal of Innovative Studies in Science and Engineering Technology*. 5. 1-5.

Quiroz-Barroso, S., Sour-Tovar, F., y Centeno-García, E. (2012). Gasteropodos y Bivalvos cisuralianos (Pérmico inferior) de Otlamalacatla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 29(1). 158-178.

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.

Silva, P. A. (1970). Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacan. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. *Paleontología Mexicana*. 29. 1-108.

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

Silva P. A. (2003). Flórula del Pérmico de la Región de Izúcar de Matamoros, Puebla. En Castañares, A. (ed.) universitario, impulsor de la investigación científica (303-309). Ciudad de México, México. Universidad Nacional Autónoma de México.

Srivastava, A. K., y Agnihotri, D. (2010). Dilemma of Late Palaeozoic mixed flora in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 298. 54- 69. Doi:10.1016/j.palaeo.2010.05.028.

Taylor, T. N., Taylor, E. L., y M. Krings. (2009). 2th Edition, *Paleobotany the biology and evolution of fossil plants*. USA: Elsevier Inc.

Valdes-Vergara, N. A., Flores-Barragán, M. Á., Prado-Escamilla, Erick., y Fernández-Barajas, M. R. (2017). Primera evidencia de interacción planta-insecto en la Formación Matzitzi (Paleozoico Superior), México. *Paleontología Mexicana*. número especial 2. 155.

Velasco de León, M. P., y Ortiz-Martínez, E. L. (2010). Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 27. 264-277.

Velasco-de-León, M. P., Ortiz Martínez, E. L., Lozano-Carmona, D. E., Flores-Barragan, M. A., Arellano, G. J., y Santillán N. P. (2020). Paleofloristic diversity and paleoenvironmental interpretation of new Cisuralian localities in the south-central sector of the Anticlinorium of Huayacocotla, Hidalgo, Mexico. *Geobios*. 63. 53-66. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2020.07.004>

Weber, R., Centeno-García, E., y Magallón-Puebla, S. A. (1987). La Formación Matzitzi tiene edad permocarbonífera. En *II Simposio sobre la Geología Regional de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. 57-59.

Weber, R. (1997). How Old Is the Triassic Flora of Sonora and Tamaulipas and News on Leonardian Floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 14. 225-243.

Willis, K.J., y McElwain, J.C. (2002). *The Evolution of Plants*. Oxford, Inglaterra: Oxford University